



**Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí
Katedra ekologie**

Vliv počasí a změny klimatu na početnost a rozšíření obojživelníků

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Zpracovala: Veronika Malečková

2020

Zadání bakalářské práce:

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Veronika Malečková

Environmentální vědy
Aplikovaná ekologie

Název práce

Vliv počasí a změny klimatu na početnost a rozšíření obojživelníků

Název anglicky

The effect of weather and climate changes on amphibian abundances and distribution

Cíle práce

Extrémní výkyvy počasí a klimatické změny mají nepochybně vliv na početnost a rozšíření organismů včetně obojživelníků. Ti jsou současně typičtí značnými populačními výkyvy. V rámci bakalářské práce bude formou literární rešerše řešena problematika vlivu vnějších faktorů na početnost obojživelníků, zejména pak vlivu počasí; dalším dílčím tématem bude vliv změn klimatu na rozšíření, ev. i ekologii obojživelníků. Popsány budou rovněž principy působení klimatických změn, zejména globální oteplování. Porozumění těchto vztahů je nezbytné pro účelnou ochranu obojživelníků v neustále se měnících podmínkách prostředí.

Metodika

V rámci zpracování literární rešerše půjde o klasickou práci s databázemi (WoS, ScinceDirect ...). Vlastní text bude vytvořen podle metodických pokynů fakulty.

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran textu, přílohy dle potřeby

Klíčová slova

populační dynamika, ochrana obojživelníků, globální klimatické změny, environmentální stochasticita

Doporučené zdroje informací

- Alford R. A. & Richards S. J. (1999): Global amphibian declines: A Problem in Applied Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30(1): 133–165.
- Blaustein A. R. & Kiesecker J. M. (2002): Complexity in conservation: Lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5(4): 597–608.
- Buskirk J. Van. (2005): Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86(7): 1936–1947. doi:10.1890/04-1237
- Carey C. & Alexander M. A. (2003): Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions* 9(2): 111–121.
- Collins J. & Halliday T. (2005): Forecasting changes in amphibian biodiversity: aiming at a moving target. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360(1454): 309–314.
- Collins J. & Storfer A. (2003): Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and distributions* 9(2): 89–98.
- Darling E. S. & Côté I. M. (2008): Quantifying the evidence for ecological synergies. *Ecology letters* 11(12): 1278–86.
- Houlahan J. E., Findlay C. S., Schmidt B. R., Meyer A. H. & Kuzmin S. L. (2000): Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404(6779): 752–755.
- Pounds J. A. (2001): Climate and amphibian declines. *Nature* 410(6829): 639–640.
- Todd B. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K. & Gibbons J. W. (2010): Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 2191–2197.

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Tomáš Holer

Elektronicky schváleno dne 30. 3. 2020

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 30. 3. 2020

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 29. 06. 2020

PROHLÁŠENÍ:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením doc. Ing. Jiřího Vojara, Ph.D. Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne:

Podpis:

PODĚKOVÁNÍ:

Děkuji doc. Ing. Jiřímu Vojarovi, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce a cenné rady. Dále bych chtěla poděkovat rodině a přátelům, kteří mi byli při psaní oporou.

Abstrakt

Početnosti obojživelníků celosvětově klesají v důsledku působení několika vlivů a jejich interakcí. Cílem mé bakalářské práce bylo posoudit vliv těchto faktorů, především globální změny klimatu a výkyvy počasí na obojživelníky. Vzhledem k náchylnosti obojživelníků na změny prostředí, největší vliv na pokles jejich početností má právě člověk. Destrukci a fragmentaci habitatů a např. šířením nepůvodních druhů přispívá k jejich postupnému vymírání. S antropogenními vlivy však souvisí klimatické změny, z nichž největší vliv na mortalitu obojživelníků mají UV-B záření a acidifikace, a změny počasí, jako zvyšování teploty a změny v množství srážek. Změny početností obojživelníků jsou však i přirozené, způsobené vnitřními a vnějšími procesy populací, jako jsou fluktuace, predace, či nemoci. Je potřeba rozlišit přirozené fluktuace od vnějších příčin, aby bylo možné účinně chránit obojživelníky i jejich biotopy. Podle odborníků bude početnost obojživelníků nadále klesat a je potřeba pokračovat v jejich aktivní ochraně a vhodném managementu.

Klíčová slova: populační dynamika, globální klimatické změny, environmentální stochasticita, ochrana obojživelníků

Abstract

Amphibians are declining worldwide due to several factors and their interacting. The aim of this work is to assess the influence of these factors on amphibians, mainly the effect of the weather. Because of the susceptibility of amphibians to environmental change, the greatest influence on the decline is caused by humans. They destroy habitats and cause their fragmentation or spread non-native species, which can increase amphibian declines. Anthropogenic influences are associated with climate change. Amphibians are the most affected by UV-B radiation and acidification which can cause mortality, or weather changes such as rising temperatures and changes in precipitation. However, changes in amphibian abundance are also natural, caused by the internal processes of populations, such as fluctuations, predation or diseases. It is necessary to distinguish natural fluctuations from external causes in order to effectively protect amphibians and their habitats. According to experts, the number of amphibians will decline and it is necessary to continue with their active protection and appropriate management.

Key words: population dynamics, global climate change, environmental stochasticity, amphibian conservation

Obsah

1. Úvod	9
2. Cíle práce	11
3. Literární rešerše	12
3.1 Ohrožení obojživelníků	12
3.1.1 Stav ohrožení obojživelníků	12
3.1.2 Příčiny ohrožení obojživelníků	13
3.2 Populační dynamika a populační trendy obojživelníků	15
3.2.1 Úvod do populační ekologie	16
3.2.2 Populační dynamika obojživelníků	16
3.2.3 Fluktuace velikosti populací obojživelníků	17
3.2.4 Pokles početností obojživelníků	18
3.3 Příčiny změn početností včetně fluktuací	18
3.3.1 Vnitřní a vnější příčiny změn početností	18
3.3.2 Antropogenní příčiny změn početností	22
3.3.3 Příčiny fluktuací	23
3.4 Vliv změny klimatu na ekologii a početnost obojživelníků	23
3.5 Vliv počasí na početnost obojživelníků	25
3.5.1 Vliv teploty a srážek na početnost obojživelníků	26
3.5.2 Vliv počasí na rozmnožování a rozšíření obojživelníků	28
4. Shrnutí	31
5. Závěry	33
6. Přehled literatury a použitých zdrojů	34

1. Úvod

Obojživelníci patří mezi nejohroženější obratlovce na světě. Jsou přitom součástí světové biodiverzity a mají velký význam pro samotného člověka. Ať už jsou využíváni v lékařství, k vědě a výzkumu, či jako potrava, nelze jejich význam přehlížet (Vojar, 2007). K 21. 4. 2020 je 8126 popsanych druhů obojživelníků, z toho je dle celosvětových červených seznamů asi 41 % považováno za ohrožené (IUCN, 2020). V České republice (ČR) jsou všechny druhy vyskytující se na našem území (21 druhů) zapsány v červeném seznamu ohrožených druhů ČR (Jeřábková et al., 2017). Příčin tohoto ohrožení je hned několik. Vzhledem k tomu, že obojživelníci během svého života využívají a střídají různé typy stanovišť, není divu, že největší vliv na pokles biodiverzity má změna krajiny, způsobená člověkem (Collins & Storfer, 2003). Nemalý vliv má i rozšiřování nepůvodních druhů, nadměrný odchyt pro potřeby člověka, znečištění prostředí, nebo klimatické změny v globálním měřítku (Collins & Storfer, 2003; Meredith et al., 2016). Tyto ohrožující faktory jsou však relativně dlouhodobě známé (desítky let). Nejnovější hrozbou je infekční onemocnění zvané chytridiomykóza způsobené chytridiomycetními houbami *Batrachochytrium dendrobatidis* a *Batrachochytrium salamandrivorans*, které může zapříčinit úmrtí jedince (Vojar, 2007; Collins & Storfer, 2003; Martel et al., 2013).

Aby bylo možné samotné obojživelníky chránit, je velmi důležité znát stav ohrožení jednotlivých druhů, populací i jejich biotopů. To může nejlépe zajistit tzv. evidence-based conservation, což může být volně přeloženo jako ochrana založená na znalostech (Meredith et al., 2016; Sutherland et al., 2004). Principem takovéto ochrany je používání prověřených a funkčních metod, které byly již dříve vědecky podloženy a aplikovány (Sutherland et al., 2004).

Jak již bylo zmíněno, k poklesům velikosti populací vedou především negativní vlivy člověka. Značné populační výkyvy, které mohou být přirozené (výkyvy v natalitě a mortalitě) nemusí být od těch antropogenně podmíněných vždy dobře rozlišitelné (Pechmann et al., 1991). Aby bylo možné odpovědět na otázky týkající se přirozené fluktuace a populační dynamiky, je potřeba dlouhodobých studií obojživelníků (Marsh & Trenham, 2001).

Současně na populace působí faktory vnější. Mezi ně řadíme např. predaci, působení ultrafialového záření, infekční nemoci nebo počasí. Ve většině případů se ovšem jedná o interakci několika zmíněných (Alford & Richards, 1999). Počasí je

velmi důležitým faktorem především v době reprodukce, kdy samice kladou vajíčka do mělkých stojatých vod. V době sucha tedy čelí riziku vyschnutí jezírka a tím zániku vajec a larev (Carey & Alexander, 2003).

Pochopení příčin změn početnosti obojživelníků je základem pro jejich účinnou ochranu. Proto se budu ve své bakalářské práci zabývat působením vnějších vlivů, zejména počasí, na početnost obojživelníků.

2. Cíle práce

Jak bylo uvedeno výše, obojživelníci jsou typičtí značnými fluktuacemi velikostí jejich populací. Ty mohou být způsobeny jak vnitřními procesy v populaci (demografická stochasticita), tak vnějšími faktory (environmentální stochasticita), mezi které se řadí např. nemoci, predace, počasí, zásahy do biotopu atp. Ve své bakalářské práci budu formou literární rešerše zpracovávat problematiku vlivu právě vnějších faktorů na početnost obojživelníků, především vlivu počasí.

Dílčím tématem v mé práci pak bude posouzení vlivu globálních klimatických změn na rozšíření obojživelníků a principy působení těchto změn. Porozumění těmto vztahům je nezbytné pro účelnou ochranu obojživelníků v neustále se měnících podmínkách prostředí.

V následujících kapitolách se budu věnovat následujícím otázkám:

- Jaké jsou příčiny ohrožení obojživelníků?
- Co je populační dynamika a populační trendy obojživelníků?
- Jaké mohou být příčiny změn jejich početností?
- Jaký vliv mají změny klimatu na ekologii a početnost obojživelníků?
- Jaký vliv má počasí na početnost obojživelníků?

3. Literární rešerše

Formou literární rešerše shrnu ve své práci vliv počasí na pokles obojživelníků v globálním měřítku. K tomu je v první řadě důležité znát současný stav ohrožení obojživelníků a příčiny, které způsobují jejich pokles. Kolísání početnosti obojživelníků ale není způsobeno jen vnějšími vlivy. Velmi důležitou roli v populaci hraje její ekologie a dynamika, tedy jak se jedinci pohybují v krajině a jaké vytvářejí skruktury (Vojar, 2007). Přírozené změny početnosti (fluktuaace) lze však těžko odlišit od vnějších příčin. Zjistit, zda se jedná o dlouhodobý pokles populace, nebo o opakující se kolísání početnosti, lze jen z dlouhodobých výzkumů v řádu i desítek let, proto jsou tyto výzkumy velmi důležité (Pechman et al., 1991). Klima hraje velmi důležitou roli v poklesu obojživelníků, neboť tito jsou závislí na teplotě, a především vlhkosti prostředí, ve kterém žijí (Carey & Alexander, 2003).

3.1 Ohrožení obojživelníků

Na snižující se počty obojživelníků bylo světovými odborníky poprvé významněji upozorněno až roku 1989, kdy proběhla první herpetologická konference v anglickém Canterbury. O rok později se konal seminář v Kalifornii a zde si vědci poprvé uvědomili, že ohrožení obojživelníků není problém lokální, ale celosvětový. Obzvláště znepokojivé bylo zjištění, že populace mizí nejen v oblastech zasažených lidskou činností, ale i v místech, která byla považována za člověkem nedotčená (Lannoo, 2005).

3.1.1 Stav ohrožení obojživelníků

Ve smyslu ohrožení se obojživelníci začali dostávat do povědomí lidí až v 50. letech 20. století a od 60. let začal být zaznamenáván pokles v početnostech populací (Houlahan et al., 2000). Odhaduje se, že asi 3,1 % druhů žab vyhynulo v minulém století a toto číslo vyrostlo na 6,9 % v průběhu dalších 100 let (Alroy, 2015).

V současné době patří obojživelníci mezi nejohroženější druhy obratlovců. Jejich úbytek je primárně způsoben změnou, destrukcí a fragmentací vhodných biotopů. Pro obojživelníky je navíc charakteristická jejich nízká pohyblivost a v krajině pro ně existuje řada migračních bariér (jako jsou například stavby, rozlehlá pole, silnice, dálnice apod.). K největším úbytkům dochází na jaře, kdy dospělí jedinci migrují do rozmnožovacích nádrží a pak při zpětné migraci, kdy se metamorfovaní jedinci přesouvají z vodních ploch do okolí za účelem získání

potravy (Solský & Vojar, 2014). Obojživelníky navíc ohrožuje zástavba krajiny, a tedy postupný úbytek jejich přirozeného prostředí – ztráta zimovišť, migračních tras i lokalit, kde se rozmnožují. Například mokřady, které představují jejich přirozené prostředí, patří v současné době k nejohroženějším evropským biotopům. Podle toho, jak je biotop kvalitní, a v závislosti na prostupnosti krajiny, se vytvářejí, či naopak mizí, místní populace, mezi kterými dochází k pohybu jedinců (tzv. migraci, disperzi), a tím i jejich genů (Flegr, 2009).

Jak již bylo zmíněno, z celkového počtu 8 126 popsaných obojživelníků je v současnosti 41 % více či méně ohroženo. Zaujímají tím první místo mezi světově ohroženými obratlovci (v porovnání je dle ČS ohroženo 25 % savců a 14 % ptáků) (IUCN, 2020).

V České republice je dle Červeného seznamu obojživelníků a plazů ČR (Jeřábková et al., 2017) všech 21 druhů obojživelníků zařazeno do kategorií: CR – kriticky ohrožený (5), EN – ohrožený (5), VU – zranitelný (6), NT – téměř ohrožený (5). Tento červený seznam sice dobře reflektuje současnou míru ohrožení obojživelníků v ČR, ale není právně závazný. Naopak ve vyhlášce č. 395/1992 je zařazeno jen 19 z 21 druhů (skokan hnědý *Rana temporaria* a čolek dunajský *Triturus dobrogicus* nejsou zařazeni mezi zvláště chráněnými druhy).

3.1.2 Příčiny ohrožení obojživelníků

Příčiny snižování populací obojživelníků jsou v podstatě totožné v tuzemských a klimaticky podobných částech světa, proto jsou poznatky o jejich stavu a možné ochraně přenosné. Přežití obojživelníků je ve značné míře dáno prostředím (Zavadil et al., 2011). Collins & Storfer (2003) rozdělili příčiny ohrožení na přímé a nepřímé. Změny v krajině, invaze predátorů a kompetitorů, fyzická likvidace a fragmentace krajiny patří mezi přímé příčiny. Tyto jsou z pravidla dobře známé, neboť negativně ovlivňují populace obojživelníků po dobu nejméně sto let. Nepřímé příčiny, kam se řadí změna klimatu včetně UV záření, nadměrné využívání chemikálií člověkem a infekční choroby, jsou relativně nedávno objevené (desítky let). Tyto faktory jsou však většinou provázané a působí společně (Alford & Richards, 1999).

Predace a invazní druhy

Ryby jsou největší konkurence pro obojživelníky, ať už pro jejich vajíčka a pulce, tak i pro dospělé. Larvy obojživelníků, vyvíjející se ve vodním prostředí,

jsou velmi zranitelné, a jsou tedy často atraktivní obětí rybích a jiných predátorů. Diverzita obojživelníků je tak na vodních plochách s dravými rybami značně redukována (Alford, 1999). V současné době, kdy je většina dostupných vodních ploch využívána k chovu ryb, význam tohoto rizika narůstá – dochází k zarybňování tůní, jezírek i polopřirodních bazének – a jako doprovodný efekt dochází k eutrofizaci vody (Zavadil et al., 2011). V řadě případů jsou vodní toky zarybňovány nevhodným způsobem, například při osazování potoků a horních toků řek pstruhem duhovým, pro kterého tyto vody nejsou přirozeným prostředím. Z potravních důvodů se mu zde nedaří a jen přispívá k likvidaci populací obojživelníků (Zavadil et al., 2011). S predací a zarybňováním je spojeno i zavádění nepůvodních druhů do krajiny. Ty mohou kromě přímé predace působit i jako přenašeči infekčních onemocnění (Collins & Storfer, 2003).

Největším predátorem obojživelníků je však stále především člověk. Kvůli obchodu s žabími stehny bylo před rokem 1995 každoročně vyvezeno z Číny asi 200 milionů žab, což mělo za následek výrazný pokles jejich početnosti (Oza, 1990).

Změna krajiny a ničení biotopů

Změny v krajině a destrukce biotopů patří mezi nejzávažnější příčiny ohrožení obojživelníků (Alford & Richards, 1999). Protože život obojživelníků probíhá jak ve vodě, tak na souši, zásah do krajiny na ně má značný vliv. Negativní dopad má například špatné, či žádné zemědělské a lesnické hospodaření, homogenita krajiny a ničení úkrytů v podobě drobných remízků. Změny vodních biotopů zahrnují regulaci toků, likvidaci malých vodních tůní a slepých ramen, potřebných k reprodukci (Vojar, 2007). Bariérou jsou pak nejčastěji stavby v podobě silnic a dálnic, které pro obojživelníky představují nepřekonatelnou překážku. Ve snaze dostat se k vodnímu zdroji jejich život často končí smrtí na silnici (Vojar, 2007).

Nemoci

Obojživelníci jsou, stejně jako ostatní živočichové, náchylní k nemocem. Mezi nejčastější patří ranaviróza a houbové choroby saprolegnióza a chytridiomykóza (Hyatt et al., 2000). Ranaviróza je virové onemocnění způsobené skupinou virů rodu *Ranavirus* čeledi Iridoviridae a postihuje ryby, obojživelníky i plazy a může způsobit značnou úmrtnost v populaci (Densmore & Green, 2007). Saprolegnióza je houbové infekční onemocnění způsobené plísní

Saprolegnia spp, které postihuje druhy žab a ocasatých. Jakožto vodní organismus postihuje nejvíce vajíčka obojživelníků (Densmore & Green, 2007). Na konci 90. let 20. století bylo objeveno nové kožní onemocnění chytridiomykóza způsobené mykotickými houbami *Batrachochytrium dendrobatidis* (Berger et al., 1998) a později objevenou *B. salamandrivorans* (Martel et al., 2013).

Vliv klimatu

Během několika minulých staletí došlo k výrazným změnám klimatu, přičemž k největšímu oteplení došlo v posledních 30 letech 20. století, kdy se průměrná teplota zvýšila o 0,5 °C. Vzhledem k závislosti obojživelníků na vlhkosti a teplotě je právě změna klimatu důležitým faktorem pro jejich přežití (Carey & Alexander, 2003). Při takovémto oteplení může být nedostatek jarního sněhu, který svým táním zásobuje rybníky vodou a vytváří dočasné tůň. To má potom za následek sníženou reprodukci obojživelníků (Carey et al., 2003). Je to tedy spíše dostupnost vody než teplota, která je klíčovým faktorem určujícím distribuci obojživelníků (Duellman, 1999). Při dlouhodobém suchu, kdy se dospělí obojživelníci nebudou schopni dostat k vodnímu zdroji, může dojít k jejich úmrtí v důsledku vyschnutí (Carey & Alexander, 2003). Pokles početnosti obojživelníků však nemusí být závislý jen na klimatu a počasí, ale mohou zde působit současně další již zmíněné faktory. Tomuto tématu se více věnuji v následujících kapitolách.

3.2 Populační dynamika a populační trendy obojživelníků

Aby bylo možné obojživelníky efektivně chránit, je nutné znát jejich způsoby chování a populační struktury, které vytvářejí. Obojživelníci totiž nevytvářejí reprodukčně uzavřené populace, nicméně v řadě případů zůstávají věrni svému biotopu (Vojar, 2015). Pokud se početnosti populací pohybují kolem nějakého průměru v čase, nazývají se tyto odchylky od průměru fluktuace. Pro fluktuace mohou být charakteristické periodicity, na jejichž základě bude možné je předvídat do budoucna. Ty se pak označují jako tzv. oscilace (Tkadlec, 2008). Čím nižší je fluktuace, tím stabilnější daná populace nebo druh je. U některých menších organismů může početnost kolísat v průběhu roku, a tím se měnit jejich populační struktura. Jednou z obtíží při zkoumání časové variability v populační hustotě jsou trendy, neboť jsou často sezonní a početnosti populací tedy rostou, resp. klesají v průběhu roku. Trend může v případě studia delšího časového úseku odrážet např. klimatické změny (Tkadlec, 2008).

3.2.1 Úvod do populační ekologie

Ekologie je přírodovědný obor věnující se problémům a jevům odehrávajícím se v přírodě. Zabývá se studiem organismů především na třech hierarchických úrovních – jedinců, populací a společenstev. Populace hraje v přírodě významnou roli, rozhoduje zejména o směru evoluce daného druhu. Ekologie populací je definována jako „*věda zabývající se studiem jevů, jejich struktury a dynamiky v populaci*“ (Tkadlec, 2008). Jejím hlavním cílem tak je studium příčin jevů, vysvětlitelných jako pozorovatelné změny v okolí, charakterizovaných určitým uspořádáním znaků (z anglického patterns). Příčiny, které mají vliv na početnost a fluktuace, se rozlišují na stochastické (náhodné) a deterministické (určitelné, předpověditelné) (Tkadlec, 2008).

Jádro populační ekologie tvoří demografie populací, zkoumající především vztah populačních struktur (např. věkových) a růstu dané populace. Z demografie a jejích detailních vztahů v populaci vychází samostatná teorie životní historie, zabývající se proměnlivostí v důležitých životních znacích (z anglického life-history traits) a vlivem těchto znaků na fitness jedince, tedy na jeho relativní genový příspěvek následující generaci (Tkadlec, 2008).

3.2.2 Populační dynamika obojživelníků

Populační dynamika je projev změn početnosti populací a dle Kadlece (2008) propojuje ekologii krajiny s ekologií populací. Zkoumá také časové řady abundancí, příčiny změn v populaci a jejich následky a lze ji chápat i jako změny ve složení populací. Na natalitu a mortalitu, pomocí kterých se zkoumá populační dynamika, mají vliv biotické a abiotické faktory. Mezi abiotické faktory se řadí podmínky prostředí, které jsou charakterizovány nezávislostí na populaci, kterou ovlivňují (pH, relativní vlhkost, teplota, salinita atd.). Další faktory, mající vliv na dynamiku populace, jsou např. zdroje, o které probíhá mezi organismy kompetice (voda, světlo, nika atd.), či ostatní organismy, které mohou mít negativní, ale i pozitivní vliv na populaci (predátoři, kompetitoři, patogeny, ale také mutualisti či komenzalisti) (Tkadlec, 2008; Berryman, 2013).

Griffiths et al. (2010) během své 12leté studie zaznamenal, že meziroční přežití dospělých obojživelníků se pohybuje mezi 25–80 %. Toto nízké procento přežití souvisí s vlivem počasí, konkrétně mírné a vlhké zimy. Pokud by se takovéto počasí vyskytovalo stochasticky, nemuselo by mít dopad na subpopulaci. Pokud však přetrvává a přežití dospělých pravidelně klesá pod 30 %, může být populace

ohrožena vyhynutím. Přežití dospělců je velmi důležité, protože v případě jeho snížení nemusí být juvenilové schopni kompenzovat ztráty v početnosti. Dlouhodobou studii dynamiky obojživelníků Lebretona et al. (1992) např. ovlivnily povodně, které se vyskytly pouze v jednom roce.

3.2.3 Fluktuace velikosti populací obojživelníků

Růst populací všech organismů závisí na populační hustotě; čím vyšší hustota, tím se růst populace zpomaluje, až se zastaví či začne klesat (Tkadlec, 2008). Rozsah fluktuací hraje významnou roli v ochraně obojživelníků. Kolísání početností je často stochastické, náhodné v čase a může vést až ke kolapsu či vymření dané populace (Lande et al., 2003). Fluktuace u populací obojživelníků nejsou nic neobvyklého či nepřírozeného. I díky tomu se zpočátku část odborníků domnívala, že pokles početností světových druhů mohl být způsoben právě přírozenými procesy (Mattoon, 2015). Populační početnosti se rok od roku mění, významné rozdíly se najdou mezi druhy i jejich populacemi; mohou být extrémní a dobře viditelné, či pomalejší a téměř nepostřehnutelné. Ačkoli jsou menší populace s vyšším rozsahem fluktuací náchylnější k vymření, není to pravidlem a důležitou roli hrají i demografické charakteristiky, faktory prostředí a vzájemná konektivita populací (Waldman & Tocher, 1998; Lande et al., 2003).

Kolísání populací lze měřit pouze mnohaletými výzkumy; podle Marshe (2001) nebyly dostačující tři ani pětileté studie. Porozumění flukтуаčním mechanismům je esenciální pro získání informací o procesech populační dynamiky a předpovědi budoucích trendů populace. Marsh (2001) uvádí, že čeledi s primárně suchozemskou reprodukcí (např. mločici Plethodontidae či hvízdalkovití Leptodactylidae) jsou méně náchylné ke kolísání početnosti než čeledi rozmnožující se ve vodním prostředí. Také juvenilní stádia obojživelníků jsou náchylnější k fluktuacím než dospělci (např. u skokana lesního *Rana sylvatica* (Berven, 1990)). Významné přírozené fluktuace populace byly zjištěny u axolotla páskovaného *Ambystoma mavortium* v Coloradu na počátku 80. let minulého století, kdy místní populace kolísala mezi 200 a 3000 jedinců (Whiteman & Wissinger, 2005). Oproti tomu jsou známy i populace druhů, u kterých k fluktuacím nedochází téměř vůbec, např. mločík Jordanův *Plethodon jordani* a mločík stříbrný *Plethodon glutinosus* (Beebee, 1996).

3.2.4 Pokles početností obojživelníků

Jak jsem již zmínila, během 20. století došlo k významným poklesům početnosti obojživelníků. Problémem zůstává fakt, že i v dnešní době existuje především v tropických deštných pralesech velké množství neznámých druhů a nelze tak s přesností určit celkové ohrožení obojživelníků a je velmi pravděpodobné, že mnoho druhů vyhynulo, aniž by byly popsány. Výzkum je mnohdy znesnadněn i kryptickými vlastnostmi druhů a výše zmíněnou přirozenou fluktuací populací. Je ale jasné, že ke snižování početnosti dochází rychleji, než je tomu u jiných skupin obratlovců, převážně co se týče vyhynutí populací v chráněných oblastech nezasažených lidskou činností (Collins & Halliday, 2005), jako např. ropucha zlatá *Bufo periglenes*, která během pouhých dvou let zmizela z kostarického Monteverde. V tomto případě nebyly ani nalezeny žádné pozůstatky a vypadalo to, jako by celé populace jednoduše zmizely z povrchu Země. To ovšem není v tropických a subtropických deštných lesech nic zvláštního, naopak znepokojení vyvolaly extrémní úhyny populací, u kterých byla těla uhynulých obojživelníků nalezena a evidentně tak míra úhynu překročila schopnosti mrchožroutů a rozkladačů (Collins et al., 2009).

V roce 2002 byla Srí Lanka jmenována hotspotem pro obojživelníky, když bylo na ostrově nalezeno přes 100 nových druhů čeledi létavkovitých Rhacophoridae. Během identifikace nově nalezených druhů bylo zjištěno, že minimálně 100 známých druhů této čeledi nebylo při výzkumu spatřeno a s největší pravděpodobností je tak lze považovat za vyhynulé. Vzhledem k tomu, že Srí Lanka ztratila 95 % původního pralesa, nebyla tato informace nikterak překvapivá (Collins et al., 2009).

3.3 Příčiny změn početností včetně fluktuací

3.3.1 Vnitřní a vnější příčiny změn početností

Za **vnější** příčiny poklesu početností jsou považovány abiotické faktory a mezidruhové interakce, naopak vnitrodruhové faktory, jako je např. intraspecifická kompetice, kanibalismus a zvýšená hustota populací jsou definovány jako příčiny **vnitřní**. Vnější příčiny můžeme pak nadále dělit podle jejich původce na **přirozené** (mezidruhové interakce, přirozené změny počasí) a **antropogenní** (destrukce habitatu, klimatická změna, znečištění, změny v krajině, zavlečení invazních druhů a nemocí). Ačkoli je zvyšující se ohrožení obojživelníků

v posledních letech přisuzováno zejména destrukci habitatu a klimatické změně, např. Blaustein & Kiesecker (2002) a Whiteman & Wissinger (2005) argumentují, že se na snižování početnosti podílejí abiotické faktory v interakci s biotickými. Navíc se reakce různých druhů i populací téhož druhu na dané faktory liší. Důsledky vnějších

i vnitřních a přirozených i antropogenních faktorů tak mohou být v prostoru a čase různé. Závisí také na kontextu dané populace či druhu a jeho prostředí. Působení faktorů (např. UV-B radiace) může zvýšit stres a snížit tak obranyschopnost organismu proti patogenům. Napadení těla parazity pak snižuje kompetitivnost daného organismu, jako je tomu např. u larev skokana levhartího *Rana pipiens*, u kterých parazitičtí ploštěnci *Echinostoma trivolvis* snižují růst a vývoj a v důsledku toho i jejich možnosti obrany proti predátorům, či jejich odolnost proti toxinům (Koprivnikar et al., 2008).

Vnitřní příčiny

Prvním vnitrodruhovým faktorem majícím vliv na početnost obojživelníků je kanibalismus. Ten patří mezi bezobratlými i obratlovci mezi běžné jevy, především v případě zvýšené hustoty jedinců na dané ploše a snížení dostupnosti potravních zdrojů. Jeho zjevnou výhodou je kromě získání živin a energie i eliminace potravní a predační konkurence. U obojživelníků se odehrává u mnohých druhů v larválním stádiu, např. u afrických parosniček rodu *Hoplophryne* z čeledi *Microhylidae* či středoamerické rosničky Zetekovy *Istmohyla zeteki* (Crump, 1983). U ropuchy obrovské *Rhinella marina* je kanibalismus charakteristický i pro dospělé, popř. mezi jednotlivými vývojovými stádii. Není sice pravidlem, ale je velmi častý za určitých podmínek prostředí. V Austrálii juvenilní ropuchy kanibalizují na pulcích, které tvoří až 67 % jejich potravy. V období sucha je velké množství pulců shromážděno na malém prostoru, což z nich činí snadnou kořist (částečně také proto, že přes noc jsou imobilní, na rozdíl od ropuch v juvenilním stádiu, které jsou aktivní v noci). V období dešťů zase vede ke kanibalismu mnohdy snížený výskyt hmyzu (Pizzato & Shine, 2008).

Dalším vnitřním důvodem poklesu početnosti je intraspecifická kompetice, stejně jako kanibalismus spojená většinou se zvýšenou hustotou jedinců v populaci a omezeným množstvím potravy (Whiteman & Wissinger, 2005). Podle Kuzmina (1995) závisí i na agresivitě obojživelníků při lovu a hierarchii. Např. u pulců ropuchy zelené *Bufo viridis* kompetice negativně ovlivňuje růst a zpomaluje metamorfózu (Katzmann et al., 2003). Zvýšená hustota může mít za následek

i rozptýlení populací. Je spojena s počtem přírůstků a migrací, negativně ovlivňuje růst jedinců a dostupnost potravy (Whiteman & Wissinger, 2005).

Vnější příčiny

Typickým faktorem vedoucím ke snižování početnosti obojživelníků je zavlečení invazních druhů. Zatímco predace přirozenými nepřáteli i mezidruhová kompetice jsou běžné a za normálních podmínek samy o sobě početnost obojživelníků nijak drasticky nesnižují, predace invazních druhů je jedním z hlavních důvodů obav odborníků (např. Kats & Ferrer, 2003). Ať už se jedná o druhy zavlečené z jiného, či přemístěné v rámci téhož kontinentu, nebezpečí invazních druhů predátorů tkívá v tom, že s nimi obojživelníci nesdílejí společnou evoluční historii. Kvůli tomu se u obojživelníků nevyvinuly patřičné obranné mechanismy a jsou tak k predaci náchylnější (Kats & Ferrer, 2003).

Jak již bylo zmíněno v úvodní části, predace se týká zejména vajíček a larválních stádií obojživelníků, kdy jedním z významných predátorů je např. gambusia komáří *Gambusia affinis*, která byla záměrně rozšířena v mnoha zemích světa jako prostředek v boji proti komárům, nicméně její potravou se ve velkém staly i larvy obojživelníků, např. tarichy kalifornské *Taricha torosa*. Záměrně rozšířena byla i jedna z největších žab na světě, skokan volský *Lithobates catesbeianus*, jako zdroj lidské potravy. Tento skokan je však i významným predátorem mnoha menších druhů obojživelníků, např. skokana červenonohého *Rana aurora*, skokana žlutonohého *Rana boylei* či skokana Blairova *Rana blairi* (Kats & Ferrer, 2003). Podle Townse a Daughertyho (1994) vyhynutí či snížení početnosti mnoha novozélandských obojživelníků bylo způsobeno zavlečením krysy (převážně krysy ostrovní *Rattus exulans*).

Interspecifická kompetice vzniká hlavně u invazních druhů osídlujících též niky jako přirozeně se vyskytující druhy, jako je tomu např. u severoafrické žabky pestré *Discoglossus pictus* zavlečené do oblasti jižní Evropy, kde ovlivňuje především populace ropuchy krátkonohé *Epidalea calamita* a blatničky západoevropské *Pelodytes punctatus* (Escoriza & Boix, 2012; Richter-Boix et al., 2013).

S invazními druhy je často spjato i šíření nemocí, v dnešní době převážně s výše zmíněnou chytridiomykózou, která byla zdokumentována na všech kontinentech, kde se obojživelníci vyskytují. Ačkoli může postihnout jakýkoli druh třídy *Amphibia*, nejnáchylnější je řád Anura. V minulých letech způsobila tato

nemoc kritické ohrožení např. skokana maskovaného *Rana muscosa*, *Nectophrynoides asperginis*, paropuchy ostronosé *Taudactylus acutirostris*, tlamorodky větší *Rheobatrachus vitellinus* a tlamorodky zázračné *Rheobatrachus silus*, a zřejmě i vyhynutí kostarické ropuchy zlaté *Incilius periglenes* (Kolby a Daszak, 2016). V rámci České republiky byla poprvé zjištěna roku 2008 (Civiš et al., 2010).

Destrukce habitatu patří mezi jedny z nejzávažnějších faktorů ohrožení celosvětové biodiverzity. Důležitou roli hrají i vegetační změny v krajině a její úpravy. Ty ovlivňují distribuci a přežití druhů (např. Cosentino & Brubaker, 2018) i z důvodu upřednostňování různých stanovišť. Van Buskirk (2005) v rámci své studie zjistil, že většina jím zkoumaných druhů žab (např. ropuchy obecné *Bufo bufo* či kuňky žlutobřiché *Bombina variegata*) upřednostňovala slunné vodní plochy, zatímco čolci (např. *Ichthyosaura alpestris* a *Lissotriton vulgaris*) se vyskytovali spíše v zalesněných stinných nádržích. Ztráta jednoho druhu habitatu tak může vést k vyhynutí místních populací určitých druhů (Van Buskirk, 2005). V rámci ČR byly v 70. a 80. letech minulého století při výstavbě vodního díla Nové Mlýny na Dyji zničeny původní biotopy jako byly tůně, vlhké louky, slepá ramena řeky a lužní lesy. Vytvořena byla souvislá vodní plocha bez vodních rostlin, zcela nevhodná pro rozmnožování dříve hojných 12 druhů obojživelníků v této oblasti, např. čolka obecného *Lissotriton vulgaris*, čolka velkého *Triturus cristatus*, rosničky zelené *Hyla arborea* či kuňky ohnivě *Bombina bombina* (Mikátová & Vlašín, 2002).

Nejen přímé ničení a změny přirozeného prostředí, ale i jeho fragmentace, ohrožují mnohé druhy obojživelníků. Fragmentované populace jsou ve velké většině malé a natolik oddělené, že nedochází k jejich kontaktu s ostatními populacemi. Zamezením migrace tak často dochází k efektu hrdla lahve (z anglického *bottleneck effect*), typickému pro malé oddělené populace, dále ke zvýšení výskytu mutací v populaci a snížení genetické variability mající negativní dopad na životaschopnost dané populace, i co se týče zvýšené náchylnosti k onemocněním, parazitům a bakteriálními infekcím. Bez kontaktu s ostatními populacemi dochází k menšímu přenosu nemocí, což ale v následku způsobuje nemožnost vytvoření imunity a rezistentních alel (Belasen et al., 2019). Ztrátou habitatu a jeho fragmentací jsou ohroženy např. rosničky rodu *Phyllodytes* v Brazílii, kde je dnes s největší pravděpodobností většina ze 17 zde se vyskytujících druhů ohrožena vyhubením (Mageski et al., 2018).

Budování nových silnic a dálnic působí i u nás kritické ztráty početnosti obojživelníků, především v období tahů ze zimovišť na místo rozmnožování a zpět, tahů čerstvě metamorfovaných jedinců i v pohybech za potravou u druhů, které se často pohybují daleko od vody (např. ropucha obecná či blatnice skvrnitá *Pelobates fuscus*). Silniční doprava u nás ohrožuje zejména ropuchy obecné, skokany hnědé a čolky obecné *Lissotriton vulgaris* (Mikátová & Vlašín, 2004).

Kvůli svým biologickým charakteristikám jsou obojživelníci vysoce náchylní na znečištění prostředí. Vystavení kontaminantům může vést k chronickému stresu, snížení imunokompetence, omezení příjmu potravy, zhoršení tělesného stavu a snížení energetických rezerv, poškození larev a ovlivnění metamorfózy, feminizaci samců a zvětšení jater a ledvin (např. u druhu ropuch *Rhinella ornata* v Brazílii bylo kromě zasažených jater a ledvin pozorováno i zvětšení sleziny). Kontaminanty mohou způsobovat malformace a narušení pohyblivosti, vedoucí k neschopnosti vyhnout se predátorům a omezení v rámci potravní a reprodukční kompetice (Santana et al., 2020).

Např. kadmium u skokana rýžovištního *Rana limnocharis* způsobuje zvýšenou mortalitu pulců, negativně ovlivňuje metamorfózu, stavbu těla, a v následku jeho působení dochází i ke změnám na chromozomech a DNA (Patar et al., 2016). Dusičnan amonný (NH_4NO_3) i v malých koncentracích omezuje schopnost rozpoznání predátora u pulců, např. u pulců blatnice západní *Pelobates cultripes*, kteří po vystavení působení dusičnanu nemohou rozeznat chemické signály jejich nejznámějšího predátora, nymf šídla královského *Anax imperator* (Polo-Cavia et al., 2016).

Klimatická změna a změny v počasí patří mezi důležité faktory ovlivňující početnost obojživelníků a budou podrobně rozebrány v následujících kapitolách.

3.3.2 Antropogenní příčiny změn početností

Člověk ovlivňuje obojživelníky ve velké míře např. změnou jejich habitatu, znečištěním, nebo účelným nasazováním nepůvodních druhů (Pechmann & Wilbur, 1994). Nemalý vliv na mortalitu obojživelníků má i doprava. Ta způsobuje zvukové i chemické znečištění v okolí silnic, nebo snížený genový tok obojživelníků (Forman & Alexander, 1998). V době rozmnožování a následné migrace je pak úmrtnost na silnicích nejčastější. Dopravou nejvíce zasažené druhy jsou skokan hnědý a ropucha obecná (Brzeziński et al., 2012). Pokud navíc obojživelníci žijí ve

znečištěném prostředí, jsou pak náchylnější na nemoci a parazity (Gendron et. al, 2003).

3.3.3 Příčiny fluktuací

Důvody vedoucí k fluktuacím populací obojživelníků lze podle Whitemana & Wissingera (2005) rozdělit do tří skupin: 1) změny v abiotických faktorech prostředí; 2) výkyvy spojené s mezidruhovými interakcemi; 3) regulační mechanismy populací se vzrůstající hustotou. Ačkoli abiotické faktory (např. klima) hrají ve fluktuacích populací obojživelníků důležitou úlohu, převážně kvůli delším obdobím sucha či zimy, neméně významné (a často snáze měřitelné) se jeví mezidruhové interakce, ať už ve formě predace, parazitismu či patogenity, kompetice o zdroje potravy a mutualismu. Všechny tři skupiny faktorů vedoucích ke kolísání populací však mohou být propojené, např. abiotické faktory mohou negativně ovlivňovat populaci jednoho druhu, vedoucí tak k nárůstu populace druhého druhu. Predace a kompetice mezi jednotlivými druhy zpravidla nezpůsobuje nikterak závažné fluktuace, pokud není doplněna abiotickými faktory či působením patogenů (Whiteman & Wissinger, 2005).

3.4 Vliv změny klimatu na ekologii a početnost obojživelníků

Klima neboli podnebí, je dlouhodobý stav počasí, někdy definované jako průměrné počasí. Nejčastější takto průměrované období je 30 let (dle Světové meteorologické organizace) (Hollan, online). Změna klimatu je pak definována jako „taková změna klimatu, která je vázána přímo nebo nepřímo na lidskou činnost měnící složení globální atmosféry a která je vedle přirozené variability klimatu pozorována za srovnatelný časový úsek“ (OSN, 1992).

Klimatická změna částečně vzniká vlivem přírodních jevů (např. pohyby tektonických desek a sopečnou aktivitou), jejím hlavním hybatelem v současnosti je však lidská populace. Člověk ovlivňuje globální koncentrace CO₂, NO a metanu podle vědců již od poloviny 18. století, ale převážně v posledních 40 letech se klimatická změna dostala do popředí vědeckých i politických debat. Ovlivňuje především změnu zalednění, teplot a srážek, ale v jejím důsledku dochází i ke snižování ozonové vrstvy a nárůstu UV záření či vlivem kyselých dešťů ke změnám pH v půdě a vodě (Maslin, 2014).

Všechny tyto aspekty klimatické změny zásadně ovlivňují všechny živé organismy na zemi. Umožňují šíření generalistů (tzn. druhů dobře adaptovatelných

na změny prostředí), naopak negativně ovlivňuje druhy vzácné. Extrémní znepokojení působí především u druhů závislých na klimatických podnětech, od kterých se odvíjí jejich sezónní aktivity spojené především s migrací a reprodukcí (Todd et al., 2011). Podle Careyho a Alexandera (2002) se současné druhy obojživelníků vyvinuly z druhů, které se byly schopny adaptovat na různé předchozí klimatické změny, nicméně současná situace a extrémní změny teplot, srážek a ostatních klimatických jevů zapříčiňují rapidní pokles početnosti. Jak jsem již zmínila, obojživelníci jsou kvůli svým biologickým charakteristikám extrémně náchylní ke změnám prostředí a vedle znečištění je klimatická změna často zmiňována jako jeden z hlavních důvodů jejich vzrůstajícího ohrožení a vymírání (Carey & Alexander, 2003). Změna klimatu ovlivňuje především jejich růst, vývoj a odolnost vůči vlivům prostředí (Todd et al., 2011). Klimatická změna je sice často udávána v průměrných celosvětových hodnotách, její vliv na populace a společenstva obojživelníků se však různí. Regionální změny jsou vysoce heterogenní a je proto nutné je sledovat odděleně od globálního průměru. Dokumentované změny ve fenologii druhů vedou zejména k obavám z transformací časové a prostorové distribuce, ekologické dynamiky a interakcí vztahů mezidruhových, vnitrodruhových i vztahů k prostředí. Důležitým faktem zůstává, že odlišné druhy i populace druhů na jednotlivé faktory klimatické změny reagují různě (Walther et al., 2002; Blaustein & Belden, 2003).

UV záření

Oslabování ozonové vrstvy způsobuje zvyšující se UV záření, které je jedním z vedlejších jevů klimatické změny negativně ovlivňujících početnost obojživelníků. Podle Blausteina et al. (1994) UV-B záření způsobuje změny převážně u embryonálních stádií, např. změny v DNA u vajíček obojživelníků. U druhů ocasatých, kteří své snůšky skrývají, popř. je kladou do relativně hlubokých vod, byl zjištěn nižší vliv UV radiace. Naopak u skokana kaskádského *Rana cascadae* a ropuchy západoamerické *Bufo boreas* zapříčinilo UV záření kritický pokles početnosti. U obou druhů došlo k vyhynutí celých populací v částech regionů (např. jižní Kalifornie), během laboratorních testů byl navíc zjištěn nárůst anomálií a morfologických změn v důsledku působení UV-B záření (Blaustein et al., 1994). Vlivem UV-B radiace může docházet ke snížení úspěšnosti líhnutí, kromě výše zmíněného skokana kaskádového také u axolotla dlouhoprstého *Ambystoma macrodactylum* či axolotla hnědého *Ambystoma gracile*. I zde se projevuje rozdílnost reakcí druhů na faktory klimatické změny: např. u skokana

skvrnkovaného *Rana pretiosa*, ropuchy obecné či rosničky západoamerické *Hyla regilla* nebyl dopad UV-B záření na úspěšnost líhnutí prakticky žádný (Blaustein & Belden, 2003). Blaustein a Belden (2003) dále upozorňují i na vliv UV záření na změny v chování, zpomalení růstu a metamorfózy, či zapříčinění fyziologických změn, které zasahují všechna vývojová stádia od vajíček po dospělé. Kupříkladu u skokana Blairova *Rana blairi* a skokana červenonohého *Rana aurora* záření nezpůsobuje změny v embryonálním stádiu, ale zpomaluje růst a vývoj během larválního stádia. Ačkoli se u obojživelníků vyvinuly obranné mechanismy proti UV záření, jako je změna pigmentace, omezení vystavení záření či enzymy napomáhající k napravení škod na DNA v embryonálním stádiu, s narůstající intenzitou záření dochází k zeslabení jejich účinnosti (Blaustein a Belden, 2003).

Acidifikace

Kromě zvyšující se teploty ovlivňuje koncentrace CO₂ i změnu pH půdy a vody. Acidifikace půdy způsobuje snížení výskytu mnoha druhů, např. mločika popelavého *Plethodon cinereus*, u kterého dochází vlivem sníženého pH i k vyšší mortalitě. U mnoha druhů (např. u mločika dvoupásého *Eurycea byslineata*) ovlivňuje tělní koncentraci sodíkových iontů. U jiných druhů nebyl zjištěn signifikantní vliv (např. čolek zelenavý *Notophthalmus viridescens*). Obojživelníci jsou terestriální acidifikací ovlivněni i nepřímo, např. změnou druhového složení rostlin či výskytu vhodné potravy (Wyman & Jancola, 1992). Okyselení vod se projevuje především snížením reprodukčního úspěchu obojživelníků, např. Leuven et al. (1986) zjistili u skokana ostronosého *Rana arvalis*, skokana zeleného *Pelophylax esculentus* a ropuchy obecné kromě negativního ovlivnění reprodukce i zvýšenou náchylnost pulců k napadení houbami čeledi saprolegniovitých *Saprolegniaceae*. Krynak et al. (2015) uvádí i změny ve složení kožní mikroflóry u pulců ropuchy obecné způsobené okyselením. Meyer et al. (2010) zdokumentovali poškození žaber u pulců rosnice trpasličí *Litoria fallax*.

3.5 Vliv počasí na početnost obojživelníků

Nejvýznamnější dopad klimatické změny na obojživelníky se týká počasí, především změn teplot a srážek. Oba tyto faktory mají podstatný vliv na fyziologii a chování obojživelníků, převážně kvůli ovlivnění gametogeneze, reprodukce a migračních mechanismů. Počasí způsobuje změny v období páření, ovlivňuje tělesnou kondici a u obojživelníků mírného pásu i přežití během zimních měsíců (Carey & Alexander, 2003; Todd et al., 2011; Walls et al., 2013). I proto se

modelování za účelem porozumění klimatickým změnám teplot a srážek stalo esenciálním pro celosvětovou ochranu obojživelníků, např. v rámci vytváření chráněných oblastí a ekologické konektivity populací, i odhadování budoucího stavu fragmentace habitatů a změny výskytu obojživelníků (Campos et al., 2020). Prediktivní modely předpovídají, že budoucí přežití obojživelníků bude záviset na jejich adaptabilitě, zejména změně behaviorálních procesů a možnostech změny areálu rozšíření. U druhů, které adaptace nebudou schopny, pak s největší pravděpodobností dojde k vyhynutí (Enriquez-Urzelai et al., 2019).

Významný vliv na změnu počasí převážně v tropických a subtropických oblastech má anomální jev El Niño. Ačkoli se jedná o událost opakující se přibližně každé čtyři roky, její průběh i následky jsou prakticky nepředvídatelné a ve většině případů způsobuje na pevnině extrémní sucho (a následné požáry) (Glynn, 1990). Zvýšením teplot a snížením srážek v jihovýchodní Asii vlivem El Niña dochází i ke změnám v chování obojživelníků, např. u parosniček rodu *Glyphoglossus*, které se zahrabávají hlouběji do substrátu (Bickford et al., 2010). El Niño je jedním z možných důvodů pro vymizení populací atelopa proměnlivého *Atelopus varius* v oblasti Moteverde na Kostarice (Alexander & Eischeld, 2001).

3.5.1 Vliv teploty a srážek na početnost obojživelníků

Vliv teploty

Koncentrace CO₂ v atmosféře vzrostla od dob průmyslové revoluce o 45 % a společně s dalšími skleníkovými plyny způsobila zvýšení průměrné světové roční teploty o 0,8 °C (údaj z roku 2017) a odborníci předpokládají, že do konce 21. století vzroste o další 1–3,7 °C. Ačkoli samotná koncentrace CO₂ vykazuje malou heterogenitu, narůstání teploty se regionálně liší. Např. ve vysokohorských oblastech je odhadováno zvýšení teploty až o 10 °C do roku 2100, v tropech a subtropích o 3–4 °C. Teplotní nárůst se nejvíce projevuje v zimních měsících a během noci (Dusenge et al., 2019).

Teplota prostředí je jedním z nejdůležitějších faktorů determinujících distribuci všech světových druhů a závisí na ní i většina biologických procesů (Dusenge et al., 2019). Obojživelníci patří mezi ektotermní organismy, což je činí extrémně náchylnými na změny prostředí, převážně jeho teploty, která ovlivňuje celkovou teplotu těla obojživelníků včetně fyziologických, biochemických a buněčných procesů: hlavně metabolismus, dýchání, vylučování a krevní oběh. Teplotní extrémy mohou být pro mnoho druhů smrtelné (Carey & Alexander,

2003). Vyvinuly se u nich různé adaptace na změny teploty prostředí. Běžné je využívání externích zdrojů tepla pro regulaci tělesné teploty i budování nor (ve kterých teplota většinou odpovídá průměrné denní venkovní teplotě) či skrývání pod substrát jako ochrana před teplotními extrémy. Rozsah teplotní tolerance druhů je různý, nejvýraznější byl naměřen u ropuchy obrovské, obývající tropy a subtropy Jižní a Střední Ameriky, která se běžně vyskytuje v oblastech s teplotními výkyvy od 11 °C do 42 °C; a u blatnice Hammondovy *Spea hammondi* ze západní Kalifornie a Mexika, která je schopna odolávat teplotám od 0 °C do 40 °C. Teplotní tolerance jednotlivých druhů či jejich oddělených populací vyskytující se v jiných podmínkách (např. jiné nadmořské výšce) je vysoce závislá na teplotních variacích prostředí (Snyder & Weathers, 1975).

Jak ale podotýká Enriquez-Urzelai et al. (2019), teplotní výkyvy v důsledku klimatických změn často překračují limity tolerance druhů. To se týká i areálu výskytu v Evropě, kde se jižní části pomalu stávají pro poikilotermní organismy neobyvatelné a u nejižněji žijících druhů dochází k významnějším změnám než u severněji se vyskytujících druhů obojživelníků (Enriquez-Urzelai et al., 2019). Obojživelníky ovlivňuje např. i snížení vrstvy sněhové pokrývky, kdy se larvální a juvenilní stádia (např. skokana lesního *Rana sylvatica*) stávají snadnější kořistí predátorů (Rollins, 2019).

Vliv srážek

Ačkoli je množství vody v prostředí, ať už ve formě vodních toků, půdní vlhkosti či dostupných nádrží, tůní a jiných vodních ploch, pro obojživelníky kritické, v rámci studií klimatické změny a jejího dopadu na obojživelníky je často opomíjeno (Todd et al., 2011). Změna klimatu se projevuje jak extrémním množstvím srážek a následnými záplavami, tak jejich nedostatkem a z něj vyplývajícím suchem. Všechny druhy obojživelníků a jejich reprodukce závisí do určité míry na dostupnosti sladké vody, pro druhy kladoucí vajíčka na souši je navíc kritická i vlhkost půdy (Walls et al., 2013) (např. pro mločika stržového *Plethodon richmondi*). Extrémní sucho, ač krátkodobé, zapříčinilo v 70. letech vymření jedné z populací ohroženého mločika *Plethodon shenandoah* v USA (Jaeger, 1971) či místní extinkce u australské paropuchy *Pseudophryne pengilleyi* na počátku 21. století (Scheele et al., 2012).

Nedostatek srážek způsobuje i pokles komunikace u žab (Walls et al., 2013), např. podle Jansena et al. (2009) u rosnivky hnědavé *Scinax fuscovarius* či rosničky protáhlé *Dendropsophus rubicundulus*. Dospělci mohou být v delším období sucha

vystavení nebezpečí usychání v důsledku zvýšeného odparu vody z kůže a během dýchání, a zhoršení schopnosti vylučovat koncentrovanou moč. Nedostatek vlhkosti může ovlivňovat i celkovou aktivitu, pohyblivost a schopnost vyhnout se predátorům (Carey & Alexander, 2003).

Ke snížení početnosti některých druhů přispívá i druhý extrém, tedy zvýšené množství srážek a s ním spojené záplavy (Walls et al., 2003; Lowe, 2012).

3.5.2 Vliv počasí na rozmnožování a rozšíření obojživelníků

Klimatická změna zásadně ovlivňuje dobu trvání i začátek ročních období, která se stávají více variabilními a nepředvídatelnými. Vzrůstající teplota vede u většiny obojživelníků k výrazně dřívějšímu období rozmnožování (Walls et al., 2013). Ve studii z roku 2011 Todd et al. naměřili změny v řádu několika týdnů v posunu počátku reprodukčních procesů. Např. u druhů pářících se na podzim jako je mločík čtyřprstý *Eurycea quadridigitata* či axolotl mramorovaný *Ambystoma opacum* dochází v posledních letech k výraznému zpoždění pářící sezóny; naopak u druhů, u kterých se rozmnožování odehrává v zimních měsících, jako je např. axolotl tygrovaný *Ambystoma tigrinum*, dochází k předčasnému páření až o 3 týdny (Todd et al. 2011), podle Carey & Alexandra (2003) u ropuchy obecné během mírné zimy až o 7 týdnů.

Často dochází k drastickým kaskádovitým procesům, jako je zrychlený růst a vývoj, které mohou poškodit nejen metamorfující stádia obojživelníků, ale zásadně ovlivnit i vznikající dospělce (Carey & Alexander, 2003). Např. v rámci snahy o kompenzaci nezvyklých teplotních výkyvů může dojít k vylíhnutí pulců příliš brzy a jsou pak nuceni přežít vysoce fluktuující teploty brzkého jara včetně příliš nízkých teplot. Růstové kompenzace v důsledku pozdního líhnutí negativně ovlivňují i vývoj anti-predačních mechanismů, pozorovány byly např. u skokana lesního *Rana sylvatica*. Mezidruhová variabilita v adaptaci na měnící se podmínky prostředí navíc způsobuje rozdíly v životních pochodech obojživelníků, což následně negativně ovlivňuje interspecifické vztahy a fungování ekosystémů (Rollins, 2019).

Reprodukce je u obojživelníků pravděpodobně nejnáchylnější na změny srážek ze všech organismů na Zemi. Embryonální i larvální stádia často podléhají vysychání a množství srážek ovlivňuje i velikost snůšky. Suché zimy způsobují nedostatek tajícího sněhu a nezaplnění dočasných tůní, popřípadě nedostatek vody v tůních trvalých. I v případě, že je v tůni vody dostatek, ale srážky jsou omezené

v období líhnutí a metamorfózy, dochází k úbytku zdrojů potravy i kanibalismu (Carey & Alexander, 2003; Walls et al., 2013).

Např. v Portoriku došlo v důsledku dlouhodobého sucha k rapidnímu snížení početnosti populací osmi druhů rodu bezblanek *Eleutherodactylus* (např. bezblanky koki *Eleutherodactylus coqui*). Důvodem pro tak výraznou změnu v početnosti byla zřejmě neschopnost pulců a juvenilů přežít nedostatek vlhkosti. Vlivem sucha navíc dochází k extrémním reprodukčním selháním, např. u axolotla krtkovitého *Ambystoma talpoideum* (Semlitsch, 1987; Walls et al., 2013) či čolka proužkovaného *Notophthalmus perstriatus* (Dodd, 1993). Podle Semlitsche (1987) může v suchém roce navíc až 90 % axolotlů krtkovitých páření zcela vynechat.

I zvýšené množství srážek, může vést ke snižování početnosti obojživelníků, jako např. v případě mločika nachového *Gyrinophilus porphyriticus*. Především metamorfující mločici jsou ohroženi zvýšenou rychlostí toků a záplavami, spojenými i s hromaděním naplaveného dřeva, vegetace a dalších sedimentů (Lowe, 2012; Walls et al., 2013). Záplavy jako následek hurikánů způsobují úbytek a problematickou reprodukci např. u axolotla mramorovaného *Ambystoma opacum*. Samice tohoto druhu v období páření putují k vyschlým dočasným lesním tůňm, kde do dna nakladou vejce. Jakmile se vyschlé tůně začnou zaplňovat vodou, dojde k líhnutí. Pokud jsou však tůně v období páření v důsledku výkyvů srážek a hurikánů zaplněné vodou, samice vajíčka nakladou na břeh a ve většině případů k jejich vylíhnutí nedojde, popřípadě dochází ke zvýšené mortalitě líhnoucích se larev (Walls et al., 2013).

Změny v rozšíření obojživelníků

Jednou z důležitých adaptací na fluktuace počasí je změna rozšíření druhů a jejich populací. Všeobecně vzato dochází vlivem klimatické změny k přesunům na severněji položená stanoviště. Problém nadchází v případě fragmentovaných habitatů a disperzních bariér (např. pohoří), které zamezují přesunu do chladnějších oblastí a areál rozšíření druhů dané oblasti se tak stává výrazně omezeným. Enriquez-Urzelai et al. (2019) zjistili, že obojživelníci Iberského poloostrova nepreferují předpokládaný posun oblastí výskytu směrem k severu (kromě výjimek jako v případě nejjižněji se vyskytující ropušky Hilleniovy *Alites dickhillieni* a nejsevernějších druhů čolka portugalského *Triturus pygmaeus* a endemické ropušky iberské *Alytes cisternasii*), ale do vyšších nadmořských výšek. Přibližně u poloviny zkoumaných druhů Iberského poloostrova docházelo během roku k častým změnám obývaných nik, z čehož lze usuzovat, že tyto druhy nebyly

schopny najít nová trvalá stanoviště vyhovující optimálním podmínkám daných druhů. Příkladem je mlok dvoupruhý *Chioglossa lusitanica* a čolek iberský *Lissotriton boscai* (Enriquez-Urzelai et al., 2019).

K obdobným změnám v distribuci dochází v důsledku zvyšující se teploty po celém světě, např. u jihoamerických druhů rosničky žíhané *Hypsiboas caingua*, hvízdalky riograndské *Hysalaemus riograndensis*, či cecílie saopaulské *Siphonops paulensis* (Schivo et al., 2019). Mizející prostředí s chladnějším klimatem (např. právě na vrcholech hor) omezuje potenciální distribuci druhů adaptovaných na chladné prostředí. Kombinace omezení vhodných stanovišť a zhoršující se teplotní podmínky mohou vést ke zvýšení ohrožení druhů (Enriquez-Urzelai, 2019; Schivo et al., 2019). Např. u ostrovních druhů obojživelníků jižní Asie, jako je kuňka bornejská *Barbourula kalimantanensis*, je předpokládáno, že v období následujících 40 let dosáhnou svých adaptačních limitů v rámci změny distribuce (Bickford et al., 2010).

V průběhu tání vysokohorských ledovců dochází k uvolnění nových habitatů, které mohou sloužit k osídlení obojživelníky přesouvajícími se do vyšších poloh. Příkladem jsou andské druhy žab v Peru čtyřočka vysokohorská *Pleurodema marmoratum*, ropucha bradavčitá *Bufo spinulosa* a vodnice mramorovaná *Telmatobius marmoratus*, které se dnes vyskytují v nadmořských výškách nad 5200 m n. m., v oblastech zpřístupněných po roztání dříve trvalé ledové pokrývky (Seimon et al., 2007). Klimatická změna způsobuje i posuny hybridních zón druhů, např. Walls et al. (2013) uvádí výrazné zvětšení dané zóny v Apalačském pohoří v USA mezi mločíkem jihoappalačským *Plethodon teyahalee* a mločíkem červenonohým *P. shermani*.

4. Shrnutí

V literární rešerši odborných textů jsem se zaměřovala na ohrožení obojživelníků a snížení jejich početnosti vlivem různých faktorů. Je jasné, že se jedná o komplexní a provázaný problém působení nejen antropogenních, ale i přirozených vlivů. Fluktuace početnosti populací je jevem přirozeným, který však zhoršuje přesné zjištění ohrožení a odlišení flukтуаčních následků od těch spojených s ostatními faktory (Pechmann et al., 1991; Pechmann & Wilbur, 1994; Semlitsch et al., 1996; Marsh, 2001), problematickým je i nedostatek dat a dlouhodobých měření (Marsh, 2001; Marsh & Trenham, 2001; Collins & Halliday, 2005; Lannoo, 2005; Whiteman & Wissinger, 2005) a samotné charakteristiky druhů, jako je např. malá velikost a kryptičnost (Salvidio, 2009).

Podle Pechmanna et al. (1991) a Marshe (2001) mohou navíc časté fluktuace přispívat ke zvýšení ohrožení druhu v kombinaci s dalšími faktory. Také přirozená populační dynamika v návaznosti na vnitrodruhové i mezidruhové vztahy sama o sobě nepřispívá k poklesu početnosti (Marsh & Trenham, 2001; Whiteman & Wissinger, 2005), i když podle Wilbura (1997) způsobuje zejména kanibalismus a přirozená predace snížení přežití larválních stádií, nicméně až ve spojení s dalšími vlivy se intraspecifické a interspecifické vztahy projevují jako problematické (Whiteman & Wissinger, 2005), zejména v souvislosti s predací invazních druhů (Kats & Ferrer, 2003; Whiteman & Wissinger, 2005; Watling et al., 2011).

Hlavní faktory ohrožení a snížení početnosti jsou zavlečené invazní druhy, nemoci, destrukce habitatu, jeho fragmentace a antropogenní změny v krajině, znečištění a změna klimatu (Alford & Richards, 1999; Blaustein & Kiesecker, 2002; Collins & Storfer, 2003; Kats & Ferrer, 2003; Lannoo, 2005). Obojživelníci jsou ke klimatické změně extrémně náchylní, ať už se jedná o změny počasí a srážek, či vzrůstající okyselení půdy a působení UV záření (Todd et al., 2011; Maslin, 2014). Hlavně teplota a změny v množství srážek způsobují změny v distribuci, reprodukčních cyklech, gametogenezi i přežití všech životních stádií, což odpovídá zjištěním mnoha výzkumů (např. Carey & Alexander, 2003; Todd et al., 2011; Walls et al., 2013; Rollins, 2019). Jak podotýkají Blaustein & Belden (2003), různé druhy a jejich populace na faktory ohrožení reagují odlišně, podle Whitemana & Wissingera (2005) není snížení početnosti populací obojživelníků či jejich vymření nikdy způsobeno pouze jedním faktorem. Tomu odporuje např. Jaeger (1971), určující extrémní sucho jako jasnou příčinu vyhynutí jedné z populací mločika *Plethodon shenandoah* v USA, také podle Burrowes et al.

(2004) sucho v důsledku El Niña způsobilo rapidní úbytek početnosti u bezblanek rodu *Eleutherodactylus* v Portoriku. Většina zdrojů se ale shoduje na provázanosti a vzájemném ovlivňování faktorů (např. Blaustein & Kiesecker, 2002; Collins & Storfer, 2003; Lannoo, 2005). Sucho způsobené klimatickou změnou je spojováno se zhoršováním vlivu fragmentace habitatů (např. Walls et al., 2013; Campos et al., 2020); záplavy mohou zvýšit šíření invazních druhů (Walls et al., 2013). Zvyšující teplota je spojována se zhoršováním vlivu toxických látek, např. může zvyšovat letálnost chlóru pro larvální stádia obojživelníků (Green et al., 2019). Globální oteplování ovlivňuje i zvýšení šíření nemocí včetně chytridiomykózy (Berger et al., 2004; Pounds et al., 2006; Rohr & Raffel, 2010). Vyšší náchylnost k onemocnění je způsobena i zvýšením UV-B radiace (Kiesecker et al., 2001; Blaustein & Kiesecker, 2002). Negativní vliv klimatické změny na snížení početnosti i zvýšení ohrožení obojživelníků je tak nepopiratelný (např. Lowe, 2012; Walls et al., 2013, Rollins, 2019).

5. Závěry

V posledních letech vzrůstají obavy ze zvěšujícího se ohrožení obojživelníků a snižování jejich početnosti v globálním měřítku. Obojživelníci jsou extrémně náchylní ke změnám prostředí, prvním cílem této bakalářské práce proto bylo zhodnocení nejvýznamnějších faktorů, ovlivňujících jejich početnost a ohrožení. Mezi ty patří především destrukce a fragmentace habitatů a změny v krajině, nemoci, šíření invazních druhů a klimatická změna. Dalším cílem bylo shrnutí aspektů populační dynamiky obojživelníků, jejíž pochopení je klíčové k další ochraně obojživelníků i jejich biotopů.

Hlavním cílem tohoto textu pak bylo zhodnocení vlivu klimatické změny a změn počasí na obojživelníky. V rámci fenoménu klimatické změny dochází ke zvyšování UV-B radiace, způsobující zejména úhyn larválních stádií, zpomalení růstu a metamorfózy, změny v chování, morfologické změny a poškození DNA. Další součástí klimatické změny je okyselení vody a půdy, v jejímž důsledku u obojživelníků dochází především ke zvýšené mortalitě a snížení reprodukční úspěšnosti.

Nejvýznamnějšími jevy změny klimatu jsou zvyšování teploty a změny v množství a distribuci srážek. Jako ektotermní organismy jsou obojživelníci vysoce náchylní zejména ke změnám teploty a její zvýšení ovlivňuje kromě sezónnosti a reprodukce i mnohé fyziologické pochody. Nedostatek vlhkosti v důsledku sníženého množství srážek způsobuje u obojživelníků převážně vysychání a zvýšenou mortalitu pulců i dospělců. Nadprůměrné množství srážek obojživelníky ohrožuje převážně zvýšením rychlosti toků a záplavami. Změny počasí způsobují i nutnost změny areálu výskytu, převážně do severněji položených chladnějších oblastí, či do vyšších nadmořských výšek.

Je jasně patrné, že míra ohrožení obojživelníků se zvyšuje, především v důsledku interakce různých faktorů. Pro jejich záchranu či alespoň zpomalení snižování jejich početnosti je důležité nejen zakládání nových chráněných oblastí, ale především provádění rozsáhlých a dlouhodobých studií věnujících se faktorům, které v jednotlivých regionech k úbytku obojživelníků vedou. Významným je i zaměření se na rozdílné dopady faktorů v rámci druhů i populací obývajících rozdílná stanoviště a regiony.

6. Přehled literatury a použitých zdrojů

- Alexander, M. A. & Eischeid, J. K. (2001):** Climate Variability in Regions of Amphibian Declines. *Conservation Biology*, 15(4), 930–942. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.015004930.x.
- Alford, R. A. (1999):** Ecology: resource use, competition, and predation. In *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*, ed. RW McDiarmid, R Altig. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Alford, R. A. & Richards, S. J. (1999):** Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30(1), 133–165.
- Alroy, J. (2015):** Current extinction rates of reptiles and amphibians. *PNAS* 112 (42). DOI: 10.1073/pnas.1508681112.
- Beebee, T. (1996):** Ecology and Conservation of Amphibians (Vol. 7). Springer Science & Business Media, 214s.
- Belasen, A. M., Bletz, M. C., Leite, D. D. S., Toledo, L. F., & James, T. Y. (2019):** Long-term habitat fragmentation is associated with reduced MHC IIB diversity and increased infections in amphibian hosts. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 236.
- Berger, L., Speare R., Daszak P., Green D. E., Cunningham A. A., Goggin C. L., Slocombe R., Ragan M. A., Hyatt A. D., McDonald K. R., Hines H. B., Lips K. R., Marantelli G., & Parkes H. (1998):** Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95 (15) 9031–9036. doi:10.1073/pnas.95.15.903.
- Berryman, A. A. (2013):** Population Systems: a General Introduction. Springer Science & Business Media, 222s.
- Berven, K. A. (1990):** Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*, 71(4), 1599–1608.
- Bickford, D., Howard, S. D., Ng, D. J. J., & Sheridan, J. A. (2010):** Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation*, 19(4), 1043–1062. doi:10.1007/s10531-010-9782-4.
- Blaustein, A. R., & Belden, L. K. (2003):** Amphibian defenses against ultraviolet-B radiation. *Evolution & Development*, 5(1), 89–97.
- Blaustein, A. R., & Kiesecker, J. M. (2002):** Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters*, 5(4), 597–608.
- Blaustein, A. R., Hoffman, P. D., Hokit, D. G., Kiesecker, J. M., Walls, S. C., & Hays, J. B. (1994):** UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian

eggs: a link to population declines? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(5), 1791–1795.

- Brzeziński, M., Eliava, G., Żmihorski, M. (2012):** Road mortality of pond-breeding amphibians during spring migrations in the Mazurian Lakeland, NE Poland. *Eur J Wildl Res* (2012) 58:685–693. DOI 10.1007/s10344-012-0618-2.
- Campos, F. S., Lourenço-de-Moraes, R., Ruas, D. S., Mira-Mendes, C. V., Franch, M., Llorente, G. A., ... & Cabral, P. (2020):** Searching for Networks: Ecological Connectivity for Amphibians Under Climate Change. *Environmental Management*, 65(1), 46–61.
- Carey, C. & Alexander, M. A. (2003):** Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*, 9(2), 111–121. DOI:10.1046/j.1472-4642.2003.00011.x.
- Carey, C., Corn, P. S., Jones, M. S., Livo, L. J., Muths, E. & Loeffler, C. W. (2003):** Environmental and life history factors that limit recovery. In: *Southern Rocky Mountain populations of boreal toads (Bufo boreas). Status and conservation of North American amphibians* (ed. by M. Lanoo), pp. 00–00. University of California Press, Berkeley, CA, in press.
- Civiš, P., Vojar, J., Baláž, V. (2010):** Chytridiomykóza – hrozba pro naše obojživelníky? *Ochrana přírody*, 2010/4, 18–20.
- Collins, J. P. & Halliday, T. (2005):** Forecasting changes in amphibian biodiversity: aiming at a moving target. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360 (1454), 309–314.
- Collins, J. P. & Storfer A. (2003):** Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9, 89–98.
- Collins, J. P., Crump, M. L., & Lovejoy III, T. E. (2009):** Extinction in Our Times: Global Amphibian Decline. Oxford University Press, 304s.
- Cosentino, B. J., & Brubaker, K. M. (2018):** Effects of land use legacies and habitat fragmentation on salamander abundance. *Landscape Ecology*, 33(9), 1573–1584. doi:10.1007/s10980-018-0686-0.
- Crump, M. L. (1983):** Opportunistic cannibalism by amphibian larvae in temporary aquatic environments. *The American Naturalist*, 121(2), 281–289.
- Densmore, C. L. & Green, D. E. (2007):** Diseases of Amphibians. *ILAR Journal*, Volume 48, Issue 3, Pages 235–254, doi.org/10.1093/ilar.48.3.235.
- Dodd Jr, C. K. (1993):** Cost of living in an unpredictable environment: the ecology of striped newts *Notophthalmus perstriatus* during a prolonged drought. *Copeia*, 605–614.
- Duellman, W. E., ed. (1999):** Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. ISBN 0-8018-6115-2.

- Dusenge, M. E., Duarte, A. G., & Way, D. A. (2019):** Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 221(1), 32–49. <https://doi.org/10.1111/nph.15283>.
- Enriquez-Urzelai, U., Bernardo, N., Moreno-Rueda, G., Montori, A., & Llorente, G. (2019):** Are amphibians tracking their climatic niches in response to climate warming? A test with Iberian amphibians. *Climatic change*, 154(1–2), 289–301. DOI: 10.1007/s10584-019-02422-9.
- Escoriza, D., & Boix, D. (2012):** Assessing the potential impact of an invasive species on a Mediterranean amphibian assemblage: a morphological and ecological approach. *Hydrobiologia*, 680(1), 233–245. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0936-5>.
- Flegr, J. (2009):** Evoluční biologie. 2. Vydání. Academia, Praha. 572s. ISBN 978-80-200-1767-3.
- Forman, R. T. T. & Alexander, L. E. (1998):** Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 207–231. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>.
- Gendron, A. D., Marcogliese, D. J., Barbeau, S., Christin, M.-S., Brousseau, P., Ruby, S., Cyr, D. & Fournier, M. (2003):** Exposure of leopard frogs to a pesticide mixture affects life history characteristics of the lungworm *Rhabdias ranae*. *Oecologia* 135(3): 469–76. doi:10.1007/s00442-003-1210-y
- Glynn, P. W. (Ed.). (1990):** Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier, 564s. ISBN: 9780080870908.
- Griffiths, R. A., Sewell, D., McCrea R., S. (2010):** Dynamics of a declining amphibian metapopulation: Survival, dispersal and the impact of climate. *Biological Conservation* 143 (2010), 485–491. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.017>.
- Hollan, Jan:** Pojmy vztahující se ke globální změně [online]. amper.ped.muni.cz [cit. 2014-01-15]. <http://amper.ped.muni.cz/gw/pojmy.html>.
- Houlahan, J. F., Findlay C. S., Schmidt B. R., Meyer A. H. & Kuzmin S. L. (2002):** Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404: 752–755. <https://doi.org/10.1038/35008052>.
- Hyatt, A. D., Gould A. R., Zupanovic Z., Cunningham A. A., Hengstberger S., Whittington R. J., Kattenbelt J. & Coupar B. E. H. (2000):** Comparative studies of piscine and amphibian iridoviruses. *Archives of Virology* 145(2): 301–331. doi:10.1007/s007050050025.
- IUCN (2020):** The IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Version 2020-1 [online]. [Cit. 11-06-2020]. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org>.

- Jaeger, R. G. (1971):** Moisture as a factor influencing the distributions of two species of terrestrial salamanders. *Oecologia*, 6(3), 191–207. DOI: 10.1007/BF00344914.
- Jansen, M., Schulze, A., Werding, L., & Streit, B. (2009):** Effects of extreme drought in the dry season on an anuran community in the Bolivian Chiquitano region. *Salamandra*, 45(4), 233–238.
- Jeřábková L., Krása A., Zavadil V., Mikátová B. & Rozínek R. (2017):** Červený seznam obojživelníků a plazů České republiky. In: Chobot K. & Němec M. (eds): Červený seznam ohrožených druhů České republiky, Obratlovci. Příroda, 34, Praha, str. 83–106.
- Kats, L. B., & Ferrer, R. P. (2003):** Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and distributions*, 9(2), 99–110.
- Katzmann, S., Waringer-Löschenkohl, A., & Waringer, J. A. (2003):** Effects of inter- and intraspecific competition on growth and development of *Bufo viridis* and *Bufo bufo* tadpoles. *Limnologia*, 33(2), 122–130. [https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(03\)80041-5](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(03)80041-5).
- Kolby, J. E., & Daszak, P. (2016):** The Emerging Amphibian Fungal Disease, Chytridiomycosis: A Key Example of the Global Phenomenon of Wildlife Emerging Infectious Diseases. *Emerging Infections* 10, 385–407. DOI: 10.1128/microbiolspec.EI10-0004-2015
- Koprivnikar, J., Forbes, M. R., & Baker, R. L. (2008):** Larval amphibian growth and development under varying density: are parasitized individuals poor competitors? *Oecologia*, 155(3), 641–649. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0937-2>.
- Krynak, K. L., Burke, D. J., & Benard, M. F. (2015):** Larval environment alters amphibian immune defenses differentially across life stages and populations. *PloS one*, 10(6), e0130383. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130383>
- Kuzmin, S. L. (1995):** The problem of food competition in amphibians. *Herpetological Journal*, 5, 252–252.
- Lande, R., Engen, S., & Saether, B. E. (2003):** Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. Oxford University Press, 212s. ISBN-13: 9780198525257.
- Lannoo, M. J. (2005):** Preface. In: Amphibian declines: the conservation status of United States species. University of California Press, 1094s. DOI: 10.1525/california/9780520235922.001.0001.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., (1992):** Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: case studies and recent advances. *Ecological Monographs* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>.

- Leuven, R. S. E. W., Den Hartog, C., Christiaans, M. M. C., & Heijligers, W. H. C. (1986):** Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. *Experientia*, 42(5), 495–503. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01946687>.
- Lowe, W. H. (2012):** Climate change is linked to long-term decline in a stream salamander. *Biological Conservation*, 145(1), 48–53. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.10.004.
- Mageski, M. M., Varela, S., & Roper, J. J. (2018):** Consequences of dispersal limitation and habitat fragmentation for the Brazilian heart-tongued frogs (*Phyllodytes* spp.). *Austral Ecology*, 43(5), 547–557. DOI: <https://doi.org/10.1111/aec.12591>.
- Marsh, D. & Trenham P. (2001):** Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15 (1): 40–49. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.00129.x>.
- Marsh, D. M. (2001):** Fluctuations in amphibian populations: a meta-analysis. *Biological Conservation*, 101(3), 327–335. doi:10.1016/s0006-3207(01)00076-3.
- Martel, A., Spitzen-van der Sluijs, A., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M. C., Woeltjes, A., Bosman, W., Chiers, K., Bossuyt, F. & Pasmans, F. (2013):** *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. Article in Proceedings of the National Academy of Sciences, September 2013. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1307356110
- Maslin, M. (2014):** Climate Change: A Very Short Introduction. OUP Oxford, 187s. ISBN-13: 978-0198719045.
- Mattoon, A. (2015):** Deciphering Amphibian Declines. In Brown, L. R., Flavin, C., & French, H. State of the World 2001. The Worldwatch Institute, 155s.
- Meredith, H.M.R., Van Buren C. & Antwis R.E. (2016):** Making amphibian conservation more effective. *Conservation Evidence* 13, 1–6.
- Meyer, E. A., Cramp, R. L., & Franklin, C. E. (2010):** Damage to the gills and integument of *Litoria fallax* larvae (Amphibia: Anura) associated with ionoregulatory disturbance at low pH. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 155(2), 164–171. DOI: 10.1016/j.cbpa.2009.10.032.
- Mikátová, B., & Vlašín, M. (2002):** Ochrana obojživelníků. Metodika Českého svazu ochránců přírody č. 1. EkoCentrum Brno (2. upravené vydání), 139s.
- Mikátová, B., & Vlašín, M. (2004):** Obojživelníci a doprava. ZO ČSOP Veronica, Brno. ISBN isbn:80-239-3951-3.
- Ochrana obojživelníků | Fórum ochrany přírody.** Fórum ochrany přírody [online]. Dostupné z: <http://www.forumochranyprirody.cz/ochrana-obojzivelniku-0>.

- OSN (1992):** Rámcová úmluva organizace spojených národů o změně klimatu. Rio de Janeiro. 20s. Dostupné z: http://amper.ped.muni.cz/gw/unfccc_cz/ramcova_umluva.pdf
- Oza, G. M. (1990):** Ecological effects of the frog's legs trade. *Environmentalist* 10, 39–42. <https://doi.org/10.1007/BF02239556>.
- Patar, A., Giri, A., Boro, F., Bhuyan, K., Singha, U., & Giri, S. (2016):** Cadmium pollution and amphibians—Studies in tadpoles of *Rana limnocharis*. *Chemosphere*, 144, 1043–1049. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.09.088>.
- Pechmann, J. H. K. & Wilbur, H. M. (1994):** Putting Declining Amphibian Populations in Perspective: Natural Fluctuations and Human Impacts. *Herpetologica*, Vol. 50, No. 1, 65–84.
- Pechmann, J. H. K., Scott D. E., Semlitsch R. D., Caldwell J. P., Vitt L. J. & Gibbons J. W. (1991):** Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science*, Vol 253, Issue 5022, 892–895. DOI: 10.1126/science.253.5022.892.
- Pizzatto, L., & Shine, R. (2008):** The behavioral ecology of cannibalism in cane toads (*Bufo marinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 (1), 123–133. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0642-0>.
- Polo-Cavia, N., Burraco, P., & Gomez-Mestre, I. (2016):** Low levels of chemical anthropogenic pollution may threaten amphibians by impairing predator recognition. *Aquatic Toxicology*, 172, 30–35. DOI: 10.1016/j.aquatox.2015.12.019.
- Richter-Boix, A., Garriga, N., Montori, A., Franch, M., San Sebastián, O., Villero, D., & Llorente, G. A. (2013):** Effects of the non-native amphibian species *Discoglossus pictus* on the recipient amphibian community: niche overlap, competition and community organization. *Biological Invasions*, 15(4), 799–815. DOI: 10.1007/s10530-012-0328-4.
- Rollins, H. B. (2019):** Ecological Effects of Climate Change on Amphibians (Doctoral dissertation, Case Western Reserve University).
- Santana, E. M., Schiesari, L. C., Gomes, F. R., & Martins, M. R. C. (2020):** Physiological condition of amphibians exposed to historical industrial pollution in a Brazilian biodiversity hotspot. DOI: 10.32942/osf.io/f82nq.
- Seimon, T. A., Daszak, P., Halloy, S. R., Schloegel, L. M., Aguilar, C. A., ... & Simmons, J. (2007):** Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology*, 13(1), 288–299. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01278.x>.
- Semlitsch, R. D. (1987):** Relationship of Pond Drying to the Reproductive Success of the Salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia*, Vol. 1987, No. 1, 61–69. DOI: 10.2307/1446038.

- Scheele, B. C., Driscoll, D. A., Fischer, J., & Hunter, D. A. (2012):** Decline of an endangered amphibian during an extreme climatic event. *Ecosphere*, 3(11), 1–15. <https://doi.org/10.1890/ES12-00108.1>.
- Schivo, F., Bauni, V., Krug, P., & Quintana, R. D. (2019):** Distribution and richness of amphibians under different climate change scenarios in a subtropical region of South America. *Applied Geography*, 103, 70–89. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2019.01.003>.
- Snyder, G. K., & Weathers, W. W. (1975):** Temperature Adaptations in Amphibians. *The American Naturalist*, 109(965), 93–101.
- Solský, M., Vojar, J. (2014):** Ochrana migrujících obojživelníků. ČZU, Praha.
- Sutherland W. J., Pullin A. S., Dolman P. M. & Knight T. M. (2004):** The need of evidence-based conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 19 No. 6.
- Tkadlec, E. (2008):** Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací. Olomouc, Univerzita Palackého v Olomouci. ISBN 978-80-244-2149-0.
- Todd, B. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H., & Gibbons, J. W. (2011):** Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1715), 2191–2197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1768>.
- Towns, D. R., & Daugherty, C. H. (1994):** Patterns of range contractions and extinctions in the New Zealand herpetofauna following human colonisation. *New Zealand journal of zoology*, 21(4), 325–339. <https://doi.org/10.1080/03014223.1994.9518003>.
- Van Buskirk, J. (2005):** Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology*, 86(7), 1936–1947. <https://doi.org/10.1890/04-1237>.
- Vojar J. (2007):** Ochrana obojživelníků: ohrožení, biologické principy, metody studia, legislativní a praktická ochrana. Doplněk k metodice č. 1 Českého svazu ochránců přírody. ZO ČSOP Hasina Louny, 155s. ISBN: 8025408116.
- Vojar J. (2015):** Metodika na ochranu krajiny před fragmentací z hlediska obojživelníků. Součást projektu „Komplexní přístup k ochraně fauny terestrických ekosystémů před fragmentací krajiny v ČR (EHP-CZ02-OV-1-028-2015)“.
- Waldman, B., Tocher, M. (1998):** Behavioral Ecology, Genetic Diversity, and Declining Amphibian Populations. In Caro, T. (Ed.). *Behavioral ecology and conservation biology*. Oxford University Press, 608s.
- Walls, S. C., Barichivich, W. J., & Brown, M. E. (2013):** Drought, deluge and declines: the impact of precipitation extremes on amphibians in a changing climate. *Biology*, 2(1), 399–418. DOI: 10.3390/biology2010399.

- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., ... & Bairlein, F. (2002):** Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
- Whiteman, H. H. & Wissinger, S. A. (2005):** Amphibian population cycles and long-term data sets. *Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species*. University of California Press, Berkley, 177–184.
- Wyman, R. L., & Jancola, J. (1992):** Degree and Scale of Terrestrial Acidification and Amphibian Community Structure. *Journal of Herpetology*, Vol. 26, No. 4, 392–401. DOI: 10.2307/1565115.
- Zavadil V., Sádlo J. & Vojar J. (2011):** Biotopy našich obojživelníků a jejich management. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha. ISBN 978-80-87457-18-4. 178s.