

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Bergmannovo pravidlo: současná perspektiva

Bakalářská práce

Veronika Myšková

Vedoucí práce: Mgr. František Špoutil, Ph.D.

České Budějovice 2013

Myšková V., 2013: Bergmannovo pravidlo: současná perspektiva [Bergman's rule: contemporary perspective. Bc. Thesis, in Czech., 38 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Bergman's rule is a well-known biogeographic generalizations more than 150 years old, but still popular. Its popularity in the field of recent research, however, reflected on its validity. The rule is often redefined, or entirely questioned. This thesis aims to evaluate contemporary research on Bergman's rule, to judge whether this theory is valid or not and to suggests further possibilities of research to prove so.

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 Přírodovědeckou fakultou] elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 26. 4.2013

podpis

*V*ěnováno mému dědečkovi...

Poděkování

Velmi děkuji mému školiteli Františku Špoutilovi, že mi ukázal, že svět není jednoduchý, ale naopak velmi složitý. Za jeho ochotu a pomoc při práci a také za zdravou kritiku. Díky Janu Robovskému za to, že už konečně vím, kdo popsal cokora. Obrovský dík patří panu Edmundu Sternovi a p. Antošové za ochotnou pomoc s překladem. V neposlední řadě děkuji celé mé rodině a Františkovi za podporu a pomoc. Lásce mého života patří dík za trpělivost se mnou ve vypjatých okamžicích tvorby práce.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Bergmannova studie.....	2
2.1 Počátky objevu vztahu mezi plochou povrchu a mírou tepelných ztrát.....	2
2.2 Základní myšlenky Bergmannova díla.....	3
2.3 Problematika „studenokrevných“ a „teplokrevných“ živočichů	4
2.4 Velikostní hranice homoitermních a poikilotermních živočichů.....	5
2.5 Tvorba tepla, jeho výdej a omezení těchto jevů	5
2.6 Výskyt homeotermních živočichů a možné odchylky z výše uvedených zákonů.....	6
2.7 Znění Bergmannova pravidla, jeho podpora a závěry dle autora	8
2.8 Kritická revize Bergmannovy práce	10
3. Recentní výzkum proměnlivosti tělesné velikosti	12
3.1 Popularita problematiky	12
3.2 Bergmannovi zastánci	14
3.3 Bergmannovi odpůrci.....	19
3.4 Studie poikilotermních živočichů	23
4. Diskuse	29
4.1 Zhodnocení recentního výzkumu proměnlivosti tělesné velikosti	29
4.2 Platnost Bergmannova pravidla a další výzkum.....	31
5. Závěry.....	34
6. Literatura a použité internetové zdroje.....	35

1. Úvod

Velikost je jedna z nejpodstatnějších vlastností určující způsob života a ekologii druhu. Taktéž ovlivňuje mnoho fyziologických procesů. Při pohledu do živočišné říše můžeme najít obrovské množství odlišných forem, tvarů a velikostí jednotlivých živočichů v různých částech světa. Tato bohatost v nás přirozeně vzbuzuje řadu otázek. Co zapříčiňuje tak velké velikostní rozpětí živočichů? Co všechno má vliv na velikost zvířat? Proč je nejmenším savcem bělozubka nejmenší (*Suncus etruscus*, Savi 1822) a naopak největším plejtvák obrovský (*Balaenoptera musculus*, Linnaeus 1758)? Pomineme-li tyto rozdíly a pohlavní dimorfismus, tak variabilitu ve velikosti navíc objevíme i mezi poddruhy či populacemi určitých zvířat. Např. tygr usurijský (*Panthera tigris altaica*, Temminck 1844) měří v kohoutku přibližně 110 cm (<http://www.biolib.cz/cz/taxon/id2046/>), kdežto tygr sumaterský (*Panthera tigris sumatrae*, Pocock 1929) měří v kohoutku jen 60-80 cm (<http://www.biolib.cz/cz/taxon/id2051/>). Oba tyto poddruhy žijí v odlišných částech světa. Je snad toto příčinou těchto rozdílů? A která ze složek prostředí je podstatná?

Na tyto otázky se mnoho vědců pokoušelo v 19. stol. nalézt odpověď zaváděním tzv. „biogeografických pravidel“ (Allenovo, Glogerovo aj.), která se pokouší vysvětlit variabilitu, či změny přítomné u živočichů na základě jednoduchých závislostí a vztahů mezi určitými veličinami. Nejznámějším z takovýchto pravidel je Bergmannovo pravidlo, jež se pokouší objasnit změny velikosti živočichů v závislosti na zeměpisné šířce (tedy vlastně průměrné teplotě). Toto ekogeografické zobecnění bylo navrženo Carlem Bergmannem roku 1847 a od té doby je součástí téměř každé učebnice ekologie. A to i přes to, že v posledních letech výzkum naznačuje, že by jeho validita mohla být vážně zpochybněna. Tento fakt je také důvodem, proč jsem si zvolila toto téma. Pokud více jak 150 let staré ekologické pravidlo nemůžeme podepřít reálnými fakty výzkumu a dokázat tak jeho validitu, je možné ho vůbec za pravidlo považovat? A pokud nemá reálný základ jedno z „pravidel“, neměla by být podrobnějšímu výzkumu podrobena všechna?

Cíle práce:

- 1) formou kritické literární rešerše zhodnotit zejména recentní výzkum proměnlivosti tělesné velikosti ve vztahu k Bergmannovu pravidlu
- 2) pokusit se určit do jaké míry tento postulát odpovídá skutečnosti a za jakých podmínek
- 3) navrhnout postupy řešení problematiky výzkumu geografické proměnlivosti

2. Bergmannova studie

2.1 Počátky objevu vztahu mezi plochou povrchu a mírou tepelných ztrát

V polovině devatenáctého století se několik biologů nezávisle na sobě pokoušelo objasnit vztah mezi plochou tělesného povrchu a mírou či rychlostí tepelných ztrát. Za nejpůvodnější je pokládána zpráva publikovaná roku 1839, kterou vypracoval matematik Pierre Sarrus a biolog Jean- Francois Rameaux. Tato na první pohled nesourodá dvojice se zajímala o energetické požadavky a společně pracovali na výpočtech potravinových potřeb dělníků ve státní tabákové továrně ve svém rodném Štrasburku (Whitfield, 2006).

Později roku 1847 německý biolog Carl Georg Lucas Christian Bergmann formuloval myšlenku, že vztah mezi velikostí živočicha a jeho vnitřní energií by mohl odpovídat životnímu prostředí daného zvířete, stejně jako jeho hospodaření s teplem. Odvodil, že fyzikální životní prostředí může v biosféře vytvářet určité trendy, které by mohly vést k pochopení toho, jak fungují jednotlivé organismy a zároveň, jak funguje příroda jako celek (Whitfield, 2006).

Bergmann tehdy navrhl, že druhy určité skupiny blízce příbuzných teplokrevných živočichů žijící v chladnějších klimatických podmínkách, by mohly být obecně většího vzrůstu než jejich příbuzní z teplejších oblastí, jelikož jim jejich vzrůst pomáhá lépe udržovat tělesné teplo. Z toho vyplývá, že zvířata žijící blíže k pólům by byla větší než ta, která se vyskytují směrem k oblasti rovníku (Whitfield, 2006).

Tento Whitfieldův výklad Bergmanna je sice značně zploštělý, jako mnohé jiné, jak uvedu ještě níže, nicméně pro základní představu postačující.

S touto myšlenkou tedy vytvořil Bergmann roku 1847 své vědecké dílo *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe*.¹ Jeho práce je bezpochyby na tehdejší dobu velmi kvalitním a komplexním počinem. Nicméně má dvě základní vlastnosti, kvůli kterým není podrobněji studována. Celá práce je poněkud obsáhlejšího charakteru (116 str.) a v neposlední řadě je celá v německém jazyce, který nezapře rok vzniku 1847 (některé výrazy příliš zastaralé a již se nepoužívají, či je patrná jiná úroveň gramatiky atd.) a nikdy nebyla přeložena do jiného jazyka. James (1970) sice poskytl jakýsi výklad Bergmannova díla v anglickém jazyce, nicméně Watt *et al.* (2010) jej kritizoval za to, že vynechal některé aspekty původní práce. Poté bylo oznámeno, že je k dispozici přímý anglický překlad z Bergmannova originálního díla, jehož cílem bylo zlepšit jeho srozumitelnost. Bohužel bylo

¹ v překladu: „O podmínkách tepelného hospodaření zvířat dle jejich velikosti“

přeloženo ještě méně částí, než v případě Jamese a většina se jich překrývala s Jamesovým překladem (Meiri, 2011). Možná právě z těchto a mnoha dalších důvodů mohlo dojít k nepřesnostem v pochopení Bergmannovy myšlenky a poselství celého jeho díla.

Z důvodů zachování výpovědní hodnoty budu v následujícím textu používat výraz „teplokrevný“, který je poplatný době vzniku Bergmannovy práce. V té době se výrazy „endotermní“ (tj. teplo sám tvořící) a „homeotermní“ (tj. stálou teplotu udržující) běžně neužívaly. Nicméně nevhodnost termínu „teplokrevný“ naznačuje už sám Bergmann (1847). Podrobněji v kapitole 2.3.

2.2 Základní myšlenky Bergmannova díla

Již název samotné práce napovídá, že se Bergmann zaobírá především otázkou tělesné hmoty ve vztahu k metabolismu daného zvířete a s tím spojené tepelné energie. Hned v úvodu práce poukazuje na to, že teplokrevná zvířata v tomto ohledu poskytují nevídané možnosti k výzkumu a studiu dané problematiky. Je jasné, že tepelná energie organismů vzniká skrze jejich metabolismus. Důkaz shledává Bergmann v určení poměru rychlosti metabolismu v určitém čase za účelem tvorby tepla. Zároveň poukazuje na dřívější a podle něj nesprávnou metodu stanovení míry tvorby tepla zvířete, která byla založena pouze na základě určení tepelných ztrát. V tomto ohledu zmiňuje také svého současníka Liebiga (Kohlrausch, 1844), který navzdory tehdejší teorii předpokládal, že zvířata se při měření jejich tepelných ztrát mohou v měřících přístrojích ochlazovat, následkem čehož bylo více tepla vydáváno než utvářeno. Teprve poté, co vyšel najevo význam tohoto částečného ochlazování teplokrevných živočichů, mohla být Liebigova teorie (Kohlrausch, 1844) akceptována (Bergmann, 1847).

Pro zjištění jak dalece se může lišit teplota daného živočicha od teploty jeho okolního prostředí, zavádí Bergmann vztah poměru objemu zvířete ku jeho povrchu, kdy povrch roste s druhou mocninou, zatímco objem zvířete se zvyšuje s mocninou třetí (2:3). Na základě tohoto vztahu shledává, že čím je živočich větší, tím méně tepelné energie má potřebu v poměru k velikosti svého těla vytvářet (a tím méně jí může také ztrácet). Zde poukazuje také na to, že v obecném měřítku jeden gram velkého živočicha má také potřebu méně dýchat (s menší frekvencí) než jeden gram malého živočicha (prováděny pokusy na ptácích², ve kterých se ukázalo, že ptáci dýchají rychleji než savci). A jako důležitou shledává také

² Ptáci jsou uzpůsobeni pro let výkonnějším metabolismem a lehčí tělesnou stavbou, což může srovnání zkreslovat.

otázku spotřeby potravy, kdy menší zvířata spotřebují větší množství potravy vzhledem k jejich velikosti (Bergmann, 1847).

2.3 Problematika „studenokrevných“ a „teplokrevných“ živočichů

Jako tzv. „teplokrevné“ živočichy označujeme takové, kteří jsou schopni udržovat poměrně vysokou stálou tělní teplotu (v rozmezí 30-42°C) tím, že produkují teplo vnitřně a regulují také jeho unikání do prostředí. Naproti tomu živočichové označovaní jako „studenokrevní“ se vyznačují proměnlivou tělesnou teplotou, přičemž nejvýznamnější rozdíl mezi těmito dvěma skupinami představuje zdroj tohoto tepla. Zatímco u teplokrevných pochází převážná část tepla z vnitřních zdrojů organismu, studenokrevná zvířata jsou primárně závislá na zdrojích vnějších, jako je například sluneční záření (Lavers, 2004).

Již podle Bergmanna je tato terminologie nepřesná, zvláště pak označení živočichů jako studenokrevní. Tvorba tepla uvnitř organismu je totiž společná všem živočichům, ačkoliv je pravda, že výrazná teplota uvnitř těla těchto tzv. studenokrevných nebyla v jeho době přesvědčivě dokázána. Přesto např. u velkých druhů ryb Bergmann shledává jejich srdce o několik stupňů teplejším, než okolní voda. Tvorba určité vnitřní tepelné energie je tedy charakteristická pro obě tyto skupiny. Bergmann navíc na důkaz uvádí příklad včely medonosné (*Apis mellifera*, Linnaeus 1758), která ačkoliv je označována jako živočich studenokrevný, je schopna vytvořit mnohem více tělesného tepla v poměru ke své velikosti než třeba takový slon (Bergmann, 1847).

U savců a ptáků je tedy těmito mechanismy docíleno relativně stejnoměrné teploty uvnitř jejich těl, kdežto u ostatních skupin může být tato teplota značně rozkolísána. U studenokrevných navíc vidíme absenci izolační vrstvy (srst, peří, tuk atp.), skrze kterou teplokrevní regulují tepelné ztráty. To je velmi dobře patrné, podíváme-li se např. na jakýkoliv druh ryby, kde je krev ochlazována protékajícím proudem vody a ryba tuto ztrátu tepla nemůže nijak ovlivnit na rozdíl třeba od velryby. Ta je také vodním živočichem, nicméně voda ochlazuje pouze její pokožku s velmi silnou vrstvou podkožního tuku, čímž velryba tepelné ztráty značně eliminuje. K tomu přispívá navíc fakt, že velryba jakožto savec dýchá pomocí plic a tudíž není krev ochlazována prostřednictvím žáber jako v případě ryby (Bergmann, 1847).

Tzv. „teplokrevné“ zvíře je tedy schopné zpravidla udržovat konstantní teplotu, zatímco živočichové druhého typu snáší dlouhodobé a významné ochlazování. Navíc druhy teplokrevných živočichů žijící v chladnějších oblastech musí efektivně fungovat navzdory větším teplotním výkyvům než jejich protějšky např. v tropech. Mají tedy i účinnější

prostředky pro udržení vhodné tepelné bilance. V konečném důsledku tedy Bergmann (1847) poukazuje na to, že pojmenování živočichů se stálou tělesnou teplotou jako homeotermní a těch kteří svoji tělesnou teplotu mění v závislosti na okolí jako poikilotermní je mnohem vhodnější.

2.4 Velikostní hranice homoitermních a poikilotermních živočichů

Poikilotermní živočichové se mezi sebou také liší způsoby, jakými se přizpůsobují teplotě svého původního přírodního stanoviště. Zvláště patrné je to v důsledku zimního spánku nebo procesů chemického trávení. Z jakého důvodu mají ale poikilotermní (*sensu* Bergmann) živočichové menší velikosti vyšší tělesnou teplotu, přestože dosažení této teploty pro ně představuje mnohem větší úsilí? Bergmann (1847) předpokládá, že tuto vyšší teplotu způsobuje rychlejší proces trávení.

Pokládá si také otázku, jaký je vztah mezi velikostí zvířete a jeho tělesnou „výbavou“ u homeotermních a poikilotermních živočichů. Při hledání odpovědi předkládá dvě základní tvrzení, se kterými nadále uvažuje. (1) Tvorba tepla v daném objemu živočišné hmoty nemůže přesáhnout určité maximum. A (2) i zamezení úniku této tepelné energie má své meze. To např. znamená, že malé zvíře nemůže již z principu nést tak velkou a silnou vrstvu srsti jako zvíře velkých rozměrů a vzhledem k tomu, že objem zvířete se při stejném zmenšení snižuje rychleji než jeho povrch, musí v přírodě existovat jakási mez nejmenší možné velikosti. Nejvíce se dle Bergmana (1847) této pomyslné hranici přibližuje ve volné přírodě kolibřík.

Bergmann (1847) přiznává, že ačkoliv existují určité „mezistupně“, zpravidla nacházíme poikilotermní živočichy stojící mimo tuto velikostní hranici. Obratlovci této skupiny jsou totiž menší než obratlovci homeotermní a to i v případě, že se nacházejí ve stejných klimatických podmínkách.

2.5 Tvorba tepla, jeho výdej a omezení těchto jevů

Důležitou indicií této otázky je opět bezpochyby poměr objemu těla zvířete ku jeho povrchu. Tento vztah je všeobecně znám, tudíž se podle něj řídí i dva zásadní faktory, uvolňování tepla a dosažení vhodných podmínek pro tento děj.

Uvolňování tělesného tepla souvisí s otázkou potravy, naopak předpoklady k jeho odvodu jsou např. kožní teplo a odpařování z povrchu zvířete, přítomnost kožesiny, klima, způsob života či podmínky, ve kterých je zvíře trvale drženo (v případě domácích zvířat). Existuje tedy v přírodě jakási hranice mezi tvorbou tělesného tepla a jeho odvodem?

Bergmann (1847) poukazuje na to, že při hledání odpovědi na tuto otázku se musíme zaměřit vždy na nejmenší a největší homeotermní živočichy a věnovat pozornost také jejich přirozeným životním podmínkám. Jako extrémní příklady můžeme uvést živočichy žijící v mořích často i v těch největších hloubkách s nejnižšími teplotami. Velryby disponují nízkou svalovou aktivitou, jelikož není v jejich případě nutné, aby svaly nesly jejich tělesnou váhu v plném rozsahu (jsou nadnášeny vodou). Díky tomu je tedy aktivita jejich svalů šetřena a odvod tepla co možná nejvíce omezen. Lze tedy říci, že v případě homeotermních živočichů se odvod tepla snižuje s rostoucí velikostí zvířete (Bergmann, 1847).

Ze skupiny poikilotermních živočichů uvádí Bergmann (1847) jako nejmenší kolibříky, které najdeme v teplých oblastech Jižní Ameriky a kteří jsou skrze dosti pozoruhodný svalový aparát schopni vytvořit relativně dostatečné množství tepla.

2.6 Výskyt homeotermních živočichů a možné odchylky z výše uvedených zákonů

Část Bergmannova díla je věnována otázce výskytu živočichů a tomu, co všechno může ovlivňovat, kde se které zvíře přirozeně vyskytuje. Bergmann (1847) se zde zaobírá myšlenkou důležitosti tělního pokryvu, zmiňuje migraci, která může u různých druhů zkreslovat jejich přirozený výskyt, či to, jak se živočichové mohou přizpůsobovat svému prostředí určitým chováním.

Význam tělního pokryvu je patrný např. u vodních druhů ptáků, kteří mohou být díky své silné izolační vrstvě peří mnohem menšího vzrůstu, než vodní savci. Velký vliv má také obecně u všech druhů ptáků stavba hnízda, migrace, sklon trvaleji se zdržovat ve vodě, u savců noční aktivita a obzvláště důležité u obou skupin je množství a kvalita dostupné potravy. Bergmann (1847) poukazuje také na to, že malý savec je navíc schopen se stočit do klubíčka, čímž se celkově obklopí izolační vrstvou srsti, která zabrání úniku drahocenného tepla. V případě velkých savců (*sensu* Bergmann) by toto bylo možné pouze za předpokladu, že by takovýto živočich měl enormně dlouhou srst. U ptáků je tento problém vyřešen již zmiňovanou vrstvou peří, která disponuje vynikajícími izolačními vlastnostmi.

Hibernaci zmiňuje Bergmann (1847) např. u netopýrů. U těchto živočichů je patrné enormní zvětšení povrchu těla v poměru k objemu a to zejména přítomností létací blány (i za předpokladu, že je přitažena k tělu je povrch větší díky jejím záhybům). V případě nepříznivých podmínek by u nich docházelo k obrovským ztrátám tepla. Využívají tedy hibernaci jako prostředek k aktivnímu snížení tvorby tepla, čímž dochází k účinnému omezení ztrát a vynaložení menšího množství energie.

Z těchto poznatků tedy Bergmann usuzuje, že velikost různých hemeotermních živočichů je ve stejných klimatických zónách ovlivňována rozdílnými faktory tvorby a odvodu tělesného tepla.

U zvířat rozdílných velikostí patřících ke stejnému druhu, respektive skupině, můžeme tedy dle Bergmanna (1847) určit jejich geografické rozšíření poměrně snadno: menší zvířata musí být nacházena v teplejších oblastech, naproti tomu zvířata většího vzrůstu v klimatických podmínkách chladnějších. Menší druhy jsou totiž citlivější na chlad (Bergmann příliš nehledí na přesné označování taxonomické hierarchie, takže tím, co označuje jako „druhy“, mnohdy evidentně míní jakoukoliv jednu taxonomickou jednotku). Nicméně, sám Bergmann připouští, že jednotlivé druhy se zpravidla liší kromě velikosti i v jiných vlastnostech, které spolurozhodují o tvorbě tepla a jeho ztrátách, což může vést k různým odchylkám. Ztrátou peří nebo srsti se tak větší druhy živočichů mohou bránit přehřátí v teplejších oblastech, díky čemuž se pak zde mohou bez problémů vyskytovat. Jako příklad Bergmann uvádí případ aklimatizovaných kuřat v nejteplejších oblastech Jižní Ameriky, kdy kuřata brzy po narození ztrácejí jejich tělní pokryv nebo např. zmiňuje obtížnost chovu ovcí v teplejších oblastech, jelikož pokud zde ovce nejsou ostříhány v pravý čas, brzy ztratí vlivem teplého klíma vlnu zcela (Bergmann, 1847). Nám jako ikona této adaptace mohou sloužit chobotnatci (*Proboscidea*, Illiger 1811).

I přesto v teplejších klimatických podmínkách očekáváme spíše menší druhy živočichů. Např. na Islandu menší draví ptáci pravidelně opouštějí svoji domovinu, aby migrovali do teplejších oblastí, zatímco největší krkavcovití přes zimní období zůstávají (Bergmann, 1847).

Odchyly mohou být patrné kupříkladu také u domestikovaných zvířat. Např. u již tak rozdílných ras psa domácího. Jednotlivé rasy jsou obvykle velmi dobře schopné přizpůsobení se a následují člověka do všech klimatických podmínek. U některých je ale patrná neschopnost vydržet v dlouhodobém časovém měřítku chladné podnebí. Příkladem mohou být velcí chrti s krátkou srstí a nízkým obsahem podkožního tuku. Obě tyto vlastnosti vysvětlují jejich citlivost vůči chladu. Čím méně je pod kůží uloženo podkožního tuku, tím méně je omezena tepelná výměna mezi tělem a prostředím základě cirkulace krve, a tudíž může snadněji docházet k úniku tělesného tepla. Posouzení výskytu je komplikované zejména s ohledem na psa a jeho vztah k člověku. Je-li nějaké zvíře domestikováno, může být jeho současné klima rozdílné od klimatu jeho původní domoviny. To je případ i již zmíněného psa domácího, kde mu i v podnebí, které pro něj není ideální, člověk poskytl vhodné podmínky pro život. Je tedy možné, že pokud je dané zvíře zavedeno člověkem do

chladných klimatických oblastí, může v nich být drženo, i když mu tyto podmínky nemusí být příjemné, z čehož vyplývá, že by se za jiných okolností nemuselo v těchto podmínkách přirozeně vyskytovat. Jako příliš chladné klima označujeme takové, ve kterém není povrch zvířete schopen udržet určitou teplotu. Zvíře může mít uvnitř těla správnou teplotu, ale je možné, že pouze proto, že pokožka je chladná a udržuje teplo uvnitř těla. Nicméně klima, které má na určité zvíře takovýto účinek, není pro zvíře v dlouhodobém časovém měřítku vhodné. Jako příklad můžeme uvést greyhouna či jiná plemena psů. V těchto případech si můžeme všimnout velké citlivosti vůči našemu chladnému podnebí. Zmínění psi se třesou zimou, mají charakteristické prohnutí páteře a napůl sedící postoj³, aby se nedotýkali studeného podkladu. To celé je navíc doplňováno střídavým zvedáním končetin, což jasně vyjadřuje skutečnost, že je jim vzniklý chlad nepříjemný. U domestikovaných zvířat může být tedy vlivem člověka posouzení jejich výskytu obtížnější než v případě zvířat volně žijících (Bergmann, 1847).

Nápadné odchylky jsou patrné také v případě různých druhů hospodářských zvířat, která se vlivem chladného podnebí navzdory očekávání zmenšují. Tento fakt uznává Bergmann (1847) podle Blumenbacha (1865) a poukazuje na příklad (dle něj nešťastně zvoleného) koně. Islandský kůň je sice malý, ale Shetlandský pony je ještě menšího vzrůstu, nicméně kůň na Islandu je stejně tak malý jako koně v jiných teplých klimatických podmínkách (Timor, Korsika). To by mohlo nabádat k myšlence, že celá teorie je nesprávná, že by se tedy mohli sloni vyskytovat v horských oblastech a malé kozy např. v tropické Americe (Bergmann, 1847). Co ale zapříčinilo tuto redukci některých plemen, není zatím uspokojivě vysvětleno. Je možné, že zmíněný Islandský kůň žije v tak bídých podmínkách a na jeho chov je vynaloženo pramálo úsilí, že je v zimě ponechán zcela svému osudu bez lidského přičinění, což může mít za následek právě zmenšení velikosti těla. Vzhledem k velmi drsným podmínkám islandského podnebí se u nich navíc vyvinula velmi silná vrstva srsti, která jim pomáhá vzdorovat nepřízni počasí.

2.7 Znění Bergmannova pravidla, jeho podpora a závěry dle autora

V závěru svého díla se Bergmann (1847) pokouší shrnout nejdůležitější body diskuse na výše uvedená témata.

Hlavní myšlenkou stále zůstává dle něj nevyvratitelný fakt, že pokud se podíváme na poměr povrchu těla zvířete ku jeho objemu, můžeme jasně říci, že živočichové větších

³ Znamená, že zadek psa se při sedu téměř nedotýká podložky.

rozměrů mohou udržovat své tělesné teplo s vynaložením mnohem menšího úsilí, než živočichové menší. Z tohoto jednoduchého poznatku Bergmann (1847) odvozuje několik závěrů, které jsou podle něj podstatné k pochopení jeho nejdůležitějších myšlenek.

- Je vhodné předpokládat, že reální nejmenší homeotermní živočichové jsou pravděpodobně už tak malí, jak je to jen teoreticky možné (s ohledem na metabolismus atd.). Z toho také vyplývá, že nesčetné množství poikilotermních živočichů právě z důvodu jejich drobné velikosti muselo použít jiný systém než homeotermii. Podobná organizace jako u homeotermních živočichů by u nich nemohla fungovat (Bergmann, 1847).
- Pokud se podíváme na pomyslnou hranici nejmenší a největší možné velikosti u živočichů, Bergmann (1847) tvrdí, že těchto hranic bylo pravděpodobně dosaženo vícekrát s ohledem na určité podnebí, podmínky odvodu tepla daného zvířete, na jeho celkovou velikost, čehož by nebylo možné dosáhnout v jiných klimatických podmínkách. Častokrát je také fauna některých území schopna přežít ve svých nejmenších formách pouze díky mimořádným ochranným prostředkům proti chladu. V tomto ohledu zmiňuje velké tlustokožce (Pachydermata- skupina savců uznávána v Bergmannově době, zahrnovala chobotnatce, nosorožce, hrochy, prasata, tapírovité atp.), kteří dosahovali největší možné velikosti v nejchladnějších zónách (např. mamut). A k nim jako protiklad uvádí malé živočichy, kteří musí k přežití v těchto oblastech využívat jiné prostředky, které zvyšují tvorbu tělesného tepla a zároveň účinně omezují jeho ztráty (jako již zmíněná hibernace u netopýrů).
- Zdůrazňuje ale, že zásadní vliv na velikost nespátřuje pouze v podnebí ale naopak i v organizaci těla živočichů. Dochází tedy k závěru, že v rámci skupiny co nejpříbuznějších homeotermů jsou menší druhy většinou citlivější na chlad, než druhy větší a obývají tudíž i teplejší prostředí. Tato zákonitost je přenositelná na vyšší i nižší taxonomické jednotky.

Pokud tedy přihlídneme ke všem těmto aspektům dané problematiky, je znění Bergmannova pravidla dle Bergmanna (1847) samotného následující: „U homeotermních živočichů jsou jedinci určitého druhu žijící v areálech studenějšího podnebí větší, než jedinci v oblastech podnebí teplejšího.“ Toto znění je poplatné i pro druhy jednoho rodu či čeledi. Nejvíce se pravidlo uplatňuje u živočichů s velkým geografickým rozšířením jako je medvěd, liška či tučňáci. Zároveň autor připouští, že může být celá řada výjimek z tohoto pravidla.

Celou tuto svou teorii Bergmann podpírá výčtem 71 ptáčích rodů Německa, kdy údaje o velikostech ptáků čerpá z tehdejších atlasů a dostupné literatury a následně polemizuje nad vztahy těchto jednotlivých rodů ke svému pravidlu. Velikost porovnává na základě rozpětí křídel. Míru adaptace na klimatické podmínky neporovnává jen dle hranice severního rozšíření, ale i dle doby, kdy daný druh na své hnízdiště přilétá a kdy odlétá na jih, pokud vůbec. Srovnává např. rody pouze se dvěma druhy, nebo u kterých mohla být porovnávána pouze dvě geografická rozšíření a dodává, že řadu z nich označuje jako pochybné, např. jestřáb, luňák, káně, bramborníček, ouhorlík, sněhule, hýl, vrabec či pelikán. Nicméně s jistotou jsou v tomto ohledu za pochybné označovány pouze rody bělokur, husice, kajka a případně čáp. Jako smíšené (či hybridní) označuje Bergmann rody čítající tři druhy, u nichž se dva chovají v souladu s jeho zmíněnou teorií, ale třetí druh rodu do mozaiky nezapadá. Zmiňuje rody jako linduška, drop, kvakoš, sluka, břehouš či alkoun. Podobně to platí i pro rody početnější. Nicméně i přes všechny nalezené výjimky a abnormality Bergmann (1847) shledává pro své pravidlo obecnou podporu.

2.8 Kritická revize Bergmannovy práce

V první řadě je nutno říci, že práci značně ovlivňuje doba jejího vzniku. Německo vyprodukovalo řadu vynikajících vědců a Bergmann je v tomto ohledu neméně významná osobnost. Je však patrné, že v době, kdy se touto problematikou zabýval, nebyla taková míra znalostí, ba ani možnosti k výzkumu, jaké máme dnes.

Viditelné je to třeba na tom, jak autor poukazuje na fakt, že ačkoliv je tvorba tepla uvnitř organismu společná všem živočichům, výrazná změna teploty uvnitř těla poikilotermů oproti okolí, nebyla přesvědčivě dokázána. Dalšími příklady jsou označení kolibříka za poikilotermního živočicha, volnější zacházení s taxonomickou hierarchií, nebo odkaz na již neuznávané skupiny jako tlustokožci (Bergmann, 1847).

Revoluční myšlenky můžeme spatřovat naopak v hledání určitých mezí ve velikosti živočichů a v tvorbě a odvodu tělesného tepla a jeho argumentů, v komplexním nahlížení na celou problematiku (vliv prostředí, kvality izolace aj.) či v jeho úvahách nad používáním nepřesné terminologie, které leckde spatřujeme dodnes. Zvláště širě s jakou na zvolenou problematiku nahlíží, je v mnohém inspirativní i v současnosti

Velice zajímavý je také fakt, kdy Bergmann uvažuje nad tím, že v případě domestikovaných zvířat může být situace zcela odlišná. Je to právě díky vlivu člověka, který k sobě určitá zvířata připoutal a nedbaje jejich přirozených nároků s nimi cestoval často do

odlišných končin, než byly jejich původní. Zvířata se tam musela přizpůsobit podmínkám až v průběhu času.

Úskalí této práce spatřuji především v době jejího vzniku, což má za následek poněkud krkolomný text, kterému může být velmi problematické porozumět. Mnoho výrazů se dnes již nepoužívá, či jsou nahrazeny jinými slovy. Taktéž i německá gramatika téže doby je od té dnešní diametrálně odlišná a dělá problémy i rodilým mluvčím. Rozdíly jsou patrné i v taxonomii, např. v části, ve které Bergmann polemizuje nad jednotlivými rody ptáků, některé rody dnes pojmenováváme jinak (např. *Ascalopax*- dnes *Scolopax*). V neposlední řadě spatřuji jako velmi nešťastnou volbu ptáků coby modelové skupiny živočichů, jelikož zde může být nespočet vedlejších faktorů, které mohou významně ovlivňovat odhad jejich velikosti (odlišná tělesná stavba, délka rozpětí křídel přizpůsobena způsobu letu, odlišná rychlost metabolismu oproti savcům- jiné teplotní nároky atd.).

Autor navíc ke své práci nepřikládá žádný obsah a členění publikace je jemně řečeno chaotické. Používá číslování římskými číslicemi a značení velkými písmeny abecedy, nicméně čtenáři není přesně jasné, zda se jedná o kapitoly, či jiný oddíl, jelikož kniha krom titulního názvu postrádá jakékoliv nadpisy, což může komplikovat orientaci v textu.

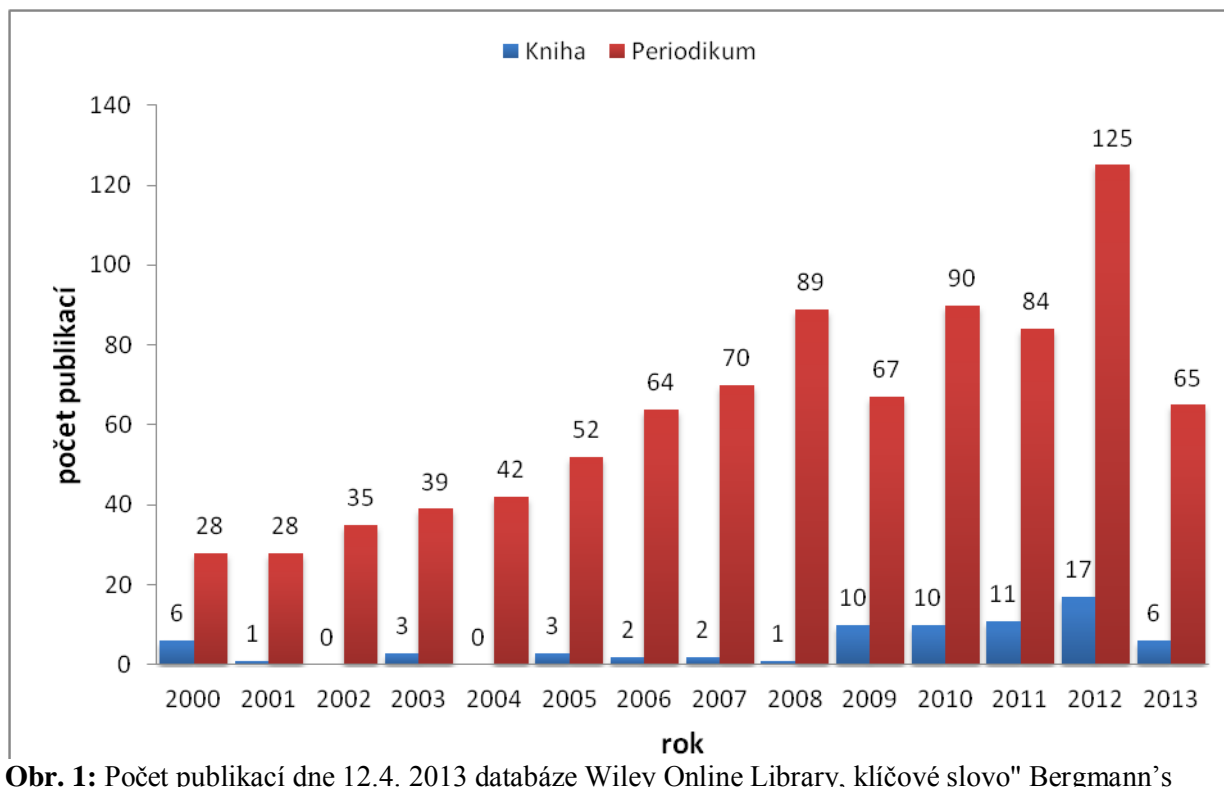
Z těchto důvodů je tedy pochopitelné, že podrobnější studium tohoto díla a zvláště pak jeho pochopení může být značně obtížné.

V závěru je však nutné říci, že Bergmannovy myšlenky nepůsobí nikterak scestně, ba na tehdejší úroveň znalostí naopak, a že sám autor nepokládá svou teorii za žádné dogma, za které byla později považována. Sám připouští, že může existovat celá řada výjimek z jeho pravidla a také celá řada faktorů (krom zeměpisné šířky a klima), které mohou velikosti živočichů ovlivňovat (tepelná vodivost prostředí, tělní pokryv atp.).

3. Recentní výzkum proměnlivosti tělesné velikosti

3.1 Popularita problematiky

Otázka zvětšování velikosti těla živočichů s rostoucí zeměpisnou šířkou zajímá vědce již více než 150 let Přesto je mechanismus, který tyto změny ve velikosti zapříčiňuje, stále nejasný. Proto popularita výzkumu této problematiky ani v posledních letech nepolevuje, spíše naopak (Obr. 1.)



Obr. 1: Počet publikací dne 12.4. 2013 databáze Wiley Online Library, klíčové slovo" Bergmann's rule"; knižní publikace modře, články červeně

Aktuální zájem se odrazil na mnoha dokumentech hodnotících obecnost Bergmannova pravidla u savců, ptáků a mnoha jiných organismů, včetně ektotermních živočichů, přestože Bergmann je ve své formulaci neuvádí. Stillwell (2010) zmiňuje hmyz, který se velmi rychle přizpůsobuje okolní teplotě a jako příklad uvádí octomilku obecnou (*Drosophila melanogaster*, Meigen, 1830), jejíž velikost roste s rostoucí zeměpisnou šířkou na několika kontinentech a tuto teorii podpírá i laboratorními experimenty.

Existence dlouhé vzdálenosti klin⁴ v tělesné velikosti uvnitř a mezi druhy je obvykle přičítána přirozenému výběru. Data jsou hodnocena pomocí jednoduchých korelací mezi měřenými rozměry a podnebí. Existence těchto korelací však nevylučuje další zkreslující činitele, které mohou rovněž vysvětlovat stejné klíny. Přestože by mohly být použity

⁴ „klína“ je situace, kdy se měřená charakteristika pozvolna mění v závislosti na jiné (a tvoří tak kontinuum).

složitější metody prostorové a srovnávací analýzy k rozlišení alternativních scénářů fenotypové evoluce podél klin, nejsou takřka využívány (Diniz-Filho, 2008). Závěry bez zvážení dalších možností jsou nyní obvykle znakem „špatné vědy“ a odráží poněkud dogmatický postoj připomínající to, co Gould & Lewontin (1979) nazvali panglosovské paradigma. Nicméně v nedávné době byly použity více sofistikované metody a nové údaje pro testování obecnosti tohoto pravidla pro více druhů, taxonomických skupin, biogeografických regionů a environmentálních podmínek (Diniz-Filho, 2008).

Podle Diniz-Filho (2008) je třeba začít podrobněji zkoumat potenciální procesy na pozadí trendů, přestože experimentální studie jsou obvykle v této oblasti obtížně proveditelné. Metodologický přístup navržený některými vědci (např. Guillaumet *et al.*, 2008) lze rozšířit a zobecnit tak, aby zahrnoval rozmanité faktory, které poskytují účinný nástroj k vytvoření vztahů mezi procesy a trendy na základě pozorovaných dat. S přihlédnutím k dalším nejasným faktorům je to dobrý způsob, jak vytvořit koncepční posun v ekogeografických analýzách, pohybujících se od čistě popisných a pozorovacích přístupů k vědě orientované spíše teoreticky a metodologicky.

Podobný postoj k problematice zastává i Stillwell (2010), který nabádá ke komplexnějšímu pohledu na celou problematiku a obzvláště pak na již zmíněné „Bergmannovské klíny“. Podle něj je pravděpodobné, že teplota je odpovědná za vytváření klin jak u endotermních živočichů, tak u ektotermů, ale celá situace je podle něj poněkud složitější, než si Bergmann původně myslel. Například, rovnováha mezi tvorbou tepla a jejím úbytkem je z velké části závislá na velikosti a může vysvětlit, proč některé skupiny organismů vykazují růst velikostí se vzrůstající zeměpisnou šířkou, zatímco jiné svou velikost ve stejném případě zmenšují.

Stillwell (2010) vyzdvihuje recentní studie, které zkoumají dopad ostatních environmentálních proměnných na utváření klin jako je například délka vegetačního období, která klesá se vzrůstající zeměpisnou šířkou. Podle některých studií naopak vystihuje klíny tělesné velikosti střídání ročních období (sezónnost), pravděpodobně díky větší odolnosti vůči hladovění velkých jedinců ve vyšších zeměpisných šířkách.

Recentní výzkum týkající se Bergmanova pravidla je tedy velmi rozmanitý. Najdeme práce, které pravidlo jasně popírají či obhajují, ale i takové, které se snaží pouze o komplexnější pohled, aniž by hodnotily predikční sílu pravidla. V následujícím textu se pokusím co nejpřehledněji recentní práce shrnout. Z důvodu lepší orientace je rozdělím mezi Bergmannovi zastánce a odpůrce. Práce týkající se poikilotermních živočichů nicméně

веду jako samostatnou podkapitolu, jelikož jejich zařazení není zcela jasné. Nakonec kapitoly uvedu tabularizovaný přehled všech zmíněných vědeckých prací.

3.2 Bergmannovi zastánci

Práce podporující, v horším případě jasněji vymezující platnost Bergmannovy teorie můžeme rozdělit na rešeršní a výzkumné. Z recentních rešeršních prací stojí za zmínku např. práce Meiriho (2011), která na Bergmannovo pravidlo nahlíží komplexním pohledem. Zmiňuje jak přístup autora, tak současný výzkum a jeho otázky. V konečné diskusi se autor domnívá, že, pravidlo je jednoduše definováno jako „tendence organismů stávat se menšími při vysokých teplotách v oblastech nižších zeměpisných šířek a naopak většími při nízkých teplotách a vysokých zeměpisných šířkách.“ Předpovídá platnost tohoto pravidla silnější u homeotermních živočichů, než u živočichů poikilotermních (ty Bergmann neuvažoval vůbec). Dále zastává názor, že tento trend tělesné velikosti se obecně silněji uplatňuje na úrovni populace než mezi blízkými příbuznými druhy a připomíná neznalost selektivních sil, kterými se tento vývoj ve velikosti řídí a potřebu dalšího výzkumu vyživajícího makroekologický přístup s vnitro- a mezidruhovou integrací velikostních variací v kontextu fylogeneze.

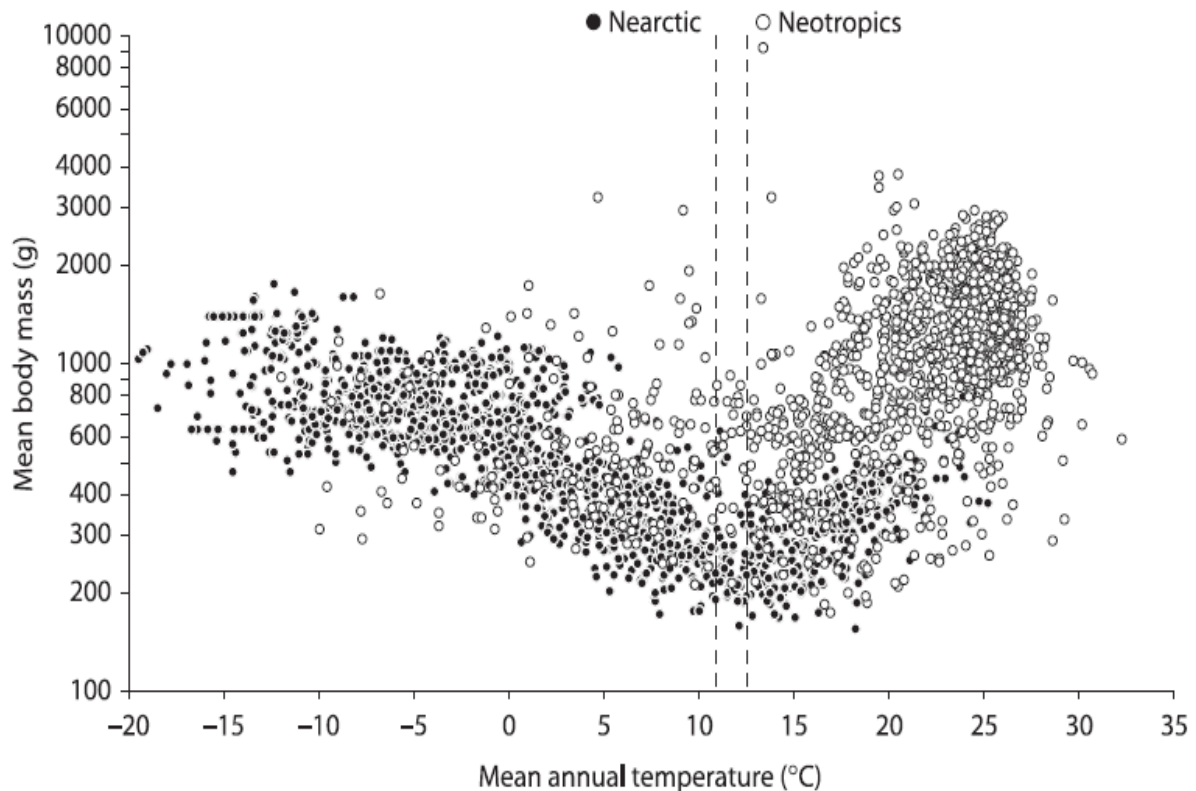
Jako další příklad můžeme uvést review Pincheira-Donoso (2010), které je jakýmsi shrnutím recentních prací týkajících se Bergmannova pravidla. Základní myšlenkou je rozporuplnost empirických pozorování. Zatímco většina studií podporuje tuto predikci u endotermních živočichů (ptáci a savci), analýzy provedené na ektotermích často pravidlo nepodporují. Znamená to tedy omezit platnost tohoto makroekologického pravidla? Vzhledem k tomu, že původní Bergmannova formulace zahrnuje pouze endotermní organismy, tvrdí autor, že spor o platnosti pravidla není důsledkem jeho predikční síly, ale výsledkem pozdějšího zahrnutí ektotermů jako součásti této predikce. Navrhuje tedy, aby se společná koncepce Bergmannova pravidla, která platila půl století, změnila zpět na původní definici, omezující se pouze na endotermní živočichy. Tento vztah mezi teplotou a velikostí by mohl dle něj přispět k upevnění dobře zavedeného makroekologického pravidla, pokud bude respektována jeho původní formulace. Dodává, že Bergmannovo pravidlo by mělo být uznáno jako evoluční výsledek obecného procesu bez rozdílu fylogenetického měřítko druhů a populací a být stejně platné mezidruhově jako v rámci druhu (tak jak navrhoval Bergmann sám).

Pokud se zaměříme naopak na výzkumné práce podporující Bergmannovu teorii, je důležité upozornit, že většina z nich se dle očekávání, a oproti Bergmannovi samotnému, zaměřuje na výskyt tohoto trendu u savců, méně pak u ptáků. Nicméně Meiri *et al.* (2004)

zdůrazňuje, že ani výběr studovaných živočichů ve vztahu k taxonomii nemusí být náhodný. Co se týká savců, tak např. jen asi 1/3 z vybraných druhů jsou hlodavci, a pouze 5% vačnatci, zatímco šelmy byly zastoupeny daleko častěji. Zvláště přihlédneme-li k jejich druhové bohatosti vzhledem k ostatním savcům.

Práce jsou založeny buďto na studiu určité skupiny jako celku, jednotlivých rodů či konkrétních druhů. Z prvně jmenovaných zmiňme např. práci Rodríguez *et al.* (2008). Zde se zaměřují na popsání geograafické proměnlivosti průměrné velikosti těla u nearktických a neotropických nelétavých savců. Kladou si za cíl zhodnotit vliv pěti enviromentálních proměnných, které pravděpodobně ovlivňují gradient tělesné velikosti a navazují na dvě předešlé publikace (Blackburn & Hawkins, 2004 a Rodríguez *et al.*, 2006). Obě studie naznačují, že gradienty velikosti těla savců jsou v širokém měřítku více ovlivněny teplotou v chladnějším podnebí, než v podnebí teplejším. Na základě předchozích analýz autoři očekávají, že průměrná velikost těla bude vykazovat negativní vztah s teplotou na dalekém severu a jihu, ale tento vztah by měl slábnout nebo mizet v mírnějších a tropických oblastech. Kromě hypotézy udržování tepla, také hodnotili tři další vysvětlení pro rozdíly v tělesné velikosti. (1) hypotézu odvodu tepla, která uvádí, že vyšší míra tepelných ztrát u druhů malé tělesné velikosti by měla být upřednostňována v teplých, vlhkých podnebí, kde je ochlazení pomocí odpařování obtížnější; (2) hypotézu dostupnosti zdrojů, která navrhuje, aby velké druhy byly upřednostňovány v oblastech s nedostatkem sezónních zdrojů, protože je pro ně typická nižší rychlost metabolismu; a (3) hypotézu dostupnosti stanoviště k vysvětlení velikosti geografické odchylky u ptactva na západní polokouli, která naznačuje, že větší zonace stanoviště je spojena se silnějšími mezosynoptickými konvekčními systémy (ang. Mesoscale⁵). Ze závěrů je patrné, že komplexní zeměpisné rozložení průměrné velikosti těla savců západní polokoule podporuje obě předešlé práce. Bergmannovy trendy se nachází v širokém měřítku v chladných makroklimatách, nikoliv však v těch teplejších. Průměrná velikost těla se zvyšuje na severu v nearktické oblasti a negativně koreluje s teplotou. Naproti tomu neotropické druhy savců jsou největší v tropických a subtropických nížinách a výrazně menší v Andách.

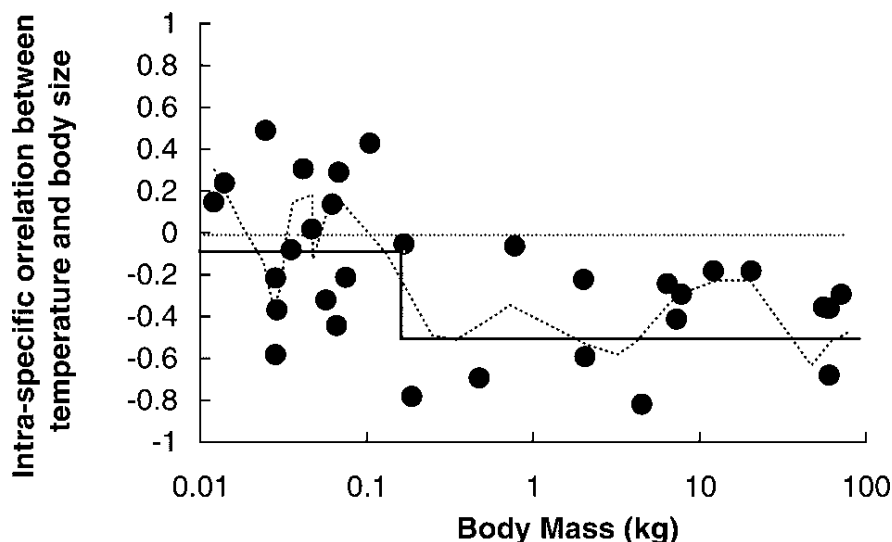
⁵ klimatické přechody v tropických horských oblastech, které by mohly omezovat výskyt velkých druhů savců.



Obr. 2: Průměrná tělesná hmotnost (v gramech) jako funkce průměrné roční teploty v nearktické a neotropické oblasti. Přerušované čáry jsou mezní teploty značící posun ve vztazích s průměrnou velikostí těla v každém regionu (nearktické 10,9 °C; neotropické oblasti 12,6 °C) určené lineární regresí. Mezní nearktická oblast je větší a chladnější (1144 políček; regionální průměrná teplota ± 1 SD, $-1,3 \pm 7,1$ °C, minimální, $-19,4$ °C), než její neotropický ekvivalent (192 buněk; regionální průměrná teplota $4,6 \pm 6,9$ °C, minimální $-11,9$ °C). Naproti tomu teplejší část nearktické oblasti vpravo prahu je také chladnější, ale menší (385 políček; regionální průměrná teplota $16,5 \pm 3,2$ °C, maximální $35,3$ °C), než neotropická oblast (1390 políček; regionální průměrná teplota $22,9 \pm 3,4$ °C, maximální $32,3$ °C) (Rodríguez *et al.*, 2008).

V konečném výsledku je velikost těla nelineárně závislá na teplotě v obou regionech (Obr. 2). Split-line lineární regrese navíc ukazuje mezní teploty, kde dochází ke změnám v těchto vztazích (nearktické 10,9 °C; neotropické 12,6 °C). Analýzy také naznačují, že široká škála variability ve velikosti je částečně ovlivněna silnými mezosynoptickými konvenčními systémy, které existují v horských oblastech. Pravděpodobným vysvětlením je, že redukovaná velikost stanovišť v horách omezuje přítomnost větších savců (Rodríguez *et al.*, 2008). Je samozřejmě otázkou, do jaké míry jsou tyto výsledky ovlivněny výběrem zkoumané lokality a to zejména v neotropické oblasti, kde se dá předpokládat silný vliv And na průměrnou velikost areálu a tím i na velikost zde žijících zvířat.

K obdobným závěrům (viz výše) dochází i Freckleton *et al.* (2003), který demonstruje rozdíl mezi výsledky založenými na závislosti velikosti na zeměpisné šířce a na teplotě. Dle této studie souvisí velikost těla s teplotou (alespoň u velkých druhů) více než s



Obr. 3: Vztah mezi závislostí tělesné hmotnosti na změně teploty prostředí (měřeno jako korelace mezi tělesnou hmotností a teplotou; data o teplotě přejata ze studií v literatuře), a tělesné hmotnosti samotné (nebo její průměrné hodnoty). Plná čára je klouzavým průměrem tří po sobě jdoucích měření, naznačující rozdílnou odezvu malých (do 0,16 kg) a velkých (nad 10,16 kg) druhů (Freckleton, 2003).

dalšími klimatickými faktory. Předpovídá tedy, že větší druhy budou podporovat pravidlo s větší pravděpodobností než druhy menší (viz Obr. 3).

Vědeckých studií na konkrétních druzích živočichů, které jsou v souladu s Bergmannovou predikcí, je mnoho. Podrobnější výčet uvádím v tabulce na konci kapitoly (Tab. 1, str. 26-28).

Zajímavou prací je nepochybně ale studie Lin *et al.* (2008) zabývající se vztahem mezi velikostí lebky pišťuchy černolící (*Ochotona curzoniae*, Hodgson 1858) z různých geografických lokalit (rozdílná zeměpisná šířka a nadmořská výška) provincie Čching-chaj na Tibetské náhorní plošině. Výsledky naznačují, že tento druh Bergmannovo pravidlo podporuje v plném rozsahu, jelikož velikost lebky pozitivně korelovala s oběma veličinami – zeměpisnou šířkou i nadmořskou výškou, a naopak negativně korelovala s průměrnou roční teplotou, ročním úhrnem srážek, a roční čistou primární produkcí. Tyto výsledky jsou však v rozporu s prací Liao *et al.* (2006), která se zaměřila na pišťuchu krátkoocasou (*Ochotona daurica*, Pallas 1776), druh, vyskytující se především v severní Číně, ale stejně tak v Čching-chaj. Zde naopak autoři dospěli k závěru, že vykazuje k Bergmannovu pravidlu opačný trend. Zda je ale tato odchylka dána zvláštní zeměpisnou charakteristikou Tibetské náhorní plošiny (extrémně vysoká nadmořská výška) je nejasné z důvodu nedostatku dalších relevantních údajů z této oblasti (Lin *et al.* 2008). Otázkou je, zda délka lebky je vhodnou měřenou veličinou pro takovýto výzkum. Je možné, že jak délka lebky, tak délka kosti nosní

mohou být ovlivněny i mnoha jinými faktory než je zeměpisná šířka či nadmořská výška (např. velikost mozku, stáří jedince, či biotop který obývá nebo přítomností příbuzného, konkurenčního druhu). Bergmann (1847) navíc svou teorii neopírá o velikost jedné části, ale těla jako celku.

I přesto tento postup využívá většina recentních studií. Gür (2010) ve své studii podpory Bergmannova pravidla u sysla maloasijského (*Spermophilus xanthoprimum*, Bennett 1835) používá také rozměry lebky, konkrétně kondylobazální délku, šířku mezi oběma jařmovými oblouky, délku mandibuly a výšku dolní čelisti. Výsledky pravidlo taktéž podporují.

V případě Zhang *et al.* (2012) a jeho studie cokora *Eospalax baileyi* (Thomas 1911), kde byly rozměry lebky použity také, druh Bergmannovu teorii podporoval pouze v otázce zeměpisné šířky. Velikost se nezvětšovala s rostoucí nadmořskou výškou, přestože tak bylo očekáváno. Do jaké míry za to může ekologie daného zvířete, zůstává otázkou. Taktéž je tomu u studie Schillaci (2010), kdy s použitím délky lebky jakožto měřeného rozměru, Bergmannovu pravidlu odpovídala pouze jedna geografická oblast výskytu makaka jávského (*Macaca fascicularis*, Raffles 1821). Nicméně zajímavý je závěr studie Virgós *et al.* (2011), kde naopak rozměr lebky je jedinou veličinou, která zde Bergmannovský trend podporuje (na rozdíl od hmotnosti a délky těla), což použití lebečních rozměrů jakožto arbitra validity Bergmannovy hypotézy dále zmenšuje. Je dobré si též povšimnout, jak v těchto pracích autoři automaticky počítají s geografickou šířkou a nadmořskou výškou, přičemž teplotu, tedy výchozí bod původní práce, pomíjejí.

Vědeckých publikací zabývajících se predikční silou Bergmannova pravidla u ptáků je znatelně méně, přestože ptáci jsou taxonomickou třídou, na které Bergmann svou teorii testoval, a tudíž by se dalo očekávat, že právě zde bychom měli nalézt největší podporu.

Významnou prací je studie Guillaumet *et al.* (2008), kterou již zmiňuje Diniz-Filho (2008). Publikace je zaměřena na testování Bergmannova pravidla u tří částečně sympatrických druhů chocholoušů v Maroku (*Galerida theklae*, Brehm 1858, *G. cristata*, Linnaeus 1758 a *G. randonii*, Loche 1860). Autoři použili polymorfismus délky restričních fragmentů (RFLP) k prozkoumání mezidruhové hybridizace těchto tří druhů v kontaktních zónách. Statistické vyhodnocení bylo navrženo tak, aby bylo testováno jen samotné Bergmannovo pravidlo (jako aproximace teploty byla užitá zeměpisná šířka) bez ohledu na další potenciační faktory jako jsou nadmořská výška, kompetice či mezidruhová hybridizace. Byly brány v potaz i prostorové autokorelace. Výsledek by tedy mohl být daleko komplexnější. I když se vezmou tyto faktory v úvahu, Bergmannovo pravidlo bylo

stále silně podporováno u dvou ze tří druhů. V případě *G. cristata* velikost těla nereagovala na nadmořskou výšku, nicméně tento fakt byl jednoduše vysvětlen druhově specifickými rozdíly v zeměpisném rozšíření a výškovém rozpětí.

Jiný případ je Boyer *et al.* (2009). Tato studie není zaměřena jen na testování Bergmannova pravidla, ale autoři zkoumali systém tří proměnných propojených třemi různými ekogeografickými pravidly v globálním datovém souboru ptáků: zvýšení tělesné velikosti v závislosti na zeměpisné šířce (tedy Bergmannovo pravidlo), negativní alometrii velikosti snůšky (Calderovo pravidlo) a zvýšení velikosti snůšky se zeměpisnou šířkou (Lackovo pravidlo). Jejich analýzy naznačují, že Bergmannovo pravidlo by mělo být podporováno na všech taxonomických úrovních (Boyer *et al.*, 2009) v souladu s výchozí prací.

3.3 Bergmannovi odpůrci

Jedním z prvních odpůrců Bergmannovy teorie je Geist (1987). Ve své práci se pouští do ostré kritiky jeho teoretické i empirické hodnoty. Podle něj se totiž velikost těla velkých savců sice zvětšuje s rostoucí zeměpisnou šířkou, ale mezi 53° a 65° severní zeměpisné šířky se situace obrací tak, že zvířata o malé tělesné velikosti se vyskytují v nejnižších a nejvyšších zeměpisných šířkách. To odpovídá hypotéze závislosti velikosti těla na délce vegetačního období, na dostupnosti živin a energie v průběhu růstu. Znamenalo by to, že velikost těla se nejprve zvětšuje, a pak klesá v závislosti na zeměpisné šířce, tak jak Geist (1987) předpovídá. Tvrzení podporuje výzkumem, při kterém použil soubor lebek vlka obecného (*Canis lupus*, Linnaeus 1758) jiných autorů, rozdělil je podle největší lebky samce a samice, aby získal aproximaci relativní hmotnosti. Výsledky byly spojeny podle oblasti a vyneseny prostřednictvím zeměpisné šířky. Podobně tak činí ještě v případě ovce tlustorohé (*Ovis canadensis*, Shaw 1804), která je podle autora druhým vhodným zvířetem pro takovouto studii z důvodu dostatečně velkého areálu výskytu. Jakoukoliv shodu s Bergmannovým pravidlem přikládá skutečnosti, že většina velkých savců se vyskytuje na jih od 60. rovnoběžky s. š., a není schopna přesáhnout 62. rovnoběžku (Geist, 1987). Vystává ovšem otázka, zda je adekvátní srovnání relativní hmotnosti ve vztahu k zeměpisné šířce, namísto tělesné velikosti, nehledě na způsob výpočtu.

Další významnou studií je Meiri *et al.* (2004), která se zaměřuje na platnost Bergmannova pravidla u šelem (Carnivora). Měřeny byly opět soubory lebek (kondylobazální délka), zaznamenány informace o výskytu a statisticky zpracovány tentokrát neparametrickými metodami (Spearmanův koeficient pořadové korelace). Řád, u

kterého se na Bergmanna ve velké míře odvoláváme, však dle autorů ukazuje zajímavé skutečnosti. Výsledky naznačují, že je v souladu s pravidlem pouze 50% druhů tohoto řádu a že např. *Panthera tigris* (Linnaeus 1758) pravidlo nepodporuje, což je v rozporu s obecným povědomím. Tento výsledek ale může podle autorů odrážet fakt, že nedisponovali vzorky severního a zároveň největšího poddruhu tygra usurijského, (*P. tigris altaica*). Tato skutečnost může ukazovat na riziko stržení výsledků analýzy extrémními hodnotami jediné populace i v jiných souborech. Taktéž studie Oishi *et al.* (2010), zkoumající platnost Bergmannova pravidla u dvou poddruhů lišky obecné (*Vulpes vulpes schrenckii*, Kishida 1924 a *V. v. japonica*, Gray 1868) kladný výsledek neukázala. Naopak- výzkumníci ve většině případů naměřili větší velikost lebky u jižnějšího poddruhu *V. v. japonica*. Korelace se zeměpisnou šířkou tak byla v tomto případě negativní.

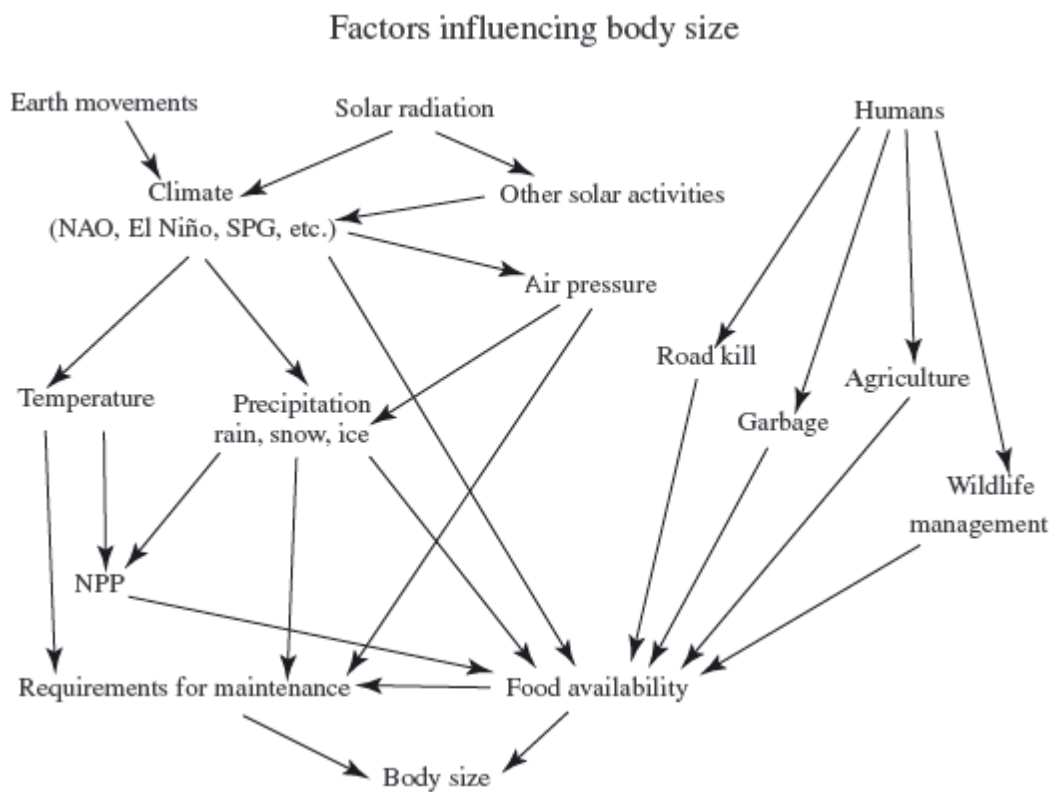
Jiné studie se snaží poukázat na mnoho dalších faktorů, které mohou velikost těla ovlivňovat a pravděpodobně mnohdy výrazněji než zeměpisná šířka. Příkladem je opět Meiri *et al.* (2007), jehož studie byla prováděna taktéž u řádu Carnivora. Na datovém souboru 79 druhů šelem (měřena velikost zubů a délka lebky) byl testován vliv několika faktorů, které mohou velikost živočichů ovlivňovat, jako např. rozsah a stupeň zeměpisné šířky, teplota, čistá primární produkce, dostupnost potravy a diverzita habitatů. Blíže se studie zaměřuje na otázku dostupnosti potravy jako hlavního faktoru ovlivňujícího velikost a důkaz shledává v příkladu medvěda hnědého (*Ursus arctos*, Linnaeus 1758), který má areál rozšíření dostatečně velký (srovnatelný s vlkem) a přesto se jeho velikost se zeměpisnou šířkou téměř nemění. Naopak ji můžeme mnohem lépe vysvětlit vzdáleností nejbližších oblastí tření lososa. Je tedy možné, že zatímco u některých šelem, jako vlk, se dostupnost potravinových zdrojů pravděpodobně zvyšuje od jihu k severu podél klin (alespoň do určité míry), pro jiné (jako medvěd hnědý) tomu tak být nemusí. Faktory ovlivňující tělesnou velikost mohou být tedy druhově specifické (Meiri *et al.*, 2007). Důvody změn ve velikosti živočichů můžeme hledat i v historických změnách klimatu, či v dopadu lidské činnosti. To je příklad studie Diniz-Filho *et al.* (2009), která použila databázi tělesných velikostí 209 druhů existujících terestrických šelem analyzovaných s využitím fylogenetické autokorelace a regrese. Mezidruhovú proměnlivost v tělesné velikosti byla rozdělena na fylogenetickou (P) a specifickou (S) složku, a komponenty napříč druhy byly korelovány s proměnnými prostředí a lidského osídlení po celém světě. Výsledky ukázaly „Bergmannovské“ klíny silnější ve vyšších zeměpisných šířkách na severní polokouli z důvodu neustálého střídání glaciálů a interglaciálů v celém pozdním pliocénu a pleistocénu. To mělo za následek vyšší obměnu druhů, rozdílnou kolonizaci a intenzivnější adaptivní procesy v okamžiku, kdy se opět

uvolnila dříve zaledněná oblast. Analýzy poskytují jednotné vysvětlení Bergmannova pravidla v rámci druhu a mezidruhového trendu směrem k větší tělesné velikosti v celcích vzniklých z historických změn klimatu a současného vlivu člověka (Diniz-Filho *et al.*, 2009).

Taktéž McNab (2010) poukazuje na to, že Bergmannova teorie je nesprávná a pouští se do kritiky i ostatních pravidel (ostrovní pravidlo atd.). Naopak navrhuje zavést jakési „pravidlo zdrojů“, které by odráželo účinek dostupnosti zdrojů na tělesné hmotnosti a výdeji energie. Korelace savčí velikosti s geografii včetně zeměpisné šířky (tedy Bergmannovo pravidlo), existence pouštních oblastí, a života na oceánských ostrovech (ostrovní pravidlo), stejně jako Dehnelův jev⁶ a tendence některých linií ke zvýšení hmotnosti v čase (Copeovo pravidlo) odráží totiž vliv teploty, dešťových srážek, ročního období a primární produkce, stejně jako nutnosti v případě některých druhů sdílet zdroje s konkurenty (př. jaguára a pumy jakožto konkurentů o kořist). McNab (2010) také zpochybňuje myšlenku, na které je celé Bergmannovo pravidlo vystavěno. Vysvětlení tohoto gradientu tím, že s růstem velikosti savci zvyšují svůj objem více než povrch, a proto velké druhy mohou vytvářet méně tepla vzhledem k jejich velikosti, je podle něj chybné. Velcí endotermové totiž ztrácejí více tepla, a vynakládají více energie při všech teplotách než malé druhy, jednoduše proto, že míra metabolismu a tepelné ztráty rostou s tělesnou hmotností. Tento argument však může být mylný, jelikož je v obecném povědomí, že malí homeotermní živočichové mají výrazně rychlejší metabolismus a výkonnější srdce, než jejich větší protějšky. To je také důvod, proč nejnižší možnou hmotností homeotermních živočichů jsou cca 2 g u bělozubky nejmenší (*Suncus etruscus*) a netopýrka thajského (*Craseonycteris thonglongay*, Hill 1974). Kdyby hmotnost klesla pod tuto hranici, rychlost metabolismu a míra tepelných ztrát by byly tak obrovské, že by to pro tyto živočichy nebylo slučitelné se životem (Lavers, 2004). McNab (2010) oproti tomu argumentuje na případu slona afrického (*Loxodonta africana*, Blumenbach 1797), který váží 3 tuny a stráví 16 hodin krmením, což je výrazně nad rámec času potřebného např. pro myš. Nicméně slon sice může zkonzumovat denně až 300 kg vegetace, ale toto množství činí pouze 4% jeho tělesné hmotnosti, zatímco bělozubka nejmenší (*Suncus etruscus*) pozře denně množství potravy odpovídající až 130% hmotnosti jejího těla. Navíc se živí potravou živočišného původu, která má mnohem větší výživnou hodnotu, než potrava rostlinná v případě slona (Lavers, 2004).

⁶ Jedná se o metabolické přizpůsobení živočicha nepříznivým klimatickým podmínkám.

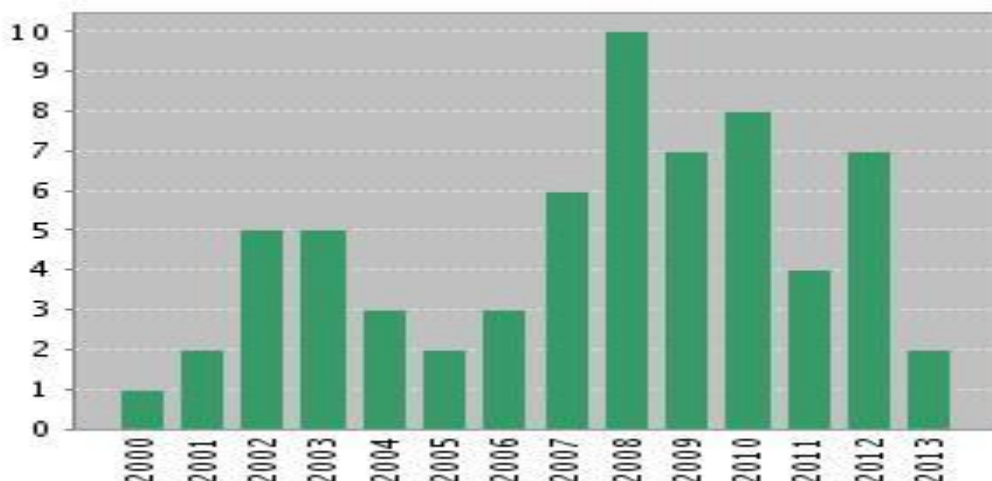
Téměř shodný názor zastává i Yom-Tov *et al.* (2011) domnívající se, že velikost těla působí podobně jako barometr, kolísající souběžně se změnami příslušného hlavního predikátoru. Zeměpisná šířka a časové změny v tělesné velikosti jsou pak vlastně projevy stejného ovladače. Hlavní predikátory velikosti těla jsou často dostupnost potravy během období růstu a okolní teploty, která často samotnou dostupnost potravin ovlivňuje. Dostupnost potravin je závislá na čisté primární produkci, která je naopak určena klimatickými podmínkami a počasím (především teplotou a srážkami), a ty jsou závislé především na slunečním záření a jiných slunečních aktivitách (viz Obr. 4) (Yom-Tov *et al.*, 2011).



Obr. 4: Schéma znázorňující vztah konečných a bezprostředních predikátorů k tělesné velikosti

3.4 Studie poikilothermních živočichů

V posledních letech se na poli výzkumu Bergmannova pravidla čím dál častěji objevují studie zabývající se jeho platností u poikilothermních živočichů včetně hmyzu (viz Obr. 5). Tento fakt je dosti zajímavý, přihlédneme-li k tomu, že Bergmannovo pravidlo by se mělo striktně týkat pouze živočichů homeothermních, jak původně Bergmann navrhoval. A to



Obrázek 5: Počet publikací dne 19.4. 2013 databáze Web of Science®, klíčové slovo "Bergmann's rule"; Refined by: „ectotherms“ (převzato z: http://apps.webofknowledge.com/CitationReport.do?product=WOS&search_mode=CitationReport&SID=N12E61PhnJJD6OIPi24&page=1&cr_pqid=40&viewType=summary)

už jen z důvodu základní myšlenky tohoto pravidla- teplotní ekonomie. Hospodaření s teplem se v případě poikilothermních živočichů zásadně liší, a tudíž by pro ně pravidlo nemuselo (ba nemělo) být poplatné tak jako pro homeotermny. Přesto některé analýzy ukazují, že je podporováno až 75% poikilothermních živočichů (Pincheira-Donoso *et al.*, 2008).

Pincheira-Donoso *et al.* (2008) se zabýval tímto fenoménem u leguánů rodu *Liolaemus* (Wiegmann 1834). Bylo shromážděno 4942 dospělých jedinců (čítajících 126 druhů z šesti kladů⁷) z muzejních vzorků se známou zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou výskytu. Tato fylogeneticky zaměřená studie však neprokázala rostoucí tělesnou velikost se zvyšující se zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou, přestože dřívější studie (Cruz *et al.*, 2005) na menším taxonomickém vzorku (4 klady z 6) ukázala naopak shodu s Bergmannovou teorií. Vysvětlení můžeme hledat ve většině fyziologických a behaviorálních procesech u ektodermů, které přímo závisí na jejich tělesné teplotě. Pokud chtějí v chladném prostředí získat teplo rychle, ocitají se pod silnou pozitivní selekcí, aby

⁷ označení pro monofyletickou vývojovou větev zahrnující společného předka a všechny z něho vzešlé potomky.

byli schopni optimálně získávat potravu, pářit se a unikat predátorům. Vývoj větší velikosti v chladnějším prostředí se zdá být proto nevýhodnou termoregulační strategií. Opakovaný nedostatek podpory pro pravidlo u ektotermních organismů tedy naznačuje, že tento model by měl být uznán jako platný výhradně pro endotermní živočichy (Pincheira-Donoso *et al.*, 2008).

Podobný je závěr i studie Adams *et al.* (2008) zaměřené na podporu Bergmannova pravidla u mločků (*Plethodon*, Tschudi 1838). Při měření velikostí ⁸96.996 jedinců ze 40 druhů, 37 druhů nevykazovalo gradient v souladu s Bergmannovou predikcí. Na fylogenezi nezávislá srovnávací analýza ukázala, že neexistuje žádný vztah mezi velikostí těla a teplotou. Meta-analýza kombinující tyto výsledky s dostupnými údaji o jiných druzích obojživelníků neodhalila žádnou podporu pro toto pravidlo ani na úrovni rodu (*Plethodon*), řádu (Caudata), či třídy (Amphibia) (Adams *et al.* 2008). Pokud se podíváme na příklady jiných obojživelníků, tendence je stále obdobná. Studie Cvetković *et al.* (2009) zkoumající prostorové modely variací u rozšířené ropuchy obecné (*Bufo bufo*, Linnaeus 1758) podél 2240 km zeměpisného gradientu v celé Evropě testovala kovariance velikosti těla dospělců, věku a růstových parametrů se zeměpisnou šířkou, nadmořskou výškou, délkou období činnosti a průměrnou teplotou během tohoto období, využívající originální i literární údaje. Výsledná analýza ukázala, že *B. bufo* vykazuje signifikantně opačnou tendenci k Bergmannovským klinám podél gradientu zeměpisné šířky, nicméně nikoliv po výškovém gradientu. Hlavní efekt, který vysvětloval rozdíly v závislosti na nadmořské výšce, byl věk jedinců. Podmínky životního prostředí ovlivňovaly velikost těla, která se zvyšovala s průměrnou teplotou, zatímco parametry věku byly ve vztahu s délkou období aktivity (Cvetković *et al.*, 2009). Tato studie tedy opět naznačuje, že k identifikaci kauzálních faktorů, které jsou základem obecných ekogeografických pravidel, jako je Bergmannovo, musíme brát v úvahu různé fáze životního cyklu, a kovarianci jejích charakteristik (investice do růstu, reprodukce, přežití) s ekologickými faktory, které působí na každou z nich. Tuto myšlenku rovněž podpořila i studie Terribile *et al.* (2009) studující samostatně dva hadí klady, *Viperidae* (Oppel, 1811) a *Elapidae* (Boie, 1827). 20% velikostní variability *Viperidae* a 59% *Elapidae* (recentnější klad) bylo vysvětleno fylogenetickou příbuzností. Naopak, při analýze prostorových trendů průměrných hodnot tělesné velikosti a modelu životního prostředí včetně teploty, srážek, primární produkce a topografie (rozsah nadmořské

⁸ měřena délka těla od špičky čenichu ke kloace

výšky) bylo takto objasněno 37,6% variability *Viperidae*, ale pouze 4,5% *Elapidae*. Autoři na závěr zdůrazňují potřebu nekonstruktivních přístupů v makroekologii.⁹

Wilson (2009) dokonce naznačuje, že existuje spojitost mezi selekcí plodnosti a Bergmannovým pravidlem, minimálně u některých ryb. Jeho studie změn ve velikosti v závislosti na zeměpisné šířce a teplotním gradientu u polygamního rodu jehla (*Syngnathus*, Linnaeus 1758) ukázala podporu pro Bergmannovo pravidlo, zatímco u monogamního rodu koníček (*Hippocampus*, Rafinesque 1810) velikost se zeměpisnou šířkou nekorelovala. Celá studie naznačuje, že u polygamního rodu *Syngnathus* je zvýšení tělesné velikosti se zeměpisnou šířkou nutné k udržení potenciální reprodukční rychlosti samců navzdory významnému snížení teplot.

V rámci studií týkající se poikilotermních živočichů můžeme narazit i na takové, které se zaměřují na různé druhy hmyzu. Takovým příkladem může být Hu *et al.* (2012) zkoumající výskyt velikostních klin u *Eupolyphaga sinensis* (Walker 1868). Zkoumán byl vztah mezi velikostí, zeměpisnou šířkou a klimatickými faktory (zahrnující 10 proměnných). Bylo zjištěno, že velikost se značně lišila v závislosti na zeměpisné šířce. Docházelo ke zvětšování těla při nízkých a vysokých zeměpisných šířkách, zatímco zvířata ve středních zeměpisných šířkách byla v průměru menší. Obdobně byla zkoumána existence velikostních klin v závislosti na teplotě u sarančete *Phaulacridium vittatum* (Sjöstedt 1920) v práci Harris *et al.* (2012) Nicméně nejvýznamnějším faktorem ovlivňujícím variabilitu velikosti bylo nakonec množství srážek a sezónnost. Vazba na teplotní gradient se tedy nepotvrdila.

⁹ Přístup navržený Diniz-Filho *et al.* (2007), může pomoci odhalit pozadí ekogeografických trendů, začleněním fylogenetické struktury do datových analýz. Část variability pak může být vysvětlena reakcí druhů na životní prostředí a část pro změnu prostřednictvím fylogenetických vzorců.

Tab. 1: Přehled recentních výzkumných prací zabývajících se problematikou Bergmannova pravidla, řazený abecedně dle jména prvního autora. Žlutou barvou jsou vyznačeny studie pravidlo jasně podporující, zelenou naopak ty, které jsou s predikcí v rozporu. Uvádím i příklady studií na poikilotermních živočiších (vyznačeny hnědou barvou), ačkoliv nemůžeme přesně říci, zda pravidlo podporují či nikoliv, jelikož Bergmann je do své teorie nezahrnuje. Pokud je tedy v kolonce „Bergmannovo pravidlo“ uvedeno podporuje/nepodporuje, berme v úvahu, že tento postoj je míněním autora, nikoliv faktická výpověď o predikční síle Bergmannova pravidla. **Zkratky**¹⁰

citace(žurnál, rok, autor ročník, rozsah)	studovaný materiál	metody	Bergmannovo pravidlo	
Evolution: Inter. Journal of Org. Ev., 2008, 62, 413-420	ADAMS <i>et al.</i>	rod <i>Plethodon</i>	meta-analytické metody s ohledem na teplotu	nepodporuje
Journal of Biogeography, 2010, 37, 47-56	BOYER <i>et al.</i>	ptáci	lin. regrese; meta-analytické metody; Path analýza	podporuje
Journal of Zool.System. and Ev.Research, 2009, 47, 171-180	CVETKOVIĆ <i>et al.</i>	<i>Bufo bufo</i>	ANCOVA; MANCOVA; Kolmogorovův-Smirnovův test s ohledem na ZŠ a VŠ, teplotu a dobu aktivity	nepodporuje
Journal of Biogeography, 2008, 35, 577-578	DINIZ-FILHO	-	rešerše	spíše podporuje (nutný další výzkum)
Journal of Biogeo., 2009, 36, 2222-2236	DINIZ-FILHO <i>et al.</i>	šelmy	velikost 209 druhů; fylogenetická autokorelace a regrese	nepodporuje
Global Change Biology. 2012, 18, 1499-1508	EASTMAN <i>et al.</i>	<i>Urocitellus beldingi</i> , <i>Callospermophilus lateralis</i> , <i>Otospermophilus beecheyi</i>	kondylobazální délka, délka čelisti, lin. regrese	nepodporuje
American Naturalist. 2012, 161, 821-825	FRECKLETON <i>et al.</i>	savci	data z předešlých prací, lineární regrese, Brownian model of trait evolution	podporuje (pouze u druhů velké velikosti)
Canadian Journal of Zoology. 1987, 65, 1035-1038	GEIST	<i>Canis lupus</i>	rozměry lebky k aproximaci relativní hmotnosti, výsledky vyneseny prostřednictvím ZŠ	nepodporuje
Canadian Journal of Zoology. 1990, 68, 1613-1615	GEIST	-	rešerše	nepodporuje
Journal of Biogeography. 2008, 35, 579-591	GUILLAUMET <i>et al.</i>	<i>Galerida theklae</i> , <i>Galerida cristata</i> a <i>Galerida rondonii</i>	restrikční analýza	podporuje (u 2 ze 3 druhů)

¹⁰ lin. (=lineární); ZŠ (=zeměpisná šířka); VŠ(=nadmořská výška); geo (= geografické); info (=informace); ZP (=západní polokoule); stat. (=statisticky)

Bio. Journal of the Linnean Society. 2010, 100, 695–710	GÜR	<i>Spermophilus xanthoprimum</i>	Měření rozměry lebky; zaznamenány geo. info o lokalitě výskytu, ANOVA	poporuje v plném rozsahu
Journal of Zoology. 2012, 287, 104–114	GÜR <i>et al.</i>	<i>Urocitellus richardsonii</i>	velikost a geo. údaje stat. zpracovány	nepodporuje
AM. JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROP. 2012, 147, 401-408	KAMILAR <i>et al.</i>	primáti Madagaskaru	hmotnost a klimat. Proměnné statisticky zpracovány	nepodporuje
Acta Zoo.Academiae Scientiarum Hungaricae. 2008, 54, 411-418	LIN <i>et al.</i>	<i>Ochotona curzoniae</i>	délka lebky; zaznamenány geo. info o lokalitě výskytu, provedena dílčí korelační analýza	podporuje v plném rozsahu
Oecologia. 2010, 164, 13-23	MCNAB	-	rešerše	nepodporuje
Journal of Biogeography. 2007, 34, 1439–1454	MEDINA <i>et al.</i>	rod <i>Ctenomys</i>	719 vzorků ze 133 lokalit, měřena délka těla, lebky a hmotnost, Kolmogorovův-Smirnovův test	nepodporuje (opačný trend)
Global Ecology and Biogeography. 2011, 20, 203–207	MEIRI	-	rešerše	podporuje
Biological Journal of the Linnean Society. 2004, 81, 579–588	MEIRI <i>et al.</i>	šelmy	rozměry lebky a geo. údaje; Spearmanův koeficient pořadové korelace	nejasné (podporuje pouze 50%)
Global Ecology and Biogeography. 2007, 16, 788-794	MEIRI <i>et al.</i>	šelmy	rozměry lebek a zubů, více násobná regrese	nepodporuje
Zoological Science. 2010, 27, 939-945	OISHI <i>et al.</i>	<i>Vulpes vulpes japonica</i> ; <i>Vulpes vulpes schrencki</i>	velikost lebky a zubů, analýza hlavních komponent, Aspin-Welch's t-test	nepodporuje
Theory Biosci. 2010, 129, 247–253	PINCHEIRA-DONOSO	-	rešerše	podporuje (není zaměřeno jako přímá obhajoba pravidla)
Journal of Evolutionary Biology. 2008, 20, 2067-2071	PINCHEIRA-DONOSO <i>et al.</i>	rod <i>Liolaemus</i>	velikost s ohledem na ZŠ a VŠ; lineární regrese	nepodporuje
Global Ecology and Biogeography. 2008, 17, 274–283	RODRÍGUEZ <i>et al.</i>	Nelétaví savci ZP	asociace mezi průměrnou velikostí těla a proměnnými prostředí; testováno korelacemi	podporuje (pouze u savců v chladných oblastech)

American Journal of Primatology. 2010, 72, 152–160	SCHILLACI	<i>Macaca fascicularis</i>	vztah délky lebky a ZŠ; neparametrická korelační analýza	podporuje (pouze pro jednu geo. oblast ze tří)
Oikos. 2010, 119, 1387–1390	STILLWELL <i>et al.</i>	-	rešerše	podporuje (uvažuje i jiné faktory prostředí)
Biological Journal of the Linnean Society. 2009, 98, 94–109	TERRIBILE <i>et al.</i>	<i>Viperidae, Elapidae</i>	Pearsonův korelační koeficient s ohledem na ZŠ a VŠ, teplotu a prim. produkci	nepodporuje
Journal of Biogeography. 2011, 38, 1546-1556	VIRGÓS <i>et al</i>	<i>Meles meles</i>	analýza hlavních komponent, lin. regrese rozměrů lebky, hmotnosti, délky a proměnných prostředí	podporuje (rozměrem na lebce)
Oikos. 2010, 119, 89–100	WATT <i>et al.</i>	-	rešerše	podporuje původní definici
Biol Rev Camb Philos Soc. 2011, 86, 531–541	YOM-TOV <i>et al.</i>	-	rešerše	nepodporuje
Journal of Animal Ecology. 2005, 74, 803–808	YOM-TOV <i>et al.</i>	<i>Sorex cinereus</i>	délka těla, ocasu, velikost ucha, hmotnost, lin. regrese	nepodporuje
Biology: Zeitschrift für Säugetierkunde. 2012, 77, 108–112	ZHANG <i>et al.</i>	<i>Eospalax baileyi</i>	velikost lebky, délka těla a hmotnost ve vztahu k proměnným prostředí; Mann–Whitney U test; Spearmanův koeficient pořadové korelace	podporuje (pouze teorii zeměpisné šířky)

4. Diskuse

4.1 Zhodnocení recentního výzkumu proměnlivosti tělesné velikosti

Popularita tohoto ekogeografického pravidla na poli výzkumu je vskutku velká, přestože Bergmannova teorie je stará více než 160 let (viz Obr 1). Předmětem studie bývá většinou konkrétní druh (např. Lin *et al.*, 2008), skupina druhů (např. Guillaumet *et al.*, 2008) či jiná taxonomická jednotka (např. Meiri *et al.*, 2007) Nejčastěji bývají ve spojitosti s Bergmannovým pravidlem studovány různé skupiny savců, méně pak ptáků.

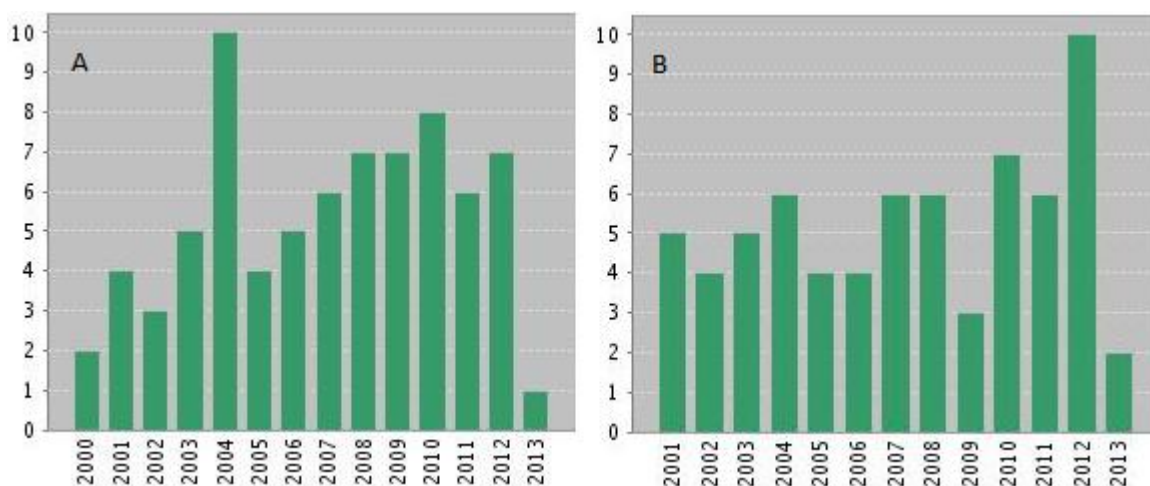
Přestože Bergmann pro své pravidlo nalézá širokou podporu, v recentních výzkumných studiích je patrných až příliš mnoho odchylek. Tyto odchylky jsou navíc v případech taxonů, či druhů, u kterých očekáváme podporu pravidla např. Carnivora (Diniz-Filho, 2009 či Meiri *et al.*, 2004), nebo *Ursus arctos* (Meiri *et al.*, 2007). Vystává tedy otázka, zda je platnost pravidla omezena více, než Bergmann zamýšlel, či zda je pravidlo zcela neplatné. Popřípadě zda máme hledat chyby v recentních výzkumných pracích? Z předchozí kapitoly vidíme, že ze zmíněných striktně podporuje pravidlo pouze 5 prací (viz. Tab. 1), ostatní buďto nepodporují v plném či původním znění, nebo uvažují ještě další možné faktory (čemuž se ostatně nebrání ani sám Bergmann). Z plně podporujících jsou dvě rešerše (Watt *et al.*, 2010; Meiri, 2011), dvě práce zaměřené na samostatný originální výzkum (Lin *et al.*, 2008; Gür, 2010) a jedna studie přejímá data jiných autorů (Boyer *et al.*, 2009). Je tedy možné, že podporu v podobě těchto studií nemůžeme považovat za tolik relevantní, uvážíme-li, že rešerše nemá zdaleka takovou výpovědní hodnotu jako originální výzkum, nicméně výzkum prováděný pomocí neověřených přejatých dat z jiných studií není pravděpodobně také správnou volbou (do hry vstupuje efekt pozorovatele, kde každý mohl veličinu měřit trochu jinak).

Data jsou navíc obvykle hodnocena pomocí jednoduchých korelací mezi měřenou veličinou a jinými faktory ji ovlivňujícími, a přestože by mohly být použity složitější metody prostorové a srovnávací analýzy, nejsou takřka využívány (Diniz-Filho, 2008). Existence těchto korelací totiž nemůže vyloučit vliv dalších faktorů, které do analýzy nevstupují. Některé studie se naštěstí zabývají i jimi (např. Diniz-Filho *et al.*, 2009 či Yom-Tov *et al.*, 2005). Tento přístup hodnotím jako velmi přínosný. Nemůžeme předpokládat, že tělesná velikost závisí pouze a jedině na jedné veličině (popř. dvou). Je tedy správné přemýšlet, které faktory mohou mít také vliv na variabilitu tělesné velikosti a zda některý z nich není významnější, než původně navrhovaná zeměpisná šířka (tedy v podstatě teplota) a v kterých podmínkách.

Většina studií také bohužel neuvažuje ani fylogenetickou příbuznost jednotlivých druhů, která může mít na variabilitu velikosti značný vliv (Diniz-Filho et al., 2007). Některé jsou sice výjimkou (např. Terribile *et al.*, 2009; Adams *et al.* 2008), nicméně oba zde zmíněné příklady jsou studie prováděné na poikilotermních živočiších, v jejichž případě můžeme polemizovat nad tím, zda je vůbec nutné je provádět. Uvážíme-li, že Bergmannovo pravidlo by mělo být striktně platné pouze pro živočichy homeotermní (Bergmann, 1847). Bohužel studií na téma Bergmannovy teorie u poikilotermních živočichů není v oblasti recentního výzkumu malé množství (viz Obr. 5). Důvod této skutečnosti shledávám v nedostatečném prostudování původního Bergmannova díla a v informačním „šumu“ přeložených částí jinými autory.

Zajímavý aspekt recentního výzkumu zmiňuje Meiri *et al.* (2004). Ve své práci se autoři totiž mimo jiné zabývají i problematikou zkreslení či nenáhodného výběru taxonů pro studium Bergmannova pravidla. Zkreslení může např. vycházet z biologie příslušného druhu (vzácné druhy mohou být méně zastoupeny, tropické druhy mohou být méně často analyzovány než druhy mírných pásů – o vlivu viz též Rodríguez *et al.*, 2008). Nenáhodný výběr může spočívat pro změnu v tom, že pro studium dané problematiky (v našem případě Bergmannova pravidla) budeme vybírat přednostně ty druhy či taxony, u kterých podvědomě předpokládáme, že buďto teorii podporují či naopak. Meiri *et al.* (2004) navíc ještě zmiňuje tzv. „problém studií v šuplíku“, což znamená, že pokud nějaká studie podpoří naše mínění pozitivními výsledky, nabídneme ji spíše k publikaci, než tu, která pozitivní výsledek neukázala. Autoři zkreslení z publikovaných dat v této studii nepotvrdili, nicméně je přinejmenším zajímavé, že podíváme-li se na soubor námi zde zmíněných publikací (viz. Tab. 1, str. 26-28), 17 studií je zaměřeno na různé druhy (či jiné taxony) savců, z toho 5 je zaměřeno na šelmy a pouze 2 studie se zabývají proměnlivostí tělesné velikosti u ptáků. Obdobně je tomu podíváme-li se na statistiky Web of Science (viz Obr. 6)

Stejně tak je zajímavá myšlenka Meiriho *et al.* (2004) stržení extrémů. Poukazuje na něj v případě podpory Bergmannova pravidla u druhu *Panthera tigris*. U tohoto druhu se všeobecně očekává, že teorii podporuje. Nicméně výsledky Meiri *et al.* (2004) ukazují, že tomu tak není. Důvodem mohl být fakt, že výzkumníci nedisponovali vzorky největšího poddruhu *Panthera tigris altaica*. To ovšem probouzí otázku, zda pokud odstraníme ze zkoumaného vzorku největšího (popřípadě i nejmenšího) exempláře, přetrvává mezi středními hodnotami stále signifikantní trend, abychom mohli říci, že se skutečně jedná o pravidlo. A není potom možné zpochybnit validitu pravidla i u jiných zjevných příkladů jako např. vlk obecný (*Canis lupus*)?



Obr. 6: Počet publikací dne 20.4. 2013 databáze Web of Science®, **A**= klíčové slovo" Bergmann's rule"; Refined by: „mammals“, celkem 75 publikací; **B**= klíčové slovo" Bergmann's rule"; Refined by: „birds“, celkem 68 publikací (převzato z: <http://apps.webonowledge.com>)

Pokud shrneme nějakým způsobem problematiku recentního výzkumu proměnlivosti tělesné velikosti ve vztahu k Bergmannovu pravidlu, je třeba říci, že výzkum jako takový dozajista přínosný je. Jedná se o populární téma jak z hlediska vědeckého tak např. edukačního a ochranářského. Nicméně jeho neefektivitu můžeme vidět v nedostatečném prostudování originálního Bergmannova díla. To dokazuje občasné zahrnování poikilotermních živočichů některými autory (Adams *et al.*, 2008; Wilson, 2009 aj.), či úpravy a redefinice původního znění (Geist, 1987 aj.). Zahrnutí poikilotermních živočichů do výzkumu považují za zbytečné, pokud chceme dokazovat validitu původního znění Bergmannovy teorie. Naopak toto jeho validitu snižuje a naznačuje, že by bylo třeba počítat i s dalšími faktory, než které původně zahrnoval Bergmann. Ostatně stejně působí i úpravy původní definice.

Mnoho studií také přejímá data jiných autorů, na nichž pak staví své závěry (Freckleton *et al.*, 2012; Geist, 1987 aj.). Tento způsob výzkumu hodnotím také jako poněkud nešťastný, pokud chceme dokázat platnost něčeho, co označujeme za „pravidlo“. Data jsou navíc hodnocena pouze jednoduchými korelacemi, přitom např. zahrnutím výsledků fylogenetických analýz můžeme získat nový pohled bez vlivu příbuznosti mezi studovanými druhy.

4.2 Platnost Bergmannova pravidla a další výzkum

Pokud se zaměříme na samotnou platnost Bergmannova pravidla, je nutno říci, že se jedná o rozsáhlý a komplexní problém, který není rozhodně možné vyřešit prostou rešerší.

Bergmannova teorie existuje 166 let a po prostudování originální publikace se zdá mít reálný teoretický základ, ačkoliv ho někteří vědci popírají (McNab, 2010). Celá situace je pravděpodobně ale o mnoho komplikovanější, než Bergmann původně zamýšlel. Základ jeho teorie ve tvorbě tepla a jeho výměně s okolím je do jisté míry pravdivý, nicméně nelze říci, že to je jediný faktor určující velikost zvířete. To ostatně zmiňuje i sám Bergmann (viz kapitola 2.). Zde tedy narážíme na otázku, zda vůbec Bergmann zamýšlel svou teorii pojmut jako pravidlo. Po prostudování originální publikace se můžeme spíše domnívat, že autor svoji teorii vidí spíše jako jednu z alternativních příčin variability tělesné velikosti homeotermních živočichů. Je tedy pravděpodobné, že do podoby dogmatu, jak jej známe dnes, se teorie propracovala během své existence díky nedostatečnému překladu originálního díla (Watt *et al.*, 2010).

Pokud tedy přistoupíme na myšlenku, že Bergmannovo pravidlo není dogma, za které je všeobecně považováno, je mnohem přijatelnější, že na variabilitu velikosti mají vliv i jiné faktory než pouze zeměpisná šířka. To ostatně naznačuje i mnoho recentních studií (Yom-Tov *et al.*, 2005; Stillwell *et al.*, 2010 aj.). Mezi nejvýznamnější navrhané faktory patří druh a dostupnost potravy (Meiri *et al.*, 2007), sezonalita, velikost stanoviště (Guillaumet *et al.*, 2008), či i jiné klimatické vlivy než teplota (Rodríguez *et al.*, 2008). Je také patrné, že velikost reaguje spíše na teplotu jako takovou, než na zeměpisnou šířku, jak navrhuje Stillwell (2010). Nemůžeme očekávat po celé ploše určité zeměpisné šířky totiž stále konstantní teplotu. Ostatně i Bergmann sám bere zeměpisnou šířku jen jako jakousi aproximaci průměrné teploty.

Pokud nechceme tedy Bergmannovo pravidlo zavrhnout zcela, je nutný další výzkum. Jako prvotní krok vidím novou studii zaměřenou na ptačí rody, na kterých Bergmann svou teorii vystavěl. Je až s podivem, že dosud takováto studie nebyla provedena. V dalším výzkumu by bylo dobré se také zaměřit na ostatní faktory ovlivňující velikost těla a na míru jejich vlivu na ni. Otázkou stále zůstává jaký rozměr brát jako výchozí pro tyto studie. Ve většině studií jsou ve velké míře používány rozměry lebky např. kondylobazální délka, délka nasálí atd. (Geist, 1987; Lin *et al.*, 2008). Nemůžeme ale vyloučit, že tyto rozměry nejsou ovlivňovány i dalšími vlivy. Význam může mít velikost mozku, Allenovo pravidlo, či druh přijímané potravy (ovlivnění velikosti čelistí aj.). Bylo by vhodné nalézt rozměr, který bude jinými faktory, než je sama velikost, ovlivňován co nejméně a zároveň bude dostupný ze sbírkového materiálu (nabízejí se např. krční obratle). Zajímavé by také bylo počítat s celkovým objemem zvířete a jeho povrchem, namísto s měřenými rozměry (tj. vytvoření 3D modelů např. za pomoci tomografie, která se pomalu stává šířeji používanou

disciplínou v morfologii). Tento návrh by byl však ještě v současné době velmi nákladný a u některých taxonů i těžko proveditelný.

5. Závěry

Bergmannovo pravidlo představuje populární téma na poli výzkumu proměnlivosti tělesné velikosti. Velký podíl těchto studií popírá samotnou Bergmannovu teorii a část studií se zabývá výzkumem tohoto jevu u poikilotermních živočichů. Práce podporující pravidlo bývají z velké části rešeršní, či pracují s daty přejatými od jiných autorů. Studie, které jsou naopak v rozporu s Bergmannovou teorií, se zaměřují mimo jiné na hledání jiných příčin změn ve velikosti, či faktorů, které ji mohou ovlivňovat.

To mne vede k závěru, že Bergmannovo pravidlo samotné musíme v současném stavu znalostí pokládat za nepoplatné. Pokud přihlédneme ke všem faktorům, které ho mohou ovlivňovat a výjimkám, nemůžeme ho v současném stavu nazývat pravidlem. Je tedy otázkou, zda ho jako takové zavrhnout zcela, či změnit název např. na „Bergmannova teorie“ (zahrnující původní Bergmannovo znění) a přistoupit k dalšímu výzkumu, který by zahrnoval:

- Podrobnější prostudování originálního díla
- Nalezení vhodných rozměrů či charakteristik pro studium
- Novou studii ptačích rodů (užitých Bergmannem)
- Studium geograficky rozšířených taxonů s využitím možností současné statistiky (vliv fylogenetické příbuznosti, GIS aj.)
- Aplikace 3D modelů
- Ověření relevance jeho platnosti na základě soudobých poznatků z fyziologie živočichů a molekulární biologie

Pokud bychom ale uvažovali o zavrnutí Bergmannova pravidla, je nutné si uvědomit, že podobná situace může panovat i u ostatních biogeografických pravidel. Stejně tak se ale můžeme dostat k nějakému hlubšímu principu, který bude v konečném důsledku stát za více pozorovanými rozdíly mezi populacemi.

6. Literatura a použité internetové zdroje

ADAMS, D.C. & CHURCH, J.O. (2008). Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution; international journal of organic evolution* **62**, 413–20.

BERGMANN, C. (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 116 str.

BLACKBURN, T. M. & B. A. HAWKINS (2004). Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography* **27**, 715–724.

BLUMENBACH, J. F., K. F. H. MARX, P. FLOURENS, R. WAGNER & J. HUNTER. (1865) *On the natural varieties of mankind: De generis humani varietate nativa*. Bergman Publishers, 406 str.

BOYER, A.G., CARTRON, J.-L.E. & BROWN, J.H. (2009). Interspecific pairwise relationships among body size, clutch size and latitude: deconstructing a macroecological triangle in birds. *Journal of Biogeography* **37**, 47–56.

CRUZ, F.B., FITZGERALD, L. a, ESPINOZA, R.E. & SCHULTE, J. a. (2005). The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of evolutionary biology* **18**, 1559–74.

CVETKOVIĆ, D., TOMAŠEVIĆ, N., FICETOLA, G.F., CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ, J. & MIAUD, C. (2009). Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**, 171–180.

DINIZ-FILHO, J.A.F. (2008). Bergmann's rule, natural selection and the end of the Panglossian paradigm in ecogeographical analyses. *Journal of Biogeography* **35**, 577–578.

DINIZ-FILHO, J.A.F., RODRÍGUEZ, M.Á., BINI, L.M., OLALLA-TARRAGA, M.Á., CARDILLO, M., NABOUT, J.C., HORTAL, J. & HAWKINS, B. a. (2009). Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography* **36**, 2222–2236.

DINIZ-FILHO, J. A. F., L. M. BINI, M. Á. RODRÍGUEZ, T. F. L. V. B. RANGEL & B. A. HAWKINS (2007) Seeing the forest for the trees: partitioning ecological and phylogenetic components of Bergmann's rule in European Carnivora. *Ecography* **30**, 598–608.

EASTMAN, L.M., MORELLI, T.L., ROWE, K.C., CONROY, C.J. & MORITZ, C. (2012). Size increase in high elevation ground squirrels over the last century. *Global Change Biology* **18**, 1499–1508.

FRECKLETON, R.P., HARVEY, P.H. & PAGEL, M. (2012). Bergmann's Rule and Body Size in Mammals **161**, 821–825.

GEIST, V. (1987) Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 1035–1038.

- GEIST, V. (1990) Bergman's rule is invalid: a replay to J. D. Paterson. *Canadian Journal of Zoology* **68**, 1613- 1615.
- GOULD, S.J., R. LEWONTIN. Gould, S.J. & Lewontin, R. (1978). 1979 The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **205**, 581– 598.
- GUILLAUMET, A., FERDY, J.-B., DESMARAIS, E., GODELLE, B. & CROCHET, P.-A. (2008). Testing Bergmann's rule in the presence of potentially confounding factors: a case study with three species of Galerida larks in Morocco. *Journal of Biogeography* **35**, 579– 591.
- GÜR, H. & M. K. GÜR. (2012) Is spatial variation in food availability an explanation for a Bergmannian size pattern in a North American hibernating, burrowing mammal? An information-theoretic approach. *Journal of Zoology* **287**, 104– 114.
- GÜR, H. (2010). Why do Anatolian ground squirrels exhibit a Bergmannian size pattern ? A phylogenetic comparative **100**, 695– 710.
- HARRIS, R., P. MCQUILLAN & L. HUGHES. (2012) Patterns in body size and melanism along a latitudinal cline in the wingless grasshopper, *Phaulacridium vittatum*. *Journal of Biogeography*. **39**, 1450– 1461.
- HU, Y., F. ZHU, X. WANG, Ch. GUAN, Y. AN & Ch. LEI. (2012) Latitudinal pattern in body size in a cockroach, *Eupolyphaga sinensis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **2012** **144**, 223– 230.
- JAMES, F. C. (1970) Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate. *Ecology* **51**, 365- 390.
- KAMILAR, J. M., K. M. MULDOON, S. M. LEHMAN & J. P. HERRERA. (2012) Testing Bergmann's Rule and the Resource Seasonality Hypothesis in Malagasy Primates Using GIS-Based Climate Data. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY* **147**, 401- 408.
- KOHLRAUSCH, Otto. (1844) *Physiologie und Chemie in ihrer gegenseitigen Stellung beleuchtet durch Eine Kritik von Liebig's Thierchemie*. Dieterich, 120 str.
- LAVERS, CH. (2004) *Proč mají sloni velké uši*. Praha: Dokořán, s.r.o., Argo, 263 str.
- LIAO, J., Z. ZHANG & N. LIU. (2006) Altitudinal variation of skull size in Daurian pika (*Ochotona daurica* Pallas, 1868). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **52**, 319- 329.
- LIN, G., H. CI, T. ZHANG & J. SU. (2008) Conformity to Bergmann's rule in the plateau pika (*Ochotona curzoniae* Hodgson, 1857) on the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **54**, 411- 418.
- MCNAB, B.K. (2010). Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia* **164**, 13– 23.
- MEDINA, A.I., MARTÍ, D. A. & Bidau, C.J. (2007). Subterranean rodents of the genus *Ctenomys* (Caviomorpha, *Ctenomyidae*) follow the converse to Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* **34**, 1439– 1454.

- MEIRI, S., DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. (2004). Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**, 579– 588.
- MEIRI, Shai. (2011) Bergmann's Rule – what's in a name?. *Global Ecology and Biogeography* **20**, 203– 207.
- MEIRI, S., YOM-TOV, Y. & GEFFEN, E. (2007). What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography* **16**, 788– 794.
- OISHI, T., URAGUCHI, K., ABRAMOV, A. V & MASUDA, R. (2010). Geographical variations of the skull in the red fox *Vulpes vulpes* on the Japanese Islands: an exception to Bergmann's rule. *Zoological science* **27**, 939– 45.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. (2010). The balance between predictions and evidence and the search for universal macroecological patterns: taking Bergmann's rule back to its endothermic origin. *Theory in biosciences = Theorie in den Biowissenschaften* **129**, 247– 53.
- PINCHEIRA-DONOSO, D., HODGSON, D.J. & TREGENZA, T. (2008). The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC evolutionary biology* **8**, 2067- 2071.
- RODRÍGUEZ, M.Á., OLALLA-TÁRRAGA, M.Á. & HAWKINS, B. a. (2008). Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* **17**, 274– 283.
- RODRÍGUEZ, M. Á., Irene L. LÓPEZ-SAÑUDO & B. A. HAWKINS. (2006) The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography* **15**, 173– 181.
- SCHILLACI, M. A. (2010). Latitudinal variation in cranial dimorphism in *Macaca fascicularis*. *American journal of primatology* **72**, 152– 60.
- STILLWELL, R.C. (2010). Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* **119**, 1387– 1390.
- TERRIBILE, L.C., OLALLA-TÁRRAGA, M.Á., DINIZ-FILHO, J.A.F. & RODRÍGUEZ, M.Á. (2009). Ecological and evolutionary components of body size: geographic variation of venomous snakes at the global scale. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**, 94– 109.
- VIRGÓS, E., KOWALCZYK, R., TRUA, A., De MARINIS, A., MANGAS, J.G., BAREA-AZCÓN, J.M. & GEFFEN, E. (2011). Body size clines in the European badger and the abundant centre hypothesis. *Journal of Biogeography* **38**, 1546– 1556.
- WATT, C., MITCHELL, S. & SALEWSKI, V. (2010). Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos* **119**, 89– 100.
- WHITFIELD, J. (2006). *In the Beat of a Heart: Life, Energy, and the Unity of Nature*. Washington, DC: Joseph Henry Press, 271 str.
- WILSON, A. B. (2009) Fecundity selection predicts Bergmann's rule in syngnathid fishes. *Molecular Ecology* **18**, 1263– 1272.

YOM-TOV, Y. & YOM-TOV, J. (2005). Global warming, Bergmann's rule and body size in the masked shrew *Sorex cinereus* Kerr in Alaska. *Journal of Animal Ecology* **74**, 803– 808.

YOM-TOV, Y. & GEFFEN, E. (2011). Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **86**, 531– 41.

ZHANG, T., E. NEVO, L. TANG, J. SU & G. LIN. (2012) Plateau zokors on the Qinghai-Tibetan Plateau follow Bergmann's rule latitudinally, but not altitudinally. *Mammalian Biology: Zeitschrift für Säugetierkunde* **77**, 108– 112.

<http://www.biolib.cz>

<http://www.webofknowledge.com>

<http://onlinelibrary.wiley.com/>