

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**  
Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Zoologie



**Bc. Lucie Košinárová**

**Evoluce mechanismu lovu u poikilothermních obratlovců a jeho  
souvislost s vizuálním vnímáním kořisti**

Evolution of prey-catching behaviour in poikilothermic vertebrates and its  
relationship with predator's visual perception

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Konzultanti: RNDr. Eva Landová, Ph.D., prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2021



**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

---

Bc. Lucie Košíárová

V Praze dne:





## **Poděkování**

Zde bych ráda poděkovala své školitelce doktorce Petře Frýdlové a konzultantům doktorce Evě Landové a profesorovi Danielu Fryntovi za veškerou pomoc při vedení mé diplomové práce. Mé díky také patří panu Romanu Rozínkovi (Natura Servis) za možnost natáčet lov českých druhů obojživelníků, panu Janu Hříbalovi ze Stanice přírodovědců DDM hl.m. Prahy za možnost natáčet exotické druhy žab, a panu Vítu Třebíckému za zapůjčení vysokorychlostní kamery. Musím také poděkovat své rodině a přátelům, kteří mě počas celé práce bezmezně podporovali.



## **Abstrakt:**

Mechanismus lovu a vizuální vnímání jsou oblastmi výzkumu spolu úzce spojenými, především u obojživelníků a plazů. Tato práce se dotýká několika témat, všech navazujících na schopnosti lovu u těchto zvířat. Vzorce chování při lovících pohybech byly zkoumány převážně u obojživelníků, často dohromady s reakcemi na různé vizuální stimuly. Prvním z cílů této práce bylo prozkoumat vzorce chování u žab a gekončků nočních (*Eublepharis macularius*) v aréně a jejich podobnosti či rozdílnosti při lovu. Takové sekvence chování nejsou striktní a žádné ze zaznamenaných vzorců chování se nedalo nazvat univerzálním. Jenže ne všechno lovení kořisti probíhá vždy v klidném prostředí stálé arény, v přírodě může docházet k nejrůznějším změnám podmínek a stálosti terénu. Zvířata se musí někdy vyrovnávat s pasivními pohyby, které dokáží kompenzovat hlavou či očima pro zabránění degradace obrazu na sítnici. Schopnost takového vyrovnávání může ovlivňovat jejich schopnosti lovu, a proto se další část této práce zabývala vlivem kompenzačních dovedností na lov u žab při periodickém pohybu jejich podkladu, který jejich chování doopravdy ovlivnil a zpomalil celé ulovení. U žab má na lov rovněž vliv jejich dovednost lapit kořist za pomoci jazyka; někdy na dlouhé vzdálenosti a někdy na kratší. Jazykové elongace u žab jsou standardně rozděleny do tří skupin: mechanická, inerciální a hydrostatická. Posledním cílem této práce bylo prozkoumat vliv těchto elongací na jednotlivé pohyby a namapovat tento znak na fylogenetický strom pro lepší pochopení jeho evoluce.

Klíčová slova: vizuální vnímání, mechanismy lovu, strategie lovu, obojživelníci, plazi, jazyková elongace

## **Abstract:**

Both the topics of prey-catching mechanism and visual perception are closely connected, affecting each other in many complex situations. The main subjects of this thesis were amphibians and reptiles and the many effects that impact their hunting abilities. We studied their hunting patterns in a few species of frogs and the leopard gecko (*Eublepharis macularius*) in an arena. We did not find any universal hunting pattern for neither of those groups, moreover even the quantity of individual sequences differed among them. However, hunting in nature is often engaged in habitats that are far from the flat calm arena. Often the animals have to adapt to different conditions, for example an unsteady surface underneath them. In such conditions they need to compensate for the passive movement with their heads and eyes to stabilize the image on their retina. The ability to compensate while hunting in frogs is affecting their behaviour and the success rate of their prey-catching. Another aspect that is influencing frog's hunting efficiency are their protrusible tongues that are commonly divided into three categories: mechanical, inertial and hydrostatic. The last goal of this thesis was looking for the evolution of this trait in frog's phylogenesis and their different effects on hunting movements.

Key words: visual perception, prey-catching behaviour, hunting strategy, amphibians, reptiles, tongue elongation

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce .....	2
3. Přehled literatury.....	3
3.1. Vnímání kořisti.....	3
3.1.1. Vizuální vnímání obojživelníků.....	4
3.1.1.1. Oči obojživelníků .....	4
3.1.1.2. Vnímání svého okolí .....	5
3.1.1.3. Kompenzační pohyby .....	6
3.1.1.4. Vizuální vnímání kořisti a predátora .....	10
3.1.2. Vizuální vnímání gekončika nočního .....	12
3.2. Mechanismy lovu .....	13
3.2.1. Potravní preference .....	13
3.2.2. Active foragers a sit-and-wait strategie .....	14
3.2.3. Vzorec lovičího chování .....	15
3.2.4. Jazyk obojživelníků .....	16
3.2.4.1. Jazykové elongace.....	19
3.2.4.2. Inertní sukce .....	24
3.3. Biologie studovaných druhů.....	24
3.3.1. Žáby .....	24
3.3.2. Gekončík noční .....	26
4. Metodika chovu.....	27
5. Rekonstrukce evoluce jazykových elongací u žab.....	28
5.1. Materiál.....	28
5.2. Metody.....	29
5.2.1. Získávání dat.....	29
5.2.2. Vyhodnocování dat .....	29
5.2.1. Metody statistického vyhodnocování .....	30
5.3. Výsledky.....	31
5.3.1. Opakovatelnost .....	31
5.3.2. Efekt na jednotlivá chování .....	32
5.3.3. Rekonstrukce evoluce jazykových elongací .....	41
5.3.4. Porovnání s typem habitatu a potravy.....	43
5.4. Diskuze .....	45
6. Vzorec chování při lovu u plazů a obojživelníků.....	49
6.1. Materiál.....	49
6.2. Metody.....	50

6.2.1. Získávání a vyhodnocení dat .....	50
6.2.2. Metody statistického vyhodnocování .....	53
6.3. Výsledky.....	54
6.3.1. Opakovatelnost .....	54
6.3.2. Efekt na jednotlivá chování .....	56
6.3.3. PCA analýza.....	71
6.3.4. Vzorec chování při lovu.....	73
6.4. Diskuze .....	78
7. Kompenzační pohyby a jejich vliv na úspěšnost lovu u žab.....	83
7.1. Materiály.....	83
7.2. Metody.....	84
7.2.1. Získávání a vyhodnocení dat .....	84
7.2.2. Metody statistického vyhodnocování .....	86
7.3. Výsledky.....	87
7.3.1. Opakovatelnost .....	87
7.3.2. Efekt na jednotlivá chování .....	89
7.4. Diskuze .....	95
8. Shrnutí.....	98
9. Závěr.....	102
Seznam použitých zdrojů .....	103
Příloha: .....	114

# 1. Úvod

Obojživelníci a plazi jsou často využíváni při pokusech jako modelová zvířata. Jejich způsoby lovu a vizuální vnímání jsou četně zkoumané, existuje tedy značné množství prací na jejichž základě se dá stavět a dále zkoumat. Tato diplomová práce se bude zabývat třemi hlavními tématy navazujícími na tyto předchozí experimenty. Jedná se o zkoumání jazykových elongací, vzorců lovicích chování u žab a gekončků nočních a kompenzačních pohybů u žab.

Jazykové elongace u žab (Anura) jsou zkoumané v mnoha pracích (Nishikawa & Gans, 1996; Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999a; Nishikawa et al., 1999b; Van Leeuwen et al., 2000) a v základě se dělí na elongaci mechanickou, inerciální a hydrostatickou. Každá z těchto elongací má svůj vlastní způsob vymrštění a parametry, podle kterých se rozlišují. Některé druhy jsou již kategorizovány a jejich elongace je známá, ale takové druhy tvoří menšinu na rozlehlém fylogenetickém stromě bezocasých obojživelníků. V navázání na bakalářskou práci je tedy cílem našich pokusů pokračovat v kategorizaci nových druhů žab a mapovat tento znak podle nejnovějších fylogenetických členění ve snaze o vizualizaci evoluce jazykových elongací.

Striktnost a vrozenost lovicích pohybů u obojživelníků je dlouhodobé téma, kterým se v minulosti zabývalo značné množství prací (Ewert, 1974; Jaeger & Barnard, 1981; Jaeger & Rubin, 1982; Eisthen, 2000; Ewert et al., 2001). Dnes se věří, že tento vzorec chování není tak rigidní a může být ovlivněn parametry kořisti nebo třeba zkušeností zvířete. V této části práce se budeme zaměřovat na vzorce lovicích pohybů u žab a gekončků nočních, patřících do šupinatých plazů (Squamata), a budeme je porovnávat mezi sebou pro lepší pochopení rozdílů lovicích strategií těchto skupin.

Poslední část se bude zabývat kompenzačními pohyby u žab, tedy pohyby hlavy a očí, které nastávají při pasivním pohybu těla žáby aby zabránily degradaci obrazu na její sítnici (Dieringer & Precht, 1982). Již dříve bylo množství žab nakategorizováno podle jejich dovednosti kompenzovat periodický pohyb na plošině (Frýdlová et al., 2018) a tato část práce se bude zabývat vztahem této dovednosti na úspěšnost při lovení kořisti u několika různých druhů žab.

Celá práce se tedy bude zabývat těmito třemi navzájem propojenými tématy mechanismů lovu a vizuálního vnímání u obojživelníků a plazů, které navazují na předchozí bádání mnoha vědců a které snad přispějí k bádáním budoucím.

## 2. Cíle práce

Tato diplomová práce má za témata:

Rekonstrukci evoluce elongací jazyka u žab

- Cílem této části práce je prozkoumat podrobněji vliv fylogeneze na jazykové elongace žab za přispění nově kategorizovaných druhů a použití nejnovějšího fylogenetického členění. Vlastní způsob kategorizace záznamů bude prozkoumán podrobněji ve snaze najít vliv elongací na parametry lovících pohybů, který by mohl pomoci ke spolehlivějšímu určování typů jazykové elongace.

Zkoumání vzorce chování plazů a obojživelníků při lovu

- V této části práce se budeme zabírat vzorcem lovících chování u několika druhů žab a budeme ho porovnávat se vzorcem chování gekončíka nočního jako modelového druhu šupinatých ještěřů. Podíváme se také na rozdílnosti lovu a jeho parametrů u obou skupin.

Testování vlivu kompenzačních pohybů na lovící pohyby u žab

- Poslední část práce se bude zabývat vlivem periodického pohybu na úspěšnost lovících pohybů u žab. Budeme zkoumat zda jednotlivé druhy žab s odlišnými kompenzačními schopnostmi jsou ovlivněny odlišným způsobem. Jedná se primárně o přípravu metodiky na větší studii.



### 3. Přehled literatury

Obojživelníci a plazi jsou rozmanité skupiny, které si jsou v mnoha ohledech podobné a v jiných naopak velice rozdílné. Pro účely této práce se budeme více zabývat tématy konkrétními pro řád bezocasých obojživelníků (*Anura*) a druh gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*), se kterými se dále pracuje.

#### 3.1. Vnímání kořisti

Obojživelníci i plazi získávají ze svého prostředí mnoho různých stimulů. Ať se jedná o vjemy vizuální, olfaktorické, akustické, mechanické, nebo také stimuly vibrační a elektrické, pro odlišné skupiny nabývají jednotlivé stimuly rozdílné důležitosti.

Důležitost vizuálního vnímání se liší mezi řády, ale u většiny zástupců bývá primárním zdrojem informací o potravě. Zatímco u většiny obojživelníků je při lovu dominantním zdrojem informací zrak samotný a olfaktorické a mechanické stimuly jsou sekundární (Lettwint et al., 1940; Ewert et al., 2001), u šupinatých plazů (*Squamata*) roste na důležitosti i olfaktorický vjem (Herrel et al., 1998; Filoramo & Schwenk, 2009).

Jazyk a takzvaný “tongue flicking” hraje u šupinatých plazů velkou roli v přijímání chemických informací z povrchů i ze vzduchu a jejich následné přivádění do vomeronasálního orgánu v patře ústní dutiny (Herrel et al., 1998; Filoramo & Schwenk, 2009; Daghfous et al., 2012). Přítomnost olfaktorické stopy kořisti vybuzuje takové chování a následně u zvířete dochází k lovicím pohybům. Častěji bývá tongue flicking spojený s aktivními lovci, foragers, kteří nejsou tak závislí na dobrém ukrytí a pohyb jazyka je neprozradí. Foragers tedy využívají k aktivnímu hledání kořisti jak vizuálních, tak olfaktorických vjemů najednou. Naproti tomu sit-and-wait lovci obvykle spoléhají pouze na vjemy vizuální (Huey & Pianka, 1981; Cooper, 1997).

U druhů patřících do rodu *Eublepharis*, jakým je gekončík noční (*Eublepharis macularius*), je jazyk uvolněný z role péče o oči kvůli pohyblivým víčkům těchto zvířat a může tak být plně použit pro získání chemických informací z okolí a rozlišování kořisti (Abbate et al., 2019). Za tímto účelem gekončík využívá jak tongue flicking, tak labia licking, olizování čelistí pro získání olfaktorických informací (Deperno et al., 1996). Jazyk také není potřeba k samotnému

ulovení kořisti, jako tomu bývá časté například u čeledi Agamidae (Schwenk, 2000). Při lapení kořisti se účastní až polykání (Cooper, 1997; Bels et al., 2020).

Vliv olfaktorických stimulů na lov u obojživelníků byl zkoumán u několika druhů. Ocasatí obojživelníci (Caudata) v takových pokusech dopadali lépe jak bezocasí (Anura), u kterých chemický podnět navýšil pozornost oproti kořisti, ale nevedl k samotnému lovu pouze na základě olfaktorické informace (Shinn & Dole, 1979). Někteří ocasatí obojživelníci dokázali určit typ kořisti jen na základě chemických stop a samotná tato informace dokázala vyvolat lovicí chování (David & Jaeger, 1981). Ale stále všechny řády obojživelníků, kromě červorů (Gymnophiona), zůstávají primárně závislí na vizuálním vnímání.

Červoři jsou zvláštností mezi obojživelníky kvůli svému specifickému způsobu života a morfologii, kdy jsou pro lepší uzpůsobení na fosoriální život jejich oči překryty kůží nebo dermální kostí a vizuální vjemy jsou tak potlačeny. Primárním se pro ně stává vnímání olfaktorické (Wake, 1985).

Další odlišností obojživelníků je jejich dvoufázový ontogenetický vývoj. Larvální stádia mají odlišné struktury, než jaké se nacházejí u dospělých jedinců. V tomto ohledu je senzorycky důležitá postranní čára, která se stává primárním zdrojem informací v době, kdy oči ještě nejsou příliš vyvinuty (Deban & Wake, 2000)

### **3.1.1. Vizuální vnímání obojživelníků**

Vizuální vnímání u obojživelníků je jedním z nejprozkoumanějších vůbec. S mechanismy lovu je přímo spojeno, a ačkoliv ovlivňuje daleko více studovaných procesů, jakými je například detekce predátora nebo rozmnožovací chování, tato práce se bude zabírat primárně jeho interakcí s lovicími pohyby a lovem jako takovým.

#### **3.1.1.1. Oči obojživelníků**

Základní stavba oka obojživelníka je velmi podobná očím ostatních obratlovců, ale dochází zde k určitým specializacím. Na sítnici žab se nachází kolem 1 milionu receptorů, tyčinek i čípků (Lettwin et al., 1959). Čípky a dvojí systém tyčinek umožňují vnímání barev i za zhoršených světelných podmínek a u některých ocasatých obojživelníků bylo zaznamenáno

i vnímání ultrafialového světla (Lettwin et al., 1959; Govardovskii & Zueva, 1974; Aho et al., 1993; Mege et al., 2015; Yovanovich et al., 2017). Čtyři typy nervových vláken jsou uniformě rozmístěny po sítnici a vytváří tak čtyři paralelní kanály informací, které přenášejí informace přes vrstvu gangliových buněk na opačnou stranu mezimozku (zadní thalamus) a středního mozku (optické tectum, pretectum). Samotným signálem ze sítnice není pouze informace o jednotlivých excitacích receptorů, ale údaje o nezávislé intenzitě světla na každém bodě sítnice (Lettwin et al., 1959; Ewert, 1987; Ewert et al., 2001).

Na sítnici jsou fotosenzitivní pigmenty téměř uniformě rozmístěny a nevytváří tak žádnou foveu, oblast ostrého vidění (Linke et al., 1986; Aho, 1996). Kvůli absenci fovey nedochází u dospělých obojživelníků k pohybu očí za potravou, ačkoliv u larválních stádií jsou aktivní pohyby očí ještě přítomné (Eisthen, 2000). Ale i když se oči nepohybují aktivně za kořisti, nejsou úplně nehybné. Při pohybu těla vůči svému okolí dochází ke kompenzačním pohybům očí, kterým se budeme ještě věnovat. Podle některých vědců také dochází k tzv. respiratory eye movements, drobným sádkám očí při dýchání, které by mohly být důležité pro orientaci v prostoru u obojživelníků (Schipperheyn, 1963; Grüsser & Grüsser-Cornehls, 1976; Manteuffel et al., 1977). Pozdější práce s tím naopak nesouhlasí a připisují tyto pohyby pohybům celé hlavy (Skorina et al., 2011).

Oči obojživelníků jsou tak opatřeny 6 páry očních svalů, které jsou přítomny i u očí ostatních obratlovců. Navíc mají ještě svaly *m. retractor bulbi* a *m. levator bulbi*, které pomáhají zatahovat oči v reflexu, pokud se něco dotkne rohovky nebo když obojživelník polyká (Eisthen, 2000).

### **3.1.1.2. Vnímání svého okolí**

Dříve se u obojživelníků věřilo, že dokáží vidět pouze stimuly, které se pohybují. A skutečně je pohyb pro zaregistrování kořisti i predátora velice důležitý. Například u kořisti její aktivní pohyb vybuzuje lovicí chování obojživelníka a dokáže přepsat i ostatní parametry, podle kterých by se mohl při lovu řídit (Freed, 1982). Jako přítomnost pohybu v prostředí také stačí i nepatrné změny, jakými jsou například pohyby mraků, stínů nebo rostlin ve větru (Dieringer & Daunicht, 1986). Dnes se však předpokládá, že obojživelník vnímá i stacionární předměty, jen je neinterpretuje jako hrozbu nebo kořist (Roth & Wiggers, 2010).

Pro vnímání nepohyblivých předmětů obojživelník využívá vlastní pohyb. Může se jednat o celý pohyb zvířete, nebo jen pohyby hlavy či očí (Burghagen & Ewert, 1983). Respiratory eye movements se někdy považují za jeden z těchto pohybů pomáhajícím k posunům obrazu na sítnici pro vnímání nepohyblivých objektů, ale jak bylo uvedeno výše, doklady o tom jsou nejednoznačné. Takové drobné pohyby mohou být nedostatečné k vyvolání jakékoliv reakce oka (Pigarev et al., 1972). Skorina et al. (2011) připisuje tuto funkci respiratory head movements, které by tak mohly přebírat funkci očních pohybů.

Vliv může mít rovněž složitost a textura pozadí. V některých případech docházelo k lovicím pohybům při pohybování pozadí za nepohyblivou kořisti (Burghagen & Ewert, 1983). Při pokusech na ropuchách se zjistilo, že se jim při nepohyblivé kořisti měnily preferované parametry oproti kořisti pohybující (Roth & Wiggers, 2010).

Obojživelníci jsou rovněž schopní úspěšně měřit vzdálenosti objektů. Využívají k tomu primárně očních akomodací a rozdílnosti informací z obou očí během binokulární fixace (Collett, 1977). I když mají žáby oči často posazené laterálně, široké zorné pole každého oka jim umožňuje i širokou oblast možné binokulární fixace (Aho, 1996). Měření vzdálenosti prostřednictvím akomodace čočky umožňuje obojživelníkům odhadovat vzdálenosti i v případě monokulární fixace. Žáby i mloci navyklí na využívání samotné monokulární fixace, měli podobné výsledky při lovu jako binokulární jedinci (Ingle, 1972; Luthardt-Laimer, 2010). Pohyby očí ani fovea tak nejsou potřebné pro odhadování vzdáleností u obojživelníků.

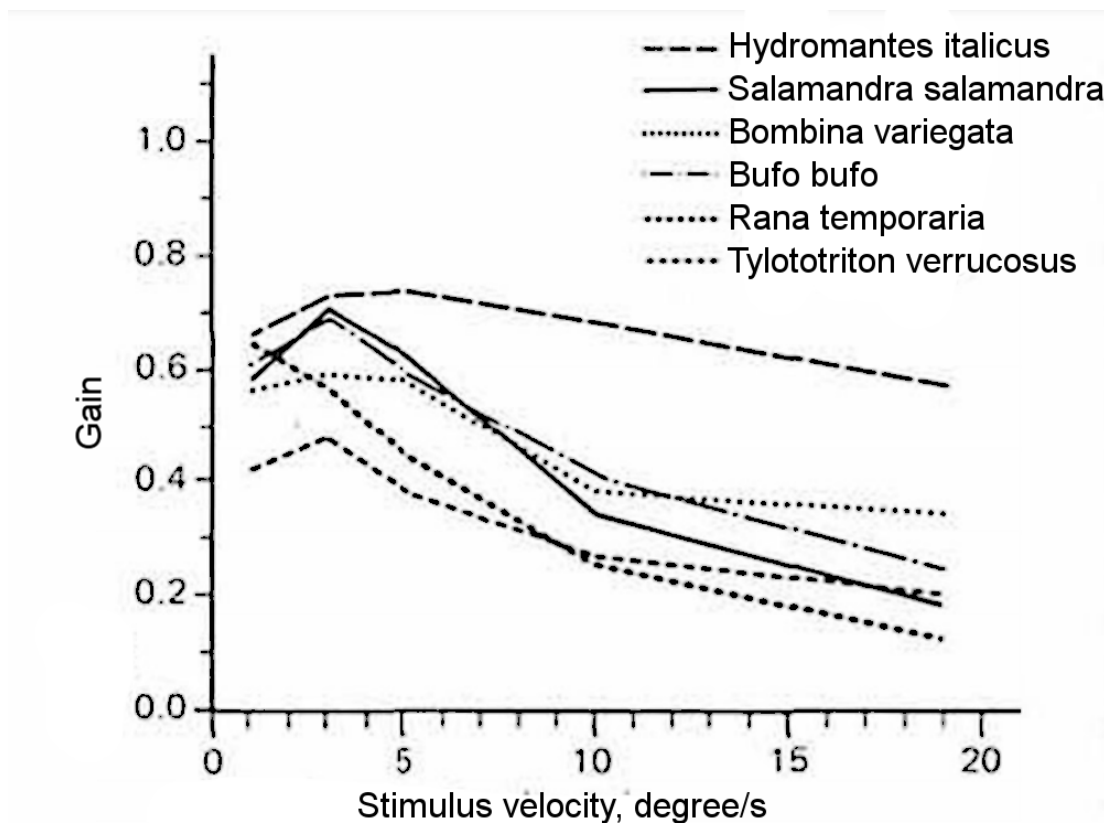
Při pokusech s ropuchami se ukázalo, že také dokážou odhadovat vzdálenosti mezi předměty navzájem a uvědomují si vlastní velikost vzhledem k vzdálenějším objektům (Lock & Collett, 1980). Vystavují si reprezentaci svého okolí ještě před začátkem pohybu a svoji cestu si umějí plánovat (Lock & Collett, 1979).

### **3.1.1.3. Kompenzační pohyby**

Kompenzační pohyby slouží k stabilizaci obrazu na sítnici při vnějších pohybech, které by jinak mohly přicházející informaci degradovat. Pasivní pohyby hlavy vzniklé při lokomoci nebo při pohybu vegetace jsou kompenzovány reflexem, který tak pomáhá stabilizovat pozici hlavy a očí v rámci jejich prostředí (Dieringer & Precht, 1982). Stabilizace probíhá na dvou úrovních: pohyby hlavy a očí, kde pohyby hlavy tvoří převážnou část kompenzačních pohybů (až 80 %) (Dieringer & Meier, 1994). Pomalejší a táhlejší pohyby jsou častěji stabilizované

očními pohyby, které jsou ve své podstatě omezené na několik málo stupňů, a rychlé náhlé změny spíše za pomoci hlavy. Při rychlejších trhavých pohybech může docházet k stabilizaci hlavou v jednom směru a očima v druhém, aby vyrovnaly obraz při rychlém pohybu (Dieringer, 1987). Hlavní roli v optimalizaci stabilizačních pohybů hraje tzv. Vestibulo-colic reflex, po jehož odstranění docházelo k více neúspěšným lovům po aktivní orientaci žáby, která by jinak vyvolala potřebu kompenzačních pohybů (King & Straka, 1998).

Dovednost kompenzačních pohybů se může lišit mezi jednotlivými druhy obojživelníků (obr. 1).

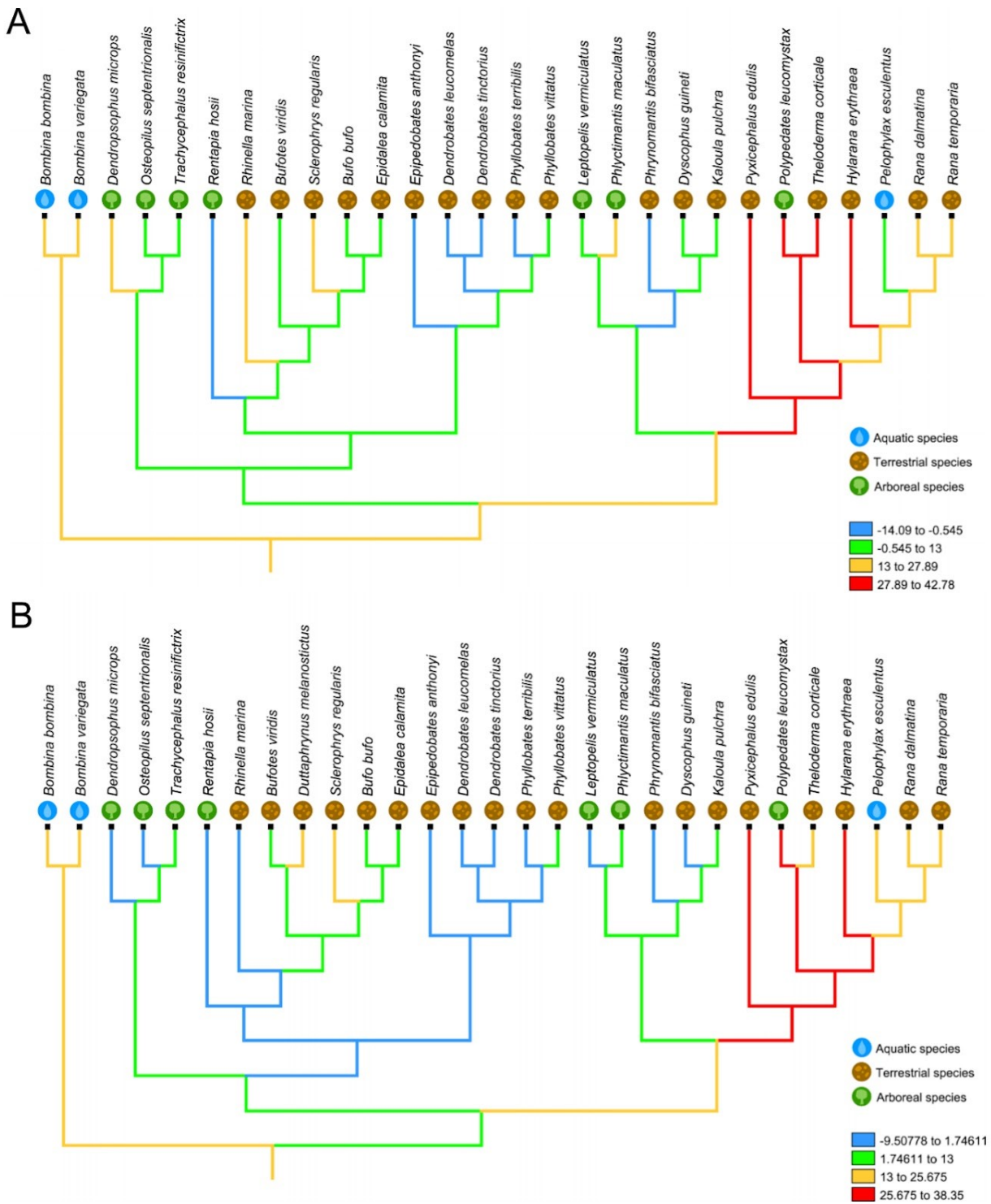


**Obr. 1)** Znázornění pohybů hlavy u několika zástupců ocasatých i bezocasých obojživelníků v závislosti na úhlové rychlosti. Převzato z Manteuffel et al. (1986) upraveno.

Předpokládalo se spojení mezi dovednostmi kompenzačních pohybů a mírou komplexity prostředí, v kterých se jednotlivé druhy nacházejí. Spojení mezi kompenzačními pohyby, mírou lokomoce a složitostí habitatu. Ale v práci Frýdlová et al. (2018) nebyl žádný takový vztah nalezen (Obr. 2).

Kompenzační pohyby byly přítomny u všech druhů zkoumaných žab v odlišné míře, ale vyskytovali se u všech žab, včetně více bazálních druhů. Dá se tedy předpokládat, že tento stav je ancestrální a že předek bezocasých obojživelníků byl rovněž schopen kompenzačních pohybů.

Některé testované fylogenetické skupiny dosahovaly lepších kompenzačních pohybů než jiné. Pyxicephalidae a Rhacophoridae, patřící do skupiny Natatanura, vykazovaly větší dovednost kompenzace a pokud platí hypotéza, že lepší kompenzační pohyby souvisejí s úspěšnějším lovem a vizuální percepcí, mohlo by to být jedním z důvodů jejich evolučního úspěchu.



**Obr. 2)** Míra kompenzačních pohybů (A - head extension, B - head flexion) na pohybující se plošině a jejich závislost na fylogenezi a ekologii druhu. Převzato z Frýdlová et al. (2018).

#### 3.1.1.4. Vizuální vnímání kořisti a predátora

Ropucha obecná (*Bufo bufo*) často slouží jako modelový organismus při studiích neuroetologie. Podrobným výzkumem vizuální detekce predátora a kořisti se na ropuše v mnoha pracích zabývala laboratoř vedená neuroetologem Jörg-Peter Ewertem (Ewert, 1974; Ewert, 1987; Ewert et al., 2001; Ewert, 2004).

Dříve se předpokládalo, že obojživelníci si svoji kořist nevybírají, ale zaútočí po všem, co se jim dostane do zorného pole a pohybuje se. Dnes se ale ví, že obojživelníci mění svou reakci v závislosti na více parametrech. Alespoň u bezocasých obojživelníků se zdá být schopnost modulovat svou behaviorální odpověď na odlišné typy potravy ancestrální, ačkoliv se někde může sekundárně redukovat (Valdez & Nishikawa, 1997). Z pokusů na ropuše obecné vyplývá, že nejdůležitější vizuální parametry při detekci a vyhodnocení stimulů, jsou: rozměry stimulu, směr a rychlost pohybu a jeho umístění v prostoru (Obr. 3).

Velikost stimulu je důležitý parametr, který ovlivňuje celou reakci ropuchy. Prezentované velké čtverce připomínaly predátora a vyvolávaly tak v ropuše tzv. predator avoidance behaviour (nafouknutí se, postavení na vysokých nohách, natočení se bokem). Menší čtverce a obdélníky více připomínaly kořist ropuchy a vyvolávaly lovicí chování.

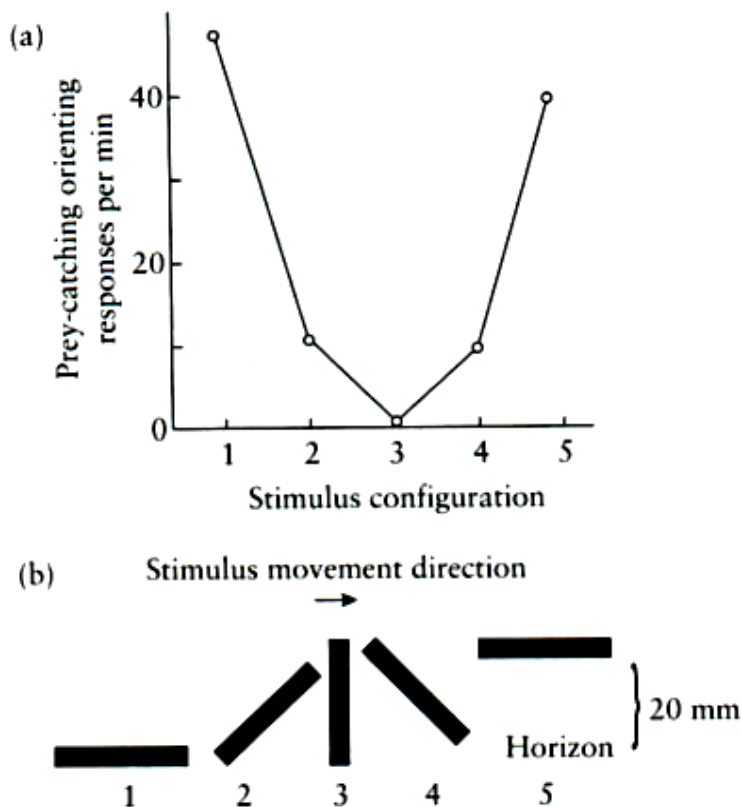
Samotná velikost stimulu vyhodnoceného jako kořist je důležitá pro výběr lovicího chování. Obojživelníci vyhodnocují vhodnou velikost potravy v závislosti na velikosti svého těla a hlavy. Větší obojživelníci jedí častěji větší kořisti, i když k tomu stále pojídají i menší zástupce (Maiorana, 1978a; Maiorana, 1978b). Skokan levhartí (*Rana pipiens*) využívá dvou způsobů lovu podle velikosti kořisti: na menší kořist použije pouze lov jazykem, kdy mu adheze stačí na dopravení kořisti do tlamy, a na větší kořist si dopomáhá samotnými čelistmi a někdy i předními končetinami (Anderson, 1993). Strategii si tak vybírá podle velikosti kořisti na základě vizuální informace, olfaktorické a taktilní stimuly nehrají ve výběru žádnou roli (Anderson & Nishikawa, 1993). Složitější systém lze nalézt u žáby *Cyclorana novaehollandiae*, patřící do čeledi Hylidae, u které bylo prokázáno hierarchické rozhodování nejen v závislosti na velikosti potravy, ale také na poměru délky: šířce kořisti a na rychlosti jejího pohybu (Valdez & Nishikawa, 1997).

Směr a rychlost pohybu stimulu jsou velice důležité parametry, které mohou v některých případech vyvolávat lovicí chování i pro stimuly nesprávných rozměrů (Freed, 1982). Nejvíce reakci vyvolává obdélník pohybující se v tzv. worm configuration; pohybuje se ve směru své krátké strany a svým pohybem tak připomíná červa, častou kořist ropuchy. Anti-worm



configuration, pohyb ve směru své delší strany, v ropuše lovící chování nevyvolávalo vůbec. Rychlost pohybu preference ovlivňovala podle míry lovu, ale preference pro worm configuration zůstávala i při změně rychlosti či trhaném pohybu. Rychlost pohybu také může mít vliv na dobu trvání binokulární fixace (Eisthen, 2000). Obojživelník musí mít při lovu vnitřní reprezentaci rychlosti a směru pohybu kořisti a rychlosti a délce svého vlastního jazyka, aby mohl být schopen na delší vzdálenost ulovit pohybující se kořist (Borghuis & Leonardo, 2015).

Dalším vizuálním parametrem bylo umístění stimulu v prostoru, které ovlivňovalo reakční odezvu ropuchy. Worm configuration se stejnou rychlostí vyvolával o něco menší intenzitu lovícího chování, pokud se vyskytoval několik centimetrů nad hranicí pokusného podstavce, než pokud se pohyboval po zdánlivé zemi.



**Obr. 3)** Grafické znázornění pokusu na ropuše obecné (*Bufo bufo*) znázorňující rozdílnou efektivitu stimulů v závislosti na jejich tvaru, velikosti a umístění v prostoru. Stimul (1) a (5) působil jako worm configuration a lišil se ve svém umístění v prostoru. Stimul (3) představoval anti-worm configuration. Převzato z Ewert, (2004).

Poslední důležitý faktor, který ovlivňuje způsob, jakým obojživelník vyhodnocuje vizuální, ale i olfaktorický a taktilní stimul, je předchozí zkušenost, pozornost a momentální motivace (Ewert, 1987). Žáby jsou známy tím, že dokážou modulovat svoji reakci v závislosti na předchozích pozitivních setkáních s podobnými parametry. Dají se naučit reagovat na velké čtverce jako na kořist a naopak během několika týdnů. V chovech je časté zaměnění velkého

stimulu ruky chovatele s kořistí a samotná přítomnost ruky pak vyvolává lovící chování (Ewert et al., 2001). V některých případech si byly ropuchy schopné spojit včelu a podobu včelího úlu s nebezpečím popíchnání po předchozí zkušenosti (Brower & Brower, 1962). I u ocasatých obojživelníků dochází k upravování reakce podle zkušeností a učení se na kořist, na kterou nejsou jinak zvyklí z přírody (Jaeger & Barnard, 1981; Jaeger & Rubin, 1982).

### **3.1.2. Vizuelní vnímání gekončíka nočního**

Zrak u gekončků nočních nebyl ani zdaleka studovaný tak, jak je tomu u ropuch, ale tento druh patří do podřádu Gekkota, do kterého patří i další noční gekoni. Některé obecné informace se tak s vysokou pravděpodobností vztahují i na něho.

Na rozdíl od ostatních gekonů mají oči gekončíka pohyblivá víčka, takže nemusí docházet k čištění očí jen za pomoci jazyka (Abbate et al., 2019). Má na rozdíl od žab pohyblivé oči (Khan, 2009), ale rovněž mu chybí fovea; pravděpodobně byla sekundárně ztracena. Fovea pomáhá při vizuelním vnímání nejlépe při lepších světelných podmínkách. Gekončík a většina ostatních gekonů bývají noční nebo soumravní živočichové, kde by jim fovea nebyla příliš k užítku (Röll, 2001). Sítnice gekonů je tvořena převážně čípkami, ne tyčinkami, jak tomu často bývá u nočních živočichů. Může to nasvědčovat vývoji z tetrachromatického denního předka (Röll, 2000). Samotní gekoni jsou trichromatictí (Loew et al., 1996) a i přes svůj převážně noční život mají barevné vidění, které jim umožňuje rozeznávat barvy i při horších světelných podmínkách, a rozeznávají také ultrafialové záření (Roth & Kelber, 2004; Gamble et al., 2015).

Kromě toho i velikost očí a morfologie oka nasvědčuje ke specializaci na nižší světelné podmínky. Jsou schopni jak monokulární, tak binokulární fixace, která jim pomáhá při odhadování vzdálenosti i při nedostatku světla. Denní gekoni mívají oči častěji po stranách hlavy a častěji loví za pomoci monokulární fixace (Röll, 2001). Ve dne se vertikální zornička gekončků dokáže stáhnout do úzké linie, která tak chrání oko před nadměrným ozářením (Seufer et al., 2005).

Pohyb je podobně důležitým faktorem u vnímání potencionální kořisti, jako je tomu u žab. Pokud se kořist nehýbe, většinou se nespustí gekončíkovo lovící chování nebo se alespoň sníží jeho intenzita. Naopak pohyb dokáže gekončíka vyprovokovat k lovu (Khan, 2009).

## 3.2. Mechanismy lovu

### 3.2.1. Potravní preference

Mezi nejčastější kořist dospělých obojživelníků patří bezobratlí, převážně hmyz, ale rovněž může obojživelník lovit drobné obratlovce, ať už se jedná o hlodavce, ryby, nebo jiné obojživelníky (Wake, 1980; Deban & Wake, 2000; Wake & Deban, 2000; Wells, 2007). Výjimkou není ani kanibalismus, ať už v podobě požívání dospělých zástupců, pulců nebo vajíček (Buckley et al., 2007; Okada et al., 2014; Measey et al., 2015). V průběhu ontogeneze jedince se typ přijímané potravy většinou mění, pokud se nejedná o druhy s neotenií (Deban & Wake, 2000). Larvy mohou ve vodním prostředí zaujímat různé životní strategie; od herbivorů po masožravé larvy ocasatých obojživelníků (Roth et al., 1989; McDiarmid & Altif, 2000), dospělí zástupci jsou pak až na několik málo výjimek striktně masožraví a hmyzožraví.

Jak bylo zmíněno již výše, dříve se předpokládalo, že žába zaútočí na jakoukoliv pohybující se kořist, která se dostane do jejího zorného pole. Většina obojživelníků je skutečně potravními generalisty - dokáží se krmit širokou sortou typů potravy a limitem jim často bývá až velikost tlamy, která je tak u potravních generalistů často velice široká (Nishikawa, 1999).

Naproti tomu se mezi obojživelníky vyskytují i potravní specialisté. Nejčastějším typem specializace na potravu je specializace na mravence a termity. Takové druhy pak mají častěji užší a menší tlamu a kratší cyklus krmení (Toft, 1980). V některých případech dochází i ke kompletní ztrátě zubů (Emerson, 1985) a často je popisovaná schopnost vymrštit jazyk do delších vzdáleností (Nishikawa et al., 1992). Specializace na jiné typy potravy se většinou uvádí souhrnně do skupiny “non-ant specialists” a mohou se v nich vyskytovat takové zvláštnosti jakými jsou například; *Xenohyla truncata* s velkým zastoupením ovoce v jejím žaludku (da Silva et al., 1989) nebo *Euphlyctis hexadactylus*, jejíž součástí potravy jsou také řasy a vodní makrofyta (Das & Coe, 1994).

Podobné parametry platí rovněž u gekonů. Většina zástupců čeledi Gekkota jsou potravní generalisté s širší tlamou, zatímco se mezi nimi vyskytují také specialisté na termity a mravence (Pianka & Pianka, 1976; Schwenk, 2000). Na malé ještěrky a jejich potravu není provedeno příliš prací. Většinou bývají prováděny pitvou žaludku, která může ve své podstatě přinášet nesprávnou reprezentaci měkké, snadno stravitelné potravy, která se mohla dříve rozložit (Nordberg et al., 2017). Gekončík noční obecně je popisován jako oportunistický hmyzožravý

druh, který příležitostně může lovit i ostatní gekony, hady, mláďata myši nebo ptáčata. Rovněž se zde příležitostně vyskytuje kanibalismus (Khan, 2009).

Pro potravní generalisty napříč druhy povětšinou neexistuje jediná strategie lovu, která by byla úspěšná pro veškerou potencionální kořist. Co se hodí pro lov malé kořisti se nemusí hodit pro lov velké, která se může bránit, nebo jí u obojživelníků s dlouhým jazykem nemusí unést samotná adheze jazyka. Musejí brát v potaz odlišné parametry a faktory. Specialisté si naopak mohou dovolit více redukovanější flexibilitu ve svých lovicích strategiích než generalistické druhy, právě protože se specializují jen na určitý typ potravy.

### **3.2.2. Active foragers a sit-and-wait strategie**

Lovící strategie se často u zvířat rozdělují na tzv. active foragers a sit-and-wait predátory. Jsou to opačné konce kontinua lovicích strategií, které můžeme vidět v přírodě. Živočichové aktivně vyhledávající svou potravu se nazývají active foragers a ti, kteří vyčkávají na svou kořist ukrytí na jednom místě, se nazývají sit-and-wait predátoři.

U obojživelníků můžeme nalézt oba typy strategií v závislosti na mnoha faktorech včetně jejich habitatu, fylogenetického zařazení, zkušenostech jednotlivce nebo i aktuálním stavu hustoty lovené kořisti (Huey & Pianka, 1981; McCormick, 1998; Scharf et al., 2006). Výhodnost strategií se liší v závislosti na mnoha faktorech, které se mohou měnit mezi jednotlivými druhy, populacemi i jedinci. Pokud se v okolí vyskytuje velké množství nebezpečí a predátorů vlastního druhu, může být výhodnější preferovat strategii sit-and-wait a neupozorňovat tak na sebe svým vlastním pohybem (Huey & Pianka, 1981). Pokud se v okolí naopak vyskytuje velké množství kořisti, je výhodnější zapojit aktivní strategii, která sice spotřebuje množství energie, ale kvůli vysoké abundanci kořisti bude rychle vyrovnána (McCormick, 1998). A pokud je kořist pomalejší, než je lovec, je rovněž výhodné zapojit aktivní strategii a naopak (Scharf et al., 2006).

Obecně se říká, že červoři bývají častěji aktivní foragers, stejně jako je tomu u ocasatých obojživelníků, a sit-and-wait strategie bývá častěji využívána u žab (Duellman & Trueb, 1994). Ale jelikož jsou mravenci a termity ve svém prostředí většinou častí a pohybují se pomaleji než obojživelníci, předpokládá se u potravních specialistů na mravence obecně aktivní strategie lovu. Obojživelníci se sit-and-wait strategií naopak častěji loví oportunisticky kořisti středních

a větších rozměrů (Toft, 1981). Ale ani to není jednotné pro všechny skupiny; druhy v čeledi Dendrobatidae často bývají specialisté na mravence, ale jejich strategií je aktivní foraging (Toft, 1980). Jednotlivé druhy mohou mít také různě flexibilní schopnost měnit své strategie v závislosti na okolních podmínkách. U mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*) a jeho larev byla prostudována vysoká plasticita jeho chování v závislosti na abundanci kořisti, ale také na stavu světla v jeho okolí (Manenti et al., 2013). Naproti tomu zástupci rodů *Leiopelma* a *Ceratophrys* využívali pouze sit-and-wait strategie bez ohledu na ostatní parametry (Reilly et al., 2015; Schalk & Fitzgerald, 2015).

Předpokládá se, že gekončící noční jsou převážně active foragers kvůli svému využívání tongue flicking, který je méně častý až nepřítomný u sit-and-wait gekoních predátorů, protože by mohl prozrazovat jejich ukrytí (Huey & Pianka, 1981; Cooper, 1997).

### 3.2.3. Vzorec lovicího chování

Původně se předpokládalo, že lovicí vzorec chování u obojživelníků je rigidní. Je vrozený a během života jedince se nemění (Ewert, 1974). Ale obojživelníci mění své chování v závislosti na kořisti a jejím chování, umístění v prostoru, nebo vlastní zkušenosti s kořistí; jejich lovicí pohyby nejsou tak stereotypní, jak se původně myslelo (Jaeger & Barnard, 1981; Jaeger & Rubin, 1982; Eisthen, 2000; Ewert et al., 2001).

Standardní lovicí řetězec chování u ropuchy obecné podle pokusů profesora Ewerta (1974) se skládá z: orientace na kořist, přiblížení se (approach), fixace pohledu, zaútočení (snapping), polykání a otírání tlamy předními končetinami. Ropucha obecná byla v těchto pokusech využívána jako modelové zvíře. Když se lovicí řetězec chování spustí, měl by proběhnout do konce bez ohledu na okolní podmínky a úspěšnost samotného lovu (Grobstein et al., 1983). Lišit se může orientace za kořistí u ocasatých a bezocasých obojživelníků, jelikož jejich anatomie dovoluje ocasatým obojživelníkům schopnost fixace pouze hlavou i když žáby musí pro svůj tvar hlavy fixovat otočením celého svého těla (Eisthen, 2000).

Fixní vzorec chování u obojživelníků je dnes už považovaný za více variabilní, než se dříve věřilo a může se lišit v závislosti na faktorech kořisti, jak bylo zmíněno výše.

U gekončíka nočního standardní vzorec chování není prozkoumán. K lovicím pohybům se přidává i tongue flicking, který přidává olfaktorickou informaci o kořisti. Zvláštností, která se

často u lovu vyskytuje, je tzv. tail vibrating nebo tail wriggling. Objevuje se často při fixaci kořisti při stavu zvýšené pozornosti, po neúspěšném prvním útoku nebo pokud se kořist přestane hýbat, ale gekončík stále ví o její přítomnosti. Hypotézy takové chování vysvětlují buď jako přeskokové chování, návnada, nebo jako rozptýlení pozornosti u kořisti (Schwenk, 2000).

#### 3.2.4. Jazyk obojživelníků

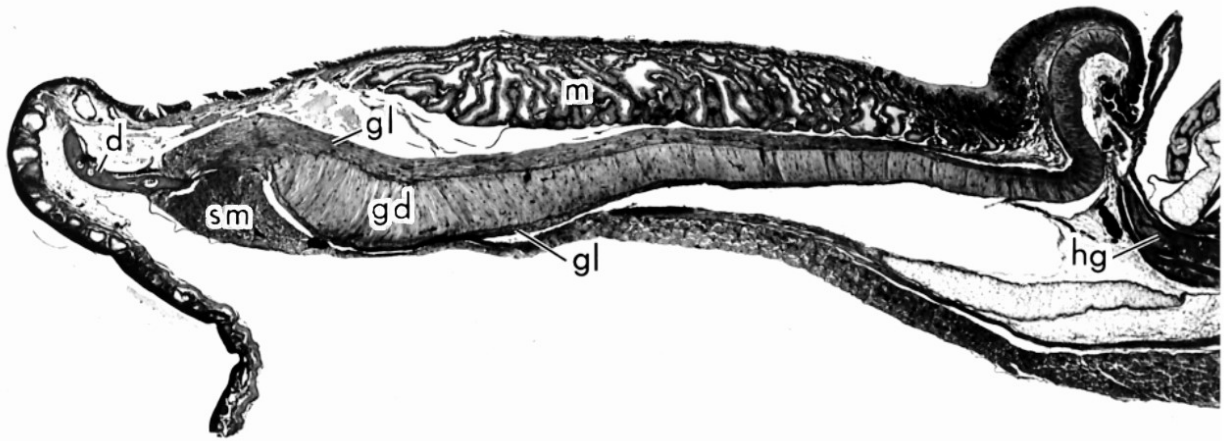
Čelist a svalovina jazyka u obojživelníků se liší mezi jednotlivými řády. Pro účely této práce nás budou zajímat převážně bezocasí obojživelníci. Čelist u žab je tvořena dvěma zahnutými mandibulami, které se mohou vepředu spojovat volným nebo úzkým spojením. Také je může spojovat párovité kůstky, tzv. mentomackelian bones, jako je tomu u čeledi Ranidae (Horton, 1982). Spojení těchto kůstek umožňuje čelistem se mírně ohýbat a u některých druhů pomáhá s vymrštěním jazyk (Fabrezi & Emerson, 2003). Žáby povětšinou nemají zuby na spodní čelisti, v některých případech je chrup redukován úplně (čeleď Bufonidae). Většina pozemních žab využívá k polapení, zadržení kořisti a intraorálnímu transportu jazyk (Hildebrand et al., 1985; Duellman & Trueb, 1994). U vodních žab může jazyk často chybět úplně nebo být pevně přirostlý ke spodní části čelisti (Horton, 1982; Deban, 2003).

Chrupavčitý hyobranchiální aparát slouží jako opora pro svalovinu jazyka a jeho vymrštění. U žab není součástí samotného vymrštění, jako tomu bývá u pozemních ocasatých obojživelníků (Duellman & Trueb, 1994). Přímo do jazyka vstupují dva extraglosální svaly: *m. hyoglossus* a *m. genioglossus*. Vlastní jazyk není podepřen žádnou vnitřní jazykovou kostí (Horton, 1982). Ostatní svaly spodní čelisti, jakými jsou *m. submentalis*, *m. intermandibularis* a *m. interhyoideus*, nezasahují do samotného jazyka, ale mohou se účastnit funkce samčích vokalizačních orgánů a zpevňovat spodní patro a čelist (Elias-Costa et al., 2021).

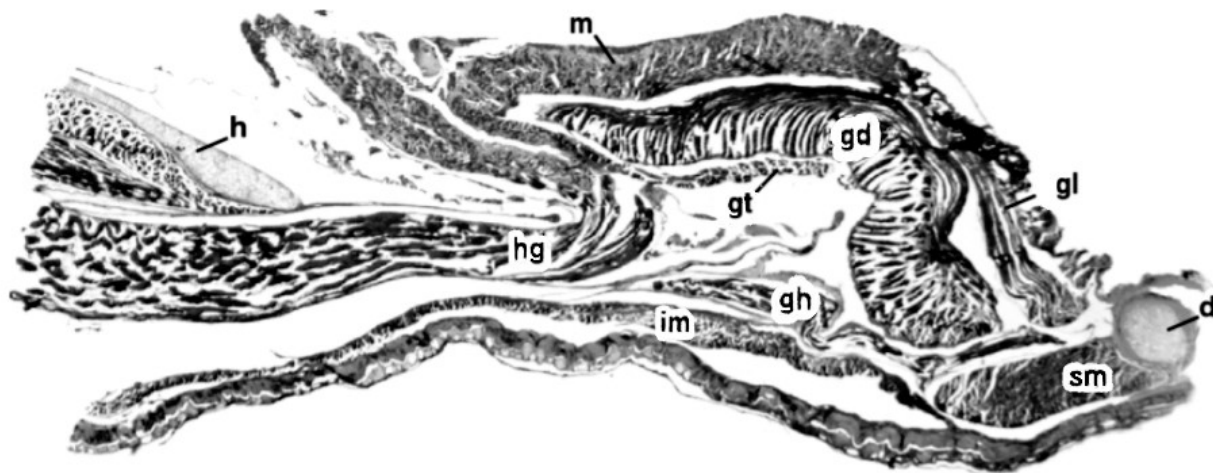
*Musculus hyoglossus* je tzv. tongue retractor, při lovu stahuje jazyk nazpátek do čelisti. Je to párový sval vycházející z hyobranchiálního aparátu. Mezi taxony většinou nemívá velkou variabilitu, liší se jen místem vstupu do jazyka, kde se dále dělí na segmenty. Proplétá se dohromady s *m. genioglossus* a tvoří komplex vláken. (Horton, 1982; Monroy, 2004)

*Musculus genioglossus* je rovněž párový sval vycházející z okraje čelisti. Je více variabilní mezi taxony, ale uvnitř druhu zůstává konzistentní. U žab můžeme najít 4 hlavní organizace tohoto svalu (Horton, 1982), které ale přímo neodpovídají rozdělení jazykových

elongací podle Nishikawa (1999) které budeme probírat níže a které nás zajímají. Samotný sval se může dělit na tři hlavní kompartmenty: *m. genioglossus longitudinalis*, *m. genioglossus dorsoventralis* a *m. genioglossus transversalis*. Pouze první z nich, *m. genioglossus longitudinalis*, je běžný u většiny prozkoumaných žab; jeho funkcí je přitáhnout jazyk blíže k přední části tlamy a otočit ho kolem čelisti při protrakci. *M. genioglossus dorsoventralis* byl nalezen pouze u čeledi Microhylidae a druhu *Hemissus marmoratus* a *Breviceps adspersus*, a pravděpodobně jim umožňuje sdílet unikátní systém vymrštění jazyka (obr. 4). *M. genioglossus transversalis* byl nalezen jenom u čeledi Microhylidae, předpokládá se, že sdílí podobnou funkci jako předchozí kompartment (obr. 5) (Monroy, 2004).



**Obr. 4)** Parasagitální průřez jazykem zástupce *Hemissus marmoratus*. Čelist směřuje svou anteriorní částí doleva. (d) označuje spodní čelist, (gd) *m. genioglossus dorsoventralis*, (gl) *m. genioglossus longitudinalis*, (hg) *m. hyoglossus*, (m) sliznice, (sm) *m. submentalis*. Převzato z Nishikawa et al. (1999a), upraveno.



**Obr. 5)** Sagitální průřez jazykem zástupce *Phrynomantis bifasciatus* patřící do čeledi Microhylidae. Čelist směřuje svou anteriorní část doprava. (d) označuje spodní čelist, (gh) *m. geniohyoideus*, (gd) *m. genioglossus dorsoventralis*, (gl) *m. genioglossus longitudinalis*, (gt) *m. genioglossus transversalis*, (h) hyobranchiální aparát, (hg) *m. hyoglossus*, (im) *m. intermandibularis*, (m) sliznice. Převzato z Meyers et al. (2004), upraveno.

Způsob vymrštění jazyka u žab byl nejčastěji popisovaný na ropuchách a dříve se předpokládalo, že jejich způsob lovu se dá generalizovat na veškeré žáby. Posléze se však ukázalo, že se způsob vymrštění jazyka liší u jednotlivých čeledí i druhů žab. Ani prosté rozdělení na “modernější” a více archaické žáby se nedá v tomto případě použít (Regal & Gans, 1976).

Základní představa o vymrštění jazyka je někdy přirovnávána k principu středověkého katapultu. Vymršťující silou je stažení *m. genioglossus*, kdy bazální část zpevní tkáň jazyka a vytvoří “klín” přes který *m. genioglossus longitudinalis* rotuje posteriorní část jazyka. Dochází k vymrštění jazyka i s jeho měkkými tkáněmi a tzv. tongue pad (ploška jazyka, která přichází do kontaktu s kořistí) vpřed přes přední část čelisti ven směrem ke kořisti. *M. hyoglossus* poté jazyk zatáhne zpátky do čelisti, ideálně i s potravou zabalenou na jazyku a přilepenou jazykovými lepkavými sekrety (Gans & Gorniak, 1982a; Ganz & Gorniak, 1982b). Takový způsob vymrštění by odpovídal mechanické a zjednodušeně inerciální elongaci.



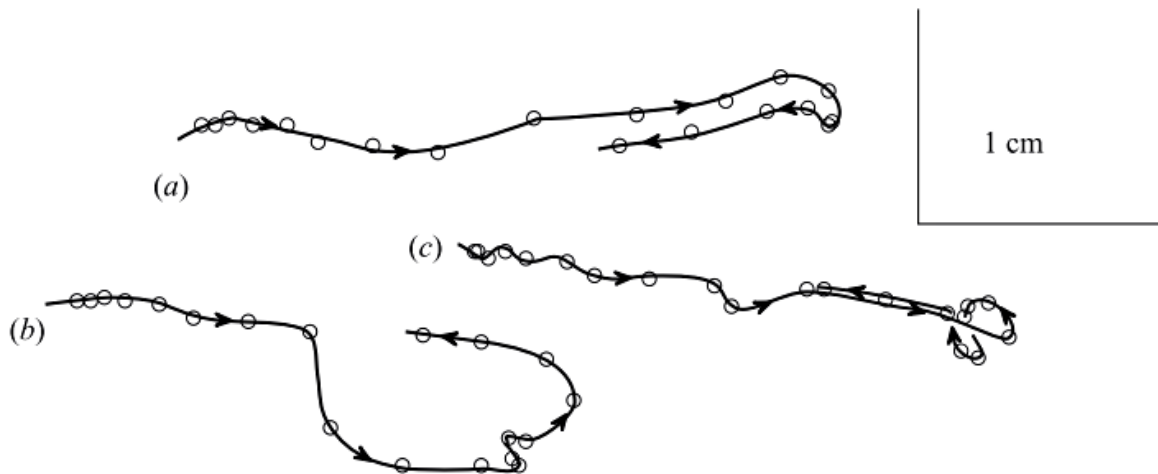
### 3.2.4.1. Jazykové elongace

Práce profesorky Nishikawy (Nishikawa & Gans, 1996; Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999a; Nishikawa et al., 1999b) vymezují 3 základní typy elongace jazyka u žab podle způsobu vymrštění, maximální délky a rychlosti protrakce. Jedná se o mechanickou, inerciální a hydrostaticko elongaci. Dále se rozeznává jedna speciální elongace u druhu *Rhinophrynus dorsalis*, jiný způsob vymrštění jazyka mají také ocasatí obojživelníci z čeledi mločkovitých (Plethodontidae).

#### **Mechanická elongace**

Vymrštění jazyka probíhá samotným stažením *m. genioglossus*, jak bylo popsáno výše. Stah svaloviny překlopí jazyk ven z tlamy za kořistí, ale většinou nedochází k přílišnému natažení jazyka. Naopak někdy dochází i ke zkrácení až na 60 % své klidové délky vlivem stahu svaloviny. Jazyk tak bývá většinou krátký, diskovitě tvarovaný a poměrně velkou plochou přichycený ke spodnímu patru tlamy. Jelikož je dosah žabího jazyka tak značně omezen, většinou lov bývá spojen s tzv. lunge, výpadem žabího těla dopředu, někdy až spojeného se skokem (Nishikawa et al., 1999b).

Od dalšího typu elongace se liší tím, že zde nedochází k žádné synchronizaci pohybu jazyka s pohybem hlavy a otevírání čelistí (Obr. 6). Jazyk se vyklápí jen rovně dopředu. Podle původních hypotéz, které ještě pracovaly se starším fylogenetickým členění, je tato elongace ancestrální a měla by se nacházet převážně na bázi žab (Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999b).

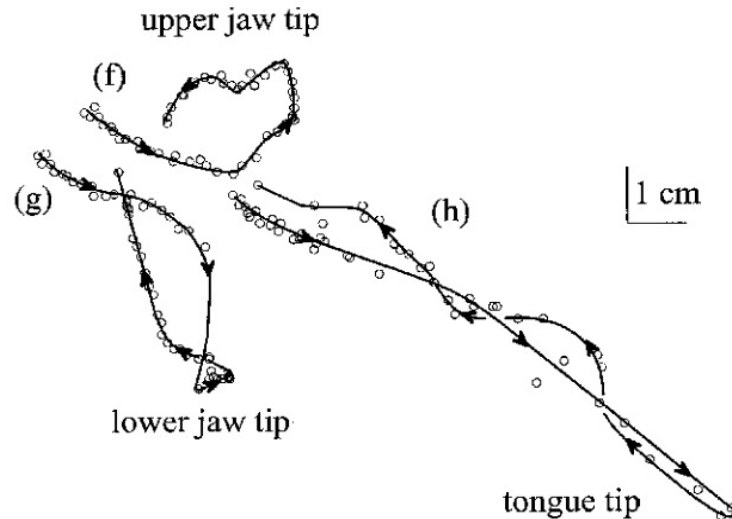


**Obr. 6)** Schéma trajektorie pohybu (a) horní čelisti, (b) spodní čelisti a (c) špičky jazyka při mechanické elongaci rosničky bělopruhé (*Hyla cinerea*). Pohyb čelistí dopředu značí lunge, výpad žabího těla dopředu za kořistí. Chybí zde synchronizace otevření čelisti s protrakcí jazyka. Převzato z Nishikawa et al. (1999b), upraveno.

### Inerciální elongace

*M. genioglossus* opět umožňuje rotaci jazyka přes přední část spodní čelisti, ale v tomto případě se přidává ke svalovému stahu i prudký pohyb otevírání spodní čelisti, který dodává jazyku setrvačnou energii vymrštit se s větší rychlostí a do větší vzdálenosti, než jak tomu bývá u elongace mechanické. Inerciální elongace se vyznačuje svojí značnou rychlostí, která umožňuje lovit rychlejší kořist a často pomáhá i u lovu kořistí menších rozměrů, ačkoliv se snižuje přesnost a s ní i procentuální úspěšnost lovu. Pohyb čelistí a jazyka je tedy synchronizovaný a špička jazyka po svém vymrštnutí následuje téměř přímou dráhu směrem ke kořisti (Nishikawa, 1999; Nishikawa & Gans, 1996) (Obr. 7).

Inerciální elongace byla často popisována ve starších pracích jako obecný model vymrštnutí jazyka u žab, protože je přítomná u mnoha druhů, které se často používají v laboratořích. Ale podle starších hypotéz se jedná o odvozenou elongaci, která vznikala u žab opakovaně několikrát nezávisle na sobě (Nishikawa, 1999; Nishikawa & Gans, 1996).



**Obr: 7)** Schéma trajektorie pohybu (f) horní čelisti, (g) spodní čelisti a (h) špičky jazyka při inerciální elongaci ropuchy obrovské (*Rhinella marina*). Otevření čelistí se synchronizuje s vymrštěním jazyka, který následuje rovnou trajektorií přímo ke kořisti. Převzato z Van Leeuwen et al. (2000), upraveno.

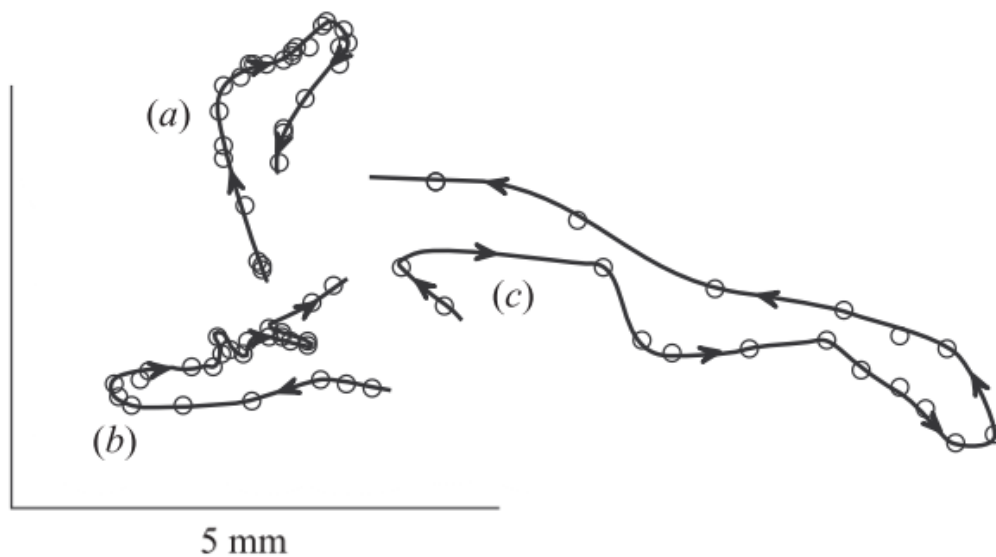
### Hydrostatická elongace

Obecný mechanismus pro hydrostatickou elongaci se skládá z kontrakcí kompartmentů *m. genioglossus longitudinalis* a *dorsoventralis*, které jsou více popsány výše. Stažení jedné části vede k prodloužení druhé pro zachování celkového objemu jazyka. Když se stáhne dorzoventrální svalovina, jazyk se prodlouží ve směru kořisti a dochází tak k vymrštění. Mezi elongacemi u žab se jedná o nejpomalejší protrakci, ale je stále daleko rychlejší než výpady chapadel sépií nebo chobotů u slonů, kteří mají protrakci svých extremitů založené na podobném principu. Výhodou této elongace tak zůstává, že narozdíl od ostatních elongací umožňuje schopnost míření nezávisle na směru pohledu hlavy (Obr. 8). Některé žáby dovedou svým jazykem mířit až 40° do strany od pohledu hlavy. (Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999a; Monroy & Nishikawa, 2011)

U některých druhů žab v čeledi Microhylidae, kteří hydrostatickou elongaci mají, se vyskytuje navíc kompartment *m. genioglossus transversalis*, jehož funkce má pomáhat při elongaci jazyka. Nicméně nebyl nalezen u žádných jiných žab s touto elongací. Rovněž *m. genioglossus longitudinalis* u druhu s hydrostatickou elongací *Breviceps adpersus* se liší

svým zapojením uvnitř jazyka žáby. Vnitřní uspořádání kompartmentu *m. genioglossus dorsoventralis* se liší také u druhu *Hemisisus marmoratus*, který využívá hydrostatické elongace. Odlišná morfologie jazykové svaloviny tak dosahuje podobných výsledků při protrakci svého jazyka. Jednotlivé druhy se ve své rychlosti a schopnosti míření jazykem liší mezi sebou i v rámci čeledi a stejného mechanismu protrakce. Je tedy pravděpodobné že se mohly jednotlivé typy u různých druhů a skupin dále vyvíjet a modifikovat. (Horton, 1982; Monroy, 2004; Meyers et al., 2004)

Zkráceně tedy využívá hydrostatická elongace svalovinu pro změnu tvaru jazyka jako takového a na základě toho se jazyk prodlouží a vymršť za kořistí. Tento pomalejší způsob má jednu z nejvyšších úspěšností lovu, protože se často zástupci s touto elongací specializují na pomalejší kořist. V původní hypotéze platila představa, že je hydrostatická elongace nejodvozenějším typem a vyvinula se pouze jednou z elongace inerciální (Nishikawa et al., 1999a; Nishikawa et al., 1999b).



**Obr. 8)** Schéma trajektorie pohybu (a) horní čelisti, (b) dolní čelisti a (c) špičky jazyka při hydrostatické elongaci u *Hemisisus marmoratus*. Jazyk se pohybuje pomaleji než u ostatních typů elongací a nedochází k velkým pohybům hlavy ani synchronnímu pohybu s otevřením čelisti. Převzato z Nishikawa et al. (1999a), upraveno.

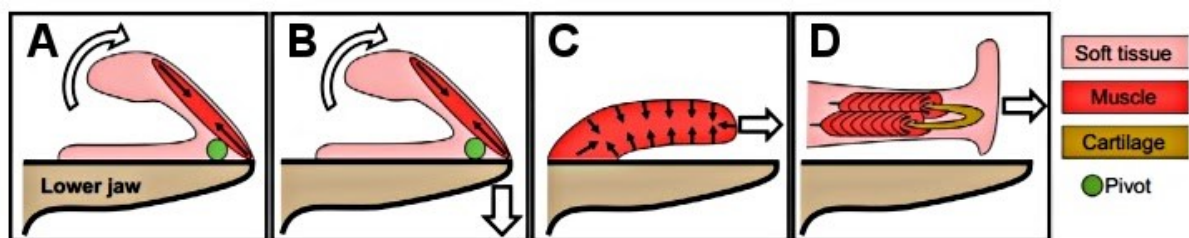
## Speciální elongace u druhu *Rhinophrynus dorsalis*

Druh *Rhinophrynus dorsalis* je fosoriální druh živící se v podzemí převážně na mravencích a ostatních drobných bezobratlých. Jeho elongace nespadá ani do jedné z předchozích typů, jelikož k protrakci jazyka využívá *m. hyoglossus*, který změni tvar a pevnost jazyka za pomoci hydrostatického tlaku na tělní tekutiny jazyka. Pohyb jazylkové kosti a stah *m. genioglossus* poté pomáhají s vymrštním jazyka, jako také vnější sval *m. mandibulomentalis*, který pomáhá nadzvedávat dno ústní dutiny.

Jedná se o speciální elongaci, která nebyla nalezena u žádného dalšího druhu. Vysvětluje se často tím, že v podzemí je tzv. tongue flipping, rotace jazyka z tlamy, nevýhodnou strategií při lovu kořisti a proto si tento druh vyvinul svou vlastní protrakci (Horton, 1982; Trueb & Gans, 2009; Elias-Costa et al., 2021).

## Balistická elongace

Balistická elongace je přítomna u ocasatých obojživelníků čeledi mločikovití (Plethodontidae), která má oproti žábám jinak stavěný jazyk a jeho chrupavkovou oporu. Podkovovitě tvarovaná chrupavka složená ze sedmi propojených elementů se vyskytuje přímo v jazyce a na základě stahu spinálních svalů okolo ní se jazyk vymršťuje (Obr. 9). Je to velmi podobná elongace, jaká se vyskytuje u chameleonů. Umožňuje některým druhům z rodu *Hydromantes* prodloužit svůj jazyk až na 80 % délky svého těla za méně jak 20ms. (Deban & Wake, 1997; Van Leeuwen et al., 2000; Deban et al., 2007)



**Obr. 9)** Jednotlivé typy jazykové elongace: (A) Mechanická elongace u ocasatky americké (*Ascopus truei*). (B) Inerciální elongace u druhu skokana levhartího (*Rana pipiens*). (C) Elongace lidského jazyka. (D) Balistická elongace u čeledi mločikovitých (Plethodontidae). Převzato z Noel & Hu (2018), upraveno.

### 3.2.4.2. Inertní sukce

Inertní sukce (tzv. inertial suction) je poslední kategorie lovicích pohybů, která se liší od ostatních absencí nebo pouze redukcí zapojení jazyka při lovu. Vyskytuje se převážně u obojživelníků a dalších živočichů, kteří se trvale vyskytují ve vodním prostředí. Stah hyobranchiálního aparátu zvětší a otevře ústní dutinu, která vytvoří podtlak v okolní vodě a vtáhne potravu dovnitř. Pro tento typ lovu jsou tak potřebné morfologické struktury, jakými je například robustní hyobranchiální aparát, který se při lovu na souši stává nevýhodným. Tvoří se tím určitý trade-off mezi schopností lovit na souši a lovit ve vodě.

U larev obojživelníků, které vyrůstají ve vodě, je to častý způsob získávání potravy a zůstává u některých pedomorfních druhů. Mezi ocasatými obojživelníky je také poměrně rozšířená u čeledí velemlokovitých (Cryptobranchidae), macarátovitých (Proteidae), mlokovitých (Salamandridae), úhořkovitých (Amphiumidae) a surýnovitých (Sirenidae). U žab jí známe u čeledi pipovitých (Pipiade) a dalších druhů uzpůsobených na život ve vodním prostředí (Deban, 2003; Carreno & Nishikawa, 2010).

## 3.3. Biologie studovaných druhů

### 3.3.1. Žáby

#### *Ceratophrys cranwelli*

Žába patřící do čeledi Ceratophryidae, známá také jako rohatka Cranwellova, Cromwell's horned frog nebo mezi chovateli jako Pac-man frog pro svůj osobitý vzhled a žravost. Přirozeně se vyskytuje v oblastech Argentiny, Bolívie, Brazílie a Paraguaye a ve své oblasti rozšíření je to poměrně častá žába. Jedná se o terestrický druh, který ale může žít fosoriálně v období nízké aktivity (Reichle et al., 2004).

Je známá pro svoji žravost a atypicky silné čelisti, které mají jeden z nejsilnějších stisků mezi žabami (Lappin et al., 2017). Hlava tvoří velkou část jejich těla; jejich čelist je široká jako u generalistických skupin žab. Dokážou pozřít kořist o polovině jejich vlastní velikosti. Nežádka kdy se v jejich jídelníčku objevují hlodavci, ptáci, hadi, ještěrky i jiní obojživelníci (Schalk et al., 2014). Jedná se o žabu se strategií lovu sit-and-wait (Schalk & Fitzgerald, 2015). Je velice oblíbená mezi chovateli pro své výrazné zbarvení.

## **Čeled' Bufonidae, ropuchovití**

Do této čeledi patří trojice ze studovaných druhů. Ropuchy obecně bývají často používané jako modelová zvířata pro bezocasé obojživelníky. Jsou to převážně active foragers, kteří využívají své dobré pohyblivosti k vyhledávání kořisti (Ewert et al., 2001). Někdy se uvádí jako specialisté na mravence a termity (Toft, 1980), ale pozdější práce s přímou specializací pouze na tuto kořist nesouhlasí, jelikož je jejich typ potravy napříč lokalitami velmi rozdílný. Mravenci a termity ale tvoří velkou část jejich stravy (Crnobrnja-Isailović et al., 2012).

*Sclerophrys regularis* - ropucha levhartí. Je terestrická ropucha rozšířená v Africe od Senegalu až po Kenyu. Ve své oblasti výskytu je to častý druh, který osidluje savany ale i oblasti v blízkosti lidských sídel (IUCN AS Group, 2016). Nejčastější potravou této ropuchy jsou mravenci, termity, ale také brouci, pavouci a další bezobratlí (Inger & Marx, 1961).

*Duttaphrynus melanostictus* - ropucha jihoasijská. Vyskytuje se v Asii od Severního Pákistánu po Indonésii a Borneo. Její populace je v těchto oblastech běžná, někde se i mírně zvyšuje jejich zastoupení. Jedná se terestrickou žábu nížinných oblastí, častá je také v blízkosti lidských obydlí (van Dijk et al., 2004). Je to generalisticky se krmící ropucha, která má za kořist hlavně členovce a dokáže pozřít i druhy s ochrannými prostředky, jakými jsou například štíři a některé stonožky (Berry & Bullock, 1962).

*Anaxyrus terrestris* - ropucha hrabavá. Terestrická ropucha vyskytující se v Severní Americe od jižní Virginie po Luisianu. Je to běžná ropucha, která je ve svém areálu téměř všudepřítomná. Dovede se dobře adaptovat na své prostředí i v okolí zastavěné krajiny. Často se vyskytuje na písčinych substrátech, kam se zahrabává v době neaktivity (Hammerson, 2004).

## ***Kaloula pulchra***

Žába patřící do čeledi Microhylidae, známá také pod jmény parosnička nádherná a asian painted frog. Mezi chovateli je často známá jako chubby frog pro svůj specifický zavalitý vzhled. Jedná se o terestrickou žábu, která má sklony k semifosoriálnímu životu (Emerson, 1976) a objevuje se u nich vzácněji i arboreální chování (Major et al., 2017). Vyskytuje se v oblasti jihovýchodní Asie, na Borneu, Jávě a Sumatře. Je oblíbená u chovatelů, ale na některých lokalitách vystupuje jako invazivní druh a škůdce (Kuangyang et al., 2004).

Má na poměry svého těla poměrně malou hlavu i s tlamou. Specializuje se na lovení mravenců a termitů (Berry, 2009).

### **3.3.2. Gekončík noční**

Latinským názvem *Eublepharis macularius*, známý jako common leopard gecko. Patří do skupiny šupinatých plazů (Squamata), do čeledi Eublepharidae. Je častým laboratorním zvířetem, stejně tak jako oblíbeným druhem u teraristů pro svou nenáročnost. Jedná se převážně o noční a večerní zvíře z polosuchých oblastí Afghánistánu, Pákistánu a Indie (Srinivasulu & Srinivasulu, 2013). Je jedním z větších ještěřů ve své oblasti, dorůstá až 25 cm a žije až 20 let. Je to ještěř s viditelným pohlavním dimorfismem (Kratochvíl & Frynta, 2002) a se schopností autotomie ocasu, který je pro ně jinak zásobárnou energie (Dial & Fitzpatrick, 1981). Jeho habitatem jsou hlavně pouště a kamenité oblasti, často i poblíž lidských sídel. Běžně obývá lokality s rozmanitým prostředím, které se periodicky mění, například kvůli záplavám (Zehra et al., 2015). Primární zdroj potravy tvoří převážně bezobratlí, někdy také menší plazi a savci (Khan, 2009).



## 4. Metodika chovu

Kromě zvířat z prvního experimentu, který zahrnoval i obojživelníky z odlišných míst a od odlišných majitelů, byla všechna pokusovaná zvířata umístěna v budově univerzity a způsob jejich chovu je tedy známý.

Terária žab byla umístěna v jedné místnosti se stálou teplotou mezi 26-28° C, kterou v zimě udržovalo ústřední topení a v létě vlastní klimatizace. Místnost měla proskleným strop, který vpouštěl dovnitř světlo a umožňoval tak přirozený světelný režim. Samotná terária se lišila svými rozměry podle velikosti a druhu jednotlivých žab. Druhy *Kaloula pulchra* a *Anaxyrus terrestris* byly ponechány v teráriích po dvou jedincích. Substráty terárií byly použity podle druhu žáby, od kokosového vlákna (Lignocel) po kamenitý substrát. Veškerá zvířata měla neustále k dispozici nádobu s vodou a možnost úkrytu. Dostávalo se jim pravidelného krmení v podobě cvrčků obohacených o vitamíny (Roboran), pravidelné výměny vody a zvlhčování terárií za pomoci rozprašovače. Manipulace s každou žábou probíhala s navlhčenýma dlaněma aby nedocházelo k potencionálnímu ublížení zvířeti.

Subadultní gekončící noční byli drženi v samostatných plastových krabičkách o rozměrech 15 x 15 x 10 cm s otvory pro dobrou ventilaci vzduchu a se substrátem z kokosového vlákna (Lignocel). Krabičky byly umístěny v místnosti s velkými okny pro udržování přirozeného světelného režimu. Stálá teplota byla zajišťována topnými kabely umístěnými v okolí každé jednotlivé krabičky. Zvířata měla stálou možnost přístupu k vodě. Krmení byli pravidelně cvrčky odpovídající velikosti rovněž obohacenými o vitamíny.

## 5. Rekonstrukce evoluce jazykových elongací u žab

Výše jsme si zmínili jednotlivé elongace, které se vyskytují u řádu Anura a hypotézy, které se váží k jejich evoluci uvnitř skupiny. Tyto hypotézy vznikaly na základě jednoho z prvních pokusů namapovat jednotlivé elongace na fylogenetický strom v práci Nishikawa et al., 1999b. Tyto hypotézy jsou zjednodušeně: mechanická elongace je u žab ancestrální, inerciální a hydrostatické elongace jsou odvozené, inerciální elongace vznikala opakovaně nezávisle na sobě, hydrostatická elongace vznikla pouze jednou z elongace inerciální.

V době vzniku této práce nebyly fylogenetické vztahy mezi jednotlivými skupinami žab ještě příliš známé. Původní kladogram, který můžete vidět v příloze (Obr.A), byl založen na fylogenetickém členění práce Ford & Cannatella (1993), která obsahovala mnohé polytomie a elongace několika druhů byly odvozovány pro celé čeledi. Od té doby se v systematicce žab odehrálo značné množství změn, které se měnily s novými poznatky a mou prací tedy bylo pokusit se o nové namapování prozkoumaných druhů s fylogenetickým členěním využívajícím nejnovější informace o taxonomické příbuznosti mezi žábami.

### 5.1. Materiál

Nové hodnocení navazuje na započatou práci v mé bakalářské práci Košinárová (2019), kde jsem prohledala dostupnou literaturu pro druhy žab, u kterých byla jejich elongace už prozkoumána. Práce, jakými jsou například Meyers et al. (2004) a Nishikawa et al. (1999a) se elongacemi přímo zabývají a zkoumají je. Jenže takových prací je jen omezené množství, které by značně limitovalo jakékoliv další vyhodnocování. Už pro bakalářskou práci započalo vlastní zaznamenávání záběrů jazykových elongací u druhů, které ještě nebyly tímto směrem prozkoumány. Získaná videa byla hrubě vyhodnocována a namapována na fylogenetický strom podle prací Pyron & Wiens (2011) a Feng et al. (2017), (v příloze, Obr. B). Veškeré záznamy byly ponechány a v další práci znovu vyhodnoceny.

Pro přesnější určení vývoje jazykových elongací byla potřeba vyhodnotit ještě více druhů, které by lépe pokryly fylogenetický strom a pomohly odhadnout evoluci tohoto znaku. V průběhu studia se pokračovalo v získávání vlastních záznamů lovu a pro omezenou možnost cestování v době pandemie se rovněž přibraly i záznamy z internetu, které byly v dostatečné kvalitě, aby se pro takové vyhodnocení daly použít.

Materiál použitý na analýzu nakonec tedy pochází z několika různých zdrojů; informace z literatury, vlastní záznamy z bakalářské práce, vlastní záznamy nově pořízené a vhodné záznamy nalezené na internetu.

Vlastní záznamy pocházely od jedinců patřících Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, žab patřících panu Romanu Rozínkovi z Natura Servis a žab ze Stanice přírodovědců DDM hl.m. Prahy.

Ze záznamů se podařilo nakonec vyhodnotit 629 příkladů lovu od 35 různých druhů žab. Společně s 21 druhy, které byly již prozkoumané dřívější literaturou, celkový počet druhů obsažený v mapovací analýze tvořil 56 druhů (v příloze, Tab.A).

## **5.2. Metody**

### **5.2.1. Získávání dat**

Vlastní záznamy byly pořízeny v domovských teráriích vysokorychlostní kamerou GoPro HERO 4 se snímkovou rychlostí 240 fps, která poskytovala nejkvalitnější materiál pro vyhodnocení přesných časových údajů. Záznamy pořízené kamerami s nižší snímkovou rychlostí nebyly tak přesné, ale i v takových případech nebyla časová latence mezi snímky příliš vysoká a měla by ovlivňovat hodnocení jen v rámci pár tisícín sekund.

U videí získaných z internetu nebyla možnost dohledat kameru, kterou byly natočené. Proto se záznamy vybíraly podle kvality a dobré viditelnosti samotného lovu a jazyka. Jednalo se jak o videa viditelně natočená na GoPro kamery, tak rovněž záznamy z obyčejných kamer i z mobilních telefonů. Rovněž záleželo, jestli je pozorované zvíře v dobrém stavu a v příznivých podmínkách.

### **5.2.2. Vyhodnocování dat**

Pořízená i získaná videa byla zpomalena v programu VideoPad Video Editor na 10 % ze své původní rychlosti, při které byl pohyb jazyka při lovu zřetelný.

Samotné určování probíhalo na základě několika vizuálních znaků, které byly k určení použity i v bakalářské práci, ačkoliv tentokrát byla data přesněji měřena. Ze záznamů se jako časový údaj získala; celková délka lovicího pohybu, doba zapojení jazyka, doba protrakce

(vymrštění jazyka) a doba retrakce (stahování jazyka nazpátek). Velikost žab z přejatých videí nešla přímo změřit, proto byly žáby nakategorizovány do tří velikostí: malé, střední, velké. Rovněž délka, na jakou žába svůj jazyk vymrštila, přirovnaná k poměru celkové velikosti těla byla nakategorizována jako malá, střední a velká. Jako další faktory se uváděla přítomnost tzv. lunge (výpadu žabího těla vpřed při lovu) a zda vymrštění probíhalo přímo vpřed či do strany. Opakovaně se u některých druhů stávalo, že jazyk při lovu nevyužily vůbec.

Mechanická elongace je charakterizována elongací na krátkou vzdálenost přímo vpřed, kdy je při útoku častý lunge, který pomůže dostat žabu k její kořisti. Lunge bývá daleko méně, ale stále občas přítomen i u inerciální elongace, která je velice rychlá a jazyk se při ní napíná do největších vzdáleností. A poslední hydrostatická elongace je tou nejpomalejší protrakcí, která narozdíl od ostatních způsobů ale dokáže při vymrštění mířit do stran od přímého pohledu žáby. Lunge se u ní většinou nevyskytuje.

### **5.2.1. Metody statistického vyhodnocování**

Pro statistické vyhodnocování bylo využito programu RStudio (RStudio Team, 2020) a Statistica version 6.0 (StatSoft Inc.). Všechna data byla transformována pomocí přirozeného logaritmu, aby data získala rozložení blízké normálnímu a mohlo se s nimi snáze počítat. Identita jedince byla v modelech (kromě zmíněných výjimek) vložena jako náhodný faktor.

Výsledná data prošla testem opakovatelnosti (repeatability, Lessells & Boag, 1987) na základě koeficientu vnitřní korelace v modelu Linear Mixed-effect Model (LMM) s použitím balíčku rptR (Stoffel et al., 2017) v programu RStudio.

Pro výpočet vlivu fylogenetického signálu na jazykové elongace byl použit medián a aritmetický průměr hodnot pro každý druh, společně s kladogramem získaným z práce Jetz & Pyron. (2018) se zachovanými vzdálenostmi jednotlivých větví. Výpočet probíhal v programu RStudio za pomoci balíčků ape (Paradis & Schliep, 2019) a phytools (Revell, 2012). Rovněž se počítal efekt velikosti žab na jednotlivé veličiny pro zpřesnění výsledného modelu s pomocí statistického balíčku nlme (Pinheiro et al., 2021) a analýzy variance ANOVA. Zajímá nás vliv typu elongací a také čeledí na hodnoty; ostatní faktory musely být přidány do modelu, pokud vycházely signifikantně a měly tak vliv na výsledná data, abychom mohli prostudovat samotný efekt těchto dvou faktorů. Efekt typu elongace a čeledí byl vypočítán rovněž za pomoci statistického balíčku nlme v RStudiosu a analýzy ANOVA.

Samotné fylogenetické mapování probíhalo podle fylogenetické studie obojživelníků Jetz & Pyron. (2018). Ancestral State Reconstruction analýza byla provedena v programu Mesquite version 3.6 (Maddison & Maddison, 2018) za pomoci metody Parsimony ancestral state, která nám pomáhá vizualizovat teoretický průběh evoluce jazykových elongací podle kategorií přidělených pro jednotlivé druhy.

Pro každý zapojený druh jsem v literatuře našla jejich charakteristika; zaznamenal se jejich habitat a strava. Druhy se rozdělily podle habitatu na druhy: terestrické, akvatické, semiakvatické a arboreální. Podle typu stravy se rozdělily na generalistické druhy a druhy se specializací na mravence a termity. Celkovou tabulku můžete najít v tab. B v příloze. Tyto charakteristiky se rovněž namapovaly na výsledný kladogram v programu Mesquite v podobě mirror tree pro prozkoumání jejich korelace se znakem jazykové elongace.

## 5.3. Výsledky

### 5.3.1. Opakovatelnost

Opakovatelnost byla vypočítaná v závislosti na jednotlivé druhy pro dobu: lovícího chování, zapojení jazyka, protrakce a retrakce. Ve všech časových hodnotách nabývala poměrně vysokých hodnot od  $r=0.468$  po  $r=0.767$  se statistickou signifikancí pod  $p<0.05$ . Nejvíce opakovatelná byla protrakce a celkové zapojení jazyka. Výsledky můžete vidět v tabulce 1.

**Tab. 1)** Opakovatelnost (repeatability) jednotlivých prvků lovu u žab.

Chování:	Opakovatelnost:	Konfidenční interval:	p-value:
Lovící pohyb	0.557	0.399-0.668	2.45e-99
Zapojení jazyka	0.617	0.468-0.725	2.38e-99
Protrakce	0.767	0.64-0.844	5.78e-177
Retrakce	0.468	0.312-0.605	1.79e-55

### 5.3.2. Efekt na jednotlivá chování

Výpočet fylogenetického signálu na jednotlivé veličiny se ukázal být v našich výpočtech neprůkazný. Žádá z hodnot fylogenetického signálu Blomberg's K (Blomberg et al., 2003) ani Pagel's Lambda (Pagel, 1999) nedocházely ani blízkosti signifikantní hodnoty  $p < 0.05$ , jak lze vidět v tabulce číslo 2. Pokud by se efekt fylogeneze prokázal, musel by být zohledněn ve všech dalších výsledcích. Ale kvůli těmto výsledkům jsme dále pokračovali s daty bez fylogenetického ošetření.

**Tab. 2)** Hodnoty výpočtu fylogenetického signálu na jazykové elongace. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou.

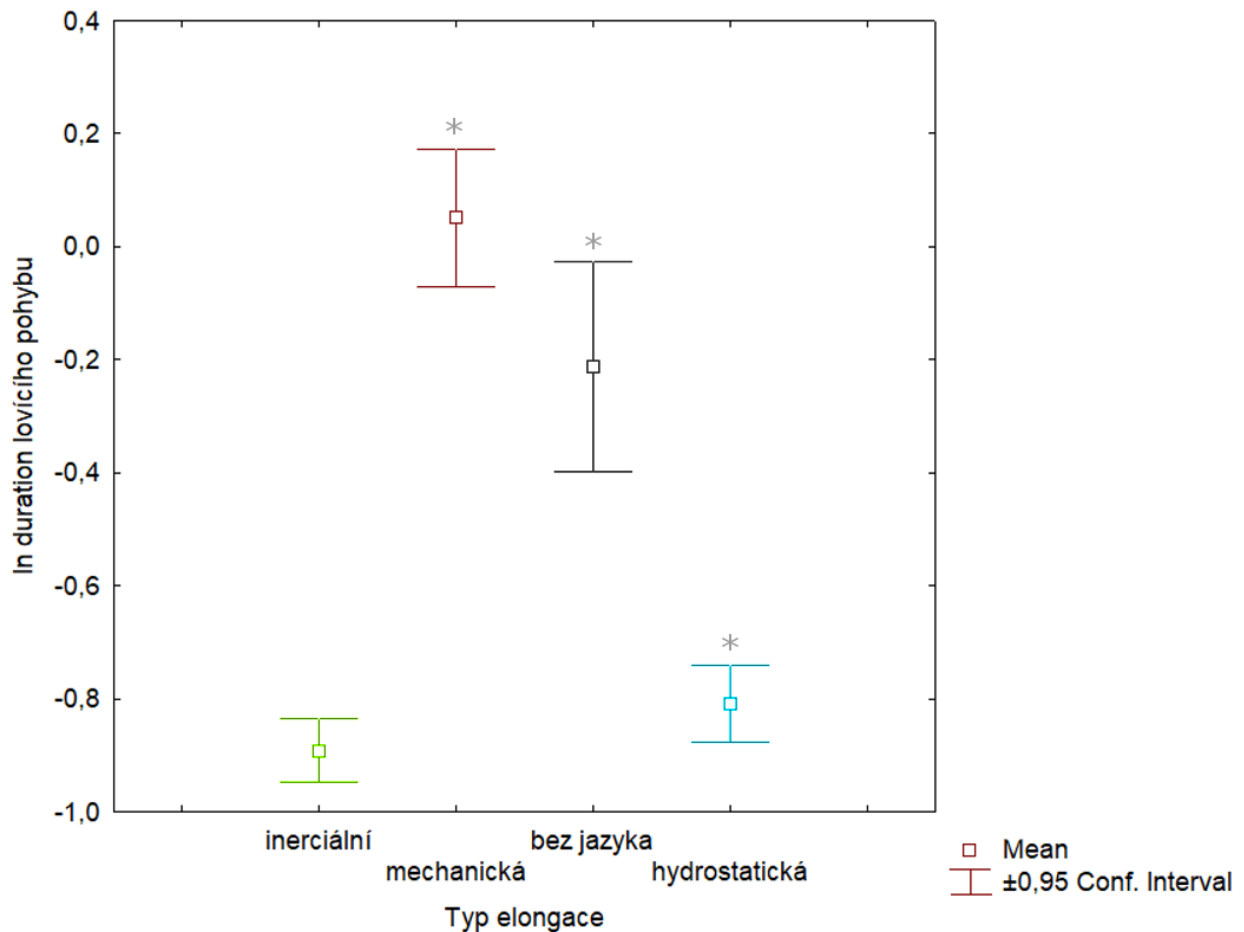
Hodnota	Chování	Blomberg's K	p-value (K)	Pagel's lambda	p-value (lambda)
Průměr	Lovící pohyb	0.31808	0.362	6.6107e-05	1
	Zapojení jazyka	0.257291	0.646	6.6107e-05	1
	Protrakce	0.259336	0.604	6.6107e-05	1
	Retrakce	0.238113	0.744	6.6107e-05	1
Medián	Lovící pohyb	0.354067	0.249	6.8469e-05	1
	Zapojení jazyka	0.253095	0.669	6.6107e-05	1
	Protrakce	0.240742	0.756	6.6107e-05	1
	Retrakce	0.25975	0.636	6.6107e-05	1

Ve výpočtech se ale prokázal signifikantní efekt velikosti jedince na jednotlivé hodnoty. V dalších výpočtech se pokračovalo s tímto faktorem uvnitř modelu pro zpřesnění efektu elongací a čeledí. Hodnoty se počítaly od hodnoty M (střední velikosti žáby). Pro malou velikost datasetu se muselo v dalších výpočtech pokračovat bez identity jedince jako náhodného faktoru.

Zkoumaný efekt typu jazykových elongací i čeledí na dobu trvání jednotlivých chování vycházel signifikantně u všech případů.

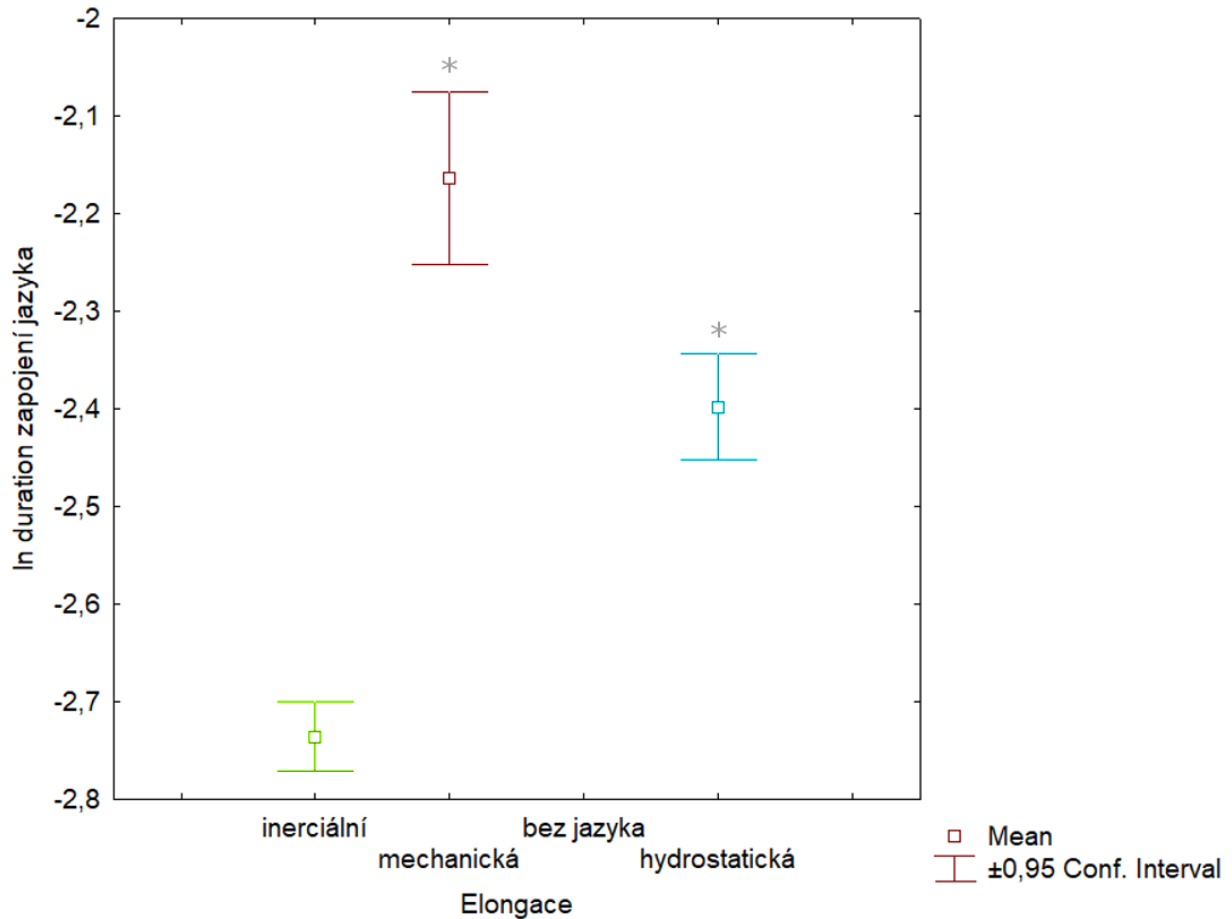
### Efekt typu jazykové elongace

Typ jazykové elongace (nebo její absence) měl efekt na dobu trvání celkového lovičího pohybu. Do tohoto pohybu se počítaly všechny prvky spojené se samotným snappingem, lapáním. Doba se měřila od začátku útoku do opětovného strnutí po snappingu ať už byla kořist ulovena nebo nikoliv. Druhy s mechanickou elongací a bez použití jazyka měly nejdelší lov, mezitím co druhy s inerciální a hydrostatickou elongací měly lov signifikantně kratší (Obr. 10, Tab. 3).



**Obr. 10)** Graf pro závislost celkové doby lovičího pohybu na typu jazykové elongace. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 <- gls(\ln Lovici Pohyb \sim Velikost + Elongace)$ .

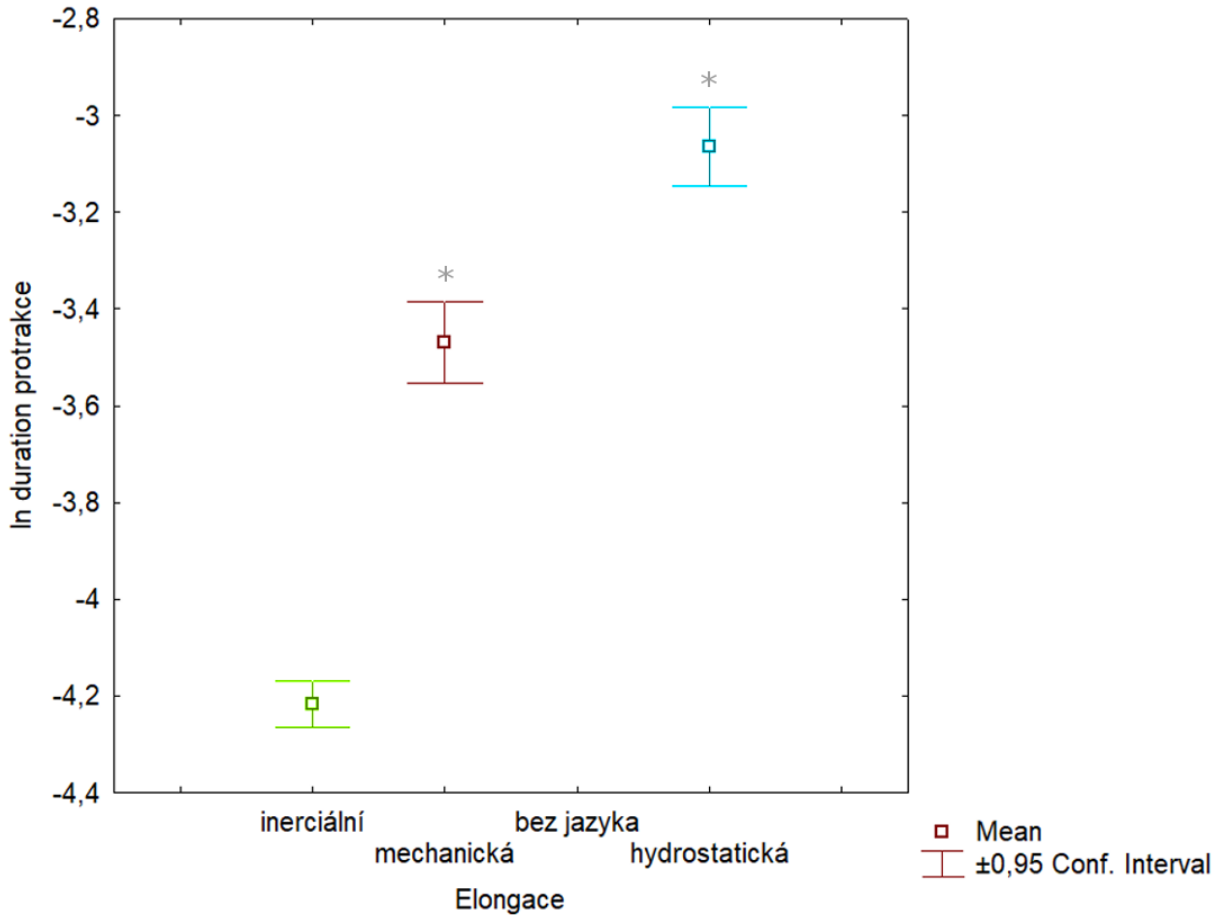
V obrázku 11 a tabulce 3 můžeme vidět vliv typu jazykové elongace na celkové zapojení jazyka při lovu, které se sestává dohromady z protrakce a retrakce jazyka. Mechanická elongace tady opět vychází nejdelší a inerciální výrazně nejkratší, ale hydrostatická elongace se nachází někde mezi těmito hodnotami.



**Obr. 11)** Graf pro závislost celkové doby zapojení jazyka na typu jazykové elongace. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 \leftarrow \text{gls}(\ln\text{ZapojeniJazyka} \sim \text{Velikost} + \text{Elongace})$ .

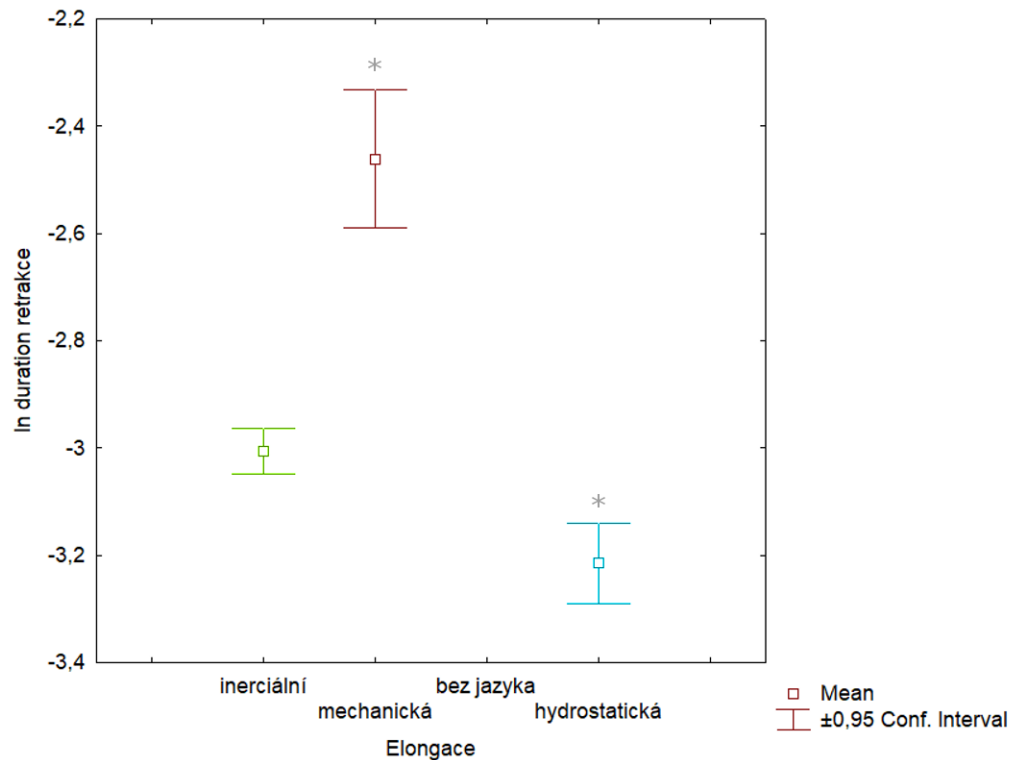


Celková doba protrakce jazyka, tedy doby od opuštění jazyka tlamy do maximálního natažení, je rovněž ovlivněna typem jazykové elongace. Takový výsledek odpovídá předchozím charakteristikám v přehledu literatury. Inerciální elongace je tou nejrychlejší a hydrostatická naopak tou nejpomalejší protrakcí, jak můžeme vidět na obrázku 12 a výsledku v tabulce 3.



**Obr. 12)** Graf pro závislost celkové doby protrakce jazyka na typu jazykové elongace. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 <- \text{gls}(\ln\text{Protrakce} \sim \text{Velikost} + \text{Elongace})$ .

Při retrakci jazyka z maximálního natažení nazpátek do ústní dutiny se opět objevuje signifikantní vliv typu jazykové elongace. Mechanická retrakce se zdá trvat nejdéle, mezitím co hydrostatická je tou nejkratší a inerciální elongace je těsně za ní (Obr. 13 a Tab. 6).



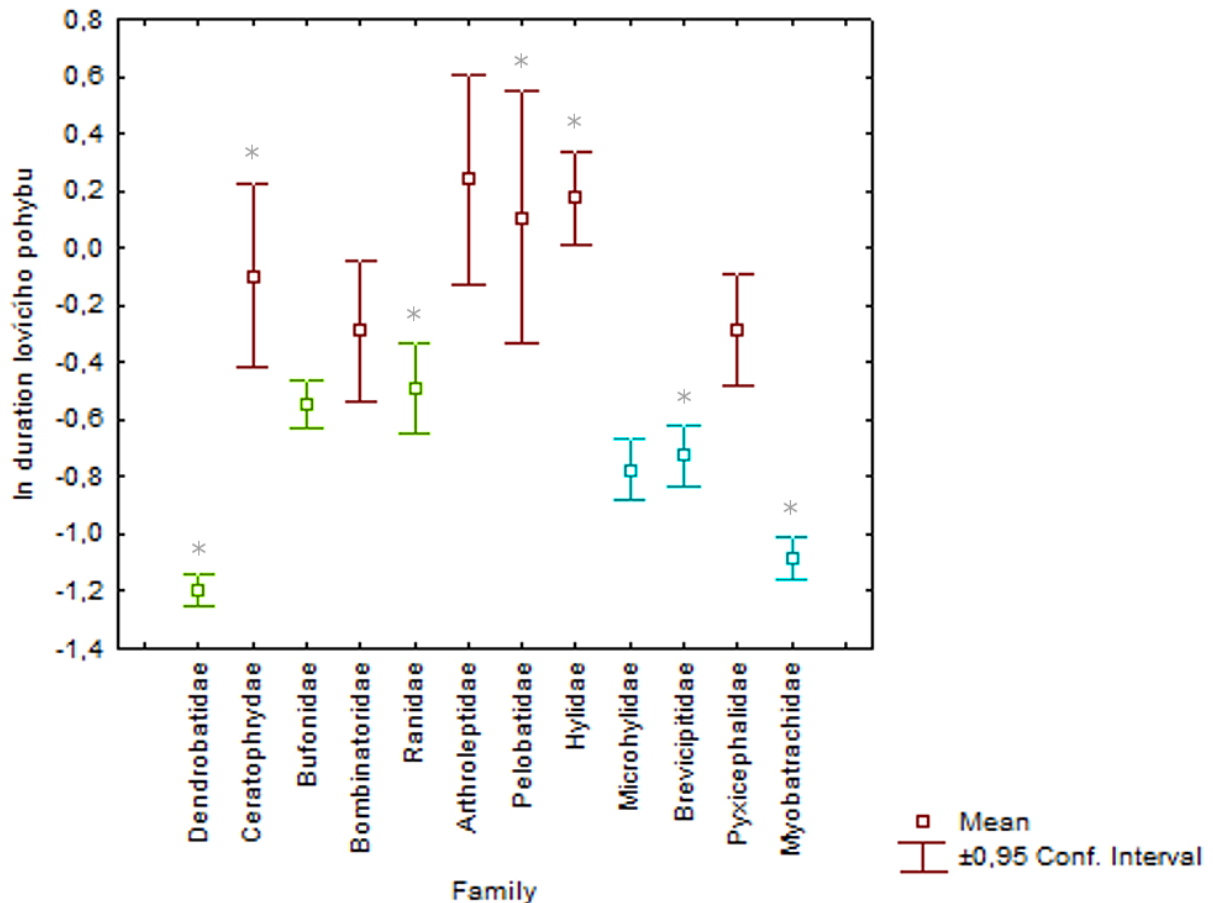
**Obr. 13)** Graf pro závislost celkové doby retrakce jazyka na typu jazykové elongace. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 \leftarrow \text{gls}(\ln \text{Retrakce} \sim \text{Velikost} + \text{Elongace})$ .

**Tab. 3)** Koeficienty modelu pro závislost lovicích pohybů na typu jazykové elongace. V modelu jsou započítané hodnoty velikosti srovnané vůči střední velikosti žáby a hodnoty elongací srovnávané vůči hodnotám elongace inerciální. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

Chování:	F-value	DF	p-value
Lovicí pohyb	76.3273	3	<0.001
Zapojení jazyka	116.42	2	<0.001
Protrakce	405.54	2	<0.001
Retrakce	42.848	2	<0.001

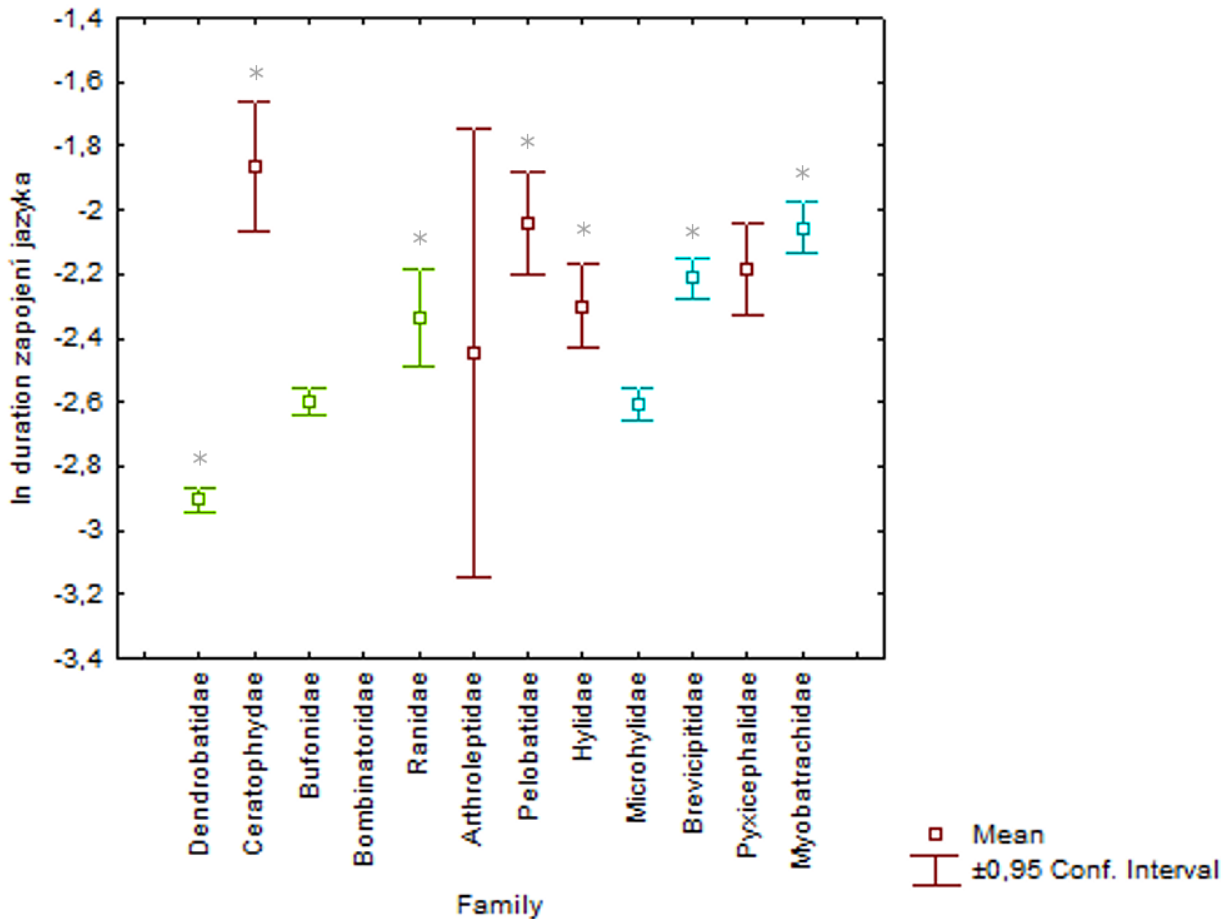
## Efekt čeledi

Efekt jednotlivých čeledí na délku celého lovicího pohybu vycházel signifikantně, jak můžeme vidět na grafu na obrázku 14 a ve výsledku v tabulce 4. Čeledi s mechanickou elongací mají spíše delší trvání lovicího pohybu, což odpovídá vlivu typů elongací na celkovou dobu lovu v předchozích výsledcích, mezitím co čeledi s inerciální a hydrostatickou elongací mají lov kratší.



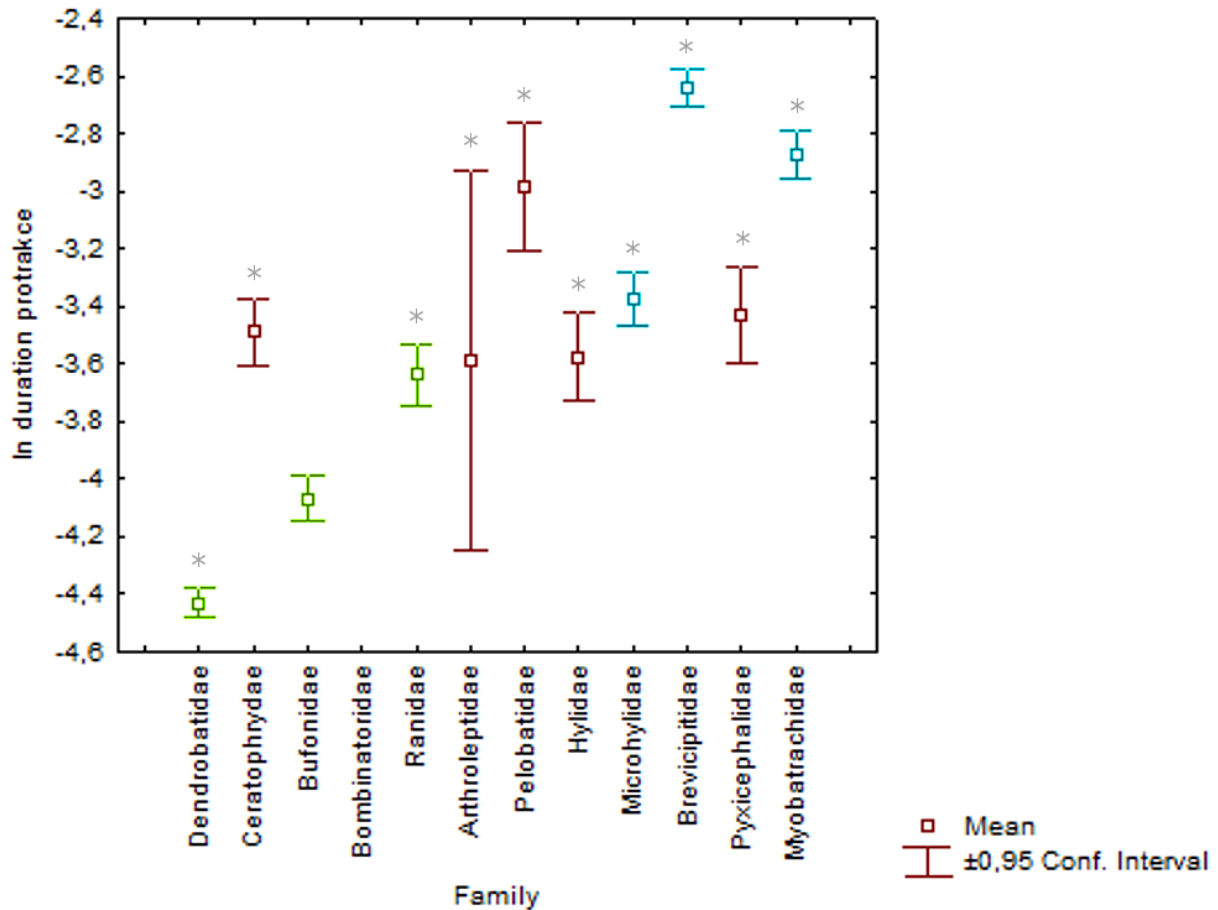
**Obr. 14)** Graf pro závislost celkové doby lovicího pohybu na čeledi. Čeledi s mechanickou elongací jsou obarveny červeně, s inerciální zeleně a s hydrostatickou modře. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 < -gls(\ln Lovici Pohyb \sim Velikost + Celed)$ .

Vliv efektu čeledi na celkovou dobu zapojení jazyka při lovu vycházel rovněž signifikantně, jak je zobrazeno na obrázku 15 a v tabulce 4. Čeledi s mechanickou elongací se opět drží spíše nahoře, tentokrát rovněž s hydrostatickou elongací. Inerciální elongace se nejvíc liší u čeledi Dendrobatidae, která je v celém zapojení jazyka nejrychlejší.



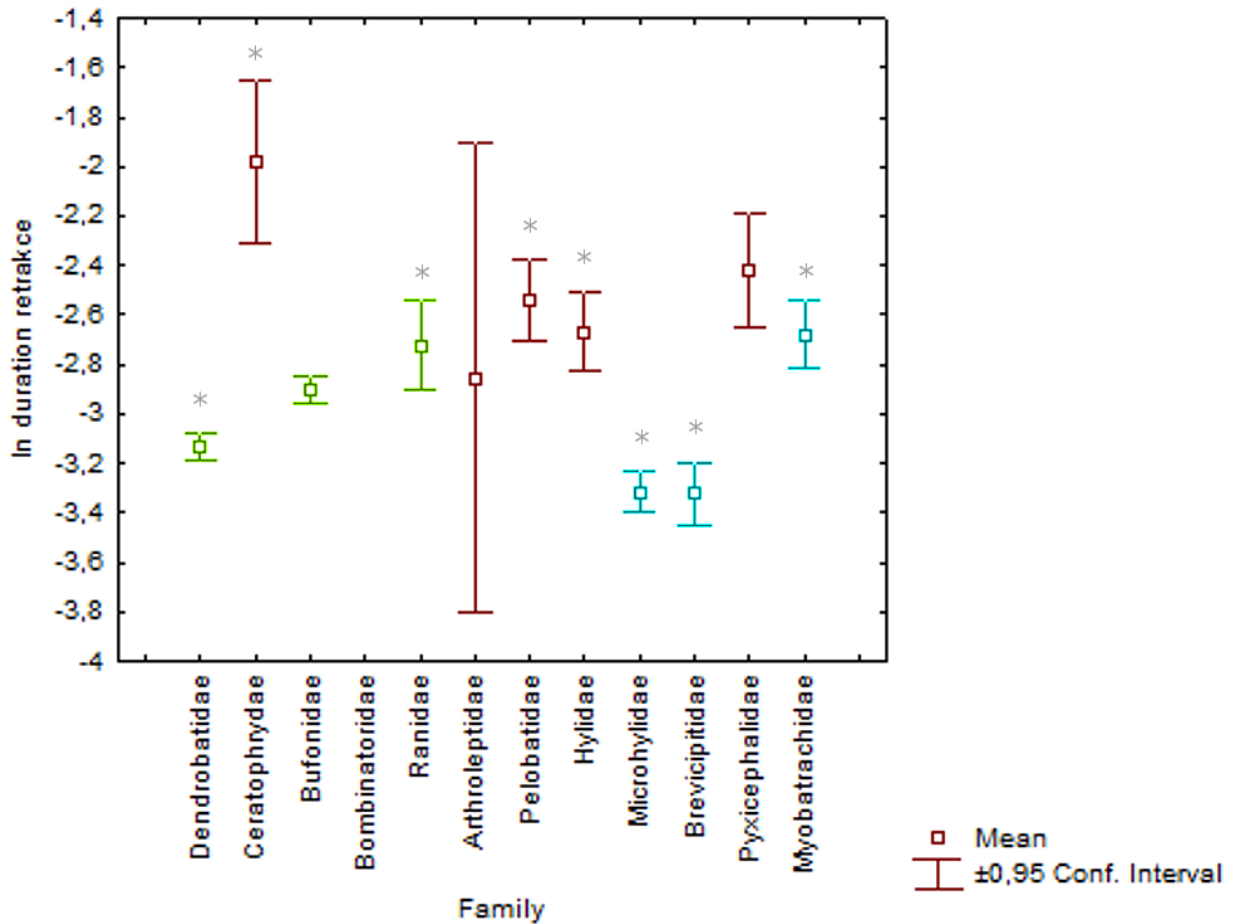
**Obr. 15)** Graf pro závislost celkové doby zapojení jazyka na čeledi. Čeledi s mechanickou elongací jsou obarveny červeně, s inerciální zeleně a s hydrostatickou modře. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 < -gls(\ln ZapojeniJazyka \sim Velikost + Celed)$ .

Efekt čeledi na rychlost protrakce jazyka je zobrazena v grafu obrázku 16 a v tabulce 4. Čeledi s inerciální elongací jsou opět nejnižší a hydrostatická elongace je naopak nejpomalejší. Mechanická elongace se drží uprostřed grafu se středními a vyššími hodnotami.



**Obr. 16)** Graf pro závislost celkové doby protrakce jazyka na čeledi. Čeledi s mechanickou elongací jsou obarveny červeně, s inerciální zeleně a s hydrostatickou modře. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 < -gls(\ln\text{Protrakce} \sim \text{Velikost} + \text{Celed})$ .

Retrakce jazyka nazpátek do tlamy je rovněž ovlivněna příslušností jednotlivých druhů k čeledím, jak můžeme vidět na obrázku 17 a tabulce 4. Čeledi s hydrostatickou elongací se drží dole, za nimi se ve středu grafu drží rovněž inerciální elongace. Nejdéle trávající retrakce se nachází u Ceratophryidae.



**Obr. 17)** Graf pro závislost celkové doby retrakce jazyka na čeledi. Čeledi s mechanickou elongací jsou obarveny červeně, s inerciální zeleně a s hydrostatickou modře. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 < -gls(\ln\text{Retrakce} \sim \text{Velikost} + \text{Celed})$ .

**Tab. 4)** Hodnoty pro závislost lovicích pohybů na čeledi žab. V modelu jsou započítané hodnoty velikosti srovnané vůči střední velikosti žáby a hodnoty čeledí srovnávané vůči hodnotám čeledi Bufonidae. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

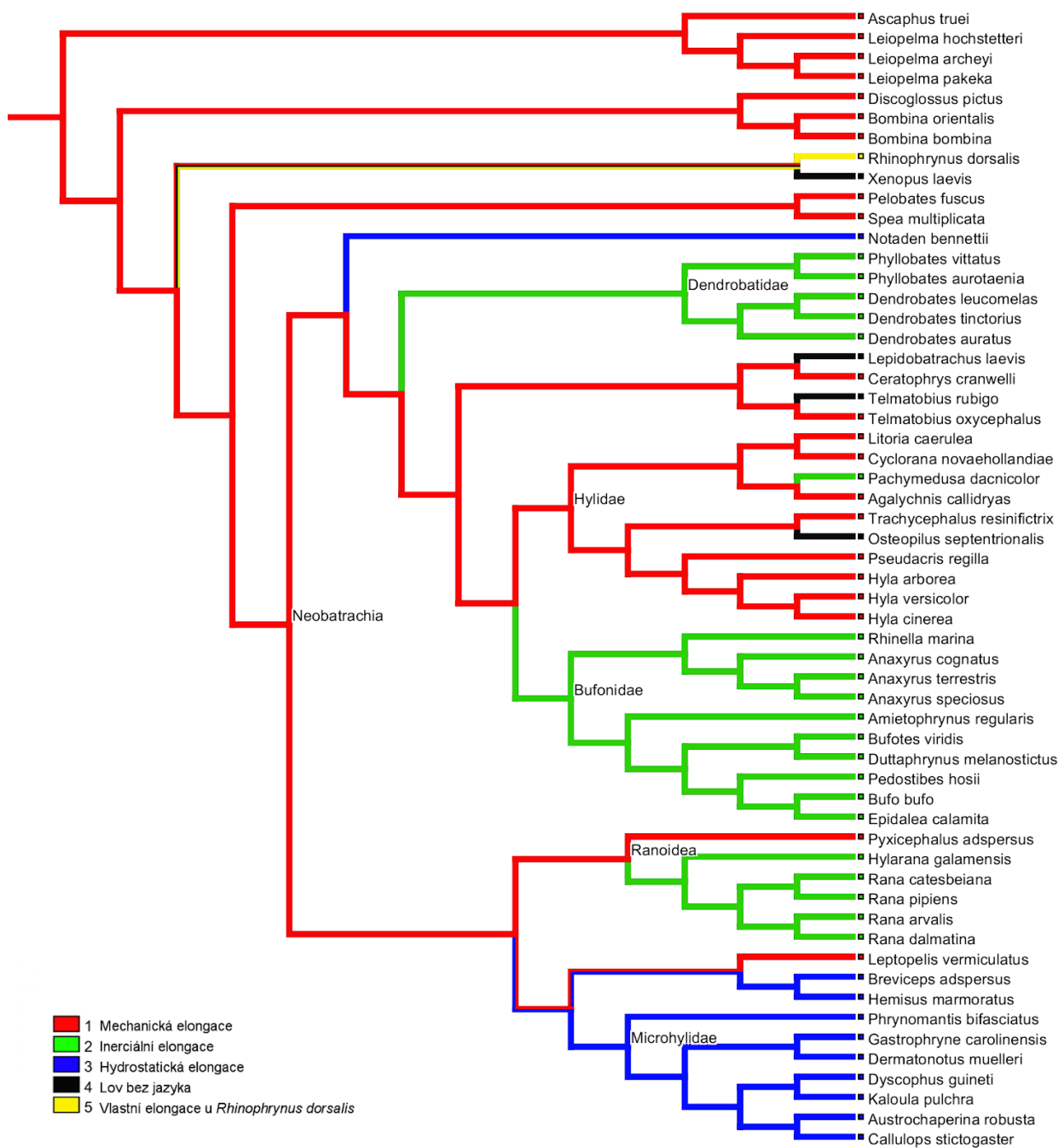
<b>Chování:</b>	<b>F-value</b>	<b>DF</b>	<b>p-value</b>
Lovicí pohyb	54.79	11	<0.001
Zapojení jazyka	60.13	11	<0.001
Protrakce	123.38	11	<0.001
Retrakce	21.29	11	<0.001

### 5.3.3. Rekonstrukce evoluce jazykových elongací

Namapování všech 56 prozkoumaných druhů s určenou elongací na fylogenetický strom můžete vidět na obrázku 18.

Mechanická elongace, značená červenou barvou, se nachází povětšinou na bázi kladogramu a odpovídá tak původním hypotézám označující mechanickou elongaci jako ancestrální typ. Dále bývá modifikována dalšími typy elongací nebo kompletními ztrátami jazyka. Inerciální elongace, označena zelenou barvou, vzniká na stromě několikrát nezávisle na sobě u skupin, jakými jsou například Dendrobatidae nebo Bufonidae. Takový výsledek rovněž odpovídá předchozím hypotézám o opakovaném vzniku. Hydrostatická elongace, značená na kladogramu modrou barvou, se vyskytuje jako odvozenější elongace, ale její postavení nesouhlasí s původními hypotézami, neboť se nachází na dvou místech fylogenetického stromu nezávisle na sobě.

Můžeme zde rovněž vidět vlastní elongaci specifickou pro druh *Rhinophrynus dorsalis* a opakované lovení bez pomoci jazyka u navzájem nepříbuzných druhů.

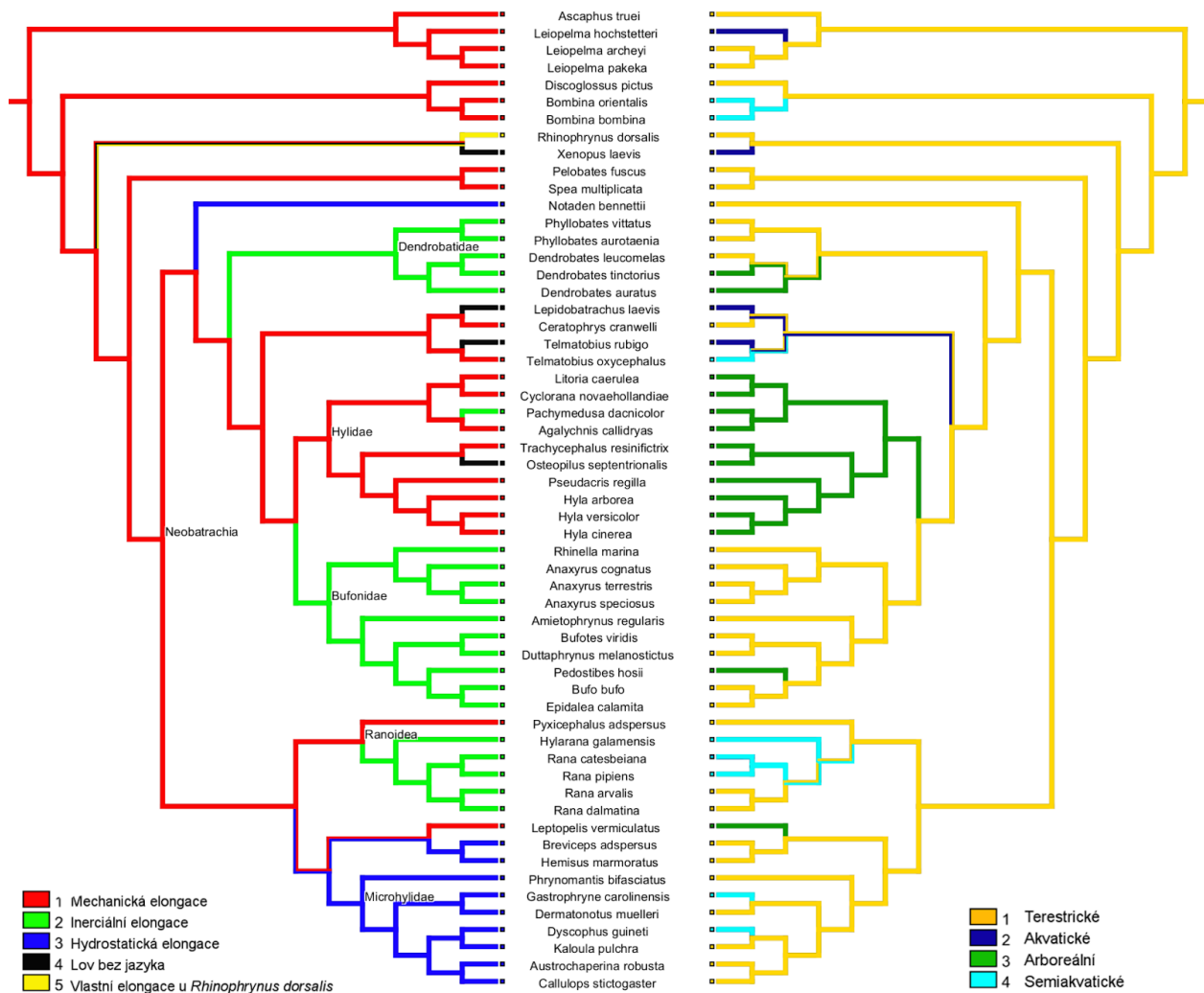


**Obr. 18)** Kladogram jazykových elongací u 56 prostudovaných druhů žab vyhodnocených podle posledních známých fylogenetických vztahů v rámci Anura.



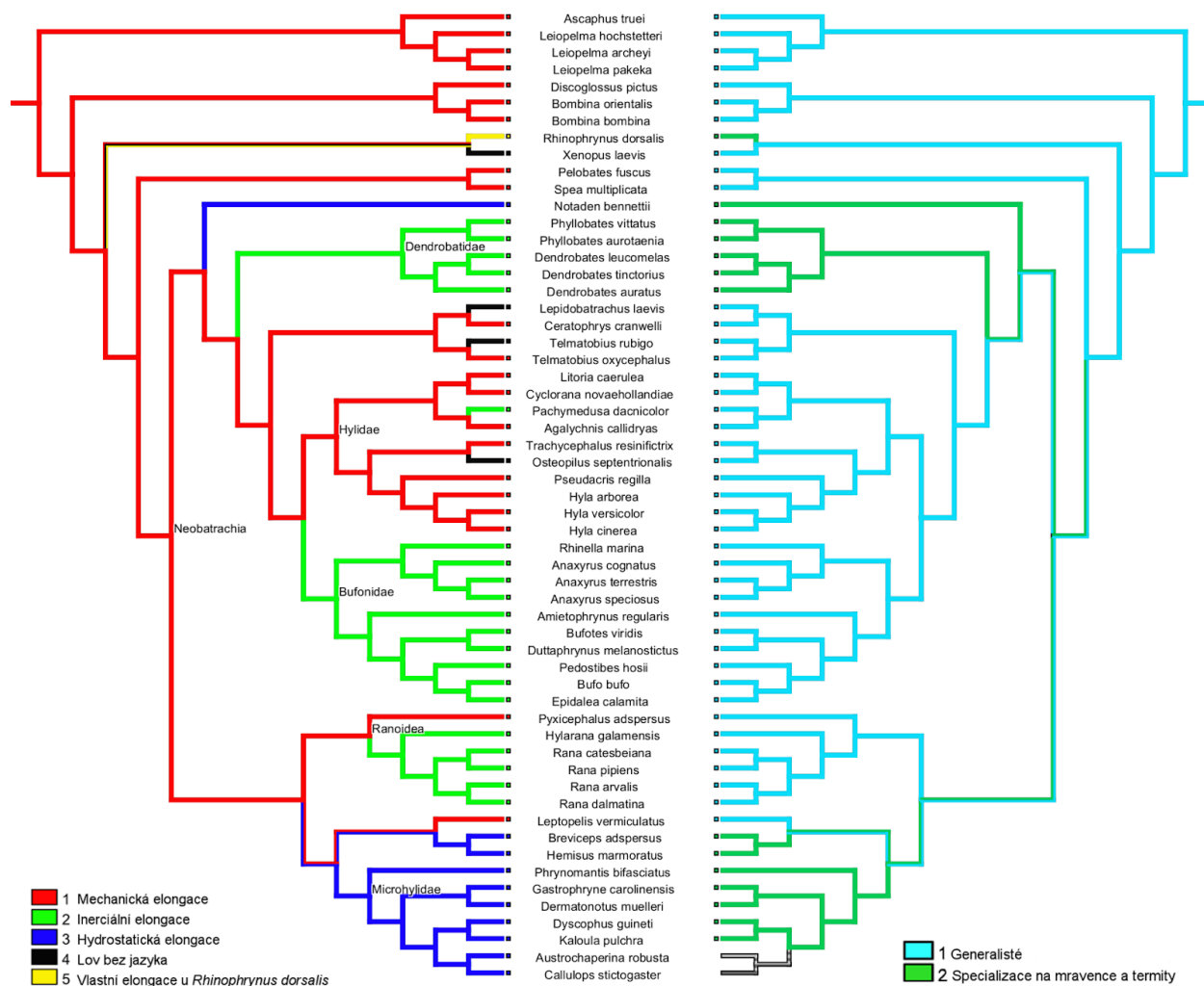
### 5.3.4. Porovnání s typem habitatu a potravy

Jediné pozorované spojení mezi typem obývaného habitatu a typem lovu je častá absence jazyka u druhů, které se vyskytují trvale ve vodním prostředí, a hydrostatická elongace, která se častěji vyskytuje v terestrickém prostředí (Obr.20)



**Obr. 20** Mirror tree s namapovanými znaky jazykových elongací (vlevo) a typu obývaného habitatu (vpravo) u 56 prostudovaných druhů žab.

Efekt typu potravy se zdá mít vliv na jazykovou elongaci pouze u hydrostatické elongace, kde jsou žáby častějšími specialisty na mravence a termity. Žába *Rhinophrynus dorsalis* se speciálním typem elongace je také potravním specialistou stejně tak jako čeleď Dendrobatidae. U žab *Austrochaperina robusta* a *Callulops stictogaster* se nám nepodařilo dohledat jakékoliv práce zabývající se jejich potravními preferencemi.



**Obr.21)** Mirror tree s namapovanými znaky jazykových elongací (vlevo) a typu nejčastější potravy v přirozeném prostředí (vpravo) u 56 prostudovaných druhů žab.

## 5.4. Diskuze

Délka lovu, zapojení jazyka, protrakce a retrakce jsou tedy opakovatelnými parametry popisujícími průběh lovu. Dle našich výsledků nenesou tyto parametry žádný výrazný fylogenetický signál. Ale z výsledků je patrný vliv elongací a čeledí na jednotlivé chování.

**Celková doba lovicího pohybu:** U mechanické elongace a čeledí s mechanickou elongací vychází doba lovicích pohybů jako nejdelší a je možné, že se jedná o viditelný efekt samotného způsobu lovu, který se narodil od ostatních elongací nejčastěji spojuje s lunge, skokem nebo vymrštěním žabiho těla po kořisti. Jelikož je mechanická elongace pouze na krátkou vzdálenost, žába musí vynaložit nějaké úsilí k dosažení kořisti. Jelikož se doba lovicího pohybu počítala od začátku snappingu, počítalo se do toho i takové zaútočení. Podobné vysvětlení by platilo i pro žáby, které nepoužívaly jazyk k ulovení své kořisti, ačkoliv tam to mohou zkreslovat plně akvatické žáby lovicí ve vodě, jejichž typ lovu je odlišný. Tento výsledek také dává smysl pro inerciální a hydrostatickou elongaci a jejich rychlost, jelikož jim delší nebo přesnější protrakce jazyka umožňuje nehýbat se při útoku ze svého místa.

**Doba zapojení jazyka:** Pokud je hydrostatická elongace nejpomalejší, jak jí charakterizuje Nishikawa et al. (1999a), dávalo by smysl, aby celé zapojení jazyka bylo pro žáby s touto protrakcí také nejpomalejší. Ale není tomu tak. Žáby s mechanickou elongací mají jazyk nejdéle venku z tlamy. Pravděpodobně na to má vliv delší retrakce nazpátek do ústní dutiny. Inerciální elongace je zde ta nejrychlejší, což by odpovídalo všem jejím charakteristikám.

**Doba protrakce jazyka:** Podle doby protrakce se nejčastěji určují jednotlivé druhy elongací v pracech zabývajících se tímto tématem (Nishikawa & Gans, 1996; Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999a; Nishikawa et al., 1999b). Z našich výsledků nám je vidět tendence velice se podobající základním charakteristikám jazykových elongací. Inerciální protrakce je nejrychlejší, za ní je mechanická a tou nejpomalejší je hydrostatická elongace. Naše data jsou tedy v souladu s předchozí klasifikací jednotlivých skupin a ukazují tak hrubou cestu, podle které se dají elongace klasifikovat.

**Doba retrakce jazyka:** Hydrostatická elongace je naopak nejrychlejší v zatahování jazyka nazpátek do ústní dutiny. Může na to mít vliv jejich odlišné uspořádání svaloviny a způsob vymrštění. Je možné, že jazyk, co pouze mění tvar při své protrakci, se dokáže zpět snadněji přetvarovat než jazyk, který musí z překlopené pozice přes přední čelist vytáhnout

nazpátek sval *m. hyoglossus*, jak je tomu u mechanické a inerciální elongace. Ale i s takovýmto vysvětlením je inerciální elongace stále signifikantně rychlejší jak ta mechanická. Možnou hypotézou je, že napnutí svalu, které se nachází na svém maximu v nejbližším bodu protrakce po kořisti, napomáhá zpětnému tahu zpět do tlamy, jako když se napnutá guma vrací do své původní podoby. Každopádně na retrakce jazyků nebylo dosud provedeno příliš prací a žádné v přímé spojitosti ke kategorizaci jazykových elongací.

Samotná rekonstrukce evoluce jazykových elongací na fylogenetický strom se nám mírně změnila z posledního pokusu o podobné namapování ve výše zmíněné bakalářské práci (Košíárová, 2019) kvůli novému fylogenetickému systému, který se sice nemění tak výrazně, jako tomu bylo u starší práce Nishikawa et al. (1999b), ale stále nám proházela některé skupiny mezi sebou. Hlavně změna postavení skupiny Ranoidae ovlivnila rozložení hydrostatické elongace na kladogramu. Veškeré původní hypotézy jsou přebírané právě z práce Nishikawa et al. (1999b) a dále diskutované v porovnání s našimi výsledky.

**Mechanická elongace:** Z předchozích prací i z našeho kladogramu vychází mechanická elongace jako ta původní, ancestrální elongace, ze které se postupně vyvinuly další specializace. Tento výsledek odpovídá všem předchozím hypotézám. Je to jednoduchá elongace, která se nezdá vést k jakékoliv specializaci ať už k určitému typu habitatu nebo typu kořisti.

**Inerciální elongace:** Rozložení inerciální elongace nám odpovídá původním hypotézám, že tato elongace vznikla několikrát nezávisle na sobě. Z našich prozkoumaných druhů je vidět, že vznikla minimálně čtyřikrát. V předchozí práci nám vycházel vznik této elongace třikrát; nejenom pro menší počet prozkoumaných druhů, ale také kvůli jinému fylogenetickému postavení skupiny Dendrobatidae. Rovněž zde není žádné viditelné spojení s typem obývaného habitatu. U čeledi Dendrobatidae si lze povšimnout spojení jejich inerciální elongace se specializací na mravence a termity, které může být rovněž ovlivněno malou velikostí těchto žab. Jak bylo zmíněno v přehledu literatury, zástupci z čeledi Bufonidae, kteří mají rovněž inerciální typ elongace, jsou také v některých pracích diskutováni jako specialisté na mravence a termity, nebo pouze na malou potravu (Toft, 1980). Ale protože zde jsou novější práce, které diskutují proti takovému zařazení (Crnobrnja-Isailović et al., 2012), nebyli v této práci určeni jako specialisté. Čeleď Ranidae se naproti tomu i přes svou inerciální elongaci běžně zařazuje mezi generalistické žáby.

Ze své charakteristiky se bere inerciální elongace jako výhodný způsob lovu malé kořisti (Nishikawa & Ganz, 1996), ale pro rozřešení, zda toto rozdělení doopravdy odpovídá by bylo potřeba blíže prozkoumat potravní preference druhů s inerciální elongací.

**Hydrostatická elongace:** Díky změně v postavení skupiny Ranoidae se skupina Microhylidae, *Breviceps adspersus* a *Hemius marmoratus* přiblížila k postavení podobnější úplně první práci na toto téma: Nishikawa et al. (1999b). Tyto druhy byly často blízce spojovány právě kvůli své zvláštní elongaci, ale také podobné morfologii a způsobu života. Zde nám na kladogramu tedy také spadají k sobě, ale zvláštností mezi nimi tvoří druh *Leptopelis vermiculatus*, který se zdá mít mechanickou elongaci. Při svém lovu na některých záběrech ani samotný jazyk nepoužíval a celkově je to žába už svým vzhledem velice odlišná od této skupiny. Pro bližší určení vztahů v této části fylogenetického stromu by bylo potřeba prozkoumat větší množství příbuzných skupin, které se nechází v bezprostřední blízkosti rodu *Leptopelis* a *Breviceps/Hemius*. Rod *Leptopelis* samotný je sice převážně arboreální, ale je zastoupený také několika fosoriálními druhy (Channing, 2001).

Další zvláštnost tvoří druh *Notaden bennettii*, který se nachází na úplně jiné větvi fylogenetického stromu. Jeho elongace všemi parametry odpovídá té hydrostatické, ale nachází se daleko od ostatních druhů se stejnou elongací. Jeho přítomnost je v rozporu se starou hypotézou, která tvrdí, že se hydrostatická elongace vyvinula pouze jednou. Ale ta také tvrdí, že se hydrostatická elongace vyvinula z inerciální, o čemž jsme rovněž nenašli žádné důkazy. *Notaden bennettii* je svým zavalitým vzhledem a způsobem života velice podobný ostatním druhům s hydrostatickou elongací. Bylo by možné, že by se u něho vyvinul podobný způsob protrakce jazyka na základě podobných evolučních tlaků, jako je tomu u ostatních druhů? Podle prací, jakými jsou například Nishikawa et al. (1999a), Monroy (2004) a Meyers et al. (2004), které se zabývají strukturami jazyka, víme že se svaloviny mezi druhy s hydrostatickou elongací od sebe mírně liší podle absence nebo přítomnosti jednotlivých kompartmentů *m. genioglossus*. Mohlo by se jednat o znak způsobený konvergentní evolucí?

Druhy s hydrostatickou elongací se zdají být častěji terestrické žáby, často až fosoriální, specializované na lov mravenců a termitů. Jejich jazyk v takových podmínkách může být značnou výhodou a pomalost samotné protrakce neovlivní ulovení malé kořisti, která je sama o sobě pomalejší než žába. Takové výhody bývají často zmiňované u speciální elongace u druhu *Rhinophrynus dorsalis*

Elongace u *Rhinophrynus dorsalis* bývá popisovaná jako výhodná pro lov drobné potravy jakými jsou mravenci a termiti v terestrickém až fosoriálním prostředí (Trueb & Ganz, 2009). Mohlo by se jednat o jiný typ vývoje jazyka v podobném evolučním směru, v jakém se vyvinula hydrostatická elongace. Žáby jsou si v mnoha ohledech podobné, jak svým způsobem života, tak vzhledem. Ale jejich jazyková elongace je provedena na jiném principu odlišným zapojením svaloviny.

Absence jazyka u lovu se často vázala na vodní prostředí, což bylo očekávané, jelikož plně akvatické žáby i ostatní obojživelníci často o svůj jazyk přichází úplně (Deban & Wake, 2000, Carreno & Nishikawa, 2010). Některé terestrické i arboreální žáby ale rovněž při lovu nepoužívaly jazyk v některých případech, ale v jiných ano. Mohl by zde hrát roli efekt typu či velikosti kořisti i stav vlastního zvířete.

Jednou z překážek hodnocení byly údaje ohledně habitatů u druhů žab, které je těžké dávat dohromady, protože každá práce má jinou škálu pro jednotlivé typy habitatů. Co může být považováno za semiakvatické pro jednoho, může být terestrické pro jiného. Pro žáby je toto hledisko velice těžké nakategorizovat, jelikož může žába i během svého života měnit své prostředí. Druh *Kaloula pulchra* je popsán jako terestrický, až fosoriální druh, s občasnými tendencemi k arborealitě. Mnoho žab má odlišné typy habitatů v období sucha a v období dešťů. Získané informace z literatury tak nemusí být vždy optimální při chybějící ustálené klasifikaci.

## 6. Vzorec chování při lovu u plazů a obojživelníků

Lov šupinatých plazů a bezocasých obojživelníků je z velké části velmi rozdílný už jen kvůli jejich odlišné anatomii, ale základní charakteristika lovu zůstává u většiny zvířat podobná. Vzorec takového chování může mít své vlastní speciality, ale základní potřeba kořist spatřit, přiblížit se k ní, pokud je daleko, a zaútočit je univerzální pro aktivní lovce. Z literatury známe vzorec chování při lovu u ropuch, ale u gekončků nočních a dalších žab není příliš prozkoumán. V této kapitole tak zkoumáme charakteristiky lovu gekončika nočního a několika druhů žab, společně s jejich odlišnostmi a samotnými vzorci chování při lovících pohybech.

### 6.1. Materiál

Gekončik noční (*Eublepharis macularius*) byl použit jako modelové zvíře a zástupce šupinatých plazů. Součástí pokusu bylo 47 subadultních jedinců tohoto druhu odchovaných na oddělení Ekologie a etologie na katedře Zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Jednalo se o jedince F3 generace, jejich rodiče byli první generací odchovanou ze zvířat odchycených ve volné přírodě v Pákistánu. Všichni jedinci byli narození ve stejném období v roce. Celkem jsme měli k dispozici: 11 samců a 32 samic. Čtyři zbývající gekončici nebyli určeni. Jejich navyklou potravou byli cvrčci, kteří byli použiti i jako prezentovaná kořist v rámci pokusu.

Pro pokusy s obojživelníky byly vybrány tři druhy žab, které byly jako jediné z druhů na fakultě zoologie ochotné spolupracovat a lovit i mimo své domovské terárium, a snadněji se s nimi manipulovalo. Dohromady se pokusu zúčastnilo 13 jedinců: 6 parosniček nádherných (*Kaloula pulchra*), 4 ropuchy jihoasijské (*Duttaphrynus melanostictus*) a 3 ropuchy levhartí (*Sclerophrys regularis*). Ropuchy bývají stejně jako gekončici active foragers a parosničky se alespoň v zajetí rovněž chovají jako aktivní lovci. Začínalo se s více jedinci, ale kvůli špatným reakcím na manipulaci jsme některé žáby z pokusu vyřadili. Všichni zástupci byli dospělými jedinci, ale jejich přesný věk a pohlaví není povětšinou znám. Navyklou potravou byli rovněž cvrčci.

Protože pokus zkoumá přirozené chování zvířat, nebylo použito žádných sedativ ani jiných látek ovlivňujících chování, a bylo dbáno na zdraví pokusných zvířat.

## 6.2. Metody

### 6.2.1. Získávání a vyhodnocení dat

Pokus probíhal v místnosti se stálou teplotou kolem 26-28° C, ve které byly žáby ubytované. Gekončici ve svých domovských krabičkách byli před vlastním pokusem umístěni na topné kabely, na které byli během chladných měsíců zvyklí. Před pokusem jim byla odebrána miska s vodou a úkryt, aby jednotlivé prvky nepřekážely zvířeti při lovení a výhledu na kořist. Samotné vybavení se sestávalo z kamery na stativu umístěné přímo nad krabičkou s gekončíkem, zabírající tak lov přímo ze shora. Opakování pokusu s gekončíky bylo celkově 15. Na každé opakování připadaly ideálně tři lovicí pokusy, pokud gekončík skutečně ulovil vše. Cvrček byl vhozený do protilehlého rohu, než v jakém se gekončík v momentu vhození nacházel. Zaznamenávala se doba od dopadnutí cvrčka po samotné ulovení kořisti. Maximální doba natáčení byla 10 minut, pokud gekončík do té doby neulovil, byl dán na stranu a do konce pokusovacího dne se sledovalo, zda uloví nebo nikoliv. Pokud stále neulovil, další cvrček mu ten den v rámci pokusu nebyl vhašován.

Počet dní mezi jednotlivými opakování byl vždy 3-4 dny a pokud se nemohl dodržet, byli gekončici alespoň krmeni se stejnou pravidelností, aby jejich míra hladu a motivace lovit příliš neovlivnila výsledky pokusu.

Podle všech zaznamenaných chování byl sestaven etogram. Video z těchto pokusů byla sestříhána a postupně vyhodnocena v programu Behavioral Observation Research Interactive Software version 7.9.8 (dále jen: BORIS) (Friard & Gamba, 2016). Výsledné hodnoty byly získány funkcemi Time budget analysis a Aggregated events.

Mezi hlavní zaznamenané chování spojené s lovem gekončků patřilo:

- awareness (rozhlížení a hledání kořisti, časté po ztracení kořisti po předchozí fixaci nebo pokusu o lov)
- tongue flicking (získávání chemické informace z okolí, dáno dohromady s labia licking, protože ve většině případů se tato chování nedala příliš rozlišit)
- monokulární fixace (fixace kořisti jedním okem)
- binokulární fixace (fixace kořisti oběma očima)
- approach (přibližování se ke kořisti)
- tail vibrating (někdy také tail flicking, pohyb ocasem, častý u lovu těsně před výpadem po kořisti)
- snapping (samotné zaútočení na kořist)
- ulovení



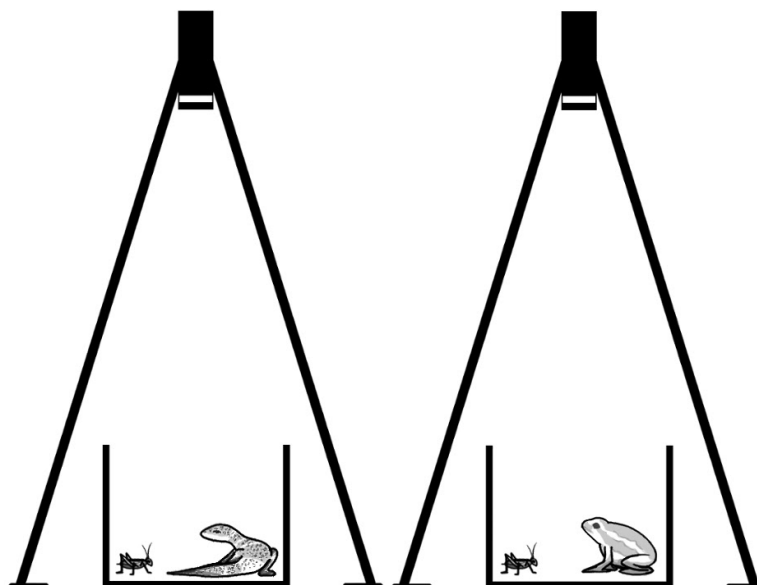
Ostatní zaznamenané chování sestávalo z:

- explorace (prozkoumávání okolí)
- horizontální explorace (prozkoumávání stěn krabičky)
- inaktivita (neaktivní chování)
- digestion (esovitý pohyb těla pro snadnější zpracování předchozí kořisti, který se objevoval i desítky minut od pozření kořisti)

Natáčení videí probíhalo podobně i u žab. Aparatura se rovněž skládala z kamery na stojanu mířící přímo dolů. Lov žab probíhal v kruhové aréně s poloměrem 40 cm, na spodu vystlané měkkou vrstvou molitanu, která byla pravidelně navlhčována a omývána mezi jedinci. Samotné žáby byly zvlhčovány vodou z rozprašovače, aby nedocházelo k vysychání jejich kůže. Jelikož pokus neprobíhal v domovském teráriu, před pokusem se nechávaly žáby zvykat na nové prostředí minimálně 10 minut. Ostatní parametry zůstávají stejné: 15 opakování, 3 cvrčci na den jednoho opakování a 10 minut maximální doby pro ulovení pod kamerou. Cvrček je vhazován do vzdálenosti kolem 15 cm od žáby, což přibližně odpovídá standardní vzdálenosti použité při pokusu s gekončíky. Způsob natáčení můžete vidět na obrázku č. 22 a 23.



**Obr. 22)** Vybavení pro natáčení záběrů z lovu žab v kruhové aréně vystlané vrstvou molitanu.



**Obr. 23)** Zjednodušené schéma natáčení lovu u gekončika nočního a různých druhů žab. Kamera byla umístěna přímo nad arénou pro lepší zaznamenání všech chování.

Vyhodnocení probíhalo rovněž v programu BORIS, ale některá chování se lišila. Pro lov zde máme:

- awareness (rozhlížení a hledání kořisti, časté po ztracení kořisti po předchozí fixaci nebo pokusu o lov)
- monokulární fixace (fixace kořisti jedním okem)
- binokulární fixace (fixace kořisti oběma očima)
- approach (přibližování se ke kořisti)
- snapping (samotné zaútočení na kořist)
- ulovení

Z ostatního chování bylo pozorováno:

- explorace (prozkoumávání okolí)
- horizontální explorace (prozkoumávání stěn krabice)
- grooming (časté u druhu *Kaloula pulchra*, která si po těle roztírá zadními nohama kožní vosk)
- inaktivita (neaktivní chování)
- burrowing (pokusy o zahrabávání se do molitanové vrstvy)

## 6.2.2. Metody statistického vyhodnocování

Pro statistické vyhodnocování bylo opět využito programu RStudio a Statistica version 6.0. Všechna data byla transformována pomocí přirozeného logaritmu pro získání rozložení blízké normálnímu a mohlo se s nimi snáze počítat. Identita jedince byla v modelech vložena jako náhodný faktor.

Pro přesnější určení samotné doby ulovení se určily dvě hodnoty. “Ulovení” a “Ulovení FINAL”. Hodnota samotného Ulovení obsahovala čas, kdy gekončík či žába skutečně ulovili kořist během desetiminutového natáčení. V případě neulovení během natáčení byla tato hodnota NA. V případě Ulovení FINAL se naproti tomu místo hodnoty neulovení po desetiminutové natáčení vkládala hodnota maximální doby pokusu (600 vteřin) a u gekončíků, kteří byli dáni stranou a mohlo se tak pozorovat kdy ulovili i po ukončení experimentu, je vkládána samotná doba jejich ulovení, i když už nejsou natáčeni pod kamerou (například 3 hodiny). Dále se počítalo s oběma hodnotami.

Výsledná data prošla jako předchozí experiment testem opakovatelnosti na základě koeficientu vnitřní korelace v modelu Linear Mixed-effect Model (LMM) s použitím balíčku rptR v programu RStudio. Těmito daty bylo vždy: duration chování, latence prvního zaznamenaného chování a latence úspěšného chování, které vedlo přímo k ulovení.

V programu RStudio se rovněž počítal efekt opakování experimentu na lovení jedince (celkem 15). K takovému výpočtu nám posloužil statistický balíček nlme (Pinheiro et al., 2021) a ANOVA analýza. Zjišťovala jsem, zda je opakování experimentu faktorem ovlivňujícím chování a zda jsou si zvířata schopná lépe navyknout a naučit se na lovení v jiných podmínkách, než na jaké jsou obvykle zvyklé. Stejný výpočet byl proveden rovněž pro zjištění vlivu pořadí 1. až 3. cvrčka v ten jeden den pokusu. Pro gekončíky, kde bylo možné určit jejich pohlaví, se prozkoumal také efekt pohlaví na hodnoty jejich lovu. U žab sice nebylo určené pohlaví, ale vyšetřovala jsem vliv velikosti a druhu žáby na jejich chování. Tyto efekty nevycházely signifikantně u žádných z hodnot, a proto se dále nezaváděly do výpočtů a pokračovalo se s redukováným modelem.

Data byla rovněž exportována pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) vyhodnocena ve výše zmíněném programu Statistica version 6.

Hledání standardního vzorce lovicího chování u gekončíků i žab probíhalo ve dvou podobách. Obě dvě probíhaly v tabulkách s jednoduchými funkcemi excelové tabulky (Microsoft

Corporation), jakými jsou filtrování a funkce porovnávání dvou a více hodnot, a počítalo se pouze s hodnotami, které v pokusech vedly k úspěšnému ulovení kořisti. Vypočítala se každá kombinace dvou lovicích chování, která byla možná. Například pro dvojici chování binokulární fixace -> approach, pokud byl časový údaj binokulární fixace nižší jak údaj pro approach, vyhodnotila se sekvence jako 1=pravdivá a pokud ne, tak 0=nepravdivá. Takové hodnocení nám mohlo dát pouze údaje která chování se udála před kterými, ale nevyplývalo z ní přímo jaké sekvence chování probíhaly, protože nebylo možné říct, jestli mezi dvojicí chování nenastalo ještě chování jiné.

Pro druhou podobu hledání opravdové sekvence vzorce lovicího chování se museli vzít všechny permutace lovicích sekvencí a vypočítat se všechny jejich možné podoby. Pro takové počítání jsme u gekončků vynechali chování, jakými jsou tongue flicking a tail vibrating, které se u žab nevyskytovalo. Výsledné obrázky tak mohou být lépe porovnatelné. Zjistili jsme si celkový počet lovů a jednotlivých chování, z tabulek jsme vypočítali počty jednotlivých kombinací. Následně jsme kombinace odečítaly od počtu celkových lovů; začínalo se od nejdelších kombinací, které zahrnovaly všechny typy chování. Současně se tato kombinace musela odečíst i od počtu jednodušších kombinací, které byli v těchto složitějších obsaženy. Postupně se prošlo veškerými kombinacemi, dokud jsme nezůstali s celkovým počtem sekvencí v takovém pořadí, v jakém se doopravdy udály.

Výsledné informace byly pro obě podoby vyobrazeny za pomoci grafického editoru GIMP (The GIMP team, 2019). Šířka jednotlivých čar přímo odpovídá počtu sekvencí.

## **6.3. Výsledky**

### **6.3.1. Opakovatelnost**

Opakovatelnost vypočítanou pro jednotlivá chování můžete vidět v tabulce 5. Některá chování mají poměrně malé hodnoty opakovatelnosti, jiné o něco vyšší. Brát v potaz budeme hlavně hodnoty se signifikantní statistickou hodnotou.

**Tab. 5)** Vypočítané opakovatelnosti (repeatability) pro chování zaznamenané u gekončků a žab v aréně při zkoumání lovicích pohybů. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou.

Pokus:	Hodnota:	Chování:	Opakovatelnost:	Konfidenční	
				interval:	p-value:
Gekončik noční	Latence, první	Approach	0.113	0.064-0.167	5.74e-23
		Binokulární fixace	0.138	0.083-0.195	5.05e-34
		Explorace	0.166	0.089-0.248	4.16e-10
		Horizontální explorace	0.295	0.136-0.433	4.09e-11
		Monokulární fixace	0.121	0.005-0.244	0.00738
		Awareness	0.088	0.032-0.156	3.21e-5
		Snapping	0.099	0.056-0.146	1.64e-22
		Ulovení	0.069	0.035-0.108	1.26e-13
		Ulovení - FINAL	0.232	0.155-0.307	2.93e-94
		Tail flicking	0.152	0.045-0.261	7.3e-06
	Latence, úspěšná	Approach	0.077	0.038-0.124	2.09e-11
		Binokulární fixace	0.061	0.029-0.101	1.14e-10
		Monokulární fixace	0.192	0-0.388	0.0109
		Tail flicking	0.128	0.007-0.259	0.00297
	Duration	Approach	0.065	0.031-0.102	9.31e-12
		Binokulární fixace	0.079	0.042-0.121	9.38e-18
		Explorace	0.143	0.064-0.228	2.36e-10
		Horizontální explorace	0.161	0.039-0.299	1.65e-05
		Monokulární fixace	0.046	0-0.151	0.24
		Inaktivita	0.208	0.14-0.28	5.32e-61
		Awareness	0.044	0.001-0.099	0.0183
Žáby	Latence, první	Approach	0.317	0.106-0.501	8.8e-12
		Binokulární fixace	0.14	0.025-0.277	6.11e-06
		Explorace	0.247	0.054-0.428	7.61e-08
		Horizontální explorace	0.036	0-0.175	0.395
		Monokulární fixace	0.057	0-0.379	0.397
		Awareness	0.078	0-0.199	0.0101
		Snapping	0.156	0.034-0.304	4.86e-07
		Ulovení	0.071	0-0.189	0.0237
		Ulovení - FINAL	0.319	0.138-0.475	2.81e-39
	Latence, úspěšná	Approach	0.086	0-0.263	0.109
		Binokulární fixace	0.084	0-0.222	0.0583
		Monokulární fixace	0.804	0-0.995	0.17

Duration	Approach	0.143	0.009-0.276	0.000177
	Binokulární fixace	0.162	0.04-0.311	2.18e-08
	Explorace	0.332	0.12-0.518	1.28e-09
	Horizontální explorace	0.258	0.025-0.476	0.00849
	Monokulární fixace	0.146	0-0.503	0.279
	Inaktivita	0.283	0.107-0.453	1.8e-20
	Awareness	0.129	0.009-0.262	0.00173

**Lov gekončika nočního:** U latence prvního zaznamenaného chování patří mezi chování s nejvyšší hodnotou opakovatelnosti horizontální explorace ( $r=0.295$ ) a ulovení FINAL ( $r=0.232$ ). Nejméně opakovatelná je naopak hodnota ulovení ( $r=0.069$ ), awareness ( $r=0.088$ ) a snapping ( $r=0.099$ ). Latence chování, které vedlo k ulovení, je nejvyšší opakovatelnost u chování monokulární fixace ( $r=0.192$ ) a tail flicking ( $r=0.128$ ), ale není příliš vysoká pro approach ( $r=0.077$ ) ani binokulární fixaci ( $r=0.061$ ). Duration celkového chování má větší opakovatelnost u inaktivity ( $r=0.208$ ), exploraci ( $r=0.143$ ) a horizontální exploraci ( $r=0.161$ ). Zbylé chování se nachází mezi hodnotami 0.079-0.044.

**Lov u žab:** Opakovatelnost pro latenci prvního zaznamenaného chování vychází nejvyšší u approach ( $r=0.317$ ), explorace ( $r=0.247$ ) a ulovení FINAL ( $r=0.319$ ). Nejnižší hodnota je u horizontální explorace ( $r=0.036$ ), monokulární fixace ( $r=0.057$ ), awareness ( $r=0.078$ ) a ulovení ( $r=0.071$ ). U latence úspěšného chování se žádná z hodnot neprokázala jako signifikantní. Opakovatelnost pro duration chování vyšla nejvyšší u explorace ( $r=0.332$ ), horizontální explorace ( $r=0.258$ ) a inaktivity ( $r=0.283$ ), ale všechna čísla se zde nacházela nad hodnotou  $r=0.129$ .

### 6.3.2. Efekt na jednotlivá chování

#### Efekt pohlaví u gekončika nočního

Jak bylo zmíněno výše, z testovaných 47 gekončků bylo 32 samic, 11 samců a 4 neurčení jedinci. Při výpočtu závislostí typů chování a jejich parametrů na pohlaví nám vyšlo jen několik statisticky signifikantních výsledků, a to převážně v chování související s explorací spíše než s lovicími pohyby.

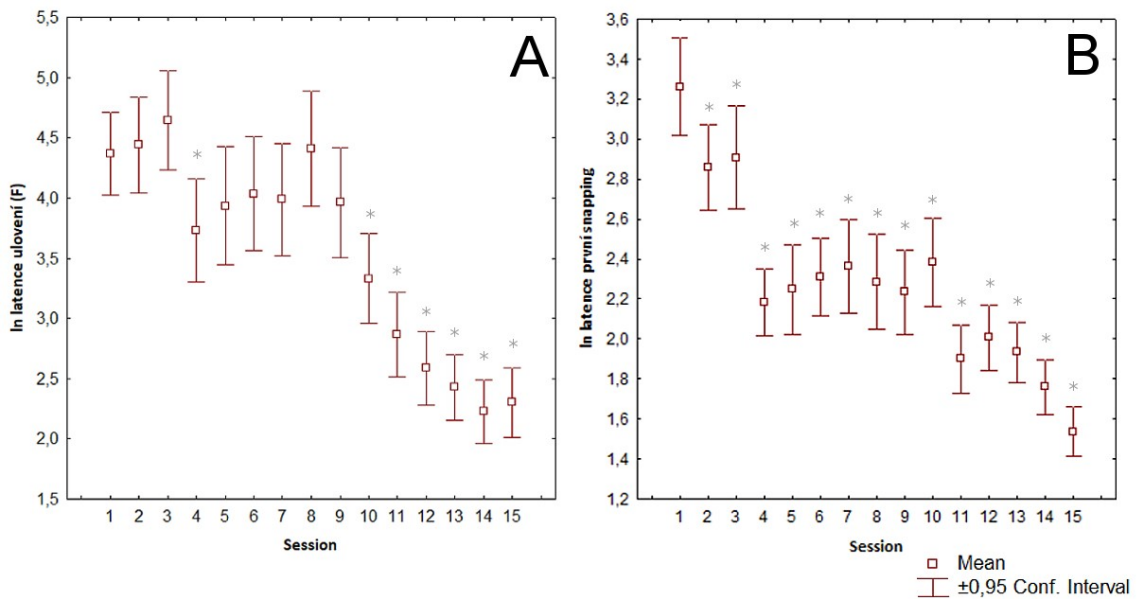
Z hodnot duration vycházela signifikantně pouze horizontální explorace ( $F_{(1,34)} = 10.4693$ ,  $p = 0.0027$ ) a inaktivita ( $F_{(1,41)} = 4.25976$ ,  $p = 0.0454$ ). U první zaznamenané latence vycházela chování binokulární fixace ( $F_{(1,41)} = 4.7423$ ,  $p = 0.0352$ ), awareness ( $F_{(1,41)} = 6.9765$ ,  $p = 0.0116$ ) a horizontální explorace ( $F_{(1,34)} = 4.89413$ ,  $p = 0.0338$ ). Úspěšná latence neměla žádné signifikantní hodnoty.

Samci se zdáli více a dříve horizontálně explorovat stěny svého domovského výběhu než samice. Naproti tomu samice déle setrvaly neaktivní, ale dříve binokulární fixovaly svou kořist. Rovněž se o dříve začaly po kořisti rozhlížet.

Pro malý či nezjištěný vliv pohlaví v studované skupině na jejich lovicí chování byl model zredukován a počítalo se dále bez efektu pohlaví na chování.

### **Efekt počtu celkových opakování u gekončků**

Můžeme pozorovat značný vliv opakování pokusu (session) na latenci ulovení (FINAL) ( $F_{(1,2054)} = 24.64$ ,  $p < 0,001$ ) a latenci prvního snappingu ( $F_{(1,1749)} = 26.8154$ ,  $p < 0,001$ ) u gekončků (Obr. 24). Hodnoty vychází signifikantně a celkově sledují sestupnou tendenci k rychlejšímu ulovení kořisti, která je někde více a někde méně skoková. Hodnota Ulovení a Ulovení FINAL sledují podobnou trajektorii, a proto byla vybrána jen tato, aby reprezentovala celkový průběh ulovení mezi opakováními. Doba prvního snappingu se velice změnila po prvních několika dnech a poté se stále zkracovala.

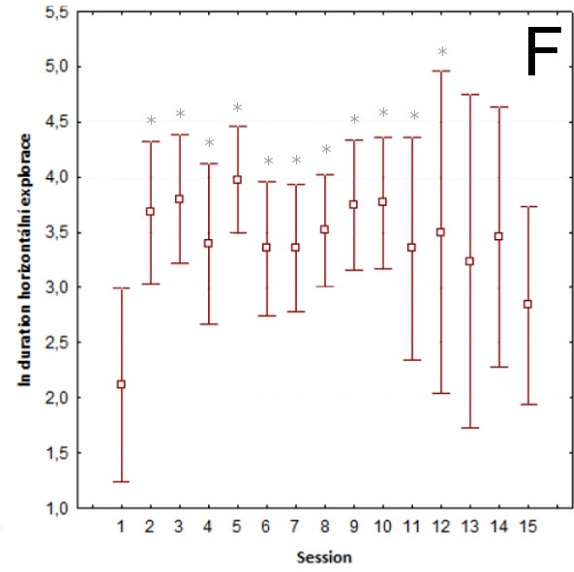
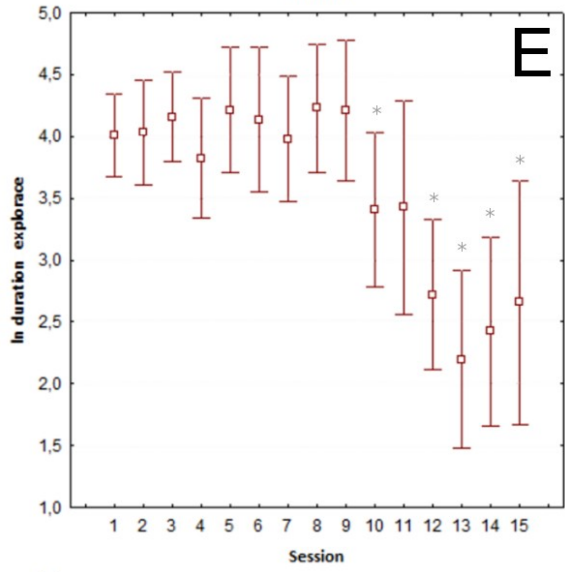
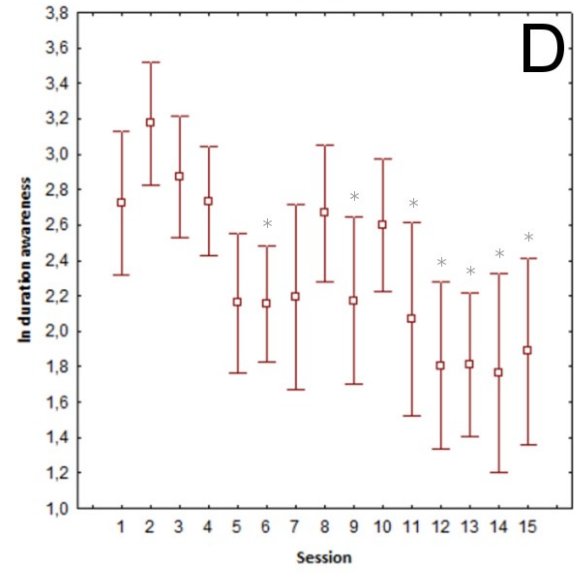
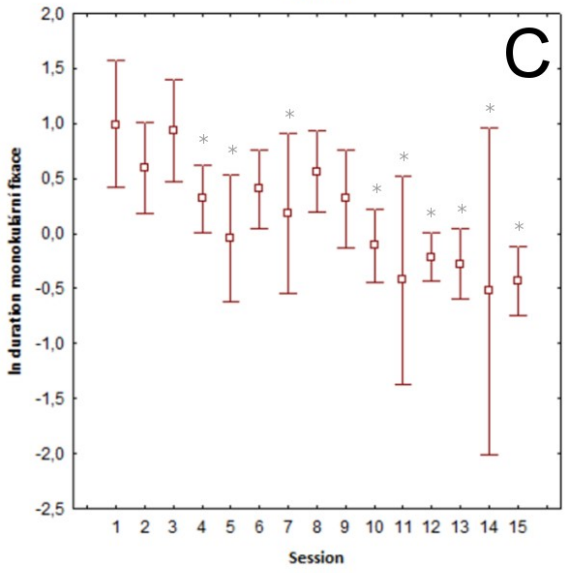
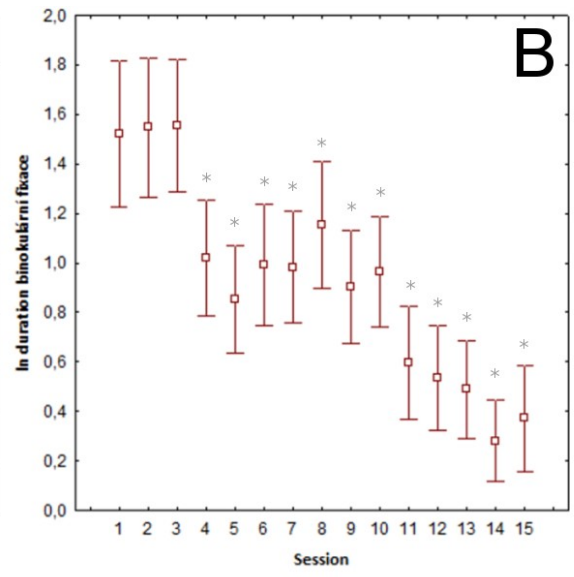
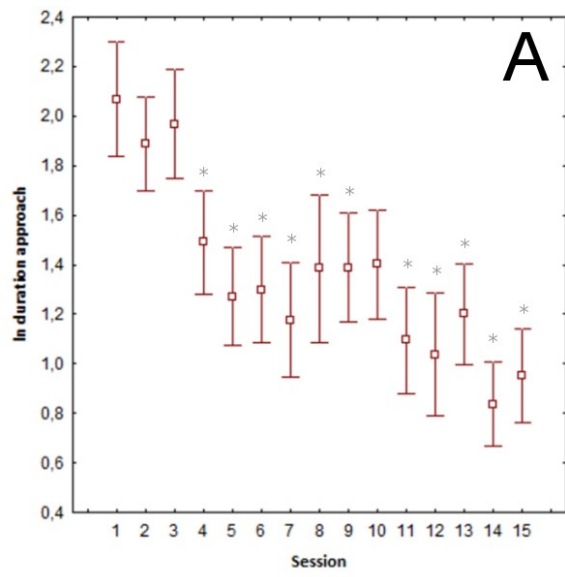


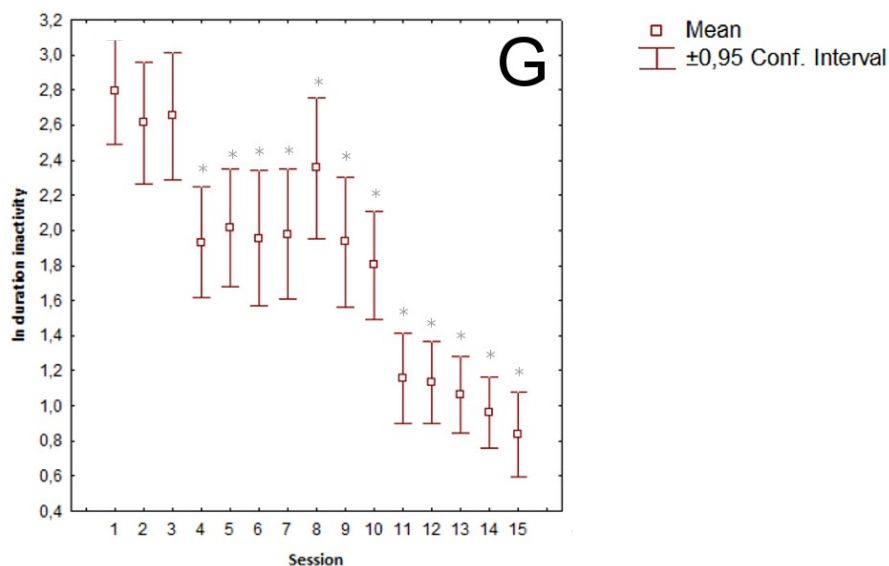
**Obr. 24)** Graf závislosti latence ulovení FINAL a latence prvního snappingu na počtu opakování pokusu (session) u gekončičků nočních. Graf (A) zobrazuje latenci ulovení FINAL a (B) latenci prvního snappingu. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Data byla porovnáována podle prvního opakování. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim session, random = \sim 1 | ID)$ .

Můžeme najít také významný vliv opakování pokusů na duration chování u gekončičků. Kromě horizontální explorace všechny výsledky vychází signifikantní a mezi dny pokusů se postupně mění. Výsledky můžeme vidět na obrázku č. 25 a tabulce 6.

Pro grafy s duration approach, binokulární fixace, monokulární fixace, awareness, explorace i inaktivity můžeme vidět postupný pokles trvání jednotlivých chování. Některé jsou více postupné, jiné se mění daleko více skokově. Každopádně tendence směřuje ke zkracování doby chování, což odpovídá i kratší době celkových záběrů z důvodu tendence dřívějšího ulovení kořisti zobrazené na grafu výše. Na horizontální exploraci nemělo opakování pokusu signifikantní vliv, ale lze si povšimnout velké změny mezi prvním a druhým opakováním, kdy první den gekončičci výrazně méně prozkoumávaly stěny svých krabiček.







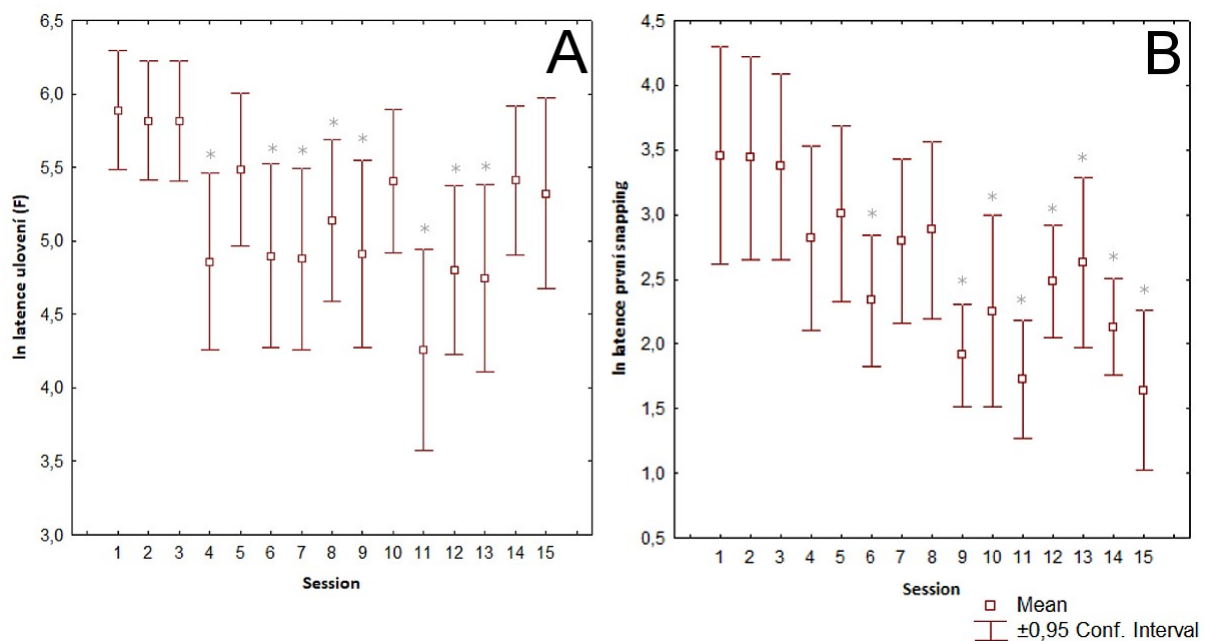
**Obr. 25)** Grafy závislosti duration chování na počtu opakování pokusu (session) u gekončků nočních. Graf (A) zobrazuje approach, (B) binokulární fixaci, (C) monokulární fixace, (D) awareness, (E) exploraci, (F) horizontální exploraci a graf (G) inaktivitu. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim session, random = \sim 1 | ID)$ .

**Tab.6)** Hodnoty pro závislost typů chování a jejich parametrů na opakování pokusu u gekončků nočních. V modelu jsou druhé až patnácté opakování experimentu srovnávané vůči prvnímu pokusu. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

Parametr:	Chování:	F-value	DF	p-value
Duration	Approach	12.9008	1470	<0.001
	Binokulární fixace	15.23541	1767	<0.001
	Monokulární fixace	3.670048	167	<0.001
	Awareness	4.7174	544	<0.001
	Explorace	7.0256	576	<0.001
	Horizontální explorace	1.3813	191	0.1653
	Inaktivita	22.81785	1870	<0.001

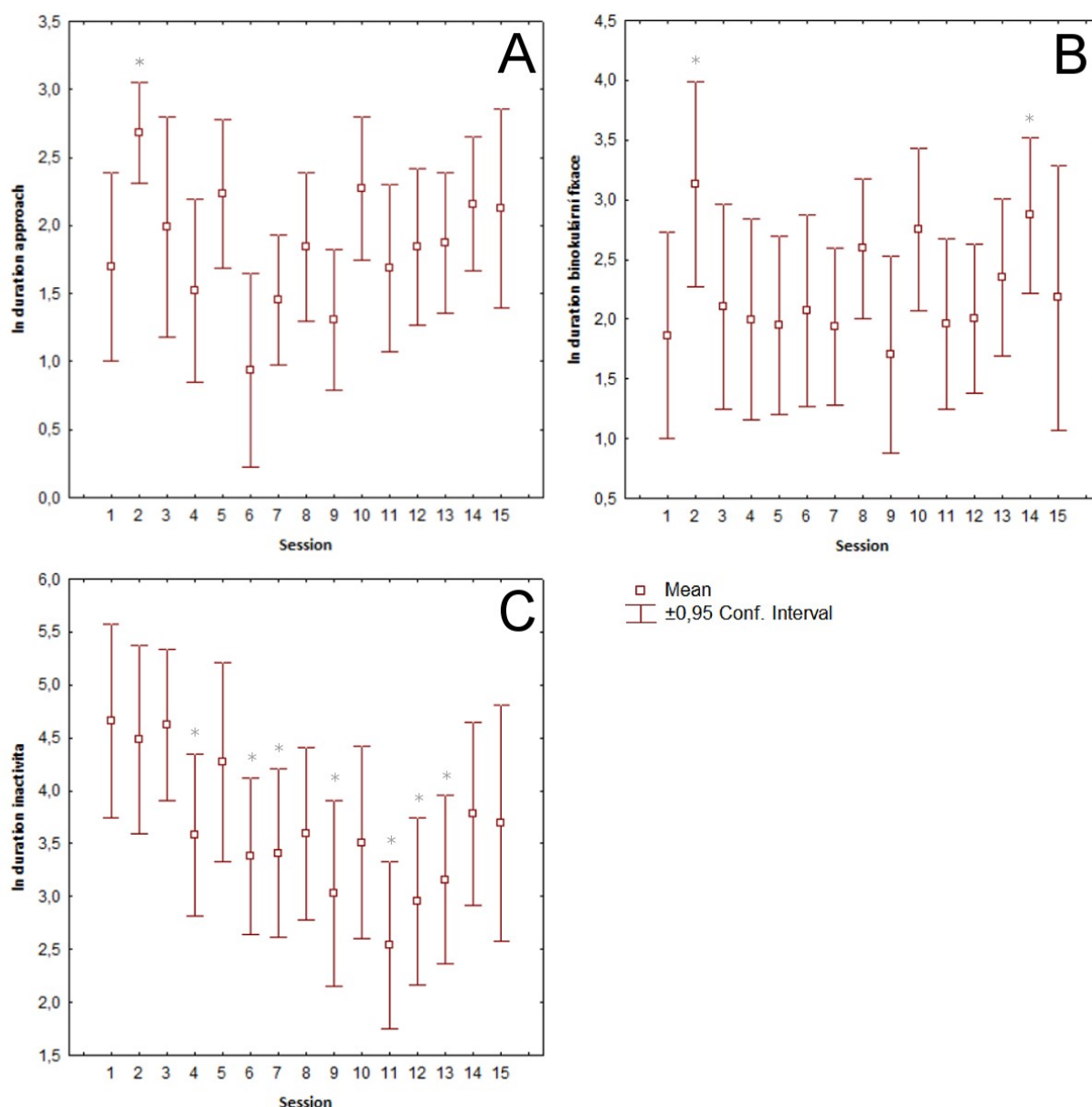
## Efekt počtu celkových opakování u žab

Celkový počet opakování pokusu měl vliv i na chování u žab. Hodnota ulovení (FINAL) se v průběhu pokusu rovněž zkrátila (Obr. 26A), ale není zde vidět podobně výrazná sestupná tendence, jako je tomu u gekončíků ( $F_{(1,558)} = 4.2052$ ,  $p < 0.001$ ). Hodnoty jsou více skokově odlišené. První tři latence ulovení jsou si velice podobné a teprve poté dochází k větším změnám. U latence prvního snappingu ( $F_{(1,274)} = 4.72619$ ,  $p < 0.001$ ) je tendence více sestupná (Obr. 27B) a její nepoměr s konečným ulovením může zobrazovat celkovou úspěšnost lovu.



**Obr. 26)** Graf závislosti latence ulovení FINAL a latence prvního snappingu na počtu opakování pokusu (session) u žab. Graf (A) znázorňuje latenci ulovení FINAL a (B) latenci prvního snappingu. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 \leftarrow lme(\ln\_value \sim session, random = \sim 1 | ID)$ .

Efekt opakování je méně prokazatelný u hodnot duration chování u žab, kde většina hodnot vychází nesignifikantně. Chování se signifikantní hodnotou pod 0.05 se nezdají následovat podobnou sestupnou tendenci, jako chování u gekončků (Obr. 27, Tab. 7). Hodnoty approach se mění velice skokově obzvláště na začátku pokusu. Binokulární fixace má velký rozdíl mezi prvním a druhým dnem pokusu, ale poté se většina hodnot neliší signifikantně od prvního opakování. U hodnoty inaktivity je vidět sestupný fenomén, který se ale na konci mírně zvedá na delší čas strávený neaktivní.



**Obr. 27)** Grafy závislosti duration chování na počtu opakování pokusu (session) u žab. Graf (A) zobrazuje approach, (B) binokulární fixaci a (C) inaktivitu. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 \leftarrow \text{lme}(\ln\_value \sim \text{session}, \text{random} = \sim 1 | ID)$ .

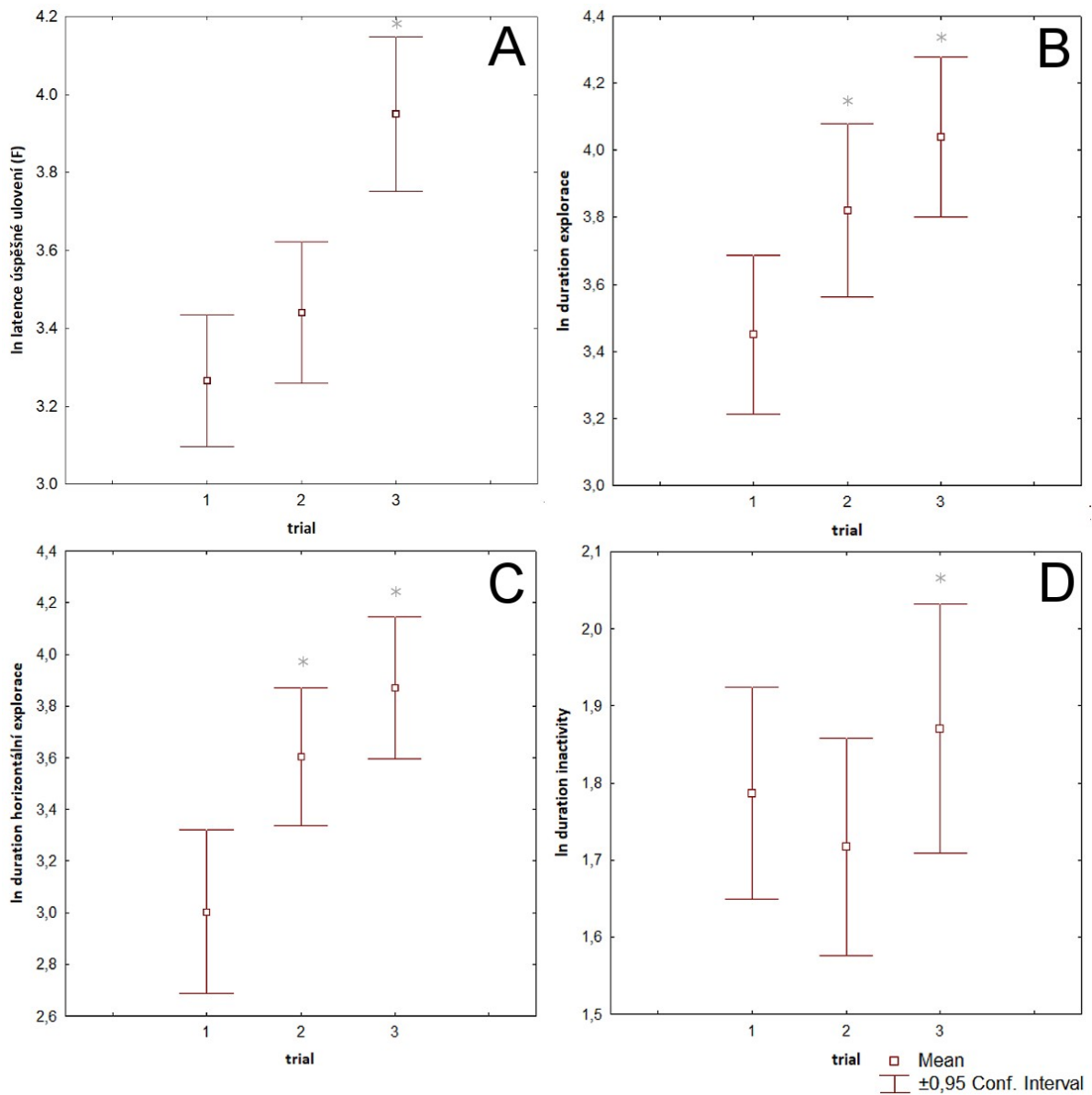
**Tab. 7)** Hodnoty pro závislost typů chování a jejich parametrů na opakování pokusu u žab. V modelu jsou druhé až patnácté opakování experimentu srovnávané vůči prvnímu pokusu. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

<b>Parametr:</b>	<b>Chování:</b>	<b>F-value</b>	<b>DF</b>	<b>p-value</b>
Duration	Approach	2.81171	202	7e-04
	Binokulární fixace	1.75477	249	0.046
	Monokulární fixace	0.544098	17	0.8467
	Awareness	1.4668	172	0.1281
	Explorace	0.88491	152	0.5764
	Horizontální explorace	0.66724	73	0.7982
	Inaktivita	3.06727	338	2e-04

### **Efekt pořadí cvrčka u gekončků**

Každý den experimentu byli gekončkům i žábám vhazováni 3 cvrčci, další pouze pokud ulovili toho předchozího. Efekt pořadí cvrčka se ale zdá v našich pokusech ovlivňovat signifikantně pouze některá chování, často ta, která nejsou přímo spojená s lovem.

U gekončků můžeme vidět vliv na rychlost ulovení FINAL, explorace, horizontální explorace a inaktivity. Ulovení se zdálo postupně zpomalovat s pořadím cvrčků. Explorace a horizontální explorace prodlužovala trvání svého chování s pořadím a inaktivita byla nejvyšší u třetího cvrčka, poté u prvního a nejnižší byla u druhého (Obr. 28, Tab. 8).

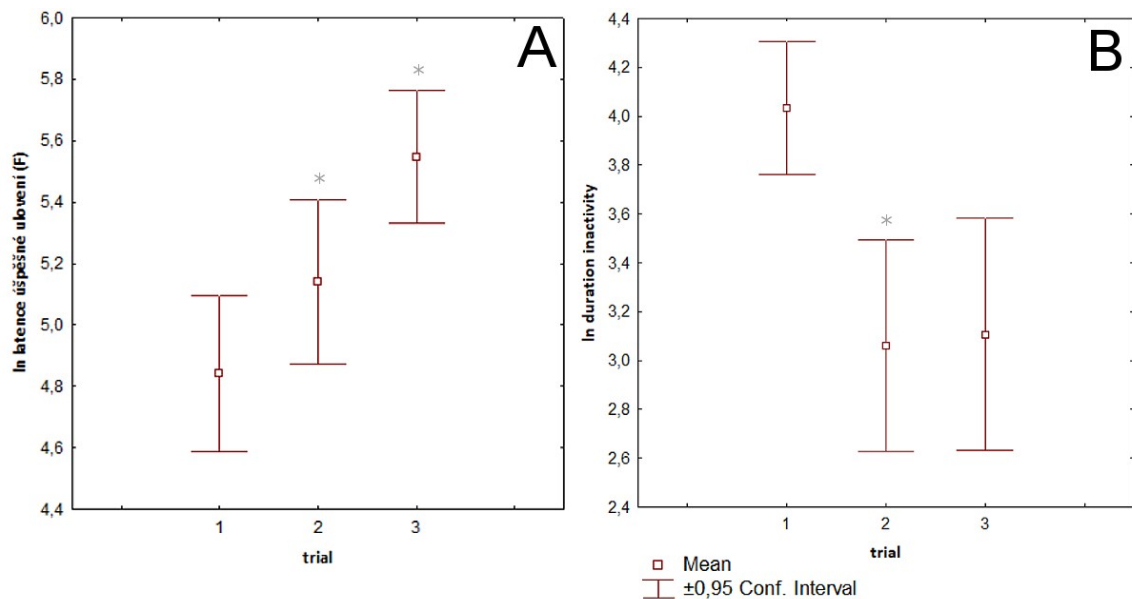


**Obr. 28)** Grafy závislosti latence a duration chování na pořadí cvrčka (trial) u gekončků nočních. Graf (A) zobrazuje latence ulovení FINAL, (B) duration explore, (C) duration horizontální explore a (D) duration inactivity. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim trial, random = \sim 1 | ID)$ .

**Tab. 8)** Hodnoty pro závislost typů chování a jejich parametrů na pořadí cvrčka u gekončků nočních. V modelu jsou hodnoty druhého a třetího cvrčka srovnávané vůči prvnímu cvrčkovi. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

Parametr:	Chování:	F-value	DF	p-value
Duration	Approach	1.5551	1482	0.2115
	Binokulární fixace	1.10039	1779	0.333
	Monokulární fixace	0.567987	179	0.5677
	Awareness	0.1016	556	0.9034
	Explorace	11.4481	588	<0.001
	Horizontální explorace	11.3216	203	<0.001
	Inaktivita	4.3386	1882	0.0132
Latence, první	Snapping	2.3624	1761	0.0945
	Ulovení FINAL	18.806	2066	<0.001

Vliv pořadí cvrčka byl vidět ještě méně v pokusech se žábami. Signifikantní výsledky nám vycházely pouze u hodnot ulovení FINAL ( $F_{(1,570)} = 11.5527$ ,  $p < 0.001$ ) a duration inaktivity ( $F_{(1,285)} = 5.086$ ,  $p = 0.0072$ ). Jako u gekončků se zdá doba ulovení prodlužovat s každým dalším cvrčkem, naproti tomu celkové trvání inaktivity se zkrátilo po prvním cvrčkovi (Obr. 29).



**Obr. 29)** Grafy závislosti duration chování na pořadí cvrčka (trial) u žab. Graf (A) zobrazuje latence ulovení FINAL a (B) duration inaktivity. Symboly (\*) značí statistickou průkaznost odlišnosti hodnot. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim trial, random = \sim 1 | ID)$ .

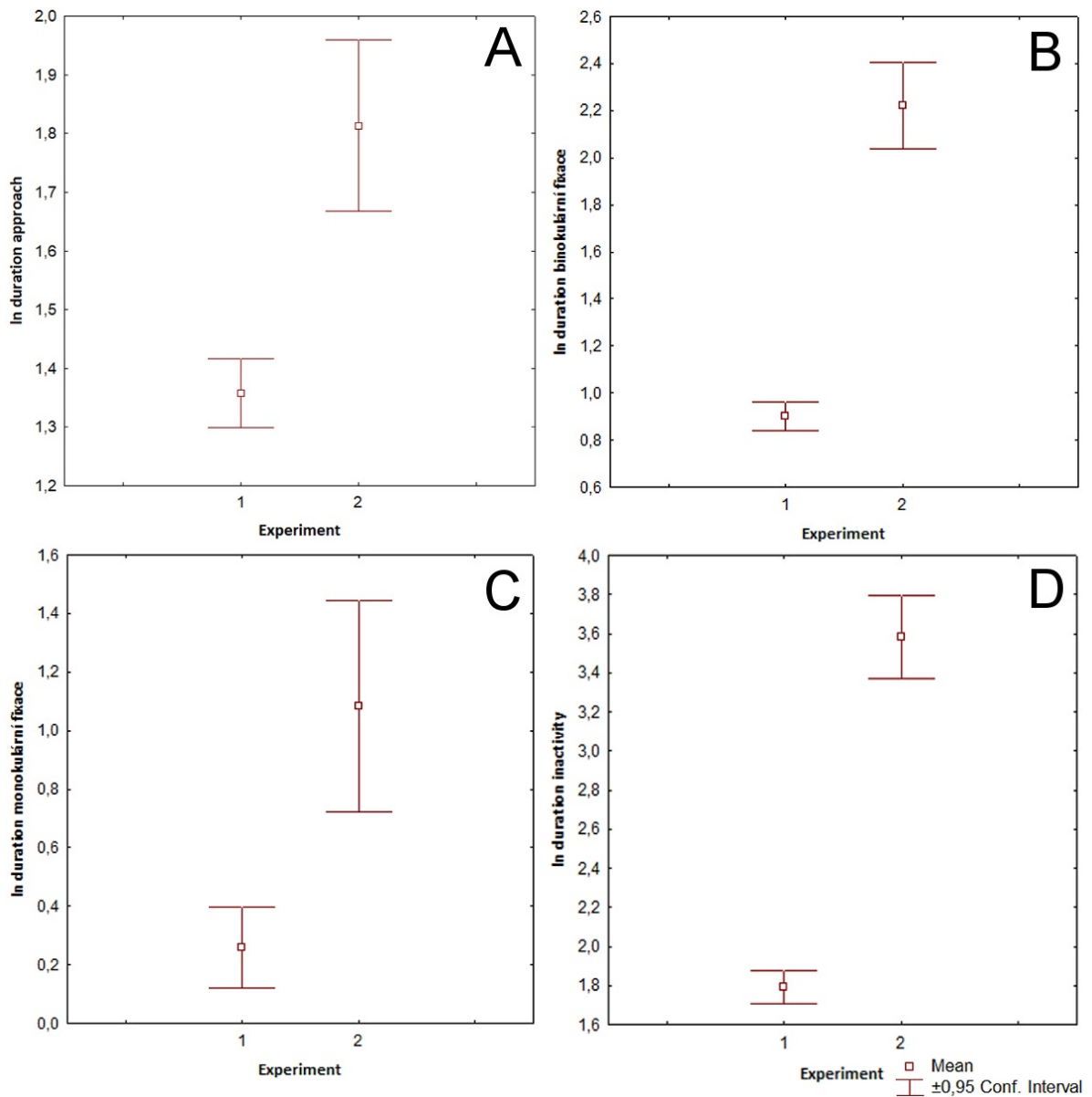
### Efekt druhu a efekt třídy

Pro experiment se žábami byly použity 3 druhy žab, dvě ropuchy a jeden druh z čeledi Microhylidae. V našich experimentech se pro jednotlivá chování neprokázal efekt druhu jako signifikantní, a proto ostatní výpočty probíhaly v podobě redukovaného modelu bez tohoto parametru.

Efekt třídy modelového druhu poté poměřoval rozdíly mezi gekončíky a žábami a u většiny hodnot se signifikantně odlišoval, často právě v chování spojeného s lovem kořisti.

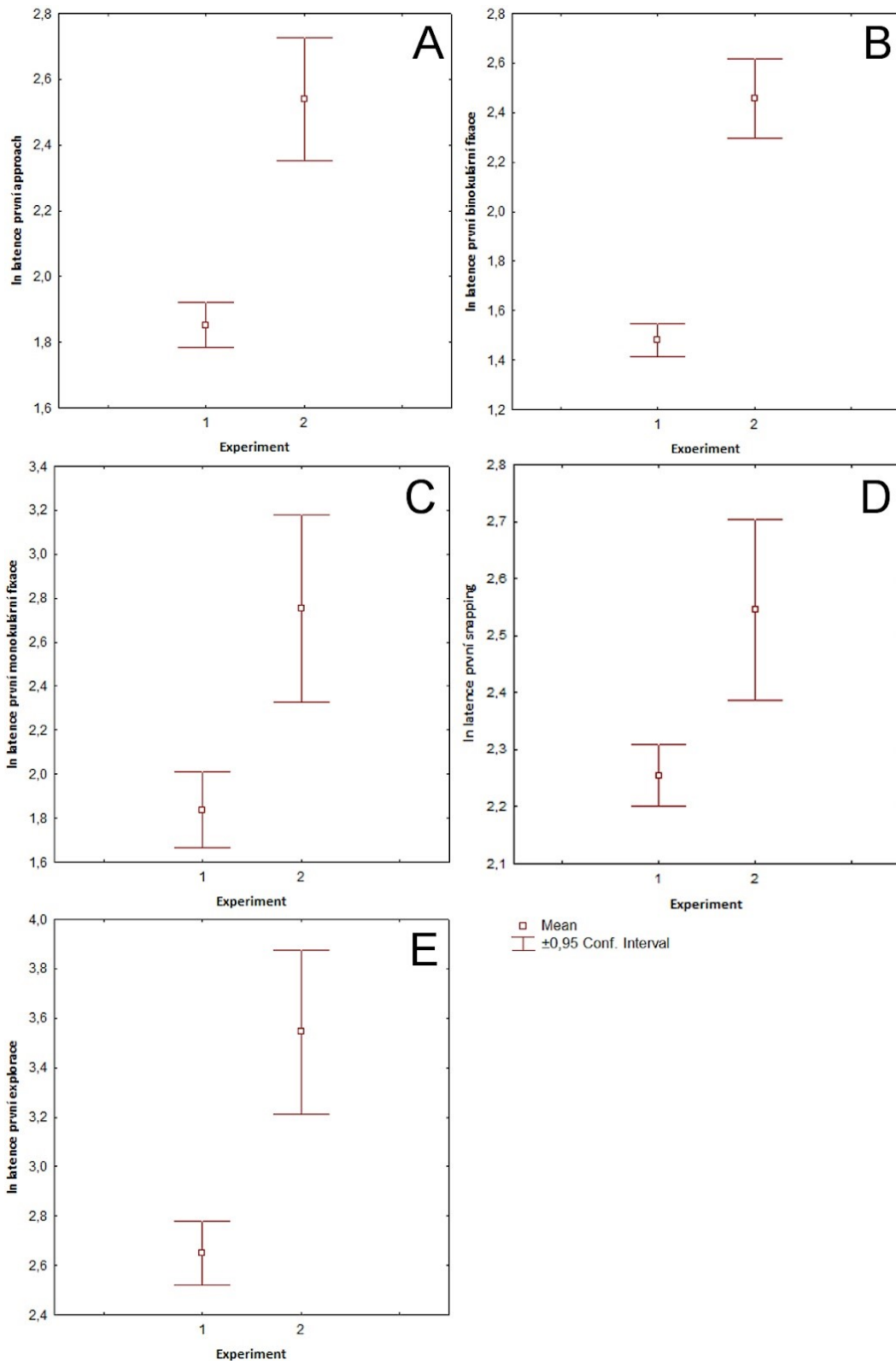
Duration pohybů se lišila pro chování: approach, binokulární fixace, monokulární fixace a inaktivitu. Ve všech případech se trvání jednotlivých chování prodloužila v pokusech se žábami v porovnání proti gekončikům (Obr. 30, Tab. 9).





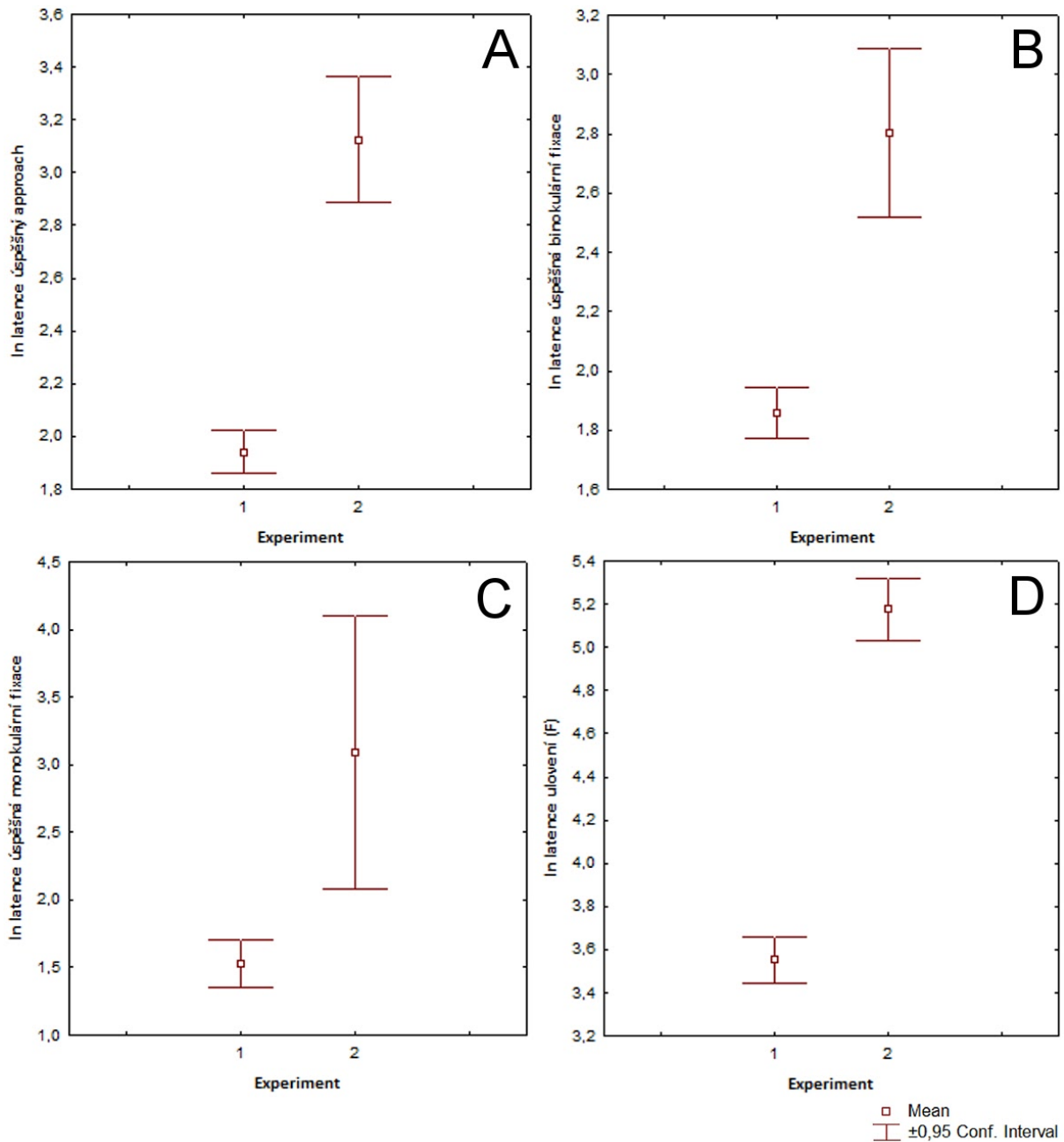
**Obr. 30)** Grafy závislosti duration chování na třídě živočicha. (1) patří gekončíkům, (2) žábám. Graf (A) zobrazuje duration approach, (B) binokulární fixace, (C) monokulární fixace a (D) inaktivitě. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim \text{experiment}, \text{random} = \sim 1 | ID)$ .

Podobný trend můžeme vidět i u hodnot latence prvního zaznamenaného chování u gekončíků a žab. Chováními se významně odlišují jsou: approach, binokulární fixace, monokulární fixace, snapping a exploração. U žab tedy obecně začínala všechna tato chování později jak u gekončíků (Obr. 31, Tab. 9).



**Obr. 31** Grafy závislosti latence prvního zaznamenaného chování na třídě živočicha. (1) patří gekončikům, (2) žábám. Graf (A) zobrazuje latenci prvního approach, (B) binokulární fixace, (C) monokulární fixace, (D) snappingu a (E) explorační. Výpočet: `m1<-lme(ln_value~experiment, random=~1|ID)`.

Rovněž u latence úspěšného chování, které vedlo přímo k ulovení kořisti, můžeme vidět signifikantní rozdíly u approach, binokulární a monokulární fixace a latence ulovení FINAL (Obr. 32, Tab. 9). U žab se celkový úspěšný lov i ulovení děl později jak u gekončičků.



**Obr. 32)** Grafy latence úspěšného chování vedoucího k ulovení v závislosti na třídě živočicha. (1) patří gekončičkům, (2) žábám. Graf (A) zobrazuje latenci úspěšného approach, (B) binokulární fixace, (C) monokulární fixace a (D) latence ulovení FINAL. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim experiment, random = \sim 1 | ID)$ .

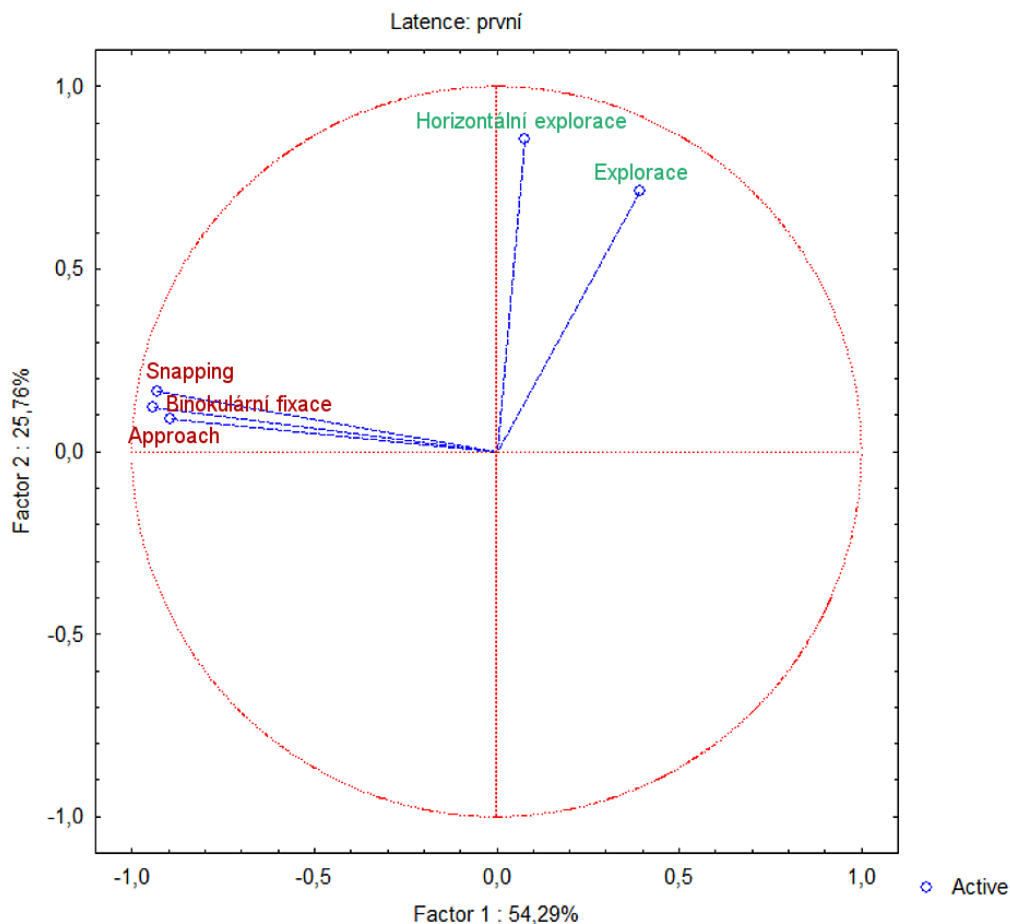
**Tab. 9)** Hodnoty pro závislost typů chování a jejich parametrů na třídě pokusného zvířete. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

<b>Parametr:</b>	<b>Chování:</b>	<b>F-value</b>	<b>DF</b>	<b>p-value</b>
Duration	Approach	12.9987	58	6e-04
	Binokulární fixace	64.9467	58	<0.001
	Monokulární fixace	17.14373	58	1e-04
	Awareness	2.1103	58	0.1517
	Explorace	1.3607	58	0.2482
	Horizontální explorace	2.1353	51	0.1501
	Inaktivita	41.2728	58	<0.001
Latence, první	Approach	18.7622	58	1e-04
	Binokulární fixace	26.4146	58	<0.001
	Monokulární fixace	12.0626	58	0.001
	Awareness	1.5863	58	0.2129
	Snapping	4.891	58	0.031
	Explorace	10.7295	58	0.0018
	Horizontální explorace	0.14283	51	0.7071
Latence, úspěšná	Approach	39.6076	57	<0.001
	Binokulární fixace	16.8608	57	1e-04
	Monokulární fixace	18.47773	54	1e-04
	Ulovení FINAL	277.5519	2639	<0.001

### 6.3.3. PCA analýza

Analýza hlavních komponent (PCA) latencí prvních zaznamenaných chování u gekončků i žab ukazuje rozdělení chování do lovicího a nelovicího kontextu. U gekončků osa PC1 vysvětluje 54.29% celkové variability chování a nejvíce koreluje s lovicími pohyby (approach, binokulární fixace, snapping) oproti nelovicím pohybům (horizontální explorace a explorace) (Obr. 33, Tab. 10). Podobné je to i u žab, kde osa PC1 vysvětluje 51.4% celkové variability a opět rozděluje chování na lovicí a nelovicí. Osa PC2 vysvětlující 17.30% variability nám dále rozděluje chování approach a binokulární fixace od ostatních chování (Obr. 34, Tab. 11). Tato chování se často vyskytují v těsné blízkosti u samotného lovu.

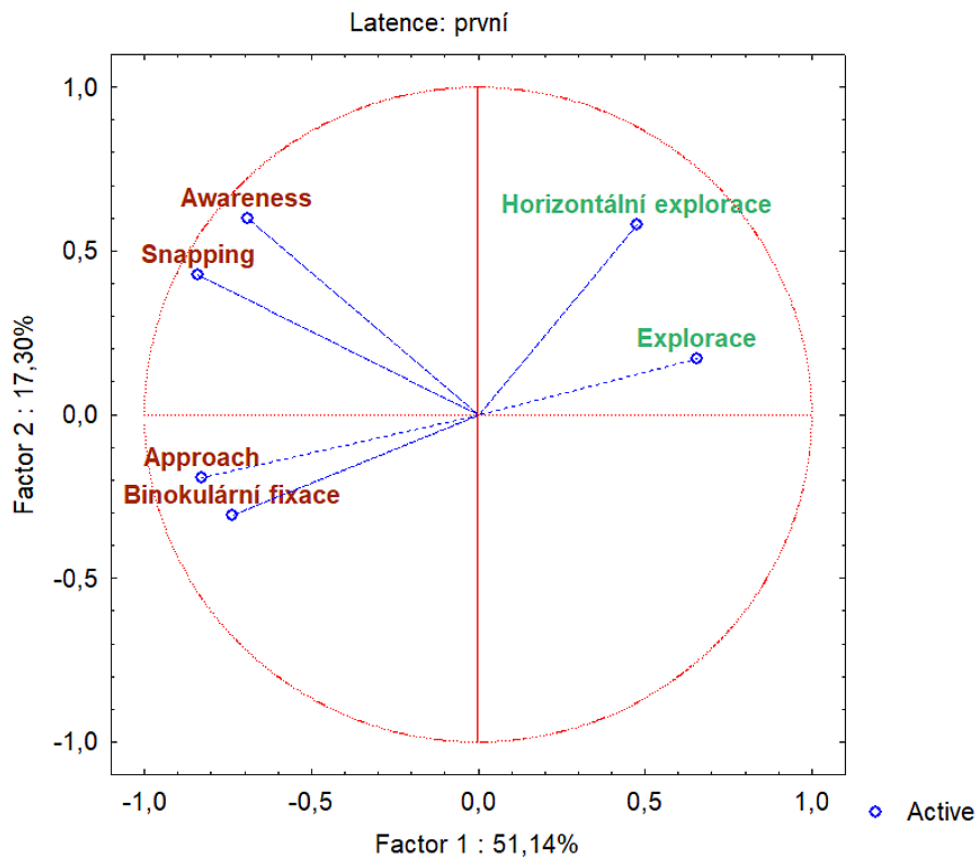
Monokulární fixace byla z modelů vyjmuta, protože se objevovala v malém množství a narušovala tak analýzu.



**Obr. 33)** PCA analýza první latence prvků chování v lovicím pokusu gekončků nočních. Chování spojená s lovem jsou červeným písmem, nelovicí chování zeleným.

**Tab. 10)** Hodnoty Eigenvalue pro PCA analýzu chování v lovicím pokusu gekončků nočních.

	<b>Eigenvalue</b>	<b>% Total variance</b>	<b>Cumulative Eigenvalue</b>	<b>Cumulative %</b>
Factor 1	2.714378	54.28756	2.714378	54.2876
Factor 2	1.288198	25.76395	4.002576	80.0515
Factor 3	0.614412	12.28823	4.616987	92.3397
Factor 4	0.270345	5.40690	4.887332	97.7466
Factor 5	0.112668	2.25335	5.000000	100.0000



**Obr. 34)** PCA analýza první latence prvků chování v lovicím pokusu žab. Chování spojená s lovem jsou červeným písmem, nelovící chování zeleným.

**Tab. 11)** Hodnoty Eigenvalue pro PCA analýzu chování v lovicím pokusu žab.

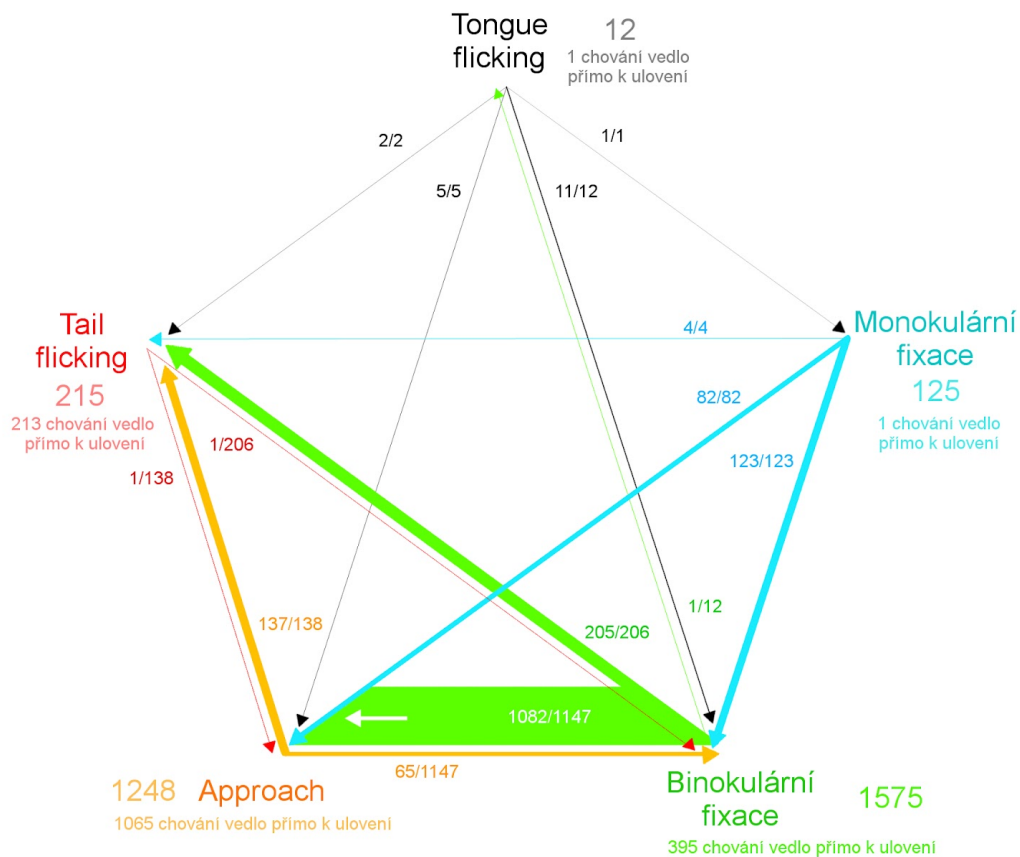
	<b>Eigenvalue</b>	<b>% Total variance</b>	<b>Cumulative Eigenvalue</b>	<b>Cumulative %</b>
Factor 1	3.068269	51.13781	3.068269	51.1378
Factor 2	1.037790	17.29651	4.106059	68.4343
Factor 3	0.813737	13.56228	4.919796	81.9966
Factor 4	0.653703	10.89504	5.573499	92.8916
Factor 5	0.276661	4.61102	5.850160	97.5027
Factor 6	0.149840	2.49733	6.000000	100.0000

#### 6.3.4. Vzorec chování při lovu

První podoba výpočtu vzorce chování při lovu se zajímala pouze o to, které chování se odehrálo před kterým, ale neodhaluje přímou sekvenci chování. Do lovicích chování u gekončků patřilo: approach, binokulární fixace, monokulární fixace, tail vibrating a tongue flicking. U žab tam patřilo pouze: approach, binokulární a monokulární fixace. Jelikož výpočet zjišťoval pouze které chování se událo před kterým, není v první dvojici výsledných obrázků zahrnuto ulovení jako vlastní chování, protože všechna tato chování se odehrála před ním. Počítalo se s hodnotami latence úspěšného lovicího chování, tedy pouze s těmi které doopravdy vedly k ulovení kořisti.

Výsledky pro gekončika nočního můžeme vidět na obrázku č. 35. Gekončík má lovicí chování rozšířené o sbírání olfaktorické informace způsobem tongue flicking, které se ale v pokusech objevovalo jen zřídka, a ještě méně se vyskytovalo v návaznosti na samotné lovení. Když už bylo přítomné, navazovalo většinou na další chování, pouze v jednom případě následovalo jiné chování (binokulární fixaci) a pouze jednou vedlo k samotnému ulovení. Monokulární fixace se také nevyskytovala v tak velkých číslech, jako tomu bylo u approach a binokulární fixace, ale už byla daleko častější jak tongue flicking. Ve většině případů svého výskytu monokulární fixace začínala lovicí chování a v žádném z případů nenavazovala sama na jiné předchozí lovicí chování. Binokulární fixace byla nejčastějším chováním, které s převahou pokračovalo dále k approach, nebo v menší míře k tail flicking. Approach bylo druhé nejzastoupenější chování a nejčastěji vedlo k samotnému ulovení, nebo předcházelo tail flicking

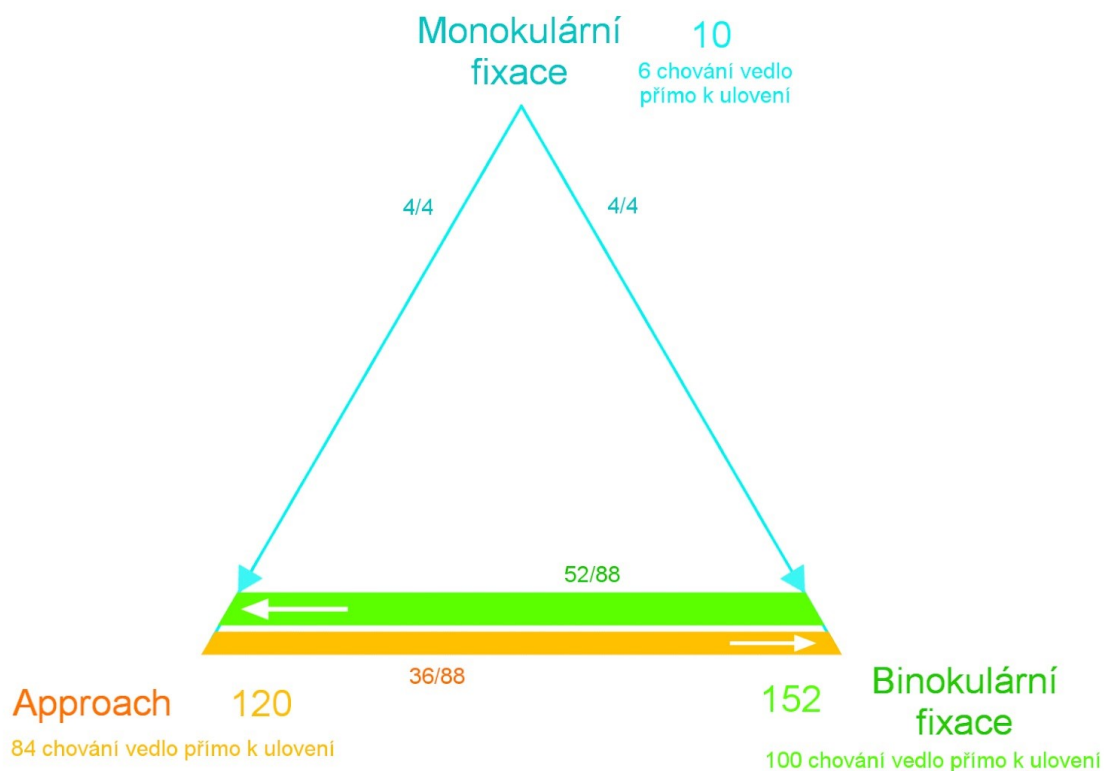
a v menší míře binokulární fixaci. Poslední z lovicích chování gekončíka je tail flicking, který je podobně jako tongue flicking specifickým chováním pro plazy. Procentuálně nejčastěji vedlo k samotnému ulovení a pouze ve dvou případech předcházelo chování jiné, což odpovídá charakteristice tohoto chování.



**Obr. 35)** Grafické znázornění lovicích chování gekončíka nočního s důrazem na posloupnost jednotlivých prvků chování. Velké číslo napsané u každého chování uvádí celkový počet chování, které bylo součástí sekvence vedoucí k úspěšnému ulovení. Menší čísla u každé z šipek v podobě x/y ukazuje: (x) hodnotu kolikrát se událo jedno chování před druhým po směru šipek, (y) hodnotu kolikrát se udála obě chování v jedné sekvenci. Šířka jednotlivých šipek je přímo úměrná počtu případů.

Obrázek 36 nám ukazuje výsledky pro lov u žab. Monokulární fixace byla málo častá, ale v každém případě začínala lovicí pohyby a v 6 případech vedla i přímo k ulovení. Binokulární fixace a approach byli daleko více zastoupenější. Binokulární fixace častěji směřovala k approach, ale v poměrně velkém zastoupení docházelo i k opačné sekvenci. Často docházelo k ulovení z obou těchto chování.



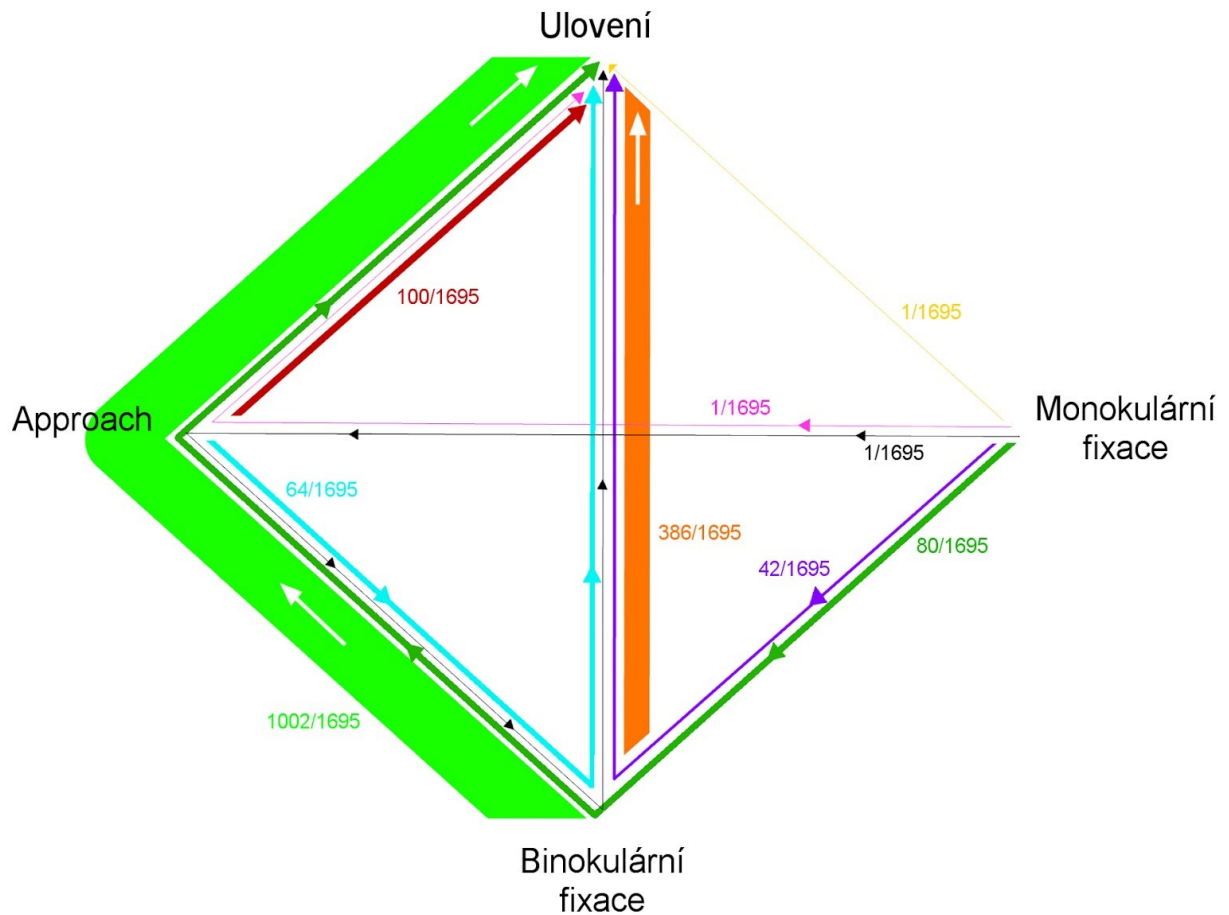


**Obr. 36)** Grafické znázornění lovicích chování žab s důrazem na posloupnost jednotlivých prvků chování. Velké číslo napsané u každého chování uvádí celkový počet chování, které bylo součástí sekvence vedoucí k úspěšnému ulovení. Menší čísla u každé z šipek v podobě x/y ukazují: (x) hodnotu kolikrát se událo jedno chování před druhým po směru šipek, (y) hodnotu kolikrát se udála obě chování v jedné sekvenci. Šířka jednotlivých šipek je přímo úměrná počtu případů.

Druhá podoba výpočtu vzorce chování už nám ukazuje přímé sekvence chování, které vedly k úspěšnému ulovení. Z lovicích chování je v obou případech zahrnuto pouze approach, binokulární a monokulární fixace a nakonec ulovení. Lépe se tak dají porovnávat chování mezi gekončíky a žábami.

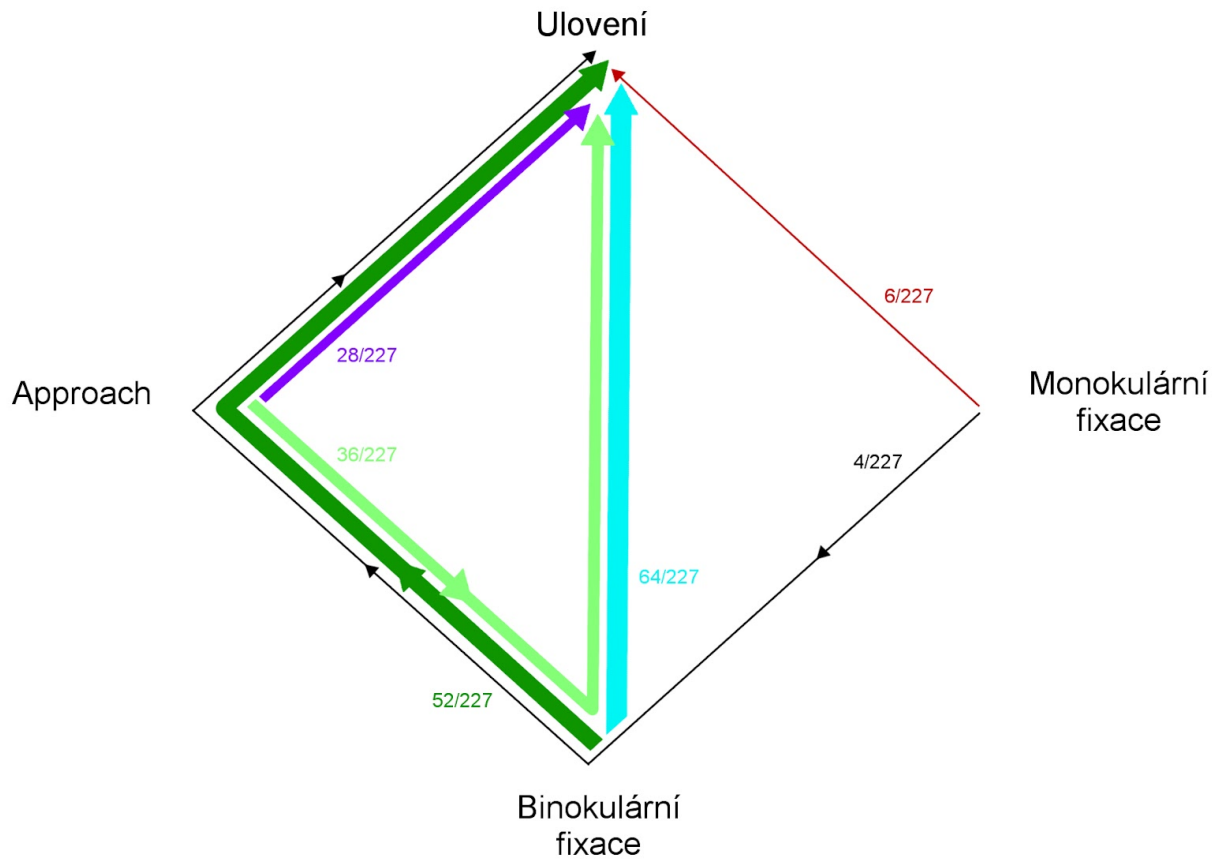
Z obrázku č. 37 můžeme vidět, že u gekončíků s převahou nejčastější sekvencí lovu byla kombinace: binokulární fixace - approach - ulovení, která se vyskytovala v 1002 případech z celkových 1695 počtu úspěšných lovů. Druhou nejčastější sekvencí bylo přímé ulovení z binofixace (386/1695), následováno přímým ulovením z approach (100/1695). Poměrně častá (80/1695) byla také sekvence: monokulární fixace - binokulární fixace - approach - ulovení.

Jedná se o nejvíce zastoupenou sekvenci, která obsahuje všechny typy chování. Jediná další sekvence zahrnující všechna chování: monokulární fixace - approach - binokulární fixace - ulovení se odehrála pouze jednou. K ulovení také došlo 20krát bez předchozích lovicích pohybů.



**Obr. 37)** Grafické zobrazení sekvencí lovicích chování u gekončíka nočního. Každá barva označuje jinou sekvenci chování. Číslo u každé ze šipek ukazuje početnost sekvence na celkovém počtu úspěšných lovů kořisti. Šířka čar přímo koreluje s početností sekvence.

Sekvence lovicích chování u žab můžeme vidět na obrázku 38. Nejčastější zaznamenanou kombinací chování byla binokulární fixace, která vedla přímo k ulovení bez dalších mezikroků (64/227), ale sekvence binokulární fixace - approach - ulovení následovala blízko za ní (52/227). I sekvence approach - binokulární fixace - ulovení (36/227) a přímé ulovení z approach (28/227) byly zastoupené. Jediná sekvence, která měla zastoupené všechny typy chování, byla: monokulární fixace - binokulární fixace - approach - ulovení, která se odehrála pouze čtyřikrát a tedy nejméně ze všech sekvencí. 37 ulovení proběhlo bez jakýchkoliv předchozích lovicích pohybů.



**Obr. 38)** Grafické zobrazení sekvencí lovicích chování u žab. Každá barva označuje jinou sekvenci chování. Číslo u každé ze šipek ukazuje početnost sekvence na celkovém počtu úspěšných lovů kořisti. Šířka čar přímo koreluje s početností sekvence.

## 6.4. Diskuze

Některé typy chování se odehrávaly tak vzácně, že s nimi nebylo možné počítat, nebo nám nedávaly žádné signifikantní informace. K takovým chováním patřilo burrowing a grooming u žab a digestion a tongue flicking u gekončků. Hlavně malý výskyt tongue flicking u gekončků byl zajímavý, jelikož gekončci by se měli orientovat jak vizuálně, tak olfaktoricky za pomoci tohoto pohybu (Deperno et al., 1996; Abbate et al., 2019). Malé zapojení jazyka při lovu naznačuje, že se při našich pokusech orientovali převážně vizuálními stimuly kořisti. Je možné, že je to důsledek držení gekončků v zajetí nebo habituace. Cooper & Hartdegen (2000) ve své práci ohledně olfaktorického vnímání u scinků našli podobné ubývání tongue flicking s časem pokusu, výraznější pro skupinu prezentovanou s falešnými nejedkými stimuly. Ale i v kontrolní skupině s opravdovou kořistí se počet tongue flicking zmenšil. Olfaktorické vnímání nemusí být spojené jen s hledáním kořisti, ale také při vnímání feromonů při sociálních interakcích, prozkoumávání teritoria a možné identifikaci blízkosti predátora (Cooper, 1994; Halpern, 1992). Pokusy gekončků probíhaly v jejich domácích teráriích, a proto mohli být méně motivováni k aktivnímu prozkoumávání chemických značek svého okolí. Kvůli této nerovnosti byli žáby ve svých arénách nejprve ponechány, aby si zvykly na nové prostředí.

Dále monokulární fixace nebyla příliš častá ani u plazů, ani u obojživelníků, ale rozhodli jsme se ji ponechat, protože se účastní zkoumaného lovicího chování a její častost nebyla tak nízká, jako tomu bylo u ostatních vynechaných chování.

Jedním z nejlépe opakovatelným chováním jak u žab, tak u gekončků, byla latence konečného ulovení FINAL. Latence prvního approach byla opakovatelnější u žab, jak u gekončků, ale stále v poměrně vysokých hodnotách. Latence binokulární fixace byla podobná u obou skupin. Latence úspěšných hodnot nebyly vespolek příliš opakovatelné, pravděpodobně na ně mělo vliv chování nejenom zkoumaného subjektu, ale také kořisti. U duration vycházely opakovatelně hlavně chování, která se netýkají lovení. U žab vycházely poměrně dobře i duration approach a binokulární fixace. Tato vyjmenovaná chování se tak dají používat pro další popis potravního chování při dalších pokusech.

**Efekt pohlaví u gekončika nočního:** V našich pokusech na gekončcích se nepodařilo najít efekt pohlaví na lov gekončika. U gekončků je významný pohlavní dimorfismus ve více aspektech, od velikosti a rychlosti růstu jedinců po mohutnost čelistí (Crews et al., 1998; Kratochvíl & Frynta, 2002). V tomto ohledu může hrát roli mladý věk subadultních gekončků,

u kterých se tyto znaky ještě příliš nerozlišily. Nalezené vlivy se nacházely spíše v kontextu nesouvisějícím s lovicí aktivitou, jakou byla horizontální explorace a inaktivita. Velký vliv také může mít nepoměr v pohlaví mezi studovanými zástupci; samců bylo daleko méně jak samic (11:32).

**Efekt počtu celkových opakování:** Výsledky závislosti lovu na počtu opakování u gekončíka nočního nám ukazují, že většina chování se s dalšími pokusy zkracovala ve své délce trvání a odehrávala se stále dříve a dříve. Samotné ulovení v pokusech nastávalo dříve, jak si gekončící pravděpodobně zvykali na lovicí pokusy a spojovali si podmínky experimentu s přítomností kořisti. Učení u gekončků nočních je prozkoumáno hlavně u mladých zástupců (Amiel et al., 2016; Dayananda & Webb, 2017; Abayarathna & Webb, 2020), u šupinatých ještěřů obecně poté dochází k rozdílům na základě pohlaví (Szabo et al., 2019), které se nám nepotvrdily pravděpodobně kvůli stáří gekončků. Naši gekončící se postupně učili rychleji začínat s aktivitou, rychleji začínali lovit a rychleji dospěli k úspěšnému ulovení.

Menší aktivita na začátku pokusů může být způsobena celkovou novostí podmínek, osvětlení, přesouvání krabiček a dalších stimulů, které způsobovaly, že byli gekončící spíše zamrzlí a neaktivní. Také si mohli spojovat takové podmínky s předchozími pokusy jiné skupiny, které se týkaly reaktivity a při kterých byli ve vlastních teráriích drážděni předměty pro simulaci stimulu predátora. V očekávání takového zacházení se mohli na začátku pokusu držet spíše více obezřetní. Například na duration horizontální explorace, která sice nevychází signifikantně v celém pokusu, protože se dále příliš nemění a nenásleduje ten sestupný trend, se dá poznat, že první den pokusů se gekončící odvažovali k prozkoumávání stran svých krabiček jen velice málo a až při druhém opakování se teprve začali více osmělovat k prozkoumávání. U většiny chování se hodnoty prvních několika opakování podobaly a teprve pak docházelo k významnějším změnám.

U žab je celý tento sestupný trend rovněž přítomný u některých chování, ale v daleko mírnější intenzitě. Například inaktivita se postupně zkracovala a žáby tak byly více aktivnější v pozdějších pokusech. Může se v tomto případě jednat o stejné vysvětlení jako u gekončků, tedy že se žáby postupně navykají na model pokusu. I ke snappingu docházelo stále dřív, ale překvapivě tato hodnota příliš nekorelovala s hodnotou vlastního ulovení. Tedy i když žáby lapaly po kořisti dříve, k úspěšnému ulovení nedocházelo v souladu s tím. Neúspěšnost lovu tak byla stále poměrně vysoká.

Narozdíl od gekončiků u žab neprobíhalo k žádným předchozím pokusům, které by mohly ovlivňovat počáteční chování. Všechny žáby byly zvyklé lovit ve svých domácích teráriích, a proto se nechávaly zvykat před každým pokusem v aréně alespoň 10 minut, aby se seznámily se svým novým okolím. Dávalo by tak smysl, že nevychází signifikantní hodnoty explorační, protože žáby už měly příležitost prostředí prozkoumat. Ale to samé by platilo i u gekončiků, kteří byli stále ve svém domácím prostředí.

Jednou z hypotéz ohledně chování žab v aréně je možnost konzervativnějšího chování, které nemají jednotlivci až tak velkou možnost ovlivňovat svým vlastním učením. Dříve se i myslelo, že žáby mají jen velice malou až žádnou plasticitu ve svém chování a učení (Bitterman, 1975), ale dnes už víme že tomu tak není a obojživelníci mají schopnost se v průběhu času učit novým stimulům (Ellins et al., 1982; Daneri et al., 2011; Liu et al., 2016). Žáby také mohou být daleko citlivější na rozdílnou vlhkost (Jameson, 1966; Oliveira et al., 2013), teplotu (Navas et al., 2008; Herrel & Bonneaud, 2012) a osvětlení (Recktenwald et al., 2014). Může mít vliv i pokud při přenášení byla nějak špatně držena. Samotné přenášení by ale u žab nemělo způsobovat vážnější stresové kondice, jako zvýšení teploty ani srdeční aktivity (Cabanac & Cabanac, 2000). Jako modelová zvířata se žáby zdají být daleko více náročnější na své podmínky a zacházení.

**Efekt pořadí cvrčka:** Jak u gekončiků, tak u žab, můžeme vidět v ulovení vzestupnou tendenci, která prodlužuje čas ulovení kořisti s každým přibývajícím cvrčkem. Je to jediný vliv na lovicí pohyby, který vycházel signifikantně. Ostatní ovlivněné pohyby byly nelovicí, jako je inaktivita a explorační. Inaktivita je rovněž ovlivněna obojí u žab i gekončiků, ale u obou jiným směrem. Mezitím co gekončici s druhým cvrčkem nejprve začali trávit méně času neaktivitou, při třetím cvrčkovi inaktivita naopak narostla. U žab byla inaktivita nejdelší u prvního cvrčka a teprve pak klesla s další kořistí a tam zůstala i při třetím opakování toho dne. Je možné, že první vyšší doba inaktivity může být spojena s tím, že zvíře ještě není připraveno na lov. Že teprve zjišťuje, že se něco začíná dít, a proto dochází k lovu později. U žab tím pádem poté aktivita zůstává podobná, ale u gekončika klesá motivace k pohybu při posledním cvrčkovi. Mohlo by se jednat o únavu zvířete nebo o sníženou motivaci k pohybu.

Snížená motivace k lovu by vysvětlovala i hodnoty ulovení, protože byla zvířata už více nasycená, měla menší potřebu lovit. Vyšší míra explorační a horizontální explorační by pak znamenala, že se zvíře méně soustředilo na samotný lov a více prozkoumávalo své okolí nevšímajíc si své kořisti.

**Efekt třídy:** Ve většina případů porovnávání chování mezi gekončíky a žábami, vycházeli gekončící jako rychlejší lovci, kteří si dříve povšimli kořisti a dříve začali lovit. A protože celkový pokus byl ulovením ukončen rychleji, i doby jednotlivých chování byli kratší oproti žábám. Doba úspěšného ulovení kořisti byla daleko výrazně odlišnější mezi těmito zvířaty, než byla doba prvního snappingu po kořisti. Obě hodnoty se lišily singifikantně, ale u snappingu ( $F = 4.891$ ) se čísla lišila méně jak u ulovení ( $F = 277.551$ ). Tento fakt může vést k jiné úspěšnosti lovu u žab a gekončků, kde se gekončící zdají být i daleko úspěšnějšími lovci než žáby, u kterých trvalo více pokusů, než dokázaly kořist opravdu ulovit.

K velkým rozdílům mezi výsledky modelových zástupců šupinatých plazů a žab u monokulární a binokulární fixace může vést odlišná velikost arén, ve kterých zvířata lovila. Větší aréna žab mohla dělat větší problémy při vizuálním vnímání žáby, ačkoliv je známo, že žáby vidí i na 30 cm daleko (Lock & Collett, 1979). Žáby vidí kolem sebe v daleko širším zorném poli než gekončící (Aho, 1996), což by jim mělo být k prospěchu v prázdné aréně. Gekončící naproti tomu mohou využívat i chemickou informaci, ačkoliv v našich pokusech se zdálo, že jí nevyužívají příliš často. Celkový problém může také ležet přímo v odlišnostech sensorů a vnímání mezi studovanými zvířaty, jak jsou popsány v kapitole vizuálního vnímání. Pozdnější povšimnutí kořisti poté mohlo vést k posunutí lovicích pohybů u žab. Ale když už k chování došlo, i doba jejich trvání byla delší, takže to nebude celé vysvětlení.

Celkově se dá říct, že gekončící lovili rychleji a úspěšněji, jak tomu bylo u žab.

**Vzorec chování při lovu:** Dříve se věřilo, že u obojživelníků je lovicí vzorec chování vrozený a neměnný. Že pokud dojde k jeho spuštění, musí dojít do konce i pokud se stimul změní (Grobstein et al., 1983). Profesor Ewert (1974) ve své práci přímo popsal pevný vzorec chování u ropuchy obecné (*Bufo bufo*): orientace, přiblížení se, fixace pohledu, zaútočení, polykání a otírání tlamy předními končetinami. Teprve později se ukázalo, že je chování u žab daleko variabilnější na základě rozdílných stimulů, zkušeností nebo typů kořisti (Jaeger & Barnard, 1981; Jaeger & Rubin, 1982; Eisthen, 2000; Ewert et al., 2001). Naše výsledky souhlasí s rozdílností sekvence chování u žab při lovu. Některá chování a sekvence byly častější, ale nedocházelo zde k žádnému velkému rozdílu mezi nejčastějším sledem chování a tím druhým nejčastějším. Naopak v našich pokusech jsou rozdíly mezi strategiemi mírnější u žab jak u gekončků, u kterých je binokulární fixace - approach - ulovení zdaleka tou nejčastější strategií která je více jak 2.5x častější než druhá nejpoužívanější sekvence.

Jen v poměrně malém množství lovů se vyskytla veškerá chování, což bude jistě vlivem malého výskytu monokulární fixace v lovicích pohybech. Tongue flicking a tail vibrating je specifické pro plazy, ale také se nevyskytují v příliš velkých číslech. Tail vibrating byl daleko častější a většinou se vyskytoval přímo před ulovením cvrčka, často v případech, kdy gekončíkovi už jednou unikl nebo bylo zvíře hodně namotivované.

Nejčastějšími chováními byli samozřejmě approach a binokulární fixace, které hlavně u gekončíků byly přítomné ve většině případů. Mohlo by se jednat o striktní vzorec chování, ale také by takové hodnoty mohly odpovídat podmínkám lovu. Navíc se modifikování vzorců chování při lovu našlo i u ostatních zástupců šupinatých plazů, například u druhu *Oligosoma grande* (Eifler & Eifler, 1999), nebo u zástupce teju *Cnemidophorus Tigris* a několika zástupců leguánovitých (Pietruszka, 1986). Některé na základě sezonality, jiné při odlišných typech kořisti či její pozice.

Gekončíci se daleko častěji všímali své kořisti na větší vzdálenost. Museli tak kořist zafixovat a přijít k ní, než ji mohli ulovit. Naproti tomu žáby často čekaly, dokud se k nim kořist nepřiblíží a teprve pak si jí povšimly a mohly tak lovit z větší blízkosti. Možná i kvůli tomu je procentuálně častější u žab ulovení bez jakýchkoliv předchozích lovicích pohybů. Žáby častěji z místa zaútočily na kořist, která se k nim neopatrně přiblížila, nebo které si sami povšimly na poslední chvíli při své exploraci. Často se zdálo, že lovení vyvolal i samotný taktilní stimul kořisti, která se dotkla předních nohou žáby. Lov spojený s taktilní informací byl u obojživelníků prozkoumán v pokusech David & Jaeger (1981) a Grobstein et al. (1983), kde zvířata lovila i po samotném mechanickém stimulu poblíž tlamy, předních nebo zadních končetin. Jejich dlouhý jazyk také může nahrazovat potřebu přiblížit se ke kořisti před samotným snappingem. Všechny druhy žab v pokusu měly buď inerciální nebo hydrostatickou elongaci, takže měly k dispozici poměrně dlouhý jazyk (Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999a). *Kaloula pulchra*, jediný druh s hydrostatickou elongací, má schopnost mířit jazykem bez ohledu na polohu hlavy, a tak nepotřebuje binokulárně fixovat kořist, ačkoliv se v pokusu zdála binokulárně fixovat ve většině případů.

Velký vliv na tuto analýzu samozřejmě může mít nepoměr mezi prozkoumaným množstvím gekončíků a žab, kdy gekončíků bylo daleko více. Žáby i gekončíci držení na fakultě jsou navyklí na jiné způsoby krmení, jinou teplotu a vlhkost prostředí, a i jejich zkušenost s pokusy byla odlišná. Pro lepší hodnocení by bylo potřeba sjednotit parametry arény, počty zvířat a jejich podmínky.



## 7. Kompenzační pohyby a jejich vliv na úspěšnost lovu u žab

Jak jsme již zmínili, obojživelníci využívají hlavy a očí na kompenzaci pasivních změn polohy jejich těla v prostoru. U žab pohyb hlavou tvoří až 80 % kompenzačních pohybů (Dieringer & Meier, 1994). V předchozí práci Frýdlová et al., (2018) se zkoumaly dovednosti kompenzace pohyby hlavou v závislosti na jednotlivých druzích žab (Obr. 2 v kapitole přehledu literatury). Odlišné druhy se od sebe liší svou schopností kompenzovat pasivní pohyby. Nebyl zjištěn žádný vliv typu habitatu nebo míry lokomoce druhu na schopnost kompenzovat, ale významnou roli zde hrál fylogenetický signál v datech. Některé evolučně úspěšné skupiny měly lepší kompenzační schopnosti a vznikla zde otázka, zda by tento parametr mohl být jedním z faktorů jejich úspěšnosti. K otestování jak moc míra stabilizačních pohybů ovlivňuje schopnost žab ulovit jejich kořist, byl připraven tento pilotní pokus.

Samotný pokus je spíše přípravou na větší studii a vyzkoušení designu pokusu, který by se dal použít na větší množství druhů a jedinců. Má za úkol zjistit, jestli opravdu dochází k255ovlivnění lovu u několika zkoumaných druhů žab při umístění na periodicky se pohybující plošinu, která u žab kompenzační pohyby vyvolává, a jaké podmínky a hodnocení se pro tento pokus hodí nejvíce.

### 7.1. Materiály

Součástí tohoto pokusu bylo 11 žab: 4 parosničky nádherné (*Kaloula pulchra*), 4 ropuchy hrabavé (*Anaxyrus terrestris*), 1 ropucha levhartí (*Sclerophrys regularis*), 1 ropucha jihoasijská (*Duttaphrynus melanostictus*) a 1 rohatka Cranwellova (*Ceratophrys cranwelli*). Druhy *Kaloula pulchra*, *Duttaphrynus melanostictus* a *Sclerophrys regularis* už byly součástí studie Frýdlová et al. (2018) a jejich schopnost kompenzačních pohybů hlavou byla kvantifikována.

*Kaloula pulchra*: střední nižší kategorie. *Duttaphrynus melanostictus* a *Sclerophrys regularis*: střední vyšší kategorie. Tyto dvě ropuchy by tedy měly mít lepší schopnost kompenzace jak parosnička.

Zvířata byla vybrána ze všech žab chovaných na fakultě na základě jejich ochoty lovit v novém prostředí. Obzvláště druhy *Kaloula pulchra* a *Ceratophrys cranwelli* bývají velice motivované k lovu, známí mezi chovateli pro svou žravost. Všichni jedinci prošli buď předchozím pokusem lovu v aréně, nebo s nimi bylo uděláno několik vlastních zkoušek lovení

v cizím prostředí, aby bylo poznat, zda se na experiment hodí. Bohužel i množství žab, které obvykle ochotně loví, v podmínkách experimentu odmítají cokoli dělat. Byla tedy potřeba všechny jedince vyzkoušet přímo v krabici ještě před začátkem experimentu, jinak by mohlo učení a strach z nového prostředí ovlivňovat výsledky.

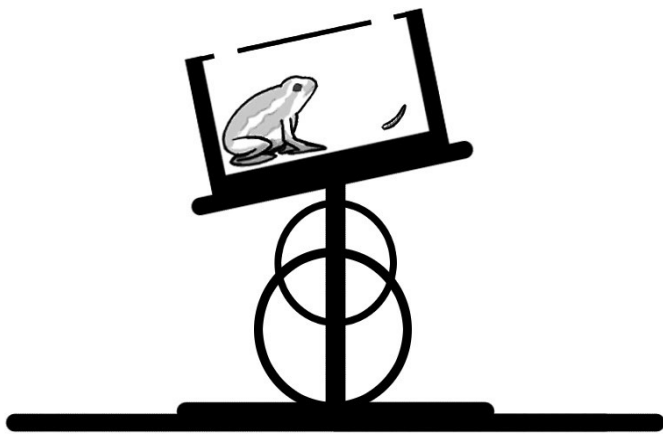
Kořisti byly v tomto případě larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), které se více hodily do malého uzavřeného prostoru a pohybovaly se konstantním pohybem, díky kterému je mohly žáby snadno detekovat. Cvrčci se v podobných podmínkách pohybovali více přerývaně a nepravidelně. Nebyli ideální kořisti do malého prostoru, a proto byli nahrazeni. Ačkoliv žáby na červy jako na potravu nebyly navyklé, i během přípravných testů neměly s jejich lovením žádné problémy.

## 7.2. Metody

### 7.2.1. Získávání a vyhodnocení dat

Experiment se prováděl přímo v chovné místnosti se stálou teplotou 26-28°C. Nejprve se žáby nechaly navyknout na krabice z průhledného materiálu ve kterých dále pokus probíhal. Krabice měly dvě podoby pro rozdílné velikosti žab: větší (21 x 15 x 10 cm) a menší (15 x 10.5 x 9 cm). Nakonec byla větší krabice využita pouze pro jednoho zástupce *Duttaphrynus melanostictus*, která by se do menší nevešla. Spodní část krabice byla opět vystlána navlhčovaným molitanovým materiálem, který žábám poskytoval vlhký podklad a umožnil jim komfort při pohybu. Mezi pokusy se krabice i molitan umývali. Krabice měla nahoře na víčku dva otvory na vřazování larev potemníků, aby místo vřazení bylo uniformní. Vždy se vřazovalo tím otvorem, na jehož půlce se zrovna nenacházela hlava jedince. Pokud by se to dělalo naopak, mohlo se stát, že larva ani nestihne dopadnout na zem před samotným ulovením a náš pokus se začínal počítat od hodnoty dopadnutí larvy na podložku.

První část pokusu byla kontrolní a probíhala v krabice samotné umístěné na stabilním podkladu. Ostatní podmínky zůstávaly stejné, od vlhkosti a tepla po část dne, kdy pokusy probíhaly. Při druhé části byla krabice umístěna na plošinu (Obr.39), která se pohybovala periodickým pohybem s úhlem náklonu na obě strany 12° a frekvencí 5°/s. Při pohybu plošiny byla kořist vřazována uniformě ve stejný čas; když polovina na kterou byla larva vřazena byla ve svém nejnižším bodě.



**Obr. 39)** Schematické znázornění a fotografie pokusu kompenzačních pohybů u žab na periodicky se pohybující plošině.



Vše bylo natočené na kameru Panasonic HC-V750 umístěné před plošinou, aby zabírala celý experiment ze strany. Díky průhlednému materiálu krabíčky bylo možné sledovat lov a kompenzační pohyby hlavy přímo. Jelikož zájmem pokusu byla úspěšnost lovu, a ne samotné kompenzační pohyby, nebylo potřeba složitější aparatury schopné snímat pohyby hlavy, která byla využita v pokusech Frýdlová et al., (2018). Celkově proběhlo 8 opakování v klidu a 8 opakování při pohybu plošiny. Natočená videa byla vyhodnocena v programu BORIS, výsledky byly získány pomocí funkcí Time budget analysis a Aggregated events.

Zaznamenaná chování jsou podobná jako u předchozího pokusu u lovu žab. Pro lov:

- awareness (rozhlížení a hledání kořisti, časté po ztracení kořisti po předchozí fixaci nebo i samotného pokusu o lov)
- monokulární fixace (fixace kořisti jedním okem)
- binokulární fixace (fixace kořisti oběma očima)
- approach (přibližování se ke kořisti)
- snapping (samotné zaútočení na kořist)
- ulovení

A pro ostatní chování:

- explorace (prozkoumávání okolí)
- grooming (časté u *Kalouly pulchry*, která si po těle roztírá zadníma nohama kožní vosk)
- inaktivita (neaktivní chování)
- burrowing (pokusy o zahrabávání se do molitanové vrstvy)

Hodnoty grooming a burrowing byli opět zastoupené jen v minimálním množství, a proto se s nimi dále nepočítalo. Horizontální explorace byla zahrnuta do hromadné explorace kvůli malým rozměrům krabíčky, kde se téměř veškerá explorace podobala té horizontální.

### 7.2.2. Metody statistického vyhodnocování

Všechna statistická data byla vyhodnocena ve výše zmíněných programech RStudio a Statistica version 6.0. Data byla transformována přirozeným logaritmem pro získání rozložení blízké přirozenému a dalo se tak s nimi lépe pracovat. Identita jedince byla použita ve všech výpočtech jako náhodný faktor. Jako v předchozích experimentech jsou zde použity hodnoty ulovení FINAL spíše než samotné ulovení, protože ovlivňuje hodnotu i pokud jedinec neuložil. V případě tohoto pokusu se neulovení dělo jen minimálně, jelikož žáby byly vybrány pro svou ochotu spolupracovat. Hodnota ulovení a ulovení FINAL jsou tedy v tomto pokusu téměř totožné.

V programu RStudio za pomoci balíčku rtpR byla vypočítána pro data opakovatelnost na základě koeficientu vnitřní korelace v modelu Linear Mixed-effect Model (LMM) pro hodnoty: duration, latence prvního zaznamenaného chování a latence úspěšného chování vedoucího k ulovení kořisti.

Za pomoci balíčku nlme a ANOVA analýzy se v programu RStudio spočítal efekt pohybu plošiny na jednotlivé hodnoty chování a na lov jako takový. Prozkoumával se rovněž vliv druhu a velikosti zkoumaných žab. Signifikantní efekty byly přidány do modelu výpočtu pro přesnější výsledky.

## 7.3. Výsledky

### 6.3.1. Opakovatelnost

V tabulce 12 je vypsána opakovatelnost vypočítaná pro chování zvláště pro pokus odehrávající se v klidu a při pohybu plošiny. Poměrně velké množství hodnot nedosahuje statisticky signifikantních výsledků. Některá chování, jako například monokulární fixace a awareness, se vyskytovala jen v málo případech a tato malá čísla mohou mít velký vliv na signifikanci výsledků.

**Pokusy v klidu:** Opakovatelnost latence prvního zaznamenaného chování vycházela u signifikantních hodnot nejvyšší pro opakovatelnost ulovení FINAL ( $r=0.240$ ), binokulární fixaci ( $r=0.134$ ) a monokulární fixaci ( $r=0.121$ ). Nejnižší naopak vycházela pro první snapping ( $r=0.072$ ). U latence úspěšného chování vycházela pouze approach ( $r=0.145$ ) a binokulární fixace ( $r=0.126$ ). Pro duration nejvyšší hodnota vycházela na monokulární fixaci ( $r=0.296$ ) a awareness ( $r=0.234$ ). Zbylé chování se nachází mezi 0.146-0.082.

**Pokusy v pohybu:** Pro latenci prvního chování vychází pouze tři hodnoty signifikantně: ulovení FINAL ( $r=0.163$ ), snapping ( $r=0.129$ ) a binokulární fixace ( $r=0.123$ ). V úspěšné latenci vychází pouze binokulární fixace ( $r=0.245$ ) a pro duration vychází signifikantní hodnoty poměrně vysoko ( $r=0.286-0.211$ ) až na nižší hodnotu u inaktivity ( $r=0.091$ ).

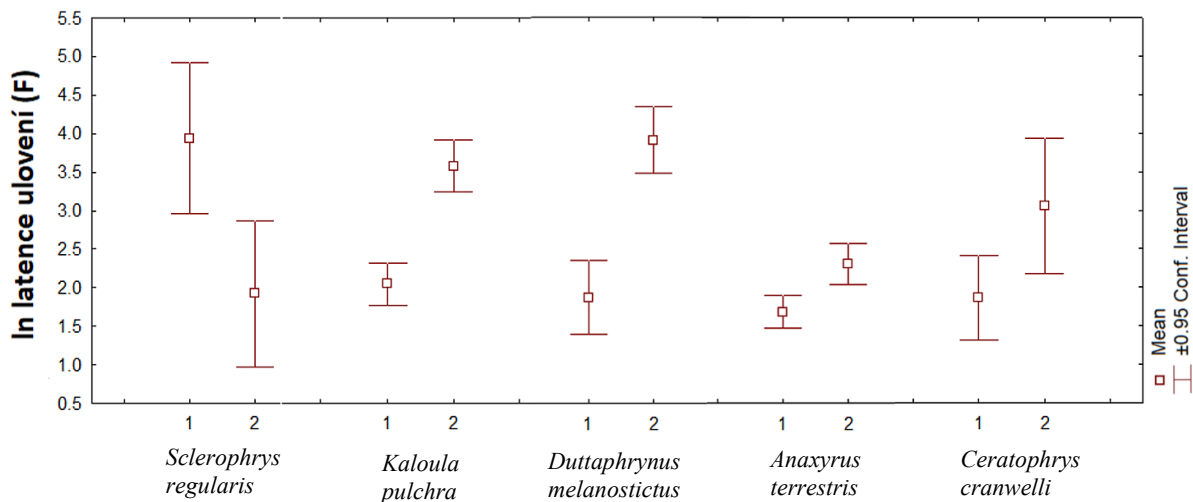
**Tab. 12)** Opakovatelnost (repeatability) chování zaznamenaného u žab v experimentu zaměřeném na vliv kompenzačních pohybů na lov Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou.

Pokus:	Hodnota:	Chování:	Opakovatelnost:	Konfidenční		
				interval:	p-value:	
V klidu	Latence, první	Approach	0.106	0-0.288	0.0503	
		Binokulární fixace	0.134	0.026-0.253	6.82e-10	
		Explorace	0	0-0.074	1	
		Monokulární fixace	0.121	0-0.323	0.0437	
		Awareness	0.203	0-0.523	0.0771	
		Snapping	0.072	0.011-0.156	6.27e-06	
		Ulovení - FINAL	0.240	0.068-0.407	2.4e-11	
	Latence, úspěšná	Approach	0.145	0-0.338	0.0198	
		Binokulární fixace	0.126	0.031-0.243	4.47e-09	
		Monokulární fixace	0.101	0-0.297	0.0912	
	Duration	Approach	0.108	0-0.285	0.0343	
		Binokulární fixace	0.146	0.036-0.272	1.55e-10	
		Explorace	0.13	0-0.294	0.000863	
		Monokulární fixace	0.296	0.025-0.54	0.00555	
		Inaktivita	0.082	0.014-0.173	9.06e-07	
		Awareness	0.234	0-0.564	0.0223	
	V pohybu	Latence, první	Approach	0	0-0.225	1
			Binokulární fixace	0.123	0.013-0.261	9.99e-05
			Explorace	0.002	0-0.108	1
			Monokulární fixace	0.026	0-0.213	0.455
			Awareness	0.261	0-0.603	0.0636
Snapping			0.129	0.017-0.262	2.32e-05	
Ulovení - FINAL			0.163	0.034-0.31	4.74e-07	
Latence, úspěšná		Approach	0.018	0-0.267	1	
		Binokulární fixace	0.245	0.066-0.424	1.4e-08	
		Monokulární fixace	0	0-0.185	1	
Duration		Approach	0.286	0-0.56	0.0249	
		Binokulární fixace	0.245	0.058-0.415	1.4e-08	
		Explorace	0	0-0.102	0.5	
		Monokulární fixace	0.255	0-0.537	0.0917	
		Inaktivita	0.091	0.002-0.218	0.00126	
		Awareness	0.211	0-0.543	0.0478	

### 7.3.2. Efekt na jednotlivá chování

#### Efekt druhu

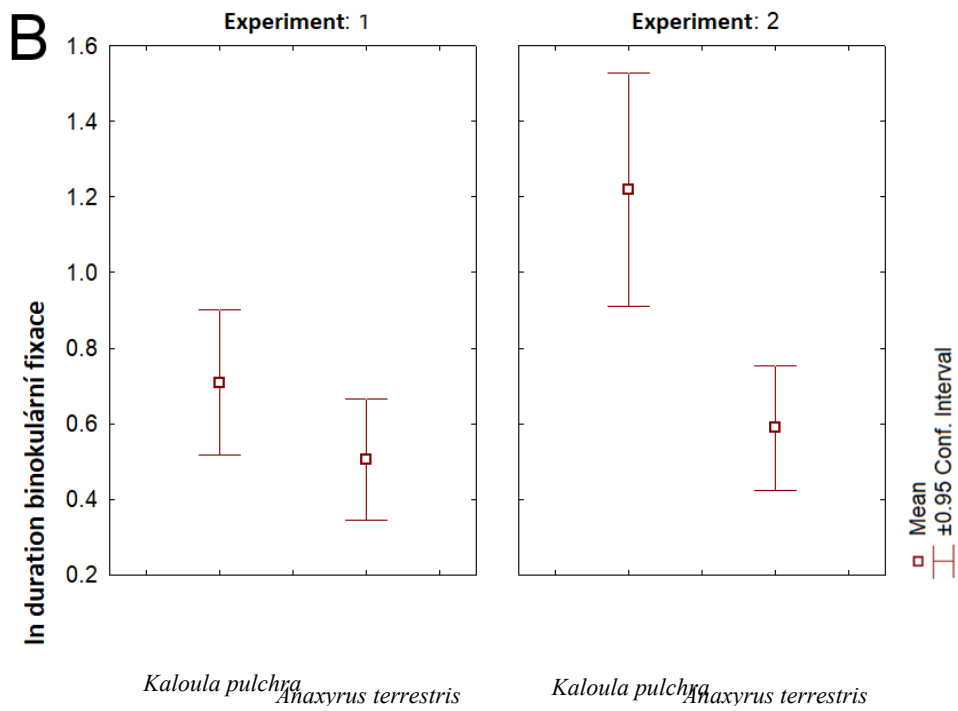
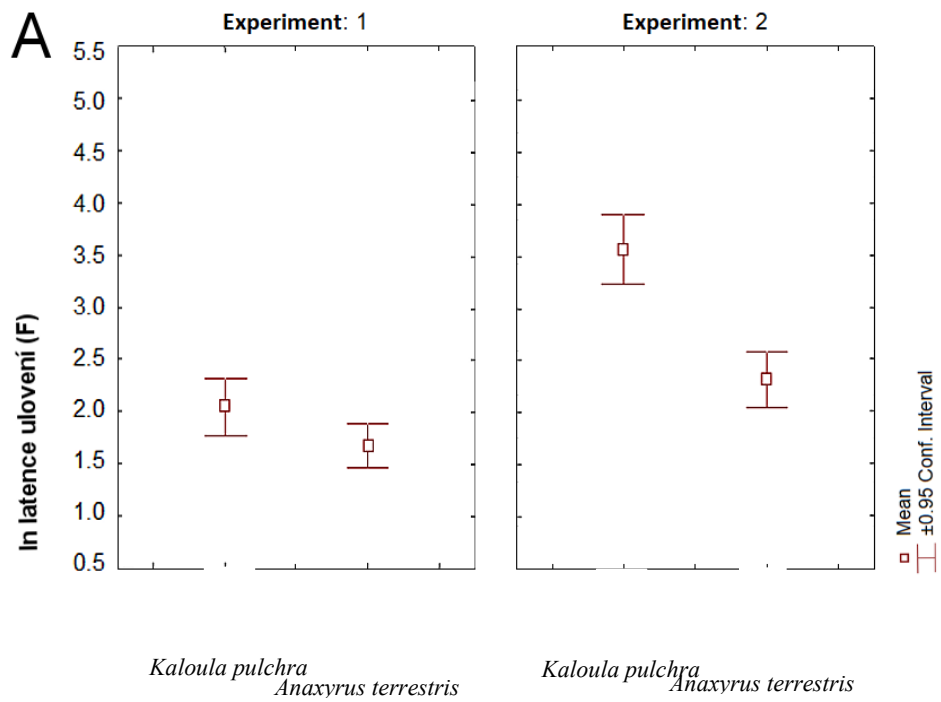
Vliv druhu na naměřené parametry chování nebyl prokázán ( $F_{(1,10)} = 0.3617$ ,  $p = 0.7052$ ). Pokusu se zúčastnilo 5 druhů žab, kde od 3 z těchto druhů byl pouze jediný zástupce. Jiná trojice druhů pocházela ze stejné čeledi Bufonidae a byli si tak více podobní. Zástupce druhu *Sclerophrys regularis* během pokusů vykazoval zvláštní chování, kdy během pohybu plošiny lovil daleko aktivněji, než když byla plošina v klidu (Obr. 40). Pro zvláštní chování žáby bylo vyzkoušeno počítání vlivu druhu a velikosti i bez této žáby, ale stále nebyl nalezen žádný signifikantní efekt na lov.



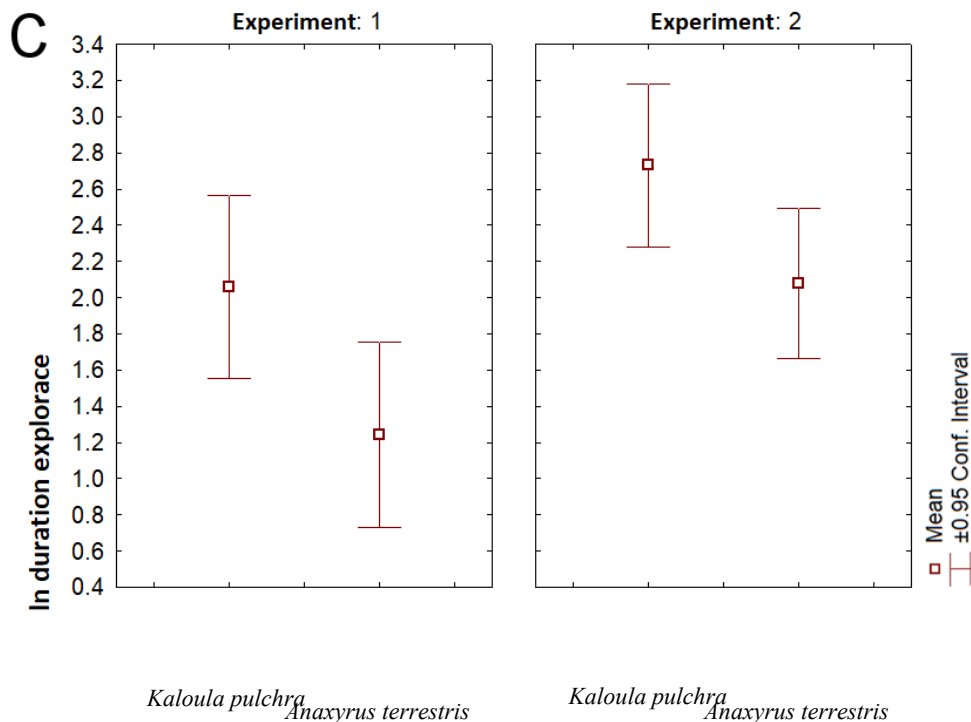
**Obr. 40)** Graf jednotlivých druhů a jejich hodnoty ulovení FINAL v závislosti na experimentu: (1) v klidu a (2) při pohybu plošiny.

Jelikož dost druhů bylo zastoupeno jen jedním jedincem, vyzkoušeli jsme počítat pouze s druhem *Kaloula pulchra* a *Anaxyrus terrestris*, kteří oba byli zastoupeni čtyřmi zástupci. Výpočty chování v klidu a při pohybu plošiny pro tyto dva druhy vycházely z ANOVA analýzy signifikantně pro trojici chování: ulovení FINAL ( $F_{(1,376)} = 7.29095$ ,  $p = 0.0356$ ), binokulární fixace ( $F_{(1,326)} = 4.48636$ ,  $p = 0.0349$ ) a explorace ( $F_{(1,101)} = 7.60062$ ,  $p = 0.033$ ).

Na obrázku č. 41 můžeme u latence ulovení FINAL vidět, že v obou případech se ulovení odehrálo později, pokud byla žába vystavena periodickému pohybu plošiny. Každopádně větší rozdíl byl přítomný u parosničky spíše než u ropuchy. Podobný trend můžeme vidět i u doby binokulární fixace, ačkoliv tam se rozdíl ropuchy v klidu a během pohybu téměř nelišil. Celkový čas explorace rovněž ukazuje nárůst u obou druhů, ale hodnoty parosničky se vyskytují ve vyšších hodnotách jak pro ropuchu.



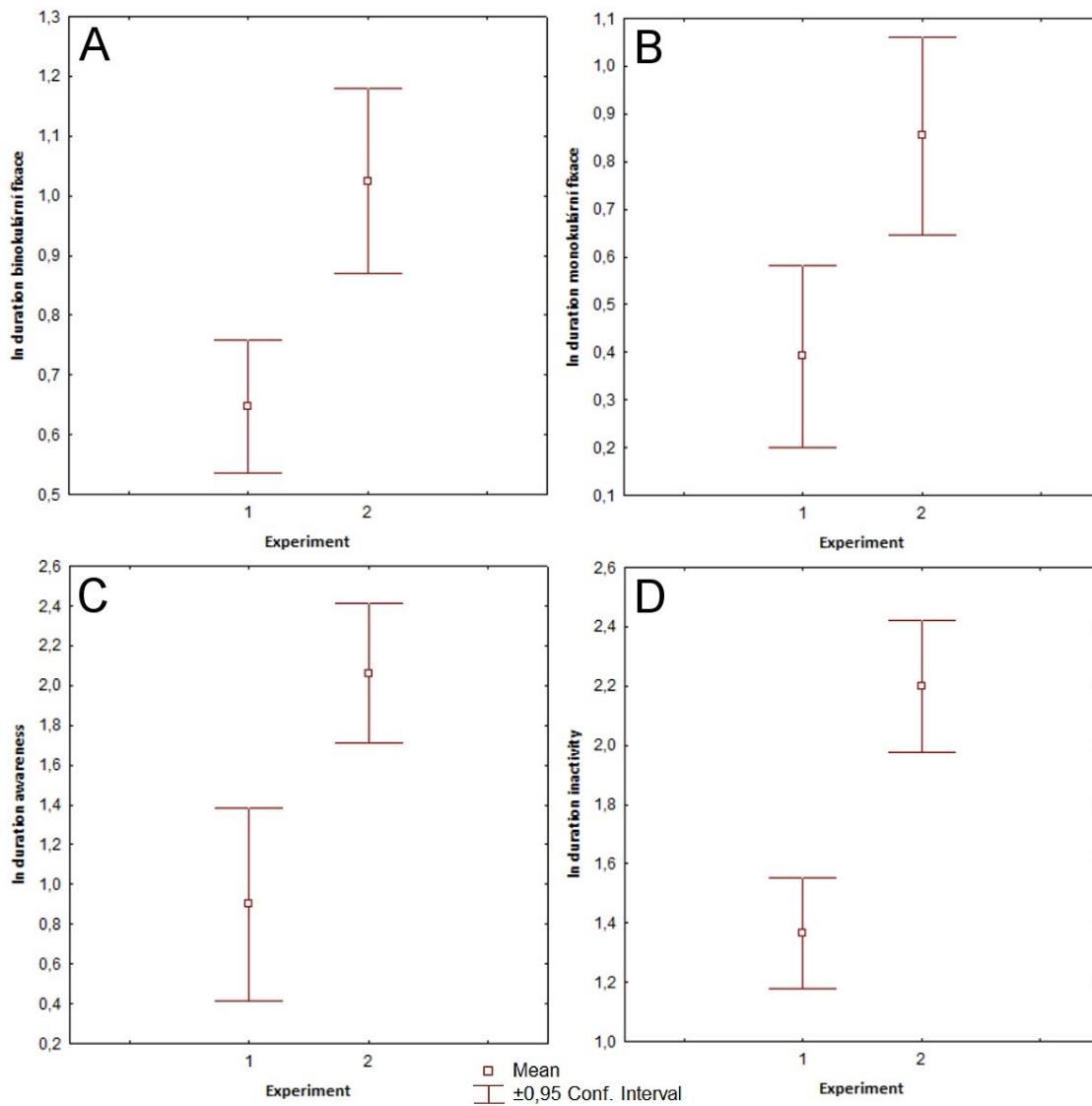




**Obr. 41)** Grafy se závislostí chování na druhu žáby a typu experimentu: (1) v klidu, (2) při pohybu plošiny. Graf (A) zobrazuje latenci ulovení FINAL, (B) duration binokulární fixace a (C) duration explorace. Výpočet:  $m1 \leftarrow lme(\ln\_value \sim Experiment * Species, random = \sim 1 | ID)$ .

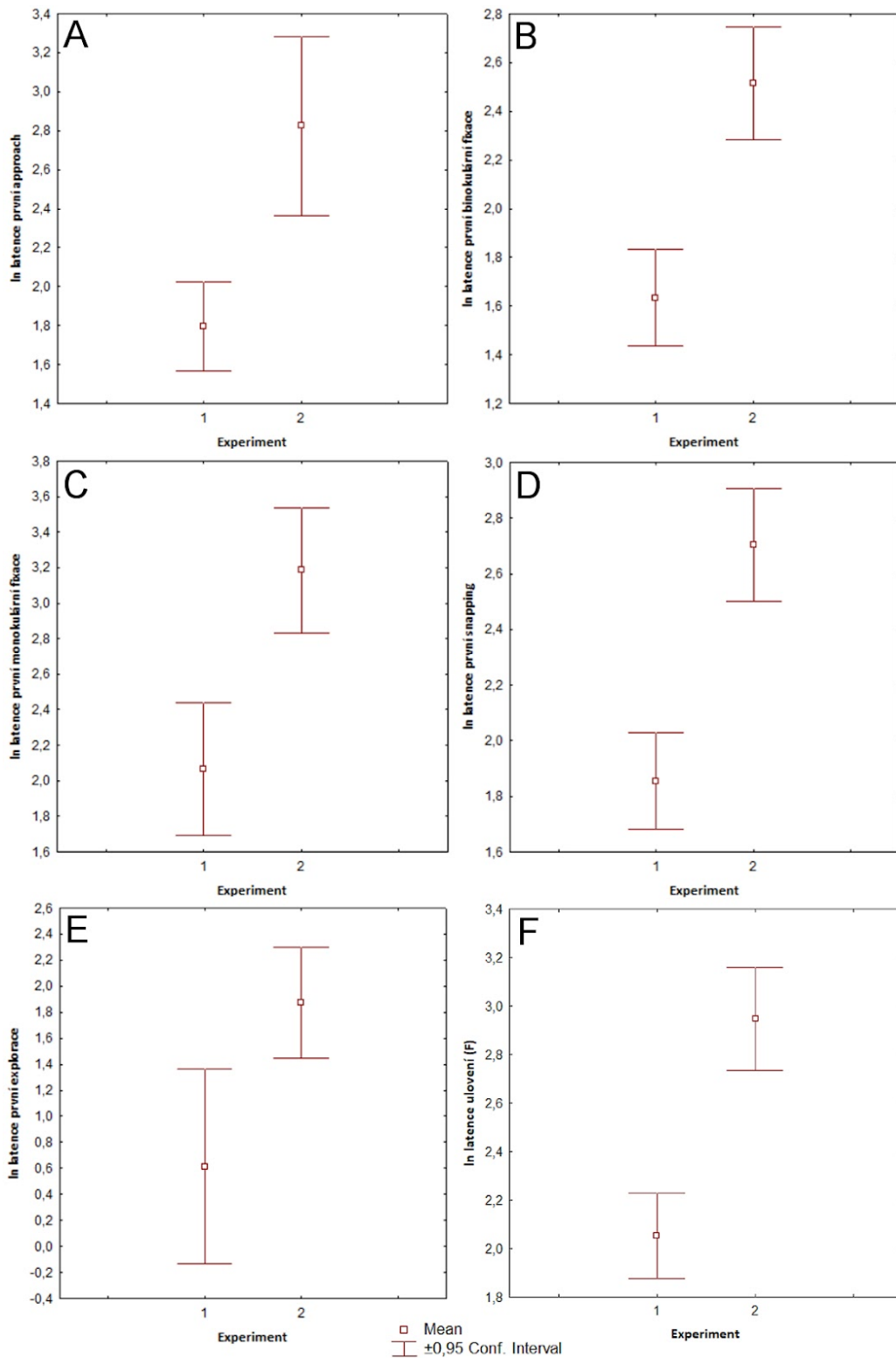
### Efekt pohybu plošiny

Efekt pohybu plošiny vycházel signifikantní pro řadu hodnot u všech zástupců. U duration chování se potvrdil vliv na binokulární fixace, monokulární fixaci, awareness a inaktivitě. Niže můžeme vidět, že veškerá tato chování se prodloužila v případě, že se se žábami plošina periodicky pohybovala (Obr. 42, Tab. 11). Jak binokulární, tak monokulární fixace (a částečně i awareness) jsou lovicími pohyby, které ovlivňují délku lovu.



**Obr. 42)** Grafy závislosti duration chování na typu experimentu: (1) v klidu, (2) při pohybu plošiny. Graf (A) zobrazuje duration binokulární fixace, (B) monokulární fixace, (C) awareness a (D) inaktivity. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim experiment, random = \sim 1 | ID)$ .

Ten samý trend můžeme vidět i u všech signifikantně vycházejících hodnot první zaznamenané latence jednotlivých chování (Obr. 43, Tab. 13). Hodnoty pro první approach, binokulární fixaci, monokulární fixaci, snapping, exploraci i ulovení FINAL se všechny zvyšují pro experiment provedený na pohyblivé plošině. Tato chování tak všechna nastávají později a s chováními výše zmíněnými i déle trvají.



**Obr. 43)** Grafy závislosti latence prvního zaznamenaného chování na typu experimentu: (1) v klidu, (2) při pohybu plošiny. Graf (A) zobrazuje latenci approach, (B) binokulární fixace, (C) monokulární fixace, (D) snapping, (E) explorace a (F) ulovení FINAL. Výpočet:  $m1 < -lme(\ln\_value \sim experiment, random = \sim 1 | ID)$ .

**Tab. 13)** Hodnoty pro závislost typů chování a jejich parametrů na typu experimentu v klidu a při pohybu plošiny. V modelu jsou hodnoty lovu při pohybu srovnávané vůči hodnot lovu v klidu. Nesignifikantní výsledky p-value jsou uvedeny šedou barvou. Výsledky získané za pomoci ANOVA analýzy.

<b>Parametr:</b>	<b>Chování:</b>	<b>F-value</b>	<b>DF</b>	<b>p-value</b>
Duration	Approach	0.032342	109	0.8576
	Binokulární fixace	19.44541	437	<0.001
	Monokulární fixace	13.14652	103	0.0004
	Awareness	9.08589	33	0.0049
	Explorace	2.40969	152	0.1227
	Inaktivita	34.4503	504	<0.001
Latence, první	Approach	19.50364	109	<0.001
	Binokulární fixace	39.38793	437	<0.001
	Monokulární fixace	18.04099	103	<0.001
	Awareness	2.803416	33	0.1035
	Snapping	42.60713	501	<0.001
	Explorace	9.68997	152	0.0022
	Ulovení FINAL	44.25711	516	<0.001

Parametry úspěšné latence chování vycházely velice podobně, jako je tomu u latencí prvních pohybů. Můžete je vidět na obrázku C a v tabulce C v příloze.

## 7.4. Diskuze

Jak bylo zmíněno již dříve, tento pokus byl pilotním. Zkoušelo se, zda takový design pokusu, navazující na experimenty Frýdlová et al., (2018), bude funkční a zda žáby budou při testování spolupracovat. Ačkoliv byl pokus prováděn na malém množství zvířat, zjistili jsme efekt pohybu plošiny na lovicí i nelovicí chování.

Výsledky jsou z velké míry ovlivněny malým množstvím pokusovaných zvířat a zástupců od stejného druhu, stejně tak jako pouhých 8 opakování pokusu pro každou fázi. Opakovatelnost u některých chování vycházela v pořádku, ale u jiných by bylo zvýšení počtu opakování každé fáze lepším řešením, obzvláště u chování, jakými je monokulární fixace a awareness, které samy od sebe nejsou až tak časté v přirozeném chování žab. Je také možné, že tato chování nejsou sama o sobě opakovatelná. Opakovatelnost u ektotermů obecně bývá v laboratorních podmínkách nižší jak u endotermů (Bell et al., 2009)

Efekt druhu byl ovlivněn výběrem zvířat u celkového modelu. Pro 3 druhy bylo zastoupení po jednom zvířeti a jak bylo zmíněno výše, ropucha *Sclerophrys regularis* se během pokusů chovala odlišně, než by se předpokládalo. Lovila daleko rychleji i více explorovala při pohybu plošiny. Tato ropucha byla součástí i předchozího experimentu, kde vždy velice rychle lovila. Když pak nastalo lovení v krabici, začala lovit o něco pomaleji, ale stále v postačujících mezích. Teprve s nasazením na pohyblivou plošinu opět začala lovit okamžitě a je těžké říct, co by něco takového mohlo způsobit. Naši hypotézou je, že pohyb plošiny jí vybudil k aktivnějšímu chování. Podobné chování u ostatních žab za dobu pokusu nebylo zaznamenáno. Většina z nich lovila s konzistentnější motivací počas celého pokusu. Pro další pokusy by bylo lepším řešením střídání experimenty v klidu a při pohybu plošiny náhodným způsobem, aby se předešlo časovému vlivu na experiment.

Dobrymi spolupracujimi lovci byly obzvláště druhy *Kaloula pulchra* a *Anaxyrus terrestris*, které byl každý zastoupen v experimentu čtyřmi zástupci. Parosnička *Kaloula pulchra* je jedním z druhů, které mají prozkoumané kompenzační pohyby v práci Frýdlová et al. (2018) a její hodnocení spadá do střední nižší kategorie. Její kompenzační pohyby tedy nejsou až tak dobré a pohyb plošiny by jí měl způsobit alespoň nějaké problémy při lovu. Ropucha *Anaxyrus terrestris* bohužel není součástí předchozí práce, takže schopnost jeho kompenzačních dovedností není známa. Patří do čeledi Bufonidae, ve které se vyskytují prozkoumané druhy v kategoriích jak střední vyšší, tak i druhy s nízkou kompenzační schopností (Obr. 2 v kapitole

Kompenzační pohyby). Určitý efekt fylogeneze se v té práci vyskytoval, ale není to dostatečné pro samotné určení kompenzace dalšího druhu. Pro lepší vysvětlení výsledků by proto bylo užitečné otestovat další druhy na jejich dovednosti nejprve a poté je podrobit lovicím testům na pohyblivé plošině.

Každopádně ve výsledcích vycházela ropucha lépe jak parosnička v určité míře i při lovení v klidu, ale hlavně při pohybu plošiny. V latenci ulovení a binokulární fixace se pohybovala v lepších hodnotách, jak parosnička, obzvláště binokulární fixace se během pohybu a bez něj příliš nezměnila. Doba jejich explorační krabice byla také kratší jak u parosniček, ačkoliv tam se míra samotné explorační zvýšila signifikantně s představením pohyblivé plošiny.

Z těchto výsledků působí, že by měla ropucha *Anaxyrus terrestris* mít lepší schopnost vyrovnávat pasivní pohyb kompenzačními dovednostmi, pokud skutečně tato schopnost ovlivňuje úspěšnost lovu takovým způsobem. V práci King & Straka (1998) bylo dokázáno, že žáby s úplně odstraněnou schopností kompenzovat lovily méně úspěšně, pokud při lovu docházelo k pohybu, který by za normálních podmínek byl kompenzován. V našem experimentu byla potřeba vyrovnávat pohled stále přítomná. Lepší a horší schopnost kompenzace by se tedy měla ukázat při stejných podmínkách, pokud je u žab přítomna. Dalším krokem by proto mělo být otestování druhu *Anaxyrus terrestris* pro míru jejich kompenzačních schopností.

Výsledky pro všechny druhy z plošiny a bez ní ukázaly, že na velkou skupinu chování periodický pohyb má doopravdy vliv. Všechna signifikantně vycházející chování vycházela delší či později nastupující při pohybu plošiny. Ovlivněna byla hlavně approach, binokulární a monokulární fixace, snapping a awareness, které hrají velkou roli v rychlosti lovu. Už při natáčení bylo zjevné, že žábám obzvláště binokulární fixace trvá déle při pohybu plošiny. Žáby se více zastavovali a zírali na svou kořist, než přešli k samotnému snappingu. Větší byla také doba inaktivity při pohybu plošiny, žáby častěji stály na místě a jen vyrovnávaly trhaně hlavou periodické naklání. Kvůli tomu pravděpodobně docházelo i k pozdějšímu povšimnutí si přítomnosti nějaké kořisti, a tedy i k lovicím pohybům a samotnému ulovení. Ukazuje se tedy i na tak malém vzorku, že pohyb má vliv na lov žab a že takový design pokusu je funkční.

V dalších krocích by bylo třeba vyzkoušet více druhů, s větším počtem jedinců v každé skupině, pro jejich dovednosti kompenzace a poté na vliv této kompenzační schopnosti na jejich lov při pohybu. K něčemu takovému je potřeba spolupracujících žab. Žáby v tomto případě nejsou úplně nejvíce ochotnou skupinou živočichů a pracuje se s nimi s velkými obtížemi. Metodicky je potřeba velké množství jedinců, aby alespoň někteří z nich lovili v krabici

a netrpěli na problémy s manipulací. Pro noční nebo celkově stydlivější druhy by tento pokus nemusel být ideální, stejně tak jako pro druhy s přísavnými terčíky. Z vlastní zkušenosti chovatelů víme, že některé žáby budou lovit jen za svých podmínek, které ovlivňuje jak jejich druh, tak personalita jednotlivce.

Ale jak bylo probíráno v kapitole ohledně vizuálního vnímání kořisti a predátora se dají žáby naučit na lovení i při atypických podmínkách. Některé druhy pro to pravděpodobně budou více vhodné jak jiné, ale nějaká předběžná příprava k navyknutí si na nové podmínky krmení trvající alespoň měsíc by byla velice užitečná a mohla by tak otevřít podobné testování pro další druhy.

## 8. Shrnutí

### Rekonstrukce evoluce jazykových elongací u žab

Mapování na fylogenetický strom nám ukázalo distribuci jednotlivých typů elongací jazyka a teoretický evoluční scénář. Umístění mechanické elongace na pozici ancestrální a inerciální elongace jako několikrát nezávisle na sobě odvozené elongace (Obr. 19) nám souhlasí s předchozími hypotézami (Nishikawa et al., 1999a) a ukazují tak specializaci druhů na několika místech fylogenetického stromu podobně jako přítomnost hydrostatické elongace, která se vyskytuje v našich datech pouze u specializovaných druhů na mravence a termyty. Samotná pozice hydrostatické elongace je stále nejistá. Nové fylogenetické postavení čeledí Hemisotidae, Brevicipitidae a Microhylidae by mohl nasvědčovat jednotnému vzniku tohoto znaku, pokud by zde nebyl druh *Notaden bennettii*, který se vyskytuje na úplně odlišné části stromu. Na tento druh by se mělo podívat blíže a prozkoumat jeho elongaci tak jako svalovinu, zda by se podobala některé ze svalovin ostatních druhů s hydrostatickou elongací, ačkoliv bylo již řečeno v literárním přehledu, že mírně odlišné typy svaloviny mohou vést k podobným elongacím (Monroy, 2004).

Stále je nakategorizováno jen malé množství zvířat a dále by se mělo zaměřit na hodnocení nových druhů žab, které by nám mohli více objasnit pozice jednotlivých elongací na fylogenetickém stromě, a tak i evoluci tohoto znaku. Pro lepší určení pozice hydrostatické elongace by byla potřeba prozkoumat druhy příbuzné *Hemismus marmoratus* a *Breviceps adpersus* a také *Notaden bennetti*. K určování se prokázaly hodnoty délka lovícího pohybu, délka zapojení jazyka, doba protrakce a retrakce jako proměnné v mnoha případech ovlivněné jazykovou elongací. Hydrostatická elongace je obvykle charakterizovaná pomalou protrakcí, a tak to vychází i v naší práci. Je to hodnota, která se často zmiňuje v závislosti na určování elongací, ale například o retrakci ostatní práce příliš nepíše. Kvůli odlišnému způsobu vymrštění a zatahování jazyka by odlišné délky retrakce dávaly smysl a mohlo by to být dalším výrazným znakem na určování elongací.



## **Vzorec chování při lovu u plazů a obojživelníků**

Nejčastějším vzorcem chování při lovu u gekončků byla sekvence binokulární fixace - approach - ulovení a u žab pouze binokulární fixace - ulovení. Ale ani v jednom případě to nebyla jediná zaznamenaná sekvence chování. Pro gekončky tvořila tato sekvence 59.11 % ze všech úspěšných lovů (Obr. 37) a pro žáby 28.19 % (Obr. 38). Gekončci tedy daleko častěji udržovali sekvenci fixování, přiblížení se a následného ulovení, ale samotné ulovení z binokulární fixace bylo druhé nejčastější chování (22.77 %). Není to tedy žádný striktní vzor chování. U žab v přímém opaku sekvence binokulární fixace - approach - ulovení byla druhou nejpoužívanější strategií (22.91 %) a její zapojení se příliš nelišilo od té primární. Důvody proč žáby méně používaly approach při svém lovu může být prostá odlišnost žab a gekončků v rámci jejich vizuálního vnímání kořisti anebo jejich fyziologických dispozic. Žáby se často nemusí ke kořisti přibližovat, protože jejich dlouhý jazyk to udělá za ně.

Z našeho pokusu vycházejí gekončci jako ti rychlejší lovci za těchto podmínek. Jejich lovicí pohyby začínaly dříve, dříve si povšimli kořisti a dříve ji dokázali ulovit. Také z jejich hodnot vyplývá, že se během opakování experimentu zlepšovali a zrychlovali svůj lov s větší mírou, jak tomu bylo u žab, kde se většina hodnot měnila spíše od opakování k opakování, než že by u nich byl přítomen nějaký konstantní trend. Pokud by se pokus opakoval, bylo by vhodnější standardizovat velikost arény a počet zvířat, ale je jen velmi obtížné pracovat s oběma skupinami zvířat v optimálních podmínkách, jelikož se žáby zdají být daleko citlivější na drobné změny v prostředí.

## **Kompenzační pohyby a jejich vliv na úspěšnost lovu u žab**

Periodický pohyb plošiny ovlivnil velké množství chování a ve všech signifikantních případech chování prodloužil a posunul jeho latenci na pozdější dobu. Ovlivněny tak byly hlavně chování jako approach, fixace, snapping a awareness, které se počítají do lovicího chování. Žábám se dařilo kořist ulovit později na plošině. Po poměření dvou nejvíce zastoupených druhů nám vycházely rozdílné hodnoty pro rychlost ulovení a trvání binokulární fixace. Jeden druh tak lépe lovil a rychleji fixoval kořist i při pohybu plošiny než druh druhý. Bohužel pro jeden z těchto druhů není známá jejich dovednost kompenzačních pohybů, takže se prozatím nedají tyto parametry porovnat. Ale další směr takové práce by se měl zaměřit na zvýšení počtu druhů,

kteří mají prozkoumané kompenzační pohyby, a následné nasazení těchto druhů do dalších pokusů.

Co je problematické pro takové pokusy je samotná práce se žábami. Obecně jsou obojživelníci velmi citlivá zvířata na parametry, jako je vlhkost, teplota nebo míra osvětlení. Špatná manipulace nebo pouze manipulace jako taková jim může způsobovat problémy i když s nimi člověk zachází v navlhčených rukavicích, jak nejopatrněji dovede. Z velkého množství zvířat je ochotných spolupracovat jen několik. Například ze všech 47 testovaných gekončků byli všichni původní a žádný z jedinců nebyl z pokusu vyškrtnut pro apatii nebo nespůlupráci. U žab, i pokud se jednalo o stejný druh, ze šestice jedinců byli ochotni lovit pouze čtyři, z tří ropuch pouze jediná. A to jsou to všechno jedinci z druhů, které nejsou tak náročné na spolupráci. Některé druhy se nedají použít vůbec. Například skokani se velice snadno polekají a jejich přirozené chování je nutí uskočit co nejdále, což může mít v uzavřeném teráriu špatné následky a v otevřené aréně ještě horší. Rovněž noční druhy, které loví skutečně pouze za špatných světelných podmínek je těžké natočit při lovu.

Bylo by užitečné moci natočit více rozdílných druhů, ale i samotní chovatelé některých žab, které jsem během výzkumu ve snaze najít více videí lovicích žab oslovila, říkají že nikdy přímo neviděli své vlastní žáby lovit. Je těžké k takovému chování přinutit, a tedy dostat potřebné záběry.

Žáby jsou problematická zvířata na experimenty. Nejlépe tyto podmínky zvládaly právě ropuchy. Kvůli své pevnější kůži a větší snášenlivosti na výkyvy zavlhčení se s nimi snadněji manipuluje, a to bych řekla, že bude důvod, proč bývají tak často využívány jako modelová zvířata pro všechny obojživelníky. V našich experimentech se jako další druh s poměrně snadnou manipulací ukázala parosnička *Kaloula pulchra*, která má sice kvůli své kůži větší nároky na vlhkost, ale během pokusů s nimi nebyly žádné problémy a většina z nich velice ochotně spolupracovala při lovicích pokusech.

Pro práci na lovicích pohybech je také problematický výběr kořisti. Cvrčci byli původním navyknutým typem potravy jak pro gekončky, tak pro žáby. Pohyb cvrčků je v aréně velmi chaotický a může velice ovlivnit, jak rychle si ho jedinec povšimne či uloví. Cvrčci, kteří se nehýbali, byli z pokusu vyřazeni, protože gekončci i žáby potřebují k lovu pohyb kořisti. Ale míra pohyblivosti cvrčka jde málo ovlivnit, a ještě méně odhadnout. Ve srovnání s tím larva potěmníka moučného většinou provozuje konstantnější a stálejší pohyb, jak tomu je u cvrčků.

Stále se může lišit jedinec od jedince, ale v pokusu na plošině se larvy ukázaly být lepším řešením, obzvláště protože se jednalo o malý uzavřený prostor. Pro další lovicí experimenty bych tedy larvy potemníků doporučila jako kořist, která představuje stabilnější zdroj stimulu.

## 9. Závěr

Tato práce se zabývala třemi hlavními tématy: evoluce jazykových elongací, vzorec lovicích chování u žab a gekončků nočních a vliv kompenzačních pohybů na lov žab. Všechna tato témata se ovlivňují navzájem a navazují se nazpátek na lovicí mechanismy a vizuální vnímání, které bylo v této práci více zaměřeno na obojživelníky.

Z našich výsledků mapování jazykových elongací na fylogenetický strom vyplývají pozice jednotlivých elongací v evoluci žab, které se pro mechanickou a inerciální elongaci shodují s předchozími hypotézami, ale postavení hydrostatické elongace je stále potřeba blíže prozkoumat. Víme, že se jedná o odvozenou elongaci, která se v našich výsledcích vyskytuje u druhů se specializací na lov mravenců a termitů. Její pomalá protrakce je k tomu výhodná a společně s dalšími naměřenými parametry v útoku žáby, které se zdají specifické pro každou elongaci, nám může pomoci v dalším určování typů jazykových elongací.

Výsledky z našich pokusů s gekončíky a žábami týkající se vzorce chování souhlasí se schopností variability v lovicích pohybech u těchto zvířat. Jednotlivé sekvence chování nebyly striktní a lišily se více u žab než u gekončků, ale ani v jednom případě nebyly jedinou používanou strategií pro lov kořisti. V našich výsledcích také vycházeli gekončci jako rychlejší lovcí, kteří si dovedli kořisti dříve všimnout a dříve ji ulovit. Byli schopní se během opakování pokusu zlepšovat a lovit rychleji, jak na začátku pokusu. U žab se chování zdála více konzervativní a doba ulovení v posledním opakování se od prvního příliš nelišila, i když uprostřed pokusu docházelo k různým skokovým výkyvům.

Poslední část zjišťovala efekt kompenzačních pohybů na schopnost ulovení kořisti u žab a z našich výsledků můžeme vidět vliv na lovicích i nelovicích chování, které na ně měl periodický pohyb plošiny pod krabíčkou zvířete. Při pravidelném pohybu zvíře později ulovilo i později začalo své lovicí chování. U dvou testovaných skupin je i poznat vliv jejich druhu na dovednosti lovit při kompenzačních pohybech, který by byl potřeba dále otestovat zjištěním samotných kompenzačních schopností těchto druhů.

Všechny tyto výsledky jsou otevřenými tématy, které samy vyzývají k pokračování. Kategorizování dalších druhů žab jak pro jejich jazykové elongace, tak pro kompenzační pohyby by pomohly upřesnit scénář jejich evoluce. a schopností u obojživelníků, které nám mohou pomoci pochopit jejich způsob života.

## Seznam použitých zdrojů

- Abayarathna, T., & Webb, J. K. (2020). Effects of incubation temperatures on learning abilities of hatchling velvet geckos. *Animal Cognition*, 23(4), 613-620.
- Abbate, F., Guerrera, M. C., Levanti, M., Laurà, R., Montalbano, G., Cavallaro, M., & Germanà, A. (2019). The tongue of Leopard Gecko (*Eublepharis macularius*): LM, SEM and confocal laser study. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 49(6), 848–858.
- Aho, A.-C. (1996). The Visual Acuity of the Frog (*Rana pipiens*). *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 180(1), 19–24.
- Aho, A.-C., Donner, K., Helenius, S., Larsen, L. O., & Reuter, T. (1993). Visual performance of the toad (*Bufo bufo*) at low light levels: retinal ganglion cell responses and prey-catching accuracy. *Journal of Comparative Physiology A*, 172(6), 671-682.
- Amiel, J. J., Bao, S., & Shine, R. (2016). The effects of incubation temperature on the development of the cortical forebrain in a lizard. *Animal Cognition*, 20(1), 117–125.
- Anderson, C. W. (1993). The modulation of feeding behavior in response to prey type in the frog *Rana pipiens*. *Journal of Experimental Biology*, 179, 1–11.
- Anderson, C. W., & Nishikawa, K. C. (1993). A Prey-Type Dependent Hypoglossal Feedback System in the Frog *Rana pipiens*. *Brain, Behaviour and Evolution*, 1993(2), 189–196.
- Becker, R. A., & Wilks, A. R. (1995). Constructing a Geographical Database. *AT&T Bell Laboratories Statistics Research Report*, 95.2.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771–783.
- Bels, V. L., Jamniczky, H. A., Montuelle, S., Pallandre, J.-P., Kardong, K. V., & Russel, A. P. (2020). Mechanics and kinematics of fluid uptake and intraoral transport in the leopard gecko (Gekkota: Eublepharidae: *Eublepharis macularius*). *Journal of Zoology*, 311, 33–34.
- Berry, P. Y. (2009). The diet of some Singapore Anura (Amphibia). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144(2), 163–167.
- Berry, P. Y., & Bullock, J. A. (1962). The Food of the Common Malayan Toad, *Bufo melanostictus* Schneider. *Copeia*, 1962(4), 736.
- Bitterman, M. E. (1975). The comparative analysis of learning. *Science*, 188, 699-709.
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Borghuis, B. G., & Leonardo, A. (2015). The Role of Motion Extrapolation in Amphibian Prey Capture. *Journal of Neuroscience*, 35(46), 15430–15441.

- Brower, J. V. Z., & Brower, L. P. (1962). Experimental Studies of Mimicry. 6. The Reaction of Toads (*Bufo terrestris*) to Honeybees (*Apis mellifera*) and Their Dronefly Mimics (*Eristalis vinetorum*). *The American Naturalist*, *96*(890), 297–307.
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., & Wake, M. H. (2007). Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution and Development*, *9*(1), 105–115.
- Burghagen, H., & Ewert, J.-P. (1983). Influence of the background for discriminating object motion from self-induced motion in toads *Bufo bufo* (L.). *Journal of Comparative Physiology*, *152*(2), 241–249.
- Cabanac, A., & Cabanac, M. (2000). Heart rate response to gentle handling of frog and lizard. *Behavioural Processes*, *52*(2-3), 89–95.
- Carreno, C. A., & Nishikawa, K. C. (2010). Aquatic feeding in pipid frogs: the use of suction for prey capture. *Journal of Experimental Biology*, *213*(12), 2001–2008.
- Channing, A. (2001). Amphibians of central and southern Africa. *Ithaca, NY: Comstock Pub. Associates.* (pp. 498)
- Collett, T. (1977). Stereopsis in toads. *Nature*, *267* (5609), 349–351.
- Cooper, W. E. (1994). Chemical discrimination by tongue licking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, *20*, 439–487.
- Cooper, W. E. (1997). Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging, lingual morphology and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*(4), 257–265.
- Cooper, W. E., & Hartdegen, R. (2000). Lingual and biting responses to prey chemicals by ingestively naive scincid lizards: discrimination from control chemicals, time course, and effect of method of stimulus presentation. *Chemoecology*, *10*(2), 51–58.
- Crews, D., Sakata, J., & Rhen, T. (1998). Developmental effects on intersexual and intrasexual variation in growth and reproduction in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, *119*(3), 229–241.
- Crnobrnja-Isailović, J., Curčić, 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*, 562–567.
- da Silva, H. R., de Britto-Pereira, M. C., Caramaschi, U., & de Britto-Pereira, M. C. (1989). Frugivory and Seed Dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical Treefrog. *Copeia*, *1989*(3), 781.

- Daghfous, G., Smargiassi, M., Libourel, P. A., Wattiez, R., & Bels, V. (2012). The Function of Oscillatory Tongue-Flicks in Snakes: Insights from Kinematics of Tongue-Flicking in the Banded Water Snake (*Nerodia fasciata*). *Chemical Senses*, *37*(9), 883–896.
- Daneri, M. F., Casanave, E., & Muzio, R. N. (2011). Control of spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*). *Journal of Comparative Psychology*, *125*, 296-307.
- Das I., & Coe, M. (1994). Dental morphology and diet in anuran amphibians from south India. *Journal of Zoology*, *233*(3), 417–427.
- David, R. S., & Jaeger, R. G. (1981). Prey Location Through Chemical Cues by a Terrestrial Salamander. *Copeia*, *1981*(2), 435.
- Dayananda, B., & Webb, J. K. (2017). Incubation under climate warming affects learning ability and survival in hatchling lizards. *Biology Letters*, *13*(3), 20170002.
- Deban, S. M. (2003). Constraint and convergence in the evolution of Salamander feeding. *Vertebrate Biomechanics and Evolution*, (May), 163–180.
- Deban, S. M., Reilly, J. C. O., Dicke, U., & Leeuwen, J. L. Van. (2007). Extremely high-power tongue projection in plethodontid salamanders. *Journal of Experimental Biology*, *210*(4) 655–667.
- Deban, S. M., & Wake, D. B. (2000). Aquatic Feeding in Salamanders. In *Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (pp. 65–94). Academic Press.
- Deperno, C. S., Cooper, W. E., Journal, S., & Dec, N. (1996). Labial-Licking for Chemical Sampling by the Leopard Gecko (*Eublepharis macularius*). *Journal of Herpetology*, *30*(4), 540–543.
- Dial, B. E., & Fitzpatrick, L. C. (1981). The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis* (Sauria: Gekkonidae). *Oecologia*, *51*(3), 310–317.
- Dieringer, N. (1987). The role of compensatory eye and head movements for gaze stabilization in the unrestrained frog. *Brain Research*, *404*(1-2), 33–38.
- Dieringer, N., & Daunicht, W. J. (1986). Image fading? A problem for frogs? *Naturwissenschaften*, *73*(6), 330–332.
- Dieringer, N., & Meier, R. K. (1994). Strategies for simultaneous image stabilization and gaze orientation in different vertebrates. In *Information Processing Underlying Gaze Control* (pp. 429–436). Oxford: Pergamon Press.
- Dieringer, N., & Precht, W. (1982). Compensatory Head and Eye Movements in the Frog and Their Contribution to Stabilization of Gaze. *Experimental Brain Research*, *47*(3), 394–406.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1994). *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, (pp. 670)

- Eifler, D. A., & Eifler, M. A. (1999). The influence of prey distribution on the foraging strategy of the lizard *Oligosoma grande* (Reptilia: Scincidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(6), 397–402.
- Eisthen, H. L. (2000). *Amphibian Biology. Volume 3: Sensory Perception*. (H. Heatwole, Ed.). *Copeia* 2000, (pp.261).
- Elias-Costa, A. J., Araujo-Vieira, K., & Faivovich, J. (2021). Evolution of the strikingly diverse submandibular muscles in Anura. *Cladistics*, 0(2021), 1–29.
- Ellins, S. R., Cramer, R. E., & Martin, G. C. (1982). Discrimination reversal learning in newts. *Animal Learning & Behavior*, 10, 301-304.
- Emerson, S. B. (1976). Burrowing in frogs. *Journal of Morphology*, 149(4), 437–458.
- Emerson, S. B. (1985). Skull Shape in Frogs - Correlations with Diet. *Herpetologica*, 41, 177–188.
- Ewert, J. P. (1974). The neural basis of visually guided behavior. *Scientific American*, 230(3), 34–42
- Ewert, J. P. (1987). Neuroethology of releasing mechanisms: Prey-catching in toads, *Behavioral and Brain Sciences*, 10(3), 337–405.
- Ewert, J. P. (2004). Motion Perception Shapes the Visual World of Amphibians. In F. R. Prete (Ed.), *Complex Worlds from Simpler Nervous Systems* (pp. 117–160).
- Ewert, J. P., Buxbaum-Conradi, H., Dreisvogt, F., Glasgow, M., Merkel-Harff, C., Röttgen, A. Schwippert, W. W. (2001). Neural modulation of visuomotor functions underlying prey-catching behaviour in anurans: Perception, attention, motor performance, learning. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 128(3), 417–461.
- Fabrezi, M., & Emerson, S. B. (2003). Parallelism and convergence in anuran fangs. *Journal of Zoology*, 260(June), 41–51.
- Feng, Y.-J., Blackburn, D. C., Liang, D., Hillis, D. M., Wake, D. B., Cannatella, D. C., & Zhang, P. (2017). Phylogenomics reveals rapid, simultaneous diversification of three major clades of Gondwanan frogs at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29),
- Filoramo, N. I., & Schwenk, K. (2009). The mechanism of chemical delivery to the vomeronasal organs in squamate reptiles: a comparative morphological approach. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311A(1), 20–34.
- Ford, L., & Cannatella, D. (1993). The Major Clades of Frogs. *Herpetologica*, 7(March), 94–117.
- Freed, A. N. (1982). A treefrog's menu: Selection for an evening's meal. *Oecologia*, 53(1), 20–26.



- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(11), 1325–1330.
- Frýdlová, P., Sedláčková, K., Žampachová, B., Kurali, A., Hýbl, J., Škoda, D., Kutílek, P., Landová, E., Černý, R. & Frynta, D. (2018). A gyroscopic advantage: phylogenetic patterns of compensatory movements in frogs. *The Journal of Experimental Biology*. 186544.
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., & Bauer, A. M. (2015). Into the light: diurnality has evolved multiple times in geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, *115*(4), 896–910.
- Gans, C., & Gorniak, G. C. (1982). Functional morphology of lingual protrusion in marine toads (*Bufo marinus*). *American Journal of Anatomy*, *163*(3), 195–222.
- Ganz, C., & Gorniak, G. C. (1982). How Does the Toad Flip Its Tongue? Test of Two Hypotheses. *Science*, *216*(4552), 1335–1337.
- Govardovskii, V. I., & Zueva, L. V. (1974). Spectral Sensitivity of the Frog Eye in the Ultraviolet and Visible Region, *Vision Research*, *14* (12), 1317–1321.
- Grobstein, P., Comer, C., & Kostyk, S. K. (1983). Frog prey capture behavior: Between sensory maps and directed motor output. *Advances in Vertebrate Neuroethology*, 331–347.
- Group, I. S. A. S. (2016). *Sclerophrys regularis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*, e.T54747A1, Downloaded on 17 May 2021.
- Grüsser, O.-J., & Grüsser-Cornehls, U. (1976). Neurophysiology of the Anuran Visual System. In R. Llinas & W. Precht (Eds.), *Frog Neurobiology* (pp. 297–385). Springer, Berlin.
- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. In C. Gans & D. Crews (Eds.), *Biology of the Reptilia: Brain, Hormones, and Behavior* (pp. 423–523). Chicago, Illinois: University Of Chicago Press.
- Hammerson, G. (2004). *Anaxyrus terrestris*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2004*, e.T54777A1, Downloaded on 23 May 2021.
- Herrel, A., Timmermans, J.-P., & De Vree, F. (1998). Tongue flicking in agamid lizards: Morphology, kinematics, and muscle activity patterns. *The Anatomical Record*, *252*(1), 102–116.
- Herrel, A., & Bonneaud, C. (2012). Temperature dependence of locomotor performance in the tropical clawed frog, *Xenopus tropicalis*. *Journal of Experimental Biology*, *215*(14), 2465–2470.
- Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F., & Wake, D. B. (1985). Functional vertebrate morphology. *Harvard University Press*. (pp. 430).

- Horton, P. (1982). Diversity and Systematic Significance of Anuran Tongue Musculature. *Copeia*, 1983(3), 595-602
- Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1981). Ecological Consequences of Foraging Mode. *Ecology*, 62(4), 991–999.
- Inger, R., & Marx, H. (1961). The food of amphibians. *Mission G.F. De Witte: Exploration Du Parc National de l'Upemba, Institut Des Parcs Nationaux Du Congo et Du Ruanda-Urundi*, 64, 1–86.
- Ingle, F. (1972). Depth vision in monocular frogs. *Psychonomic Science*, 29, 37–38.
- Jaeger, R. G., & Barnard, D. E. (1981). Foraging Tactics of a Terrestrial Salamander: Choice of Diet in Structurally Simple Environments. *The American Naturalist*, 117(5), 639–664.
- Jaeger, R. G., & Rubin, A. M. (1982). Foraging Tactics of a Terrestrial Salamander: Judging Prey Profitability. *The Journal of Animal Ecology*, 51(1), 167.
- Jameson, D. L. (1966). Rate of Weight Loss of Tree Frogs at Various Temperatures and Humidities. *Ecology*, 47(4), 605–613.
- Jetz, W., & Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology & Evolution*, 2(5), 850–858.
- Khan, M. S. (2009). Natural history and biology of the leopard gecko, *Eublepharis macularius*, in Pakistan. *Reptilia*, 45(June), 30–35.
- King, J. R., & Straka, H. (1998). Effects of vestibular nerve lesions on orientation turning in the leopard frog, *Rana pipiens*. *Biological Bulletin*, 195(2), 193–194.
- Košinárová, L. Mechanismus lovu a vizuální vnímání kořisti u obojživelníků. Praha, 2019. Bakalářská práce. *Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta*. Vedoucí práce RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.
- Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2002). Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), 303-314.
- Kuangyang, L., Zhigang, Y., Haitao, S., Baorong, G., van Dijk, P. P., Iskandar, D., Asmat, G. (2004). *Kaloula pulchra*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2004*, e.T57855A8, Downloaded on 17 May 2021.
- Lappin, A. K., Wilcox, S. C., Moriarty, D. J., Stoeppler, S. A. R., Evans, S. E., & Jones, M. E. H. (2017). Bite force in the horned frog (*Ceratophrys cranwelli*) with implications for extinct giant frogs. *Scientific Reports*, 7(1), 11963.
- Lessells, C., & Boag, P. (1987). Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 104, 116–121.

- Lettwin, J. Y., Maturana, H. R., McCulloch, W. S., & Pitts, W. H. (1959). What the Frog's Eye Tells the Frog's Brain, *Proceedings of the IRE*, 1940–1951.
- Linke, R., Roth, G., & Rottluff, B. (1986). Comparative Studies on the Eye Morphology of Lungless Salamanders, Family (Plethodontidae, and the Effect of Miniaturization, *Journal of Morphology*, 189(2), 131–143.
- Liu, Y., Day, L. B., Summers, K., & Burmeister, S. S. (2016). Learning to learn: advanced behavioural flexibility in a poison frog. *Animal Behaviour*, 111, 167–172.
- Lock, A., & Collett, T. (1979). A toad's devious approach to its prey: A study of some complex uses of depth vision. *Journal of Comparative Physiology*, 131(2), 179–189.
- Lock, A., & Collett, T. (1980). The Three-Dimensional World of a Toad. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 206(1165), 481–487.
- Loew, E. R., Govardovskii, V. I., Röhlich, P., & Szél, Á. (1996). Microspectrophotometric and immunocytochemical identification of ultraviolet photoreceptors in geckos. *Visual Neuroscience*, 13(02), 247–256.
- Luthardt-Laimer, G. (2010). Distance Estimation in Binocular and Monocular Salamanders. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 63(2-3), 233–240.
- Maiorana, V. C. (1978a). Behavior of an Unobservable Species: Diet Selection by a Salamander. *Copeia*, 1978(4), 664.
- Maiorana, V. C. (1978b). Difference in diet as an epiphenomenon: space regulates salamanders. *Canadian Journal of Zoology*, 56(5), 1017–1025.
- Major, T., Knierim, T., Barnes, C., Lonsdale, G., Waengsothorn, S., & Strine, C. (2017). Observations of Arboreality in a Burrowing Frog, the Banded Bullfrog, *Kaloula pulchra* (Amphibia: Anura: Microhylidae). *Current Herpetology*, 36(2), 148–152.
- Manenti, R., Denoël, M., & Francesco, G. (2013). Foraging plasticity favours adaptation to new habitats in fire salamanders. *Animal Behaviour*, 86(2), 375–382.
- Manteuffel, G., Kopp, J., & Himstedt, W. (1986). Amphibian Optokinetic Afternystagmus: Properties and Comparative Analysis in Various Species. *Brain, Behavior and Evolution*, 28(4), 186–197.
- Manteuffel, G., Plasa, L., Sommer, T. J., & Wess, O. (1977). Involuntary eye movements in salamanders. *Naturwissenschaften*, 64(10), 533–534.
- McCormick, M. I. (1998). Ontogeny of diet shifts by a microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology*, 123, 9–20.
- McDiarmid, R. W., & Altif, R. (2000). Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. *Chicago: University of Chicago Press*, (pp.458).

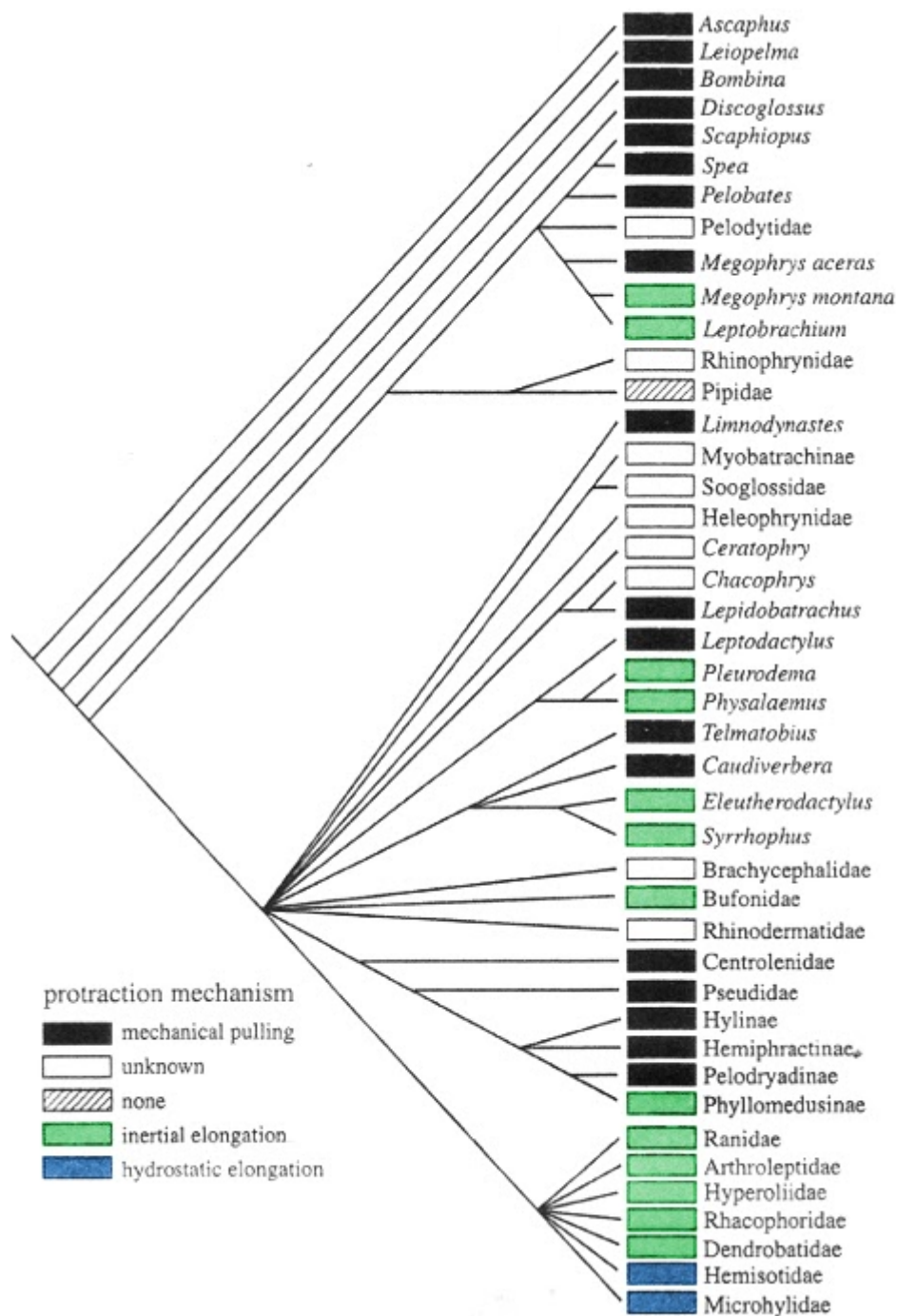
- Measey, G. J., Vimercati, G., de Villiers, F. A., Mokhatla, M. M., Davies, S. J., Edwards, S., & Altwegg, R. (2015). Frog eat frog: exploring variables influencing anurophagy. *PeerJ*, 3, 1204.
- Mege, P., Ödeen, A., Théry, M., Picard, D., & Secondi, J. (2015). Partial Opsin Sequences Suggest UV-Sensitive Vision is Widespread in Caudata. *Evolutionary Biology*, 43, 109-118.
- Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., & Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protraction in microhylid frogs. *Journal of Experimental Biology*, 207(1), 21–31.
- Microsoft Corporation. (2018). Microsoft Excel. Retrieved from <https://office.microsoft.com/excel>, Microsoft, Verze 2008.
- Monroy, A. J. (2004). Neural Control of Prey Capture in Microhylid Frogs. *Northern Arizona University*, (May), 941-954.
- Monroy, J. A., & Nishikawa, K. (2011). Prey capture in frogs: Alternative strategies, biomechanical trade-offs, and hierarchical decision making. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 315 A(2), 61–71.
- Navas, C. A., Gomes, F. R., & Carvalho, J. E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 151(3), 344–362.
- Nishikawa, K. C. (1999). Feeding in Frogs. In *Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (pp. 117–148). Academic Press.
- Nishikawa, K. C., Anderson, C. W., Deban, S. M., & O'Reilly, J. C. (1992). The Evolution of Neural Circuits Controlling Feeding Behavior in Frogs. *Brain, Behavior and Evolution*, 40, 125–140.
- Nishikawa, K. C., & Gans, C. (1996). Mechanisms of prey capture and narial closure in the marine toad, *Bufo marinus*. *Journal of Experimental Biology*, 199, 2511–2529.
- Nishikawa, K. C., Kier, W. M., & Smith, K. K. (1999a). Morphology and mechanics of tongue movement in the African pig-nosed frog *Hemisus marmoratum*: a muscular hydrostatic model. *The Journal of Experimental Biology*, 202(Pt 7), 771–780.
- Nishikawa, K. C., Trans, P., & Lond, R. S. (1999b). Neuromuscular control of prey capture in frogs. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*, 354, 941–954.
- Noel, A. C., & Hu, D. L. (2018). The tongue as a gripper. *The Journal of Experimental Biology*, 221(7), 176289.
- Nordberg, E. J., Murray, P., Alford, R., & Schwarzkopf, L. (2017). Abundance, diet and prey selection of arboreal lizards in a grazed tropical woodland. *Austral Ecology*, 43(3), 328–338.
- Okada, S., Fukuda, Y., & Takahashi, M. K. (2014). Paternal care behaviors of Japanese giant salamander *Andrias japonicus* in natural populations. *Journal of Ethology*, 33, 1-7.

- Oliveira, J. C. F., Pralon, E., Coco, L., Pagotto, R. V., & Rocha, C. F. D. (2013). Environmental humidity and leaf-litter depth affecting ecological parameters of a leaf-litter frog community in an Atlantic Rainforest area. *Journal of Natural History*, *47*(31-32), 2115–2124.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, *401*, 877–884.
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, *35*, 526–528.
- Pianka, E. R., & Pianka, H. D. (1976). Australian Desert Comparative Ecology of Twelve Species of Nocturnal Lizards (Gekkonidae) in the Western Australian Desert, *Copeia*, *1976*(1), 125–142.
- Pietruszka, R. D. (1986). Search tactics of desert lizards: how polarized are they? *Animal Behaviour*, *34*(6), 1742–1758.
- Pigarev, I. N., Zenkin, G. M., & Girman, S. V. (1972). Retinal detector activity in frogs behaving freely. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, *5*(4), 325–330.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2021). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R Package Version 3.1-152*.
- Pyron, A. R., & Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *61*(2), 543–583.
- Recktenwald, E. W., Skorina, L. K., Neeb, C. N., Dudkin, E. A., & Gruberg, E. R. (2014). Light and shadow: Visual recognition of the stationary environment by leopard frogs. *Behavioural Processes*, *107*, 127–132.
- Regal, P. J., & Gans, C. (1976). Functional aspects of the evolution of frog tongues. *Evolution*, *30*(4), 718–734.
- Reichle, S., Aquino, L., Silvano, D., & di Tada, I. (2004). *Ceratophrys cranwelli*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004, e.T54707A8, Downloaded on 23 May 2021.
- Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. *Behavioural Processes*, *121*, 43–53.
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, *3*, 217–223.
- Röll, B. (2000). Gecko vision-visual cells, evolution, and ecological constraints. *Journal of Neurocytology*, *29*, 471–484.
- Röll, B. (2001). Gecko vision—retinal organization, foveae and implications for binocular vision. *Vision Research*, *41*(16), 2043–2056.

- Roth, G., Nishikawa, K. C., Wake, D. B., Dicke, U., & Matsushima, T. (1989). Mechanics and Neuromorphology of Feeding in Amphibians. *Netherlands Journal of Zoology*, *40*, 115–135.
- Roth, G., & Wiggers, W. (2010). Responses of the Toad *Bufo bufo* (L.) to Stationary Prey Stimuli. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *61*(3), 225–234.
- Roth, L. S. V., & Kelber, A. (2004). Nocturnal colour vision in geckos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*, S485–S487.
- RStudio Team. (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio. Boston: PBC. Retrieved from <http://www.rstudio.com/>
- Schalk, C. M., & Fitzgerald, L. A. (2015). Ontogenetic shifts in ambush-site selection of a sit-and-wait predator, the Chacoan Horned Frog (*Ceratophrys cranwelli*). *Canadian Journal of Zoology*, *93*, 461–467.
- Schalk, C. M., Montaña, C. G., Klemish, J. L., & Wild, E. R. (2014). On the Diet of the Frogs of the Ceratophryidae: Synopsis and New Contributions. *South American Journal of Herpetology*, *9*(2), 90–105
- Scharf, I., Nulman, E., Ovadia, O., & Bouskila, A. (2006). Efficiency Evaluation of Two Competing Foraging Moddes under Different Conditions. *The American Naturalist*, *168*(3), 350–357.
- Schipperheyn, J. J. (1963). Respiratory eye movements and perception of stationary objects in the frog. *Acta Physiologica et Pharmacologica Neerlandica*, *12*(2), 157–159.
- Schwenk, K. (2000). Feeding in lepidosaurs. *San Diego: Academic Press*, (pp.118).
- Seufer, H., Kaverkin, Y., & Kirschner, A. (2005). The eyelash geckos: Care, breeding and natural history. *Germany: Kirschner & Seufer Verlag*, (pp. 240)
- Shinn, E. A., & Dole, J. W. (1979). Evidence for a Role for Olfactory Cues in the Feeding Response of Western Toads, *Bufo boreas*. *Copeia*, *1979*(1), 163.
- Skorina, L., Kazaure, H., & Gruberg, E. (2011). Leopard frogs move their heads, but not their eyes: Implications for perception of stationary objects. *Neuroscience Letters*, *502*(1), 61–64.
- Srinivasulu, C., & Srinivasulu, B. (2013). *Eublepharis fuscus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*, e.T172683A, Downloaded on 05 July 2021.
- Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*(11), 1639–1644.
- Szabo, B., Whiting, M. J., & Noble, D. W. A. (2019). Sex-dependent discrimination learning in lizards: a meta-analysis. *Behavioural Processes*, *164*. 10-16.
- The GIMP team. (2019). GIMP 2.8.10. *Www.Gimp.Org, 1997–2014*, retrieved on 11.05.2021.

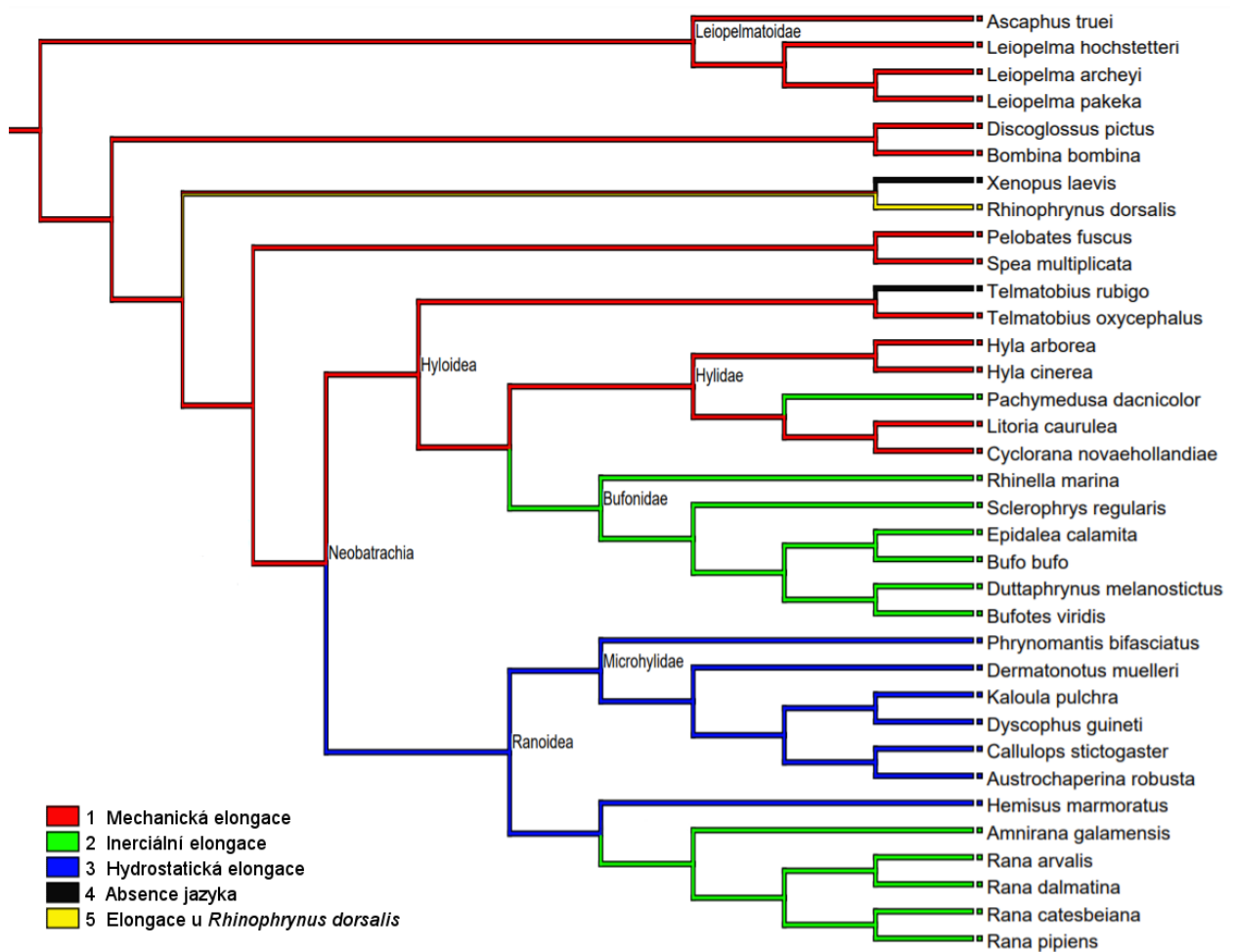
- Toft, C. A. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 141, 131–141.
- Toft, C. A. (1981). Feeding Ecology of Panamanian Litter Anurans: Patterns in Diet and Foraging Mode. *Journal of Herpetology*, 15(2), 139–144.
- Trueb, L., & Gans, C. (2009). Feeding specializations of the Mexican burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). *Journey of Zoology*, 199(2)(January), 189–208.
- Valdez, C. M., & Nishikawa, K. C. (1997). Sensory modulation and behavioral choice during feeding in the Australian frog, *Cyclorana novaehollandiae*, *Journal of Comparative Physiology A*, 180, 187–202.
- van Dijk, P. P., Iskandar, D., Lau, M. W. N., Huiqing, G., Baorong, G., Kuangyang, L., Khan, M. S. (2004). *Duttaphrynus melanostictus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2004*, e.T54707A8, Downloaded on 23 May 2021.
- Van Leeuwen, J. L., De Groot, J. H., & Kier, W. M. (2000). Evolutionary Mechanics of Protrusible Tentacles and Tongues, *Netherlands Journal of Zoology*, 50(2), 113–139.
- Wake, D. B., & Deban, S. M. (2000). Terrestrial Feeding in Salamanders. In *Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (pp. 95–116). Academic Press.
- Wake, M. H. (1980). Reproduction, growth and population structure of the Central American caecilian *Dermophis mexicanus*. *Herpetologica* 36 (pp. 244–256).
- Wake, M. H. (1985). The comparative morphology and evolution of the eyes of caecilians (Amphibia, Gymnophiona). *Zoomorphology*, 105, 277–295.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press. (pp. 1400).
- Yovanovich, C. A. M., Koskela, S. M., Nevala, N., Kondrashev, S. L., Kelber, A., & Donner, K. (2017). The dual rod system of amphibians supports colour discrimination at the absolute visual threshold. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1717, 20160066).
- Zehra, A., Ghalib, S. A., Khan, M. Z., Begum, A., Hussain, B., Khan, A. R., Lateef, T. A. (2015). Distribution and Current Status of the Reptiles of Khirthar Protected Area Complex (KPAC) and Adjoining Areas in Districts Karachi, Jamshoro and Thatta, Sindh. *Current World Environment* 2015, 10(1), 109-114.

## Příloha:



**Obr. A)** Kladogram namapovaných jazykových elongací žab na starší fylogenetický strom podle práce Ford & Cannatella (1993). Je patrné, že většina fylogenetických vztahů nebyla v té době ještě známa, a to ovlivňuje velkou měrou rekonstrukci evoluce tohoto znaku a hypotézy z toho interpretované. Převzato z Nishikawa et al. (1999b), upraveno.





**Obr. B)** Kladogram zobrazující namapované typy jazykových elongací u 35 druhů žab převzatý z mé bakalářské práce Košinárová (2019) provedený podle fylogenetických prací Pyron & Wiens (2011) a Feng et al. (2017). Již zde je patrný rozdíl v postavení hydrostatické elongace v evoluci u našeho kladogramu a předchozích hypotéz.

**Tab. A)** Přehled jednotlivých druhů použitých v analýze rekonstrukce evoluce jazykových elongací u žab, jejich zařazení, typ vyhodnocené elongace a zdroj záznamu nebo práce, ve které již byli dříve vyhodnoceny.

Druh	Čeleď	Elongace	Reference
1 <i>Agalychnis callidryas</i>	Hylidae	mechanická	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=cRmpjbT0yCU">https://www.youtube.com/watch?v=cRmpjbT0yCU</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=6ERZVJHhYg">https://www.youtube.com/watch?v=6ERZVJHhYg</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=FLnV3TCcJj8">https://www.youtube.com/watch?v=FLnV3TCcJj8</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=5EVC0HJBTK0">https://www.youtube.com/watch?v=5EVC0HJBTK0</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=ktnBryiYo6s">https://www.youtube.com/watch?v=ktnBryiYo6s</a>
2 <i>Amnirana galamensis</i>	Ranidae	inerciální	Vlastní záznam
3 <i>Anaxyrus cognatus</i>	Bufoidea	inerciální	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=RhcVW1-j7RM">https://www.youtube.com/watch?v=RhcVW1-j7RM</a>
4 <i>Anaxyrus speciosus</i>	Bufoidea	inerciální	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=1ELJPZ8WWlc&amp;t">https://www.youtube.com/watch?v=1ELJPZ8WWlc&amp;t</a>
5 <i>Anaxyrus terrestris</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
6 <i>Ascaphus truei</i>	Ascaphidae	mechanická	Nishikawa, K. C., & Cannatella, D. C. (1991). Kinematics of prey capture in the tailed frog <i>Ascaphus truei</i> (Anura: Ascaphidae). <i>Zoological Journal of the Linnean Society</i> . 103, 289-307.
7 <i>Austrochaperina robusta</i>	Microhylidae	hydrostatická	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protrusion in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21-31.
8 <i>Bombina bombina</i>	Bombinatoridae	mechanická	Vlastní záznam
9 <i>Bombina orientalis</i>	Bombinatoridae	mechanická	Vlastní záznam
10 <i>Braviceps adspersus</i>	Bravicipitidae	hydrostatická	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=quphpCu-W0k">https://www.youtube.com/watch?v=quphpCu-W0k</a>
11 <i>Bufo bufo</i>	Bufoidea	inerciální	Grobstein, P., Comer, C., & Kostyk, S. K. (1983). Frog prey capture behavior: Between sensory maps and directed motor output. <i>Advances in Vertebrate Neuroethology</i> , 331-347.
12 <i>Bufo viridis</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
13 <i>Callulops stictogaster</i>	Microhylidae	hydrostatická	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protrusion in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21-31.
14 <i>Ceratophrys cranwelli</i>	Ceratophryidae	mechanická	Vlastní záznam
15 <i>Cyclorana novaehollandiae</i>	Hylidae	mechanická	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protrusion in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21-31.
16 <i>Dendrobates auratus</i>	Dendrobatidae	inerciální	Vlastní záznam
17 <i>Dendrobates leucomelas</i>	Dendrobatidae	inerciální	Vlastní záznam
18 <i>Dendrobates tinctorius</i>	Dendrobatidae	inerciální	Vlastní záznam
19 <i>Dermatonotus muelleri</i>	Microhylidae	hydrostatická	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protrusion in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21-31.
20 <i>Discoglossus pictus</i>	Alytidae	mechanická	Nishikawa, K. C., & Roth, G. (1991) The mechanism of tongue protrusion during prey capture in the frog <i>Discoglossus pictus</i> .
21 <i>Duttaphrynus melanostictus</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
22 <i>Dyscophus guineti</i>	Microhylidae	hydrostatická	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protrusion in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21-31.
23 <i>Epidalea calamita</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
24 <i>Gastrophryne carolinensis</i>	Microhylidae	hydrostatická	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=rr0K0UAY5Sg">https://www.youtube.com/watch?v=rr0K0UAY5Sg</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=0gTG8LpBRv0">https://www.youtube.com/watch?v=0gTG8LpBRv0</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=qBJOTXWBjnc">https://www.youtube.com/watch?v=qBJOTXWBjnc</a>
25 <i>Hemismus marmoratus</i>	Hemisotidae	hydrostatická	Ritter, D. A. & Nishikawa, K. C. (1995). The kinematics and mechanism of prey capture in the African pig-nosed frog ( <i>Hemismus marmoratus</i> ): description of a radically divergent anuran tongue. <i>J. Exp. Biol.</i> 198, 2025-2040.
26 <i>Hyla arborea</i>	Hylidae	mechanická	Vlastní záznam

27	<i>Hyla cinerea</i>	Hylidae	mechanická	Deban, S. M. & Nishikawa, K. C. (1992). The kinematics of prey capture and the mechanism of tongue protraction in the green tree frog <i>Hyla cinerea</i> . <i>J. exp. Biol.</i> 170, 235–256.
28	<i>Hyla versicolor</i>	Hylidae	mechanická	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=8SMli0S4xYE">https://www.youtube.com/watch?v=8SMli0S4xYE</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=PFXuljhaN6g">https://www.youtube.com/watch?v=PFXuljhaN6g</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=CySfYyCRAw">https://www.youtube.com/watch?v=CySfYyCRAw</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=KSS3Jg8oCLw">https://www.youtube.com/watch?v=KSS3Jg8oCLw</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=Q3earND9tdg">https://www.youtube.com/watch?v=Q3earND9tdg</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=h0-GNebMwzs">https://www.youtube.com/watch?v=h0-GNebMwzs</a>
29	<i>Kaloula pulchra</i>	Microhylidae	hydrostatická	Vlastní záznam
30	<i>Leiopelma archeyi</i>	Leiopelmatidae	mechanická	Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. <i>Behavioural Processes</i> , 121, 43–53.
31	<i>Leiopelma hochstetteri</i>	Leiopelmatidae	mechanická	Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. <i>Behavioural Processes</i> , 121, 43–53.
32	<i>Leiopelma pakeka</i>	Leiopelmatidae	mechanická	Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. <i>Behavioural Processes</i> , 121, 43–53.
33	<i>Lepidobatrachus laevis</i>	Ceratophryidae	inertní sukce	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=taC4O1OaB-o">https://www.youtube.com/watch?v=taC4O1OaB-o</a>
34	<i>Litoria caerulea</i>	Hylidae	mechanická	Vlastní záznam
35	<i>Notaden bennettii</i>	Myobatrachidae	vlastní	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=Z_bXwaE65HE">https://www.youtube.com/watch?v=Z_bXwaE65HE</a>
36	<i>Osteopilus septentrionalis</i>	Hylidae	bez jazyka	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=3sEHvUenAOo">https://www.youtube.com/watch?v=3sEHvUenAOo</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=-RjZ6e16vlg">https://www.youtube.com/watch?v=-RjZ6e16vlg</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=CHEMjqGZNVm">https://www.youtube.com/watch?v=CHEMjqGZNVm</a> ,
37	<i>Pachymedusa dacnicolor</i>	Hylidae	inerciální	Gray, L.A., & Nishikawa, K.C. (1995). Feeding kinematics of phyllomedusine tree frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 198, 457–463.
38	<i>Pelobates fuscus</i>	Pelobatidae	mechanická	Vlastní záznam
39	<i>Phrynomantis bifasciatus</i>	Microhylidae	hydrostatická	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protraction in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21–31.
40	<i>Phyllobates aurotaenia</i>	Dendrobatidae	inerciální	Vlastní záznam
41	<i>Phyllobates vittatus</i>	Dendrobatidae	inerciální	Vlastní záznam
42	<i>Pseudacris regilla</i>	Hylidae	mechanická	Vlastní záznam
43	<i>Pyxicephalus adspersus</i>	Pyxicephalidae	mechanická	Vlastní záznam
44	<i>Rana arvalis</i>	Ranidae	inerciální	Vlastní záznam
45	<i>Rana catesbeiana</i>	Ranidae	inerciální	Ganz, C. (1962). The tongue protrusion mechanism in <i>Rana catesbeiana</i> . <i>American Zoologist</i> , 2
46	<i>Rana dalmatina</i>	Ranidae	inerciální	Vlastní záznam
47	<i>Rana pipiens</i>	Ranidae	inerciální	Dudkin, E. A., Peiffer, T., Burkitt, B., Neeb, Ch. N., Gruberg, E. R. (2011). Leopard frog priorities in choosing between prey at different locations. <i>Behavioural Processes</i> . 86, 138–142.
48	<i>Rentapia hosii</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
49	<i>Rhinella marinus</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
50	<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	Rhinophrynidae	vlastní	Trueb, L. (2018). Feeding specializations of the Mexican burrowing toad , <i>Rhinophrynus dorsalis</i> ( Anura : Rhinophrynidae). January.
51	<i>Sclerophrys regularis</i>	Bufoidea	inerciální	Vlastní záznam
52	<i>Spea multiplicata</i>	Scaphiopodidae	mechanická	O'reilly, S. R., & Nishikawa, K. C. (1995). Mechanism of Tongue Protraction During Prey Capture in the Spadefoot Toad <i>Spea multiplicata</i> ( Anura : Pelobatidae ), 296, 282–296.
53	<i>Telmatobius oxycephalus</i>	Telmatobiidae	mechanická	Barrionuevo, J. S. (2016). Independent Evolution of Suction Feeding in Neobatrachia: Feeding Mechanisms in Two Species of <i>Telmatobius</i> (Anura: Telmatobiidae). <i>Anatomical Record</i> , 299(2), 181–196.
54	<i>Telmatobius rubigo</i>	Telmatobiidae	inertní sukce	Barrionuevo, J. S. (2016). Independent Evolution of Suction Feeding in Neobatrachia: Feeding Mechanisms in Two Species of <i>Telmatobius</i> (Anura: Telmatobiidae). <i>Anatomical Record</i> , 299(2), 181–196.
55	<i>Trachycephalus resinifictrix</i>	Hylidae	mechanická	<a href="https://www.youtube.com/watch?v=jTpw9jJ69JU">https://www.youtube.com/watch?v=jTpw9jJ69JU</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=fKT1sWB1vFA">https://www.youtube.com/watch?v=fKT1sWB1vFA</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=5eDUmbaF9zg">https://www.youtube.com/watch?v=5eDUmbaF9zg</a> , <a href="https://www.youtube.com/watch?v=RxKGrX9h0qc">https://www.youtube.com/watch?v=RxKGrX9h0qc</a>
56	<i>Xenopus laevis</i>	Pipidae	inertní sukce	Carreno, C. A., & Nishikawa, K. C. (2010). Aquatic feeding in pipid frogs: the use of suction for prey capture. <i>Journal of Experimental Biology</i> , 213(12), 2001–2008.

**Tab. B)** Přehled jednotlivých druhů použitých v analýze rekonstrukce evoluce jazykových elongací u žab a jejich zařazení. Ve sloupci (E.) jsou zaznamenány jazykové elongace: (ME) mechanická elongace, (IE) inerciální elongace, (HE) hydrostatická elongace, (A) absence jazyka při lovu, (S) speciální elongace pro druh *Rhinophrynus dorsalis*. Písmeno (H.) vyjadřuje typ habitatů: (TE) terestrické, (AQ) akvatické, (AR) arboreální a (SA) semiakvatické. Sloupec (P) zaznamenává typ potravy: (1) generalisté, (2) specialisté na mravence a termity. Vše je doplněno případnými referencemi.

	Druh	Čeleď	E.	H.	P	Citace
1	<i>Agalychnis callidryas</i>	Hylidae	ME	AR	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2020). <i>Agalychnis callidryas</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T55290A3028059. Downloaded on 30 May 2021.; Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
2	<i>Amnirana galamensis</i>	Ranidae	IE	SA	1	Jongsma, G. F. M., Barej, M. F., Barratt, C. D., Burger, M., Conradie, W., Greenbaum, E., Blackburn, D. C. (2018). Molecular Phylogenetics and Evolution Diversity and biogeography of frogs in the genus <i>Amnirana</i> (Anura: Ranidae) across sub-Saharan Africa. <i>Phylogenetics and Evolution</i> , 120, 274–285.; Loveridge, A. (1942). Scientific results of a fourth expedition to forested areas in East and Central Africa, V. Amphibians. <i>Bulletin of the Museum of Comparative Zoology</i> , 91, 375–436.
3	<i>Anaxyrus cognatus</i>	Bufoidea	IE	TE	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2015). <i>Anaxyrus cognatus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T54612A53949260. Downloaded on 30 May 2021.; Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
4	<i>Anaxyrus speciosus</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Geoffrey Hammerson, Georgina Santos-Barrera. (2004). <i>Anaxyrus speciosus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T54761A11186095. Downloaded on 30 May 2021.; Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
5	<i>Anaxyrus terrestris</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Geoffrey Hammerson. (2004). <i>Anaxyrus terrestris</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T54777A11188391. Downloaded on 30 May 2021.; Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
6	<i>Ascaphus truei</i>	Ascaphidae	ME	TE	1	Nishikawa, K. C., & Cannatella, D. C. (1991). Kinematics of prey capture in the tailed frog <i>Ascaphus truei</i> (Anura: Ascaphidae). <i>Zoological Journal of the Linnean Society</i> . 103, 289-307.
7	<i>Austrochaperina robusta</i>	Microhylidae	HE	TE	?	Meyers, J. J., O'Reilly, C. J., Nishikawa, C. K., Monroy, A. J. (2004). Mechanism of tongue protraction in microhylid frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> . 207, 21-31.; Horton, P. (1982). Diversity and Systematic Significance of Anuran Tongue Musculature. <i>Copeia</i> , (3), 595-602.
8	<i>Bombina bombina</i>	Bombinatoridae	ME	SA	1	Dolgener, N., Freudenberger, L., Schneeweiss, N., Ibsch, P. L., & Tiedemann, R. (2013). Projecting current and potential future distribution of the Fire-bellied toad <i>Bombina orientalis</i> under climate change in north-eastern Germany. <i>Regional Environmental Change</i> , 14, 1063–1072.
9	<i>Bombina orientalis</i>	Bombinatoridae	ME	SA	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2020). <i>Bombina orientalis</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T54449A63850146. Downloaded on 30 May 2021.; Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
10	<i>Breviceps adspersus</i>	Brevicipridae	HE	TE	2	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2013). <i>Breviceps adspersus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T57712A3061969. Downloaded on 30 May 2021. Nicolau, G. K., van Huyssteen, R., & Jackson, E. A. (2020). <i>Breviceps adspersus adspersus</i> - Diet. <i>Herpetological Review</i> , 51(1) (March), 97.

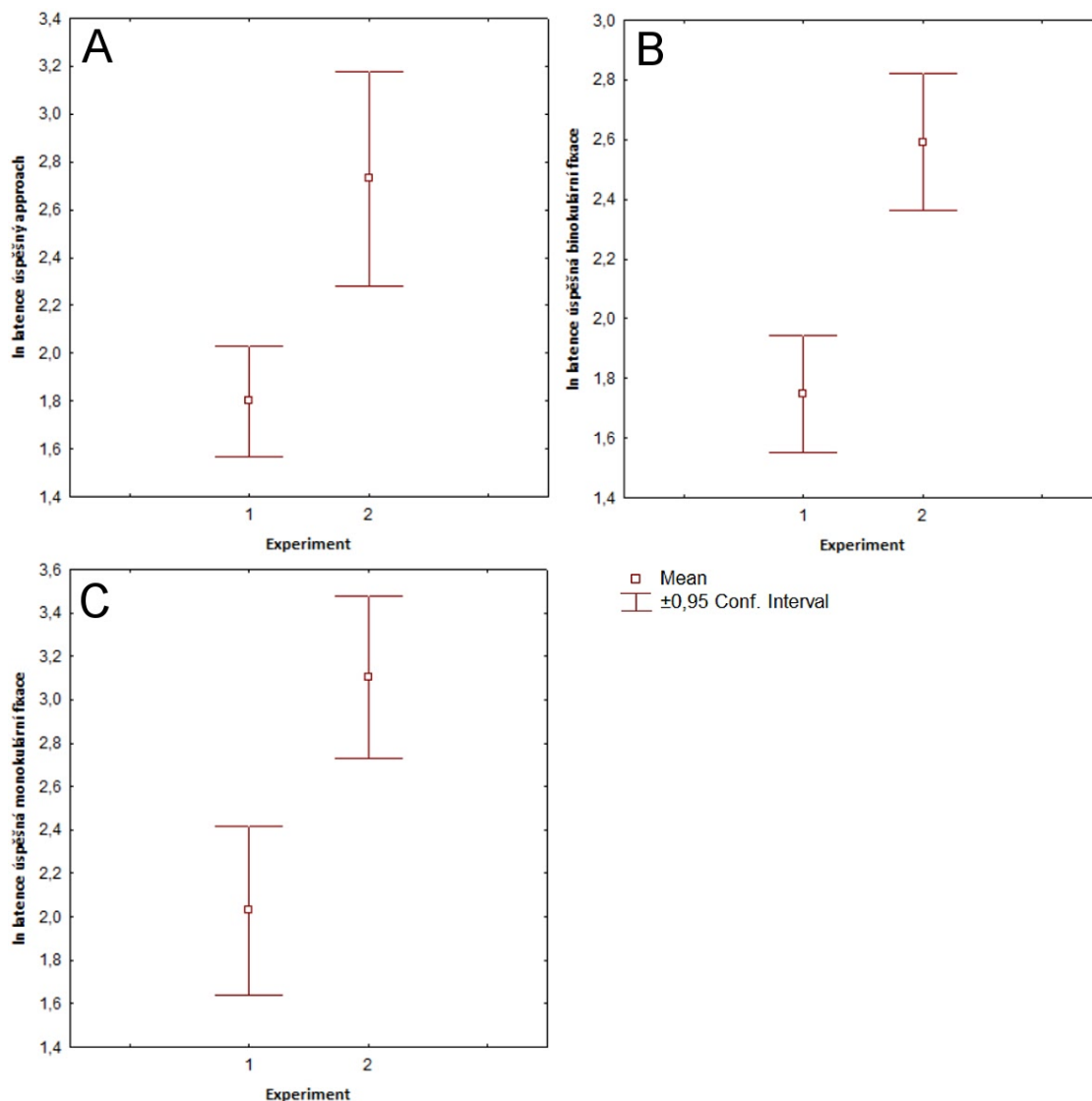
11	<i>Bufo bufo</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Cadenovic, N., Stamenković, S., Bjelić-Čabrilo, O., & Kralj, S. (2018). On the diet of recent metamorphs and adults of the Common Toad, <i>Bufo bufo</i> (Linnaeus, 1758). <i>Herpetozoa</i> , 30, 139–146.; Aram Agasyan, Aziz Avisi, Boris Tuniyev, Jelka Crnobrnja Isailovic, Petros Lymberakis, Claes Andrén, Dan Cogalniceanu, John Wilkinson, Natalia Ananjeva, Nazan Üzümlü, Nikolai Orlov, Richard Podlucky, Sako Tuniyev, Uur Kaya. (2009). <i>Bufo bufo</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T54596A11159939. Downloaded on 21 June 2021.
12	<i>Bufo viridis</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Mollov, I. A., & Stojanova, A. M. (2016). Diet and Trophic Niche Overlap of Three Toad Species (Amphibia, Anura) from Poland. <i>Biotechnology &amp; Biotechnological Equipment</i> , 24, 263–269
13	<i>Callulops stictogaster</i>	Microhylidae	HE	TE	?	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2020). <i>Callulops stictogaster</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T57744A152534922. Downloaded on 18 May 2021.
14	<i>Ceratophrys cranwelli</i>	Ceratophryidae	ME	TE	1	Steffen Reichle, Lucy Aquino, Débora Silvano, Ismael di Tada. (2004). <i>Ceratophrys cranwelli</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T56338A11464257. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
15	<i>Cyclorana novaehollandiae</i>	Hylidae	ME	AR	1	Valdez, C. M., & Nishikawa, K. C. (1997). Sensory modulation and behavioral choice during feeding in the Australian frog, <i>Cyclorana novaehollandiae</i> . <i>Journal of Comparative Physiology A</i> 1997, 187–202. Jean-Marc Hero, John Clarke, Ed Meyer, Richard Retallick. (2004). <i>Litoria novaehollandiae</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T41075A10396788. Downloaded on 18 May 2021.
16	<i>Dendrobates auratus</i>	Dendrobatidae	IE	AR	2	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2020). <i>Dendrobates auratus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T55174A3024941. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
17	<i>Dendrobates leucomelas</i>	Dendrobatidae	IE	TE	2	Enrique La Marca, Claudia Azevedo-Ramos. (2004). <i>Dendrobates leucomelas</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55191A11255828. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
18	<i>Dendrobates tinctorius</i>	Dendrobatidae	IE	AR	2	Gaucher, P. & MacCulloch, R. (2010). <i>Dendrobates tinctorius</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T55204A11265402. Downloaded on 30 May 2021. Born M, Bongers F, Poelman EH, Sterck FJ (2010) Dry-season retreat and dietary shift of the dart-poison frog <i>Dendrobates tinctorius</i> (Anura: Dendrobatidae). <i>Phyllomedusa J Herpetol</i> 9:37–52
19	<i>Dermatonotus muelleri</i>	Microhylidae	HE	TE	2	Stănescu, F., Marangoni, F., Reinko, I., & Cogalniceanu, D. (2016). Life history traits of Neotropical microhylid ( <i>Dermatonotus muelleri</i> , Boettger, 1885) from the Arid Chaco, Argentina. <i>Herpetological Journal</i> , 26, 41–48.
20	<i>Discoglossus pictus</i>	Alytidae	ME	TE	1	Hassine, B., & Boix, D. (2014). Factors regulating the invasive success of an alien frog: a comparison of the ecology of the native and alien populations. <i>Hydrobiologia</i> 730, 172–138. Hassine, B. J., & Nouria, S. (2009). Diet of <i>Discoglossus pictus</i> Otth 1837 (Anura, Alytidae) and <i>Pelophylax saharicus</i> (Boulenger in Hartert, 1913) in the oases of Kettana (Gabes, Tunisia ). <i>Bulletin de La Societe Zoologique de France</i> , 134, 321–332.
21	<i>Duttaphrynus melanostictus</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Döring, B., Mecke, S., Kieckbusch, M., Shea, M. O., Kaiser, H., Döring, B., Shea, M. O. (2017). Food spectrum analysis of the Asian toad, <i>Duttaphrynus melanostictus</i> (Schneider, 1799) (Anura: Bufonidae), from Timor Island, Wallacea. <i>Journal of Natural History</i> , 00(00), 1–17.
22	<i>Dyscophus guineti</i>	Microhylidae	HE	TE	1	Brenes-Soto, A., & Dierenfeld, E. S. (2014). Effect of Dietary Carotenoids on Vitamin A Status and Skin Pigmentation in False Tomato Frogs ( <i>Dyscophus guineti</i> ). <i>Zoo Biology</i> 33 (6), 1–9. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. 2016. <i>Dyscophus guineti</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T57805A84178457. Downloaded on 18 May 2021.
23	<i>Epidalea calamita</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Oromí, N., Sanuy, D., & Sinsch, U. (2010). Thermal ecology of natterjack toads ( <i>Bufo calamita</i> ) in a semiarid landscape. <i>Journal of Thermal Biology</i> , 35, 34–40. Boomsma, J. J., & Arntzen, J. W. (1985). Abundance, growth and feeding of natterjack toads ( <i>Bufo calamita</i> ) in a 4-year-old artificial habitat. <i>Journal of Applied Ecology</i> 22(2), 395–405.
24	<i>Gastrophyne carolinensis</i>	Microhylidae	HE	SA	2	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2014). <i>Gastrophyne carolinensis</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T57813A64207043. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species</i>

						from around the World. University Of Chicago Press.
25	<i>Hemisus marmoratus</i>	Hemisotidae	HE	TE	2	Nishikawa, K. C., Kier, W. M., & Smith, K. K. (1999). Morphology and mechanics of tongue movement in the African pig-nosed frog <i>Hemisus marmoratus</i> : a muscular hydrostatic model. <i>The Journal of Experimental Biology</i> , 202(Pt 7), 771–780. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2016). <i>Hemisus marmoratus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T55281A3027406. Downloaded on 18 May 2021.
26	<i>Hyla arborea</i>	Hylidae	ME	AR	1	Kovács, T., & Török, J. (1997). Determination of minimum sample size to estimate diet diversity in anuran species. <i>Herpetological Journal</i> , 7, 43–47. Jeřábková, L., & Zavadil, V. (2020). Atlas rozšíření obojživelníků České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky.
27	<i>Hyla cinerea</i>	Hylidae	ME	AR	1	Hammerson, G.A. & Hedges, B. (2017). <i>Dryophytes cinereus</i> (amended version of 2008 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T55449A112713111. Downloaded on 18 May 2021.
28	<i>Hyla versicolor</i>	Hylidae	ME	AR	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2017). <i>Dryophytes versicolor</i> (amended version of 2015 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T55687A112715618. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
29	<i>Kaloula pulchra</i>	Microhylidae	HE	TE	2	Berry, P. Y. (1965). The Diet of some Singapore Anura (Amphibia). <i>Proceedings of the Zoological Society of London</i> , 144, 163–167. Kuangyang, L., Zhigang, Y., Haitao, S., Baorong, G., van Dijk, P.P., Iskandar, D., Inger, R.F., Dutta, S., Sengupta, S., Uddin Sarker, S. & Asmat, G. 2004. <i>Kaloula pulchra</i> (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T57855A86163405. Downloaded on 18 May 2021.
30	<i>Leiopelma archeyi</i>	Leiopelmatidae	ME	TE	1	Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. <i>Behavioural Processes</i> , 121, 43–53. Shaw, S. D., Skerratt, L. F., & Bishop, P. J. (2012). Designing a diet for captive native frogs from the analysis of stomach contents from free-ranging <i>Leiopelma</i> . <i>New Zealand Journal of Zoology</i> , 39(June 2014), 47–56.
31	<i>Leiopelma hochstetteri</i>	Leiopelmatidae	ME	AQ	1	Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. <i>Behavioural Processes</i> , 121, 43–53. Shaw, S. D., Skerratt, L. F., & Bishop, P. J. (2012). Designing a diet for captive native frogs from the analysis of stomach contents from free-ranging <i>Leiopelma</i> . <i>New Zealand Journal of Zoology</i> , 39(June 2014), 47–56.
32	<i>Leiopelma pakeka</i>	Leiopelmatidae	ME	TE	1	Reilly, S., Essner, R., Wren, S., Easton, L., & Bishop, P. J. (2015). Movement patterns in leiopelmatid frogs: Insights into the locomotor repertoire of basal anurans. <i>Behavioural Processes</i> , 121, 43–53. Shaw, S. D., Skerratt, L. F., & Bishop, P. J. (2012). Designing a diet for captive native frogs from the analysis of stomach contents from free-ranging <i>Leiopelma</i> . <i>New Zealand Journal of Zoology</i> , 39(June 2014), 47–56.
33	<i>Lepidobatrachus laevis</i>	Ceratophryidae	A	AQ	2	Lucy Aquino, Ignacio De la Riva, Jorge Céspedes. 2004. <i>Lepidobatrachus laevis</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T57111A11581308. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
34	<i>Litoria caerulea</i>	Hylidae	ME	AR	1	Smith, B. P. C., Hayasaka, Y., Tyler, M. J., & Williams, B. D. (2004). $\beta$ -caryophyllene in the skin secretion of the Australian green tree frog, <i>Litoria caerulea</i> : an investigation of dietary sources. <i>Australian Journal of Zoology</i> , 52, 521–530. Jean-Marc Hero, Stephen Richards, Richard Retallick, Paul Horner, John Clarke, Ed Meyer. (2004). <i>Litoria caerulea</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T41082A10385007. Downloaded on 18 May 2021.
35	<i>Notaden bennettii</i>	Myobatrachidae	HE	TE	2	Jean-Marc Hero, Ed Meyer, Peter Robertson, Frank Lemckert, John Clarke. (2004). <i>Notaden bennettii</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T41182A10409412 Downloaded on 30 May 2021. Graham, L. D., Glattauer, V., Peng, Y. Y., Vaughan, P. R., Werkmeister, J. A., Tyler, M. J., & Ramshaw, J. A. M. (2016). An Adhesive Secreted by Australian Frogs of the Genus <i>Notaden</i> . <i>Biological Adhesives</i> , 223–243.
36	<i>Osteopilus septentrionalis</i>	Hylidae	A	AT	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2021). <i>Osteopilus septentrionalis</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T55811A3032751. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
37	<i>Pachymedusa dacnicolor</i>	Hylidae	IE	AR	1	Wells, K. D. (2007). <i>The Ecology and Behavior of Amphibians</i> . University of Chicago Press.

						Gray, L. A., & Nishikawa, K. C. (1995). Feeding kinematics of phyllomedusine tree frogs. <i>Journal of Experimental Biology</i> , 198(2), 457–463.
38	<i>Pedostibes hosii</i>	Bufoidea	IE	AR	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. 2017. <i>Rentapia hosii</i> (amended version of 2014 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T54862A114110853. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
39	<i>Pelobates fuscus</i>	Pelobatidae	ME	TE	1	Kovács, É.-H., Covaciu-Marcov, S.-D., Sas, I., Cupsa, D., Groze, M., & Hartel, T. (2007). Seasonal variation in the diet of a population of <i>Hyla arborea</i> from Romania. <i>Amphibia-Reptilia</i> , 28, 485–491.
40	<i>Phrynomantis bifasciatus</i>	Microhylidae	HE	TE	2	Jacobsen, N. H. G. (1986). <i>A herpetological survey of the Transvaal</i> . University of Natal.
41	<i>Phyllobates aurotaenia</i>	Dendrobatidae	IE	TE	2	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2020). <i>Phyllobates vittatus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T55265A157629569. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
42	<i>Phyllobates vittatus</i>	Dendrobatidae	IE	TE	2	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2017). <i>Phyllobates aurotaenia</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T55261A85887593. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
43	<i>Pseudacris regilla</i>	Hylidae	ME	AR	1	Geoffrey Hammerson, Georgina Santos-Barrera. (2004). <i>Pseudacris regilla</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T55897A11376273. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
44	<i>Pyxicephalus adspersus</i>	Pyxicephalidae	ME	TE	1	IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2013). <i>Pyxicephalus adspersus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T58535A3070700. Downloaded on 30 May 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
45	<i>Rana arvalis</i>	Ranidae	IE	TE	1	Stojanova, A. M., & Mollov, I. (2008). Diet and Trophic Niche Overlap of the Moor Frog ( <i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842) and the Common Frog ( <i>Rana temporaria</i> L., 1758) from Poland. <i>Anniversary Scientific Conference of Ecology</i> . 181-190. Kovács, T., & Török, J. (1997). Determination of minimum sample size to estimate diet diversity in anuran species. <i>Herpetological Journal</i> , 7, 43–47.
46	<i>Rana catesbeiana</i>	Ranidae	IE	AQ	1	Zhengjun, W., Yiming, L., Wang, Y., & Adams, M. J. (2005). Diet of Introduced Bullfrogs ( <i>Rana catesbeiana</i> ): Predation on and Diet Overlap with Native Frogs on Daishan Island, China. <i>Journal of Herpetology</i> , 39, 668-674.
47	<i>Rana dalmatina</i>	Ranidae	IE	TE	1	Guidali, F., Scali, S., & Carettoni, A. (2009). Diet and trophic niche overlap of two ranid species in northern Italy Diet and trophic niche overlap of two ranid species in northern Italy. <i>Italian Journal of Zoology</i> , 67, 37–41.
48	<i>Rana pipiens</i>	Ranidae	IE	SA	1	Knutson, M. G., Herner-Thogmartin, J. H., Thogmartin, W. E., Kapfer, S., & Nelson, J. C. (2018). Habitat Selection, Movement Patterns, and Hazards Encountered by Northern Leopard Frogs ( <i>Lithobates pipiens</i> ) in an Agricultural Landscape. <i>Herpetological Conservation and Biology</i> , 13, 113–130.
49	<i>Rhinella marina</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Frank Solís, Roberto Ibáñez, Geoffrey Hammerson, Blair Hedges, Arvin Diesmos, Masafumi Matsui, Jean-Marc Hero, Stephen Richards, Luis Coloma, Santiago Ron, Enrique La Marca, Jerry Hardy, Robert Powell, Federico Bolaños, Gerardo Chaves, Paulino Ponce. (2009). <i>Rhinella marina</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T41065A10382424. Downloaded on 18 July 2021. Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
50	<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	Rhinophrynidae	S	TE	2	Trueb, L. (2018). Feeding specializations of the Mexican burrowing toad, <i>Rhinophrynus dorsalis</i> (Anura: Rhinophrynidae). <i>Journal of Zoology</i> 199(2), 189-208 IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2020). <i>Rhinophrynus dorsalis</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T59040A53972326. Downloaded on 18 May 2021.
51	<i>Sclerophrys regularis</i>	Bufoidea	IE	TE	1	Borkin, L. J., Goncharov, A. I., & Litvinchuk, S. N. (2016). The Egyptian toad, <i>Sclerophrys regularis</i> (Reuss, 1833) at Sharm El- Sheikh, with comments on amphibians of the Sinai Peninsula. <i>Russian Journal of Herpetology</i> 23 (4), 283-292. Lescure, J. (1983). The metamorphosis of the jaws and their muscles in the Toad, <i>Bufo regularis</i> Reuss, correlated with the changes in the animal's feeding habits. <i>Bulletin de La Societe Zoologique de France</i> , 108, 405-449.

52	<i>Spea multiplicata</i>	Scaphiopodidae	ME	TE	1	Dimmitt, M. A., & Ruibal, R. (1980). Exploitation of Food Resources by Spadefoot toads ( <i>Scaphiopus</i> ). In <i>Copeia</i> (pp. 854–862). American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH).
53	<i>Telmatobius oxycephalus</i>	Telmatobiidae	ME	SA	1	Barrionuevo, J. S. (2016). Independent Evolution of Suction Feeding in Neobatrachia: Feeding Mechanisms in Two Species of <i>Telmatobius</i> (Anura: Telmatobiidae). <i>Anatomical Record</i> , 299(2), 181–196. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2019). <i>Telmatobius oxycephalus</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T57353A101434020. Downloaded on 18 May 2021.
54	<i>Telmatobius rubigo</i>	Telmatobiidae	A	AQ	1	Barrionuevo, J. S. (2016). Independent Evolution of Suction Feeding in Neobatrachia: Feeding Mechanisms in Two Species of <i>Telmatobius</i> (Anura: Telmatobiidae). <i>Anatomical Record</i> , 299(2), 181–196. IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2019). <i>Telmatobius rubigo</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T200645A2675750. Downloaded on 18 May 2021.
55	<i>Trachycephalus resinifictrix</i>	Hylidae	ME	AR	1	Enrique La Marca, Claudia Azevedo-Ramos, Robert Reynolds, Luis A. Coloma, Santiago Ron. (2010). <i>Trachycephalus resinifictrix</i> . The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T55823A11373135. Downloaded on 30 May 2021 Halliday, T. (2016). <i>The Book of Frogs: A Life-Size Guide to Six Hundred Species from around the World</i> . University Of Chicago Press.
56	<i>Xenopus laevis</i>	Pipidae	A	AQ	1	Anzeraey, A., Aumont, M., Decamps, T., Herrel, A., & Pouydebat, E. (2017). The effect of food properties on grasping and manipulation in the aquatic frog <i>Xenopus laevis</i> . <i>The Journal of Experimental Biology</i> , 220(23), 4486–4491.





**Obr.C)** Grafy závislosti latence úspěšného chování na typu kompenzačního experimentu: (1) v klidu, (2) při pohybu plošiny. Graf (A) zobrazuje latenci approach, (B) binokulární fixace a (C) monokulární fixace. Výpočet:  $m1 <- lme(\ln\_value \sim experiment, random = \sim 1 | ID), anova(m1)$ .

**Tab.C)** Hodnoty pro závislost latence úspěšného chování na typu experimentu v klidu a při pohybu plošiny v pokusu vlivu kompenzačních pohybů na lov. Hodnoty jsou počítány podle hodnot v klidu.

Parametr:	Chování:	F-value	DF	p-value
Latence, úspěšná	Approach	16.09648	106	1e-04
	Binokulární fixace	34.91067	428	<0,001
	Monokulární fixace	15.22386	95	2e-04