

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**  
**ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA**

Studijní program: B410 Zemědělská specializace

Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů

Katedra: Katedra biologických disciplín

Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**  
**POSTPRANDIÁLNÍ TERMOFILIE U PLAZŮ**

Autor: Klára Stuchlová

Vedoucí práce: Mgr. Michal Berec, Ph.D.

České Budějovice, duben 2012

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě (v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Zemědělskou fakultou JU) elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 13. 4. 2012

Podpis:.....

Tímto bych chtěla poděkovat svému školiteli Mgr. Michalu Berecovi, Ph.D. za trpělivost a ochotu při vedení bakalářské práce. Dále Mgr. Štěpánu Špádovi za korekturu jazykové stránky textu. Poděkování patří také mé rodině, příteli a přátelům za podporu nejen během studia a psaní této práce.

## SOUHRN

Mnoho ektotermních obratlovců, včetně některých druhů plazů, vyhledává následně po příjmu potravy vyšší teplotu. Toto chování, které zvyšuje efektivitu trávení, nazýváme postprandiální termofilie. Nicméně mnoho studií zabývajících se touto problematikou bylo provedeno v laboratorních podmínkách s využitím teplotního gradientu. Tyto podmínky příliš zjednodušují přirozené prostředí, jež daný druh obývá ve volné přírodě, a data v nich získaná mohou být zavádějící. Na druhou stranu v přírodě je termoregulační chování pouze jednou z mnoha věcí (například reprodukce, antipredační chování, shánění potravy), na kterou musí plazi reagovat, a aktuální biotické a abiotické faktory mohou ovlivnit konkrétní termoregulační chování jedince. Proto je potřeba věnovat zvýšenou pozornost správné interpretaci výsledků. Budoucí výzkumy týkající se teplotní ekologie ektotermních organismů by měly klást zvláštní důraz na podobu teplotního gradientu a metodiku pokusu. Sledovaným jedincům by měl být během pokusu poskytnut mikrohabitat, který se co největší měrou podobá preferovanému prostředí v přírodě.

Klíčová slova: postprandiální termofilie, preferovaná tělní teplota, krmení, plazi, termoregulační chování

## **ABSTRACT**

Many ectothermic vertebrates, including some species of reptiles, raise their preferred body temperature after feeding, termed postprandial thermophily. Postprandial thermophily enable the animal to digest its meal at higher rate. However, most studies documenting this phenomenon have relied upon laboratory thermal gradients, with grossly oversimplify an animal's environment and the thermal gradient data may sometimes be misleading. On the other hand, in field or field enclosure, thermoregulation is just one concern among many (such as reproduction, predator avoidance, foraging) and the current biotic and abiotic factors may influence actual thermoregulation behaviour of the specimen. So there is the need for caution in interpreting results. Future research into the thermal ecology of ectotherms should take special care in the design of experiments and methodology. Study animals should be given microhabitats that approximate those they prefer in the wild.

Keywords: postprandial thermophily, preferred body temperature, feeding, reptile, thermoregulation behaviour

## OBSAH

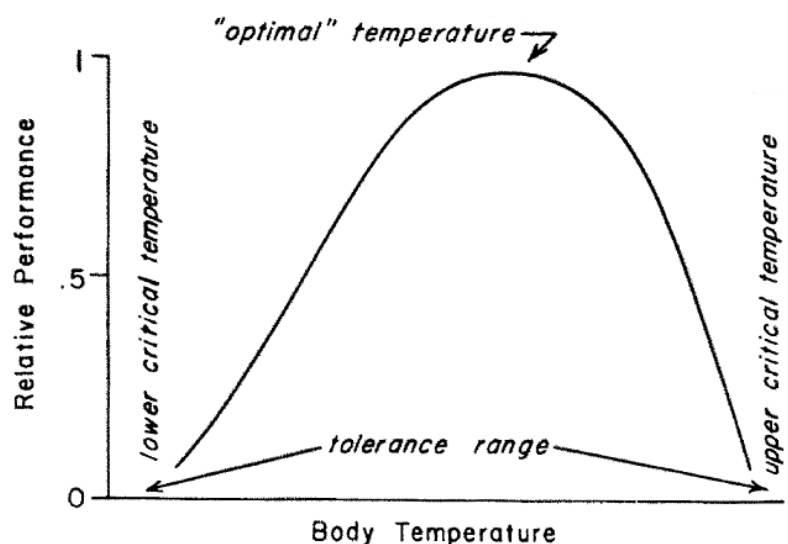
1. ÚVOD .....	7
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED .....	10
2.1 Teplotní ekologie plazů .....	10
2.2 Úvod do postprandiální termofilie .....	11
3. METODIKA .....	16
4. VÝSLEDKY .....	18
4.1 Přítomnost a absence PPT u jednotlivých skupin plazů .....	19
4.2 Výskyt PPT u juvenilních a adultních jedinců .....	20
4.3 Výskyt PPT v závislosti na průměrné hmotnosti adultních jedinců .....	21
4.4 Výskyt PPT v závislosti na typu podávané potravy .....	23
4.5 Výskyt PPT v závislosti na způsobu měření tělesné teploty ...	24
4.6 Výskyt PPT v závislosti na teplotních podmínkách v pokusu	25
5. DISKUSE .....	26
6. ZÁVĚR .....	29
7. SEZNAM LITERATURY .....	30

# 1. ÚVOD

Teplota je zřejmě nejdůležitější ekofyziologická proměnná ovlivňující aktivitu ektotermních organismů (Angilleta et al., 2002). Teplo produkované vlastním metabolismem je spíše záležitostí endotermních organismů a u plazů je minimální (Ruben, 1976). Relativně úzké rozmezí tělesné teploty udržují ektotermní organismy behaviorálními mechanismy (Huey, 1982). Nejčastěji regulují tělesnou teplotu aktivním vyhledáváním teplejších nebo chladnějších míst (Huey, 1991).

Výjimku tvoří několik druhů kraitů z čeledi *Pythonidae*. Samice při inkubaci vajíček vyvíjejí rytmickými svalovými kontrakcemi relativně vysokou a stálou teplotu. Vyšší teplota urychluje inkubaci a příznivě ovlivňuje vitalitu mláďat. Toto bylo pozorováno v laboratorních (Hutchison et al., 1966) i přírodních podmínkách (Slip et Shine, 1988). Některé větší druhy plazů dovedou uchovat metabolické teplo. Kupříkladu kožatka velká (*Dermochelys coriacea*) udržuje tělesnou teplotu až o 18°C vyšší než je teplota okolí. Úniku tepla produkovaného svalovou prací brání silná izolace, velké tělo a protiproudový cévní systém v končetinách. Tyto adaptace dovolují kožatkám obývat chladná prostředí. (Frair et al., 1972).

Huey a Stevenson (1979) vyjádřili závislost tělesné teploty a relativní aktivity jedince křivkou (Obr.1). Ektotermní organismy se snaží udržovat tělesnou teplotu co nejbliže teplotnímu optimu ( $T_o$ ), při kterém je aktivita jedince nejvyšší. Při překročení kritického teplotního minima nebo maxima organismus hyne.



Obr. 1 Obvyklá forma vztahu mezi tělesnou teplotou a výkonností u ektotermních organismů (Huey a Stevenson, 1979)

Teplotní režimy ektotermních živočichů jsou dynamické a ovlivněné řadou faktorů, mezi které patří aktuální kondice jedince, kompetice, riziko predace, reprodukční status, vodní bilance, svlekový cyklus a denní i sezonní režim (Huey, 1982; Peterson et al., 1993). Sezonní klimatické výkyvy tráví plazi v úkrytech ve stavu dormance. Zimní období s teplotami pod bodem mrazu přečkávají hibernací (Ultsch, 1989), v létě během vysokých teplot a období sucha estivují (Gregory, 1982).

Efektivita termoregulace také závisí na prostředí, ve kterém jedinec žije. Ektotermní organismy obývající otevřené plochy mají k dispozici značnou heterogenitu teplotního prostředí, která jim umožňuje termoregulovat přesněji než organismům s noční aktivitou (Huey, 1974) a ektotermním živočichům žijícím v hustém porostu, kde sluneční záření jen těžko proniká do spodních pater (Vitt et al., 1997). Jsou známy případy, kdy příslušníci jednoho druhu praktikují odlišné termoregulační chování, pokud žijí v odlišných prostředích (Huey, 1982).

Tělesná teplota ovlivňuje vývoj jedince, jeho růst, chování i reprodukci (Huey et Steveson, 1979; Huey, 1982). Například při laboratorních pokusech bylo zjištěno, že typ obranné reakce agam *Agama savignyi* a *A. pallida* závisí na tělesné teplotě jedince. Při vyšších teplotách vzrůstá pohybová výkonnost a agamy volily útek, při nižších teplotách zůstávaly na místě a chovaly se vůči predátorovi agresivně (Hertz et al., 1982).

Jedním z projevů plasticity chování při výběru optimální tělesné teploty je situace, kdy někteří plazi po příjmu potravy vyhledávají vyšší teplotu prostředí než ve stavu, který příjmu potravy předchází. Takové chování se označuje jako postprandiální termofilie. Od chvíle, kdy toto chování jako první zdokumentovali Cowles a Bogert (1944), byla zveřejněna celá řada prací, které zjišťovaly přítomnost tohoto jevu u vybraných druhů plazů. Dodnes však existuje jistá kontroverze o rozšíření a obecné existenci postprandiální termofilie mezi plazy. Wall a Shine (2008) ve své práci pokládají výsledky dosavadních experimentů za ne zcela jednoznačné a zobecnitelné, jelikož většina experimentů byla provedena v laboratorních podmínkách, které příliš zjednodušují přirozené prostředí, jež daný druh obývá. Chování jedinců v pokusu je ovlivněno i konkrétní koncepcí teplotního gradientu.



Cílem mé bakalářské práce bylo vypracovat přehled dosavadních prací, které se zabývají postprandiální termofilii u plazů, včetně všech faktorů ovlivňujících toto chování, analyzovat dosavadní výsledky a navrhnout další směřování výzkumu.

## 2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 2.1 Teplotní ekologie plazů

Termoregulace se vyvinula jako prostředek k udržení výkonnosti v teplotně nestálém prostředí (Huey et Slatkin, 1976). Organismus, který reguluje svou tělesnou teplotu, si zároveň zajišťuje co nejvyšší možnou úroveň výkonnosti (Angilletta et al., 2009). První terénní studie zabývající se teplotní ekologií plazů zdůraznila přesnost, s jakou plazi regulují tělesnou teplotu (Cowles et Bogert, 1944). Obecné rozšíření precizního termoregulačního chování však bylo zpochybněno v 60. letech 20. století objevením několika plazů, především tropických a nočních, kteří během své aktivity netermoregulují pečlivě (e.g. Ruibal, 1961). Následné terénní a laboratorní analýzy ukázaly, že přesnost termoregulace, včetně vnitrodruhových rozdílů, je ovlivněna řadou specifických faktorů, například kompetitory, predátory, dosažitelností potravy, denní dobou, počasím a různorodostí prostředí. Predátoři a kompetitoři mohou omezit přístup ke zdrojům tepla nebo chladným místům, jež umožňují termoregulaci. Místa vhodná k usměrňování teploty mohou být nedostupná nebo příliš vzdálená od zdrojů potravy a přírodní podmínky mohou být periodicky nevhodné k aktivitě. Navíc termoregulace je časově náročná a může jedince vystavit značným rizikům (Huey, 1982).

Plazi k regulaci tělesné teploty využívají několik termoregulačních mechanismů (Angilletta et al., 2009). Teplotu mohou regulovat fyziologicky, s využitím evaporace, vlastního metabolismu a změn v krevním oběhu. Morfologické aspekty, které plazi využívají k termoregulaci, jsou změny v zabarvení pokožky a velikost a tvar těla (Angilletta et al., 2009). Nejnápadnější je behaviorální termoregulace, kdy jedinec usměrňuje tělesnou teplotu aktivním pohybem mezi teplejšími a chladnějšími místy (Huey et Slatkin, 1976).

## 2.2 Úvod do postprandiální termofilie

Postprandiální termofilie je chování, které bylo pozorováno nejen u plazů, ale také u obojživelníků (e.g. Gvoždík, 2003), ryb (e.g. Brett, 1971) a dokonce i u bezobratlých (Petersen et al., 2011). Ektotermní obratlovci projevují postprandiální termofilii aktivním vyhledáváním teplotně příznivých mikrohabitatů, které jim umožňují zvýšit tělesnou teplotu po příjmu potravy (Tsai et Tu, 2005). Ačkoliv je toto chování u plazů poměrně široce zpracováno a dobře známé je zejména u některých druhů hadů, není mezi plazy všudypřítomné (e.g. Kitchell, 1969; Lysenko et Gillis, 1980; Sievert, 1989; Tu et Hutchison, 1995). V některých případech dokonce jeden poddruh projevuje postprandiální termofilii, zatímco další poddruh nikoli (Lysenko et Gillis, 1980).

Jako první toto chování popsali Cowles a Bogert (1944), kteří během laboratorního pokusu zaznamenali nejvyšší frekvenci kálení leguánka *Sceloporus magister* při tělesných teplotách 37–38 °C, ačkoliv preferovaná tělesná teplota během krmení byla 30 °C. Regal (1966) ve své práci zdokumentoval termofilní chování hrozně královského *Boa constrictor*, který se bezprostředně po nakrmení přemístil do blízkosti tepelného zdroje. Podobné chování u téhož druhu pozoroval také McGinnis a Moore (1969).

Gatten (1974) poskytl dvěma druhům želv potravu převážně rostlinného původu a sledoval změny tělesných teplot vyvolané krmením. U želvy nádherné *Pseudemys scripta* naměřil statisticky průkazný 4,5 °C nárůst tělesné teploty související s příjmem potravy a u želvy karolínské *Terrapene ornata* 1,5 °C teplotní navýšení. Rozdíl v postprandiálním chování těchto druhů želv z čeledi *Emydidae* pravděpodobně souvisí s rozdílnými habitaty, které druhy ve volné přírodě obývají, nebo také se snížením mobility želv v důsledku příjmu potravy (Gatten, 1974). Téměř 4 °C rozdíl pre- a postprandiálních tělesných teplot zaznamenali Berec a Stará (2011, in prep.) u býložravého trnorepa skalního *Uromastix acanthinura*.

U juvenilních jedinců aligátora mississippského *Alligator mississippiensis* a krokodýla amerického *Crocodylus acutus* byla v podmínkách blízkých přirozenému prostředí prokázána přítomnost postprandiálního chování (Lang, 1979). Mláďata

aligátora udržovala po krmení výrazně vyšší a méně variabilní tělesnou teplotu než krokodýlí mláďata. Autor si interspecifickou odlišnost v termoregulačním chování vysvětluje menším množstvím přijaté stravy u krokodýlích mláďat a zejména rozdílným prostředím, které tyto druhy obývají. Aligátor obývá klima, ve kterém dochází ke zřetelným sezónním změnám teploty, proto by mohla být preference vyšších teplot po krmení výhodná (Lang, 1979). Dalšími druhy, u kterých byla zjištěna přítomnost postprandiální termofilie, jsou například ještěři dvounožka ostroretá *Lialis burtonis* (Bradshaw et al., 1980), slepýš křehký *Anguis fragilis* (Brown et Roberts, 2008) a anolis rudokrký *Anolis carolinensis*, u kterého Brown a Griffin (2005) popsali korelaci mezi velikostí těla a změnou v nárůstu postprandiální teploty. Větší samci preferovali vyšší postprandiální teploty než samice. Nárůst postprandiální teploty u anolise rudokrkého je částečně způsoben zvýšenou činností metabolismu (Brown et Au, 2009). Výskyt postprandiální termofilie u větších jedinců může být způsoben jejich vyššími nároky na vyšší teplotu, kterou větší jedinci potřebují, aby navýšili tělesnou teplotu o stejnou hodnotu jako menší jedinci za stejný čas (Angilletta et al., 2009).

Nejhorněji zastoupená skupina plazů v experimentech, které zjišťují postprandiální teplotní preference, jsou jednoznačně hadi. Následně po příjmu potravy vyhledávají teplejší mikrohabitaty například krajta diamantová *Morelia s. spilota* (Slip et Shine, 1988), užovka mokasínová *Nerodia s. sipedon* (Lutterschmidt et Reinert, 1990; Sievert et Andreadis, 1999), užovka zelená *Opheodrys aestivus* (Touzeau et Sievert, 1993) a hroznýšek červený *Charina bottae* (Dorcas et al., 1997). Studie provedená na několika příbuzných druzích z čeledi hroznýšovitých *Boidae*, konkrétně chřestýši západním *Crotalus atrox*, chřestýši černoocasém *Crotalus molossus* a chřestýši tygřím *Crotalus tigris*, prokázala vyšší tělesné teploty sytých hadů, než byly jejich preprandiální tělesné teploty (Beck, 1996). Také mláďata i dospělí jedinci užovky červené *Pantherophis guttatus* preferují v laboratorních podmínkách zvýšenou tělesnou teplotu během trávení potravy (Sievert et al., 2005).

Lysenko a Gillis (1980) ve své práci prokázali přítomnost postprandiální termofilie u zástupců poddruhu užovky proužkované *Thamnophis sirtalis parietalis*. Ve stejném pokusu však nebylo toto chování statisticky potvrzeno u jiného poddruhu

užovky proužkované *Thamnophis s. sirtalis*. V přírodních podmínkách je zvýšení tělesné teploty nejsnadněji dosažitelné sluněním. Místa vyhřátá slunečním zářením jsou obvykle nechráněná a poskytují minimum možností úkrytu před případnými predátory. Rizika související se zvyšováním tělesné teploty převažují u tohoto poddruhu možné přínosy spojené s vyšší efektivitou trávení (Lysenko et Gillis, 1980). Juvenilní jedinci stejného druhu byli užiti v pokusu, který navrhl Gibson (et al., 1989). Gibson (et al., 1989) v místnosti simulující přirozené prostředí sledoval preference ve výběru mezi dvěma typy úkrytů o rozdílné teplotě sytými užovkami proužkovanými. Mláďata užovky proužkované po podání potravy častěji využívala teplejší úkryty.

V literatuře je uváděno několik hypotéz výhodnosti postprandiální termofilie. Vyšší teplota preferovaná následně po krmení obecně zrychluje metabolismus a tím umožňuje získat živiny z potravy rychleji (Dorcas et al., 2004). Navýšením tělesné teploty dochází nejen k urychlení, ale také ke zvýšení efektivity trávení (e.g. Greenwald et Kanter, 1979; Lillywhite, 1987; Espinoza et Tracy, 1997). Jedinci vykazující toto chování se tak vyhýbají možným problémům pramenícím z nízké rychlosti trávení, která může vést ke hnilobě potravy v trávicím traktu (Regal, 1966), případně k hromadění částečně natrávené potravy v jícnu a žaludku, které zapříčiňuje masivní roztažení těchto orgánů, což může vést až k úhynu jedince (Harlow et al., 1976). U býložravých a insektivorních druhů plazů dochází vlivem vyšší tělesné teploty k nárůstu koeficientu stravitelnosti (Harlow et al., 1976; Harwood, 1979). Harlow (et al., 1976) pozoroval, že leguán pustinný *Dipsosaurus dorsalis* udržovaný v prostředí o konstantní teplotě vzduchu 28 °C po podání potravy hynul. Pitva ukázala, že potrava procházející trávicím traktem se vlivem nízké činnosti peristaltiky nedostala dále než do žaludku. Se vzrůstající teplotou se peristaltická činnost urychlovala a koeficient stravitelnosti se zvyšoval. Při teplotách 33, 37 a 41 °C byl naměřen koeficient stravitelnosti 54,3 %, 62,3 % a 69,5 % (Harlow et al., 1976).

Přímá závislost koeficientu stravitelnosti na tělesné teplotě je patrná i u insektivorních druhů, například u bičochvosta *Cnemidophorus tigris*, aligátorce *Gerrhonotus multicarinatus* a leguánka *Sceloporus occidentalis* (Harwood, 1979). Intenzita projevu postprandiální termofilie u druhů konzumujících potravu

živočišného původu je ovlivněna velikostí pozřeného sousta. V teplotním gradientu byla u dvanácti užovek červených *Elaphe guttata* měřena preferovaná teplota během půstu a následně po podání potravy, která činila 5 % a 10 % tělesné hmotnosti jedince. Výsledky studie ukázaly, že konzumace potravy dosahující 5 % tělesné hmotnosti daného jedince, nezpůsobuje statisticky průkazné navýšení postprandiální teploty. Zatímco hadi, kteří přijali potravu představující 10 % tělesné hmotnosti jedince, vyhledali po krmení průkazně vyšší teploty, než byly preferované teploty před krmením (Bontrager et al., 2006). Tracy et al. (2005) ve svém pokusu zkoumal teplotní preference leguána pustinného *Dipsosaurus dorsalis* v závislosti na druhu konzumované potravy. Leguán pustinný je převážně herbivor, který příležitostně přijímá i potravu živočišného původu. Leguáni, kteří byli krmeni rostlinnou stravou, vyhledali po krmení o 3,6 °C vyšší teplotu než leguáni, kterým byla podávána strava živočišného původu (Tracy et al., 2005). Preference vyšších teplot během nesnadného trávení rostlinné hmoty (Zimmerman et Tracy, 1989) pomáhá mimo jiné plazům udržovat střevní mikrosymbionty, kteří jim pomáhají trávit stěny rostlinných buněk (Troyer, 1991).

U mnohých druhů plazů však postprandiální termofilie prokázána nebyla. Z hadích druhů nebyla zjištěna například u heterodona obecného *Heterodon platirhinos* (Kitchell, 1969), užovky *Nerodia rhombifer* (Tu et Hutchison, 1995), chřestýšovce *Trimeresurus s. stejnegeri* (Tsai et Tu, 2005) a křovináře ostrovního *Bothrops insularis* (Bovo et al., 2010). Absence postprandiálního chování u posledně zmiňovaného druhu by mohla dle autora souviset s typem prostředí, ve kterém had žije. Křovinář ostrovní je striktní obyvatel lesních porostů. Na okrajích lesa a otevřených plochách, které nabízejí místa vhodná ke slunění, ale zároveň s sebou nesou vysoké riziko predace, se vyskytuje jen zřídka. Hammerson (1979) sledoval hodnoty preferovaných teplot před a po požití potravy u užovky křovinné *Masticophis lateralis*. Zaznamenal proměnlivější tělesnou teplotu hadů před krmením, ale rozdíl pre- a postprandiálních teplot nebyl statisticky průkazný.

Mezi ještěry, u nichž nebylo prokázáno termofilní chování vyvolané příjmem potravy, patří gekončík noční *Eublepharis macularius* (Autumn et Nardo, 1995), leguánek *Sceloporus jarrovi* (Schuler et al., 2011) či leguánek obojkový *Crotaphytus*

*collaris* (Sievert, 1989). V přírodních podmínkách nebylo toto chování pozorováno ani u želvy kajmanky dravé *Chelydra serpentina* (Brown et Brooks, 1991).

### 3. METODIKA

Pro vypracování bakalářské práce jsem vyhledala odborné články pomocí serveru Web of Knowledge a internetového vyhledávače Google Scholar. Do vyhledávače jsem zadala klíčová slova: „postprandial thermophily“, „preferred body temperature“, „feeding“, „reptile“, „thermoregulation behaviour“. Z nabídnutých odborných článků jsem po přečtení abstraktu vybrala ty, které odpovídaly potřebám mé práce, a popřípadě dohledala další pomocí možnosti „související články“.

V programu Microsoft Office Excel jsem vytvořila tabulku s faktory, které ovlivňují postprandiální termofilii u plazů. Sledovala jsem druh, na kterém byl prováděn konkrétní experiment a jeho taxonomické zařazení na úrovni řádu, respektive podřádu, čímž jsem si vytvořila čtyři skupiny: hady, ještěry, želvy a krokodýly. Zaznamenala jsem přítomnost či absenci postprandiální termofilie, případně rozdíl mezi preprandiální a postprandiální teplotou. Dále jsem sledovala věk zvířat, konkrétně zda pokusnou skupinu tvořili juvenilní nebo adultní jedinci, a průměrnou hmotnost pokusných jedinců.

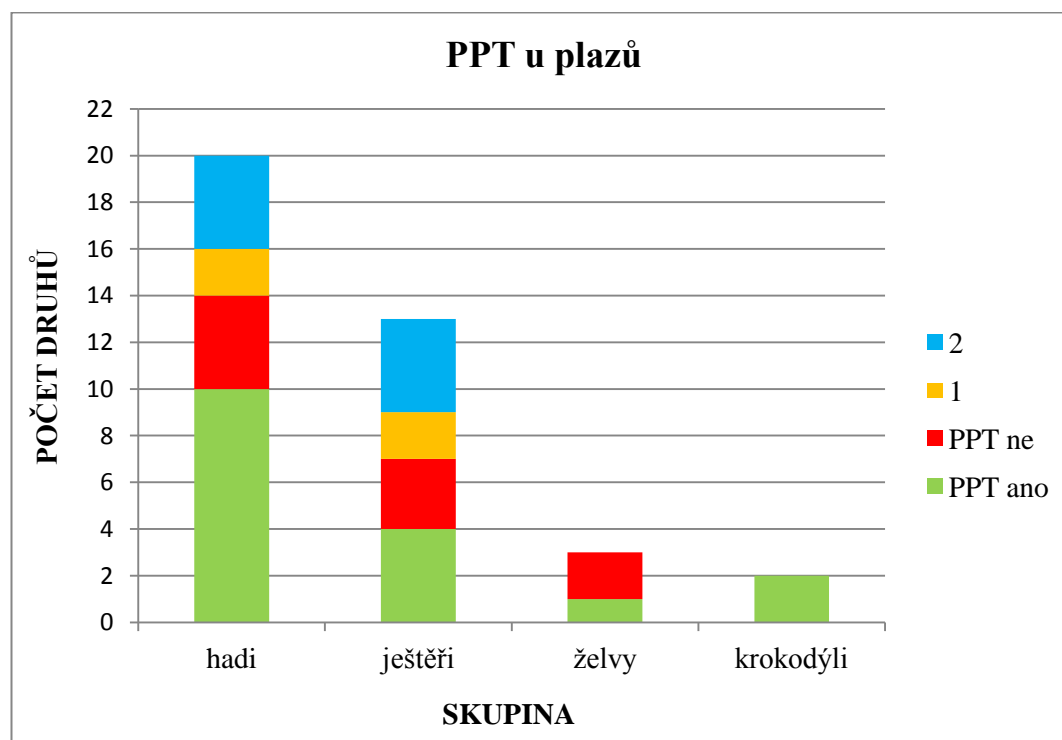
Další faktor, o který jsem se zajímala, byl druh poskytované potravy v experimentech, který jsem rozdělila do tří skupin na potravu rostlinnou, potravu tvořenou bezobratlými (převážně se jednalo o potměníka *Zophobas morio* a cvrčky z rodu *Gryllus*) a potravu složenou z obratlovců (převážně zástupci řádu *Rodentia*). Uvedla jsem, jakým způsobem byla měřena teplota a v jakých podmínkách experiment probíhal. Různé způsoby měření teploty v pokusech jsem zařadila do tří skupin: teplota substrátu, povrchová teplota (do této kategorie jsem zahrnula kloakální teploty a teploty naměřené pomocí teploměrů připevněných na vnější straně těla) a podpovrchová teplota (jedinci byl teploměr implantován, například pod kůži). Rozeznávala jsem tři typy podmínek, ve kterých pokus probíhal, a to podmínky laboratorní, které jsem dále rozdělila dle rozvržení teploty prostředí buďto na teplotní gradient, nebo department, a podmínky přírodní (pokus byl proveden v přirozeném prostředí, které druh obývá, nebo ve venkovních podmínkách simulující přirozené prostředí). Některé parametry však nebyly uvedeny ve všech článcích.



Poté jsem procentuálně vyhodnotila přítomnost či absenci postprandiální termofilie v závislosti na jednotlivých faktorech. Z důvodu nízkého počtu vstupních dat nebyly prováděny statistické testy zjištěných rozdílů.

## 4. VÝSLEDKY

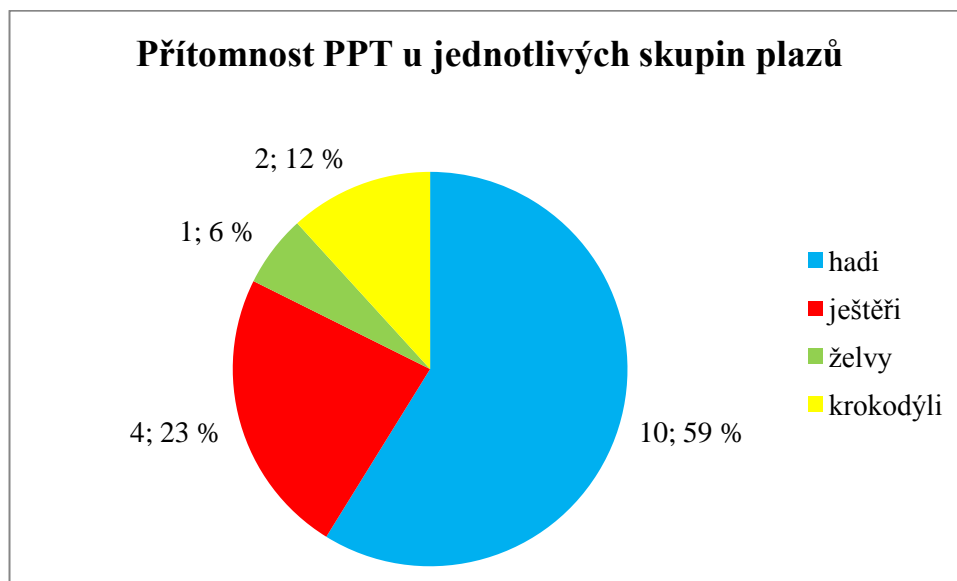
Celkem jsem vyhodnotila 31 prací, které se zabývaly postprandiálním chováním 38 druhů plazů. Přítomnost postprandiální termofilie (dále PPT) byla nejčastěji zjišťována u hadů (20 druhů). Řada prací se také věnovala ještěřům (13 druhů) a pouze tři druhy želv a dva druhy krokodýlů byly podrobeny experimentům zabývajícím se tímto chováním. Ve výsledcích některých prací, pocházejících zejména z 60. letech 20. století, tedy z doby, kdy se s výzkumem postprandiální termofilie začínalo, není jasně formulováno, zda daný druh toto chování v experimentu statisticky průkazně vykazoval (e.g. Regal, 1966; Mc Ginnis et Moore, 1969; Kitchell, 1969). Některé druhy v určitých podmínkách volily po podání potravy průkazně vyšší teploty, než byly teploty před krmením, ale následkem úpravy metodiky pokusu se již postprandiální termofilie znovu neprokázala (Blouin-Demers et Weatherhead, 2001; Bontrager et al., 2006; Wall et Shine, 2008), (Graf č. 1).



**Graf č. 1. Přítomnost/absence postprandiální termofilie u plazů. 1 – PPT prokázána jen za určitých podmínek, 2 – statisticky neprokázaná přítomnost PPT**

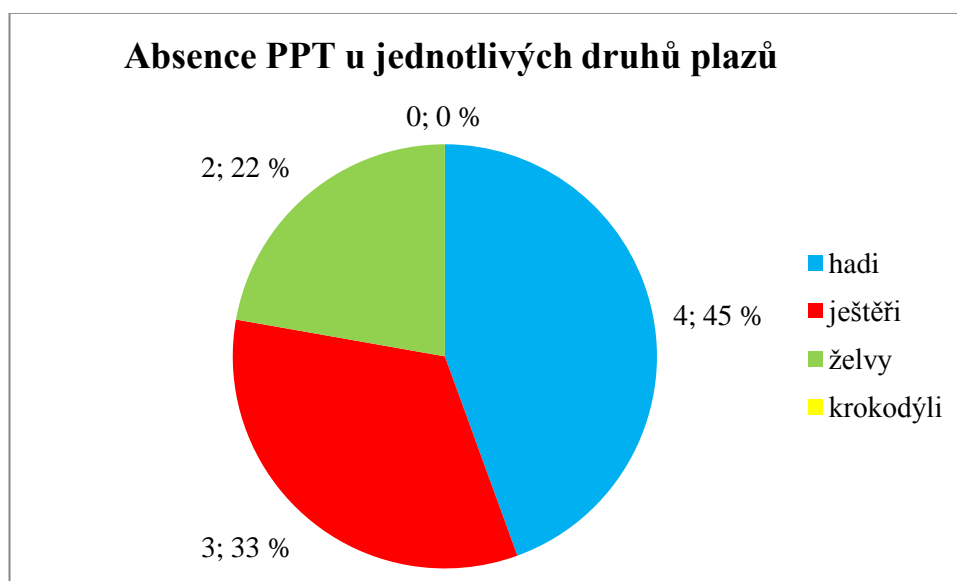
#### 4.1 Přítomnost a absence PPT u jednotlivých skupin plazů

U 17 druhů plazů byla prokázána postprandiální termofilie. Nejčastěji, v 59 % případů, projevovali preferenci vyšších teplot po krmení zástupci hadů. Následováni byli ještěři, mezi kterými byla PPT zjištěna u zástupců čtyř druhů (23 %), (Graf č. 2).



**Graf č. 2. Přítomnost PPT dle jednotlivých skupin plazů**

Naopak u zástupců devíti druhů přítomnost PPT prokázána nebyla. Konkrétně u zástupců čtyř druhů hadů, tří druhů ještěřů a dvou druhů želv (Graf č. 3).

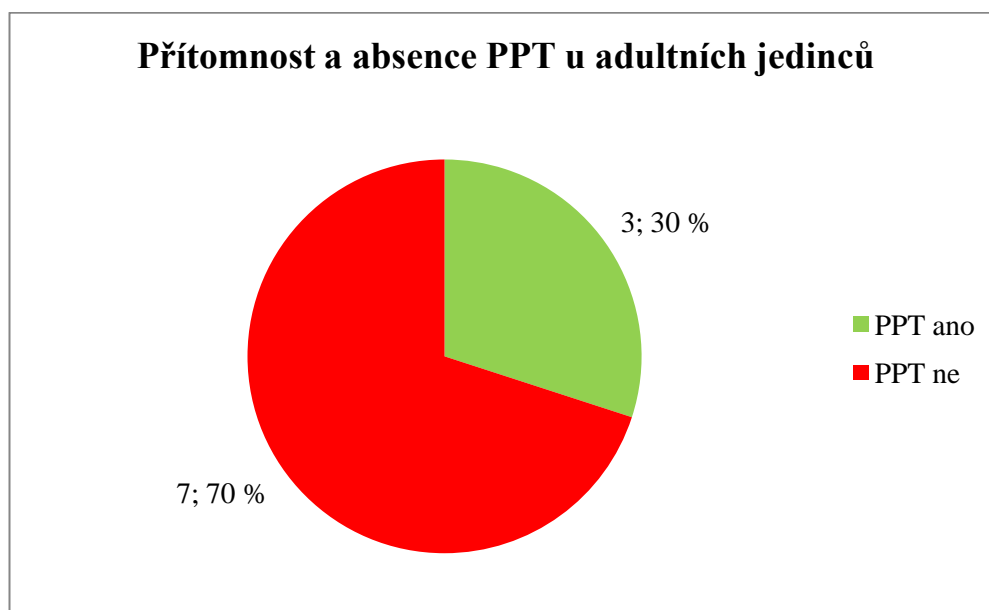


**Graf č. 3. Absence PPT dle jednotlivých skupin plazů**

## 4.2 Výskyt PPT u juvenilních a adultních jedinců

Postprandiální termofilie byla zjišťována u juvenilních zástupců pěti druhů plazů. Ve všech případech byla přítomnost tohoto chování statisticky prokázána.

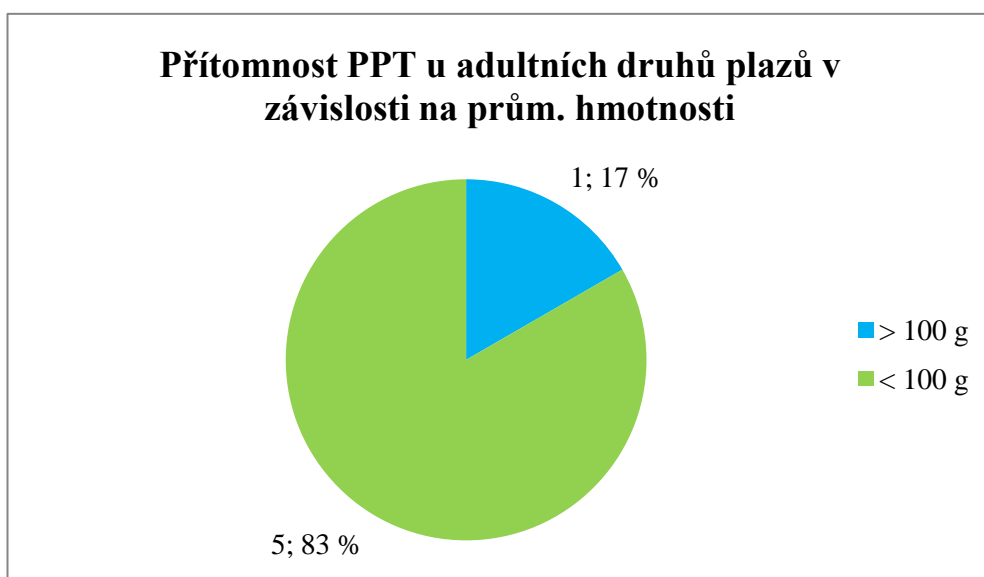
Preference postprandiálních teplot byly u 10 druhů zjišťovány pomocí adultních jedinců. Vyhledávání vyšší teploty následně po příjmu potravy tak bylo prokázáno u sedmi druhů (Graf č. 4).



Graf č. 4. Výskyt PPT u adultních zástupců plazích druhů

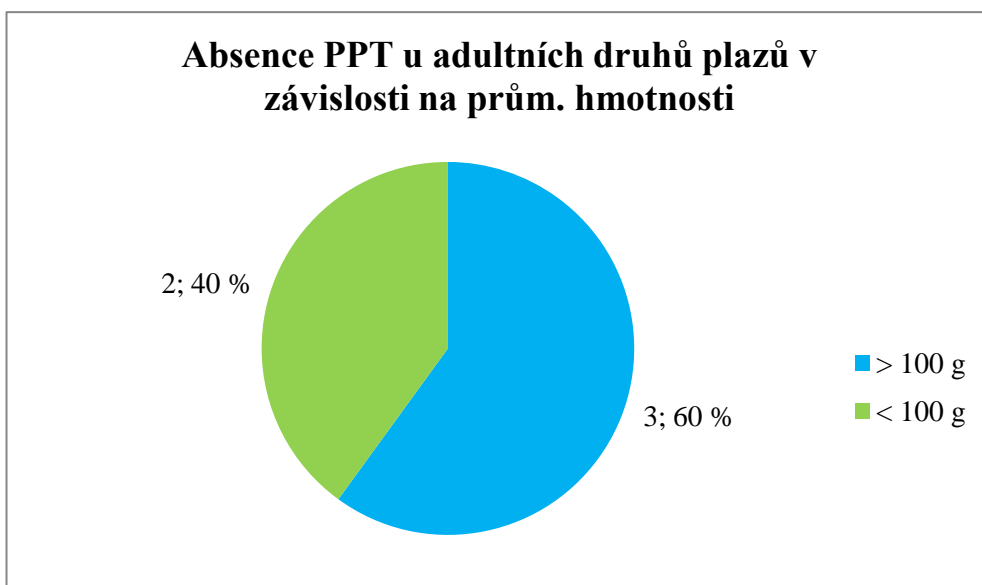
### **4.3 Výskyt PPT v závislosti na průměrné hmotnosti adultních jedinců**

Výsledky dosavadních prací naznačují možnost existence závislosti hmotnosti jedince na přítomnosti postprandiální termofilie. Zhodnotila jsem 11 prací s adultními jedinci, ve kterých autoři uvedli průměrnou hmotnost jedinců využitých v pokusu. Výskyt PPT jsem sledovala u skupin s průměrnou hmotností jedinců nižší než 100 g a vyšší než 100 g. Přítomnost PPT byla v experimentech, ve kterých průměrná hmotnost zástupců zkoumaného druhu překročila 100 g hranici, prokázána častěji, než u druhů s průměrnou hmotností nižší než 100 g, konkrétně v 5 případech ze 6, tedy v 83 % (Graf č. 5).



**Graf č. 5. Přítomnost PPT v závislosti na hmotnosti**

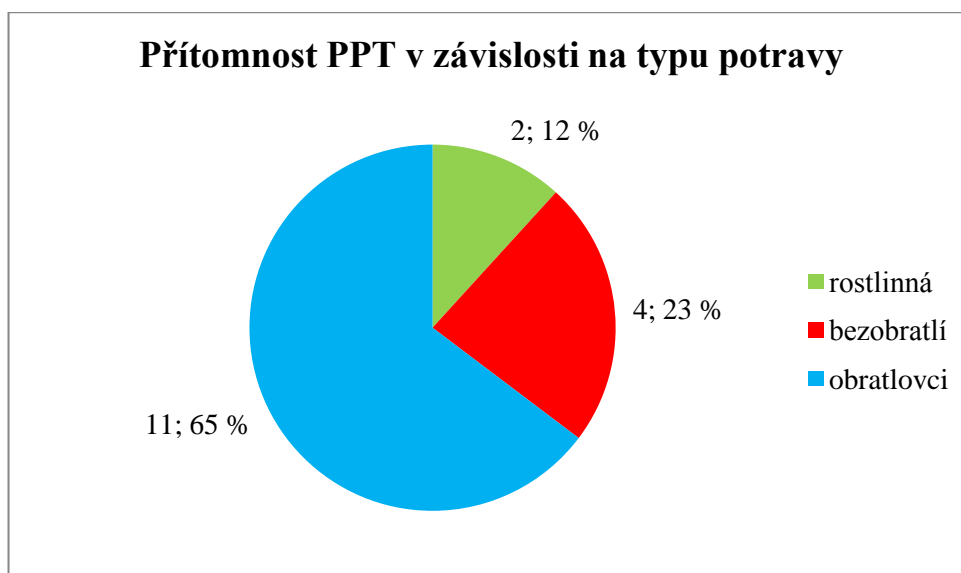
O něco málo častěji pak nebyla PPT zjištěna u druhů s průměrnou hmotností zástupců v pokusu menší než 100 g (Graf č. 6).



**Graf č. 6. Absence PPT v závislosti na hmotnosti**

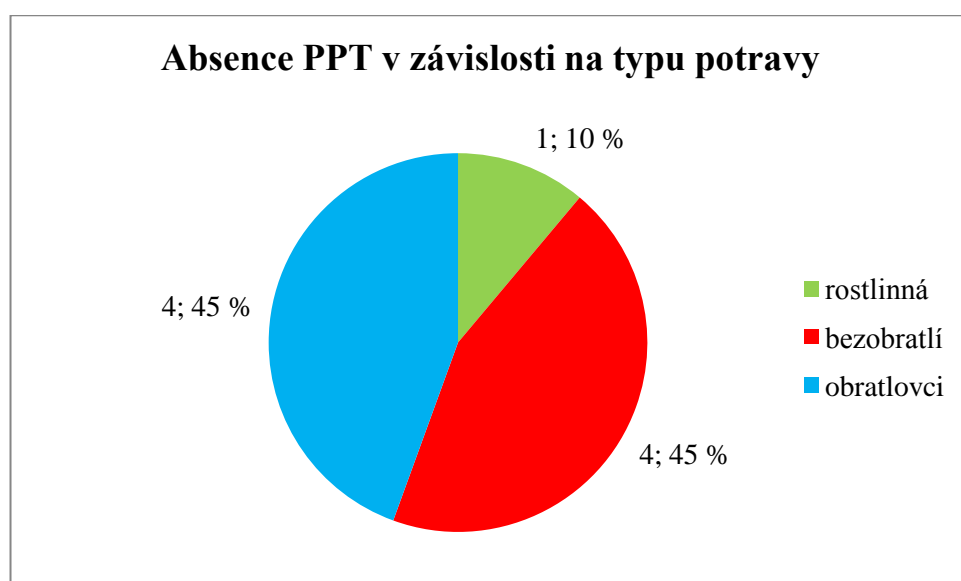
#### 4.4 Výskyt PPT v závislosti na typu podávané potravy

Nejčastěji byla přítomnost PPT prokázána u vertebratofágních druhů (Graf č. 7).



Graf č. 7. Přítomnost PPT v závislosti na typu potravy

Z devíti druhů, u kterých PPT nebyla prokázána a u kterých byl uveden typ potravy podávané v pokusu, byla čtyřem druhům podávána potrava složená z obratlovců a čtyřem druhům potrava z bezobratlých (Graf č. 8).

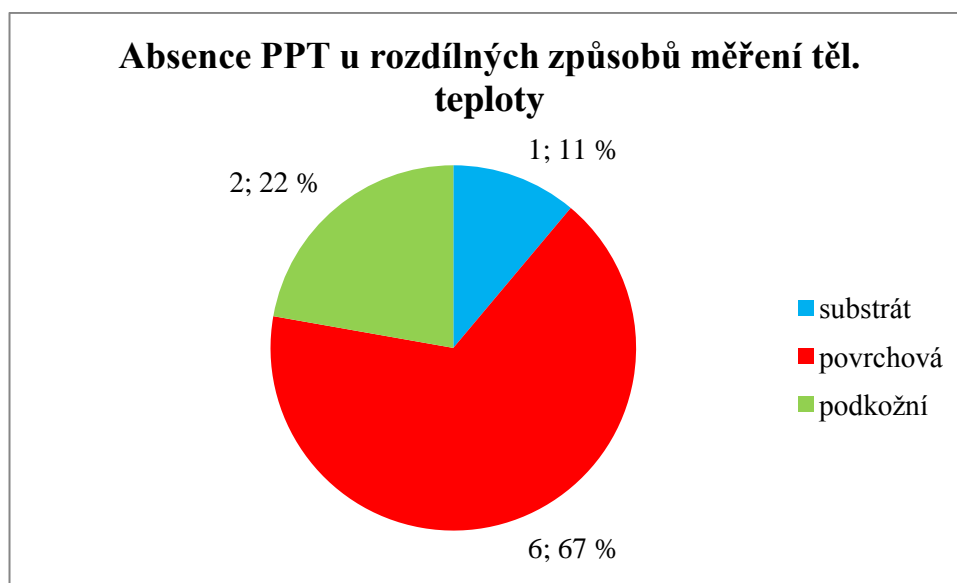


Graf č. 8. Absence PPT v závislosti na typu potravy

#### 4.5 Výskyt PPT v závislosti na způsobu měření tělesné teploty

Ve většině experimentů autoři měřili změny tělesné teploty před a po krmení na povrchu těla pokusných jedinců. Přítomnost PPT byla zaznamenána u všech způsobů měření zhruba ve stejné míře.

Přítomnost PPT se nejčastěji neprokázala při měření povrchové tělesné teploty (Graf č. 9).

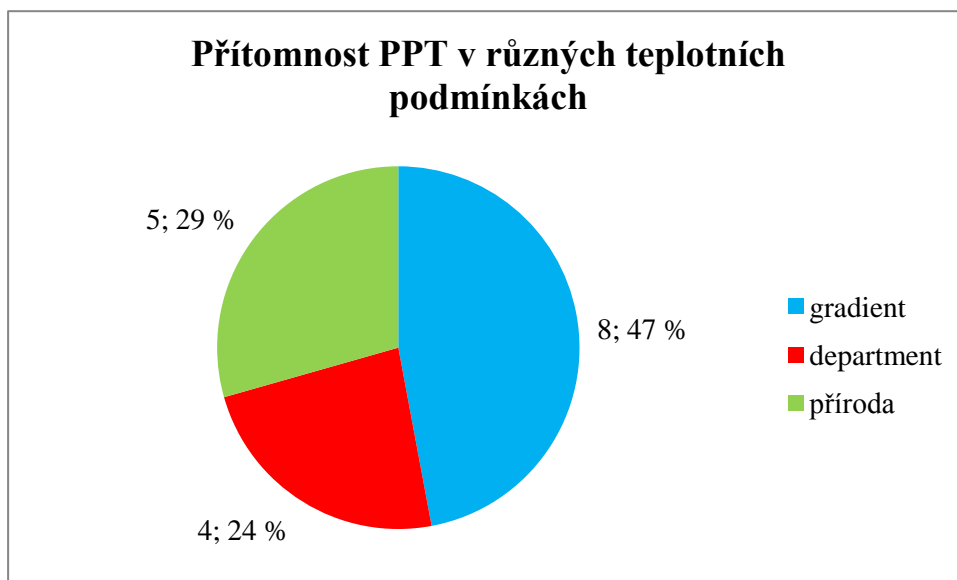


Graf č. 9. Absence PPT v závislosti na způsobu měření tělesné teploty



#### 4.6 Výskyt PPT v závislosti na teplotních podmínkách v pokusu

Ve většině experimentů využívali autoři pro zjištění výskytu postprandiálního termofilního chování teplotní gradient. Za těchto podmínek byla PPT prokázána u osmi druhů, tedy v 47 % případů (Graf č. 10).



**Graf č. 10. Přítomnost PPT v závislosti na teplotních podmínkách pokusu**

Absence PPT byla zjišťována přibližně u všech typů prostředí ve stejné míře.

## 5. DISKUSE

Zdá se, že mnoho ektotermních živočichů preferuje vyšší teploty následně po příjmu potravy. Přítomnost postprandiální termofilie je obvykle zkoumána v laboratorních podmínkách za využití teplotního gradientu. Otázkou je, zdali zvířata v tomto zjednodušeném prostředí vykazují stejné chování jako v přirozeném prostředí, které obývají. Laboratorní teplotní gradient je navržen jako zjednodušení přírodního prostředí, ve kterém se plazi mohou soustředit pouze na termoregulaci. V přírodě je ovšem termoregulační chování jednou z mnoha věcí (například reprodukce, antipredační chování, shánění potravy), na kterou musí plazi reagovat. Některé práce postprandiální termofilii u zkoumaných druhů v laboratorních podmínkách potvrdily, při opakování pokusu v přírodních podmínkách již postprandiální termofilie znovu prokázána nebyla (Wall et Shine, 2008; Blouin-Demers et Weatherhead, 2001). Blouin-Demers et Weatherhead (2001) popsali v teplotním gradientu postprandiální chování u užovky černé *Elaphe obsoleta obsoleta*. V přírodních podmínkách toto chování projevovala pouze část sledovaných jedinců.

Porovnání výsledků experimentů, které provedli Wall a Shine (2008) na 12 jedincích dvounožky ostroreté *Lialis burtonis* z tropické oblasti australského Severního teritoria, ukazují, že data naměřená v teplotním gradientu mohou být zavádějící a i drobná úprava v konceptu pokusu může významně ovlivnit výsledek studie. V prvním experimentu, provedeném v teplotním gradientu, volily syté dvounožky vyšší tělesné teploty, než jedinci nenakrmení. Vyšší teplotu však nevyhledávaly aktivně. Dvounožky byly po nakrmení pouze více sedentární, a proto se nevzdálily z teplejšího konce gradientu, do kterého byly po krmení umístěny. V druhém pokusu byli nasycení jedinci dáni na chladnější část teplotního gradientu. U těchto jedinců byla dokonce naměřena nižší tělesná teplota, než jakou vykazovali před krmením. V přírodních podmínkách byly naměřeny srovnatelné pre- a postprandiální tělesné teploty (Wall et Shine, 2008).

Na výsledky experimentů má vliv také lokalita, ze které pokusní jedinci, byť stejného druhu, pochází. Zástupci dvounožky ostroreté pocházející z oblasti ve státu Západní Austrálie, kde jsou průměrné teploty nižší než v Severním teritoriu,

vyhledávali vyšší postprandiální teploty (Bradshaw, et al., 1980) na rozdíl od dvouoček z tropické oblasti australského Severního teritoria (Wall et Shine, 2008). Předpokládá se, že výskyt postprandiální termofilie je výjimečný u plazů, kteří jsou aktivní při teplotách, které zároveň minimalizují dobu trávení potravy (Lang, 1979). Některé studie to dokládají (Hammerson, 1979).

Přítomnost postprandiální termofilie může být mimo jiné ovlivněna i velikostí konzumované potravy. Dokazuje to experiment, který na užovce červené *Elaphe guttata* provedli Bontrager et al. (2006). Při podání stravy, která dosahovala 5 % hmotnosti užovky, nebylo u juvenilních jedinců pozorováno významné navýšení postprandiální tělesné teploty. Postprandiální termofilie však byla zjištěna při podání potravy, která činila 10 % hmotnosti krmného jedince (Bontrager et al., 2006). Velikost potravy je tedy další faktor, který ovlivňuje přítomnost tohoto jevu a kterému by měla být ve všech experimentech věnována pozornost. Ovšem nejen velikost potravy, ale i její druh ovlivňuje přítomnost postprandiální termofilie v pokusech, jak dokládá experiment s leguánem pustinným *Dipsosaurus dorsalis*, viz kapitola Literární přehled (Tracy et al., 2005).

Tsai a Tu (2005) zdůrazňují vliv dostupnosti vody a soukromí jedinců v experimentu na výsledky experimentů. U chřestýšovce *Trimeresurus s. stejnegeri* sledovali preferované pre- a postprandiální teploty za různých podmínek. Postprandiální termofilii však pozorovali pouze v experimentu, během kterého měl had k dispozici dostatek vody a soukromí. Dehydratovaní jedinci vyhledávají obecně nižší teploty, aby předešli případným dalším ztrátám vody, které by ve vyšších teplotách měla za následek zvýšená respirace a evaporace.

Za povšimnutí stojí fakt, že ve všech experimentech, které se věnovaly postprandiální termofilii u juvenilních jedinců, byla její přítomnost prokázána. Zrychlené trávení, podporované vyššími teplotami, zřejmě umožňuje juvenilním plazům přijímat potravu v kratších intervalech a tím urychlit růst. Vyšší tělesná teplota také zvyšuje pohybovou výkonnost, která může být užitečná při úniku před predátory (Siewert et Andreadis, 1999).

Většina studií byla provedena pouze v laboratorních podmínkách na juvenilních nebo adultních jedincích o přibližně stejné velikosti. Přesto bylo ve výsledcích studií uvedeno, že postprandiální termofilie byla u daného druhu prokázána. Není pochyb, že především metodika pokusu ovlivňuje to, zda se u konkrétních zástupců druhu postprandiální termofilie vyskytuje, či nikoli. Proto by měli autoři zaznamenat co nejvíce okolností, které by mohly mít vliv na výsledek experimentu, a zejména dbát na správnou interpretaci výsledků. V dalších studiích by bylo vhodné zaměřit se na druhy, kterým v této problematice nebylo doposud věnováno mnoho pozornosti (například velké druhy, herbivorní druhy, želvy, krokodýli).

Experimenty by měly zkoumaným jedincům poskytnout podmínky, které se co nejvíce blíží přirozenému prostředí, ve kterém žijí. Vhodné by bylo dlouhodobější monitorování změn pre- a postprandiálních teplot u většího množství jedinců, zejména při experimentech v přirozeném prostředí, jelikož zdánlivá absence PPT v přírodě nemusí nutně znamenat její neexistenci u druhu. Může být zapříčiněna pouze momentální reakcí jedince na další biotické nebo abiotické faktory, které aktuální využití postprandiální termofilie limitují nebo nedovolují (například výskyt predátorů, nevhodný mikrohabitat, teritorialita samců).

## 6. ZÁVĚR

Postprandiální termofilie je mezi plazy v přírodě pravděpodobně rozšířena méně, než je aktuálně prezentováno. Většina studií poskytuje pouze data získaná při měření v umělém teplotním gradientu, která závisí na konkrétní metodice experimentu. Chování plazů v těchto zjednodušených podmínkách se neshoduje s chováním, které vykazují v přírodě, kde je jedinec ovlivňován řadou dalších faktorů (reprodukce, antipredační chování, dostupnost potravy a jiné).

Budoucí výzkumy týkající se teplotní ekologie ektotermních organismů by měly klást zvláštní důraz na podobu teplotního gradientu a metodiku pokusu. Sledovaným jedincům by měl být během pokusu poskytnut mikrohabitat, který se co největší měrou podobá preferovanému prostředí v přírodě. K užítku by také bylo zahrnout do pokusu jedince různého stáří a co největšího velikostního rozpětí.

## 7. SEZNAM LITERATURY

ANGILLETTA, M.J., Jr., NIEWIAROWSKI, P.H., NAVAS, C.A., 2002. *The evolution of thermal physiology in ectotherms*. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249–268.

AUTUMN, K., DE NARDO, D.F., 1995. *Behavioral Thermoregulation Increases Growth Rate in a Nocturnal Lizard*. *Journal of Herpetology*, 29, 157–162.

BECK, D.D., 1996. *Effects of feeding on body temperatures of rattlesnakes: a field experiment*. *Physiological Zoology*, 69, 1442–1455.

BEREC, M., STARÁ, Z., in prep. *Postprandial thermophily in spiny-tailed agama, Uromastyx acanthinura: size does matter*.

BLOUIN-DEMERS, G., WEATHERHEAD, P.J., 2001. *An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta**. *Journal of Animal Ecology*, 70, 1006–1013.

BONTRAGER, L.R., JONES, D.M., SIEVERT, L.M., 2006. *Influence of meal size on postprandial thermophily in cornsnakes, *Elaphe guttata**. *Transactions of Kansas Academy of Sciences*, 109, 184–190.

BOVO, R.P., MARQUES, O.A.V., ANDRADE D.V., 2010. *Does gestation or feeding affect the body temperature of the golden lancehead, *Bothrops insularis* (Squamata: Viperidae) under field conditions?* *Zoologia*, 27, 973–978.

BRADSHAW, S.D., GANS, C., SAINT GIRONS, H., 1980. *Behavioral thermoregulation in a pygopodid lizard, *Lialis burtonis**. *Copeia*, 4, 738–743.

BRETT, J.R., 1971. *Energetic responses of salmon to temperature: a study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)*. *American Zoology*, 11, 99–113.

BROWN, R.P., AU, T., 2009. *The influence of metabolic heat production on body temperature of a small lizard, Anolis carolinensis*. Comparative Biochemistry and Physiology 153, 181–184.

BROWN, G. P., BROOKS, R.J., 1991. *Thermal and behavioral responses to feeding in freeranging turtles, Chelydra serpentina*. Journal of Herpetology, 25, 273–278.

BROWN, R.P., GRIFFIN, S., 2005. *Lower selected body temperatures after food deprivation in the lizard Anolis carolinensis*. Journal of Thermal Biology 30, 79–83.

BROWN, R.P., ROBERTS, N., 2008. *Feeding state and selected body temperatures in the slow-worm (Anguis fragilis)*. Herpetological Journal 18, 59–62.

COWLES, R.B., BOGERT, C.M., 1944. *A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles*. Iguana, 13, 53–60.

DORCAS, M.E., HOPKINS, W.A., ROE, J.H., 2004. *Effects of Body Mass and Temperature on Standard Metabolic Rate in the Eastern Diamondback Rattlesnake (Crotalus adamanteus)*. Copeia, 1, 145–151.

DORCAS, M. E., PETERSON, C.R., FLINT, M.E.T., 1997. *The thermal biology of digestion in rubber boas (Charina bottae): physiology, behavior and environmental constraints*. Physiological Zoology, 70, 292–300.

ESPINOZA, R.E., TRACY, C.R., 1997. *Thermal biology, metabolism, and hibernation*. Pp. 149–184, In: Ackerman, L.J., (ed.). The Biology, Husbandry and Health Care of Reptiles. Vol. 1. Biology of Reptiles. T.F.H. Publ., Neptune City, NJ.

FRAIR, W., ACKMAN, R.G., MROSOVSKY, N., 1972. *Body Temperatures of Dermochelys coriacea: Warm Turtle from Cold Water*. Science, 177, 791–793.

GATTEN, JR., R. E., 1974. *Effect of nutritional status on the preferred body temperature of the turtles Pseudemys scripta and Terrapene ornata*. Copeia, 1974, 912–917.

GIBSON, A.R., SMUCNY, D.A., KOLLAR, J., 1989. *The effects of feeding and ecdysis on temperature selection by young garter snakes in a simple thermal mosaic*. Canadian Journal of Zoology, 67, 19–23.

GREENWALD, O.E., KANTER, M.E., 1979. *The Effects of Temperature and Behavioral Thermoregulation on Digestive Efficiency and Rate in Corn Snakes (Elaphe guttata guttata)*. Physiological Zoology, 52, 398–408.

GREGORY, P.T., 1982: *Reptilian hibernation*. In Gans, C., Pough, F.H. (eds.). Biology of Reptilia, 13, Physiology D, Physiological Ecology, 53–154. New York, Academic Press.

GVOŽDÍK, L., 2003. *Postprandial thermophily in the Danube crested newt, Triturus dobrogicus*. Journal of Thermal Biology, 28, 545–550.

HAMMERSON, G.A., 1979. *Thermal ecology of the striped racer, Masticophis lateralis*. Herpetologica, 35, 267–273.

HARLOW, H.J., HILLMAN, S., HOFFMAN, J., 1976. *The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard, Dipsosaurus dorsalis*. Journal of Comparative Physiology, 111, 1–6.

HARWOOD, R.H., 1979. *The effect of temperature on the digestive efficiency of three species of lizards, Cnemidophorus tigris, Gerrhonotus multicarinatus and Sceloporus occidentalis*. Comparative Biochemistry and Physiology, 63(A), 417–433.

HERTZ, P.E., HUEY, R.B., NEVO, E., 1982. *Fight versus flight: Body temperature influences defensive response of lizard*. Animal Behaviour, 30, 676–679.

HUEY, R.B., 1974. *Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs*. Science, 184, 1001–1003.



HUEY, R. B., SLATKIN, M., 1976. *Cost and benefits of lizard thermoregulation*. Quarterly Review of Biology, 51, 363–384.

HUEY R.B, STEVENSON R.D., 1979. *Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: Discussion of approaches*. American Zoology, 19, 357–366.

HUEY, R.B., 1982. *Temperature, physiology, and the ecology of reptiles*. In Gans, C., Pough, F. H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, 12. New York, Academic Press, 25–91.

HUEY, R.B., 1991. *Physiological consequences of habitat selection*. American Naturalist, 137, 91–115.

HUTCHISON, V.H., DOWLING, H.G., VINEGAR, A., 1966. *Thermoregulation in a brooding female Indian Python, Python molurus bivittatus*. Science, 151, 694–696.

KITCHELL, J.F., 1969. *Thermophilic and thermophobic responses of snakes in a thermal gradient*. Copeia, 1969, 189–191.

LANG, J.W., 1979. *Thermophilic response of the American alligator and the American crocodile to feeding*. Copeia, 1979, 48–59.

LILLYWHITE, H.B., 1987. *Temperature, energetics, and physiological ecology*. In: Seigel, R.A., Collins, J.T., Novak, S.S., (eds.). *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw-Hill Publ., New York, NY, 422–477.

LUTTERSCHMIDT, W.I., REINERT, H.K., 1990. *The effect of ingested transmitters upon the temperature preference of the northern water snake, Nerodia s. sipedon*. Herpetologica, 46, 39–42.

LYSENKO, S., GILLIS, J.E., 1980. *The effect of ingestive status on the thermoregulatory behavior of *Thamnophis sirtalis sirtalis* and *Thamnophis sirtalis parietalis**. Journal of Herpetology, 14, 155–159.

MCGINNIS, S.M., MOORE, R.G., 1969. *Thermoregulation in the boa constrictor Boa constrictor*. *Herpetologica*, 25, 38–45.

PETERSEN, A.M., CHIN, W., FEILICH, K.L., JUNG, G., QUIST, J.L., WANG, J., ELLERBY, D.J., 2011 [online]. *Leeches run cold, then hot*. *Biology Letters*. Dostupný z WWW: < <http://171.66.127.192/content/7/6/941.short>>

PETERSON, C.R., GIBSON, A.R., DORCAS, M.E., 1993. *Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation*. In Seigel, R.A., Collins, J.T. (Eds.), *Snakes: Ecology & Behavior*. McGraw-Hill, New York, 241–314.

REGAL, P.J., 1966. *Thermophilic response following feeding in certain reptiles*. *Copeia*, 1966, 588–560.

RUBEN, J.A., 1976. *Aerobic and anaerobic metabolism during activity in snake*. *Journal of Comparative Physiology*, 109, 147–157.

RUIBAL, R., 1961. *Thermal relations of five species of tropical lizards*. *Evolution*, 15, 98–111.

SCHULER, M.S., SEARS, M.W., ANGILLETTA, M.J., 2011. *Food consumption does not affect the preferred body temperature of Yarrow's spiny lizard (Sceloporus jarrovi)*. *Journal of Thermal Biology*, 36, 112–115.

SIEVERT, L.M., 1989. *Postprandial temperature selection in *Crotaphytus collaris**. *Copeia*, 1989, 987–993.

SIEVERT, L.M., ANDREADIS, P., 1999. *Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon**. *Journal of Thermal Biology*, 24, 51–55.

SIEVERT L.M., JONES D.M., PUCKETT, M.W., 2005. *Postprandial thermophily, transit rate, and digestive efficiency of juvenile cornsnakes, *Pantherophis guttatus**. *Journal of Thermal Biology*, 30, 354–359.

- SLIP, D.J., SHINE, R., 1988. *Thermophilic response to feeding of the diamond python, Morelia s. spilota (Serpentes: Boidae)*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 89A, 645–650.
- TOUZEAU, T., SIEVERT, L.M., 1993. *Postprandial thermophily in rough green snakes (Opheodrys aestivus)*. *Copeia*, 4, 1174–1176.
- TRACY, C.R., FLACK, K.M., ZIMMERMAN, L.C., ESPINOZA, R.E., 2005. *Herbivory imposes constraints on voluntary hypothermia in lizards*. *Copeia*, 2005, 12–19.
- TROYER K., 1991. *Role of microbial cellulose degradation in reptile nutrition*, pp. 311–325. *In: Biosynthesis and biodegradation of cellulose*. Haigler, C.H., Wimer, P.J., (eds.). Dekker, New York
- TSAI, T.S., TU, M.C., 2005. *Postprandial thermophily of Chinese green tree vipers, Trimeresurus s. stejnegeri: interfering factors on snake temperature selection in a thigmothermal gradient*. *Journal of Thermal Biology*, 30, 423–430.
- TU, M.C., HUTCHISON, V.H., 1995. *Lack of postprandial thermophily in diamondback water snakes (Nerodia rhombifera)*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 110(A), 21–25.
- ULTSCH, G.R., 1989. *Ecology and physiology of hibernation and overwintering among freshwater fishes, turtles, and snakes*. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 64, 435–516.
- VITT, L.J., ZANI, P.A., LIMA, A.C.M., 1997. *Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of Kentropyx calcarata (Teiidae) and Mabuya nigropunctata (Scincidae) in th Curua'-Una of Brazil*. *J. Trop. Ecol.*, 13, 199–220.
- WALL, M., SHINE, R., 2008. *Post-feeding thermophily in lizards (Lialis burtonis Gray, Pygopodidae): Laboratory studies can provide misleading results*. *Journal of Thermal Biology*, 33, 274–279.

ZIMMERMAN, L.C., TRACY, C.R., 1989. *Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles*. *Physiological Zoology*, 62, 374–409.