

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Zemědělská fakulta

Studijní program: B4106 Zemědělská specializace

Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů

Katedra: Katedra biologických disciplín

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

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Hibernace larev žab: výskyt, příčiny a důsledky

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

Autor bakalářské práce: Rudolf Nowak

České Budějovice 2017

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Rudolf NOWAK**

Osobní číslo: **Z13185**

Studijní program: **B4106 Zemědělská specializace**

Studijní obor: **Biologie a ochrana zájmových organismů**

Název tématu: **Hibernace larev žab: výskyt, příčiny a důsledky**

Zadávací katedra: **Katedra biologických disciplin**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :

1. Obecný náhled do problematiky hibernace u obratlovců
2. Literární rešerše na téma výskyt a důvody přezimování larev žab
3. Přehled přezimujících druhů s důrazem na holarktickou oblast
4. Rešerše příčin a důsledků přezimování pulců žab na jejich biologii

Rozsah grafických prací: 5
Rozsah pracovní zprávy: 25
Forma zpracování bakalářské práce: tištěná
Seznam odborné literatury:

Baruš V, Oliva O (eds.) 1992. Obojživelníci, Fauna ČSFR, sv. 25. Academia, Praha.

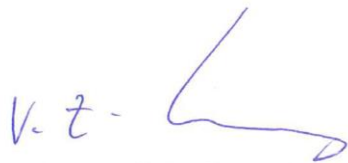
Hsu JL, Kam YC, Fellers GM 2012. Overwintering tadpoles and loss of fitness correlates in *Polypedates braueri* tadpoles that use artificial pools in a lowland agroecosystem. *Herpetologica*, 68(2), 184-194.

McDiarmid RW, Altig R (eds.) 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press.


Tattersall GJ, Ultsch GR 2008. Physiological ecology of aquatic overwintering in ranid frogs. *Biological Reviews*, 83(2), 119-140.

Wells KD 2010. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Michal Berec, Ph.D.
Katedra biologických disciplin
Konzultant bakalářské práce: Mgr. Miloslav Jirků, Ph.D.
Biologické Centrum AVČR, Parazitologický
Datum zadání bakalářské práce: 3. dubna 2017
Termín odevzdání bakalářské práce: 21. dubna 2017


prof. Ing. Miloslav Šoch, CSc., dr. h. c.
děkan

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA
studijní oddělení
Študentůvák 1898, 370 05 České Budějovice


doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.
vedoucí katedry

V Českých Budějovicích dne 3. dubna 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to- v nezkrácené podobě- v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných zemědělskou fakultou - 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.

České Budějovice 21. 4.

.....

Rudolf Nowak

Poděkování:

Rád bych poděkoval především vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Michalu Berecovi, PhD. za trpělivost a pomoc při psaní této práce. Dále bych rád poděkoval rodině a přátelům za jejich podporu při psaní této práce, ale i v průběhu celého studia.

Abstrakt

Tato bakalářská práce pojednává o hibernaci obojživelníků a konkretizuje její průběh v jednotlivých larválních stádiích. Popisuje faktory, které hibernaci podmiňují a důvody, které ji způsobují. U živočichů obecně platí, že těmi hlavními, které mají na hibernaci značný vliv, jsou teplota a nedostatek potravy, díky nimž jsou živočichové nuceni zpomalit svůj metabolismus a přežít jen ze svých zásobních látek. Před zamrznutím se v teplotách pod bodem mrazu obojživelníci „brání“ koncentrováním kryogenních sloučenin, krystalizací vody v extracelulárních prostorech a zachováním kapalné cytoplazmy uvnitř buněk. Hibernace pulců je závislá na délce sezóny, která se zkracuje s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou, společně s klesající teplotou. Je to částečně kvůli hormonům štítné žlázy, které řídí metamorfózu, neboť štítná žláza zpomaluje svou funkci s klesající teplotou. Dalším podmětem pro hibernaci pulců je nedostatek potravy, bez které nemá možnost růst a vyvíjet se. Přezimování pulců rozdělujeme na obligátní a fakultativní. Metamorfóza po hibernaci přináší ve vhodném prostředí nižší riziko mortality během zimy a zajistí větší velikost jedince v následujícím roce.

Klíčová slova: hibernace pulců, přezimování, obojživelníci, morfologické a fyziologické změny

Abstrakt

The bachelor thesis deals with hibernation of amphibians and describes its process in each larval phase. The thesis furthermore describes factors on which hibernation depends and the reasons, which cause it. The main factors for hibernation of animals are temperature and lack of food. Animals have to slow down their metabolism and they survive thanks to their energy reserves. When temperature drops below zero, amphibians protect themselves from freezing with concentration cryogenic compounds, water crystallization in extracellular spaces and preservation liquid cytoplasm inside cells. Hibernation of polliwogs depends on season length, which decreases with increasing altitude and longitude together with decreasing temperature. It is partially caused by thyroid hormones, which controls metamorphosis, because thyroid slows down its function with decreasing temperature. Another stimulation for hibernation of polliwogs is food shortage – polliwogs cannot properly grow and develop without food. Dormancy of polliwogs is classified as obligatory and facultative. Metamorphosis after hibernation produces lower risk of mortality during winter and ensures bigger size of a specimen in the following year.

Keywords: dormancy of polliwogs, hibernation, amphibians, morphological and physiological changes

Obsah

1	Úvod.....	9
2	Cíle práce	10
3	Metodika	11
4	Přezimování u obratlovců	12
4.1	Skupiny přezimujících.....	12
4.2	Důvody hibernace.....	14
5	Hibernace u obojživelníků	15
6	Hibernace pulců	18
6.1	Obligátní přezimování pulců	20
6.2	Fakultativní přezimování pulců.....	20
6.3	Výhody a nevýhody přezimujících pulců.....	22
7	Informace o přezimování pulců žijících na území ČR	25
7.1	Ocasatí.....	25
7.2	Žáby.....	26
8	Závěr	28
9	Literatura.....	29

1 Úvod

V říši zvířat existuje mnoho příkladů úžasných evolučních adaptací, které jim pomáhají přežít, ale schopnost přezimovat je jednou z nejzajímavějších. Většina obratlovců se musí udržovat v teple, protože podchlazení nebo ztráta tělesného tepla je potenciálně fatální. Někteří se vyvinuli tak, aby vydrželi masivní pokles teploty, nebo dokonce přežili zmrazení (Storey & Storey, 2005). Aby se vyhnuli nehostinným podmínkám, přechází do stavu strnulosti známého jako zimní spánek. V tomto stavu jsou studeni na dotek, srdce jim bije jen zřídka a na dlouhou dobu mohou přestat dýchat. Zdají se být bez života, ale jen díky tomu mohou přežít několik měsíců nehostinných podmínek (Roots, 2006). Dlouhý zimní spánek hibernantů je vyvolán snížením teploty, zkrácením dne nebo snížením dostupnosti potravy a u některých druhů „biologickými hodinami“ (Geiser, 2013). Jejich zpomalený metabolismus snižuje spotřebu energie, ale i během hlubokého spánku je potřeba zachovat základní životní funkce. Proto si hibernanti ukládají tukové zásoby nebo si zásoby shromažďují. Sníží-li se tělesná teplota u savců na kritickou hodnotu, dochází k třesu, kterým se opět zahřejí (Hill et al, 2012). U studenokrevných ryb, plazů a obojživelníků tento ohřívací mechanismus není, ale někteří si vyvinuli jedinečnou schopnost, vytvářet nemrznoucí sloučeniny a snížit tak bod mrazu vnitřního prostředí. Díky tomu přečkají pokles tělesné teploty pod bod mrazu bez závažné újmy (Storey & Storey, 2005).

Jednou z typických skupin mírného pásu, u níž je přečkání zimního období ve stavu hibernace pravidlem, jsou obojživelníci. Z důvodu jejich komplexního životního cyklu jsou tyto živočichové schopni hibernovat ve dvou životních stádiích – buď jako larvy (u žab označované jako pulci) nebo jako dospělí jedinci (Duellman & Trueb 1994).

2 Cíle práce

Cílem této práce je rešeršní seznámení s pojmem hibernace, stručný přehled výskytu tohoto jevu u obratlovců a podrobné zpracování příčin a důsledků hibernace u obojživelníků mírného pásma s důrazem na larvální stadium.

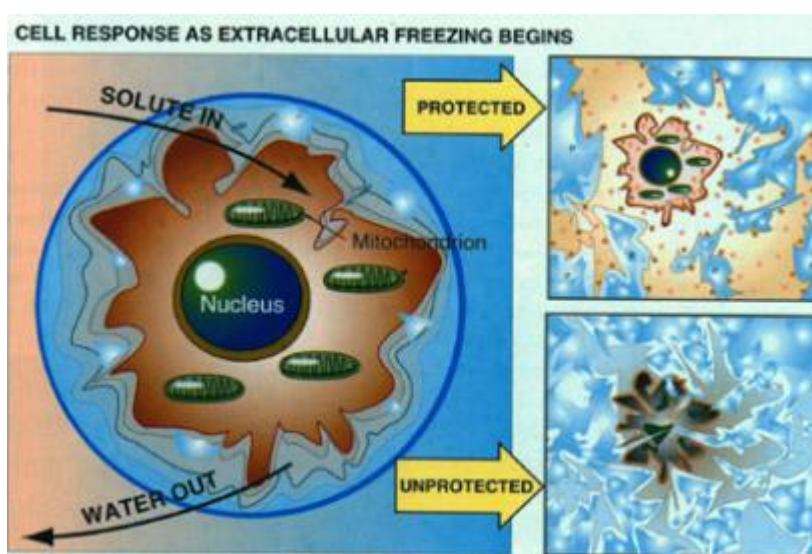
3 Metodika

Dle klíčových slov byly vyhledávány články, které se zabývají tematikou hibernace pulců, a to zejména v databázi Google Scholar a dalších internetových stránkách, které jsou uvedeny v seznamu použité literatury. Při vyhledávání byla použita následující klíčová slova: overwintering tadpoles, hibernation larvae frog, hibernation amphibians, freeze tolerance amphibian, hibernace a přezimování pulců.

4 Přezimování u obratlovců

Přezimování je životní fáze zvířete, při které se na zimu adaptativně zpomalují jeho biologické pochody (Hill et al. 2012).

Mnoho organismů na Zemi čelí dlouhodobému vystavení mrazivých teplot, jejichž následkem by mohlo dojít k tuhnutí tělesných tekutin. Nekontrolovatelná tvorba ledu v biologických tkáních má dva fatální účinky. A to fyzikální a metabolický. Z tohoto důvodu si organismy vyvinuly strategie pro přežití pod bodem mrazu. Mezi ně patří: (1) anhydrobióza – vyloučení co nejvíce vody z organismu zmenší množství tvořících se krystalů, (2) vitrifikace - převod koncentrovaných tělních tekutin do šetrnějších molekul skla, (3) omezení zmrazení (freeze avoidance) - tvorba kryogenních látek snižující teplotu, při které tělesná voda zamrzá, (4) odolnost vůči zmrazení (freeze tolerance) – tvorba ledu v extracelulárních prostorech je regulována, zatím co kapalný stav cytoplazmy se zachovává (Obr. 1; Storey & Storey, 2005).



Obr. 1 Kontrolovaná tvorba ledu v extracelulárních prostorech (Storey & Storey, 2005)

4.1 Skupiny přezimujících

Někteří živočichové palearktické oblasti nejsou schopni zajistit všechny životní funkce v mrazivém počasí. U savců jsou to především hlodavci. Ti zimují ve svých norách a někteří se během spánku budí, aby se nasýtili z nashromážděných zásob. Dále sem patří ježury, ježci a pásovci. Další skupinou jsou letouni. I pro ně je toto

období nehostinné. Raději tráví celou zimu v zimovištích, jako jsou jeskyně, skalní pukliny, opuštěné sklepení nebo doly (Geiser, 2013). Ovšem mezi hibernující savce nepatří jen ti nejmenší. Právě naopak, hibernují i medvědi jakožto největší savci této oblasti. Ti spí ve svých brlozích a přežívají jen díky svým tukovým zásobám a zpomaleným metabolickým pochodům (Hill et al., 2012).

Další skupinou teplokrevných obratlovců jsou ptáci. Někteří jsou schopni přežít i mrazivé podmínky díky zásobám tuku a schopnosti obstarat si i v zimě dostatek potravy. Ti ostatní odlétají do příznivějších zimovišť (Hill et al., 2012). Ovšem někteří ptáci využívají nočních torporů (stav, kdy tělesná teplota živočichů poklesne k teplotě okolí pouze na určitou část dne) k šetření energie během chladných podmínek nebo při náročných migracích. Torpory se objevují u pěvců, ledňáčků, kolibříků rorýsů a lelků (Geiser, 2013), nelze je však označovat jako pravý zimní spánek.

U studenokrevných živočichů je to trochu jiné. Ti sice nemají mechanismy, kterými by udržovali tělesnou teplotu, ale zase jsou tolerantnější k poklesu teploty. Hadi tráví zimu zahrabáni pod nánosem tlejícího listí, v rašelině nebo v nějaké opuštěné noře. Ještěrky si vyhrabávají úkryty v zemi (Andrade et al., 2016). U želv je toto období natolik limitující, že se v této oblasti vyskytují jen zřídka. Želvy se totiž dost neohrabaně pohybují a se svým mohutným karapaxem se jen těžko někde schovají. U suchozemských želv se sice mluví o přezimování, ale většinou nejde o žádné vyrovnání se s mrazy, nýbrž období vegetačního klidu a o útlum aktivity. Nicméně z vlastní zkušenosti vím, že želvy rodu *Testudo* jsou schopny přežít zimu i v podmínkách České republiky. Důkazem tomu byla želva zelenavá, která strávila jednu zimu v Jemčinském lese v povodí řeky Nežárky. U vodních želv je tomu jinak. Díky schopnosti výměny respiračních plynů ve vodě přes kůži nebo kloaku (Jackson, 2011) mohou strávit celou zimu na dně zamrzlého rybníka (Sherwood et al., 2005).

Na dně vodních nádrží tráví zimu i ryby. I přesto, že na rozdíl od želv a obojživelníků, kteří zde přežívají jen díky kožnímu dýchání, mají ryby dost kyslíku na to, aby zůstali aktivní. To by ale ve stojatých vodách netrvalo dlouho, neboť přes zamrzlou hladinu se voda nedokáže okysličovat a kumuluje se v ní oxid uhličitý a amoniak. Nicméně kvůli nízké teplotě nejsou schopny správně trávit (Roots, 2006).

4.2 Důvody hibernace

U teplokrevných živočichů je hlavním důvodem k hibernaci nedostatek potravy v chladných měsících, kdy je většina vegetace zmrzlá a pod sněhem. Jediným zdrojem potravy je nashromážděná zásoba nebo tělesný tuk. Během hibernace dochází ke snížení tělesné teploty v důsledku změny homeostázy, kdy se zpomaluje metabolismus až na 30% aniž by docházelo k atrofii svalů. Díky tomu jsou zvířata schopna přežít jen ze svých tukových zásob (Hill et al. 2012).

Studenokrevní živočichové v chladném období také přicházejí o zdroj potravy. Navíc kvůli nedostatečným termoregulačním mechanismům nemohou udržovat teplotní homeostázu těla (Andrade et al., 2016).

5 Hibernace u obojživelníků

Nízké teploty vždy ovlivňují fyziologické reakce u zvířat, zejména studenokrevných a to především v důsledku zpomalení biochemických reakcí (Suzuki et al. 2016).

Vyrovnění se s teplotami pod bodem mrazu pomáhají dvě hlavní strategie. První je tvorba kryogenních sloučenin, jako je glycerol, glukóza, ale také alkoholy a jiné cukry, které se mísí s krví a snižují tak teplotu, při které tělní tekutina krystalizuje a poškozuje tkáň. Druhou je řízená krystalizace vody v extracelulárních prostorech a zachování kapalné cytoplazmy uvnitř buněk. U žab k tomu dochází většinou v břišní dutině (Obr. 2; Storey & Storey, 2005)



Obr. 2 Tvorba ledu v břišní dutině u *Lithobates sylvaticus* (Storey & Storey 2005)

Tato adaptace pravděpodobně vznikla z kombinace několika faktorů, jako je fyziologie organismů, vliv mikrohabitatů, minimální teploty a její kolísání. Například několik druhů lesních žab přezimuje v lesní hrabance i na dně jezírek. Terestrická hibernace obojživelníků umožňuje rozmnožování v lesních kalužích v době, kdy jsou akvatictí hibernanti „uvěznění“ pod ledem. Vzhledem k tomu, že žabí pokožka je pro vodu vysoce propustná, musí být tyto žáby ve vlhkém prostředí, aby nedošlo k nadměrné dehydrataci. Ovšem vysoká propustnost také znamená, že když led proniká do jejich zimoviště, nejsou schopny zabránit jeho šíření přes jejich kůži. Z tohoto důvodu se tolerance k zamrznutí stala nutností. Mloci žijící ve stejných lesích mají stejný problém, ale jejich řešení bylo vyhnout se expozici mrazu a vytvořit si zimoviště na konci hlubokého tunelu (Storey & Storey, 2005).

Některé výzkumy naznačují, že důležitou roli ve zpomalení metabolismu má zvýšená koncentrace močoviny v krvi obojživelníků. Následkem ztráty vody z organismu a koncentrování látek v ní rozpuštěné, dochází ke zpomalování funkcí biochemických membrán (Costanzo & Lee 2013).

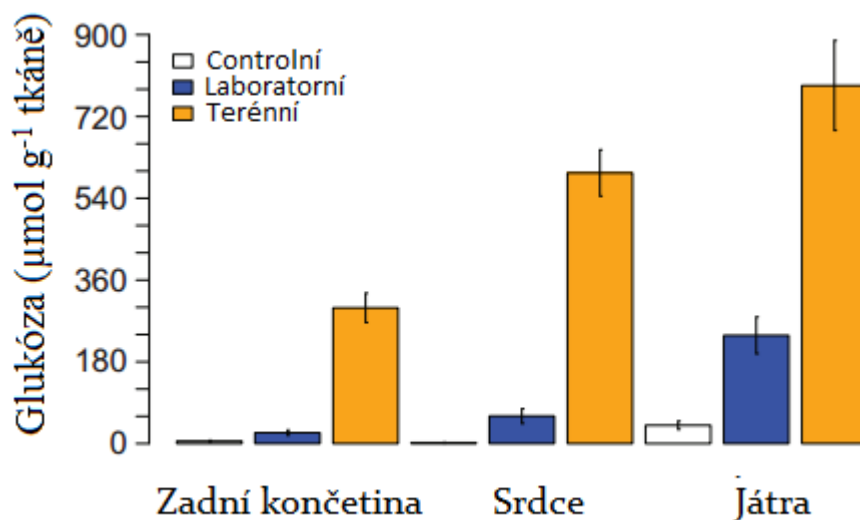
Pozorování *Eurycea guttolineata* v povodí řeky Chattooga v Severní Karolíně ukázalo, že drtivá většina larev vyskytujících se v nižších polohách metamorfuje 5. až 6. měsíc po vykulení. Zatím co většina jedinců žijících v oblasti pramene metamorfuje brzy na jaře ve 14.-15. měsíci larválního období. Tento rozdíl je způsoben nižšími teplotami a kratším vegetačním obdobím ve vyšších nadmořských výškách (Freeman. & Bruce, 2001).

Salamandrella tridactyla žije na severu Ruska. Zimu tráví zahrabaný u kořenů stromů a díky nadměrné ztrátě vody a kryogenních látek v krvi dokáže přežít teploty pod bodem mrazu až do -35°C (Berman et al., 2010).

Některí ocasatí obojživelníci tvoří výjimku. Například vodní druhy rodů *Necturus* a *Cryptobranchus*, kteří nikdy vodu neopouštějí, netráví zimu hibernací, ale jsou aktivní včetně shánění potravy. *Hynobius nebulosus* se dokonce rozmnožuje v potocích uprostřed zimy (Wells, 2007).

Ve vodních tocích hor Severní Karolíny žije řada ocasatých obojživelníků, kteří setrvávají v larválním stádiu po dobu i čtyř let, ale vždy tak tráví alespoň jednu zimu. Patří sem rody *Gyrinophilus*, *Pseudotriton*, *Eurycea* a *Desmognathus* (Wells, 2007).

Lithobates sylvaticus je nejspíš nejhouževnatějším druhem žáby. Díky včasnému spouštění mobilizace glukózy z jaterního glykogenu je schopna přežít celé měsíce v teplotách okolo -20°C (Costanzo et al., 1993). Koncentrace glukózy se v přírodě zvyšuje postupně s blížícím se obdobím hibernace, a ne příchodem mrazu (Obr. 3; Larson et al., 2014). Bylo zjištěno, že jedinci žijící v severních částech areálu (na Aljašce) mají větší rezervní kapacitu pro syntézu glukózy než ti žijící jižněji (v Ohio) (Costanzo et al., 2013)



Obr. 3 Koncentrace glukózy v různých částech těla v závislosti na vnějších podmínkách (Larson et al., 2014).

Evropské druhy rodu *Rana* dokáží přežít mráz po dobu 10-20 hodin, v závislosti na množství jaterní glukózy v krvi, což je uchrání před náhlým mrazivým počasím (Voitueov et al., 2005).

Žáby druhu *Hyla versicolor*, stejně jako ostatní žáby, chrání své tkáně před zimou kumulací kryogenních letek. Jen na rozdíl od většiny používají glycerol místo glukózy (Layne & Jones, 2001).

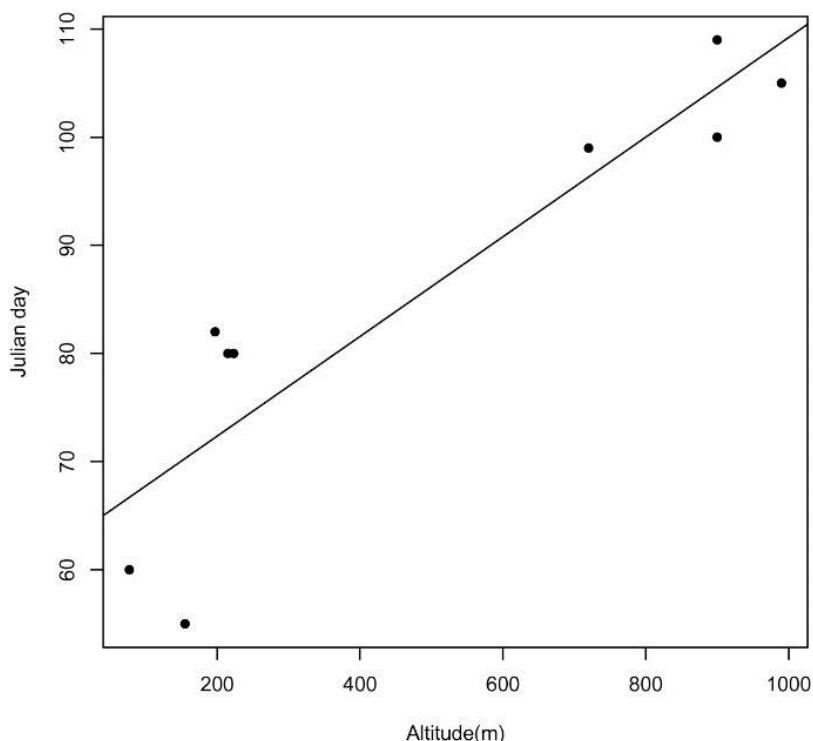
U některých obojživelníků přezimování podmiňuje rozmnožování, neboť s tím úzce souvisí spermatogeneze. Tento jev se objevuje především u evropských druhů obojživelníků *Rana* a *Triturus* (Wells, 2007).

6 Hibernace pulců

Obecně platí, že u larev obojživelníků mírného pásu proběhne kompletní proměna v létě, a tak tráví svou první zimu jako juvenilní jedinci. Nicméně některé žáby prokázaly, že v tomto aspektu svého života jsou variabilní a někteří jedinci zůstávají ve formě vodní larvy během zimy (Walsh et al., 2008). Avšak příčiny tohoto jevu jsou stále nejednoznačné.

Je známo, že změny během metamorfózy jsou řízeny hormony štítné žlázy trijodthyroninem (T3) a tetrajodthyroninem (T4). Štítná žláza však zpomaluje svou činnost s poklesem vnitřní teploty studenokrevných živočichů (Laugen et al., 2003). Vliv na funkci štítné žlázy má také hormon adenohipofýzy zvaný prolaktin. Ten zabraňuje vstřebávání ocasu a žaber, což je nezbytné u neoteniků (White & Nocols, 1981).

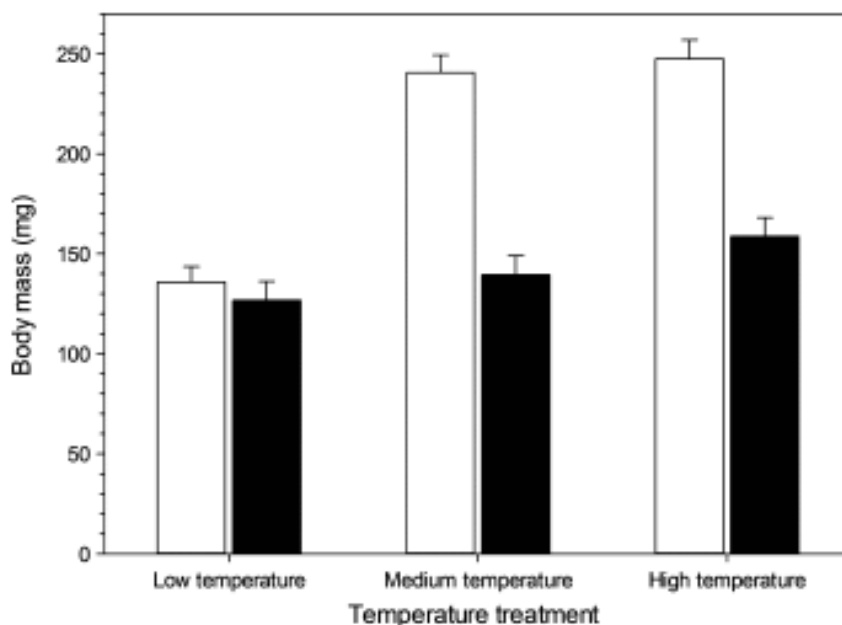
Jedním neovlivnitelným faktorem je krátká doba aktivity za příznivých teplotních podmínek, při které pulci jednoduše nestihnou metamorfovat (Hsu et al., 2012). Vegetační období se zkracuje s vyšší zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou. Bylo zjištěno, že vyšší nadmořská výška oddaluje dobu rozmnožování, a to průměrně o pět dní na každých 100 m n. m. (Obr. 4; Muir et al., 2014).



Obr. 4 Den vykulení pulců v závislosti na nadmořské výšce (Muir et al., 2014).

Dalším z důvodů je nedostatek potravy, při němž pulec nemá možnost růst a tudíž ani metamorfovat (Leips & Travis, 1994; Audo et al., 1995). Důležitou roli také hraje

teplota, neboť jedinci obývající vyšší zeměpisné šířky a nadmořské výšky rostou pomaleji než pulci z teplých oblastí (Obr. 5). Vliv teploty vody a dostupnost potravy na růst a hibernaci pulců *Rana temporaria* zkoumali ve svém pokusu Walsh, Downie a Monaghan (2015).



Obr. 5 Velikost pulců *Rana temporaria* v závislosti na dostupnosti potravy (bílý sloupec vysoká a černý nízká dostupnost potravy) a teploty prostředí (Walsh et al., 2015).

Výsledky pokusu prokázaly, že jedinci chovaní v nížinných teplotách s dostatkem potravy rostli mnohem rychleji a kompletně metamorfovali ještě před příchodem chladného počasí. Pulci chovaní ve vyšších teplotách a s menším množstvím potravy nedokázali přezimovat. Jedinci chovaní ve středních teplotách dokázali přezimovat v obou případech, ale větší úspěšnost měla skupina s menším množstvím potravy. Skupina chovaná v nízkých teplotách a s dostatkem potravy se nedožila chladných podmínek. Nejlepší předpoklady k hibernaci má skupina z nízkých teplot a s malým množstvím potravy. Tato skupina měla nejvyšší procento pulců, kteří metamorfovali následující rok (Walsh et al., 2015).

Srovnání posledního larválního stádia před metamorfózou ukázalo, že jedinci metamorfující po zimě vážili v průměru 490 mg, zatímco jedinci metamorfující před zimou pouze 320 mg. Délka 14 mm však zůstává stejná. Srovnání žab po dokončení metamorfózy ukázalo, že tělesné parametry jedinců přezimujících v larválním stádiu

jsou v průměru 250 mg a 13 mm. Jedinci metamorfující před hibernací mají v průměru 200 mg a 12 mm (Walsh et al., 2015).

6.1 Obligátní přezimování pulců

K obligátnímu přezimování jsou nuceni pulci druhů žijících v nehostinných podmínkách. Nejčastějším důvodem je krátká sezóna. Tyto druhy se většinou vyskytují ve vysokých zeměpisných šířkách a nadmořských výškách, kde jsou vhodné podmínky k růstu kratší (Muir et al., 2014). S tímto geografickým umístěním souvisí také nižší teploty prostředí, což negativně koreluje s rychlostí vývoje obojživelníků. Třetím negativním vlivem je nedostatek potravy, který také může souviset s vlivem prostředí, jako je nízká teplota a nedostatek slunečního svitu (Gilbert & Harmsel, 2016).

Vysokohorský druh *Alsodes pehuenche* žijící ve vysokých Andách Argentiny a Chile, který je zařazený mezi kriticky ohrožené druhy IUCN, odolává drsným podmínkám a krátkému vegetačnímu období a metamorfózu podstupuje až po čtyřech letech života (Cormalán et al, 2014).

Velký rozdíl doby larválního vývoje v závislosti na geografických podmínkách je také znám u skokana volského (*Lithobates catesbeeiana*). Jedinci tohoto druhu žijící v Louisianě metamorfují pár měsíců po vykulení, zatím co pulci v Michiganu nemusí metamorfovat ani třetí rok svého života (Collins, 1979).

Ve vysokých horách Tchaj-wanu (1100mm a víc) pulci druhu *Rana sauteri* pozastavují svůj vývoj ještě před diferenciací zadních nohou, většinou během srpna. Přítomnost končetin během zimy zvyšuje riziko poškození následkem chladného počasí, a proto pokračují ve vývoji až v březnu následující rok (Lai et al, 2002).

6.2 Fakultativní přezimování pulců

Ovšem larvální hibernace může být i cílenou strategií známou jako trade-off, při které pozastaví metamorfózu (Walsh et al, 2015). Důkazem je například sledování pulců *Rana temporaria*, kteří v Nizozemsku přezívali ve stádiích, kterých dosáhli už během srpna (Gilbert & Harmsel, 2016). Je-li vodní prostředí bohaté na potravu, pak pulci některých druhů, jako například blatnice skvrnitá (*Pelobates fuscus* Obr. 6), využívají těchto zdrojů a metamorfují následující rok (Audo et al., 1995; Doughty & Roberts, 2003).



Obr. 6 Pulec *Pelobates fuscus* po přezimování
(<http://www.biolib.cz/IMG/GAL/BIG/63385.jpg>)

Aby měli pulci možnost přezimovat, musí se nacházet v dostatečně hluboké nádrži (alespoň 100cm) nebo v nádrži s množstvím sedimentu a rozkládajících se organických zbytků, do kterých mají možnost se zavrtat (Bland, 2008). Žáby metamorfující po přezimování jsou větší než ty, které metamorfují na konci vegetačního období předchozího roku. Vegetační období pulce je delší než u dospělých jedinců a proto pulci, kteří metamorfují na jaře druhého roku, jsou poměrně větší (Fominykh & Lyapkov, 2012).

V Kalifornii jsou pravidelně v období vegetačního klidu nalézány larvy *Rana aurora* v larválních stádiích 34.-40. Gosnerovy stupnice, ovšem jen v nádržích hlubokých alespoň 1,0m (Fellers et al 2001). V podobných stádiích se vyskytují i pulci druhu *Rana dalmatina* v zimních měsících v nádržích pokrytých ledem. Přesněji v 37.-41. stádiu larválního vývoje podle Gosnerovy stupnice především z důvodu jejich pomalejšího larválního vývoje v prostředí s nízkou dostupností potravy (Gollman et al, 2000).

U druhu *Rana temporaria* byla zjištěna genetická variabilita pro rychlejší průběh metamorfózy ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách, ke které pravděpodobně došlo přirozeným výběrem (Berven & Gill, 1983; Laugen et al., 2003). Jedinci z vyšších nadmořských výšek mají potenciál přizpůsobit se nižším teplotám fyziologicky a to prostřednictvím snížení klidového metabolismu, což mu

umožní rychlejší růst (Muir et al., 2014). Také dochází ke změně reprodukční strategie, při níž mají tyto samice menší počet větších vajec (Laugen et al., 2002).

Druh *Polypedates braueri* se v přirozeném prostředí Tchaj-wanu množí od března do srpna. Ovšem v uměle vytvořených hospodářských nádržích se začal objevovat i v zimních měsících. Ukázalo se, že v tomto prostředí pulci nemají dostatek potravy potřebný k optimálnímu růstu a nemohou metamorfovat včas. V nižších polohách tito jedinci dále rostou, a pokud je teplota nad 15°C mohou metamorfovat i v pozdní části roku. Pokud se nacházejí v polohách, kde teplota klesne pod tuto hranici, musí přečkat zimu a metamorfovat na jaře (Hsu et al., 2012).

6.3 Výhody a nevýhody přezimujících pulců

Ať už pulci přezimují cíleně, nebo kvůli nepříznivým vlivům, vždy s tím souvisí podobné faktory a ekologické změny.

Podmínky ve vodním prostředí jsou mnohem stabilnější než na souši. Především v chladných měsících na přirozených stanovištích je pro pulce ve vodě dosažitelnější potrava než pro malé žabky na souši. Pulci tak mají možnost co nejvíce zvětšit svůj objem a získat tak větší předpoklady k přezimování. U druhu *Rana temporaria* jsou stejně dlouzí, ale o 53% těžší. Navíc během metamorfózy jedinci zmenšují svou velikost (až 60% hmotnosti) (Obr. 7) a to by v pokročilých měsících roku mohlo být fatální.



Obr. 7 Zmenšování tělesného objemu během metamorfózy *Rana temporaria* (Bland, 2008)

Díky své velikosti na jaře metamorfuji ve větší žaby. U druhu *Rana temporaria* to dělá v průměru 8,3% délky a dokonce 25% tělesné hmotnosti. Větší jedinci mají širší

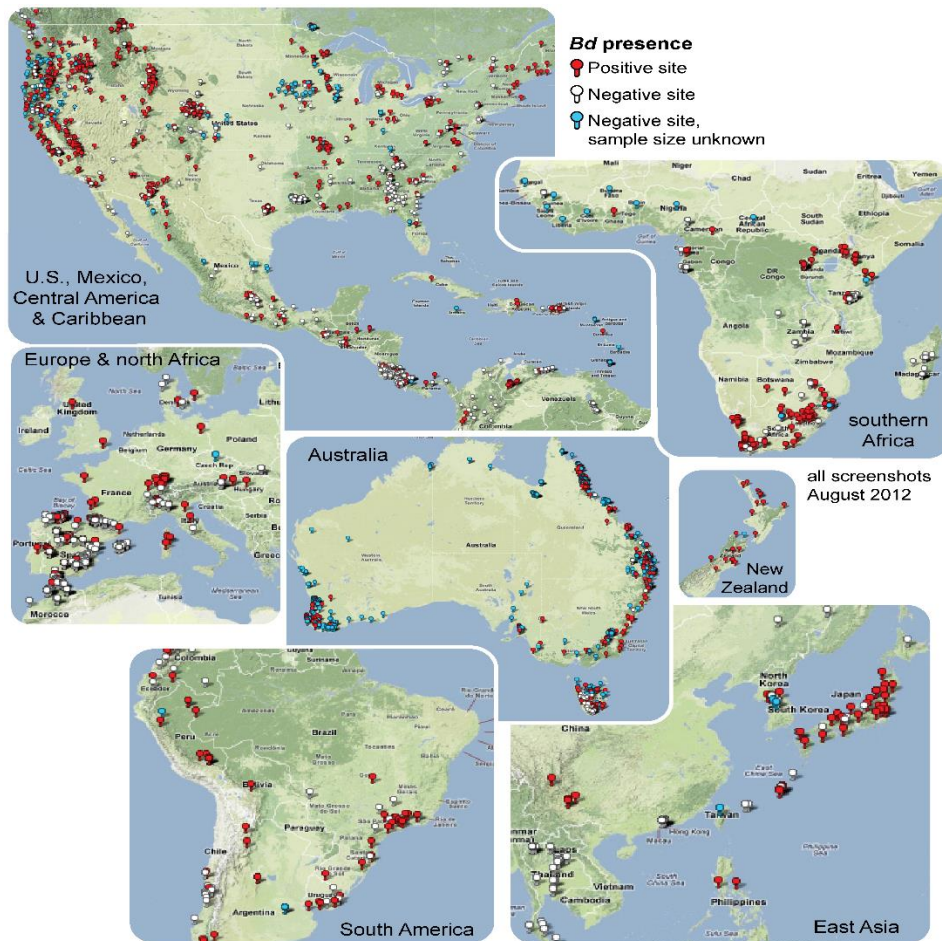
škálu potravy a mohou tak rychleji růst (Walsh et al., 2015). A proto během své první hibernace jsou dostatečně velcí, aby bezproblémově toto období přečkali. V době rozmnožování jsou větší samci samičkami preferováni před menšími a větší samičky mají více vajíček (Andrade et al., 2016).

Pulci se přezimováním vystavují i mnohým rizikům. Pulci nemají dostatečné mechanismy k přežití úplného zamrznutí, a pokud nádrž promrzne až na dno, je to pro ně z většiny případů fatální. Jako dolní hranice pro přežití většiny vodních obratlovců se uvádí 90 cm hluboká nádrž. Pulce také pozitivně ovlivňuje množství sedimentu, ve kterém jsou po schování lépe chráněni před poklesem teploty (Bland, 2008).

Pulci jsou snadnou potravou ryb, ale i mnoha bezobratlých, jelikož nemají ochranné mechanismy. Proto musí svou aktivitu přizpůsobit množství predátorů v daném prostředí. Následkem toho snižují svou aktivitu a tráví většinu času skrýváním namísto shánění potravy. To ovšem spolu s působením stresu zpomaluje růst a oddaluje metamorfózu. V případě, že pulci hibernují v takovémto prostředí, vystavují se riziku predace minimálně o 3 měsíce déle (Laurila & Kujasalo, 1999). S prodlužující dobou strávenou ve vodě se zvyšuje riziko šíření infekčních nemocí (Bosch et al., 2013; Julian et al., 2016).

V poslední době se rozšiřuje například patogen *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd). Mezinárodní průzkum a monitoring prokázal, že Bd se objevilo v 52 zemích z 82 sledovaných (Obr. 8, Yap et al. 2016). Disperzi tohoto onemocnění způsobil především mezinárodní obchod a globální oteplování. Nemoc zvaná chytridiomykóza byla v České republice zaznamenána již v roce 2008 v chovech exotických žab (Lipšová, 2013). Později i ve volné přírodě u rodu *Pelophylax*, *Bufo* a *Bombina* (Balá et al., 2014).

Toto onemocnění postihuje především čeledi *Hylidae*, *Bufo* a *Ranidae*. Ovšem projevy byly pozorovány na 516 z 1240 druhů žijících ve sledovaných zemích (Yap et al. 2016).



Obr. 8 Výskyt infekce *Batrachochytrium dendrobatidis* (Yap et al. 2016)

Řada výzkumů se zabývá vlivem patogenu *Batrachochytrium dendrobatidis* na přezimujících pulcích. U ropušky starostlivé (*Alytes dickhilleni*) se ukázalo, že 69% pulců přezimujících v oblasti výskytu patogenu umírají následkem těžkých infekcí (Bosh et al., 2013). Další výzkum sledoval vliv přezimování pulců skokana volského (*Lithobates clamitans*) na přenos této nemoci. Onemocnění se neobjevilo u pulců, kteří byli odebráni před první zimou. Je to pravděpodobně z důvodu kratší doby, po kterou byli vystaveni patogenu. Vysoký počet onemocněných je ve skupině pulců, kteří byli odebráni po přezimování. Při přezimování se pulci sdružují v nejhlubších místech, čímž je usnadněn přenos onemocnění (Julian et al., 2016).

7 Informace o přezimování pulců žijících na území ČR

Na území České republiky žije 21 druhů obojživelníků. Z toho třináct druhů žab, sedm čolků a jeden mlok. Všechny tyto druhy standardně metamorfují během léta, popřípadě na podzim prvního roku života. Ovšem u následujících druhů jsem objevil zmínky o fakultativním přezimování v larválním stádiu.

7.1 Ocasatí

Larvy mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*) začínají svůj život na jaře, hned po tom, co je samička naklade do potůčků nebo tůní. Avšak k metamorfóze někdy dochází až následující rok. O důvodu přezimování se autor nezmiňuje, ale nejčastěji jsou pozorovány larvy s vyšším počtem melaninových skvrn (Zwach, 2009).

Larvy čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) v nížinách metamorfují po 60-70 dnech ve velikost 28-55mm. Ovšem u jedinců žijících ve vyšších nadmořských výškách se tato doba prodlužuje a někteří metamorfují až následující rok ve velikosti i 60mm. Tento fenomén byl pozorován u larev čolka velkého (*Triturus cristatus*), čolka karpatského (*Lissotriton montandoni*) a čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*) (Baruš, 1992).

U čolka dunajského (*Triturus dobrogicus*) byla v laboratorním pokusu zaznamenána hibernace v larválním stádiu (Furtla et al., 2009).

Larvy po hibernaci byly pozorovány i u čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*) (Smirina & Roček, 1976)

Čolci České republiky tráví většinou jednu až dvě zimy ve vodě ve stavu neotenie. K té dochází proměnou zvanou pedomorfóza, při které probíhá vývoj pohlavních orgánů. Neotenie označuje stádium, kdy je jedinec pohlavně dospělý a může se rozmnožovat a zachovává si charakteristické znaky larválního stádia. Zůstávají mu vnější žábry, slabé končetiny a ploutevní lem na hřbetě a ocasu. Teprve až po metamorfóze ztrácí žábry (Denoěl, 2016).



Obr. 9 Fotografie čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*) s detailem na měnící se kloaku během pedomorfózy u larvy (nahore), samice (uprostřed) a samce dole (Denoěl, 2016).

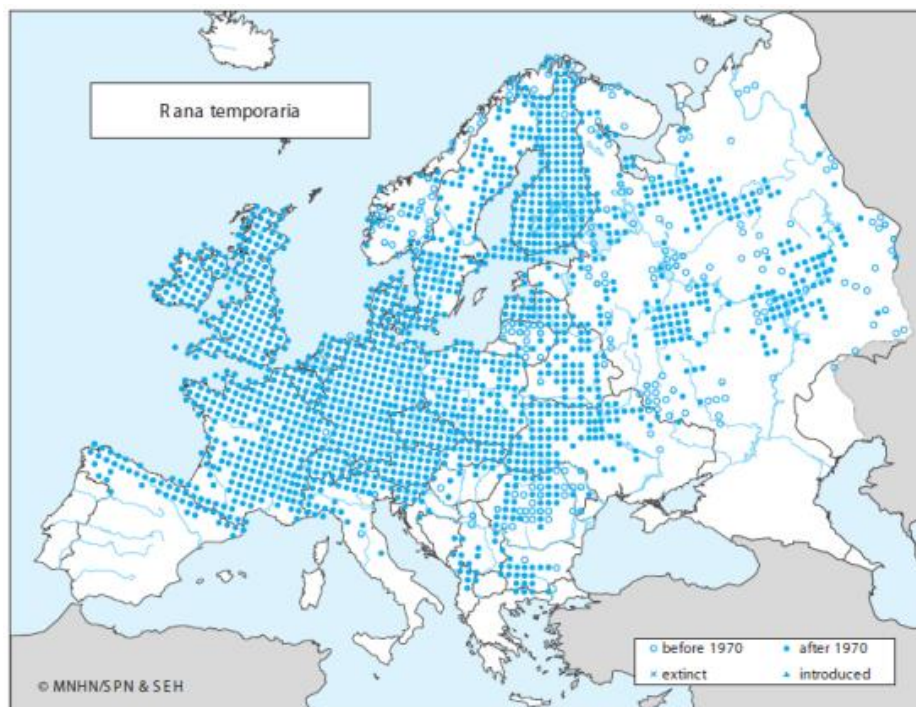
7.2 Žáby

Vzhledem k rychlému růstu a vývoji u pulců kuňky obecné (*Bombina bombina*) je jejich přezimování nepravděpodobnou, ale nikoliv nemožnou raritou. Také u blatnice skvrnitě (*Pelobates fuscus*) pulci v extrémních podmínkách přezimují a metamorfují až následující rok na jaře. V ojedinělých případech mohou přezimovat i pulci rosničky zelené (*Hyla raborea*) (Baruš, 1992). Většinou ve větších rozměrech. V laboratorních podmínkách se podařilo zachovat jedince v larválním stádiu až dva roky (Lác, 1955). Dalším rodem, který přezimuje v larválním stádiu, je rod *Pelophylax*. Sem patří skokan skřehotavý (*P. ridibundus*), skokan krátkonohý (*P. lessonae*), skokan zelený (*P. esculenta*) (Baruš, 1992).

Pulci skokana štíhlého (*Rana dalmatina*) běžně přezimují na území Německa. (Gollman et al, 2000).

Tato schopnost byla zaznamenána i u ropuchy zelené (*Bufo viridis*), v okrasných jezírkách v areálu Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích (vlastní pozorování).

Nejčastěji přezimující pulci jsou pulci skokana hnědého (*Rana temporaria*). Je to zřejmě rozlohou areálu, který obývají, včetně vysokých nadmořských výšek, které dosahují v pohorí Skandinávie více jak 2500 metrů nad mořem (Obr. 10, Bland, 2008; Muir et al., 2014; Walsh et al., 2015). Tento druh je nejspíš natolik adaptovaný na nízké teploty a krátkou sezónu, že v našich podmínkách nehibernuje v larválním stádiu, neboť o pozorování na území České republiky jsem neobjevil žádné informace.



Obr. 10 Výskyt skokana hnědého (*Rana temporaria*)
(<http://herpetolife.ro/en/broasca-rosie-de-munte-rana-temporaria/>).

8 Závěr

Hibernace žab v larválním stádiu je závislá na několika faktorech. Jedním z nejdůležitějších je teplota. S klesající teplotou se zpomalují metabolické pochody a aktivita shánění potravy. To výrazně zpomaluje rychlost růstu a oddaluje metamorfózu. Spolu s klesající teplotou se ve vyšších nadmořských výškách a zeměpisných šířkách zkracuje délka sezóny. Ta je limitující pro období, během kterého mají pulci čas na přeměnu. Dalším faktorem je dostupnost potravy. Ačkoliv většina pulců „okusuje“ řasy, části rostlin a dokonce i organické zbytky, v některých lokalitách nebo v uměle vytvořených stanovištích mohou následkem nedostatku potravy růst velmi pomalu. Dobu larválního vývoje může prodloužit i ohrožení predací. Jedinci, kteří jsou ve stresu a tráví většinu života skrýváním namísto sháněním potravy, metamorfují později. Ovšem v přírodě jde většinou o kombinaci těchto faktorů. V případě, že tyto podmínky pozdrží vývoj každoročně všech jedinců, jde o obligátní hibernanty. Ale většinou jde o fakultativní jev, který postihne jen malou část populace. V některých případech dokonce nejde o vynucený stav, nýbrž o zvolenou strategii. Přezimování v larválním stádiu přináší delší sezónu růstu, větší objem během přezimování a metamorfování ve větší žáby. Přezimování larev bylo zaznamenáno u 9 druhů žab a 6 druhů ocasatých obojživelníků žijících na území České republiky.

9 Literatura

Audo, M. C., Mann, T. M., Polk, T. L., Loudenslager, C. M., Diehl, W. J., & Altig, R. (1995). Food deprivation during different periods of tadpole (*Hyla chrysoscelis*) ontogeny affects metamorphic performance differently. *Oecologia*, 103(4), 518-522.

Andrade, Denis Vieira de. Amphibian and reptile adaptations to the environment: interplay between physiology and behavior. ISBN 9781482222043.

Balá, V., Vojar, J., Civi, P., & Rozínek, R. (2014). Chytridiomycosis risk among Central European amphibians based on surveillance data. *Diseases of aquatic organisms*, 112(1), 1-8

Baruš, Vlastimil. *Obojživelníci: Amphibia*. Praha: Academia, 1992. Fauna ČSFR. ISBN 80-200-0433-5.

Berman, D. I., Leirikh, A. N., & Meshcherya/kova, E. N. (2010, April). The Schrenck newt (*Salamandrella schrenckii*, *Amphibia*, *Caudata*, *Hynobiidae*) is the second amphibian that withstands extremely low temperatures. In *Doklady Biological Sciences* (Vol. 431, No. 1, p. 131). Springer Science & Business Media.

Berven, K. A., & Gill, D. E. (1983). Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist*, 85-97.

Bland, K. P. (2008). Delayed metamorphosis of frog tadpoles at high altitude in Perthshire. *Glasgow Nat*, 25, 87-88.

Bosch, J., García-Alonso, D., Fernández-Beaskoetxea, S., Fisher, M. C., & Garner, T. W. (2013). Evidence for the introduction of lethal chytridiomycosis affecting wild betic midwife toads (*Alytes dickhilleni*). *EcoHealth*, 10(1), 82-89.

Collins, J. P. (1979). Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Ecology*, 60(4), 738-749.

Corbalán, V., Debandi, G., Martínez, F., & Úbeda, C. (2014). Prolonged larval development in the Critically Endangered Pehuenche's frog *Alsodes pehuenche*: implications for conservation. *Amphibia-Reptilia*, 35(3), 283-292.

Costanzo, J. P., & Lee, R. E. (2013). Avoidance and tolerance of freezing in ectothermic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 216(11), 1961-1967.

- Costanzo, J. P., do Amaral, M. C. F., Rosendale, A. J., & Lee, R. E. (2013). Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog. *Journal of Experimental Biology*, *216*(18), 3461-3473..
- Costanzo, J. P., Lee, R. E., & Lortz, P. H. (1993). Glucose concentration regulates freeze tolerance in the wood frog *Rana sylvatica*. *Journal of Experimental Biology*, *181*(1), 245-255.
- Denoël, M. (2016). On the identification of paedomorphic and overwintering larval newts based on cloacal shape: review and guidelines. *Current Zoology*, *zow054*.
- Doughty, P., & Roberts, J. D. (2003). Plasticity in age and size at metamorphosis of *Crinia georgiana* tadpoles: responses to variation in food levels and deteriorating conditions during development. *Australian Journal of Zoology*, *51*(3), 271-284.
- Fellers, G. M., Launer, A. E., Rathbun, G., Bobzien, S., Alvarez, J., Sterner, D., ... & Westphal, M. (2001). Overwintering tadpoles in the California red-legged frog (*Rana aurora draytonii*). *Herpetological Review*, *32*(3), 156-157.
- Fominykh, A. S., & Liapkov, S. M. (2011). The formation of new characteristics in life cycle of the marsh frog (*Rana ridibunda*) in thermal pond conditions. *Zhurnal obshchei biologii*, *72*(6), 403.
- Freeman, S. L., & Bruce, R. C. (2001). Larval period and metamorphosis of the three-lined salamander, *Eurycea guttolineata* (*Amphibia: Plethodontidae*), in the Chattooga River watershed. *The American Midland Naturalist*, *145*(1), 194-200.
- Furtula, M., Todorović, B., Simić, V., & Ivanović, A. (2009). Interspecific differences in early life-history traits in crested newts (*Triturus cristatus* superspecies, *Caudata, Salamandridae*) from the Balkan Peninsula. *Journal of Natural History*, *43*(7-8), 469-477.
- Geiser, Fritz. "Hibernation." *Current Biology* *23.5* (2013): R188-R193.
- Gilbert, M. J., & ter Harmsel, R. (2016). Hibernating larvae of the common frog (*Rana temporaria*) in the Netherlands. *Herpetology Notes*, *9*, 27-30.
- Gollmann, G., Baumgartner, C. & Gollmann, B. (2001). Overwintering of brown frog tadpoles in suburban Vienna: comments on Pintar (2000). *Herpetozoa* *14*, 91-94.

Hill, Richard W., Gordon A. Wyse a Margaret Anderson. *Animal physiology*. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, c2012. ISBN 978-0-87893-559-8.

Hsu, J. L., Kam, Y. C., & Fellers, G. M. (2012). Overwintering tadpoles and loss of fitness correlates in *Polypedates braueri* tadpoles that use artificial pools in a lowland agroecosystem. *Herpetologica*, 68(2), 184-194.

Jackson, D. C. (2011). *Life in a Shell-A Physiologist's View of a Turtle* Harvard University Press.

Jackson, D. C., & Ultsch, G. R. (2010). Physiology of hibernation under the ice by turtles and frogs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 313(6), 311-327.

Johnson, P. T., Rohr, J. R., Hoverman, J. T., Kellermanns, E., Bowerman, J., & Lunde, K. B. (2012). Living fast and dying of infection: host life history drives interspecific variation in infection and disease risk. *Ecology letters*, 15(3), 235-242.

Julian, J. T., Gould, V. A., Glenney, G. W., & Brooks, R. P. (2016). Seasonal infection rates of *Batrachochytrium dendrobatidis* in populations of northern green frog *Lithobates clamitans melanota* tadpoles. *Diseases of Aquatic Organisms*, 121(2), 97-104.

Lác J. (1955) Amphibia západnej časti Podunajskej nížiny slovenska a k otázke ich významu v tamějších biocenózách. Diplomová práca, Bratislava (nepublikováno)

Lai, S. J., Kam, Y. C., Hsu F. H., & Lin Y. S. (2002). "Elevational Effects on the Growth and Development of Tadpoles of Sauter's Frog *Rana sauteri* Boulenger in Taiwan." *Acta Zoologica Taiwanica* 13(1) 1-10.

Larson, D. J., Middle, L., Vu, H., Zhang, W., Serianni, A. S., Duman, J., & Barnes, B. M. (2014). Wood frog adaptations to overwintering in Alaska: new limits to freezing tolerance. *Journal of Experimental Biology*, 217(12), 2193-2200.

Laugen, A. T., Laurila, A., & Merilä, J. (2002). Maternal and genetic contributions to geographical variation in *Rana temporaria* larval life-history traits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(1), 61-70.

Laugen, A. T., Laurila, A., Räsänen, K., & Merilä, J. (2003). Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates—evidence for local adaptation. *Journal of evolutionary biology*, *16*(5), 996-1005.

Laurila, A., & Kujasalo, J. (1999). Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Journal of Animal Ecology*, *68*(6), 1123-1132.

Layne, J. R., & Jones, A. L. (2001). Freeze tolerance in the gray treefrog: cryoprotectant mobilization and organ dehydration. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *290*(1), 1-5..

Leips, J., & Travis, J. (1994). Metamorphic responses to changing food levels in two species of hylid frogs. *Ecology*, *75*(5), 1345-1356.

Lipšová, J. (2013). Rozšíření chytridiomykózy v českých chovech obojživelníků.

Muir, A. P., Biek, R., & Mable, B. K. (2014). Behavioural and physiological adaptations to low-temperature environments in the common frog, *Rana temporaria*. *BMC evolutionary biology*, *14*(1), 110..

Roots, Clive. *Hibernation*. Westport, Conn.: Greenwood Press, 2006. ISBN 0313335443.

Sheerood, Lauralee, Hillar KLANDORF a Paul H. YANCEY. *Animal physiology: from genes to organisms*. Belmont, Calif.: Thomson Brooks/Cole, c2005. ISBN 0-534-55404-0.

Smirina, E. M., & Rocek, Z. (1976). On the possibility of using annual bone layers of alpine newts, *Triturus alpestris* (Amphibia: *Urodela*), for their age determination. *Vest. Cs. spol. zool*, *40*(3), 232-237.

Suzuki, S., Awai, K., Ishihara, A., & Yamauchi, K. (2016). Cold temperature blocks thyroid hormone-induced changes in lipid and energy metabolism in the liver of *Lithobates catesbeianus* tadpoles. *Cell & bioscience*, *6*(1), 19.

Voituron, Y., Joly, P., Eugène, M., & Barré, H. (2005). Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, *288*(6), R1563-R1570.

Walsh, P. T., Downie, J. R., & Monaghan, P. (2015). Factors affecting the overwintering of tadpoles in a temperate amphibian. *Journal of Zoology*.

Walsh, P. T., Downie, J. R., & Monaghan, P. (2008). Larval over-wintering: plasticity in the timing of life-history events in the common frog. *Journal of Zoology*, 276(4), 394-401.

Wells, Kentwood David. *The ecology & behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, 2007. ISBN 978-0-226-89334-1.

White, B. A., & Nicoll, C. S. (1981). Hormonal control of amphibian metamorphosis. In *Metamorphosis* (pp. 363-396). Springer US.

Yap, T. A., Gillespie, L., Ellison, S., Flechas, S. V., Koo, M. S., Martinez, A. E., & Vredenburg, V. T. (2016). Invasion of the fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* on California islands. *EcoHealth*, 13(1), 145-150.

Zwach, Ivan. Obojživelníci a plazi České republiky: encyklopedie všech druhů, určovací klíč .. Praha: Grada, 2009. ISBN 978-80-247-2509-3.