

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Biologie
Ekologická a evoluční biologie



Lucie Košinárová

Mechanismus lovu a vizuální vnímání kořisti u obojživelníků

Hunting mechanism and visual perception of prey in amphibians

Bakalářská práce

Školitel:

RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Praha, 2019

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.

V Praze, 9.5.2019

Podpis

Chtěla bych poděkovat své školitelce RNDr. Petře Frýdlové za ochotu a trpělivost při vedení mé bakalářské práce a za všechny cenné rady, bez kterých by tato práce nikdy nemohla vzniknout. Mé poděkování rovněž patří panu Romanu Rozínkovi (Natura Servis) za možnost sledovat lov českých druhů žab, panu Vítu Třebickému za zapůjčení vysokorychlostní kamery a Kristýně Sedláčkové za péči o žáby chované na fakultě.

Abstrakt:

Vizuální vnímání je u většiny obojživelníků dominantním smyslem poskytujícím životně důležité informace o potencionální kořisti či predátorovi v okolí. V návaznosti na typ přijímané informace skrze optické senzory a vyhodnocení v mozku se aktivují odlišné behaviorální reakce, ať už za účelem lovu či vyhnutí se predátorovi. K rozhodování dochází na základě jednotlivých parametrů stimulu, které pomáhají obojživelníkovi rozlišovat mezi těmito dvěma podněty. V případě vyhodnocení stimulu jako kořisti dochází ke spuštění vrozeného vzorce chování. Lovíci strategie se u obojživelníků mohou velmi lišit v závislosti na mnoha faktorech, včetně typu preferované potravy, mechanických omezení nebo vlastním fylogenetickým postavením. Rovněž obývaný habitat může souviset jak s nabídkou lovicích strategií, tak s morfologickými znaky druhu, převážně týkajícími se ústního ústrojí. Jazyk se účastní většiny lovicích pohybů u terestrických obojživelníků, a i u některých akvatických. Jeho odlišné způsoby elongace jsou dnes rozděleny do několika kategorií. Tyto kategorie jsou obvykle druhově specifické. Kromě zpracování informací o vizuálním vnímání a mechanismů lovu, je práce doplněna vymapováním jednotlivých kategorií elongace jazyka na fylogenetický strom. Cílem bylo udělat si představu o evoluci způsobu lovu u této skupiny a zjistit případnou souvislost s typem potravy či habitatem.

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

Abstract:

Visual perception holds the dominant position among other senses in amphibians. It provides vital information about any potential prey or predators in the surrounding area. Any information, gained through optical sensors, is then directly evaluated in brain, activating different behavioral reactions: prey catching or predator avoidance behaviour. Decision is based on individual parameters of stimuli. In case of identifying a prey stimulus an innate behavior pattern is activated. There are many prey catching strategies in amphibians. Their selecting may vary due to many aspects including food preferences, mechanical constraints or a phylogenetic position of the species. Habitat may also have an influence over hunting strategy or even morphological characters of species, mostly regarding their oral system. Tongue plays an important role in almost every prey catching movement in terrestrial and also in some aquatic amphibians. There are different types of tongue elongation in amphibians that are divided into several categories, which can affect the hunting strategy for each species. Apart from creating a summary about visual perception and hunting mechanisms, this thesis includes a mapping of different types of tongue elongation on a phylogenetic tree of amphibians. The main goal of this task is to find a theoretical way of evolution of this trait and to put it into comparison of habitat and food preference among species.

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

Obsah:

1) Úvod	1
2) Vizuální vnímání	2
2.1) Vizuální stimul a jeho zpracování	2
2.1.1) Příjem vizuálního stimulu	2
2.1.2) Zpracování vizuálního stimulu	2
2.2) Vizuální vnímání u ropuchy obecné (<i>Bufo bufo</i>)	3
3) Mechanismy lovu	6
3.1) Potrava a chování	6
3.2) Jazykové elongace	7
3.2.1) Mechanická elongace	8
3.2.2) Inerciální elongace	8
3.2.3) Hydrostatická elongace	9
3.2.4) Balistická elongace	10
3.2.5) Inertní sukce (Inertial suction)	10
3.3) Strategie lovu	11
3.3.1) Potravní generalisté a specialisté	11
3.3.2) Sit-and-wait a active foragers strategie	12
3.3.3) Lov pomocí jazyka a čelistí	13
3.3.4) Hierarchické rozhodování u <i>Cyclorana novaehollandiae</i>	14
3.3.5) Lov u <i>Dyscophus guineti</i> , hydrostatická elongace	16
4) Fylogenetické mapování biomechaniky lovu	18
5) Závěr	22
6) Seznam použité literatury	24
Příloha:	28

1) Úvod

Obojživelníci jsou rozmanitou skupinou, v níž jedinci, s výjimkou neotenních druhů, prochází složitým procesem metamorfózy. Takový proces má za následek schopnost obývat ve svém životě větší množství různorodých nik a používat většího množství rozdílných životních strategií. Způsob života jednotlivých druhů dnes, nebo v jejich evoluční minulosti, může vyústit v odlišné adaptace na odlišné podmínky. Takové adaptace se mohou odrážet i v jejich vizuálním vnímání a mechanismech lovu, kterými se tato práce zabývá.

Vizuální vnímání je mezi ostatními typy vnímání u obojživelníků poměrně dobře prozkoumané téma. Pro řadu druhů je v dospělosti vizuální vnímání dominantním zdrojem informací z prostředí, ačkoliv existuje i mnoho výjimek, převážně u fosoriálních forem. Modelovým (a zároveň jediným) druhem pro zkoumání vizuálního vnímání kořisti a predátora se stala ropucha obecná (*Bufo bufo*). Behaviorální pokusy měly mimo jiné za cíl určit jednotlivé parametry, podle kterých ropucha rozlišuje mezi potencionální kořistí a predátorem. Předpokládá se, že se jednotlivé parametry mohou mezi druhy alespoň mírně odlišovat v závislosti na způsobu života, podobě vlastních predátorů nebo preferovaném typu potravy. Dosud ale nebylo provedeno dostatek experimentů, které by tuto hypotézu potvrdily.

Po vizuálním určení samotné kořisti dochází k zahájení reakční odpovědi obojživelníka, k lovicím pohybům, které se mohou v jednotlivých krocích lišit mezi druhy i jedinci, ale jejich základní charakteristika si bývá podobná. Jednotlivé variace v lovicích mechanismech bývají primárně ovlivněny prostředím nebo kořistí. Jiná prostředí a parametry kořisti kladou jiné nároky, jak na mechanickou stránku ústního aparátu obojživelníka, tak na podobu jeho lovicí strategie.

Cílem této práce je tedy vytvořit literární rešerši shrnující dosavadní poznatky ohledně vizuálního vnímání a mechanismů lovu u obojživelníků, které mohou být využity k jejich dalšímu studiu. Jedním z výsledků práce by mělo být vymapování jednotlivých typů elongací na fylogenetický strom pro nastínění evoluce způsobu lovu u obojživelníků.

2) Vizuální vnímání

U jednotlivých obojživelníků nabývají sensorické informace odlišných důležitostí. Pro většinu obojživelníků je dominantní vizuální vjem, sekundárně poté například vjem olfaktorický či mechanický (Ewert et al., 2001; Lettwint et al., 1940). Neplatí tak ale pro všechny zástupce. U podzemní skupiny červorů (*Gymnophiona*) bývají oči zakrnělé a překryté kůží či dermální kostí. Klíčové jsou pro ně vjemy olfaktorické (Wake, 1985). Významnost vizuálního vnímání se může také lišit v průběhu života jedince, u larválních stádií nabývají na důležitosti informace přijímané postranní čarou na úkor vizuálního vjemu, jelikož oči nejsou ještě příliš vyvinuty (Deban & Wake, 2000).

2.1) Vizuální stimul a jeho zpracování

2.1.1) Příjem vizuálního stimulu

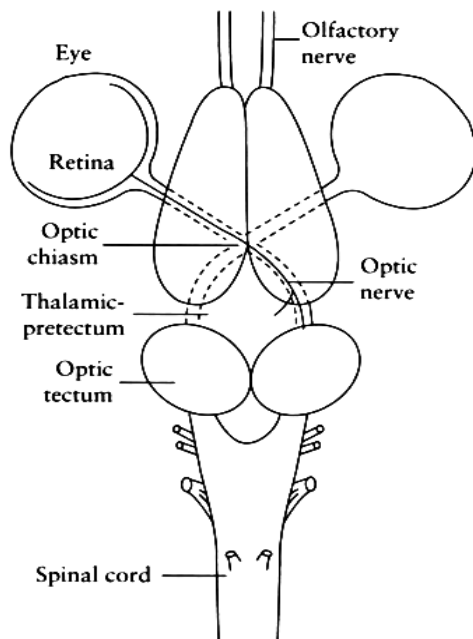
Základní stavba očí u obojživelníků se podobá stavbě očí ostatních obratlovců. Nedochází u nich k očnímu pohybu za vnějšími stimuly, jelikož se jim na sítnici nevyskytují místa s menší nebo větší ostroty zraku (fovea). Kvůli své uniformní izotropní sítnici tedy nemají ostré vidění a reagují spíše na excitaci jednotlivých optických sensorů – pro zaregistrování nějakého podnětu je potřebný jeho pohyb (Linke et al., 1986; Lettwint et al., 1940). I přes svou častou noční aktivitu či vodní způsob života obojživelníci vidí barevně a doposud bylo u některých ocasatých obojživelníků a žab nalezeno i vnímání ultrafialového (UV) světla (Lettwint et al., 1940; Mege et al., 2015; Govardovskii & Zueva, 1974). Také bývají schopni rozlišovat pohyb i za velmi nízkého světelného ozáření (Aho et al., 1993).

Na sítnici se nachází kolem milionu receptorů, tyčinky i čípky. Čtyři typy nervových vláken se v rovnoměrném uspořádání nacházejí na sítnici a tvoří čtyři rozdílné kanály informací směřujících ze sensorických buněk. Informace přechází přes jednu vrstvu gliových buněk dále do mozku. (Lettwint et al., 1940)

2.1.2) Zpracování vizuálního stimulu

Informace z ganglií je přenášena na opačnou stranu mezimozku (zadní thalamus) a středního mozku (optické tectum, pretectum) – dochází k úplnému křížení zrakových nervů (Ewert et al., 2001; Ewert, 1980). Jednotlivé oblasti zpracovávají určité informace, například optické tectum a thalamus se podílí na reakci spojené s vyhýbáním se predátorovi (predator avoidance). Pokud jsou dané oblasti uměle odstraněny ablací, k danému chování nedochází i při interakci se stimulem indukující tvar predátora. Na modifikaci reakční odpovědi se rovněž podílí oblast střechy koncového mozku

zodpovědná za schopnost učení (Ewert et al., 2001). Finkenstädt a Ewert se ve své práci z roku 1983 domnívají, že základní princip zpracovávající vizuální informace z okolí se mezi obojživelníky příliš neliší.



Obr.1) Zjednodušené zobrazení propojení sítnice (Retina) s thalamicko-pretectálním komplexem (Thalamic-pretectum) a optickým tectem (Optic tectum) skrze místo překřížení nervových drah v *chiasma opticum* (Optic chiasm). Převzato z Ewert, 1980.

Samotným signálem není pouze informace o excitaci toho daného receptoru, ale intenzita světla na každém bodě sítnice v daný čas. Mozek s těmito informacemi provádí odděleně několik operací: určení ostrých okrajů a kontrastů, určení přibližného tvaru předmětů, určení pohybu předmětu a určení náhlého zatmění či stínu. Podle vyhodnocení jednotlivých operací dochází k vydání povelu pro určené chování. (Lettwint et al., 1940)

Při lovu pohybující se kořisti má vliv na úspěšnost jak schopnost detekovat kořist, tak rychlost, s jakou je jedinec schopen behaviorálně odpovědět. Samotné zpracování a přenosy signálu mohou trvat desítky až stovky milisekund (Aho et al., 1993). I takové zpoždění může ovlivnit výsledek lovu. Projevuje se tendence buď zkracovat čas potřebný k reakční odpovědi nebo snaha předvídat pohyb své kořisti na základě několika faktorů, jakými jsou například: rychlost pohybu kořisti, vlastní vzdálenost od kořisti či vzdálenost, na kterou je jedinec schopen prodloužit svůj jazyk (Borghuis & Leonardo, 2015). U ropuch bylo nalezeno určité plánování vlastní trasy ještě před zahájením samotného přibližování se ke své kořisti (Ewert, 1987).

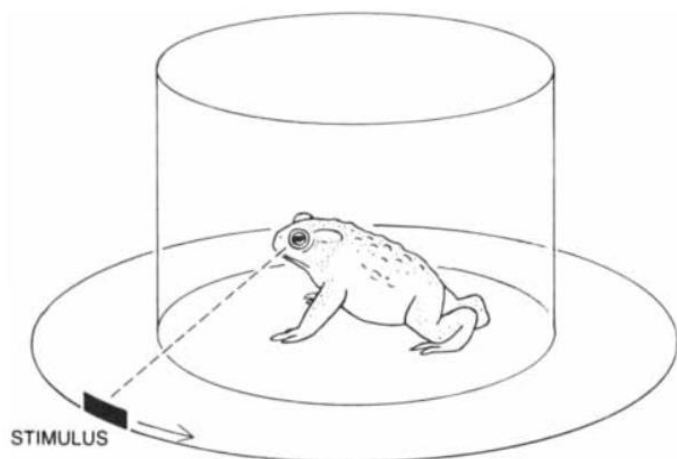
2.2) Vizuální vnímání u ropuchy obecné (*Bufo bufo*)

Podrobným zkoumáním vizuálního vnímání u ropuch obecných se zabývala laboratoř vedená neuroetologem Jörg-Peter Ewertem (Ewert, 2004; Ewert et al. 2001; Ewert, 1987; Ewert, 1974). Ropucha obecná se dnes často využívá jako modelový organismus pro neuroetologii, převážně pro studii neurálních a behaviorálních mechanismů detekce kořisti a predátora.

Pro ropuchu obecnou, jako i pro jiné obojživelníky, je řetězec chování při kontaktu s kořistí vrozený a skládá se z jasně definovaných fází: orientace za kořistí, přiblížení se (pokud je kořist příliš daleko), fixace pohledu, zaútočení (tzn. snapping), polykání a následné otírání tlamy předními končetinami (Ewert, 1974). Jakmile se daný řetězec chování spustí, proběhne do konce bez ohledu na zpětnou vazbu od kořisti, tedy i když už je kořist dávno pryč (Grobstein et al., 1983). Naopak při kontaktu s predátorem je pro ropuchu typické nafouknutí se, postavení na vysokých nohách a natočení bokem (Ewert, 2004). Jako první však musí docházet k rozpoznání stimulu jako kořisti či predátora. Jak bylo řečeno výše, vizuální vnímání hraje důležitou roli ve zprostředkovávání informací ze svého okolí u většiny obojživelníků. U ropuchy obecné dochází k rozpoznání kořisti a predátora primárně na základě vizuálních stimulů. Aby byla ropucha schopná objekt zaregistrovat, je potřeba aby se pohyboval. Změny v zorném poli indukující pohyb spouští vyhodnocovací dráhy v mozku, které sledují hned několik charakteristik (Ewert et al., 2001).

K bližšímu prozkoumání základních parametrů, podle kterých ropucha rozlišuje mezi kořistí a predátorem, byl navržen pokus znázorněný na obrázku č. 2. Testovaní jedinci byli po jednom umístěni do skleněného válce upevněném na kruhovém podstavci. Podél tohoto podstavce bylo možno elektrickým zařízením posouvat makety jednotlivých stimulů odlišných tvarů a velikostí, převážně vytvořeny z tmavé lepenky. Přístroj umožňoval i změny rychlosti a přerušované pohyby. Pozadí bylo vytvořeno z nelesklého jednolitého materiálu, dostatečně kontrastní barvy oproti tmavé lepence. Presentované stimuly se skládaly převážně z malých a velkých čtverců, vertikálně a horizontálně položených obdélníků, odlišných seskupení obdélníků a čtverců. (Ewert, 2004; Ewert et al., 2001; Ewert, 1974)

Obr.2) Ropucha obecná umístěná ve skleněném válci, postupně prezentována stimuly odlišných vlastností na kontrastním pozadí. Její reakce na jednotlivé podněty jsou měřeny podle několika hledisek, včetně rychlosti orientace na podnět a intenzity výsledného chování. Převzato z Ewert, 1974.



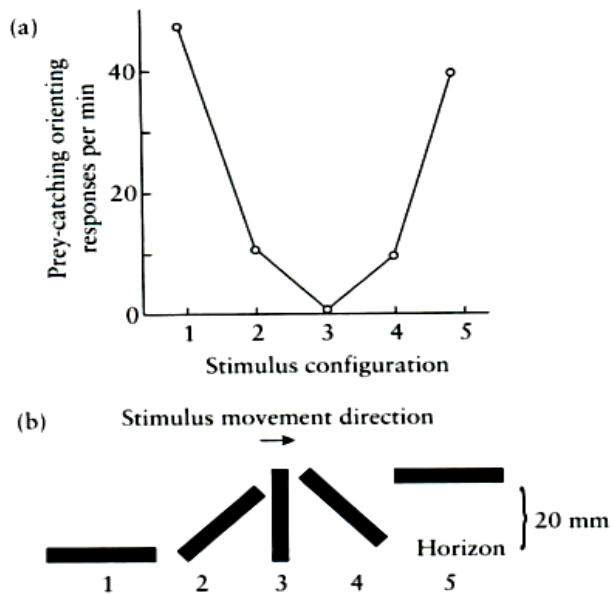
Z výsledků studií vyplývá, že pro schopnost rozeznávání stimulů u ropuchy jsou důležitá primárně tři kritéria: **rozměry stimulu**, jeho **směr a rychlost pohybu** a **umístění v prostoru**.

Rozměry: Rozdílné tvary a velikosti vyvolávaly u ropuchy odlišné reakční odpovědi. Objekt větších rozměrů, nejčastěji prezentován v podobě velkého čtverce, byl vnímán jako nebezpečí a potencionální predátor, spouštěl tedy chování pro vyhnutí se predátorovi (predator avoidance). Jelikož mezi časté predátory ropuch patří rovněž hadi, podobnou reakci spustil i stimul sestávající se z jednoho menšího čtverce nad horizontálně položeným úzkým obdélníkem. Takový stimul by připomínal hada s nadzvednutou hlavou nad podkladem. Dokonce pokud pijavice, obvyklá kořist ropuchy, pozvedne svou přední část, opět připomíná ropuše predátora (znázorněno na obr. A v příloze). Jako kořist poté nejčastěji působily stimuly v podobě malých čtverců a protáhlých obdélníků, připomínající svými rozměry tzv. červovitý tvar. Do určitého limitu platilo, že čím více protažený tvar obdélníky měly, tím větší reakci vyvolávaly.

Směr a rychlost pohybu: Vzhledem k uspořádání oka obojživelníků by tvar samotný neměl přílišný účinek, pokud by se nepohyboval. Červovitý vzhled obdélníku jako takový nepůsobí jako kořist, musí se pohybovat ve správném směru. Takový obdélník pohybující se ve směru své dlouhé strany nezpůsoboval u ropuchy téměř žádnou reakci, svým pohybem nepřipomínal pohyb červa (tzv. anti-worm configuration). Naopak, pokud se obdélník pohyboval po směru své krátké strany a nejvíce tedy připomínal červovitý pohyb (tzv. worm configuration), u ropuchy se spouštěla sekvence pohybů za účelem polapení kořisti (prey catching). Neprokázal se žádný vliv horizontálního nebo vertikálního pohybu, pokud byl zachován směr krátkou stranou obdélníku napřed (vertikální pohyb by mohl znázorňovat housenku lezoucí po stéblu vzhůru). Rychlost pohybu rovněž ovlivňuje reakci, ale preference červovitých podnětů zůstává i pokud je pohyb pomalý nebo přerušovaný.

Umístění v prostoru: I samotné umístění daného stimulu v prostoru ovlivňovalo reakční odezvu ropuchy. Velký čtverec byl vnímán jako predátor ve většině případů. Avšak u podlouhlého obdélníku s tzv. worm configuration záležela míra reakce na jeho umístění v prostoru. Podle výsledků byla reakce ropuchy menší, pokud se obdélník vyskytoval několik centimetrů nad hranicí podstavce, ačkoliv se jednalo o stejný tvar i rychlost jako u stimulu předchozího.

Výsledek jednoho z těchto pokusů je vidět na obrázku č. 3.



Obr.3) Grafické znázornění zobrazující efektivnost jednotlivých stimulů v závislosti na jejich rozměru, směru a umístění.

(b) Největší reakci vyvolal obdélník s tzv. „worm configuration“ (1) a (5), kde u (5) si lze povšimnout vlivu umístění v prostoru nad podkladem o 20 mm. Naopak obdélný stimul s „anti-worm configuration“ (3) nevyvolal reakci téměř žádnou. Nakloněné obdélníky (2) a (4) vyvolaly jen malou reakci.

Převzato z Ewert, 2004.

Roli v rozpoznávání kořisti a predátora má podle pokusů rovněž schopnost učení, současná pozornost a motivace (Ewert, 1987). Ropucha je schopná se naučit lapat i po stimulech větších velikostí, připomínajících predátora. K něčemu takovému dochází často v případě chovů a dlouhodobého krmení z ruky či pinzety. Pokud jsou centra učení chirurgicky odstraněna, nedochází k upravování chování v závislosti na zkušenostech ropuchy. Rovněž pokud je uměle lyzována část předního mozku společně s thalamem, dochází k častějšímu lapání i po stimulech připomínajících predátora (Ewert et al., 2001).

Ačkoliv je vizuální vnímání pro většinu žab důležité, i ostatní smysly dopomáhají v identifikaci kořisti. Lapání po kořisti se při pokusech na skokanu levhartím (*Rana pipiens*) úspěšně iniciovalo rovněž hmatovým stimulem, tlakem na určitá místa tlamy, předních a zadních končetin (Grobstein et al., 1983).

3) Mechanismy lovu

3.1) Potrava a chování

Typ potravy se u většiny obojživelníků mění v průběhu jejich ontogeneze. Výjimku tvoří druhy ocasatých obojživelníků s neotenií, kterým se typ potravy zachovává do dospělosti (Deban & Wake, 2000). Obojživelníci bývají v dospělosti nejčastěji potravními generalisty, kteří se živí masožravě či hmyzožravě (Wells, 2007). Žabí generalisté se většinou pokoušejí sníst cokoliv, co alespoň zdánlivě připomíná svým tvarem a pohybem kořist a zároveň se jim vejde do tlamy – většina potravních generalistů u obojživelníků má širokou čelist (Nishikawa, 1999). Mezi nejčastější kořist obojživelníků patří bezobratlí, převážně hmyz, ale kořistí se mohou stát i drobní obratlovci jako například ryby nebo ostatní obojživelníci (Wells, 2007; Deban & Wake, 2000; Wake, 1980). Mezi některými druhy žab je

velice častá anurofágie, požívání ostatních žab, ať už v podobě vajíček, pulců nebo dospělců. Ve zkoumaných skupinách byl nalezen rovněž kanibalismus, kde jedinec požíral zástupce stejného druhu (Measey et al., 2015). Takové chování bylo nalezeno i u ocasatých obojživelníků (Buckley et al., 2007), někdy společně s filiálním kanibalismem (tzv. filial cannibalism), požíváním vlastních mláďat (Measey et al., 2015; Okada et al., 2014).

Mezi obojživelníky se ale vyskytují rovněž potravní specialisté (Wells, 2007). Jedním z nejrozšířenějších typů je specializace na mravence a termity. Ostatní typy se poté často řadí do souhrnného názvu „non-ant specialists“, obojživelníci specializující se na jiný typ potravy než jakými jsou mravenci (Toft, 1981).

Oportunně se mohou někteří obojživelníci živit i rybami (Knobpffler, 1976), kraby (Premo & Atmowidjojo, 1987) nebo suchozemskými plži (Drewes, 1981). Zajímavostí jsou v jinak masožravé skupině dospělých obojživelníků stromové žáby *Xenohyla truncata*, v jejichž žaludku bylo ve velkém množství nalezeno společně s hmyzem i ovoce (da Silva et al., 1989), nebo žába *Euphlyctis hexadactylus*, součástí jejíž potravy bývají řasy a vodní makrophyta (Das & Coe, 1994).

Jednotlivá prostředí a odlišné typy potravy vyžadují odlišné lovicí strategie. Jiné nároky budou kladeny na obojživelníky lovicí ve vodě a jiné na souši, na generalisty i potravní specialisty. V závislosti na daných faktorech se mohou lišit jejich morfologické znaky (Deban & Wake, 2000; Wake & Deban, 2000).

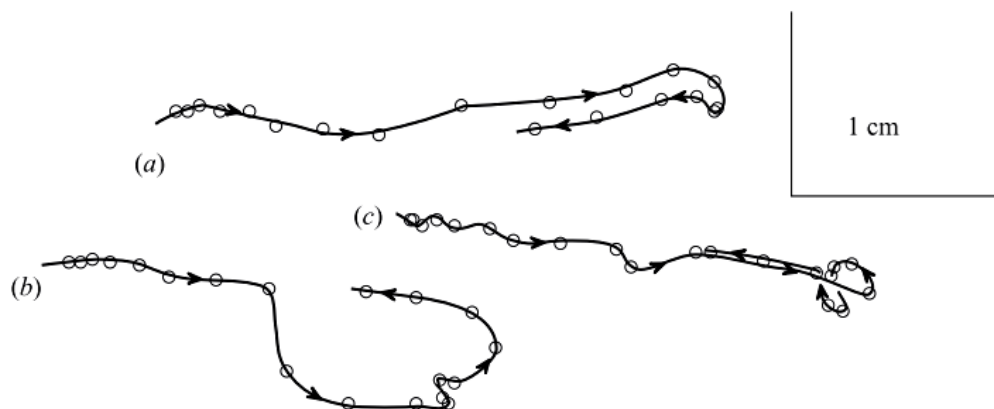
3.2) Jazykové elongace

Využitelné strategie lovu pro daného jedince se mimo jiné odvozují od jeho morfologických dispozic. Pro obojživelníky nežijící a nelovicí trvale ve vodním prostředí hraje jazyk důležitou roli v lovení kořisti a intraorálním transportu (Hildebrand et al., 1985).

U žab jazyk jako takový není podepřen žádnou vnitřní jazykovou kostí a jeho funkci zajišťují primárně dva párové extraglosální svaly: *musculus hyoglossus* a *musculus genioglossus*. Svaly jsou přichycené v oblasti dolní čelisti, jejich inervaci obstarává podjazykový hlavový nerv. Ostatní svaly spodní čelisti, *m. submentalis*, *m. intermandibularis* a *m. interhyoideus*, jsou povrchové a nezasahují do samotného jazyka. (Horton, 1982) Základní stavba jazyků žab si je navzájem podobná, mohou se ale lišit v jednotlivých detailech. Podle způsobu vymrštění jazyka, maximální délky a rychlosti protrakce rozlišujeme u žab tři základní typy elongace: mechanická, inerciální a hydrostatická (Nishikawa, 1999).

3.2.1) Mechanická elongace

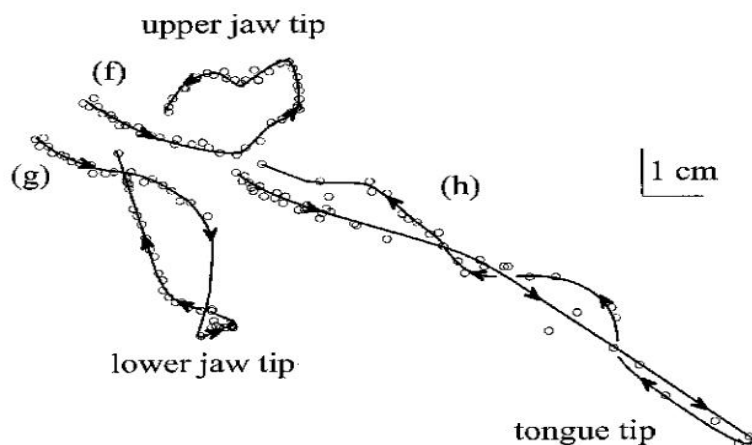
Předpokládá se, že mechanická elongace je elongací původní, ancestrální. Samotné vymrštní jazyka je závislé pouze na stahu *m. genioglossus*, kvůli kterému není umožněno přílišné natažení jazyka, naopak při vymrštní se jazyk může zkrátit až na 60 % své obvyklé délky. Krátký, disku podobný jazyk je poměrně velkou plochou přichycen v přední části spodní čelisti. Pro úspěšnost lovu bývá často výpad jazyka spojen i s výpadem žabího těla do předu, tzv. lunge, kterým žába dokáže lovit převážně větší a pomalejší kořist. Není viditelná žádná výraznější synchronizace pohybu jazyka, hlavy a čelistí (Obr.4). (Nishikawa, 1999)



Obr.4) Trajektorie pohybu (a) horní čelisti, (b) dolní čelisti a (c) špičky jazyka při mechanické elongaci u rosničky bělopruhé (*Hyla cinerea*). Pohyb čelistí dopředu je spojen s výpadem žabího těla. Převzato z Nishikawa et al., 1999b, upraveno.

3.2.2) Inerciální elongace

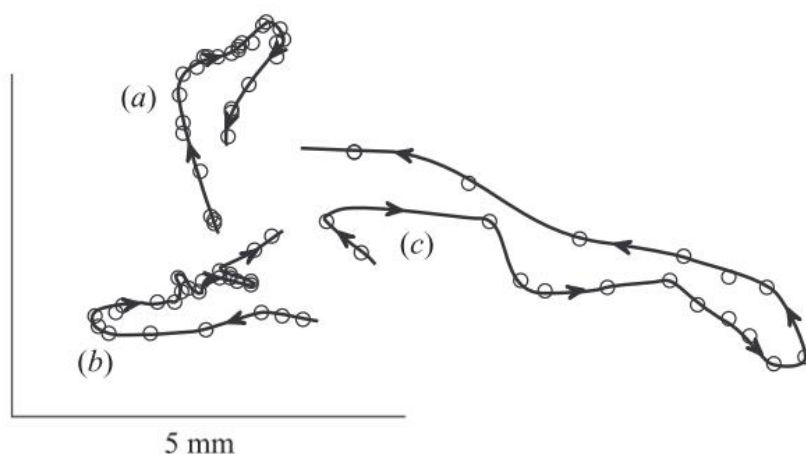
Elongace inerciální je svým mechanismem podobná elongaci mechanické, jelikož je způsobena stahem *m. genioglossus*. V tomto případě se k svalovému stahu ale připojuje ještě prudký pohyb spodní čelisti, který dodá jazyku energii vymrštní se s větší rychlostí na větší vzdálenosti díky síle setrvačnosti. Mezi jednotlivými mechanismy způsobuje inerciální elongace nejrychlejší vymrštní jazyka, ale zároveň i nejméně přesné. Jazyk je opět přichycen ve přední části spodní čelisti, přesto po vymrštní následuje špička jazyka téměř přímou dráhu směrem ke sledované kořisti (Obr.5). Předpokládá se, že je inerciální elongace odvozená a pravděpodobně vznikala v rámci žab opakovaně. Umožňuje specializaci na rychlejší kořist. (Nishikawa, 1999; Nishikawa & Gans, 1996)



Obr.5) Trajektorie pohybu (f) horní čelisti, (g) dolní čelisti a (h) špičky jazyka při inerciální elongaci u ropuchy obrovské (*Rhinella marina*). Dráha špičky jazyka následuje téměř rovnou přímku. Převzato z Van Leeuwen et al., 2000, upraveno.

3.2.3) Hydrostatická elongace

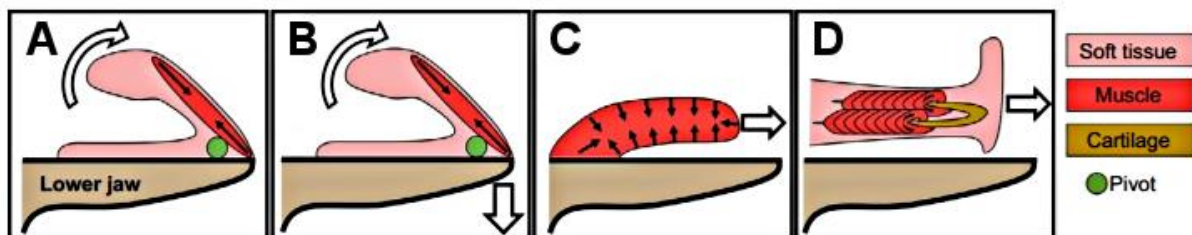
Hydrostatická elongace je podle hypotézy evoluce elongací nejodvozenější, pravděpodobně vznikla u žab pouze jednou z elongace inerciální (Nishikawa et al., 1999). Spoléhá se kompletně na kontrakce svaloviny dvou kompartmentů *m. genioglossus: pars longitudinalis a pars dorsoventralis*. Stažení jednoho kompartmentu vede k prodloužení druhého; tedy pokud se dorzoventrální svalovina stáhne, jazyk se prodlouží. Podobný princip se dá najít rovněž v chobotech slonů nebo chapadlech sépií, u kterých dochází na rozdíl od hydrostatické elongace jazyka žab k daleko rychlejšímu výpadu. Celkový výpad je u žab pomalejší, ale na rozdíl od předchozích elongací umožňuje míření nezávisle na pohybu a orientaci hlavy (Obr.6). Například parosníčka srdíčková (*Dyscophus guineti*), více popsána později, dovede svým jazykem mířit až 40° do stran od přímého pohledu hlavy (Monroy & Nishikawa, 2011). Přesnější míření umožňuje lov menší kořisti. (Nishikawa, 1999; Nishikawa et al., 1999a)



Obr.6) Trajektorie pohybu (a) horní čelisti, (b) dolní čelisti a (c) špičky jazyka při hydrostatické elongaci u *Hemisus marmoratum*. Pohyb hlavy je pouze minimální a špička jazyka nenásleduje rovnou přímku jako u inerciální elongace. Převzato z Nishikawa et al., 1999a, upraveno.

3.2.4) Balistická elongace

U čeledi mločkovitých (Plethodontidae) z ocasatých obojživelníků se oproti řádu žab uvnitř jazyka vyskytuje podkovovitě tvarovaná chrupavka ze sedmi vzájemně propojenými elementy a další nepárová basibranchiální chrupavka, která jazyk podepírá. Dvě sady spirálních svalů zajišťují samotné vymrštnutí jazyka. Takový mechanismus se nazývá balistická elongace a podle studií se u mločkovitých nezávisle na sobě vyvinul třikrát (rody *Hydromantes*, *Bolitoglossa* a *Eurycea*). Extrémních výkonů dosahuje u rodu *Hydromantes*; druh *Hydromantes supramontis*, který je schopen prodloužit svůj jazyk až na 80 % délky svého těla za méně jak 20 ms. Podobný typ elongace se rovněž vyskytuje u chameleonů (Chamaeleoninae). (Deban & Wake, 1997; Deban et al., 2007; Van Leeuwen et al., 2000)



Obr.7) Jazykové elongace: (A) Elongace mechanická u žáby *Ascapus truei*. (B) Inerciální elongace u skokana levhartího (*Rana pipiens*). (C) Elongace u lidského jazyka. (D) Balistická elongace mločkovitých (Plethodontidae). Převzato z Noel & Hu, 2018.

Přes tuto hrubou kategorizaci existuje více odlišných způsobů elongace mezi obojživelníky. Například elongace druhu bachratky mexické (*Rhinophrynus dorsalis*), která se nepochybně neliší od žádné z výše zmíněných (Trueb, 2018). Systém mezi ocasatými obojživelníky se rovněž zdá být daleko komplexnější, ale pojmenování ani určování jednotlivých typů není v této oblasti příliš ustálené.

3.2.5) Inertní sukce (Inertial suction)

U obojživelníků vyskytujících se po většinu života ve vodním prostředí není neobvyklá úplná ztráta jazyka. Zisk potravy bývá poté zajišťován inertní sukci (inertial suction). Takové krmení se skládá z přiblížení se k potravě, orientace hlavy a prudkého otevření pusy spojeného se stahem hyobranchiálního aparátu, který má za následek zvětšení ústní dutiny a vytvoření podtlaku, který vtáhne potravu dovnitř. Inertní sukce vyžaduje speciální morfologii ústního aparátu, aby byla úspěšná. Důležitá je rovněž koordinace expanze dutiny ústní s orientací hlavy a samotným otevřením úst. U obojživelníků se tento typ vyskytuje převážně u vodních larev a pedomorfních druhů, ale v případě několika skupin se vyskytuje i v dospělosti. U ocasatých obojživelníků můžeme inertní sukci nalézt u velemlokovitých (Cryptobranchidae), macarátovitých (Proteidae), mlokovitých (Salamandridae), úhoříkovitých (Amphiumidae) a surýnovitých (Sirenidae). U žab v akvatické čeledi pipovitých (Pipidae). (Carreno & Nishikawa, 2010; Deban, 2003)

Inertní sukce ve vodním prostředí a lov jazykem v prostředí terestrickém se pokládají za nejúspěšnější základní strategie u obojživelníků. Jen málo druhů je ale schopno zapojit obě tyto strategie zároveň, tedy lovit úspěšně jak na zemi, tak ve vodě. Struktury, které jsou pro lov ve vodě výhodné, jako robustní hyobranchiální aparát, se stávají při terestrickém lovu nevýhodnými. (Deban, 2003)

3.3) Strategie lovu

Kvůli diverzitě jednotlivých lovicích strategií jsou obojživelníci často využíváni jako modelová skupina pro evoluční studie těchto vlastností (Nishikawa et al., 1992). Schopnost modulovat svou behaviorální odpověď na odlišné typy kořisti se zdá být alespoň u žab ancestrální. U některých druhů se zdá, že sekundárně tuto schopnost mohly redukovat (Valdez & Nishikawa, 1997).

U obojživelníků si lze rozdělit jednotlivé formy získávání potravy do několika kategorií. Nejprve se od sebe musí oddělit krmení larev a dospělců. Jedinci procházející metamorfózou se často krmí odlišně v dospělosti a ve svých dřívějších vývojových stádiích (Wells, 2007). Larvy obojživelníků zauímají ve vodním prostředí rozdílné životní strategie, od herbivorů po detritovory (McDiarmid & Altif, 2000). Většina larev ocasatých obojživelníků je masožravých (Roth et al., 1989), ale dále nejsou jejich strategie příliš prozkoumány. Krmení dospělců se dá dále rozdělit na: vodní a terestrické krmení žab a ocasatých obojživelníků a krmení u červorů (O'Reilly, 1999; Schwenk, 1999).

Odlišné behaviorální vzory při lovu potravy u obojživelníků se liší primárně v maximálním prodloužení jazyka, čase individuálního krmicího cyklu, absolutním čase mezer mezi jednotlivými cykly a v počtu pokusů za určitý čas (Emerson, 1985).

Jak již bylo řečeno, nejčastěji využívanou strategií ve vodním prostředí je výše popsaná inertní sukce, ačkoliv se u některých akvatických druhů vyskytuje i lovení jazykem a čelistmi (Deban & Wake, 2000). Dále jsou popsány strategie využívající k lovu jazyk či čelisti ať už ve vodním nebo terestrickém prostředí.

3.3.1) Potravní generalisté a specialisté

Pro predátory, kteří se živí více odlišnými typy potravy, neexistuje jedna lovicí strategie úspěšná pro všechny jejich potencionální kořisti. Například strategie vhodná pro lov drobných bezobratlých se může projevit jako daleko méně úspěšná při lovu větší kořisti, nebo kořisti, která se může bránit. Potravní generalisté si tedy musí vybírat mezi jednotlivými strategiemi tu, která je v daný moment pro ně nejvýhodnější a má největší pravděpodobnost úspěchu. Jedinec při tom musí brát v potaz více faktorů, včetně svých vlastních mechanických omezení, jakými jsou například velikost tlamy nebo omezená schopnost otáčet hlavu. Naproti tomu potravní specialisté mají podle hypotéz obecně

redukovanější flexibilitu v jejich lovicích mechanismech než generalisté, jelikož se specializují pouze na určitý druh potravy (Wassenbergh et al., 2006).

Druhy specializující se na malý typ potravy, jakým jsou mravenci a termiti, mívají často malou tlamu a kratší cyklus krmení (Toft, 1980). Není neobvyklá ani úplná ztráta zubů (Emerson, 1985) nebo schopnost vymrštit svůj jazyk na větší vzdálenost (Nishikawa et al., 1992). Naproti tomu specialisté na větší kořist mívají tlamu širší a delší (Emerson, 1985). Podle studii na panamských žábách mívají obojživelníci specializující se na mravence největší počet zástupců své kořisti v žaludku, za nimi jsou v počtu generalistické žáby a poslední jsou specialisté na jinou než mravenčí kořist (Toft, 1981).

Dále je předpokládána určitá korelace mezi potravními generalisty a specialisty a strategiemi známými jako „sit-and-wait predators“ a „active foragers“ (Toft, 1981).

3.3.2) Sit-and-wait a active foragers strategie

Tyto dva termíny tvoří opačné konce určitého kontinua lovicích strategií, které se dají v přírodě nalézt. Někteří predátoři vyčkávají ukrytí na svou kořist na místě, kde je její výskyt relativně častý. Takovým predátorům říkáme sit-and-wait predátoři. Jedinci aktivně vyhledávající svou kořist se nazývají active foragers (Huey & Pianka, 1981).

Použití těchto strategií se může lišit v závislosti na odlišném fylogenetickém zařazení, obývaném habitatu, v průběhu života jedince, na aktuálním stavu hustoty kořisti a mnoha dalších faktorech (Scharf et al., 2006; McCormick, 1998; Huey & Pianka, 1981). Modely předpokládají, že obě strategie jsou odlišně výhodné za jiných podmínek. Například pokud je predátor schopen se pohybovat rychleji než jeho kořist, je pro něho výhodné být aktivním lovcem. Pokud je naopak pomalejší, úspěšnější bývá strategie sit-and-wait (Scharf et al., 2006). Pokud je v okolí kořist ve velkém množství, je výhodnější zapojit aktivní strategii i za cenu ztrát energie při vlastním pohybu (McCormick, 1998). Vyskytuje-li se ale v okolí nebezpečí v podobě vlastních predátorů, může být preferovanější strategie sit-and-wait (Huey & Pianka, 1981). Mnoho faktorů ovlivňuje samotný výběr mezi těmito strategiemi. Tato pravidla platí rovněž pro obojživelníky.

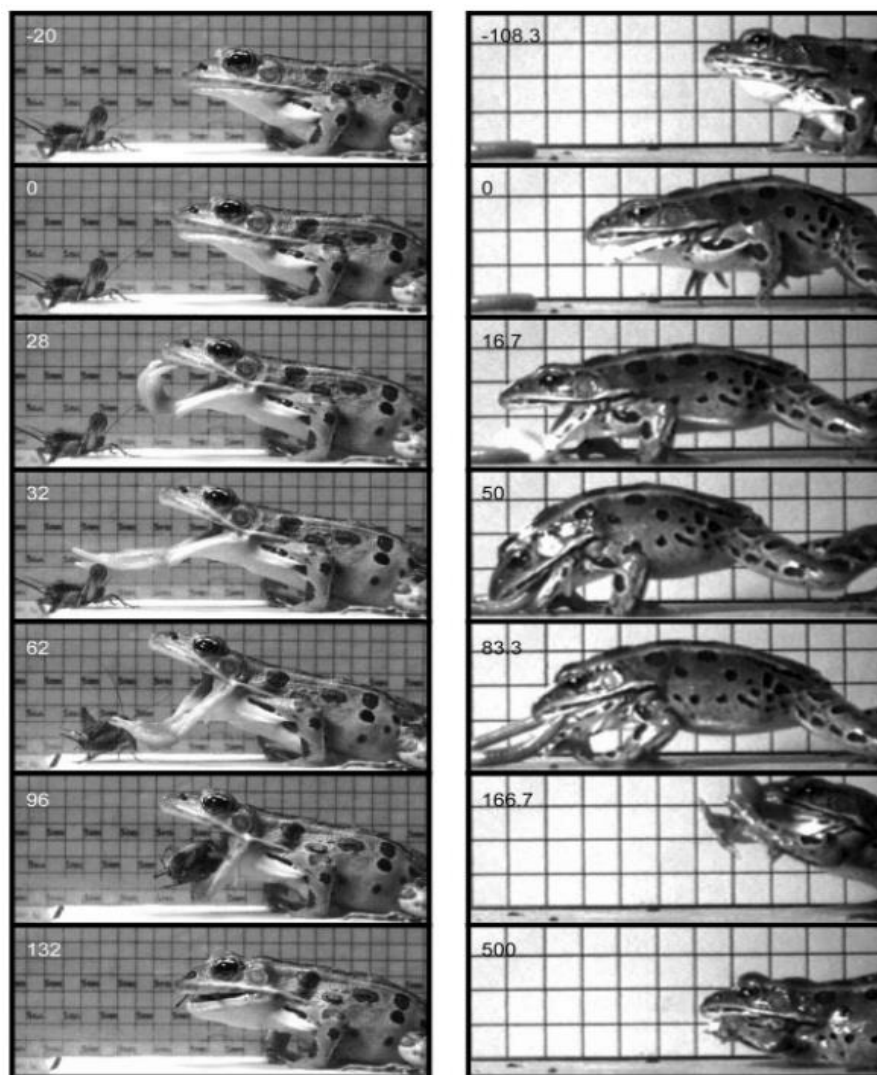
V závislosti na typu potravy se předpokládá, že obojživelníci potravně specializovaní na mravence jen málokdy využívají strategii sit-and-wait. Naopak obojživelníci s takovou strategií daleko častěji loví potravu větších a středních velikostí (Toft, 1981). Vysoká plasticita mezi výběrem strategie byla objevena u mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*) i jeho larev, které aktivně modifikují svou odpověď na základě stavu svého okolí, jako například množstvím kořisti nebo světlem a tmou (Manenti et al., 2013). Naproti tomu většina zástupců rodu *Ceratophrys* (Schalk & Fitzgerald, 2015) nebo *Leiopelma* (Reilly et al., 2015) využívá pouze sit-and-wait strategii, ať už je to u dospělců nebo nedávno metamorfovaných jedinců. Některé druhy tedy umí měnit svou strategii v závislosti na podmínkách, jiné využívají tu samou strategii pro většinu případů.

3.3.3) Lov pomocí jazyka a čelistí

V terestrickém prostředí se k lovu využívá převážně jazyka a čelistí (Schwenk, 1999). Jejich odlišné použití se může lišit v závislosti na různých faktorech, jakými je například velikost nebo typ kořisti (Anderson, 1993).

Podle mechaniky úchopu kořisti se dají rozdělit strategie na tzv. uchopení jazykem (tongue prehension) a uchopení čelistí (jaw prehension). Během polapení kořisti pouze jazykem se neúčastní čelisti jako takové, kořist je jazykem přenesena do jícnu obojživelníka bez kontaktu s čelistí a jen s minimálním pohybem hlavy. Během lovu za pomoci čelistí se nejprve kořist opět dostane do kontaktu s jazykem, ale poté hlava obojživelníka rotuje směrem dolů aby kořist sevřela čelistmi. Často následovně dochází k použití předních nohou při pomoci dostat kořist do ústní dutiny (Monroy & Nishikawa, 2011). U několika zkoumaných druhů se našly případy přepínání mezi těmito způsoby v závislosti na typu kořisti, se kterou byli prezentováni.

Skokan levhartí (*Rana pipiens*), patřící mezi druhy s inerciální elongací jazyka, je schopen využívat oba tyto způsoby lovu. Svou strategii si vybírá podle velikosti své kořisti. Pokud se jedná o kořist menších rozměrů, skokan použije uchopení pouze jazykem, a pokud jde o větší kořist, zapojí uchopení čelistmi (Obr.8). Na menší potravu mu totiž stačí samotná adheze jazyka, která udrží drobnou kořist a dostane ji do tlamy v jediném pohybu, snižujíc tak pravděpodobnost jejího uniknutí. Na druhé straně kořist s větší velikostí a hmotností jazyk samotný neudrží a je potřeba, aby si skokan dopomohl čelistmi a následně předními končetinami (Anderson, 1993). Strategii si tedy vybírá primárně podle vizuální podoby své kořisti, nikoliv podle olfaktorických nebo mechanických vlastností (Anderson & Nishikawa, 1993). Zároveň podle pozorování může mít na výběr vhodné strategie vliv osobní zkušenost jedince - podléhá tedy schopnosti učení (Anderson & Nishikawa, 1997). Způsob lovu skokana levhartího naznačuje, že lov za pomoci čelistí může být původnější, vyvinut převážně pro žáby s mechanickou elongací. To by znamenalo, že způsob lovu menší potravu pouze jazykem se poté vyvinul druhotně společně s jiným typem elongace jazyka (Corbacho et al., 2005; Anderson, 1993).

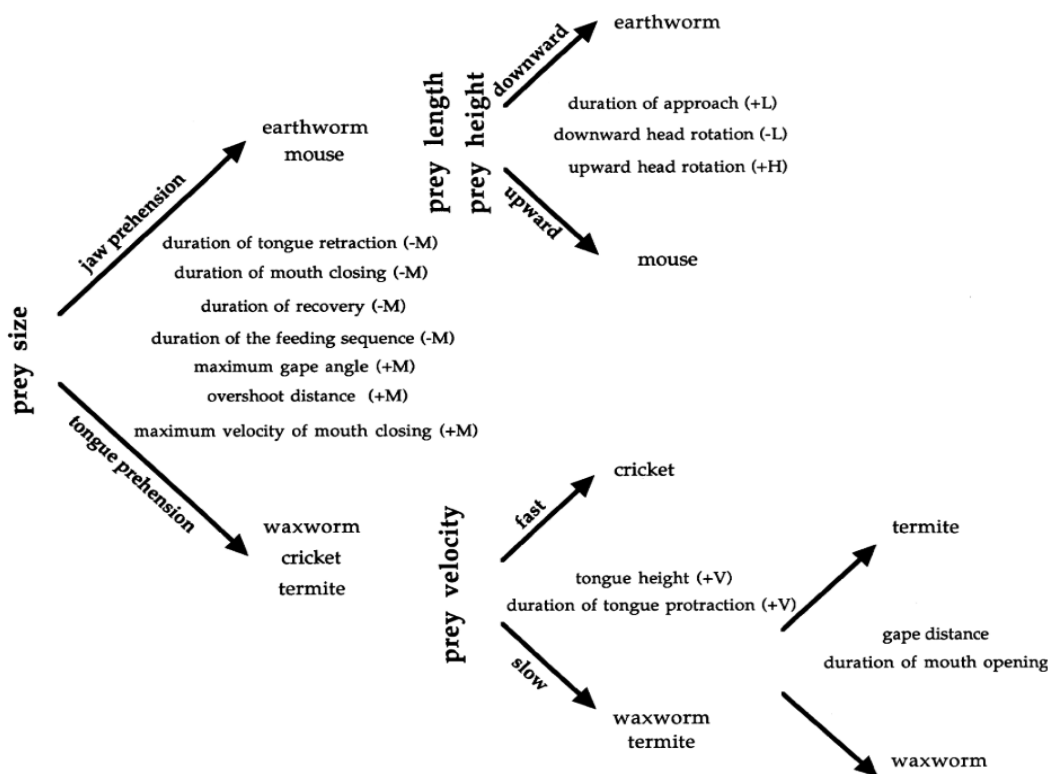


Obr.8) Dvě alternativy lovu skokana levhartího (*Rana pipiens*). V prvním sloupci je vidět skokan lovící menší kořist pouze za pomoci jazyka, ve druhém loví větší kořist za pomoci uchopení čelistmi. Čísla představují čas (ms) od otevření tlamy. Převzato z Monroy & Nishikawa, 2011.

3.3.4) Hierarchické rozhodování u *Cyclorana novaehollandiae*

Dvě odlišné hypotézy byly vysloveny ohledně rozhodování o zapojení jednotlivých strategií u obojživelníků. První z nich je tzv. lineárně asociativní. Jednotlivé charakteristiky kořisti jsou vyhodnoceny zároveň a podle takového vyhodnocení se spustí odpovídající chování pro co nejuspěšnější lov (Monroy & Nishikawa, 2011). Druhá hypotéza vypovídá o rozhodování hierarchickém, při kterém ovlivňují jednotlivá vyhodnocení další možnosti. Podle studie provedené na žábě *Cyclorana novaehollandiae*, byly alespoň u tohoto druhu nalezeny důkazy pro rozhodování hierarchické (Valdez & Nishikawa, 1997).

Po předložení pěti odlišných typů kořisti (žížala, myš, cvrček, termit a červ) bylo u *Cyclorana novaehollandiae* zaznamenáno pět odlišných behaviorálních vzorců chování. Podle hypotézy byl vytvořen model znázorněný na obrázku č. 9. V něm si tato žába nejdříve vybírá mezi použitím lovu za pomoci pouze jazyka (tongue prehension) nebo i čelistí (jaw prehension), jak bylo popsáno v předchozí podkapitole. Toto rozhodnutí je učiněno na základě velikosti kořisti. Pokud se rozhodne pro lov za pomoci čelistí, obvykle použít na větší typ kořisti, následuje rozhodnutí mezi následovným natočením hlavy směrem dolů nebo nahoru v závislosti na výšce a délce prezentované potravy. Hlava byla natočena směrem dolů při lovu žížaly a nahoru při lovu myši. Pokud se žába rozhodne pro lov pouze za pomoci jazyka, převážně u menší kořisti, další rozhodnutí je učiněno na základě rychlosti pohybu kořisti. Pro kořist s rychlejším pohybem (jakým byl v pokusu cvrček) byl jazyk vymrštěn na větší vzdálenost a po delší časovou periodu. Pokud se jednalo o kořist s pomalejší rychlostí pohybu (termit a červ), jazyk byl vymrštěn na menší vzdálenost a po kratší dobu. Strategie použity na lov termita a červa se lišily ve vzdálenosti otevření tlamy od kořisti a délky trvání. Menší vzdálenost a kratší doba trvání byla použita na lov termita. (Valdez & Nishikawa, 1997)



Obr.9) Model hierarchického rozhodování u *Cyclorana novaehollandiae*. Nejprve je rozhodováno podle velikosti kořisti na použití jazyka nebo čelistí při polapení kořisti. Dále je rozhodováno podle délky, výšky a rychlosti pohybu kořisti. Způsob lovu se liší pro všech pět typů prezentované potravy. Převzato z Valdez & Nishikawa, 1997.

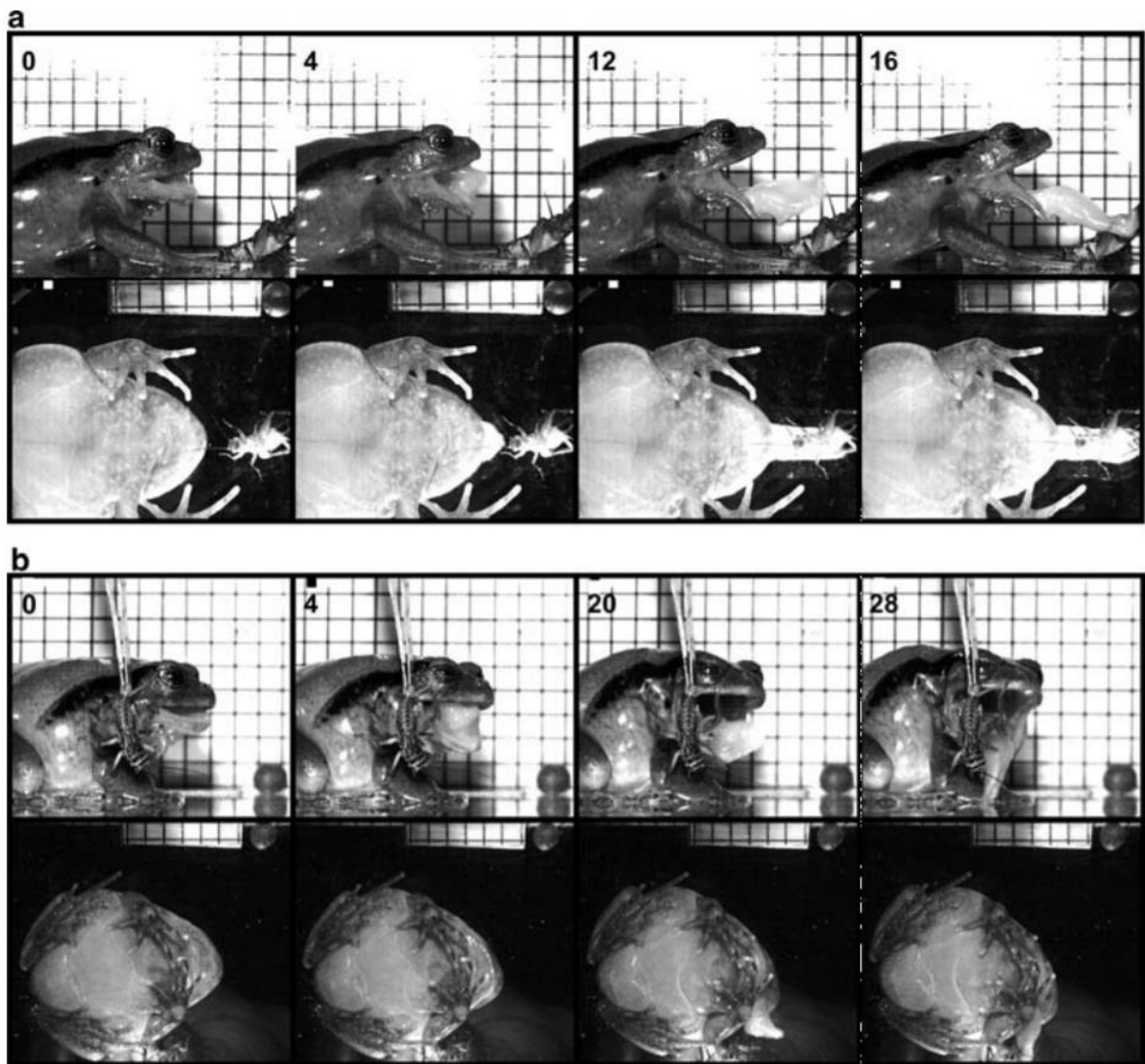
3.3.5) Lov u *Dyscophus guineti*, hydrostatická elongace

Parosnička *Dyscophus guineti* patří do čeledi Microhylidae a podobně jako ostatní žáby z této čeledi, i ona dokáže mířit svým jazykem nezávisle na pohybu hlavy (Meyers et al., 2004). U této parosničky byly vypořádány dvě odlišné strategie pro lov kořisti v závislosti na jejím umístění. Rozeznáváme tak míření pouze hlavou (tzv. head-only aiming) a míření jazykem i hlavou (tzv. head + tongue aiming). Oba dva typy jsou znázorněny na obrázku č.10. (Monroy & Nishikawa, 2009).

Míření pouze hlavou se odehrává, pokud se kořist nachází do 40° na obě strany od přímého pohledu žáby. Na takový úhel se totiž ještě dokáže krk parosničky ohnout. Zamíří tedy otočením hlavy a jazyk se vymrští vpřed bez dalšího míření. Takový typ vymrštění jazyka se velmi podobá inerciální elongaci, kdy špička jazyka nabývá větších rychlostí a může tak být vhodnější pro lov rychlejší kořisti. Druhý typ míření je obstarán jak hlavou, tak i jazykem. K takovému způsobu dochází, pokud se kořist nachází v úhlu větším jak 40°. Kvůli omezené ohebnosti vlastního krku musí parosnička pro úspěšné polapení kořisti zapojit jak míření hlavou, tak jazykem. Toho je schopna kvůli stavbě svého jazyka, který pro svoji elongaci využívá, již výše popsaného, hydrostatického mechanismu. Taková elongace je pomalejší než inerciální, ale nemusí spoléhat na pohyb dolní čelisti a dokáže tedy následovat vlastní trajektorii méně závislou na směřování čelistí. Nikdy nebylo pozorováno míření jazykem samotné. (Monroy & Nishikawa, 2009)

Pokud se kořist nachází v úhlu větším než 40°, má rosnička tři odlišné možnosti: 1) natočit svou hlavu do maximální pozice a zbytek zamířit jazykem, 2) natočit hlavu částečně a zbytek zamířit jazykem, nebo 3) natočit hlavu jen částečně a zamířit jazykem do maximálního úhlu. Všechny tyto strategie byly vypořádány během studie u odlišných jedinců a během pokusů tito jedinci svoji strategii nezměnili. V populaci se tedy mohou vyskytovat odlišné způsoby míření zároveň (Monroy & Nishikawa, 2009).

Podobná schopnost míření jazykem se pravděpodobně vyskytuje u všech zástupců čeledi Microhylidae, ačkoliv podrobnější studie na toto téma zatím nebyly provedeny. Zatím prozkoumané druhy se lišily v této schopnosti pouze podle maximálního úhlu, na který dokázaly jazyk ještě zamířit. Mohlo by se tak jednat o synapomorfii této čeledi a druhu *Hemisu marmoratum*, který má rovněž hydrostatickou elongaci (Meyers et al., 2004; Nishikawa et al., 1999a).



Obr.10) Dva způsoby lovu u parosničky *Dyscophus guineti*. Na snímcích (a) je vidět lov kořisti bez potřeby míření jazykem s rychlejší elongací spojené s pohybem spodní čelisti. Na spodní sérii snímků (b) lze vidět pomalejší míření hlavou a jazykem na kořist, která se nachází v úhlu větším jak 40° od přímého pohledu parosničky. Převzato z Monroy & Nishikawa, 2009.

4) Fylogenetické mapování biomechaniky lovu

V závislosti na vývoji jednotlivých biomechanických znaků, převážně jazykové elongace, vznikl jeden z prvních pokusů o jejich namapování na fylogenetický strom žab (v příloze obr. B, Nishikawa et al., 1999b). Na základě tohoto kladogramu bylo vysloveno několik již výše zmíněných hypotéz: mechanická elongace je u žab ancestrální, inerciální a hydrostatická elongace jsou odvozené, zatímco inerciální elongace vznikla několikrát nezávisle na sobě a hydrostatická elongace pouze jednou z elongace inerciální (Nishikawa et al., 1999b). Toto mapování bylo založeno na fylogenetickém členění podle práce Ford & Cannatella, 1993. Avšak původní kladogram obsahoval mnohé polytomie, jelikož fylogenetická příbuznost žab ještě nebyla plně známa. Od té doby se v systematickém dělení žab odehrálo mnoho změn v souvislosti s novými poznatky a metodami určování příbuznosti mezi jednotlivými skupinami. V tomto původním kladogramu se odvozuje elongace celých čeledí podle několika prozkoumaných druhů, kterých celkově není mnoho.

Jedním z cílů této práce bylo zopakování fylogenetického mapování za využití novějších informací ohledně taxonomické příbuznosti u žab. Za tímto účelem bylo použito dvou fylogenetických studií obojživelníků (Feng et al., 2017 a Pyron & Wiens, 2011). Součástí práce je rovněž sledování možných souvislostí mezi elongací jazyka, obývaným habitatem a typem potravy, kterým se daný druh živí. Celková analýza, tzv. Ancestral State Reconstruction, byla provedena v programu Mesquite version 3.6 (Maddison & Maddison, 2018) pomocí Parsimony ancestral state metody. Tento nástroj lze využít pro vizualizaci stavu zkoumaného znaku u jednotlivých druhů a jeho teoretický průběh evoluce.

Existuje hned několik prací zabývajících se zkoumáním typů elongací jazyka u jednotlivých druhů, jakými jsou například *Hemisus marmoratum* (Nishikawa et al., 1999a), *Spea multiplicata* (O'Reilly & Nishikawa, 1995) nebo druhů čeledi Microhylidae (Meyers et al., 2004). Pro účely této práce jsem shromáždila dostupné informace o typu elongace u jednotlivých druhů z literatury (tabulka A v příloze). Ale u většiny druhů jsou tyto informace doposud neznámé. Pro navýšení množství prozkoumaných druhů, které lze mapovat na fylogenetický strom, jsme data z literatury doplnily vlastním pozorováním. Za využití vysokorychlostní kamery jsme natočily lov několika dalších druhů žab.

Vlastní natáčení probíhalo převážně v domovských teráriích, kde byla jedincům prezentována potrava v podobě cvrčků nebo larev potěmníků moučných. Záběry byly pořízeny vysokorychlostní kamerou GoPro HERO 4 se snímkovou frekvencí 240 fps a poté zpomaleny pro snadnější identifikaci jednotlivých lovicích pohybů v programu VideoPad Video Editor na 10 % původní rychlosti. Základní určování probíhalo v závislosti na několika pozorovatelných faktorech. Podle přítomnosti nebo absence tzv. lunge, výpadu žabího těla do předu, se sice nedá přímo určit typ elongace, ale daleko častěji bývá tento pohyb spojován s mechanickou elongací. Důležitým atributem byla délka, na jakou byl jedinec

schopen vymrštit svůj jazyk ku poměru svého těla, neboť ta je důležitá pro kategorizace mechanické a inerciální elongace. Rychlost této protrakce a schopnost míření by poté rozlišovala inerciální elongaci od hydrostatické (Nishikawa, 1999).

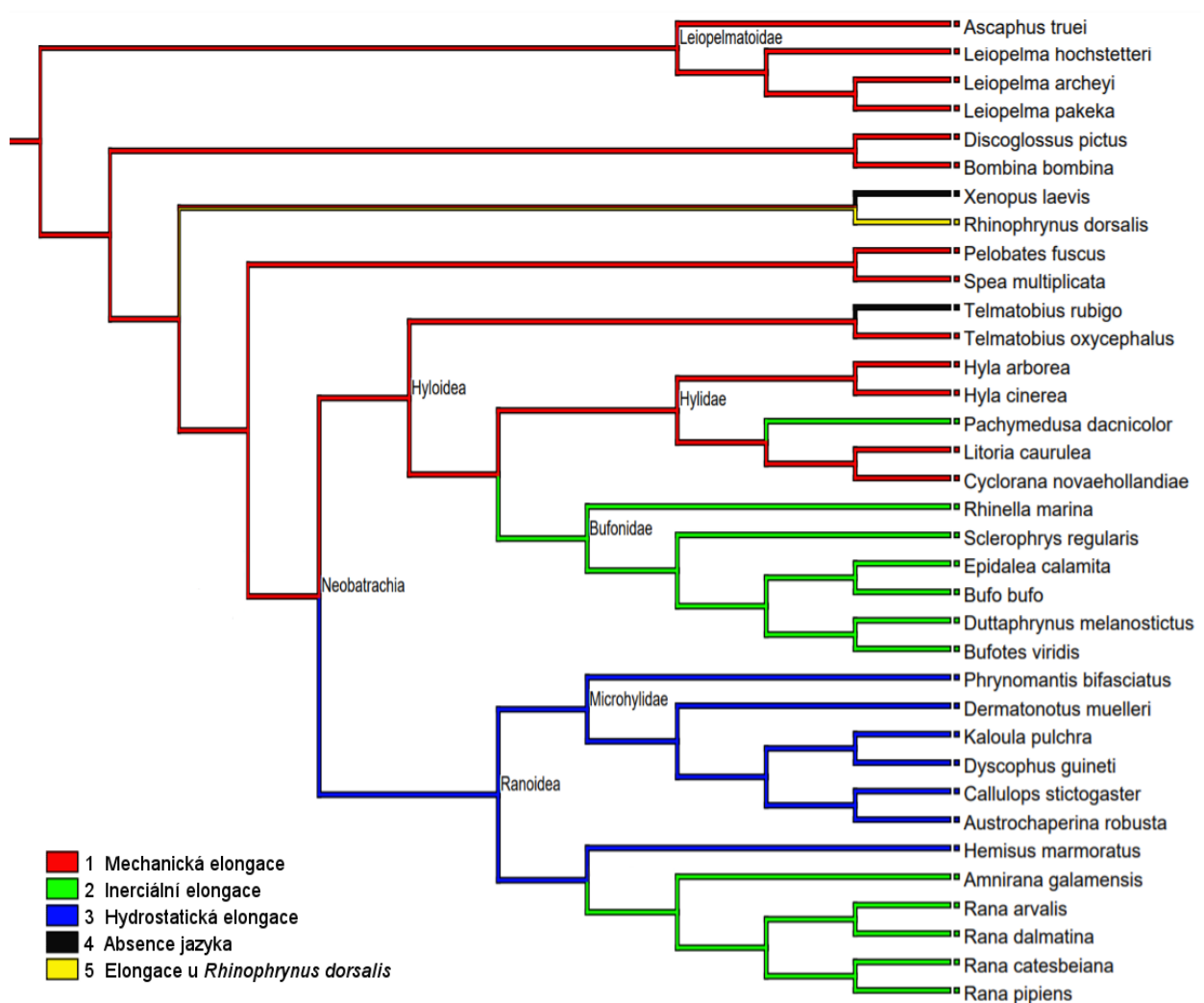
Celkově bylo natočeno 14 druhů žab, nově nakategorizováno jich bylo 12: skokan mosambický (*Amnirana galamensis*), kuňka obecná (*Bombina bombina*), ropucha obecná (*Bufo bufo*), ropucha zelená (*Bufo viridis*), ropucha jihoasijská (*Duttaphrynus melanostictus*), ropucha krátkonohá (*Epidalea calamita*), rosnička zelená (*Hyla arborea*), rosnice siná (*Litoria caerulea*), blatnice skvrnitá (*Pelobates fuscus*), skokan ostronosý (*Rana arvalis*), skokan štíhlý (*Rana dalmatina*) a ropucha levhartí (*Sclerophrys regularis*). Zbývající dva druhy byly parosnička nádherná (*Kaloula pulchra*), jejíž hydrostatická elongace byla prozkoumána již mezi ostatními zástupci čeledi Microhylidae (Meyers et al., 2004), a rákosnička žilkovaná (*Leptopelis vermiculatus*), která na žádném ze záběrů nepoužila k lovu jazyk, ale pouze čelisti. Může se jednat o další z lovících strategií, možná odvozené pro tento druh, nebo může jít o vliv individuality daného jedince, podmínek natáčení nebo typu potravy. Pro přesnější určení by bylo potřeba druh lépe prostudovat. Pro nejasnost výsledků ohledně této žáby jsme se ji rozhodly do celkového mapování nezahrnout.

Vlastní výsledky i informace získané z literatury jsme doplnily společně s obývaným habitatem a typem potravy do matice znaků pro jednotlivé druhy (tabulka A v příloze). Celkové mapování bylo nakonec provedeno na 35 druzích (Obrázek č. 11).

Podle výše zmíněné původní hypotézy má být mechanická elongace u žab ancestrální. S takovou interpretací korespondují i naše výsledky, kde mechanickou elongaci mají převážně zástupci Archaeobatrachia. Odvozené formy jazykové elongace se převážně vyskytují až dále na fylogenetickém stromě. Zvláštností je elongace u druhu *Rhinophrynus dorsalis*, která se nepochybně liší od známých elongací (Trueb, 2018) a je tedy zařazena do vlastní kategorie. Inerciální elongace měla původně vzniknout opakovaně z elongace mechanické a s takovým tvrzením souhlasí i naše mapování. Inerciální elongace se objevuje v čeledi Hylidae a Bufonidae. Výjimkou je inerciální elongace u skokanovitých (Ranidae) Naše výsledky naznačují, že se elongace skokanovitých vyvinula zpětně z elongace hydrostatické, která má být podle původní hypotézy nejodvozenější, a naopak vznikat z elongace inerciální. Tato neshoda se dá vysvětlit několika způsoby, kde je jedním z nejdůležitějších faktorů omezené množství prozkoumaných druhů. Výběr těchto druhů mohl velmi ovlivnit výslednou analýzu. Pro přesnější určení vzniku hydrostatické elongace by bylo potřeba prozkoumat druhy vyskytující se ve skupině Ranoidea, a to hlavně ve skupině Afrobatrachia. Také by bylo potřeba ověřit univerzálnost hydrostatické elongace v rámci skupiny Microhylidae. Dále je možná nepřesnost původní hypotézy, že hydrostatická elongace mohla vzniknout vícekrát nezávisle na sobě u čeledi Microhylidae a Hemisotidae, nebo se vůbec nemusela vyvíjet z elongace inerciální. Každopádně nemáme nyní

dostatek informací, abychom přesně určili okolnosti vzniku hydrostatické elongace. Fylogenetická analýza je totiž velmi senzitivní k počtu a rozložení analyzovaných druhů.

Z obrázku evoluce typů elongace jazyka lze vyvodit, že inerciální a hydrostatický typ elongace je odvozený. Objevuje se poprvé v rámci Neobatrachia u všech tří evolučně nejúspěšnějších a druhově nejpočetnějších linií (Hyoidea, Microhylidae, Natatanura). Vznik pokročilé elongace jazyka mohl souviset s následnou diverzifikací v rámci všech těchto tří skupin na přelomu druhohor a třetihor. Inerciální elongace mohla posloužit jako efektivnější způsob pro lovení rychlejší kořisti, ke které se nemusela přiblížit tělem na tak krátkou vzdálenost, jaká je nutná při elongaci mechanické. Hydrostatická elongace s sebou přináší schopnost míření jazykem, která může být výhodná při krmení se na menší potravě, umožňujíc tak specializaci na tento typ potravy.



Obr.11: Vizualizace kategorií elongace jazyka u 35 druhů žab pomocí namapování typů elongace pro jednotlivé druhy žab. Je zde patrná ancestrální pozice mechanické elongace a opakovaný vznik elongace inerciální. Hydrostatický typ elongace nám nesouhlasí s původními hypotézami o jejím vzniku. Provedeno v programu Mesquite version 3.6 (Madisson & Madisson, 2018).

Absence jazyka a živení se inerciální sukci se dá vložit do souvislosti s trvale vodním způsobem života. Dále však není viditelná žádná přímá spojitost mezi typem elongace jazyka a obývaným habitatem (v příloze obr. C). Naproti tomu při srovnání jednotlivých elongací jazyka s typem potravy (v příloze obr. D) se dá vyvodit určitá spojitost s konzumací malé potravy, zastoupené mravenci a termity, a hydrostatickou elongací. Speciální elongace *Rhinophrynus dorsalis* se zdá být rovněž uzpůsobena na drobnou kořist. U inerciální elongace jsme nenalezli žádnou výraznou korelaci s preferencí potravy, ale druhy s mechanickou elongací se zdají být častěji generalisté se zastoupením středně velkého typu potravy.

5) Závěr

Obojživelníci se často používají jako modelové organismy pro řadu pokusů, ať už například oblíbená drápatka vodní (*Xenopus laevis*) ve vývojové biologii nebo výše zmíněné ropuchy obecné v neuroetologických experimentech. Přesto existuje až překvapivě málo prací zabývajících se přímo jejich způsobem lovu nebo vizuálním vnímáním, a ještě méně zabývajících se těmito tématy u larválních stádií obojživelníků nebo u červorů obecně. Nejprostudovanější skupinou jsou jistě žáby, které rovněž tvoří největší zastoupení v třídě obojživelníků.

Cílem této práce bylo stručně shrnout dosavadní vědomosti a vytvořit základ pro další možný výzkum. Bylo předvedeno základní schéma, podle kterého alespoň ropuchy obecné rozpoznávají kořist a predátora, dělení jednotlivých elongací jazyka i odlišné lovicí strategie mezi druhy, které se mnohdy odvíjejí od jejich morfologických dispozicí ale i mnoha dalších faktorů. Ukázalo se, že individuální zkušenost může do určité míry ovlivnit behaviorální odpovědi u jedinců a že chirurgickým zásahem do určitých oblastí mozku se dá výsledná reakce ještě více pozměnit. Dále že se výběr určité strategie může odvozovat od hierarchického rozhodování a může mít úzkou spojitost se specializací na určitý typ potravy nebo způsob vyhledávání kořisti.

S dostupností nových fylogenetických vztahů v rámci Anura a doplněním typů elongací u několika nových druhů bylo možné zopakovat namapování typů elongací na fylogenetický strom. Výsledný kladogram nám tak pomohl nastínit vývoj tohoto znaku v jeho evoluční historii, porovnat ho s předchozími hypotézami a dát ho do spojení s potravními preferencemi a obývaným habitatem u jednotlivých druhů. Podařilo se nám ověřit ancestrální pozici mechanické elongace a opakovaný vznik elongace inerciální. Pozice vzniku hydrostatické elongace se v našem mapování odlišuje od původní hypotézy. Daný výsledek může být velmi ovlivněn výběrem druhů zařazených do mapování. U vlivu habitatu se nám podařilo zjistit pouze častou absenci jazyka (spojenou s inertní sukčí) u trvale vodních druhů, ostatní spojitosti nebyly příliš výrazné. Vliv typu potravy na elongaci se ukázal u elongace hydrostatické, jelikož se tyto druhy častěji zaměřují na malou potravu složenou z mravenců nebo termitů.

Je nutno zdůraznit, že prozkoumaných druhů je stále po málu. Chybí mnoho informací o elongacích většiny obojživelníků, někdy i pro celé čeledi. Námi získané záběry byly natáčeny v nestandardních podmínkách, a ne vždy museli vést ke spolehlivému určení typu elongace. Jedná se o pilotní výsledky, které by bylo potřeba ověřit podrobnější studií, možná v rámci navazující diplomové práce. Pro přesnější analýzu evoluce lovu u žab je rovněž potřeba získat daleko více dat od více druhů, které by pomohly zaplnit mezery na fylogenetickém stromě a dopátrat se tak k podrobnějšímu znázornění vývoje tohoto znaku.

I přes výše zmíněné nedostatky v počtu namapovaných druhů a experimentálním designu je patrné, že evoluční novinka v podobě zdokonalení lovicí strategie se objevuje až u Neobatrachií. Lze hypotetizovat, že k velké úspěšnosti a diverzifikaci těchto skupin přispělo právě i zdokonalení lovu kořisti.

6) Seznam použité literatury

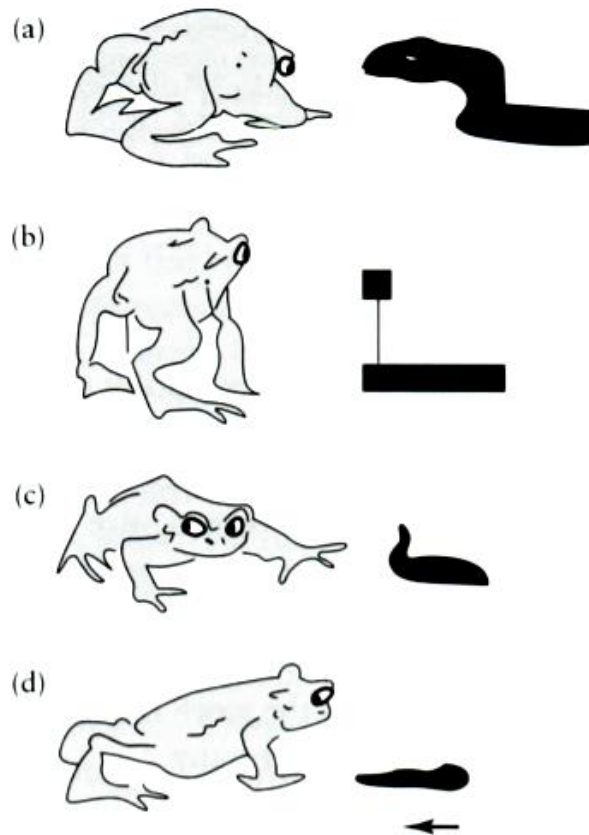
- Aho, A.-C., Donner, K., Helenius, S., Larsen, L. O., & Reuter, T. (1993). Visual performance of the toad (*Bufo bufo*) at low light levels: retinal ganglion cell responses and prey-catching accuracy. *Journal of Comparative Psychology*, 172(6), 671-682.
- Anderson, C. W. (1993). The modulation of feeding 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, Behavior and Evolution* 1993(42), 189-196.
- Anderson, C. W., & Nishikawa, K. C. (1997). The role of visual and proprioceptive information during motor program choice in frogs. *Journal of Comparative Physiology*, 179, 753-762.
- Borghuis, B. G., & Leonardo, A. (2015). The Role of Motion Extrapolation in Amphibian Prey Capture. *Journal of Neuroscience*, 35(46), 15430-15441.
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., & Wake, M. H. (2007). Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution & Development*, 9:1, 105-115.
- 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.
- Corbacho, F., Nishikawa, K. C., Weerasuriya, A., Liaw, J.-S., & Arbib, M. A. (2005). Schema-based learning of adaptable and flexible prey-catching in anurans I. The basic architecture. *Biological Cybernetics*, 93, 391-409.
- 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.
- Das, I., & Coe, M. (1994). Dental morphology and diet in anuran amphibians from south India. *Journal of Zoology*, 233(3), 417-427.
- Deban, S. M. (2002). Constraint and convergence in the evolution of salamander feeding. In *Vertebrate Biomechanics and Evolution* (ed. J. P. Gasc, A. Casinos and V. L. Bels), (pp. 163-180). Oxford: BIOS Scientific Publishers.
- Deban, S. M., Reilly, J. C. O., Dicke, U., & Leeuwen, J. L. Van. (2007). Extremely high-power tongue projection in plethodontid salamanders. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 655-667.
- Deban, S. M., & Wake, D. B. (1997). Salamander with a ballistic tongue. *Nature*, 389(6646), 27-28.
- Deban, S. M., & Wake, D. B. (2000). Aquatic Feeding in Salamanders. In K. Schwenk (ed.). *Feeding in Tetrapod Vertebrates: Form Function and Evolution*. (pp 65-94). San Diego (California): Academic Press.
- Drewes, R. C. (1981). Snail-eating frogs from the Ethiopian highlands : a new anuran specialization. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72, 267-287.
- Emerson, S. B. (1985). Skull Shape in Frogs - Correlations with Diet. *Herpetologica*, 41, 177-188.
- Ewert, J. P. (1987). Neuroethology of releasing mechanisms : Prey-catching in toads. *Behavioral and Brain Sciences*, 10 (3), 337-405.
- Ewert, J. P. (1974). The neural basis of visually guided behavior. *Scientific American*, 230(3), 34-42.
- Ewert, J. P. (2004). Neuronal processing of sensory information. In G. K. H. Zupanc (Ed.), *Behavioral Neurobiology: An Integrative Approach* (pp. 121-132). Oxford University Press
- 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.
- 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), 5864–5870.
- Ford, L., & Cannatella, D. (1993). The Major Clades of Frogs. *Herpetologica*, 7, 94–117.
- 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.
- Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F., & Wake, D. B. (1985). *Functional vertebrate morphology*. Harvard University Press.
- Horton, P. (1982). Diversity and Systematic Significance of Anuran Tongue Musculature. *Copeia*, 1982(3), 595–602.
- Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1981). Ecological Consequences of Foraging Mode. *Ecology*, 62(4), 991–999.
- Knobpffler, L. (1976). Food Habits of *Aubria Subsigillata* in Gaboon (Anura: Ranidae). *Zoologica Africana*, 11, 369–371.
- Lettwint, J. Y., Maturanat, H. R., McCulloch, W. S., & Pitts, W. H. (1940). 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* 143, 131–143.
- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.6 <http://www.mesquiteproject.org>
- Manenti, R., Denoël, M., & Francesco, G. (2013). Foraging plasticity favours adaptation to new habitats in fire salamanders. *Animal Behaviour*, 86(2), 375–382.
- 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.
- 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. *Journal of Life and Environmental Sciences*, 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 (1). 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.
- Monroy, J. A., & Nishikawa, K. C. (2009). Prey location, biomechanical constraints, and motor program choice during prey capture in the tomato frog, *dyscophus guineti*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 195(9), 843–852.
- Monroy, J. A., & Nishikawa, K. C. (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.

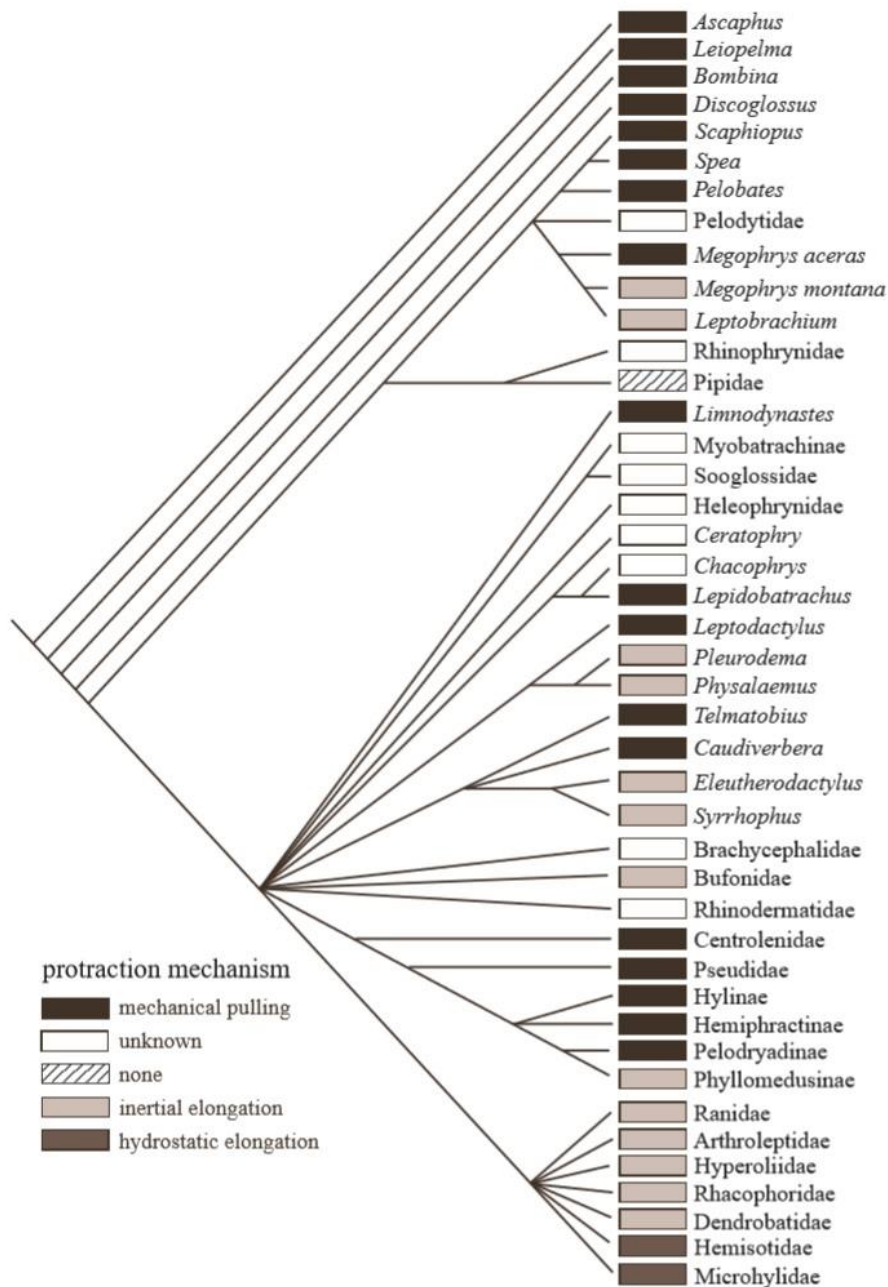
- Nishikawa, K. C. (1999). Feeding in Frogs. In K. Schwenk (ed.). *Feeding in Tetrapod Vertebrates: Form Function and Evolution*. (pp 117-148). San Diego (California): Academic Press.
- Nishikawa, K. C., Anderson, C. W., Deban, S. M., & O'Reilly, J. C. (1992). The Evolution of Neural Circuits Controlling 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 Transaction 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), 1-10.
- O'Reilly, J. C. (1999). Feeding in Caecilians. In K. Schwenk (ed.). *Feeding in Tetrapod Vertebrates: Form Function and Evolution*. (pp. 149-168). San Diego (California): Academic Press.
- O'Reilly, S. R., & Nishikawa, K. C. (1995). Mechanism of Tongue Protraction During Prey Capture in the Spadefoot Toad *Spea multiplicata* (Anura : Pelobatidae). *Journal of Experimental Zoology*, 273(4), 282–296.
- 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), 1-7.
- Premo, D. B., & Atmowidjojo, A. H. (1987). Dietary Patterns of the “Crab-eating Frog” *Rana cancrivora*, in West Java. *Herpetologica*, 43, 1-6.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Schwenk, K. (1999). *Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates*. San Diego (California): Academic Press.
- Toft, C. A. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 44, 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. (2018). Feeding specializations of the Mexican burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). *Journal of Zoology*, 199(2), 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(3), 187–202.
- 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 K. Schwenk (ed.). *Feeding in Tetrapod Vertebrates: Form Function and Evolution*. (pp. 95-116). San Diego (California): Academic Press.
- Wake, M. H. (1980). Reproduction, growth and population structure of the Central American caecilian *Dermophis mexicanus*. In *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.
- Wassenbergh, S. V., Herrel, A., Adriaens, D., & Aerts, P. (2006). Modulation and Variability of Prey Capture Kinematics in Clariid Catfishes. *Molecular and Comparative Physiology*, 569, 559–569.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press.

Příloha:



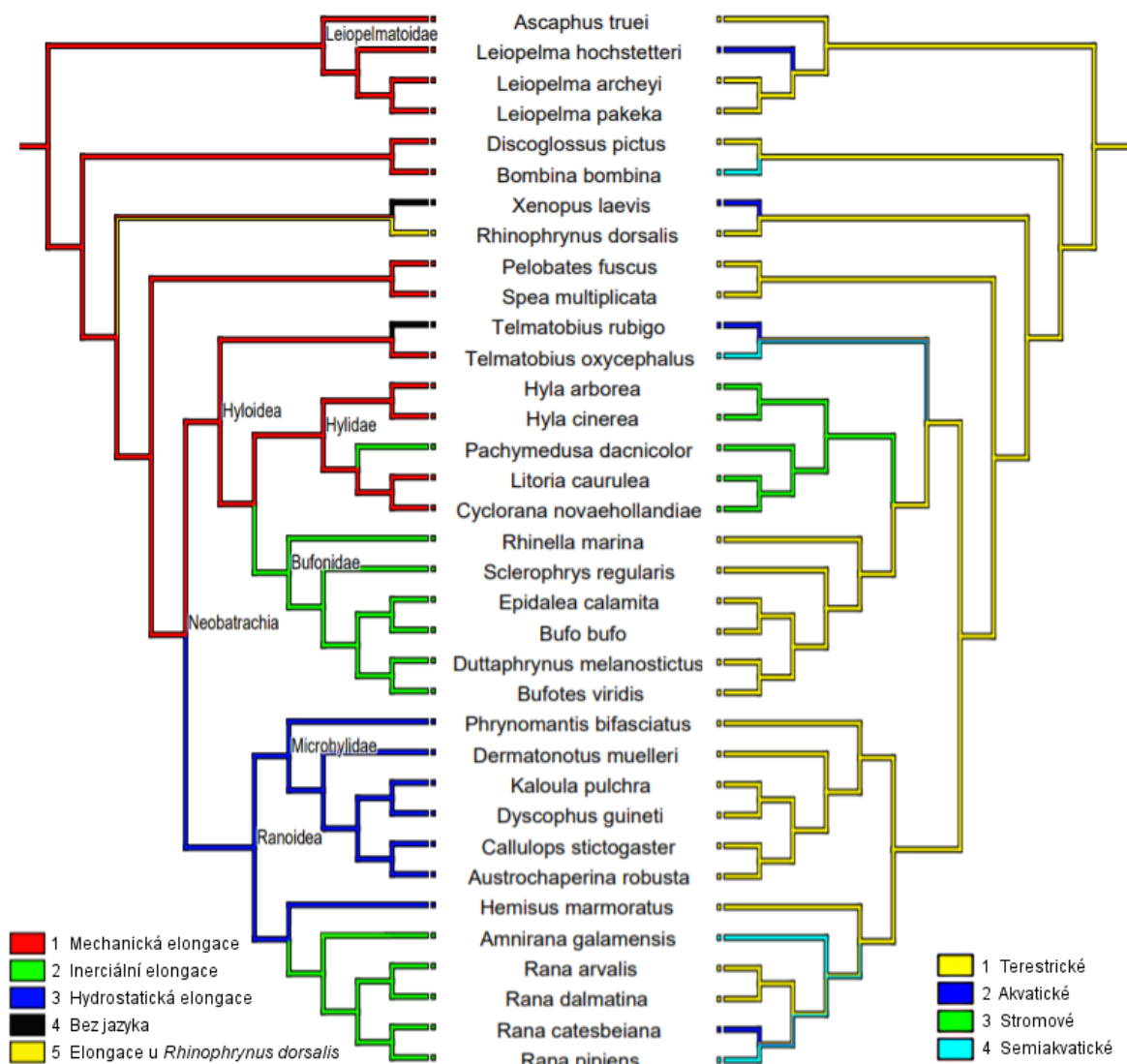
Obr.A: Znázorněné obrané chování pro vyhnutí se predátorovi u ropuchy obecné (*Bufo bufo*) vyvolané několika různými stimuly: (a) hadem, (b) maketou připomínající tvar hada a (c) pijavicí s pozvednutou přední částí. Pokud pijavice položí svou přední část na zem a začne se pohybovat, v ropuše se naopak spouští chování pro ulovení kořisti. Převzato z (Ewert, 2004).



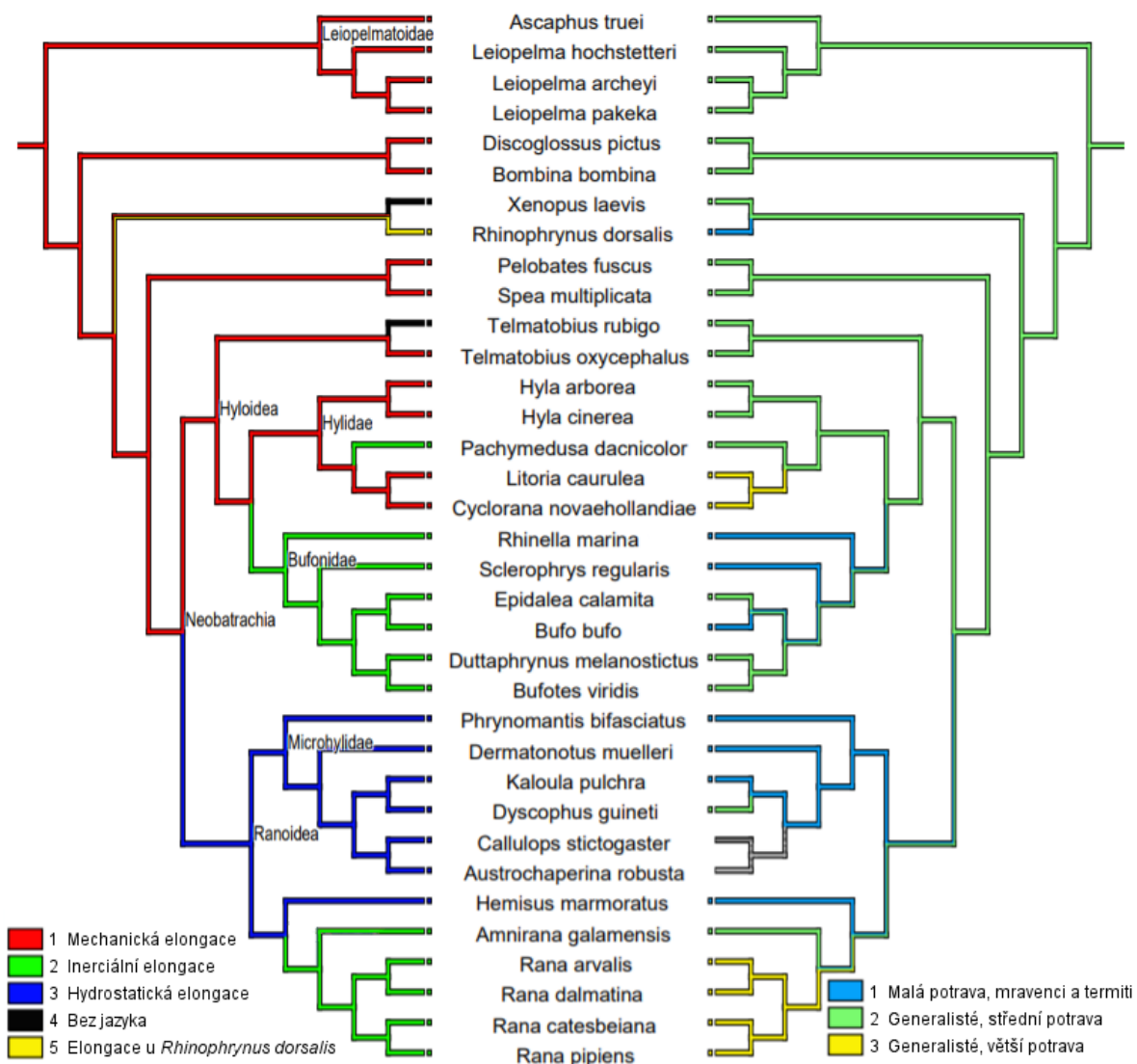
Obr.B: Kladogram znázorňující evoluci typu jazykové elongace u žab podle fylogenetické studie Ford & Cannatella, 1993. S ohledem na toto namapování bylo vysloveno několik hypotéz ohledně jazykové elongace: mechanická elongace je původní, inerciální elongace je odvozená a vznikla opakovaně nezávisle na sobě, hydrostatická elongace je odvozená a vznikla pouze jednou z elongace inerciální. Převzato z Nishikawa et al., 1999. Jak je patrné, většina fylogenetických vztahů nebyla v té době známa, což samozřejmě značně znemožňuje rekonstrukci evoluce tohoto znaku a další interpretaci.

Tab.A: Souhrnná tabulka 35 druhů zahrnutých do fylogenetického mapování. Ve sloupci (E.) jsou zaznamenány jazykové elongace: (ME) mechanická elongace, (IE) inerciální elongace, (HE) hydrostatická elongace, (IS) inertní sukce, (S) speciální elongace pro druh *Rhinophrynus dorsalis*. Písmeno (H.) stojí pro typ habitatů: (TE) terestrické, (AQ) akvatické, (AR) arboreální a (SA) semiakvatické. Sloupec (P.) zaznamenává typ potravy: (1) malá potrava s převahou mravenců či termitů, (2) generalisté s převážně středně velkým typem potravy, (3) generalisté se zastoupením i větší potravy.

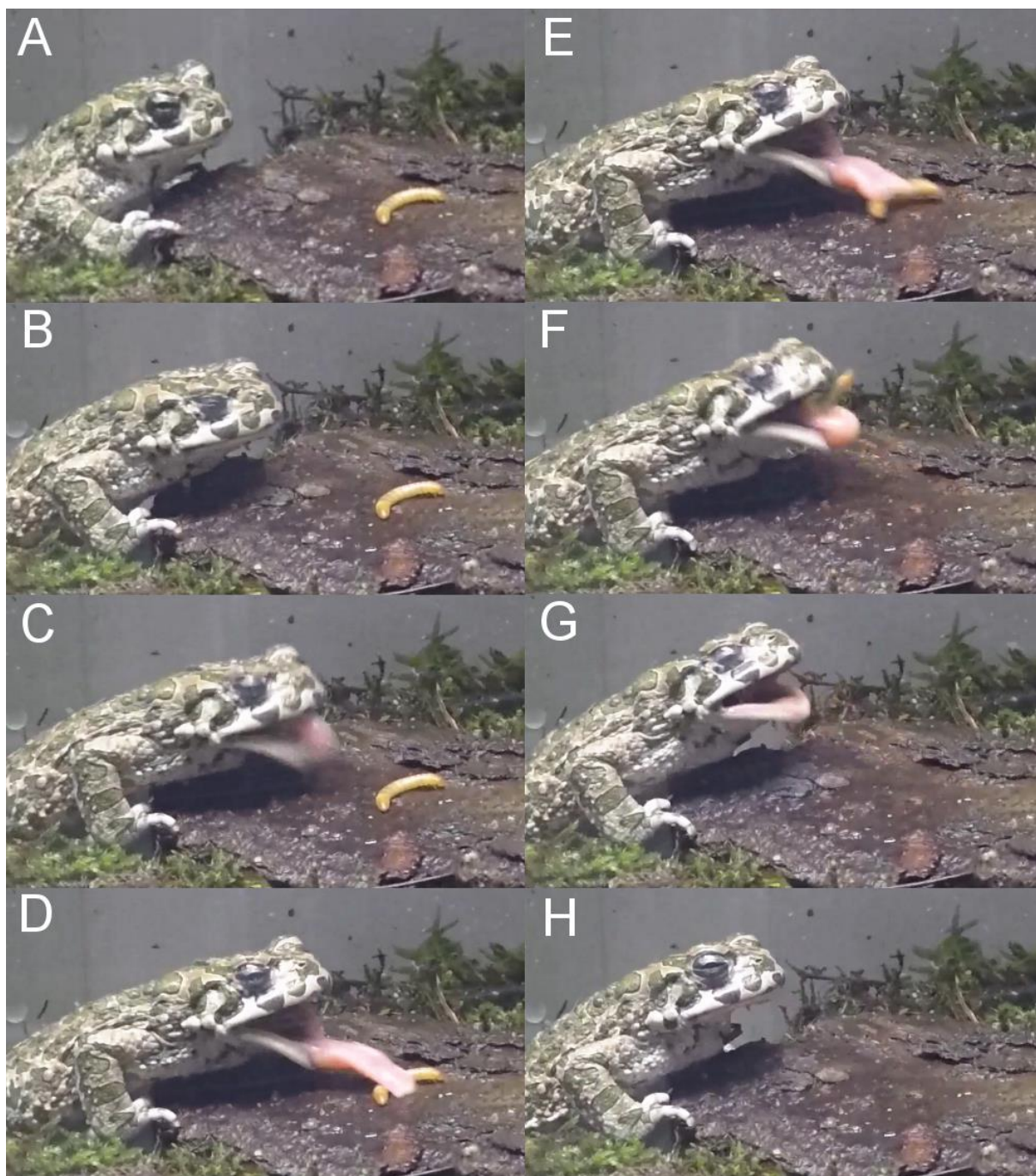
Druh	Čeleď	E.	H.	P.	Citace
<i>Amnirana galamensis</i>	Ranidae	IE	SA	2	Jongsma et al., 2018; Loveridge, 1942
<i>Ascaphus truei</i>	Ascaphidae	ME	TE	2	Nishikawa & Cannatella, 1991
<i>Austrochaperina robusta</i>	Microhylidae	HE	TE	?	Horton, 1982
<i>Bombina bombina</i>	Bombinatoridae	ME	SA	2	Dolgener et al., 2013
<i>Bufo bufo</i>	Bufonidae	IE	TE	1	Cadenovic et al., 2018
<i>Bufotes viridis</i>	Bufonidae	IE	TE	2	Mollov & Stojanova, 2016
<i>Callulops stictogaster</i>	Microhylidae	HE	TE	?	Burton, 1983
<i>Cyclorana novaehollandiae</i>	Hylidae	ME	ST	3	Valdez & Nishikawa, 1997
<i>Dermatonotus muelleri</i>	Microhylidae	HE	TE	1	Stănescu et al., 2016; Meyers et al., 2004
<i>Discoglossus pictus</i>	Alytidae	ME	TE	2	Hassine & Boix, 2014; Nishikawa & Roth, 2014; Hassine & Nourira, 2009
<i>Duttaphrynus melanostictus</i>	Bufonidae	IE	TE	2	Döring et al., 2017
<i>Dyscophus guineti</i>	Microhylidae	HE	TE	2	Brenes-Soto & Dierenfeld, 2014; Monroy & Nishikawa, 2009
<i>Epidalea calamita</i>	Bufonidae	IE	TE	2	Oromí et al., 2010; Boomsma & Arntzen, 1985
<i>Hemismus marmoratus</i>	Hemisotidae	HE	TE	1	Nishikawa et al., 1999
<i>Hyla arborea</i>	Hylidae	ME	AR	2	Kovács et al., 2007
<i>Hyla cinerea</i>	Hylidae	ME	AR	2	Deban & Nishikawa, 1992
<i>Kaloula pulchra</i>	Microhylidae	HE	TE	1	Meyers et al., 2004; Berry, 1965
<i>Leiopelma archeyi</i>	Leiopelmatidae	ME	TE	2	Reilly et al., 2015; Shaw et al., 2012
<i>Leiopelma hochstetteri</i>	Leiopelmatidae	ME	AQ	2	Reilly et al., 2015; Shaw et al., 2012
<i>Leiopelma pakeka</i>	Leiopelmatidae	ME	TE	2	Reilly et al., 2015; Shaw et al., 2012
<i>Litoria caerulea</i>	Hylidae	ME	AR	3	Smith et al., 2004
<i>Pachymedusa dacnicolor</i>	Hylidae	IE	AR	2	Wells, 2007; Gray & Nishikawa, 1995
<i>Pelobates fuscus</i>	Pelobatidae	ME	TE	2	Kovács & Török, 1997
<i>Phrynomantis bifasciatus</i>	Microhylidae	HE	TE	1	Meyers et al., 2004; Jacobsen, 1986
<i>Xenopus laevis</i>	Pipidae	IS	AQ	2	Anzeraey et al., 2017; Carreno & Nishikawa, 2010
<i>Rana arvalis</i>	Ranidae	IE	AR	3	Stojanova & Mollov, 2008; Kovács & Török, 1997
<i>Rana catesbeiana</i>	Ranidae	IE	AQ	3	Zhengjun et al., 2005; Ganz, 1962
<i>Rana dalmatina</i>	Ranidae	IE	TE	3	Guidali et al., 2009
<i>Rana pipiens</i>	Ranidae	IE	SA	3	Knutson et al., 2018; Anderson, 1993
<i>Rhinella marina</i>	Bufonidae	IE	TE	1	Nishikawa et al., 1992
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	Rhinophrynidae	S	TE	1	Trueb, 2018
<i>Sclerophrys regularis</i>	Bufonidae	IE	TE	1	Borkin et al., 2016; Lescure, 1983
<i>Spea multiplicata</i>	Scaphiopodidae	ME	TE	2	Dimmitt & Ruibal, 1980; O'Reilly & Nishikawa, 1995
<i>Telmatobius oxycephalus</i>	Telmatobiidae	ME	SA	2	Barrionuevo, 2016
<i>Telmatobius rubigo</i>	Telmatobiidae	IS	AQ	2	Barrionuevo, 2016



Obr.C: Porovnání typů elongace s typem obývaného habitatu u 35 druhů žab. Přímá spojitost se zdá být pouze u krmení inerciální sukci s absencí jazyka a trvale vodním prostředím. U ostatních typů se neprojevila výrazná korelace. Provedeno v programu Mesquite Version 3.6 (Madisson & Madisson, 2018).



Obr.D: Porovnání typů elongace s typem potravy u 35 druhů žab. Specializace na malou potravu, zastoupenou mravenci a termity, se objevuje častěji ve spojení s hydrostatickou elongací. Speciální elongace *Rhinophrynus dorsalis* může být rovněž adaptací na malou potravu. Mechanická elongace se zdá být často přítomná u generalistů s největším zastoupením středně velké potravy. U inerciální elongace se nepodařilo objevit žádnou výraznější preferenci. Provedeno v programu Mesquite Version 3.6 (Madisson & Madisson, 2018).



Obr.E: Záběry lovu ropuchy zelené (*Bufotes viridis*) zhotovené pomocí vysokorychlostní kamery v domovském teráriu. Způsob vymrštění jazyka svou rychlostí a vzdáleností spadá do kategorie inerciální elongace.

Příloha – seznam použité literatury:

- Anderson, C. W. (1993). The modulation of feeding behavior in response to prey type in the frog *Rana pipiens*. *Journal of Experimental Biology*, 12, 1–11.
- Anzeraey, A., Aumont, M., Decamps, T., Herrel, A., & Pouydebat, E. (2017). The effect of food properties on grasping and manipulation in the aquatic frog *Xenopus laevis*. *The Journal of Experimental Biology*, 220(23), 4486–4491.
- Barrionuevo, J. S. (2016). Independent Evolution of Suction Feeding in Neobatrachia: Feeding Mechanisms in Two Species of Telmatobius (Anura: Telmatobiidae). *Anatomical Record*, 299(2), 181–196.
- Berry, P. Y. (1965). The Diet of some Singapore Anura (Amphibia). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144, 163–167.
- Boomsma, J. J., & Arntzen, J. W. (1985). Abundance, growth and feeding of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a 4-year-old artificial habitat. *Journal of Applied Ecology* 22(2), 395–405.
- Borkin, L. J., Goncharov, A. I., & Litvinchuk, S. N. (2016). The Egyptian toad, *Sclerophrys regularis* (Reuss, 1833) at Sharm El- Sheikh, with comments on amphibians of the Sinai Peninsula. *Russian Journal of Herpetology* 23 (4), 283-292.
- Brenes-Soto, A., & Dierenfeld, E. S. (2014). Effect of Dietary Carotenoids on Vitamin A Status and Skin Pigmentation in False Tomato Frogs (*Dyscophus guineti*). *Zoo Biology* 33 (6), 1–9.
- Burton, T. C. (1983). The musculature of the papuan frog *Phrynomantis stictogaster* (Anura, Microhylidae). *Journal of Morphology*, 175(3), 307–324.
- Cadenovic, N., Stamenković, S., Bjelić-Čabrilo, O., & Kralj, S. (2018). On the diet of recent metamorphs and adults of the Common Toad, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). *Herpetozoa*, 30, 139–146.
- 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.
- Deban, S. M., & Nishikawa, K. (1992). The kinematics of prey capture and the mechanism of tongue protraction in the green tree frog *Hyla cinerea*. *Journal of Experimental Biology* 1992 170, 233-256.
- Dimmitt, M. A., & Ruibal, R. (1980). Exploitation of Food Resources by Spadefoot toads (*Scaphiopus*). In *Copeia* (pp. 854–862). American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH).
- Dolgener, N., Freudenberger, L., Schneeweiss, N., Ibisch, P. L., & Tiedemann, R. (2013). Projecting current and potential future distribution of the Fire-bellied toad *Bombina orientalis* under climate change in north-eastern Germany. *Regional Environmental Change*, 14, 1063–1072.
- Döring, B., Mecke, S., Kieckbusch, M., Shea, M. O., Kaiser, H., Döring, B., ... Shea, M. O. (2017). Food spectrum analysis of the Asian toad, *Duttaphrynus melanostictus* (Schneider, 1799) (Anura: Bufonidae), from Timor Island, Wallacea. *Journal of Natural History*, 00(00), 1–17.
- Ewert, J. P. (2004). Neuronal processing of sensory information. In G. K. H. Zupanc (Ed.), *Behavioral Neurobiology: An Integrative Approach* (pp. 121–132). Oxford University Press
- Ford, L., & Cannatella, D. (1993). The Major Clades of Frogs. *Herpetologica*, 7, 94–117.
- Ganz, C. (1962). The tongue protrusion mechanism in *Rana catesbeiana*. *American Zoologist*, 2, 524.
- Gray, L. A., & Nishikawa, K. C. (1995). Feeding kinematics of phyllomedusine tree frogs. *Journal of Experimental Biology*, 198(2), 457–463.
- Guidali, F., Scali, S., & Carettoni, A. (2009). Diet and trophic niche overlap of two ranid species in northern Italy. *Italian Journal of Zoology*, 67, 37–41.

- 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. *Hydrobiologia* 730, 172-138.
- Hassine, B. J., & Nouria, S. (2009). Diet of *Discoglossus pictus* Otth 1837 (Anura , Alytidae) and *Pelophylax saharicus* (Boulenger in Hartert , 1913) in the oases of Kettana (Gabes , Tunisia). *Bulletin de La Societe Zoologique de France*, 134, 321-332.
- Horton, P. (1982). Diversity and Systematic Significance of Anuran Tongue Musculature. *Copeia*, (3), 595-602.
- Jacobsen, N. H. G. (1986). A herpetological survey of the Transvaal. *University of Natal*.
- 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 *Amnirana* (Anura : Ranidae) across sub-Saharan Africa. *Phylogenetics and Evolution*, 120, 274-285.
- 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 (*Lithobates pipiens*) in an Agricultural Landscape. *Herpetological Conversation and Biology*, 13, 113-130.
- 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 *Hyla arborea* from Romania. *Amphibia-Reptilia*, 28, 485-491.
- Kovács, T., & Török, J. (1997). Determination of minimum sample size to estimate diet diversity in anuran species. *Herpetological Journal*, 7, 43-47.
- Lescure, J. (1983). The metamorphosis of the jaws and their muscles in the Toad, *Bufo regularis* Reuss, correlated with the changes in the animal's feeding habits. *Bulletin de La Societe Zoologique de France*, 108, 405-449.
- Loveridge, A. (1942). Scientific results of a fourth expedition to forested areas in East and Central Africa, V. Amphibians. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 91, 375-436.
- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.6 <http://www.mesquiteproject.org>
- 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.
- Mollov, I. A., & Stojanova, A. M. (2016). Diet and Trophic Niche Overlap of Three Toad Species (Amphibia, Anura) from Poland. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 24, 263-269.
- Monroy, J. A., & Nishikawa, K. C. (2009). Prey location, biomechanical constraints, and motor program choice during prey capture in the tomato frog, *dyscophus guineti*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 195(9), 843-852.
- Nishikawa, K. C., & Roth, G. (2014). The mechanism of tongue protraction during prey capture in the frog *Discoglossus pictus*. *The Company of Biologists Limited 1992*, 217-234.
- 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., & Cannatella, D. C. (1991). Kinematics of prey capture in the tailed frog *Ascaphus truei* (Anura: Ascaphidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 103(3), 289-307.
- Nishikawa, K. C., Kier, W. M., & Smith, K. K. (1999). 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. (1999). Neuromuscular control of prey capture in frogs. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*, 354, 941-954.
- O'Reilly, S. R., & Nishikawa, K. C. (1995). Mechanism of Tongue Protraction During Prey Capture in the Spadefoot Toad *Spea multiplicata* (Anura : Pelobatidae). *Journal of Experimental Zoology*, 296, 282-296.

- Oromí, N., Sanuy, D., & Sinsch, U. (2010). Thermal ecology of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a semiarid landscape. *Journal of Thermal Biology*, *35*, 34–40.
- 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.
- 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 *Leiopelma*. *New Zealand Journal of Zoology*, *39*(June 2014), 47–56.
- Smith, B. P. C., Hayasaka, Y., Tyler, M. J., & Williams, B. D. (2004). β -caryophyllene in the skin secretion of the Australian green tree frog, *Litoria caerulea*: an investigation of dietary sources. *Australian Journal of Zoology*, *52*, 521–530.
- Stănescu, F., Marangoni, F., Reinko, I., & Cogălniceanu, D. (2016). Life history traits of Neotropical microhylid (*Dermatonotus muelleri*, Boettger, 1885) from the Arid Chaco, Argentina. *Herpetological Journal*, *26*, 41–48.
- Stojanova, A. M., & Mollov, I. (2008). Diet and Trophic Niche Overlap of the Moor Frog (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) and the Common Frog (*Rana temporaria* L., 1758) from Poland. *Anniversary Scientific Conference of Ecology*. 181-190.
- Trueb, L. (2018). Feeding specializations of the Mexican burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). *Journal of Zoology* *199*(2), 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* *1997*, 187–202.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press.
- Zhengjun, W., Yiming, L., Wang, Y., & Adams, M. J. (2005). Diet of Introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*): Predation on and Diet Overlap with Native Frogs on Daishan Island , China. *Journal of Herpetology*, *39*, 668-674.