

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**

**Zemědělská fakulta**

## **HABILITAČNÍ PRÁCE**

Ekologie obratlovců v modelových, experimentálních a  
analytických příkladech

**Mgr. Michal Berec, Ph.D.**

**2018**

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval všem spoluautorům publikací uvedených v habilitační práci i všem ostatním, kdo se na nich podíleli jakoukoliv pomocí. Za technické zázemí děkuji Zemědělské a Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Mé osobní poděkování patří doc. RNDr. Ing. Josefu Rajchardovi, Ph.D., doc. RNDr. Romanu Fuchsovi, CSc., prof. RNDr. Vlastimilu Krívanovi, CSc. a doc. RNDr. Ireně Šetlíkové, Ph.D. Největší dík patří mým rodičům, za to, že mi dali všechno, co jsem potřeboval, a ještě mnohem víc.

## OBSAH

1. Úvod	1
2. Alleeho efekt, pohlavní rozmnožování a teplotně závislá determinace pohlaví	7
3. Dokážou sýkory koňadry optimalizovat výběr potravy?	24
4. Asymetrická kompetice ryb jako důsledek odlišných potravních taktik	37
5. Alternativní reprodukční strategie rosničky zelené	54
6. Ontogenetická změna postprandiální termofilie trnorepů skalních	66
7. Ovlivňuje přítomnost invazní želvy nádherné aktivitu pulců skokana hnědého?	76
8. Dynamika vytváření prostorové struktury leku rosničky zelené	89
9. Obojživelníci v českých zoologických zahradách – <i>ex-situ</i> management	96
10. Souhrn	120

# 1. ÚVOD

Studium zoologie vždy nabízelo neuvěřitelnou řadu možností výzkumu, a v současné době to platí ještě mnohem více. Ke studiu se nabízí velké množství druhů živočichů, i když odhady se výrazně různí (Mora *et al* (2011) odhaduje počet živočichů na 7,7 miliónu, z nichž popsáno bylo zatím necelý jeden milión). Vybírat lze ale i ze stále se rozšiřující palety oborů od anatomie a fyziologie se staletou tradicí, až po relativně nové obory, například genetiku. S rozšiřujícím se spektrem možností ale jde ruku v ruce stále větší specializace jednotlivých odborníků. Je už pak jen na rozhodnutí každého jedince (teď mám na mysli člověka), zda svou kariéru zaměří na oblíbenou taxonomickou skupinu, nebo si vybere obor nezávisle na taxonomické příslušnosti modelů jeho zkoumání.

V akademickém prostředí již víceméně nutná úzká specializace může ale být pro pedagoga, působícího na vysoké škole, i nevýhodou. Stále rostoucí množství studentů při stagrujícím, nebo i klesajícím počtu pedagogických pracovníků, s sebou nese požadavek širšího (i když ne nutně maximálně detailního) rozhledu pedagoga v příslušných oborech. Jsem proto velmi rád, že moji cestu k vědě formovalo hned několik zkušených amatérů i dlouholetých odborníků, díky kterým jsem měl možnost zkoumat různé druhy několika skupin obratlovců řadou zcela odlišných přístupů od analýzy pozorování chování ve volné přírodě, přes pečlivě naplánované experimenty v laboratoři, až po teoretické modelování funkčních odpovědí, na jehož základě by bylo možno předpovídat vývoj dynamiky populací nebo jejich distribuci a přežívání.

Prvním z lidí, který mi ukázal kvantitativní přístup ke studiu přírody a poprvé mě seznámil s tím, jak se dělá věda, byl můj středoškolský profesor RNDr. Jan Pavelka. Sám v té době amatérským ornitologem dokázal ve volném čase se svými studenty trávit hodiny v přírodě a učit je poznávat ptactvo podle zpěvu a s tím spojené kvantitativní vyhodnocování jejich početnosti v hnízdní době (**Berec 1993; Berec et Pavelka 1993**).

Ornitologie se na čas stala mým hlavním zájmem, jehož poznávání jsem byl rozhodnutý rozvíjet i při studiu Přírodovědecké (v tehdejší době ještě Biologické) fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Zde se stal mým školitelem bakalářské i diplomové práce doc. RNDr. Roman Fuchs, Ph.D.. Během bakalářské práce se mi naskytla možnost studovat v té době již mizející, a dnes již neexistující populaci sýčka obecného (*Athene noctua* Scopoli 1769) v zemědělské krajině Českobudějovické a Třeboňské pánve. Pozdější výzkum ing. Martina Šálka, Ph.D. vyústil ve společnou publikaci (**Šálek et Berec 2001**).

Po pěti letech terénní ornitologie jsem se při výběru tématu doktorandského studia rozhodl vyzkoušet si experimentální zoologii. Na Oddělení teoretické ekologie pod vedením prof. RNDr. Vlastimila Křivana, CSc., jsem se ocitl v kolektivu teoretických biologů. Naším společným cílem se stalo otestovat předpovědi několika vybraných modelů.

Mou první zkušeností práce v kolektivu biologů s matematickým přístupem k biologii byl podíl na publikaci, v němž kolegové vytvořili prostorově explicitní dvoupohlavní individuálně orientovaný a odvozený prostorově homogenní model dynamiky populace, pro nějž jsem navrhl vhodný organizmus na testování a opatřil potřebná vstupní data. Výsledkem je publikace **Berec et al. (2001; kapitola 2)**, která pro dva druhy želv předpovídá populační dynamiku v případě teplotní změny klimatu.

Ve druhé části studia jsem se zabýval teorií optimálního výběru potravy. V té době byl jedním z vrcholných představitelů etologie i John R. Krebs, mimo jiné spoluautor významné publikace o výběru potravy (Stephens et Krebs 1986). Sám Krebs se spolupracovníky publikoval výsledky jednoho z prvních pokusů o otestování předpovědi modelu optimálního výběru potravy (Krebs et al. 1977), který je mnoha učebnicemi etologie uváděn jako důkaz platnosti modelu (např. Alcock 2009; Krebs et al. 2003). Při detailnějším pohledu na metodickou část Krebsova experimentu jsme ale zjistili několik nedodržených předpokladů modelu, bez jejichž dodržení není možné

považovat Krebsovy výsledky za dostatečné pro ověření modelu optimálního výběru potravy. Ve druhé části doktorandského studia jsem tedy otestoval optimalizaci potravního výběru u sýkory koňadry (*Parus major* Linnaeus 1958) při dodržení všech předpokladů modelu, ale s použitím stejně designovaného experimentálního zařízení (**Berec et al. 2003; kapitola 3**). Naše výsledky se od Krebsových poměrně výrazně lišily.

Třetí část doktorandského studia spočívala v otestování modelu ideálně volné distribuce pro dvoudruhový systém. V tomto případě jsem si jako modelový organizmus vybral dva druhy sladkovodních ryb, které jsem testoval v akváriích se dvěma nestejně kvalitními potravními ostrůvky a sledoval distribuci jedinců v několika hustotách obou druhů a v jednodruhových a dvoudruhových testech. Naše výsledky (**Berec et al. 2006; kapitola 4**) ukázaly, jakým způsobem dokáže různá potravní taktika formovat distribuci dvou druhů ve společně obývaném prostředí.

Již během magisterského a posléze i doktorandského studia jsem se měl možnost podílet i na výzkumu věkové struktury populace rosničky zelené (*Hyla arborea* Linnaeus 1759) na okraji Českých Budějovic (Fráňová 1999). Pravděpodobně někdy v této době ve mně definitivně uzrálo přesvědčení věnovat se nadále herpetologii (fylogeneticky vzato je nakonec ornitologie jen jednou z částí herpetologie). V posledních letech doktorandského studia tato profilace vyústila v nabídku a následné otevření jednosemestrového kurzu Biologie obojživelníků na tehdy Biologické fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, nedlouho po němž následoval také dosud chybějící kurz Biologie plazů. Po absolvování doktorátu jsem začal pracovat na Přírodovědecké fakultě JU jako odborný asistent. Poměrně velký zájem studentů o herpetologickou tematiku s sebou nesl i potřebu dokázat smysluplně vypisovat a vést témata bakalářských a magisterských prací.

V prvních letech na Přírodovědecké fakultě jsem se nadále věnoval studiu reprodukčního chování a dynamiky lekového uspořádání populace rosničky zelené. Reprodukční chování rosničky zelené je nesmírně zajímavé a proměnlivé a z velké části závisí na velikosti jedince. Velká variabilita úspěšnosti jednotlivých samců v reprodukci vytváří obrovský tlak na vznik alternativních pářících taktik, jimiž se snaží prosadit „konvenčními“ taktikami menší neúspěšní jedinci. Jednou z otázek, kterou jsme se pokusili zodpovědět, byla zdánlivá pasivita alternativní satelitní strategie, při níž se někteří samci snaží potichu co nejvíce přiblížit k vokalizujícímu samci a pokoušejí se

pářit se samicemi nalákanými právě vokalizací teritoriálního samce. Podle našich výsledků (**Berec et Bajgar 2011; kapitola 5**) je potřeba opravit představu o této alternativní taktice jako o nejlepší z nejhorších možností. Velikost ale podle našeho výzkumu nerozhoduje pouze o zvolené reprodukční taktice, ale má vliv také na tvorbu a pohybovou dynamiku prostorové struktury leku. Větší samci si totiž místa k vokalizaci vybírají rychleji než samci menší a kolem nich pak vzniká typické lekové uspořádání (**Berec 2017; kapitola 8**). Výsledkem zapojení studentů do výzkumu rosničky zelené bylo několik obhájených bakalářských a magisterských prací.

Dalším z témat, kterým se věnuju do větší hloubky, jsou antipredační strategie larev obojživelníků. Výsledky tohoto výzkumu byly už prezentovány na konferencích (**Berec et al. 2007**) i ve vědeckém časopise (**Berec et al. 2016; kapitola 7**). V posledních letech se podrobně zabývám vlivem přítomnosti invazní želvy nádherné (*Trachemys scripta* Wied-Neuwied 1839) na životní projevy pulců skokana hnědého (*Rana temporaria* Linneaus 1758). Ve spolupráci s Entomologickým ústavem Biologického centra AV ČR jsme vůbec poprvé s použitím kontinuálního monitorování pohybové trajektorie sledovali pohybovou aktivitu pulců v prostředí se stopami želvy nádherné (kairomony) a bez nich. Naše výsledky přinesly potvrzení dřívějších studií o omezení pohyblivosti v prostředí se stopami přítomnosti želvy, zcela poprvé pak ale také doklad o změnách trajektorie plavání (**Berec et al. 2016**). Výzkum nadále pokračuje i v současnosti, přičemž jeho cílem je zjistit, jak se přítomnost želvy nádherné projevuje na rychlosti růstu larev skokana a jejich velikosti při metamorfóze.

V roce 2007 jsem přešel z Přírodovědecké fakulty JU v Českých Budějovicích na Zemědělskou fakultu, konkrétně na Katedru biologických disciplín, která je garantem oboru Biologie a ochrana zájmových organismů. S přechodem na novou pozici se výrazně zvětšilo portfolio mnou vyučovaných předmětů i spektrum organismů, s nimiž se dostávám do kontaktu. Rostoucí množství studentů také přispělo k rozšíření studijních témat, z nichž v některých případech vznikly i impaktové publikace (**Berec et al. 2014; 2017; kapitola 6 a 9**).

Častým požadavkem studentů oboru Biologie a ochrana zájmových organismů je výzkum některého exotičtějšího druhu obojživelníka nebo plaza. To ale obvykle končí na neschopnosti opatření dostatečného množství testovatelných jedinců. Výjimkou se stal rok 2011, v němž se podařilo státní správě zajistit nelegální zásilku asi 1000 jedinců trnorepa skalního (*Uromastix acanthinura* Bell 1825). Několik jedinců z této skupiny

(část z nich získala do chovu Přírodovědecká fakulta JU v Českých Budějovicích) se pak podařilo shromáždit na Zemědělské fakultě a provést s nimi experiment sledující jejich termoregulační chování ve vztahu k nasycení jedince a jeho velikosti. Naše výsledky přinesly poznatek o velikostní závislosti termoregulačního chování trnoperů a dosud nepublikované prahové hodnotě, při níž se začíná projevovat (**Berec *et al.* 2014; kapitola 7**).

Značná část oboru Biologie a ochrana zájmových organismů je zaměřena na ochranu zájmových organismů chráněných konvencí CITES. V té souvislosti se věnují také analýze chovu obojživelníků a plazů v zoologických zahradách a tomu, zda se aktuální ochranné problémy (Hoffman *et al.* 2010) odrážejí i v druhovém zastoupení jednotlivých skupin v jejich kolekcích. Jeden z výstupů hodnotí chov obojživelníků v českých zoologických zahradách jako z ochranného hlediska naprosto neuspokojivý (**Berec *et al.* 2017; kapitola 9**).

Veškerý výzkum by nebyl možný bez finančního pokrytí z několika zdrojů. Jmenovitě na něj přispěla Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích z institucionálních prostředků (RVO60077344, GAJU 081/2016/Z), Grantová agentura České republiky (201/98/P202, 201/98/0227, IAA6007303, A100070601), Ministerstvo školství (MSM123100004, MSM6007665801) a Entomologický ústav Biologického centra AV ČR (Z5007907, Z50070508).

#### Literatura:

- Alcock, J. 2009. Animal behavior: An evolutionary approach. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.:
- Berec L., Boukal D.S. & **Berec M.** 2001. Linking the Allee effect, sexual reproduction, and temperature-dependent sex determination via spatial dynamics. *Am. Nat.* 157: 217-230.
- Berec M.** 1993: Hnízdění společenstva ptáků městského parku ve Vsetíně v letech 1989 až 1991. *Zpr. Okr. Vlast. Muz. ve Vsetíně*, červenec 1993: 47-49
- Berec M.** 2017: Where is my place? Quick chorus structure assembly in the European tree frog. *Acta Herpetol.* 12: 109-112.
- Berec M.** & Bajgar A. 2011. Choosy outsiders? Satellite males associate with sexy hosts in the European tree frog *Hyla arborea*. *Acta Zool. Acad. Sci. H.* 57: 247-254.
- Berec M.**, Bodnár T. & Kutílková P. 2007: A test of the risk allocation hypothesis in tadpoles: response to temporal change in predation risk and group size. Abstracts of the 14th European Congress of Herpetology, Porto, Portugal, 19-23 September 2007, pp. 180.
- Berec M.**, Klapka V. & Zemek R. 2016: Effect of an alien turtle predator on movement activity of European brown frog tadpoles. *Ital. J. Zool.* 83: 68-76.
- Berec M.**, Křivan V. & Berec L. 2003. Are great tits (*Parus major*) really optimal foragers? *Can. J. Zool.* 81: 780-788.



- Berec M.**, Křivan V. & Berec L. 2006. Asymmetric competition, body size, and foraging tactics: testing the ideal free distribution in two competing fish species. *Evol. Ecol. Res.* 2006: 929-942.
- Berec M.** & Pavelka J. 1993: Avifauna na území městské vodárny. *Zpr. Okr. Vlast. Muz. ve Vsetíně*, červenec 1993, 50-52
- Berec M.**, Stará Z. & Poláková S. 2014. Relation between body-size and thermoregulation behavior: postprandial thermophily in spiny-tailed agama, *Uromastyx acanthinura* Bell. *Pol. J. Ecol.* 62: 139-145.
- Berec M.**, Šindelářová M. & Bagaturov M.F. 2017: Amphibians in Czech zoological gardens - trends and implications for conservation. *Biologia*, in press.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B. & Worm B. 2011. How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biology* 9: e1001127
- Fráňová I. 1999. Rosnička zelená (*Hyla arborea*): průběh rozmnožování, věková struktura a růst. *Magisterské práce, Biologické fakulta, Jihočeské univerzita v Českých Budějovicích.*
- Hoffman M., et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330: 1503-1509.
- Krebs J.R., Erichsen J.T., Webber M.I. & Charnov E.L. 1977. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 25: 30-38.
- Krebs, J. R., Davies, N. B. & Parr, J. (1993). *An introduction to behavioural ecology.* Blackwell Scientific Publications.
- Stephens D.W. & Krebs J.R. 1986. *Foraging theory.* Princeton University Press.
- Šálek M., **Berec M.**, 2001: Rozšíření a biotopové preference sýčka obecného (*Athene noctua*) ve vybraných oblastech jižních Čech. *Buteo* 12: 127-134.

## **2. ALLEEHO EFEKT, POHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ A TEPLOTNĚ ZÁVISLÁ DETERMINACE POHLAVÍ**

Jednou ze zásadních otázek biologie ochrany přírody je determinace příčin, které umožňují přežívání populací nebo způsobují jejich vymření. Znalost takových faktorů umožňuje účinnější ochranu ohrožených druhů, úspěšnější reintrodukce druhů do původního prostředí či eliminaci škůdců nebo invazních druhů.

Důvody vymírání populací mohou být složité a odhalení jednoduchých příčin není snadné. Rizikové faktory, které mohou vést k lokálním vymřením populací, zahrnují například interakce s populacemi jiných druhů (Murray 1990), demografickou stochasticitu (Legendre *et al.* 1999), přírodní katastrofy a stochasticitu životního prostředí (Lande 1993), akumulaci mutací (Lynch *et al.* 1995) nebo Alleeho efekt, což je pojem používaný pro jakékoliv procesy, které hypoteticky vedou k redukci individuálního fitness při klesajících populačních velikostech nebo hustotách (Courchamp *et al.* 2008).

Potenciálních příčin Alleeho efektu je řada, například redukce skupinové obrany proti predátorům, omezení péče o mláďata, omezení efektivity vyhledávání potravy, či vyšší riziko inbreedingu při nízkých populačních hustotách a velikostech (Stephens *et al.* 1999). Nejčastěji zmiňovanou příčinou Alleeho efektu jsou ale problémy s nalezením reprodukčního partnera v malých, pohlavně se rozmnožujících populacích (Kindvall *et al.* 1998; Wells *et al.* 1998). V literatuře byly v té době publikovány až na jedinou výjimku (Hopper *et al.* 1993), pouze jednorozměrné matematické modely

Alleeho efektu a většina z nich je rozšířením Verhulstova logistického modelu pro populační růst (Dennis 1989; Boukal *et* Berec 2002). Společným znakem všech těchto modelů je existence bistabilního režimu, který vede populaci buď k vymření, nebo k úspěšnému rozvoji, a to v závislosti na počáteční populační hustotě. Reakčně-difúzní model Hoppera a Roushe (1993), který rozlišuje pohlaví, se chová podobně, ale na rozdíl od dosažení saturační hladiny v něm dochází k neukončenému růstu populace. Do té doby publikované prostorově homogenní modely pohlavně se rozmnožujících populací nevedly k bistabilnímu chování typickému pro Alleeho efekt (Lindström *et* Kokko 1998; Legendre *et al.* 1999).

Znalost rizikových faktorů vymírání a jejich závislosti na behaviorálních a/nebo demografických charakteristikách organismů jsou klíčové pro efektivní plánování ochranného managementu ohrožených populací a druhů. Modelová záchranná operace populace zjevně vystavené Alleeho efektu byla úspěšně provedena například u bernešky havajské (*Branta sandvicensis*), kdy byli odchyceni téměř všichni žijící jedinci a v zajetí rozmnoženi do počtu umožňujícího jejich úspěšný návrat do přírody (Kear *et* Berger 1980).

V práci **Berec *et al.* (2001)** jsme vytvořili prostorově explicitní dvoupohlavní individuálně orientovaný model a odvozený prostorově homogenní model tak, abychom odpověděli na následující otázky: (1) Vykazuje populace bistabilní chování z důvodu omezení možností páření, známé z jednodimenzionálních modelů? (2) Jak ovlivňují různé demografické parametry a pářící strategie populační dynamiku? Výsledky ukazují, že v našem modelu vystupuje Alleeho efekt vyhledávání partnera jako jeho vnitřní charakteristika a jeho intenzita je určena jak základními demografickými parametry (primární poměr pohlaví, pravděpodobnost reprodukce a úmrtí), tak strategií páření (rychlost hledání partnera, pasivní versus aktivní vyhledávání).

Primární poměr pohlaví závisí u mnoha druhů plazů na teplotě inkubace vejce (Girondot 1999). Globální změna teploty prostředí by tedy mohla výrazně ovlivnit životaschopnost jejich populací, zvláště pokud jsou současně pod vlivem Alleeho efektu. Abychom demonstrovali potenciální využití námi vytvořených modelů, použili jsme prostorově homogenní model a dostupná data k určení rozsahů inkubačních teplot dvou druhů želv s teplotně závislým určením pohlaví, které zajišťují životaschopnost jejich populací. Podle našich výsledků již pouhá změna o dva, respektive jeden stupeň Celsia vede k vymření příslušných populací.

## Literatura:

- Berec L., Boukal D.S. & **Berec M.** 2001. Linking the Allee effect, sexual reproduction, and temperature-dependent sex determination via spatial dynamics. *Am. Nat.* 157: 217-230.
- Boukal D.S. & Berec L. 2002. Single-species models of the Allee effect: extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *J. Theor. Biol.* 218: 375-394.
- Courchamp F., Berec L. & Gascoigne J. 2008. Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press.
- Dennis B. 1989. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Nat. Res. Model.* 3: 481-538.
- Girondot M. 1999. Statistical description of temperature dependent sex determination using maximum likelihood. *Evol. Ecol. Res.* 1: 479-486.
- Hopper K.R. & Roush R.T. 1993. Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecol. Entomol.* 18: 321-331.
- Kear J. & Berger A.J. 1980. The Hawaiian goose: an experiment in conservation. Buteo, Vermillion, S.D.
- Kindvall O., Vessby K., Berggren A. & Hartman G. 1998. Individual mobility prevents an Allee effect in sparse populations of the bush cricket *Metrioptera roeseli*: an experimental study. *Oikos* 81: 449-457.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.* 142: 911-927.
- Legendre S., Clobert J., Møller A.P. & Sorci G. 1999. Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: the case of passerines introduced to New Zealand. *Am. Nat.* 153: 449-463.
- Lindström J. & Kokko H. 1998. Sexual reproduction and population dynamics: the role of polygyny and demographic sex differences. *Proc. Roy. Soc. London B, Biol. Sci.* 265:483-488.
- Lynch M., Conery J. & Bürger R. 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. *Am. Nat.* 146: 489-518.
- Murray J.D. 1990. *Mathematical biology*. Springer, Berlin.
- Stephens P.A. & Sutherland W.J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *TREE* 14: 401-405.
- Wells H., Strauss E.G., Rutter M.A. & Wells P.H. 1998. Mate location, population growth and species extinction. *Biol. Conserv.* 86: 317-324.

Strana 10-23:

Berec L., Boukal D.S. & Berec M. 2001. Linking the Allee effect, sexual reproduction, and temperature dependent sex determination via spatial dynamics. *Am. Nat.* 157: 217-230.

<https://doi.org/10.1086/318626>

### **3. DOKÁŽOU SÝKORY KOŇADRY OPTIMALIZOVAT VYBĚR POTRAVY?**

Cílem teorie optimálního výběru potravy je v kontextu evoluční teorie vysvětlit chování živočichů při výběru potravy. Z tohoto důvodu bylo navrženo mnoho modelů napodobujících specifické environmentální a behaviorální situace (Stephens *et* Krebs 1986; Schmitz 1997). Jedním z nejjednodušších je klasický model formulovaný Charnovem (1976). Tento model předpokládá, že v prostředí s více typy kořisti se hledající predátor setkává s jednotlivými kusy kořisti postupně a náhodně, a že na základě předchozí zkušenosti se při každém dalším setkání rozhoduje, zda na kořist zaútočí a pozře ji nebo ji bude ignorovat a věnuje čas raději vyhledávání další, profitabilnější kořisti (profitabilita je definována jako  $e_i/h_i$ , kde  $e_i$  je čistá energie získaná konzumací kořisti typu  $i$ ,  $h_i$  je doba zpracování kořisti typu  $i$ ). Tento model také předpokládá, že průměrný čistý příjem energie z kořisti za jednotku času ( $R$ ) je dobrým ukazatelem fitness predátora:

$$R = \frac{E}{T_s + T_h}$$

přičemž  $T_s$  v tomto vzorci označuje čas strávený vyhledáváním kořisti,  $T_h$  celkový čas strávený jejím zpracováním a  $E$  je množství energie získané predátorem během celkového času získávání potravy, tedy  $T_s + T_h$ . Aby se predátor choval optimálně, měl by podle předpokladu modelu maximalizovat  $R$ . Vyhledávání a zpracovávání potravy

jsou jedinými činnostmi predátora, přičemž predátor může v jednom okamžiku provádět jen jednu z nich. Klasický model kořisti tedy předpokládá, že predátor je ve svém potravním snažení limitován pouze časem: jediným nákladem je čas nutný k jejímu zpracování. Konzumací méně profitabilní kořisti tedy jedinec ztrácí čas na hledání jiné, profitabilnější kořisti.

Pro dva typy kořisti může být  $R$  s použitím Hollingovy funkční odpovědi typu II vyjádřeno jako (Stephens *et* Krebs 1986):

$$R = \frac{e_1 \lambda_1 p_1 a_1 + e_2 \lambda_2 p_2 a_2}{1 + h_1 \lambda_1 p_1 a_1 + h_2 \lambda_2 p_2 a_2}$$

kde  $\lambda_i$  je predátorova rychlost setkávání se s kořistí typu  $i$  (1 nebo 2),  $p_i$  je pravděpodobnost útoku při setkání s kořistí typu  $i$  a  $a_i$  je pravděpodobnost konzumace kořisti typu  $i$ , pokud na ni zaútočil (detaily viz Stephens *et* Krebs 1986). Měl by predátor zaútočit nebo ignorovat kořist, se kterou se setká? Za předpokladu, že je kořist 1 profitabilnější než kořist 2 (tedy  $e_1/h_1 > e_2/h_2$ ), model předpovídá, že na kořist 1 predátor zaútočí vždy, když ji potká (tedy  $p_1 = 1$ ), zatímco méně profitabilní kořist typu 2 bude zahrnuta do jídelníčku predátora pouze v případech, kdy její konzumace nesníží jeho průměrný čistý příjem energie za jednotku času  $R$ . K tomu dojde, pokud se frekvence setkávání se s profitabilnější kořistí ( $\lambda_1$ ) dostane pod kritickou hodnotu vyjádřenou vztahem (Stephens *et* Krebs 1986):

$$\lambda_c = \frac{e_2}{a_1(e_1 h_2 - e_2 h_1)}$$

Z předchozího pravidla mimo jiné vyplývá, že predátorovo rozhodování může být nezávislé na frekvenci setkávání se s kořistí typu 2 ( $\lambda_2$ ). Je třeba mít na paměti, že výše uvedené předpovědi jsou založeny na několika zjednodušujících předpokladech: hodnota kořisti může být vyjádřena jedinou veličinou, predátoři vědí vše, co potřebují, a predátoři mají schopnost bezchybně optimalizovat. I tak poskytují predikce modelu několik hypotéz, které je možné testovat. Je překvapující, že i přes svou jednoduchost nebyl model podroben vhodnému empirickému testu. Stephens a Krebs (1986) sice uvádějí 71 experimentálních a terénních studií, které testovaly schopnost výběru potravy, avšak přes kvalitativní soulad s modelovými předpoklady je těžké porovnat jejich výsledky

s předpověďmi modelu, neboť tyto studie buď opomíjejí některé důležité předpoklady a/nebo nejsou měřeny relevantní parametry.

Jeden z klasických experimentů, jehož cílem bylo otestovat výše popsaný model, provedl Krebs *et al.* (1977) se sýkorou koňadrou (*Parus major*) jako modelovým organismem. Jeho výsledky jsou velmi často podávány jako důkaz existence optimálního výběru potravy (Stephens *et* Krebs 1986; Begon *et al.* 1990). Krebsův experiment však nespĺňuje minimálně dvě podmínky výše popsaného modelu: (1) potrava byla sýkorám předkládána ve fixním pořadí a nikoli náhodně, jedinci tedy měli možnost předpovídat, jaký typ potravy bude následovat a (2) predátor začal konzumovat kořist po setkání s první kořistí (předpoklad modelu o tom, že predátor ví vše, co potřebuje, zejména rychlosti, s jakými se bude setkávat s jednotlivými typy kořisti, není splněn).

Z výše uvedených důvodů jsme v práci **Berec *et al.* (2003)** odstranili nesoulady Krebsova experimentu a přesně otestovali předpovědi modelu s použitím podobného experimentálního zařízení. V našem experimentu jsme testovali potravní chování (výběr kořisti) u sýkory koňadry při čtyřech rychlostech setkávání se s kořistí. V průměru jedinci konzumovali profitabilnější typ kořisti v 95% případů. V případě méně profitabilní kořisti ale ptáci konzumovali tuto kořist v 77% případů, v nichž byla rychlost setkávání se s profitabilnější kořistí pod kritickou hodnotou (a tedy měli konzumovat obě kořisti) a v 67% případů, v nichž byla rychlost setkávání se s profitabilnější kořistí nad kritickou hodnotou (a tedy zahrnovat pouze profitabilnější kořist). Oproti předpovědím výše popsaného modelu optimálního výběru potravy sýkory nikdy zcela nevykloučily méně profitabilní kořist ze svého jídelníčku.

Navíc jsme studovali efekt adaptivního výběru potravy na tvar funkční odpovědi Hollingova II. typu pro více kořisti. Funkční odpovědi hrají důležitou roli v ekologii jako takové, neboť vytvářejí propojení mezi chováním jedince a populační dynamikou ve vztahu predátor-kořist. Ve své zásadní práci ukázali Murdoch a Oaten (1975), že funkční odpověď Hollingova II. typu destabilizuje populační dynamiku ve vztahu predátor-kořist, pokud je predátor jediným mechanismem regulujícím populační růst kořisti. V prostředí s výběrem potravy může odpověď Hollingova II. typu přecházet v odpověď Hollingova III. typu (sigmoidální), v níž si predátor vybírá typy kořisti neúměrně k jejich skutečnému zastoupení. Takové chování predátora vede k supralineárním funkčním odpovědím pro určité hustoty kořisti, což je nutná podmínka stability populační dynamiky ve vztahu predátor-kořist (Murdoch *et* Oaten 1975). Pokud jsou změny ve složení jídelníčku



predátora postupné, může vést optimální výběr potravy k funkční odpovědi stabilizující populační dynamiku. V práci **Berec *et al.* (2003)** jsme také studovali, zda může mít pozorované potravní chování sýkory koňadry stabilizační potenciál pro populační dynamiku. Z výsledků jsme odhadli funkční odpovědi jednotlivých ptáků s ohledem na profitabilnější typ kořisti. Námi zjištěné změny ve složení potravy jedinců byly příliš pomalé, než aby nalezené funkční odpovědi stabilizovaly.

#### Literatura:

- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications.
- Berec M.**, Křivan V., Berec L. 2003. Are great tits (*Parus major*) really optimal foragers? Can. J. Zool. 81: 780-788.
- Charnov E.L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. Am. Nat. 110: 141-151.
- Krebs J.R., Erichsen J.T., Webber M.I. & Charnov E.L. 1977. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). Anim. Behav. 25: 30-38.
- Murdoch W.W. & Oaten A. 1975. Predation and population stability. Adv. Ecol. Res. 9: 1-131.
- Schmitz O.J., Cohon J.L., Rothley K.D. & Beckerman A.P. 1998. Reconciling variability and optimal behaviour using multiple criteria in optimization models. Evol. Ecology. 12: 73-94.
- Stephens D.W. & Krebs J.R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press.

Strana 28-36:

Berec M., Křivan V. & Berec L. 2003. Are great tits (*Parus major*) really optimal foragers?  
Can. J. Zool. 81: 780-788.

<https://doi.org/10.1139/z03-057>

## **4. ASYMETRICKÁ KOMPETICE RYB JAKO DŮSLEDEK ODLIŠNÝCH POTRAVNÍCH TAKTIK**

Mezidruhová kompetice o omezený potravní zdroj je v přírodě naprosto běžnou situací. Důsledkem mezidruhové kompetice na populační úrovni mohou být změny ve výběru prostředí (Young 2004), zeměpisném rozšíření (Thulin 2003), aktivitě (Agostinho 2003), překryvu realizovaných nik (Friggers *et* Brown 2005) a dalších faktorech.

Ideálně volná distribuce (ideal free distribution) je teoretický konstrukt (Fretwell *et* Lucas 1970) popisující distribuci jednoho druhu v ostrůvkovitém prostředí, který předpokládá vševědoucí adaptivní jedinci, kteří se volně a okamžitě přemísťují mezi jednotlivými ostrůvky vhodného prostředí. V důsledku maximalizace rychlosti příjmu potravy jsou jedinci v takovém prostředí rozmístěni tak, že žádný jedinec není schopen jednostranně zvýšit svou fitness tím, že změní svou strategii výběru prostředí. Za předpokladu, že jedinci konzumují potravu okamžitě po dodání, odvodil Parker (1978) tzv. párovací pravidlo („matching rule“). Podle tohoto pravidla odpovídá distribuce jedinců rozdělení zdrojů v prostředí. I přes do určité míry idealizované předpoklady modelu byly jeho předpovědi ověřeny experimentálně (Kennedy *et* Gray 1993). Koncept ideálně volné distribuce je použitelný i pro situace, v nichž má potravní zdroj svou vlastní populační dynamiku (Křivan 2003). Jako takový tedy řeší složitý vztah mezi potravními preferencemi konzumenta a populační dynamikou zdroje: preference konzumenta ovlivňují dynamiku zdroje, která, na oplátku, ovlivňuje preference konzumenta.

Většina publikací studující ideálně volnou distribuci se zabývá pouze jednodruhovým systémem. Koncept ideálně volné distribuce již byl ale rozpracován i pro dvoudruhové situace (Guthrie *et Moorhead* 2002). To není vůbec snadný úkol, neboť vyžaduje definici evoluční stability pro dva nebo více druhů (Cressman *et al.* 2004). Dvoudruhová ideálně volná distribuce je obvykle vizualizována pomocí tzv. izoleg, což jsou čáry oddělující oblasti v dvourozměrném fázovém prostoru konzumenta, v nichž konzument vykazuje kvantitativně odlišné potravní preference (Rozenzweig 1991). Křivan a Sirot (2002) a Cressman *et al.* (2004) klasifikovali tyto izolegy pro dva druhy, které si buď konkurují o společný zdroj, nebo jsou ve vztahu predátor-kořist.

Přes velkou řadu teoretických studií je empirické ověření výběru prostředí v systémech dvou- a více konkurujících si druhů vzácné (Pimm *et al.* 1985; Abramsky *et al.* 1990; Young 2004). Jelikož nejsou v těchto studiích zdroje kontrolovány experimentátorem, není známa jejich populační dynamika a nelze na ně aplikovat Parkerův předpoklad o okamžité konzumaci zdrojů. Experimentální ověření existujících modelových předpovědí pro takové systémy tak dosud chybí.

V publikaci **Berec *et al.* (2006)** jsme zobecnili Parkerovo párovací pravidlo na dvoudruhový systém a otestovali predikce modelu v experimentech se dvěma druhy alopatrických ryb. Pro experiment jsme si vybrali dva druhy masožravých ryb: kardinálku čínskou (*Tanichthys albonubes*) z Číny a danio malabarské ze Sri Lanky (*Danio aequipinnatus*). Použili jsme stejný experimentální design jako v případě publikovaných výsledků z jednodruhových testů (Milinski 1979, 1988). Distribuce ryb byla zaznamenávána jednotlivě i v přítomnosti obou druhů v akváriu v různých poměrech a se dvěma zdroji potravy s odlišnou dynamikou. Ve druhém kole byl sledován způsob lovu obou druhů. Měřili jsme čas do ulovení první nabídnuté kořisti (dafnie) a reakční vzdálenost, tedy vzdálenost, z jaké ještě jedinec zřetelně reaguje na přítomnost kořisti.

Naše výsledky ukázaly, že v jednodruhovém systému pouze za přítomnosti jiných jedinců vlastního druhu odpovídá distribuce obou druhů ryb předpokladům Parkerova párovacího pravidla, distribuce jedinců tedy odpovídá distribuci zdrojů. Situace je odlišná ve dvoudruhovém systému, v němž kardinálky zachovávají Parkerovo pravidlo, dania ale navštěvují méně kvalitní potravní zdroj nepoměrně častěji, než když jsou v akváriu bez kardinálek. Z toho je zjevné, že zatímco vnitrodruhová konkurence neovlivňuje potravní preference jednotlivých jedinců, mezidruhová konkurence je asymetrická a kardinálka je dominantním konkurentem. Za konkurenční převahu

kardinálek odpovídá odlišná lovecká taktika obou druhů. Podle našich pozorování zůstávají kardinálky po celou dobu blíže potravním zdrojům a kořist loví v průměru v o polovinu kratším čase než dania. Tyto výsledky neodpovídají zcela předpovědím našeho modelu, založeném výhradně na exploatační konkurenci. Parkerovo párovací pravidlo zobecněné pro dva druhy je tak pro popis takového systému s asymetrickou konkurencí nedostatečné.

#### Literatura:

- Abramsky Z., Rosenzweig M.L., Pinshow B., Brown J.S., Kotler B. & Mitchell W.A. 1990. Habitat selection: an experimental field test with two gerbil species. *Ecology* 71: 2358-2369.
- Agostinho C.S. 2003. Reproductive aspects of piranhas *Serrasalmus spilopleura* and *Serrasalmus marginatus* into the upper Parana River, Brazil. *Braz. J. Biol.* 63: 1-6.
- Cressman R., Křivan V. & Garay J. 2004. Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple-species environments. *Am. Nat.* 164: 473-489.
- Berec M.**, Křivan V., Berec L. 2006. Asymmetric competition, body size, and foraging tactics: testing the ideal free distribution in two competing fish species. *Evol. Ecol. Res.* 2006: 929-942.
- Fretwell D.S. & Lucas H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19: 16-32.
- Friggens M.M. & Brown J.H. 2005. Niche partitioning in the cestode communities of two elasmobranchs. *Oikos* 108: 76-84.
- Guthrie C.G. & Moorhead D.L. 2002. Density-dependent habitat selection: evaluating isoleg theory with a Lotka-Volterra model. *Oikos* 97: 184-194.
- Kennedy M. & Gray R.D. 1993. Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos* 68: 158-166.
- Křivan V. 2003. Ideal free distributions when resources undergo population dynamics. *Theor. Pop. Biol.* 64: 25-38.
- Křivan V. & Sirot E. 2002. Habitat selection by two competing species in a two-habitat environment. *Am. Nat.* 160: 214-234.
- Parker G.A. 1978. Searching for mates. In: Krebs J.R. & Davies N.B. (eds.). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell. Pp. 214-244.
- Pimm S.L., Rosenzweig M.L. & Mitchell W. 1985. Competition and food selection: field tests of a theory. *Ecology* 66: 798-807.
- Rosenzweig M.L. 1991. Habitat selection and population interaction: the search for mechanism. *Am. Nat.* 137: S5-S28.
- Thulin C.G. 2003. Mountain hare and brown hare interactions in a European perspective. *Fauna och. Flora* 98: 12-16.
- Young K.A. 2004. Asymmetric competition, habitat selection, and niche overlap in juvenile salmonids. *Ecology* 85: 134-149.

Strana 40-53:

Berec M., Křivan V. & Berec L. 2006. Asymmetric competition, body size, and foraging tactics: testing the ideal free distribution in two competing fish species. *Evol. Ecol. Res.* 2006: 929-942.

<https://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v08/1959.html>

## **5. ALTERNATIVNÍ REPRODUKČNÍ STRATEGIE SAMCŮ**

### **ROSNÍČKY ZELENÉ**

Cílem každého organismu není jeho vlastní přežití, ale předání genů do další generace, tj. rozmnožení. Každý jedinec se proto snaží o maximalizaci své reprodukční úspěšnosti. U mnoha druhů se samci nepodílejí na výchově mláďat a maximalizují svoji reprodukční úspěšnost pářením s co největším počtem samic. V případech, kdy je kompetice o samice mezi samci malá a variabilita v reprodukční úspěšnosti mezi samci není příliš výrazná, využívají obvykle všichni samci jen jednu reprodukční strategii. Protikladem jsou druhy, u nichž jsou rozdíly v reprodukční úspěšnosti mezi samci výrazné. V takových případech často vznikají alternativní reprodukční strategie (Gross 1996, Shuster *et* Wade 2003). To, jakou taktiku si samci zvolí, pak závisí na řadě faktorů, například tělesné kondici samce (zdravotní stav, fyzická výdrž), intenzitě kompetice, dostupnosti reprodukčně aktivních samic nebo snadnosti jejich nalezení (přehled viz Brockmann 2008).

Typickým znakem reprodukčních událostí velkého množství druhů obojživelníků (zejména žab) je výrazně posunutý operativní poměr pohlaví ve prospěch samců (běžně 10:1) při zachování primárního poměru pohlaví 1:1. Tato situace vzniká rozdílem v počtu možných páření u obou pohlaví. Zatímco samice se obvykle (alespoň v mírném pásmu) během jedné reprodukční sezóny páří pouze jednou, samci se mohou pářit opakovaně. Zároveň tato situace umožňuje vznik výrazné variability v reprodukční

úspěšnosti. Zatímco neúspěšnější samci se páří s více samicemi, většina samců se nepáří vůbec. To vytváří na neúspěšné samce tlak, který se snaží vyřešit použitím alternativní reprodukční (pářící) taktiky.

U žab je nejběžnějším alternativním typem reprodukční strategie satelitní chování samců (Duellman *et* Trueb 1994; Halliday *et* Tejedo 1995). V tomto případě se samci s alternativní taktikou snaží potichu co nejvíce přiblížit k vokalizujícímu samci a pokoušejí se pářit se samicemi nalákanými právě vokalizací teritoriálního samce (Halliday *et* Tejedo 1995).

Halliday a Tejedo (1995) shrnuli tři možné situace, v nichž se samci uchylují k satelitní taktice. Podle hypotézy reprodukční kompetice („mating competition“) jsou satelitní samci méně kompetičně zdatní než samci vokalizující a pro zvolení příslušné taktiky je rozhodující poměr velikostí jednotlivých samců. Satelitním samcem se tedy stávají menší samci. Hypotéza pohlavního parazitizmu („sexual parasitism“) popisuje satelitní chování jako oportunní a závislé na relativní početnosti satelitních a vokalizujících samců. Satelitním samcem se v takovém případě stávají samci tehdy, když roste množství vokalizujících samců a zároveň klesá pravděpodobnost úspěšnosti při zvolení této taktiky. Podle poslední hypotézy energetických omezení („energetic constraints“) je zvolená strategie závislá na aktuální kondici samce, přičemž satelitní strategii volí samci s menším množstvím dostupné energie (tedy v horší kondici).

Řada studií již potvrdila menší velikost satelitních samců ve srovnání se samci vokalizujícími (Gerhardt 1982; Perrill *et al.* 1982; Moravec 1987, Arak 1988; Krupa 1989; Moravec 1995; Byrne *et* Roberts 2004; Leary *et al.* 2005). Mnoho literárních zdrojů tento rozdíl ale neprokázalo vůbec (Roble 1985; Perrill *et* Magier 1988; Sullivan 1989; Wogel *et al.* 2002). Satelitní chování je tak chápáno nejčastěji jako pasivní strategie, v podstatě ta nejlepší z nejhorsích možností. Naprostá většina těchto studií se ale nezabývala srovnáním velikosti samců, u nichž byli satelitní samci nalezeni, a těch, u nichž sateliti nebyli. Pouze u jedné populace ropuchy krátkonohé (*Epidalea calamita* Laurenti 1768) byla na dostatečně velkém vzorku potvrzena větší velikost samců, kteří byli satelity „parazitování“ (Arak 1988).

V práci **Berec a Bajgar (2011)** jsme na lokalitě na okraji Českých Budějovic sledovali populaci rosničky zelené (*Hyla arborea* Linnaeus 1759). Kromě jiného jsme zaznamenávali také výskyt a velikost satelitních samců a s nimi asociovaných samců



vokalizujících. Podařilo se nám nasbírat dostatečně velký soubor dat, abychom mohli posoudit otázku, zda je satelitní chování samců rosniček zelených opravdu zcela pasivní záležitostí. Podle našich výsledků jsou parazitovaní samci signifikantně větší než samci neparazitovaní. Jelikož samice rosniček zelených preferují samce s nižší dominantní frekvencí hlasu (tedy větší samce; viz Friedl *et* Klump 2006), přilákají tito samci více receptivních samic (Pröhl 2003; Humfeld 2008). Na základě našich výsledků lze tedy předpokládat, že si satelitní samec asociací s větším vokalizujícím samcem zvyšuje pravděpodobnost „ukradení“ samice. Satelitní taktika je tedy aktivní reprodukční strategií.

#### Literatura:

- Arak A. 1988 Callers and satellites in natterjack toad: evolutionarily stable decision rules. *Anim. Behav.* 36: 416-432.
- Berec M.**, Bajgar A. 2011. Choosy outsiders? Satellite males associate with sexy hosts in the European tree frog *Hyla arborea*. *Acta Zool. Acad. Sci. H.* 57: 247-254.
- Brockmann H.J. (ed) 2008. *Advances in the study of behavior*, vol. 38. Elsevier Science & Technology Books. San Diego, CA,
- Byrne P.G. & Roberts J.D. 2004. Intrasexual selection and group spawning in Quacking frogs (*Crinia georgiana*). *Behav. Ecol.* 15: 872-882.
- Duellman E.W. & Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Friedl W.H.P. & Klump G.M. 2006. Individual male calling pattern and male mating success in the European treefrog (*Hyla arborea*): is there evidence for directional or stabilizing selection on male calling behaviour?. *Ethology* 112: 116-126.
- Gerhardt H.C. 1982. Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): implications for mate choice. *Am. Zool.* 22: 581-595.
- Gross M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *TREE* 11: 92-98.
- Halliday T.R. & Tejedo M. 1995. Intrasexual selection and alternative mating behavior. In: Heatwole, H. (ed) *Amphibian Biology*. Vol. 2: Social Behaviour. Surrey, Beatty and Sons. NSW, Australia. Pp. 419-468.
- Humfeld S.C. 2008. Intersexual dynamics mediate the expression of satellite mating tactics: unattractive males and parallel preferences. *Anim. Behav.* 75: 205-215.
- Krupa J.J. 1989. Alternative mating tactics in the Great Plains toad. *Anim. Behav.* 37: 1035-1043.
- Leary C.J., Fox D.J., Shepard D.B. & Garcia A.P. 2005. Body size, age, growth and mating tactics in toads: satellite males are smaller but not younger than calling males. *Anim. Behav.* 70: 663-671.
- Moravec J. 1987. Sexual parasitism in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Věst. Čs. Spol. Zool.* 5: 193-198.
- Moravec J. 1995. Mating behaviour in *Hyla arborea*, II. Mate selection and male mating success. In: Lloret H. *et al.* (eds). *Scientia Herpetologica*: 203-307.
- Perrill S.A., Gerhardt H.C. & Daniel R.E. 1982. Mating strategy in male green treefrogs (*Hyla cinerea*): an experimental study. *Anim. Behav.* 30: 43-48.
- Perrill S.A. & Magier M. 1988. Male mating behavior in *Acris crepitans*. *Copeia* 1988: 245-248.

- Pröhl H. 2003. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the strawberry poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 109: 273-290.
- Roble S.M. 1985. Observations on satellite males in *Hyla chrysoscelis*, *Hyla picta* and *Pseudacris triseriata*. *J. Herp.* 19: 432-436.
- Shuster S.M. & Wade M.J. 2003. *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Sullivan B.K. 1989. Mating system variation in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*). *Ethology* 83: 60-68.
- Wogel H., Abrunhosa P.A. & Pombal J. P., Jr. 2002. Breeding activity of *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) in a temporary pond. *Iheringia, Zool.* 92: 57-70.

Strana 58-65:

Berec M. & Bajgar A. 2011. Choosy outsiders? Satellite males associate with sexy hosts in the European tree frog *Hyla arborea*. *Acta Zool. Acad. Sci. H.* 57: 247-254.

[http://actazool.nhmus.hu/57/3/azh\\_57\\_3\\_Berec.pdf](http://actazool.nhmus.hu/57/3/azh_57_3_Berec.pdf)

## **6. ONTOGENETICKÁ ZMĚNA POSTPRANDIÁLNÍ TERMOFILIE TRNOREPŮ SKALNÍCH**

Ektotermních obratlovců získávají většinu svého tělesného tepla z vnějších zdrojů (převážně ze Slunce) a jen minimální množství je vytvářeno metabolicky (Vitt *et Caldwell*, 2009). Z důvodu nerovnoměrného rozložení externích zdrojů tepla jsou jedinci nuceni měnit své stanoviště tak, aby udržovali tělesnou teplotu blízko svého teplotního optima, nebo alespoň v tolerovatelných mezích (Angilletta *et al.* 2002; Angilletta 2009). K optimálnímu průběhu řady fyziologických procesů jsou překvapivě vyžadovány teploty blízko horní nebo dolní hranice teplotní tolerance. Nedostatek stanovišť s vhodnými teplotními podmínkami pak může ovlivňovat růst, vývoj i životní projevy ektotermních druhů (Adolph *et Porter* 1993; Dorcas *et al.* 2004). Jeden z takových případů posunu optimální teploty těla souvisí s příjmem potravy.

Termínem postprandiální termofilie označujeme zvýšení preferované teploty těla v období těsně po příjmu potravy. Zpracování potravy může totiž být pro jedince náročné. Takový jedinec může být potenciálně pomalejší, což jej omezuje v dalších důležitých životních projevech, jako jsou antipredační chování nebo reprodukce. Zkrácením doby trávení potravy jedinec minimalizuje dobu, po kterou není schopen vykonávat optimálně všechny své funkce (Tattersall *et al.* 2004).

Ačkoliv se stále objevují pochybnosti o skutečném významu postprandiální termofilie ve volné přírodě (Blouin-Demers *et Weatherhead* 2001; Bovo *et al.* 2010;

Wall *et Shine* 2008), bylo toto chování zdokumentováno u širokého spektra obratlovců, zejména hadů, ale i ještěřů, krokodýlů, želv, ryb, obojživelníků, a dokonce i bezobratlých (přehled viz Wall *et Shine* 2008; Petersen *et al.* 2011).

Herbivorní ještěři obývající aridní prostředí představují obzvláště vhodný model pro studium postprandiální termofilie, a to hned ze dvou důvodů. První důvodem je složení potravy, neboť rostlinná potrava vyžaduje obecně delší čas trávení (Zimmerman *et Tracy* 1989) při vyšší teplotě těla (Tracy *et al.* 2005) než potrava živočišná. Optimalizace termoregulačního chování tak u této skupiny plazů může představovat velkou výhodu. Druhým důvodem je fakt, že pouštní biotop s typicky poměrně omezenou nabídkou potravních zdrojů nutí jedince redukovat výdej energie v obdobích nedostatku potravy, protože náklady na udržování vysoké tělesné teploty jsou velké (Zimmerman *et Tracy* 1989; Zari 1996). Trávení herbivorních druhů je tedy v takových podmínkách silně ovlivňováno teplotou prostředí.

Trnorep skalní (*Uromastyx acanthinura* Bell 1825) obývá pouštní a polopouštní biotopy v severní části afrického kontinentu od Maroka (a pravděpodobně i Mauretánie) po Egypt a severní Súdán (Uetz 2011). Jedná se o denní heliotermní druh agamy s vrcholem aktivity při teplotách prostředí mezi 30 a 40°C. Dorůstá maximální velikosti těla (bez ocasu) 25 cm (max. celková délka 40 cm) a hmotnosti až 600 g. V přírodě se trnorepi živí téměř výhradně rostlinami a jejich částmi, zejména trávami a nízkými keři (Schleich *et al.* 1996).

Předpokladem práce **Berec *et al.* (2014)** tedy bylo, že trnorep skalní bude preferovat jiné teploty v období hladu a v období nasycení. Jelikož je průměrná rychlost metabolismu korelována u tohoto druhu s velikostí jedince (Zari 1991; 1996), analyzovali jsme také vztah mezi pozorovaným termoregulačním chováním a velikostí těla. Předpokládali jsme, že větší jedinci kompenzují svou velikost těla preferováním vyšších teplot.

Naše výsledky dokládají statisticky významné zvýšení preferované tělesné teploty v období po nasycení jedince. Detailní analýza datového souboru ukázala navíc dosud nezjištěný ontogenetický faktor, který hraje roli v termoregulačním chování trnorepa skalního. Podle předpokladu roste rozdíl mezi preferovanou teplotou těla před nasycením a po nasycení s velikostí jedince. Tento vztah ale není lineární, ale skokově se mění při velikosti těla jedince přibližně 15 cm. Zatímco pod touto hranicí byl rozdíl

před nasycením a po něm nezjistitelný, při velikosti nad 15 cm byl již statisticky průkazný. Podle naší hypotézy může být změna v termoregulačním chování způsobena společnou evoluční historií s predátorem (pravděpodobně nějaký druh hada), jehož velikost mu umožňuje konzumovat jedince právě do velikosti 15 cm. Větší jedinci pak již nejsou v chování přítomností predátora limitováni a mohou tak již optimálně termoregulovat svou tělesnou teplotu.

#### Literatura:

- Adolph S.C., Porter W.P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *Am. Nat.* 142: 273-295.
- Angilletta M.J. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta M.J., Jr., Niewiarowski P.H., Navas C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27: 249-268.
- Berec M.**, Stará Z., Poláková S. 2014. Relation between body-size and thermoregulation behavior: postprandial thermophily in spiny-tailed agama, *Uromastix acanthinura* Bell. *Pol. J. Ecol.* 62: 139-145.
- Blouin-Demers G., Weatherhead P.J. 2001. An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *J. Anim. Ecol.* 70: 1006-1013.
- Bovo R.P., Marques O.A.V., Andrade D.V. 2010. Does gestation or feeding affect the body temperature of the golden lancehead, *Bothrops insularis* (Squamata: Viperidae) under field conditions? *Zoologia* 27: 973-978.
- Dorcas M.E., Hopkins W.A., Roe J.H. 2004. Effects of body mass and temperature on standard metabolic rate in the eastern diamondback rattlesnake (*Crotalus adamanteus*). *Copeia* 2004: 145-151.
- Petersen A.M., Chin W., Feilich K.L., Jung G., Quist J.L., Wang J., Ellerby D.J. 2011. Leeches run cold, then hot. *Biol. Lett.* 7: 941-943.
- Schleich H.H., Kastle W., Kabisch K. 1996. *Amphibians and Reptiles of North Africa: Biology, Systematics, Field Guide*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Tattersall G.J., Milson W.K., Abe A.S., Brito S.P., Andrade D.V. 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *J. Exp. Biol.* 207: 579-585.
- Tracy C.R., Flack K.M., Zimmerman L.C., Espinoza R.E. 2005. Herbivory imposes constraints on voluntary hypothermia in lizards. *Copeia* 2005: 12-19.
- Uetz P. 2011. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>. Accessed August 3, 2011.
- Vitt L.J., Caldwell J.P. 2009. *Herpetology*. Academic Press, New York, 736 pp.
- Wall M., Shine R. 2008. Post-feeding thermophily in lizards (*Lialis burtonis* Gray, Pygopodidae): laboratory studies can provide misleading results. *J. Therm. Biol.* 33: 274-279.
- Zari T.A. 1991. The influence of body mass and temperature on the standard metabolic rate of the herbivorous desert lizard, *Uromastix microlepis*. *J. Therm. Biol.* 16: 129-133.
- Zari T.A. 1996. Effects of body mass and temperature on standard metabolic rate of the herbivorous Desert Lizard *Uromastix philbyi*. *J. Arid. Environ.* 33: 457-461.
- Zimmerman L.C., Tracy C.R. 1989. Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. *Physiol. Zool.* 62: 374-409.

Strana 69-75:

Berec M., Stará Z. & Poláková S. 2014. Relation between body-size and thermoregulation behavior: postprandial thermophily in spiny-tailed agama, *Uromastyx acanthinura* Bell. Pol. J. Ecol. 62: 139-145.

<https://doi.org/10.3161/104.062.0113>

## **7. OVLIVŇUJE PŘÍTOMNOST INVAZNÍ ŽELVY NÁDHERNÉ AKTIVITU PULCŮ SKOKANA HNĚDÉHO?**

Invazní druhy rostlin i živočichů se v současném globalizovaném světě stávají běžnou součástí suchozemských i vodních ekosystémů. U řady invazních druhů již byl zaznamenán nebo je alespoň velmi pravděpodobný jejich negativní vliv na autochtonní druhy. Důležitost problému dokládá i stále rostoucí objem publikací na toto téma (např. Cox 2004; DAISIE 2009; Rotherham *et Lambert* 2011; Parker *et al.* 2013). Bylo popsáno mnoho způsobů vlivu, jako například výskyt nových nemocí, nárůst predčního tlaku, hybridizace s původními druhy, změny složení společenstev nebo dokonce vymizení či vyhubení původních druhů (Cox 2004; Kraus 2009; Paolucci *et al.* 2013).

Kromě přímého vlivu na schopnost přežití původních druhů mohou invazní druhy ovlivňovat druhy původní i nepřímo změnami jejich typických vzorců chování a životních projevů (Griffiths *et al.* 1998; Cadi *et Joly* 2004; Almeida *et al.* 2011; Lenda *et al.* 2013). Řada takovýchto změn i s jejich následky byla zdokumentována i u larev obojživelníků. Výskyt invazního druhu snižuje pohybovou aktivitu a vede tak k zvýšení pravděpodobnosti ulovení predátorem. Zároveň z důvodu úzkého propojení pohybové aktivity larev obojživelníků a množství přijaté potravy rostou larvy pomaleji a metamorfují buď v menší velikosti, nebo později. Tyto jevy nepřímo snižují fitness jedinců (Bulen *et Distel* 2011; García-Muñoz *et al.* 2011).



Přirozeným areálem želvy nádherné (*Trachemys scripta* Wied-Neuwied 1839) jsou jezera a pomalu tekoucí řeky Spojených států amerických od jihovýchodní Virginie po severní část Floridy (Ernst *et* Lovich 2009). Tato želva je velmi oblíbeným druhem v zájmových chovech. Mezi lety 1989-1997 bylo ze Spojených států exportováno 52 miliónů jedinců (Scalera 2009). Vedlejším důsledkem zájmového chovu se tak tento druh velmi často dostává (ať už záměrně nebo náhodou) do volné přírody, mimo areál svého přirozeného výskytu. Její výskyt byl zaznamenán na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy (Kraus 2009) a v řadě zemí se již úspěšně rozmnožuje (Francie: Cadi *et* Joly 2003; Itálie: Ficetola *et al.* 2002; Španělsko: Ramsay *et al.* 2007).

Nepříznivé dopady výskytu uniklých nebo introdukovaných želv nádherných byly opakovaně doloženy z mnoha míst jejího nepůvodního výskytu. Želvy nádherné dokážou vykompetovat původní druhy želv z vhodných míst na vyhřívání (Cadi *et* Joly 2003; Kaltenecker 2006; Polo-Cavia *et al.* 2010), což může vést ke zpomalení růstu a vyšší mortalitě konkurenčně méně zdatného druhu (Cadi *et* Joly 2004). Už pouhá přítomnost chemické stopy (kairomony) po želvách nádherných může vést k tomu, že se těmto místům původními druhy želv vyhýbají (Polo-Cavia *et al.* 2009).

Nebezpečí výskytu želvy nádherné jsou si orgány ochrany přírody v poslední době dobře vědomy, což vedlo v roce 1997 k zákazu dovozu tohoto druhu do Evropské unie. I tak se ale v přírodě stále objevují další jedinci, ať už to jsou jedinci dovezení v době před tímto zákazem, nebo jejich mláďata. V České republice je výskyt želvy nádherné zjišťován již několik desetiletí s výrazným nárůstem od roku 2001. V letech 2002-2011 byl již tento druh zjištěn na 19% mapovacích kvadrátů (Brejcha 2015). Prozatím nebylo na našem území zaznamenáno úspěšné rozmnožení, i tak ale přítomnost druhu může výrazně ovlivňovat přirozené životní projevy původní fauny. Jednou z potenciálně rizikových skupin jsou obojživelníci.

Želvy nádherné jsou potravní oportunističtí všežravci a v jejich jídelníčku se objevují i obojživelníci ve všech stádiích jejich vývoje (Ernst *et* Lovich 2009). Mnoho studií chování larev obojživelníků dokládá schopnost velmi rychlé a výrazné reakce na přítomnost chemických látek predátora v prostředí (Kats *et* Dill 1998; Maher *et al.* 2013). Tyto reakce zahrnují změny v pohybové aktivitě, morfologické změny (Hossie *et* Murray 2012) nebo změny metabolismu (Barry *et* Syal 2013). Takové reakce se ale mohou týkat jen druhů, které mají dlouhodobější evoluční zkušenost společného výskytu se želvou nádhernou. Řada studií totiž ukazuje absenci reakce naivních pulců

na přítomnost neznámého predátora (Kiesecker *et* Blaustein 1997; Polo-Cavia *et al.* 2010).

Cílem našeho výzkumu v práci **Berec *et al.* (2016)** bylo dokumentovat schopnost reakce pulců našeho skokana hnědého (*Rana temporaria* Linnaeus 1758) na přítomnost chemických látek želvy nádherné. Zaměřili jsme se na změny v pohybové aktivitě jako jednoho z typů antipredační strategie pulců, a to konkrétně měřením doby strávené plaváním. Tento přístup je v mnoha studiích vcelku rutinním řešením. V našem případě jsme však poprvé na světě monitorovali pohyb pulců pomocí kontinuálního záznamu jejich chování speciální kamerou a příslušným softwarem. Díky tomu jsme byli schopni popsat nejen celkovou dobu pohybu pulců, průměrnou rychlost v jakémkoliv daném časovém úseku, ale zcela poprvé i tvar trajektorie, po níž se pulci během experimentu pohybovali. Z výsledků vyplývá, že pulci v případě přítomnosti kairomonů želvy nádherné výrazně snižovali svou pohybovou aktivitu (měřeno jako celková uplavaná vzdálenost). Tato reakce je ale zřejmá pouze v případě, kdy pulci neměli kontakt (vizuální ani chemický) s jinými jedinci svého druhu. Pokud byli pulci v kontaktu, byla jejich pohybová aktivita stejná v prostředí s kairomony i bez nich. Zcela novým poznatkem je fakt, že snížení pohyblivosti pulců v přítomnosti kairomonů bylo spojeno též se změnou trajektorie jejich pohybu. Pulci v takovéto situaci volili více „klikatou“ trajektorii než jedinci ve vodě bez kairomonů. Jak snižování pohybové aktivity, tak i změna trajektorie jsou jistě faktory, které vedou ke snížení množství přijaté potravy a mohou se odrazit na růstové rychlosti jedinců. Zda a jakou měrou tomu tak je, je předmětem probíhajícího výzkumu.

#### Literatura:

- Almeida E., Nunes A., Andrade P., Alves S., Guerreiro C. & Rebelo R. 2011. Antipredator responses of two anurans towards native and exotic predators. *Amph.-Rep.* 32: 341-350.
- Barry M.J. & Syal S. 2013. Metabolic responses of tadpoles to chemical predation cues. *Hydrobiologia* 700: 267-276.
- Berec M.**, Klapka V. & Zemek R. 2016: Effect of an alien turtle predator on movement activity of European brown frog tadpoles. *Ital. J. Zool.* 83: 68-76.
- Brejcha J. 2015. Želva nádherná - aktuální status druhu v České republice. In: Moravec J. (ed). *Plazi (Reptilia)*. Academia, Praha, Česká republika. Pp. 445-448.
- Bulen B.J. & Distel C.A. 2011. Carbaryl concentration gradients in realistic environments and their influence on our understanding of the tadpole food web. *Arch. Environ. Con. Tox.* 60: 343-350.
- Cadi A. & Joly P. 2003. Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Can. J. Zool.* 81: 1392-1398.

- Cadi A. & Joly P. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiv. Conserv.* 13: 2511-2518.
- Chivers D.P., Wildy E.L., Kiesecker J.M. & Blaustein A.R. 2001. Avoidance response of juvenile pacific treefrogs to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. *J. Chem. Ecol.* 27: 1667-1676.
- Cox G.W. 2004. Alien species and evolution: the evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species. Island Press, Washington, USA.
- DAISIE. 2009. Handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht.
- Ernst C.H. & Lovich J.E. 2009. Turtles of the United States and Canada. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Ficetola G.F., Monti A. & Padoe-Schippoa E. 2002. Prima segnalazione di riproduzione di *Trachemys scripta elegans* nel Delta del Po. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Ferrara* 5: 125-128.
- García-Muñoz E., Guerrero F. & Parra G. 2011. Larval escape behavior in anuran amphibians as a wetland rapid pollution biomarker. *Mar. Freshw. Behav. Phy.* 44: 109-123.
- Griffiths R.A., Schley L., Sharp P.E., Dennis J.L. & Roman A. 1998. Behavioural responses of Mallorcan midwife toad tadpoles to natural and unnatural snake predators. *Anim. Behav.* 55: 207-214.
- Hossie T.J. & Murray D.L. 2012. Assessing behavioural and morphological responses of frog tadpoles to temporal variability in predation risk. *J. Zool.* 288: 275-282.
- Kaltenegger D. 2006. Die heimische Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) und die zunehmende Problematik durch illegal ausgesetzte Rotwangen-Schmuckschildkröten (*Trachemys scripta elegans*). *Österreichs Fischerei* 59: 93-97.
- Kats L.B. & Dill L.M. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5: 361-394.
- Kiesecker J.M. & Blaustein A.R. 1997. Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology* 78: 1752-1760.
- Kraus F. 2009. Alien reptiles and amphibians: a scientific compendium and analysis. Springer, Dordrecht.
- Lenda M., Witek M., Skorka P., Moron D. & Woyciechowski M. 2013. Invasive alien plants affect grassland ant communities, colony size and foraging behaviour. *Biol. Invasions* 15: 2403-2414.
- Maher J.M., Werner E.E. & Denver R.J. 2013. Stress hormones mediate predator-induced phenotypic plasticity in amphibian tadpoles. *Proc. Roy. Soc. B - Biol. Sci.* 280: 2012-3075.
- Paolucci E.M., MacIsaac H.J., & Ricciardi A. 2013. Origin matters: alien consumers inflict greater damage on prey populations than do native consumers. *Divers. Distrib.* 19: 988-995.
- Parker J.D., Torchin M.E., Hufbauer R.A., Lemoine N.P., Alba C., Blumenthal D.M., Bossdorf O., Byers J.E., Dunn A.M. & Heckman R.W. 2013. Do invasive species perform better in their new ranges? *Ecology* 94: 985-994.
- Polo-Cavia N., Gonzalo A., López P. & Martín J. 2010. Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naïve anuran tadpoles. *Anim. Behav.* 80: 461-466.
- Polo-Cavia N., Lopez P., & Martin J. 2009. Interspecific differences in chemosensory responses of freshwater turtles: consequences for competition between native and invasive species. *Biol. Invasions* 11: 431-440.
- Ramsay N.F., Ng P.K.A., O'Riordan R.M., & Chou L.M. 2007. The red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) in Asia: a review. In: Gherardi, F (ed). *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats*. Springer, Dordrecht. Pp. 161-174.
- Rotherham I.D. & Lambert R.A. 2011. Invasive and introduced plants and animals: human perceptions, attitudes, and approaches to management. Earthscan, Washington, DC.
- Scalera R. 2009. *Trachemys scripta* (Schoepff), common slider (Emydidae, Reptilia). In DAISIE (ed), *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht. P. 374.

Strana 80-88:

Berec M., Klapka V. & Zemek R. 2016: Effect of an alien turtle predator on movement activity of European brown frog tadpoles. *Ital. J. Zool.* 83: 68-76.

<https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1139195>

## **8. DYNAMIKA VYTVÁŘENÍ PROSTOROVÉ STRUKTURY**

### **LEKU ROSNIČKY ZELENÉ**

Jedinci většiny druhů obojživelníků tráví převážnou část roku, resp. sezóny osamoceně či s minimálními kontakty s ostatními jedinci vlastního druhu. Situace se ale radikálně mění v období rozmnožování, kdy se mnoho jedinců setkává na místech vhodných k rozmnožování. Samci řady druhů v tomto období nehájí teritoria, ale spoléhají na svou fyzickou převahu během krátkých a intenzivních soubojů o samice (scramble competition; Duellman *et* Trueb 1994). Opačnou strategii volí samci jiných druhů, kteří teritoria obhajují a lákají do nich jednotlivé samice pomocí akustických nebo optických podnětů (Wells 2007).

Teritoria samců mohou mít různou podobu, a to jak do velikosti nebo vzájemné polohy, tak do času, který samci tráví jejich obhajobou. V teritoriu může proběhnout celá reprodukce od námluv až po naklazení vajec, ale teritorium může také sloužit pouze pro některou fázi rozmnožování, nejčastěji právě přilákání samice (Wells 2007). V reprodukčním systému zvaném „lek“ (ze švédského slova pro hru) samci v typickém případě obsazují a obhajují pouze velmi malá teritoria ve vizuálním či akustickém dosahu s teritorií jiných samců (Höglund *et* Alatalo 1995). Takový systém se vyskytuje u mnoha druhů obojživelníků, ale i u ryb (např. cichlida *Astatotilapia burtoni* Günther 1894), plazů (např. leguán mořský *Amblyrhynchus cristatus* Bell 1825), ptáků (např. tetřívka obecná *Tetrao tetrix* Linnaeus 1758), savců (např. jelen evropský *Cervus elaphus* Linnaeus

1758), a výjimkou není ani u řady bezobratlých. Pokud se sousední či procházející samec přiblíží k teritoriu rezidenta příliš blízko, dochází k fyzické obraně místa. V případě lekových druhů žab slouží teritorium pouze k vokalizaci a výběru samice, ostatní rozmnožovací aktivity probíhají již mimo něj. Pro lekový reprodukční systém je tedy typický silný samičí výběr, při němž samice v počáteční fázi rozmnožovacího období procházejí jedním nebo několika leky a vybírají si reprodukčního partnera podle jeho pozice v leku (Höglund *et Alatalo* 1995).

Překvapivě bylo dosud publikováno jen několik málo studií, které se zabývaly strukturou leku a jeho prostorovou a časovou dynamikou (Emlen 1976, Tárano 2009), ačkoliv je tento reprodukční systém znám u mnoha druhů žab (Wells 2007). Znalosti těchto faktorů jsou ale velmi důležité k pochopení reprodukční dynamiky populací, neboť pozice samce v leku může významně ovlivňovat jeho reprodukční úspěšnost (Arita & Kaneshiro 1985; Kokko *et al.* 1998; Howard *et al.* 2011). Důležitým faktorem ale současně je i velikost samce, neboť samice většiny druhů preferují při výběru větší jedince (Wells 2007).

V práci **Berec (2017)** jsem publikoval výsledky výzkumu prostorové a časové dynamiky lekového uspořádání samců na modelu rosničky zelené (*Hyla arborea* Linnaeus 1759). Zvláště jsem se zaměřil na vztah pohybové aktivity samců v leku během reprodukčního období a jejich velikosti. Ta byla použita jako zástupný faktor pro věk.

Na lokalitě na okraji Českých Budějovic se během sezóny podařilo odchytnout, změřit a individuálně označit celkem 188 samců rosničky zelené. U 56% z nich byl jedinec na lokalitě odchycen opakovaně (2-6krát). Ze záznamů přesných pozic těchto jedinců bylo možné analyzovat pohybovou aktivitu v rámci lekového uspořádání. Výsledky ukázaly, že pohybová aktivita je alespoň do určité míry závislá na velikosti jedince – ta s rostoucí velikostí samce pro celý datový soubor klesá. Větší samci se tedy mezi odchyty přesunuli na menší vzdálenost než samci menší. Při detailní analýze vztah uražené vzdálenosti a velikosti mezi prvním a druhým odchytům samce je výše uvedený vztah zjevný, s následujícími odchytmi však již nebyla uražená závislost závislá na velikosti samce, neboť se zkracuje vzdálenost uražená menšími samci. Zdá se tedy, že lek je u rosniček zelených formován následujícím způsobem: větší (a tedy starší) samci nacházejí (nebo obhajují) vhodnější teritoria v centrální části leku rychleji. Menší samci pak vzhledem ke konkurenci větších samců obsazují teritoria horší, více na jeho okraji, což jim trvá delší dobu než větším samcům. Lek se tak tvoří od středu k okrajům. Otázkou

zůstává, zda je rychlost obsazení kvalitnějších teritorií výsledkem vyšší konkurenceschopnosti větších samců nebo jejich zkušeností s lokalitou z předcházejících sezón.

#### Literatura:

- Arita L.H. & Kaneshiro K.Y. 1985. The dynamics of the lek system and mating success in males of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wied.). Proc. Hawaii. Entomol. Soc. 25: 39-48.
- Berec M.**, 2017: Where is my place? Quick chorus structure assembly in the European tree frog. Acta Herpetol. 12: 109-112.
- Duellman W.E. & Trueb L. 1994. Biology of amphibians. John Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Emlen S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 283-313.
- Höglund J. & Alatalo R.V. 1995. Leks. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Howard D.R., Lee N., Hall C.L. & Mason A.C. 2011. Are centrally displaying males always the centre of female attention? Acoustic display position and female choice in a lek mating subterranean insect. Ethology 117: 199-207.
- Kokko H., Lindström J., Alatalo R.V. & Rintamäki P.T. 1998. Queuing for territory positions in the lekking black grouse (*Tetrao tetrix*). Behav. Ecol. 9: 376-383.
- Sæther S.A., Baglo R., Fiske P., Ekblom R., Höglund J. & Kålås J.A. 2005. Direct and indirect mate choice on leks. Am. Nat. 166: 145-157.
- Tárano Z. 2009. Structure of transient vocal assemblages of *Physalaemus fischeri* (Anura, Leiuperidae): Calling site fidelity and spatial distribution of males. S. Am. J. Herp. 4: 43-50.
- Wells K.D. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press, Chicago.

Strana 92-95:

Berec M. 2017: Where is my place? Quick chorus structure assembly in the European tree frog.  
Acta Herpetol. 12: 109-112.

[https://doi.org/10.13128/Acta\\_Herpetol-19155](https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-19155)



## **9. OBOJŽIVELNÍCI V ČESKÝCH ZOOLOGICKÝCH ZAHRADÁCH - *EX-SITU* MANAGEMENT**

Úbytek biologické rozmanitosti, měřený jako počet extinkčních událostí, je jedním z potencionálně nejvážnějších problémů, jemuž ochrana přírody v současné době čelí. Vymírání druhů je klíčovou složkou probíhající změny biodiverzity a může významně ovlivnit fungování ekosystémů. Recentní odhady rychlosti vymírání jsou několikanásobně vyšší než jakékoli známé hodnoty za posledních 100 000 let (Ceballos *et al.* 2010; Stork 2010). Pro stav poukazující na tento rozsah extinkce se vžil populární výraz "šesté masové vymírání", a odhaduje se, že rozsah tohoto vymírání může být podobný všem pěti předchozím doloženým událostem hromadného vyhynutí v historii Země (Wake *et Vredenburg* 2008; Barnosky *et al.* 2011). Alarmujícím tempu ztráty globální biodiverzity je věnována stále větší pozornost (Pimm *et Jenkins* 2010, Barnosky *et al.* 2011). Zdokumentovaná čísla úbytku druhů a populací jsou navíc pravděpodobně podhodnocena, protože většina druhů dosud nebyla ani formálně popsána (Dirzo *et Raven* 2003).

Obojživelníci jsou z hlediska úbytku biodiverzity jedněmi z nejvíce ohrožených obratlovců. Nejméně třetina z cca 7800 žijících druhů obojživelníků je klasifikovaných jako ohrožených (Hoffman *et al.* 2010), přičemž u 42% recentních druhů došlo k znatelnému poklesu velikosti populací (Stuart *et al.* 2004; Wake *et Vredenburg* 2008; Whittaker *et al.* 2013). Navíc 165 druhů obojživelníků vymizelo a 39 z nich již bylo

prohlášeno za vyhynulé nebo vyhynulé v přírodě, přičemž populace jsou udržovány pouze v zajetí (AmphibianArk 2013). Současná rychlost vymírání obojživelníků je podle posledních informací o čtyři řády vyšší než přirozená rychlost vymírání (Alroy 2015). Skutečný stav ale může být ještě horší, neboť u řady druhů informace o jejich stavu chybí a trendy v jejich početnosti tak nelze posoudit (Nori *et al.* 2015). Je velmi nepravděpodobné, že se tato situace zlepší bez okamžitých a účinných ochranných iniciativ (Biega *et al.* 2017).

Jednou z iniciativ, jejíž aktivity by měly vést k zastavení úbytku obojživelníků, je Amphibian Conservation Action Plan (ACAP), který se snaží sjednotit cíle mezinárodní ochrany obojživelníků a vědeckého výzkumu (Gascon *et al.* 2007). Tento plán realisticky hodnotí obtížnost dosažení těchto cílů ve volné přírodě (neschopnost rychlé změny v úbytku životního prostředí, zrychlování klimatické změny, šíření infekčních nemocí) a na základě těchto faktů klade velký důraz na druhovou ochranu *ex-situ*. Iniciativa Amphibian Ark byla pověřena úkolem zaměřit se na cíle ACAP a koordinovat činnost celosvětových i regionálních ochranných aktivit s důrazem na druhy, jejichž ochrana *in-situ* je obtížná nebo nemožná (Zippel *et al.* 2011).

K významným rolím zoologických zahrad patří, nebo by alespoň měla patřit, účast na ochraně živočišných druhů ohrožených vyhynutím (Fa *et al.* 2014, Gusset *et al.* 2014), a to včetně obojživelníků (Dawson *et al.* 2016; Murphy *et al.* 2017). Celosvětově se již zoologické zahrady významně podílely na záchraně 17 z 68 vyhubením ohrožených druhů obratlovců (Hoffman *et al.* 2010; Conde *et al.* 2011) a jsou třetím největším finančním podporovatelem ochrany ohrožených druhů skrz zastřešující organizaci World Association of Zoos and Aquariums (WAZA) (Gusset *et al.* 2011). Několik nedávno publikovaných studií ale naznačuje, že zoologické zahrady vždy nenaplnují svůj ochranný potenciál a soubor chovaných druhů podléhá několika odlišným vlivům (Frynta *et al.* 2013; Fa *et al.* 2014; Martin *et al.* 2014). Ze všech taxonomických skupin obratlovců jsou to právě obojživelníci, kteří jsou proporčně vzhledem k jejich početnosti nejvíce opomíjenou skupinou v kolekcích zoologických zahrad. Konkrétně jen 3% (56 druhů) ze všech globálně ohrožených druhů je chováno v některé zoologické zahradě, zatímco u savců tento podíl činí 23%, u plazů 22% a u ptáků 16% (Conde *et al.* 2011; 2013). Přitom jsou obojživelníci (až na několik málo výjimek; viz Tapley *et al.* 2015) vhodnými a na prostor i na provoz vzhledem k jiným skupinám relativně nenáročnou

skupinou. Tento stav je vzhledem ke kritické situaci populací několika desítek druhů obojživelníků alarmující.

Hlavním omezení chovu v zajetí je velikost *ex-situ* populací (Leus *et al.* 2011; Gippoliti 2012). Ačkoli zoologické zahrady mají v mnoha případech implementovány genetické a demografické parametry ve svých záchranných programech, často nedokážou dlouhodobě udržet životaschopné populace (Earnhardt *et al.* 2001; Frankham *et al.* 2010). Zřízení *ex-situ* populací přitom může uchránit ohrožené druhy před bezprostředním vyhynutím, tyto populace mohou sloužit jako zdroj pro doplnění volně žijících populací nebo pro výzkum ochrany přírody a vývoji metodik, které lze použít při odhalování příčin ohrožení, jimž čelí konkrétní druhy ve volné přírodě.

Specialisté z příslušných pracovních skupin v rámci IUCN a odborníci z Evropské asociace zoologických zahrad a akvárií (EAZA) vyhlásili rok 2008 „Rokem žáby“ („The Year of the Frog“) (Pavajeau *et al.* 2008). Hlavními cíli této kampaně bylo zvyšovat informovanost o probíhající globální krizi obojživelníků a podpořit financování *ex-situ* programů potřebných ke zmírnění stávající situace. Každý institucionální člen WAZA a regionální zoologické zahrady a akvária byl vyzván k účasti v kampani organizováním aktivit a expozic souvisejících se životem obojživelníků. V práci **Berec *et al.* (2017)** jsme se zaměřili na vyhodnocení úspěšnosti akce „The Year of the Frog“ v českých zoologických zahradách. Na základě výročních zpráv jsme zaznamenávali počet druhů a jedinců obojživelníků chovaných v zoologických zahradách v období čtyř let před a po vyhlášení akce, jejich reprodukční úspěšnost a kategorii ohrožení podle IUCN. V celém sledovaném období se v kolekcích českých zoologických zahrad objevilo 122 druhů obojživelníků z 21 čeledí. Z našich výsledků vyplývá, že ačkoliv se počet chovaných druhů i jedinců obojživelníků zvyšuje, statisticky je rozdíl z období před a po vyhlášení akce v obou případech nevýznamný. Rovněž podíl rozmnožovaných druhů je vzhledem k jejich celkovému počtu poměrně nízký (19%). Z hlediska hodnocení je ale nejdůležitějším výsledkem fakt, že zoologické zahrady u nás chovají druhy z ochrannářského významu nedůležité mnohem více, než by odpovídalo jejich podílu podle kategorií IUCN. Výběr druhů obojživelníků v českých zoologických zahradách tak odráží mnohem více jejich dostupnost na trhu a atraktivitu pro návštěvníka, než aktuální potřeby ochrany přírody.

## Literatura:

- Alroy J. 2015. Current extinction rates of reptiles and amphibians. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 112: 13003-13008.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire, J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B. & Ferrer E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51-57.
- Berec M**, Šindelářová M, Bagaturov MF, 2017: Amphibians in Czech zoological gardens - trends and implications for conservation. *Biologia*, in press.
- Biega A., Greenberg D.A., Mooers A.O., Jones O.R. & Martin T.E. 2017. Global representation of threatened amphibians ex situ is bolstered by non-traditional institutions, but gaps remain. *Anim. Conserv.* 20(2): 113-119.
- Ceballos G., García A. & Ehrlich P.R. 2010. The sixth extinction crisis. Loss of animal populations and species. *J. Cosmol.* 8: 1821-1831.
- Conde D.A., Flesness N., Colchero F., Jones O.R., Scheuerlein A. 2011. An emerging role of zoos to conserve biodiversity. *Science* 331: 1390-1391.
- Conde D.A., Colchero F., Gusset M., Pearce-Kelly P., Byers O., Flesness N., Browne R.K. & Jones O.R. 2013. Zoos through the lens of the IUCN Red List: a global metapopulation approach to support conservation breeding programs. *PLOS ONE* 8: e80311.
- Dawson J., Patel F., Griffiths R.A. & Young R.P. 2016. Assessing the global zoo response to the amphibian crisis through 20-year trends in captive collections. *Conserv. Biol.* 30: 82-91.
- Dirzo R. & Raven P.H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Res.* 28: 137-167.
- Earnhardt J.M., Thompson S.D. & Marhevsky E.A. 2001. Interactions of target population size, population parameters and program management on viability of captive populations. *Zoo Biol.* 20: 169-183.
- Fa J. E., Gusset M., Flesness N. & Conde D. A. 2014. Zoos have yet to unveil their full conservation potential. *Anim. Conserv.* 17: 97-100.
- Frankham R. 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biol. Conserv.* 143: 1919-1927.
- Frynta D., Lišková S., Bultmann S. & Burda H. 2010. Being attractive brings advantages: the case of parrot species in captivity. *PLOS ONE* 5: e12568.
- Gascon C., Collins J.P., Moore R.D., Church D.R., McKay J.E. & Mendelson III J.R. (eds). 2007. Amphibian Conservation Action Plan. Proceedings: IUCN/SSC Amphibian Conservation Summit 2005, IUCN.
- Gippoliti S. 2012. Ex situ conservation programmes in European zoological gardens: Can we afford to lose them? *Biodivers. Conserv.* 21: 1359-1364.
- Gusset M. & Dick G. 2011. The global reach of zoos and aquariums in visitor numbers and conservation expenditures. *Zoo Biology* 30: 566-569.
- Gusset M., Fa J.E. & Sutherland W.J. 2014. A horizon scan for species conservation by zoos and aquariums. *Zoo Biology* 33: 375-380.
- Hoffman M., et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330: 1503-1509.
- Leus K., Traylor-Holzer K. & Lacy R.C. 2011. Genetic and demographic population management in zoos and aquariums: recent developments, future challenges and opportunities for scientific research. *Int. Zoo Yearb.* 45: 213-225.
- Martin T.M., Lurbiecki H., Joy J.B. & Mooers A.O. 2014. Mammal and bird species held in zoos are less endemic and less threatened than their close relatives not held in zoos. *Anim. Conserv.* 17: 89-96.
- Murphy J.B. & Gratwicke B. 2017. History of Captive Management and Conservation Amphibian Programs Mostly in Zoos and Aquariums. Part I - Anurans. *Herp. Rev.* 48: 241-26.
- Nori J. & Loyola R. 2015. On the worrying fate of Data Deficient amphibians. *PLOS ONE*, 10: e0125055.
- Pavajeau L., Zippel K.C., Gibson R. & Johnson K. 2008. Amphibian ark and the 2008 year of the frog campaign. *Int. Zoo Yearb.* 42: 24-29.
- Pimm S.L. & Jenkins C.N. 2010. Extinctions and the practice of preventing them. Chapter 10. In: Sodhi N.S. & Ehrlich P.R. (eds). *Conservation Biology for All*. Oxford Scholarship Online. Pp. 181-198.
- Stork N.E. 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodivers. Conserv.* 19: 357-371

- Stuart S.N., Chanson J.S., Cox N.A., Young B.E., Rodrigues A.S., Fischman D.L. & Waller R.W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Wake D.B. & Vredenburg V.T. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105 (Suppl. 1): 11466-11473.
- Whittaker K., Koo M.S., Wake D.B. & Vredenburg V.T. 2013. Global declines of amphibians. In: Levin, S.A. (ed). *Encyclopedia of biodiversity*. Waltham: Academic Press. Pp. 691-699.
- Zippel K., Johnson K., Gagliardo R., Gibson R., McFadden M., Browne R., ... & Townsend E. 2011. The Amphibian Ark: a global community for ex situ conservation of amphibians. *Herp. Conserv. Biol.* 6: 340-352.

Strana 101-119:

Berec, M., Šindelářová, M. & Bagaturov, M. F. 2017. Amphibians in Czech zoological gardens—trends and implications for conservation. *Biologia* 72(11), 1347-1354.

<https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0142>

## 10. SOUHRN

- Na základě vytvořeného prostorově explicitního dvoupohlavního individuálně orientovaného modelu, odvozeného prostorově homogenního modelu a dostupných dat rozsahů inkubačních teplot dvou druhů želv s teplotně závislým určením pohlaví jsme zjistili, že již pouhá změna teploty prostředí o dva, respektive jeden stupeň Celsia by vedla ke změně poměru pohlaví ve zkoumaných populacích a jejich následnému vymření (**Berec *et al.* 2001**).
- Při dodržení všech předpokladů modelu optimálního výběru potravy sýkory koňadry v potravních experimentech nikdy zcela nevykloučily méně profitabilní kořist ze svého jídelníčku a nechovaly se tedy podle předpovědi modelu (**Berec *et al.* 2003**).
- V systému se dvěma druhy ryb neodpovídala jejich distribuce ideálně volné distribuci. Parkerovo párovací pravidlo zobecněné pro dva druhy je tak pro popis takového systému s asymetrickou konkurencí nedostatečné. Rozdílnou distribuci způsobuje odlišná potravní strategie obou druhů (**Berec *et al.* 2006**).
- Satelitní taktika samců rosničky zelené je aktivní reprodukční strategií. Satelitní samci si totiž zvyšují pravděpodobnost „ukradení“ samice výběrovou asociací s většími vokalizujícími samci (**Berec *et Bajgar* 2011**).

- V období po nasycení jedince dochází k statisticky významnému zvýšení preferované tělesné teploty u trnorepa skalního. V termoregulačním chování trnorepa skalního jsme identifikovali velikost těla jako dosud nezjištěný faktor. U jedinců menších než 15 cm (délka těla bez ocasu) byl rozdíl v preferované teplotě před nasycením a po něm nezjistitelný. Při velikosti nad 15 cm byl rozdíl již statisticky průkazný, přičemž nasycení jedinci vyhledávali místa s vyšší teplotou (**Berec et al. 2014**).
- Pulci skokana hnědého v případě přítomnosti kairomonů želvy nádherné výrazně snižovali svou pohybovou aktivitu (měřenou jako celková uplavaná vzdálenost). Tato reakce byla ale zřejmá pouze v případě, kdy pulci neměli kontakt (vizuální ani chemický) s jinými jedinci svého druhu. Zcela novým poznatkem je fakt, že snížení pohyblivosti pulců v přítomnosti kairomonů bylo spojeno též se změnou trajektorie jejich pohybu. Pulci v těchto podmínkách častěji měnili směr pohybu než jedinci ve vodě bez kairomonů (**Berec et al. 2016**).
- Pohybová aktivita samců rosničky zelené v období vytváření leku je alespoň do určité míry závislá na velikosti jedince. Větší samci se pohybují na menší vzdálenosti než samci menší. Vztah uražené vzdálenosti a velikosti však platí jen na počátku reprodukční sezóny mezi prvním a druhým odchytom samce, s následujícími odchty již nebyla uražená vzdálenost závislá na velikosti samce. Zdá se tedy, že lek je u rosniček zelených formován tak, že větší samci nacházejí (nebo obhajují) vhodnější teritoria v centrální části leku rychleji (**Berec 2017**).
- Výběr druhů obojživelníků chovaných v českých zoologických zahradách odráží více jejich aktuální dostupnost na trhu a atraktivitu pro návštěvníka, než aktuální potřeby ochrany přírody (**Berec et al. 2017**).