

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: N4106 / Zemědělská specializace

Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů

Katedra: Katedra biologických disciplín

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

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vliv velikosti a složení skupiny na růst pulců žab

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

Autor: Bc. Ondřej Srb

České Budějovice, Duben 2011

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Vliv velikosti a složení skupiny na růst pulců žab, vypracoval samostatně a veškerou použitou literaturu jsem uvedl.

Prohlašuji, že v souladu s § 47 zákona č. 111/1998 Sb. v plném znění, souhlasím se zveřejněním své diplomové práce fakultou, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG, provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích a to v nezkrácené podobě.

V Českých Budějovicích, 28. dubna 2011

Podpis:

Poděkování:

Svoje poděkování bych chtěl směřovat k mému školiteli Mgr. Michalu Berecovi, Ph.D. za vhodné vedení a dohlížení na mou diplomovou práci a jeho ochotu snášet moje chaotické tempo, které ho dozajista stálo dost sil.

Dále bych chtěl poděkovat lidem z oboru BOZO za intenzivní stimulaci mé osoby, bez které by tato práce nikdy nevznikla.

V neposlední řadě bych rád poděkoval Bc. Janě Horutové za gramatickou korekci práce.

A nakonec bych chtěl poděkovat svojí rodině, že to tak dlouho vydrželi a měli dost sil a trpělivosti, které mi umožnily studovat.

Anotace:

Cílem této práce bylo zjištění vlivu populační hustoty a příbuznosti na rychlost metamorfózy u vybraného druhu žab. Práce proběhla na druhu *Rana temporaria*, skokan hnědý. Pulci tohoto druhu byli odchováni v různých příbuzenských hustotách jedinců. V pravidelných týdenních intervalech byli pulci měřeni až do doby metamorfózy. Bylo prokázáno, že pulci chovaní jednotlivě se vyvíjeli mnohem rychleji a metamorfovali ve větší velikosti. Naopak pulci chovaní v nepříbuzné skupině se vyvíjeli mnohem pomaleji než ve skupině složené z příbuzných jedinců.

Klíčová slova: *Rana temporaria*, příbuznost, hustota, populace.

Annotation:

The aim of this study was to determine the effect of density and kinship on the rate of metamorphosis of the selected species of frogs. The work was made in *Rana temporaria*, common frog. Tadpoles of this species have been bred at different densities kindred subjects. The regular weekly intervals were timed tadpoles until metamorphosis. It has been shown that tadpoles reared individually developed much faster and metamorphosed at larger sizes. Contrast, tadpoles raised in unrelated groups developed much more slowly than in the group composed of related individuals.

Key words: *Rana temporaria*, kinship, density, population.

Osnova:

1. Úvod.....	str. 7
2. Metodika.....	str. 8
2.1. Popis druhu.....	str. 8
2.2. Metodika pokusu.....	str. 11
3. Výsledky.....	str. 12
4. Diskuze.....	str. 14
5. Závěr.....	str. 16
6. Literatura.....	str. 17

1. Úvod

Teorie o preferenci příbuzenské spolupráce na úkor ostatních byla poprvé vyslovena Hamiltonem (1964). Vesměs se jednalo ovšem o skupiny, jejichž chování bylo dostatečně zjevné a o příbuznosti nebyly pochyby. Klasickými příklady byly kolonie hmyzu (mravenci, včely,...). Waldman (1988) pak zpřesnil definici podmínek, které stály za celkovým úspěchem skupiny využívající tento způsob existence.

Jeden z prvních důkazů o skupinové spolupráci obojživelníků přinesl Waldman (1991) ve své práci o antipredačním chování pulců rodu *Bufo americanus*. Tuto teorii potvrdil ve spolupráci s Blausteinem (1992). Ve svém výzkumu zjistili vyšší schopnost spolupráce příbuzných pulců rodu *Bufo americanus*. Ta se podepsala na celkovém fitness jedinců v okamžiku metamorfózy.

Pro účely mého výzkumu jsem si vybral druh *Rana temporaria*, skokan hnědý. Studie, které na tomto druhu byly provedeny, dokázaly pozitivní vztah mezi populační hustotou a rychlostí samotné metamorfózy (Laurila a Kujasalo 1999, Loman 1999, Merilä a kol. 2000, Laurila a kol. 2002). Většinou se však jednalo o výzkumy zabývající se reakcí skupiny na změnu vodního sloupce.

Samotné studie o populační hustotě a příbuznosti v závislosti na zdrojích a výšce vodního sloupce u druhu *Rana temporaria* kladně prokázali vliv příbuznosti na úspěšnost a rychlost metamorfózy (Smith 1987, Berven 1990, Scott 1994, Reques a Tajedo 1997, Altewegg a Reyer 2003).

Výzkum zabývající se samotným vlivem příbuznosti při řízených podmínkách laboratorního chovu byl proveden Girishem a Saidpurem (2002). Tento výzkum byl uskutečněn na příbuzném druhu *Rana temporalis*. Byl to jeden z prvních výzkumů tohoto typu, který zkoumal samotný vliv příbuznosti a hustoty populace ve vztahu k rychlosti vývinu a fitness jedince v okamžiku metamorfózy. Studie Girishe a Saidpura (2002) ukázala na nepřímou úměru délky larválního stádia a velikosti jedinců.

Ve svém výzkumu jsem se zabýval vlivem příbuznosti na rychlost metamorfózy a celkovou fitness jedince. Druhým cílem byl výzkum vlivu populační hustoty na rychlost a celkovou fitness jedince.

2. Metodika

2.1. Popis druhu

Pro účely výzkumu byl vybrán druh *Rana temporaria* (Linnaeus 1758), čeleď *Ranidae*. Tělo této žáby je poměrně robustní o délce do 10 cm. Hlava je krátká a široká. Čenich z profilu tupý. Zornice oka je široce oválná a horizontální. Zbarvení je vysoce variabilní a přechází od odstínů hnědé do žlutohnědé. Celé tělo je pak kryto tmavými skvrnami. Zbarvení je většinou kryptické a záleží na prostředí, kde se jedinec nachází.

U tohoto druhu existuje pohlavní dvojtvárnost. Samci mají po stranách hrtanu rezonanční měchýře a na prvním prstu nohy drsný rohovitý pářící mozol. Od podzimu samec nabírá namodralý nádech, jehož největší centrum je na hrdle. Po přezimování je samec zbarven v různé odstíny hnědé a šedomodré. Před opuštěním rozmnožovací nádrže toto zbarvení na samci bledne.

Přirozené habitaty tohoto druhu jsou různé. Od lesů, kde je vázán na vlhká a stinná stanoviště v blízkosti vodních toků a ploch, přes zarostlé zabahněné louky a rašeliniště až po rýžoviště (Feriancová 1958). Podstatným faktorem biotopu je celková vlhkost a dostupnost vody.

Jako zimoviště vyhledává nezamrzající toky nebo úkryty na souši (Juszczyk 1974; Ščerbak a Ščerban 1980; Heráň 1982; Grillitsh a kol. 1983; Chazijeva a kol. 1985). Jelikož neumí dostatečně dobře hrabat, vyhledává na souši pukliny, nory a úkryty, kde teplota neklesne pod 5°C (Chazijeva a kol. 1985). Přezimování na souši je častější u juvenilních jedinců. Ve vodním zimovišti může teplota klesat až ke 2°C, nárazově i na 0°C. Tělesná teplota jedince zůstává však stále o cca. 0,5°C vyšší (Chazijeva a kol. 1985; Juszczyk 1974; Grillitsh a kol. 1983). K ukončení zimování dochází vlivem fotoperiody, kdy je teplota vody ještě okolo 1°C. Z přezimovací lokace pak dochází k hromadnému tahu žab do rozmnožovacích tůní.

Tento druh při svém rozmnožování není moc náročný na kvalitu vody. Zvládne se rozmnožovat od míst s mělkými prohřátými tůněmi až po hluboké tůně a lomy. V nádržích se snůškou skokana hnědého bylo naměřeno pH v rozmezí 5,6 – 5,8

(Ščerbak a Ščerban 1980).

Ke spárování žab dochází mnohdy ještě na zimovišti, kdy samci putují do nádrže na zádech své partnerky. Forma spojení, do které vstupují, se nazývá axilární amplexus. Doba intervalu mezi vlastním rozmnožováním a migrací je závislá na lokálním mikroklimatu oblasti. Ta může kolísat v rozmezí jednoho dne až měsíce (Pikulik 1980). V rozmnožovací nádrži tvoří samci dominantní většinu. Přesto celkový poměr pohlaví v průběhu snůšek bývá většinou vyrovnaný. Důvodem je fakt, že samice opouští hned po snesení vajec lokaci a naopak samci v třetí nádrži zůstávají a hledají další samici, s kterou by se mohli spářit (Pflüger 1882; Heráň 1982; Haapanen 1982; Hintermann 1984; Kulich 1985).

Kladení vajec probíhá v axilárním amplexu u hladiny nádrže. Při kladení vajec dvojice klesá na dno, kde probíhá vlastní kladení (Billings 1983). Počet vajec tvoří 650 až 4390 kusů. Nejčastěji se počet snůšky pohybuje v rozmezí 1000 až 2500 kusů (Boulenger 1898; Berger 1975; Kminiak 1975; Ščerbak a Ščerban 1980; Haapanen 1982; Hintermann 1984; Chazijeva a kol. 1985). Vykladené vejce leží ve formě 2 chomáčů nejdříve u dna, pak vyplavou na hladinu. Během tohoto času zvětší svůj objem 25 až 27x. Vajíčko se slizovým obalem má průměr 8 – 11 mm. Vlastní vajíčko měří 1,58 – 2,84 mm (Hintermann 1984). Horní, animální pól vajíčka je tmavý. Dolní, vegetativní je světlý.

Doba líhnutí larev je závislá na teplotních podmínkách a pohybuje se v rozpětí 7 – 28 dnů (Shrieber 1912; Ščerbak a Ščerban 1980; Grillitsh a kol. 1983; Sosnovskij 1983; Hintermann 1984). Pulci jsou po vylíhnutí černí o velikosti 6 – 8 mm. Zpočátku se krmí na slizových obalech vejce porostlých řasou. Později se krmí v kompletním vodním sloupci mikrofaunou a organickými zbytky. Zpočátku žijí ve skupině až o 100 jedincích, což je výhodné z hlediska termoregulace a hledání potravy. Později se skupina rozpojuje a pulci žijí samostatně. Délka samotného vývoje pulců je různá a záleží na podmínkách prostředí, většinou je to teplota a hustota jedinců (Kovalenko 1985). Celkově ovšem kolísá mezi 45 – 120 dny (Kminiak 1975; Berger 1975; Ščerbak a Ščerban 1980; Hintermann 1984; Günther 1985). V extrémních podmínkách můžou ve fázi pulce i přezimovat (Shrieber 1912; Mlynarski 1976; Grillitsh a kol. 1983).

Celková mortalita pulců a vajec bývá 80,4 – 96,8% (Bannikov a kol. 1985). Celková úspěšnost metamorfozy bývá 10% (Kminiak 1975). Celková úmrtnost metamorfovaných jedinců je závislá na jejich velikosti a době metamorfozy. K další výrazné redukci dochází během prvního zimování. V dalších věkových a velikostních kategoriích je mortalita rozložena rovnoměrně (Severcov 1985).

2.2. Metodika pokusu

Pro účely výzkumu byly vybrány 4 snůšky z biotopově podobného prostředí dvou vodních nádrží (Bohdalův rybník, Milíkovice a Černé Údolí, Novohradské hory), aby byla zajištěna vzájemná nepříbuznost. Snůšky byly dále inkubovány při teplotě 17 – 20°C v oddělených nádržkách. V nich se pravidelně měnila voda, aby nedošlo k napadení snůšky hnilobnými bakteriemi.

Po vykulení pulců z vajec a rozplavání byli rozděleni do skupin po 6 příbuzných jedincích (typ pokusu A), 1 jedinci (typ pokusu B), 3 + 3 příbuzných jedincích (typ pokusu C) a 5 + 1 příbuzných kusech (typ pokusu D). Skupina A byla vytvořena z 6 jedinců z jedné snůšky. V případě skupiny C se jedná o skupinu složenou ze dvou nepříbuzných snůšek v poměru 3 příbuzní jedinci z jedné snůšky a 3 jedinci z jiné, nepříbuzné, snůšky. V případě skupiny D se jedná o 5 jedinců z jedné snůšky a 1 jedince z druhé, nepříbuzné, snůšky. Byla změřena jejich počáteční délka a nadále chováni v izolovaných nádobách o objemu 0,5 litru. Teplota prostředí kolísala podle denního cyklu mezi 19 – 22°C.

Všechny skupiny měly k dispozici průhlednou nádobu, která byla naplněna vodou ze 4/5, tj. 0,4 litry vody. Tato voda byla měněna 3x během jednoho týdenního cyklu. Krmení pulců probíhalo po vyměnění vody. Jako krmění posloužilo běžné akvarijní vločkové krmění (LON MIX). Krmná dávka byla volena podle aktuálních potřeb a velikosti jedinců. Součástí nádoby byla i rostlina *Ceratophyllum demersum*, růžkatec ponořený a vodní hlemýžď *Planorbarius corneus*, okružák ploský. Ten byl umístěn v nádobě, aby konzumoval zbytky krmění, které by po pulcích mohly zůstat a negativně ovlivňovat kvalitu vody.

Samotné měření pulců probíhalo v týdenních intervalech za pomoci milimetrového papíru. Samotné měření bylo ukončeno v okamžiku metamorfózy nebo uhynutí pulců. Tato měření byla po té zpracována pomocí programu Statistika 8. Byl zjišťován vzájemný vliv příbuznosti ve skupině a celková růstová rychlost každého typu pokusu.

3. Výsledky

Celková úspěšnost metamorfózy byla 18,57% (26/140). Celková mortalita pulců v různých stádiích vývoje byla 81,43%.

Rozdíly v růstových rychlostech byly průkazně potvrzeny pomocí statistického

	A	B	C	D	p (statistika)
Týden 1	14,3±1,79	15,1±1,16	14,5±1,79	14,2±1,76	p = 0,614
Týden 2	17,5±2,49	22,4±3,60	18,4±2,38	18,6±2,79	p < 0,001
Týden 3	21,4±3,11	28,7±4,57	21,0±2,49	21,0±3,19	p < 0,001
Týden 4	23,3±2,17	31,8±4,22	22,6±2,83	22,8±4,63	p < 0,001
Týden 5	24,5±2,08	33,2±2,90	24,3±3,44	24,5±4,54	p < 0,001
Týden 6	26,0±2,90	35,6±1,01	25,1±3,38	24,7±2,71	p < 0,001
Týden 7	26,8±3,13		25,7±3,20	24,8±2,56	p < 0,050
Týden 8	27,6±3,19		25,9±3,08	25,1±2,55	p < 0,050
Týden 9	30,3±1,33		26,2±3,32	26,5±1,77	p < 0,001
Týden 10			28,0±3,30	26,8±1,90	p < 0,001
Týden 11			30,5±0,76	28,5±2,14	p = 0,077

Tab. č. 1: Průměrné velikosti jednotlivých skupin v průběhu měření.

testu jednocestné Anovy při hladině průkaznosti $p=0,05$ od 2. týdne (viz. tab. č. 1).

Celkové rozdíly mezi skupinami byly prozkoumány pomocí post-hoc Tukeyho testu. Ten prokázal, že se skupiny liší již od druhého týdne ve prospěch jednotlivě chovaných pulců (skupina B), viz. tab. č. 2 – 9. Skupina B rostla výrazně rychleji v 2. a 3. týdnu. Další výrazný nárůst byl v 6. týdnu. Růst skupiny A se nejvíce lišil v 9. týdnu a to pouze od skupiny D. Samotný růst skupiny D se lišil v 7. a 8. týdnu od skupin A a C.

Tukey HSD test; variable 2. tyden (Pulci1.3) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 7,1256, df = 135,00					
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}	{4}
		17,524	22,375	18,532	18,619
1	A		0,000022	0,283643	0,236529
2	B	0,000022		0,000978	0,001525
3	C	0,283643	0,000978		0,998707
4	D	0,236529	0,001525	0,998707	

Tab. č. 2: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 2. týdnu.

Tukey HSD test; variable 3. tyden (Pulci1.3) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 9,4679, df = 135,00					
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}	{4}
		21,405	28,750	21,277	21,143
1	A		0,000008	0,997329	0,979865
2	B	0,000008		0,000008	0,000008
3	C	0,997329	0,000008		0,996969
4	D	0,979865	0,000008	0,996969	

Tab. č. 3: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 3. týdnu.

Tukey HSD test; variable 4. týden (Pulci1.3) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 241,64, df = 135,00					
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}	{4}
		34,405	31,875	22,702	22,976
1	A		0,974767	0,002229	0,004207
2	B	0,974767		0,411784	0,447188
3	C	0,002229	0,411784		0,999795
4	D	0,004207	0,447188	0,999795	

Tab. č. 4: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 4. týdnu.

Tukey HSD test; variable 5. týden (Pulci1.3) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 236,02, df = 135,00					
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}	{4}
		35,548	30,625	25,106	25,643
1	A		0,839939	0,007495	0,016542
2	B	0,839939		0,783703	0,835045
3	C	0,007495	0,783703		0,998419
4	D	0,016542	0,835045	0,998419	

Tab. č. 5: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 5. týdnu.

Tukey HSD test; variable 6. týden (Pulci2) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 9,4781, df = 115,00					
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}	{4}
		25,917	35,600	25,167	24,767
1	A		0,000137	0,687308	0,434320
2	B	0,000137		0,000137	0,000137
3	C	0,687308	0,000137		0,944195
4	D	0,434320	0,000137	0,944195	

Tab. č. 6: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 6. týdnu.

Tukey HSD test; variable 7. týden (Pulci2) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 9,4410, df = 111,00				
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}
		26,833	25,729	24,867
1	A		0,237496	0,029247
2	C	0,237496		0,452164
3	D	0,029247	0,452164	

Tab. č. 7: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 7. týdnu.

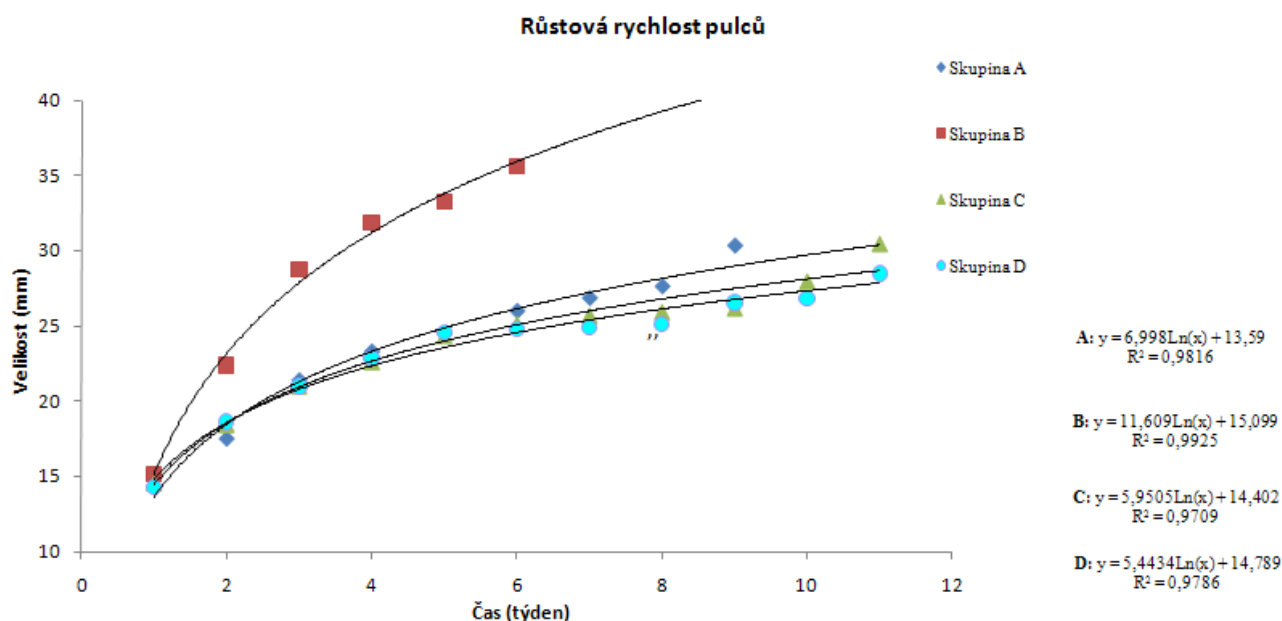
Tukey HSD test; variable 8. týden (Pulci2) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 9,2937, df = 81,000				
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}
		27,600	25,967	25,125
1	A		0,101537	0,011085
2	C	0,101537		0,573987
3	D	0,011085	0,573987	

Tab. č. 8: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 8. týdnu.

Tukey HSD test; variable 9. týden (Pulci2) Approximate Probabilities for Post Hoc Tests Error: Between MS = 6,2176, df = 57,000				
Cell No.	kombinace	{1}	{2}	{3}
		30,333	26,208	26,556
1	A		0,000123	0,000196
2	C	0,000123		0,896167
3	D	0,000196	0,896167	

Tab. č. 9: Vzájemná korelace velikostí mezi skupinami v 9. týdnu.

Celkový průběh rychlosti metamorfózy je znázorněn v grafu č. 1.



Graf č. 1: Celkový průběh růstu v průběhu celého měření.

4. Diskuze

Bylo potvrzeno mnoho faktorů, které ovlivňují rychlost a úspěšnost metamorfózy u různých druhů žab. Mimo příbuzenských vztahů, musíme brát v potaz predační tlak, vnitro - a mezidruhová kompetice a samozřejmě dostupnost zdrojů (Rugh 1934; Brockelman 1969; Wilbur 1977a,b; Steinwaser 1978; Dash a Hota 1980; Semlitsch a Cadwell 1982; Woodward 1987; Jasienki 1988; Murray 1990; Shmuck a kol. 1994; Hokit a Blaustein 1997; Girish a Saidapur 1999; Saidapur a Girish 2001).

Úspěšnost odchovu byla prokazatelně vyšší než úspěšnost naměřená v přírodě (Kminiak 1975). Na místo naměřených 10% (Kminiak 1975) byla 18,57%. Důvody pro takovýto nárůst jsou zřejmé: podmínky pokusu. Pulci nebyli vystaveni predačnímu tlaku a ani nedostatku potravy.

Vysoká úmrtnost pulců 81,43% spadá do spodní hranice intervalu mortality 80,4 – 96,8% (Bannikov a kol. 1985). Takto vysoká míra úmrtnosti se dá vysvětlit možnou infekcí případně nedostatkem některých živin ve stravě. V úvahu lze vzít i fakt ovlivnění stavu pulců teplotou, která byla mnohem vyšší než je v přírodě v tuto dobu běžné.

Z výsledků je patrné, že pulci ze skupiny B (jeden pulec) ukončili svůj vývoj skoro o polovinu dříve než ostatní skupiny. Je tedy patrné, že izolovaný způsob chovu s dostatečným množstvím krmení bez predačního a konkurenčního tlaku umožňuje pulcům metamorfovat v intervalu 30 – 49 dní. Což je za mnohem kratší dobu, než je v přírodě běžné (Kminiak 1975; Berger 1975; Ščerbak a Ščerban 1980; Hintermann 1984; Günther 1985).

Z dalších výsledků je patrné, že první rozdíl v rychlosti růstu se nachází již druhý týden. Jedním z možných řešení je, že pulci první týden nejedli a trávili obsah žaludku. Když začali posléze konzumovat okolní potravu, tak se rozdíl ve velikostech objevil až s určitým časovým zpožděním. Dalším z možných řešení, proč se tak stalo, je velikost prostředí. Do této doby pulci mohli spolupracovat ve skupině, aniž by se vzájemně ovlivnili. To potvrzují i výsledky Girishe a Saidpura (2002),

který poukázali na fakt, že smíšené skupiny pulců se vyvíjejí pomaleji než příbuzné skupiny.

Dalším z možných faktorů, které mohli ovlivnit rychlost růstu, jsou samotné chemické inhibitory vylučované pulci. Na jejich vliv bylo už několikrát poukázáno v různých pracích (Wilbur 1976, 1977, 1997; Breden a Kelly, 1982; Laufer a Maneyro 2008). Jedná se o látky, které vylučují pulci jako svoje metabolity. Dle práce Petranka (1989) je vylučování metabolitů u pulců obrana proti nadměrnému populačnímu tlaku, který může vznikat ve vysychajících tůň. Důvodem je skutečnost, že díky metabolitům jsou ostatní pulci kolem omezení v růstu. Takže pulec používající tuto taktiku má výhodu ve velikosti a přístupu ke zdrojům.

Celková rychlost růstu u pulců byla různá. Pomineme-li skupinu pulců B, kde se jednalo o jednotlivce, můžeme z tabulky zjistit, že velikosti pulců se nacházely v průběhu měření ve stejném rozmezí. Skupina A však ve finále metamorfovala s dvoutýdenním předstihem. K podobným výsledkům došli i ostatní podobné studie (Wilbur a Collins 1973; Smith-Gill a Breven 1979; Travis 1981, 1983).

V případě skupin pulců C a D je zřejmé, že i zde jsou rozdíly ve velikostech v okamžiku metamorfózy ve prospěch skupiny C. To ukazuje na možný vliv příbuznosti na růst vyváženě rozdělené skupiny pulců. Tento efekt by se dal vysvětlit faktem, že se jednalo o skupinu (5 + 1), kde byl pod silným selekčním tlakem pouze jeden pulec. Na rozdíl od skupiny D (3 + 3), kde si konkurovali vzájemně v prostoru dvě rovnocenné skupiny. Že celkový efekt není moc velký, ovšem dokazuje 11. týden (tabulka č. 1), kdy se velikosti pulců srovnaly v rozmezí svých středních odchylek. Srovnání přibližných velikostí pulců ve skupinách C a D je způsobeno stagnací skupiny C v 7. a 8. týdnu. Tu způsobil masivní úhyn větších pulců v této skupině.

Názory o vlivu příbuznosti na rychlost růstu a velikost jedince při metamorfóze jsou v literatuře nejednoznačné. V případě druhu *Rana alvaris* rostou jedinci lépe v namíchané skupině (Shvarts a Pyastolova 1970). Oproti tomu druhům *Pseudacris triseriata* (Smith 1986, 1990), *Rana cascadae* (Hokit a Blaustein 1997) a *Bombina variegata* (Jasieński 1988) vyhovuje růst v příbuzenských skupinách.

Samotná příbuzenská interakce u druhu *Rana cascadae* je ovlivněna dalšími faktory: teplota, přítomnost predátora a množství dostupné potravy (Hokit a Blaustein

1997). Zvýšená teplota příbuzenskou práci podporuje. Naopak přítomnost predátora tyto interakce snižuje. V případě krmení bylo zjištěno, že pokud má krmení homogenní rozptyl, interakce mezi příbuznými se snižuje. Naopak se kooperace zvyšuje, je-li krmení umístěno bodově. Celková forma prostředí, ve kterém se pulci nacházejí, nemá na interakce vliv.

Na druhu *Rana temporaria* provedl Nicieza (1999) studii, kde vyslovil hypotézu, že pulci interagují nikoliv na základě příbuznosti ale na základě příslušnosti k dané velikostní kohortě. Příbuzenský vliv byl až druhotný faktor. Tuto hypotézu potvrzuje i výzkum na druhu *Rana lessonae* (Orizaola a Lauria 2008). Ten s celou hypotézou na základě příbuznosti nesouhlasí. Vysvětluje, že interakce mezi jedinci vznikají u tohoto druhu při vyšší populační hustotě a příbuznost v ní nemá efekt. Pulci samotní se shromažďují do kohort podle velikostí a nikoliv podle příbuznosti.

5. Závěr

Účinky vnitrodruhové konkurence na růst pulců byly prokázány už u několika jiných druhů obojživelníků. A však výsledky se různí druh od druhu.

Jako cíl své práce jsem si stanovil zjistit, jak populační hustota a skladba ovlivňuje rychlost vývoje pulce. Jako modelový druh mi posloužili pulci druhu *Rana temporaria*. Výzkum proběhl za použití metody izolovaného chovu a byly k němu použity čtyři nepříbuzné snůšky vajec z biotopově podobných oblastí.

Během mého výzkumu jsem došel k výsledku, kdy se mi podařilo prokázat, že odděleně chovaní jedinci mají větší šanci dosáhnout dříve metamorfózy a ve větší velikosti než pulci ve skupině bez ohledu na příbuzenské vztahy ve skupině.

Vezme-li se samotná kombinace příbuznosti vs. nepříbuznosti, bylo prokázáno, že skupina složená z příbuzných jedinců dosahuje rychlosti metamorfózy mnohem rychleji než kombinovaná skupina.

6. Literární přehled

Altwegg, R., Reyer, U. - H. 2003: Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution* 57: 872-882.

Bannikov, A. G., Denisova M. N. 1956: Očerki po biologii zemnovodnych. Izd. Učpedgiz, Moskva, 168 pp.

Berger, L. 1975: Gady i plazy (Amphibia et Reptilia). Fauna slodkowodna Polski 4, PWN, Warszawa – Poznań, 110 pp.

Berven, K. A. 1990: Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frogs (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599-1608.

Berven, K. A., Chadra, B. G. 1988: The relationship among egg size, density, and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). *Oecologia* 75: 67–72.

Billings, D. 1983b: The common frog *Rana temporaria*: Some notes on its successful husbandary and breeding. *Brit. Herpet. Soc. Bull.*, London, 8: 43-46.

Blaustein, A. R., Waldman, B. 1992: Kin recognition in anuran amphibians. *Anim. Behav.* 44: 207–221.

Boulenger, G. A. 1898: The tailless batrachians of Europe. Vol II. The Ray Society, London, 210 pp.

Brockelman, W. Y. 1969: An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, 50: 632–644.

Chazijeva, S. M., Nikol'skaja, G. I., Kozlova, G. I. 1985: Sezonnaja ritmika u travjanjoj i ostromordoj lkagušek v Kamskom Priutalje. *Voprosy herpetologii, Leningrad*, 6: 217.

Dash, M. C., Hota, A. K. 1980: Density effects on survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology*, 61: 1025–1028.

Feriancová, Z. 1958: Poznámky k rozšíreniu a ekológii amfibií na ryžoviskách Slovenska. *Biológia*, Bratislava, 13: 26-38.

Girish, S., Saidapur, S. K. 1999: The effects of kinship and density on growth and metamorphosis of the bronze frog (*Rana temporalis*) tadpoles. *Acta. Ethol.* 2: 61–66.

Girish, S., Saidapur, S. K. 2002: Density-dependent growth and metamorphosis in the larval bronze frog *Rana temporalis* is influenced by genetic relatedness of the cohort. *J. Biosci.* 27: 489–496.

Grilitsh, B., Grillitsh, H., Häupl, M., Tiedemann, F. 1983: Laurche und Kriechtiere Niederösterreichs. *Facultas-Verlag*, Wien, 176 pp.

Haapanen, A. 1982: Breeding of the common frog (*Rana temporaria* L.). *Ann. zool. fenn.*, 19: 75-79.

Hamilton, W. D. 1964a: The genetical evolution of social behaviour I. *J. Theor. Biol.* 7: 1–16.

Hamilton, W. D. 1964b: The genetical evolution of social behaviour II. *J. Theor. Biol.* 7: 17–52.

Heráň, I., 1983: A contribution to the problem of territoriality in common frog, *Rana temporaria* Linné, 1758. *Ekológia*, 2: 5-24.

Hintermann, U. 1984: Populationsdynamische Untersuchungen an Grasfrosch *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Salientia: Ranidae). *Salamandra*, 20: 143-166.

Hokit, D. G., Blaustein, A. R. 1997: The effects of kinship on interactions between tadpoles of *Rana cascadae*. *Ecology* 78: 1722–1735.

Jasienski, M. 1988: Kinship ecology of competition: Size hierarchies in kin and non-kin laboratory cohorts of tadpoles. *Oecologia* 77: 407–413.

Juszczak, W. 1974: *Plazy i gady krajowe*. PWN, Warszawa, 733PP.

Kminiak, M. 1975: Zur Frage der Eierproduktion bei der Art *Rana temporaria* L., 1758. *Biológia*. 30: 375-382.

Kovalenko, E. E. 1985: Osobennosti strojenijapozvonočnika u ličnok travjanoj l'jaguški při vysokoj plotnosti razvitija. Voprosy herpetologii, Leningrad, 6: 97-98.

Kulich, J. 1985: Srovnání některých aspektů bionomie *Rana temporaria* L. a *Rana dalmatina* Bonaparte (Ranidae, Amphibia) s poznámkami o četnosti populací a prostorové aktivitě *Rana temporaria* L. Diplomová práce. Přír. fak. KU, Praha, 106 pp. (nepublikováno)

Laufer, G., Maneyro, R. 2008: Test of Intraspecific Competition Mechanisms Among Tadpoles of *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae). Zool. sci. 25: 286–290.

Laurila, A., Kujasalo, J. 1999: Habitat durativ, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. J. Anim. Ecol. 68: 1123-1132.

Laurila, A., Karttunen, S., Merilä, J. 2002: Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. Evolution 56: 617-627.

Loman, J. 1999: Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration. Amph.-Rept. 20: 421-430.

Linnaeus, C. 1758: Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. X reformata, Stockholm 824 pp.

Merilä, J., Laurila, A., Pakkala, M., Räsänen, K., Laugen, A. T. 2000: Adaptive phenotypic plasticity in timing of metamorphosis in the common frog *Rana temporaria*. Ecoscience 7: 18-24.

Murray, D. L. 1990: The effects of food and density on growth and metamorphosis in larval wood frogs (*Rana sylvatica*) from central Labrador. Can. J. Zool. 68: 1221–1226.

Mylnarski, M. 1976: Nasze plazy. WSP, Warszawa, 272 pp.

Nicieza, A. G. 1999: Context-dependent aggregation in Common Frog *Rana temporaria* tadpoles: Influence of developmental stage, predation risk and social

environment. *Func, Ecol.* 13: 852-859.

Orizaola, G., Laurila, A. 2008: Growing with kin does not bend it to tadpoles in genetically impoverished amphibian population. *Can. J. Zool.* 86: 45-50.

Petranka, J. W. 1989: Chemical interference competition in tadpoles: Does it occur outside laboratory aquaria? *Copeia* 1989: 921-930.

Pflüger, E. 1882: Ueber die das Geschlecht bestimmende Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. *Archiv für die Physiologie des Menschen und der Thiere*, 29: 13-40.

Pikulik, M. M. 1980: Rozmnoženje travjanoj žaby (*Rana temporaria* L.) u Belarusi. *Vesci AN BSSR, ser. bijal. navuk*, 1980 (6): 106-111.

Reques, R., Tajedo, M. 1997: Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *J. Evol. Biol.* 10: 829-851.

Rugh, R. 1934: The space factor in the growth rates of tadpoles. *Ecology* 15: 407-411.

Saidapur, S. K., Girish, S. 2001: Growth and metamorphosis of *Bufo melanostictus* tadpoles; Effects of kinship and density. *J. Herpetol.* 35: 249-254.

Schrieber, E. 1912: *Herpetologie Europeae*. Ed. 2. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind. G. Fisher Verlag, Jena, 960 pp.

Scott, D. E. 1994: The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology* 75: 1383-1396.

Semlitsch, R. D., Caldwell, J. P. 1982: Effect of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology* 69: 184-192.

Severcov, A. S. 1985: Reguljacija čislennosti bezchvostych amfibij (na primere travjanoj ljaguškij). *Voprosy herpetologii*, Leningrad, 6: 188.

Schmuck, R., Geise, W., Linsenmair, K. E. 1994: Life cycle strategies and

physiological adjustments of reedfrog tadpoles (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) in relation to environmental conditions. *Copeia* 4: 996–1007.

Shvarts, S. S., Pyastolova, O. A. 1970: Regulators of growth and development of amphibian larvae. I. Specificity of effects. *Ekologiya* 1: 58-62.

Smith, D. C. 1986: Enhanced growth in full sib population of chorus frog tadpoles. *American Zoology* 26: 8.

Smith, D. C. 1987: Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344-350.

Smith, D. C. 1990: Population structure and competition among kin in the chorus frog (*Pseudacris triseriata*). *Evolution* 44: 1529-1541.

Smith-Gill, S. J., Berven, K. A. 1979: Predicting amphibian metamorphosis; *Am. Nat.* 113: 563–585.

Sosnovskij, I. P. 1983: *Amfibii i reptilii lesa. Lesnaja promyšlennost'*, Moskva, 144 pp.

Steinwascher, K. 1978: Interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana utricularia*. *Ecology* 59: 1039–1046.

Ščerbak N. N., Ščerbak M.I., 1980: *Zemnovodnyje i presmykajuščejesja Ukrainskich Karpat. Izd. Naukova dumka, Kijev, 267 pp.*

Travis, J. 1980: Phenotypic variation and the outcome of intraspecific competition in hylid tadpoles. *Evolution* 34: 40–50.

Travis, J. 1983: Variation in development patterns of larval anurans in temporary ponds. Persistent variation within a *Hyla gratiosa* population. *Evolution* 37: 496–512.

Waldman, B. 1988: The ecology of kin recognition. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 543–571.

Waldman, B. 1991: Kin recognition in amphibians. in P. G. Hepper (ed.) *Kin recognition* Cambridge. Cambridge University Press pp. 162–219.

Wilbur, H. M. 1977a: Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*. *Ecology* 58: 196–200.

Wilbur, H. M. 1977b: Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica*. *Ecology* 58: 206–209.

Wilbur, H. M., Collins, J. P. 1973: Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.

Wilbur, H. M. 1976: Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. *Ecology* 57: 1289–1296.

Wilbur, H. M. 1997: Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279–2302.

Woodward, B. D. 1987: Interactions between Woodhouse's toad tadpoles (*Bufo woodhousii*). *Copeia* 1987: 380–386.