

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



**PŘÍČINY A HODNOCENÍ ASORTATIVNÍHO
PÁROVÁNÍ PODLE VELIKOSTI U
OBOJŽIVELNÍKŮ
BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

Bakalant: Petr Chajma

Vedoucí práce: Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

2012

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie
Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Chajma Petr

Aplikovaná ekologie

Název práce

Příčiny a hodnocení asortativního párování podle velikosti u obojživelníků

Anglický název

Causes and assessment of size-assortative mating in amphibians

Cíle práce

K asortativnímu párování dochází v rámci pohlavního výběru, kdy jsou určité znaky jedinců v páru, např. velikost, věk, sociální zkušenost či genetická (ne)podobnost vzájemně korelovány. U takto „sladěných“ jedinců v páru dochází ke zvyšování jejich reprodukčního úspěchu (fitness). U obojživelníků je nejvíce pozornosti věnováno asortativnímu párování podle velikosti (size-assortative mating, SAM) a jeho příčinám. Přesto je toto téma nedostatečně prostudované. Chybí zejména manipulativní experimenty testující konkrétní hypotézy. Rovněž metody dokazující přítomnost SAM, zpravidla průkazná korelace, mohou být zavádějící a vzájemně neporovnatelné.

Cílem bakalářské práce je vypracování literární rešerše a plánu pokusů (manipulativních experimentů) prováděných v navazující práci diplomové. V rámci rešerše budou zpracovávána následující témata: (i) úvod do problematiky – pojem a příklady asortativního párování a SAM (obecně a hlavně u obojživelníků, cca 5 stran textu); (ii) příčiny/hypotézy SAM (viz Crespi 1989) včetně příkladů (5–10 stran); (iii) vypracování přehledu prací sledujících výskyt SAM u obojživelníků včetně dosažených výsledků (formou přílohy); (iv) způsoby užívaného statistického hodnocení SAM a diskuse nad vhodností těchto přístupů, existence alternativ (2–3 strany).

Metodika

Literární rešerše bude vypracována na základě práce především se zahraniční literaturou prostřednictvím dostupných databází (WOS, ScienceDirect atd.). Literární údaje budou diskutovány a komentovány. Plán pokusů bude vycházet z navržených hypotéz, jež budou součástí práce.

Harmonogram zpracování

03–09/2011 – studium literatury

10–12/2011 – vytvoření pracovní verze bakalářské práce

01–04/2012 – finální úpravy, tisk a odevzdání práce

Rozsah textové části

20–30 stran

Klíčová slova

pohlavní výběr, párování, poměr pohlaví, délka těla, korelace, amplexus, ropucha obecná, Bufo bufo, skokan hnědý, Rana temporaria

Doporučené zdroje informací

- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arak, A. 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In: Mate choice (Ed. by P. Bateson), pp. 181-210. Cambridge: Cambridge University Press.
- Crespi, B. J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, 38, 980-1000.
- Davies, N. B. & Halliday, T. R. 1977. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature*, 269, 56-58.
- Davies, N. B. & Halliday, T. R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, 274, 683-685.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Höglund, J. 1989. Pairing and spawning patterns in the common toad, *Bufo bufo* – the effects of sex-ratios and the time available for male-male competition. *Animal Behaviour*, 38, 423-429.
- Kvarnemo, Ch. & Ahnesjö, I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 404-408.
- Lu, X., Ma, X. Y., Li, Y., Fan, L. Q. 2009. Breeding behavior and mating system in relation to body size in *Rana chensinensis*, from northern China. *Herpetological Journal*, 14, 9-12.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. *Biometry. The Principles and Practise of Statistics in Biological Research*. 2nd edn. New York: W. H. Freeman and Company.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2nd edn. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.

Vedoucí práce

Vojar Jiří, Ing., Ph.D.


prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry




prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan fakulty

V Praze dne 19.9.2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně, pod vedením Ing. Jiřího Vojara, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpal.

V Praze, dne 30. 4. 2012

.....

Poděkování

Děkuji vedoucímu bakalářské práce, Ing. Jiřímu Vojarovi, Ph.D., za skvělou spolupráci, cenné rady, připomínky a metodické vedení práce.

Abstrakt

Asortativní párování na základě určité vlastnosti, zejména velikosti, je jev, který se vyskytuje u mnoha druhů živočichů. Dokáže zvýšit fitness jedince, být hybnou silou speciace, či např. měnit migrační chování. Vzniká za pomoci několika mechanismů, konkrétně pohlavního výběru, časových a místních změn v dostupnosti jedinců určitých vlastností a vlivu fyzických limitací páření. Cílem práce je zhotovení rešerše, která blíže zkoumá příčiny a důsledky asortativního párování podle velikosti a snaží se popsat většinu publikovaných studií spojených s výskytem tohoto jevu u obojživelníků a zároveň uvést pár příkladů z jiných taxonomických skupin. Důraz je kladen mimo rozmnožovací strategie a nenáhodnost párování také na kritické hodnocení metodik zkoumaných studií po statistické stránce. K jejich lepšímu srovnání byl vytvořen přehled prací zkoumajících asortativní párování podle velikosti u nejzkoumanějších taxonů, skokanů a ropuch. Z důvodu zjištěných nesrovnalostí byl vypracován vlastní plán manipulativního experimentu, který by měl řešit popsané problémy a ukázat jakým směrem by se měla pohybovat metodika budoucích prací.

Klíčová slova: pohlavní výběr, párování, poměr pohlaví, kompetice, délka těla, korelace, amplexus, ropucha, Bufo, skokan, Rana

Abstract

Assortative mating on the basis of certain trait, particularly size, is present in many species of animals. It can boost the reproductional fitness of individual, propulse spetiation or e.g. change migratory behaviour. It is caused by several mechanisms , in particular by sexual selection, temporal and spatial changes in availability of individuals of certain trait and physical mating limitations. The purpose of this thesis is making a research, that closer investigates causes and consequences of size assortative mating and covering up majority of published works related to presence of this phenomenon in amphibians , as well as discribing a few examples from other taxonomical groups. The stress is besides mating strategies and non-random mating placed on critical assesment of statistical methods of investigated studies. For the better understanding of methodological issues, a comparative study of works investigating size assortative mating in the best inspected taxons, frogs and toads, has been made. Due to described issues, a new methodology was devised, that is supposed to solve them and show the right path for the future works.

Key words: sexual selection, mating, sex ratio, competition, body length, correlation, amplexus, toad, Bufo, frog, Rana

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Rešerše	11
2.1 Význam SAM.....	11
2.2 Příčiny SAM.....	13
2.3 Příklady asortativního párování	15
2.3.1 Hmyz.....	15
2.3.2 Ryby.....	15
2.3.3 Ptáci.....	16
2.3.4 Obojživelníci.....	16
2.4 Přehled prací věnovaných SAM u obojživelníků.....	34
2.5 Statistické hodnocení.....	35
3. Diskuze	39
4. Metodika pokusu v plánované diplomové práci	42
5. Závěr	45
6. Přehled literatury a použitých zdrojů.....	47
7. Přílohy.....	51

1. Úvod

Nenáhodné, neboli asortativní párování lze chápat jako korelaci určitých vlastností samce a samice ve vytvořeném páru (Lewontin et al., 1968). Tento fenomén se objevuje u širokého spektra živočichů, člověka nevyjímaje. Cruzan a Arnold (1994) dokonce mluví o asortativním párování u rostlin. Korelovanými charakteristikami mohou být např. velikost (Harrari et al., 1999), věk (Ferrer & Penteriani, 2003), momentální fyzický stav vyjádřený poměrem hmotnosti a velikosti (Bortolotti & Iko, 1992) nebo sociální zkušenost (Freeberg, 1996). Nejprozkoumanějším jevem je asortativní párování na základě velikosti (size assortative mating, krátce SAM), které je známé napříč celou živočišnou říší (Crespi, 1989).

Zdánlivě dobře prozkoumaný a mnoha výzkumy podložený jev ale trpí na metodickou nejednotnost prací, kdy je složité, většinou dokonce nemožné, porovnat výsledky a vyvodit z nich nějaký komplexnější závěr, například z důvodu rozdílných velikostí vzorků a jejich vlivu na signifikanci korelačního koeficientu, kterou je SAM často vyhodnocováno. Problém s dostatečnou velikostí vzorku bývá hlavně u volně žijících populací, u kterých se dá dostatečný počet zvířat těžko zajistit. K chybnému vyhodnocení mohou vést i místní či časové výkyvy v početnosti populace (Rowe & Arnqvist, 1996). Výklad Lewontinovy definice SAM bývá u různých výzkumů také rozdílný, což vede k nejednotnosti interpretací výsledků jednotlivých prací a k chybným závěrům (Crespi, 1989).

Ve své bakalářské práci se věnuji zhodnocení poznatků vědeckých prací zaměřených na SAM u obojživelníků. Vzhledem k široké paletě rozmnožovacích strategií obojživelníků (Duellman & Trueb, 1994) se výše uvedené metodologické problémy s hodnocením SAM a interpretací výsledků objevují logicky i v rámci této ekologicky velmi různorodé skupiny. Cílem bakalářské práce je vypracování literární rešerše věnované problematice studia SAM u obojživelníků, konkrétně zhodnocení dosažených výsledků u jednotlivých taxonů obojživelníků a zhodnocení metodologického přístupu při zjišťování přítomnosti SAM. Jinými slovy, budu se snažit shrnout a utříbit dosavadní tematické práce a poukázat na případné metodologické nesrovnalosti a jejich dopady na interpretaci výsledků. Součástí

předkládané práce je i metodika navazující práce diplomové včetně plánu pokusů (manipulativních experimentů) a dílčích cílů.

V rámci rešerše budou zpracovávána následující témata:

- (i) úvod do problematiky – pojem a příklady asortativního párování a SAM
- (ii) příčiny/hypotézy SAM včetně příkladů
- (iii) vypracování přehledu prací sledujících výskyt SAM u obojživelníků včetně dosažených výsledků
- (iv) způsoby užívaného statistického hodnocení SAM a diskuse nad vhodností těchto přístupů, existence alternativ

2. Rešerše

2.1 Význam SAM

Asortativní párování na základě velikosti je tedy korelace velikostí samců a samic v páru (Lewontin et al., 1968). U obojživelníků bývá velikost nejčastěji zastupována délkou těla (SVL, snout-vent length), což je vzdálenost od čenichu po kloaku (Baruš & Oliva, 1992).

Ze studií zaměřených na význam asortativního párování u rostlin je zajímavá práce Lstibůrka et al. (2005) o aplikaci pozitivního asortativního párování při pěstování lesa. Uměle indukované asortativní párování na základě genetické podobnosti má potenciál vytvářet genetické zlepšování lesních porostů skrze zvýšení doplňkové genetické odezvy, tj. zvýhodnění určitého znaku při selekci, a rozptylu v plodící populaci, což umožňuje výběr extrémnějších genotypů. Současně se také zvyšuje úroveň inbredu kvůli množení podobných jedinců.

Asortativní párování lze nazvat jednou z hybných sil speciace. Jeho síla spočívá v nastolení a prohlubování reprodukčních bariér, které ve spojení s genetickým driftem vytváří rozdíly mezi jednotlivými populacemi téhož druhu (Coyne, 1992). Reprodukční bariéry oddělující příslušníky odlišných druhů se dělí na prezygotní a postzygotní. Prezygotní jsou způsobeny např. preferencí habitatu nebo diskriminací partnerů, čili sem patří i asortativní párování. Postzygotní bariéry jsou neživotaschopnost a neplodnost hybridů. Výhoda asortativního párování je očividná, teoreticky zajišťuje kvalitnější potomstvo a zvyšuje fitness rodičů. U SAM je to díky tomu, že u mnoha druhů bývá velikost samice korelována s její fekunditou (Krupa, 1994; Rodrigues et al., 2005). Pokud dochází k boji o samici, spáří se s ní většinou vítězný samec, který je nejsilnější. Díky SAM může také docházet k předcházení případné nekompatibility genů geneticky příliš odlišných jedinců.

Dle Soma et al. (2000) může takto SAM fungovat jako efektivní kontrolní mechanismus u skokana krátkonožého (*Pelophylax lessonae*) a jeho hybrida se skokanem skřehotavým (*Pelophylax ridibundus*), skokanem zeleným (*Pelophylax esculentus*), který by mohl pomáhat udržovat početnosti zmíněných druhů v rovnováze. Interakce těchto skokanů jsou ale velmi složité, a proto nelze s jistotou

jeho hypotézu potvrdit. Díky SAM se teoreticky nebude ve větší míře snižovat fitness samic skokana krátkonohého (vyjádřený počtem potomků stejného druhu), což brání snižování početnosti skokanů krátkonohých. Tento model může ovšem fungovat pouze za určitých podmínek a s přibývajícím fragmentací habitatu či při nedostatku zdrojů k tomuto efektu samozřejmě nedojde (Grant & Grant, 1997).

Bearhop et al. (2005) při zkoumání migračních tahů některých pěvců zjistil, že asortativní párování může mít vliv na změnu migračního chování. Narůstající počet pěnic černohlavých (*Sylvia atricapilla*) zimujících mimo svá původní zimoviště (jižní Španělsko a severní Afrika) v severnějších areálech (Británie a Irsko) je pravděpodobně poháněn asortativním párováním ptáků pocházejících ze stejného zimoviště. Místo zimoviště a migrační trasa je geneticky podmíněna. Změna zimoviště způsobuje dřívejší dospívání a začátek migračního tahu u severněji zimujících ptáků, což má v kombinaci s kratší trasou k místům páření, která jsou u všech zkoumaných ptáků stejná (Německo a Rakousko), zjevné výhody oproti jedincům zimujícím na jihu. Pěnice ze severu dorazí na místa páření dříve, mají možnost zabrat bohatší teritoria, lépe se připravit na páření a při letu spotřebují méně energie. To má za důsledek větší a kvalitnější snůšky a vyšší fitness těchto jedinců. Pěnice, které dorazí dříve se většinou páří mezi sebou, pravděpodobnost, že se budou párovat asortativně podle místa zimoviště je 2,5 krát vyšší, než že se budou párovat náhodně. Díky tomu narůstá počet pěnic zimujících v Británii a Irsku. Rychlost nárůstu je poměrně vysoká, počínaje několika zimujícími kusy ze začátku 60-tých let minulého století se jejich přítomnost na severních zimovištích zvýšila na 31 % všech monitorovaných úseků v letech 2003–2004. Tato změna vede k sympatrickému oddělení populací pěnice černohlavé a je možné, že povede díky dočasné segregaci ke speciaci druhu, jako např. u buňáčka madeirského (*Oceanodroma castro*) (Monteiro & Furness, 1998).

2.2 Příčiny SAM

Crespi (1989) uvádí tři hypotézy objasňující vznik asortativního párování podle velikosti:

- Hypotéza o výběru partnera
- Hypotéza o dostupnosti
- Hypotéza o omezení

Hypotéza výběru partnera vysvětluje SAM jako výsledek snahy samců i samic spářit se s větším protějškem. To se stává na základě kombinace samičí volby a kompetice mezi samci nebo kombinace samičího a samčího výběru, či jiných procesů, které v páření zvýhodňují větší samice. Samčí volba způsobuje asortativní párování interakcí pářící výhody větších samců a tendence vybírat si větší samici kvůli větší fekunditě. Výběr protějšku a kompetice jsou však dle všeho antagonistické procesy závislé na poměru početnosti sameců a samic, kdy při velké konkurenci ostatních samců bývá volba potlačována, což potvrzuje hned několik studií ocasatých obojživelníků (Janzen & Brodie, 1989; Park et al., 1996; Gopurenko et al., 2006).

Teorie dostupnosti říká, že větší samice jsou zvýhodněné tím, že se začínají pářit dříve, jejich pářící období trvá déle, a také jsou lépe vidět, což je obzvlášť výhodné u druhů, kde hledá samec samici pomocí zraku. Když se započítá kompetice mezi samci, ze které lépe vyjdou větší jedinci, výsledkem je páření větších samců s většími samicemi. S postupem pářícího období se páří menší a menší jedinci, až na sebe vyzbydou ti nejmenší. V tomto modelu se vůbec nepočítá s volbou. Takové chování se vyskytuje u mnoha žab s dlouhým pářícím obdobím (delším než tři měsíce) (Eggert & Guyétant, 2003). Do hypotézy o dostupnosti dále patří časová kovariance, kdy se během pářícího období mění velikosti jedinců a prostorová kovariance, kdy se na stejných místech v prostoru nacházejí stejně velcí jedinci, což může být způsobeno např. preferencí určitého habitatu nebo nemožností se dostat na jiný habitat vzhledem k velikosti těla. Prostorová kovariance je podle Ferrera a Penterianiho (2003) důvodem asortativního párování (podle věku) u jimi studované populace orla iberského (*Aquila adalberti*), u které se jedinci podobného věku vyskytují ve stejných areálech. Nazývají tento jev pasivním asortativním párováním.

Hypotéza o omezení pojednává o fyzických omezeních páření, námluv a omezení zatížení či energetického výdeje. Omezení páření nastává při velikém rozdílu velikostí jedinců v páru, způsobujícím nemožnost nebo vysokou obtížnost naplnění všech pářících mechanismů završených oplodněním. Např. u skokana východního (*Rana chensinensis*), mají menší samci potíže s uchopením větších samic v amplexu, a tudíž jsou náchylnější k tomu být z něj vytěsněni většími jedinci (Lu et al., 2010). Tento model je znám i u jiných explozivně se rozmnožujících žab (viz kapitola 2.3). Nebývá však přímým důvodem SAM, spíše nahrává asymetrické a heteroskedastické korelaci velikostí samců a samic v páru (viz kapitola 2.5). Omezení námluv nastává za stejných okolností jako omezení páření, s tím rozdílem, že brání naplnění mechanismů namlouvání samice a k samotnému páření tedy vůbec nedojde. Omezení zatížení se vyskytuje u druhů, u kterých jedno pohlaví nese při námluvách/páření to druhé. Zvýšená velikost/hmotnost pohlaví, které je nesené, může způsobit drobnějšímu nosiči nemalé potíže. Díky zvýšenému výdeji energie a snížené pravděpodobnosti přežití (pár je náchylnější k lapení nějakým predátorem) nemusí k oplodnění vůbec dojít (Crespi, 1989).

Fyzickými omezeními, jakožto příčinou asortativního párování podle velikosti, sexuálního dimorfismu a hybné síly speciace, se zabývá Han et al. (2010). Kritizuje klasické objasňování SAM jako kombinaci mnoha různých faktorů různé povahy a navrhuje použít jedno jednoduché kritérium, a to hodnocení na základě fyzických omezení při uchopení samice při pářícím rituálu. Jeho teorie využívá poznatků z robotického inženýrství a je aplikovatelná na mnoho druhů využívajících při páření nějakou formu uchopení, např. bruslařky *Gerris gracilicornis*. Vypočítává, při jakém rozdílu velikostí bruslařek jsou největší síly uchopení, což považuje za ideální stav. Pokud se rozdíl velikostí posune libovolným směrem za určitou hranici, je pokus o páření odsouzen k neúspěchu.

Bohužel je těžké stanovit, jak moc se která hypotéza podílí na výběru partnera, navíc jde často o jejich kombinace. Tyto mechanismy nejsou statické. S fluktuacemi početnosti, které jsou pro obojživelníky tak typické (Pechmann et al., 1991; Marsh, 2001; Marsh & Trenham, 2001), i se změnami jiných důležitých charakteristik (např. poměr pohlaví, dostupnost zdrojů, predační tlak) se často mění procesy pohlavního výběru a tím také míra asortativity. Touto skutečností se mimo jiné zabýval Takahashi et al. (2010) ve svém výzkumu čolka zelenavého (*Notophthalmus*

viridescens) a zjistil, že proměnlivost velikosti těla má významný vliv na procesy pohlavního výběru zmiňovaných čolků. Nebezpečí predace může mít na asortativní párování také negativní vliv – ve výzkumu Bierbacha et al. (2011) volily samice živorodky mexické (*Poecilia mexicana*) za přítomnosti predátora (kančík Salvínův, *Cichlasoma salvini*) menší a méně nápadné samce, než volily v prostředí bez tohoto predátora.

2.3 Příklady asortativního párování

Dále jsou uvedeny příklady asortativního párování pro jednotlivé taxony.

2.3.1 Hmyz

Ze zástupců řádu *Coleoptera* je zajímavé chování mrchožroutovitých brouků druhu *Nicrophorus orbicollis*, u kterých Beeler et al. (2002) zjistili v kontrolovaném prostředí tendenci samic volit větší partnery, ale v přírodě tomu tak často nebylo. Zde záleželo především na tom, zda samec oplýval mršinou, jakožto důležitým zdrojem k páření. SAM bylo dále potvrzeno např. u májkovitých brouků druhu *Lytta magister*, u kterých je způsobeno interakcí volby obou pohlaví, která vždy volí větší jedince (Brown, 1990). Z dvoukřídlých lze uvést výkalnice *Scathophaga inquinata* (Otronen, 1997), na kterých lze demonstrovat Crespiho princip omezení zatížením – samice nese za letu samce na místo páření. Z ostatních zástupců hmyzu se asortativně párují např. pasarančata *Sphenarium purpurascens* (Del Castillo et al., 1999).

2.3.2 Ryby

Asortativní párování podle velikosti bylo objeveno např. u živorodek *Brachyrhaphis rhabdophora* (Basolo, 2004) a vrubozubcovitých ryb druhu *Cichlasoma nigrofasciatum* (Beeching & Hopp, 1999). Basolo (2004) objevil rozdíly v preferencích samců a samic. Zatímco samci volili samice s ohledem na svoji velikost (tj. velcí samci velké samice a malí samci malé samice), samice ve všech případech preferovaly samce větší velikosti. Pokud měly volit mezi dvěma jedinci, jejich preference pro většího samce sílily s rostoucím rozdílem samčích velikostí. Samci druhu *Cichlasoma nigrofasciatum* dosahují větších rozměrů než samice.

V případě volby mezi více samicemi upřednostňují ty větší, jejich velikost však nesmí přesáhnout jejich vlastní (Beeching & Hopp, 1999).

2.3.3 *Ptáci*

Ne vždy ovšem musí být asortativní charakteristikou délka celého těla. Asortativní párování bylo zpozorováno také na základě velikostí některých částí těla, jako např. u faetona červenozubého (*Phaethon rubricauda*), u kterého se jedná o délku ocasních per (Boland et al., 2004), nebo kormorána chocholatého (*Phalacrocorax aristotelis*), u kterého hraje důležitou roli velikost chocholu (Daunt et al., 2003). Jiný druh ptáka, poštolka pestrá (*Falco sparverius*), se naopak nezajímá tolik o velikost, jako spíše o fyzický stav partnera (Bortolotti & Iko, 1992). U orla iberského (*Aquila adalberti*) zase ve své studii Ferrer a Penteriani (2003) potvrzují asortativní párování podle věku, ale dodávají, že se zřejmě jedná o pasivní asortativní párování, které není důsledkem preferencí samce a samice, ale teritoriálního rozmístění jedinců, kde se jedinci podobného věku vyskytují ve stejných areálech. Freeberg (1996) ve své studii píše o párování na základě sociální zkušenosti, kde jedincům dvou různých populací vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) záleží na tom, aby jejich protějšek využíval komunikačních prostředků stejné populace.

2.3.4 *Obojživelníci*

Tato práce je zaměřena především na obojživelníky. Ti disponují různou paletou rozmnožovacích strategií a způsobů života obecně (Duellman & Trueb, 1994; Wells 2007). Vzhledem k morfologickým rozdílům lze žijící druhy obojživelníků rozdělit na tři podtřídy. Anura (žáby) se většinou pohybují skokem, mají dlouhé zadní končetiny, krátké tělo bez ocasu a velkou hlavu a oči (samozřejmě jsou i výjimky, např. ropuchy (Kovář, 1999)). Urodela (mloci, čolci) bývají štíhlejší, mají ocas a rozdíl délky předních a zadních končetin u nich není tak markantní. Gymnophiona (červoiři) se specializují na život ve vodě či pod zemí. Mají dlouhá úzká těla podobná hadům, nemají nohy a jejich oči jsou značně redukovány (Wells, 2007).

I přes tyto rozdílné způsoby života bylo u morfologicky i ekologicky odlišných taxonů prokázáno asortativní párování podle velikosti. Rozmnožovací strategie se odvíjí hlavně od zeměpisného umístění a početnosti daného druhu. Způsob komunikace a prostředí, ve kterém druh žije, hraje také důležitou roli.

Gymnophiona

Zkoumání červorů bylo obecně věnováno velmi málo pozornosti, a tak o nich víme žalostně málo. Vinu na tom nese nejspíš jejich podzemní způsob života. Sekundárně přešli někteří do akvatických biotopů, kde se zkoumají lépe, a výzkumy jsou tak omezeny převážně na tyto druhy (Wells, 2007).

Rozmnožovací strategie

Červoři jsou téměř nebo zcela slepí, neexistuje žádný důkaz o využívání zvuků ke komunikaci, tudíž lze předpokládat, že komunikují hmatem nebo chemickou cestou (Wells, 2007). Warbeck a Parzefall (2001) in Marchlewska-Koj zkoumali komunikaci prostřednictvím chemických signálů u červorovce splývavého (*Typhlonectes natans*). Ten je přitahován chemikáliemi vylučovanými agregacemi ostatních jedinců téhož druhu. V zajetí jsou samci v období páření navzájem agresivní. Laboratorním experimentem bylo zjištěno, že neúspěšně se pářící samice více upřednostňovaly signály přicházející od samice, než ty, co přicházely od samce. Úspěšně spáření samci upřednostňovali signály od samic ochotných se pářit před těmi neochotnými, ale nebyli schopni odlišit příbuzné a nepříbuzné samice. Okolnosti vytváření párů v přírodě bohužel nejsou známy. Rovněž se neví, jaká je skutečná populační hustota a tendence vytvářet agregáty. Proto ani neexistuje důkaz o (ne)přítomnosti asortativního párování u této skupiny obojživelníků. Pokud jde o samotné páření, mají vnitřní oplození, které je přítomno u všech druhů (Wells, 2007).

Urodela

Mloci a čolci často tráví více času ve vodě, než na souši. Od toho se odvíjí jejich komunikace, při které se tolik neuzívá zvuků, jako např. u žab. Zvuky v podobě různého syčení, štěkání, klikání, kvičení nebo pískání nízké intenzity vydávané některými druhy buď nemají jasnou funkci, nebo jsou asociovány s odpuzováním predátorů (Maslin, 1950 ex Wells, 2007; Bogert, 1960 ex Wells, 2007). Komunikace je tedy vizuálního charakteru a důležitou roli v ní hrají také feromony. Díky nočnímu způsobu života jsou u většiny druhů projevy vizuální komunikace omezeny na určité posunky a změny držení těla, jako je to například u mločika popelavého (*Plethodon cinereus*). Ten různým držení těla signalizuje odpovídající stupeň agresivity, či submisivity (Jaeger & Schwarz, 1991).

Rozmnožovací strategie

Co se týče rozmnožování, kromě několika čeledí, jako jsou velemlokovití (Cryptobranchidae) nebo pamlokovití (Hynobiidae), má většina druhů vnitřní oplození za pomoci spermatoforu, který je gelovitou bází připevněn k substrátu, a v jehož apikální části se nalézají spermie, které samice nasaje (Arnold, 1977 in Taylor & Guttman). Byla pozorována značná mezidruhová variabilita v namlouvání samic. Čolek ohňobřichý (*Cynops pyrrhogaster*) používá k namlouvám ocas, kterým vířivým pohybem vane k samicím feromony před tím, než upustí spermatofor. Doba tohoto úkonu i reakce samice (kousnutí, popostrčení) se liší vzhledem ke geografickému umístění (Sawada, 1963 ex Arnold, 1977 in Taylor & Guttman). U jiných druhů ocasatých patří k namlouvám uchopení samice. Tak je tomu u čolků rodu *Notophthalmus*, kteří toho využívají k opakovanému vypuštění namlouvacího sekretu ze žláz umístěných na hlavě (Arnold, 1977 in Taylor & Guttman). Někteří axolotlové (rod *Ambystoma*) jsou naopak jednopohlavní a rozmnožují se pomocí tzv. gynogeneze, kdy musí k započetí rýhování vajíčka obstarat sperma oboupohlavních jedinců (Bogart et al., 2009).

Stejně jako žáby, lze ocasaté rozdělit podle délky pářícího období na explozivní (trvajících 1–14 dní) a prodloužené (měsíc až celý rok) (Wells, 1977). Explozivní páření je často způsobeno limitujícími podmínkami, ať už environmentálními, či predačními. Wells (2007) však podotýká, že vysoce explozivní páření se vyskytuje vzácně, protože jen málo druhů se rozmnožuje v periodických vodách. Explozivní páření se vyskytuje hlavně u axolotlů a pamlokovitých.

Axolotlovití (Ambystomatidae)

Rozmnožovací strategie

Explozivní páření u axolotlů je způsobeno jejich synchronizovaným přesunem na místa rozmnožování po prvním teplém dešti v zimě, či na jaře. Často jde totiž o druhy z aridních oblastí rozmnožující se v periodických tůňích s krátkou životností. Samci obvykle dorazí dříve a převažují nad samicemi v poměru až 1:10. Samice navíc ukončují pářící období zpravidla ihned po vykladení vajec. Mezi samci tudíž dochází ke kompetici, a to ve formě kladení spermatoforů blízko u sebe, někdy dokonce na sebe (Wells, 2007). Genetické výzkumy dokazují, že často dochází k mnohonásobnému otcovství, kdy je samice oplodněna spermatofory několika

samců. Tak je tomu např. u axolotla tygrovaného (*Ambystoma tigrinum tigrinum*), u kterého Gopurenko et al. (2006) zjistili, že ze zkoumaných 41 snůšek bylo 18 (44 %) oplodněno více samci. Při takovém počínání je silně omezena volba partnera a nejlepší strategií je spářit se jako první, aniž by docházelo k nějakému výběru. Z výzkumu Gopurenka et al. (2006) také vyplývá, že úspěšnost páření (vyjádřená počtem sexuálních partnerů) je u samců signifikantně korelována s reprodukčním úspěchem (vyjádřeným počtem oplozených vajec) (Spearmanova korelace: $r_s = 0,648$, $p < 0,006$, $N = 14$).

SAM

Vzhledem k výše zmiňované kompetici formou kladení spermatoforů blízko a přes sebe a vzhledem k množství kladených spermatoforů, je dle mého názoru nepravděpodobné, že by se asortativní párování u axolotlů vyskytovalo.

Pamlokovití (Hynobiidae)

Rozmnožovací strategie

Pamlokovití mají vnější oplození, takže páření spočívá v kladení snůšky, která má podobu párových slizových vaků, a jejím následném oplozením (Wells, 2007). Mezi explozivně se pářící druhy patří např. pamlok hokkaidský (*Hynobius retardatus*), pamlok Dunnův (*Hynobius dunnii*) nebo pamlok tmavý (*Hynobius nigrescens*). U pamloka tmavého uchopí samec samici v pánevní oblasti hned, jak začne klást snůšku, ale jakmile se snůška objeví, uchopí snůšku samotnou a okamžitě vypustí sperma. Ostatní samci se shlukují kolem snůšek a bojují o to, kdo je uchopí, přičemž tyto shluky čítají až osm jedinců. Také se snaží protivníky kousat a vypudit pohyby těla a ocasu. Obecně se samec, který uchopí snůšku jako první, dokáže udržet po dobu nutnou k oplodnění vajíček a stává se tedy nejúspěšnějším, protože u tohoto druhu nebylo zjištěno mnohonásobné oplodnění (Hasumi, 1994). Mnohonásobné oplodnění bylo pozorováno u pamloka korejského (*Hynobius leechii*), kdy každou z částí párových vaků snůšky uchopil jiný samec (Park et al., 1996). Samci tohoto druhu také chvíli po oplodnění hlídají snůšku před ostatními samci. Toto chování však trvá velmi krátce, v průměru půl minuty.

SAM

Zatím není známo, zda se u pamlokovitých SAM vyskytuje. Pokud ano, nebude to skrze samičí volbu, protože podobně jako u axolotlovitých, nemají samice pamlokovitých takřka žádnou možnost výběru partnera.

Mlokovití (Salamandridae)

Rozmnožovací strategie

Navzdory lišícímu se způsobu oplození (vnitřní) formují někteří mlokovití podobné shluky sameců bojujících o samici jako pamlokovití. Toto chování je typické pro tarichu skvrnitou (*Taricha granulosa*). Samec uchopí samici seshora v amplexu a ostatní samci do něj naráží, podobně jako je tomu u explozivně se rozmnožujících žab, a snaží se zaujmout jeho místo. Na rozdíl od žab však nepokračují v páření, dokud útoky ostatních sameců neustanou (Janzen & Brodie, 1989). Poměr pohlaví je zde výrazně nakloněn ve prospěch sameců, takže je samičí volba opět potlačena. Jones et al. (2002) ve své studii tarichy skvrnitě potvrdili mnohonásobné páření u samic, kde samice byla v průměru oplodněna 2,1 samci. Dále zkoumali fitness sameců, vyjádřený úspěšností při páření a reprodukční úspěšností a došli k tomu, že obě tyto veličiny jsou korelovány s velikostí těla (SVL) a výškou ocasu (TH), nikoliv však s délkou ocasu (TL). Velikost samice byla korelována s její fekunditou, tudíž i s jejím reprodukčním úspěchem, což je pro obojživelníky typické (viz Tab. 1).

Tab. 1: Korelace vybraných fenotypových charakteristik a fitness u tarichy skvrnitě

Porovnává rozdíly úspěšnosti páření a reprodukce.

s' – výběrový koeficient daný kovariancí charakteristiky a fitness; p – hladina významnosti; SVL – délka od čenichu po kloaku; TL – délka ocasu; TH – výška ocasu

fitness – úspěšnost páření			fitness – reprodukční úspěšnost	
charakteristika	s'	p	s'	p
samec				
SVL	0,48	0,005	0,60	0,005
TL	0,29	0,11	0,33	0,14
TH	0,65	< 0,001	0,60	0,005
samice				
SVL	0,06	0,49	0,18	0,04
TL	0,05	0,55	0,21	0,01
TH	0,11	0,20	0,15	0,08

Zdroj: Jones et al. (2002)

SAM

Able (1999) zkoumal vliv velikosti ocasní ploutve samců čolka zelenavého (*Notophthalmus viridescens*) na úspěšnost páření. Velikost ocasní ploutve je u tohoto druhu znakem fyzického stavu. U odchycených jedinců zkoumal úspěšnost páření před a po chirurgické úpravě ploutve, přičemž rozdělil samce na dvě skupiny, tu co se podrobí zákroku a kontrolní skupinu. Obě skupiny se před operací nelišily v poměru počtu amplexů k počtu pokusů. Po operaci však museli operovaní jedinci provést mnohem více pokusů, aby došli ke stejnému počtu amplexů. Velikost ocasní ploutve byla signifikantně pozitivně korelována s počtem amplexů a nepřímo tak měla vliv na počet oplodnění.

Velikost ocasní ploutve, zejména její výška, ovlivňuje úspěšnost páření také u středoevropského čolka obecného (*Triturus vulgaris vulgaris*). Samice čolka obecného jsou známé mnohonásobným pářením, kdy během jedné sezóny trvající až tři měsíce, s nejvyšší intenzitou v dubnu a květnu, stihnou páření s až sedmi jedinci a sperma všech samců skladují ve spermatékách. Jejich pářící strategie zahrnuje jak náhodné, tak nenáhodné párování. Ze začátku pářící sezóny doráží samice na místo páření jako první, a jsou tak vůči samcům v početní převaze. Při prvním páření je samici jedno, s kým to bude, většinou se spáří s prvním samcem, kterého potká. S postupem pářící sezóny jsou samice více a více vybíravé a páří se pouze se samci, kteří mají větší ocasní ploutev než jejich předchůdci. Poslední samec má výhodu, protože jeho sperma je ve spermatéce na konci, není ale vyloučeno, že budou některá vajíčka oplodněna i jinými samci (Gabor & Halliday, 1997). Manipulativní experiment těchto autorů byl rozdělen do tří částí. Nejprve byl polovině samic přidělen samec s ocasní ploutví menší o minimálně jednu SD (směrodatná odchylka), než byl průměr a polovině samic samec s větší ocasní ploutví. Ve druhé části byli samci rozděleni mezi samice opačně. Nakonec byl všem samicím prezentován samec s extra velkou ocasní ploutví (min. o dva mm vyšší než velká) (viz Tab. 2).

Tab. 2: Výsledky experimentu sekvenční volby samice čolka obecného

Porovnává počet samic získaných samcem s malou, velkou (malá + 1 SD) a extra velkou (velká + dva mm) ploutví ve sledu tří párování.

1. párování			2. párování			3. párování		
Samec	Počet samic		Samec	Počet samic		Samec	Počet samic	
Ocasní ploutev	Pářící	Nepářící	Ocasní ploutev	Pářící	Nepářící	Ocasní ploutev	Pářící	Nepářící
Malá	14	12	Velká	11	3	Extra velká	3	0
Velká	16	12	Malá	0	16	Extra velká	10	6
$\chi^2 = 0,059$, df = 1, p = 0,81			$\chi^2 = 19,85$, df = 1, p = 0,0001					

Zdroj: Gabor & Halliday (1997)

Anura

Z taxonomického hlediska je podle Wellse (2007) známo kolem 30 čeledí žab. Systém je nejednotný a pořadí se mění kvůli přechodu z morfologických na genetické podobnosti, ale obecně je devět čeledí vnímáno jako bazální a řadí se do tzv. Archeobatrach (čeledi Ascaphidae, Leiopelmatidae, Discoglossidae, Bombinatoridae, Rhinophrynidae, Pipidae, Pelodytidae, Pelobatidae a Megophryidae), s tím, že poslední tři z nich (Pelodytidae, Megophryidae a Pelobatidae) se často slučují na Pelobatoidea, které někteří společně s Pipoidae řadí do Mesobatrach. Všechny ostatní se zařazují do Neobatrach.

Žáby jsou morfologicky i ekologicky různorodé a obývají celou škálu habitatů od tůň a potoků, po deštné pralesy, louky, horská vřesoviště a pouště. Některé druhy jsou striktně akvatické, jiné jsou stejnou dobu ve vodě i na souši, nebo se specializují na pozemní, podzemní, či stromový způsob života (Wells, 2007), viz Příloha č. 1.

Rozmnožovací strategie

Různorodost panuje také v pohlavním chování (Duellman & Trueb, 1994). Délka pářícího období představuje kontinuum od jednodenního, u některých explozivně se množících pouštních druhů závislých na efemerních dešťových tůňkách, až po prodloužené celoroční u některých tropických druhů (Wells, 1977). Taktika námluv samců se odvíjí od morfologie, geografického umístění, způsobu života, ale také množství jejich konkurentů (Lucas et al., 1996). McCauley et al. (2000) uvádí čtyři možné vzorce chování v rozmnožovacím období, a to schovávání, slídění, vokalizace a aktivní vyhledávání. Účinnost, energetické nároky a schopnost přežít se u těchto postupů liší. Co se týče např. přežití, je nejvýhodnější se schovat, což ani nevyžaduje

moc energie, ale úspěšnost při páření je v takovém případě nulová. Naopak energeticky náročná a relativně úspěšná vokalizace může kromě partnerky přivolat také predátora, čímž pravděpodobnost přežití klesá. Pokud je počet samců příliš velký, nejlepší strategií je aktivní hledání samic. Studie asortativního párování u žab se zaměřují buď na volbu skrze vokalizaci (vhodné hlavně u druhů s prodlouženým pářícím obdobím), nebo kompetici (vhodné u explozivního páření). Duellman a Trueb (1994) rozčlenili reprodukční mody podle toho, kam kladou snůšky a jak se vejce dále vyvíjejí (viz Příloha č. 2a a 2b).

Žáby mírného pásma

Většina žab mírného pásma žije v podmínkách, ve kterých jsou pářící aktivity omezeny na teplejší měsíce s dostatkem dešťových srážek, které zásobují rozmnožovací vodní plochy. Řada skokanovitých a ropuchovitých žab se páří explozivně na začátku jara, často v dočasných tůňkách mizejících ke konci léta (Wells, 2007). U explozivního párování dochází k potlačení volby partnera, a pokud existuje korelace mezi velikostmi jedinců v páru, má se za to, že je zapříčiněná hlavně mechanickými omezeními amplexu. Stabilita amplexu je nepřímo ohrožena vzdorováním samice (tím, že vpluje mezi ostatní samce) a přímo neustálým napadáním konkurenčními samci (Arak, 1983; Lu et al., 2010).

Žáby tropického pásma

Podle Wellse (2007) je většina tropických druhů schopna se množit skoro po celý rok, zejména ve vlhčích obdobích dešťů, jako např. pralesnička trinidadská (*Colostethus trinitatus*) (Praderio & Robinson, 1990) nebo rosnivka hnědavá (*Scinax fuscovarius*) (Rodrigues et al., 2005), hlavně pokud jde o druhy rozmnožující se na souši. I v takovém prostředí lze však naléznout explozivně se množící žáby, a to takové, které se množí jen po silných deštích, např. rosnička bradavčitá (*Trachycephalus venulosus*) (Rodrigues et al., 2005).

Žáby pouští a savan

V aridním a semiaridním prostředí je k rozmnožení vyhrazena velmi krátká doba spojená s malou životností efemerních vodních ploch. Rozmnožování je tudíž u naprosté většiny žab z těchto podmínek velmi explozivní (Wells, 2007). Rozmnožovací období je iniciované velkými dešti a obvykle trvá jen pár nocí. Jako příklad lze uvést ropuchu préríjní (*Bufo cognatus*), která se nejvíce množí během

prvních dvou hodin po dešti a následně během prvních dvou hodin po setmění (Krupa, 1994).

Skokanovití (Ranidae)

U nás nejpočetnější čeleď žab čítá na celém světě stovky morfologicky i ekologicky rozmanitých druhů. Z intenzivně zkoumaných lze uvést např. skokana východního (*Rana chensinensis*). Jeho pářící období trvá zhruba čtyři týdny, takže jej lze dle Wellse (1977) klasifikovat jako explozivní. Samci mají sklony se shromažďovat na místech určených k rozmnožování a vábit své partnerky buď vokálně, nebo se je pokusit uchopit. Poměr samců k samicím bývá v těchto místech až 15–28:1 a jejich denzita 10–26/m², což poukazuje na velmi vysokou míru kompetice (Lu et al., 2009). Lu et al. (2009) v takovémto prostředí zjistili kladnou korelaci mezi velikostmi samců a samic v amplexu u všech tří zkoumaných populací (viz Tab. 3). Bylo dokonce zjištěno, že cca 10 % jedinců, má tak významné rozdíly ve velikosti, že nemohou vytvořit pár vůbec, nebo tvoří páry vysoce nestabilní. Tím se zabývá ve své další studii Lu (2010) a stanovuje maximální možný rozdíl SVL samice a SVL samce +15 mm nebo -10 mm. Tato hranice je v přírodě z hlediska udržení amplexu kritická.

Tab. 3: Korelace délky těla (SVL) v párech *Rana chensinensis*

r – Pearsonův korelační koeficient; N – počet jedinců; p – hladina významnosti

Populace	Rok	r	N	p
A	2006	0,73	34	< 0,001
A	2007	0,44	283	< 0,001
B	2006	0,56	52	< 0,001
C	2003	0,26	84	< 0,019
C	2007	0,39	174	< 0,001

Zdroj: Lu et al. (2009)

Chen et al. (2012) objevili, že některé páry (průměrně 34 % jedinců na 15 sledovaných lokalitách) se formují již těsně před započítím hibernace a vydrží až do rozmnožovacího období, což činí někdy až pět měsíců. Jedná se o extrémní formu hlídání partnera, jejíž vývoj byl pravděpodobně zapříčiněn vysokou konkurencí mezi samci. Jedinci v amplexu byli větší, byť nesignifikantně (nejspíše z důvodu malého statistického souboru) než nespárovaní jedinci. Délka těla jedinců v páru v období hibernace byla signifikantně korelována v obou letech experimentu ($r = 0,64$, $N = 42$, $p < 0,001$ a $r = 0,41$, $N = 75$, $p < 0,001$) a stejně tak byla signifikantně korelována

SVL amplektujících jedinců v pářicím období ($r = 0,56$, $N = 52$, $p < 0,001$ v prvním roce).

Vojar et al. (2007) zkoumali SAM u skokana hnědého (*Rana temporaria*) a ropuchy obecné (*Bufo bufo*) při různých hodnotách OSR (operational sex ratio, poměr samců ku samicím v aktivně se množící populaci) pohybujících se mezi 1,71–3,32 u skokanů a 3,31–12,22 u ropuch. Odchyt probíhal na jedné lokalitě po dobu jednoho rozmnožovacího období (15 dní u skokanů a 33 dní u ropuch). Celkem bylo odchyceno 1013 skokanů (460 samotných samců, 83 samotných samic a 235 párů) a 2330 ropuch (1560 samotných samců, 16 samotných samic a 377 párů) s tím, že do analýzy byla zahrnuta data zaznamenaná pouze v hlavním rozmnožovacím období, kdy bylo během několika málo dní odchyceno 93 % párů a 86 % samotných skokanů, resp. 82 % párů a 75 % samotných ropuch. Díky normalitě byla data vyhodnocena Pearsonovým korelačním koeficientem doplněným koeficientem determinace. Korelace mezi SVL samců a samic byla u skokanů signifikantní ve třech dnech ze čtyř a v žádném ze šesti dnů hlavního rozmnožovacího období u ropuch. Vyšší OSR mělo pozitivní vliv na korelační koeficient také pouze u skokanů. Koeficient determinace byl ve všech případech velice nízký (0,01–0,25 u skokanů a 0,01–0,05 u ropuch), což znamená, že regresí byl vysvětlen jen zlomek variability obsažené v datech. Součástí pokusu byl test Crespiho hypotézy dostupnosti (Crespi, 1989). U obou druhů se velikost příchozích jedinců během pářicího období signifikantně zmenšovala.

Elmberg (1987) naopak u skokana hnědého asortativní párování neobjevil. Počet párů zahrnutých do analýzy za každý rok studie byl ale žalostně nízký (1–9). Densita samců na m^2 byla také celkem nízká (0,25–0,75), díky čemuž nebyla pozorována žádná kompetice ve formě vytěšňování samce z páru. Absenci kompetice na dané lokalitě ostatně popsal Elmberg (1986) ve svém článku již o rok dříve. Danou populaci skokanů popsal také jako vysoce neuspořádanou se spoustou vnitřního pohybu.

Elmberg (1991) pokračoval ve studování místních skokanů dalšími studiemi, ve které se věnoval samčí volbě a rozmnožovacímu úspěchu při různých hodnotách OSR a hustot samců na m^2 . V prvním manipulativním experimentu zkoumal samčí volbu mezi dvěma samicemi a schopnost opakovaného páření. U samců se neprokázala žádná volba. Zvládali úspěšné páření se čtyřmi různými samicemi během jednoho

rozmnožovacího období. Byla také zjištěna silná korelace mezi úspěchem páření a tukovými zásobami ($r = 0,379$, $p < 0,01$, $N = 61$). V druhém experimentu bylo do tří velkých akvárií dáno určité množství jedinců za různého OSR a hustoty (OSR = 4, 30–51 samců/m²; OSR = 4, 13–21 samců/m²; OSR = 1, 4–6 samců/m²). Větší samci měli výhodu pouze za nejvyššího OSR a hustoty, kde docházelo k úspěšnému přebírání samic většími samci (korelace úspěchu páření a samčího SVL: $r = 0,395$, $p < 0,05$, $N = 40$). Takové podmínky se podle autora v přírodě skoro nevyskytují. SAM nebylo prokázáno v žádné ze tří nádrží ($r = -0,017$, $p > 0,5$, $N = 49$; $r = -0,055$, $p > 0,5$, $N = 54$; $r = 0,065$, $p > 0,5$, $N = 23$). Prodloužení pářícího období nemělo na úspěšnost žádný vliv.

U samců skokana ostronosého (*Rana arvalis*) se vyvinulo modré zbarvení, které pomáhá jejich odlišení od samice. Tímto způsobem lze omezit plýtvání energie na pokusy o vytvoření amplexu mezi dvěma samci. Podle Hettyeye et al. (2009) si však modré zbarvení nedrží po celé rozmnožovací období, ale jen po dobu několika nocí při vrcholu sexuální aktivity. Intenzita zbarvení je do jisté míry (vysvětluje cca 3 % variability) ovlivněna teplotou jedince, tj. teplejší jedinci byli modřejší a úspěšnější v párování, a není závislá na SVL. Intenzita zbarvení má tedy potenciální vliv na samičí volbu. To ovšem platí jen za předpokladu, že vyšší modrosti amplektujících samců nebylo docíleno jiným mechanismem (např. zvýšenou hladinou hormonů způsobenou pářením). Paradoxně měli pářící výhodu menší samci, což je nejspíše způsobeno tím, že jsou samci tohoto druhu větší než samice a menší samci dosahují se svými partnerkami lepšího poměru SVL, a tím pádem i odolnosti vůči atakům.

Hettyeye et al. (2005) zkoumali SAM a samčí volbu u skokana štíhlého (*Rana dalmatina*). Skokani byli odchyceni během tří po sobě jdoucích nocí při vrcholu reprodukční aktivity. Do analýzy SAM bylo zahrnuto celkem 32 párů. Pearsonova korelace neodhalila žádný signifikantní vztah ($r = -0,218$, $N = 32$, $p = 0,23$). Všichni ostatní odchycení jedinci byli součástí manipulativního experimentu, kde byli samci i samice rozděleni na velké (samci 57 mm, samice 65,5 mm) a malé (samci 54,5 mm, samice 64 mm). Ve sledu manipulativních experimentů se postupně vystřídal každý samec s dvojicí samic (jedna malá a jedna velká) a volby byly zaznamenány. Jak malí, tak velcí samci volili zcela náhodně a při následné analýze SVL nebyla opět zjištěna žádná korelace mezi samci a samicemi (všichni samci: $r = -0,038$, $N = 33$, p

= 0,84; malí samci: $r = 0,071$, $N = 17$, $p = 0,79$; velcí samci: $r = -0,257$, $N = 16$, $p = 0,34$). Hodnoty korelačních koeficientů vyšly překvapivě záporně.

Ropuchovití (Bufonidae)

Mimo výše popsané studie uskutečněné Vojarem et al. (2007) se asortativním párováním ropuchy obecné zabývali např. Davies a Halliday (1977). V oxfordské populaci ropuch, která se vyznačovala vysokým přebytkem samců, ved dvou termínech před začátkem páření nezjistili žádnou korelaci mezi SVL samců a samic v páru ($r = 0,094$, $N = 32$ a $r = 0,299$, $N = 26$, oba testy nesignifikantní). Malí samci měli stejnou pravděpodobnost být v amplexu jako velcí. Ovšem se začátkem páření se vše změnilo a našli signifikantní korelaci ($r = 0,567$, $N = 16$, $p < 0,05$). Tuto skutečnost vysvětlují nemožností samice vystrnadit samce z amplexu i kdyby byl sebemenší, přičemž v přírodě je schopna ovlivnit míru samčí kompetice svým pohybem a pokud není s partnerem spokojena, může připlout k jiným samcům, kteří se jej pokusí vytěsnit. Malý samec má ale stále minimálně 50 % šanci atakům většího samce odolat. Výhodu sladěné velikosti partnerů vidí v možnosti přesnější synchronizace vypuštění spermatu a oplodnění vajíček při kladení snůšky, tj. menší samec má u velké samice menší úspěšnost oplodnění vajíček. Rozmnožovací strategie samice by podle nich měla být spáření se s co největším samcem a strategie samců spářit se s optimálně velikou samicí.

Vyšší reprodukční úspěšnost samců s větším SVL je, zdá se, u ropuchy obecné spjata s délkou pobytu samic ve vodě před samotným kladením (Kovář, 1999). Během této doby totiž dochází k intenzivní kompetici a s rostoucím časem stráveným samicí ve vodě je větší prostor pro souboje samců (Höglund, 1989). Logicky tedy dojde k více soubojům, díky kterým sílí tlak fyzických omezení amplexu. Tento parametr by tedy mohl mít podobný efekt jako hodnota OSR. Z jiných faktorů ovlivňujících míru kompetice je geografické umístění. Většina reprodukční aktivity probíhá v noci, proto mají samci ze severních částí areálu druhu díky kratším nocím méně času na souboje (Arak, 1983). Šance ke spárování se samicí bude tedy pro různé velikosti stejná (Kovář, 1999) a klesá pravděpodobnost, že dojde k SAM.

Kovář (1999) mimo jiné zkoumal i přítomnost SAM v populaci ropuch obecných ze Strnad. Daná populace se vyznačovala vysokou mírou kompetice mezi samci, obzvláště v prvních dnech rozmnožovací sezóny. OSR ve zkoumaných letech

kolísalo a nejvyšší bylo v prvních pěti dnech, kdy díky nedostatku samic dosahovalo šesti. Průměrné OSR se však ve zkoumaných letech pohybovalo kolem dvou. Kovářovi (1999) se podařilo prokázat SAM u párů, které se zformovaly ještě před příchodem do vody (Pearsonova korelace: $r = 0,1814$, $N = 128$, $p < 0,05$; $r = 0,1233$, $N = 127$ $p > 0,05$; $r = 0,0872$, $N = 118$, $p > 0,05$; za všechny roky: $r = 0$, 2010, $N = 373$, $p < 0,01$). Asortativita je pravděpodobně způsobena velmi intenzivní kompeticí samců na břehu při boji o první samice.

Höglund a Säterberg (1989) zkoumali mimo SVL také vliv délky přední končetiny, věku, hmotnosti a šířky pářícího mozolu na úspěšnost páření. Pokus probíhal na dvou rybnících od začátku pářícího období, které je signalizováno úplným rozmrznutím vodní hladiny. Celkem bylo analyzováno 170 samců a 54 samic, kterým byl odebrán článek prstu kvůli určení věku. Věk se určoval způsobem popsaným Hemelaarem (1985), jenž spočívá v nařezání velmi tenkého příčného plátku kosti a jeho obarvení v roztoku Hematoxylin-Eosinu po dobu cca 7 minut, načež byly pod 400násobným přiblížením spočítány tmavé oblouky analogické letokruhům o stromů. Úspěšní samci byli oproti neúspěšným signifikantně delší ($F = 31,4$, $p < 0,001$), lehčí ($F = 69,7$, $p < 0,001$) a měli tendenci mít širší rozmnožovací mozol ($F = 2,9$, $p > 0,09$). Délka přední končetiny ani věk neměly prokazatelný vliv na úspěšnost páření, věk však byl u samic korelován se SVL. Úspěšní samci byli lehčí než neúspěšní, pravděpodobně díky vyšším energetickým nárokům na udržení amplexu. Tato studie ovšem SAM nedokazuje, neboť byla založena na porovnávání parametrů úspěšných a neúspěšných jedinců, nikoliv na korelaci sledovaných charakteristik v párech. Höglundovi a Robertsonovi (1987) se již dříve nepodařilo u této populace SAM prokázat, což dávali za vinu poměru samců a samic blížícímu se 2:1 a příliš krátkému rozmnožovacímu období.

Při formování amplexu dochází často s soubojům mezi samci. Davies a Halliday (1978) si všimli, že v drtivé většině případů nedochází k nahrazení většího samce v amplexu samcem menším. Při těchto pokusech vydávají napadení samci stejný typ zvuku, jako když jsou omylem považováni za samici a jiný jedinec se s nimi pokouší spářit, tzv. „release call“ (osvobozující zvuk). Jelikož je frekvence zvuku negativně korelována s velikostí samce (ostatní charakteristiky jako frekvence opakování nebo amplituda nejsou závislé na velikosti), dokážou menší samci poznat, kdy nemají šanci na výhru a předem zanechají pokusů, aby omezili ztrátu energie. Ve svém

experimentu provedli dvě sady testů s tím, že samcům v amplexu znemožnili hlasové projevy a pouštěli volání velkého a malého samce. Nezávisle na velikosti samce v amplexu byli při puštění nahrávky volání malého samce (vysoký hlas) napadáni mnohem více, než při puštění hlubokého volání velkého samce. Frekvence hlasu je se SVL korelována např. i u skokana volského (*Rana catesbeiana*). SVL tam vysvětluje 81 % variability v dominantní frekvenci volání samců (Bee & Gerhardt, 2001).

Neschopnost rozlišit samce od samice, než dojde k pokusu o amplexus a následnému osvobozujícímu volání, se vyskytuje také u ropuchy západoamerické (*Bufo boreas*). Marco et al. (1998) zjistili, že samci tohoto druhu nejsou schopni rozlišit ani gravidní a negravidní samice pokud mají podobné SVL. Když byly ale 24 samcům prezentovány dvě samice s rozdílem SVL cca 20 mm, 20 z nich (83,3 %) zvolilo tu větší, což naznačuje, že samci volí samice podle velikosti. Tato skutečnost byla podpořena přítomností SAM u 104 odchycených párů (Pearsonova korelace: $r = 0,512$, $F_{104} = 36,6$, $p < 0,001$).

Z dalších charakteristik samčího volání je třeba zmínit rychlost opakování volání. Ač nezávislá na velikosti, je při pohlavním výběru druhů jako ropucha hnědoskvrnná (*Bufo rangeri*) korelována s rozmnožovacím úspěchem (Cherry, 1993) a bývá znakem fyzické zdatnosti samce. Tento druh patří mezi ropuchy s prodlouženým rozmnožovacím obdobím, které je charakteristické skoro úplnou absencí fyzické kompetice. Volba je jen na samici a samci pouze volají a žádným jiným způsobem se neangažují. U Cherrym (1993) zkoumané populace nebyla korelována úspěšnost rozmnožování s dominantní frekvencí hlasu, ani frekvence hlasu se SVL. Dominantní frekvence hlasu ale klesala s přibývajícím hmotností. Podobně jako u ropuchy obecné trpěli úspěšní samci většími úbytky hmotnosti než ti neúspěšní – vkládali tedy do námluv a rozmnožování více energie. SAM nebylo u této populace potvrzeno.

U ropuchy americké (*Bufo americanus*) zjistil Sullivan (1992) korelaci mezi SVL a dominantní frekvencí volání ($r = -0,77$, $p < 0,05$) jen v jednom roce u jedné populace ze dvou. Nenalezl ani signifikantní korelaci mezi SVL a rychlostí opakování, či délkou volání. Korelace mezi dominantní frekvencí a SVL ale u ostatních populací existovat mohla. Příčinou neschopnosti ji nalézt může být např. malé rozpětí testovaných SVL, jako tomu bylo u jedné ze studií skokana křiklavého (*Rana*

clamitans), u které bylo rozpětí SVL samců (70–86 mm) oproti dřívější studii (56–97 mm) menší (Bee et al., 2001). Při testování samičí volby pomocí dvou dostatečně vzdálených reproduktorů nezaznamenal žádné preference volání s nižší frekvencí, zato ve výhodě byla volání dlouhého trvání, které bylo záporně korelováno s teplotou těla, nebo rychlého opakování, které bylo s teplotou těla korelováno kladně. Rychlost opakování a délka volání byly dvě navzájem antagonisticky korelované charakteristiky. Samice tedy volily partnery podle úsilí vloženého do volání, přičemž nerozlišovaly mezi dlouhým a intenzivním krátkým voláním stejného úsilí.

Z článku Castellana a Giacomy (1997) ale vyplývá, že nenalezení preferencí samic pro volání s nižší dominantní frekvencí neznamená, že v daném vzorku nemůže docházet k SAM. Objektem jejich bádání bylo 19 populací ropuchy zelené z různých míst Evropy a Asie. Nejprve zjišťovali závislosti statických (frekvence zvukových impulsů a dominantní frekvence, jejichž variabilita byla nízká) a dynamických (délka a rychlost opakování volání, jejichž variabilita byla vyšší než u statických) parametrů samčího volání na SVL a teplotě. Poté zkoumali preference samic. Dominantní frekvence byla signifikantně negativně korelována se SVL u 12 populací, zatímco vliv teploty na dominantní frekvenci byl minimální (signifikantní negativní korelace pouze u dvou populací). Na frekvenci zvukových impulsů měla největší vliv teplota (signifikantní pozitivní korelace u 15 populací). Rychlost opakování volání byla vyjádřena délkou pomlky mezi jednotlivými voláními jednoho jedince. Délka pomlky byla změnami hodnot SVL a teploty ovlivněna jen nepatrně (SVL – signifikantní pozitivní korelace u jedné populace; teplota – signifikantní negativní korelace u dvou populací). Délka volání byla s teplotou signifikantně negativně korelována v osmi populacích a se SVL byla signifikantně pozitivně korelována u jedné populace. Při testování samičí volby preferovalo 17 samic z 21 delší volání (8 s proti 4 s). Když se však snížila délka dlouhého volání na 6 s, volilo delší záznam jen 8 samic z 12. Co se týká dominantní frekvence, na první pohled se zdálo, že je výběr samic náhodný, ale po rozdělení na velké (> 65mm) a malé (< 65mm) samice se zjistilo, že nižší dominantní frekvencí se řídí pouze velké samice. V rozhodování mezi dvojicí různých frekvencí zvukových impulsů volily samice vždy ten s hodnotou více se blížící průměru.

Zkoumána byla také ropucha Stejnegerova (*Bufo stejnegeri*) (Lee & Park, 2009), u které byla rovněž zaznamenána snaha vytvářet páry před hibernací, podobně jako u

zmiňovaného skokana východního. Ta patří mezi žáby s prodlouženým pářicím obdobím (tři měsíce), protože do něj zahrnují i období hibernace, kdy jsou již zformované páry. Období samotného páření však netrvá déle než dva týdny, takže ji lze zařadit i mezi explozivně se množící. Podle autorů je u obojživelníků s takto dlouhým obdobím rozmnožování SAM vzácné a k páření se dostanou jen větší samci. Ropuchy Stejnegerovy přicházejí jednotlivě na přelomu prosince a ledna k potokům před jejich zamrznutím a vytvářejí páry, ve kterých přečkávají zimu. Po roztání ledu se koncem března začínají pářit a kladou snůšky na vodní rostliny (Kang & Yoon, 1975 ex Lee & Park, 2009). Dané ropuchy jsou známé absencí volání a jejich zvukové projevy se většinou omezují na osvobozující volání. Lee a Park (2009) provedli čtyři měření na dvou lokalitách a celkem odchytili 684 žab. Na první lokalitě bylo v březnu 2006 OSR = 1,96 a samci v párech měli signifikantně větší SVL, než samci bez páru (t-test: $t = 2,54$, $df = 49$, $p = 0,014$), což na stejné lokalitě neplatilo v prosinci 2005, kdy bylo OSR = 2,75. Podobně byl na druhé lokalitě v lednu 2007 při OSR = 1,85 signifikantní rozdíl mezi SVL samců (t-test: $t = 2,65$, $df = 59$, $p = 0,010$) a při vysokém OSR = 4,1 v březnu 2006 signifikantní rozdíl v SVL chyběl. Z toho lze odvodit souvislost mezi rozdílem SVL samců v páru a bez páru a OSR. Naopak při měřeních s vysokým OSR byla potvrzena přítomnost SAM, i když v jednom případě pouze marginální (Pearsonova korelace: $r = 0,215$, $n = 96$, $p = 0,036$ pro první lokalitu a $r = 0,350$, $n = 30$, $p = 0,058$ pro druhou). SAM je tedy také závislé na OSR.

Blatnicovití (Pelobatidae)

Z výše popsaných prací je patrné, že SAM je podporováno vysokým OSR. Eggert a Guyétant (2003) došli při zkoumání rozmnožovacího chování blatnice skvrnitě (*Pelobates fuscus*) k zajímavému objevu. Jedinci s vyššími zásobami tělesného tuku přicházejí na místo rozmnožování dříve, zůstávají déle a každý den ztrácejí méně tuku v poměru ke své váze, než jedinci méně tuční, kteří přicházejí později a dříve místo opouštějí. Ze sledování denních výkyvů OSR zjistili, že nejvyšší OSR, a tím pádem i šance k asortativnímu párování podle velikosti, je v prvních dnech páření. V těchto dnech dosahuje OSR vysokých hodnot kolem šesti, v průběhu sezóny klesá pod dva. V prvních dnech tedy dochází k nejvyšší kompetici a uplatnění fyzických limitací amplexu. Počet samců kulminuje zhruba uprostřed pářicího období, kdy je přítomno nejvíce „krátkodobých“ návštěvníků, tedy samců s průměrným nebo

podprůměrným obsahem tělesného tuku. Vztah mezi velikostí tukových zásob a datem příchodu nahrává myšlence asortativního párování na základě tukových zásob, které objevil Elmberg (1991) u skokana hnědého.

Rosničkovití (Hylidae)

Backwell a Jennions (1993) se zabývali schopností samic rozlišit volání samců příbuzných druhů žijících na stejném stanovišti. Rosničky *Hyla ebraccata*, *Hyla phlebodes* a *Hyla microcephala* jsou sympatrickými druhy žijícími na zkoumané ploše. Autoři u těchto druhů nepozorovali žádné mezidruhové amplexy. Proto se rozhodli pro manipulativní experiment, ve kterém samicí reprodukovali nahraná volání dvou různých samců a zaznamenávali jejich volbu, která byla charakterizována přiblížením se na 10 cm od reproduktoru a otočením se k němu, případně fyzickým kontaktem. Z výsledků je patrné, že jsou samice schopny diskriminovat samce jiných druhů na základě jejich volání. Pokud ale soubežně neznělo volání samců téhož druhu, volily některé samice i samce cizí. Autoři uvádí, že párování je u těchto druhů náhodné právě z důvodu nutnosti rozlišit jedince jiných druhů. Dále se zmiňují o různém původu charakteristik volání. Ty by se měly rozlišovat na charakteristiky vzniklé evolučně – ty, díky kterým je samice schopna rozeznat samce svého druhu, a charakteristiky vzniklé sexuální selekcí – ty, díky kterým je samice schopna rozeznat více a méně atraktivní samce. Oddělení a analýza těchto znaků je ale téměř neproveditelná. Podle výše popsaných úvah by také mohlo jít o jednu a tu samou charakteristiku, díky které ke speciaci původně stejných druhu došlo (Monteiro & Furness, 1998; Bearhop et al., 2005).

Gerhardt et al. (1994) pracovali na podobném výzkumu s podobnými závěry u rosnířek *Hyla chrysoscelis*, *Hyla versicolor*, a *Hyla gratiosa*. Samice těchto druhů sice preferovaly volání samců svého druhu, ale při nabídce volání izolovaného samce vlastního druhu a agregace několika samců různých druhů preferovaly právě agregace. Z tohoto chování usuzují, že odlišení podobných druhů musí být podporováno i jinými procesy chování, než jen selekcí na základě volání. Tvrdí, že procesy výběru partnera mezi danými druhy a uvnitř těchto druhů jsou stejné. Tím také oponují výše zmíněné úvaze dvojice Backwell a Jennions (1993).

Murphy a Gerhardt (1996) zkoumali rozdíly ve volbách rosníček *Hyla gratiosa*, které byly k analýze odchyceny samotné a v amplexu. Volby samic byly ovlivňované hlavně rychlostí opakování volání samců a jeho dominantní frekvencí (hloubkou hlasu). Samice byly odchyceny a otestovány nejprve před vstupem do tůně a poté byly vráceny zpět a byl jim dán prostor k vyhledání partnera. Poté byly odchyceny již v amplexu, odděleny a pokus se opakoval. Samice prokázaly konzistentní volbu jak v prvním, tak i v druhém odchytu. Vyšší rychlost opakování volání volilo 70 % samic v prvním a 65 % samic v druhém testu. Závislost volby na dominantní frekvenci byla prokazována stejnou volbou ve čtyř po sobě následujících testech. Podmínky splnilo 31,6 % samic v prvním a 26,3 % v druhém kole. Žádné z rozdílů nebyly statisticky signifikantní, a proto lze konstatovat, že přítomnost amplexu nemá větší vliv na samičí volbu a výsledky pokusů jiných autorů tedy pravděpodobně také nejsou znehodnoceny nižší diskriminací ze strany samic. Z pokusu je také patrné, že samice diskriminují na základě kombinovaného vlivu dominantní frekvence a rychlosti opakování samčího volání.

Sullivan et al. (1995) in Heatwole & Sullivan ve své metaanalýze dobře popsali spojitost určitých charakteristik volání s úspěšností páření některých druhů (viz Příloha č. 3). U většiny druhů zahrnutých do analýzy opravdu takový vztah existuje. V naprosté většině zkoumaných druhů je s úspěšností páření korelována rychlost opakování volání, někdy také dominantní frekvence či délka volání. Žádný vztah nebyl nalezen u rosníček *Hyla cinerea*, *Hyla versicolor* a *Pseudacris crucifer* a ropuch *Bufo valiceps* a *Bufo americanus* (malý vzorek).

2.4 Přehled prací věnovaných SAM u obojživelníků

Při zkoumání přítomnosti asortativního párování podle velikosti u obojživelníků byla autory věnována v dostatečné míře pozornost pouze dvěma čeledím, skokanovitým (Ranidae) a ropuchovitým (Bufonidae). Také u nich je však počet prací sledujících přímo korelaci mezi velikostí samců a samic v páru velmi nízký. Do mého přehledu bylo zahrnuto šest studií skokanů a pět studií ropuch (viz Příloha č. 4a a 4b). Šlo o skokana hnědého, východního a štíhlého a ropuchu obecnou, západoamerickou a Stejnegerovu.

Pozitivní korelace SVL mezi samci a samicemi v párech byla potvrzena alespoň u jedné ze zkoumaných populací u poloviny studií skokanů (východního a hnědého). Přítomnost SAM nezaznamenal Elmberg (1987, 1991) u skokana hnědého a Hettyey et al. (2005) u skokana štíhlého. U Elmbergem studovaných populací nebyly pozorovány žádné souboje samců o samice, jakožto jeden z mechanismů skrze který se projevují fyzické limitace amplexu. U populace zkoumané Hettyeyem et al. (2005) vyšel korelační koeficient překvapivě záporně a nebyl signifikantní. Důvodem může být malý vzorek (32 párů) nebo jiný, neznámý faktor.

U ropuch bylo SAM přítomno v 80 % studií (u všech zmiňovaných druhů), ne však ve všech populacích nebo letech. Vojar et al. (2007) u ropuchy obecné průkaznou korelaci neobjevili i přes vyšší počty párů (až 87) v žádném ze dnů sledování. Korelační koeficienty byly navíc velmi nízké. Davies a Halliday (1977) přitom u stejného druhu potvrdili signifikantní korelaci s vysokým korelačním koeficientem ($r = 0,567$) už na 16 párech. Podobně vysoký korelační koeficient už byl jen ve studii Marca et al. (1998) u populace ropuchy západoamerické. Kovář (1999) zjistil signifikantní korelaci pouze u prvního ze tří let sledování ropuchy obecné. Za to viní nekonzistentní trendy v příchodu, kdy z nepochopitelných důvodů přicházeli na místo páření ve dvou nesignifikantních letech malí samci dříve, než velcí. OSR bylo první rok 2,4 a v následujících letech kleslo na 1,4 a 1,6. To mělo jistě také vliv na průkaznost SAM. V poslední analyzované studii (*B. stejnegeri*) byla signifikantní korelace pouze na lokalitách s OSR větším než dva, u jedné lokality jen marginálně. Test byl nejprůkaznější na lokalitě s nejvyšším počtem zkoumaných párů.

2.5 Statistické hodnocení

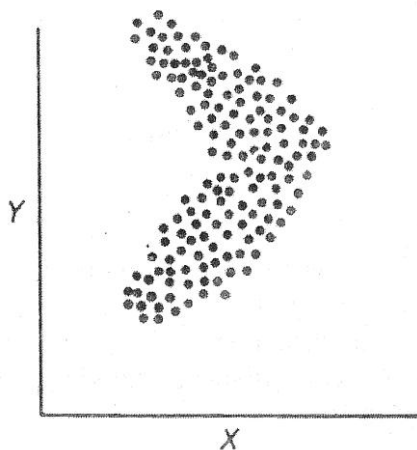
K vyhodnocení studií SAM používali autoři studií různé metody. Elmberg (1987) používal obyčejný t-test, který porovnává střední hodnoty dvou souborů, v tomto případě SVL samců samotných a samců v páru. Takový přístup není příliš vhodný, protože nám toho o existenci SAM moc nesdělí. Při ideálním rozdělení jedinců do párů by měly být velikosti obou pohlaví rozloženy symetricky kolem linie nejlepší kombinace velikostí a teoreticky by tedy byli menší samci v páru s menšími samicemi, větší samci s většími a k rozdílu ve velikostech samců samotných a v amplexech by vůbec nedošlo.

Korelace

Vhodnější a zároveň nejčastěji používanou metodou je korelace. Je nejvhodnější pro hledání vztahu dvou nezávislých proměnných, např. SVL samce a samice. Před použitím jakéhokoliv testu je nutné se rozhodnout pro použití parametrické nebo neparametrické metody. Parametrickým testem je v tomto případě Pearsonova korelace. Podmínkou pro použití tohoto testu je dle Lepše (1996) normální rozdělení obou sledovaných souborů. Další podmínkou užití parametrických metod je, že pro každou hodnotu proměnné X má proměnná Y normální rozdělení a dále stejná variabilita dat, nezávislá na jejich hodnotě (homoskedasticita). Těsnost vztahu proměnných X a Y , v našem případě SVL samců a samic, vyjadřuje korelační koeficient r , který může nabývat hodnot $< -1; 1 >$ a hodnota $r = 0$ značí naprostou absenci vztahu. Asortativita je často mylně dokazována pouhou průkazností korelace (tedy hodnotou dosažené pravděpodobnosti. Průkaznost testu, tedy dosažená hladina významnosti je vysoce ovlivněna velikostí souboru dat. K chybným interpretacím výsledků dochází u populací s malým počtem sledovaných jedinců, kdy absence průkazného výsledku může být dána spíše malou silou testu než nepřítomností asortativního párování (Vojar et al., 2007). Naopak lze říci, že u dostatečně velkého vzorku (řádově stovky párů) lze prokázat signifikantní korelaci mezi SVL samců a samic v párech, i když těsnost vztahu těchto veličin bude velice nízká a podle koeficientu determinace budou vysvětleny řádově jednotky procent variability obsažené v datech. Správným ukazatelem míry těsnosti vztahu, a tedy přítomnosti asortativního párování, je tedy pouze hodnota korelačního koeficientu (Lepš, 1996).

V případě dat, která nemají normální rozdělení, autoři užívali (někdy) neparametrickou obdobu Pearsonovy korelace, tj. Spearmanovu korelaci. Tato metoda nepracuje přímo s hodnotami, ale s jejich pořadím, čili zde nezáleží na typu distribuce dat (Lepš, 1996). Ke zjištění normality dat se často používá Kolmogorovo-Smirnovův test. Při stanovení normality je ale třeba dbát na dostatečně velký vzorek. Podle Lepše (1996) totiž může při malé velikosti výběru dojít k situaci, kdy nejsme schopni zamítnout nulovou hypotézu (z důvodu slabé síly testu), ale přitom data normální rozdělení nemají a použití parametrických testů je tedy neoprávněné. Pokud jsou data rozdělena na více částí (např. rozdělení samic na dvě skupiny ve studii Castellana a Giacomy, 1997) je nutné testovat normalitu všech skupin zvlášť, nestačí souhrnný test normality. Crespi (1989) zase upozorňuje na slučování více měření do jednoho, což se stává při nedostatečně velkém statistickém souboru. Asortativní párování by se mělo zkoumat na úrovni populace, ne druhu, kvůli lokálním vlivům, jako je např. OSR nebo denzita, které se mezi populacemi mohou lišit. Sledovat pouze normalitu však nestačí. Na Obr. č 1 jsou zobrazena data, u kterých se korelační koeficient blíží nule, nezávislá však nejsou.

Obr. č. 1: Příklad dat, která mohou být chybně vyhodnocena jako nezávislá. Převzato z Lepše (1996).



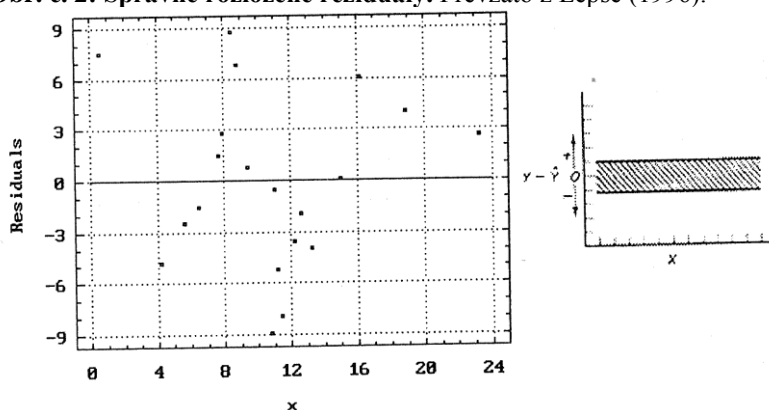
Překážkou bývá heteroskedasticita dat – nerovnoměrnost jejich rozptylu nebo např. exponenciální vztah mezi proměnnými. Heteroskedasticitu u žab způsobují mimo jiné fyzická omezení při formování a udržení amplexu. Malá samice je velikostně kompatibilní s menším počtem samců, než samice velká – i malý samec má šanci k udržení se na velké samici minimálně 50 %, zatímco šance velkého samce s malou samicí jsou menší (Davies & Halliday, 1978). V takovém případě lze uvažovat o

transformaci dat (např. logaritmická nebo z-transformace) nebo o použití neparametrického testu (Crespi, 1989).

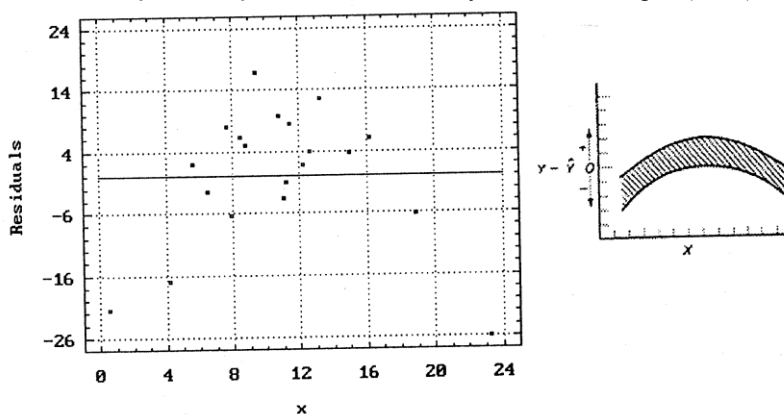
Regrese

Nejlépe si lze představit nevhodné rozložení dat na regresi, která je občas autory také používána (např. Lu et al., 2010). Reziduály, tj. vzdálenosti reálných hodnot proti hodnotám fitovaným na regresní přímce, mají mít podle Crespiho (1989) symetrické rozložení kolem regresní křivky. Nevhodná data mají rozložení reziduálů asymetrické, příp. symetrické, ale heteroskedastické (viz Obr. č. 2–4). Proto je nutno po provedení testů rozložení reziduálů kontrolovat (Lepš, 1996) a podle jejich rozložení lze posoudit vhodnost použití parametrických metod.

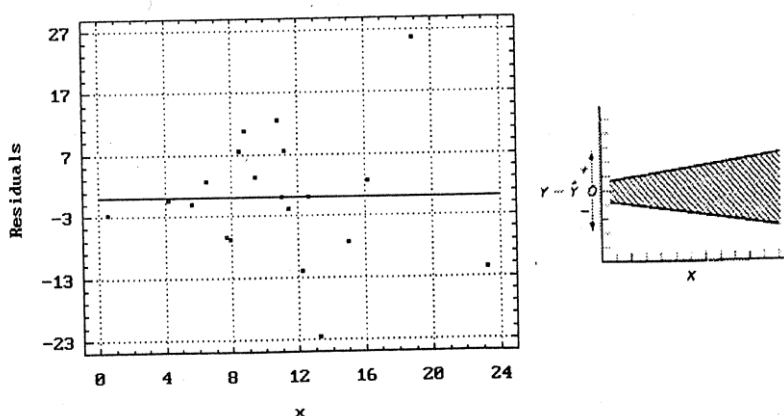
Obr. č. 2: Správně rozložené reziduály. Převzato z Lepše (1996).



Obr. č. 3: Asymetricky rozložené reziduály. Převzato z Lepše (1996).



Obr. č. 4: Heteroskedasticky rozložená data. Převzato z Lepše (1996).



Regrese není ideální metodou zpracování dat týkajících se SAM z důvodu rozlišování závislé a nezávislé proměnné ve sledovaném vztahu. Obě proměnné jsou totiž „na stejné úrovni“, a rozlišit závislou a nezávislou tudíž nelze. Je ovšem možné pokus koncipovat trochu jinak, tak jak to udělali Lu et al. (2010). Jako nezávislou proměnnou určili rozdíl SVL samice a samce a jako závislou proměnnou stanovili binomickou (nabývá hodnot 0 a 1) veličinu, která říká, zda se samci s danou samicí podařilo spárovat. V tom případě se již nejedná o lineární, ale o logistickou regresi.

Pokud chceme sledovat vliv více faktorů, než jen SVL, lze k analýze použít parciální korelace nebo mnohonásobné regrese (Lepš, 1996).

3. Diskuze

S výskytem asortativního párování podle velikosti to vůbec není tak jednoznačné, jak by se mohlo zdát. Nejprve je nutné si uvědomit, že k jeho výskytu dochází na základně více mechanismů. Explosivně a prodlouženě se rozmnožující druhy je z tohoto důvodu třeba zkoumat zvlášť, neboť u silně explozivních není prostor pro volbu, a pokud k asortativnímu párování dochází, je tomu na základě fyzických limitací. U druhů s prodlouženým rozmnožovacím obdobím se kromě volby ze strany samic (samci u většiny prozkoumaných druhů neprojevují znaky jakékoliv volby), která závisí na množství vložené energie do druhotného pohlavního znaku či sexuálního projevu (volání, velikost, či intenzita zbarvení ornamentu, ap.), se projevuje datum příchodu a délka pobytu (viz např. Eggert & Guyétant, 2003).

Vliv poměru pohlaví (OSR)

Fyzické limitace se projevují hlavně ve chvíli, kdy dojde k nějakému souboji. Přítomnost soubojů je tedy klíčová pro asortativní párování podle velikosti u explozivně se rozmnožujících druhů. Míra soubojů závisí na OSR a hustotě samců. Pravděpodobnost výskytu SAM tedy klesá s velikostí populace a hustotou jejího rozmístění v prostoru. Souboje jsou však důležité také u druhů s prodlouženým rozmnožovacím obdobím. V prvních dnech rozmnožovacího období dosahuje OSR nejvyšších hodnot (Elmberg, 1991; Kovář, 1999), což vyvíjí tlak na lepší sladění samců a samic v párech. Je tedy možné, že u některých populací žab, kde SAM nebylo prokázáno, dochází k nenáhodnému párování pouze ze začátku sezóny a později ustává. Korelace délek samců a samic v párech za celé období by nemusela být signifikantní, protože počet dnů s náhodným párováním převyšuje dny s párováním nenáhodným. Vysoké OSR je navíc z počátku způsobené malým množstvím přítomných samic, takže je logicky i malý počet asortativně spárovaných párů. Kompetici ovlivňuje také délka pobytu samice v rozmnožovací tůni před samotným pářením.

Vliv klimatických podmínek

Vliv na četnost soubojů samců, a tím na výskyt SAM, by mohla mít rovněž vzdálenost od rovníku a někdy i nadmořská výška biotopu. Jelikož jde o živočichy

s převážně noční aktivitou, budou mít jedinci ze severnějších populací díky kratším nocím méně času k soubojům (Arak, 1983). Početnost a hustota populace by mohla být také rozdílnými klimatickými podmínkami severních a jižních míst výskytů druhu. U některých druhů žab, jako např. ropuchy obecné a krátkonohé existuje závislost mezi polohou místa výskytu a rozpětím velikostí jedinců, případně jejich ročními přírůstky (Leskovar et al., 2006; Cvetković et al., 2008; Sinsch et al., 2010). Rozdíly mezi velikostmi samců jsou klíčové pro projev jak fyzických limitací páru, tak volby samce. Vzhledem ke snižující se variabilitě velikostí samců s postupem k severnější části výskytu druhu je rovněž redukována pravděpodobnost výskytu SAM. U severnějších oblastí výskytu se také ztrácí rozdíly mezi velikostmi samců a samic. Pár s ideální stabilitou amplexu vyžaduje určitou míru rozdílu SVL samce a samice, proto je takový stav pro výskyt SAM spíše negativní. Touto hypotézou by šlo částečně vysvětlit absenci SAM u Elmbergem (1987) zkoumaných populací z východního Švédska. Elmberg (1986 a 1987) pozoroval téměř nulovou početnost samčích soubojů ve švédských populacích skokana hnědého, které patří do nejsevernější části výskytu druhu, zatímco Vojar et al. (2007) v jižněji umístěné populaci souboje zaznamenali.

Úloha vokalizace při volbě partnera

U žab s prodlouženým pářicím obdobím hraje důležitou roli vokalizace samců, která je hlavní pomůckou samic při volbě partnera. S velikostí je silně korelována dominantní frekvence volání. V některých populacích volí samice na základě dominantní frekvence (např. Ryan, 1985 ex Sullivan et al., 1995 in Heatwole & Sullivan; Forester & Lykens, 1986 ex Sullivan et al., 1995 in Heatwole & Sullivan; Passmore et al., 1992 ex Sullivan et al., 1995 in Heatwole & Sullivan), v jiných se dominantní frekvencí neřídí (Sullivan, 1992), nebo se může uplatnit jiným způsobem. Na dominantní frekvenci totiž u některých populací závisí míra napadání ostatními samci, viz Davies a Halliday (1978), čili dominantní frekvence ovlivňuje párování jedinců pouze za přítomnosti silnější kompetice (vysokého OSR). Frekvence má také zřejmě viditelný vliv na rozhodování samic pouze při velikých rozdílech v SVL posuzovaných samců, jinak je zastíněna jinými preferovanými charakteristikami samčího volání, kterými jsou nejčastěji rychlosti opakování nebo délka volání. Rozhodnutí samice je tedy pravděpodobně formováno ne jednou, ale

kombinací několika charakteristik samčího volání, jejichž podíl na celkovém výsledku je často složité oddělit.

Metodologické nedostatky studia asortativního párování

Mezi nedostatky studií řadí Crespi (1989) vyjádření velikosti jedince jeho hmotností, která spíše poukazuje na jeho fyzický stav a ne vždy bývá s jeho délkou korelována. Podle některých autorů by bylo vhodnější u žab neposuzovat asortativní párování na základě velikosti těla, ale tukových zásob, protože lépe odrážejí preference samice. Bohužel patří analýza tukových zásob mezi destruktivní metody (jedince je nutné usmrtit), které nejsou, vzhledem ke stupni ohrožení obojživelníků, zcela vhodné (Elmberg, 1991; Eggert & Guyétant, 2003).

V některých studiích se za projev SAM považuje utvoření páru. Crespi (1989) ale zdůrazňuje, že k prokázání SAM je nutné, aby se jedinci opravdu pářili, čili aby u nich došlo k transportu spermatu. Jelikož se o SAM uvažuje jako o prostředku ke zlepšení fitness jedinců, tj. ke zvýšení počtu oplodněných vajíček ve snůšce, měly by být studie doplněny o část, která vyhodnocuje právě úspěšnost oplození vajíček. Doposud tomu tak nebývá.

Zajímavým faktem je, že většina zkoumaných studií (82 %) používala k vyhodnocení asortativity Pearsonovu korelaci, která jakožto parametrická metoda vyžaduje normální rozdělení a homoskedastičnost dat. Při asortativním párování způsobeným fyzickými limitacemi jedinců v párech jsou ale, jak bylo popsáno výše, data heteroskedastická. Autoři tuto skutečnost v potaz neberou. Neparametrická Spearmanova korelace byla použita pouze ve dvou studiích, u obou nebyla signifikantní (Elmberg, 1987, 1991).

4. Metodika pokusu v plánované diplomové práci

Asortativní párování je obecně vnímáno jako proces, který vede ke zlepšování fitness spárovaných jedinců. Ve studovaných pracích se však jejich autoři spokojují s pouhým (ne)prokázáním nenáhodného párování a na vliv takového chování na počet oplodněných vajec nepamatují. Překvapivě je tak sledován pouze určitý prostředek či způsob dosažení, ale empirická analýza příčiny již nikoliv. Autoři také často nerozlišují úspěšnou tvorbu páru a tvorbu páru doprovázenou vykladením a oplozením snůšky, jako to dělal např. Jones et al. (2002) ve své studii tarichy skvrnitě. Takový postup je ale chybný, jelikož je zde možnost, že později dojde k nahrazení původního partnera partnerem jiným skrze kompetici. Z těchto důvodů jsem se rozhodl zaměřit svou diplomovou práci na tuto problematiku s cílem napravení těchto metodických chyb a rozšíření poznatků o mechanismech, výskytu a významu SAM na základě manipulativního experimentu.

Cílem bude vyhodnocení vlivu kompetice a OSR na přítomnost asortativního párování podle velikosti a zároveň vliv jeho přítomnosti na počet oplodněných vajec. Získaná data budou rozdělena na kontrolu a vytěšňovací experiment a zvlášť testována na normalitu a heteroscedasticitu. Poté bude proveden test korelace (parametrický Pearsonův nebo neparametrický Spearmanův). Také bude vypočtena logistická regrese s účelem zjištění závislosti poměru SVL jedinců v páru a úspěšnosti párování. Nakonec bude provedena analýza variance počtu oplodněných vajec samci v jednotlivých kategoriích (parametrická ANOVA nebo neparametrický Kruskal-Wallisův test).

Výzkum bude probíhat v prostorách herpetologické stanice firmy NaturaServis, s. r. o. v Hradci Králové, se kterou je v tomto ohledu předjednaná spolupráce. Objektem zkoumání bude ropucha obecná, jelikož jde o druh žáby, který se v Čechách vyskytuje v porovnání s ostatními druhy, a to hlavně v době rozmnožování, v relativně hojném počtu, což usnadní sběr dostatečného počtu jedinců pro pokus. Vzhledem k tomu, že ropucha obecná je zvláště chráněným druhem (dle Přílohy č. 3 vyhlášky č. 395/1992 Sb. v kategorii „druh ohrožený“), bude pro sběr i následný pokus zažádáno u příslušného orgánu ochrany přírody o výjimku podle zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, v platném znění.

Je plánována ideální a minimalistická podoba experimentu (viz dále). V ideálním případě bude nutné odchytit 138 samců a 74 samic (k tomu cca 20–40 jedinců jako rezervu). Cílová lokalita či lokality budou upřesněny později. Po ukončení experimentu budou jak odchycení jedinci, tak jejich odchovaní metamorfovaní potomci navraceni na místo odchyty. Všichni jedinci zahrnutí do experimentu budou předem testováni na přítomnost chytridiomykózy, napadení jedinci budou z testu vyloučeni, vyléčeni (přípravek Intraconazol) a zdraví vráceni na lokalitu.

U odchycených jedinců bude zaznamenáno pohlaví, SVL měřené od špičky čenichu po kloaku se zaokrouhlením na nejbližší mm a hmotnost s přesností 0,1 g s pomocí digitálních vah. Dále budou ropuchy individuálně označeny pomocí elastomerů (VIE = visible implant elastomers) a uchovávány odděleně dle pohlaví ve dvou nádržích o rozměrech $4 \times 4 \times 1$ m (d × š × h).

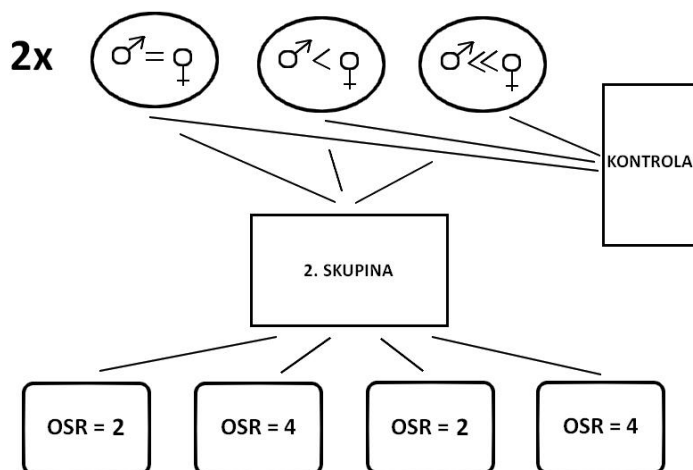
Experiment bude rozdělen na dvě části. První fáze manipulativního experimentu bude spočívat v rozdělení ropuch na tři skupiny (vždy po 8–12 opakováních, tj. párech, podle počtu zvířat k dispozici). U první skupiny dojde ke spárování samců a samic do tří kategorií párů podle rozdílu jejich SVL – u třetiny párů budou samci a samice přibližně stejně velcí, u další třetiny budou samci o něco menší než samice a u poslední třetiny budou samci mnohem menší než samice. Přesné rozdíly mezi velikostmi jedinců v páru budou pro každou kategorii stanoveny až na základě rozptylu SVL odchycených jedinců. Takto rozděleným párům, umístěným ve faunaboxech o velikosti cca $0,8 \times 0,4 \times 0,5$ m, bude ponechán potřebný čas k vytvoření amplexu. Po oplodnění snůšky bude každý jedinec přemístěn zpět do počáteční nádrže. Tato skupina poslouží jako kontrola.

U druhé skupiny se bude postupovat stejným způsobem (tj. páry budou vytvořeny na základě stejného mechanismu rozdílů jejich délek). Páry budou ovšem ještě před kladením vajec umístěny do nádrží o rozměrech $1,4 \times 0,7 \times 0,45$ m (d × š × h) s přítomností dalších samců tak, aby zde byly vytvořeny rozdílné hodnoty OSR. Plánována je simulace nízkého OSR (hodnota dva) a vyššího OSR (čtyři), vždy s opakováními. Původní páry budou tedy vystaveny pokusům volných samců o vytěsnění samce z páru. Toto chování bude pečlivě monitorováno a nahráváno digitální HD kamerou a aktérům bude dán prostor i na opakované vytěsňování. Pár bude považován za finální, pokud nedojde ke změně partnera po dobu nejméně

15 minut. Poté budou konečné páry přemístěny do faunaboxů k vykladení a následovně do původních nádrží. Grafický návrh pokusu je k vidění na Obr. č. 5.

Obr. č. 5: Návrh pokusu na SAM

OSR – poměr počtu samic ku počtu samců



5. Závěr

Asortativní párování podle velikosti (SAM, korelace velikostí samců a samic v páru) je velmi zajímavý projev epigamního chování, který byl intenzivně zkoumán v 80. a 90. letech, ale z nepochopitelných důvodů se od výzkumu upustilo. Výsledky tak zůstaly „na půli cesty“, což platí hlavně pro obojživelníky. Nebyl např. testován samotný předpokládaný význam assortativního párování, tedy zdali zvyšuje fitness, resp. míru oplodnění vajec. Současně při studiu tohoto jevu docházelo k metodickým pochybením. Cílem předkládané bakalářské práce bylo vyhotovení rešerše věnované assortativnímu párování obojživelníků a provedení kritického zhodnocení dosud publikovaných prací. Na základě studia dostupných prací považuji za nejvýznamnější následující aspekty:

- SAM není zkoumáno se stejnou intenzitou u všech taxonů, studie chybí (pomineme-li červory) hlavně u ocasatých obojživelníků.
- Převažují observační studie, chybí manipulativní experimenty.
- Neexistuje společná metodika provedení experimentů.
- Dochází k chybnému statistickému zpracování dat, např. nevhodné použití parametrických testů u dat s narušenými předpoklady.

Dle výše uvedeného navrhuji, aby práce sledující assortativní párování splňovaly následující podmínky:

- Přednostně by se měly zkoumat populace s prodlouženým rozmnožovacím obdobím (působení samičí volby, kompetice i různého data příchodu)
- Sexuálně aktivní část populace musí být dostatečně početná (ideálně více než 40 párů)
- Zkoumané populace by ideálně měly mít vysoké OSR (poměr samců a samic) a taková hustotu, aby si jedinci mohli fyzicky konkurovat a zároveň byla zachována samičí volba.
- Měla by být dostatečná variabilita velikostí jedinců, čili dostatečné rozpětí délek samců a samic.
- Ve většině observačních studií bude nejspíše nutné užít neparametrických testů.

- Studie by měly být doplněné o výzkum úspěšnosti oplodnění.

Součástí mé bakalářské práce je plán pokusu navazující diplomové práce, který se zaměří na sledování významu SAM (míru oplodnění) a bude se snažit předejít metodickým pochybením.

6. Přehled literatury a použitých zdrojů

- ABLE D. J., 1999. Scramble competition selects for greater tailfin size in male red-spotted newts (*Amphibia: Salamandridae*). *Behav Ecol Sociobiol* 46: 423–428.
- ARAK A., 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In: BATESON P. [ed.]: *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge: 181–210.
- ARNOLD S. J., 1977. The evolution of courtship behavior in New World salamanders with some comments on Old World salamandrids. In: TAYLOR D. H. & GUTTMAN S. I. [eds]: *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York: 141–183.
- BACKWELL P. R. Y. & JENNIONS M. D., 1993. Mate choice in the Neotropical frog, *Hyla ebraccata*: sexual selection, mate recognition and signal selection. *Anim Behav*, Volume 45, Issue 6: 1248–1250.
- BARUŠ V. & OLIVA O., 1992. Fauna ČSFR: Obojživelníci Amphibia. *Academia, Praha*, 338 s.
- BASOLO A. L., 2004. Variation between and within the sexes in body size preferences. *Anim Behav*, Volume 68, Issue 1: 75–82.
- BEARHOP S., FIEDLER W., FURNESS R. W., VOTIER S. C., WALDRON S., NEWTON J. BOWEN G. J., BERTHOLD P. & FARNSWORTH K., 2005. Assortative Mating as a Mechanism for Rapid Evolution of a Migratory Divide. *Science*, Volume 310, Issue 21: 502–504.
- BEE M. A. & GERHARDT H. C., 2001. Neighbour-stranger discrimination by territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*): I. Acoustic basis. *Anim Behav*, Volume 62, Issue 6: 1129–1140.
- BEE M. A., KOZICH C. E., BLACKWELL K. J. & GERHARDT H. C., 2001. Individual Variation in Advertisement Calls of Territorial Male Green Frogs, *Rana clamitans*: Implications for Individual Discrimination. *Ethology* 107: 65–84.
- BEECHING S. C. & HOPP A. B., 1999. Male mate preference and size-assortative pairing in the convict cichlid. *J Fish Biol* 55: 1001–1008.
- BEELER A. E., RAUTER C. M. & MOORE A. J., 2002. Mate discrimination by females in the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*: the influence of male size on attractiveness to females. *Ecol Entomol* 27: 1–6.
- BIERBACH D., SCHULTE M., HERRMANN N., TOBLER M., STADLER S., JUNG C. T., KUNKEL B., RIESCH R., KLAUS S., ZIEGE M., INDY J. R., RODRIGUEZ L. A. & PLATH M., 2011. Predator-induced changes of female mating preferences: innate and experiential effects. *BMC Evol Biol* 11: 190.
- BOGART J. P., BARTOSZEK J., NOBLE D. W. A. & BI K., 2009. Sex in unisexual salamanders: discovery of a new sperm donor with ancient affinities. *Heredity*, Volume 103, Issue 6: 483–493.
- BOLAND C. R. J., DOUBLE M. C. & BAKER G. B., 2004. Assortative mating by tail streamer length in Red-tailed Tropicbirds *Phaethon rubricauda* breeding in the Coral Sea. *Ibis* 146: 687–690.
- BORTOLOTTI G. R. & IKO W. M., 1992. Non-random pairing in American kestrels: mate choice versus intra-sexual competition. *Anim Behav*, Volume 44, Issue 5: 811–821.
- BROWN W. D., 1990. Size-assortative mating in the blister beetle *Lytta magister* (Coleoptera: Meloidae) is due to male and female preference for larger mates. *Anim Behav*, Volume 40, Issue 5: 901–909.
- COYNE J. A., 1992. Genetics and Speciation. *Nature*, Volume 355, Issue 6: 511–515.
- CRESPI B. J., 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Anim Behav* 38: 980–1000.

- CRUZAN M. B. & ARNOLD M. L., 1994. Assortative mating and natural selection in an Iris hybrid zone. *Evolution* 48: 1946–1958.
- CVETKOVIĆ D., TOMAŠEVIĆ N., FICETOLA G. F., CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ J. & MIAUD C., 2008. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *J Zool Syst Evol Res*, Volume 47, Issue 2: 171–180.
- DAUNT F., MONAGHAN P., WANLESS S. & HARRIS M. P., 2003. Sexual ornament size and breeding performance in female and male European Shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis* 145: 54–60.
- DAVIES N. B. & HALLIDAY T. R., 1977. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature*, Volume 269, Issue 1: 56–58.
- DAVIES N. B. & HALLIDAY T. R., 1978. Deep croaks and fighting assesment in toads *Bufo Bufo*. *Nature*, Vol. 274, No. 5672: 683–685.
- DEL CASTILLO R. C., NÚÑEZ-FARFÁN J. & CANO-SANTANA Z., 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in Central Mexico. *Ecol Entomol*, Volume 24, Issue 2: 146–155.
- DUELLMAN W. & TRUEB L., 1994. Biology of Amphibians. Second Edition. *The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London*, 670s.
- EGGERT C. & GUYÉTANT R., 2003. Reproductive behaviour of spadefoot toads (*Pelobates fuscus*): daily sex ratios and males' tactics, ages, and physical condition. *Can J Zool* 81: 46–51.
- ELMBERG J., 1986. Apparent lack of territoriality during the breeding season in a boreal population of common frogs *Rana temporaria* L. *Herpetol J*, Volume 1: 81–85.
- ELMBERG J., 1987. Random mating in a boreal population of European common frogs *Rana temporaria*. *Holarctic Ecol* 10: 193–195.
- ELMBERG J., 1991. Factors affecting male yearly mating succes in the common frog, *Rana temporaria*. *Behav Ecol Sociobiol* 28: 125–131.
- FERRER M. & PENTERIANI V., 2003. A process of pair formation leading to assortative mating: passive age-assortative mating by habitat heterogeneity. *Anim Behav*, Volume 66, Issue 1: 137–143.
- FREEBERG T. M., 1996. Assortative mating in captive cowbirds is predicted by social experience. *Anim Behav*, Volume 52, Issue 6: 1129–1142.
- GABOR C. R. & HALLIDAY T. R., 1997. Sequential mate choice by multiply mating smooth newts: females become more choosy. *Behav Ecol*, Volume 8, Issue 2: 162–166.
- GERHARDT H. C., DYSON M. L., TANNER S. D. & MURPHY C. G., 1994. Female treefrogs do not avoid heterospecific calls as they approach conspecific calls: implications for mechanisms of mate choice. *Anim Behav*, Volume 41, Issue 6: 1323–1332.
- GOPURENKO D., WILLIAMS R. N., MCCORMICK C. R. & DEWOODY A., 2006. Insights into the mating habits of the tiger salamander (*Ambystoma tigrinum tigrinum*) as revealed by genetic parentage analyses. *Mol Ecol* 15: 1917–1928.
- GRANT P. R. & GRANT B. R., 1997. Hybridization, sexual imprinting, and mate choice. *Am Nat* 149: 1–28.
- HAN C. S., JABLONSKI P. G., KIM B. & PARK F. C., 2010. Size-assortative mating and sexual size dimorphism are predictable from simple mechanics of mate-grasping behavior. *BMC Evol Biol* 10: 359.
- HARRARI A. R., HANDLER A. M. & LANDOLT P. J., 1999. Size-assortative mating, male choice and female choice in the curculionid beetle *Diaprepes abbreviatus*. *Anim Behav* 58: 1191–1200.
- HASUMI M., 1994. Reproductive behavior of the salamander *Hynobius nigrescens*: monopoly of egg sacs during scramble competition. *J Herpetol*, Volume 28, Issue 2: 264–267.
- HETTYEY A., HERCZEG G., LAURILA A., CROCHET P. A. & MERILÄ J., 2009. Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male Moor Frogs (*Rana arvalis*). *Amphibia-Reptilia* 30: 37–43.

- HÖGLUND J. & ROBERTSON J. G. M., 1986. Random mating by size in a population of common toads (*Bufo bufo*). *Amphibia-Reptilia* 8: 321–330.
- HÖGLUND J. & SÄTERBERG L., 1989. Sexual selection in common toads: correlates with age and body size. *J Evol Biol* 2: 367–372.
- CHEN W., ZHANG L. & LU X., 2012. Pairs during hibernation in a temperate frog: an unusual male mating strategy among anurans. *J Ethol*, Volume 30, Issue 1: 15–21.
- CHERRY M. I., 1993. Sexual selection in the raucous toad, *Bufo rangeri*. *Anim Behav*, Volume 45, Issue 2: 359–373.
- JAEGER R. G. & SCHWARZ J. K., 1991. Gradational threat postures by the red-backed salamander. *J Herpetol* 25: 112–114.
- JANZEN F. J. & BRODIE E. D. III., 1989. Tall tails and sexy males: sexual behaviour of rough-skinned newts (*Taricha granulosa*) in a natural breeding pond. *Copeia* 4: 1068–1071.
- JONES A. G., ARGUELLO J. R. & ARNOLD S. J., 2002. Validation of Bateman's principles: a genetic study of sexual selection and mating patterns in the rough-skinned newt. *P Roy Soc Lond B Bio* 269: 2533–2539.
- KOVÁŘ R., 1999. Reprodukční strategie ropuchy obecné *Bufo bufo*. *Disertační práce*, Dep.: *Katedra ekologie FŽP ČZU v Praze*. *Nepublikováno*.
- KRUPA J. J., 1994. Breeding biology of the Great Plains toad in Oklahoma. *J Herpetol* 28: 217–224.
- LEE J. H. & PARK D. S., 2009. Effects of body size, operational sex ratio, and age on pairing by the Asian toad, *Bufo stejnegeri*. *Zool Stud* 48: 334–342.
- LEPŠ J., 1996. *Biostatistika. Jihočeská univerzita, České Budějovice*, 166 s.
- LESKOVAR C., OROMI N., SANUY D. & SINSCH U., 2006. Demographic life history traits of reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*) vary between northern and southern latitudes. *Amphibia-Reptilia*, Volume 27, Issue 3: 365–375.
- LEWONTIN R., KIRK D. & CROW J., 1968. Selective mating, assortative mating, and inbreeding: definitions and implications. *Eugenics Quart* 15: 141–143.
- LSTIBŮREK M., MULLIN T., MACKAY T. & LI B., 2005. Positive Assortative Mating With Family Size as a Function of Predicted Parental Breeding Values. *Genetics*, Volume 171, Issue 3: 1311–1320.
- LU X., CHEN W., ZHANG L. & MA X., 2010. Mechanical constraint on size-assortative pairing success in a temperate frog: An experimental approach. *Behav Proc* 85: 181–184.
- LU X., MA X. Y., LI Y. & FAN L. Q., 2009. Breeding behavior and mating system in relation to body size in *Rana chensinensis*, from northern China. *J Ethol*, Volume 27, Issue 3: 391–400.
- LUCAS J. R., HOWARD R. D. & PALMER J. G., 1996. Callers and satellites: Chorus behaviour in anurans as a stochastic dynamic game. *Anim Behav*, Volume 51, Issue 3: 501–518.
- MARCO A., KIESECKER J. M., CHIVERS D. P. & BLAUSTEIN A. R., 1998. Sex recognition and mate choice by male western toads, *Bufo boreas*. *Anim Behav*, Volume 55, Issue 6: 1631–1635.
- MARSH D. M. & TRENHAM P. C., 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conserv Biol* 15: 40–49.
- MARSH D. M., 2001. Fluctuation in amphibian populations: a meta-analysis. *Biol Conserv* 101: 327–335.
- MCCAULEY S. J., BOUCHARD S. S., FARINA B. J., ISVARAN K., QUADER S., WOOD D. W. & MARY C. M. ST., 2000. Energetic dynamics and anuran breeding phenology: Insights from a dynamic game. *Behav Ecol* 11: 429–436.
- MONTEIRO L. R. & FURNESS R. W., 1998. Speciation through temporal segregation of Madeiran storm petrel (*Oceanodroma castro*) populations in the Azores? *Philos T Roy Soc B* 353: 945–953.
- MURPHY C. G. & GERHARDT H. C., 1996. Evaluating the design of mate-choice experiments: the effect of amplexus on mate choice by female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*. *Anim Behav*, Volume 51, Issue 4: 881–890.

- OTRONEN M., 1997. *Mating behaviour and sexual size dimorphism in Scathophaga inquinata*. *Ann Zool Fenn* 34: 241–246.
- PARK S. R., PARK D. S. & YANG S. Y., 1996. Courtship, fighting behaviors and sexual dimorphism of the salamander, *Hynobius leechii*. *Korean J Zool* 39: 437–446.
- PECHMANN J. H., SCHOTT D. E., SEMLITSCH R. D., CALDWELL J. P., VITT L. J. & GIBBONS J. W., 1991. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253: 892–895.
- PRADERIO M. J. & ROBINSON M. D., 1990. Reproduction in the toad *Colostethus trinitatus* (*Anura: Dendrobatidae*) in a northern Venezuela seasonal environment. *J Trop Ecol* 6: 333–341.
- RODRIGUES D. J., UETANABARO M. & LOPES F. S., 2005. Reproductive patterns of *Trachycephalus venulosus* (Laurenti, 1768) and *Scinax fuscovarius* (Lutz, 1925) from the Cerrado, Central Brazil. *J Nat Hist* 39: 3217–3226.
- SINSCH U., MARANGONI F., OROMI N., LESKOVAR C., SANUY D. & TEJEDO M., 2010. Proximate mechanisms determining size variability in natterjack toads. *J Zool*, Volume 281, Issue 4: 272–281.
- SOM C., ANHOLT B. R. & REYER H. U., 2000. The Effect of Assortative Mating on the Coexistence of a Hybridogenetic Waterfrog and Its Sexual Host. *Am Nat*, Volume 156, Issue 1: 34–46.
- SULLIVAN B. K., 1992. Sexual selection in the American Toad (*Bufo americanus*). *Copeia* 1: 1–7.
- SULLIVAN B. K., RYAN M. J. & VERRELL P. A., 1995. Female choice and mating system structure. In: HEATWOLE H. & SULLIVAN B. K. [eds]: *Amphibian Biology, Volume 2: Social Behaviour*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW: 469–517.
- TAKAHASHI M. K., TAKAHASHI Y. Y. & PARRIS M. J., 2010. On the role of sexual selection in ecological divergence: a test of body-size assortative mating in the eastern newt *Notophthalmus viridescens*. *Biol J Linn Soc* 101: 884–897.
- VOJAR J., PUŠ V., KOPECKÝ O. & ŠÁLEK M., 2007. The effect of sex ratio and mate availability on size-assortative mating in explosively breeding anurans. Dep.: *Katedra ekologie FŽP ČZU v Praze*. *Nepublikováno*.
- VYHLÁŠKA č. 395/1992 Sb, kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, v platném znění.
- WARBECK A. & PARZEFALL J., 2001. Mate recognition via waterborne chemical cues in the viviparous caecilian *Typhlonectes natans* (Amphibia: Gymnophiona). In: MARCHLEWSKA-KOJ A., LEPRI J. J. & MÜLLER-SCHWARZE D. [eds]: *Chemical signals in vertebrates 9*. Kluwer Academic/Plenum, New York: 263–268.
- WELLS K. D., 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim Behav*, Volume 25, Issue 3: 666–693.
- WELLS K.D., 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, IL, 1400 s.
- ZÁKON č. 114 / 1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, v platném znění.

7. Přílohy

Příloha č. 1: Habitaty některých známých skupin žab.

* nemusí být monofyletické

Čeleď	Hlavní habitat	Vedlejší habitat
<i>Arthroleptidae</i>	pozemní	nízká vegetace
<i>Astylosternidae</i>	břehový	pozemní
<i>Bufo</i>	pozemní	podzemní, stromový, břehový
<i>Centrolenidae</i>	stromový	břehový
<i>Dendrobatidae</i>	pozemní	nízká vegetace, stromový, břehový
<i>Hemiphractinae</i> *	stromový	pozemní
<i>Hylidae</i>		
<i>Hylinae</i>	stromový	nízká vegetace, podzemní, břehový, vodní
<i>Pelodyadinae</i>	stromový	nízká vegetace, pozemní, podzemní, polovodní
<i>Phyllomedusinae</i>	stromový	pozemní
<i>Hyperoliidae</i> *	stromový	nízká vegetace, pozemní, břehový, podzemní
<i>Leptodactylidae</i> *		
<i>Ceratophryinae</i>	pozemní	podzemní
<i>Cycloramphinae</i>	břehový	
<i>Eleutherodactylinae</i>	pozemní	nízká vegetace, stromový, podzemní
<i>Leptodactylinae</i>	pozemní	podzemní, břehový, vodní
<i>Telmatobiinae</i>		
<i>Alsodini</i>	pozemní	polovodní, podzemní
<i>Telmatobiini</i>	polovodní	vodní, pozemní
<i>Mantellidae</i>	pozemní	nízká vegetace, stromový, podzemní
<i>Megophryidae</i>	pozemní	podzemní, břehový
<i>Microhylidae</i>		
<i>Asterophryinae</i>	pozemní	podzemní
<i>Brevicipitinae</i>	podzemní	pozemní
<i>Cophylinae</i>	pozemní	stromový, nízká vegetace, podzemní
<i>Dyscophinae</i>	pozemní	podzemní
<i>Genyophryinae</i>	pozemní	stromový, nízká vegetace, podzemní, břehový
<i>Microhylinae</i>	pozemní	podzemní
<i>Scaphiophryinae</i>	pozemní	podzemní
<i>Myobatrachidae</i> *		
<i>Limnodynastinae</i>	pozemní	podzemní, břehový
<i>Myobatrachinae</i>	pozemní	podzemní, břehový
<i>Pelobatidae</i>	podzemní	pozemní
<i>Pelodytidae</i>	pozemní	podzemní
<i>Petropedetidae</i>	pozemní	břehový, vodní
<i>Ranidae</i> *	polovodní, pozemní	podzemní, vodní, nízká vegetace
<i>Rhacophoridae</i>	stromový	nízká vegetace, pozemní, břehový

Zdroj: Wells (2007)

Příloha č. 2a: Přehled rozmnožovacích modů podle Duellmana a Trueb.

* místo kladení snůšky neznámé

I. Akvatická vejce

A. Vejce uložena ve vodě

1. Vejce a pulci přijímající potravu ve stojatých vodách
2. Vejce a pulci přijímající potravu v tekoucích vodách
3. Vejce a raná larvální stádia v nádržích, pulci přijímající potravu po záplavách ve stojatých i tekoucích vodách
4. Vejce a pulci přijímající potravu v dendrotelmách a fytotelmách
5. Vejce a pulci nepřijímající potravu v efemerních nádržích
6. Vejce a pulci nepřijímající potravu v dendrotelmách a fytotelmách
7. Vejce spolknuta a pulci se vyvíjí v břiše samice*

B. Vejce v pěnovém hnízdě

8. Plovoucí pěnové hnízdo a pulci přijímající potravu ve stojatých vodách
9. Pěnové hnízdo ve stojatých a pulci přijímající potravu v tekoucích vodách

C. Vejce zasazena na hřbetě samice

10. Z vajec se líhnou pulci
11. Z vajec se líhnou žabky

II. Terrestrická vejce a vejce na vegetaci

D. Vejce na zemi a v norách

12. Vejce a čerstvě vylíhlí pulci ve vyhrabaných hnízdech, pulci přijímající potravu po záplavách ve stojatých i tekoucích vodách
13. Vejce na zemi nebo kamenech nad vodní plochou, příp. v terénních depresích nebo vyhrabaných hnízdech, pulci se přesouvají do vody
14. Z vajec se líhnou pulci přijímající potravu, ty přenáší dospělci do vody
15. Z vajec se líhnou pulci nepřijímající potravu, vývoj dokončují v hnízdě
16. Z vajec se líhnou pulci nepřijímající potravu, vývoj dokončují na dospělci
17. Z vajec se líhnou žabky

E. Vejce na stromech

18. Z vajec se líhnou pulci, padají do tekoucích a stojatých vod
19. Z vajec se líhnou pulci, padají do vodou naplněných dendrotelm
20. Z vajec se líhnou žabky

F. Vejce v pěnovém hnízdě

21. Hnízdo v noře, pulci přijímající potravu po záplavách ve stojatých i tekoucích vodách
22. Hnízdo v noře, pulci nepřijímající potravu dokončují vývoj ve hnízdě
23. Hnízdo na stromě, líhnoucí se pulci padají do vody

G. Vejce nošené dospělcem

24. Vejce nošené na nohách samce, pulci přijímající potravu ve stojatých vodách
25. Vejce nošené na hřbetě samice, pulci přijímající potravu ve stojatých vodách
26. Vejce nošené na hřbetě samice, pulci nepřijímající potravu na bromeliovitých rostlinách
27. Vejce nošené na hřbetě samice, líhnou se žabky

III. Vejce uložena ve vejcovodech

H. 28. Ovoviviparní

I. 29. Viviparní

Zdroj: Duellman & Trueb (1994)

Příloha č.2b: Taxonomická diverzita rozmnožovacích modů podle Duellmana a Trueb.

Mody	<i>Lelopeltmatidae</i>	<i>Discoglossidae</i>	<i>Rhinophrynidae</i>	<i>Pipidae</i>	<i>Pelobatidae</i>	<i>Pelodytidae</i>	<i>Myobatrachidae</i>	<i>Sooglossidae</i>	<i>Heleophrynidae</i>	<i>Leptodactylidae</i>	<i>Bufo</i>	<i>Brachycephalidae</i>	<i>Rhinodermatidae</i>	<i>Pseudidae</i>	<i>Hylidae</i>	<i>Centrolenidae</i>	<i>Dendrobatidae</i>	<i>Ranidae</i>	<i>Rhacophoridae</i>	<i>Hyperoliidae</i>	<i>Microhylidae</i>	Σ
1	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	1
2	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	3
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	3
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
7	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
8	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	3
9	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
10	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
11	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
12	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	3
13	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	4
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	4
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	4
16	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	3
17	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	?	-	-	-	-	-	+	+	-	+	9
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	6
19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	2
20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	2
21	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	3
22	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	4
23	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	2
24	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
30	2	2	1	3	2	1	1	2	2	1	9	1	2	1	8	1	1	9	8	6	5	

Zdroj: Duellman & Trueb (1994)

Příloha č.3: Vztah charakteristik volání a úspěšnosti páření některých žab.

RO – rychlost opakování volání

DF – dominantní frekvence

D – délka volání

FI – frekvence zvukových impulsů

SVL – délka těla měřená od čenichů po pohlavní otvor

Taxon	Charakteristika volání	Úspěšnost páření	Preference samice	Zdroj
BUFONIDAE				
<i>Bufo americanus</i>	RO, DF, D	žádný vztah	vyšší RO, D	1
<i>Bufo calamita</i>	RO, DF, hlasitost	korelace s RO, DF, hlasitostí a SVL samce	vyšší RO	2
<i>Bufo rangeri</i>	RO, DF, D	korelace s RO	vyšší RO	3
<i>Bufo valliceps</i>	RO, DF, D	žádný vztah	vyšší RO, D	4
<i>Bufo woodhousii</i>	RO, DF	korelace s RO	vyšší RO	5
HYLIDAE				
<i>Hyla chrysoscelis</i>	DF	korelace se SVL samce	vyšší RO, nižší DF	6
<i>Hyla cinerea</i>	DF	žádný vztah	vyšší RO, střední DF	7
<i>Hyla versicolor</i>	RO, DF, D, FI	žádný vztah	vyšší RO, D	8
<i>Pseudacris crucifer</i>	DF	žádný vztah	střední – nízká DF	9
LEPTODACTYLIDAE				
<i>Eleutherodactylus coqui</i>	RO	korelace s RO	vyšší RO	10
<i>Physalaemus pustulosus</i>	DF	korelace se SVL samce	nižší DF	11
MYOBATRACHIDAE				
<i>Uperoleia laevigata</i>	DF	korelace s SVL samce	DF odpovídající ideální velikosti samce	12
HYPEROLIDAE				
<i>Hyperolius marmoratus</i>	RO, DF	korelace s RO	vyšší RO, nižší DF	13

Pozn.: Následující zdroje pochází z citace Sullivan et al. (1995) in Heatwole & Sullivan.

1 – Sullivan (1992); 2 – Arak (1988); 3 – Cherry (1993); 4 – Wagner & Sullivan, nepubl.; 5 – Sullivan (1983); 6 – Morris (1989); 7 – Gerhardt et al. (1987); 8 – Sullivan & Hinshaw (1992); 9 – Forester & Lykens (1986); 10 – Lopez & Narins (1991); 11 – Ryan (1985); 12 – Robertson (1986); 13 – Passmore et al. (1992).

Zdroj: Sullivan et al. (1995) in Heatwole & Sullivan

Příloha č. 4a: Studie SAM čeledi Ranidae

Druh	Cíl	Popis pokusu	Způsob zpracování dat	Výsledky	Citace
<i>Rana chensinensis</i>	Zkoumání SAM	<i>In situ</i> , sběr a vyhodnocení již spárovaných jedinců	Pearsonova korelace	Lok. A, 2006 ($y = 0,42x + 21,45$, $r = 0,73$, $n = 34$, $P < 0,001$); Lok. A, 2007 ($y = 0,26x + 29,53$, $r = 0,44$, $n = 283$, $P < 0,001$); Lok. B, 2006 ($y = 0,43x + 23,57$, $r = 0,56$, $n = 52$, $P < 0,001$); Lok. C, 2003 ($y = 0,30x + 28,35$, $r = 0,26$, $n = 84$, $P = 0,019$); Lok. C, 2007 ($y = 0,29x + 29,94$, $r = 0,39$, $n = 174$, $P < 0,001$).	Lu et al. (2009)
<i>Rana chensinensis</i>	Zkoumání SAM párů v období páření a hibernace	<i>In situ</i> , sběr a vyhodnocení již spárovaných jedinců	Pearsonova korelace	Přítčí období, rok 1 ($r = 0,56$, $n = 52$, $P < 0,001$) Období hibernace, rok 1 ($r = 0,64$, $n = 42$, $P < 0,001$) Období hibernace, rok 2 ($r = 0,41$, $n = 75$, $P < 0,001$)	Chen et al. (2012)
<i>Rana temporaria</i>	Zkoumání SAM	<i>In situ</i> , sběr a vyhodnocení již spárovaných jedinců	Spearmanova korelace	SVL ($r = 0,043$, $n = 31$, $p > 0,05$, $df = 29$) Délka zadních končetin ($r = 0,080$, $n = 31$, $p > 0,05$, $df = 29$)	Elmberg (1987)
<i>Rana temporaria</i>	Zkoumání SAM a opakovaného páření	<i>Ex situ</i> , manipulativní experiment za proměnlivého OSR a hustoty	Spearmanova korelace	OSR=4, 30-51 samečů/m2 ($r = -0,017$, $n = 49$, $p > 0,5$) OSR=4, 13-21 samečů/m2 ($r = -0,055$, $n = 54$, $p > 0,5$) OSR=1, 4-6 samečů/m2 ($r = 0,065$, $n = 23$, $p > 0,5$)	Elmberg (1991)
<i>Rana temporaria</i>	Zkoumání SAM	<i>In situ</i> , sběr a vyhodnocení již spárovaných jedinců <i>In situ</i> , sběr a vyhodnocení již spárovaných jedinců	Pearsonova korelace	1. den hlavního rozm. sezóny ($r = 0,34$, $n = 41$, $p = 0,029$) 2. den hlavního rozm. sezóny ($r = 0,11$, $n = 62$, $p = 0,39$) 3. den hlavního rozm. sezóny ($r = 0,36$, $n = 75$, $p = 0,001$) 4. den hlavního rozm. sezóny ($r = 0,50$, $n = 39$, $p = 0,001$) <i>In situ</i> ($r = -0,218$, $n = 32$, $p = 0,23$)	Vojar et al. (2007)
<i>Rana dalmatina</i>	Zkoumání SAM a volby	<i>Ex situ</i> , manipulativní experiment – samčí volba mezi dvěma samicemi	Pearsonova korelace	<i>Ex situ</i> (všichni samci: $r = -0,038$, $n = 33$, $p = 0,84$; malí samci: $r = 0,071$, $n = 17$, $p = 0,79$; velcí samci: $r = -0,257$, $n = 16$, $p = 0,34$)	Hettley et al. (2005)

Příloha č. 4b: Studie SAM čeledi Bufonidae

Druh	Cíl	Popis pokusu	Způsob zpracování dat	Výsledky	Citace
<i>Bufo bufo</i>	Zkoumání SAM	In situ, sběr a vyhodnocení již spárováných jedinců	Pearsonova korelace	1. den hlavní roznm. sezóny (r = 0,22, n = 16, p = 0,41) 2. den hlavní roznm. sezóny (r = 0,12, n = 87, p = 0,28) 3. den hlavní roznm. sezóny (r = 0,17, n = 48, p = 0,24) 4. den hlavní roznm. sezóny (r = 0,21, n = 58, p = 0,11) 5. den hlavní roznm. sezóny (r = 0,14, n = 67, p = 0,27) 6. den hlavní roznm. sezóny (r = 0,23, n = 33, p = 0,21)	Vojar et al. (2007)
<i>Bufo bufo</i>	Zkoumání SAM	In situ, sběr a vyhodnocení již spárováných jedinců	Pearsonova korelace	Před začátkem rozmnožování (r = 0,094, n = 32, p > 0,5; r = 0,299, n = 26, p > 0,5) Po začátku rozmnožování (r = 0,567, n = 16, p < 0,05)	Davies & Halliday (1977)
<i>Bufo bufo</i>	Zkoumání SAM	In situ, sběr a vyhodnocení párů zformovaných před vstupem do vody	Pearsonova korelace	1. rok (r = 0,1814, n = 128, p < 0,05) 2. rok (r = 0,1233, n = 127, p > 0,05) 3. rok (r = 0,0872, n = 118, p > 0,05)	Kovář (1999)
<i>Bufo boreas</i>	Zkoumání SAM a volby	In situ, sběr a vyhodnocení párů zformovaných před vstupem do vody	Pearsonova korelace	Všechny roky dohromady (r = 0,2010, n = 373, p < 0,01) r = 0,512, n = 104, p < 0,001	Marco et al. (1998)
<i>Bufo stejnegeri</i>	Zkoumání SAM a velikostí samců v páru za proměnlivého OSR	In situ, sběr a vyhodnocení párů zformovaných před vstupem do vody	Pearsonova korelace	Lok. A, prosinec, OSR = 2,75 (r = 0,215, n = 96, p = 0,036) Lok. A, březen, OSR = 1,96 (r = 0,322, n = 26, p = 0,108) Lok. B, leden, OSR = 1,85 (r = 0,265, n = 33, p = 0,136) Lok. B, březen, OSR = 4,1 (r = 0,350, n = 30, p = 0,058)	Lee & Park (2009)