

Univerzita Palackého v Olomouci  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra ekologie a životního prostředí



Behaviorální odpověď čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) v konfrontaci s původními a nepůvodními predátory

Marcela Janků

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

jako součást požadavků  
na získání titulu Bc. v oboru  
Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: Mgr. Vendula Kurdíková

Olomouc 2017



Janků, M. 2017. Behaviorální odpověď čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) v konfrontaci s původními a nepůvodními predátory [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 46 s. Česky.

#### Abstrakt

Mnoho živočichů včetně obojživelníků je schopno měnit své chování na základě přítomnosti predátora, kterého detekují podle vizuálních či chemických signálů. Řada recentních výzkumů ukazuje, že behaviorální odpověď se liší podle druhu predátora a podmínek prostředí. Cílem této práce je experimentálně zhodnotit reakci čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) na dva původní druhy (karas stříbrný – *Carassius gibelio* a plotice obecná – *Rutilus rutilus*) a dva nepůvodní druhy (rak signální – *Pacifastacus leniusculus* a střevlička východní – *Pseudorasbora parva*) České republiky a zjistit rozdíl reakcí čolka na tyto predátory. Byly provedeny dva typy pokusů, olfaktoricko-vizuální typ kontaktu a vizuální kontakt. Dále jsme porovnali behaviorální odpověď samců a samic čolka obecného. Zkoumaní jedinci vykazovali prokazatelné snížení konzumace potravy v přítomnosti predátora oproti kontrole. Byl zaznamenán signifikantní rozdíl v konzumaci potravy během kontaktu s původními a nepůvodními predátory. V případě nepůvodních druhů konzumovali čolci méně potravy než v přítomnosti původních druhů. Olfaktoricko-vizuální typ detekce byl pro jedince efektivnější, čolci při něm snižovali svou potravní aktivitu oproti vizuálnímu kontaktu. U samic byl příjem potravy nižší než u samců.

Tyto výsledky naznačují, že chemická detekce spolu s detekcí vizuální je pro jedince v prostředí výhodnější z hlediska rozpoznávání rizika predace. Naše data také ukazují, že nepůvodní druhy představují pro obojživelníky větší predanční tlak než druhy původní, se kterými se měli šanci obojživelníci v prostředí setkat.

Klíčová slova: čolek obecný, antipredanční strategie, behaviorální odpověď, predátor – kořist, invazní druhy

Janků, M.: Behavioral response of smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) to confrontation with native and alien predators [bachelor's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 46 pp. Czech.

## Abstract

Many animals (amphibians included) are able to alter their behavior due the presence of a predator, which can be detected by visual or chemical signals. Much recent research indicates that the behavioral response could differ pursuant predator species and the condition of the environment. The object of this study is to experimentally evaluate the response of smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) to two native species (prussian carp – *Carassius gibelio* and common roach – *Rutilus rutilus*) and two alien species for the Czech Republic (signal crayfish – *Pacifastacus leninculus* and stone moroko – *Pseudorasbora parva*) and to detect the difference between newt's responses to these various predators. We performed two different types of experiment: olfactory-visual contact and simple visual contact. In addition, the behavioral response of both males and females of newts was compared. Researched animals significantly decreased the rate of consumption of the food when exposed to the predator compared with control group. Also, a significant difference in food consumption during presence of the alien species versus native species was detected. In the case of presence of alien species newts consumed less amount of food in comparison with the case when the native species were present. Olfactory-visual contact was evaluated as a more preferable, because newts decreased the foraging activity even more, compared to visual contact. Females consumed less food than males.

Results indicate that the use of chemical cues combined with visual detection was significantly more efficient for recognition of a predatory threat. Our results also illustrate that alien species influence amphibians' behavior on a grater scale than natural species, which are well-known for amphibians in their native environment.

Key words: smooth newt, anti-predator strategy, behavioral response, predator – prey, alien species

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením  
Mgr. Kurdíkové a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci dne .....

.....

podpis

## Obsah

1. ÚVOD .....	8
1.1. Potravní aktivita obojživelníků.....	8
1.2. Predace obojživelníků.....	10
1.2.1. Predace obojživelníků bezobratlými živočichy .....	10
1.2.2. Predace obojživelníků obratlovci.....	12
1.3. Antipredační chování.....	13
1.3.1. Morfologické změny .....	14
1.3.2. Behaviorální odpověď.....	15
1.4. Kairomony .....	16
1.5. Cíle práce .....	19
2. MATERIÁL A METODY .....	20
2.1. Studované druhy a jejich chov.....	20
2.2. Experimentální část .....	21
2.3. Statistická analýza .....	22
3. VÝSLEDKY .....	23
4. DISKUZE.....	27
5. ZÁVĚR.....	32
6. LITERATURA.....	33

## Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala především Mgr. Vendule Kurdíkové za odborné vedení mé bakalářské práce, ochotu a trpělivost a hlavně za čas, který mi věnovala. Dále děkuji Mgr. Lukáši Weberovi za spolupráci při odchycích v terénu a v neposlední řadě děkuji Mgr. Stanislavu Radovi za pomoc při statistické analýze a zpracování grafů. Mnohokrát děkuji také Mgr. Lucii Janků za jazykovou korekturu. Speciální dík patří Tobiáši Turkovi za pomoc při grafické úpravě textu.

## 1. ÚVOD

### 1.1. Potravní aktivita obojživelníků

V potravním řetězci obojživelníci vystupují v roli kořisti i predátora. Pro mnoho živočichů jsou významnou složkou potravy, a proto jsou v přírodě často predováni (Gamradt et al. 1997; Karraker a Dudgeon 2014). Predovány jsou larvy i dospělci a spektrum jejich predátorů je velmi pestré (Travis et al. 1985; Werner 1986; Lefcort a Blaustein 1995). Obojživelníci většinou bývají malého vzrůstu, pohybují se pomalu a nemají mnoho obranných mechanismů, a tak se stávají snadnou kořistí (Wells 2007).

Tato skupina obratlovců má velmi různorodé složení potravy. Jsou karnivorní i herbivorní, ovšem rostlinné či anorganické složky jsou v jejich potravě spíše výjimkou (Pellantová 1973; Bogdan et al. 2011; Roşca et al. 2013). Hlavní část potravy ocasatých obojživelníků (zaměřeno na čeled' mlokovití) jsou drobní vodní živočichové, především zooplanktonní druhy korýšů, například čeledě hrotnatkovití, buchankovití a čočkovcovití, dále larvy dvoukřídlých a brouků, máloštětinatci a vodní měkkýši (Hrabě et al. 1973; Rulík 1993). Další důležitou složku potravy tvoří larvy hmyzu jako jepice, někteří brouci a dvoukřídlí (Pellantová 1973). Konkrétně zástupci rodu čolek (*Triturus*) konzumují převážně perloočky, klanonožce a lasturnatky (Griffiths a Myllote 1987) a v menší míře také vajíčka a larvy jiných obojživelníků nebo i své vlastní (Hagström 1979; Miaud 1993).

Dle Rotha (1987) lze potravní chování obojživelníků rozdělit na pět stadií: (1) orientace a identifikace objektu jako kořisti; (2) lokalizace kořisti a odhad vzdálenosti od ní; (3) kontrola vlastních pohybů a přiblížení se ke kořisti; (4) přesné určení vzdálenosti vhodné na polapení; (5) spuštění lapacích pohybů a ulovení kořisti. Existují tři techniky loveckých strategií, které mohou využívat ocasatí obojživelníci (Anthony et al. 1992): 1) strategie „sit-and-wait“, kdy zůstávají na jednom místě a čekají na přiblížení kořisti. Jde o energeticky nenáročnou, ale časově ztrátovou strategii. 2) další způsob je aktivní vyhledávání kořisti, což vyžaduje vynaložení



většího úsilí a více aktivity. 3) kombinace techniky aktivního lovu a čekání na kořist, které se střídají dle potřeby jedince a aktuální situace (Schoener 1969; Jaeger a Barnard 1981; Anthony et al. 1992). Deban a Wake (2000) popisují několik potravních technik. Vodní ocasatí používají pro chycení kořisti jazyk, který může mít lepidlo, nebo si také mohou vypomoci čelistními pohyby. Pro ulovení kořisti prudce roztáhnou ústa a hrdlo pomocí hypobranchiálního aparátu a vtáhnou kořist dovnitř nasátím vody (tzv. *suction feeding*). Techniku nasátí potravy využívají všechny larvy a většina dospělců čolků. Čolci mají pro lov kořisti upravené své morfologické znaky podle prostředí, ve kterém potravu shání. Uzpůsobenou mají lebku, čelisti, hypobranchiální aparát, jazyk, retné laloky i zuby (Deban a Wake 2000). Jejich trávicí soustava je krátká a anatomicky poměrně jednoduchá. Po dutině ústní následuje hltan a jícn, dále žaludek a střeva. Celá soustava končí konečníkem, který ústí do kloaky (Hrabě et al. 1973).

Pro rozeznání kořisti i predátora je velmi důležité použití smyslů. U obojživelníků je vyvinuté barevné vidění, mají smyslové orgány pro chuť i čich. Proběhlo již mnoho studií o způsobu navigace, kdy obojživelníci pro svou orientaci využívají i jiné vjemy než zrakové (Adler 1970; Himstedt et al. 1982; Phillips a Sexton 1989). Kromě zraku využívají také mechanické, elektrické a olfaktorické podněty (Deban a Wake 2000), například vnímáním chemických látek ve vodním prostředí, nebo pomocí senzorů a receptorů v kůži se dokáží orientovat v prostředí (Roth 1987; Vitt a Caldwell 2014). Ve vodním prostředí roste význam olfaktorické orientace, protože zde může být špatná viditelnost vlivem proudění vody nebo zákalu způsobeného rozptýlením částic. Dobrá orientace v prostředí je výhodná nejen kvůli lepšímu nalezení a ulovení potravy, ale může sloužit i pro směřování pohybu nebo varování před potenciálními riziky. Obojživelník může pomocí smyslů vnímat živočicha, který pro něj představuje predátora a díky vizuální i olfaktorické detekci ho rozpoznat jako hrozbu (Woody a Mathis 1998). Potravní chování obojživelníků záleží také na prostředí a situaci. Jako většina živočichů, i oni snižují svou aktivitu v přítomnosti predátora (Watson et al. 2004). Hromadné snížení konzumace potravy všemi jedinci vlivem rizika predace na dané lokalitě může mít za následek negativní reakci celé populace, například pokles populační hustoty. To může mít různé další nepříznivé následky pro celou populaci na daném stanovišti.

## 1.2. Predace obojživelníků

Obojživelníci jsou snadnou kořistí a velmi často se stávají potravou mnohých druhů. Téměř u všech živočišných skupin můžeme najít druhy, které pro obojživelníky představují riziko – obratlovce i bezobratlé, druhy vodních i suchozemských stanovišť. O predaci červorů není dosud známo mnoho informací. Predátoři obojživelníků zahrnují široké spektrum druhů, od savců přes ptáky a plazy až po jiné obojživelníky. Většina predátorů obojživelníků jsou potravní generalisté a obojživelníky využívají jako občasný zdroj potravy (Wells 2007).

Hrozbu představují jak druhy původní, tak i nepůvodní, které navíc často bývají invazní a velmi predátorské. Šíří se vodním prostředím relativně rychle a ovlivňují přirozené biotopy, nebo mohou přenášet různá onemocnění (Baker et al. 2011). Je prokázáno, že nepůvodní predátoři jsou často více nebezpeční pro původní populace a mohou jí více uškodit až destruktivním účinkem (Clavero a García-Berthou 2005; Salo et al. 2007). O jednotlivých druzích zavlečených do české přírody a jejich vlivech na naše obojživelníky se bude pojednávat dále v Diskuzi.

### 1.2.1. Predace obojživelníků bezobratlými živočichy

Bezobratlí živočichové jsou velmi významní predátoři obojživelníků ve vodním prostředí. Na místech, kde je absence ryb (např. v periodických tůňích), jsou dokonce jejich největší hrozbou (Wells 2007). Bezobratlí predátoři využívají různé strategie predace v závislosti na biotopu, který obývají. Mohou být aktivní lovci ve vodním sloupci, nebo číhat na svou kořist skrytí ve vegetaci. K detekci kořisti využívají buďto vizuální orientaci, taktilní komunikaci nebo olfaktorickou recepci chemických látek uvolňovaných kořistí (Formanowicz 1987; Rödel a Linsenmair 1997; Resetarits 1998). Toto se týká všech životních forem obojživelníků – vajíček, larev i juvenilů a dospělců. Obojživelníci kladou svá vejčká do vodního i nevodního prostředí. Samice volí místa ovipozice na základě různých faktorů: teplota, vegetace, možnosti úkrytu a také podle přítomnosti predátorů (Kats a Sih 1992; Cogger et al. 1998; Kurdíková et al. 2011). Spektrum bezobratlých predátorů vajíček je široké. Patří sem například: larvy chrostíků, pijavice, plži (např. plovatkovití), někteří brouci (např. potápníkovití), dvoukřídlí, korýši a mnoho dalších (Miaud 1993; Axelsson et al. 1997; Majecki a Majecka 1998; Merilä a Sterner 2002; Krishna a Vijayalaxmi 2004; Wells 2007).

Přímo u rodu čolek (*Triturus*) je častější predace jejich vajíček od raků např. rodů *Astacus* či *Pacifastacus*, larev šídel (rod *Aeshna*), brouků rodu *Acilius* a *Dytiscus* atd. (Miaud 1993; Axelsson et al. 1997; Schmidt a Van Buskirk 2005).

Podobné je to i u larev obojživelníků. Jsou-li larvální stadia v prostředí hojná, spousta vodních bezobratlých využívá těchto vyšších densit a dochází k predaci těmito druhy. Mezi takovéto predátory patří podobné druhy jako v předchozí vývojové fázi, tedy například larvy chrostíků, pijavice a ploštěnci, tedy podobně jako dříve zmíněné druhy (Sih a Moore 1993; Rowe et al. 1994; Berven a Boltz 2001; Wells 2007). Mnoho jejich predátorů najdeme i u velmi početného kmene členovců: raci (*Astacus*, *Pacifastacus*), pavouci (*Dolomedes*, *Lycosa*), nymfy vážek (*Aeschna*), různý vodní hmyz a tak dále (Bleckmann a Lotz 1987; Axelsson et al. 1997; Warkentin 1999; Wells 2007).

Dospělci obojživelníků jsou predováni bezobratlými živočichy méně často než vajíčka a larvy. Často k tomu dochází na místech, kde se obojživelníci shromažďují, například na rozmnožovacích stanovištích, kdy tvoří agregace a investují více energie do vyhledávání partnera, než do skenování okolního prostředí (Wells 2007). Zdokumentovaná predace dospělců bezobratlými je například u rodů pijavka (*Hirudo*), slíďák (*Lycosa*), lovcík (*Dolomedes*), mohutnatka (*Lethocerus*), kudlanka (*Hierodula*) a pestřec (*Chlaenius*) a mnoho dalších (Ridpath 1977; Villa et al. 1982; Bleckmann a Lotz 1987; Robertson 1989; Hirai a Hidaka 2002; Merilä a Sterner 2002). Predace obojživelníků bezobratlými živočichy není zcela prozkoumaná, jelikož je těžké tuto aktivitu v terénu zaznamenat (Wells 2007). Obecně jsou pro dospělé obojživelníky bezobratlí živočichové spíše kořistí než predáční hrozbou.

Rozdílný efekt můžeme spatřit u nepůvodních a původních bezobratlých predátorů. Nepůvodní nebo invazní druhy často masivně konzumují populace obojživelníků a jsou pro ně výraznou hrozbou. Predáční efekt bezobratlých je pozorován například u introdukovaného raka červeného (*Procambarus clarkii*) na tarise kalifornské (*Taricha torosa*) v práci Gamradta a dalších autorů (1997). Dalším bezobratlým predátorem různých obojživelníků je ampulárka (*Pomacea canaliculata*) pocházející z Jižní Ameriky a introdukovaná do Číny, kde ovlivňuje populace, strukturu společenstev a potravní řetězec obojživelníků (Karraker a Dudgeon 2014). V našich podmínkách jsou nepůvodní druhy bezobratlých živočichů také predáční hrozbou pro naše obojživelníky. Jako příklad můžeme uvést invazního raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*), který vytlačuje původní druhy raků a je známý pro svou schopnost

predovat larvy obojživelníků (Axelsson et al. 1997; Štambergová et al. 2009). Další druh severoamerického původu, který žije v českých vodách a představuje hrozbu pro obojživelníky, je rak pruhovaný (*Orconectes limosus*), což uvádí Štambergová a kolektiv autorů (2009). Introdukované druhy jsou hodnoceny jako více škodlivé pro obojživelníky (Axelsson et al. 1997).

### 1.2.2. Predace obojživelníků obratlovci

Mezi velmi dominantní predátory obojživelníků z řad obratlovců patří ryby. Bývají ve stálých nádržích i v říčních tocích, chybějí v dočasných nádržích. Ve velké míře konzumují vajíčka, larvy i dospělé obojživelníky (Wells 2007). Patří sem mnoho druhů ryb, například štika (*Esox*), karas (*Carassius*), kapr (*Cyprinus*), cejn (*Abramis*), bolen (*Aspius*), pstruh (*Salmo*), okoun (*Perca*) a jiné (Lowry 1966; Lusk et al. 1983; Horat a Semlitsch 1994; Jordan a Arrington 2001; Monello a Wright 2001). Velké procento z nich není potravně zaměřené na konzumaci obojživelníků. Podle Hraběte a dalších (1973) byla v české přírodě pozorována predace na obojživelnících a jejich larvách například pstruhem potočním (*Salmo trutta*), okounkem pstruhovým (*Micropterus salmoides*), jelcem tloušťem (*Leuciscus cephalus*) a úhořem říčním (*Anguilla anguilla*). Jsou však potvrzeny případy koexistence obojživelníků s rybami, aniž by se výrazně snižovaly populace obojživelníků. Baker a kolektiv autorů (2011) hodnotí schopnost některých obojživelníků koexistovat s rybami ve stejných vodních biotopech: ropucha obecná (*Bufo bufo*) je relativně schopná koexistovat s rybami, skokan hnědý (*Rana temporaria*), čolek hranatý (*Lissotriton helveticus*) a čolek obecný (*Lissotriton vulgaris*) jsou středně schopni přežít s rybami a čolek velký (*Triturus cristatus*) je nejméně schopný koexistovat s rybami na stejném stanovišti.

Dalšími obratlovci, kteří predují obojživelníky, mohou být podle podmínek prostředí plazi (želvy, krokodýli, ještěři, hadi), ptáci (převážně vodní druhy) a savci (lasicovití, rejskovití a krtkovití). Vzácnějšími případy predace jsou netopýři a primáti (Bell a Lawton 1975; Hagström 1979; Cogger et al. 1998; Baker et al. 2011; Wells 2007). Predátoři červorů jsou nejčastěji hadi, vzácně pak i ptáci a hlodavci (Cogger et al. 1998). Také samotní obojživelníci mohou predovat na jiných obojživelnících. Například larvální stadia axolotla tygrovaného (*Ambystoma tigrinum*) se živí mimo jiné larvami svého druhu (Maret a Collins 1996), podobně jako dospělci čolka

zelenavého (*Notophthalmus viridescens*) predují žáby i čolky (Morin 1983; Kurzava a Morin 1998). Evropsí čolci se také příležitostně živí jinými obojživelníky. Například čolek hranatý (*Lissotriton helveticus*) a čolek horský (*Ichtyosaura alpestris*) byli pozorováni u konzumace nabízených vajíček čolka horského (*Ichtyosaura alpestris*; [Miaud 1993]). U juvenilního stadia červorů byla prokázána konzumace vajíček a pulců žab (Verdade et al. 2000). V přírodě je tedy mnoho živočichů, ať už obratlovců či bezobratlých, kteří pro obojživelníky představují predační hrozbu.

Stejně jako u bezobratlých predátorů, i u obratlovců mají nepůvodní druhy rozdílný vliv na populace obojživelníků a mohou být větší hrozbou (Salo et al. 2007). U ryb se s introdukcí do nového prostředí potkáváme často, hlavně kvůli vysazování ryb pro hospodářské využití nebo jako okrasné druhy, které se časem dostanou do volné krajiny (Lusk et al. 1983). Mezi v Česku žijící nepůvodní druhy ryb patří například candát východní (*Sander volgensis*), hlavačka mramorovaná (*Proterorhinus marmoratus*), střevlička východní (*Pseudorasbora parva*), pstruh duhový (*Salmo gairdnerii*) a velké množství dalších (Hrabě et al. 1973; Lusk et al. 1983). Tyto globálně se šířící druhy mohou mít i regionální význam a rozsáhlé nepříznivé účinky pro českou přírodu. Zde vysazené druhy často zlikvidují populaci obojživelníků na dotčených biotopech (Zavadil et al. 2011). Jejich predační úspěch je založen zejména na tom, že kořist s tímto druhem není dostatečně seznámena, protože postrádá koevoluční *life history* (Hettyey et al. 2016).

### 1.3. Antipredační chování

Reakce na přítomnost predátorů se liší podle druhu, místa výskytu, velikosti nádrže i doby trvání koevolučního vývoje, tedy jak dlouho už druhy žijí spolu na daném místě a chovají se podle vyvinutých strategií. Existuje více druhů obrany před predátorem, například morfologické či behaviorální změny, fyziologické a chemické reakce. Tyto adaptace se vyvinuly evolučně jako odpověď na predační hrozbu ve vztahu predátor – kořist a mohou ovlivnit *life history* daného druhu (Langerhans 2007). Antipredační strategie lze podle Langerhans (2007) rozdělit na dva typy: (1) vyhýbání se setkání s predátorem a (2) útěk po setkání s predátorem. Tyto strategie slouží k tomu, aby snížily možnost detekce predátorem nebo zvýšily pravděpodobnost přežití po setkání s ním. Predátoři mohou nepřímo ovlivnit rozmnožování obojživelníků, jejich početnost,

potravní aktivitu, čas metamorfózy, místo ovipozice, růst a přežívání (Werner a McPeck 1994; Hecnar a M'Closkey 1997; Kurzava a Morin 1998). Vyšší riziko predace také bývá v době rozmnožování, kdy se živočichové shromažďují a věnují energii do jiných aktivit, než je obrana proti riziku predace. Obojživelníci jsou schopni pomocí chemických látek spolehlivě detekovat původního predátora, ale u nepůvodních predátorů už se výsledky výzkumů liší. Schlaepfer a další (2005) uvádí, že pokud živočichové nemají společnou evoluční historii s daným druhem, mohou postrádat antipredační strategie, kterými by na ně reagovali. Byly však také zaznamenány případy, kdy obojživelníci změnili své morfologické nebo behaviorální rysy jako odpověď na predátora (Chivers et al. 2001; Moore et al. 2004; Polo-Cavia a Gomez-Mestre 2014). Přežití obecně záleží také na mnohých faktorech prostředí, například množství úkrytů, vegetaci a velikosti nádrže (Baker et al. 2011).

### 1.3.1. Morfologické změny

Obojživelníci využívají různých adaptací, jak snížit svou zranitelnost vůči predátorům. Příkladem fenotypové plasticity je ontogenetická změna barvy těla tak, aby jedinci lépe splynuli s prostředím (Caldwell et al. 1980). Dospělci reagují na predátory hlavně změnou růstu částí těla, například ocasu, a tak se při setkání s predátorem stává ocasní svalovina mohutnější a rovněž dochází ke zmenšení těla (Teplitsky et al. 2003). Změny v morfologii mohou být indukovány u všech stadií a po odeznění nebezpečí predace mohou vymizet (Relyea 2003), protože je pro ně energeticky náročné udržovat tyto adaptace (Black a Dodson 1990; Relyea 2003; Gabriel et al. 2005). Dalšími příklady fyziologických adaptací na obranu před predátorem jsou třeba jedové žlázy nebo tvorba slizu (Cogger et al. 1998). Kůže červorů obsahuje jedové žlázy různě rozmístěné po celém povrchu těla, sloužící k zastrašení predátora (Cogger et al. 1998). Dále axolotl skvrnitý (*Ambystoma maculatum*) má povrch těla pokrytý výraznými žlutými skvrnami, aby naznačil nebezpečí konzumace (Brodie et al. 1979; Cogger et al. 1998; Wells 2007). Reakce se mohou lišit v závislosti na typu predátora. U žáby rodu *Acris* bylo prokázáno světlejší zbarvení ocasních hrotů pulců v přítomnosti predátorských larev vážek, než v přítomnosti ryb (Caldwell 1982). Larvy axolotla tygrovaného (*Ambystoma tigrinum*) v kontaktu s predátorem měly kratší tělo a nižší hmotnost (Storfer a White 2004). U larev čolka rodu *Triturus* došlo ke zvětšení hlavové i ocasní části a k tmavší pigmentaci ocasu ve srovnání s čolky bez predátora

(Van Buskirk a Schmidt 2000). Nárůst délky ocasu může zajistit jedincům zlepšení plavacích schopností a tím i větší šanci na únik, jako například u pulců skokana krátkonohého (*Pelophylax lessonae*; [Wilson et al. 2005]). Existuje velká škála morfologických změn a fyziologických reakcí, které pomáhají obojživelníkům efektivně se bránit predátorovi.

### 1.3.2. Behaviorální odpověď

Obojživelníci na predátora reagují i různými behaviorálními adaptacemi. Mohou měnit své chování v závislosti na přítomnosti různých predátorů (Skelly 1995; Warkentin 1999; Vitt a Caldwell 2014). Samice jsou schopny přizpůsobit čas reprodukce a líhnutí nebo místo ovipozice (Resetarits a Wilbur 1989; Petranka a Thomas 1995; Orizaola a Braña 2003a; Kurdíková et al. 2011). V přítomnosti predátorů se dospělci mnohdy zřikají rozmnožování a vodního prostředí jako odpověď na rybí introdukci (Winandy et al. 2015). Aby se skryli a byli méně nápadní, snižují často svou aktivitu a skrývají se v úkrytech a ve vegetaci. Obecně se snaží vyhnout se místům, kde je predátor přítomen a přijímají méně potravy než jedinci bez přítomnosti ryb, a to i když ryby nepředstavují riziko predace (Petranka 1983; Semlitsch 1987). Kromě okamžitého útěku se obojživelníci mohou bránit odhozením ocasu, předstíráním smrti, držení těla, při kterém vystavují kontrastní zbarvení, naznačující svou nejedlost či nechutnost a dalšími způsoby. Zástupci čeledě mlokovití používají pohyb vlastního těla, jako vlnění a kmitání ocasu či vzpřímeného postoje, což má opticky zvětšit velikost těla a snížit pravděpodobnost predace (Brodie et al. 1984). U africké žáby *Phrynomantis microps* bylo prokázáno, že pulci mají záměrné tendence shromažďovat se do větších skupin, aby snížili šanci polapení predátorem (Rödel a Linsenmair 1997). Žáby (rody skokan – *Rana*, ropucha – *Bufo*, rosnička – *Hyla* a další) se nadýmají a zvětšují tak povrch svého těla, aby ztížily hadům konzumaci (Marchisin a Anderson 1978). V případě přímého kontaktu se brání i aktivně: například druh *Hydromantes platycephalus* od predátora uniká srolováním svého vlastního těla a ocasu, a pak následuje uprchnutí (García-París a Deban 1995). Adaptivní změna chování může být prospěšná a zvýšit fitness jedince, ale zároveň může snížit jeho investice do rozmnožování a potravních aktivit. Je to *trade-off* mezi zranitelností vůči predátorovi a snahou získávání zdrojů pro zajištění růstu a reprodukce (Skelly 1995).

#### 1.4. Kairomony

Olfaktorickou komunikací mezi rozdílnými druhy zprostředkovávají chemické látky různé povahy. Někteří živočichové vysílají specifické chemické látky, které mohou u příjemce tohoto signálu vyvolat změny ve fyziologii, morfologii nebo v chování (Ruther et al. 2002; Apfelbach et al. 2005). Komunikace mezi druhy je uskutečňována chemickou koordinací. Chemické signály jsou rozděleny do jednotlivých skupin: a) allomony, které hrají roli v mezidruhové komunikaci, například v boji o život, b) feromony, které zajišťují hledání partnera na rozmnožování a teritoriální chování, c) synomony, látky související s ovipozicí a d) kairomony užívané ve vztahu predátor – kořist a ze kterých má užitek příjemce tohoto signálu (Dicke a Sabelis 1988; Colazza et al. 2004; Rajchard 2013; Wyatt 2014). Nordlund a Lewis (1976) definují kairomony jako látky produkované, odeslané nebo přijaté, vzniklé jako výsledek aktivity organismu v prostředí a které vyvolávají u příjemce behaviorální nebo fyziologické adaptace výhodné pro příjemce, ale ne pro odesílatele. Zjednodušeně jsou kairomony mezidruhové komunikační látky, ze kterých má užitek příjemce signálu. Jsou to těkavé steroidní sloučeniny terpenického charakteru (Singer 1991). Mají nízkou molekulovou hmotnost a jsou rozpustné ve vodě, také jsou stabilní při extrémních teplotách (QiKang a Cui 2000). Ruther a další (2002) rozdělili kairomony na další dílčí skupiny podle funkčnosti pro příjemce: potravní kairomony (*foraging kairomone*), které slouží k lokalizaci potravy, dále kairomony pro vyhýbání se predátorovi (*enemy-avoidance kairomone*) a snížení negativního predáčního dopadu, potom sexuální kairomony (*sexual kairomone*) pro rozmnožovací účely, a agregační kairomony (*aggregation kairomone*), které zajišťují přilákání obou pohlaví do agregací. Kairomony lze rozdělit dále do dvou jiných skupin: základní (*primer*), které vyvolávají fyziologickou odpověď, a iniciující (*releaser*), které spouští behaviorální odpověď (Ruther et al. 2002). Každý vysílaný chemický signál může být zachycen necíleným příjemcem, který má z tohoto signálu užitek. Kairomony jsou zachyceny chemosensorickými buňkami na povrchu těla v epidermis příjemce (Finger 1997). Na základě příjmu signálu může měnit své chování nebo morfologický vývoj, životní strategii nebo potravní chování, aniž by zvýšil predáční tlak a hrozbu (Dodson et al. 1994).

Většina druhů reaguje defensivně na pach predátora (Mason a Parker 2010). Schopnost recepce chemických látek uvolňovaných do prostředí jinými organismy je pro mnoho



druhů důležitá schopnost, která jim pomáhá přežít, a nejinak je tomu i u obojživelníků. Existuje více způsobů, jak obojživelníci detekují chemické signály v prostředí: pomocí nescifických receptorů v kůži, specializovaných receptorových orgánů v nosní oblasti (vomeronazální orgán) nebo s využitím receptorů v mozku zodpovídajících za příjem feromonů a dalších látek (Wells 2007). Také vajíčka obojživelníků reagují na přítomnost chemických látek predátora. Když byla vajíčka dvou druhů severoamerického axolotla (*Ambystoma texanum* a *Ambystoma barbouri*) vystavena predátorovi a látkám z predátora, líhnula se později než jedinci, kteří tomuto působení vystaveni nebyli (Sih a Moore 1993). Vajíčka změnila čas líhnutí, a pak se metamorfovala na vyvinutější larvy větších rozměrů, které mají nižší riziko predace (Sih a Moore 1993). Při vystavení vajíček žáby *Rana sphenoccephala* rakovi (*Procambarus nigrocinctus*) se vývoj vajíček naopak urychlil oproti kontrole a působení jiného predátora (larva *Cybister* sp.), jak uvádí Johnson a další (2003).

Velké množství experimentů ukazuje, že také larvy obojživelníků jsou schopny detekovat přítomnost nebezpečných predátorů a reagovat na ni (Werner a McPeck 1994; Lefcort 1996; Gunzburger a Travis 2005). Larvální stadia žáby *Hyla chrysoscelis* změnila barvu a tvar svého těla, pokud přišla do kontaktu s predátorskou vážkou (*Aeshna umbrosa*) oproti kontrole bez predátora (McCollum a Leimberger 1997). Příkladem, kdy pulci využívali chemických signálů, je žába *Hyla chrysoscelis*, jejíž pulci strávili signifikantně více času v úkrytech během přítomnosti ryby slunečnice zelené (*Lepomis cyanellus*) a nevyužívali prostředí v celé jeho šíři (Petranka et al. 1987). Pulci žáby *Hyla regilla* byli schopni rozpoznat skokana volského (*Rana catesbeiana*) jako predační hrozbu pouze, když s ním koexistovali v prostředí, oproti těm jedincům, kteří se s ním v přírodě nevyskytovali a nerozpoznali jej jako nebezpečný druh (Chivers et al. 2001). V experimentu Mathise a dalších (2003) se ukázalo, že larvy menšího věku axolotla *Ambystoma annulatum* více snižují svou aktivitu oproti větším larvám, které aktivitu snižují méně nebo vůbec. Obojživelníci dokážou z chemických látek vycítit, zdali predátor konzumuje živočichy jejich druhu. Dospělci mločika popelavého (*Plethodon cinereus*) silněji reagovali na pach užovky proužkované (*Thamnophis sirtalis*), která se živila mločiky, a ne pouze žížalami (Murray a Jenkins 1999). Kairomony mohou být využity i při detekci predátora stejného druhu, tedy při kanibalismu. Dospělci tarichy kalifornské (*Taricha torosa*) predují vajíčka a larvy svého druhu a ty dokáží detekovat její přítomnost a začít

se bránit proti predaci (Elliott et al. 1993). Reakce na kairomony jsou známé i u několika druhů čolků: čolek ohňobřichý (*Cynops pyrrhogaster*) a čolek zelenavý (*Notophthalmus viridescens*) snižovali svou aktivitu při vystavení predátorovi a alarmním látkám ze zraněných jedinců stejného druhu (Marvin a Hutchison 1995). Larvy druhu *Ambystoma annulatum* reagovaly na predátorské kairomony podle vlastní velikosti těla: menší larvy měly tendenci snížit svou aktivitu, zatímco větší larvy takovou reakci nevykazovaly (Mathis et al. 2003). Obojživelníci mohou vysílat chemické látky do okolí i jako varovné signály svému druhu, pokud jsou zranění nebo pod vlivem stresu z predátora. Například druhy *Bufo boreas*, *Rana cascadae* a mloček alleghenský (*Desmognathus ochrophaeus*) projevily vyšší míru stresu v reakci na chemické látky a vyhýbaly se pachům predátora (Hews a Blaustein 1985; Lutterschmidt et al. 1994). Po vystavení obojživelníků látkám ze zraněných živočichů stejného druhu reagovali hlavně snížením aktivity, skrýváním se v úkrytech a útekem (Wells 2007). Toto chování se projevuje hlavně u jedinců tvořících agregace (Wells 2007), ale bylo pozorováno také například u méně sociální rosničky západoamerické (*Pseudacris regilla*), která reagovala obdobně na zraněné jedince stejného i jiného druhu (Adams a Claeson 1998).

Chemická komunikace může fungovat i opačně – predátor s pomocí chemických látek vyhledává kořist (Pettrakis a Legakis 2007). Velmi častá je kombinace vizuální, hmatové a čichové detekce (Formanowicz 1987; Resetarits 1998), ale záleží na druhu predátora i na podmínkách prostředí. Predátor využívá chemické signály jako pobídku ke konzumaci potravy nebo pro lokalizaci kořisti a vyhledávání potenciálních partnerů (Dodson et al. 1994). Tímto způsobem svou kořist vyhledává například axolotl tygrovaný (*Ambystoma tigrinum*), který pomocí vizuálních a chemických signálů detekuje kořist nejlépe (Lindquist a Bachmann 1982). Obecně se dá říct, že olfaktorická komunikace je důležitá pro orientaci mnohých druhů, včetně obojživelníků.

## 1.5. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je:

1. Prozkoumat vliv predátorů na potravní aktivitu čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) ve vztahu predátor – kořist.
2. Zjistit, jestli se konzumace čolka liší u olfaktoricko-vizuálního kontaktu ve srovnání s vizuálním.
3. Posoudit rozdíl reakcí na predátory původní a nepůvodní.
4. Určit vliv pohlaví na množství zkonsumované potravy v přítomnosti predátora.

Ke zjištění konkrétních vztahů predátor – kořist bylo zapotřebí:

1. Otestovat potravní aktivitu čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) v přítomnosti predátorů.
2. Porovnat reakci kořisti při dvou typech kontaktu – vizuálním a olfaktoricko-vizuálním.
3. Detekovat rozdíly v chování čolků při vystavení predátorům původním a nepůvodním.
4. Zjistit rozdílnost behaviorální odpovědi samců a samic.

## 2. MATERIÁL A METODY

### 2.1. Studované druhy a jejich chov

Mezi studovanými druhy byli čolek obecný (*Lissotriton vulgaris*), karas stříbřitý (*Carassius gibelio*), plotice obecná (*Rutilus rutilus*), rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) a střevlička východní (*Pseudorasbora parva*). 15 samců a 15 samic čolka obecného bylo odloveno na lokalitě Černovír v Olomouci pomocí odchytových pastí a metodou přímého odchytu. Odchyt byl proveden na základě povolení výjimky ze základních ochranných podmínek zvláště chráněných druhů číslo KÚOK/26873/2016/OŽPZ/7324. Ryby a raci byli opatřeni z chovných farem (MO Český rybářský svaz Tovačov) a soukromých chovů.

Čolek obecný (*Lissotriton vulgaris*) je běžný obojživelník České republiky. Během rozmnožovacího období obývá tůň, mělké nádrže a další stojaté vody menších rozměrů. Vyskytuje se převážně v nižších a středních polohách, ve výškách 200–800 m n. m. (Zavadil et al. 2011; Zwach 2013). Velikostí těla dosahuje průměrně 32–42 mm SVL (snout-vent length; [Ranta a Nuutinen 1985]). Zbarvení těla je kombinací hnědé, olivově zelené a žlutooranžové barvy. Po stranách má tmavé skvrny, samci větší než samice. Nápadným znakem u samců v době rozmnožování je ploutevní lem, který se nepřerušeně táhne od hlavy přes hřbet až k ocasní části. Samice bývá méně nápadná než pestře zbarvený samec. Spodní část těla je světlá s výrazným žlutým či oranžovým pruhem, u samic světlejšího odstínu. Samci mají též v období páření tmavý a zduřelý kloakální val. Jejich největší aktivita ve volné přírodě začíná v březnu či dubnu, když opouští svá zimoviště a začínají ve vodním prostředí vyhledávat partnera na páření (Dungel a Řehák 2001; Zwach 2013).

Karas stříbřitý (*Carassius gibelio*) je kaprovitá ryba, v Česku značně rozšířená (Hrabě et al. 1973; Dungel a Řehák 2011). Přírozený původ a historie výskytu na území ČR nejsou zcela jasné. Spousta novodobých prací ale naznačuje, že je v našich vodách původní a introdukované jsou pouze další vyšlechtěné formy (Bohlen et al. 2012; Rylková et al. 2013; Kalous 2013). Dosahuje délky 30 cm, barva je černošedá až stříbřitá. Obývá tekoucí vody, nádrže a rybníky. V Česku je značně rozšířen. Plotice obecná (*Rutilus rutilus*) je také rozšířená ve většině českých vod. Je to jeden

z nejběžnějších původních druhů ryb u nás. Dosahuje až 50 cm na délku, ústa jsou koncová a duhovka červeně zbarvená (Dungel a Řehák 2011).

Další druh, který jsme v experimentu použili, byl rak signální (*Pacifastacus leniusculus*). Do Evropy byl zavlečen, původně pochází ze Severní Ameriky (Henttonen a Huner 1999). Jeho rozlišovacím znakem je bělavá skvrna na spoji prstů klepet. Má hladký povrch karapaxu a klepet. Samci dorůstají 16 cm, samice jsou menší (Štambergová et al. 2009). Střevlička východní (*Pseudorasbora parva*) pochází z jihovýchodní Asie a k nám byla zavlečena během minulého století (Lusk et al. 2004; Dungel a Řehák 2011). Tělo dorůstá velikosti zhruba do 10 cm, po bocích se táhne tmavý pruh. Má horní ústa a zaoblené ploutve.

V průběhu experimentů byli čolci umístěni v chovných nádržích se studniční vodou (100 x 70 x 60 cm), rozdělení podle pohlaví. Nádrž byla osazena vodními rostlinami (*Egeria densa* a *Vesicularia dubyana*) a byly zde umístěny kusy polystyrenu pro plování na hladině. Ryby a raci byli umístěni zvláště v chovných akváriích (60 x 30 x 40 cm), a to po třech či čtyřech kusech bez ohledu na pohlaví. Teplota místnosti odpovídala teplotě jejich běžného prostředí (13 °C). Fotoperiodicita byla dosažena pomocí světelného zařízení s řízeným režimem (den : noc, 14 : 10), odpovídající konkrétní roční době.

## 2.2. Experimentální část

Samotný experiment probíhal v pokusných akváriích, která byla rozdělena plastovou vyjímatelnou přepážkou na dvě stejné části. Na jednu stranu akvária byl umístěn čolek, na druhou stranu jeho predátor – postupně do různých akvárií jeden, tři a pět kusů predátorů.

Jako první jsme provedli pokus vizuální, kdy přepážka byla vodotěsná, ale průhledná, a tak docházelo jen k vizuálnímu kontaktu, bez průniku pachů ze druhé části nádrže, kde byli umístěni predátoři (postupně jeden, tři a pět kusů, z čehož byl ve výpočtu proveden průměr). Poté jsme tuto přepážku vyměnili za perforovanou, která umožňovala vstup chemických signálů od predátora do části s čolkem.

Na začátku experimentu byla čolkovi do jeho části akvária nasypána potrava, perloočky rodu *Daphnia*, což je v přírodě důležitá část jeho potravního příjmu (Pellantová 1973; Bell 1975; Nuutinen a Ranta 1986). Poté byli ponecháni po dobu

šest hodin v přítomnosti predátora i potravy. Po šesti hodinách jsme provedli výplach žaludku s použitím výplachové jehly (podobně jako Opatrný 1980; Rulík 1993) a pak jsme spočítali množství zkonsumované potravy. Tento postup jsme aplikovali s 15 samci a 15 samicemi.

### 2.3. Statistická analýza

Provedli jsme statistickou analýzu v programu R (R Core Team 2015). Data byla vyhodnocena pomocí analýzy variance (dvoucestná ANOVA) a následného mnohonásobného porovnávání průměrů a Tukey HSD test. Hladina statistické významnosti byla u všech testů zvolena jako  $\alpha = 0,05$ .

Aplikovali jsme různé modely podle konkrétní podoby dat. Vysvětlujícími faktory byli predátor a pohlaví. Byly testovány kombinace: plotice – karas, rak – karas, střevlička – karas, plotice – rak, rak – střevlička, plotice – střevlička, vše dohromady (karas – plotice – rak – střevlička – kontrola), samec – samice čolka v přítomnosti karase, samec – samice čolka v přítomnosti plotice, samec – samice čolka v přítomnosti raka, samec – samice čolka v přítomnosti střevličky, karas olfaktoricko-vizuální typ kontaktu s vizuálním typem kontaktu, plotice olfaktoricko-vizuální typ kontaktu s vizuálním typem kontaktu, rak olfaktoricko-vizuální typ kontaktu s vizuálním typem kontaktu, střevlička olfaktoricko-vizuální typ kontaktu s vizuálním typem kontaktu a vše s kontrolní skupinou. Ke každé z kombinací byly sestrojeny krabicové grafy (program R; R Core Team 2015).

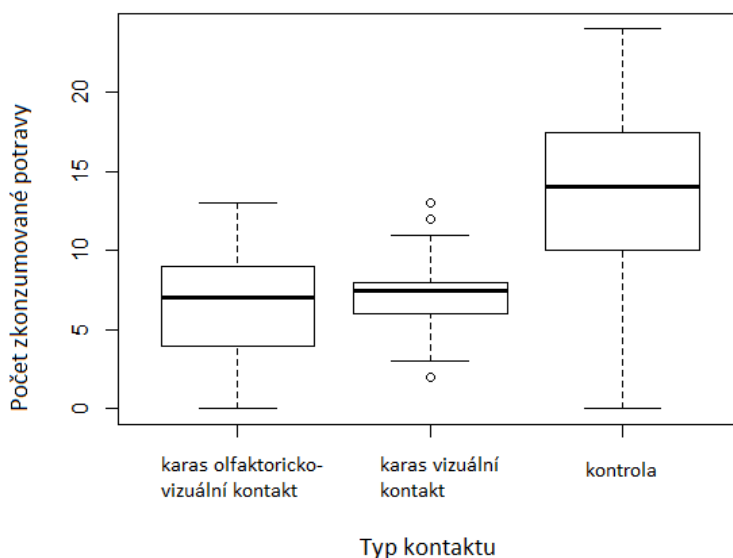
### 3. VÝSLEDKY

V přítomnosti predátorů čolci konzumovali předloženou potravu v nižší míře. Všechny kontrolní skupiny vykazovaly signifikantní výsledek  $p < 0,05$ .

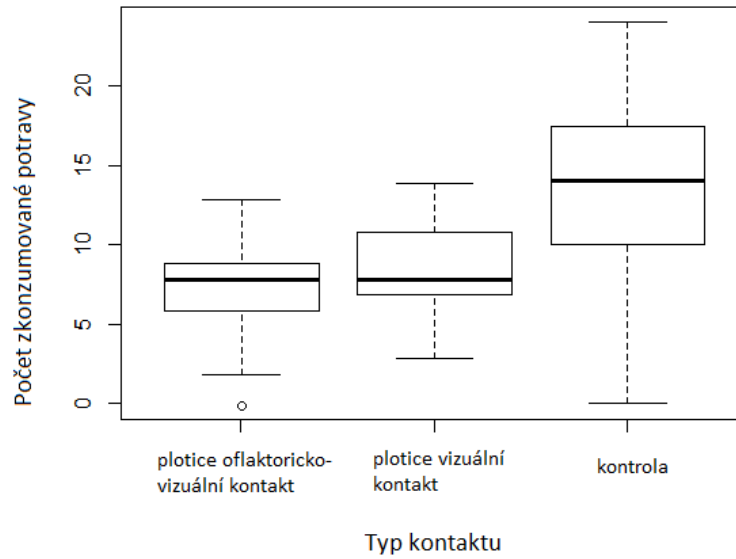
Při olfaktoricko-vizuálním typu kontaktu došlo téměř ve všech případech k nižší konzumaci potravy než při vizuálním typu ( $p \leq 0,05$ ), u karase byl zaznamenán nesignifikantní výsledek ( $p = 0,803$ ).

K signifikantně menší konzumaci ve vztahu ke kontrole došlo v přítomnosti karase (graf 1;  $p \leq 0,05$ ) a plotice (graf 2;  $p \leq 0,05$ ), jakožto původních predátorů. V přítomnosti obou invazních predátorů (rak, střevlička) konzumace potravy prokazatelně poklesla oproti kontrole i oproti původním predátorům (graf 3;  $p \leq 0,05$  a graf 4;  $p \leq 0,05$ ).

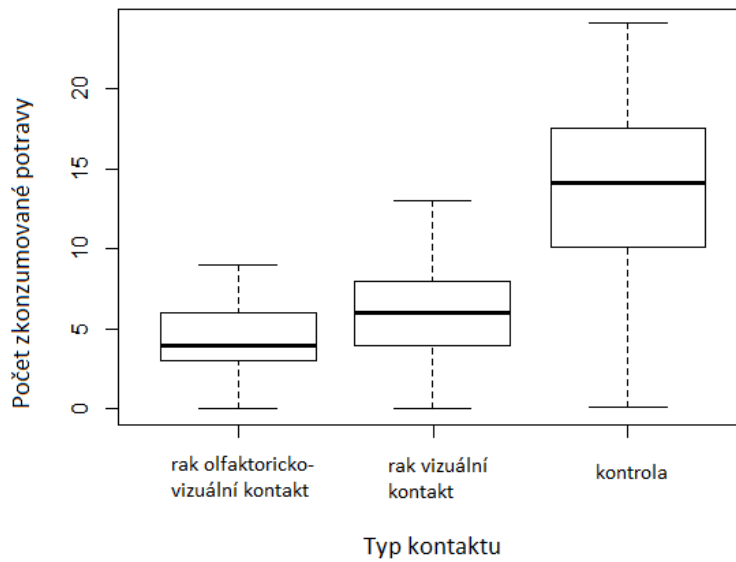
U všech druhů predátorů došlo k ovlivnění konzumace čolky (graf 5;  $p \leq 0,05$ ). Samice konzumovaly signifikantně méně potravy než samci ve všech experimentech oproti kontrole ( $p \leq 0,05$ ).



Graf 1: Potravní aktivita čolka obecného v přítomnosti karase stříbřitého

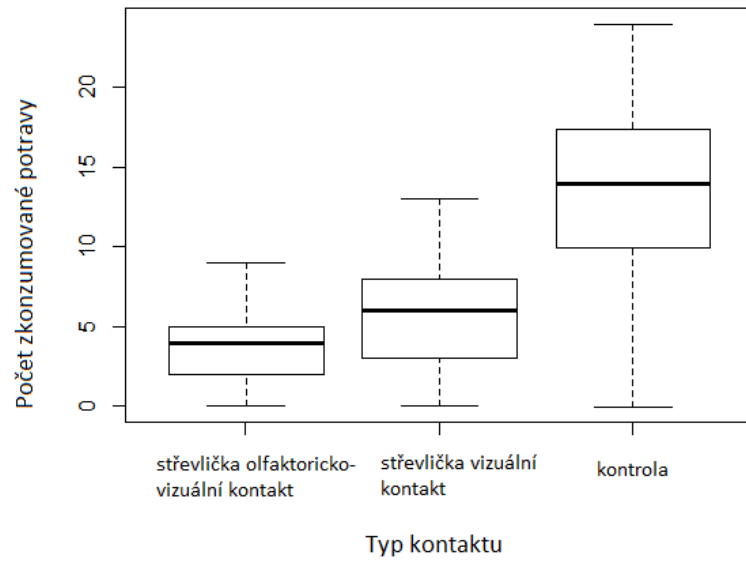


Graf 2: Potravní aktivita čolka obecného v přítomnosti plotice obecné

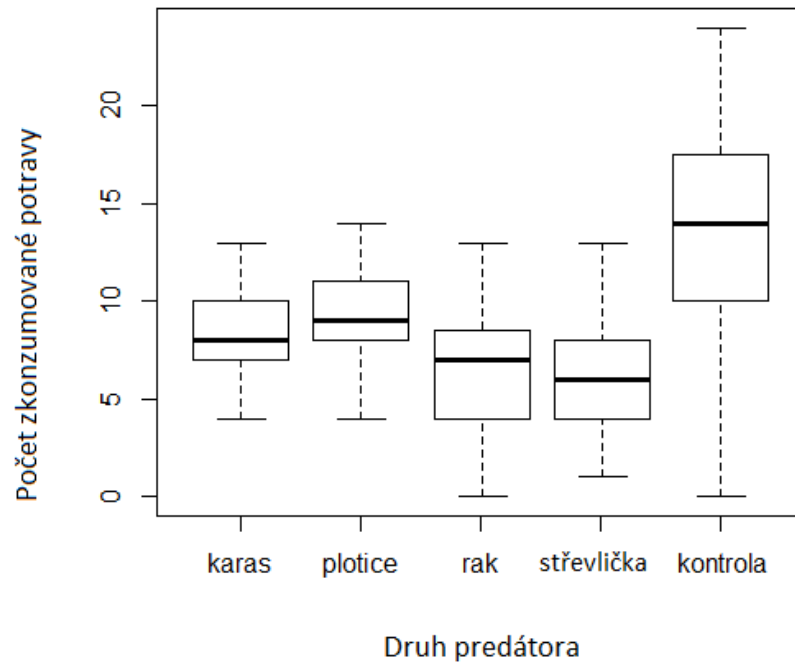


Graf 3: Potravní aktivita čolka obecného v přítomnosti raka signálního

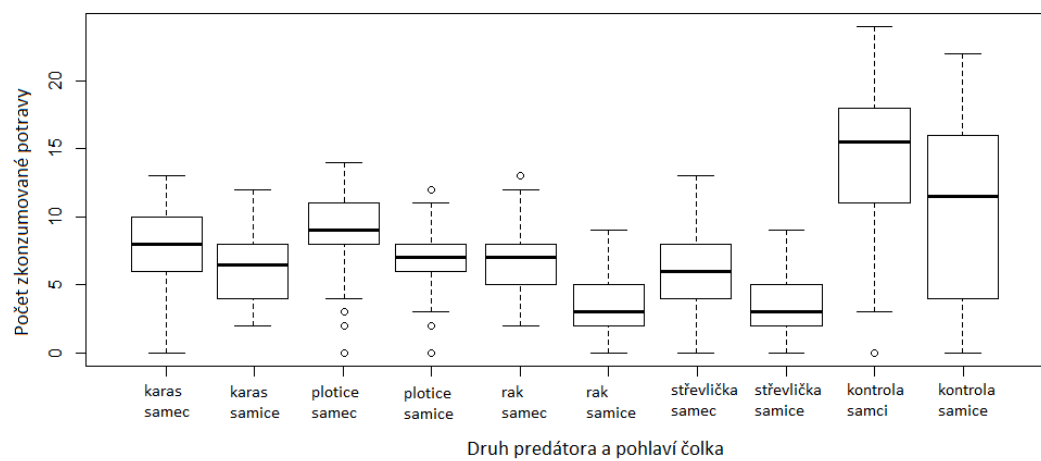




Graf 4: Potravní aktivita čolka obecného v přítomnosti střevličky východní



Graf 5: Reakce čolka obecného na různé druhy predátorů



Graf 6: Reakce samců a samic čolka obecného na různé druhy predátorů

#### 4. DISKUZE

Predační tlak je selektivní silou, která pomáhala v evoluci vytvořit různé evoluční odpovědi na riziko predace (Wells 2007), což má vliv na *life history* konkrétního druhu. Již mnoho předešlých výzkumů ukazuje, že živočich snižuje svou aktivitu v přítomnosti predátora a konzumuje nižší množství potravy (Petranka 1983; Orizaola a Braña 2003b; Watson et al. 2004). Existuje tedy *trade-off* mezi konzumací potravy a vyhýbání se predátorovi. Vzhledem ke zranitelnosti obojživelníků vůči predaci je velmi výhodné, aby si obojživelníci vyvinuli adaptační strategie, které zvýší pravděpodobnost jejich přežití. Obojživelníci jsou schopni vykazovat morfologické i behaviorální reakce na potenciální riziko predace během všech životních stadií. Predátoři sice mohou představovat reálnou hrozbu, ale jedinci s nižším příjmem potravy mohou být aktivnější i v přítomnosti predátora (Horat a Semlitsch 1994).

Kvůli přítomnosti predátora se obojživelníci také mohou vzdát rozmnožování a opustit vodní prostředí ještě před obdobím rozmnožování (Winandy et al. 2015), což může mít negativní vliv na celou populaci. Je také prokázáno, že jsou schopni detekovat predátora a reagovat na něj na základě receptce kairomonů uvolňovaných z jeho těla, a to i když predátor není přímo přítomný (Feminella a Hawkins 1994; Mathis et al. 2003; Rajchard 2013). Obojživelníci mají evolučně vyvinutou schopnost vnímat chemické látky ze zraněných jedinců stejného druhu, což slouží jako varování, a na základě toho alarmně reagovat, například snížením své aktivity (Hews 1988; Lutterschmidt et al. 1994; Marvin a Hutchison 1995). Při reakci na predátora mohou obratlovci měnit své behaviorální projevy i morfologické znaky. Mezi behaviorální reakce patří například ustrnutí v pohybu, schovávání se v úkrytech, shromažďování se v hejnech, změna prostředí, zvýšení noční aktivity na úkor té denní, nebo snížení potravní aktivity (Rödel a Linsenmair 1997; Orizaola a Braña 2003b; Wells 2007; McGhee et al. 2013). V našem pokusu čolci výrazně snížili konzumaci potravy v přítomnosti predátorů oproti kontrole, což prokazuje vliv predátora jako stresového faktoru. Čolci dali přednost nižšímu riziku predace před konzumací potravy. Můžeme tedy říci, že byl prozkoumán efekt predátorů na potravní aktivitu čolka (*Lissotriton vulgaris*) a byl vyhodnocen jako průkazný.

V olfaktoricko-vizuálním typu kontaktu došlo k nižší konzumaci potravy než ve vizuálním typu u všech predátorských druhů s výjimkou karase. Olfaktoricko-vizuální orientace byla pokusnými čolky shledána jako výhodnější pro obeznámení se s prostředím u tří ze čtyř druhů predátorů. Detekce chemických látek v prostředí byla pro kořist prospěšná již v předešlých pokusech jiných autorů, např. larvy salamandrů *Eurycea bislineata* se vyhýbaly místům s predátorskou slunečnicí zelenou (*Lepomis cyanellus*), oproti místům, kde se vyskytovaly neškodné druhy (Petranka et al. 1987). Také Kats (1988) prokázal lepší účinnost olfaktorické orientace. Larvy salamandrů *Ambystoma texanum* byly v přítomnosti chemických látek z predátora méně aktivní ve srovnání s kontrolou (Kats 1988). Lefcort (1996) vystavil pulce skokana *Rana utricularia* chemickým látkám z různých predátorů (ale ne vizuálním podnětům) a vždy došlo ke snížení aktivity pulců. Ovšem ne vždy jsou obojživelníci schopni správně určit predátora jako nebezpečného. V některých případech nedokáže kořist rozpoznat invazní druh pomocí chemických látek (nejspíš proto, že se s ním v přírodě nikdy nesešla), ale v jiných případech je prokázáno, že to dokáže (Polo-Cavia a Gomez-Mestre 2014; Hettyey et al. 2016). Pro *fitness* daného druhu je rozpoznání predátora velmi důležité – může mít přímý vliv na *life history* celé populace. Velmi účinný způsob detekce nebezpečí je kombinace vnímání chemických látek a zrakových vjemů. Pro čolky je tento způsob orientace vhodnější například kvůli zhoršené viditelnosti nebo překážkám v prostředí. Vizuální orientaci využívají také, ale v menší míře, protože je méně spolehlivá pro detekci predátora a určení druhu a nebezpečnosti. Ovšem v některých případech může dojít k chybné detekci například proto, že nejsou dostatečně seznámeni s daným predátorským druhem (Lefcourt 1996). Olfaktoricko-vizuální orientaci využívají obojživelníci také pro lokalizaci a chycení své kořisti. Tato kognitivní schopnost larev i dospělců může výrazně snížit jejich zranitelnost vůči predátorům. Náš experiment potvrzuje dříve prokázanou výhodnost olfaktoricko-vizuálních vjemů v přítomnosti predátorů. Pouze u jednoho predátora nebyl rozdíl v typu kontaktu příliš velký, čolci využívali obou typů v podobné míře.

Pro experimenty jsme zvolili čtyři živočišné druhy predátora, tři druhy ryb a jeden druh raka. Původními druhy byli karas stříbřitý (*Carassius gibelio*) a plotice obecná (*Rutilus rutilus*). Původní druh karase stříbřitého (*Carassius gibelio*) je v dnešní době zpochybňován. Karase jsme považovali za původní druh kvůli dlouhodobému

přežívání v české přírodě a také kvůli novým výzkumům v této oblasti. Například Rylková a další autoři (2010) provedli fylogenetickou analýzu rodu karas (*Carassius*), pojednávající o tomto rodu, obsahující další variabilní skupiny karasů z jasně fylogeneticky definované větve, odlišné od domestikované formy. Karas stříbřitý (*Carassius gibelio*) bývá často v literatuře označován jako *Carassius auratus gibelio* (např. Hrabě et al. 1973), čímž dochází k záměně s druhem karas zlatý (*Carassius auratus*), který opravdu pochází z Asie a u nás se rozšířil jako chovná ryba a při křížení s původními jedinci (Rylková et al. 2010; Kalous 2013). I když je mezi jedinci rodu karas (*Carassius*) mnoho morfologických podobností, genetické analýzy ukázaly, že *Carassius auratus* a *Carassius gibelio* jsou odlišné monofyletické linie (Rylková et al. 2010; Kalous et al. 2012). Na základě provedené analogie přirozeného rozšíření ryb je pravděpodobné, že karas stříbřitý (*Carassius gibelio*) je původní ve střední a východní Evropě a dále až do povodí Amuru (Rylková et al. 2010; Kalous 2012; Kalous 2013; Knytl et al. 2013). Ve starších zdrojích však můžeme najít tohoto karase jako invazní, nepůvodní druh zavlečený z východní Asie (Hrabě et al. 1973; Lusk et al. 1983). Jisté však je, že karas stříbřitý (*Carassius gibelio*) se na našem území vyskytuje tak dlouho, že je pro obojživelníky již známým druhem, a proto jej můžeme v naší práci považovat za druh původní. Byla zdokumentována jeho predace na vajíčkách a larvách obojživelníků (Monello a Wright 2001). V našich výsledcích vidíme, že čolci v jeho přítomnosti konzumovali průkazně méně než při setkání s ploticí, ale více než v přítomnosti nepůvodních druhů, střevličky a raka. Plotice obecná (*Rutilus rutilus*) je původní a běžně rozšířený druh českých vod a její setkání s obojživelníky je na určitých stanovištích velmi pravděpodobné. Ovšem složení její potravy je hlavně rostlinného původu. Živí se rostlinnými komponenty, detritem a planktonními organismy (Lusk et al. 1983; Horppila 1994). Její potravní spektrum obsahuje zhruba 80 % makrofyt a 20 % živočišných zbytků, například chrostíky a plže (Brabrand 1985). Důvodem upřednostnění rostlinné potravy může být velká konkurence a kompetice ostatních ryb (Pliūraitė et al. 2013). Plotice tedy není predáční a nejspíš není velkou hrozbou pro evropské obojživelníky. Plotici jsme v experimentu použili hlavně jako typický původní druh českých vod a pro její snadnou dostupnost. V našem experimentu během její přítomnosti čolci konzumovali největší množství potravy oproti ostatním pokusným predátorům, v rámci původních i nepůvodních druhů.

Dalším pokusným druhem je rak signální (*Pacifastacus leniusculus*). Do Evropy se šíří ze severní Ameriky hlavně vlivem člověka (Štambergová et al. 2009). Může být zdrojem nemocí, které postihují zde původní raky (Edgerton et al. 2004). Uvádí se, že je to nejrozšířenější nepůvodní druh raka v Evropě (Štambergová et al. 2009). Živí se jednak rostlinnou potravou, jednak aktivně loví živočichy jako vodní měkkýše, drobné korýše, pulce a larvy obojživelníků či malé ryby (Axelsson et al. 1997; Alcorlo et al. 2004; Štambergová et al. 2009). Je známým predátorem vajíček a larev obojživelníků (Johnson et al. 2003). V experimentu Axelssona a dalších (1997) se prokazuje, že rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) zkonsumoval více pulců rosničky zelené (*Hyla arborea*) než původní rak říční (*Astacus astacus*) a prokazatelně snížil schopnost přežívání těchto pulců. Tento invazní druh je pro původní obojživelníky větší predační hrozbou. V našem experimentu v jeho přítomnosti čolci konzumovali o něco více potravy než v přítomnosti také nepůvodní střevličky východní (*Pseudorasbora parva*), ale méně než během kontaktu s původními predátory. Střevlička východní (*Pseudorasbora parva*) se velmi rychle rozšířila do ČR vlivem člověka, dovozem násad jiných druhů ryb během 20. století (Lusk et al. 1983; Lusk et al. 2004) a dnes už je zde plně naturalizovaná. Je agresivní predátor, živí se vodními bezobratlými, vytlačuje původní druhy (Lusk et al. 1983) a celkově může mít negativní dopad na vodní ekosystémy a populace ryb i obojživelníků.

Původní druhy vystupující jako kořist (v tomto případě obojživelníci) sice reagují antipredační strategií, ale ta je často účinná pouze proti původním druhům, ale ne proti neznámým predátorům (Gamradt et al. 1997). Behaviorální odpověď na predaci bývá vyvinuta pouze na původní predátory, a proto může útok skončit ulovením kořisti mnohem častěji, než když je predátor původní a známý (Axelsson et al. 1997; Gamradt et al. 1997; Wells 2007). Druhy predátorů, které jsme zvolili pro náš výzkum, představují více či méně důležité predátory obojživelníků a všechny pro ně mohou být hrozbou. Není tedy překvapivé, že čolci snížili svou potravní aktivitu. Jiné studie vyhodnocují nepůvodní druhy jako více nebezpečné (Kats a Ferrer 2003; Clavero a García-Berthou 2005; Schlaepfer et al. 2005; Salo et al. 2007). V našem pokusu je důvod nižší konzumace v přítomnosti nepůvodních druhů zřejmě ten, že pokusní jedinci nedovedli vyhodnotit, zda je situace bezpečná či nikoliv. Čolci nebyli obeznámeni s predátorem a snížili svou celkovou aktivitu, aby zabránili případné predaci. Proto dali přednost nižší konzumaci před možným predačním riskem. Je

ovšem možné, že při volbě jiných druhů původních predátorů (např. štiky obecné – *Esox lucius*) by výsledná potravní aktivita byla rozdílná. Je prokázáno, že obojživelníci jsou schopni rozlišovat mezi nebezpečnými a méně nebezpečnými druhy predátorů (Lefcort 1996; Wells 2007), ale ne vždy se dokáží těmto živočichům úspěšně vyhýbat a bránit (Gamradt a Kats 1996). Problematika zavlečených druhů a jejich vliv na naše druhy je složitá. Je třeba dlouhodobě sledovat stavy invazních druhů v ČR a konat náležitá opatření zabráňující škodlivé migraci nepůvodních živočichů, ať už kvůli šíření nemocí a vytlačování původních druhů, nebo pro ochranu obojživelníků. Pro ty je třeba budovat a chránit vhodné biotopy, kde se nedostanou do kontaktu s predátory, a provádět správný management.

Olfaktoricko-vizuální komunikaci využívají čolci při různých příležitostech, kromě rozeznání predátora i k hledání partnera na rozmnožování (Wells 2007). V našich výsledcích došlo ve všech skupinách k rozdílné konzumaci u samců a samic – samci měli vždy vyšší potravní aktivitu než samice, a to včetně kontrol. Jelikož jsme experiment prováděli v době jejich rozmnožovacího období, předpokládáme, že samci bývají touto dobou aktivnější a méně opatrní kvůli vyhledávání partnerky na páření. Samice jsou v období rozmnožování více opatrné a nechtějí riskovat vyšší mírou predace. Pellantová (1973) porovnávala obsah žaludků samců a samic čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) a spočítala, že během dubna měly samice znatelně menší konzumaci než samci, v porovnání s dalšími sledovanými měsíci. Ranta a další (1987) zkoumali potravní aktivitu samců a samic čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) a zjistili, že samice byly aktivnější spíše v noci a k ránu a samci se více věnovali pohlavnímu dvoření samicím. V této studii však nebyl signifikantní rozdíl potravy zkonsumované samci a samicemi (Ranta et al. 1987). Bogdan a kolektiv autorů (2011) shledali rozdíly v potravních preferencích podle pohlaví a odlišné přijímání potravy v různých periodách u čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*). Také došlo k rozdílnému využívání prostředí – samice se krmily blíže substrátu a méně v otevřeném vodním prostoru (Bogdan et al. 2011). V některých studiích nebyl prokázán rozdíl mezi konzumací potravy samic a samců čolků (Rulík 1993; Covaciu-Marcov et al. 2010). V podmínkách tohoto experimentu byli jedinci čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*) vystaveni predačnímu tlaku, proto se intenzita jejich konzumace podstatně snížila. U samic byl tento efekt ještě výraznější.

## 5. ZÁVĚR

Tato studie potvrdila vliv predátorů na chování a aktivitu čolků. Pro studované živočichy byla přítomnost predátora velmi stresovým faktorem. Potravní aktivita byla vždy snížena v přítomnosti predátora oproti kontrole. Prokázalo se, že olfaktoricko-vizuální typ kontaktu je pro obojživelníky účinnější při detekci predátora než pouhý vizuální kontakt. V přítomnosti původního predátora byla konzumace vyšší než v přítomnosti nepůvodního predátora, se kterým se čolci v přírodě nemají tolik možností se setkat. Byla prokázána silnější behaviorální odpověď na druhy, které by hypoteticky mohly představovat hrozbu. Snížením aktivity v rizikovém prostředí jedinci snižovali šanci se nakrmit. Efekt snížení konzumace a aktivity byl výraznější u samic, které přijímaly signifikantně méně potravy než samci a měly větší tendence vyhýbat se predátorovi, a proto zůstaly méně aktivní. Samci zkonsumovali více potravy než samice.



## 6. LITERATURA

Adams M. J., Claeson S. (1998): Field Response of Tadpoles to Conspecific and Heterospecific Alarm. *Ethology* (104): 955-961.

Adler K. (1970): The role of extraoptic photoreception in amphibian rhythms and orientation: A review. *Journal of Herpetology* (4): 99-112.

Alcorlo P., Geiger W., Marina O. (2004): Feeding Preferences and Food Selection of the Red Swamp Crayfish, *Procambarus clarkii*, in Habitats Differing in Food Item Diversity. *Crustaceana* (77): 435-453.

Anthony C. D., Formanowicz D. R. Jr., Brodie E. D. Jr. (1992): The effect of prey availability on the search behaviour of two species of Chinese salamanders. *Herpetologica* (48): 287-292.

Apfelbach R., Blanchard C. D., Blanchard R. J., Hayes R. A., McGregor I. S. (2005): The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* (29): 1123-1144.

Axelsson E., Nystrom P., Sidenmark J., Brönmark C. (1997): Crayfish predation on amphibian eggs and larvae. *Amphibia-Reptilia* (18):217-228.

Baker J., Beebee T., Buckley J., Gent T., Orchard D. (2011): Amphibian Habitat Management Handbook. Amphibian and Reptile Conservation, Bournemouth.

Bell G. (1975): The diet and dentition of Smooth newt larvae (*Triturus vulgaris*). *Journal of Zoology* (176): 411-424.

Bell G., Lawton J. H. (1975): The Ecology of the Eggs and Larvae of the Smooth Newt (*Triturus vulgaris* (Linn.)). *The Journal of Animal Ecology* (44): 393-423.

Berven K. A., Boltz R. S. (2001): Interactive effects of leech (*Desserobdella picta*) infection on wood frog (*Rana sylvatica*) tadpole fitness traits. *Copeia* (4): 907-915.

Black A. R., Dodson S. I. (1990): Demographic costs of Chaoborus-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*. *Oecologia* (83): 117-122.

- Bleckmann H., Lotz T. (1987): The vertebrate-catching behaviour of the fishing spider *Dolomedes triton* (Araneae, Pisauridae). *Animal Behaviour* (35): 641-651.
- Bogdan H. V., Ianc R. M., Pop A. N., Söllösi R. Ş., 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.
- Bohlen J., Kalous L., Rylková K., Petrtýl M. (2012): Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for *Carassius gibelio* (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* (23): 11-18.
- Brabrand A. (1985): Food of Roach (*Rutilus rutilus*) and Ide (*Leusiscus idus*): Significance of Diet Shift for Interspecific Competition in Omnivorous Fishes. *Oecologia* (66): 461-467.
- Brodie E. D. Jr., Nussbaum R. A., DiGiovanni M. (1984): Antipredator adaptations of Asian salamanders (*Salamandridae*). *Herpetologica* (40): 56-68.
- Brodie E. D., Nowak R. T. Jr., Harvey W. R. (1979): The Effectiveness of Antipredator Secretions and Behavior of Selected Salamanders against Shrews. *Copeia* (2): 270-274.
- Caldwell J. P. (1982): Disruptive selection: a tail color polymorphism in *Acris* tadpoles in response to differential predation. *Canadian Journal of Zoology* (60): 2818-2827
- Caldwell J. P., Thorp J. H., Jervey T. O. (1980): Predator-Prey Relationships Among Larval Dragonflies, Salamanders, and Frogs. *Oecologia* (46): 285-289.
- Clavero M., García-Berthou E. (2005): Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TRENDS in Ecology and Evolution* (20): 110
- Cogger H. G., Zweifel R. G., Kirshner D. (1998): *Encyclopedia of Reptiles & Amphibians*. Academic Press, San Diego. 2. vydání.

- Colazza S., McElfresh J.S., Millar J.G. (2004): Identification of Volatile Synomones, Induced by *Nezara viridula* Feeding and Oviposition on Bean spp., That Attract the Egg Parasitoid *Trissolcus basalus*. *Journal of Chemical Ecology* (30): 945-964.
- Covaciu-Marcov S. D., Cicort-Lucaciu A. S., Mitrea I., Sas I., Caus A. V., Cupsa D. (2010): Feeding of three syntopic newt species (*Triturus cristatus*, *Mesotriton alpestris* and *Lissotriton vulgaris*) from Western Romania. *North-Western Journal of Zoology* (6): 95-108.
- Deban S. M., Wake D. B. (2000): Feeding Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates. Editace K. Schwenk. Departement of Ecology and Evolutionary Biology. Academic Press, Connecticut.
- Dicke M., Sabelis M. W. (1988): Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology* (2): 131-139.
- Dodson S. I., Crowl T. A., Peckarsky B. L., Kats L. B., Covich A. P., Culp J. M. (1994): Non-Visual Communication in Freshwater Benthos: An Overview. *Journal of the North American Benthological Society* (13): 268-282.
- Dungel J., Řehák Z. (2011): Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky. Academia, Praha.
- Edgerton B. F., Henttonen P., Jussila J., Mannonen A., Paasonen P., Taugbol T., Edsman L., Souty-Grosset C. (2004): Understanding the Causes of Disease in European Freshwater Crayfish. *Conservation Biology* (18): 1466-1474.
- Elliott S. A., Kats L. B., Breeding J. A. (1993): The Use of Conspecific Chemical Cues for Cannibal Avoidance in California Newts (*Taricha torosa*). *Ethology* (95): 186-192.
- Feminella J. W., Hawkins C. P. (1994): Tailed Frog Tadpoles Differentially Alter Their Feeding Behavior in Response to Non-Visual Cues from Four Predators. *Journal of the North American Benthological Society* (13): 310-320.
- Finger T. E. (1997): Evolution of taste and solitary chemoreceptor cell systems. *Brain, Behavior and Evolution* (50): 234-243.

- Formanowicz D. R., Jr. (1987): Foraging tactics of *Dytiscus verticalis* larvae (Coleoptera: *Dytiscidae*): prey detection, reactive distance and predator size. *Journal of the Kansas Entomological Society* (60): 92-99.
- Gabriel W., Luttbeg B., Sih A., Tollrian R. (2005): Environmental Tolerance, Heterogeneity, and the Evolution of Reversible Plastic Responses. *The American Naturalist* (166): 339-353.
- Gamradt S. C., Kats L. B. (1996): Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology* (10): 1155-1162.
- Gamradt S. C., Kats L. B., Anzalone C. B. (1997): Aggression by Non-Native Crayfish Deters Breeding in California Newts. *Conservation Biology* (11): 793-796.
- García-París M., Deban S. M. (1995): A Novel Antipredator Mechanism in Salamanders: Rolling Escape in *Hydromantes platycephalus*. *Journal of Herpetology* (29):149-151.
- Griffiths R. A., Mylotte V. J. (1987): Microhabitat selection and feeding relations of smooth and warty newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus*, at an upland pond in mid-Wales. *Holarctic Ecology* (10): 1-7.
- Gunzburger M. S., Travis J. (2005): Effects of multiple predator species on green treefrog (*Hyla cinerea*) tadpoles. *Canadian Journal of Zoology* (83): 996-1002.
- Hagström T. (1979): Population Ecology of *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* (Urodela) in SW Sweden. *Holarctic Ecology* (2): 108-114.
- Hecnar S. J., M'Closkey T. (1997): The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation* (79): 123-131.
- Henttonen P., Huner J. V. (1999): The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. V knize *Crustacean Issues*. Crayfish in Europe as alien species, Gherardi F., Holdich D. M. et al., strana 13-22. CRC Press, Rotterdam.
- Hettyey A., Thonhauser K. E., Bókony V., Penn D. J., Hoi H., Griggio M. (2016): Naive tadpoles do not recognize recent invasive predatory fishes as dangerous. *Ecology* (11): 2975-2985.

- Hews D. K. (1988): Alarm response in larval western toads, *Bufo boreas*: release of larval chemicals by a natural predator and its effect on predator capture efficiency. *Animal Behaviour* (36): 125-133.
- Hews D. K., Blaustein A. R. (1985): An Investigation of the Alarm Response in *Bufo boreas* and *Rana cascadae* Tadpoles. *Behavioral and Neural Biology* (43): 47-57.
- Himstedt W., Kopp J., Schmidt W. (1982): Electoreception Guides Feeding Behaviour in Amphibians. *Naturwissenschaften* (69): 552-553.
- Hirai T., Hidaka K. (2002): Anuran-dependent predation by giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: *Belostomatidae*), in rice fields of Japan. *Ecological Research* (17): 655-661.
- Horat P., Semlitsch R. D. (1994): Effects of Predation Risk and Hunger on the Behaviour of Two Species of Tadpoles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (34): 393-401.
- Horppila J. (1994): The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation. *Hydrobiologia* (294): 35-41.
- Hrabě S., Oliva O., Opatrný E. (1973): Klíč našich ryb, obojživelníků a plazů. Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- Chivers D. P., Wildy E. L., Kiesecker J. M., Blaustein A. R. (2001): Avoidance Response of Juvenile Pacific Treefrogs to Chemical Cues of Introduced Predatory Bullfrogs. *Journal of Chemical Ecology* (27): 1667-1676.
- Jaeger R. G., Barnard D. E. (1981): Foraging tactics of a terrestrial salamander: Choice of diet in structurally simple environments. *The American Naturalist* (117): 639-664.
- Johnson J. B., Saenz D., Adams C. K., Conner R. N. (2003): The influence of predator threat on the timing of a life-history switch point: predator-induced hatching in the southern leopard frog (*Rana sphenocéphala*). *The American Naturalist* (142): 947-960.

- Jordan F., Arrington D. A. (2001): Weak trophic interactions between large predatory fishes and herpetofauna in the channelized Kissimmee river, Florida, USA. *Wetlands* (21): 155-159.
- Kalous L. (2013): Karas stříbřitý a jeho příbuzní. *Živa* (6): 285-288.
- Kalous L., Bohlen J., Rylková K., Petrtýl M. (2012): Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for *Carassius gibelio* (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* (23): 11-18.
- Karraker N.E., Dudgeon D. (2014) Invasive apple snails (*Pomacea canaliculata*) are predators of amphibians in South China. *Biological Invasions* (16): 1785-1789.
- Kats L. B. (1988): The Detection of Certain Predators via Olfaction by Small-mouthed Salamander Larvae (*Ambystoma texanum*). *Behavioral and neural biology* (50): 126-131.
- Kats L. B., Ferrer R. P. (2003): Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distribution* (9): 99-110.
- Kats L. B., Sih A. (1992): Oviposition Site Selection and Avoidance of Fish by Streamside Salamanders (*Ambystoma barbouri*). *Copeia* (2): 468-473.
- Knytl M., Kalous L., Symonová R., Rylková K., Ráb P. (2013): Chromosome Studies of European Cyprinid Fishes: Cross-Species Painting Reveals Natural Allotetraploid Origin of a *Carassius* Female with 206 Chromosomes. *Cytogenetic and Genome Research* (139): 276-283.
- Krishna S., Vijayalaxmi K. K. (2004): *Bufo parietalis* (Forest Toad). Predation. *Herpetological Review* (35): 156-157.
- Kurdíková V., Smolinský R., Gvoždík L. (2011): Mothers Matter Too: Benefits of Temperature Oviposition Preferences in Newts. *PLOS ONE* (6): e23842.
- Kurzava L. M., Morin P. J. (1998): Tests of Functional Equivalence: Complementary Roles of Salamanders and Fish in Community Organization. *Ecology* (79): 477-489.

- Langerhans R. B. (2007): Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. V knize Predation in Organisms, Elewa A. M. T., kapitola 10. Springer Berlin Heidelberg, Berlin.
- Lefcort H. (1996): Adaptive, Chemically Mediated Fright Response in Tadpoles of the Southern Leopard Frog, *Rana utricularia*. *Copeia* (2): 455-459.
- Lefcort H., Blaustein A. R. (1995): Disease, Predator Avoidance, and Vulnerability to Predation in Tadpoles. *Oikos* (74): 469-474.
- Lindquist S. B., Bachmann M. D. (1982): The Role of Visual and Olfactory Cues in the Prey Catching Behavior of the Tiger Salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* (1): 81-90.
- Lowry G. R. (1966): Production and Food of Cutthroat Trout in Three Oregon Coastal Streams. *Journal of Wildlife Management* (30): 754-767.
- Lusk S., Baruš V., Vostradovský J. (1983): Ryby v našich vodách. Academia, Praha. 1. vydání.
- Lusk S., Hanel L., Lusková V. (2004): Red List of the ichthyofauna of the Czech Republic: Development and present status. *Folia Zoologica* (53): 215-226.
- Lutterschmidt W. I., Marvin G. A., Hutchison V. H. (1994): Alarm response by a plethodontid salamander (*Desmognathus ochrophaeus*): Conspecific and heterospecific "Schreckstoff". *Journal of Chemical Ecology* (20): 2751-2759.
- Majecki J., Majecka K. (1998): Predation of *Oligotricha striata* (Trichoptera, Phryganeidae) larvae on amphibian eggs. *Amphibia-Reptilia* (19): 230-233.
- Maret T. J., Collins J. P. (1996): Effect of prey vulnerability on population size structure of a gape-limited predator. *Ecology* (77): 320-324.
- Marchisin A., Anderson J. D. (1978): Strategies Employed by Frogs and Toads (Amphibia, Anura) to Avoid Predation by Snakes (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology* (12): 151-155.

- Marvin G. A., Hutchison V. H. (1995): Avoidance Response by Adult Newts (*Cynops pyrrhogaster* and *Notophthalmus viridescens*) to Chemical Alarm Cues. *Behaviour* (132): 95-105.
- Mason R. T., Parker M. R. (2010): Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology* (196): 729-749.
- Mathis A., Murray K. L., Hickman C. R. (2003): Do Experience and Body Size Play a Role in Responses of Larval Ringed Salamanders, *Ambystoma annulatum*, to Predator Kairomones? Laboratory and Field Assays. *Ethology* (109): 159-170.
- McCollum S. A., Leimberger J. D. (1997): Predator-induced morphological changes in an amphibian: Predation by dragonflies affects tadpoles shape and color. *Oecologia* (109): 615-621.
- McGhee K. E., Pintor L. M., Bell A. M. (2013): Reciprocal Behavioral Plasticity and Behavioral Types during Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist* (182): 704-717.
- Merilä J., Sterner M. (2002): Medicinal leeches (*Hirudo medicinalis*) attacking and killing adult amphibians. *Annales Zoologici Fennici* (39): 343-346.
- Miaud C. (1993): Predation on newt eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*): identification of predators and protective role of oviposition behaviour. *Journal of Zoology* (231): 575-582.
- Monello R. J., Wright R. G. (2001): Predation by Goldfish (*Carassius auratus*) on Eggs and Larvae of the Eastern Long-Toed Salamander (*Ambystoma macrodactylum columbianum*). *Journal of Herpetology* (35): 350-353.
- Moore R.D., Griffiths R.A., O'Brien C.M., Murphy A., Jay, D. (2004): Induced defences in an endangered amphibian in response to an introduced snake predator. *Oecologia* (141): 139-147.



- Morin P. J. (1983): Predation, Competition, and the Composition of Larval Anuran Guilds. *Ecological Monographs* (53): 119-138.
- Murray D. L., Jenkins C. L. (1999): Perceived predation risk as a function of predator dietary cues in terrestrial salamanders. *Animal Behaviour* (57): 33-39.
- Nordlund D. A., Lewis W. J. (1976): Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and inter-specific interactions. *Journal of Chemical Ecology* (2): 211-220.
- Nuuntinen V., Ranta E. (1986): Size-selective predation on zooplankton by the smooth newt, *Triturus vulgaris*. *Oikos* (47): 83-91.
- Opatrný, E. (1980): Food sampling in live amphibians. *Věstník Československé společnosti zoologické* (44): 268–271.
- Orizaola G., Braña F. (2003a): Oviposition behaviour and vulnerability of eggs to predation in four newt species (genus *Triturus*). *The Herpetological Journal* (13): 121-124.
- Orizaola G., Braña F. (2003b): Response of predator-naive newt larvae to food and predator presence. *Canadian Journal of Herpetology* (81): 1845-1850.
- Pellantová J. (1973): The Food of the Newt, *Triturus vulgaris* (Linn.), in Southern Moravia. *Zoologické listy* (4): 329-340.
- Petrakis P. V., Legakis A. (2007): The role of predation in shaping biological communities, with particular emphasis to insects. In book *Predation in Organisms* by Elewa A. M. T. Springer Berlin Heidelberg, Berlin.
- Petranka J. W. (1983): Fish Predation: A Factor Affecting the Spatial Distribution of a Stream-Breeding Salamander. *Copeia* (3): 624-628.
- Petranka J. W., Kats L. B., Sih A. (1987): Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Animal Behaviour* (35): 420-425.

- Petranka J. W., Thomas D. A. G. (1995): Explosive breeding reduces egg and tadpole cannibalism in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Animal Behaviour* (50): 731-139.
- Phillips C. A., Sexton O. J. (1989): Orientation and Sexual differences during breeding migrations of the spotted salamander. *Ambystoma maculatum*. *Copeia* (1): 17-22.
- Pliūraitė V., Virbickas T., Skrodenytė-Arbačiauskienė V. (2013): Changes in roach (*Rutilus rutilus* (L.)) diet and growth in relation to river water quality. *Ecologija* (59): 134-141.
- Polo-Cavia N., Gomez-Mestre I. (2014): Learned recognition of introduced predators determines survival of tadpole prey. *Functional Ecology* (28): 432-439.
- QiKang G., Cui H. (2000): Influence of temperatures on the activity of host recognition kairomone of *Telenomus theophilae*. *Acta Entomologica Sinica* (43): 373-379.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rajchard J. (2013): Kairomones – important substances in interspecific communication in vertebrates: a review. *Veterinarni Medicina* (11): 561-566.
- Ranta E., Nuuntinen V. (1985): Foraging by the Smooth Newt (*Triturus vulgaris*) on Zooplankton: Functional Responses and Diet Choice. *Journal of Animal Ecology* (54): 275-293.
- Ranta E., Tjossem S. F., Leikola N. (1987): Female—male activity and zooplankton foraging by the smooth newt (*Triturus vulgaris*). *Annales Zoologici Fennici* (24): 79-88
- Relyea R. A. (2003): Predators come and predators go: The reversibility of predator-induced traits. *Ecology* (84): 1840-1848.
- Resetarits W. J. Jr., Wilbur H. M. (1989): Choice of Oviposition Site by *Hyla Chrysoscelis*: Role of Predators and Competitors. *Ecology* (70): 220-228.

- Resetarits W. J., Jr. (1998): Differential Vulnerability of *Hyla chrysoscelis* Eggs and Hatchlings to Larval Insect Predators. *Journal of Herpetology* (33): 440-443.
- Ridpath M. G. (1977): Predation on frogs and small birds by *Hierodula weneri* (Giglio-Tos) (*Mantidae*) in tropical Australia. *Australian Journal of Entomology* (16):153-154.
- Robertson J. G. M. (1989): Predation by a carabid beetle on Australian frogs. *Herpetological Review* (20): 7-8.
- Rödel M. O., Linsenmair K. E. (1997): Predator-induced Swarms in the Tadpoles of an African Savanna Frog, *Phrynomantis microps*. *Ethology* (103): 902-914.
- Roșca I., Gherhgel I., Strugariu A., Zamfirescu S. R. (2013): Feeding ecology of two newt species (*Triturus cristatus* and *Lissotriton vulgaris*) during the reproduction season. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (408): 05.
- Roth G. (1987): *Visual Behavior in Salamanders*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Rowe C. L., Sadinski W. J., Dunson W. A. (1994): Predation on larval and embryonic amphibians by acid-tolerant caddisfly larvae (*Ptilostomis postica*). *Journal of Herpetology* (28): 357-364.
- Rulík M. (1993): Contribution to the knowledge of the diet of the newt, *Triturus alpestris*. *Folia Zoologica* 42(1): 33-45.
- Ruther J., Meiners T., Steidle J. (2002): Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology* (12): 161-167.
- Rylková K., Kalous L., Bohlen J., Lamatsch D. K., Petrýl M. (2013): Phylogeny and biogeographic history of the cyprinid fish genus *Carassius* (Teleostei: *Cyprinidae*) with focus on natural and anthropogenic arrivals in Europe. *Aquaculture* (380-383): 13-20.
- Rylková K., Kalous L., Šlechtová V., Bohlen J. (2010): Many branches, one root: First evidence for a monophyly of the morphologically highly diverse Goldfish (*Carassius auratus*). *Aquaculture* (302): 36-41.

- Salo P., Korpimäki E., Banks P., B., Nordstrom M., Dickman C. R. (2007): Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society* (274): 1237-1243.
- Semlitsch R. D. (1987): Interactions between Fish and Salamander Larvae. Costs of Predator Avoidance or Competition? *Oecologia* (72): 481-486.
- Schlaepfer M.A., Sherman P.W., Blossey B., Runge M.C. (2005): Introduced species as evolutionary traps. *Ecology Letters* (8): 241-246.
- Schmidt B. R., Van Buskirk J. (2005): A comparative analysis of predator-induced plasticity in larval *Triturus* newts. *Journal of Evolutionary Biology* (18): 415-425.
- Schoener T. W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. *The American Naturalist* (103): 277-313.
- Sih A., Moore R. D. (1993): Delayed hatching of salamander eggs in response to enhanced larval predation risk. *The American Naturalist* (142): 947-960.
- Singer A. G. (1991): A chemistry of mammalian pheromones. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* (39): 627-632.
- Skelly D. K. (1995): A behavioral trade-off and its consequences for the distribution of *Pseudacris* treefrog larvae. *Ecology* (76): 150-164.
- Storfer A., White C. (2004): Phenotypically Plastic Responses of Larval Tiger Salamanders, *Ambystoma tigrinum*, to Different Predators. *Journal of Herpetology* (38): 612-615.
- Štambergová M., Svobodová J., Kozubíková E. (2009): *Raci v České republice*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha. 1. vydání.
- Teplitsky C., Plenét S., Joly P. (2003): Tadpoles' responses to risk of fish introduction. *Oecologia* (134): 270-277.
- Travis J., Keen W. H., Julianna J. (1985): The Role of Relative Body Size in a Predator-Prey Relationship between Dragonfly Naiads and Larval Anurans. *Oikos* (45): 59-65.

- Van Buskirk J. Schmidt B. R. (2000): Predator-Induced Phenotypic Plasticity in Larval Newts: Trade-Offs, Selection, and Variation in Nature. *Ecology* (11): 3009-3028.
- Verdade V. K., Schiesari L. C., Bertoluci J. A. (2000): Diet of Juvenile Aquatic Caecilians, *Typhlonectes compressicauda*. *Journal of Herpetology* (34): 291-293.
- Villa J., McDiarmid R. W., Gallardo J. M. (1982): Arthropod predators of leptodactylid frog foam nests. *Brenesia* (19/20): 577-590.
- Vitt L. J., Caldwell J. P. (2014): *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Oklahoma. 4. vydání.
- Warkentin K. M. (1999): The development of behavioral defenses: A mechanistic analysis of vulnerability in red-eyed tree frog hatchlings. *Behavioral Ecology* (10): 251-262.
- Watson R. T., Mathis A., Thompson R. (2004): Influence of physical stress, distress cues, and predator kairomones on the foraging behavior of Ozark zigzag salamanders, *Plethodon angusticlavius*. *Behavioural Processes* (65): 201-209.
- Wells D. K. (2007) *The Ecology and Behaviour of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Werner E. E. (1986): Amphibian Metamorphosis: Growth Rate, Predation Risk, and the Optimal Size at Transformation. *The American Naturalist* (128): 319-341.
- Werner E. E., McPeck A. E. (1994): Direct and Indirect Effects of Predators on Two Anuran Species along an Environmental Gradient. *Ecology* (75): 1368-1382.
- Wilson R. S., Kraft P.G., Van Damme R. (2005): Predator-Specific Changes in the Morphology and Swimming Performance of Larval *Rana lessonae*. *Functional Ecology* (19): 238-244.
- Winandy L., Darnet E., Denoël M. (2015): Amphibians forgo aquatic life in response to alien fish introduction. *Animal Behaviour* (109): 209-216.

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.

Wyatt T. D. (2014): Pheromones and Animal Behaviour. Cambridge University Press, New York. 2. vydání.

Zavadil V., Sádlo J., Vojar J. (2011): Biotopy našich obojživelníků a jejich management. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

Zwach I. (2013): Obojživelníci a plazi České republiky. Grada publishing, a.s., Praha, 117-124.