

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra zoologie a rybářství



Potravní ekologie evropských čolků, se zaměřením na rod *Ichthyosaura*

Bakalářská práce

Autor práce: Karel Novák

Vedoucí práce: Mgr. Oldřich Kopecký, Ph.D.

©2015 ČZU v Praze

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Potravní ekologie evropských čolků, se zaměřením na rod *Ichthyosaura*, vypracoval samostatně pod vedením školitele Mgr. Oldřicha Kopeckého, Ph.D., a použil jen pramenů, které cituji a uvádím v příložené bibliografii.

V Brandýse nad Labem dne 6. 4. 2015.

podpis

Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval svému školiteli Mgr. Oldřichu Kopeckému, Ph.D., za pozitivní motivaci a veškerou pozornost, kterou vedení mé práce věnoval. Dále bych chtěl velmi poděkovat svým rodičům za stálou podporu během studia.

Potravní ekologie evropských čolků, se zaměřením na rod *Ichthyosaura*

Feeding ecology of European newts, with focus on genus *Ichthyosaura*

Souhrn

Znalost potravní ekologie evropských čolků je důležitá pro naše pochopení ekologie ektotermních predátorů a vztahů mezi organismy jak v terestrickém, tak v akvatickém prostředí. Způsob života čolků je dvoufázový, s rozmnožováním odehrávajícím se ve vodních nádržích, a zbytkem sezóny, který čolci obvykle tráví v terestrickém prostředí s hibernací během zimního období. Jejich rozmnožování je ve srovnání s explozivním rozmnožováním některých obojživelníků tzv. prodloužené, trvající obvykle kolem dvou měsíců, přičemž čolci během tohoto období přijímají potravu. Čolci jsou často charakterizováni jako generalističtí, oportunističtí predátoři. V jejich potravním chování můžeme sledovat několik trendů, které jsou těmto obojživelníkům společné: při výběru kořisti je často nejdůležitějším faktorem její přiměřená velikost, a často preferují kořist, která je v daném prostředí nejhojnější.

Čolci se živí rozmanitými typy kořisti, včetně drobných planktonních a větších nektonních korýsů, vodními larvami hmyzu, plži, mlži, žížalami a různými terestrickými členovci během pobytu na souši. Kanibalistické požívání vajíček a larev vlastního druhu, stejně jako heterospecifická oofágie a požívání larev jiných obojživelníků, se vyskytují poměrně často. Určité rozdíly v potravním chování byly zaznamenány mezi populacemi, často v závislosti na struktuře habitatu, dále mezi sezónami, mezi pohlavími a u pedomorfních jedinců oproti jedincům metamorfovaným.

Cílem této bakalářské práce je zkompletovat informace o potravní ekologii evropských čolků, se zaměřením na čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*), druh, který byl podrobně studován v dosavadních studiích. Dále si tato práce klade za cíl doporučit, jakým směrem by se měly vydat příští studie. Velmi důležitým poznatkem by se měla stát informace o obsahu energie v jednotlivých typech kořisti čolků. Energetická hodnota jednotlivých taxonů v potravě čolků se zdá být znalostí zásadní pro naše porozumění potravním preferencím a výběrů v rámci jedinců, populací, pohlaví a heterochronických morfů.

Klíčová slova: čolci, čolek horský, potrava, predace, kořist

Summary

Feeding ecology of European newts is important for our understanding the ecology of ectothermic predators and relationships between organisms in both aquatic and terrestrial environments. Newts lifestyle is biphasic, with reproduction situated in aquatic ponds, and the rest of the season usually spent in terrestrial habitats with hibernation during the cold season. Their reproduction is, in contrast to the explosive breeding in some other amphibian species, prolonged, lasting usually around two months, and the newts feed during this period. Newts are often characterised as generalistic opportunistic predators. In their predatory behaviour, we can follow some trends that these amphibians have in common: they often choose their prey according to its size, and they often prefer the type of prey which is the most abundant in their environment.

Newts predate on various prey taxa, including small planctonic and larger nectonic crustaceans, aquatic larvae of insects, gastropods, bivalves, earthworms and various terrestrial arthropods during their stay in the terrestrial environment. Cannibalistic ingestion of conspecific eggs and larvae, as well as heterospecific ingestion of eggs and larvae occur relative frequently. Some dietary differences were found between populations, often according to the structure of the habitat, between seasons, between sexes and between alternative heterochronic morphs.

The aim of this bachelor thesis is: firstly, to complete information about feeding ecology of the European newts, with focus on the Alpine newt (*Ichthyosaura alpestris*), a species that was well studied in previous research, and secondly, to make a suggestion as to what kind of studies would be most appropriate in future research. Exact knowledge of energetic content of newt's food is very important; the energetic value of certain taxons consumed by the newts seems to be an essential factor in our understanding of the food preferences and choices of newt individuals, populations, sexes and alternative morphs.

Keywords: newts, alpine newt, feeding, predation, prey

Obsah

1. Úvod	8
1.1. Vliv predace na vztahy organismů v ekosystémech	8
1.2. Interakce mezi predátorem a kořistí	9
1.3. Behaviorální reakce na predaci	11
1.4. Specifika potravní ekologie ektotermních čtyřnožců	12
1.4.1. Metabolismus a jeho vliv na ekologii organismu	12
1.4.2. Potravní chování a strategie predátorů	14
1.4.3. Obojživelníci jako zástupci ektotermních čtyřnožců	16
1.5. Změny potravního spektra	18
1.5.1. Změny potravního spektra v souvislosti s ontogenezí	18
1.5.2. Sezónní změny potravního spektra	18
1.6. Pohlavní dimorfismus podmíněný existencí pohlavního výběru nebo rozdělením potravních nik?	20
1.6.1. Velikostní pohlavní dimorfismus	20
1.6.2. Pohlavní dimorfismus a potravní chování	21
1.7. Mlokovití jako významní predátoři v ekosystémech	21
2. Cíl	22
3. Potravní ekologie evropských čolků	22
4. Charakteristika modelového organismu čolek horský (<i>Ichthyosaura alpestris</i>)	23
4.1. Taxonomické zařazení a rozšíření	23
4.2. Morfologie a ontogeneze	26
4.3. Habitatové nároky	26
4.4. Hibernace a jarní migrace do vody	28
4.5. Vliv kondice a pohlaví na průběh rozmnožování	28

5. Potravní ekologie čolka horského	29
5.1. Čolek horský v rámci heterospecifických gild, potravní chování ve srovnání s ostatními čolky	29
5.2. Způsob lovu kořisti ve vodním prostředí a na souši	31
5.3. Potravní spektrum čolka horského v období rozmnožování	32
5.3.1. Hmyz v potravním spektru čolka horského	33
5.3.2. Zooplanktonní korýši v potravním spektru čolka horského	33
5.3.3. Ostatní typy kořisti v potravním spektru čolka horského	34
5.3.4. Kanibalismus	35
5.3.5. Konzumace larev jiných obojživelníků	35
5.3.6. Oofágie konspecifická a heterospecifická	35
5.4. Potravní chování larev	36
5.5. Fenotypová plasticita a heterochronické změny (neotenie, progeneza) u čolků	36
5.5.1. Vliv heterochronie na potravní ekologii čolka horského	37
5.6. Mezipohlavní odlišnosti v potravním chování	39
5.6.1. Mezipohlavní rozdíly v potravě během reprodukce	40
5.7. Potravní chování mimo období rozmnožování – pobyt na souši	41
6. Závěr a výhled do budoucna	41
6.1. Energetická hodnota kořisti čolků	41
6.2. Návrh metodiky diplomové práce	42
7. Seznam použité literatury	44

1. Úvod

Ekologie, jako věda, je zaměřena na pochopení vzájemných vztahů mezi organismy a jejich prostředím, které se realizují prostřednictvím ekologických nik. Jednou z jejích klíčových disciplín je ekologie potravní. Studie zabývající se potravním chováním jsou důležité pro porozumění ekologii studovaného druhu, ale též pro porozumění vztahům ve společenstvech organismů (např. Schoener, 1989).

Vztahy mezi producenty a konzumenty vytvářejí v každém společenstvu trofické pyramidy, které charakterizuje koloběh látek a energií mezi jednotlivými úrovněmi. Tyto látky jsou organismy redukovány co do kvantity, slouží k budování jejich těl a k zachování života, a jsou tedy pro organismy zdroji. Skutečnost, že heterotrofní organismy využívají jako zdroje potravy organismy autotrofní, přičemž heterotrofní organismy dělíme na spásáče, dekompozitory, predátory a parazity (Townsend et al., 2010), je třeba doplnit konstatováním, že sami heterotrofové mohou využívat jiné heterotrofy jako své potravní zdroje. Postupné využívání organických látek na různých úrovních trofické pyramidy může být přirovnáno k potravinovým „balíčkům“, které producenti vytvářejí a konzumenti rozkládají, aby využitelné látky zakomponovali do svých těl, a sami se stali dalšími potravinovými „balíčky“ (Townsend et al., 2010).

Potravní chování představuje z pohledu jedince výdej energie, časovou investici a riziko napadení, což je kompenzováno ziskem energie a živin z potravy, nezbytných pro vlastní záchovu a reprodukci. V ideálním případě by rozmístění organismů na lokalitách mělo odpovídat rozmístění potravních zdrojů (Womble et Sigler, 2006). Organismy, pátrající po potravě, vždy volí mezi ziskem hodnotnější potravní jednotky na jedné straně a relativně větším bezpečím na straně druhé, pokud se pohybují v prostředí, kde místa s výskytem energeticky nejhodnotnějšího zdroje jsou zároveň nejvíce vystavena predaci (Lima et Dill, 1990). Protože místa s hodnotnými zdroji potravy pro daný organismus jsou zároveň zatížena vyšší koncentrací predátorů tohoto organismu, potravní chování často podléhá principu směny neboli trade-off (Werner et Anholt, 1993). Podle Townsend et al. (2010) organismus se širokým potravním spektrem, tedy potravní oportunistou, konzumuje různé druhy potravy a minimalizuje čas strávený jejím hledáním. Potravní specialista naopak do svého potravního spektra zahrnuje jen vysoce výtěžné zdroje potravy, k jejichž nalezení musí obvykle vynaložit mnoho času.

1.1. Vliv predace na vztahy organismů v ekosystémech

Predace je jedním z dominantních trofických vztahů v přírodě a jedním z klíčových faktorů řídících vztahy v přírodních společenstvech (Sih et al., 1998). Téměř všichni živočichové jsou v širším slova smyslu predátory a zároveň potenciální kořisti pro predátory jiné. V užším pojetí predaci chápeme jako vztah, ve kterém jedinci určitého druhu přímo usmrtí a zkonsumují biomasu jedinců jiného druhu. Tato definice zahrnuje např. ptáky živící se semeny rostlin či hmyzí parazitoidy vyžírající své hostitele, netýká se ovšem většiny patogenních organismů a mnoha herbivorních druhů (Abrams, 2000). Predace ovlivňuje populaci kořisti v kvantitativním i kvalitativním měřítku. Vliv predátorů na populaci kořisti je v ekologii často označován jako top-down effect (též top-down regulation) oproti bottom-up effect (bottom-up regulation), který

zahrnuje především vnitrodruhovou konkurenci, čili kompetici o zdroje. Efekt predace se přenáší do dalších článků potravního řetězce, přičemž tento jev označujeme jako predáční kaskády (Storch et Mihulka, 2000). Predátor a jeho kořist, kteří sdílejí stejné prostředí, jsou součástí jedné predáční kaskády. Počet článků potravního řetězce ovlivňuje populační hustoty na všech trofických úrovních (Brett et Goldman, 1996).

Predace se projevuje negativně tam, kde má kořist dostatek potravy a netrpí vnitrodruhovou kompeticí, a naopak pozitivně tam, kde reguluje kompetiční tlak, generovaný nedostatkem zdrojů a intenzivní vnitrodruhovou kompeticí kořisti (Townsend et al., 2010). Pro organismus nezbytné typy chování jsou často konfliktní: například čas strávený sháněním potravy a krmením může významně omezit další aktivity, jako je vyhýbání se predátorům a hledání sexuálního partnera (Sih et Christensen, 2001).

Potravní chování obvykle definujeme v rámci konceptu prostorových nik (ang. niche space), tedy jako soubor abiotických i biotických faktorů prostředí působící na organismus. Další metodou sloužící k popisu trofických interakcí je model potravních sítí (ang. food webs) (Pimm et al., 1991), které se vždy vztahují ke specifickému biotopu (Wilbur, 1997), a obsahují vzájemné propojení toků živin a energie. V potravních sítích zaujímají zvláště pozoruhodné ekologické role organismy s nepřímým vývojem, který s sebou často nese významné ontogenetické změny a může být, jako tomu je u celé řady obojživelníků, spojen s přechodem od omnivorního potravního spektra ke karnivornímu (Wilbur, 1997).

1.2. Interakce mezi predátorem a kořistí

Z hlediska evoluce je predáční chování významným polem působnosti přirozeného výběru, který upřednostňuje takové znaky organismů, které vedou k větší výkonnosti predátora a k lepším schopnostem kořisti se vůči predátorovi bránit – často je zmiňován evoluční trend k tzv. závodům ve zbrojení (ang. arms races). Procesy označované tímto pojmem popisují Dawkins et Krebs (1979) jako reciproční adaptace jedné evoluční linie (druhu, který je v daném vztahu predátorem), které mohou měnit selekční tlaky u jiné evoluční linie (kořisti). Tento proces může vyústit ve vývoj vzájemně si odpovídajících adaptačních mechanismů. Vztah predátor-kořist v obecné rovině pochopitelně považujeme za přínosný z pohledu predátora a naopak škodlivý z pohledu kořisti. Podle některých biologů predace přispěla k větší komplexnosti organismů (Vermeij, 1994) a sám Charles Darwin (1859) hovořil o selekci pro lov různých typů kořisti jako o procesu, který může vést k diverzifikaci odlišných geografických „ras“ predátorů.

Interakce mezi predátory a kořistí ovlivňují nejen vnitrodruhovou kompetici, jak bylo zmíněno v podkapitole 1.1, ale mohou též podpořit perzistenci nebo naopak urychlit extinkci jednoho ze dvou či více odlišných druhů kořisti, které si vzájemně konkurují (Savidge, 1987).

Selekce pro znaky zvyšující odolnost vůči útokům predátorů bude silnější v populacích vystavených velkému počtu neúspěšných útoků predátora, oproti populacím, kde jsou pro jedince kořisti útoky letální, nebo které naopak žijí v prostředí s nízkou mírou predace (Abrams, 2000). Vyšší selekční tlak vyvíjený na kořist by měl pozitivně korelovat s vyšší mírou její schopnosti predátorům čelit.

Výběr kořisti predátorem je podle Greene (1986) aktivitou zahrnující vyhledávání určité kořisti a přehlížení kořisti jiné. Značný vliv na výběr kořisti má také relativní zranitelnost různých typů kořisti predátorem. Organismus predovaný jiným organismem má různé riziko napadení a usmrcení predátorem (Lima et Dill, 1990). Dawkins et Krebs (1979) tento vztah popisují jako princip života a večeře (ang. life-dinner principle) a přirovnávají jej ke vztahu králík-liška, kdy králík je nucen běžet rychleji než liška. On běží o život, zatímco liška pouze „o večeři“. Kompetice mezi kořistí a predátorem je tedy ze své podstaty asymetrická a někteří biologové proto popisují selekční gradient, kterému je vystavena kořist, jako vyšší, než je selekční gradient u predátora (Ferrari et al., 2010).

Teorie optimálního hledání potravy (ang. optimal foraging theory, OFT) podle Gerking (2014) předpokládá, že predátor by měl využívat energeticky nejvydatnější zdroj kořisti v porovnání s rizikem ztráty energie a času. Fitness predátora by měla pozitivně korelovat s energetickým ziskem z kořisti, přičemž u řady predátorů byla zjištěna schopnost vyhodnocení energetické hodnoty konkrétní kořisti (potravní jednotky) vzhledem k náročnosti lovu (Pyke, 1984).

Za všeobecně platné a určující kritérium ve výběru kořisti je považována tělesná velikost (Osenberg et Mittelbach, 1989). Predátor je obvykle větší než jeho kořist a z toho důvodu také postavení organismu na vyšší úrovni potravního řetězce často pozitivně koreluje s jeho velikostí (Woodward et Hildrew, 2002). Větší predátoři loví kořist o větší velikostní variabilitě než predátoři menší, a mívají tedy širší potravní spektrum (Cohen et al., 1993). Pro účely ekologického výzkumu jsou vedle velikostního poměru mezi predátorem a kořistí významné intraspecifické rozdíly v potravním spektru jednotlivých věkových a sociálních skupin predátora (např. Beck et al., 2007). Individuální potravní specializace ve srovnání s celou populací není v živočišné říši vzácností a vyskytuje se u celé řady druhů. Jako příklad můžeme uvést ryby, které podle současných poznatků vykazují častější individuální specializaci ve srovnání s ptáky či savci. Modelovými organismy těchto studií byl například siven alpský (*Salvelinus alpinus*) a koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*) (Bolnick et al., 2003). U predátorů můžeme předpokládat vyšší výskyt silné intraspecifické kompetice, která vede ke zvyšující se ekologické variabilitě v populaci predátora (Svanbäck et Bolnick, 2007). Intraspecifická kompetice je častější v populacích s omezeným množstvím zdrojů (Estes et al., 2003), zatímco v druhově bohatých společenstvech bude pravděpodobně převládat kompetice mezidruhová (Bolnick et al., 2003).

Rozdělení potravních zdrojů v rámci jedné populace u jinak generalistických predátorů má vliv na propojení jednotlivých komponentů potravní sítě. Může dojít k oddělení dvou potravních řetězců, které vzájemně přestávají komunikovat (Quevedo et al., 2009), přičemž sama populace predátora může mít tendenci k diversifikaci na dvě odlišné ekologické formy a v konečném důsledku až k reprodukčnímu oddělení a k sympatrické speciaci (Storch, 2000). Podle Atkinson (1995) může interakce mezi predátorem a kořistí v rámci potravní sítě ovlivnit evoluční trend predace závislé na velikosti (ang. size-dependent predation). Chování predátora se mění s velikostí kořisti a v laboratorních podmínkách bylo u okouna obecného (*Perca fluviatilis*) zjištěno, že predátor musí projevit větší flexibilitu při lovu kořisti, pokud loví větší kořist (Lundvall et al., 1999). Někteří predátoři mohou být silně zaměřeni na větší a energeticky hodnotnější kořist.

Pokud je jeden druh kořisti současně ovlivňován více než jedním druhem predátora, může dojít ke snížení rizika pro kořist díky vzájemným interakcím dvou či více predátorů, nebo naopak zvýšení rizika pro kořist kvůli vzájemně protichůdným reakcím na různé predátory (Sih et al., 1998).

1.3. Behaviorální reakce na predaci

S výjimkou vrcholových predátorů jsou predátoři zároveň kořistí jiných predátorů, a proto musí být vybaveni nejen mechanismy k uchvácení a usmrcení kořisti, ale také mechanismy, které slouží k obraně. Obecně vzato, predátoři lovíci ze zálohy jsou obvykle vybaveni specifickou kryptickou morfologií, kryptickým zbarvením a nepoživatelnými, či přímo toxickými sekrety, zatímco predátoři aktivně vyhledávající a pronásledující kořist většinou spoléhají na účinné defensivní chování, např. na útěk z dosahu útočníka, agresivní oplácení (Tkadlec, 2013), případně na svou toxicitu stejně jako v případě vyčkávajících predátorů (Toft, 1985). Nedostatek potravy může za obvyklých okolností krypticky žijící organismy motivovat k vyšší aktivitě: např. hladové ryby jsou často pozorovány v energeticky produktivních, ale z hlediska predace riskantních mikrohabitátech (Pettersson et Brönmark, 1993). Organismy pátrající po potravě provozují směnu ve využívání energeticky nejproduktivnějších a zároveň nejnebezpečnějších lokalit (Lima, 1998). Jedinec aktivně se vyhýbající predátorovi může výrazně snížit pravděpodobnost, že bude usmrcen predátorem. Daní za tuto strategii je nižší příjem energie, který může vyústit v nižší reprodukční výkon a snižovat šanci na přežití z dlouhodobého hlediska (Lima, 1998).

Behaviorální ekologie druhů je často silně podmíněna tlakem predátorů. Už pouhá přítomnost predátora může u kořisti vyvolat změnu chování, např. setrvávání v úkrytech, pohyb na bezpečných místech a takové využívání zdrojů, kdy je nebezpečí zastížení predátorem minimalizováno (Beckerman et al., 1997). Obecně se uvádí, že lovecká úspěšnost většiny predátorů klesá s rostoucí heterogenitou prostředí (Savino et Stein, 1982), a naopak kořisti nabízí více komplexní prostředí lepší možnost úkrytu či útěku. V přítomnosti predátorů může kořist měnit své chování tak, aby bylo složitější ji nalézt, zpozorovat nebo dosáhnout. V této souvislosti hovoříme o neletálních efektech predace v ekologickém systému (Lima, 1998) a zmiňována je koncepce „ekologie strachu“ (Brown et al., 1999).

U některých živočichů pozorujeme mechanismy varovné signalizace, která upozorňuje na blízkost nebezpečí. Kupříkladu chemické signály jsou využívány mnoha vodními organismy, které jsou součástí potravního spektra predátorů (Kiesecker et al., 1996). Napříč různými živočišnými skupinami je rozšířeným vizuálním signálem tzv. aposematické zbarvení - obvykle (ne vždy) nápadné, výstražné zbarvení upozorňující na nechutnost či toxicitu svého nositele. Aposematismus, neboli varovné projevy, se týká nejen vizuálních znaků, ale zahrnuje také různé kombinace zvuků, pachů, chutí nebo dokonce textury kořisti (Tkadlec, 2013).

Behaviorální odpověď po přijetí varovného chemického signálu může být útěk, nehybné strnutí, shlukování se do kompaktního hejna, častější vyhledání úkrytu, klesající aktivita ve vyhledávání potravy nebo změna způsobu pohybu (Lima et Dill, 1990). Chivers et Smith (1998) rozdělují varovné chemické signály do dvou kategorií v závislosti na tom, v jaké fázi ohrožení predátorem jsou tyto látky kořisti vylučovány. Signály náležící do první kategorie jsou

jedincem vylučovány až v okamžiku, kdy je predátorem chycen či poškozen, naproti tomu jiné látky vylučuje kořist v okamžiku vyrušení, kdy predátor může být přítomen, ale dosud nezaútočil.

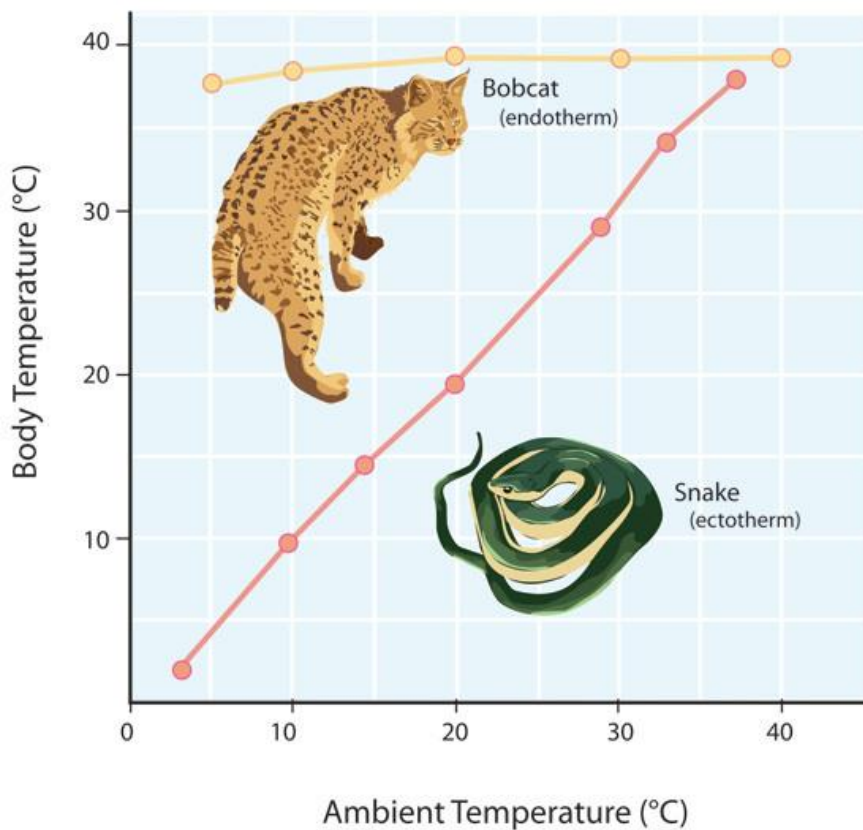
Dosavadní výzkum varovné signalizace u vodních obratlovců zaznamenává častější výskyt signálů vylučovaných již predovaným jedincem (ang. damage-released alarm signals). Z obojživelníků jsou chemické signály tohoto typu rozšířeny u rosničkovitých, skokanovitých i ropuchovitých žab a také u některých mlokovitých (Woody et Mathis, 1998). Jmenovitě čolek zelenavý (*Notophthalmus viridescens*) je podle Rohr et al. (2002) ideálním druhem obojživelníka pro výzkum varovných chemických signálů, jejich produkce a detekce a vlivu učení na behaviorální odpověď. Dospělí jedinci čolka zelenavého jsou známi tím, že se vyhýbají poraněným jedincům téhož druhu (Woody et Mathis 1998, Rohr et Madison 2001). Rohr et Madison (2001) dále uvádějí, že čolci, kteří se setkali s varovným antipredačním chemickým signálem MNE (male newt extract) signifikantně snížili svou aktivitu. Druhá skupina varovných signálů, vylučovaných stresovanými organismy dříve, než dojde k útoku predátora (ang. disturbance signals) je v rámci obojživelníků dosud známa jen u pulců severoamerického skokana *Rana aurora* (Kiesecker et al., 1999). Alarmující chemické signály mohou organismům sloužit jako benefičiální podnět – vyzývají k uplatnění chování snižujícího pravděpodobnost setkání s predátorem, nebo chování zvyšujícího pravděpodobnost úspěšné obrany v případě, kdy útok predátora je již nevyhnutelný (Lima et Dill, 1990).

1.4. Specifika potravní ekologie ektotermních čtyřnožců

1.4.1. Metabolismus a jeho vliv na ekologii organismu

Rychlost metabolismu podmiňuje rychlost všech biologických procesů (Storch, 2004). Téměř všechny biologické struktury a procesy jsou přitom ovlivněny významným faktorem – teplotou. V živé přírodě je rozšířené variabilní spektrum adaptací na okolní teplotu, které podmiňují teplotní optimum a teplotní limity jednotlivých druhů (Somero, 2002). Ektotermní a endotermní typ metabolismu považujeme za dvě strategie přežívání. Spolu s pojmy ektotermní organismus, kdy je termoregulace do značné míry závislá na vnějším prostředí, a endotermní organismus, kdy je termoregulace uskutečněna metabolickými procesy, rozlišujeme pojmy poikilotermní a homoiotermní. Tělesná teplota poikilotermního organismu kolísá v širokém rozmezí, obvykle důsledkem kolísání teploty prostředí, zatímco homoiotermní organismus svou tělesnou teplotu udržuje v úzkém fyziologickém rozmezí. Podle Pincheira-Donoso et al. (2008) vykazuje 99 % živočichů ektotermní typ metabolismu. K těmto organismům řadíme např. všechny „bezobratlé“, ryby či plazy, jejichž metabolická rychlost závisí na vnějších zdrojích tepla (Townsend et al., 2010), zatímco savce a ptáky řadíme k organismům endotermním.

V konstantním prostředí mohou poikilotermní živočichové vykazovat jen nepatrnou proměnlivost tělesné teploty (Tkadlec, 2013). Pokud se však ektotermní heliotermní organismus vyhřívá na slunci, obvykle se přitom zdržuje na exponovaném místě, které je sice osluněné, ale zároveň může být nebezpečnější z hlediska predace a také méně vhodné z hlediska vyhledávání kořisti (Huey et Stevenson, 1979). Jednoduchý diagram porovnávající odpověď ektotermního versus endotermního organismu na změny teploty okolí viz Obr. 1.



Obr. 1: Diagram pro srovnání regulace tělesné teploty u ektotermního a endotermního organismu (dle Akin, J.A. 2011. Homeostatic processes for thermoregulation. Nature Education Knowledge. 3 (10). 7.

Staženo z: <http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/homeostatic-processes-for-thermoregulation-23592046> dne 30.10.2014.)

Jeden z podstatných rozdílů mezi ektotermním a endotermním metabolismem spočívá v hospodaření s energií získanou v potravě. Ektotermové ji z velké většiny investují do tvorby vlastní biomasy, zatímco endotermové musí část alokovat do udržení stabilní tělesné teploty (Pough, 1980). U endotermie závisí energetická náročnost metabolismu na teplotě okolí: pokud jsou teploty v úzkém rozmezí teplotního optima, energetické výdaje se mohou omezit na základní údržbu. Pokud se však teplota okolí od optima více a více odchyľuje, energetická náročnost udržování konstantní teploty strmě stoupá (Townsend et al., 2010). Tento fakt se odráží na potřebě energie získávané z potravy. Laštůvka et Krejčová (2000) zmiňují, že mnozí zástupci savců a ptáků vydrží bez potravy pouze jeden až dva dny, zatímco řada ektotermních obratlovců je schopna naráz požíť značné množství potravy a poté velmi dlouho hladovět. Lagarde et al. (2003) uvádějí, že tento znak může představovat adaptaci pro život v málo produktivním prostředí, kde je nedostatek potravy častým jevem.

1.4.2. Potravní chování a strategie predátorů

Tělesná teplota má významný vliv na veškeré složky potravního chování (Van Damme et al., 1991) a biologové dodnes vedou diskusi o míře reálného vlivu typu fyziologie na diverzitu potravních, zejména pak predačních strategií (Lagarde et al., 2003). Ektotermní živočichové využívají pro získání tepla strategii heliotermní (přijímají teplo sluněním) či strategie thigmotermní (přijímají teplo kontaktem s vyhřátými materiály, např. se substrátem, po němž se pohybují). Klesající schopnost termoregulace způsobená nízkou intenzitou slunečního záření a s tím spojenou nízkou teplotou okolí u ektotermních živočichů zkracuje časový interval pro vyhledávání kořisti a vzdálenost, kterou živočich urazí. Někteří biologové považují endotermní predátory za obecně schopnější ve vyhledávání kořisti, což může být evoluční odpovědí jejich obvykle vyšším energetickým nárokům. Ty mohou být příčinou silnějšího selekčního tlaku, preferujícího jedince s maximálními energetickými zisky z potravy (Sih et Christensen, 2001). Zatímco aktivita endotermních predátorů může být v některých případech vyšší teplotou redukována, intenzita vyhledávání kořisti a krmení u ektotermních predátorů obecně roste spolu s rostoucí teplotou prostředí (Atkinson, 1994).

Fyziologické procesy ovlivňující pohyb a vyhledávání kořisti, jako je činnost svalové či oběhové soustavy, vykazují citlivost vůči kolísající tělesné teplotě (Van Damme et al., 1991). Schopnost rychlého pohybu na delší vzdálenost je u poikilotermních čtyřnožců, např. ještěřů, limitovaná oproti ptákům či savcům. Endotermní obratlovci mají k dispozici větší aerobní kapacitu, jednu ze základních výhod endotermního (homoiotermního) metabolismu (např. Gans et Pough, 1982). Většina predátorů, jejichž potravní ekologie byla dosud zkoumaná, obvykle vykazují jednu ze dvou odlišných potravních strategií: na jedné straně jsou predátoři velmi aktivní, vytrvale se pohybující a pátrající po kořisti (ang. „active foraging“ či widely foraging“), na druhé straně ti, kteří vykazují sedentární chování a útočí na kořist ze zálohy (ang. „sit-and-wait“) (Huey et Pianka, 1981). Predátor aktivně vyhledávající kořist by měl v porovnání s predátorem lovcím ze zálohy vykazovat vyšší hodnoty přijaté potravy a obratu energie a také rychlejší růst (Huey et Pianka, 1981). Predátoři lovcí ze zálohy naproti tomu minimalizují svou viditelnost pro jiné predátory díky své nehybnosti či díky využívání úkrytů, a měli by tedy oproti aktivně se pohybujícím predátorům mít vyšší míru přežívání (Andrews, 1979).

Wells (2010) zmiňuje několik druhů žab, které mají typicky sedentární chování, a jiné, které jsou naopak velmi aktivní. Rozdíly v potravním chování jsou markantní. V případě rohatky brazilské (*Ceratophrys cornuta*), velké sedentární žáby vyskytující se v přízemním patru v lesích Peru, většina jedinců nepřekoná delší vzdálenost, než 2 m za noc. Tento druh je podle Wells (2010) typickým příkladem „sit-and-wait“ predátora. Naproti tomu panamská pralesnička batiková (*Dendrobates auratus*) je vysoce aktivní, a jako představitel „active foragers“ má větší pravděpodobnost nalezení své hlavní kořisti - mravenců či termitů, kteří představují prostorově rozptýlený, ale početný zdroj potravy (Taigen et Pough, 1985).

Striktní dichotomie dvou výše zmíněných predačních strategií na druhové a vnitrodruhové úrovni byla v minulosti zpochybněna (např. Butler, 2005), nicméně Vitt et Caldwell (2014) uvádějí, že v případě obojživelníků i plazů může být většina druhů na základě své potravní strategie snadno zařazena do jedné či druhé z výše uvedených skupin.

Výběr vhodné lokality je životně důležitý jak v případě sedentárních organismů obecně, tak (a to především) u predátorů lovících ze zálohy (Shine et al., 2002). Pough (1980) uvádí v případě lovu ze zálohy předpoklad, že predátoři preferující tento způsob lovu (například velcí krajtovití hadi) spoléhají na dostupnost poměrně velké kořisti, která může být zároveň vysoce aktivní, což je charakteristika mnohem častější u endotermních organismů. Být predátorem aktivně vyhledávajícím kořist se vyplácí, pokud je pro jedince pohyb snadný a málo nákladný, či pokud existuje velký rozdíl mezi lokalitami s bohatou potravní nabídkou na jedné straně a lokalitami s chudou potravní nabídkou na straně druhé (Janetos, 1982). Obecné charakteristiky, společné (zejména) obratlovčím predátorům lovícím ze zálohy a predátorům, aktivně vyhledávajícím kořist, najdeme v následující tabulce (Tabulka 1).

Tabulka 1: Tabulka obecně platných morfologických a behaviorálních znaků predátorů lovících ze zálohy vs. predátorů aktivně vyhledávajících kořist (dle: Huey et Pianka: Ecological consequences of foraging mode, Ecology, 62(4), pp. 991-999, 1981. Staženo z uts.cc.utexas.edu, dne 7.12.2014).

predátor	lovící ze zálohy	aktivně vyhledávající kořist
Typ kořisti	především aktivně se pohybující kořist	především sedentární kořist, dále shlukující se či tělesně velká kořist
Množství potravy zkonsumované denně	malé	obvykle velké
Metabolický výdej denně	nízký	vyšší
Hrozba ze strany predátorů	aktivně vyhledávajících kořist	aktivně vyhledávajících kořist i lovících ze zálohy
Frekvence střetávání s predátory	pravděpodobně nízká	pravděpodobně vysoká
Morfologické znaky	obvykle podsaditý a robustní tvar, ocas krátký nebo chybí	obvykle proudnicovitý a aero (hydro-) dynamický tvar, ocas dlouhý
Předpokládané znaky z hlediska fyziologie	omezená vytrvalost	značná vytrvalost (vysoká aerobní kapacita)
Smyslová orientace	převážně vizuální	převážně vizuální nebo převážně olfaktorická
Schopnost učení	obvykle nižší	obvykle vyšší, lepší paměť, vyvinutější mozek
Šíře ekologické niky	velká	malá

Přestože trofické vztahy predátora a kořisti mohou být silně podmíněny a modifikovány konkrétními podmínkami prostředí, jsme schopni sledovat určité obecné trendy, které napříč taxonomickými skupinami převládají. Predátoři často konzumují kořist s přibližně shodnou, nebo nižší (pomalejší) úrovní metabolismu. Jen málokdy predátoři loví na kořist s vyšší metabolickou úrovní, než mají sami (Cohen et al., 1993). Toto tvrzení je ovšem velmi generalizované a existují důležité výjimky – například chřestýšoví a zmijovití hadi se živí především drobnými savci (např. Taylor et Price, 2001, Canova et Gentilli, 2008).

Obojživelníci mají podle Vitt et Caldwell (2014) vazbu jak na akvatické, tak na terestrické prostředí, a jejich potravní chování se projevuje na pomezí obou ekosystémů. Pro porozumění roli obojživelníků v trofických řetězcích je důležité znát potravní spektrum jednotlivých druhů, což je primárním cílem řady ekologických studií a na toto téma již vznikla řada prací.

1.4.3. Obojživelníci jako zástupci ektotermních čtyřnožců

K ektotermním (poikilotermním) obratlovcům patří i recentní obojživelníci (Lissamphibia). Rozšíření a využívání ekologických nik obojživelníky je limitováno několika významnými omezeními. Jde zejména o absenci ochranných embryonálních obalů. Jejich vajíčka postrádají skořápku a embryonální membrány (amnion, allantois, chorion) vyšších obratlovců (Duellman et Trueb, 1994). Rosypal et al. (2003) uvádějí, že embryonální vývoj tito obratlovci prodělávají ve vodě, a jsou též nazýváni bezblanní (Anamnia). Vajíčka všech obojživelníků se musí vyvíjet ve vlhkém prostředí, a přestože u některých druhů jsou vybavena ochrannými mukózními kapsulemi, tyto kapsule jsou vysoce permeabilní (Duellman et Trueb, 1994). Sigmund et al. (1992) uvádějí jako další významnou charakteristiku obojživelníků velmi tenkou rohovatějící vrstvu epidermis, činící jejich silně vaskularizovanou pokožku přizpůsobenou k osmóze a k výměně dýchacích plynů, ovšem také málo rezistentní vůči slunečnímu záření a vysychání. Wells (2010) dále uvádí, že většina obojživelníků vykazuje minimální toleranci k vyšší salinitě vody a kontakt s mořskou vodou pro ně může být letální (jednu z vzácných výjimek představují asijské žáby *Fejervarya cancrivora* a *Fejervarya raja*). Tyto limitující faktory spolu s ektotermním metabolismem jsou důvodem, proč většina obojživelníků žije v přizemních a vlhkých biotopech (Rosypal et al., 2003).

Mnoho ektotermních obratlovců reaguje na vážný problém prudkých sezónních oteplení a ochlazení přechodem do kviescenčních stavů, která jsou spojována s pojmy dormance, hibernace, aestivace či torpor (Boutilier et al., 1997). Schopnost přečkat poměrně dlouhá období ve stádiu částečné anabiózy dovoluje některým obojživelníkům přizpůsobit svou aktivitu podmínkám prostředí: např. vyhnout se progresivní hypoxii během hibernace pod vodou díky kožnímu dýchání (Boutilier et al., 1997).

Obojživelníci jsou spolu s plazy často nejhojnějšími obratlovci na lokalitě, což platí zejména pro teplejší oblasti světa. Zde tak mají nezanedbatelný vliv na ostatní organismy ve svém prostředí (Zug et al., 2001). Obojživelníci mohou být důležitými konzumenty jak v terestrickém, tak ve vodním prostředí (Whiles et al., 2006). Mnoho obojživelníků zaujímá střední místa v potravních řetězcích. Jsou důležitými predátory jak „bezobratlých“, tak obratlovců (Hirai et Matsui, 2000). Proto byli často záměrně vysazováni jako bioregulátoři (Laštůvka et al., 1996). Vzhledem ke svému ektotermnímu metabolismu mají obojživelníci

poměrně malé energetické nároky. Podle Wilbur (1997) se obojživelníci díky komplexnímu životnímu cyklu během své ontogeneze stávají obligátní součástí nejméně dvou různých potravních sítí. Např. všechny žáby s volně žijícími larvami metamorfují ze stádia akvatických, herbivorních či omnivorních pulců do stádia obojživelných karnivorních dospělců a jejich potravní chování se tak projevuje v okrajových společenstvech - ekotonech. Pokrok v našem porozumění ekologické roli obojživelníků pozitivně ovlivňuje naši schopnost chránit a obnovovat jejich přirozené prostředí vzhledem ke stále významnějším antropogenním změnám (Mahan et Johnson, 2007).

Obojživelníci se obvykle popisují jako generalističtí, převážně arthropofágní (členovce konzumující) predátoři (např. Duellman et Trueb, 1994). Vedle hmyzu a ostatních členovců jsou však podstatnou složkou potravního spektra obojživelníků také měkkýši, kroužkovci a drobní obratlovci (Dodd, 2009). Obecně platná charakteristika obojživelníků jako generalistických predátorů byla v minulosti doplněna poznatky z potravní ekologie konkrétních druhů. Toft (1981) u žab popisuje dvě odlišné druhové skupiny dle potravních preferencí: na jedné straně druhy zaměřené na pomalu se pohybující, silně chitinizované členovce jako jsou mravenci, termiti a roztoči (ang. „ant specialists“), a naproti tomu druhy s variabilnějším potravním spektrem, živící se obvykle méně chitinizovanými typy kořisti, např. pavouky či rovnokřídlými (ang. „non-ant specialists“).

V rámci ocasatých jsou všechny druhy považovány za obligátní masožravce, obvykle s polyfágní potravní strategií (Zug et al., 2001). Kanibalistické chování není v rámci obojživelníků neobvyklé, podle Pfennig (1997) jsou např. u amerických axolotlů tygrovaných (*Ambystoma tigrinum*) popsány tzv. kanibalistické morfy, svými výrazně vyvinutými čelistmi odlišné od ostatních, tzv. typických larev.

Jako hlavní způsob detekce kořisti se v případě červorů jeví olfaktorické signály, přijímané receptory na tykadlech (Vitt et Caldwell, 2014), zatímco ocasatí a žáby kořist detekují primárně zrakem, zvláště pokud se jedná o kořist aktivně se pohybující (Zug et al., 2001). Naprostá většina druhů polyká kořist vcelku, velikost kořisti je tedy limitována velikostí ústního otvoru predátora (Forsman et Shine, 1997) (ang. gape-limited predators) a u mnoha zástupců bývá kořist v poměru k predátorovi velmi malá. Podle Vitt et Caldwell (2014) se u terestrických či sezónně terestrických forem obojživelníků při lovu potravy často uplatňuje vymrštitelný jazyk (ang. projectile tongue).

V případě mlokovitých je u mnoha druhů jazyk na konci opatřen velkým polštářovitým útvarům a slizovitý povlak na jazyku je lepkavý. Mechanismus vymrštění jazyka se liší mezi jednotlivými taxony a zřejmě se vyvinul v rámci ocasatých i žab několikrát nezávisle na sobě. Někteří zástupci čeledi parosničkovitých (Microhylidae) jsou schopné jazyk vymrstit téměř libovolným směrem. U převážně akvatických forem bývá jazyk malý s omezenou či nulovou schopností pohybu, přičemž podle Zug et al. (2001) obojživelníci pohybující se ve vodním prostředí (např. žáby z čeledi pipovitých) uchvacují kořist prudkým nasáváním (ang. suction feeding) skrz dutinu ústní až do jícnu. Z hlediska výzkumu fyziologie trávení jsou obojživelníci vysoce zajímavou skupinou vzhledem k některým znakům, jakými je například adaptace na velmi nízký příjem energie (Pough, 1980).

Ve svém přirozeném prostředí se obojživelníci musejí vyrovnávat s jeho extrémny a proměnlivostí. Zde hraje rozhodující roli schopnost modifikovat své potravní preference a chování.

1.5. Změny potravního spektra

Potravní spektrum druhu se může měnit na základě časové a prostorové variability v dostupnosti kořisti. To se děje například vlivem proměnlivých klimatických podmínek (Maneyro et da Rosa, 2004). I jedinec může v průběhu života procházet změnami potravního chování: jsou to například změny spojené s ontogenezí či sezónní změny (Shine, 1991b).

1.5.1. Změny potravního spektra v souvislosti s ontogenezí

Za jednu z možností ontogenetického vývoje považujeme tzv. komplexní životní cyklus, který je dle Wilbur (1980) popisován jako životní historie zahrnující prudkou ontogenetickou změnu v morfologii, fyziologii a chování (často spojenou s procesem metamorfózy), doprovázenou změnou životního prostředí. Tato forma ontogeneze se vedle jiných živočišných skupin týká také třídy obojživelníků.

Podle Vitt et Caldwell (2014) se typický životní cyklus obojživelníků skládá z významně odlišných fází vajíčka, larvy, juvenilního jedince a adultního jedince, přičemž Laštůvka et al. (1996) v této souvislosti zmiňují vývojové procesy vztahující se ke změně prostředí, změně způsobu dýchání, typu potravy apod. Wells (2010) zdůrazňuje jako zásadní především metamorfózu dýchací soustavy, která je u larválních stádií obojživelníků přizpůsobena k dýchání kyslíku rozpuštěného ve vodě (vnější či vnitřní žábry), přičemž následně se během ontogeneze transformuje pro potřeby dýchání vzdušného kyslíku (plíce a různě vyvinuté dýchání kožní).

Z hlediska potravního chování jsou pro jedince klíčové modifikace v oblasti hlavy, ústního otvoru a s ním spojené muskulatury. Ty doprovázejí přechod od akvatického způsobu lovu kořisti nasáváním k terestrickému lapání kořisti stiskem čelistí či vymrštěním jazyka (Heiss et al., 2013). Podle Heiss et al. (2013) se změny ve způsobu přijímání potravy týkají jak metamorfózy larválního stádia v adultní, tak sezónních migrací mezi souší a vodou u dospělých jedinců. Problematika mechanismů lovu kořisti v souvislosti s vícefázovým životním cyklem bude zmíněna níže (kapitola 3.5.). Modifikace gastrointestinálního traktu jsou v případě ocasatých s karnivorními larvami i dospělci jsou méně dramatické než u žab. Žabí pulci jsou totiž na rozdíl od dospělých jedinců po značnou část své existence býložraví (Dungel et Řehák, 2011).

1.5.2. Sezónní změny potravního spektra

Ke změnám potravního spektra dochází u pohlavně dospělých jedinců i v souvislosti s periodickými změnami klimatických podmínek. Nespecializovaní predátoři-generalisté mohou získat vzhledem k proměnlivým podmínkám prostředí a populačnímu kolísání kořisti určité selekční výhody, často mohou velmi rychle měnit své potravní preference pro různé typy kořisti podle jejich dostupnosti. Jde o predaci, která je pozitivně závislá na frekvenci kořisti (Tkadlec, 2013), kdy kořist v daném období hojnější se stává preferovanou. Bond et Kamil

(1998) u tzv. apostatického výběru kořisti uvádějí, že by se měl silně projevit u nové, do té doby predátorem nelovené kořisti, jakmile dosáhne určité populační hustoty a stane se pro predátora atraktivní. Podle Townsend et al. (2010) nejsou karnivorní druhy přeorientované na jiný typ kořisti obvykle nuceny vyrovnat se s problémy spojenými s trávením a vstřebáváním, jelikož živočišná potrava si je svým složením napříč taxonomickými kategoriemi velmi podobná. Mnohem obtížnější může být nacházení nové kořisti a překonávání jejich obranných mechanismů.

S temporálně proměnlivou potravní nabídkou souvisí rovněž intraspecifická a interspecifická kompetice. Všeobecně přijímaným předpokladem je následující vztah mezi dostupností potravních zdrojů a jejich reálným využíváním organismy: pokud je potrava vzácná, organismy mají tendenci využívat variabilnější zdroje. Dospělí obojživelníci se často musí vyrovnávat s nestabilní potravní nabídkou, přičemž Mahan et Johnson (2007) zmiňují proměnlivost trofických vztahů jako významný faktor ovlivňující přežívání obojživelníků na lokalitách. Ačkoliv již byla uskutečněna řada studií zabývajících se potravním chováním obojživelníků (např. Toft, 1981, Joly et Giacoma, 1992, Andreone et al., 1999, Denoël, 2004), jen malý zlomek z těchto prací se více věnuje sezónní proměnlivosti potravního spektra (Dodd, 2009). Z toho důvodu máme o periodických změnách potravního chování obojživelníků poměrně málo informací. Potravně-ekologické studie zabývající se obojživelníky ovšem zjistily změny v dostupnosti kořisti a následně i v potravním spektru (např. Toft, 1981, Maneyro et da Rosa, 2004). Lima et Magnusson (1998) uvádějí, že pro některé druhové skupiny může být sezónní rozdělení potravních zdrojů účinným mechanismem zabraňujícím interspecifické konkurenci, jelikož velká většina kořisti obojživelníků má krátká životní stádia. Nejvýznamnější složkou potravního spektra obojživelníků totiž bývají zástupci hmyzů, pavoukoců a korýšů, kteří často vykazují krátkodobé životní cykly a tedy sezónně proměnlivou dostupnost pro predátory.

Sezónní variabilita potravy se vyskytuje například u rosničky zelené (*Hyla arborea*), kde bylo zjištěno větší množství hladovějících jedinců během jarního/letního reprodukčního období a naopak velká intenzita krmení v období od srpna do září (Kovács et al., 2007). Časně na jaře mohou být vodní nádrže sloužící žábám k rozmnožování dosud velmi málo oživeny zooplanktonem a zoobentosem, kterým se žáby živí (Kovács et al., 2007), přičemž stejnému problému nedostatku či absence dostupné kořisti na lokalitě musí na počátku reprodukce čelit i jiní obojživelníci temperátních oblastí (např. čolci: Kopecký et Šusta, 2006, ropuchy: Yu et al., 2009). Jako neméně významná je zmiňována energie, která je jedincem využita následující sezónu v podobě „výdajů za reprodukci“ (ang. „reproductive costs“) (např. Ryser, 1989). Ekologické a reprodukční motivace mohou být rozdílné v závislosti na pohlaví. U skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) byly zjištěny odlišnosti v potravním spektru mezi měsíci červencem a srpnem, přičemž v červenci žáby zkonsumovaly nejvíce kořisti z nejvíce taxonomických kategorií (62 taxonomických kategorií oproti 38 v srpnu). Podle Andreone et al. (1999) byl obdobný pokles variability potravního spektra během letních měsíců zaznamenán u alpského mloka Lanzova (*Salamandra lanzai*). Šíře potravního spektra klesala v období mezi červnem na jedné straně (nejširší spektrum potravy), a zářím na straně druhé. Při výzkumu potravního spektra žab v tropické oblasti severovýchodní Brazílie byly zjištěny jen malé změny v potravní nabídce v závislosti na ročním období, diverzita typů kořisti se pouze nepatrně

zvýšila během období dešťů (Santos et al., 2004). Sezónní variabilita v potravním chování nebyla zjištěna ani u některých druhů z periodicky proměnlivějších podmínek mírného pásma: např. u japonského čolka ohňobřichého (*Cynops pyrrhogaster*) (Matsui et al., 2003). Pro získání relevantních výsledků sezónní proměnlivosti potravního chování je nezbytné pořizovat dostatečně velké, vyrovnané vzorky, a to během celého zkoumaného období (Dodd, 2009).

Častým vnitřním faktorem spojeným s intraspecifickými rozdíly v potravě u mnoha živočišných taxonů je pohlaví (Shine, 1991b).

1.6. Pohlavní dimorfismus podmíněný existencí pohlavního výběru nebo rozdělením potravních nik?

1.6.1. Velikostní pohlavní dimorfismus

Velikostní pohlavní dimorfismus (ang. SSD, sexual size dimorphism) může být interpretován například jako důsledek intrasexuální divergence v potravním spektru, nebo jako důsledek pohlavního výběru. (Zahavi, 1975) uvádí, že zásadním faktorem modelujícím samčí pohlavní dimorfismus a kompetici je samičí pohlavní výběr. Podle Shine (1989) se však pohlavní dimorfismus může vyvíjet nejen v důsledku působení pohlavního výběru, ale také v důsledku rozdělení potravních nik. Řada prací na existenci ekologických rozdílů mezi samci a samicemi v rámci druhů upozorňuje (např. Plummer et Farrar, 1981). U většiny živočišných druhů jsou samice větší než samci (Shine, 1988). Nabízejí se dvě pravděpodobná vysvětlení, proč tomu tak je: i) fekundita samic roste s tělesnou velikostí samice více, než reprodukční úspěch samců vzhledem k jejich velikosti - z toho důvodu existuje selekce pro větší tělesnou velikost samic oproti samcům (Trivers, 1972), (ang. „Fecundity Advantage Model“), ii) podle Triverse (1972) samci obecně trpí vyšší mortalitou než samice a mají v průměru kratší život (vyšší mortalitu), protože vykazují vysoce rizikové životní strategie – to obvykle platí u většiny dosud zkoumaných živočišných skupin vyjma monogamních ptáků (Trivers, 1972). U živočichů s neukončeným růstem, konkrétně v případě ryb a ocasatých obojživelníků, se rychlost růstu a velikost v době pohlavní dospělosti ukázala silně závislá na podmínkách daného prostředí (Sebens, 1987).

Shine (1979) uvádí, že obojživelníci jsou velmi vhodnou skupinou pro analýzu mezipohlavních rozdílů, a to díky velké diverzitě v morfologii, habitatových nárocích a ontogenezi. V případě většiny obojživelníků dorůstají samice větší velikosti, než samci (v rámci ocasatých je to 61 %, v rámci žab dokonce 90 % druhů). Shine (1979) mezi druhy s velikostním pohlavním dimorfismem vychýleným ve prospěch samců zmiňuje ty, u kterých se běžně vyskytují fyzické souboje mezi samci - mezi srovnatelnou či větší velikostí samců vůči samicím na jedné straně a přítomností agonistického chování mezi samci na straně druhé byla zjištěna pozitivní korelace. Např. v řádu ocasatých byly souboje mezi samci zjištěny u zástupců axolotlovitých (Axolotlidae) a mlokovitých (Salamandridae), avšak v rámci celé třídy obojživelníků je fyzická konfrontace samců poměrně vzácným jevem - v rámci ocasatých u 19 %, v rámci žab pouze u 5 % známých druhů. V souvislosti s obojživelníky Shine (1979) vyslovil názor o klíčovém vlivu absence fyzické konfrontace samců, která vychyluje velikostní dimorfismus ve prospěch samic. Monnet et Cherry (2002) na základě výzkumu linií zastaveného růstu (ang. lines of arrested growth) na příčném řezu dlouhými kostmi jednotlivých druhů žab dospěli k názoru, že s

mezipohlavním velikostním dimorfismem žab souvisí odlišný věk při prvním rozmnožování. U samic, které u většiny žabích druhů dorůstají větší velikosti, než samci, byl tento věk vyšší. Samice tak zřejmě „odkládají“ reprodukci na pozdější dobu a více energie investují do intenzivnějšího růstu, protože větší velikost zde pozitivně koreluje s vyšším relativním reprodukčním úspěchem.

1.6.2. Pohlavní dimorfismus a potravní chování

Sexuálně podmíněné odlišnosti v potravním chování a s ním spojenými strukturami (ústní otvor apod.) jsou v živočišné říši široce rozšířené, což naznačuje, že selekce pro divergenci nik může podstatně přispět k evoluci pohlavního dimorfismu (Slatkin, 1984). Mezipohlavní odlišnosti potravního spektra u jednotlivých druhů mohou být kvantitativního (rozdílné množství zkonsumované potravy) i kvalitativního (odlišné složení potravního spektra) charakteru.

V případě obojživelníků byly studie zkoumající mezipohlavní odlišnosti v potravním chování uskutečněny u několika modelových organismů, například u ropuchy obecné (*Bufo bufo*) (Crnobrnja-Isailović et al., 2012), americké rosničky měnivé (*Hyla versicolor*) (Mahan et Johnson, 2007) či u čolka dunajského (*Triturus dobrogicus*) (Cicort-Lucaciu et al., 2009). Ve výše uvedených případech autoři zjistili jen malé a nesignifikantní rozdíly potravní spektrum samců a samic z hlediska složení potravy. U ropuch autoři ve výsledcích studie uvádějí tzv. míru potravní specializace, která se mezipohlavně lišila jen málo, přičemž mezipohlavní překryv pohlavního spektra byl značný. Rosničky vykazovaly pouze malý, nesignifikantní rozdíl v množství potravy nalezené v žaludcích. Čolci dunajští měli téměř úplný mezipohlavní překryv potravního spektra, což autoři připisovali zejména omezené potravní nabídce na dané lokalitě. V případě alpského mloka Lanzova (*Salamandra lanzai*) autoři mezipohlavní variabilitu ve složení potravy zaznamenali - šíře potravní niky u samic byla signifikantně nižší než u samců. Rozdíly vykazovala nejen obě pohlaví, ale u samic také gravidní samice oproti samicím neoplozeným (Andreone et al., 1999) a v potravním spektru gravidních samic zcela chyběly některé typy kořisti. Příjem potravy u samců byl obvykle vyšší (Andreone et al., 1999).

1.7. Mlokovití jako významní predátoři v ekosystémech

Čeď mlokovití (Salamandridae, Goldfuss 1820), jejíž doložená fyletická historie sahá do svrchní křídy, jsou jednou z čeledí řádu ocasatých obojživelníků (Caudata, Urodela). Podle Zhang et al. (2008) představují s celkem 110 druhy druhou nejrozmanitější skupinu recentních ocasatých obojživelníků po mločkovitých (Plethodontidae). Larson et al. (2007) uvádějí dle současné taxonomie tři podčeledi v rámci čeledi mlokovitých – Salamandrinae, která zahrnuje pouze jeden recentní rod *Salamandrina*, dále podčeď Salamandrinae, označovanou jako „vlastní“ mloci, a nakonec druhově nejpočetnější podčeď Pleurodelinae s celkem 90 druhy.

Mlokovití mají reprodukční období obvykle vázané na vodní prostředí, zatímco zbytek roku většinou tráví na souši. Zde existují výjimky potvrzující pravidlo, a to i v rámci našich druhů – například mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*) vykazuje vejcoživorodý typ rozmnožování. Dungal et Řehák (2011) uvádějí, že námluvy i oplození probíhají na souši, a do vody samička klade již dobře vyvinuté larvy ve vaječných obalech. Mlokovití v typickém případě vykazují tzv. vícefázovou životní historii (Duellman et Trueb, 1994).

Potravní ekologii mlokovitých byla věnována značná pozornost, zejména z hlediska složení potravního spektra, (např. Rulík, 1993, Andreone et al., 1999, Covaciu-Marcov et al., 2010, Kopecký et al., 2012, Kopecký et al., 2014), rozdělení zdrojů mezi alternativními morfologickými skupinami (Denoël et Andreone, 2003, Denoël et Schabetsberger, 2003, Denoël et al., 2004), interspecifické kompetice mezi příbuznými druhy (Fasola et Canova, 1992, Joly et Giacoma, 1992), a potravními vztahy v rámci larválních stádií (Kuzmin, 1990). Pozornost již byla věnována také mezipohlavním rozdílům v potravním chování (např. Andreone et al., 1999, Kovács et al., 2010, Bogdan et al., 2011, Kopecký et al., 2012). Důležité postavení ocasatých v jejich biotopech vyvolává pozornost biologů zejména v souvislosti s faktem, že řada druhů se dostává do postavení ohrožených druhů - alarmující celosvětový úbytek zástupců všech tří recentních řádů obojživelníků je v současné době již potvrzen (Lips et al., 2005). Čolci jsou významnou a v současné době již v řadě států zákonem chráněnou součástí fauny Evropy včetně České republiky. Jejich potravní chování ve vztahu k nárokům na prostředí může představovat důležitou součást našeho poznání biologie těchto živočichů.

2. Cíl

Cílem této bakalářské práce kompilačního charakteru je shrnout a zhodnotit dosavadní poznatky o autekologii evropských čolků, se zaměřením na rod *Ichthyosaura*. U čolka horského popsat i další aspekty jeho autekologie, také vzhledem k navazující diplomové práci, zaměřené na problematiku obsahu energie v jednotlivých typech kořisti tohoto druhu.

3. Potravní ekologie evropských čolků

Čolci žijí ve vodním prostředí během období rozmnožování a v terestrickém po zbytek roku (Duellman et Trueb, 1994). Čolci ve svém prostředí za určitých podmínek hrají roli vrcholových predátorů (Schabetsberger et Jersabek, 1995). Čolci jsou popisováni jako oportunističtí predátoři (Fasola et Canova, 1992), přičemž je známo, že generalističtí predátoři mohou velmi rychle měnit své potravní preference pro různé typy kořisti podle jejich dostupnosti. Jak dalece je tento fakt relevantní pro evropské čolky, bude zmíněno v následujícím textu.

Naprostá většina ekologických studií zabývajících se čolky je vzhledem ke snazšímu pozorování a odchytávání zvířat situována do období rozmnožování (Kopecký et al., 2012). Oblastí zájmu těchto prací je složení potravního spektra čolků se zřetelem k potravním preferencím určitých taxonů kořisti. Dosavadní studie potravní ekologie evropských čolků se zabývaly především stanovením množství a frekvence jednotlivých taxonů kořisti v potravě (např. Denoël et al., 1998, Denoël et Andreone, 2003, Cicort-Lucaciu et al., 2005), dále byla indexem importance (%IRI) porovnávána důležitost jednotlivých taxonů kořisti (Rulík, 1993, Kopecký et al., 2012, 2014). Předmětem studia byly také potravní rozdíly mezi pohlavími (např. Rulík, 1993, Covaciu-Marcov et al., 2010, Dimancea et al., 2011, Kopecký et al., 2012), sezónní proměny potravního spektra (Bogdan et al. 2011), potravní rozdíly mezi syntopickými druhy

(např. Fasola et Canova, 1992, Joly et Giacoma, 1992, Covaciu-Marcov et al., 2010) či mezi morfy v heterochronických populacích (např. Denoěl et Schabetsberger, 2003, Vignoli et al., 2007), zejména v souvislosti s neotenií.

Největší podíl v potravním spektru čolků má obvykle složka, která na dané lokalitě převažuje (Griffiths, 1996). Diverzita potravního spektra je přitom indikátorem kvality prostředí, které obojživelníci obývají (Kovács et al., 2007). Potravní spektrum čolků je popisováno jako široké a zahrnuje především vodní hmyz (larvální stádia i dospělce), jiné vodní „bezobratlé“, především korýše, a dále menší množství pozemních členovců spadlých na vodní hladinu (Fasola et Canova, 1992). Dále se mohou živit vajíčky obojživelníků ve vodním prostředí (Joly et Giacoma, 1992) a terestrickými bezobratlými, kteří padají na vodní hladinu (např. Schabetsberger et Jersabek, 1995). Oofágie, může být jak konspecifická, tak heterospecifická (např. Denoěl et Andreone, 2003, Denoěl et Demars, 2008). Výjimkou není ani konspecifické požírání larev (kanibalismus) a požíráání larev jiných obojživelníků (např. Zwach, 2009, Covaciu-Marcov et al., 2010, Dimancea et al., 2011). Čolek velký (*Triturus cristatus*) v dospělosti dává přednost hmyzu a měkkýšům (Dungel et Řehák, 2011), avšak příležitostně je schopen pozřít větší kořist. Podle jedné studie čolek velký, na rozdíl od svých menších příbuzných, příležitostně konzumuje zdechlina ryb (Iftime et Iftime, 2011).

Pro čolky je při výběru kořisti důležitějším kritériem její velikost a hmotnost, než konkrétní typ (Fasola et Canova, 1992). Výběr kořisti na základě její velikosti byl zjištěn zejména u syntopických komunit čolků (viz kapitola 4.1.). U čolků napříč druhy byla také zjištěna přednostní konzumace kořisti, která je v habitatu nejhojnější a (nebo) snadno polapitelná (Kopecký et al., 2011).

Energetická a výživná hodnota kořisti čolků je dosud velmi málo známá, ačkoliv její znalost může významně osvětlit motivaci zvířat k vyhledávání určité potravy. Výskyt kořisti s vysokou energetickou hodnotou může být významným měřítkem kvality rozmnožovací lokality. Vedle málo prostudovaného potravního spektra během pobytu na souši je energetická a dietetická hodnota potravy dalším zásadním úkolem příštích studií potravní ekologie čolků, a obojživelníků obecně.

4. Charakteristika modelového organismu čolek horský (*Ichthyosaura alpestris*)

4.1. Taxonomické zařazení a rozšíření

Čolci jsou obojživelníci (Lissamphibia) z řádu ocasatých (Urodela, syn. Caudata), z čeledi mlokovitých (Salamandridae), podčeledi Pleurodelinae. Zástupci této početné čeledi podle Sigmunda et al. (1992) žijí na celé severní polokouli.

Po morfologické stránce je všem mlokovitým společný protáhlý, válcovitý tvar těla s dlouhým ocasem a dvěma páry končetin, které mohou být druhotně redukovány (Sigmund et al., 1992). Počet presakrálních obratlů kolísá mezi 10 a 60. Žebra jsou podle Dungela et Řeháka (2011)

vyvinutá, hrudní kost nikoliv. Pedicelátní zuby jsou, jako u většiny ostatních obojživelníků, rozdělené na bazální násadec a korunku (Zrzavý, 2006). Kůže je silně vaskularizovaná, pokrytá slizem a obsahuje jedové žlázy. Významné je kožní dýchání, které doplňuje dýchání plicní (Papáček et al., 1994). Plovací blána mezi prsty chybí, oblast středního ucha s bubínkem vymizela (Sigmund et al., 1992). Zvukové projevy jsou podle Zwacha (2009) velmi ojedinělé a slabé.

Vlastní mloci se rozmnožují ovovivipárně, čolci ovopárně, vajíčka jsou kladena jednotlivě. Pro mlokovité jsou typické složité námluvy, tvořené tzv. „zásrubními tanci“. U čolků dále v jarním období probíhají morfologické změny, vyvolané hormonální stimulací v době rozmnožování. Tyto změny jsou vzhledem k existenci pohlavního výběru více patrné u samců, projevují se barevnými změnami a vývinem druhově specifických hřebenovitých kožních lemů na hřbetě a ocasu, které po období rozmnožování zanikají (Dungel et Řehák, 2011). Podle Papáčka et al. (1994) kopulační orgány samců nejsou přítomny, u těchto obojživelníků převažuje vnitřní oplození pomocí spermatoforu, rosolovité struktury obsahující samčí ejakulát. Tento útvar pak samice nasává do kloaky. Vývoj mlokovitých je nepřímý, přes larvální stádium.

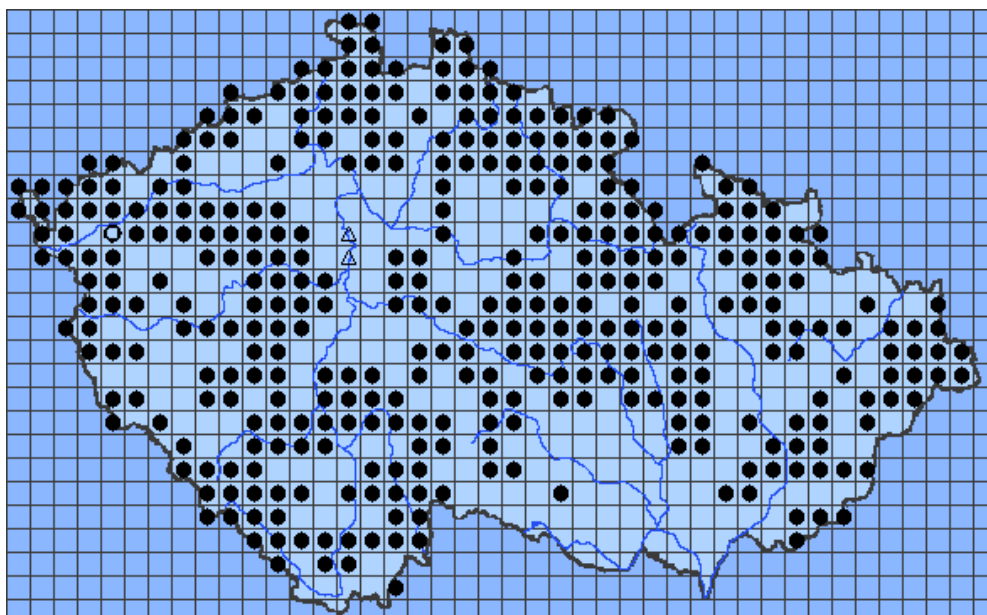
Čolci náleží k podčeledi Pleurodelinae, která zahrnuje celkem 90 druhů ze 17 rodů (Dubois et Raffaelli, 2009), a je tedy nejpočetnější podčeledí čeledi mlokovití. Dříve velmi početný rod *Triturus* byl rozdělen do celkem čtyř rodů (Larson et al., 2007). Současná taxonomie rozlišuje druhový komplex rodu *Lissotriton* (7 druhů, z toho 5 zasahuje do Evropy), druhový komplex rodu *Triturus* (8 druhů, všechny zasahují do Evropy), rod *Ommatotriton* s dvěma druhy z Blízkého Východu, a nakonec monotypický rod *Ichthyosaura* s druhem *Ichthyosaura alpestris*, čolkem horským. Na území ČR žije z celkového druhového bohatství podčeledi Pleurodelinae sedm druhů čolků, kteří reprezentují rody *Lissotriton*, *Ichthyosaura* a *Triturus*.

Areál rozšíření čolka horského je popisován jako diskontinuitní (Gasc et al., 1997). Rozkládá se od jihu Dánska směrem na jihovýchod po Rumunsko a Bulharsko, dále pak od střední Francie směrem na východ po Řecko a chybí na Britských ostrovech včetně Irska (Reichholf et Steinbach, 2003). (viz Obr. 2).

Na území České republiky je čolek horský druhým nejběžnějším ocasatým obojživelníkem a v oblastech splňujících jeho ekologické nároky je jeho výskyt víceméně souvislý (Moravec, 1994), (viz Obr. 3).



Obr. 2: Rozšíření čolka horského. (dle Gasc, J. P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, A., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J. P., Maurin, H., Oliveira, M. E., Sofianidou, T. S., Veith, M., Zuiderwijk, A. (eds.). 1997. Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Collection Patrimoines Naturels. 29. Societas Europea Herpetologica. Muséum National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. Paris. p. 496. Staženo z eumon.ckff.si. dne 10.3.2015.)



Obr. 3: Rozšíření čolka horského v České republice (dle Šandera, M. 2014. Map of distribution of *Ichthyosaura alpestris* in the Czech Republic. In. Zicha, O. (ed.). Biological Library – BioLib. Staženo z www.biolib.cz dne 29.10.2014.)

4.2. Morfologie a ontogeneze

Čolek horský je v rámci podčeledi Pleurodelinae tělesně menší až středně velký druh, dorůstající 8 až 12 cm. Samice jsou větší než samci (Štěpánek, 1966, Miaud et al., 2000), podobně jako u většiny evropských čolků (Shine, 1979). Čolek horský patří, stejně jako příbuzné druhy, k organismům s výrazným sezónním pohlavním dimorfismem (Baruš et Oliva, 1992). Základní zbarvení v terestrické fázi roku je tmavohnědé s šedavým, olivovým či namodralým nádechem. Břicho je jedolitě oranžovočervené (Gruber, 1999). V případě samic se může na hřbetě objevit typické mramorování (Dungel et Řehák, 2011). Pokožka samic bývá hrubší, může být až bradavičnatá, zatímco kůže samců zůstává hladká, nanejvýš je jemně zrnitá (Zwach, 2009). Na počátku období reprodukce dochází k expresi hormonu prolaktinu, který stimuluje morfologické změny spojené s blížícím se obdobím reprodukce a vzniká tzv. „svatební šat“. Hřbet samců ve svatebním šatu nabývá šedé, šedomodré až světle modré barvy, může být přítomna tmavá kresba. Samice mají v době rozmnožování zelené, světle šedé nebo tmavě šedé až černé hřbety, opět s nápadným mramorováním (Reichholf et Steinbach, 2003). Samcům se vytváří nízký lem žlutavé barvy s tmavým mramorováním a u obou pohlaví se na bocích objevují tmavé skvrny nepravidelného tvaru (Dungel et Řehák, 2011). Samci pak mohou na rozhraní boků a břicha mít sytě modrý pruh, často s perleťovým leskem (Zwach, 2009). Podle některých autorů (Štěpánek, 1966) jsou skvrny, resp. mramorování, v případě samic barevně méně výrazné a působí matně.

Čolek horský se stejně jako většina jiných obojživelníků vyznačuje tzv. komplexním životním cyklem (např. Wilbur, 1980), který je v tomto případě charakterizován existencí dvou ekologicky odlišných stádií v ontogenezi jedince. Ontogeneze je nepřímá. Z vajíčka nakladeného do vody se líhne larva, která dýchá vnějšími, keříčkovitými žábry. Z tohoto larválního stádia vzniká po několikaměsíčním vývoji metamorfovaný jedinec. Čolek horský podle Zwacha (2009) a Dungela et Řeháka (2011) přezimuje obvykle na souši. Hibernace larev může proběhnout opakovaně (Roček, 1996). Pohlavní dospělosti dosahuje čolek horský mezi třetím a šestým rokem věku. Ve vyšších nadmořských výškách se může dožít i více než 20 let (Miaud et al., 2000). V této souvislosti byla zjištěna negativní korelace maximální délky života s délkou aktivity čolků během roku. Ve vysokohorských oblastech kde energeticky náročné jarní a letní období bývá kratší, se čolci průměrně dožívají vyššího věku, přičemž důvodem delšího dožívání jsou pravděpodobně menší energetické ztráty díky kratšímu období reprodukce (Miaud et al., 2000) a díky delší hibernaci.

4.3. Habitatové nároky

Podle Dungela et Řeháka (2011) je tento druh méně ohrožený antropogenními vlivy než ostatní čolci. Jeho fylogeneze je pravděpodobně svázána s přítomností lesních porostů, a současné rozšíření se rovněž překrývá s historickým rozšířením lesa (Roček, 1996). Oproti čolkům rodů *Lissotriton* a *Triturus*, preferuje oblasti s vyšší nadmořskou výškou, vyšší průměrnou vlhkostí vzduchu a spíše nižšími průměrnými teplotami vzduchu (Zwach, 2009). Nadmořskou výškou směrem do vyšších poloh je jeho výskyt prakticky neomezen, podle některých autorů je jako limitní udávána nadmořská výška 2200 m n. m., v tomto případě v severozápadních Alpách (Miaud et al., 2000). Naproti tomu v oblastech pod hranicí 400 m n. m. se tento druh vyskytuje

pouze v rozsáhlejších lesních porostech a v údolích s teplotní inverzí (Baruš et Oliva, 1992). Limitním faktorem jeho rozšíření na území České republiky jsou vysoké a nikoliv nízké teploty, což je opačný trend oproti našim ostatním obojživelníkům (Mikátová et Vlašín, 2002). V některých oblastech areálu rozšíření tento čolek vytváří velké lokální populace, například v řeckém pohoří Epirus bylo v jediném horském jezeře zaznamenáno 20 000 jedinců balkánského poddruhu *Ichthyosaura alpestris veluchiensis* (Denoël, 2004).

Vhodným a vyhledávaným místem k rozmnožování jsou pro čolka horského menší stojaté nádrže (Moravec, 1994), nejčastěji na zastíněných místech (Dungel et Řehák, 2011). Podle starších publikací (Štěpánek, 1966) čolci horští tolerují i mírně tekoucí vodu, podle současných poznatků se čolci horští v tekoucích vodách nerozmnožují, resp. se tekoucím vodám spíše vyhýbají (Dungel et Řehák, 2011). Jedná se o druh dobře přizpůsobený krajinně pozměněné činnosti člověka, schopný rozmnožovat se ve vodních nádržích nejrůznějšího původu (Mikátová et Vlašín, 2002) včetně dočasných nádrží vytvořených činností člověka. Podle Miauda (1995) samice čolků inkubují vajíčka do vodních rostlin, často velmi selektivně (viz níže kapitola 5.3.6.). Při výběru rozmnožovací lokality je tedy důležitým faktorem litorální pásma s hustou vodní vegetací.

V předchozích studiích (např. Miaud et al., 2000, Kopecký et Vojar, 2007) byly v nádržích, kde se čolci rozmnožují, zkoumány abiotické faktory a biotické faktory působící na rozmnožující se populaci. Cílem výše zmíněných studií bylo identifikovat celkový vliv těchto faktorů na početnost, úspěšnost rozmnožování případně délku života čolků. Z charakteristik určujících kvalitu vody je nutné zmínit nízké pH vody. Leuven et al. (1986) uvádějí u nádrží obývaných čolky horskými obvykle slabě kyselé hodnoty pH, zmiňují však také, že reprodukční úspěch obojživelníků je obecně nižší při vyšší aciditě vody. Nižší teplota vody zřejmě nemá vliv na počet páření (Denoël, 1998, Denoël et al., 2005), nicméně preference osluněných vodních ploch, a tedy teplejší vody, je podle Ficetola et de Bernardi (2004) obecným znakem většiny obojživelníků. Bylo však experimentálně zjištěno, že oplozené samice čolka velkého ve srovnání se samci a samicemi neoplozenými silně preferovali vyšší teplotu vody (Gvoždík, 2005). U samic je vyhledávání slunných míst výhodnou strategií díky tomu, že teplo urychluje vývoj vajíček. Dříve vyvinuté larvy, které brzy dosáhnou většího vzrůstu, mají snazší příjem potravy a širší spektrum lovené kořisti, než larvy s opožděným vývojem (Denoël et Andreone, 2003). Také pravděpodobnost vysoké mortality v důsledku vyschnutí nebo vymrznutí nádrže je u dříve vylíhnutých larev nižší (Duellman et Trueb, 1994).

U čolků horských byla zaznamenána vysoká věrnost jejich domovské rozmnožovací lokality (Joly et Miaud, 1989), nicméně při vysokém riziku vyschnutí nádrží a jejich vzájemné blízkosti mohou dospělci rozmnožovací nádrže měnit, a to i v průběhu reprodukční sezóny (Kopecký et al., 2010). Kopecký et al. (2010) dále uvádějí, že většina disperzních pohybů čolků během období reprodukce směřovala k permanentním nádržím. Celkově větší počet migrací uskutečňují samci (Kopecký et al. 2012).

Čolek horský stejně jako příbuzné druhy nesnáší přítomnost ryb, a syntopicky se s nimi téměř nevyskytuje, přičemž introdukce zejména dravých druhů může negativně ovlivnit jeho populace (Denoël et al., 2005). Čolci pro rozmnožování proto vyhledávají lokality, kde ryby

nežijí. Predátory larev čolků jsou také velké larvy vážek a šídel a jejich přítomnost v nádrži dokonce ovlivňuje fyziologický vývoj larev (Van Buskirk et Schmidt, 2000). Podle Kopeckého et Vojara (2007) však přítomnost predátorů larev dospělí čolci nevyhodnotili jako nebezpečí a vliv přítomnosti predátorů na početnost dospělých čolků v nádrži nebyl průkazný.

4.4. Hibernace a jarní migrace do vody

Rozmnožování čolků horských je striktně vázáno na vodu, podobně jako u většiny ostatních obojživelníků (Duellman et Trueb, 1994). Dospělci mnoha obojživelníků se mimo období rozmnožování obvykle zdržují v terestrickém prostředí a to v okruhu 300 až 1000 m od vodních nádrží, ve kterých se rozmnožují (Schabetsberger et al., 2004). Hibernace čolka horského v našich podmínkách trvá kolem 5 měsíců (Baruš et Oliva, 1992). Sezónní aktivitu zahajují čolci horští v březnu až dubnu příchodem na rozmnožovací lokalitu (Zwach, 1990). Rozmnožování tedy zahrnuje migraci do vodního prostředí a následující pobyt ve vodě, trávající 2 až 4 měsíce, přičemž zde existuje velká časová variabilita mezi lokalitami, jednotlivými sezónami i mezi jedinci (Duellman et Trueb, 1994). Čolek horský má zřejmě více synchronizované období reprodukce než čolek obecný (*Lissotriton vulgaris*) a čolek velký (*Triturus cristatus*) (Cicort-Lucaciu et al., 2011). Čolci se při přemístování mezi terestrickým a akvatickým habitatem orientují podle opticky významných bodů a pomocí specifických olfaktorických signálů (Joly et Miaud, 1993). Bylo také zjištěno, že během nočních migrací se čolci částečně či dokonce zcela orientují pomocí magnetických signálů, zejména při zatažené obloze (Diego-Rasilla et al., 2005).

4.5. Vliv kondice a pohlaví na průběh rozmnožování

Kondice jedinců, analyzovaná zvláště pro samce a samice, je pravděpodobně jediným faktorem ovlivňujícím dobu příchodu čolků na rozmnožovací lokalitu (Kopecký et Šusta, 2006). Bylo zjištěno, že jedinci s vyšším výživovým indexem, tj. jedinci v lepší kondici, nastoupili do vodní fáze s prázdným trávicím traktem (Kopecký et Šusta, 2006). Doba příchodu jedinců do vodního prostředí může souviset s pohlavím, patrně však nesouvisí s teritorialitou, která u čolka horského pravděpodobně neexistuje. Samice čolka horského se při výběru sexuálních partnerů zřejmě řídí především olfaktorickými signály, které umožňují vnímat feromony ze samčí kloaky, přičemž feromony uvolňované během dvoření samce vyvolávají u samice odpověď předcházející přijetí spermatoforu (Treer et al., 2013) a mohou vypovídat o genetické příbuznosti jedinců (Garner et Schmidt, 2003).

Na počátku reprodukční sezóny představuje významný problém nedostatek potravy v nádržích, jelikož významné složky potravního spektra čolků, jako jsou perloočky (Cladocera), larvy komárů (Chironomidae), larvy jepic (Ephemeroptera) apod., se ve větším množství rozmnožují až čtyři týdny po příchodu prvních jedinců. Čolci se tak na počátku vodní fáze vystavují potravnímu deficitu (Kopecký et Šusta, 2006).

5. Potravní ekologie čolka horského

5.1. Čolek horský v rámci heterospecifických gild, potravní chování ve srovnání s ostatními čolky

Velikostní poměr mezi predátorem a kořistí je obecně považován za důležitý zejména ve vodních ekosystémech (Osenberg et Mittelbach, 1989). Pozitivní korelace velikosti predátora s velikostí jím preferované kořisti byla pozorována v případě některých zástupců ocasatých obojživelníků (Braña et al., 1986). V rámci evropských čolků byl vysloven předpoklad zvětšení diverzity potravního spektra spolu s rostoucí velikostí druhů i jedinců v rámci druhu. Tento předpoklad byl nastíněn v Braña et al. (1986) a v pozdějších studiích potvrzen (Joly et Giacoma, 1992), či naopak zpochybněn (Fasola et Canova, 1992). Zejména na lokalitách, kde se vyskytuje pouze jediný druh čolka, případně jeden druh početně dominuje, se oportunistické využívání všech dostupných potravních zdrojů projevuje, a to v důsledku absence konkurence (Joly et Giacoma, 1992). Velká část potravního spektra syntopicky žijících čolků různých druhů a životních stádií může sestávat z několika málo taxonů kořisti, přestože celkové potravní spektrum je široké (Fasola et Canova, 1992).

Společenství dvou či tří velikostně odlišných druhů čolků je obvyklé v mnoha nádržích po celé Evropě (Joly et Giacoma, 1992). Rozdíly v potravních preferencích syntopických obojživelníků jsou ovlivněny jejich velikostí, rozsahem mikrohabitátů, které obývají a jejich aktivitou (Van Sluys et Rocha, 1998). Čolci různých druhů na jedné lokalitě vytvářejí tzv. heterospecifickou gildu. Joly et Giacoma (1992) zdůrazňují, že různé druhy čolků se vzájemně liší spíše výběrem habitatu a predačními strategiemi než výběrem konkrétní kořisti, neboť všechny typy kořisti, konzumované menšími čolky, jsou většinou rovněž konzumovány většími. Tento fakt potvrzují také Roşca et al. (2013), kteří zjistili u syntopických čolků velkých a čolků obecných společné využívání drobné planktonní kořisti bez ohledu na odlišnou velikost čolků. Pokud tedy jednu lokalitu obývá více druhů čolků, jejich potravní niky se běžně překrývají. To nemusí platit vždy (např. v dostatečně velkém habitatu), neboť obojživelníci obecně mají tendenci rozdělovat si prostorové niky v prostředí, avšak v malém či průměrně velkém habitatu bude pro syntopicky žijící čolky těžké vyhnout se kompetici a využívat odlišné mikrohabitaty (Covaciu-Marcov et al., 2010). Současné rozšíření evropských čolků z někdejšího druhového komplexu *Triturus* je charakterizované rozsáhlými oblastmi sympatrického výskytu u druhů odlišné velikosti a naopak úzkými zónami sympatrie v případě druhů srovnatelné velikosti. To může podle Joly et Giacoma (1992) podporovat hypotézu o vzájemně neslučitelné kompetici velikostně podobných druhů, přičemž vyšší diverzita potravního spektra tělesně větších čolků je spíše důsledkem rozmanitosti potravních preferencí.

U syntopických komunit čolků byly zaznamenány protichůdné potravní tendence. Na jedné straně to byly mezidruhové rozdíly potravního spektra, potenciálně snižující konkurenci (např. Joly et Giacoma, 1992), na druhé straně významný překryv potravních nik (Braña et al., 1986). Fasola et Canova (1992) napříč druhy nenalezli žádný signifikantní vztah mezi hmotností jedince a taxonomickou či prostorovou diverzitou potravního spektra. Dále uvádějí, že všechny přítomné druhy a životní stadia vykazovaly podobné potravní spektrum - dospělci v tomto případě upřednostňovali terestrické Homoptera, spadlé na hladinu, zatímco larvy, juvenilové a

paedomorfní jedinci drobné vodní korýše. Značný překryv potravního spektra syntopických druhů v prostorově homogenním prostředí může podporovat hypotézu, že k rozdělení zdrojů dochází spíše v prostředí s variabilnějšími (a nevyužívanými) mikrohabitaty (Skúlason et al., 1995). Nejvíce kořisti bylo v trávicím traktu odchycených jedinců nalézáno v období vrcholícího rozmnožování (Covaciu-Marcov et al., 2010, Kovács et al., 2010), přičemž David et al. (2009) uvádějí větší abundanci a frekvenci jinak menšinové terestrické potravy v žaludcích čolků tehdy, kdy se čolci připravují k opuštění vody, tedy v závěru období rozmnožování.

Zatímco některé studie zaznamenaly podobné potravní spektrum syntopických čolků, jiní autoři uvádějí významné mezidruhové odlišnosti v potravním spektru syntopických druhů čolků (např. Kuzmin, 1990). Jak již bylo nastíněno, specifický překryv potravních nik ne vždy odpovídá překryvu v tělesné velikosti. Syntopičtí čolci horský a karpatský (*Lissotriton montandoni*) podle Kuzmin (1990) vykazovali navzdory podobné velikosti až překvapivě nízký stupeň překryvu potravního spektra, které se zcela lišilo ve složení i velikosti potravních jednotek. Během měsíce června a července jedinci čolka horského požírali nepoměrně více terestrické kořisti než jedinci čolka karpatského (51,2 % vs. 3,2 %). Tato rozdílnost je vysvětlitelná dočasným pátráním po potravě v terestrickém prostředí u čolků horských. Joly et al. (1992), na rozdíl od Fasola et al. (1992), zaznamenali vyšší diverzitu potravního spektra u větších druhů, přičemž diverzita potravy odrážela využívání prostoru nádrže. U čolka italského (*Lissotriton italicus*) to byl téměř výhradně plankton a larvy pakomárů, zatímco čolek horský vykazoval spektrum rozšířené o berušky rodu *Asellus*, terestrickou kořist a vajíčka čolků. Covaciu-Marcov et al. (2010) v případě čolka horského na místech syntopického výskytu s jinými druhy také uvádějí jako významnou součást potravy kořist původem z terestrického prostředí (podíl abundancie z celkového potravního spektra až 40%). Požírání larev jiných druhů se podle Joly et al. (1992) vyskytovalo pouze v případě tělesně nejmohutnějšího druhu - čolka velkého, což potvrdily i pozdější práce (např. Cicort-Lucaciu et al., 2005), avšak nejedná se o obecně platné pravidlo (viz kapitola 5.3.5.).

Při výzkumu syntopicky žijících druhů byl opakovaně zjištěn fakt, že čolci horští oproti ostatním druhům přijímali méně potravy (Fasola et al., 1992, Joly et al., 1992, Covaciu-Marcov et al., 2010, Bogdan et al., 2011). Covaciu-Marcov et al. (2010) uvádějí u 123 zkoumaných jedinců čolka horského pouze 220 potravních jednotek, což je podstatně méně oproti syntopickým čolkům obecným (u 162 jedinců 1526 potravních jednotek). Čolek horský také vykazoval nižší diverzitu potravního spektra.

Čolci horští se relativně nejintenzivněji krmili ve vrcholu období rozmnožování, zatímco čolci obecní a čolci velcí spíše ke konci tohoto období (Covaciu-Marcov et al., 2010). Na počátku období rozmnožování bývá zaznamenána nejvyšší frekvence jedinců s prázdnými žaludky, a v menší míře se nárůst hladovějících jedinců projevuje také na konci pobytu ve vodě. Tento jev se zdá být nejvíce charakteristický právě v případě čolka horského (Covaciu-Marcov et al., 2010). Šusta (2001) však zaznamenal u těchto obojživelníků krmění i na počátku jara, a dle jeho výsledků čolci horští začínají přijímat potravu brzy po procitnutí z hibernace. Čolek horský je někdy považován za druh s nejkratším obdobím pobytu ve vodě (Cicort-Lucaciu et al., 2011), zatímco jiné studie poukazují na jeho prodloužené období reprodukce a dlouhou přítomnost v

nádržích během sezóny (Fasola et Canova, 1992). Celkově vzato se však zdá, že čolek horský je oproti příbuzným druhům méně vázaný na vodu, má tendenci ke konci reprodukce vodní prostředí dříve opouštět a projevuje nižší schopnost se ve vodě krmít (Covaciu-Marcov et al., 2010).

Při pozorování potravního chování čolků bylo zjištěno, že čolci obecní se převážně drželi v blízkosti břehu v teplejší vodě a krmili se velmi intenzivně, zatímco jedinci čolka velkého a čolka horského lovili v kratších intervalech poblíž dna ve větší hloubce (Covaciu-Marcov et al., 2010). Tento výsledek byl shodný v několika různých pracích (Fasola et Canova, 1992, Bogdan et al., 2011), a zřejmě se nejedná o důsledek lokálních podmínek prostředí, nýbrž o obecně rozšířený jev. Určitá potravní strategie může v rámci druhu převládat. V případě syntopického výskytu dvou rozdílně velkých druhů má menší druh tendenci zaměřit se na drobnou planktonní kořist ve vodním sloupci, zatímco větší obvykle pátrá po větší kořisti žijící při dně (Joly et Giacomina, 1992). Joly et Giacomina (1992) v této souvislosti uvádějí, že v potravním spektru čolka horského a čolka obecného hrají zooplanktonní koryšičky významnější roli, než u mohutnějších čolků rodu *Triturus*, kteří se obecně více zaměřují na větší kořist typu plžů či kroužkoveců a okupují tzv. „bentickou potravní niku“. Například sbírání kořisti z hladiny bylo běžné u čolků dravých (*Triturus carnifex*) ale pouze příležitostně u čolků horských. Podle Denoël et Andreone (2003) byli čolci horší zastížení jak ve volné vodě, tak i v hlubší vodě poblíž dna. Naopak se důsledně vyhýbali mělké vodě v těsné blízkosti břehů (Covaciu-Marcov et al., 2010), na rozdíl od syntopických čolků obecných. Obsah žaludku u čolka horského napovídal, že se tito čolci krmili převážně poblíž substrátu dna (Covaciu-Marcov et al., 2010).

5.2. Způsob lovu kořisti ve vodním prostředí a na souši

Jen nevelký počet druhů obratlovců má schopnost efektivně využívat jak terestrické, tak akvatické potravní zdroje (Heiss et al., 2013). Přechod mezi terestrickým a akvatickým prostředím přitom představuje jeden z nejdůležitějších kroků v evoluci čtyřnožců (Stayton, 2011). Přijímání potravy ve vodě a na souši může probíhat stejným mechanismem v obou prostředích, což znamená nedostatečnou efektivitu v jednom z nich, či v obou. Druhou možností jsou fyziologické změny a změny potravního chování v odpovědi na odlišné podmínky prostředí (Stayton, 2011).

Ocasatí obecně si v technice přijímání potravy zachovali řadu plesiomorfních znaků sdílených s primitivními tetrapody (Duellman et Trueb, 1994). Pro čolky je přechod z vodní do terestrické fáze a naopak rozhodující změnou z hlediska mechanismu lovu kořisti. Reilly (1996) uvádí, že v případě ocasatých obojživelníků při lovu u kořisti ve vodě získá rozevřený ústní otvor tvar zvonu, pohyb jazyky směrem dolů začíná při otevírání úst a dosahuje maxima při jejím zavírání. Po metamorfóze ocasatých se nově uplatňuje vymrštní jazyka a drcení kořisti čelistmi, které s sebou nesou opožděné snížení jazyky a delší rozevření úst při zachování zvonovitého tvaru.

Heiss et al. (2013) podobně jako v případě jiných ocasatých předpokládali u čolka horského přijímání potravy nasáváním („suction feeding“) v době pobytu ve vodě a lapání kořisti jazykem (ang. lingual prehension) v době pobytu na souši. Čolek pohybující se pod vodou se pomalu přiblíží k vyhlédnuté kořisti a nasaje ji s vodou vzniklou prudkým otevřením úst.

V terestrickém prostředí čolek po přiblížení ke kořisti otevře ústa a jeho jazyk se pomalu posune k okraji úst. V následující se fázi ústa lehce přivře a jazyk je vymršten směrem ke kořisti (Heiss et al., 2013).

Zatímco u asijského čolka krátkonohého (*Pachytriton brevipes*) Miller et Larsen (1990) zaznamenali neschopnost lovit pomocí jazyka, čolek horský je v terestrickém prostředí schopen jak vymrštení jazyka, tak lapání kořisti čelistmi (Heiss et al., 2013). Čolek horský je tak považován za behaviorálně velmi plastického predátora (Heiss et al., 2013).

5.3. Potravní spektrum čolka horského v období rozmnožování

Potravní ekologií evropských čolků se zabývala řada studií v různých oblastech jejich výskytu. V případě čolka horského se jednalo například o výzkum populací v oblasti Alp (např. Joly et Giacomina, 1992, Schabetsberger et Jersabek, 1995), střední Itálie (např. Fasola et Canova, 1992, Denoel et Andreone, 2003, Vignoli et al., 2007), Karpat (např. Covaciu-Marcov et al., 2010, Bogdan et al., 2011, Dimancea et al., 2011), Ukrajiny (Kuzmin 1990) a také České republiky (např. Rulík, 1993, Šusta, 2001, Kopecký et al., 2011, 2012, 2014).

Období rozmnožování podle Dungela et Řeháka (2011) probíhá převážně ve vodním prostředí od dubna do června a pobyt v terestrickém prostředí po zbytek roku. Využívání dvou odlišných prostředí, tj. terestrického a vodního, není striktně oddělené. Čolci vodu během reprodukce běžně opouštějí a naopak (Kopecký et al., 2010). Oproti jiným obojživelníkům, např. skokanům, kteří se rozmnožují explozivně v krátkém období několika týdnů či pouze dnů (Wells, 1977), bylo u čolků zjištěno prodloužené období reprodukce, které znamená pobyt ve vodě po dobu několika měsíců (např. Hartel et al., 2007).

Denoel et Schabetsberger (2003) uvádějí, že čolci horší požírají všechny ve svém prostředí dostupné živočichy přiměřené velikosti, od drobných planktonních korýšů po velký vodní hmyz a terestrické „bezobratlé“. V období reprodukce v jarních měsících, se čolci zdržují ve vodním prostředí, a také jejich kořist je převážně akvatického původu. Podle Rulíka (1993) pouze 4,07 %, podle Kopeckého et al. (2012) dokonce pouze 1,8 % z celkového potravního spektra čolků horských v době rozmnožování na českých lokalitách pocházela z terestrického prostředí. Dimancea et al. (2011) uvádějí dokonce 99 % potravních jednotek původem z vodního prostředí. Pokud se čolci v tomto období zaměřují na terestrickou kořist, může to znamenat, že jimi obývaná vodní lokalita neposkytuje dostatečné potravní zdroje (Covaciu-Marcov et al., 2010). Konzumace terestrické kořisti v době rozmnožování je obvyklá u rozměrově malých lokalit s redukovanými populacemi vodních „bezobratlých“ (Covaciu-Marcov et al., 2010). Lokálně může určitou výjimku z výše uvedeného pravidla představovat terestrický, zejména létající hmyz (např. Denoel et Andreone, 2003) – viz níže.

Čolek horský je poměrně odolný vůči klimatickým podmínkám, zejména vůči chladu, a v rámci Evropy je podle Schabetsberger et Jersabek (1995) jediným ocasatým obojživelníkem, který vystupuje do vysokohorských poloh v Alpách. V oligotrofních horských nádržích čolci maximalizují svůj příjem kořisti tím, že se zdržují v teplých, mělkých partiích při břehu a konzumují terestrickou kořist. Při migraci do hlubších vod pak zřejmě vyhledávají místa s vyšším výskytem planktonní kořisti. Čolek horský je v otázce temporální aktivity považován

za velmi flexibilního (Martin et al., 1989), což u něj předpokládá zapojení více smyslů při pátrání po kořisti. Samci pátrají po potravě zejména ve dne, zatímco samice mají rovnocennou potravní aktivitu jak v denních, tak v nočních hodinách (Joly et Giacomini, 1992).

5.3.1. Hmyz v potravním spektru čolka horského

Důležitou součástí potravního spektra čolků je hmyz. Jedná se o především o juvenilní stádia terestrického hmyzu, inkubujícího vajíčka do vody, ta můžeme označit jako tzv. temporální zooplankton a zoobentos. Dále se jedná o juvenilní a adultní stádia akvatického hmyzu. Zmínit je nutné zejména larvy jepic (Ephemeroptera) (např. Braňa et al., 1986), larvy pošvatek (Plecoptera) (např. Denoël et al., 1998, Bogdan et al., 2011), larvy chrostíků (Trichoptera) (např. Kuzmin, 1990, Covaciu-Marcov et al., 2010) a larvy dvoukřídlých (Nematocera) (Kovács et al., 2010, Dimancea et al., 2011). Posledně jmenovaní zástupci hmyzu jsou (spolu s perloočkami) hojně konzumováni také juvenilními čolky, kteří po metamorfóze zůstávají ve vodě (Denoël, 2004).

Velkou důležitost taxonů Nematocera a Trichoptera zaznamenávají např. Denoël et Andreone (2003), Covaciu-Marcov et al. (2010), Bogdan et al. (2011) či Dimancea et al. (2011). Nematocera pak zvláště na počátku teplejší části sezóny (Kovács et al., 2010), přičemž ve vrcholné fázi reprodukce do konce května se frekvence Nematocera v trávicím traktu může blížit 100 % (Covaciu-Marcov et al., 2010). Kovács et al. (2010) navíc uvádějí Nematocera jako důležitý potravní zdroj konzumovaný ve velkém množství, což potvrzuje i poměrně značný význam tohoto typu kořisti zaznamenaný studiiemi v českém prostředí (Rulík, 1993, Šusta, 2001, Kopecký et al., 2012, 2014). Z podřádu Nematocera se v potravním spektru č. horského jedná zejména o larvy pakomárů (Chironomidae), které jako nejpočetnější a nejfrekventovanější kořist uvádí Rulík (1993). Vysoká frekvence chrostíků (Trichoptera) v potravním spektru čolků může být důsledkem intenzivnějšího pohybu čolků v substrátu dna (Dimancea et al., 2011). Larvy pošvatek (Plecoptera) zmiňují jako statisticky významné např. Rulík (1993) a Šusta (2001), larvy (Ephemeroptera) pak např. Kovács et al. (2010). Jak Rulík (1993), tak Denoël (2007) jako relativně častou kořist čolků dále uvádějí larvy potápníkovitých brouků (Dytiscidae), imága potápníkovitých zaznamenal s menší významností také Šusta (2001).

Fasola et Canova (1992), Denoël (2004) a z českých autorů Rulík (1993) uvádějí v potravě čolků lokální význam terestrického hmyzu, resp. létajících imág, která padají na hladinu a odtud jsou čolky sbírány. Hmyz spadlý na vodní hladinu uvádějí jako významný zdroj potravy také Denoël et Joly (2001), v tomto případě se jedná o potravní preference metamorfovaných jedinců oproti paedomorfům (více viz níže - kapitola 3.7.). Naopak Kopecký et al. (2012) zaznamenali tento typ kořisti jen zřídka.

5.3.2. Zooplanktonní korýši v potravním spektru čolka horského

Značný význam v potravním spektru čolků spolu se zástupci zooplanktonu a zoobentosu temporálního má zooplankton trvalý. Do této ekologické skupiny patří zejména akvatičtí korýši,

v potravě čolků se podle Denoël et al. (1998) vyskytují zejména zástupci perlooček (Cladocera), klanonožců (Copepoda) a lasturnatek (Ostracoda). Joly et Giacomina (1992) uvádějí koryše jako základ potravního spektra čolka horského spolu s larvami pakomárů. Podle Rulíka (1993) planktonní koryši představovaly až 80,5 % celkově zkonsumované potravy čolků oproti 13,2 %, která připadají na hmyz. Koryši byly nadto i nejvíce kořisti s největší frekvencí v trávicím traktu čolků (Rulík 1993). Značné zastoupení zaznamenávají autoři u Cladocera (např. Joly et Giacomina, 1992, Denoël et Andreone, 2003), například u zástupců rodu *Daphnia* (Denoël et al., 1998). Perloočky byly zaznamenány jako nejvýznamnější zdroj potravy během pobytu ve vodě i v českých studiích (Rulík, 1993, Kopecký et al., 2014). Vysoké zastoupení Cladocera na lokalitách české proveniencce, kde tito koryši tvořili až 68,16 % celkem zkonsumovaných potravních jednotek (n%), bylo na našem území opakovaně potvrzeno (Rulík, 1993, Šusta, 2001). Zde je třeba doplnit, že k maximální početnosti dosahují populace Cladocera v průběhu června, tedy ke konci reprodukčního období čolků. Tehdy velké populační hustoty Cladocera umožňují energeticky nenáročný lov s velmi vysokou úspěšností blížící se 100 % (Šusta, 2001). Denoël et Andreone (2003) zaznamenali podobné výsledky na Apeninském a Balkánském poloostrově. Snadná dostupnost této velikostně drobné kořisti tak sezónně převažuje nad jinak obecně platným zjištěním, že čolci preferují kořist větších rozměrů (Denoël et Joly, 2001).

Vedle Cladocera se v potravním spektru čolků často vyskytují zástupci Copepoda (např. Rulík, 1993, Denoël et Andreone, 2003, Bogdan et al., 2010). Z Copepoda uvádí Šusta (2001) zejména na počátku období rozmnožování jako významnou kořist zástupce buchaneček (Cyclopoida). Copepoda rodu *Arctodiamptomus* a *Acanthodiamptomus* spolu s Cladocera čeledi Daphniidae podle Schabetsbergera et Jersabek (1995) představují klíčový zdroj pro populace čolků horských ve vysokohorských jezerech Alp. Další skupinou planktonních koryšů často přítomnou v potravní spektru čolků horských jsou lasturnatky (Ostracoda), které zaznamenávají např. Denoël et Andreone (2003).

5.3.3. Ostatní typy kořisti v potravním spektru čolka horského

Nezanedbatelným potravním zdrojem čolků v období reprodukce mohou být také větší akvatictí koryši. Často jsou v potravním spektru uváděni zástupci Isopoda (např. rod beruška *Asellus*). Isopoda byly zaznamenány jako jeden z hlavních potravních zdrojů z hlediska potravních indexů a indexu důležitosti (IRI %) – až 49,68 %, v některých českých pracích (Kopecký et al., 2012, 2014). V italských pracích (Fasola et Canova, 1992, Joly et Giacomina, 1992), přičemž čolci je loví zejména v submerzní vegetaci a v mělkých úsecích nádrží (Joly et Giacomina, 1992, Denoël et Demars, 2008). Mimořádnou důležitost v případě českých populací zjistili Kopecký et al. (2012, 2014) u žížal rodu *Lumbricus*, které nebyly pro čolky klíčovým potravním zdrojem z hlediska množství či frekvence, nýbrž díky své značné hmotnosti. Dalšími důležitými potravními zdroji se na některých lokalitách stávají plži (Gastropoda) a mlži (Bivalvia). Gastropoda jako skupinu zmiňují v potravě čolků horských např. Fasola et Canova (1992). Nejčastější kořisti se stávají především plovatkovití (Lymnaidae) a okružákovití (Planorbidae) (Šusta 2001, Kopecký et al., 2014), z Bivalvia pak okružankovití (Sphaeriidae) (Šusta 2001). V případě Gastropoda rodu r. *Lymnaea* Šusta (2001) uvádí, že větší jedinci byli v trávicím traktu čolků nacházeni zcela bez ulity, což indukuje schopnost čolků vysávat kořist ukrytou ve schránkách.

Někteří autoři zaznamenali u čolků horských zvýšenou konzumaci svleček (Covaciu-Marcov et al., 2010, Bogdan et al., 2011, Kopecký et al., 2011). Kopecký et al. (2011), kteří tuto problematiku sledovali na dvou lokalitách, uvádějí, že svlečky byly čolky požírány na obou lokalitách se shodnou frekvencí, a bez mezipohlavních rozdílů. To naznačuje, že se jedná o jev běžný. Zkonzumované svlečky mohou představovat důležitý zdroj živin při nepřítomnosti jiné potravy (Kovács et al., 2010). Naproti tomu fragmenty vegetace, pokud v žaludcích čolků nějaké nalézáme, byly pravděpodobně zkonzumovány náhodou (Kovács et al., 2007). Zbytky rostlin a bahno v žaludcích čolků mohou též svědčit o specifických technikách lovu kořisti – např. rytí v bahně a konzumace rostlin i s drobnými přisedlými živočichy (Šusta, 2001).

5.3.4. Kanibalismus

Kanibalismus je mezi obojživelníků široce rozšířen a považuje se za vedlejší produkt „normálního“ predačního chování (Polis et Myers, 1985). U čolka horského je kanibalismus pozorovaný poměrně často (Denoël et Demars, 2008, Zwach, 2009), ačkoli některé studie jej zmiňují jako okrajový jev. Například Fasola et Canova (1992) nacházeli zbytky larev čolků v žaludcích dospělců, nicméně velmi zřídka. U populací čolka horského z rumunských Karpat zaznamenali konspecifické požívání larev Covaciu-Marcov et al. (2010) a Bogdan et al. (2011).

5.3.5. Konzumace larev jiných obojživelníků

Někteří autoři zaznamenali u čolka horského významnou konzumaci larev jiných obojživelníků, zejména žabích pulců (Covaciu-Marcov et al., 2010, Kovács et al., 2010, Dimancea et al., 2011). Požívání žabích pulců čolky horskými zaznamenává několik studií (Kuzmin, 1990, Covaciu-Marcov et al., 2010, Dimancea et al., 2011), v jednom případě měla v žaludku pozůstatky pulců dokonce naprostá většina odchycených jedinců (96 %), přičemž pulci zaujímali 90 % celkového počtu potravních jednotek (Dimancea et al., 2011). Čolci na lokalitě využili hojné přítomnosti pulců, jejich přiměřené velikosti a snížené pohyblivosti v důsledku chladného počasí během měsíce dubna. Toto potravní chování potvrzuje názor, který vyslovili Stephens et Krebs (1986): přednostní konzumace určité potravy může být pro predátora výhodnější, než vyhledávání více zdrojů včetně méně hodnotných. Za určitých okolností tím predátor minimalizuje poměr vydané energie a času.

Bogdan et al. (2011) jako novou informaci z potravní ekologie čolka horského uvádějí požívání larev mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*). Autoři tuto skutečnost přičítají zejména malé rozloze lokality, která umožnila kontakt čolků s mločimi larvami. Velikost mločích larev limitovala možnost čolků je pozřít, a proto nebyly zkonzumovány ve větším počtu.

5.3.6. Oofágie konspecifická a heterospecifická

Inkubace vajíček u čolků je charakteristická obalováním vajíček do vodních rostlin a nenáhodným rozmístěním snůšek ukrytých ve vegetaci nádrže. Toto chování samic je pravděpodobně jistou formou obrany vajíček proti predaci a tím zvýšení jejich životnosti (Miaud, 1995). Čolci ovšem svá vlastní vajíčka běžně konzumují (např. Denoël et Andreone, 2003). Pokud vezmeme v úvahu fekunditu čolka horského, která se pohybuje mezi několika desítkami a několika sty vajíček (Garner et Schmidt, 2003) a velké množství zkonzumovaných

vajec (podle Denoël et Andreone (2003) více, než jedno vajíčko na jednoho jedince denně), zjišťujeme, že tato forma predace ovlivňuje populační ekologii druhu. Konspecifická oofágie byla u čolka horského zaznamenána častěji v případě samic (Denoël et Andreone, 2003). Experimenty s příbuzenským výběrem (ang. kin selection) předpokládají, že někteří obojživelníci se vyhýbají požívání vlastního potomstva, nicméně otázka příbuzenského výběru v případě čolka horského je dosud nezodpovězena (Denoël et Andreone, 2003). V případě čolka obecného byl Tóthem et al. (2011) příbuzenský výběr zjištěn jako významný faktor v kanibalistickém chování – samice požíraly svá vlastní vajíčka méně, než vajíčka ostatních samic. To platilo pouze v případě, kdy vajíčka příbuzných byla v nízkém poměru vůči ostatním, ovšem celkový počet vajíček neměl signifikantní vliv na samičí příbuzenský výběr. Samice čolků obecných jsou schopny své vlastní snášky od snášek jiných samic rozeznávat, a totéž lze předpokládat i u čolka horského.

Denoël et Demars (2008) chápou toto potravní chování především jako možnost obohacení potravního spektra a získání živin. Heterospecifická oofágie se může vyvíjet z kanibalismu a zmírnit tak náklad (cost), který z evolučního hlediska představuje požívání příbuzných jedinců. V oblastech, kde se čolek horský syntopicky vyskytuje se skokanem hnědým (*Rana temporaria*) a dalšími žábami, bylo zdokumentováno požívání žabích vajec. Dimancea et al. (2010) zaznamenávají tento typ potravy u 88 % odchycených samic čolka horského. Skokani hnědí se začínají rozmnožovat v průměru o měsíc dříve než čolci horští, díky tomu mají čolci možnost konzumovat vajíčka skokanů dříve, než se sami plně soustředí na námluvy a páření. Žabí vajíčka jako nepohyblivá a energeticky vydatná potrava, pravděpodobně představují snadno dostupné doplnění energetických zásob po zimní hibernaci, a tím dopomocí k úspěšnému reprodukčnímu období (Sztatecsny et al., 2013). Velmi významná byla vajíčka skokanů v potravě českých populací čolka horského, kde na dílčích lokalitách byla druhou až třetí nejdůležitější součástí potravního spektra - % IRI index dosahoval až 42,10 % (Kopecký et al., 2014).

5.4. Potravní chování larev

Potravní spektrum larev je obvykle omezeno na drobné planktonní korýše a drobné larvy Chironomidae (Kuzmin, 1990), planktonní korýše a hmyzí larvy uvádí jako základ potravního spektra larev také Dungel et Řehák (2011). Braňa et al. (1986) zjistili jako nejvýznamnější zdroj potravy larev čolků Cladocera, které tvořily v rámci jednoho sběru až 100 % potravního spektra. Druhým nejvýznamnějším taxonem pak byly Copepoda (16,8 %). Podle Zwacha (2009) jsou tělesně větší larvy schopné pozřít i drobné obratlovce, konkrétně menší larvy čolků a drobné pulce.

5.5. Fenotypová plasticita a heterochronické změny (neotenie, progeneza) u čolků

Obojživelníci jsou poikilotermními obratlovci, a podle Mayra (1963) vykazují větší fenotypovou plasticitu, než obratlovci homiootermní. U ocasatých obojživelníků včetně mlokovitých existuje možnost heterochronie, tedy evoluční změny v časování exprese znaků (Tkadlec, 2013), která se projevuje jako pedomorfóza. Pedomorfózou rozumíme retenci juvenilních znaků u rozmnožujícího se dospělce (Whiteman, 1994). Konvenčně je heterochronie rozdělována do tří kategorií jako neotenie (zpomalení somatického vývoje),

progeneze (zrychlení vývoje gonád) a přímý vývoj (zrychlení somatického vývoje, při němž chybí larvální stádium) (Wakahara, 1996). V případě čolků hovoří Baruš a Oliva (1992) o tzv. „nepravé“ neotonii, kdy pohlavní orgány neotenních jedinců nejsou zcela vyvinuté. Jiní autoři zmiňují neotonii fakultativní, která je neotonií geneticky nezafixovanou (Roček, 1996). Smíšené populace s metamorfovanými i pedomorfními jedinci byly zaznamenány u 12 druhů evropských čolků (Whiteman, 1994, Denoël et al., 2005). Podle Denoëla et al. (2001) byla u čolka horského pedomorfóza zdokumentována nejméně v 87 případech, nejčastěji se vyskytuje v Itálii a na Balkáně. U italského poddruhu *Ichthyosaura alpestris apuanus* se pedomorfní jedinci vyskytují ve 47 % jeho populaci (Andreone et Dore, 1991). Fakultativně pedomorfní jedinci se mohou vyskytovat na jedné lokalitě společně s metamorfovanými v různém poměru dle jednotlivých populací. Tato skutečnost může mít významný dopad na potravní ekologii těchto populací.

5.5.1. Vliv heterochronie na potravní ekologii čolka horského

Existence tzv. trofického polymorfismu se projevuje odděleným využíváním potravních zdrojů u různých životních forem (Skúlason et Smith, 1995). Pedomorfní jedinci se od zbytku populace liší morfologicky i ekologicky. Pedomorfóza čolků v souvislosti s potravním chováním byla intenzivně zkoumána v několika studiích (Denoël et Poncin, 2001, Denoël et Andreone, 2003, Denoël et Schabetsberger, 2003, Vignoli et al., 2007).

Morfologická heterochronie dává strukturální a funkční základ variaci v potravním chování (Denoël et Schabetsberger, 2003). Důležitým rozdílem, který charakterizuje všechny neotenní formy obojživelníků, je zachování vnějších keříčkovitých žaber. Pouze pedomorfní jedinci jsou schopni při nasávání kořisti vytlačit nasátou vodu skrz žaberní lístky, zatímco metamorfovaní jedinci mohou vodu vypouštět pouze ústy. Tento pedomorfní znak – tzv. nepřímý průtok vody skrz žaberní lístky (ang. undirectional water flow) - může zvýšit efektivitu lapání kořisti u pedomorfů (Reilly et Lauder, 1989). Metamorfové však podle Denoëla (2004) díky většímu ústnímu otvoru mohou polapit větší kořist, jako jsou dvoukřídlí (Diptera), zatímco paedomorfové jsou kvůli retenci labiálních záhybů (ang. labial folds) odkázáni na menší kořist. Odlišná morfologie mezi morfy se ukázala velmi významnou při příjmu potravy (Denoël, 2004) a může vysvětlovat variabilitu mezi morfy v úspěšnosti chytání určitého typu kořisti (Whiteman et al., 1996).

V dílčích populacích čolka horského někteří jedinci po metamorfóze nadále zůstávají ve vodním prostředí, jiní jej opouštějí (Denoël et Joly, 2001), a rozptylují se v terestrickém prostředí až do dosažení pohlavní dospělosti (Miaud et al., 2000). Existence těchto dvou strategií v rámci jedné populace nabízí ideální možnost porovnat přednosti, které má pobyt v původním prostředí, oproti rozptylování do prostředí radikálně odlišného (Denoël, 2004). Juvenilní čolci žijící ve vodě se živili především vodními „bezobratlými“ (Cladocera, Chironomidae), přičemž si poměrně chudé potravní spektrum doplňují hmyzem spadlým na hladinu. „Terestričtí“ juvenilní čolci požírali širokou škálu „bezobratlých“, především Diptera, pavouky (Arachnida), chvostoskoky (Collembola) a larvy hmyzu (Denoël, 2004). Čolci terestričtí měli pravděpodobně výhodu v přijímání energeticky hodnotnější kořisti (Denoël, 2004).

Whiteman (1994) zformuloval tzv. hypotézu o výhodnosti pedomorfózy (ang. paedomorph advantage hypothesis): v populacích žijících v příznivých podmínkách dovolujících rychlý růst budou larvy zůstávat ve vazbě na vodní prostředí a stanou se z nich pedomorfní dospělci. Některé studie (Andreone et Dore, 1991) uvádějí, že pedomorfní jedinci čolka horského se vyskytuje téměř výhradně. K pedomorfóze může ovšem docházet i v podmínkách nepříznivých, kde by investice do fyzických změn spojených s metamorfózou byla energeticky nákladná, zatímco retence larválních znaků se jeví jako úsporné opatření. Whitemanem (1994) byla tato možnost nazvána „the best of a bad lot“. Koexistence obou morfů u dospělé populace čolků v heterogenních habitatech je možná pravděpodobně díky využívání rozdílných mikrohabitátů či odlišné denní nebo sezónní aktivitě mezi morfy (Denoël et Joly, 2001, Denoël et Schabetsberger, 2003). Na méně komplexních lokalitách pak může existovat určitý stupeň rozdělení zdrojů mezi morfy díky jejich schopnosti požírat jiné typy kořisti (Denoël et al., 2004).

Při výzkumu potravního chování obou morfologických skupin byly zaznamenány odlišnosti v potravním spektru. Paedomorfní jedinci se živili především planktonními korýši (Denoël et al., 1998, Denoël et Schabetsberger, 2003, Denoël, 2004, Vignoli et al., 2007). Metamorfovaní jedinci lovili velmi často hmyz spadlý na vodní hladinu (Denoël, 2004), zejména zástupce Homoptera (Vignoli et al., 2007) a Diptera (Denoël et al., 1998). Významné preferování drobných korýšů pedomorfy a terestrických „bezobratlých“ metamorfy zaznamenali na všech studovaných lokalitách také Denoël et al. (2004). Denoël et Andreone (2003) i Vignoli et al. (2007) shodně uvádějí vyšší počet zkonsumovaných potravních jednotek u pedomorfů oproti metamorfovaným jedincům. U pedomorfů je dále uváděn vyšší příjem akvatických larev hmyzu, zatímco metamorfové, vedle terestrických „bezobratlých“ na hladině, více požírali také vajíčka čolků (Denoël et Schabetsberger, 2003). Obecně lze hovořit o preferenci pedomorfů pro kořist menší velikosti – zejména pro Cladocera (Vignoli et al., 2007). Denoël et al. (1998) uvádějí mezi perloočkami jako nejvýznamnější rod *Daphnia*, dále rody *Chydorus*, *Chyrocephalus* a vedle Cladocera také zástupce řádu Cyclopoida. Pedomorfové rovněž vykazovali pestřejší potravní spektrum a širší potravní niku (Vignoli et al., 2007).

Rozdělení potravních zdrojů může být podmíněno jak potravním chováním, tak využíváním prostoru v daném prostředí (Whiteman et al., 1996). Odlišné potravní preference byly Denoëlem (2004) zjištěny také při experimentu v laboratorních podmínkách, kdy pedomorfní jedinci oproti metamorfovaným rovněž vykazovali mnohem menší úspěšnost při sběru větší kořisti z hladiny a naopak více prospívali na potravě složené výhradně z drobných vodních korýšů. Pedomorfní jedinci se častěji vyskytovali v místech hojného výskytu zooplanktonu – ve vodním sloupci, v hlubokých zónách při dně. Metamorfové naproti tomu byli často pozorováni u hladiny a podél břehu (Denoël et Joly, 2001, Denoël et Schabetsberger, 2003). V závislosti na pohybech své pelagické kořisti (konkrétně *Daphnia* sp., *Chaoborus* sp.) obě skupiny čolků vykazovali cirkadiální migrace – za soumraku k hladině, mezi půlnocí a úsvitem ke dnu (Denoël et Schabetsberger, 2003). Všeobecně platné je zjištění, že pedomorfní jedinci preferují hlubší části nádrže (Denoël et Joly, 2001, Denoël et Schabetsberger, 2003).

Výsledky ze studií uskutečněných v alpských jezerech (Joly et Giacoma, 1992) se neshodují s výsledky z níže položených jezer střední Itálie (Fasola et Canova, 1992), kde byl zaznamenán

značný překryv potravního spektra u obou morfů. Fasola et Canova (1992) i Denoël et Andreone (2003) zde uvádějí jen malé odlišnosti v potravních preferencích obou morfů, podle Fasoly et Canovy (1992) se morfy vzájemně lišily pouze ve velikosti jejich kořisti. Tento fakt částečně odráží rozdílnost v prostorové heterogenitě alpských jezer a mělkých nížinných nádrží, které nabízejí méně možností pro výběr mikrohabitátů (Denoël et al., 2004). Koexistence odlišných ekologických nik může být faktorem podporujícím polymorfismus díky úplnému či částečnému utlumení intraspecifické kompetice. Předpokladem k tomu je heterogenní prostředí a (nebo) vyšší dostupnost potravních zdrojů (Smith et Skúlason, 1996). Podle Denoël et al. (2004) právě morfologie nádrží umožňující velkou heterogenitu v dostupnosti zdrojů umožňuje alternativním morfům využívat jiné mikrohabitáty, než zbytek populace. Vignoli et al. (2007) na rozdíl od Fasola et Canova (1992) uvádějí, že hlavní taxony z potravy obou morfů se lišili svým rozmístěním i v prostorově málo členitém habitatu. Zde je koexistence morfů umožněna pravděpodobně čistě díky vzájemně odlišným potravním preferencím, nikoliv díky rozdělení mikrohabitátů (Vignoli et al., 2007).

5.6. Mezipohlavní odlišnosti v potravním chování

Vliv pohlaví jedince na jeho potravní chování může být velmi podstatný, a zdá se, že ovlivňuje preferenci pro určité typy kořisti. Samci a samice mohou mít odlišné potravní preference vzhledem k odlišným energetickým nárokům a investicím. U čolků horských existuje velikostní pohlavní dimorfismus, který může ovlivnit potravní chování - větší pohlaví (v tomto případě samice) může mít vyšší metabolické nároky (Beck et al., 2007). Velikostní pohlavní dimorfismus u čolka horského se však nezdá být natolik významný (Kopecký et al., 2012). Podle Fasola et Canova (1992) jsou samci i samice při výběru kořisti shodně limitováni aktuální potravní nabídkou na dané lokalitě. Za určitých okolností může být potravní chování obou pohlaví téměř shodné, jindy se naopak významně liší. Z hlediska kvantity, některé studie evropských druhů čolků udávají větší potravní diverzitu potravního spektra a vyšší průměrný počet zkonzumovaných potravních jednotek u samců (např. David et al., 2009), jiné naopak u samic (např. Cicort-Lucaciu et al., 2005b, Covaciu-Marcov et al., 2010), jakkoliv zjištěné rozdíly nebyly vždy signifikantní.

V případě čolka horského například Rulík (1993) zaznamenává Cladocera jako nejdůležitější zdroj potravy pro obě pohlaví, přičemž samice vedle Cladocera vykazovali významnější zastoupení jiné potravy, např. larev Trichoptera. Podle Šusty (2001) se mohou mezipohlavní rozdíly v potravě projevit již na počátku reprodukce v době jarní migrace a souviset s výživovým stavem jedince (viz výše, kapitola 4.5.). Mohou být způsobeny větší pohlavní aktivitou samců a jejich snahou dostat se dříve do vody, bez ohledu na fyzickou kondici. Naopak samice mohou mít motivaci k zlepšení své kondice příjmem potravy a k vytvoření energetických zásob pro nadcházející rozmnožování, a tak přicházet do vody v pořadí dle výživového stavu každé z nich (kondičně slabší = později). Kopecký et al. (v přípravě) však k jarní migraci do vody uvádějí větší počet hladovějících jedinců u samic (61,60 % oproti 50,00% u samců) - nebyl tedy zjištěn signifikantní rozdíl v sytosti jedinců obou pohlaví. Tato práce rovněž nezjistila rozdíl ve fyzické kondici nakrmených a hladovějících jedinců v rámci pohlaví.

5.6.1. Mezipohlavní rozdíly v potravě během reprodukce

Dimancea et al. (2011) uvádějí, že samice pozřely více potravních jednotek, a to jak průměrně na jedince, tak absolutně. Zejména samice se zaměřovaly na lov a konzumaci žabích pulců, kteří pro ně byly důležitým zdrojem energie pro reprodukci. Vyšší příjem potravy v případě samic zaznamenali také Kovács et al. (2010) a Kopecký et al. (2012). Naproti tomu Joly et Giacomina (1992) uvádějí, že v rámci zkoumaných druhů se diverzita potravy samců a samic nelišila, avšak hmotnost zkonsumované potravy u samic byla v průměru vyšší než u samců a průměrný počet potravních jednotek na jedince naopak vyšší u samců. Samice tedy dávaly přednost těžší kořisti. Denoël et al. (1998) zaznamenali v rámci metamorfovaných i paedomorfních jedinců velmi podobné potravní spektrum u obou pohlaví. Rovněž Covaciu-Marcov et al. (2010) žádné signifikantní mezipohlavní rozdíly v potravním chování nezaznamenali, u samic však byla opět zjištěna preference pro větší a těžší kořist (např. pro Gastropoda). Bogdan et al. (2011) uvádějí značný mezipohlavní překryv potravního spektra v jednom sledovaném období, zatímco ve druhém období se potravní preference lišily. Samci se celkově krmili méně než samice a v jejich trávicím traktu byl velký podíl Copepoda, kteří zcela chyběli u samic. Kuzmin (1990) uvádí mezipohlavní překryv potravního spektra u čolka horského 0,66. Schabetsberger et Jersabek (1995) uvádějí z oblasti vysokohorských alpských jezer vyšší počet potravních jednotek denně u samic, ovšem pouze v hlubších zónách. Na mělčinách při pobřeží naopak mohou dosahovat vyšších hodnot zkonsumované potravy samci.

Kovács et al. (2010) uvádějí nejen menší množství potravních jednotek u samců, ale také méně zbytků nechtěně zkonsumované vegetace, což svědčí o méně intenzivním vyhledávání potravy. Podle Kopeckého et al. (2012) samice zkonsumovaly větší objem kořisti, větší počet potravních jednotek i více diverzifikovanou kořist. Kopecký et al. (2012) dodávají, že na sezónně proměnlivou potravní nabídku obě pohlaví pravděpodobně reagují stejně, a omezená dostupnost určité potravy má vliv na samce i samice. Např. Cladocera chyběli v potravě obou pohlaví během dubna a května, zatímco v červnu měl značný nárůst početnosti Cladocera za následek jejich zvýšenou konzumaci. Na určitých lokalitách se samci a samice lišili v konzumaci určitých typů kořisti – např. samci požírali více larev Plecoptera, samice pak více žízála (*Lumbricus*). Dimancea et al. (2011) uvádějí významné rozdíly v potravním spektru samců a samic, přičemž byl odchycen stejný počet jedinců od obou pohlaví. Samice pozřely větší množství potravních jednotek než samci, a to jak absolutně, tak průměrně na jedince. Také studie uskutečněné na jiných lokalitách přinesly podobné výsledky (Kovács et al., 2010). Konzumace většího množství těžší a rozmanitější kořisti předpokládá, že reprodukční úspěch samic je více vázaný na potravní spektrum a celkové množství přijaté energie v tomto období (Kopecký et al., 2012). Samice čolka horského podle Garnera et Schmidta (2003) zřejmě nepreferují partnery v „lepší“ kondici, což se rovněž může podílet na nižší potravní motivaci samců. Naproti tomu samice zřejmě více investují do vyhledávání potravy a krmí se aktivněji v době, kdy je potravy nedostatek, což také např. v případě čolka iberského (*Lissotriton boscai*) uvádí Aragón (2009). Na konci období reprodukce se v potravním chování samic může projevit snaha doplnit energetické ztráty, které si vyžádala reprodukce. Vyhledávání zón s velkým výskytem planktonních korýšů (Copepoda) dává samicím možnost vyrovnat ztrátu hmotnosti, způsobenou kladením vajíček (Schabetsberger et Jersabek, 1995).

Hřbetní lem je podle Covaciu-Marcov et al. (2010) či Sucea et al. (2014) někdy dáván do souvislosti s pohybem čolka ve vodním sloupci. Samci čolka horského, navzdory málo vyvinutému hřbetnímu lemu mají tendenci více lovit ve vodním sloupci, zatímco samice pátrají po potravě blíže k substrátu dna, podobně jako u jiných čolků s výrazněji vyvinutým lemem (např. Cicort-Lucaciu et al., 2005a). Nízký hřbetní lem však potravní chování čolka horského velmi pravděpodobně neovlivňuje vzhledem k tomu, že u druhů s výrazně vyvinutým lemem samců nebyly zjištěny významné mezipohlavní rozdíly v potravním chování (Covaciu-Marcov et al., 2010).

5.7. Potravní chování mimo období rozmnožování – pobyt na souši

Mnoho studií zkoumajících populace obojživelníků se zaměřilo na jejich ekologii v době reprodukce (např. Schabetsberger et Jersabek, 1995, Denoěl et Andreone, 2003, Kopecký et al., 2012) a naopak relativně málo je dosud známo o aktivitě a pohybech obojživelníků v terestrickém prostředí v blízkosti rozmnožovacích lokalit (Kuzmin, 1990), navzdory skutečnosti, že mnoho obojživelníků tráví většinu svého života v terestrickém prostředí (Semlitch et Bodie, 2003). Data o potravních preferencích čolků v období pobytu na souši jsou velmi omezená, především díky skrytému způsobu života čolků. Předpokládáme, že během života na souši se čolek horský živí především hmyzem a jeho larvami, dále pak červy, terestrickými беруškami a pavouky (Reichholf et Steinbach, 2003), což v případě juvenilních čolků potvrzuje Denoěl (2004). Významným potravním zdrojem mohou být Collembola, zaznamenáni byli v potravě například během jarní migrace do vody (Kopecký et al., v přípravě). Potravní chování ocasatých žijících na souši zůstává málo známé u druhů s komplexním způsobem života. Kuzmin (1990) uvádí rozdíly v potravním spektru syntopických čolků horského a karpatského během letního období (viz podkapitola 3.6.), které spočívají především ve větším využívání terestrických zdrojů u čolka horského.

6. Závěr a výhled do budoucna

Potravní ekologie evropských čolků byla studována z řady kvantitativních i kvalitativních hledisek. Studie potravní ekologie konkrétně u čolka horského potvrdily jejich determinaci jako málo specializovaných, oportunistických a tedy přizpůsobivých predátorů. Přesto je v současnosti významný nedostatek informací týkajících se energetické a dietetické hodnoty kořisti čolků. Ta přitom může být klíčová pro naše porozumění potravním preferencím čolků, včetně osvětlení mezipohlavních rozdílů v potravním spektru.

6.1. Energetická hodnota kořisti čolků

Potravní ekologie evropských čolků byla v předchozích pracích studována z několika hledisek. Většina studií se soustředila na důležitý vztah mezi velikostí a taxonem kořisti na jedné straně, a chováním predátora na straně druhé, přičemž jen málo studií zohledňuje energetickou hodnotu kořisti (Brooks et al., 1996). K převážně inaktivním, či přesněji převážně arthropofágním, predátorům lze přitom řadit i evropské čolky. Denoěl (2004) předpokládá vyšší energetickou hodnotu u kořisti z terestrického prostředí, jako jsou dospělí Diptera, Hymenoptera či

Heteroptera, vzhledem k tomu, že akvatictí čolci tuto kořist rovněž konzumovali, pokud se dostala do jejich prostředí. Toto chování je v souladu s hypotézou optimálního příjmu potravy předpokládající, že jedinec bude vyhledávat potravně nejbohatší mikrohabitat ve svém prostředí (Denoël, 2004). Vajíčka obojživelníků podle Denoël et Demars (2008) představují pro čolky výhodný potravní zdroj díky své velikosti, hmotnosti (= sytost) a zřejmě i energetické hodnotě. V tomto směru zřejmě oofágie představuje energeticky vydatnější strategii než požívání jiných typů kořisti (viz kapitola 3.5.). Denoël et Demars (2008) ve výhledu zmiňují potřebu v budoucích pracích porovnat fitness jedinců živících se zejména vajíčky s ostatními jedinci v rámci populace. Tento způsob komparace by byl možný ve vztahu k jiným typům potravy – porovnání fekundity a reprodukčního úspěchu jedinců preferujících určitý typ potravy (např. kanibalů) s ostatními by mohlo ukázat, jak a zda vůbec rozdílná výživa ovlivňuje fitness čolků. Trend k požívání větší, těžší a imobilní potravy opakovaně zjištěný u samic byl zmíněn výše (viz kapitola 3.9.). Dimancea et al. (2011) uvádějí např. Nematocera jako dieteticky významný zdroj potravy, vzhledem k jejich vyššímu obsahu lipidů (Brooks et al., 1996). Zároveň dodávají, že potravní chování čolků, ovlivněné především velikostí, pohyblivostí, dostupností a četností kořisti, má tendenci vyhledávat doplňkové potravní zdroje, které lze konzumovat při nízkém výdeji energie. Technická náročnost analýzy energetické hodnoty jednotlivých typů kořisti vede autory k pomnutí tohoto faktoru, či k alternativním metodám stanovení hmotnosti, a tedy biomasy, určité kořisti. Rulík (1993) porovnával plochu jednotlivých potravních jednotek na milimetrovém papíře, přičemž jako nejvíce objemný taxon byly zjištěny larvy a kukly Chironomidae. Kopecký et al. (2012, 2014) jako hlavní proměnou kořisti sledovali její hmotnost. V této studii však upozorňují na jednostranné hodnocení kořisti z hlediska hmotnosti, kdy např. Isopoda a vajíčka skokanů jsou zařazeny do shodné váhové kategorie (konkrétně 0,1 g) navzdory pravděpodobně velmi odlišné energetické hodnotě. Při stanovování důležitosti jednotlivých typů potravy je tedy podle Kopeckého et al. (2012, 2014) nevyhnutelná určitá míra generalizace. Zjištění přesné energetické hodnoty konkrétních, vhodně zvolených, taxonů kořisti čolků tento problém může vyřešit. Budoucí výzkum v oblasti potravní ekologie evropských čolků by tedy měl spočívat právě v analýze a porovnávání energie, vyjádřené v kJ či cal, jednotlivých typů kořisti čolků. Tyto informace pak umožní vysvětlit a zobecnit trendy, které byly v potravním chování evropských čolků zjištěny během předchozí výzkumné činnosti.

6.2. Návrh metodiky diplomové práce

V příštích studiích by bylo dobré se této problematice konkrétně věnovat. Na základě prací o potravní ekologii čolka horského jsem zjistil, které taxony kořisti v potravním spektru čolků převažují z následujících kvantitativních hledisek: i) z hlediska podílu na celkem zkonsumovaném množství potravy, ii) z hlediska frekvence výskytu taxonu v rámci zkoumaných jedinců, iii) z hlediska průměrného počtu potravních jednotek taxonu na jedince a iv) z hlediska důležitosti (importance) taxonu dle indexu IRI%. V této souvislosti je vhodné zmínit, že některé studie uváděly pouze jednu či dvě ze čtyř výše uvedených kvantitativních charakteristik. Po shromáždění těchto informací jsem stanovil celkem 14 hlavních taxonomických kategorií, které tvoří základ potravního spektra čolka horského v době rozmnožování – jedná se o Nematocera, Brachycera, Trichoptera, Plecoptera, Ephemeroptera, Crustacea, Copepoda, Isopoda, Coleoptera, Arachnida, Lumbricidae, Gastropoda, Bivalvia a

vajíčka skokanů r. *Rana* (pozn. taxonomické hledisko zde ustoupilo praktickým potřebám výzkumu, uvedené skupiny tedy nejsou taxonomicky rovnocenné). Na bakalářskou práci prakticky naváží sběrem zástupců výše uvedených taxonů v terénu a to pomocí standardních hydrobiologických metod. Pro následnou analýzu obsahu energetické hodnoty je třeba získat od každého taxonu vzorek o hmotnosti 3 g v sušině.

Pro nasbírání vzorků jsem vybral čtyři lokality:

Skryjský potok (GPS: 49.9665775N, 13.7785131E, Středočeský kraj), se nachází poblíž hranic CHKO Křivoklátsko v oblasti s nadmořskou výškou 275 až 300 m.n.m. Vlévá se do řeky Berounky. Potok se vyznačuje rychle tekoucí vodou, mělkým korytem a převážně kamenitým dnem. Je ideálním biotopem pro vývoj larev hmyzu. Konkrétně zde by měly být sbírány taxony Ephemeroptera, Plecoptera.

Zelenečský potok (GPS: 50.1705078N, 14.6894394E, Středočeský kraj), protéká obcí Zápy a vlévá se do řeky Labe. Protéká nížinným územím s nadmořskou výškou kolem 200 m.n.m. Vyznačuje se širším korytem, převážně bahnitým dnem a pomalejším průtokem vody. Konkrétně zde by měly být sbírány především Bivalvia, případně larvy Ephemeroptera.

Jesenický potok (GPS: 49.4037653N, 14.1172653E, Jihočeský kraj), teče severně od obce Vráž a vlévá se do řeky Lomnice. Protéká oblastí s nadmořskou výškou kolem 400 m.n.m.. Dno Jesenického potoka je převážně bahnité, v jarním období s významným výskytem různých larev hmyzu. Konkrétně zde by měly být sbírány taxony Coleoptera – Dytiscidae, Ephemeroptera, případně Plecoptera a Isopoda.

Rybník Landa (GPS: 49.4030811N, 14.1199797E, Jihočeský kraj), se rozkládá na toku Jesenického potoka. Jeho břehy jsou poměrně hustě zarostlé rákosem a dno hustě zarostlé vodními rostlinami, voda je poměrně eutrofního charakteru. Konkrétně zde by měly být sbírány zejména taxony Gastropoda a Isopoda (*Asellus*), a dále zooplanktonní kořist – Cladocera, Copepoda.

Nasbírané vzorky budou uchovány na Katedře zoologie a rybářství a následně analyzovány na Katedry mikrobiologie, výživy a dietetiky FAPPZ ČZU, pro zjištění energetického obsahu. Energetický obsah řady v potravě čolků relevantních taxonů (např. Isopoda - *Asellus*, Copepoda, Cladocera – *Daphnia* sp., Oligochaeta – *Lumbricus* atd.) je již znám (Jørgensen, 1979) a tyto taxony tak budou sloužit jako referenční, kontrolní pro ověření správnosti našeho postupu. Výsledkem tohoto výzkumu by mělo být stanovení energetické výtěžnosti a zároveň atraktivitu jednotlivých typů kořisti čolků ve vztahu k fitness jedince. Kromě publikace základních údajů o energetické hodnotě potravy by bylo vhodné znovu analyzovat některé dostupné datové soubory (zejména Rulík 1993, Šusta 2001, Kopecký et al. 2012) a konfrontovat závěry originálních studií, zejména o důležitosti potravních složek, s přesnějšími daty energetického obsahu. Velký potenciál má studie i pro etologické experimenty zaměřené na potravní preference čolků v závislosti na energetické hodnotě kořisti.

7. Seznam použité literatury

- Abrams, P. A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 31. 79-105.
- Akin, J. A. 2011. Homeostatic processes for thermoregulation. *Nature Education Knowledge*. 3 (10). 7.
- Andreone, F., Dore, B. 1991. New data on paedomorphism in Italian populations of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) (Caudata, Salamandridae). *Herpetozoa*. 4 (3/4). 149-156.
- Andreone, F., De Michelis, S., Clima, V. 1999. A montane amphibian and its feeding habits: *Salamandra lanzai* (Caudata, Salamandridae) in the Alps of northwestern Italy. *Italian Journal Of Zoology*. 66 (1). 45-49.
- Andrews, R. M. 1979. The lizard *Corytophanes cristatus*: an extreme „sit-and-wait“ predator. *Biotropica*. 11 (2). 136-139.
- Aragón P. 2009. Conspecific male chemical cues influence courtship behaviour in the male newt (*Lissotriton boscai*). *Behaviour*. 146. 1137-1151.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and Organism Size – A biological law for ectotherms?. *Advances in Ecological Research*. 25. 1-58.
- Atkinson, D. 1995. Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology*. 20 (½). 61-74.
- Baruš, V., Oliva, O. (eds.). 1992. Fauna ČSFR – Obojživelníci (Amphibia). Academia. Praha. 340 s. ISBN: 8020004335.
- Beck, C. A., Iverson, S. J., Don Bowen, V., Blanchard, W. 2007. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behaviour and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis. *Journal of Animal Ecology*. 76. 490-502.
- Beckerman, A. P., Uriarte, M., Schmitz, O. J. 1997. Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 94. 10735-10738.
- Bogdan, H. V., Ianc, R. M., Pop, A. N., Sollosi, R.S., Popovici, A. M., Pop, I.-F. 2011. Food Composition of an *Ichthyosaura alpestris* (Amphibia) population from the Poiana Rusca Mountains, Romania. *Herpetologica Romanica*. 5. 7-25.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C.D., Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *161* (1). 1-28.
- Bond, A. B., Kamil, A. 1998. Apostatic selection by blue jays produces balanced polymorphism in virtual prey. *Nature*. 395. 594-596.

- Boutilier, R. G., Donohoe, P. H., Tattersall, G. J., West, T. G. 1997. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians. *The Journal of Experimental Biology* 200. 387-400.
- Braña, F., de la Hoz, M., Lastra C., 1986. Alimentación y relaciones tróficas entre las larvas de *Triturus marmoratus*, *T. alpestris* y *T. helveticus* (Amphibia: Caudata). *Doñana Acta Venebrata*. 13. 21-33.
- Brett, M. T., Goldman, C. R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 93. 7723-7726.
- Brooks, S. J., Calver, M. C. 1996. Does intraspecific variation in the energy value of a prey species to its predators matter in studies of ecological energetics?. A case study using insectivorous vertebrates. *Écoscience*. 3 (3). 247-251.
- Brown, J. S., Laundre, J. W., Gurung, M. 1999. The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*. 80 (2). 385-399.
- Butler, M. A. 2005. Foraging mode of the chameleon, *Bradypodium pumilum*: a challenge to the sit-and-wait versus active forager paradigm?. *Biological Journal of the Linnean Society*. 84. 797-808.
- Canova, L., Gentili, A. 2008. Diet of the asp viper *Vipera aspis* in woodland habitats of Po plain (NW Italy). *Acta Herpetologica*. 3 (2). 175-178.
- Chivers, D. P., Smith, R. J. F. 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Écoscience*. 5 (3). 338-352.
- Cicort-Lucaciu, A. Ş., Ardeleanu, A., Cupşa, D., Naghi, N., Dalea, A. 2005. The trophic spectrum of a *Triturus cristatus* (Laurentus 1768) population from Plopiş Mountains area (Bihar County, Romania). *North-Western Journal of Zoology*. 1. 31-39.
- Cicort-Lucaciu, A. Ş., Dimancea, N., Blaga-Lungulescu, R. M., Hodisan, O., Benkő, A. 2009. Diet composition of a *Triturus dobrogicus* (Amphibia) population from Arad County, western Romania. *Biharean Biologist*. 3 (1). 77-82.
- Cicort-Lucaciu, A. Ş., Radu, N.-R. Paina, C., Covaciu-Marcov, S. D., Sas, I. 2011. Data on population dynamics of three syntopic newt species from western Romania. *Ecologia Balkanica*. 3 (2). 49-55.
- Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P., Saldana, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of animal ecology*. 62 (1). 67-78.
- Covaciu-Marcov, S. D., Cicort-Lucaciu, A. S., Mitrea, I., Sas, I., Căus, A. V., Cupşa, D. 2010. Feeding of three syntopic newt species (*Triturus cristatus*, *Mesotriton alpestris* and *Lissotriton vulgaris*) from Western Romania. *North-Western Journal of Zoology*. 6 (1). 95-108.

- Covaciu-Marcov, S. D., Cicort-Lucaciu, A. S., Sas, I., Cupşa, D., Kovács, E. H., Ferenti, S. 2010. Food composition of some low altitude *Lissotriton montandoni* (Amphibia, Caudata) populations from North-Western Romania. *Archive of the Biological Sciences*. 62. 479-488.
- Crnobrnja-Isailović, J., Ćurčić, S., Stojadinović, D., Tomašević-Kolarov, N., Aleksić, I., Tomanović, Ž. 2012. Diet composition and food preferences in adult Common Toads (*Bufo bufo*) (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Journal of Herpetology*. 46 (4). 562-567.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life [online]. London: John Murray. Albemarle Street. 1859. [cit. 2015-03-30]. Dostupné z <<http://www.darwingame.org/origin%20annotated.pdf>>.
- David, A., Cicort-Lucaciu, A. Ş., Roxin, M., Pal, A., Nagy-Zachari, A.-S. 2009. Comparative trophic spectrum of two newt species, *Triturus cristatus* and *Lissotriton vulgaris* from Mehenditi County, Romania. *Biharean Biologist*. 3 (2). 133-137.
- Dawkins, R., Krebs, J. R. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London*. 205. 489-511.
- Denoël, M. 2004. Distribution and characteristics of aquatic habitats of newts and yellow-bellied toads in the district of Ioannina (Epirus, Greece). *Herpetozoa*. 17(1/2). 49-64.
- Denoël, M. 2004. Terrestrial versus aquatic foraging in juvenile Alpine newts (*Triturus alpestris*). *Écoscience*. 11. 404-409.
- Denoël, M. 2007. Le Triton alpestre (*Triturus alpestris*, Laurenti 1768) [online]. [cit. 2014-10-05]. Dostupné z <<http://www.etho.ulg.ac.be/>>.
- Denoël, M., Joly, P. 2001. Adaptive significance of facultative paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata): resource partitioning in an alpine lake. *Freshwater Biology*. 46. 1387-1396.
- Denoël, M., Poncin, P. 2001. The effect of food on growth and metamorphosis of paedomorphs in *Triturus alpestris apuanus*. *Archive Hydrobiology*. 661-670.
- Denoël, M., Andreone, F. 2003. Trophic habits and aquatic microhabitat use in gilled immature, paedomorphic and metamorphic Alpine newts (*Triturus alpestris apuanus*) in a pond in central Italy. *Belgian Journal of Zoology*. 133. 95-102.
- Denoël, M., Schabetsberger, R. 2003. Resource partitioning in two heterochronic populations of Greek Alpine newts, *Triturus alpestris veluchiensis*. *Acta Oecologica*. 24 (1). 55-64.
- Denoël, M., Demars, B. 2008. The benefit of heterospecific oophagy in a top predator. *Acta Oecologica*. 34. 74-79.
- Denoël, M., Joly, P., Poncin, P. 1998. Facultative paedomorphosis in the alpine newt, *Triturus a. alpestris*: feeding habits and habitat use in an alpine lake. *Le Bourget du Lac/France. Societas Europaea Herpetologica*. 89-94.

- Denoël, M., Duguet, R., Dzukic, G., Kalezic, M., Mazzotti, S. 2001. Biogeography and ecology of paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). 28 (10). 1271-1280.
- Denoël, M., Schabetsberger, R., Joly, P. 2004. Trophic specialisations in alternative heterochronic morphs. *Naturwissenschaften*. 91. 81-84.
- Denoël, M., Joly, P., Whiteman, H. H. 2005. Evolutionary ecology of facultative paedomorphosis in newts and salamanders. *Biological Revue*. 80. 663-671.
- Diego-Rasilla, F. J., Luengo, R. M., Phillips, J. B. 2005. Magnetic compass mediates nocturnal homing by the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58. 361-365.
- Dimancea, N., Cicort-Lucaciu, A. Ș., Fazacas, R., Ianc, R., Boros, A. 2011. The trophic spectrum analysis of a *Mesotriton alpestris* (Laurentus 1768) population from Voineasa locality, Valcea county, Romania. *South Western Journal of Horticulture. Biology and Environment*. 2 (1). 65-73.
- Dodd, K. C. Jr. (ed.). 2009. *Amphibian Ecology and Conservation*. Oxford University Press. Oxford. p. 584. ISBN: 9780199541188.
- Dubois, A., Raffäelli, J. 2009. A new ergotaxonomy of the family Salamandridae, Goldfuss, 1820 (Amphibia, Urodela). *Alytes*. 26 (1-4). 1-85.
- Duellman, W. E., Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. JHU Press. Baltimore. Maryland. USA. p. 670. ISBN: 080184780X.
- Dungel, J., Řehák, Z. 2010. *Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky*. Academia. Praha. 181 s. ISBN: 9788020019790.
- Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinkler, M. T., Lyon, B. M. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*. 72. 144-155.
- Fasola, M., Canova, L. 1992. Feeding habits of *Triturus vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* (Amphibia, Urodela) in the northern Apennines (Italy). *Bolletino di Zoologia*. 59. 273-280.
- Ferrari, M. C. O., Wisenden, B. D., Chivers, D. P. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 88. 698-724.
- Ficetola, G. F., De Bernardi, F. 2004. Amphibians in a human-dominated landscape: the community structure is related to habitat features and isolation. *Biological Conservation*. 119. 219-230.
- Forsman, A., Shine, R. 1997. Rejection of non-adaptive hypotheses for intraspecific variation in trophic morphology in gape-limited predators. *Biological Journal of the Linnean Society*. 62. 209-223.

- Gans, C., Pough, F. H. (eds.). 1982. *Biology of the Reptilia*. Academic Press. University of California. p. 536. ISBN: 0122746120.
- Garner, T. W. J., Schmidt, B. R. 2003. Relatedness, body size and paternity in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Royal Society London*. 270. 619-623.
- Gasc, J. P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, A., Haffner, P., Lescure, J., Martens, H., Martínez Rica, J. P., Maurin, H., Oliveira, M. E., Sofianidou, T. S., Veith, M., Zuiderwijk, A. (eds.). 1997. *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. Collection Patrimoines Naturels. 29. Societas Europea Herpetologica. Muséum National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. Paris. p. 496. ISBN: 2856535747.
- Gerking, S. D. 2014. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press. Inc. San Diego. California. USA. p. 416. ISBN: 0122807804.
- Greene, C. H. 1986. Patterns of prey selection: implications of predator foraging tactics. *The American Naturalist*. 128 (6). 824-839.
- Griffiths, R. A. 1996. In: Kopecký, O., Šusta, F., Vojar, J., Reháček, I. 2014. Složení potravy čolka horského (*Mesotriton alpestris*) z vybraných lokalit České republiky. *Příroda*. Praha. 32. 185-195.
- Gruber, U. 1999. *Obojživelníci a plazi*. NS Svoboda. Praha. 95 s. ISBN: 80-205-0582-2.
- Gvoždík, L. 2005. Does reproduction influence temperature preferences in newts?. *Canadian Journal of Zoology*. 83. 1038-1044.
- Hartel, T., Sas, I., Pernetta, A., Geltsch, I. C. 2007. The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review. *North-Western Journal of Zoology*. 3 (2). 127-145.
- Heiss, E., Aerts, P., Van Wassenbergh, S. 2013. Masters of change: seasonal plasticity in the prey-capture behavior of the Alpine newt *Ichthyosaura alpestris* (Salamandridae). *The Journal of Experimental Biology*. 216. 4426-4434.
- Hirai, T., Matsui, M. 2000. Feeding habits of the Japanese tree frog, *Hyla japonica*, in the reproductive season. *Zoological Science*. 17. 977-982.
- Huey, R. B., Stevenson, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of Approaches. *American Zoologist*. 19. 357-366.
- Huey, R. B., Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62 (4). 991-999.
- Iftime, A., Iftime, O. 2011. Correspondence - *Triturus cristatus* (Caudata: Salamandridae) feeds upon dead fishes. *Salamandra*. 47(1). 43-44.
- Janetos, A. C. 1982. Active foragers vs. sit-and-wait predators: a simple model. *Journal of Theoretical Biology*. El Sevier. 95 (2). 381-385.

- Joly, P., Miaud, C. 1989. Fidelity to the breeding site in the alpine newt *Triturus alpestris*. Behavioural Processes. 19 (1-3). 47-56.
- Joly, P., Giacoma, C. 1992. Limitation of similarity and feeding habits in three syntopic species of newts (*Triturus*, Amphibia). Ecography. 15 (4). 401-411.
- Joly, P., Miaud, C. 1993. How does a waterward migrating newt find its pond ?. An experimental study in the alpine newt (*Triturus alpestris*). Ecology, Ethology and Evolution. 447-455.
- Jørgensen, S. E. (ed.). 1979. Handbook of environmental data and ecological parameters. Pergamon Press. Oxford. England. p. 1162. ISBN: 0080234364.
- Kiesecker, J. M., Chivers, D. P., Blaustein, A. R. 1996. The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles. Animal Behaviour. 52. 1237-1245.
- Kiesecker, J., M., Chivers, D. P., Marco, A., Quilchano, C., Anderson, M., T., Blaustein, A. R. 1999. Identification of a disturbance signal in larval red-legged frogs *Rana aurora*. Animal Behaviour. 57. 1295-1300.
- Kopecký, O., Šusta, F. 2006. Vliv kondice na vstup do vodní fáze u čolka horského (*Triturus alpestris*, Laurenti 1768). Vč.sb.přír. – práce a studie. 13. 211-217.
- Kopecký, O., Vojar, J. 2007. Které vlastnosti vodních biotopů ovlivňují početnost čolků horských (*Mesotriton alpestris*) za nestálých podmínek prostředí?. Sborník Severočeského Muzea, Přírodní vědy. Liberec. 25. 131-139.
- Kopecký, O., Vojar, J., Denoěl, M. 2010. Movements of Alpine newts (*Mesotriton alpestris*) between small aquatic habitats (ruts) during the breeding season. Amphibia-Reptilia. 31. 109-116.
- Kopecký, O., Vojar, J., Šusta, F., Reháč, I. 2011. Non-prey items in stomachs of Alpine newts. Polish Journal of Ecology. 59 (3). 631-636.
- Kopecký, O., Vojar, J., Denoěl, M. 2012. Sex-specific effect of pool desiccation on the movement of Alpine newts, *Mesotriton alpestris* (Laurenti 1768), among breeding sites. Herpetozoa. 24 (3/4). 127-134.
- Kopecký, O., Vojar, J., Šusta, F., Reháč, I. 2012. Composition and scaling of male and female Alpine newt (*Mesotriton alpestris*) prey with related site and seasonal effects. Annuali Zoologici Fennici. 49. 231-239.
- Kopecký, O., Šusta, F., Vojar, J., Reháč, I. 2014. Složení potravy čolka horského (*Mesotriton alpestris*) z vybraných lokalit České republiky. Příroda. Praha. 32. 185-195.
- Kopecký, O., Novák, K., Šusta, F. In preparation. Composition of food during spring migration of Alpine newt (*Ichthyosaura alpestris*). V držení autora.
- Kovács, I., Sas, I., Covaciu-Marcov, S.- D., Hartel, T., Cupşa, D. 2007. Seasonal variation in the diet of a population of *Hyla arborea* from Romania. Amphibia-Reptilia. 28. 485-491.

- Kovács, I., Paina, C., Bent, F. C. 2010. Notes on trophic spectrum of a *Mesotriton alpestris* (Amphibia) population from Salaj County, Romania. *Biharean Biologist*. 4 (2). 133-137.
- Kuzmin, S. L. 1990. Trophic niche overlap in syntopic postmetamorphic amphibians of the Carpathian Mountains (Ukraine, Soviet Union). *Herpetozoa*. 3 (1/2). 13-24.
- Lagarde, F., Bonnet, X., Corbin, J., Henen, B., Nagy, K., Mardonov, B., Naulleau, G. 2003. Foraging behaviour and diet of an ectothermic herbivore: *Testudo horsfieldi*. *Ecography*. 26. 236-242.
- Larson, A., Wake, D., Devitt, T. 2007. Salamandridae. Newts and „True Salamanders“ [online]. Version 24. January 2007. (under construction). [cit. 2015-03-29]. Dostupné z <<http://tolweb.org/Salamandridae/15445/2007.01.24.>>
- Laštůvka, Z. (ed.). 1996. Zoologie pro zemědělce a lesníky. Konvoj. Brno. 266 s. ISBN: 8085615509.
- Laštůvka, Z., Krejčová, P. 2000. Ekologie. Konvoj. Brno. 184 s. ISBN: 8085615932.
- Leuven, R. S. E. W., den Hartog, C., Christiaans, M. M. C., Heiljigers, W. H. C. 1986. Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. *Experientia*. 42. 495-503.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*. 48 (1). 25-34.
- Lima, S. L., Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 68 (4). 619-640.
- Lima, A. P., Magnusson, W. E. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-letter frogs. *Oecologia*. 116. 259-266.
- Lips, K. R., Burrowes, P. A., Mendelson, J. R. 2005. Amphibian declines in Latin America: Widespread population declines, extinctions and impacts. *Biotropica*. 37 (2). 163-165.
- Lundvall, D., Svänback, R., Persson, L., Byström, P. 1999. Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56. 1285-1292.
- Mahan, R. D., Johnson, J. R. 2007. Diet of the gray treefrog (*Hyla versicolor*) in relation to foraging site location. *Journal of Herpetology*. 41 (1). 16-23.
- Maneyro, R., da Rosa, I. 2004. Temporal and spatial changes in the diet of *Hyla pulchella* (Anura, Hylidae) in southern Uruguay. *Phyllomedusa*. 3 (2). 101-113.
- Martin, E., Joly, P., Bovet, P. 1989. In: Kopecký, O., Vojar, J., Šusta, F., Reháč, I. 2012. Composition and scaling of male and female Alpine newt (*Mesotriton alpestris*) prey with related site and seasonal effects. *Annuali Zoologici Fennici*. 49. 231-239.
- Matsui, K., Mochida, K., Nakamura, M. 2003. Food habit of the juvenile of the Japanese newt *Cynops pyrrhogaster*. *Zoological Science*. 20. 855-859.

- Mayr, E. W., 1963. In: Tkadlec, E. 2013. Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací. Univerzita Palackého v Olomouci. Olomouc. 414 s. ISBN: 9788024433851.
- Miaud, C. 1995. Oviposition site selection in three species of European newts (Salamandridae), genus *Triturus*. *Amphibia-Reptilia*. 16 (3). 265-272.
- Miaud, C., Guyétant, R. Faber, H. 2000. Age, size, and growth of the alpine newt, *Triturus alpestris* (Urodela, Salamandridae), at high altitude and a review of life-history trait variation throughout its range. *Herpetologica*. 56 (2). 135-144.
- Mikátová, B., Vlašín, M. 2002. Ochrana obojživelníků. EkoCentrum Brno ve spolupráci s ČSOP. Brno. 137 s. ISBN: 8090220371.
- Miller, B. T., Larsen, J. H. Jr. 1990. Comparative kinematics of terrestrial prey capture in Salamanders and newts (Amphibia:Urodela:Salamandridae). *Journal of Experimental Zoology*. 256 (2). 135-153.
- Monnet, J. M., Cherry, M. I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. B*. 269. 2301-2307.
- Moravec, J. (ed.). 1994. Atlas rozšíření obojživelníků v České republice. Národní muzeum ve spolupráci s Českým ústavem ochrany přírody. Praha. 136 s.
- Osenberg, C. W., Mittelbach, G. G. 1989. Effects of body size in the predator-prey interaction between pumpkinseed sunfish and gastropods. *Ecological Monographs*. 59 (4). 405-432.
- Papáček, M., Matěnová, V., Matěna, J., Soldán, T. 1994. *Zoologie*, Scientia, Praha. 286 s. ISBN: 8085827573.
- Pettersson, L. B., Brönmark, C. 1993. Trading off safety against food: state-dependent habitat choice and foraging in crucian carp. *Oecologia*. 95 (3). 353-357.
- Pfennig, D. W. 1997. Kinship and cannibalism. *BioScience*. 47 (10). 667-675.
- Pimm, S. L., Lawton, J. H., Cohen, J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*. 350. 669-674.
- Pincheira-Donoso, D., Hodgson, D. J., Tregenza, T. 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology*. 8 (68).
- Plummer, M. V., Farrar, D. B. 1981. Sexual dietary differences in a population of *Trionyx muticus*. *Journal of Herpetology*. 15 (2). 175-179.
- Polis, G. A., Myers, C. A. 1985. A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology*. 19. 99- 107.
- Pough, F. H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *The American Naturalist*. 115 (1). 92-112.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 15. 523-575.

- Quevedo, M., Svanbäck, R., Eklöv, P. 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*. 90 (8). 2263-2274.
- Reichholf, J. (ed.). Steinbach, G. (ed.). 2003. Obojživelníci a plazi. *Zoologická encyklopedie*. Knižní klub. Praha. 160 s. ISBN: 8024206722.
- Reilly, S. M. 1996. The metamorphosis of feeding kinematics in *Salamandra salamandra* and the evolution of terrestrial feeding behavior. *The Journal of Experimental Biology*. 199. 1219-1227.
- Reilly, S. M., Lauder, G. V. 1989. Physiological bases of feeding behaviour in salamanders: do motor patterns vary with prey type?. *Journal of Experimental Biology*. 141. 343-358.
- Roček, Z. 1996. Evoluce neotenií – Z historie našich čolků. *Vesmír*. 75. 72-75.
- Rohr, J. R., Madison, D. M. 2001. A chemically mediated trade-off between predation risk and mate search in newts. *Animal Behaviour*. 62. 863-869.
- Rohr, J.R., Madison, D. M., Sullivan, A. M. 2002. The ontogeny of chemically-mediated antipredator behaviours in newts (*Notophthalmus viridescens*): response to injured and non-injured conspecifics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 139. 1043-1060.
- Roșca, I., Gherghel, I., Strugariu, A., Zamfirescu, Ș. L. 2013. Feeding ecology of two newt species (*Triturus cristatus* and *Lissotriton vulgaris*) during the reproduction season. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 408 (5). 5-10.
- Rosypal, S. (ed.). 2003. *Nový přehled biologie*. Scientia. Praha. 797 s. ISBN: 9788086960234.
- Rulík, M. 1993. Contribution to the knowledge of the diet of the newt, *Triturus alpestris*. *Folia Zoologica*. 42 (1). 33-45.
- Ryser, J. 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria*. *Oecologia*. 78 (2). 264-268.
- Santos, E. M., Almeida, A. V., Vasconcelos, S. D. 2004. Feeding habits of six anuran (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in Northeastern Brazil. *Inheringia. Série Zoologia*. 94 (4). 215-220.
- Savidge, J. A. 1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology*. 68 (3). 660-668.
- Savino, J. F., Stein, R. A. 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society*. 111 (3). 255-266.
- Schabetsberger, R., Jersabek, C., D. 1995. Alpine newts (*Triturus alpestris*) as top predators in a high-altitude karst lake: daily food consumption and impact on the copepod *Arctodiaptomus alpinus*. *Freshwater Biology*. 33. 47-61.

- Schabetsberger, R., Jehle, R., Maletzky, A., Pesta, J., Sztatecsny, M. 2004. Delineation of terrestrial reserves for amphibians: post-breeding migrations of Italian crested newts (*Triturus c. carnifex*) at high altitude. *Biological Conservation*. 117. 95-114.
- Schoener, T. W. 1989. Food webs from the small to the large: the Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*. 70 (6). 1559-1589.
- Sebens, K. P. 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18. 371-407.
- Semlitsch, R. D., Bodie, J. R. 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology*. 17 (5). 1219-1228.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia*. 1979 (2). 297-306.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's fecundity advantage model. *The American Naturalist*. 131 (1). 124-131.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*. 64. 419-461.
- Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist*. 138 (1). 103-122.
- Shine, R., Sun, L. S., Kearney, M., Fitzgerald, M. 2002. Thermal correlates of foraging-site selection by Chinese pit-vipers (*Glodyuius shedaoensis*, Viperidae). *Journal of Thermal Biology*. 27. 405-412.
- Sigmund, L., Hanák, V., Pravda, O. 1992. *Zoologie strunatců*. Karolinum. Praha. 501 s. ISBN: 8070665319.
- Sih, A., Christensen, B. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*. 61. 379-390.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution*. 13 (9). 350-355.
- Skúlason, S., Smith, T. B. 1995. Resource Polymorphisms in Vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*. 10 (9). 366-370.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*. 38 (3). 622-630.
- Smith, T. B., Skúlason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphism in fishes, amphibians and birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 27. 111-133.
- Somero, G. N. 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits and costs of living. *Integrative and Comparative Biology*. 42 (4). 780-789.

- Stayton, Ch. T. 2011. Terrestrial feeding in aquatic turtles: environment-dependent feeding behavior modulation and the evolution of terrestrial feeding in Emydidae. *The Journal of Experimental Biology*. 214. 4083-4091.
- Stephens, D. W., Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory (Monographs in behavior and ecology)*. Princeton University Press. Princeton. p. 247.
- Storch, D. 2000. O vzniku druhů přirozeným výběrem. *Vesmír*. 79 (10). 550-552.
- Storch, D. 2004. Metabolická teorie biologie aneb Nová teorie všeho (živého)? *Vesmír*. 83 (9). 508-516.
- Storch, D., Mihulka, S. 2000. *Úvod do současné ekologie*. Portál. Praha. 156 s. ISBN: 8071784621.
- Sucea, F., Cicort-Lucaciu, A. Ș., Covaci, R. F., Dimancea, N. 2014. Note on the diet of two newt species in Jiului Gorge National Park. *Herpetologica Romanica*. 8. 11-27.
- Svanbäck, R., Bolnick, D. I. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society of London. B*. 274. 839-844.
- Sztatecsny, M., Gallauner, A., Klotz, L. 2013. The presence of common frogs (*Rana temporaria*) increases the body condition of syntopic Alpine newts (*Ichthyosaura alpestris*) in oligotrophic high-altitude ponds: benefits of high-energy prey in a low-productivity habitat. *Annales Zoologici Fennici*. 50. 209-215.
- Šandera, M. 2014. Map of distribution of *Ichthyosaura alpestris* in the Czech Republic. In: Zicha, O. (ed.) [online]. *Biological Library – BioLib*. [cit. 2014-10-29]. Dostupné z <http://www.biolib.cz/en/taxonmap/id72/>.
- Štěpánek, O. 1966. *Atlas Obratlovců*. Státní Pedagogické Nakladatelství. Praha. Nestr. 50 listů. ISBN: 1483366.
- Šusta, F. 2001. Potravní biologie čolka horského. *Živa*. 3. 137-138.
- Taigen, T. L., Pough, F. H. 1985. Metabolic correlates of anuran behavior. *The American Zoologist*. 25 (4). 987-997.
- Taylor, E. N., Price, A. H. 2001. Diet of the Baja California rattlesnake, *Crotalus enyo* (Viperidae). *Copeia*. 2001 (2). 553-555.
- Tkadlec, E. 2013. *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého v Olomouci. Olomouc. 414 s. ISBN: 9788024433851.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamian litter anurans: Patterns in Diet and Foraging Mode. *Journal of Herpetology*. 15 (2). 139-144.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*. 1985 (1). 1-21.

- Tóth, Z., Hoi, H., Hettyey, A. 2011. Kin discrimination during egg-cannibalism in smooth newts: does competition matter? *Journal of Zoology* 284. (1). 46-52.
- Townsend, C., Begon, M., Harper, J., L. 2010. *Základy ekologie*. Univerzita Palackého v Olomouci. Olomouc. 505 s. ISBN: 9788024424781.
- Treer, D., Van Boxclaer, I., Matthijs, S., Du Four, D., Jansseneswillen, S., Willaert, B., Bossuyt, F. 2013. Love is blind: indiscriminate female mating responses to male courtship pheromones in newts (Salamandridae). *Plos One*. 8 (2).
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. Aldine Publishing Company. 136-179. ISBN: 0-202-02005-3.
- Van Buskirk, J., Schmidt, B. R. 2000. Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs selection, and variation in nature. *Ecology*. 81 (11). 3009-3028.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R. F. 1991. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jaquin. *Functional Ecology*. 5 (4). 507-517.
- Van Sluys, M., Rocha, C.F.D. 1998. Feeding habits and microhabitat utilization by two syntopic Brazilian Amazonian frogs (*Hyla minuta* and *Pseudopaludicola* sp. (gr. *falcipes*). *Revista Brasileira de Biologia*. 58. 559-562.
- Vermeij, G. J. 1994. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 25. 219-236.
- Vignoli, L., Bombi, P., D'Amen, M., Bologna, M. A. 2007. Seasonal variation in the trophic niche of a heterochronic population of *Triturus alpestris apuanus* from the south-western Alps. *Herpetological Journal*. 17. 183-191.
- Vitt, L. J., Caldwell, J. P. 2014. *Herpetology: An introductory biology of Amphibians and Reptiles*. Fourth Edition. El Sevier Academic Press. London. UK. p. 630. ISBN: 012782622X.
- Zrzavý, J. 2006. *Fylogeneze živočišné říše*. Scientia. Praha. 255 s. ISBN: 8086960080.
- Zug, G. R., Vitt, L. J., Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology: An introductory biology of Amphibians and Reptiles*. El Sevier Academic Press. London. UK. p. 630. ISBN: 0127826222.
- Wakahara, M. 1996. Heterochrony and neotenic salamanders: possible clues for understanding the animal development and evolution. *Zoological Science*. 13 (6). 765-776.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*. 25 (3). 666-693.
- Wells, K. D. 2010. *The ecology and behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press. Chicago. USA. p. 1085. ISBN: 9780226893341.

- Werner, E. E., Anholt, B. R. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*. 147 (3). 381-395.
- Whiles, M. R., Lips, K. R., Pringle, C. M., Kilham, S. S., Bixby, R. J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud J. C., Hunte-Brown, M., Huryn, A. D., Montgomery, C., Peterson, S. 2006. The effects of amphibian population declines in the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4 (1). 27-34.
- Whiteman, H. H. 1994. Evolution of facultative paedomorphosis in salamanders. *The Quarterly Review of Biology*. 69 (2). 205-221.
- Whiteman, H. H., Wissinger, S. A., Brown, W. S. 1996. Growth and foraging consequences of facultative paedomorphosis in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Evolutionary Ecology*. 10. 433-446.
- Wilbur, H. M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11. 67-93.
- Wilbur, H., M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*. 78 (8). 2279-2302.
- Womble, J. N., Sigler, M. F. 2006. Seasonal availability of abundant, energy-rich prey influences the abundance and diet of a marine predator, the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*. *Marine Ecology Progress Series*. 325. 281-293.
- Woodward, G., Hildrew, A. G. 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*. 71 (6). 1063-1074.
- Woody, D. R., Mathis, A. 1998. Acquired recognition of chemical stimuli from an unfamiliar predator: associative learning by adult newts, *Notophthalmus viridescens*. *Copeia*. 4. 1027-1031.
- Yu, T. L., Gu, Y. S., Du, J., Lu, X. 2009. Seasonal variation and ontogenetic change in the diet of a population of *Bufo gargarizans* from the farmland, Sichuan, China. *Biharean Biologist*. 3 (2). 99-104.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 53. 205-214.
- Zhang, P., Papenfuss, T. J., Wake, M. H., Qu, L., Wake, D. B. 2008. Phylogeny and biogeography of the family Salamandridae (Amphibia: Caudata) inferred from complete mitochondrial genomes. 49 (2). 586-597.
- Zwach, I. 1990. Naši obojživelníci a plazi ve fotografii. Státní Zemědělské Nakladatelství. Praha. 141 s. ISBN: 8020900535.
- Zwach, I. 2009. Obojživelníci a plazi České republiky. Grada. Praha. 496 s. ISBN: 9788024725093.

Seznam obrázků a tabulek

Obr. 1: Diagram pro srovnání regulace tělesné teploty u ektotermního a endotermního organismu	13
Obr. 2: Rozšíření čolka horského	25
Obr. 3: Rozšíření čolka horského v České republice	25
Tabulka 1: Tabulka obecně platných morfologických a behaviorálních znaků predátorů lovících ze zálohy vs. predátorů aktivně vyhledávajících kořist	15