

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Zemědělská fakulta

**Ovlivňuje přítomnost invazní želvy růst
pulců skokana hnědého?**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Magda Vodrážková

Vedoucí práce

Mgr. Michal Berek, Ph.D.

České Budějovice 2018

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta zemědělská

Akademický rok: 2016/2017

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Bc. Magda VODRÁŽKOVÁ**

Osobní číslo: **Z16338**

Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**

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

Název tématu: **Ovlivňuje přítomnost invazní želvy růst pulců skokana hnědého?**

Zadávací katedra: **Katedra biologických disciplin**

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

Nedávný výzkum larvální fáze životního cyklu skokana hnědého ukázal, že na pohybovou aktivitu pulců má výrazný vliv přítomnost invazního druhu želvy nádherné. Pulci v přítomnosti chemické stopy želvy plavou významně méně a navíc po méně přímé trajektorii. Tento výsledek přinesl otázku, zda jsou tato omezení natolik významná, aby ovlivňovala dynamiku a časový průběh larválního růstu.

Cílem této práce je:

- literární rešerše na téma faktory ovlivňující larvální růst a metamorfózu obojživelníků
- založení experimentu studujícího růst larev skokana hnědého v přítomnosti želvy nádherné a bez ní
- měření růstu larev po celou larvální periodu
- statistická analýza výsledků

Rozsah grafických prací: dle potřeby
Rozsah pracovní zprávy: 50
Forma zpracování diplomové práce: tištěná/elektronická
Seznam odborné literatury:

Berec, M., Klapka, V., & Zemek, R. (2016). Effect of an alien turtle predator on movement activity of European brown frog tadpoles. *Italian Journal of Zoology*, 83(1), 68-76.

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

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

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


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

Datum zadání diplomové práce: 20. února 2017

Termín odevzdání diplomové práce: 30. dubna 2018


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

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA
studijní oddělení
Študentská 1698, 370 05 České Budějovice


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

V Českých Budějovicích dne 20. února 2017

Abstract

An increasing amount of attention is devoted to studying the impact of non-native animal species on native species. Among other causes of ecosystem degradation, such as climate change, pollution and habitat conversion, biological invasion is considered as one of the main causes of the decrease in biological diversity all over the world. In order to detect possible predation event, tadpoles use not only visual and mechanical stimuli, but also chemical one. The tadpoles respond to the certain chemicals to be a part of predator's secretions. In aquatic systems, chemical cues are a major source of information through which animals are able to assess the current state of their environment to gain information about local predation risk. Prey use chemicals released by predators to mediate a range of behavioural, morphological and life-history antipredator defences. Tadpoles swim significantly less and also on a less direct trajectory in the presence of chemical cues released by a turtle *Trachemys scripta*. This article is focused on the influence of mentioned constraints on the dynamics and the time dynamics of the larval growth of *Rana temporaria*. The influence was judged by the impact on the tadpole's development. We anticipated a behavioral response to the predator, which would lead to various growth reactions during larval growth, the resulting body size after metamorphosis, but also in the development time of larval stage. The results indicate that tadpoles of *Rana temporaria* changed behaviour in the presence of *Trachemys scripta*. Tadpoles in the permanent presence of the turtle grew faster, metamorphosed earlier and the resulting size after metamorphosis was smaller than of the tadpoles who developed without presence of the predator. Mentioned reactions may affect the survival and fitness of a metamorphosed individual.

keywords

antipredator behavior, tadpole, *Rana temporaria*, *Trachemys scripta*, adaptive plasticity

Prohlášení

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice 15. 4. 2018

.....

Bc. Magda Vodrážková

Poděkování

Děkuji panu Mgr. Michalovi Berecovi Ph.D. za podporu, cenné rady, připomínky a odborné vedení během zpracování mé diplomové práce. Mé díky patří všem, kteří mi poskytli potřebné informace, pomoc a radu pro vypracování této práce. Také velmi děkuji své rodině a Bernardovi za jejich pomoc, podporu a inspiraci při studiu.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Rešerše	2
2.1. Invaze	2
2.1.1. Predace.....	3
2.1.2. Morfologické změny.....	4
2.1.3. Chemické látky	6
2.1.4. Antipredační strategie	9
2.2. Konkurence	10
2.3. Ontogenetická plasticita	11
2.4. <i>Trachemys scripta</i> v České republice.....	13
2.4.1. Výskyt.....	13
2.4.2. Rozmnožování	14
2.4.3. Legislativa.....	16
3. Experimentální část – metodika.....	17
3.1. Materiál	17
3.2. Vlastní pokus.....	18
3.3. Statistické vyhodnocení.....	19
4. Výsledky	20
5. Diskuze	25
6. Závěr	29
7. Literatura.....	30
8. Příloha.....	42

1. Úvod

V posledních několika desetiletích vzrůstá četnost a významnost invazních druhů kvůli nepřiměřenému růstu světového obchodu (Daisie 2009). Celosvětový obchod a cestování umožnily mnoha druhům rozšířit se do vzdálených biogeografických oblastí, které by jinak nebyly schopné obsadit (Pimentel a kol. 2005, Nentwig 2007). Spolu s dalšími účinky na degradaci ekosystémů jako je změna klimatu, znečištění a přeměna biotopů, jsou biologické invaze považovány za jednu z hlavních příčin poklesu biologické rozmanitosti na celém světě (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Obvykle platí, že čím je větší populace invazivních druhů a čím rychleji se šíří, tím vyšší je její potenciální dopad a tím složitější a dražší bude kontrola nebo vymýcení těchto druhů. Proto se doporučuje co nejdříve reagovat na invazivní druhy (Sakai a kol. 2001, Wittenberg a Cock 2001, Leung a kol. 2002).

Vliv invazních predátorů na původní populaci je dobře známý faktor, ale jen málo pozornosti se věnuje negativním účinkům, které mohou být invazními druhy způsobeny prostřednictvím změny původního areálu, například změny chemizmu vody. Nativní i invazní sladkovodní želvy jsou predátoři obojživelníků. Je známo, že obojživelníci jsou schopni rozpoznat a reagovat na místní predátory bez předchozí zkušenosti, ale nemusí rozpoznat nové druhy, protože s nimi nesdílely dlouhou evoluční historii (Polo-Cavia a kol. 2010).

Pulci v přítomnosti chemické stopy želvy *Trachemys scripta* plavou významně méně, a navíc po méně přímé trajektorii (Berec a kol. 2016). V této práci jsem se zabývala tím, zda jsou tato omezení natolik významná, aby ovlivňovala dynamiku a časový průběh larválního růstu pulců žáby *Rana temporaria*. Byla posuzována interakce vlivu predátora na vývoj pulců. Předpokládali jsme behaviorální reakce na predátora, které vedly k rozdílné růstové odezvě během larválního růstu, výsledné velikosti těla při metamorfóze, ale i v délce larválního vývoje.

2. Rešerše

2.1. Invaze

V současné době se rychlost, kterou invazní druhy osidlují jiné kontinenty a areály, neustále zvyšuje a celkový počet invazních druhů rostlin, hub, bezobratlých a obratlovců v Evropě dosáhl nejméně jedenácti tisíc (Daisie 2009). Velmi málo oblastí a ekosystémů zůstává nedotčeno invazemi. Z mnoha důvodů se několik regionů stalo hotspoty pro invazi. Patří mezi ně například Austrálie a Nový Zéland, západní části Severní Ameriky, Jižní Afrika a mnoho oceánských ostrovů. Některé z těchto regionů jsou také globálně významné hotspoty biologické rozmanitosti přirozených druhů. Například na Havajských ostrovech se počet naturalizovaných druhů rostlin (osm až devět set) rovná počtu přirozeně se vyskytujících, většinou endemických druhů (Lowe a kol. 2000).

Mezi nejzávažněji zasažené ekosystémy patří louky, zejména v severní Americe, kde se velké plochy prérií v Kalifornii transformovaly na roční pastviny. Také se odhaduje 1 milion čtverečních kilometrů vlhkých a suchých tropických a subtropických lesů od severu USA až po Jižní Ameriku, které byly přeměněny na pastviny a ovlivněny africkými travinami. Jihoafrické fynbos, tropické mokřady a vodní systémy jsou příklady těžce napadených ekosystémů. Středozevní moře, Kaspické moře a Velká jezera jsou příklady oblastí s ničivými vodními invazemi (Blackburn a kol. 2011, Pimentel a kol. 2005).

Byly navrženy hypotézy, které vysvětlují, proč některé druhy vyskytující se na novém místě napadají nebo ovlivňují původní druhy a jiné ne. Některé z těchto hypotéz se zabývají invazivností druhů a jejich populací, zatímco jiné se zaměřují na schopnost biotopů, ekosystémů nebo oblastí přijímat nové druhy (neovlivnitelnost). Obě hypotézy je však třeba zvážit (Lowe a kol. 2000).

2.1.1. Predace

Predace je pro larvy obojživelníků jedním z limitujících faktorů a predátoři mohou vyhubit veškeré společenstvo pulců, které se vyskytuje na stejné lokalitě (MacCallum a kol. 1995). Ke snížení predáčního tlaku se u pulců vyvinula řada obranných mechanismů, které se projevují ve změnách morfologických, fyziologických i behaviorálních. Tyto změny jsou způsobené reakcemi, které nemusí být stále přítomné, ale mohou být vyvolané signály, které odhalují riziko predace (Harvell 1990, DeWitt a kol. 1998, Tollrian a Harvell 1999). Mezi obranné mechanismy patří nepoživatelnost (Brodie a Formankowicz 1987), změna velikosti těla a načasování doby metamorfózy (Richards a Bull 1990), shlukování (Nicieza 1999) a snížení pohybové aktivity (Skelly 1994, Relyea 2001, Polo-Cavia a kol. 2010).

Přítomnost predátora může snížit dostupnost a příjem potravy, a tím ovlivnit rychlost larválního růstu a dobu metamorfózy (Laurila a Kujasalo 1999, Gomez-Mestre a kol. 2010). Snížená růstová rychlost, která je způsobená přítomností predátora nebo nižším přísunem potravy, aktivuje produkci žláz s vnitřní sekrecí, které vyvolávají metamorfózu (Wilbur a Collins 1973, Laurila a Kujasalo 1999). Pulci, kteří žijí v prostředí s predátorem nebo mají omezený příjem potravy, metamorfují dříve než jedinci, kteří žijí ve vhodnějších podmínkách bez přítomnosti predátora (Richards a Bull 1990).

Smith (1983) uvádí, že predátor významně snižuje populaci pulců, čímž zvyšuje množství potravy na jedince a jejich rychlost růstu tak není ovlivněna. Tato situace se tedy nakonec může pro přeživší jedince jevit jako výhodná. Wilbur (1987) také poukázal na to, že predace může vylepšit situaci kompetice během vysokých hustot jedinců jejich odstraněním ze společenstva a tím efektivně snížit hustotu, čímž dovolí přeživším jedincům vyrůst rychleji, do větší velikosti a metamorfovat dříve. Navzdory tomu jsou predátoři pro larvy obojživelníků jedním z limitujících faktorů a mohou tak vyhubit veškeré společenstvo pulců, které se v rybníčku nebo tůňce vyskytuje (MacCallum a kol. 1995). Rot-Nikcevic a kol. (2006) zjistili, že aktivita pulců *Rana sylvatica* vzrostla s přítomností vyššího počtu pulců, ať již skutečných nebo vytvořených pomocí zrcadel. Nejvyšší aktivita byla ve skupině o nejvyšším počtu larev. V podobném experimentu Gouchie et al. (2008) docházelo ke zvýšení hustoty

pulců *Xenopus laevis* pomocí zrcadel. V tomto pokusu byl zaznamenán nárůst aktivity. Množství aktivity (délky uplavaných drah) se však může lišit v závislosti na druhu. Pulci *Bufo americanus* měli prokazatelně menší aktivitu než pulci rodu *Rana* (Rot-Nikcevic a kol. 2006). Oproti tomu však Surova a kol. (2009) uvedli, že u pulců *Bufo bufo* byla aktivita vyšší než u *Rana temporaria*. Tyto rozdíly v aktivitě mohou být způsobeny odlišným stářím pulců, kdy starší, tedy větší zvířata, jsou méně dostupná predátorům, plavou rychleji a mají tudíž vyšší šanci na únik při napadení (Richards a Bull 1990).

V několika studiích zvýšená larvální hustota a tedy nižší dostupnost potravy snížila tělesnou velikost, ale délku vývoje neovlivnila (Brady a Griffiths 2000, Stark a kol. 2012). Dle jiných studií nízká, avšak stále stejná dostupnost potravy prodlužuje délku vývoje, na druhou stranu ale snižující se dostupnost potravy ji zkracuje (Leips a Travis 1994). Stejně tak přemíra potravy znečišťuje vodní prostředí, a tak snižuje růstovou rychlost a dochází k menší velikosti v době metamorfózy (Wilbur 1977). Loman (1999) a Székely (2010) ve svém pokusu vliv dostupnosti potravy či zvyšující se hustoty jedinců na délku vývoje vyloučili.

2.1.2. Morfologické změny

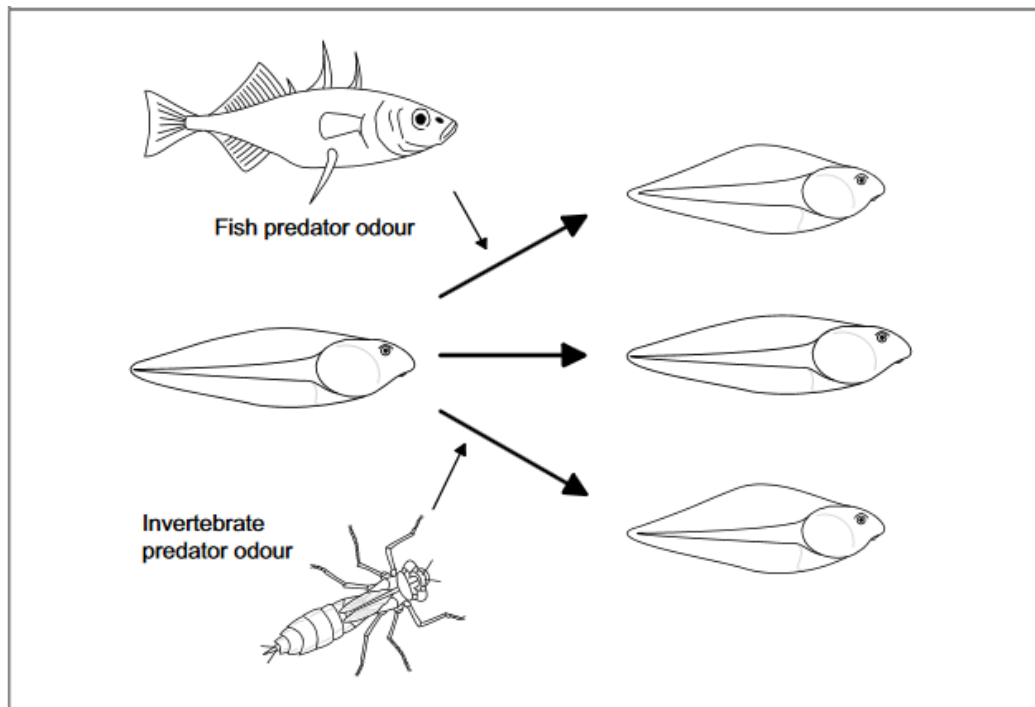
Předpokládá se, že morfologické změny těla a ocasu pulců vyvolané vystavením predace se projeví v jejich pohybových vlastnostech, které následně snižují riziko predace. Pulci vystavení predáčnímu riziku vykazují větší, jasněji zbarvené ocasy a kratší těla (Touchon a Warkentin 2008).

Některé larvy obojživelníků nemají vrozenou reakci na chemické látky produkované predátorem, a proto se musí naučit rozpoznat tyto látky, aby na ně mohli reagovat (Chivers a kol. 2015, Gonzalo a kol. 2009). V důsledku toho jsou behaviorální a fyziologické reakce na predátora často závislé na předchozí zkušenosti s daným predátorem (DeSantis a kol. 2013, Orr a kol. 2009). Některé studie prokázaly, že nejen chemické látky produkované predátorem, ale i složení jeho potravy může vyvolat antipredační chování (Schoeppner a Relyea 2005, 2009). Kontinuální vystavení predátora (3-18 dní) zahájí u pulců morfologické změny, které se liší v závislosti na druhu predátorů. Vystavení bezobratlým predátorům má za následek

zpožděné vylihnutí z vajíček (Ireland a kol. 2007), snížení růstu a zkrácení velikosti těla pro zvýšení únikové rychlosti (Maher a kol. 2013, Relyea 2001, Wilson a Lefort 1993). Ryby mají podobné účinky na morfologické změny, ale pulci navíc více rozvíjejí svaly ocasu (Relyea 2001, Teplitsky a kol. 2005).

Van Buskirk a McCollum (2000) také zkoumali vliv tvaru ocasu pulců na jejich schopnost pohybu. Za tímto účelem chirurgickým zákrokem zredukovali délku ocasu o 21 %, 34 % a 55 %. Výšku ocasu zredukovali o 11 %, 34 % a 59 %. Pokles maximální rychlosti a zvýšení doby potřebné k uplávání vzdálenosti 2,5 cm došlo u nejvíce redukovaných ocasů, ať už u jeho délky nebo výšky. V případech redukce ocasu v menší míře (11-34%) nebyl prokázán významný vliv na pohybové vlastnosti. Trajektorie a úhel útěku nevykazoval závislost k žádné míře redukce ocasu. Výsledky naznačují, že morfologické změny vyvolané vlivem predančního tlaku vedoucí ke zvětšení výšky ocasu (Van Buskirk a Relyea 1998) nezvyšují pohybové vlastnosti pulců, proto se předpokládá, že mají význam v jiném obranném mechanismu (Laurila a kol. 2001, Relyea 2001).

Častá je změna trajektorie pohybu a snaha úniku před predátory, což zpravidla vede ke snížení růstu kořisti (Sih 1987, Relyea, a Werner, 1999). Určitá míra vnímavosti látek produkovaných predátorem je možná již u vajec a při embryonálním vývoji. Například Orizaola a Braña (2004) zkoumali charakteristiky líhnutí a morfologii vylíhlých larev čtyř druhů čolků (rod *Triturus*), jež byly vystaveny chemickým látkám signalizujících přítomnost predátora, kterým byl pstruh obecný (*Salmo trutta*). Jedinci vystavení nebezpečí se líhli v rannějším stádiu vývoje a byli také poměrně menší. V porovnání s kontrolní skupinou zde byly přítomné také změny v morfologii hlavy a ocasu, avšak podle autorů takováto změna v morfologii nezvyšuje pravděpodobnost přežití pod predančním tlakem. Warkentin (2000, 2007) naopak zjistila, že určité změny v načasování líhnutí a jisté změny v morfologii mohou u pulců napomáhat přežívání vůči predaci.



Obrázek 1: Změny v morfologii pulců vlivem působení predátorů. Bezobratlý predátoři (*Anax* spp.) indukují menší tělo s relativně větším a vyšším ocasem, které zvyšují rychlost úniku (Maher a kol. 2013), ryby indukují větší ocasní svaly, menší velikost těla a širší ocasy (Teplitsky a kol. 2005, Mitchell a kol. 2017).

2.1.3. Chemické látky

Pulci ke zjištění možné predace nevyužívají jen zrakové a mechanické podněty, ale i podněty chemické. Bylo zjištěno, že pulci reagují na predátora pomocí určitých chemických látek obsažených v sekretech predátora, ale i v sekretech vlastních (Maag a kol. 2012). Navíc pulci dokáží rozeznat chemickou stopu od predátora, kterou vylučuje současně při žvýkání a trávení kořisti (Schoeppner a Relyea 2009). V různých ekologických systémech mohou být preferovány různé druhy podnětů. Ve vodním prostředí - a zejména v zakalených vodách - je považováno za nejdůležitější smyslové vnímání pomocí chemických signálů pro detekci predátorů (Kats and Dill 1998, Tollrian a Harvell 1999, Brönmark a Hansson 2000).

Živočichové musí zvážit možnost a míru ohrožení. Chování v konkrétních situacích za vlivu predátora ohrožuje riziko možnosti páření nebo získávání energie. Taková schopnost znamená, že zvířata mají spolehlivé informace o riziku predátorství na daném místě a v daném čase. Chemosenzorické signály jsou důležitým zdrojem

těchto informací. Spolehlivě rozpoznají přítomnost predátora (Kats a Dill 1998). Důležitou úlohu mohou mít i sekundární signály, jenž pramení z predační aktivity predátora.

Schoeppner a Relyea (2009) pozorovali signifikantní snížení pohybové aktivity pulců *Rana pipiens* v případech, kdy predátor *Anax junis* žvýkal kořist a kdy ji trávil. Dále pozorovali, že pulci se více skrývali v přítomnosti látek z rozmačkaných těl pulců. Pulci *Rana temporalis* posuzují hrozbu predace založenou výhradně na chemických podnětech pocházejících z potravy predátora. Jsou-li v potravě predátora přítomny látky pocházející z pulců stejného druhu, pulci vnímají hrozbu a reagují na ní antipredačním chováním. Vystavení pulců vizuálním podnětům možné predace a vystavení pulců chemickým látkám z hladovějícího predátora nevyvolalo antipredační chování (Mogali a kol. 2012).

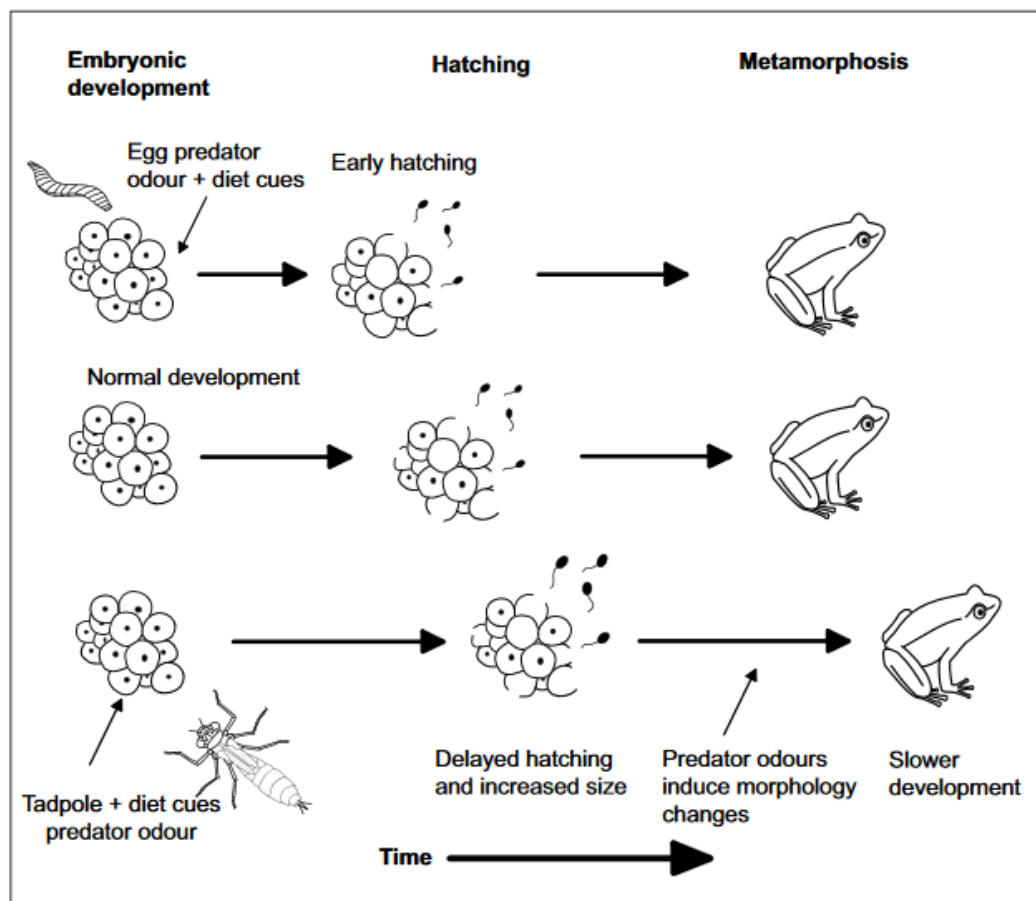
Marquis a kol. (2004) zkoumali behaviorální pozorování účinků chemických podnětů vylučované predátorem na vliv plavecké aktivity u dvou larválních stádií žab *Rana temporaria* a *Bufo bufo*. Oba druhy vykazovaly mírné snížení aktivity plavání při konfrontaci s chemickými látkami od sympatrických predátorů. Také Takahara (2008) se ve své studii zabýval změnou aktivity plavání pulců *Hyla japonica* v přítomnosti predátora nymf vážky *Anax parthenope* Julius. Rychlost plavání byla vyšší a uplavaná vzdálenost delší u pulců, kteří byli vystaveni chemickým látkám od nymf.

Snížení aktivity plavání není jedinou reakcí na příznaky přítomnosti predátorů. Změny tvaru pohybové trajektorie mohou mít význam i jako součást antipredačního chování. Ve studii Berece a kol. (2016) zjistili, že pulci v kontaktu s chemickými stimuly želvy *Trachemys scripta elegans* plavou v klikatějších trajektoriích než pulci bez takového kontaktu. Změny v plavecké aktivitě nejsou tedy jedinou reakcí na přítomnost predátorů. Změna tvaru pohybové trajektorie je další možnou strategií.

Chemické faktory, jako jsou vysoké koncentrace amoniaku, dusitanů a dusičnanů, souvisejí především s prostředím s vysokým množstvím potravy. Pulci mohou sice v prostředí s dostatkem potravy růst rychleji, na druhou stranu při přemíře potravy dochází ke znečištění vody, které růst pulců zase zpomaluje a navíc významně snižuje míru jejich přežití (Wilbur 1977, Merilä a kol. 2000). Székely a kol. (2010) ve svém pokusu přišel na to, že vystavením pulců (*Pelobates syriacus*) zvýšeným

koncentracím metabolitů došlo ke snížení rychlosti růstu a k menší velikosti během metamorfózy.

Na mortalitu má vliv zejména vysoká koncentrace dusičnanu amonného (Johansson a kol. 2001). Johansson a kol. (2001) ve své studii porovnávali vliv dusičnanů na populace *Rana temporaria* v severním a jižním Švédsku. Zjistili, že pulci pocházející ze severního Švédska, kde žijí v poměrně chudých vodách na živiny, snížili vlivem dusičnanů rychlost růstu a dosáhli menší velikosti v době metamorfózy. Zatímco jižní populace, žijící v prostředí s obecně vyšší koncentrací dusičnanů, byla vůči nim více tolerantní.



Obrázek 2: Vliv přítomnosti predátora (detekce pomocí chemických látek) na načasování líhnutí, metamorfózy a morfologie (Mitchell a kol. 2017).

2.1.4. Antipredační strategie

Obranné neboli antipredační chování obojživelníků může mít několik forem. Nejobvyklejší obrannou strategií mobilních zvířat je utéct co nejrychleji od svého potenciálního predátora, ale mnoho druhů také využívá pasivní obrany (Dowdey 1983, Toledo a kol. 2011). Existuje však široká škála obranných strategií, které se alternativně používají ke zvládnutí rizika představovaného predátorem.

Různé obranné strategie působí v různých fázích predace: lokalizace, identifikace, odhalení, požití a trávení. Primární (nezávisí na přítomnosti predátora) a sekundární (vyvolané přítomností predátora) obranné strategie se vyvinuly, aby zabraňovaly nebo zamezily útoku predátorů (Edmunds 1974). Krypticky zbarvení obojživelníci se vyhnou detekci a jedovatí požití. Následkem toho je vývoj obranných strategií přímo spojen se smysly, které predátoři používají k nalezení své kořisti (Greenbaum 2004).

Pulci se tak svou zranitelnost snaží snižovat pozměňováním svého fenotypu, například vznikem kryptického zbarvení (Caldwell 1982), růstem do větší velikosti těla (Persson 1988, Wilbur 1988, Moore a Townsend 1998), vlastní nechutností (Formanowicz a Brodie 1982, Brodie a Formanowicz, 1987), vývinem kožních jedových žláz, zpravidla mají svou jedovatost spojenou s výstražným (aposematickým) zbarvením, (Crossland 1998) nebo nejrůznějšími modifikacemi ocasní ploutve, jako její zvýšená pigmentace upoutávající predátorovu pozornost od důležitějších částí těla (Van Buskirk a kol. 2003, McIntyre a kol. 2004), nebo efektivnějším uzpůsobením svých proporcí pro lepší únik před predátorem (McIntyre a kol. 2004, Teplitsky a kol. 2005).

Zvláště u tropických žab je poměrně často využíván pasivní způsob obrany, kdy příslušný druh spoléhá na svou nenápadnost danou především kryptickým zbarvením, popř. i tvarem těla a při setkání s predátorem setrvává v nehybné pozici (např. Bufonidae, Hylidae, Odontophrynidae, Megophryidae) (Jablonski 2014).

2.2. Konkurence

Podle Cadi a Joly (2003) je druhová bohatost většiny sladkovodních ploch v Severní Americe vyšší než u evropských. Většina evropských mokřadů zahrnuje pouze jeden druh želvy (Gibbons 1990, Cadi a Joly 2003). Severoamerické druhy vstupující do evropských vod by mohly mít konkurenční výhodu oproti původním evropským druhům (Arvy a Servan 1998).

Konkurenční výhody severoamerických želv také mohou zahrnovat nižší věk při reprodukční schopnosti, vyšší plodnost a větší velikost těla v dospělosti (Arvy a Servan 1998, Cadi a Joly 2003). Želvy nádherné dosahují dospělosti obvykle za 8 let, v příznivých podmínkách s ideálním klimatem a dostatkem potravy i za 3-4 roky (Moravec a Široký 2006).

Želva nádherná, vzhledem k jejímu potravnímu spektru, se může významněji podílet na predaci bezobratlých živočichů, ryb a obojživelníků (včetně larválních stádií). V místech společného výskytu s původními druhy sladkovodních želv může želva nádherná představovat významného potravního konkurenta, obsazovat místa ke slunění či kladení vajec. Tím může přispívat ke zhoršení fitness autochtonních druhů želv (Cadi a Joly 2004). K dalšímu významnému vlivu také patří rušení hnízdících ptáků či predace mláďat vodních ptáků (Brejcha a kol. 2010).

Výrazný negativní efekt by mohlo mít zavlečení nových, nepůvodních druhů parazitů a jejich adaptace na autochtonní druhy živočichů. Z veterinárního hlediska může želva nádherná působit jako vektor přenosu bakterií rodu *Salmonella* a *Arizona* (Bringsøe 2001), kokcií rodu *Eimeria* a dalších parazitů (Upton a kol. 1989).

2.3. Ontogenetická plasticita

Obojživelníci mezi sebou vykazují značné rozdíly jak mezidruhově, tak také uvnitř jednoho druhu. Centrální charakteristikou životního cyklu obojživelníků je trvání larválního období a načasování metamorfózy (Hensley 1993). Toto načasování je ovlivněno geneticky, ale také environmentálními faktory. V konečném důsledku je vyjádřeno prostřednictvím změn v činnosti několika žláz s vnitřní sekrecí (Wilbur a Collins 1973, Laurila a Kujasalo 1999). Larvy obojživelníků jsou fenotypově plastické velikostí při metamorfóze a délce larvální periody. Druhy žijící v lokalitách, které jsou stálé a předvídatelné, mají obecně delší larvální období, zatímco druhy, které obývají prostředí s nepředvídatelnými a měnícími se podmínkami, mají toto období kratší a mají tedy rychlejší růst a vývoj. Plasticita například umožňuje druhům chovaným v pouštních podmínkách individuální prodloužení larválního období a tím dosažení maximální velikosti potřebné pro metamorfózu (Stephens a kol. 2017).

Limitující změna plasticity může vzniknout, pokud fenotypový vývoj je časově zpožděný nebo došlo k nepředvídatelné změně prostředí. To může snížit míru fenotypové odpovědi. Čas potřebný k vytvoření fixace fenotypových znaků je omezen nebo může dojít k nesouladu mezi fenotypem a prostředím (Buskirk 2002). Několik modelů ukazuje, že časové rozmezí reakce na změnu prostředí může ovlivnit rozsah plasticity (Clark a Harvell 1992, Moran 1992, Padilla a Adolph 1996, Gabriel 1999). Plasticitu způsobují vlastnosti, které lze rychle upravit během změn okolního prostředí. U takových vlastností je fenotypová odezva v úzkém vztahu se signály stavu prostředí a také zvyšuje pravděpodobnost, že fenotyp bude vhodný pro podmínky, ve kterých živočichové žijí (West-Eberhard 1989).

Identifikace genů, které kontrolují fenotypovou plasticitu - spolu s kontrolními mechanismy (např. změny genové exprese versus genetický polymorfismus) je klíčová pro pochopení genetického základu plasticity (Auld a kol. 2010, DeWitt 1998). Navzdory obtížím spojenými s identifikací genů, které se podílejí na plasticitě (Bell 2009, Edmunds a kol. 2016), bylo dosaženo určitého pokroku při identifikaci specifických genů, které řídí expresi antipredačních odpovědí (Mitchell a kol. 2017). Larvy *Hynobius retardatus* po vystavení látek od predátora *Aeshna nigroflava* projevovaly pětinašobek počtu genů při obranné (antipredační) morfologii než pulci

Rana pirica. Rozdíl v genové expresi pravděpodobně odráží větší investice potřebné k obraně (Matsunami et al., 2015).

Denver (1997) se zabýval fenotypovou plasticitou pulců obojživelníků. Zaměřoval se zejména na biochemické a fyziologické mechanismy, které zprostředkovávají reakci organismu na podmínky prostředí. Různé kombinace biotických a abiotických faktorů ovlivňují nejen vývoj obojživelníků, ale také jejich růst (Wilbur 1980). Mezi biotické faktory patří dostupnost živin, vnitrodruhové vztahy, konkurence, kvalita potravy, ale také predace. Abiotické faktory působící na obojživelníky jsou zejména teplota, fotoperioda a množství vody (Wilbur a Collins 1973, Smith-Gill a Berven 1979, Travis 1984, Pandian a Marian 1985, Alford a Harris 1988).

Účinky faktorů životního prostředí se mohou lišit v závislosti na konkrétní fázi růstu a vývoje organismu. Stejný faktor může působit inhibičně na růst organismu, pokud se nachází v larválním období, nebo může stimulovat rozvoj, pokud je přítomen v průběhu prometamorfózy (fáze růstu, kdy se začíná tvořit štítná žláza) (Denver 1997).

Výzkumy dokázaly, že obojživelníci žijící v nepředvídatelných podmínkách dokáží urychlit průběh metamorfózy v důsledku vysychání vody v rybníce, zatímco druhy žijící ve stálých podmínkách tuto schopnost neovládají. *Bufo americanus* chovaný v dočasných rybnících byl schopen urychlit metamorfózu v reakci na vysoušení rybníka. Oproti tomu *Rana utricularia*, který se vyskytuje v trvalých vodních tůních, nebyl schopen metamorfózu při vysychání vody urychlit. Pravděpodobně se tato vlastnost vyvinula během ontogeneze v závislosti na přírodním výběru (Newman 1992). Další podmínka, která může vyvolat fenotypovou plasticitu u obojživelníků, je teplota vody. Teplota prostředí pozitivně koreluje s rychlostí metamorfózy a růstu. Newman (1989) zjistil, že teplota mělkých rybníků byla při vysoušení zvýšena o několik stupňů oproti hlubšímu rybníku. Pokud je tedy rychlejší metamorfóza vyvolána vysycháním rybníka, je tedy poháněna i zvýšenou teplotou rybníka. Další studie provedená v Izraeli (Blaustein a kol. 1999) uváděla, že sluneční záření, které ovlivňuje teplotu u periodických vod, silně ovlivňovalo tempo růstu pulců *Hyla savignyi*.

2.4. *Trachemys scripta* v České republice

Středně velká sladkovodní želva pocházející z jihu Severní Ameriky má hladký, hnědozelený krunýř se žlutými či černými proužky. Preferuje stojící nebo pomalu tekoucí sladkovodní rybníky a jezera. Jen zřídka se vyskytuje přímo v tekoucích vodách. Želva nádherná toleruje mimo jiné i uměle vytvořené rybníky, jezera a daří se jí i v přehradách, které byly znečištěny v důsledku nadměrné organické hmoty. Vyskytovat se může i v brakických bažinách, kanálech a v nádržích v městských parcích. Její tolerance na úroveň znečištění, včetně radioaktivního, tepelného, chemického a organického je vyšší než u jiných obratlovců (Lindeman 2013).

Potravu u želvy nádherné tvoří široké spektrum jak rostlinné, tak i živočišné potraviny. Jelikož jsou velmi žravé, působí negativně nejen na původní druhy želv, ale i obojživelníků, ryb a vodních bezobratlých v místě jejich výskytu. Konkurence je pak nejen o potravu, ale i o prostor (Pergl 2014). V juvenilním věku jsou tyto želvy převážně všežravé, v dospělosti jsou pak spíše býložravci. Mezi jejich potravu se řadí měkkýši, plži, hmyz a jeho larvy, červy, krevety, raci, ryby, vejce, žáby, pulci a vodní hadi. Jedí řadu vodních rostlin a řas, včetně řady vodních plevelů jako je např. vodní hyacint (Moravec a kol. 2015).

2.4.1. Výskyt

Do volné přírody České republiky se želva nádherná dostala přes akvaterária chovatelů. Od konce padesátých let minulého století se k nám začaly dovážet a k únikům želv do naší přírody docházelo na přelomu padesátých a šedesátých let dvacátého století. Mezi první publikované nálezy patří pozorování z Rumburka v roce 1968 (Moravec a Široký 2006) a zpráva o odchytu želv nádherných v oblasti Černovířského lesa u Olomouce v letech 1986-1987 (Chmelík a Kořínek 1994). V devadesátých letech minulého století došlo v souvislosti s velkým dovozem těchto želv také k výraznému nárůstu jejich pozorování v naší přírodě, přičemž početné nálezy jsou hlášené doposud (Brejcha a kol. 2010). Dlouhodoběji přežívá pouze v teplejších oblastech republiky jako střední Polabí a jižní Morava. Je evidentní,

že mezi volně žijícími želvami v naší přírodě převládají úmyslně vypuštění jedinci, kteří se stali v domácím chovu obtížní, oproti jedincům, kteří uprchli ze špatně zajištěných chovů.

Nálezy výskytu od roku 2001 jsou daleko početnější než dříve. O rozmnožení želvy nádherné v přírodních podmínkách nemáme dosud žádné přímé důkazy. Nárůst počtu záznamů je tak zřejmě výsledkem častějšího vypouštění jedinců a důkladnější zaznamenávání jejich výskytu po roce 2001 (Moravec a kol. 2015).

2.4.2. Rozmnožování

Rozmnožování želvy *Trachemys scripta* v naší přírodě zatím nebylo potvrzené a je málo pravděpodobné. Bylo pozorováno kladení vajec, ale potvrzení vylíhnutí juvenilních jedinců nikoli. Z výsledků zahraniční studie prováděné v Itálii (Luiselli a kol. 1997) lze vyvodit, že pro samovolnou úspěšnou reprodukci nemají želvy nádherné v klimatických podmínkách České republiky dostatečně vhodné podmínky. Pokud dojde k úspěšné gametogenezi, inkubace vajec se zdárným líhnutím mláďat, je málo pravděpodobná.

V roce 2008 bylo pozorováno kladení snůšky vajec samicí želvy nádherné na Probošťském jezeře u Borku. Hnízdo bylo navštěvováno a pozorováno přes dva měsíce. Poté byla vejce otevřena, avšak žádné z nich nebylo oplozené (Moravec a kol. 2015). Po celou dobu pozorování nedošlo ke zničení hnízda přírozenými predátory. Predace je nejčastějším faktorem limitující inkubaci pro mnoho druhů želv (Doody a kol. 2004). V původních podmínkách Severní Ameriky je predace hnízd želvy nádherné v prvních třech týdnech po nakladení až 88% (Hamilton a kol. 2002).

Přestože úspěšná přirozená inkubace vajec želvy nádherné nebyla na území České republiky dosud jednoznačně prokázána, máme k dispozici několik záznamů o pozorování juvenilních jedinců. Na lokalitě Grádo u Čelákovic bylo v září 2009 nalezeno uhynulé mládě o délce karapaxu 350 mm (Šandera 2009). Mohlo by se jednat o přezimujícího jednoletého jedince, jednoznačné důkazy však chybějí. Mohlo by se také jednat o úmyslně vypuštěného juvenilního jedince. V roce 2005 bylo pozorováno 10 juvenilních jedinců v přístavišti na Brněnské přehradě (Moravec a kol. 2015). V letech 2005 a 2006 byly na lokalitě Vyškovické tůně v hromadě kompostu

nalezeny zbytky snůšek. Nález bylo obtížné hodnotit a tím vyloučit záměnu se snůškou vajec užovky obojkové (*Natrix natrix*). V roce 2010 byla pozorována čerstvě vylíhlá mláďata v přilehlých rybnících. Důkazy však opět chybí. Vyhřívající se juvenilní jedinec želvy nádherné o velikosti kovové padesátikoruny byl údajně pozorován anonymním rybářem na vodní vegetaci v kanálu Sidonka u Mělníka (Moravec a kol. 2015).

Mláďata želvy nádherné jsou v evropských podmínkách méně životaschopná než ve své domovině a než mláďata původní želvy bahenní (*Emys orbicularis*) (Luiselli a kol. 1997). Výskyt želvy nádherné na našem území tedy bude záviset na trvání importů do České republiky a na délce života vypuštěných exemplářů (v déle trvajícím zimním období je úmrtnost invazních želv vyšší).

V současné době je množství invazních želv ovlivněno množstvím importů, vypouštěním jedinců do přírody a délkou života vypuštěných exemplářů. Pokud by byla želva nádherná vlivem klimatických změn a vyšších počtů měsíců s vyšší teplotou schopná dokončit inkubaci vajec, mohla by se rozmnožovat i v nepůvodních areálech. Vzhledem k téměř nulové predaci hnízda by se populace mohly zvyšovat, což by mělo důsledek na autochtonní druhy. Mohly by být ovlivněny populace původní želvy bahenní (*Emys orbicularis*) vlivem konkurence jak o potravu, tak i o lokality. Další významný vliv by měla samotná predace želvy na populace bezobratlých, ryb a obojživelníků (Brejcha a kol. 2010). Jak bylo v této studii dokázáno, tak želva nepůsobí na obojživelníky pouze jako přímý predátor, ale ovlivňuje jejich larvální vývoj a metamorfózu už jen svou přítomností ve vodě, což má vliv na jejich budoucí fitness, pohybové schopnosti na souši, rozmnožování atd.

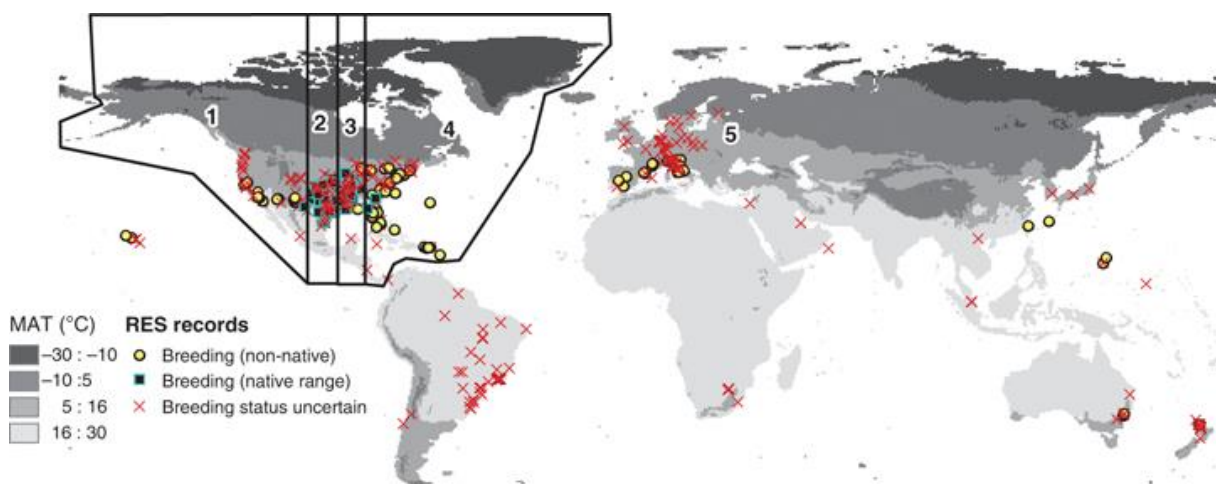
Dosavadní poznatky tedy naznačují, že pravidelné líhnutí mláďat želvy nádherné ze snůšek kladených v naší přírodě je při stávajících podmínkách nepravděpodobné. Neznamená to ovšem, že některou teplejší sezónu ke zdárné inkubaci vajec nedojde.

2.4.3. Legislativa

Poddruhu *Trachemys scripta elegans* je v seznamu živočichů a rostlin v příloze B k nařízení Rady (ES) č.338-97 z 9. 12. 1996 o ochraně druhů volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin regulováním obchodu s nimi. Pro ČR se toto nařízení stalo závazným vstupem do EU v roce 2004. Dovoz želvy nádherné byl zakázán Evropskou unií od 22. prosince roku 1997.

Prováděcí nařízení Komise EU č. 2016/1141, kterým se přijímá seznam invazních nepůvodních druhů s významným dopadem na Unii. Nařízení obsahuje seznam 37 druhů rostlin a živočichů, které se nesmí dovážet do EU. Od roku 2016 do seznamu invazních druhů tohoto nařízení patří všechny poddruhy želvy nádherné (*Trachemys scripta*). Tyto druhy škodí původní biologické rozmanitosti v Evropě a podle nařízení EU se musí začít plošně likvidovat. Nařízení č. 2016/1141/EU je závazné v celém rozsahu a přímo použitelné ve všech členských státech. Druhy uvedené na seznamu se nesmí držet, chovat a přivážet na území EU, a dokonce ani přes toto území převážet.

Želvu nádhernou mezinárodní unie (IUCN) zařadila mezi 100 světově nejvíce invazních druhů.



Obrázek 3: Celosvětové rozšíření *Trachemys scripta* a záznamy o rozmnožování na daných lokalitách (Heidy a kol. 2010).

3. Experimentální část – metodika

3.1. Materiál

V pokusu byli použiti pulci skokana hnědého (*Rana temporaria*) pocházející z tůňky v okolí Holubova (okres Český Krumlov). Dospělá samice želvy nádherné (*Trachemys scripta elegans*) a dospělý samec želvy nádherné (*Trachemys scripta scripta*) pocházejí ze soukromého chovu. Odběr snůšek vajíček skokana hnědého (*Rana temporaria*) proběhl 15. 4. 2017. Odebraná vajíčka byla umístěna do skleněného akvária v temperované místnosti. Takto byli pulci chováni do nárůstu do vhodné tělesné velikosti pro použití v pokusu. Po 14 dnech byli pulci přemístěni do jednotlivých krabiček, které měly ve stěnách otvory, aby do nich mohla proudit voda. V každém akváriu bylo umístěno čerpadlo s filtrem. Dvakrát týdně byly vymyty čerpadlové filtry a každých 14 dní byla měněna voda u akvárií se želvou (v množství 5 litrů). V akváriích bez přítomnosti želvy nebylo potřeba měnit vodu tak často, a tak voda byla měněna jednou za měsíc (5 litrů). V důsledku odparu byla voda dolévaná i v průběhu pokusu. Zdrojem vody byla veřejná vodovodní síť. Voda nalévaná do akvárií byla odstátá vždy 24 hodin. Akvária byla umístěna na stolech v laboratorní místnosti. Světelný režim v laboratoři, který byl regulován časovým spínačem, byl nastaven na režim 12 hodin světlo a 12 hodin tma. Zdrojem světla byly zářivkové trubice. Teplota v místnosti se v průběhu prvních 14 dní pohybovala v rozmezí 18°C až 19°C a teploty vody mezi 14°C až 16°C. Po 14 dnech se teplota ustálila na teplotu vzduchu $20 \pm 1^\circ\text{C}$ a teplotu vody $18 \pm 1^\circ\text{C}$.

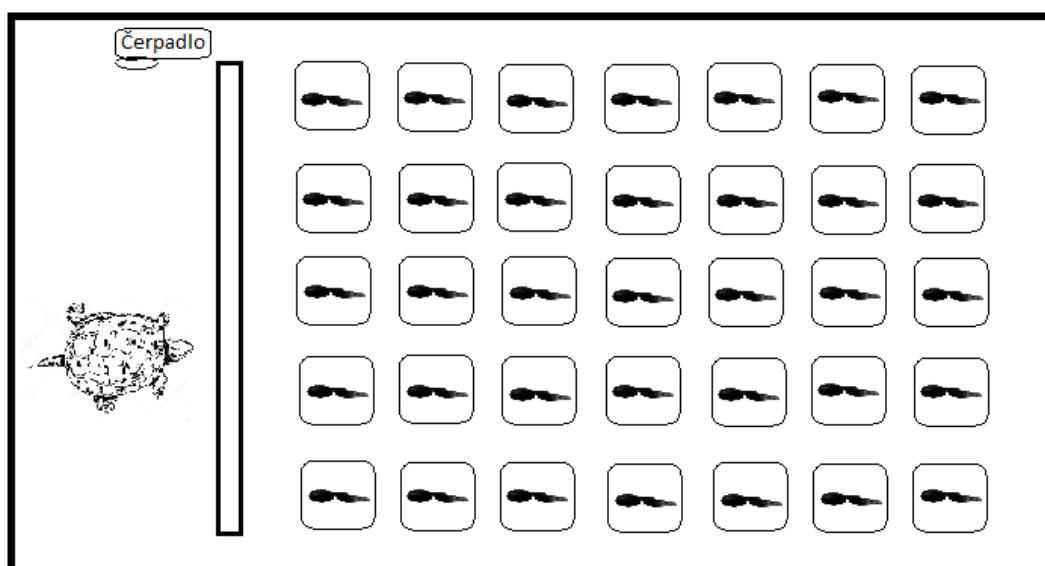
Měření pulců probíhalo každých 14 dní pomocí posuvného měřítka. Měření probíhalo ve vodě. Pokud nebylo možné některé jedince takto změřit, byli šetrně vyndáni z vody. Pulci byli krmeni od 23. 4. 2017 denně akvarijními vločkami pro býložravé ryby Tetra min. Želvy byly krmeny třikrát týdně kuřecím masem a granulemi pro vodní želvy ReptoMin Tetra.

3.2. Vlastní pokus

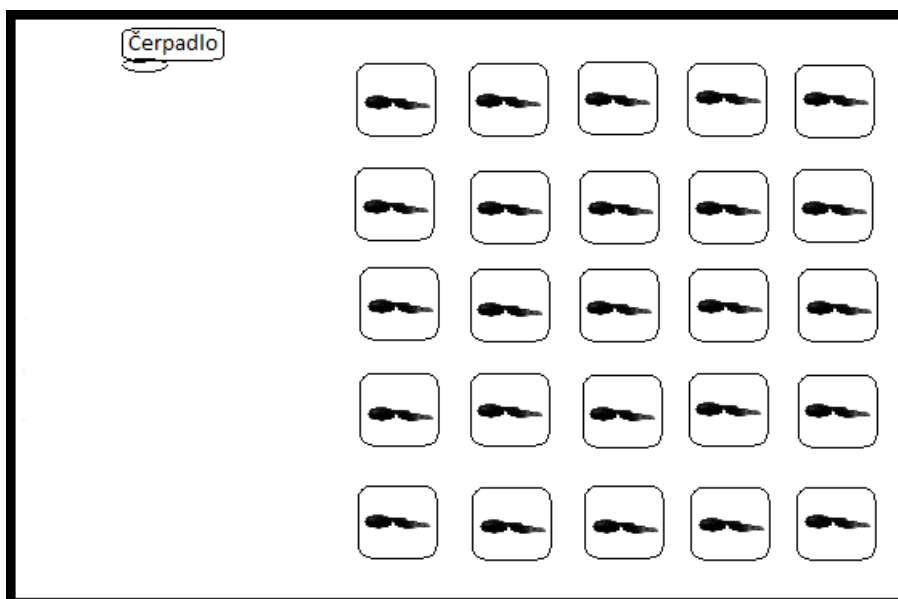
Do temperované místnosti byla přemístěna 4 akvária o velikosti 100x40x155 cm s výškou hladiny 6 cm. Do každého akvária se instalovalo čerpadlo s filtrem. Do dvou akvárií byly umístěny želvy. V prvním akváriu se nacházel samec želvy *Trachemys scripta scripta* a v druhém samice *Trachemys scripta elegans*. Do těchto dvou akváriích se umístila příčka, která se nedotýkala stěn, takže okolo ní mohla proudit voda, přitom se želva nemohla dostat k pulcům. Na druhé straně příčky bylo vlepeno na dno pomocí sklenářského silikonu 35 krabiček s otvory po stranách o rozměrech 8x8 cm (obr. 4). V dalších dvou akváriích (3 a 4) bylo stejným způsobem přilepeno po 25 krabičkách stejných rozměrů (obr. 5). Krabičky neměly víčka a byly na horním okraji očíslované.

Po přípravě akvárií následovalo vybírání pulců pro pokus. Z šesti odebraných snůšek byli vybráni stejně velcí jedinci. Při zahájení pokusu byli pulci ve stádiu 26 a 27 dle Gosnera (1960). Do každé krabičky byl umístěn jeden pulec.

Zahájení pokusu a první měření bylo provedeno 5. 5. 2017, následně byli pulci měřeni každých 14 dní pomocí posuvného měřítka s přesností na 0,01 cm. Pulci, kteří uhynuli před dosažením metamorfózy, byli z pokusu vyřazeni.



Obrázek 4: Schéma pokusu. Akvária se želvou



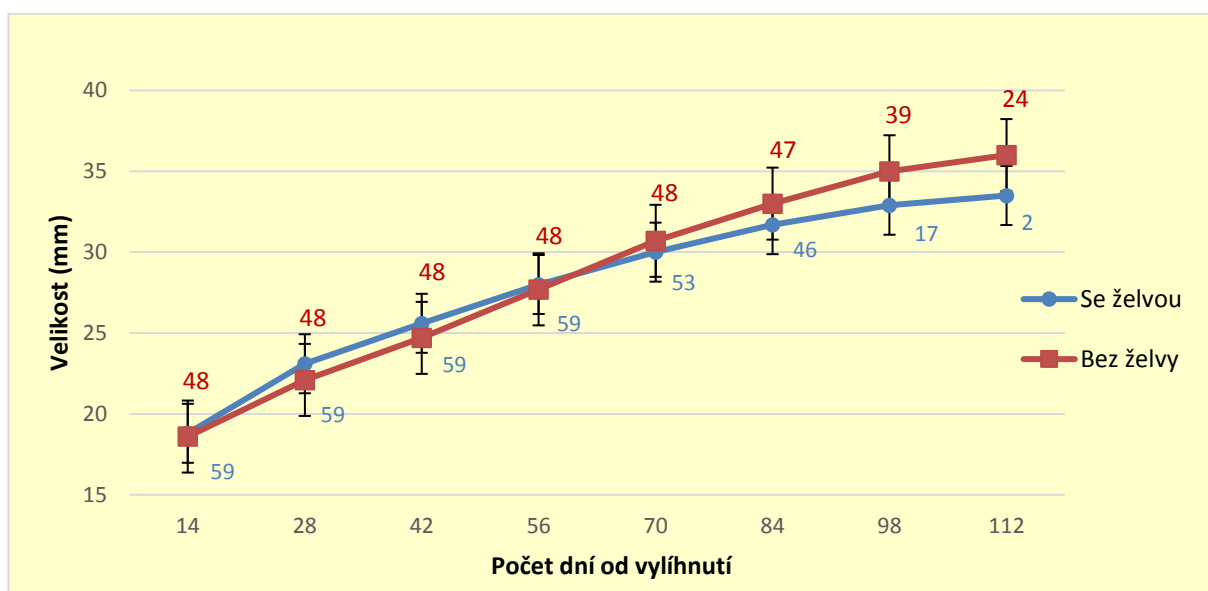
Obrázek 5: Schéma pokusu. Akvaria bez želvy

3.3. Statistické vyhodnocení

Rozdílnost v délce vývoje (po kolika dnech od vylíhnutí pulci metamorfovali) pokud byla v přítomnosti želva či nikoli, byla použita neparametrická metoda Mann-Whitney U-Test, a to z důvodu, že data neměla normální rozdělení. V jaké výsledné velikosti pulci metamorfovali, bylo vyhodnoceno prostřednictvím parametrické jednocestné Anovy (data měla normální rozdělení). Ke zjištění, zda přítomnost želv *Trachemys scripta* ovlivňuje růst pulce skokana *Rana temporaria* byla použita hierarchickou Anovu a T-test. Všechny tyto statistické metody byly zpracovány v programu Statistica 13 a Canoco 5.

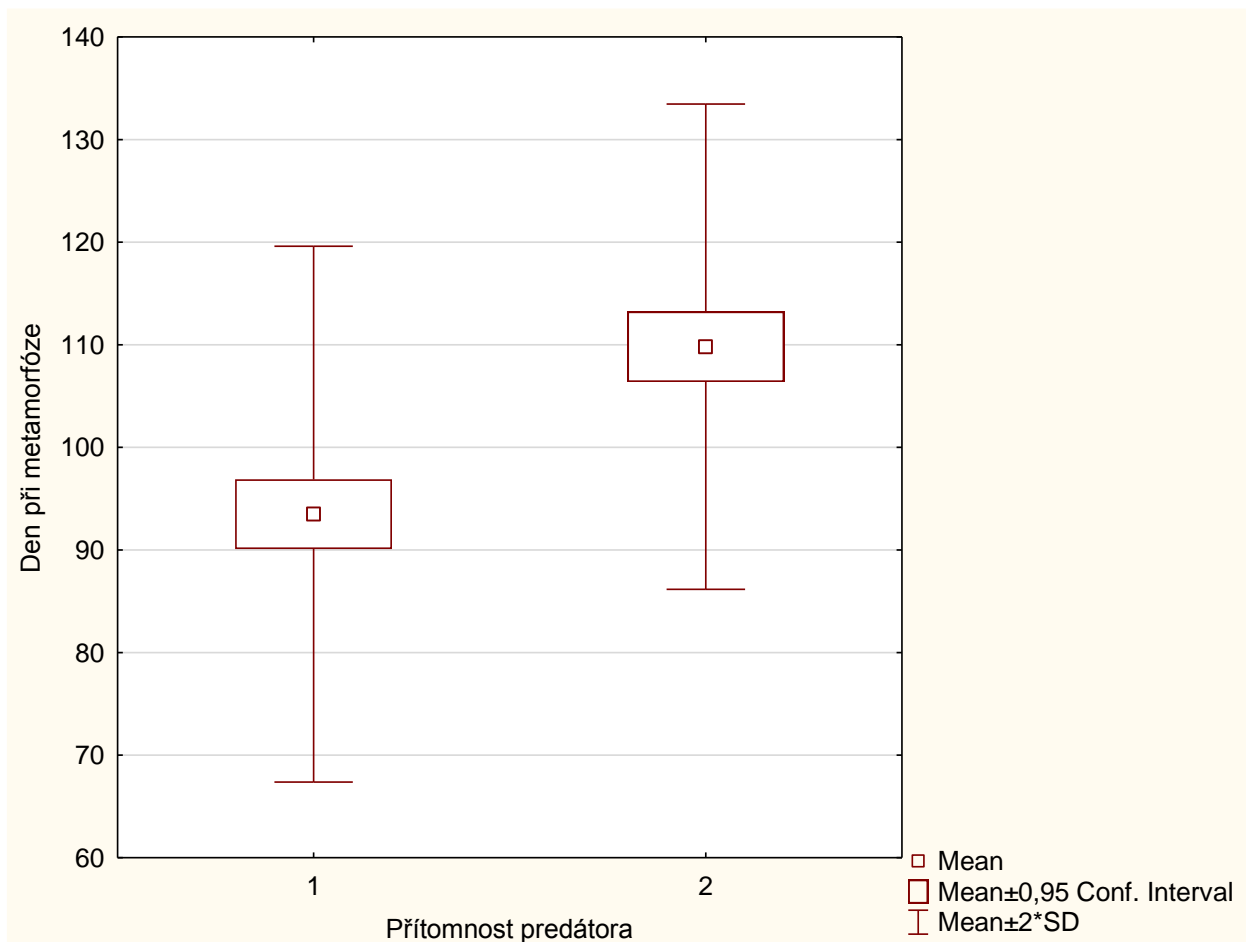
4. Výsledky

Pomocí smíšeného modelu, kde pevný efekt byla přítomnost nebo nepřítomnost predátora (Z/N) a náhodný efekt byla akvária (1-4) vyšel vliv jednotlivých akvárií neprůkazně, tudíž s ním nebylo dále počítáno a nebyl zohledňován jejich vliv ($f=1,09$; $df=1$; $p=0,34$). Rozdíly velikosti ve skupinách v průběhu pokusu do 98. dne od vylíhnutí nevyšly signifikantně. V 84. dni měření vyšel efekt želvy na hranici významnosti ($f= 17,95$; $df=2$; $p= 0,051$). V posledním měření (112. den) sice signifikantní vliv vyšel, ale pro malý počet jedinců v akváriích se želvou tento vliv nebyl zohledňován.



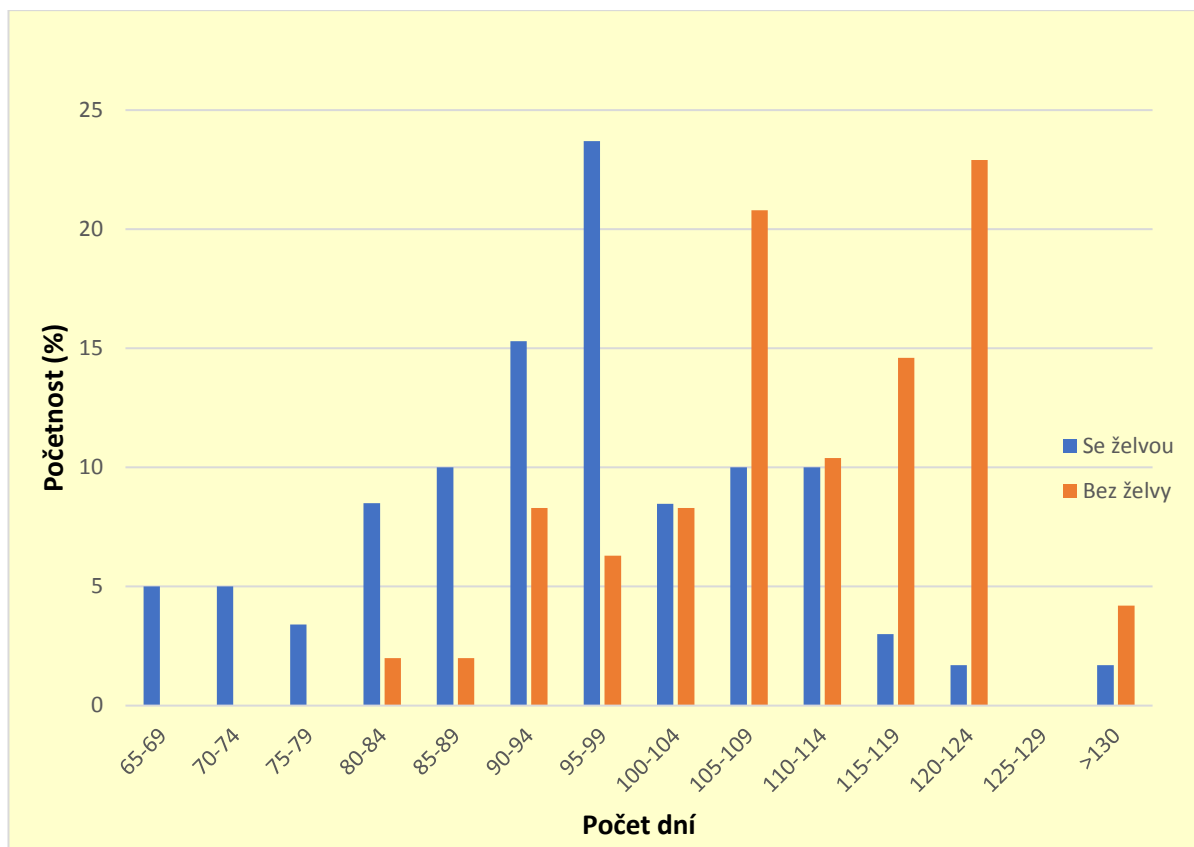
Obrázek 6: Růstová křivka pulců *Rana temporaria* v průběhu pokusu. Na křivkách je vyznačen počet měřených jedinců v daném stupni vývoje a jejich ubývání vzhledem k dokončení larválního vývoje (metamorfózy).

Rozdíl v době vývoje pulců v období od vylíhnutí až po dobu metamorfózy mezi skupinami se želvou a bez želvy vyšel signifikantně ($U=508,00$; $p<0,001$). Průměrná doba vývoje ve skupině, kde byli pulci vystavení vlivu predátora se rovnala $93\pm 12,95$ dní a pro kontrolní skupinu $110\pm 11,7$ dní (obr. 7).



Obrázek 7: Vliv přítomnosti predátora *Trachemys scripta* na délku vývoje pulců *Rana temporaria*. Vývoj pulců v přítomnosti želvy (1) a v kontrolní skupině, kde se predátor nevyskytoval (2).

V přítomnosti predátora nejvíce pulců metamorfovalo v 95. – 99. dni svého vývoje. První metamorfovaní jedinci byli zaznamenáni v 65. dni od vylíhnutí. Kontrolní skupina pulců (bez predátora) dosáhla metamorfózy poprvé v 80. dni a nejvyšší počet metamorfovaných jedinců nastal ve 105. až 120. dni vývoje (obr. 8).

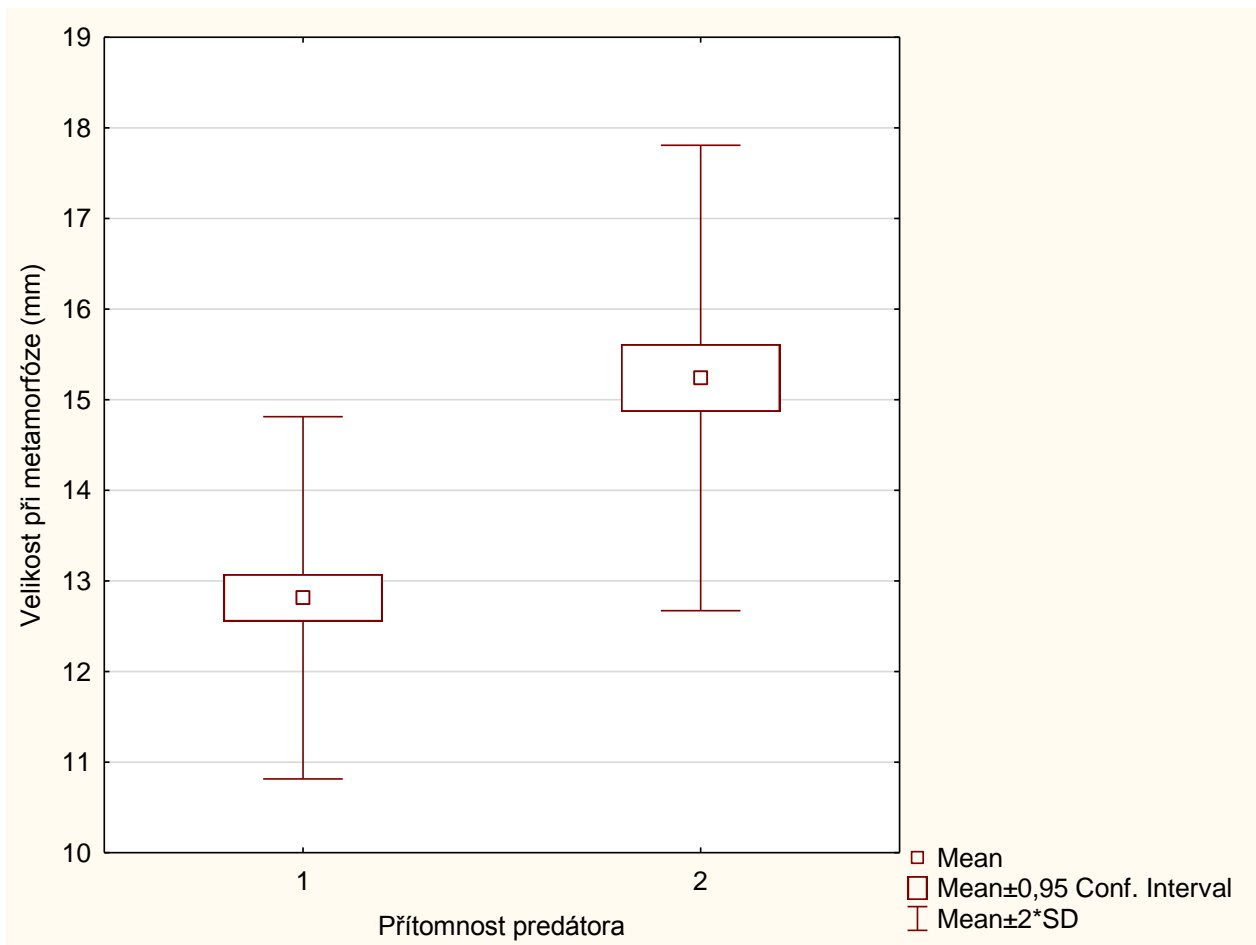


Obrázek 8: Histogram četnosti délky vývoje pulců od narození do metamorfózy a jejich početnost v jednotlivých intervalech v závislosti na přítomnosti predátora.

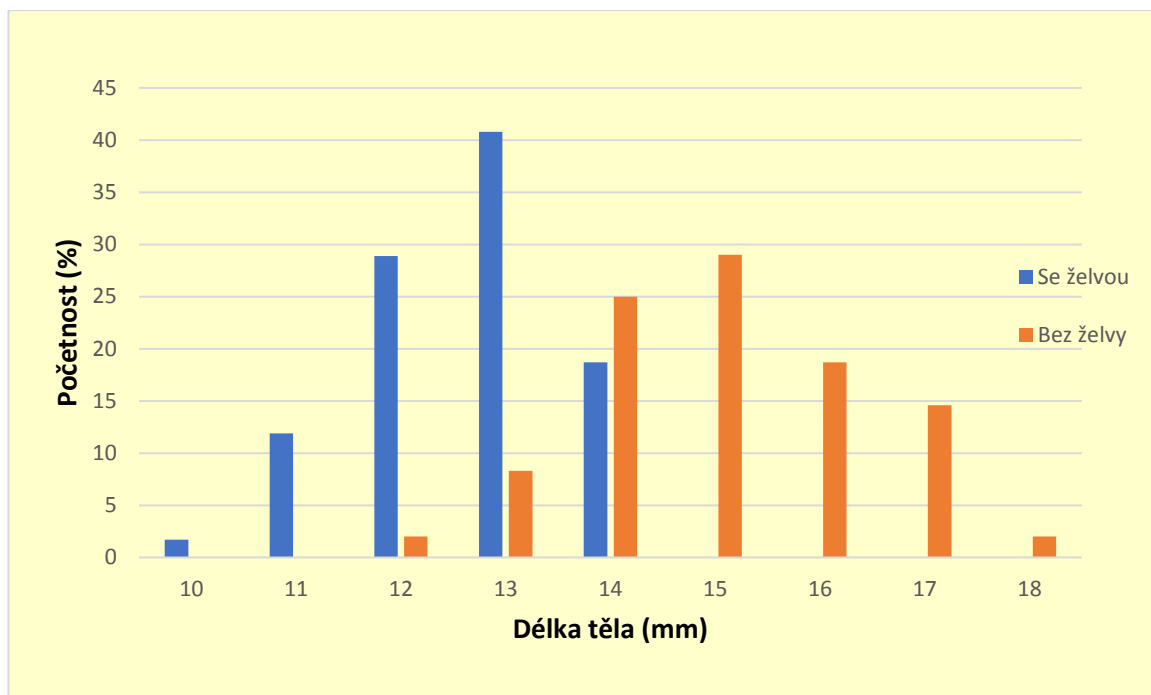
Dále byl testován vliv predátora na výslednou velikost metamorfovaných jedinců. Metamorfovaní pulci, kteří byli ovlivněni přítomností predátora, dosahovali velikosti v rozmezí od 10 mm do 14 mm (obr. 10). Průměrná velikost pulců v akváriu 1 a 2 dosáhla průměru $12,8 \pm 0,99$ mm. Kontrolní skupina pulců v akváriích 3 a 4, dosahovala velikosti od 12 mm do 18 mm, což v závislosti na početnosti jedinců odpovídá průměru $15,2 \pm 1,27$ mm (obr. 9).

Vliv predátora na velikost při metamorfóze vyšel signifikantně ($f=118,86$, $DF=1, 105$, $p<0,001$). Velikost pulců v přítomnosti želvy byla průkazně menší než v kontrolní skupině, kde se predátor nevyskytoval (obr. 9).

Z výsledků vyplývá, že můžeme zamítnout nulovou hypotézu, že predátor nemá vliv na délku larválního vývoje a na velikost při metamorfóze pulců.



Obrázek 9: Velikost pulců při metamorfóze v přítomnosti predátora *Trachemys scripta* (1) a bez jeho přítomnosti (2) u pulců *Rana temporaria*.



Obrázek 10: Histogram četnosti velikosti pulců při metamorfóze v závislosti na přítomnosti nebo absenci predátora.

5. Diskuze

Ze získaných výsledků vyplývá, že pulci skokana hnědého reagovali na přítomnost predátora želvy nádherné. Pulci v kontinuální přítomnosti želvy rostli rychleji, metamorfovali dříve a v menší velikosti než pulci, kteří se vyvíjeli bez přítomnosti predátora. To může mít vliv na přežívání a fitness metamorfovaného jedince. Důležitou složkou antipredačního chování je schopnost detekovat a rozeznat predátora (Lima a Dill 1990) často spojenou se schopností rozpoznat určité chemické signály predátorem produkované (Kats a Dill, 1998). Po detekování takovýchto látek, které signalizují predací riziko, může potenciální kořist pozměnit své chování a tím zvýšit šanci svého přežití (Kats a Dill, 1998, Downes 2002). Přežití larev samozřejmě záleží na výskytu možných predátorů, dostupnosti potravy, hustotě jedinců a pravděpodobnosti změn prostředí jako je například periodika vod (Smith 1983). V pokusu pulci rozpoznali predátora pomocí chemických látek, které jsou ve vodě rozpuštěny, a tím u nich bylo odstartováno antipredační chování. Během pokusu voda obsahovala celou škálu těchto signálů, protože želvy byly ve vodě stále přítomny, a to i během krmení. Pulci dokáží rozeznat chemickou stopu od predátora, kterou vylučuje současně při žvýkání a trávení kořisti (Schoepner a Relyea 2009).

Výsledky naznačují, že nepřímé chemické signály, které jsou produkovány aktivitou predátora, vyhodnocují pulci jako rizika predace. Nicméně málo studií zkoumalo funkční důsledky obranného chování, aby objasnily možné vazby mezi reakcemi na chování a jejich následky.

Pulci z kontrolní skupiny neměli pouze nejdelší vývoj, ale dosáhli rovněž největší velikosti v době metamorfózy, jak ukazují statisticky průkazné rozdíly mezi skupinou kontrolní (akvárium 3 a 4) a skupinou pulců s přítomností predátora (akvárium 1 a 2). Výsledek je tedy v souladu se závěry prací Lomana (1999) a Goldberga a kol. (2012), kteří tvrdí, že ve vhodných podmínkách vodního prostředí pulci prodlouží dobu vývoje, aby dosáhli co největší velikosti během metamorfózy. Větší velikost během metamorfózy zvyšuje budoucí fitness a tím zvyšuje šanci na přežití na souši, na reprodukci atd. (Rowe a Ludwig 1991, Laurila a Kujasalo 1999, Johansson a Giles 2005, Denver 2009, Márquez-García a kol. 2010).

Vysoká růstová rychlost umožňuje pulcům rychle metamorfovat a tím co nejdříve uniknout vodním predátorům. Větší velikost při metamorfóze má za následek

lepší fyziologické a pohybové schopnosti v suchozemském prostředí, větší šance na přežití juvenilních jedinců, dřívější reprodukci a větší velikost jedinců při prvním rozmnožování (Wilbur a Collins 1973, Smith 1983). Jedná se tedy o velmi častý trade – off: jedinci, kteří zůstávají déle ve vodním prostředí dorůstají větší velikosti při metamorfóze, a tak dosahují i větších velikostí v dospělosti. Větší velikost během metamorfózy je spojena se zvýšeným fitness dospělých jedinců (Wilbur a Collins 1973). Avšak ve vodách, kde jsou přítomni predátoři, zvyšuje rychlý larvální vývoj a brzká metamorfóza míru přežití, která často souvisí s menší výslednou velikostí při metamorfóze. Tento trade – off jsme mohli pozorovat i v našem pokusu. Potvrdilo se, že u jedinců, kde probíhal larvální vývoj v přítomnosti predátora, dorůstali pulci menší velikosti a časněji metamorfovali nežli jedinci, kteří se vyvíjeli bez přítomnosti predátora, mohli dorůst do větší velikosti bez obavy z predace a tím zvýšit svou budoucí životaschopnost.

Pulci dokáží rozeznat predátora a podle toho vyhodnocovat rizika predace. Na různé druhy predátorů jen pomocí vylučování chemických signálů do vody, reagují pulci jinými behaviorálními odezvami. To bylo dokázáno ve studii Relyea a Werner (1999), kde pulci *Rana catesbeiana* a *Rana clamitans* reagovali odlišně na přítomnost třech potencionálních predátorů (*Lepomis macrochirus*, *Umbra limi*, larvy *Anax junius* a *Anax longipes*). Reakce chování a antipredační strategie tudíž souvisejí s riziky, které představují různé druhy predátorů. Lze zhodnotit, že v tomto experimentu, kdy se druh setkává s alopatrickým predátorem, pulci vyhodnocují vyšší rizika predace od neznámého druhu a snaží se v nejkratší době opustit prostor sdílený s predátorem na úkor své budoucí životaschopnosti a přežívání. Četné studie poukazují na fakt, že pro mnoho druhů živočichů, kteří se setkají s neznámým (popřípadě introdukovaným) predátorem je takovéto setkání fatální a vede ke snížení populací druhů včetně obojživelníků (Bradford 1989, Kiesecker a Blaustein, 1997, Kiesecker 2003).

Výsledek této studie byl v souladu s výsledky studie Van Buskirka (2002), kde pulci reagovali na zvyšující se riziko predace tím, že snižovali svou aktivitu a viditelnost, snižovali délku a šířku těla, délku ocasu, ale šířka ocasu se zvyšovala. Tato změna v morfologii zvyšuje šanci na přežití pulce, možnost rychleji se vyhnout útoku predátora a opustit místa jeho pravděpodobného výskytu. Větší ocasní ploutev

pak může být užitečná i v predátorově nepřítomnosti, protože zvyšuje pohybové schopnosti larev, a tak i např. vyšší možnost příjmu potravy (Van Buskirk 2000, 2002).

Podle Travise (1983) jsou pulci v důsledku velikostně selektivní predace nuceni svůj růst urychlit, aby se rychleji dostali do méně zranitelných stádií.

Snaha vyhnout se a utéct před predátorem snižuje dostupnost a příjem potravy, což má za následek nižší rychlost růstu a menší velikost v době metamorfózy (Laurila a Kujasalo 1999). Přítomnost predátora může stejně tak ovlivnit načasování metamorfózy (Gomez-Mestre a kol. 2010). Stav a kol. (2007) zjistili, že pulci v přítomnosti predátora uzavřeného v kličce urychlili metamorfózu, ale dosáhli větší velikosti ve srovnání s kontrolní skupinou. Tento fakt vysvětlovali požíváním výživných výkalů predátora. Někteří autoři navrhují, že snížená růstová rychlost díky nižšímu přísunu potravy vlivem zvýšené hustoty pulců či přítomností predátora aktivuje endokrinní žlázy k uvolnění hormonů vyvolávajících začátek metamorfózy (Travis 1984, Wilbur a Collins 1973, Laurila a Kujasalo 1999, Newman 1989, Alford a Harris 1988, Newman 1992).

Pulci se snaží uniknout před predátorem tím, že rychleji vyrostou, aby byli příliš velcí na jejich pozření, nebo se snaží opustit vodní prostředí co nejdříve. Pulci dosáhnou minimální velikosti, při které mohou metamorfovat. Zkracují tím larvální období, což nakonec snižuje expozici predátorům (Bulen a Distel 2011). Na druhou stranu larvy obojživelníků mohou snižovat pravděpodobnost, že se stanou oběťmi predace také tím, že sníží svou vlastní pohybovou aktivitu (Berec a kol. 2016).

Mnoho obojživelníků, kteří obývají proměnlivé prostředí, musí projevit určitou fenotypovou flexibilitu se zřetelem na rychlost růstu před metamorfózou. Flexibilita načasování metamorfózy může být adaptivní, umožňuje larvám obojživelníků reagovat na změny kvality jejich vodního prostředí (Stearns 1989, Newman 1992) a zvyšovat úspěšnost vývoje (Semlitsch a Caldwell 1982, Denver 1997). Výsledky Goldberga (2012) podporují tuhou hypotézu, kterou potvrdili zejména v extrémních podmínkách převládajících na jižnějším výskytu obojživelníků severní polokoule. *Salamandra infraimmaculata* je druh, u kterého byly pozorovány významné rozdíly larválního vývoje. Tento druh obývá oblast středomořského proměnného klimatu s krátkým obdobím dešťů, kdy se vytvoří mělké rybníky, které poměrně rychle vysychají. Larvy mají omezený čas na vývoj a metamorfózu (Warburg 2009) spojenou

i s riziky kanibalismu (Lehtinen 2004). Je velmi důležité, aby tohoto stupně vývoje dosáhli co nejrychleji a dosáhli tak co největší velikosti. Stejně tak se potvrdila určitá fenotypová flexibilita i v této studii, kde pulci museli reagovat na změnu prostředí (vliv predátora). Larvy skokana hnědého se snažily opustit prostředí s rizikem predace co nejdříve. V porovnání s kontrolní skupinou pulci, kteří byli v akváriu s kontinuální přítomností predátora, nedosáhli větší velikosti, ale urychlili metamorfózu.

6. Závěr

Během mého pokusu se mi podařil prokázat vliv přítomnosti želvy nádherné na larvální vývoj skokana hnědého, konkrétně na jeho délku a velikost pulců během metamorfózy. Pulci reagovali na přítomnost predátora tím, že dosahovali metamorfózy průměrně o 17 dní dříve, ale v menší velikosti (průměrně o 2,4 mm). Průměrná velikost pulců v době metamorfózy v přítomnosti želvy byla $12,8 \pm 0,99$ mm a v kontrolní skupině $15,2 \pm 1,27$ mm.

7. Literatura

- Auld, J. R., Agrawal, A. A., & Relyea, R. A. (2010).** Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1681), 503-511.
- Alford, R. A., & Harris, R. N. (1988).** Effects of larval growth history on anuran metamorphosis. *The American Naturalist*, 131(1), 91-106.
- Arvy, C., & Servan, J. (1998).** Imminent competition between *Trachemys scripta* and *Emys orbicularis* in France. *Mertensiella*, 10, 33-40.
- Bell, A. M. (2009).** Approaching the genomics of risk-taking behavior. In *Advances in genetics* (Vol. 68, pp. 83-104). Academic Press.
- Berec, M., Klapka, V., & Zemek, R. (2016).** Effect of an alien turtle predator on movement activity of European brown frog tadpoles. *Italian Journal of Zoology*, 83(1), 68-76.
- Blaustein, L., Garb, J. E., Shebitz, D., & Nevo, E. (1999).** Microclimate, developmental plasticity and community structure in artificial temporary pools. *Hydrobiologia*, 392(2), 187-196.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., & Richardson, D. M. (2011).** A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 26(7), 333-339.
- Bradford D.F. (1989):** Allotopic distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: implication of the negative effect of fish introductions. *Copeia* 1989(3): 775-778.
- Brady, L. D., & Griffiths, R. A. (2000).** Developmental responses to pond desiccation in tadpoles of the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita* and *Rana temporaria*). *Journal of Zoology*, 252(1), 61-69.
- Brejcha, J. (2010).** Rozšíření a invazivnost *Trachemys scripta* v České republice.
- Bridges, C. M. (1997).** Tadpole swimming performance and activity affected by acute exposure to sublethal levels of carbaryl. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16(9), 1935-1939.
- Bringsøe, H. (2001).** *Trachemys scripta* (Schoepff, 1792) –Buchstaben-Schmuckschildkröte. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, 3, 525-583.

- Brodie Jr, E. D., & Formanowicz Jr, D. R. (1987).** Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica*, 369-373.
- Brönmark, C., & Hansson, L. A. (2000).** Chemical communication in aquatic systems: an introduction. *Oikos*, 88(1), 103-109.
- Bulen, B. J., & Distel, C. A. (2011).** Carbaryl concentration gradients in realistic environments and their influence on our understanding of the tadpole food web. *Archives of environmental contamination and toxicology*, 60(2), 343-350.
- Buskirk, J. V. (2002).** Phenotypic lability and the evolution of predator-induced plasticity in adpoles. *Evolution*, 56(2), 361-370.
- Cadi, A., & Joly, P. (2003).** Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology*, 81(8), 1392-1398.
- Cadi, A., & Joly, P. (2004).** Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiversity & Conservation*, 13(13), 2511-2518.
- Caldwell, J. P. (1982).** Disruptive selection: a tail color polymorphism in Acris tadpoles in response to differential predation. *Canadian Journal of Zoology*, 60(11), 2818-2827.
- Chivers, D. P., & Mirza, R. S. (2001).** Predator diet cues and the assessment of predation risk by aquatic vertebrates: a review and prospectus. In *Chemical Signals in Vertebrates 9* (pp. 277-284). Springer, Boston, MA.
- Chivers, D. P., Kiesecker, J. M., Marco, A., Devito, J., Anderson, M. T., & Blaustein, A. R. (2001).** Predator-induced life history changes in amphibians: egg predation induces hatching. *Oikos*, 92(1), 135-142.
- Chivers, D. P., Mathiron, A., Sloychuk, J. R., & Ferrari, M. C. (2015).** Responses of tadpoles to hybrid predator odours: strong maternal signatures and the potential risk/response mismatch. *Proc. R. Soc. B*, 282(1809), 20150365.
- Chmelík P. & Kořínek M. (1994):** Zpráva o želvách *Chrysemys scripta elegans* na Olomoucku. *Akvarium Terárium* 37(3): 37-38
- Clark, C. W., & Harvell, C. D. (1992).** Inducible defenses and the allocation of resources: a minimal model. *The American Naturalist*, 139(3), 521-539.

- Crossland, M. R. (1998).** A comparison of cane toad and native tadpoles as predators of native anuran eggs, hatchlings and larvae. *Wildlife Research*, 25(4), 373-381.
- Collins J. P. (1973).** Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305 –1314.
- Daisie (2009)** Handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht, 428.
- Das, I., Leong, M. T., & Tan, H. H. (2004).** *Nyctixalus pictus* (cinnamon tree frog). Defensive behavior. *Herpetological Review*, 35(4), 373-374.
- Denver, R. J. (1997).** Environmental stress as a developmental cue: corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Hormones and behavior*, 31(2), 169-179.
- Denver, R. J., Glennemeier, K. A., & Boorse, G. C. (2002).** Endocrinology of complex lifecycles: amphibians. In *Hormones, brain and behavior* (pp. 469- XI).
- Denver, R. J. (2009).** Stress hormones mediate environment-genotype interactions during amphibian development. *General and comparative endocrinology*, 164(1), 20-31.
- DeSantis, D. L., Davis, D. R., & Gabor, C. R. (2013).** Chemically mediated predator avoidance in the barton springs salamander (*Eurycea sosorum*). *Herpetologica*, 69(3), 291-297.
- DeWitt, T. J. (1998).** Costs and limits of phenotypic plasticity: tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology*, 11(4), 465-480.
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998).** Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 13(2), 77-81.
- Doody, J. S., Georges, A., & Young, J. E. (2004).** Determinants of reproductive success and offspring sex in a turtle with environmental sex determination. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81(1), 1-16.
- Doody, J. S., & Moore, J. A. (2010).** Conceptual model for thermal limits on the distribution of reptiles. *Herpetological Conservation and Biology*, 5(2), 283-289.
- Dowdey, T. G., & Brodie Jr, E. D. (1989).** Antipredator strategies of salamanders: individual and geographical variation in responses of *Eurycea bislineata* to snakes. *Animal Behaviour*, 38(4), 707-711.

- Downes, B. J., Barmuta, L. A., Fairweather, P. G., Faith, D. P., Keough, M. J., Lake, P. S., ... & Quinn, G. P. (2002).** Monitoring ecological impacts: concepts and practice in flowingwaters. Cambridge University Press.
- Duong, L. T. T., & Rowley, J. J. L. (2010).** *Rhacophorus feae* (Thao Whipping Frog). Defensive behavior. *Herpetological Review*, 41, 342.
- Edmunds, R. C., Su, B., Balhoff, J. P., Eames, B. F., Dahdul, W. M., Lapp, H., & Westerfield, M. (2015).** Phenoscope: identifying candidate genes for evolutionary phenotypes. *Molecular biology and evolution*, 33(1), 13-24.
- Formanowicz Jr, D. R., & Brodie Jr, E. D. (1982).** Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia*, 91-97.
- Gabriel, W. (1999).** Evolution of reversible plastic responses: inducible defenses and environmental tolerance. *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 286-305.
- Gibbons, J. W., & Lovich, J. E. (1990).** Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological monographs*, 4(1), 29.
- Goldberg, T., Nevo, E., & Degani, G. (2009).** Breeding site selection according to suitability for amphibian larval growth under various ecological conditions in the semi-arid zone of northern Israel. *ecologia mediterranea*, 35, 65-74.
- Goldberg, T., Nevo, E., & Degani, G. (2012).** Phenotypic plasticity in larval development of six amphibian species in stressful natural environments. *Zool Stud*, 51, 345-361.
- Gomez-mestre, I., Saccoccio, V. L., Iijima, T., Collins, E. M., Rosenthal, G. G., & Warkentin, K. M. (2010).** The shape of things to come: linking developmental plasticity to post-metamorphic morphology in anurans. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(7), 1364-1373.
- Gonzalo, A., López, P., & Martín, J. (2009).** Learning, memorizing and apparent forgetting of chemical cues from new predators by Iberian green frog tadpoles. *Animal cognition*, 12(5), 745-750.
- Gonzalo, A., López, P., & Martín, J. (2010).** Risk level of chemical cues determines retention of recognition of new predators in Iberian green frog tadpoles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(7), 1117-1123.
- Gosner, K. L. (1960).** A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16(3), 183-190.

- Gouchie, G. M., Roberts, L. F., & Wassersug, R. J. (2008).** The effect of mirrors on African clawed frog (*Xenopus laevis*) larval growth, development, and behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(11), 1821-1829.
- Hamilton, A. M., Freedman, A. H., & Franz, R. (2002).** Effects of deer feeders, habitat and sensory cues on predation rates on artificial turtle nests. *The American midland naturalist*, 147(1), 123-134.
- Harvell, C. D. (1990).** The ecology and evolution of inducible defenses. *The Quarterly Review of Biology*, 65(3), 323-340.
- Heidy Kikillus, K., Hare, K. M., & Hartley, S. (2010).** Minimizing false-negatives when predicting the potential distribution of an invasive species: a bioclimatic envelope for the red-eared slider at global and regional scales. *Animal Conservation*, 13(s1), 5-15.
- Hensley, F. R. (1993).** Ontogenetic loss of phenotypic plasticity of age at metamorphosis in tadpoles. *Ecology*, 74(8), 2405-2412.
- Hettyey, A., Tóth, Z., Thonhauser, K. E., Frommen, J. G., Penn, D. J., & Van Buskirk, J. (2015).** The relative importance of prey-borne and predator-borne chemical cues for inducible antipredator responses in tadpoles. *Oecologia*, 179(3), 699-710.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & Weigmann, D. L. (1975).** Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 100-111.
- Ireland, D. H., Wirsing, A. J., & Murray, D. L. (2007).** Phenotypically plastic responses of green frog embryos to conflicting predation risk. *Oecologia*, 152(1), 162-168.
- Jablonski, D., & Balej, P. (2014).** Case of defensive behavior in *Pelobates syriacus* (Amphibia: Pelobatidae). *Herpetology Notes*, 7, 141-143.
- Johansson, F., Hjelm, J., & Giles, B. E. (2005).** Life history and morphology of *Rana temporaria* in response to pool permanence. *Evolutionary Ecology Research*, 7(7), 1025-1038.
- Kats, L. B., & Dill, L. M. (1998).** The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5(3), 361-394.
- Kiesecker J. M. (2003).** Invasive species as a global problem: toward understanding the worldwide decline of amphibians. In R. D. Semlitsch (ed.), *Amphibian conservation*: 113–126, Smithsonian Books, Washington, DC

- Kiesecker J. M., Blaustein A. R. (1997).** Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs (*Rana caestibiana*). *Ecology* 78: 1752–1760.
- Kiesecker J. M., Blaustein A. R. (1998).** Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12: 776–787
- Laurila, A., Kujasalo, J., & Ranta, E. (1998).** Predator-induced changes in life history in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Oikos*, 307-317..
- Laurila, A., & Kujasalo, J. (1999).** Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Journal of Animal Ecology*, 68(6), 1123-1132.
- Laurila, A., Pakkasmaa, S., & Merilä, J. (2001).** Influence of seasonal time constraints on growth and development of common frog tadpoles: a photoperiod experiment. *Oikos*, 95(3), 451-460.
- Lehtinen, R. M. (2004).** Tests for competition, cannibalism, and priority effects in two phytotelm-dwelling tadpoles from Madagascar. *Herpetologica*, 60(1), 1-13.
- Leung, B., Lodge, D. M., Finnoff, D., Shogren, J. F., Lewis, M. A., & Lamberti, G. (2002).** An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1508), 2407-2413.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990).** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619-640.
- Lindeman, P. V. (2013).** The map turtle and sawback atlas: ecology, evolution, distribution, and conservation (Vol. 12). University of Oklahoma Press.
- Loman, J., (1999).** Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: And experimental demonstration. *Amphibia-Reptilia* 20: 421–430.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000).** 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database (Vol. 12). Auckland: Invasive Species Specialist Group.

- Luiselli, L., Capula, M., Capizzi, D., Filippi, E., Trujillo Jesus, V., & Anibaldi, C. (1997).** Problems for conservation of pond turtles (*Emys orbicularis*) in central Italy: is the introduced red-eared turtle (*Trachemys scripta*) a serious threat? *Chelonian Conservation and Biology*, 2, 417-418.
- Maag, N., Gehrler, L., & Woodhams, D. C. (2012).** Sink or swim: a test of tadpole behavioral responses to predator cues and potential alarm pheromones from skin secretions. *Journal of Comparative Physiology A*, 198(11), 841-846.
- MacCallum C. J., Nurnberger B., Barton N. H. (1995):** Experimental evidence for habitat dependent selection in a *bombina* hybrid zone. *Proceedings: Biological Sciences* 260(1359): 257 – 264.
- Maher, J. M., Werner, E. E., & Denver, R. J. (2013).** Stress hormones mediate predator-induced phenotypic plasticity in amphibian tadpoles. *Proc. R. Soc. B*, 280(1758), 20123075.
- Márquez-García, A. Z., Campos-Verduzco, R., & Castro-Soriano, B. S. (2010).** Sedimentología y morfología de la playa de anidación para tortugas marinas, El Carrizal, Coyuca de Benítez, Guerrero. *Hidrobiológica*, 20(2), 101-112.
- Marquis, O., Saglio, P., & Neveu, A. (2004).** Effects of predators and conspecific chemical cues on the swimming activity of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* tadpoles. *Archiv für Hydrobiologie*, 160(2), 153-170.
- Matsunami, M., Kitano, J., Kishida, O., Michimae, H., Miura, T., & Nishimura, K. (2015).** Transcriptome analysis of predator-and prey-induced phenotypic plasticity in the Hokkaido salamander (*Hynobius retardatus*). *Molecular ecology*, 24(12), 3064-3076.
- McIntyre, P. B., Baldwin, S., & Flecker, A. S. (2004).** Effects of behavioral and morphological plasticity on risk of predation in a Neotropical tadpole. *Oecologia*, 141(1), 130-138.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2005).** Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 685-692.
- Millennium Ecosystem Assessment, M. E. (2005).** Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis. World resources Resources instituteInstitute, Washington, DC, 5.

- Mitchell, M. D., Bairos-Novak, K. R., & Ferrari, M. C. (2017).** Mechanisms underlying the control of responses to predator odours in aquatic prey. *Journal of Experimental Biology*, 220(11), 1937-1946.
- Mogali, S. M., Saidapur, S. K., & Shanbhag, B. A. (2012).** Tadpoles of the bronze frog (*Rana temporalis*) assess predation risk before evoking antipredator defense behavior. *Journal of ethology*, 30(3), 379-386.
- Moran, N. A. (1992).** The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *The American Naturalist*, 139(5), 971-989.
- Moravec, Jiří a Michal Berc. Fauna ČR. Praha: Academia, 2015.** ISBN 978-80-200 2416-9.
- Moravec, J., & Široký, P. (2006).** *Trachemys scripta* (Schoepff, 1792) želva nádherná. MLÍKOVSKÝ J. ET STÝBLO P., (eds.): Nepůvodní druhy fauny a flóry české republiky. Praha, ČSOP, 407-409.
- Nentwig, W., Kühnel, E., & Bacher, S. (2010).** A Generic Impact-Scoring System Applied to Alien Mammals in Europe. *Conservation Biology*, 24(1), 302-311.
- Newman, R. A. (1989).** Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology*, 70(6), 1775-1787.
- Newman, R. A. (1992).** Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioScience*, 42(9), 671-678.
- Nicieza, A. G. (1999).** Context-dependent aggregation in Common Frog *Rana temporaria* tadpoles: influence of developmental stage, predation risk and social environment. *Functional Ecology*, 13(6), 852-858.
- Orizaola, G., & Braña, F. (2004).** Hatching responses of four newt species to predatory fish chemical cues. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 635-645). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Orr, M. V., Hittel, K., & Lukowiak, K. (2009).** Different strokes for different folks': geographically isolated strains of *Lymnaea stagnalis* only respond to sympatric predators and have different memory forming capabilities. *Journal of Experimental Biology*, 212(14), 2237-2247.
- Padilla, D. K., & Adolph, S. C. (1996).** Plastic inducible morphologies are not always adaptive: the importance of time delays in a stochastic environment. *Evolutionary Ecology*, 10(1), 105-117.

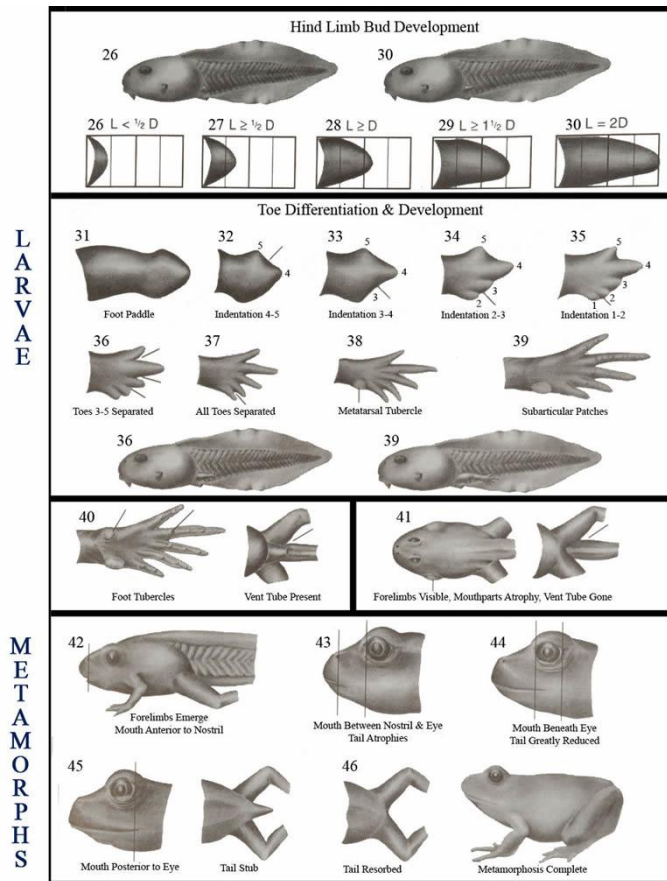
- Pandian, T. J., & Marian, M. P. (1985).** Predicting anuran metamorphosis and energetics. *Physiological Zoology*, 58(5), 538-552.
- Petranka, J. W. (1989).** Response of toad tadpoles to conflicting chemical stimuli: predator avoidance versus "optimal" foraging. *Herpetologica*, 283-292.
- Persson, L. (1988).** Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In *Size-structured populations* (pp. 203-218). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005).** Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52(3), 273-288.
- Polo-Cavia, N., Gonzalo, A., López, P., & Martín, J. (2010).** Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naïve anuran tadpoles. *Animal Behaviour*, 80(3), 461-466.
- Relyea, R. A., & Werner, E. E. (1999).** Quantifying the relation between predator-induced behavior and growth performance in larval anurans. *Ecology*, 80(6), 2117-2124.
- Relyea, R. A. (2001).** Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology*, 82(2), 523-540.
- Relyea, R. A., & Mills, N. (2001).** Predator-induced stress makes the pesticide carbaryl more deadly to gray treefrog tadpoles (*Hyla versicolor*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(5), 2491-2496.
- Relyea, R. A. (2002).** Costs of phenotypic plasticity. *The American Naturalist*, 159(3), 272-282.
- Relyea, R. A. (2005).** The lethal impact of Roundup on aquatic and terrestrial amphibians. *Ecological applications*, 15(4), 1118-1124.
- Richards, S. J., & Bull, C. M. (1990).** Size-limited predation on tadpoles of three Australian frogs. *Copeia*, 1041-1046.
- Rot-Nikcevic, I., Taylor, C. N., & Wassersug, R. J. (2006).** The role of images of conspecifics as visual cues in the development and behavior of larval anurans. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(1), 19-25.
- Rowe, L., & Ludwig, D. (1991).** Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology*, 72(2), 413-427.

- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., McCauley, D. E. (2001).** The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 305-332.
- Schmitz, O. J., Beckerman, A. P., & O'Brien, K. M. (1997).** Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, 78(5), 1388-1399.
- Schoepner, N. M., & Relyea, R. A. (2005).** Damage, digestion, and defence: the roles of alarm cues and kairomones for inducing prey defences. *Ecology letters*, 8(5), 505-512.
- Schoepner, N. M., & Relyea, R. A. (2009).** Interpreting the smells of predation: how alarm cues and kairomones induce different prey defences. *Functional Ecology*, 23(6), 1114-1121.
- Semlitsch, R. D., & Caldwell, J. P. (1982).** Effects of density of growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology*, 63(4), 905-911.
- Sih, A. (1987).** Predator and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*, 203-224.
- Skelly, D. K. (1994).** Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation.
- Smith-Gill, S. J., & Berven, K. A. (1979).** Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist*, 113(4), 563-585.
- Smith D. C. (1983).** Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64: 905–911
- Smith R. J. F. (1992).** Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2: 33–63.
- Stephens, M. Y. (2017).** Phenotypic plasticity of native and invasive cool-season grasses in response to frequency of moisture availability. *South Dakota State University*.
- Stark, K., Scott, D. E., Tsyusko, O., Coughlin, D. P., & Hinton, T. G. (2012).** Effects of two stressors on amphibian larval development. *Ecotoxicology and environmental safety*, 79, 283-287.

- Stav, G., Blaustein, L., & Margalith, J. (1999).** Experimental evidence for predation risk sensitive oviposition by a mosquito, *Culiseta longiareolata*. *Ecological Entomology*, 24(2), 202-207.
- Stav, G., Kotler, B. P., & Blaustein, L. (2007).** Direct and indirect effects of dragonfly (*Anax imperator*) nymphs on green toad (*Bufo viridis*) tadpoles. *Hydrobiologia*, 579(1), 85-93.
- Stearns, S. C. (1989).** The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, 39(7), 436-445.
- Stephens, J. P., Stoler, A. B., Sckrabulis, J. P., Fetzer, A. J., Berven, K. A., Tiegs, S. D., & Raffel, T. R. (2017).** Ontogenetic changes in sensitivity to nutrient limitation of tadpole growth. *Oecologia*, 183(1), 263-273.
- Surova, G. S., Mukhina, T. V., & Bezryadnov, D. V. (2009).** Group effect on individual locomotor activity of common toad (*Bufo bufo*) and brown frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Russian Journal of Ecology*, 40(4), 280-285.
- Šandera, M. (2009):** Výskyt *Trachemys scripta* na území ČR [Distribution of pond slider (*Trachemys scripta*) in the Czech Republic]. *Herpetologické Informace* 8: 14–29
- Takahara, T., Kohmatsu, Y., Maruyama, A., & Yamaoka, R. (2008).** Benefit of suites of defensive behavior induced by predator chemical cues on anuran tadpoles, *Hyla japonica*. *Behavioral ecology and sociobiology*, 63(2), 235-240.
- Teplitsky, C., Plénet, S., Léna, J. P., Mermet, N., Malet, E., & Joly, P. (2005).** Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(1), 180-190.
- Toledo, L. F., Sazima, I., & Haddad, C. F. (2010).** Is it all death feigning? Case in anurans. *Journal of Natural History*, 44(31-32), 1979-1988.
- Tollrian, R., & Harvell, C. D. (1999).** The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press.
- Touchon, J. C., & Warkentin, K. M. (2008).** Fish and dragonfly nymph predators induce opposite shifts in color and morphology of tadpoles. *Oikos*, 117(4), 634-640.
- Travis, J. (1984).** Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology*, 65(4), 1155-1160.

- Upton, S. J., McAllister, C. T., Freed, P. S., & Barnard, S. M. (1989).** Cryptosporidium spp. in wild and captive reptiles. *Journal of wildlife Diseases*, 25(1), 20-30.
- Van Buskirk, J., & Arioli, M. (2002).** Dosage response of an induced defense: how sensitive are tadpoles to predation risk? *Ecology*, 83(6), 1580-1585.
- Van Buskirk, J., & Schmidt, B. R. (2000).** Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology*, 81(11), 3009-3028.
- Warburg, M. R. (2009).** Age and size at metamorphosis of half-sib larvae of *Salamandra infraimmaculata* born in the laboratory and raised singly under three different food regimes. *Belg. J. Zool*, 139(2), 156-165.
- Warburg, M. R., Degani, G., & Warburg, I. (1979).** Growth and population structure of *Salamandra salamandra* (L.) larvae in different limnological conditions. *Hydrobiologia*, 64(2), 147-155.
- Warkentin, K. M. (2000).** Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. *Animal Behaviour*, 60(4), 503-510.
- Warkentin, K. M. (2007).** Oxygen, gills, and embryo behavior: mechanisms of adaptive plasticity in hatching. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 148(4), 720-731.
- West-Eberhard, M. J. (1989).** Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 20(1), 249-278.
- Wilbur H. M. (1980):** Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 67–93.
- Wilbur H. M. (1987).** Regulation of structure in complex systems: Experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 1437 – 1452.
- Wilbur, H. M. (1988).** Interactions between growing predators and growing prey. In *Size structured populations* (pp. 157-172). Springer, Berlin, Heidelberg. Wilbur H. M.,
- Wilson, D. J., & Lefcort, H. (1993).** The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *Rana aurora*, tadpoles. *Animal Behaviour*.
- Wittenberg, R., & Cock, M. J. (2001).** Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices. CABI.

8. Příloha



Obrázek 7: Larvální vývoj obojživelníků (Gosner 1960)



Obrázek 8: Želva *Trachemys scripta scripta*



Obrázek 9: Želva *Trachemys scripta elegans*



Obrázek 10: Pulci *Rana temporaria*



Obrázek 11: Metamorfovaný jedinec *Rana temporaria* z kontrolní skupiny