

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

**Reakce pulců skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) na
přítomnost nepůvodních predátorů**

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

Autor diplomové práce: Bc. Michaela Kroufková

České Budějovice, duben 2018

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Bc. Michaela KROUFKOVÁ**
Osobní číslo: **Z16330**
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**
Studijní obor: **Biologie a ochrana zájmových organismů**
Název tématu: **Reakce pulců skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) na přítomnost nepůvodních predátorů**
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 :

Střevlička východní a koljuška tříostná jsou nepůvodní druh ryby, který se v našich vodách invazně šíří. Vliv jejich přítomnosti na naši faunu dosud není zcela zdokumentován. Jedním z pravděpodobných negativních vlivů může být predace larev obojživelníků. Student zpracovávající toto téma posoudí v připravených experimentech, jakým způsobem ovlivňuje přítomnost střevličky a koljušky vývoj larev skokana skřehotavého.

Cílem této práce je:

- literární rešerše na téma antipredačních strategií larev obojživelníků
- založení experimentu studujícího vztah larev skokana skřehotavého, koljušky tříostné a střevličky východní
- měření růstu a sledování morfologických změn larev po celou larvální periodu
- statistická analýza výsledků

Rozsah grafických prací: **dle potřeby**
Rozsah pracovní zprávy: **30**
Forma zpracování diplomové práce: **tištěná/elektronická**
Seznam odborné literatury:

Šandera M., 2015: Zvýšený výskyt skokanů skřehotavých s deformovanými končetinami u Staré Lysé. *Vlastivědný zpravodaj Polabí* 44: 4 - 19.

Hartel, T., Nemes, S., Coglanceanu, D., Öllerer, K., Schweiger, O., Moga, C. I., & Demeter, L. (2007). The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia*, 583(1), 173.

Relyea R. 2001: The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology* 67:434-441.

McDiarmid R.W. & Altig R. (1999) *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. University of Chicago Press, Chicago.

Duellman, WE and L Trueb, 1994, *Biology of Amphibians*: Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

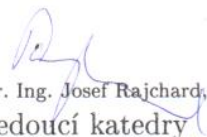
Vedoucí diplomové práce: **Mgr. Michal Berec, Ph.D.**
Katedra biologických disciplin

Datum zadání diplomové práce: **19. února 2018**

Termín odevzdání diplomové práce: **15. dubna 2018**


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

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA
D.S.
studijní oddělení
Štefánikova 1000, 370 05 České Budějovice


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

V Českých Budějovicích dne 19. února 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci na téma: Reakce pulců skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) na přítomnost nepůvodních predátorů, vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

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

V Českých Budějovicích dne

Podpis:

Michaela Kroufková

Poděkování:

Ráda bych poděkovala panu Martinu Šanderovi za jeho odborné rady a připomínky při odchytu pulců a ryb potřebných pro experiment. Za vedení práce a konzultace patří poděkování Mgr. Michalu Bercovi, Ph.D. V neposlední řadě chci upřímně poděkovat své rodině, která mě finančně i duševně podporovala nejen během výzkumu, ale i během celého studia, čehož si velmi vážím. A nakonec mým nejbližším přátelům, kteří při mně stojí za všech okolností.

Abstrakt

Tato práce je zaměřena na antipredační strategie larev obojživelníků ve vztahu k jejich predátorům. Jmenovitě se jedná o vztah mezi larvami skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) a invazním druhem ryby, střevličky východní (*Pseudorasbora parva*). V části experimentu je zkoumán i vztah s dalším nepůvodním druhem, a to s koljuškou tříostnou (*Gasterosteus aculeatus*).

V obou případech jde o nepůvodní druhy drobných ryb, kdy střevlička k nám byla nezáměrně zavlečena již v 80. letech 20. století z Maďarska, je uvedena v tzv. Černém seznamu ČR a figuruje na seznamu invazních nepůvodních druhů k nařízení EU (1143/2014), (Kuřátko, 1998; Poláková a kol., 2016). Koljuška byla na naše území zavlečena z Ameriky, když ji do našich vod pravděpodobně vypustili akvaristé na počátku minulého století. Jedná se sice o druh, který není zaznamenán na Černém seznamu, ale je dokumentován její negativní dopad na rybí potěr (Poláková a kol., 2016).

U obou sledovaných druhů byl prokázán negativní vliv na biologickou rozmanitost naší fauny, ale vliv těchto predátorů přímo na naše obojživelníky doposud zdokumentován nebyl.

V experimentální části bylo zkoumáno poškození pulců vlivem těchto nepůvodních druhů ryb a strategie pulců v obraně proti nim. Pulcům zde byla poskytnuta možnost úkrytu, jako jedna v možných strategiích úniku před predátorem.

Klíčová slova: predace, nepůvodní druhy, obojživelníci, poškození, strategie

Abstract

This study focuses on the antipredator strategies of amphibian larvae in relation to some of their predators. Namely, the relationship between the larvae of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus*) and the invasive species of the fish, the topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*). Latter part of the experiment involves investigation into the relationship between another non-native species, the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*).

Both are non-native species of small fishes. The topmouth gudgeon was introduced unintentionally in the 1980s from Hungary. It is listed on the Black List of the Czech Republic and it is on the list of invasive non-native species of the EU Regulation (1143/2014), (Kuřátko, 1998; Poláková et al., 2016). The three-spined stickleback was brought into our territory from America. It was probably released into local ponds by Czech aquarists at the beginning of the 20th century. It is a species that is not listed on the Black List of the Czech Republic, but its negative impact on fish fry has been previously documented (Poláková et al., 2016).

Both species have been known for a negative impact on the biological diversity of our fauna, but the influence of these predators on our amphibians has not so far been documented.

The experimental part investigates the damage of tadpoles caused by these non-native fishes and the defensive strategy of the tadpoles. The tadpoles were provided with a hiding place as one of the possible escape strategies against the predator.

Key words: predation, non-native species, amphibians, damage, strategy

Obsah

1 ÚVOD	7
2 LITERÁRNÍ REŠERŠE	8
2.1 Obojživelníci a jejich predátoři	8
2.2 Detekce predátory.....	8
2.3 Detekce predátorů larvami	9
2.4 Antipredační strategie obojživelníků.....	10
2.4.1 Strategie snůšek a larev obojživelníků.....	10
2.4.2 Chemická a mechanická obrana	10
2.4.3 Chemická obrana	10
2.4.5 Mechanická obrana	11
2.4.6 Správné umístění snůšky	11
2.4.7 Časování reprodukce.....	12
2.4.8 Poplachová reakce (tzv. alarm response).....	14
2.4.9 Barevné vzory (kryptické zbarvení)	14
2.4.10 Fenotypová plasticita	15
2.4.11 Behaviorální odpověď na přítomnost dravce.....	16
2.4.12 Změny v růstu a vývoji	17
3 MATERIÁL A METODIKA	19
3.1 Materiál a lokalita.....	19
3.2 Uspořádání pokusu	19
3.3 Použitá statistika.....	23
4 VÝSLEDKY	24
4.1 Poškození pulců predátorem	24
4.2 Celková mortalita	25
4.3 Aktivita pulců v přítomnosti predátora	27
5 DISKUZE.....	29
5.1 Poškození pulců.....	29
5.2 Ukrývání pulců	30
6 ZÁVĚR	33
7 SEZNAM LITERATURY	35
8 PŘÍLOHY	42

1 ÚVOD

Milióny druhů živočichů na Zemi vyhledávají obojživelníky jako svou potravu. Zejména žáby nejsou v žádném okamžiku svého vývoje, od vejce až po dospělce, mimo nebezpečí útoku nějakého predátora. Již Porter (1972) tvrdil, že „téměř všichni žerou obojživelníky.“

Jejich malá velikost, nízká pohyblivost, holá pokožka a vysoká hustota populace je činí snadno dostupnou kořistí, která poskytuje dostatečný zdroj bílkovin pro živočichy vyšších trofických úrovní (Burton a Likens, 1975a; Pough, 1983). Z těchto důvodů si obojživelníci všech stádií vytvořili různé typy ochrany vůči predátorům.

Tato práce se zabývá antipredačními strategiemi larev obojživelníků. V experimentální části je zkoumán vztah mezi predátorem a kořistí, kterou představují larvy skokana skřehotavého. Hlavním predátorem je zde střevlička východní, která je nepůvodním druhem ryby, invazně se šířící v našich vodách. Ve velké části pokusu je pracováno i s dalším druhem predátora, a to další nepůvodní rybou, kterou je v tomto případě koljuška tříostná. Vliv jejich přítomnosti na naši faunu nebyl dodnes zcela zdokumentován. Předpokládá se, že budou negativně působit na larvy našich obojživelníků v různých stádiích jejich vývoje.

2 LITERÁRNÍ REŠERŠE

2.1 Obojživelníci a jejich predátoři

Vajíčka a larvy obojživelníků patří mezi nejsnadnější cíle pro celou řadu predátorů. Z obratlovců se mezi predátory řadí hlavně ryby, brodiví ptáci a drobní savci (Wells, 2010). Z bezobratlých jde zejména o larvy vodního hmyzu, jako jsou larvy vážek a potápníků (Toledo, 2005). Je známo i mnoho případů predace dospělými jedinci obojživelníků. Výjimkou není ani kanibalismus larvami (pulci), kde například u euroasijských druhů dochází ke změnám ústního ústrojí pulců. Mezi tyto kanibalistické druhy patří z našich žab například skokan ostronosý (*Rana arvalis*), skokan krátkonohý (*Rana lessonae*), skokan skřehotavý (*Pelophylax ridibundus*), skokan hnědý (*Rana temporaria*), ropucha obecná (*Bufo bufo*), ropucha krátkonohá (*Epidalea calamita*), rosnička zelená (*Hyla arborea*) a blatnice skvrnitá (*Pelobates fuscus*), (Kuzmin, 1995).

Toledo a kol. (2007), identifikovali více než 100 predátorů obojživelníků a klasifikovali je jako oportunisty, dočasné (individuální) specialisty a specialisty. Mezi bezobratlými nejsou známí žádní specialisté, obojživelníky využívají pouze jako příležitostný zdroj potravy (Wells, 2010). I mezi obratlovci překvapivě existuje jen málo druhů živočichů, kteří se živí výhradně žábami. Ze savců je příkladem v tropech se vyskytující jeden druh netopýra, *Trachops cirrhosus*, který se jeví jako specializovaný na obojživelníky. I někteří ptáci se mohou sezónně soustředit na kořist mezi obojživelníky, nejedná se ale o čisté specialisty. Ty můžeme najít jen mezi hady, kde je zastoupen vysoký počet druhů, které se živí obojživelníky. Příkladem může být severoamerický vodní had rodu *Farancia*, specializující se na mloky (Wells, 2010).

2.2 Detekce predátory

V mnoha vodních prostředích jsou larvy obojživelníků konfrontovány s řadou predátorů. Tito predátoři využívají k jejich detekci různé smysly. Co se vaječ obojživelníků týká, dalo by se očekávat, že budou obzvláště zranitelná. Je tak usuzováno zejména kvůli tomu, že jsou malá, relativně nechráněná, a hlavně se nemohou přemístit, aby unikla před dravci.

Přesto může být přežívání embryí překvapivě vysoké. Zranitelnost vajec totiž závisí částečně na typech predátorů, kteří se v prostředí vyskytují. Někteří predátoři nemusí být moc dobří v detekci vajec obojživelníků, kvůli smyslům a taktikám, které využívají k získání potravy. Příkladem mohou být najády vážek, které jsou orientované vizuálně a jsou tzv. sit-and-wait predátory. Kvůli této taktice nejsou hlavními predátory na obojživelných vejcích. Na druhé straně jsou ale časté larvy potápníkovitých brouků, využívající chemické signály k odhalování kořisti. Tento způsob detekce jim umožňuje snadno vyhledat vejce, tudíž se řadí mezi velmi významnou predující skupinu (Resetarits, 1996). Ostatní aktivní dravci, jako jsou pijavice, larvy chrostíků, sladkovodní raci, sladkovodní krevety, ryby, pulci, larvy mloků a mloci, pravděpodobně snadno najdou vejce obojživelníků, zvláště pokud se spoléhají na chemické signály k nalezení kořisti. Někteří z těchto predátorů mohou být odrazeni ochrannými adaptacemi vajec, včetně chemické obrany a mechanické obrany obalů vajíčka a okolního želé.

Výše zmíněné taktiky detekce kořisti platí v úplném znění i pro detekci již vylíhlých jedinců. U larev je ale známo, že jejich úmrtnost je mnohem vyšší než úmrtnost vajec. Je to dáno hlavně tím, že larvální perioda je mnohem delší než doba vývoje vajec, ale také je to způsobeno pohyby larev, které jsou nezbytné pro vyhledávání potravy (Wells, 2010).

2.3 Detekce predátorů larvami

I larvy jako obranu využívají smysly, kterými jsou schopny predátora detekovat a následně si vytvořit určitou antipredační strategii. Mnohé pokusy ukazují, že larvy obojživelníků jsou schopné detekovat přítomnost látek, které dravci vylučují a reagovat na ně příslušnými změnami. Pro detekci dravce pulec využívá několik sensorických podnětů, včetně hmatových, vizuálních a chemických. Experimenty ale ukazují, že ve většině případů jsou využívány hlavně chemické signály (Wells, 2010). Již McCollum a Leimberger (1997) dokázali, že chemická stopa predátora stačí k vyvolání morfologické změny larvy. V některých případech larvy rozlišují i nebezpečné a méně nebezpečné dravce (Walker, 2014).

Nebezpečí hrozící populacím některých larev obojživelníků spočívá hlavně v zavlečení nepůvodních druhů predátorů. Larvám totiž zřejmě chybí schopnost je rozpoznat jako potencionální predátory (Gamradt a Kats, 1996). Například larvy

obojživelníků v dočasných vodách, které postrádají ryby, obvykle nedokážou rozpoznat přítomnost rybiho predátora z chemických látek, které vylučuje. U larev z trvalých vod je tomu naopak (Kats, Petranka a Sih, 1988). Naštěstí se antipredační chování dokáže rychle vyvíjet v reakci na objevení se nového predátora (Kiesecker a Blaustein, 1997).

2.4 Antipredační strategie obojživelníků

2.4.1 Strategie snůšek a larev obojživelníků

Jak vyplývá z předešlého textu, predace je důležitou selektivní silou, která má vliv na proměnlivost životně důležitých charakteristik (life-history traits) obojživelníků. Mezi tyto charakteristiky patří například změna vokalizace při predaci, velikost vajec a síla obalu vejce, rodičovská péče, vznik agregací vodních larev, délka larvální periody a časování metamorfózy (Wells, 2010). Všechny tyto charakteristiky vyplývají v tzv. antipredační strategie různých stádií obojživelníků, kterými se budeme zabývat v následujících kapitolách.

2.4.2 Chemická a mechanická obrana

Jedním ze základních způsobů obrany je snížit pravděpodobnost, že budu detekován. Toho lze dosáhnout pomocí kryptického zbarvení, které snižuje viditelnost kořisti. Dalším způsobem je vyhýbání se predátorům, tedy ukrývání a s tím spojené změny chování. S tímto souvisí tendence ke vzniku různých morfologických a fyziologických znaků, které korelují s rychlostí nebo schopností manévrovat při úniku. V neposlední řadě je možnou obranou také rychlý růst larev, kdy větší larvy lépe uniknou a také nejsou tak zranitelné vůči nejběžnějším dravcům svých stanovišť. Některé larvy mohou být pro změnu chráněny chemicky nebo kombinovaně (Wells, 2010).

2.4.3 Chemická obrana

Začneme nejmladšími stádii vývoje obojživelníků, jimiž jsou vejce. U některých druhů obojživelníků mohou obsahovat jedovaté nebo nepříjemné sloučeniny, které dravce odradí. Tyto látky působí ale jen na určité skupiny a na jiné nikoli. Touto problematikou se zabýval již Walters (1975). Zjistil například, že vejce skokana křiklavého (*Rana clamitans*) a skokana volského (*Rana catesbeiana*),

jsou nepoživatelná pro čolky zelenavé (*Notophthalmus viridescens*) a larvy axolotlovitých. Naproti tomu jsou snadno konzumovatelná pijavicemi.

Obecně jsou vůči této chemické obraně odolnější bezobratlí živočichové. Podle Hanifina a Brodieho (2003) se například vejce tarichy zrnité (*Taricha granulosa*) jeví nebezpečná pro řadu predátorů, protože obsahují tetrodotoxin, ale proti rakům je tato obrana neúčinná.

Co se larev týče, pro některé dravce jsou toxičtí obzvláště pulci žab. Studie prokázaly, že pulci ropuch jsou různě toxičtí pro různé predátory. Tzv. „chutnost“ těchto pulců, závisí na druhu predátora, jeho hladovosti a dostupnosti alternativní kořisti. Může se lišit v závislosti na stupni vývoje jedince (Crossland a Alford, 1998). Například čerstvě vylíhlí pulci a metamorfující jedinci druhu *Bufo americanus* jsou nepoživatelní pro bezobratlé dravce, ale vývojové mezistupně jsou požitelné (Shine, 2010).

Chemická obrana může mít mnoho kladů při obraně embryí. Existují však ale i případy, kdy je nežádoucí a může mít nepříznivý vliv na jiné druhy obojživelníků. Takovým příkladem jsou vejce ropuchy obrovské (*Bufo marinus*), která je významným invazním druhem Austrálie. Její vejce jsou dostatečně toxická, aby zabila mnoho pulců žab, které zde přirozeně žijí. Zdá se, že tyto druhy nejsou vůbec odolné proti toxinům ve vejcích a ropucha pro ně představuje vážnou hrozbu (Crossland a Alford, 1998).

2.4.5 Mechanická obrana

Vejce obojživelníků postrádající chemickou obranu, mohou být mechanicky chráněna díky vaječným obalům a rosolu obklopujícímu vejce (Licht, 2003). Podle Grubbse (1972) mají žáby rozmnožující se v trvalé vodě větší a pevnější vaječné kapsle než druhy ve vodě dočasné. Tato strategie vznikla hlavně kvůli rybám žijícím v trvalé vodě. Druhy s pevnějšími a hustšími obaly byly méně často predovány než druhy s obaly slabšími.

2.4.6 Správné umístění snůšky

Mnoho druhů obojživelníků není schopno chemické ani mechanické obrany vajec. U těchto druhů může být rozhodující výběr ovipozičního místa. Samice,

kteřé dokážou odhadnout přítomnost potenciálních predátorů a nakladou snůšku cíleně jinam, mají oproti samicím, které si zvolí ovipozici náhodnou, velkou výhodu.

U mnohých druhů žab bylo pozorováno, že samci vokalizují spíše v nádržích, kde nejsou predátoři, a to převážně rybí. Například kolegové Resetarits a Wilbur (1989) studovali u samic rosničky šedozelené (*Hyla chrysoscelis*) výběr míst pro ovipozici. Oproti tomu hodnotili výběr míst samci, kteří vokalizují v určitých nádržích. Využívali k tomu řadu umělých nádrží, které byly v těsné blízkosti. Do některých nádrží umístili dravce, do některých nikoliv. Nakonec zjistili, že samci méně vokalizují v nádržích, kde se vyskytuje okounek terčový (*Enneacathus chaetodon*), ale nevyhýbají se nádržím s larvami axolotla skvrnitého (*Ambystoma maculatum*), čolky zelenavými (*Notophthalmus viridescens*) nebo najádami vážek. Obecně by mělo tedy platit, že méně snůšek je v nádržích s rybami. Což ukazuje na výběr ovipozičního místa samicí, která je z části ovlivněna samčí vokalizací.

Z řady studií také vychází najevo, že samice různých druhů žab, dokážou odhadnout i přítomnost kanibalistických pulců a kladou snůšky raději jinde. Toto platí například u čeledi pralesničkovitých (Dendrobatidae), kdy se samice vyhýbají rostlinám, které obsahují kanibalistické pulce (Symula, Schulte a Summers, 2003).

Existuje celá řada způsobů, jak snůšku ochránit před predátory. Některé druhy, jak již bylo zmíněno výše, se vyhýbají nádržím s predátory, jiné nádržím s kanibalistickými pulci. Dalším způsobem může být umístění snůšky v blátě na dně nádrže, její ukrytí ve vegetaci, vlhké půdě mimo vodu a mnoho dalších.

Zajímavým typem ochrany jsou reprodukční mody, které probíhají alespoň částečně mimo vodní prostředí, a tudíž vzdálené vodním predátorům. Z dnes známých třiceti devíti reprodukčních modů, je celých dvacet tři modů (59 %) nějakým způsobem vázáno na terestrické prostředí. Hlavními typy těchto modů jsou podle Crumpa (2015, s. 7) např. vejce v děrách, na kamenech a na zemi, dále pak vejce nošena terestrickými rodiči a mnoho dalších.

2.4.7 Časování reprodukce

Přežití embryí může být dále ovlivněno správným načasováním reprodukce. U obojživelníků jde nejen o správné načasování kladení snůšek, ale také o načasování líhnutí a dalšího vývoje.

Například některé druhy žab, jako jsou naši skokani hnědí, upřednostňují tzv. synchronizovanou reprodukci. Toto počínání je strategickou odpovědí na kanibalistické pulce. Pulci, kteří by se vylíhli dříve, často konzumují ostatní vajíčka. Aby tomu bylo zamezeno, dojde k synchronizovanému líhnutí (Crump, 1986).

Zajímavým případem časného líhnutí je tropická žába listovnice červenooká (*Agalychnis callidryas*). Tato žába klade vajíčka na listy rostlin nad vodou. Častým predátorem jsou zde hadi rodu *Leptodeira* nebo vosy (*Polibya rejecta*). Když napadnou snůšku, vajíčka s embryi se začnou uvolňovat do vody (obrázek č. 1 a 2). Ve vyšších stádiích může dojít i k časnému líhnutí pulců, které je vyprovokované mechanickým podnětem predace. Fakt, že jsou tyto pulci ještě nedovyvinuté a drobné, se může zdát nevýhodou, protože jsou snadnou kořistí pro různé vodní predátory. Navzdory tomu jsou ale ve výhodě, protože oddálí jasnou smrt v podobě predace na souši a získají vyšší šanci na přežití právě ve vodě. Předčasné líhnutí pulců může být také jako odpověď na infekci patogenní houbou (Warkentin et al., 2006).



Obrázek č. 1 a 2: Vajíčka (*Agalychnis callidryas*) padající do vody před predátorem, kterým v tomto případě byla vosa (*Polibya rejecta*), (Wells, 2010).

Strategie časného líhnutí se zdá jako účinná obrana mnoha druhů žab, ale i dalších obojživelníků. Dalším příkladem mohou být žáby *Hyperolius spinigularis*, které jsou pro změnu predované jinými druhy žab. Také vykazují plasticitu časného líhnutí. Embrya podrobená útoku se mohou vylíhnout až o čtyři dny dříve, a to ve velikosti o 20-30 % menší než embrya, která dokončila normální vývoj (Vonesh, 2005).

Z řad ostatních obojživelníků se jedná například o axolotla druhu *Ambystoma barbouri*. Tento druh také vykazuje adaptivní plasticitu v době líhnutí. Je zde však opačným případem předešlých druhů. Larvy ohrožované vodními predátory totiž své líhnutí oddálí. Jedním takovým predátorem je ploštěnec *Phagocotus gracilis*, který se živí čerstvě vylíhlymi larvami. Jsou-li tedy vajíčka již jmenovaného axolotla vystavena tomuto predátorovi nebo jeho výtažku, strategicky oddálí líhnutí. Tyto larvy se potom líhnou větší a ve vyšším vývojovém stádiu, a tudíž predaci tímto ploštěncem již odolné (Anderson a Brown, 2009).

2.4.8 Poplachová reakce (tzv. alarm response)

Kromě detekce predátorů přímo, využívají larvy obojživelníků chemických signálů pocházejících z jedinců poraněných (Fraker, 2009; Schoeppner a Relyea, 2005). Odpovědi na tyto signály vyvolávají spíše než snížení aktivity jedince, jako je tomu v jiných případech detekce, zvýšení jeho aktivity. Když se aktivita zvýší, mělo by to znamenat, že se pulec stane nápadnějším. V tomto případě se ale zdá, že je to nejlepší způsob obrany. Tento typ reakce je podle Hewse (1988) například prospěšný u pulců ropuchy druhu *Anaxyrus boreas*. Při vystavení pulců látkám pocházejících z poškozeného jedince, dochází k výraznému snížení pravděpodobnosti, že budou uloveni najádami vážek. Bylo zjištěno, že toto chování je lépe vyvinuto u larev, které tvoří agregace a patří mezi jejich nejběžněji využívanou antipredační strategii (Marquis, Saglio a Neveu, 2004).

2.4.9 Barevné vzory (kryptické zbarvení)

U většiny larev obojživelníků je kryptické zbarvení první linií obrany vůči predátorům. Larvy nejsou obecně příliš barevné. Jejich zbarvení se pohybuje v barvách prostředí, tedy v odstínech hnědé, šedé nebo zelené, se skvrnami a jinými vzory. Některé larvy mohou mít lehké „zastrašující“ zbarvení na ventrální straně těla. Mnoho larev, zejména žab, mají obecně rušivé zbarvení, které má tendenci rozdělit obrys těla. Nejčastěji jde o pruhy na ocase a těle, dále pak o skvrny kolem očí (McDiarmid a Altig, 2009).

Některé larvy obojživelníků mají dokonce omezenou schopnost měnit zbarvení podle prostředí, ve kterém se právě vyskytují. Tato změna barvy je ale méně častou, než je tomu u dospělých jedinců (Fernandez a Bagnara, 1991).

Larvy žab mohou mít také různé vzory, které mají za úkol přeměřovat útok predátora směrem k ocasu, pryč od hlavy a těla. Patří mezi ně černé ocasní špičky, falešné oči a jasné zbarvení (Van Buskirk a kol., 2005). Pulci často trpí na značné poškození ocasu, což má nepříznivé účinky na růst a přežití jedince. Jsou tak omezeny jejich plavecké schopnosti a šance na únik predátorovi. Proto se pulci svým zbarvením snaží směřovat případnou predaci na špičku ocasu, která má nejmenší vliv na jejich pohybové schopnosti (Schoeppner a Relyea, 2009).

2.4.10 Fenotypová plasticita

Zbarvení larev obojživelníků vykazuje značné rozdíly barevného vzoru i uvnitř druhu. Existuje řada příkladů ontogenetických změn barevného vzoru, které zřejmě souvisejí s výskytem určitého predátora. U některých druhů se barvy liší v závislosti na lokalitě. Larvy žijící v potoce se liší od larev žijících v rybnících. Například černé ocasní špičky jsou nejčastěji u populací, které obývají dočasnou vodu, kde jsou hlavními predátory vážky. V rybnících, kde jsou hlavními predátory ryby, je zase vyšší pravděpodobnost světlých ocasů (McCollum a Leiberger, 1997).

Van Buskirk a kol. (1996) sledovali, že pulci chovaní v nádrži s predátory, byli méně aktivní a strávili méně času krměním. Rychlost růstu pulců byla ovlivněna pouze v případě, kdy byli vystaveni volnému pohybu predátorů. U pulců vystavených predátorům docházelo z morfologických změn ke vzniku širokých ocasních ploutví a ke změnám v barevném vzoru. Některé larvy kvůli predaci dokonce mění celkový tvar těla. Příkladem je australská žába druhu *Limnodynastes peronii*, které v reakci na vážky naroste nadbytečná tkáň kolem hlavy a těla (Kraft, Wilson a Franklin, 2005). Po odebrání predátorů tyto změny mizí, jsou tedy reverzibilními.

Může se zdát, že tyto změny fenotypu by měly zrychlit únik pulce před predátorem. Opak je ale pravdou. Pulci, kteří měli širší a větší ocasy, byli ve skutečnosti pomalejší než pulci se štíhlými ocasy. Tato fenotypová změna, ve smyslu větší a nápadnější ploutve, má mít tedy spíše za výsledek odklon útoku dravce od ostatních částí těla, podobně jako zbarvení špičky ocasu zmíněné výše (Van Buskirk et al., 2003).

Ačkoli se zdají tyto morfologické změny velmi užitečnými, larvy si dobře vybírají, kdy se vyplatí do nich zainvestovat. Záleží na typu dravce a počtu útoků,

protože tato investice do morfologických změn má i nežádoucí účinky, které se mohou později podepsat v metamorfóze (Van Buskirk, 2000; Teplitsky a kol., 2005).

Většina studií testuje odpovědi larev na jediný typ dravce, ale morfologická plasticita v reakci na dravce je složitá a její funkce se pro různý typ dravce liší. Je s tím tedy nutno počítat a nahlížet na tuto problematiku jako na celek. Nejde totiž jen o samotné morfologické změny, ale o kombinaci několika odpovědí na predaci. Jmenovitě jde o reakce typu změn chování, což je například redukce aktivity. Dále některé druhy obojživelníků jsou „méně chutnými“ než ostatní druhy, takže vykazují méně výrazné behaviorální a morfologické změny. Jako příklad si můžeme uvést některé skupiny, u kterých jsou tyto vztahy pěkně modelované. Jde například o ropuchy, pro které mají fylogenetické účinky jednoznačně malý vliv na morfologii, protože náleží právě do skupiny oněch „nechutných“ druhů. Oproti tomu rosničky a někteří skokani mají morfologické odpovědi vůči dravcům silné (Relyea, 2001).

2.4.11 Behaviorální odpověď na přítomnost dravce

Kromě změn morfologických dochází u obojživelníků v přítomnosti dravců ke změnám chování. To v kombinaci s ostatními změnami snižuje pravděpodobnost jejich detekce predátorem. Jedním typem behaviorální reakce je tvorba tzv. školek, které mají za úkol snižovat šance predátorů na zachycení jednotlivých larev (Rudolf a Rödel, 2005).

Antipredační chování bývá často málo úspěšné, když jsou predátory ryby. Aby nedocházelo k vysokým ztrátám larev, je snaha o rychlý vývoj, čehož se dosáhne vysokým příjmem potravy. Někteří obojživelníci snižují svou expozici dravcům tím, že přesouvají svou denní aktivitu do jiné části dne, kdy se mohou v klidu nakrmit a růst. Například larvy axolotla druhu *Ambystoma gracile* se stávají přísně nočními, pokud jsou v nádrži přítomny ryby (Taylor, 1997). V druhém případě larvy přesunují své aktivity na chráněná stanoviště, tedy do úkrytů. Je to mnohdy sice na úkor toho, že mají k dispozici málo potravy a pomaleji rostou, ale tuto strategii volí raději, než aby byly predované (Taylor a kol., 1983a).

Existuje řada studií, které popisují, že pohyby larev působí na dravce, kteří svou kořist detekují vizuálně a podněcují je k vyššímu krmení se (Woodward,

1983; Azevedo-Ramos a kol., 1992; Chovanec, 1992b; Moore a Townsend, 1998). Z toho důvodu si obojživelníci vyvinuli pravděpodobně nejběžnější model chování larev v přítomnosti dravce. Tyto larvy se nejprve pohybují směrem od dravce, při nedostatku úkrytů sníží svou aktivitu a v některých případech se stanou téměř nehybnými (Buskirk, 2002).

2.4.12 Změny v růstu a vývoji

U mnoha larev je pravděpodobně rychlý růst nejlepší ochranou proti predátorům. Již Travis a kol. (1985) demonstrovali, že genetické změny v růstu larev do vysoké míry korelují s vyšším přežíváním jedinců. Většina dravců je schopna přijmout kořist v omezeném rozsahu, takže se některé larvy obojživelníků nakonec stanou příliš velkými pro konzumaci (Travis, Keen a Julianna, 1985b; Alford, 1986). Jak larvy rostou, stanou se méně náchylnými k ulovení. Zdá se, že to nevyplývá jen z jejich velikosti a neschopnosti predátora pozřít tak velkou kořist, ale také jde o to, že větší jedinci mají vyšší schopnost uniknout. Obecně tedy platí, že rychlost plavání se zvyšuje s větší velikostí (Huey, 1980). Problém může nastat při přechodu do metamorfózy, kdy se jedinci opět stávají pomalejšími (Brown a Taylor, 1995).

Někteří dravci jsou ale schopni dobře manipulovat i s velkými jedinci. Většina larev tedy pravděpodobně nikdy nedosáhne velikosti, která by je činila zcela nezranitelnými. Mezi tyto dravce se řadí například různí ptáci, kteří jsou ve skutečnosti více úspěšní při lovu větších jedinců (Tejedo, 1993).

Vystavení dravcům také může změnit do jisté míry rychlost vývoje a pokrok směrem k metamorfóze. Například pulci ropuchy *Anaxyrus boreas*, vystavení znakoplavkám (*Notonecta* sp.), dosáhli metamorfózy rychleji, než pulci bez predátora (Chivers a kol., 1999). Můžeme si to vysvětlit jako adaptační změnu, která umožňuje obojživelníkům uniknout rychleji z nebezpečných podmínek vodního prostředí.

Některé druhy žab, jako již zmiňovaná *Anaxyrus boreas*, dále *Anaxyrus americanus* a *Pseudarcis regilla*, vykazovaly při vystavení predátorovi nejen urychlenou metamorfózu, ale také tvorbu agregací a synchronizaci metamorfózy (DeVito, 2003).

V opačném případě může jít také o zpomalení metamorfózy. Larvy axolotla druhu *Ambystoma macrodactylum*, které byly vystaveny kanibalistickým jedincům,

snížily svou aktivitu a prodloužily metamorfózu (Wildy, Chivers a Blaustein, 1999). Podobné chování bylo pozorováno u larev jiných druhů, obzvláště pocházejících z trvalých vod (Relyea, 2007).

3 MATERIÁL A METODIKA

3.1 Materiál a lokalita

Jedinci pulců skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*), střevličky východní (*Pseudorasbora parva*) a koljušky tříostné (*Gasterosteus acuelatus*) pocházeli z oblasti se současným označením podle revitalizačního projektu Mokřad a tůň Hladoměř, nacházející se v katastru obce Stará Lysá jižně od fotbalového hřiště na jižním okraji vsi (GPS: 50°12'53.051"N, 14°53.414"E, přibližný střed lokality), v nadmořské výšce 182-185 m n. m., která zaujímá plochu asi 10,5 ha (Příloha mapa č. 1). Tato lokalita byla vybrána z důvodu zvýšeného výskytu poškozených jedinců skokana v severovýchodní tůni (příloha mapa č. 2; obrázek č. 6), kde se vyskytují pouze tyto dva rybí predátoři (Šandera, 2015). Odchyt byl proveden dne 30. 5. 2017 okolo druhé hodiny odpolední.

Pulci se vyvíjeli ve dvou akváriích o rozměrech 80 x 40 x 40 cm (d x š x v) v laboratorní místnosti. Ryby byly rozděleny podle druhu a chovány ve 3 akváriích stejných rozměrů s filtrací. Pulci byli krmeni ad libitum vložkovým krmivem pro ryby a listy smetánky lékařské (*Taraxacum officinale*) nebo kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*). Takto byli chováni do začátku pokusu, který mohl započít při dosažení stádia ontogeneze číslo 27 a pro druhý pokus stádia 36 (Gosner, 1960). Ryby byly krmeny 2x denně (ráno v 10:30 a odpoledne v 17:30) vložkovým krmivem a nitěnkami. Jejich průměrná velikost byla 4 cm. Světelný režim v místnosti byl zajištěn umělým osvětlením s 12-ti hodinovým režimem. Teploty v místnosti se pohybovaly od 22-28°C.

3.2 Uspořádání pokusu

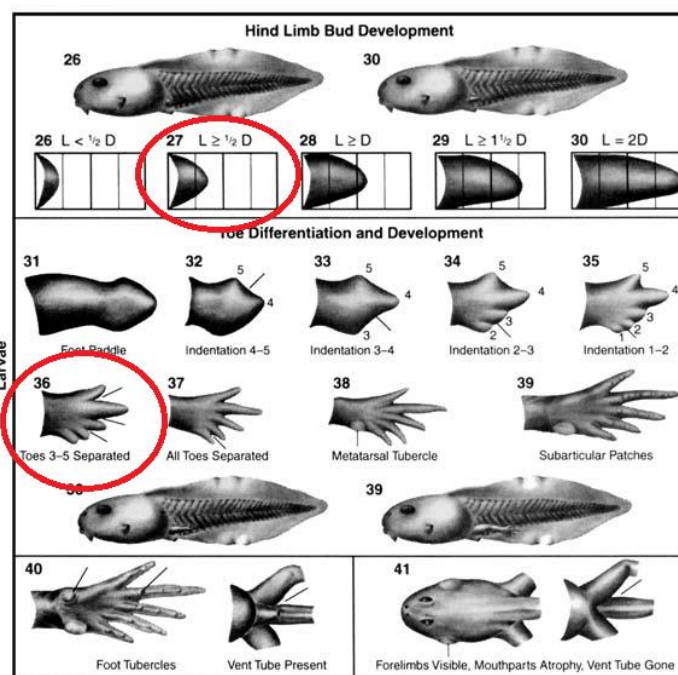
V pokusu bylo použito 60 akvárií o rozměrech 30 x 20 x 20 cm (d x š x v). V polovině akvárií byly vytvořeny úkryty z umělé síťoviny černé barvy a umělých rostlin, které byly pomocí kamínků upevněny na dno akvárií. Tyto úkryty zabíraly 1/3 akvária. Následně byla akvária rozdělena do šesti skupin po deseti (označení 1-60). Do každého akvária byl vložen vždy jeden pulec a podle kategorie byl: (1) s úkrytem a střevličkou, (2) bez úkrytu a se střevličkou, (3) s úkrytem a koljuškou, (4) bez úkrytu a s koljuškou nebo se nacházel v kontrole (5) s úkrytem

nebo (6) bez úkrytu. Během pokusu, jehož délka činila deset dní, byli pulci i ryby krmeni 2x denně. Na obrázku č. 3 je znázorněna část akvárií s úkryty.



Obrázek č. 3: Akvária připravená pro pokus, s umělými úkryty (vlastní zdroj).

Všechna akvária byla naplněna vodou do výšky 15 cm. Pokus probíhal nejprve s pulci stádia 27, poté s pulci stádia 36. Měření probíhalo po dobu 10 dní vždy 4x denně, a to každé ráno v 10:00 a 10:30 hodin a odpoledne v 17:00 a 17:30. První pokus pro měření stádia 27 probíhal ve dnech od 9. 6. do 18. 6. 2017, opakování potom ve dnech od 19. 6. do 28. 6. 2017. Druhý pokus pro stádium 36 probíhal ve dnech od 20.8. do 29. 8. 2017 a opakování od 2. 9. do 11. 9. 2017. Do opakování nebyl z důvodu úhynů koljušek zahrnut pokus (3) pulec s úkrytem a koljuškou a (4) pulec bez úkrytu a s koljuškou. Stádia pulců byla zjišťována pod binolupou a znázorňuje je obrázek č. 4. Žádný pulec nebyl použit v experimentu vícekrát.



Obrázek č. 4: Znázornění stádií vývoje - stádium 27 - pulec "bez nohou" a stádium 36 - pulec "s nohama" (Wells, 2010).

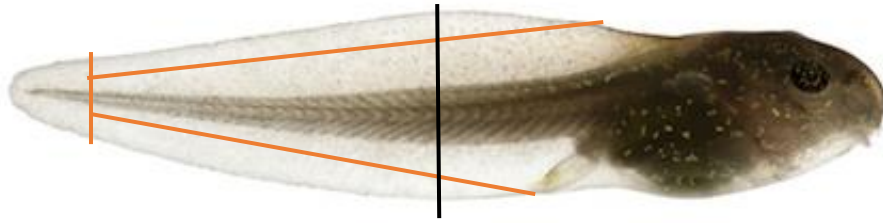
U jednotlivých akvárií byla zaznamenávána následující data: (1) číslo sledovaného jedince, (2) průměrná teplota vody v akváriích, (3) typ poškození, ke kterému došlo vlivem ryby, (4) který den došlo k poškození. Při úhynu jedince byl zaznamenán (5) výsledek poškození (přežil/nepřežil). Typ poškození pulce rybou znázorňuje tabulka č. 1 a obrázek č. 5, s vyznačeným poškozením.

V druhé části pokusu byla zaznamenávána aktivita pulce, a to: (1) číslo sledovaného jedince, (2) den (1-10), (3) čas pozorování (4x denně) a (4) pozice (schovaný/neschovaný/popř. nepřežil).

V experimentu zaměřeném na aktivitu pulců bylo celkem zaznamenáno 800 pozorování pro každou kategorii: (1) pulec se střevličkou, (2) s koljuškou a (3) pulec v kontrole. Vlivem úhynu poškozených pulců, v kategoriích (1) a (2), ale docházelo k poklesu možných pozorování (ukrytý/neukrytý).

Tabulka 1: Typ poškození pulce rybou, jeho číselné označení a stručná charakteristika.

Typ poškození	Označení poškození	Charakteristika poškození
Bez poškození	0	U pulce nedošlo v průběhu pokusu k žádnému poškození.
Lehké poškození ocasu	1	U pulce došlo k lehkému poškození ocasu, které stále umožňuje přirozené plavání. Mezi tato poškození se řadí: (1) ukousnutí špičky ocasu (cca 1-2 mm délky), (příloha obrázek č. 7), dále (2) ukousnutí horní části ocasního lemu nebo (3) ukousnutí dolní části ocasního lemu. Je možná kombinace těchto postižení, avšak při ukousnutí obou částí lemu je třeba brát zřetel na znemožněné plavání a v tomto případě je třeba pulce z pokusu odebrat.
½ ocasu	2	Při tomto poškození dochází ke znemožnění plavání až k úhynu jedince. V případě znemožnění plavání nemohou být dále využívány antipredační strategie. Jedinci s ukousnutou ½ ocasu (cca 5 mm délky ocasu) byli z pokusu odebíráni.
Úhyn	3	Při tomto poškození byl pulec zabit a případně sežrán. Do kategorie úhyn se dále mohou řadit i jedinci, kteří prodělali jiná výše zvyšená poškození a na jejich následky posléze uhynuli.



Obrázek č. 5: Grafické znázornění poškození pulce, lehké poškození ocasu (červeně), ½ ocasu (černě).

Uhynulí pulci byli odebráni z nádrže a ryba byla do konce pokusu držena v akváriu a nadále krmena. Pulci s ½ ocasu byli odděleně uloženi do označených sklenic a dále byla sledována regenerace jejich poškození. U některých jedinců došlo dokonce k úplnému zhojení a metamorfóze. Pulci s ostatním poškozením byli nadále sledováni. Pokusy probíhaly po schválení projektu pokusů (IČ 60077344). Metamorfovaní jedinci byli po ukončení pokusů vypouštěni zpět na lokalitě.

3.3 Použitá statistika

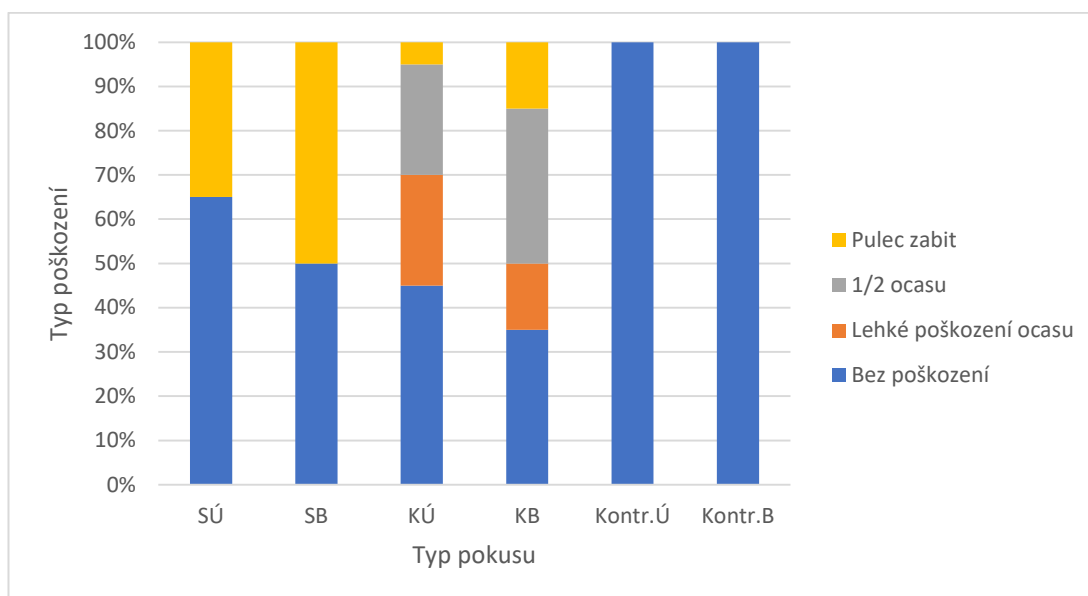
Získaná data byla zpracována metodou zobecněných lineárních modelů a chí-kvadrátu pomocí programu STATISTICA.

4 VÝSLEDKY

4.1 Poškození pulců predátorem

Ze získaných údajů je patrné, že poškození pulců se liší v závislosti na druhu ryby, se kterou byli v pokusu umístěni, toto platí pro stádium vývoje 27 (LR chí-kvadr. = 89, 1832, df = 3, $p < 0,001$). V případě porovnání skupin střevlička vs. kontrola, byl prokázán viditelný rozdíl mezi těmito skupinami, kdy ze strany střevliček docházelo k výraznému poškození a v kontrole bylo poškození nulové.

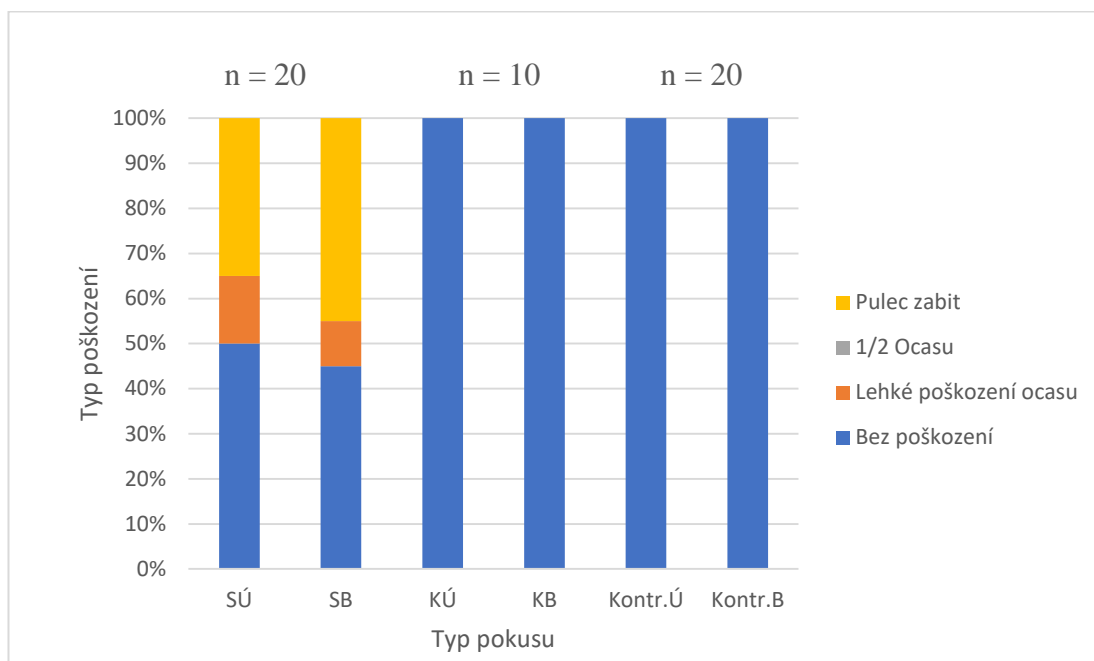
Pro pulce mladšího ontogenetického stádia (stádium 27) bylo jako nejčastější poškození, v závislosti na druhu ryby, zastoupeno: (1) u střevliček byl pulec zabit ve 42,5 %, kdy u střevliček dochází jen ke dvěma možným stavům, a to buď pulec přežil celý pokus bez poškození nebo byl zabit, kdežto (2) u koljušek, byly pozorovány všechny typy poškození, kde převažovala ukousnutá polovina ocasu v celých 30 % případů, potom následovalo lehké poškození ocasu ve 20 % případů a pouze 4 jedinci, tedy 10 % pulců, bylo koljuškou zabito. U kontrolní skupiny (3) nedošlo ve 100 % případů k žádnému poškození (graf č. 1).



Graf č. 1: Poškození pulců [%] ve vývojové fázi 27 v závislosti na druhu predátora; N = 20 pro každou pokusnou skupinu.

Z analýz je dále patrné, že i pro stádium 36 se mezi sebou liší typy poškození v přítomnosti různých druhů ryb (LR chí-kvadr. = 166, 3553, df = 2, $p < 0,001$). U tohoto stádia lze graficky znázornit nejčastější typ poškození u střevliček

(graf č. 2), kdy nejvyšší podíl opět činilo zabití pulce, a to ve 40 % případů. Na rozdíl od stádia 27 zde došlo navíc k lehkému poškození ocasu, a to v 5 případech, což činí z celkových 40 sledovaných individuí 12,5 %. Posledních 10 koljušek použitých v první fázi pokusu se stádiem 36, nezpůsobilo pulci žádné poškození ve 100 % případů. Kontrolní skupina také opět vyšla ve 100 % případech bez poškození (graf č. 2).

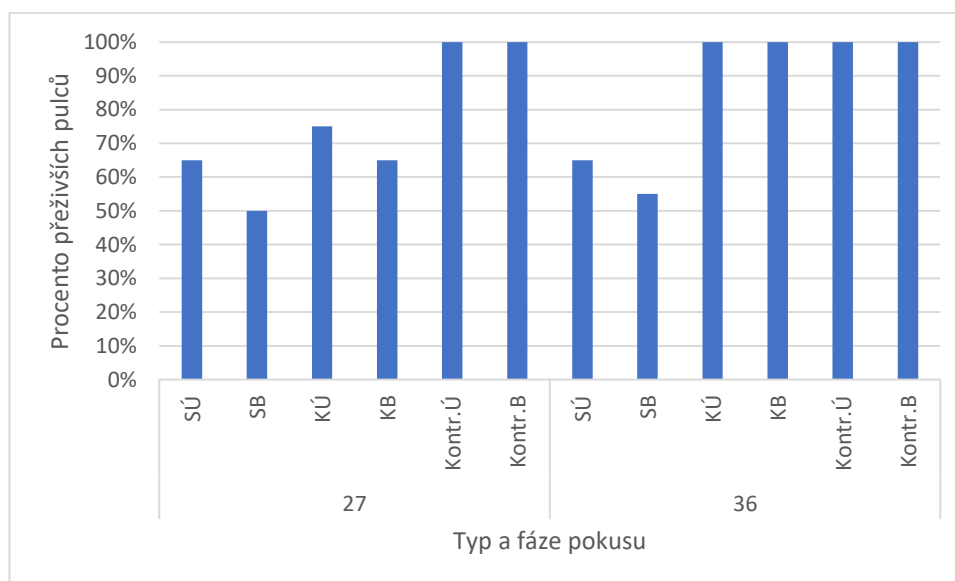


Graf č. 2: Poškození pulců [%] ve vývojové fázi 36 v závislosti na druhu predátora.

4.2 Celková mortalita

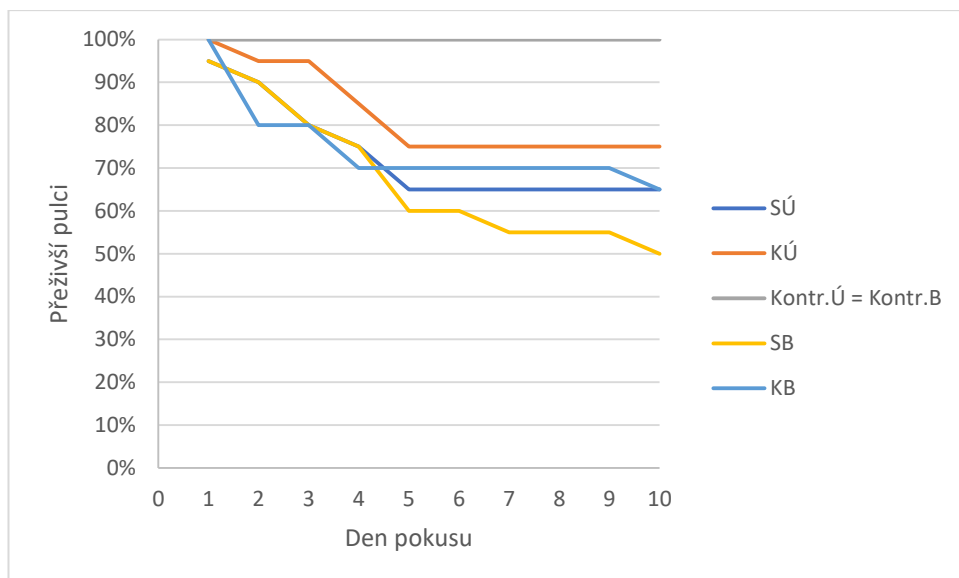
Z celkového počtu 20 pulců (u vývojového stádia 36 s koljuškou se jedná pouze o 10 jedinců) na typ pokusu a stádium pulce, jich nejvíce přežilo z kontrolních skupin, kdy nedošlo k žádnému úhynu a přežilo 100 % použitých jedinců. Pro stádium vývoje 27 přežilo nejvíce jedinců z pokusu s koljuškou a úkrytem, což bylo 75 % jedinců. Dále pak přežilo 65 % jedinců v pokusu se střevličkou a úkrytem. V pokusech bez úkrytu to bylo pro oba druhy ryb vždy nižší číslo přeživších, a to 10 jedinců z pokusu se střevličkou, tedy 50 % a 13 jedinců z pokusu s koljuškou, což činí 65 %. Pulci v tomto pokusu nehynuli jen z důvodu přímého zabití koljuškou, ale také na následky dalších typů poškození. Ve vyšším z obou stádií vývoje byla početnost přeživších pulců srovnatelná se stádiem 27 pouze u pokusu se střevličkou. Zde přežilo 65 % jedinců v pokusu s úkrytem a 55 % v pokusu bez úkrytu. Pulci s koljuškou zde přežili všichni, tj. 10 jedinců (100 %)

z každého, opakování bohužel nemohlo být provedeno. Procento přeživších pulců se ale mezi oběma druhy statisticky neliší ani ve fázi 27 (chi-square = 0,22; df = 1; p = 0,63), ani ve fázi 36 (chi-square = 0,52; df = 1; p = 0,47), (graf č. 3).



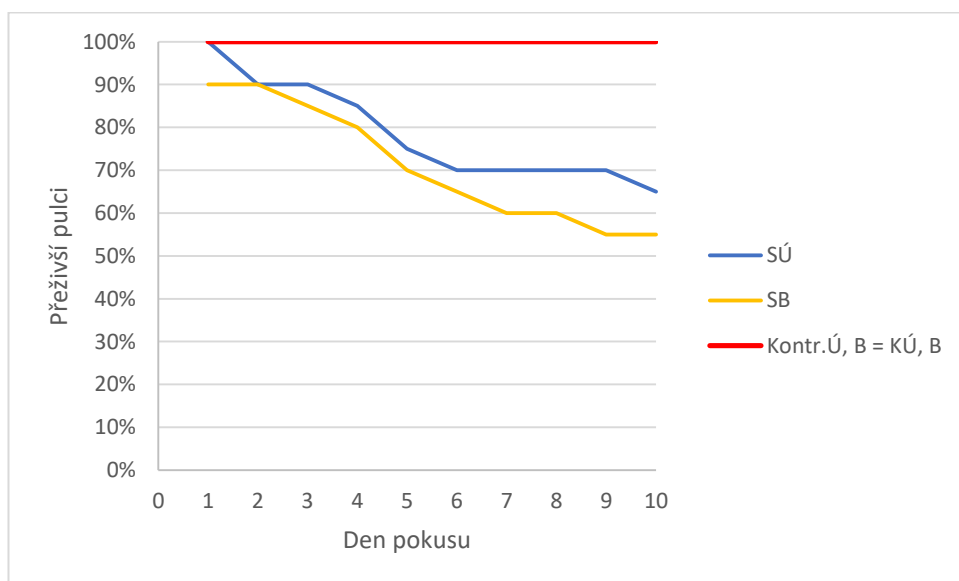
Graf č. 3: Procento přeživších pulců pro ontogenetická stádia vývoje 27 a 36 v závislosti na typu pokusu.

Celková mortalita byla sledována ve vztahu k době úhynu. U pokusů s úkrytem docházelo k úhynům u střevliček nejvíce od 1. do 5. dne, kdy uhynulo 30 % pulců. Ke konci pokusu to bylo už jen 5 % uhynulých pulců a zbylo tedy 65 % přeživších. U pulců s koljuškami došlo k úhynu 5 pulců, což činí 25 % uhynulých jedinců v průběhu prvních 5 dní. Poté došlo k ustálení a zbylých 5 dní pokusu přežilo všech 75 % jedinců. Je zřetelné, že nejvíce hynuli pulci v pokusu se střevličkou bez úkrytu, a to od 1 do 3 uhynulých pulců denně v průběhu celého pokusu, kdy na konci pokusu zbylo už jen 50 % pulců přeživších. Co se pokusu s koljuškami a bez úkrytu týče, během pokusu uhynulo nejvíce pulců v první polovině pokusu, a to 30 % jedinců, zbylých 5 % uhynulo až v posledním, 10. dni pokusu, což činí 65 % jedinců přeživších (graf č. 4).



Graf č. 4: Procento přeživších pulců pro stádium vývoje 27 v závislosti na dni pokusu.

V pokusu se stádiem vývoje 36 hynuli už jen pulci v pokusech se střevličkou. V tomto stádiu byla u obou pokusů (1) s úkrytem a (2) bez úkrytu mortalita podobná v průběhu celých 10 dní. Pulci se střevličkou a úkrytem měli o 10 % nižší mortalitu (65 % přeživších) než pulci bez úkrytu (55 % přeživších). Graf č. 5.



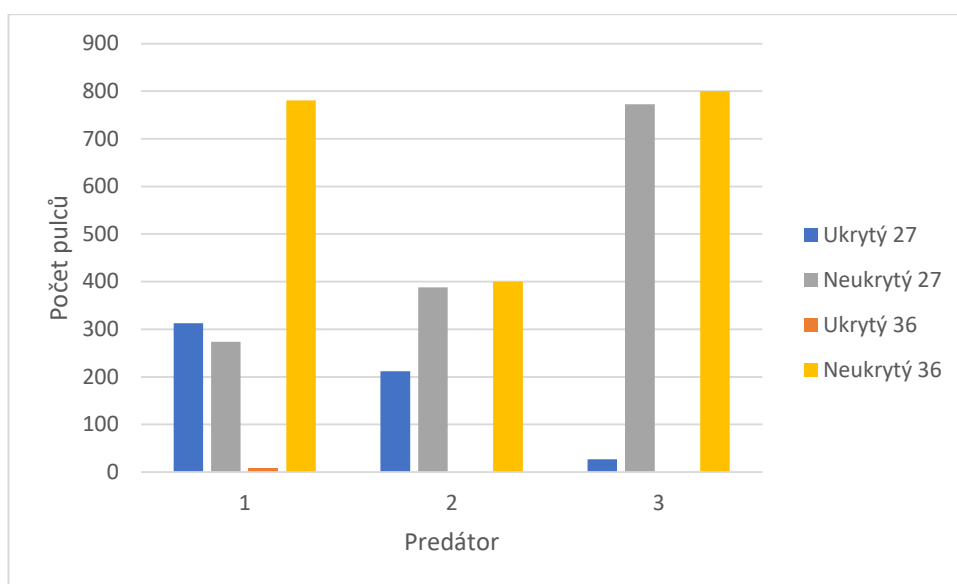
Graf č. 5: Procento přeživších pulců pro stádium vývoje 36 v závislosti na dni pokusu.

4.3 Aktivita pulců v přítomnosti predátora

Mezi skupinami pozorovaných jedinců byl zaznamenán signifikantní rozdíl mezi druhem ryby a schováváním se pulce (LR chí-kvadr. = 429,354, df = 2, $p < 0,001$). Je patrné, že pulci se nejvíce ukrývali před střevličkami, a to v 313

případech z celkových 587 pozorování. O něco méně se pulci schovávali také před koljuškami, které jsou výrazně méně aktivními predátory. Zde to bylo jen 212 ukrytých jedinců z 600 pozorování. V kontrolní skupině pulců, kde nehrozila přítomnost predátora, k ukryvání docházelo jen minimálně, a to v počtu pouhých 27 ukrytí, z celkových 800 případů, u pulců ve vývojové fázi 27 (graf č. 6). U pulců ve vývojové fázi 36 se pak pulci v kontrole vůbec neukrývali a stejně tak ani pulci, kteří byli v pokusu s koljuškami. V této fázi se ukrývali pouze pulci ve skupině se střevlíčkami, i to bylo v minimálním množství, 7 ukrytých z celkových 788 pozorování (graf č. 6). Tento rozdíl ve využití strategie schovávání mezi pulci, kteří byli v nižší vývojové fázi (27) a ve fázi vyšší (36), se ukázal jako statisticky průkazný (LR chí-kvadr. = 889,106, df = 1, $p < 0,001$).

Bohužel z důvodu úhynu většiny koljušek v poslední fázi pokusu, nebylo možné statisticky ověřit, zda má vztah mezi druhem ryby, fází a možností úkrytu další společný vliv na ukryvání pulců.



Graf č. 6: Ukrývání pulců ve vývojové fázi 27 a 36 v závislosti na druhu predátora: (1) střevlička, (2) koljuška, (3) kontrola bez predátora. Počet pulců v grafu č. 6 znázorňuje všechny jedince pozorované (ukrytý/neukrytý) v intervalu měření 4x denně v průběhu 20 dní, pro každé jednotlivé stádium ontogeneze.

5 DISKUZE

5.1 Poškození pulců

Poškození pulců se lišilo v závislosti na ontogenetickém stádiu vývoje pulců a na druhu ryby. Pulci mladšího stádia (27) byli celkově více poškozováni. Jak střevlička východní (*Pseudorasbora parva*), tak koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*) měly na pulce rozdílný vliv. V experimentech mladšího ontogenetického stádia s koljuškou docházelo k lehčím až středně těžkým poškozením ocasu pulců, kdežto v experimentech se střevličkou docházelo častěji k poškození smrtelným. Tyto rozdíly, popsané u obou druhů ryb, by se daly vysvětlit tím, že střevlička je aktivnějším predátorem, který si troufne napadnout i jiné druhy ryb (Lusk a kol., 2010).

U staršího z ontogenetických stádií (36) bylo předpokládáno, že budou drobné ryby způsobovat deformace končetin jedinců pulců, k tomu však ani u jednoho z případů nedošlo. Rozbořem vody z lokality, odkud zkoumaní jedinci pocházeli bylo vyvráceno i tvrzení, že by tyto deformace, zde se četně vyskytující, mohly být způsobeny pesticidy (Šandera, 2015), jak tomu nasvědčuje řada prací (Bover a Grue, 1995; Peltzer a kol., 2008; Helgen, 2012). Dá se tedy předpokládat, že jsou tyto deformace způsobovány hmyzem, převážně dravými najádami vážek, které mohou vyvíjející se končetiny vážně poranit nebo zcela amputovat (Ballangee a Sessions, 2009). V budoucnu by bylo vhodné provést studii, která by tento předpoklad potvrdila nebo vyvrátila.

U tohoto stádia dále docházelo, oproti stádiu nižšímu, k okusování ocasních lemů pulců střevličkami. Dobře se zde tedy osvědčuje antipredační strategie: čím větší pulec, tím menší ohrožení rybou (Wells, 2010). Predátoři si totiž na větší pulce už tolik netroufnou, a proto dochází jen k okusování, a ne k pouhému usmrcení a následnému pozření, jako tomu bylo u stádia nižšího. Toto neplatí jen u pulců skokanů skřehotavých, ale tímto jevem se zabývali například i Travis a kol. (1985), kteří testovali pulce skokanů druhu *Rana areolata* a jejich růstovou rychlost v závislosti na velikosti predátora, kterým zde byla vážka druhu *Tamea lacerata*. Potvrdili, že míra predace se snížila s růstem pulců. Dochází zde tedy ke změnám, které jsou u antipredačních strategií larev obojživelníků běžné, a to jmenovitě ke změně morfologie a růstu (Relyea, 2001). Zároveň je ale možné, že s rybami mohou

mít problémy metamorfující pulci, u nichž je v důsledku metamorfických změn snižena pohyblivost (Arnold a Wassersug, 1978).

Ryby celkově mohou na pulce vyvinout silný predanční tlak, a to zejména pak druhy nepůvodní, které se v lokalitě nekontrolovatelně rozmnožují a šíří. Příkladem je studie Morgana a Buttemera (1996), kteří studovali negativní dopad nepůvodní ryby druhu *Gambusia holbrooki* na pulcích rosnic druhu *Litoria aurea* a *Litoria dentata*. Dokázali, že tato nepůvodní ryba má negativní vliv na hustotu populace těchto žab (Morgan a Buttemer, 1996). Tato skutečnost se netýká jen nepůvodních druhů ryb, ale i ostatních nepůvodních predátorů, kterými jsou například raci (Chandler a kol., 2016; Nunes a kol., 2013). Negativní vliv nepůvodních druhů drobných ryb na obojživelníky, na lokalitě, bychom si mohli vysvětlit tak, že zde dochází k soutěži o potravní zdroje. V tůni se vyskytuje velké množství těchto dvou nepůvodních druhů, a na rozdíl od ryb větších druhů, nemohou vyhrát konkurenční boj o zdroje potravy s dospělými obojživelníky, které ani nemohou predovat. Proto se tyto ryby často zaměřují na predaci vajec a pulců skokanů, což zmiňují i Hartel a kol. (2007) ve své studii. V podobných studiích testujících vliv poškození ocasů pulců na ovlivnění jejich schopností úniku před predátorem, bylo dále dokázáno, že i tato lehčí poškození ocasních lemů mají velký vliv na denzitu populace skokanů na lokalitě výskytu (Semlitsch, 1990; Gregoire a Gunzburger, 2008; Wells, 2010). Je známo, že u pulců různých stádií ontogenetického vývoje dochází dobře k regeneracím ocasu, tudíž při vhodném zvolení antipredančních strategií by měli pulci vysokou šanci na přežití a metamorfózu i po setkání se s koljuškou nebo u větších pulců i se střevličkou. Experiment Chena a kol. (2006) dokazuje, že pulci dokáží ocas zregenerovat do 12 až 14 dnů od amputace jeho poloviny.

5.2 Ukrývání pulců

Pulci se častěji, než strategií změny morfologie brání změnami chování. Teplitsky (2003) tvrdí, že pulci, kteří se ukrývají, šetří energii, kterou by jinak museli vynaložit do jiných antipredančních strategií. Tak tomu bylo i v této práci, kdy pulci, kterým byla poskytnuta možnost úkrytu, ji využili (příloha obrázků č. 8 a 9).

Co se Teplitského (2003) experimentu týče, od mého se lišil tím, že do každé nádrže byla umístěna skupina 6 pulců různých druhů žab ve stádiu vývoje 38. Ryby byly umístěny v oddělených klíčcích, kdy je pulci mohli vnímat vizuálně a

chemicky, díky proudu vody, ale nedocházelo k přímému kontaktu predátora a kořisti, jako v mém experimentu. Při každém sledování, které probíhalo vždy každé dva dny po dobu 30 minut Teplitsky (2003) zaznamenával: (1) kumulaci pulců v úkrytu za 30 minut a (2) míru aktivity mimo útočiště (počet plavajících pulců/počet pulců mimo úkryt). Ze šesti druhů pulců, které využil, vyšla průkazně strategie užívání úkrytů, jen pro jeden druh, a to pro *Rana dalmatina*. Teplitsky (2003) to vysvětluje tak, že *Rana dalmatina* se řadí mezi druhy, které žijí běžně v přímém kontaktu s rybami, a proto jim přijde zbytečné vynakládat energii na změnu rychlosti růstu a urychlení vývoje, ale raději ji šetří v úkrytu mimo nebezpečí. Bohužel zde nebyl sledován rozdíl mezi druhem ryby a ukrýváním pulců, ale pouze vliv přítomnosti těchto predátorů, společně, na ukrývání různých druhů žab.

Ve své práci jsem ale zjistila, že existuje signifikantní rozdíl mezi druhem ryby a schováváním pulce. Stejně tomu bylo i u porovnání ontogenetických stádií pulců, kdy mladší pulci se schovávali častěji než pulci starší. Pulci využívali úkrytů více u pokusu se střevlíčkami, protože jak již bylo zmíněno výše, se jedná o velice aktivního predátora. V pokusu se starším ontogenetickým stádiem můžeme opět zmínit, že skoro k žádnému schovávání nedocházelo z důvodů nižšího zájmu predátora o větší kořist. Stejně je tomu například i u pulců dalšího druhu naší žáby, a to skokana hnědého (*Rana temporaria*), jehož pulci se nejvíce ukrývají v nízkých ontogenetických stádiích vývoje a jejich aktivita je celkově omezena. S rostoucí velikostí se pulci, podle Van Buskirka (2001) méně schovávali a stávali se aktivnějšími. Menší pulci se v porovnání s většími schovávali před všemi predátory o 70 % častěji (Van Buskirk, 2001).

V této práci bylo využíváno umělých úkrytů (viz. metodika), které se ale dobře osvědčily i v porovnání s pracemi, které sledovaly úkryty přirozené (Hartel a kol., 2007). Opět bych zde měla zmínit studii Hartela a kol. (2007), kteří se zabývali pokryvností rybníků vodními rostlinami a prokázali, že vyšší pokryvnost rostlin vytváří mnoho mikrohabitatů, jakožto útočišť pro pulce, kteří se ukrývají před dravými rybami. Byla zde zjištěna vyšší rozmanitost obojživelníků, v nádržích s rostlinami. Počet ukrývajících se, ale nebyl sledován. V této studii byla také využita nepůvodní ryba střevlička východní (*Pseudorasbora parva*). Tento druh je v experimentech využíván hlavně pro svou drobnou velikost a dravost (Hartel a kol., 2007; Teplitsky, 2003). V další studii, Babbitt a Tanner (1997) použili kulaté nádrže

vytvořené na okraji rybníka. Tyto nádrže byly o průměru 1, 14 m a s pokryvností rostlin 500 g nebo 1000 g. Co se úkrytů týče, dokázali, že pulci přežívají 2x více v nádržích, kde bylo použito vyšší množství rostlin, opět ale nedošlo ke sledování počtu ukrývajících se jedinců (Babbitt a Tanner, 1997).

6 ZÁVĚR

Cílem práce bylo zjištění vlivu nepůvodních ryb na naše skokany skřehotavé v průběhu jejich ontogenetického vývoje, s důrazem na jejich poškozování. Jmenovitě se jedná o vztah mezi larvami skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) a invazními druhy ryb, střevličkou východní (*Pseudorasbora parva*) a koljuškou tříostnou (*Gasterosteus aculeatus*). V experimentální části bylo zkoumáno poškození pulců vlivem těchto nepůvodních ryb a strategie pulců v obraně proti nim. Tak bylo možné popsat antipredační chování jedinců pulců ve dvou fázích jejich vývoje (27 a 36).

Bylo zjištěno, že:

- Pulci stádia 27 jsou nejvíce napadáni střevličkami s poškozením vedoucím k úhynu, a to v celých 35 % u pulců s úkrytem a v 50 % u pulců bez úkrytu, což vede k dalšímu závěru, který nasvědčuje tomu, že pulci s úkrytem mají při jeho využití vyšší šance na přežití.
- Pulci stádia 27 s koljuškami podléhají několika typům poškození, nejvíce se jedná o ukousnutí poloviny ocasu, v 35 % u pulců bez úkrytu a ve 25 % případů u pulců s úkrytem. Dále dochází ve 25 % případů k lehkým poškozením ocasu u pulců s úkrytem a u pulců bez úkrytu jen v 15 %. Nejméně pulců je koljuškou zabito. Dá se o ní tedy hovořit jako o menší hrozbě v porovnání se střevličkou, která pulce likviduje.
- Pulci stádia 36 jsou napadáni pouze střevličkami, i když nebylo možné provést opakování s koljuškou, u které se ale z výsledků první části pokusu dá předpokládat, že tyto ryby už tak velké pulce smrtelně nenapadají. U střevliček s úkrytem docházelo k 35 % zabití a dokonce v 15 % případů došlo i k lehčímu poškození ocasu. Z tohoto lze usoudit, že větší pulce už špatně loví, a tak dochází místo k pouhému zabití a pozření střevličkou i k dalšímu poškození, kterým je lehké poškození ocasního lemu. U pokusu bez úkrytu došlo také k poškození ocasních lemů, a to v pouhých 10 %, ale úhyn a následné sežrání bylo stále ve vysokých hodnotách 45 % jedinců.

Tyto výsledky nasvědčují tomu, že s nepůvodními druhy do naší fauny přicházejí další nebezpeční predátoři, kteří neohrožují jen savce, ale jak je v tomto případě

patrné, dochází i k ohrožování našich obojživelníků ze strany nepůvodních drobných ryb.

7 SEZNAM LITERATURY

- Alford, R. A. (1986). Effects of parentage on competitive ability and vulnerability to predation in *Hyla chrysoscelis* tadpoles. *Oecologia*, 68(2), 199-204.
- Anderson, A. L., & Brown, W. D. (2009). Plasticity of hatching in green frogs (*Rana clamitans*) to both egg and tadpole predators. *Herpetologica*, 65(2), 207-213.
- Arnold, S. J., & Wassersug, R. J. (1978). Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes (*Thamnophis*): social behavior as a possible defense. *Ecology*, 59(5), 1014-1022.)
- Azevedo-Ramos, C., Van Sluys, M., Hero, J. M., & Magnusson, W. E. (1992). Influence of tadpole movement on predation by odonate naiads. *Journal of Herpetology*, 26(3), 335-338.
- Babbitt, K. J., & Tanner, G. W. (1997). Effects of cover and predator identity on predation of *Hyla squirella* tadpoles. *Journal of Herpetology*, 31(1), 128-130.
- Boyer, R., & Grue, C. E. (1995). The need for water quality criteria for frogs. *Environmental Health Perspectives*, 103(4), 352.
- Brown, R. M., & Taylor, D. H. (1995). Compensatory escape mode trade-offs between swimming performance and maneuvering behavior through larval ontogeny of the wood frog, *Rana sylvatica*. *Copeia*, 1-7.
- Burton, T. M., & Likens, G. E. (1975). Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Copeia*, 541-546.
- Buskirk, J. V. (2002). Phenotypic lability and the evolution of predator-induced plasticity in tadpoles. *Evolution*, 56(2), 361-370.
- Crossland, M. R., & Alford, R. A. (1998). Evaluation of the toxicity of eggs, hatchlings and tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) to native Australian aquatic predators. *Austral Ecology*, 23(2), 129-137.
- Crump, M. L. (1986). Cannibalism by younger tadpoles: another hazard of metamorphosis. *Copeia*, 1986(4), 1007-1009.

- Crump, M. L. (2015). Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *Journal of Herpetology*, 49(1), 1-16.
- DeVito, J. (2003). Metamorphic synchrony and aggregation as antipredator responses in American toads. *Oikos*, 103(1), 75-80.
- Fernandez, P. J., & Bagnara, J. T. (1991). Effect of background color and low temperature on skin color and circulating α -MSH in two species of leopard frog. *General and Comparative Endocrinology*, 83(1), 132-141.
- Fraker, M. E., et al. (2009). Characterization of an alarm pheromone secreted by amphibian tadpoles that induces behavioral inhibition and suppression of the neuroendocrine stress axis. *Hormones and behavior*, 55(4), 520-529.
- Gamradt, S. C., & Kats, L. B. (1996). Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology*, 10(4), 1155-1162.
- Gregoire, D. R., & Gunzburger, M. S. (2008). Effects of predatory fish on survival and behavior of larval gopher frogs (*Rana capito*) and southern leopard frogs (*Rana sphenocephala*). *Journal of Herpetology*, 42(1), 97-103.
- Grubb, J. C. (1972). Differential predation by *Gambusia affinis* on the eggs of seven species of anuran amphibians. *American Midland Naturalist*, 102-108.
- Hanifin, C. T., & Brodie, E. D. (2003). Tetrodotoxin levels in eggs of the rough-skin newt, *Taricha granulosa*, are correlated with female toxicity. *Journal of chemical ecology*, 29(8), 1729-1739.
- Helgen, J. C. (2012). Peril in the Ponds: Deformed Frogs, Politics, and a Biologist's Quest. *Univ of Massachusetts Press*.
- Hews, D. K., & Blaustein, A. R. (1985). An investigation of the alarm response in *Bufo boreas* and *Rana cascadae* tadpoles. *Behavioral and Neural Biology*, 43(1), 47-57.
- Huey, R. B. (1980). Sprint velocity of tadpoles (*Bufo boreas*) through metamorphosis. *Copeia*, 1980(3), 537-540.

- Chandler, H. C., Gorman, T. A., & Haas, C. A. (2016). The Effects of crayfish predation and vegetation cover on tadpole growth, survival, and nonlethal injury.
- Chen, Y., Lin, G., & Slack, J. M. (2006). Control of muscle regeneration in the *Xenopus* tadpole tail by Pax7. *Development*, 133(12), 2303-2313.
- Chivers, D. P., Kiesecker, J. M., Marco, A., Wildy, E. L., & Blaustein, A. R. (1999). Shifts in life history as a response to predation in western toads (*Bufo boreas*). *Journal of Chemical Ecology*, 25(11), 2455-2463.
- Chovanec, A. (1992). The influence of tadpole swimming behaviour on predation by dragonfly nymphs. *Amphibia-Reptilia*, 13(4), 341-349.
- Kats, L. B., Petranka, J. W., & Sih, A. (1988). Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecology*, 69(6), 1865-1870.
- Kiesecker, J. M., & Blaustein, A. R. (1997). Population differences in responses of red-legged frog (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*, 78(6), 1752-1760.
- Kraft, P. G., Wilson, R. S., & Franklin, C. E. (2005). Predator-mediated phenotypic plasticity in tadpoles of the striped marsh frog, *Limnodynastes peronii*. *Austral Ecology*, 30(5), 558-563.
- Kuřátko, J., & Rejl, J. (1998). Střevlička východní (*Pseudorasbora parva* Schlegel, 1842) v Pardubicích. *Vč. sb. přír.-Práce a studie*, 6, 163.
- Kuzmin, S. L. (1995). The problem of food competition in amphibians. *Herpetological Journal*, 5, 252-252.
- Licht, L. E. (2003). Shedding light on ultraviolet radiation and amphibian embryos. *BioScience*, 53(6), 551-561.
- Lusk, S., Lusková, V., & Hanel, L. (2010). Alien fish species in the Czech Republic and their impact on the native fish fauna. *Folia Zoologica*, 59(1), 57-72.
- Marquis, O., Saglio, P., & Neveu, A. (2004). Effects of predators and conspecific chemical cues on the swimming activity of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* tadpoles. *Archiv für Hydrobiologie*, 160(2), 153-170.

- McCollum, S. A., & Leimberger, J. D. (1997). Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia*, *109*(4), 615-621.
- McDiarmid, R. W., & Altig, R. (2009). Morphology of amphibian larvae. *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*, 39.
- Moore, M. K., & Townsend Jr, V. R. (1998). The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in an aquatic predator-prey system. *Oikos*, 329-336.
- Morgan, L. A., & Buttemer, W. A. (1996). Predation by the non-native fish *Gambusia holbrooki* on small *Litoria aurea* and *L. dentata* tadpoles. *Australian Zoologist*, *30*(2), 143-149.
- Nunes, A. L., Richter-Boix, A., Laurila, A., & Rebelo, R. (2013). Do anuran larvae respond behaviourally to chemical cues from an invasive crayfish predator? A community-wide study. *Oecologia*, *171*(1), 115-127.
- Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C., Sánchez-Hernandez, J. C., Cabagna, M. C., Attademo, A. M., & Bassó, A. (2008). Effects of agricultural pond eutrophication on survival and health status of *Scinax nasicus* tadpoles. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *70*(1), 185-197.
- Poláková, S., Musil, J., Sádlo, J., & Svobodová J. (2016). Metodiky mapování a monitoringu invazních (vybraných nepůvodních) druhů. *AOPK ČR & Botanický ústav AV ČR, Praha, Průhonice*.
- Porter, K. R. (1972). *Herpetology*. Saunders Limited.
- Pough, F. H. (1983). Amphibians and reptiles as low-energy systems. *Behavioral energetics: the cost of survival in vertebrates*, 141-188.
- Relyea, R. A. (2001). Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology*, *82*(2), 523-540.
- Relyea, R. A. (2007). Getting out alive: how predators affect the decision to metamorphose. *Oecologia*, *152*(3), 389-400.

- Resetarits, W. J., & Wilbur, H. M. (1989). Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis*: role of predators and competitors. *Ecology*, 70(1), 220-228.
- Resetarits Jr, W. J. (1996). Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist*, 36(2), 205-215.
- Rudolf, V. H., & Rödel, M. O. (2005). Oviposition site selection in a complex and variable environment: the role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia*, 142(2), 316-325.
- Schoeppner, N. M., & Relyea, R. A. (2005). Damage, digestion, and defence: the roles of alarm cues and kairomones for inducing prey defences. *Ecology letters*, 8(5), 505-512.
- Schoeppner, N. M., & Relyea, R. A. (2009). Phenotypic plasticity in response to fine-grained environmental variation in predation. *Functional Ecology*, 23(3), 587-594.
- Semlitsch, R. D. (1990). Effects of body size, sibship, and tail injury on the susceptibility of tadpoles to dragonfly predation. *Canadian Journal of Zoology*, 68(5), 1027-1030.
- Shine, R. (2010). The ecological impact of invasive cane toads (*Bufo marinus*) in Australia. *The Quarterly Review of Biology*, 85(3), 253-291.
- Symula, R., Schulte, R., & Summers, K. (2003). Molecular systematics and phylogeography of Amazonian poison frogs of the genus *Dendrobates*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 26(3), 452-475.
- Šandera, M. (2015). Zvýšený výskyt skokanů skřehotavých s deformovanými končetinami u Staré Lysé. *Vlastivědný zpravodaj Polabí* 44: 4 - 19.
- Taylor, J. D., Cleevely, R. J., & Morris, N. J. (1983). Predatory gastropods and their activities in the Blackdown Greensand (Albian) of England. *Palaeontology*, 26(3), 521-553.
- Taylor, B. E., & Scott, D. E. (1997). Effects of larval density dependence on population dynamics of *Ambystoma opacum*. *Herpetologica*, 132-145.

- Tejedo, M. (1993). Size-dependent vulnerability and behavioral responses of tadpoles of two anuran species to beetle larvae predators. *Herpetologica*, 287-294.
- Teplitsky, C., Plénet, S., Léna, J. P., Mermet, N., Malet, E., & Joly, P. (2005). Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(1), 180-190.
- Toledo, L. F., & Haddad, C. F. B. (2005). Reproductive biology of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History*, 39(32), 3029-3037.
- Toledo, L. F., Ribeiro, R. S., & Haddad, C. F. (2007). Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology*, 271(2), 170-177.
- Travis, J., Keen, W. H., & Juilianna, J. (1985). The role of relative body size in a predator-prey relationship between dragonfly naiads and larval anurans. *Oikos*, 59-65.
- Van Buskirk, J., McCollum, S. A., & Werner, E. E. (1997). Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution*, 51(6), 1983-1992.
- Van Buskirk, J. (2001). Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(3), 482-489.
- Van Buskirk, J., Anderwald, P., Lüpold, S., Reinhardt, L., & Schuler, H. (2003). The lure effect, tadpole tail shape, and the target of dragonfly strikes. *Journal of Herpetology*, 37(2), 420-424.
- Van Buskirk, J. (2005). Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology*, 86(7), 1936-1947.
- Vonesh, J. R. (2005). Egg predation and predator-induced hatching plasticity in the African reed frog, *Hyperolius spinigularis*. *Oikos*, 110(2), 241-252.
- Walker, M. P. (2014). *Effects of Flood Pulsing and Predation on Larval Anurans* (Doctoral dissertation, Kent State University).

Walters, B. (1975). Studies of interspecific predation within an amphibian community. *Journal of Herpetology*, 267-279.

Warkentin, K. M., Caldwell, M. S., & McDaniel, J. G. (2006). Temporal pattern cues in vibrational risk assessment by embryos of the red-eyed treefrog, *Agalychnis callidryas*. *Journal of Experimental Biology*, 209(8), 1376-1384.

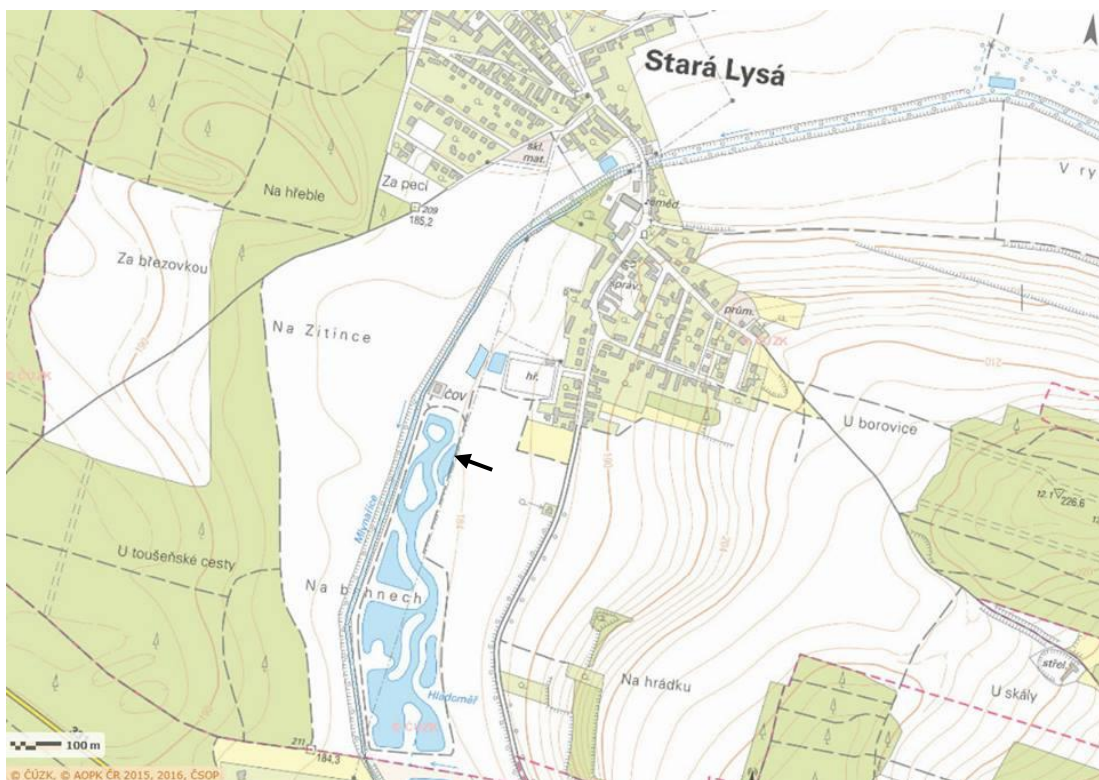
Wells, K. D. (2010). The ecology and behavior of amphibians. *University of Chicago Press*.

Wildy, E. L., Chivers, D. P., & Blaustein, A. R. (1999). Shifts in life-history traits as a response to cannibalism in larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*). *Journal of Chemical Ecology*, 25(10), 2337-2346.

Woodward, B. D. (1983). Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*, 64(6), 1549-1555.

8 PŘÍLOHY

Mapa č. 1: Vyznačená lokalita odchytu pokusných zvířat.



Mapa č. 2: Severovýchodní tůň, tůň s nejčastějším výskytem skokanů skřehotavých na lokalitě.





Obrázek č. 6: Severovýchodní tůň na lokalitě Mokřad a tůň Hladoměř. Tůň s nejvyšším výskytem skokanů skřehotavých na lokalitě a dvou druhů nepůvodních rybích predátorů. Foto: Martin Šandera.



Obrázek č. 7: Pulec ontogenetického stádia vývoje 27 poškozený koljuškou.



Obrázek č. 8 a 9: Pulci využívající úkrytů před predátory.