

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Vliv vysychání nádrže a mezidruhové kompetice na
životní historii larev čolků

Bc. Kamila Tahalová

Diplomová práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
k získání titulu Mgr. v oboru
Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: prof. MVDr. Emil Tkadlec, CSc.
Konzultant práce: doc. Mgr. Lumír Gvoždík, PhD.

Olomouc 2023

Tahalová K. 2023. Vliv vysychání nádrže a mezidruhové kompetice na životní historii larev čolků [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 49 s. 1 příloha, česky.

Abstrakt

Obojživelníci patří mezi jedny z nejvíce ohrožených obratlovců současnou změnou klimatu. Působení klimatické změny na jejich populace je přímé i nepřímé. Přímý vliv je zprostředkován změnami abiotických faktorů, např. teploty nebo množství srážek, kdežto nepřímý vliv je důsledkem změn v mezidruhových interakcích. Populační dynamika druhů, které se rozmnožují v dočasných vodních nádržích, je významně ovlivněna rozložením a celkovým množstvím srážek během larválního vývoje. I když byla vlivu vysychání na životní historii larev obojživelníků věnována značná pozornost, většina prací byla zaměřena pouze na vliv abiotických faktorů. V jedné nádrži se ale často vyvíjejí larvy různých druhů, jejichž vzájemné interakce mohou ovlivnit jejich plastickou odpověď na změnu abiotických faktorů způsobenou vysycháním. Cílem této práce bylo zkoumat společný vliv vysychání nádrže a mezidruhových interakcí na znaky životní historie larev a čerstvě metamorfovaných mláďat čolků horských (*Ichthyosaura alpestris*) a obecných (*Lissotriton vulgaris*) v polopřírodních podmínkách. Vliv vysychání a mezidruhových interakcí byl výraznější u č. horského než č. obecného. Simulované vysychání nádrže zkrátilo délku jejich larválního vývoje, kdežto přítomnost larev druhého druhu zvýšila hmotnost mláďat při opuštění vodního prostředí. Některé znaky byly významně ovlivněny mezidruhovými rozdíly ve všech experimentálních skupinách. Čolci obecní se vyvíjeli rychleji než čolci horští a ti se naopak vyznačují vyšší explorační pohybovou aktivitou mláďat. Výsledky ukázaly, že formulace predikcí o vlivu klimatické změny na populační dynamiku obojživelníků vyžaduje pochopení společného působení biotických a abiotických faktorů během jejich larválního vývoje.

Klíčová slova: fenotypová plasticita; hydroperioda; klimatická změna; interspecifické interakce; obojživelníci; sucho

Tahalová K. 2023. The effect of a tank drying and interspecific competition on the life history of newts larvae [master's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 49 pp. 1 Appendice, Czech.

Abstract

Amphibians are among the most endangered vertebrates due to current climate change. The impact of climate change on their populations is both direct and indirect. The direct influence is mediated by changes in abiotic factors, such as temperature or precipitation, while the indirect influence is a consequence of changes in interspecific interactions. The population dynamics of species that breed in temporary water bodies are significantly affected by the distribution and overall amount of precipitation during larval development. Although the effects of drying on the life history of amphibian larvae have received considerable attention, most studies have focused only on the influence of abiotic factors. However, larvae of different species often develop in one reservoir, whose mutual interactions can influence their plastic response to the change in abiotic factors caused by drying. The aim of this study was to examine the combined impact of drying and interspecific interactions on the life history traits of larvae and newly metamorphosed juveniles of alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*) and common newts (*Lissotriton vulgaris*) under semi-natural conditions. The influence of drying and interspecific interactions were stronger in alpine newts than in common newts. Simulated drying of the tanks shortened the length of their larval development, while the presence of larvae of the other species increased the weight of juveniles upon leaving the aquatic environment. Some traits were significantly influenced by interspecific differences in all experimental groups. Common newts developed faster than alpine newts, while alpine newts exhibited higher exploratory locomotor activity in juveniles. The results indicate that formulating predictions about the impact of climate change on the population dynamics of amphibians requires understanding the combined effects of biotic and abiotic factors during their larval development.

Key words: amphibians; climate change; drought; fenotypic plasticity; hydroperiod; interspecific interaction

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením prof. MVDr. Emila Tkadlece, CSs a doc. Mgr. Lumíra Gvoždíka, PhD, a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci dne.....16. 5. 2023

Obsah

Seznam tabulek	vii
Seznam obrázků	viii
Úvod.....	1
Změna klimatu a sucho.....	1
Vliv sucha na podmínky v dočasných vodních nádržích	2
Vliv vysychání nádrží na ekologii obojživelníků, včetně jejich larev	3
Mezidruhová konkurence larev obojživelníků	6
Vysychání nádrží a mezidruhová konkurence larev obojživelníků	8
Cíle práce	11
Metodika	12
Studované druhy	12
Experimentální design	13
Měření explorační aktivity	14
Statistická analýza	14
Výsledky	16
Diskuze.....	23
Závěr	26
Literatura.....	27
Přílohy	35

Seznam tabulek

Tab. 1: Parametry fixních faktorů finálních modelů ukazující vliv načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce a druhové příslušnosti na rychlost vývoje a růstu u larev čolků. Detaily výběru modelů viz Tab. P2 a P4.....	16
Tab. 2: Parametry fixních faktorů finálních modelů ukazující vliv načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce, druhové příslušnosti, vývoj a jejich vzájemné interakce na míru přežívání, délku vývoje a hmotnost mláďat u larev čolků. Detaily výběru modelů viz Tab. P6, P8 a P10. *výsledky z-statistiky.....	20
Tab. 3: Parametry fixních faktorů finálních modelů ukazující vliv načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce, druhové příslušnosti, hmotnosti a vývoje na uraženou vzdálenost a maximální rychlost u larev čolků. Detaily výběru modelů viz Tab. P12 a P14.....	22

Seznam obrázků

Obr. 1: Vliv rozdílného načasování začátku vysychání nádrže na (a, b) rychlost vývoje a (c, d) růstu u larev čolka horského (*I. alpestris*) a č. obecného (*L. vulgaris*), když se vyvíjely samostatně nebo společně. Zobrazené hodnoty jsou průměry s SE. Larvy č. obecných se vyvíjely rychleji než č. horští. Rychlost růstu byla ovlivněna mezidruhovou interakcí. V přítomnosti obou druhů rostly larvy rychleji, než když se oba druhy vyvíjeli odděleně.....17

Obr. 2: Vliv rozdílného načasování začátku vysychání nádrže na míru přežívání, délku vývoje a hmotnost mláďat u larev čolka horského (*I. alpestris*) a č. obecného (*L. vulgaris*), když se vyvíjely samostatně nebo společně. Zobrazené hodnoty jsou průměry s SE. Vysychání snížilo dobu vývoje u č. horských a přítomnost dalšího druhu zvýšila jejich hmotnost..... 19

Obr. 3: Vliv rozdílného načasování začátku vysychání nádrže na uraženou vzdálenost a maximální rychlost u larev čolka horského (*I. alpestris*) a č. obecného (*L. vulgaris*), když se vyvíjely samostatně nebo společně. Zobrazené hodnoty jsou průměry s SE. Ve všech případech č. horští urazili delší vzdálenosti než č. obecní. Č. horští měli také vyšší maximální rychlost v nádržích v interakci s druhým druhem.....21

Poděkování

Za tento projekt bych chtěla poděkovat jednak mému vedoucímu práce panu prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. za to, že souhlasil s tímto vedením a umožnil mi tak spolupracovat s mým konzultantem panem doc. Mgr. Lumírem Gvoždíkem, PhD., kterému děkuji za přidělení zajímavého tématu a odborné rady. Za pomoc s praktickou realizací práce bych chtěla poděkovat Monice Šugerkové a Martinu Bučkovi. Tato práce byla podpořena grantem z Grantové agentury ČR (21-29169S; hlavní řešitel: L. Gvoždík). Protože se pracovalo s živočichy chráněnými zákonem, jejich odchyt byl umožněn Odborem životního prostředí KÚ kraje Vysočina, který vydal výjimku z ochranného režimu studovaných druhů (KUJI35068/2019). Výzkum probíhal na detašovaném pracovišti Ústavu biologie obratlovců ve Studenci, na kterém byla udělena akreditace k výzkumu Ministerstvem zemědělství České republiky (16OZ8637/2017-17214). Nakonec bych chtěla poděkovat svým nejbližším za podporu při psaní diplomové práce.

Úvod

Změna klimatu a sucho

Klimatická změna je jedním z nejstudovanějších témat současnosti. Řeší se zejména, jakou úlohu v tomto trendu hraje člověk, a jakou přirozené události. Klimatická změna přináší oteplování v různých částech světa i změnu hydrologického cyklu (Davie a Quinn 2019). Člověk navyšuje koncentrace skleníkových plynů (nejstudovanější je CO₂), které oteplování urychlují (Smil 2008). Člověk také výrazně mění krajinný ráz, jako např. vysoušením mokřadů zejména za účelem pěstování plodin, což pak vede ke ztrátě přirozeného ochlazování okolí (Fluet-Chouinard et al. 2023). Přirozenými událostmi pak mohou být třeba Milankovičovy cykly, díky kterým se mění vzdálenost a odklon naší planety od Slunce (Milankovitch 1941). Dalšími přirozenými událostmi způsobujícími sucho je i změna termohalinní cirkulace, kdy např. v případě ENSO může dojít k El Niño efektu a pršet u západního pobřeží Jižní Ameriky místo u východního pobřeží Austrálie a Asie (Lake 2011).

Hydrologický cyklus je určen množstvím odparu, srážek a transpirací. Přičemž platí, že odpar je hlavní hybnou silou, protože cyklus je poháněn intenzitou slunečního záření, které odpařuje vodu z povrchu, která pak kondenzuje v atmosféře. Zároveň i platí, že pevnina má vyšší podíl vody ve srážkách než v odparu, oceány to mají naopak. Oteplování vede ke zvýšené evaporaci a tím pádem vyššímu množství vodní páry v atmosféře (Davie a Quinn 2019). Globální změny tak zintenzivněly globální koloběh vody (Smil 2008). Konkrétním příkladem může být zvýšení CO₂ v atmosféře, které vede mimo jiné i k nižší ztrátě evapotranspirací z vegetace, což má za následek zvýšení objemu vody tekoucí do oceánů. Se zvýšenou koncentrací CO₂ totiž rostliny uzavírají své průduchy, které ale zároveň potřebují k transpiraci (uniká z nich vodní pára a udržuje tak transpirační proud v rostlině). A protože říční odtok vody je v podstatě rozdílem mezi vodou přijímanou ve srážkách a transpirací, zůstává při absenci transpirace větší objemy vody na povrchu a dochází k výraznějším odtokům pryč (Gedney et al. 2006). Podle IPCC (Mezivládní panel pro změnu klimatu) (2014) se teplota do konce 21. století zvedne o 1,5 °C. To bude mít za následek extrémní srážkové události kvůli zvýšení kondenzované páry v atmosféře v tropech a ve středních zeměpisných šířkách, kde se projeví jako intenzivnější a častější (Smil 2008). V konkrétnějších oblastech pak můžeme spíše hovořit o hydrologické změně kvůli

rozložení srážek, které mohou být nárazové a intenzivnější nebo naopak nedostatečné (Davie a Quinn 2019).

Vliv sucha na podmínky v dočasných vodních nádržích

Sucho můžeme definovat třemi způsoby (Lake 2011): 1. „Nedostatek srážek oproti očekávaným nebo normálním srážkám, které při delším období nedostačují ke splnění požadavků lidských činností.“ 2. „Trvalý a abnormální nedostatek vlhkosti, který má nepříznivé dopady na vegetaci, zvířata nebo lidi.“ 3. „Prodloužené, abnormálně suché období, kdy není dostatek vody pro běžné potřeby uživatelů.“ Ať už zvolíme jakoukoli z těchto definic, můžeme se shodnout, že žádná z nich neuvádí pozitivní účinky na okolí. Jedná se o jev, který se může objevit v jakémkoli prostředí, včetně toho přirozeně aridního. Pokud se podíváme na hydrologické sucho, tedy když množství srážek v regionu nestačí k udržení povrchové vody, při delším trvání se může čekat značnou dobu, než se podmínky navrátí do původních stavů. I pokud sucho skončí, srážková voda se nejdříve absorbuje do půdy a až pak se objeví v tocích (Lake 2011). Krátká časová období hydrologického sucha mohou naznačovat deficity půdní vlhkosti v důsledku nízkých srážek, ale delší časové úseky bez srážek ovlivňují průtoky v řekách, zásoby nádrží i podzemní vody (Lake 2011).

Suchem jsou postiženy zejména dočasné vodní plochy (Chase 2003; Hartel et al. 2011). Je to problém zejména kvůli tomu, že jsou vyhledávaným útočištěm pro mnoho druhů živočichů. Často jsou dokonce preferovanějším biotopem, než jsou trvalé vodní plochy (Skelly 1996; Hartel et al. 2011). Dočasné vodní nádrže můžeme rozdělit na tři typy: efemérní (voda je v nádrži jen výjimečně a nepředvídatelně), epizodickou (nádrž se občas naplní a voda v ní pak zůstane několik měsíců, či let) a přerušované (voda je v nádrži přerušovanou i nepřerušovanou dobu) (Lake 2011). Z toho plyne, že k těmto biotopům jejich vysychání patří. Sucho jako takové ale představuje významný abiotický faktor pro celé povodí. Pokud přetrvává delší dobu, pak snižuje hladinu celého povodí (tedy i dočasných vodních ploch) i podzemních vod a půdní vlhkost. (Lake 2011).

Při vysychání se zhoršuje kvalita vody v nádržích. Postupně se na dně začne ukládat sediment a detrit s množstvím živin a organického materiálu autochtonního i alochtonního původu (Barlocher et al. 1978). Jakmile sucho skončí a začne pršet, vyschlé tůně se naplní a uvolní se živiny. To vede k invazi bakterií a hub, které vytvoří biofilm na dně. Následují primární producenti, tedy fytoplankton, za nimi jejich filtrátoři a jako poslední přichází predátoři a parazité. Problém nastává ve chvíli, kdy

srážky sice naplní nádrž, ale ne na dlouho. Dochází pak k tzv. falešnému startu. Pokud se jedná o sucho, které je intenzivnější než v klasické sezóně a naměřené hodnoty toto sezónní sucho přesahují, mohou nádrž kolonizovat invazní a nepůvodní druhy. Zároveň ale může mít sucho pozitivní vliv v případě, kdy odstraní parazity, predátory a konkurenty ostatních druhů, kteří pak po skončení sucha mají ideální podmínky pro život (Lake 2011).

Pokud se ale podíváme na sucho v mokřadních ekosystémech, tak zde se díky němu oxiduje síra, akumulují se sulfáty a dochází tak k okyselení vody (Adamson et al. 2001; Clark et al., 2006). Tím se mohou ve vodě shromažďovat různé rozpuštěné kovy, které mohou mít často výrazně negativní účinek na organismy (Tipping et al. 2003). Zvýšením teploty a snížením hladiny dochází k vyšší koncentraci rozpuštěných organických látek ve vodě a tím i snížení koncentrace kyslíku, což může být pro organismy také toxické. Při odpařování vody (nejen v mokřadech) se bude zvyšovat i salinita, pokud se voda nebude doplňovat z podzemních vod. Celkově se dá říci, že snížením hloubek, objemů a rozlohou ploch může sucho ve stojatých vodách způsobit velké změny v teplotních režimech, zákalu, nerozpuštěných látek, chemismu vody a koncentraci živin (Lake 2011).

Nejen zvýšená teplota a nedostatek srážek však může indukovat zánik vodních ploch. Při nesprávném udržování nádrží v některých podmínkách, může dojít k jejich zarůstání křovinami. Ty ovlivní zejména jejich rozložení, ne však hloubku. To má ale za následek změnu druhového složení např. obojživelníků nebo vodních rostlin (Eros et al. 2020).

Vliv vysychání nádrží na ekologii obojživelníků, včetně jejich larev

Většina druhů obojživelníků na rozdíl od savců nebo ptáků jsou obratlovci životně závislí na vodním prostředí. Nejedná se o Amniota, a proto jsou jejich vajíčka bez zárodečných obalů a musí být kladena do vody. Obojživelníci jsou nejrozšířenější v zamokřených územích právě díky tomuto omezení. Nalezneme ale i výjimky jako jsou mločíkovití (Plethodontidae) a červoři (Gymnophiona), kteří jsou plně terestriční a nevracejí se kvůli rozmnožování do vody (Wells 2007). Larvy obojživelníků zůstávají ve vodě až do metamorfózy, kdy jim zmizí keříčkovité žábry, plovací blány a sníží se jim ocasní lem. Poté opouští vodu a začínají svou terestrickou fázi (Moravec 2018).

Obojživelníci jsou jedním z taxonů, který pociťuje výrazný úbytek druhů kvůli měnícím se podmínkám na Zemi (Stuart et al. 2004). I když jsou zde i jiné důvody tohoto vymírání, jedním z hlavních a nejstudovanějších faktorů je klimatická změna (Griffiths

et al. 2010; Ficetola a Maiorano 2016) a ztráta biotopů lidskou aktivitou (Moss et al. 2021). Protože obojživelníci mají jak terestrickou, tak vodní fázi cyklu, jsou citlivější na změny prostředí než jiní obratlovci. A i když se jejich počty v různých regionech každý rok mění, celosvětový úbytek je patrný (Alford et al. 2001). I v Evropě jsme zaznamenávali změny podmínek, konkrétně např. velmi mírné zimy. Ty mohou mít negativní důsledky i na dospělé jedince druhu čolků (*Triturus cristatus* Laurenti, 1768) a snižovat jejich přežití. S nedostatkem dospělců pak nemůže dojít k obnově populace a některé mohou i zmizet. Toto pozorování bylo prováděno po dobu dvanácti let (Griffiths et al. 2010). V Evropě se ale ukazuje, že hlavním faktorem ovlivňující počty rozmnožujících se jedinců jsou srážky (Hartel et al. 2011). Ty v našich podmínkách byly často pod průměrem, jako tomu bylo v letech 2014–2018. Poslední roky už se opět dostávají do normálu až nad průměr (chmi.cz). Proměnlivost srážek také neovlivňuje obojživelníky pouze přímo, ale i nepřímo snížením abundancí kořisti (Wells 2007).

Většina druhů obojživelníků, zejména ti menší (Wells 2007) je závislá spíše na dočasných než na trvalých vodních plochách (Loman 2002; Hartel et al. 2011). Nachází se v nich totiž poměrně méně potenciálních predátorů pro larvy (Loman 2002; Moss et al. 2021). Bohužel však s mizením těchto vhodných biotopů se samozřejmě i snižuje jejich biodiverzita obojživelníků (Fahrig 2003; Moss et al. 2021). Dospělci se snaží vyhledávat taková místa, kde bude úmrtnost embryí a larev kvůli příliš brzkému vyschnutí tůně minimální (Wellborn et al. 1996), kde bude malé riziko kompetice s dalšími druhy (Petranka a Holbrook 2006) a bude zde nízké riziko predace (Hopey a Petranka 1994) a parazitace (Kiesecker a Skelly 2000). Dokonce preferují takové tůně, kde již jejich druh nakladl vajíčka před nimi (Rudolf a Rödel 2005).

Při ztrátě těchto vhodných stanovišť díky suchu pak obojživelníci nemají jinou možnost než rozmnožování v trvalých vodních plochách, nebo rozmnožování úplně omezit. Ukazuje se však, že pokud dojde k omezení, tak tato početní ztráta obojživelníků není neměnná a jejich stavy se po skončení suchého období a obnově dočasných tůní znovu navrací do vysokých počtů. Nevíme však, zda jsou vzpamatované populace dostatečně připravené na další období sucha (Moss et al. 2021). Velikost populací koreluje s počty snůšek v předchozích letech a počty přežitých metamorfovaných jedinců (Loman 2002).

Pokud u vylíhlých larev dojde k brzkému vysychání tůně, přizpůsobí tomu svoji plastickou odpověď. Například bylo zjištěno (Newman 1989), že pulci blatnice americké (*Scaphiopus couchii* Baird, 1854) rychleji metamorfuji, ale při nižší

hmotnosti. Tím se larvy mohou vyhnout pravděpodobnosti vyschnutí. Blatnice jsou ale v porovnání s ostatními žábami plastičtější, protože druhy žijící v dočasných vodních nádržích mají účinnější adaptace než druhy z trvalých vodních ploch (Skelly 1996; Wells 2007). Má ale větší vliv zvyšující se teplota nebo snížení hladiny vody? Zvyšující teplota vody by měla vést ke stejnému výsledku, tedy zrychlení metamorfózy při nižší hmotnosti těla (Wells 2007). Na teplotě jsou pak závislá i nakladená vajíčka. Vajíčka žab ve studené vodě bývají větší a v teplé menší. Embryonální vývoj je pak na teplotě také silně závislý, kdy v teplé vodě probíhá rychleji než ve studené (Wells 2007; Smith et al. 2015; Mettouris et al. 2017). Pokud jsou vajíčka čolků vystavena různým teplotám, rychleji se vylíhnou v teplé vodě (21 °C), kde jsou i vyvinutější. V chladné vodě (7 °C) jsou vylíhnuté larvy větší (Smith et al. 2015). Vyšší teplota má totiž za následek zrychlení biochemických procesů růstu (Kaplan 1980). Růst je řízen hormony (thyroidní hormon, kortikosteroidy, prolaktin, inzulinní hormon) vyplavujících se z endokrinních žláz hypotalamu, hypofýzy a nadledvinek (Kollros 1961; Denver 1997). U embryí tyto hormony mají za následek i rychlejší spotřebovávání žloutkového vajíčka (Kaplan 1980). Pokud bychom se ale bavili o extrémních teplotách, tak zde může docházet u larev a embryí i k vývojovým deformacím, změně pohlaví a mortalitě (Harkey and Semlitsch 1988; Wallace et al. 1999; Wallace a Wallace 2000). Snížení objemu vody bez zvyšování teploty také vede ke zkrácení larválního vývoje (Denver et al. 1998).

Odpověď na teplotu a vysychání však nemusí být u všech druhů stejná. Při porovnávání dvou druhů rosniček ze Severní Ameriky *Pseudacris crucifer* Wied-Neuwied, 1838 a *P. triseriata* Wied-Neuwied, 1838 se zjistilo, že druh obývající dočasné vodní plochy a chybějící v permanentních (*P. triseriata*) rostl a metamorfoval mnohem rychleji oproti druhému druhu, který obýval zejména permanentní plochy a v dočasných vodních nádržích nejlépe přežíval před začátkem vysoušení (Skelly 1996). V poslední době se výzkum zabývá i ocasatými obojživelníky. Pokud se podíváme na syntopické čolky obecné (*Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758) a čolky horské (*Ichthyosaura alpestris* Laurenti, 1768), můžeme mezi nimi také nalézt drobné rozdíly. Samice č. obecných si vybírají k naklazení vyšší teploty než č. horští (Gvoždík 2018). Jednak samice č. obecných ve vyšších teplotách nakladou více vajíček a jednak jsou jejich larvy při těchto podmínkách větší (Mettouris et al. 2017). V relativně vysokých teplotách vody se dospělci č. horských snaží aktivně regulovat svou tělesnou teplotu a naopak č. obecní zůstávají termálně pasivní. Celkově tedy lze usuzovat, že vliv současné klimatické

změny bude výraznější na populace č. horských než obecných (Balogová a Gvoždík 2015). To rovněž podporují mezidruhové rozdíly v jejich teplotních nárocích, kdy čolci obecní vykazují i vyšší horní hranici preferovaných teplot než č. horští (Hloušková et al. 2018).

Dočasné vodní nádrže jsou i místem, kde je méně predátorů než v trvalých vodních plochách. Larvy obojživelníků tak mohou zvýšit i svoji aktivitu, tím mít větší příležitost ke shánění potravy a tím rychleji růst (Skelly 1996). Bez ohledu na teplotu vody má pak přítomnost predátorů za důsledek nízkou aktivitu larev (Gvoždík a Boukal 2021). Pokud se zaměříme jen na teplotu, uvidíme, že pokud se larvy (konkrétně čolků horských) vyvíjí za vyšších teplot, dosahují v chladnějších vodách vyšší rychlosti oproti larvám vyvíjejících se v nízkých teplotách. Pokud teploty během embryogeneze fluktuují, tedy se mění, vylihlé larvy mají pak větší tendence k plavání, aby se dostaly do svých optimálních podmínek pro vývoj (Měráková a Gvoždík 2009). Pokud budeme měřit spontánní aktivitu u již metamorfovaných, juvenilních jedinců v různých teplotách, zjistíme, že nejnižší aktivitu zpozorujeme při teplotách, které se nacházejí v jejich preferovaném rozpětí (Baškiera a Gvoždík 2019). To může znamenat, že teplotní závislost aktivity čolků souvisí s jejich termoregulačním chováním (Huey et al. 2012). A zvýšená příležitost pro termoregulaci může urychlit i jejich vývoj (Gvoždík 2022). Vysychání nádrží tedy vede k rychlejší metamorfóze při nižší hmotnosti (a velikosti) a pokud tyto nádrže jsou dočasné, často jsou larvy obojživelníků i aktivnější díky nepřítomnosti predátorů.

Mezidruhov^á konkurence larev obojživelníků

Konkurence mezi dvěma druhy obojživelníků není v přírodě výjimkou. Nacházíme zde exploatační i interferenční kompetici, ale i predaci mezi jednotlivými druhy. Pokud jsou pulci vystaveni vysokým hustotám vlastního druhu, zpomalují svůj vývoj, prodlouží larvální periodu a metamorfuji při menších velikostech. Významnou roli zde hraje dostupnost potravy, kdy i pokud hustota pulců nebude tak veliká, ale bude velmi omezené množství vhodné potravy, vývoj i růst larev budou mít stejnou odpověď jako při vysokých hustotách. Pokud by bylo v nádrži mnoho malých pulců a málo velkých pulců, více potravy zkonsumují ti malí (Wells 2007). Zároveň však kompetici řídí hlavně ti největší jedinci (v této studii *Rana clamitans* Latreille, 1801). S nedostatkem potravy pak velcí jedinci zvyšují příjem potravy ze substrátu na úkor filtrování a malí jedinci, kteří mohou konzumovat pouze plankton jsou vystaveni většímu riziku

spolknutí parazitické houby (*Candida humicola* Diddens a Lodder, 1942) (Steinwascher 1979). U některých původně planktonofágních pulců žab se vlivem nedostatku potravy může stát, že se stanou masožravými. Může u nich dojít i ke kanibalismu (příklad severoamerických blatnic), přičemž budou spíše napadat nepříbuzné jedince (Wells 2007).

Larvy čolků jsou původně masožravé. V rámci kompetice a predace mezi jedinci nebo druhy může docházet k tzv. intragildové predaci, což je případ např. čolka velkého a čolka obecného, kdy čolek velký napadá larvy druhého druhu přímo za účelem potravy nebo mezi larvami dochází i ke kanibalismu (Harris 1987; Kishida et al. 2011; Anderson a Semlitsch 2016). U dospělců jiných druhů je běžné, že napadají larvy jak své, tak od konkurenčního druhu. Mohou se také živit vajíčky. V případě čolka obecného a horského na jihu Řecka nebylo zjištěno, zda rozlišují mezi druhy larev. Záviselo zde pouze na velikosti kořisti a schopnosti dospělců ji detekovat (Mettouris a Giokas 2016). Vajíčka i larvy však představují jen malou část potravy pro dospělé, přestože jsou hodnotným zdrojem energie pro rozmnožující se jedince (Kaplan a Sherman 1980). Toto chování může také zmírnit negativní účinky na vývoj pulců i larev závislé na hustotě, kdy s přibývajícím hustotou jedinců dochází k nižšímu přežívání (Kaplan a Sherman 1980; Dalke et al. 2023).

Mezi larvami je však běžnější tzv. exploatační kompetice, kdy spolu jedinci soupeří o zdroje bez nutnosti přímého boje (Harris 1987; Semlitsch a Reichling 1989; Hloušková et al. 2018). Ani mezi čolky obecnými a velkými nedochází pouze k intragildové predaci, ale i ke kompetici o potravu, kdy oba druhy preferují spíše větší potravu a dochází tak k překrývání nik (Rosca et al. 2013). Některé severoamerické druhy mloků (*Ambystoma talpoideum* Holbrook, 1838 a *A. maculatum* Shaw, 1802), které často sdílí jednu rozmnožovací plochu, dokonce ani nevykazují vyšší mezidruhovou kompetici oproti vnitrodruhové. Jedinci ovlivnění vnitrodruhovou kompeticí měli často menší velikost a míru růstu než jedinci z mezidruhové. Velmi záleželo zejména na hustotě larev (Anderson a Whiteman 2015).

Pokud se vrátíme k našim evropským čolkům, zjistíme, že například u čolků obecných a horských rozdíl mezi vnitrodruhovou a mezidruhovou kompeticí nalezneme také, a objevíme zde i interferenční kompetici, tedy přímé napadání za účelem zisku různých zdrojů. Kvůli své velikosti a agresivitě jsou larvy čolků horských ve výhodě, a tak napadají menší čolky obecné. To má za následek rychlejší vývoj menšího druhu, aby

tomuto napadání unikl, a tak metamorfuje rychleji a opouští rozmnožovací nádrže dříve (Hloušková et al. 2018). S tím, ale souvisí i menší velikosti metamorfovaných čolků obecných ve smíšených nádržích, než pokud se vyvíjejí samostatně. A rychlejší vývoj s menší velikostí pak mohou negativně ovlivňovat již metamorfované jedince v jejich terestrické fázi, a to nižším přežíváním v dospělosti (Arendt 1997; Stoks et al. 2006). Menší samice například mohou produkovat menší vajíčka (Tóth a Hettyey 2018). K napadání ostatních jedinců dochází i na vnitrodruhové úrovni, ovšem hlavně mezi larvami čolka horského (Hloušková et al. 2018). Pokud se zvyšuje hustota čolků, zvyšuje se i jejich pohybová aktivita, aby získali více potravy než jejich konkurenti a mohli rychleji opustit nádrž (Gvoždík a Boukal 2021).

Vysychání nádrží a mezidruhová konkurence larev obojživelníků

Studii, které by se zabývaly oběma problémy zároveň, tedy vysycháním nádrží i mezidruhovou konkurencí není mnoho. Existují zejména u pulců žab, u larev ocasatých obojživelníků je zdrojů minimum. Některé dřívější články pojednávají například o srovnání měnícího se pH vody s mezidruhovou konkurencí pulců rosníček, *Hyla gratiosa* LeConte, 1856 a *H. femoralis* Schrottky, 1902, což jsou severoamerické druhy (Warner et al. 1993). Víme, že s vypařováním se zvyšuje salinita vody. Tím se například u vápenitých solí může zvýšit její pH (Lake 2011). U zmíněných rosníček bylo zjištěno, že mezidruhová kompetice ovlivnila druh *H. gratiosa* tím, že se snížilo jejich přežívání, velikost při metamorfóze a prodloužení larvální periody. Při zvýšení pH ve společnosti s druhým druhem, došlo k prodloužení larvální periody a snížení přežití. Při nízkém pH toto nebylo zjištěno. Druhý druh *H. femoralis* byl ovlivněn pouze tím, že v přítomnosti konkurenčního druhu a zvýšeného pH zmenšil svou velikost. Můžeme z toho vyvodit, že pulci *H. femoralis* byly konkurenčně silnější a v tomto případě tedy záleží na konkrétním druhu, jak bude v těchto podmínkách přeživat (Warner et al. 1993).

Jiná studie (Skelly 1996) zkoumala vliv vysychání vody a predace na larvách pulců *Pseudacris crucifer* a *P. triseriata*, opět ze Severní Ameriky. Výzkum probíhal v přírodních podmínkách. Bylo zde patrné, že druh *P. triseriata* zcela chyběl v permanentních vodních plochách. Naopak mu velice vyhovovaly dočasné vodní plochy, kde bývá výrazně méně predátorů (Skelly 1995, Woodward 1983, Loman 2002), konkurenční druh byl však v takovýchto vodních plochách v nevýhodě. Jedinci *P. triseriata* metamorfovali i rostli rychleji, čímž získali výhodu. *P. crucifer* se naopak

museli adaptovat na prostředí sice ne tak rychle vysychající, zato plné predátorů (Skelly 1996).

Výzkum zabývající se přímo vysycháním a mezidruhovou konkurencí nalezneme u pulců skokanů tehdy ještě rodu *Rana* a to *R. lessonae* Camerano, 1882 neboli skokan krátkonohý a komplex *R. esculenta* Linnaeus, 1758 neboli skokan zelený (Semlitsch a Reyer 1992). Protože se v jednom případě jedná o křížence, zaměřili se autoři na genotypy pulců a jejich přežívání. Skokani zelení byli v podstatě heterozygotní. Při kombinaci obou faktorů jak vysychání, tak konkurenci byla u obou druhů detekovatelná snížená velikost při metamorfóze. U nevysychajících rybníků byla vyšší míra přežívání u skokanů krátkonohých, u vysychajících přežíval lépe druhý druh. Při mezidruhové kompetici byla vyšší produkce metamorfů u skokanů krátkonohých. Znamená to tedy, že přežívání larev nezávisí pouze na prostředí, ale i na genetice, respektive druhové příslušnosti (Semlitsch a Reyer 1992).

Simulovaný experiment zahrnující změnu klimatu, přítomnost invazního druhu a vnitrodruhovou kompetici u pulců žab *Pseudacris regilla* Baird a Girard, 1852 byl realizován teprve nedávno (Dalke et al. 2023). Všechny tyto stresory se nacházely samostatně i v kombinaci s ostatními. Měřila se pak míra přežití a rychlost vývoje pulců, proměnlivost tvaru těla, hmotnost, růst, rychlost růstu, index tělesné hmotnosti, hloubka ocasní ploutve, hloubka ocasního svalu, šířka ocasního svalu a délka zadní končetiny. Morfologické rozdíly patrné ve vysychajícím prostředí jsou například zkrácená ocasní ploutev v larválním vývoji nebo u mladých jedinců se mohou objevit zkrácené zadní nohy, čímž je jejich schopnost skákání omezená (Richter-Boix et al. 2006). Pozorování zkrácení délky nohou však není dokázané, protože v některých případech za stejných podmínek došlo naopak k prodloužení končetin (Blouin a Brown 2000). Nicméně, v experimentu bylo zjištěno, že pachové signály invazní ryby sice měly výrazně menší, i když nezanedbatelný efekt na rychlost vývoje při porovnání s ostatními stresory. Kompetice mezi pulci stejného druhu výrazně snižovala jejich přežití a měnila i tvar jejich těla (zmenšila zadní nohy). Klimatická změna zmenšila velikost larev a urychlila vývoj. Pokud se zkombinovala vnitrodruhová kompetice s klimatem, byl zjištěn vyšší efekt u kompetice u všech studovaných faktorů s výjimkou rychlosti vývoje, kde byl efekt klimatu vyšší (Dalke et al. 2023).

V rozsáhlé metaanalýze zabývající se stresovými faktory ve sladkovodním prostředí (ne tedy pouze s ohledem na obojživelníky) však porovnávali účinky změny klimatu

s ostatními faktory, jako je např. kontaminace, dostupnost živin nebo změna stanoviště. Zjistilo se, že lokální stresové faktory převyšují účinek klimatické změny. Pokud bychom chtěli porovnat více faktorů s klimatickou změnou, můžeme je všechny schovat pod jeden nejdominantnější. Závěrem můžeme říct, že lokální stresory mohou velmi zkomplikovat analýzu účinku čistě jen klimatické změny na sladkovodní ekosystémy (Morris et al. 2022). Ta je totiž často uváděna jako hlavní příčina globálního i regionálního mizení obojživelníků (Griffiths et al. 2010).

Cíle práce

Cílem této práce je zkoumat vliv vysychání a mezidruhové kompetice na životní historii a chování larev a mlád'at č. obecného a č. horského. Tento systém je ideální pro tento experiment z několika důvodů. 1. I když mají oba druhy rozdílné teplotní a stanovištní nároky (Van Buskirk a Schmidt 2001; Gvoždík 2018), často se rozmnožují ve stejných dočasných nádržích. 2. Larvy č. obecných mají vyšší teplotní nároky a vyvíjejí se rychleji než larvy č. horských (Winterová a Gvoždík 2018; Gvoždík 2022). 3. Mezi larvami obou druhů dochází k interferenční kompetici (Hloušková et al. 2018). 4. Délka larválního vývoje čolků je primárně ovlivněna teplotními podmínkami v nádrži, kdežto rychlost růstu a velikost po opuštění vody je spíše ovlivněna vnitrodruhovou a mezidruhovou kompeticí (Gvoždík 2022). 5. Kompetice ovlivňuje explorační aktivitu u metamorfovaných mlád'at č. obecného (Janča a Gvoždík 2017). Na základě těchto výsledků je možné formulovat následující predikce:

1. Abiotické podmínky ve vysychajících nádržích urychlí larvální vývoj, kdežto mezidruhová kompetice rychlost růstu a velikost mlád'at.
2. Ve vysychajících nádržích se larvy č. obecného budou vyvíjet rychleji než larvy č. horského.
3. V přítomnosti obou druhů larvy č. horského porostou rychleji a dosáhnou větší hmotnosti po opuštění vody než u č. obecného.
4. Mezidruhová kompetice ovlivní explorační aktivitu více u č. obecného než u č. horského.

Tyto výsledky přispějí k pochopení společného vlivu biotických a abiotických faktorů během klimatické změny na životní historii a populační dynamiku obojživelníků, kteří se rozmnožují v dočasných vodních nádržích.

Metodika

Studované druhy

Čolek horský (*Ichthyosaura alpestris*) patří mezi středně velké čolky (celková délka do 12 cm) a nachází se v nadmořských výškách od 195 m. n. m. (pokud je lokalita dostatečně zastíněná). V ČR nemá danou horní hranici výskytu. Jeho larvy se vyvíjejí zejména v dočasných tůních např. ve strouhách vyhloubených těžkou lesní technikou. Dospělci pro naklazení vajec vyhledávají zastíněné tůně (Van Buskirk 2009) nacházející se v lesích nebo na jejich okrajích. Larvy metamorfují většinou na přelomu léta a podzimu nebo přezimují do dalšího roku (Moravec 2018). Larvy č. horských mívají tendence být dominantnější a agresivní vůči jiným druhům, ale i svému vlastnímu (Hloušková et al. 2015; Gvoždík 2021).

Čolek obecný (*Lissotriton vulgaris*) bývá menší (do 10 cm) a v ČR se nachází v podstatě na celém území s výjimkou nadmořské výšky od 1 200 m. n. m. Dospělci k naklazení vajíček vyhledávají spíše osluněné tůně, mohou to být i zahradní jezírka (Moravec 2018). Taková jezírka jsou často trvalá, nastěhuje se zde proto i dost predátorů (larvy vážek apod.). Larvy čolků tomu poté musí přizpůsobit svoji aktivitu, aby byly obtížněji detekovatelné (Tóth a Hettyey 2018). V našich podmínkách opouští metamorfovaní jedinci vodu do konce srpna a nedochází u nich k semivoltinnímu vývoji jako u č. horského.

Oba druhy se pak mohou nacházet na stejném území i ve stejné tůni, tzn. že se vyskytují sympatricky i syntopicky. Díky agresivitě č. horského jsou pak larvy č. obecného v nevýhodě, kdy larvy č. obecných bývají napadány larvami č. horských zejména v oblasti ocasního lemu, špičky ocasu, nohou nebo keříčkovitých žaber (Hloušková et al. 2015). Proto se snaží spíše vyhledávat tůně bez konkurence jiného druhu (Rudolf a Rödel 2005).

Naše larvy pro účely experimentu byly získány z vajíček od samic odchycených z přírody (n = 10 pro č. horské a n = 15 pro č. obecné). Dospělci byly odchyceni z lokalit v blízkosti Jihlavy, tj. přibližně 50 km od naší experimentální plochy. Počty samic zajišťovaly dostatečnou genetickou diverzitu pro tento experiment. Vajíčka odebraná od všech samic každého druhu byla smíchána dohromady a poté nahodile rozdělena do nádrží (18 litrů, 10 nádrží pro každý druh), kde byla inkubována v polopřirodních podmínkách až do vylíhnutí larev. Po vyklazení vajíček byli dospělci vypuštěni zpět na původní stanoviště.

Experimentální design

Pro experimentální účely byly použity laminátové kádě ($n = 45$, 160 litrů) na pozemku detašovaného pracoviště Ústavu biologie obratlovců AV ČR ve Studenci. Dva týdny před zahájením experimentu byly kádě náhodně rozmístěny v 15 trojicích do polostínu, kde se teplotní podmínky dlouhodobě podobají podmínkám na původním stanovišti (Gvoždík, nepublikovaná data). Každá nádrž byla naplněna do 80 litrů nechlorovanou studniční vodou, která byla „naočkováná“ jedním litrem vody z nedalekého rybníka pro zajištění růstu planktonu jako potravy pro larvy. Do každé kádě byla přidána sušená hrabanka (12 g) a seno (3 g) jako živiny pro plankton a vodní rostliny. Do každé kádě byla vypuštěna i jedna plovatka bahenní (*Lymnaea stagnalis* Linnaeus, 1758) pro zjištění správné cirkulace živin (Gvoždík 2022). Do devíti nádrží byli umístěny automatické snímače teploty, které zaznamenávaly teploty vody na hladině a u dna v hodinových intervalech. Nádrže byly překryty síťovinou, aby nedošlo ke kontaktu s predátory larev čolků a bylo zabráněno úniku zmetamorfovaných mláďat (Van Buskirk a Schmidt 2000; Hloušková et al. 2018).

Před vypuštěním do nádrže byly všechny larvy vyfoceny pomocí digitálního mikroskopu (zvětšení $8\times$; DinoLite Pro, AnMo Electronics, Čína) pro změření jejich počáteční celkové délky (špička čenichu-konec ocasu, rozlišení 0,001 mm). Do jedné kádě se vypustilo vždy 16 larev. Druhové složení v každé trojici kádí bylo vybráno náhodně ze tří skupin: 1. č. horský ($n = 16$), 2. č. obecný ($n = 16$), 3. č. horský ($n = 8$) a č. obecný ($n = 8$). Celkem bylo do kádí vypuštěno 720 larev obou druhů.

V každé trojici kádí byly simulovány různé hydrologické podmínky. V kontrolní nádrži bylo množství vody ovlivněno pouze vypařováním a srážkami. Ve zbývajících nádržích bylo simulováno vysychání se začátkem buď desátý nebo dvacátý den od vypuštění larev do nádrží. Simulace vysychání nádrže byla realizována pravidelným odběrem vody z hladiny (5 litrů) obden a současným přidáním iontů tvrdé vody, které by odpovídalo výparu tohoto objemu (0,47 g CaSO_4 , 0,03 g KCl , 0,75 g NaHCO_3 a 0,96 g MgSO_4). „Vysychání“ probíhalo až do snížení výšky vodního sloupce na 10 cm.

Po třiceti dnech byly larvy z nádrží vyloveny. Každá larva byla vyfocena (zvětšení $8\times$; DinoLite Pro, AnMo Electronics, Čína) pro změření celkové délky a bylo určeno její vývojové stádium podle Watsona a Russella (2000). Po jejich opětovném vypuštění byl do každé nádrže přidán polystyrenový ostrůvek pro metamorfující mláďata. Přítomnost

mláďat v nádržích byla kontrolována denně v ranních hodinách. Každý jedinec byl nejprve zvážen (do 0.001 g; KERN EG, Balingen, Germany) a poté byla změřena jeho explorační pohybová aktivita, tj. pohybová aktivita v novém prostředí.

Během experimentu byly zaznamenány hodnoty pěti znaků životní historie: 1. Rychlost vývoje (stádium den^{-1}) = $e^{\ln(\text{dosážené stádium}) - \ln(\text{délka vývoje})}$ (Smith-Gill a Berven 1979); 2. Rychlost růstu (mm den^{-1}) = $(\text{konečná délka} - \text{počáteční délka}) / \text{délka vývoje}$ (jedna hodnota na nádrž); 3. Míra přežívání = $\text{počet mláďat} / \text{počáteční počet larev}$; 4. Celková délka larválního vývoje (dny), doba od umístění larev do nádrže do opuštění vody; 5. Hmotnost mláďat po opuštění vody (g).

Měření explorační aktivity

Měření explorační aktivity bylo provedeno v klimatické komoře za konstantních světelných (300 lx) a teplotních podmínek (20 °C). Do každé arény pro měření pohybu jednoho jedince byla umístěna kapka vody a jednotlivé arény byly odděleny neprůhlednou stěnou, aby nedocházelo k vizuální interakci mezi čolky. Pět minut před začátkem měření byla mláďata individuálně umístěna do jedné z devíti experimentálních kruhových arén (průměr 140 mm), aby se jejich tělesná teplota vyrovnala cílové (operativní teplota 18 °C). Chování bylo zaznamenáváno digitální kamerou (3,75 fps) během následujících 15 min pomocí automatického sledovacího systému (Ethovision XT, Noldus, Wageningen, Nizozemí). Po skončení měření byly arény vymyty 95% ethanolem a destilovanou vodou pro odstranění pachových stop. Na základě předchozích zkušeností (Baškiera a Gvoždík 2019) byla explorační aktivita charakterizována dvěma ukazateli, tj. celkovou uraženou vzdáleností (cm) za 15 min a maximální spontánní rychlostí pohybu (cm s^{-1}). Po ukončení měření byli čolci vypuštěni na stanoviště rodičovských populací

Statistická analýza

Zjištěné údaje byly statisticky vyhodnoceny s použitím obecného nebo zobecněného smíšeného lineárního modelu (Zuur et al. 2009). U každé proměnné byly nejdříve odstraněny extrémní hodnoty (maximálně tři hodnoty na proměnnou). Fixní struktura plného modelu byla u všech znaků tvořena faktory: druhová příslušnost, načasování vysychání, mezidruhová kompetice a jejich vzájemnými interakcemi. Tato základní struktura byla podle potřeby doplněna lineárními kovariátami (počáteční délka, délka vývoje atd.). Náhodnou strukturu modelu tvořila identita nádrže. Zobecněný model (pro binomická data) byl použit pouze u míry přežívání. Pro výběr finálního nebo

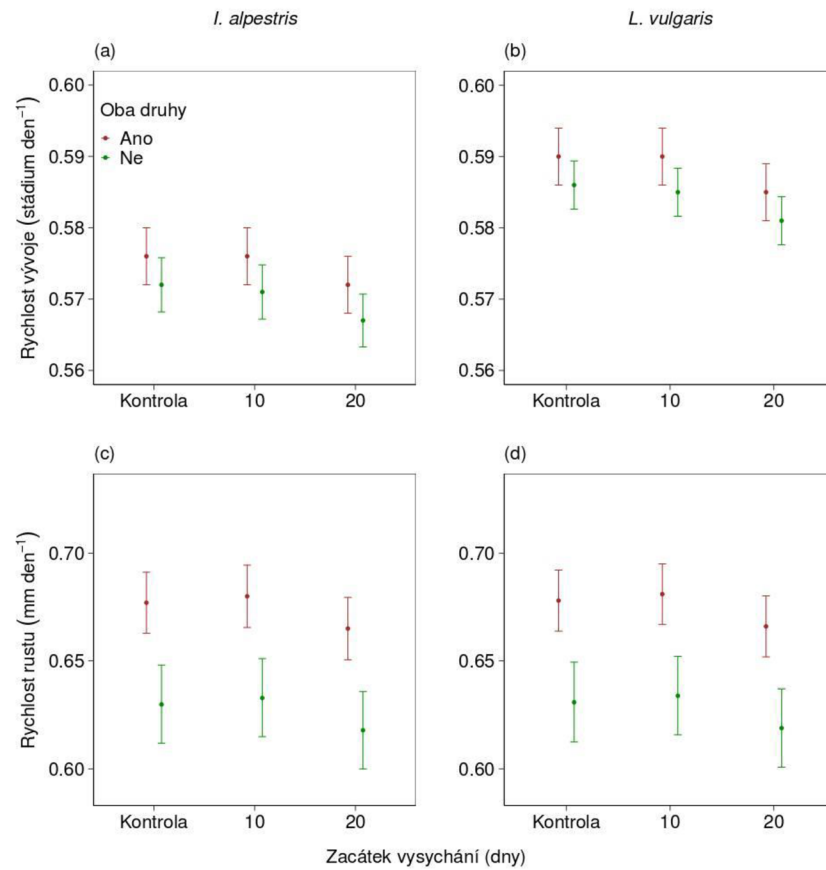
minimálního dostačujícího modelu, tzn. vysvětlující nejvíc proměnlivosti dané proměnné pomocí nejmenšího počtu parametrů, byl použit informačně-teoretický přístup (Burnham et al. 2010). Nejjednodušší z kandidátních modelů obsahoval pouze experimentálně manipulované faktory. Výběr finálního modelu byl určen nejnižší hodnotou Akaikeho informačního kritéria ošetřeného pro malou velikost vzorku (AICc). V případě, že více modelů mělo podobné AICc ($\Delta AICc < 2$), byl vybrán model s méně parametry. U každého finálního modelu byla vizuálně posouzena normalita rozložení a homogenita variance jeho reziduálních hodnot (Zuur et al. 2009). Hladina statisticky významnosti byla stanovena při $\alpha < 0,05$. Pro každý model byl spočítán marginální a kondicionální koeficient determinace, který ukazuje kolik z celkové proměnlivosti dané proměnné vysvětlily fixní a všechny faktory (Nakagawa et al. 2013). Všechny analýzy byly provedeny v programovacím prostředí R (4.2.3) pomocí modulů “lmerTest” (Kuznetsova et al. 2017), “emmeans” (Lenth et al. 2022) a “MuMIn” (Barton 2020). Grafy pak byly zpracovány pomocí modulů „ggplot2“ (Wickham 2016), „grid“ (R Core Team 2023) a „gridExtra“ (Auguie 2017).

Výsledky

Získali jsme data ze všech nádrží. Nejprve jsme změřili rychlost vývoje a růstu během prvních třiceti dnů larválního vývoje. Model nejlépe vysvětlující varianci rychlosti vývoje zahrnoval načasování vysychání nádrže, mezidruhové interakce a druhovou identitu (Tab. P1, P2). Výsledky ukazují, že rychlost vývoje nebyla signifikantně ovlivněna mezidruhovými interakcemi. V přítomnosti a za absence druhého druhu se č. obecní vyvíjeli rychleji než č. horští (Obr. 1a, b; Tab. 1). Model nejlépe znázorňující rychlost růstu zahrnoval načasování vysychání nádrže, mezidruhové interakce, druhovou identitu a celkovou délku jedinců (Tab. P3 a P4). Rychlost růstu negativně korelovala s počáteční délkou mlád'at, kdy velká mlád'ata rostla pomaleji než malá. Dále byl zjištěn vliv mezidruhové interakce. Pokud byly přítomny oba druhy v nádrži, pak č. horští i č. obecní rostli rychleji, než když byli v nádržích samostatně (Obr. 1c, d). Rozdíly mezi nádržemi představovaly 29 % a 65 % v rychlosti vývoje a růstu (Tab. 1). Míra přežívání během prvních 30 dnů vývoje byla ve všech skupinách velmi vysoká, tj. 90–98 %.

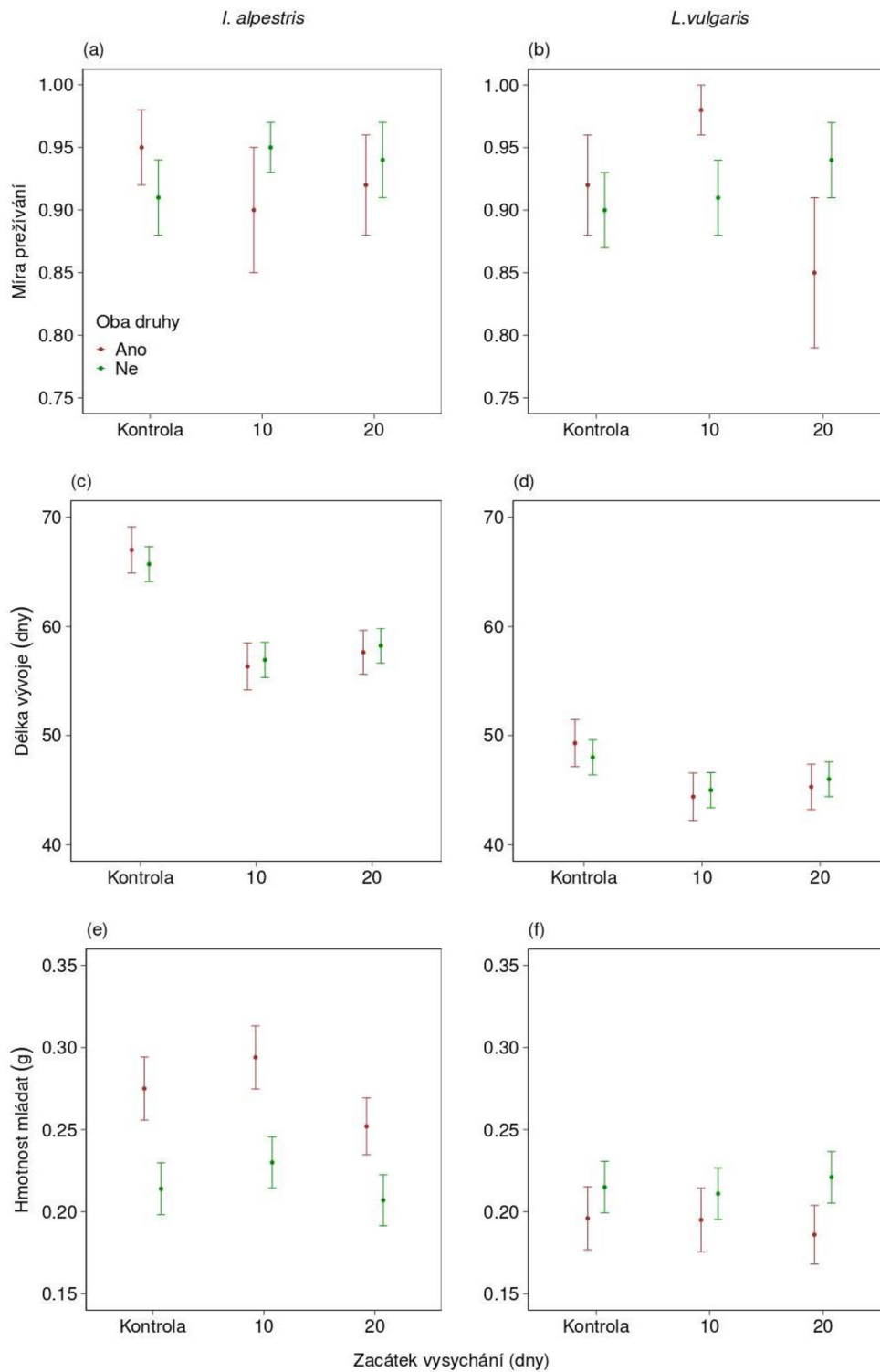
Tab. 1: Parametry fixních faktorů finálních modelů ukazující vliv načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce a druhové příslušnosti na rychlost vývoje a růstu u larev čolků. Detaily výběru modelů viz Tab. P2 a P4.

Znak	Faktor	Parametr	SE	<i>t</i>	df	<i>P</i>
Rychlost vývoje	Intercept	5,764 ^{e-1}	3,985 ^{e-3}	144,64	44	<0,001
$R^2_c = 0,42$	Načasování (10. den)	-6,546 ^{e-4}	4,249 ^{e-3}	0,15	41	0,880
$R^2_m = 0,14$	Načasování (20. den)	-4,788 ^{e-3}	4,249 ^{e-3}	1,13	41	0,270
	Mezidruh. interakce	-4,337 ^{e-3}	3,679 ^{e-3}	1,18	41	0,250
	Druh	1,379 ^{e-2}	1,866 ^{e-3}	7,39	508	<0,001
Rychlost růstu	Intercept	5,462 ^{e-2}	6,855 ^{e-3}	7,97	35	<0,001
$R^2_c = 0,93$	Načasování (10. den)	-4,113 ^{e-4}	8,857 ^{e-4}	0,46	39	0,640
$R^2_m = 0,28$	Načasování (20. den)	-5,926 ^{e-4}	8,846 ^{e-4}	0,67	39	0,510
	Mezidruh. interakce	-1,585 ^{e-3}	7,718 ^{e-4}	2,05	39	0,050
	Druh	1,610 ^{e-4}	9,311 ^{e-4}	0,17	35	0,860
	Počáteční délka	-1,751 ^{e-3}	6,125 ^{e-4}	2,86	34	0,007



Obr. 1: Vliv rozdílného načasování začátku vysychání nádrže na (a, b) rychlost vývoje a (c, d) růstu u larev čolka horského (*I. alpestris*) a č. obecného (*L. vulgaris*), když se vyvíjely samostatně nebo společně. Zobrazené hodnoty jsou průměry s SE. Larvy č. obecných se vyvíjely rychleji než č. horští. Rychlost růstu byla ovlivněna mezidruhovou interakcí. V přítomnosti obou druhů rostly larvy rychleji, než když se oba druhy vyvíjeli odděleně.

Až čolci opustili vodní prostředí, tak jsme získali informace o míře přežívání, délce larválního vývoje a hmotnosti mláďat. Přežívání larev se pohybovalo mezi 82 % a 94 % (Obr. 2a, b). Model, který nejlépe vysvětlil míru přežívání zahrnoval pouze načasování vysychání, mezidruhovou interakci a druhovou identitu (Tab. P5 a P6). Žádný z těchto faktorů neměl na míru přežívání statisticky významný vliv (Tab. 2). Model nejlépe vysvětlující délku vývoje zahrnoval načasování vysychání, mezidruhovou interakci, druh a interakce mezi načasováním a druhem nebo mezidruhovou interakcí (Tab. P7 a P8). Délka vývoje byla ovlivněna mírou vysychání nádrží u č. horských, kdy u kontrolní nádrže jedinci vylézali výrazně později než u vysychajících. U č. obecných nebyl tento vliv významný, nicméně ve všech skupinách opouštěli vodu dříve než č. horští (Obr. 2c, d; Tab. 2). Model nejlépe popisující hmotnosti mláďat zahrnoval načasování vysychání, mezidruhovou interakci, druh, délku vývoje a interakce načasování s mezidruhovou interakcí a druhem plus interakce mezidruhové interakce s druhem (Tab. P9 a P10). Konkrétně, mláďata č. horských z mezidruhových nádrží byla větší než mláďata z vnitrodruhových skupin (Obr. 2e, f; $t_{42} = 3,77$, $P = 0,003$). Identita nádrží vysvětlila 1 % (míry přežívání) až 17 % (hmotnost mláďat) z celkové proměnlivosti těchto znaků (Tab. 2).



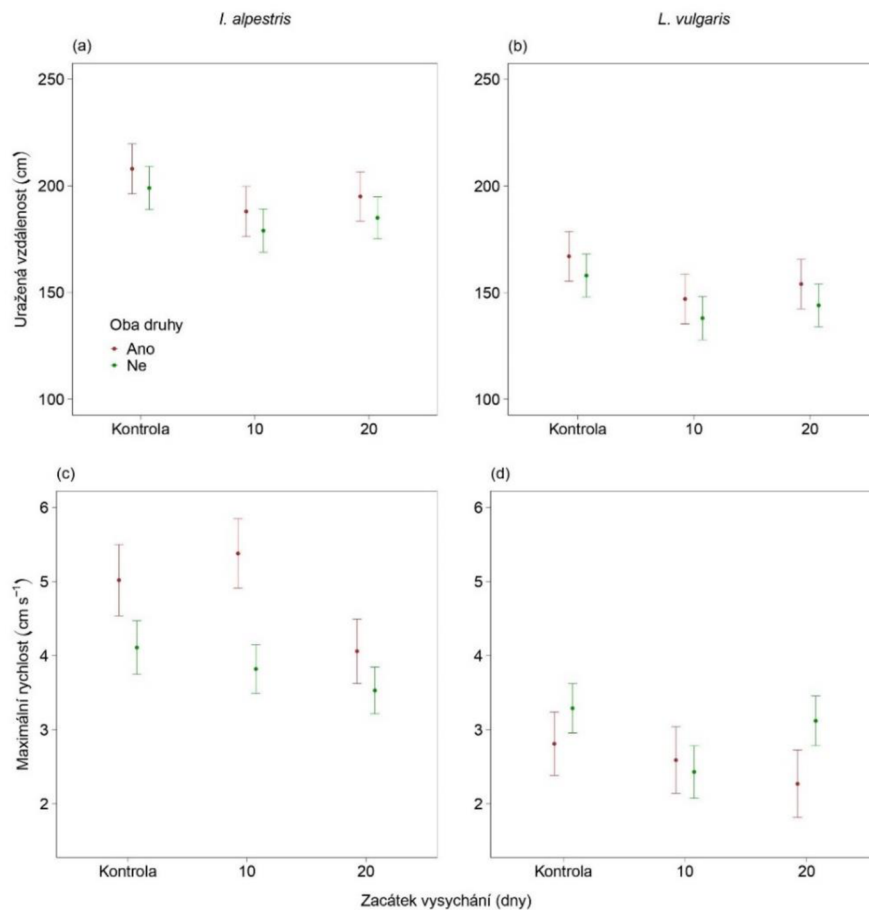
Obr. 2: Vliv rozdílného načasování začátku vysychání nádrže na míru přežívání, délku vývoje a hmotnost mláďat u larev čolka horského (*I. alpestris*) a č. obecného (*L. vulgaris*), když se vyvíjely samostatně nebo společně. Zobrazené hodnoty jsou průměry s SE. Vysychání snížilo dobu vývoje u č. horských a přítomnost dalšího druhu zvýšila jejich hmotnost.

Tab. 2: Parametry fixních faktorů finálních modelů ukazující vliv načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce, druhové příslušnosti, vývoj a jejich vzájemné interakce na míru přežívání, délku vývoje a hmotnost mláďat u larev čolků. Detaily výběru modelů viz Tab. P6, P8 a P10. *výsledky z-statistiky.

Znak	Faktor	Parametr	SE	<i>t</i>	df	<i>P</i>
Míra přežívání $R^2_c = 0,02$ $R^2_m = 0,01$	Intercept	2,052	0,308	6,66*	-	<0,001*
	Načasování (10. den)	-0,101	0,294	0,35*	-	0,730*
	Načasování (20. den)	0,443	0,323	1,37*	-	0,170*
	Mezidruh. interakce	0,286 ^{e-1}	0,267	0,11*	-	0,920*
	Druh	-0,243	0,245	0,99*	-	0,320*
Délka vývoje $R^2_c = 0,61$ $R^2_m = 0,47$	Intercept	67,039	2,11	31,78	44	<0,001
	Načasování (10. den)	-10,741	3,008	3,57	45	0,001
	Načasování (20. den)	-9,485	2,909	3,26	48	0,002
	Mezidruh. interakce	-1,331	2,461	0,54	38	0,591
	Druh	-17,691	1,438	12,30	383	<0,001
	Načasování 10:mezidruh. inter.	1,919	3,489	0,55	39	0,585
	Načasování 20:mezidruh. inter.	1,951	3,417	0,57	40	0,571
	Načasování 10:druh	5,812	2,07	2,81	365	0,005
	Načasování 20:druh	5,486	2,039	2,69	369	0,007
	Hmotnost mláďat $R^2_c = 0,83$ $R^2_m = 0,66$	Intercept	-0,495 ^{e-1}	0,248 ^{e-1}	2,00	104
Načasování (10. den)	0,187 ^{e-1}	0,270 ^{e-1}	0,69	39	0,493	
Načasování (20. den)	-0,225 ^{e-1}	0,257 ^{e-1}	0,88	42	0,386	
Mezidruh. interakce	-0,614 ^{e-1}	0,240 ^{e-1}	2,56	36	0,015	
Druh	-0,793 ^{e-1}	0,102 ^{e-1}	7,76	612	<0,001	
Vývoj	0,606 ^{e-2}	<0,001	25,49	598	<0,001	
Načasování 10:mezidruh. inter.	-0,253 ^{e-2}	0,321 ^{e-1}	0,08	35	0,938	
Načasování 20:mezidruh. inter.	0,160 ^{e-1}	0,311 ^{e-1}	0,51	36	0,61	
Načasování 10:druh	-0,198 ^{e-1}	0,133 ^{e-1}	1,49	567	0,137	
Načasování 20:druh	0,132 ^{e-1}	0,130 ^{e-1}	1,01	571	0,311	
Mezidruh. inter.:druh	0,806 ^{e-1}	0,162 ^{e-1}	4,98	46	<0,001	

Jako poslední jsme získali informace o explorační pohybové aktivitě charakterizované uraženou vzdáleností a maximální spontánní rychlostí u mláďat. Rozdíly v uražené vzdálenosti nejlépe vyjadřoval model zahrnující načasování vysychání, mezidruhovou interakci, druh a hmotnost mláďat (Tab. P11 a P12). Uražená vzdálenost se lišila mezi druhy, kdy č. horší byli pohybově aktivnější než č. obecní (Obr. 3a, b; Tab. 3). Maximální rychlost byla nejlépe vysvětlena modelem zahrnujícím načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce, druh, vývoj a interakce načasování

s mezidruhovou interakcí a s druhem a interakce mezidruhové interakce s druhem (Tab. P13 a P14). Maximální rychlost byla ovlivněna mezidruhovou interakcí i vysycháním u č. horských. V nádrži s oběma druhy č. horští dosahovali vyšší rychlosti během explorační, než pokud byla nádrž osazená pouze s jedním druhem ($t_{75} = 2.75$, $P = 0.007$; Obr. 3c, d). Identita nádrží vysvětlila 2 % a 4 % z celkové proměnlivosti behaviorálních znaků (Tab. 3).



Obr. 3: Vliv rozdílného načasování začátku vysychání nádrže na uraženou vzdálenost a maximální rychlost u larev čolka horského (*I. alpestris*) a č. obecného (*L. vulgaris*), když se vyvíjely samostatně nebo společně. Zobrazené hodnoty jsou průměry s SE. Ve všech případech č. horští urazili delší vzdálenosti než č. obecní. Č. horští měli také vyšší maximální rychlost v nádržích v interakci s druhým druhem.

Tab. 3: Parametry fixních faktorů finálních modelů ukazující vliv načasování vysychání nádrží, mezidruhové interakce, druhové příslušnosti, hmotnosti a vývoje na uraženou vzdálenost a maximální rychlost u larev čolků. Detaily výběru modelů viz Tab. P12 a P14.

Znak	Faktor	Parametr	SE	<i>t</i>	df	<i>P</i>
Vzdálenost	Intercept	207,688	11,711	17,73	47	<0,001
$R^2_c = 0,09$	Načasování (10. den)	-19,313	11,889	1,62	42	0,112
$R^2_m = 0,05$	Načasování (20. den)	-13,112	11,728	1,12	40	0,270
	Mezidruh. interakce	-9,167	10,225	0,90	41	0,375
	Druh	-41,000	8,896	4,61	117	<0,001
Max rychlost	Intercept	7,496	1,079	6,95	244	<0,001
$R^2_c = 0,07$	Načasování (10. den)	0,356	0,571	0,62	41	0,536
$R^2_m = 0,05$	Načasování (20. den)	-0,964	0,566	1,70	39	0,097
	Mezidruh. interakce	-0,913	0,505	1,81	47	0,077
	Druh	-2,206	0,581	3,80	322	<0,001
	Hmotnost	-5,328	2,338	2,28	206	0,024
	Vývoj	-0,025	0,018	1,42	126	0,157
	Načasování 10:mezidruh. inter.	-0,639	0,598	1,07	32	0,293
	Načasování 20:mezidruh. inter.	0,384	0,594	0,65	31	0,523
	Načasování 10:druh	-0,581	0,551	1,05	89	0,295
	Načasování 20:druh	0,414	0,540	0,77	78	0,445
	Mezidruh. inter.:druh	1,388	0,498	2,79	180	0,006

Diskuze

Vliv vysychání a mezidruhových interakcí na znaky životní historie a chování larev a mlád'at čolků bylo výrazně ovlivněno druhovou příslušností. Larvy č. horských byly plastičtější než larvy č. obecných. Vysychání výrazně zkrátilo jejich délku larválního vývoje. Velikost mlád'at po opuštění vodního prostředí byla vyšší u jedinců vystavených mezidruhovým interakcím během larválního vývoje. U některých znaků byly zjištěny mezidruhové rozdíly bez ohledu na experimentální skupinu. Konkrétně larvy č. obecných se vyvíjely rychleji a jejich mlád'ata se vyznačovala nižší explorační aktivitou než č. horských. Žádný z těchto faktorů neměl vliv na přežívání larev.

Na rychlosti larválního vývoje závisí dokončení metamorfózy před vyschnutím nádrže, takže má tento znak zásadní význam pro druhy, které se rozmnožují v dočasných vodních nádržích. Některé práce ukazují, že tento znak je ovlivněn teplotou, tzn. že se s vyšší teplotou zrychluje (Smith-Gill a Berven 1979). S klesající hladinou vody se automaticky zvyšuje kolísání teploty vody nádrže. Vzhledem k asymetrickému vlivu vyšší teploty na rychlost vývoje (u různých druhů má vyšší teplota různou míru rychlosti vývoje (Mettouris et al. 2017), extrémní teplota zase může vést až k úmrtí organismu (Harkey a Semlitsch 1988)) by se dalo předpokládat, že simulované vysychání nádrže bude zkracovat délku vývoje larev čolků. Výsledky ukázaly, že v první polovině larválního vývoje vysychání ani rozdíly v jeho načasování neměly na rychlost vývoje průkazný vliv. V tomto období vývoje se projevíly pouze mezidruhové rozdíly v tomto znaku. Larvy č. obecných se vyvíjely rychleji než larvy č. horských, což se shoduje s výsledky předchozích studií (Gvoždík a Winterová 2018; Gvoždík 2022). Vysychání bylo simulováno od 10. nebo 20. dne larválního vývoje a po 30 dnech tento podnět pravděpodobně nedosáhl prahové stresové hodnoty, která by indukovala plastickou odpověď (Denver 2021).

Celková délka larválního vývoje byla ovlivněna nejenom druhovou příslušností, ale u č. horského také vysycháním nádrže. To naznačuje, že se oba druhy lišily nejenom v rychlosti vývoje, ale také ve schopnosti urychlit larvální vývoj jako odpověď na vysychání nádrže. Mezidruhové rozdíly v této plastické odpovědi odpovídají rozdílným stanovištním nárokům obou druhů, kdy se č. horský častěji rozmnožuje v dočasných nádržích než č. obecný (Van Buskirk 2005). Navíc larvy č. obecných mají vyšší hranici preferovaných teplot, nemusí proto tak rychle reagovat (Hloušková et al. 2018). Na základě porovnání dvou druhů není možné říct, zda se jedná o adaptaci na tyto

podmínky nebo zda jsou zjištěné rozdíly výsledkem nezávislé fylogenetické historie (Wiens a Morrill 2011) a oba druhy si vybírají stanoviště k rozmnožování podle svých vlastností, tzv. s ohledem na jejich niku (Holt a Gaines 1992; Wiens a Graham 2005). Tento trend, tj. zkrácení délky vývoje obojživelníků v závislosti na vysychání je znám ze starších a stejně tak z novějších studií (Newman 1989; Skelly 1995; Richter-Boix et al. 2011). Jedinci se zkrácením délky vývoje při vysychání tůní snaží vyhnout uhynutí (Wellborn et al. 1996).

Rychlost růstu v první polovině larválního vývoje byla u obou druhů ovlivněna mezidruhovými interakcemi. Podobný výsledek byl zjištěn i v dalších studiích (Warner et al. 1993; Katzman et al. 2003; Janča a Gvoždík 2017). Pachové podněty konkurenčního druhu, případně vzájemné fyzické interakce (Hloušková et al. 2018; Gvoždík 2021) mohou stimulovat larvy k rychlejšímu růstu, aby získaly konkurenční výhodu při větší velikosti. V porovnání s předchozími studiemi (Hloušková et al. 2018; Gvoždík 2022) je rychlejší růst larev v mezidruhových nádržích překvapující. I když byly předchozí studie realizovány ve stejných nádržích, byla v každé studii použita jiná hustota larev. Hustota potravy (planktonu) se navíc měnila vlivem rozdílných teplotních a světelných podmínek v daném roce. Proměnlivost těchto výsledků naznačuje, že rychlost růstu u larev čolků je silně závislá na hustotě podobně jako u larev jiných druhů obojživelníků (Wells 2007).

Na hmotnost mláďat měly v případě č. horských největší vliv mezidruhové interakce, což se shoduje s původní predikcí (viz cíle práce). Jelikož mezidruhové interakce neměly negativní vliv na rychlost růstu larev č. obecného, vyšší hmotnost mláďat č. horského pravděpodobně nebyla důsledkem lepších kompetičních schopností tohoto druhu v larválním stádiu (Hloušková et al. 2018). Vzhledem ke kratší délce vývoje č. obecného, došlo v mezidruhových nádržích ke snížení hustoty larev, a tudíž ke „kompetičnímu uvolnění“. Nižší populační hustota umožnila larvám č. horského dosáhnout větší velikosti při opuštění vodního prostředí.

Mláďata obou druhů se lišila v úrovni explorační pohybové aktivity. U starších mláďat (dva měsíce) ze stejných populací už tyto rozdíly nebyly zjištěny (Janča a Gvoždík 2017), což naznačuje, že se úroveň pohybové aktivity mění relativně krátce po opuštění vodního prostředí. Zjištěné rozdíly v exploraci odpovídají rozdílům v antipredačním chování mláďat obou druhů (Baškiera a Gvoždík 2021). Podle těchto výsledků méně pohyblivá mláďata č. obecného častěji spoléhají na tonickou mobilitu, tedy strnulost

svalů (sami jsme pozorovali, že metamorfovaná mláďata při odchytu předváděla tanatózu) než mláďata č. horského, která sází na co nejrychlejší opuštění nádrže. To naznačuje, že mláďata obou druhů používají rozdílné behaviorální strategie, které souvisí s vyhýbáním se predaci. Explorační chování mláďat u řady druhů koreluje s jejich schopností rozptylu v přírodě (Cote et al. 2010; Cayuela et al. 2020). Podle těchto výsledků by se měla mláďata č. horského rozptylovat od vodní nádrže rychleji než mláďata č. obecného. Vyšší aktivita ale může být lépe detekovatelná potenciálními predátory. To naznačuje, že ekologický význam bude silně závislý na kontextu, ale k podpoře tohoto tvrzení bude zapotřebí další výzkum v přírodních populacích.

Maximální rychlost během explorační fáze byla ovlivněna vysycháním pouze u č. horského z mezidruhových nádrží. Příčina tohoto výsledku není známa. Jak bylo uvedeno výše, č. horští dosahovali v mezidruhových nádržích vyšší hmotnost, ale vliv hmotnosti na maximální spontánní rychlost pohybu byl statisticky ošetřen. Vyšší rychlost během explorační fáze může být důsledkem lepší tělesné kondice, tj. poměru tělesné hmotnosti k délce, nebo pokročilejšího vývoje nervové a svalové soustavy.

Závěr

Výsledky této práce ukázaly, že vysychání ovlivňuje životní historii larev obojživelníků jak přímo, tj. vlivem měnících se abiotických faktorů, tak i nepřímo vlivem mezidruhových interakcí. Některé znaky, tj. délka larválního vývoje, jsou primárně ovlivněny abiotickými znaky, kdežto jiné závisí na přítomnosti jiných druhů v nádrži, tj. velikost při opuštění vodního prostředí. Jedním z projevů současné klimatické změny je zvýšení nepředvídatelnosti srážek, což zvyšuje riziko vyschnutí malých vodních nádrží. I když nedojde k vyschnutí, úbytek objemu vody má neletální, ale významný vliv na životní historii larev obojživelníků, který se přenáší do juvenilního stádia, a to buď přímým vlivem na načasování opuštění vodního prostředí nebo nepřímo vlivem ostatních druhů na počáteční velikost mláďat. Tento vliv je silně závislý na kontextu, což výrazně komplikuje predikce vlivu klimatických změn na jejich populační dynamiku. Pro pochopení mechanismů dopadů klimatické změny na populace obojživelníků, ale i jiných organismů, je zapotřebí realizovat experimenty, které kombinují vliv biotických a abiotických faktorů na co největší počet znaků, abychom se vyhnuli zavádějícím závěrům.

Literatura

- Adamson J. K., Scott W. A., Rowland A. P. & Beard G. R. (2001): Ionic concentrations in a blanket peat bog in northern England and correlations with deposition and climate variables. *European Journal of Soil Science* 52, 69–79.
- Alford R. A., Dixon P. M. & Pechmann J. H. K. (2001): Global amphibian population declines. *Nature* 412 (6846), 499–500.
- Anderson T. L. & Whiteman H. H. (2015): Asymmetric effects of intra- and interspecific competition on a pond-breeding salamander. *Ecology* 96 (6), 1681–1690.
- Anderson T. L. & Semlitsch R. D. (2016): Top predators and habitat complexity alter an intraguild predation module in pond communities. *Journal of Animal Ecology* 85, 548–558.
- Arendt J. D. (1997): Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quat. Rev. Biol.* 72, 149–177.
- Balogová M. & Gvoždík L. (2015): Can Newts Cope with the Heat? Disparate Thermoregulatory Strategies of Two Sympatric Species in Water. *PLoS One* 10 (5), e0128155.
- Bärlocher F., Mackay R.J. & Wiggins G.B. (1978): Detritus processing in a temporary vernal pool in southern Ontario. *Archiv für Hydrobiologie* 81, 269–295.
- Baškiera S. & Gvoždík L. (2019): Repeatability of thermal reaction norms for spontaneous locomotor activity in juvenile newts. *Journal of Thermal Biology* 80, 126–132.
- Blouin M. S. & S. T. Brown (2000): Effects of temperature-induced variation in anuran larval growth rate on head width and leg length at metamorphosis. *Oecologia* 125, 358–361.
- Burnham K. P., Anderson D. R. & Huyvaert K. P. (2011): AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral ecology and sociobiology* 65, 23–35.

- Cayuela H., Valenzuela-Sánchez A., Teulier L., Martínez-Solano Í., Léna J. P., Merilä J., Muths E., Shine R., Quay L., Denoël M., Clobert J. & Schmidt B. R. (2020): Determinants and consequences of dispersal in vertebrates with complex life cycles: a review of pond-breeding amphibians. *The Quarterly Review of Biology* 95 (1), 1–36.
- Chase J. M. & Knight T. M. (2003): Drought-induced mosquito outbreaks in wetlands. *Ecology Letters* 6, 1017–1024.
- Clark J. M., Chapman P. J., Heathwaite A. L. & Adamson J. K. (2006): Suppression of dissolved organic carbon by sulfate induced acidification during simulated droughts. *Environmental Science and Technology* 40, 1776–1783.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S. & Sih A. (2010): Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1560), 4065–4076.
- Dalke A., Erickson A. M., Tasker B. R., Riley S., Hurst P., Cooney S., Griffith S. A. & Bancroft B. A. (2023): Multiple interacting stressors influence development, growth, and morphology of larval Pacific Chorus Frogs (*Pseudacris regilla*). *Freshwater Science* 42, 118–132.
- Davie T. & Quinn N. W. (2019): Fundamentals of hydrology (3). Oxon: *Routledge*, 284 pp.
- Denver R. J., Mirhadi N. & Phillips M. (1998): Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: Responses of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* 79, 1859–1872.
- Denver R. J. (1997): Proximate mechanisms of phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Amer Zool* 37, 172–184.
- Denver R. J. (2021): Stress hormones mediate developmental plasticity in vertebrates with complex life cycles. *Neurobiology of Stress* 14, 100301.
- Erős N., Maloş C. V., Horváth C. & Hartel T. (2020): Temporary pond loss as a result of pasture abandonment: exploring the social-ecological drivers and consequences for amphibians. *Journal for Nature Conservation* 55, 125836.

- Fahrig L. (2003): Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515.
- Fluet-Chouinard E., Stocker B. D., Zhang Z., Malhotra A., Melton J. R., Poulter B., Kaplan J. O., Goldewijk K. K., Siebert S., Minayeva T., Hugelius G., Joosten H., Barthelmes A., Prigent C., Aires F., Hoyt A. M., Davidson N., Finlayson C. M., Lehner B., Jackson R. B. & McIntyre P. B. (2023): Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature* 614, 281–286.
- Gedney N., Cox P. M., Betts R. A., Boucher O., Huntingford C. & Stott P. A. (2006): Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records. *Nature* 439 (7078), 835–838.
- Griffiths R.A., Sewell D. & McCrea R.S. (2010): Dynamics of a declining amphibian metapopulation: survival, dispersal and the impact of climate. *Biol. Conserv.* 143 (2), 485–491.
- Gvoždík L. (2018): Just what is the thermal niche? *Oikos* 127 (12), 1701–1710.
- Gvoždík L. (2022): Thermoregulatory opportunity and competition act independently on life-history traits in aquatic ectotherms. *Functional Ecology* 36 (10), 2520–2530.
- Gvoždík L. & Boukal D. S. (2021): Impacts of predator-induced behavioural plasticity on the temperature dependence of predator–prey activity and population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 90 (2), 503–514.
- Harkey G.A. & Semlitsch R.D. (1988): Effects of temperature on growth, development, and color polymorphism in the ornate chorus frog *Pseudacris ornata*. *Copeia* 1988 (4), 1001–1007.
- Harris R. N. (1987): An experimental study of population regulation in the salamander, *Notophthalmus viridescens dorsalis* (Urodela, Salamandridae). *Oecologia* 71, 280–285.
- Hartel T., Bancila R. & Cogalniceanu D. (2011): Spatial and temporal variability of aquatic habitat use by amphibians in a hydrologically modified landscape. *Freshwater Biology* 56 (11), 2288–2298.
- Hloušková M., Balogová M., Kršáková V. & Gvoždík L. (2018): No trade-offs in interspecific interference ability and predation susceptibility in newt larvae. *Ecology and Evolution* 8 (17), 9095–9104.

- Holt R. D. & Gaines M. S. (1992): Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6, 433–447.
- Hopey M.E. & Petranka J.W. (1994): Restriction of wood frogs to fish-free habitats: how important is adult choice? *Copeia* 1994, 1023–1025.
- Huey R. B., Kearney M. R., Krockenberger A., Holtum J. A. M., Jess M. & Williams S. E. (2012): Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behavior, physiology and adaptation. *Proc. R. Soc. B* 367, 1665–1679.
- IPCC (2014): Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / R. Pachauri and L. Meyer (editors), Geneva, Switzerland, *IPCC*, 151 pp.
- Janča M. & Gvoždík L. (2017): Costly neighbours: Heterospecific competitive interactions increase metabolic rates in dominant species. *Scientific Reports* 7 (1), 1–6.
- Kaplan R. H. (1980): Ontogenetic Energetics in *Ambystoma*. *Physiological Zoology* 53 (1), 43–56.
- Kaplan R. H., Sherman P. W. (1980): Intraspecific oophagy in California newts. *J Herpetol.* 14, 183–185.
- 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. *Limnologica* 33 (2), 122–130.
- Kiesecker J.M. & Skelly D.K. (2000): Choice of oviposition sites by gray treefrogs: the role of potential parasitic infection. *Ecology* 81, 2939–2943.
- Kishida O., Trussell G. C., Ohno A., Kuwano S., Ikawa T. & Nishimura K. (2011): Predation risk suppresses the positive feedback between size structure and cannibalism. *Journal of Animal Ecology* 80, 1278–1287.
- Kollros J. J. (1961): Mechanisms of amphibian metamorphosis: hormones. *American Zoologist*, 107–114.
- Lake P. S. (2011): Drought and aquatic ecosystems: effects and responses. Chichester UK, *John Wiley & Sons*: 381 pp.

- Loman J. (2002): *Rana temporaria* metamorph production and population dynamics in the field-effects of tadpole density, predation and pond drying. *Journal for Nature Conservation* 10 (2), 95–107.
- Měráková E. & Gvoždík L. (2009): Thermal acclimation of swimming performance in newt larvae: the influence of diel temperature fluctuations during embryogenesis. *Functional Ecology* 23 (5), 989–995.
- Mettouris O. & Giokas S. (2016): Predatory behaviour of alpine (*Ichthyosaura alpestris*) and smooth (*Lissotriton vulgaris*) newts towards conspecific and heterospecific eggs and larvae. *Ethology Ecology & Evolution* 29 (4), 397–409.
- Mettouris O., Dalmyras D. & Giokas S. (2017): Influence of temperature on female, embryonic and hatchling traits in syntopic newts, *Ichthyosaura alpestris* and *Lissotriton vulgaris*. *Journal of thermal biology* 63, 24–30.
- Milankovitch M. (1941): Kanon der Erdbestrahlungen und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem. *Royal Serbian Academy, Section of Mathematical and Natural Sciences, Belgrade* 33.
- Moravec J. (2019): Obojživelníci a plazi České republiky (1). Praha: *Academia*, 461 pp.
- Morris O. F., Loewen C. J., Woodward G., Schäfer R. B., Piggott J. J., Vinebrooke R. D. & Jackson M. C. (2022): Local stressors mask the effects of warming in freshwater ecosystems. *Ecology Letters* 25 (11), 2540–2551.
- Moss W. E., McDevitt-Galles T., Muths E., Bobzien S., Purificato J. & Johnson P. T. (2021): Resilience of native amphibian communities following catastrophic drought: Evidence from a decade of regional-scale monitoring. *Biological Conservation* 263, 109352.
- Nakagawa S. & Schielzeth H. (2013): A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in ecology and evolution* 4 (2), 133–142.
- Newman R. A. (1987): Effects of density and predation on *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Oecologia* 71, 301–307.
- Newman R. A. (1989): Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology* 70 (6), 1775–1787.

- Petranka J.W. & Holbrook C.T. (2006): Wetland restoration for amphibians: should local sites be designed to support metapopulations or patchy populations? *Restoration Ecology* 14, 404–411.
- Richter-Boix A., Llorente G. A. & Montori A. (2006): Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during premetamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*. *Evolutionary Ecology Research* 8, 309–320.
- Richter-Boix A., Tejedo M. & Rezende E. L. (2011): Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation. A comparative analysis. *Ecology and Evolution* 1 (1), 15–25.
- Roşca I., Gherghel I., Strugariu A. & Zamfirescu Ş. R. (2013): Feeding ecology of two newt species (*Triturus cristatus* and *Lissotriton vulgaris*) during the reproduction season. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 408, 05.
- Rudolf V. H. W. & Rödel M. O. (2005): Oviposition site selection in a complex and variable environment: the role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia* 142, 316–325.
- Semlitsch R. D. & Reichling S. B. (1989): Density-dependent injury in larval salamanders. *Oecologia* 81, 100–103.
- Semlitsch R. D. & Reyer H.-U. (1992): Performance of Tadpoles from the Hybridogenetic *Rana esculenta* Complex: Interactions with Pond Drying and Interspecific Competition. *Evolution* 46 (3), 665.
- Skelly D. K. (1995): Competition and the distribution of spring peeper larvae. *Oecologia* 103, 203–207.
- Skelly D. K. (1996): Pond drying, predators, and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia* 1996 (3), 599–605.
- Skelly D. K. & Kiesecker J. M. (2001): Venue and outcome in ecological experiments: manipulations of larval anurans. *Oikos* 94, 198–208.
- Smil V. (2008): Globální katastrofy a trendy (1). Zlín: *Knihy Zlín*, 432 pp.
- Smith-Gill S. J. & Berven K. A. (1979): Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist* 113 (4), 563–585.

- Smith G. D., Hopkins G. R., Mohammadi S., Skinner H. M., Hansen T., Brodie Jr E. D. & French S. S. (2015): Effects of temperature on embryonic and early larval growth and development in the rough-skinned newt (*Taricha granulosa*). *Journal of Thermal Biology* 51, 89–95.
- Steinwascher K. (1979): Competitive interactions among tadpoles: responses to resource level. *Ecology* 60 (6), 1172–1183.
- Stoks R., Block M. D. & McPeck M. A. (2006): Physiological costs of compensatory growth in a damselfly. *Ecology* 87 (6), 1566–1574.
- Stuart S. N., Chanson J. S., Cox N. A., Young B. E., Rodrigues A. S. L., Fischman D. L., & Waller R. W. (2004): Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306 (5702), 1783–1786.
- Tipping E., Smith E. J., Lawlor A. J. Hughes S. & Stevens P. A. (2003): Predicting the release of metals from ombrotrophic peat due to drought-induced acidification. *Environmental Pollution* 123, 239–253.
- Tóth Z. & Hettyey A. (2018): Egg-laying environment modulates offspring responses to predation risk in an amphibian. *Journal of Evolutionary Biology* 31 (5), 710–721.
- Van Buskirk J. & Schmidt B. R. (2000): Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology* 81, 3009–3028.
- Van Buskirk J. (2005): Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86 (7), 1936–1947.
- Wallace H., Badawy, G. M. I. & Wallace B. M. N. (1999): Amphibian sex determination and sex reversal. *Cell. Mol. Life Sci.* 55 (6), 901–909.
- Wallace H. & Wallace B.M.N. (2000): Sex reversal of the newt *Triturus cristatus* reared at extreme temperatures. *Int. J. Dev. Biol.* 44 (7), 807–810.
- Watson S. & Russell A. (2000): A posthatching developmental staging table for the long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum krausei*. *Amphibia-Reptilia* 21 (2), 143–154.
- Warner S. C., Travis J. & Dunson W. A. (1993): Effect of pH variation of interspecific competition between two species of hyloid tadpoles. *Ecology* 74 (1), 183–194.

Wiens J. J. & Graham C. H. (2005): Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 519–539.

Wiens J. J. & Morrill M. C. (2011): Missing data in phylogenetic analysis: reconciling results from simulations and empirical data. *Systematic biology* 60 (5), 719–731.

Winterová B. & Gvoždík L. (2018): Influence of interspecific competitors on behavioral thermoregulation: Developmental or acute plasticity? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72, 1–10.

Wellborn G. A., Skelly D. K. & Werner E. E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual review of ecology and systematics* 27 (1), 337–363.

Wells K. D. (2019): The ecology and behavior of amphibians. Chicago: *University of Chicago press*, 1162 pp.

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

Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A. & Smith G. M. (2009): Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: *Springer*, 574 pp.

Internetové zdroje

Český hydrometeorologický ústav: Informace a služby: Roční vyhodnocení: Hydrologické ročenky [Online] (citováno 6. 12. 2022).

Dostupné z: <https://www.chmi.cz/informace-a-sluzby/rocní-vyhodnocení/hydrologicke-rocenky>

Přílohy

Tab. P1: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice (mezidruhové kompetice) a druhu na rychlost vývoje.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh +načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh

Tab. P2: Výsledky výběru modelů z Tab. P1. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	Δ AICc	Váha
5	7	1784,901	-3555,6	0,00	0,747
4	9	1785,593	-3552,9	2,72	0,191
3	11	1785,939	-3549,5	6,16	0,034
2	12	1786,351	-3548,2	7,41	0,018
1	14	1787,756	-3546,9	8,77	0,009

Tab. P3: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice (mezidruhové kompetice) a druhu na rychlost růstu.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+délka+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh +délka+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+délka+načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+délka+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh+délka
6	~načasování+kompetice+druh

Tab. P4: Výsledky výběru modelů z Tab. P3. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	$\Delta AICc$	Váha
5	8	291.214	-563.6	0.00	0.877
4	10	291.306	-558.1	5.48	0.057
6	7	287.019	-557.9	5.72	0.050
2	13	294.185	-554.5	9.15	0.009
3	12	292.210	-553.8	9.82	0.006
1	15	294.722	-548.5	15.07	0.000

Tab. P5: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice (mezidruhové kompetice) a druhu na míru přežívání.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh

Tab. P6: Výsledky výběru modelů z Tab. P5. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	$\Delta AICc$	Váha
5	6	-260,778	533,7	0,00	0,735
4	8	-259,970	536,1	2,47	0,214
3	10	-259,692	539,7	6,02	0,036
2	11	-259,667	541,7	8,03	0,013
1	13	-259,614	545,7	12,07	0,002

Tab. P7: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice (mezidruhové interakce) a druhu na délku vývoje.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh

Tab. P8: Výsledky výběru modelů z Tab. P7. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	Δ AICc	Váha
3	11	-2157,206	4336,8	0,00	0,565
2	12	-2157,045	4338,6	1,76	0,235
5	7	-2162,698	4339,6	2,74	0,144
1	14	-2156,954	4342,6	5,75	0,032
4	9	-2162,403	4343,1	6,26	0,025

Tab. P9: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice, druhu a vývoje na hmotnost mláďat.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+vývoj+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh+vývoj
6	~načasování+kompetice+druh

Tab. P10: Výsledky výběru modelů z Tab. P9. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	Δ AICc	Váha
2	13	1053,322	-2080,0	0,00	0,744
1	15	1054,353	-2077,9	2,13	0,256
5	8	1038,689	-2061,1	18,90	0,000
3	12	1041,641	-2058,8	21,27	0,000
4	10	1038,910	-2057,5	22,58	0,000
6	7	824,434	-1634,7	445,36	0,000

Tab. P11: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice, druhu a hmotnosti na délku uražené vzdálenosti mlád'at.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj
6	~načasování+kompetice+druh+hmotnost
7	~načasování+kompetice+druh

Tab. P12: Výsledky výběru modelů z Tab. P11. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	Δ AICc	Váha
6	8	-3454,855	6926,0	0,00	0,458
7	7	-3456,566	6927,3	1,37	0,231
5	9	-3454,757	6927,8	1,87	0,180
4	11	-3453,544	6929,6	3,59	0,076
2	14	-3451,331	6931,4	5,45	0,030
3	13	-3452,771	6932,2	6,22	0,020
1	16	-3451,209	6935,4	9,42	0,004

Tab. P13: Seznam kandidátních modelů pro testování načasování vysychání nádrže, kompetice, druhu, hmotnosti a vývoje na maximální rychlost mláďat.

Číslo	Model
1	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh+načasování:kompetice:druh
2	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice+načasování:druh+kompetice:druh
3	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj +načasování:kompetice+načasování:druh
4	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj+načasování:kompetice
5	~načasování+kompetice+druh+hmotnost+vývoj
6	~načasování+kompetice+druh+hmotnost
7	~načasování+kompetice+druh

Tab. P14: Výsledky výběru modelů z Tab. P13. Modely jsou seřazeny od nejvýznamnějších po nejméně významné.

Model	df	LogLik	AICc	Δ AICc	Váha
2	14	-1345,519	2719,8	0,00	0,579
1	16	-1344,418	2721,8	2,02	0,211
5	9	-1352,698	2723,7	3,93	0,081
6	8	-1354,288	2724,8	5,05	0,046
4	11	-1351,256	2725,0	5,19	0,043
3	13	-1349,807	2726,3	6,47	0,023
7	7	-1356,323	2726,8	7,06	0,017

Tab. P15: Náhodné parametry minimálních adekvátních modelů z tabulek 1–3 v hlavním textu.

Znak	Variance	Parametr	95% konfidenční interval
Rychlost vývoje	Nádrž	<0,001	[<0,001; <0,001]
	Reziduální	<0,001	[<0,001; <0,001]
Rychlost růstu	Nádrž	<0,001	[<0,001; <0,001]
	Reziduální	<0,001	[<0,001; <0,001]
Míra přežívání	Nádrž	0,105	-
Hmotnost mláďat	Nádrž	0,002	[<0,001; 0,002]
	Reziduální	0,002	[0,001; 0,002]
Délka vývoje	Nádrž	16,650	[8,042; 23,272]
	Reziduální	49,430	[44,011; 55,371]
Uražená vzdálenost	Nádrž	356,700	[0,000; 776,423]
	Reziduální	8763,200	[7 784,750; 9894,433]
Max rychlost	Nádrž	0,113	[0,000; 0,266]
	Reziduální	6,098	[5,414; 6,815]