

**Masarykova univerzita v Brně
Přírodovědecká fakulta**

HABILITAČNÍ PRÁCE

Brno 2014

Lumír Gvoždík

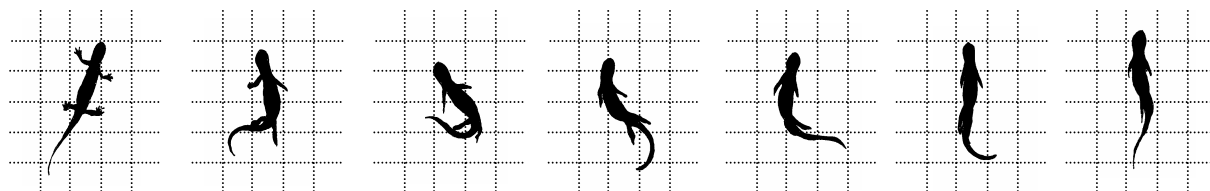
Masarykova univerzita v Brně
Přírodovědecká fakulta

Funkční ekologie ektotermních obratlovců

HABILITAČNÍ PRÁCE

Komentář a soubor publikací předložených k habilitačnímu řízení v oboru Zoologie

Lumír Gvoždík



Brno 2014

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych rád poděkoval všem, kteří mi nějakým způsobem pomohli k realizaci této práce. Za „vědeckou výchovu“ je to především (podle abecedy) Dirk Bauwens, Aurora Castilla, Jaroslav Piálek, Emil Tkadlec, Raoul Van Damme a samozřejmě anonymní recenzenti mých rukopisů. Za myšlenky, které zásadním způsobem ovlivnily mou vědeckou práci je to Michael Angilletta, Stevan Arnold, Albert Bennett, Charles Darwin, Thomas Hansen, Raymond Huey, Joel Kingsolver, Richard Levins a Massimo Pigliucci. Za spolupráci na publikacích je to Milan Boukal, Aurora Castilla, Eva Černická, Jan Dvořák, Markéta Hadamová, Peter Kristín, Vendula Kurdíková, Vojtěch Marek, Eva Měráková, Daniel Polčák, Miklós Puky, Radovan Smolinský, Pavlína Šamajová, Monika Šugerková, Raoul Van Damme a Terezie Vinšálková. Zvláštní dík patří rodině Havelkových, Daně, Dušanovi, Dušanovi ml. a Jirkovi, s jejichž pomocí jsem mohl zrealizovat většinu mých výzkumných nápadů a přežil drastický přechod z městského prostředí do tehdejší „divočiny“ ve Studenci. Za psychickou podporu děkuji Monice a Vilíkovi. Současně se omlouvám těm, které z různých důvodů neuvádím jmenovitě.

OBSAH

1. Úvod.....	3
1.1. Vymezení pojmů.....	3
1.2. Termální ekologie.....	5
1.3. Studované druhy.....	8
1.4. Metodické přístupy.....	8
2. Komentář k publikacím.....	10
2.1. Teplotně ovlivněné chování.....	11
2.2. Termální aklimace.....	15
2.3. Termální citlivost.....	17
2.4. Funkční morfologie.....	18
2.5. Energetický metabolismus.....	19
3. Celkový přínos publikací.....	21
4. Shrnutí/Summary.....	23
5. Použitá literatura.....	24
6. Přílohy.....	28

1. ÚVOD

“Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.”

T. Dobzhansky (1973)

“Nothing in evolutionary biology makes sense except in the light of ecology.”

P. Grant & R. Grant (2008)

“Nothing in evolution or ecology makes sense except in the light of the other.”

F. Pelletier, D. Garant & A.P. Hendry (2009)

1.1. Vymezení pojmů

Předložená habilitační práce představuje soubor publikací zabývajících se funkční ekologií ektotermních živočichů. Funkce je obecně definována jako způsob, kterým část/aktivita přispívá do aktivity komplexního systému. Když pominu spíše filozofické debaty o tom, co funkce je nebo není, v biologii je možné tento termín vnímat ve dvou rovinách (Bock & von Wahlert 1965): (i) mechanická funkce je způsob jakým část fenotypu přispívá k fungování celého organismu; (ii) biologická (adaptivní) funkce je příspěvek fenotypového znaku k evoluční zdatnosti (fitness) jedince. Prezentované práce se zabývají funkcí převážně ve svém adaptivním významu, což je jednou z hlavních náplní funkční ekologie. Termíny adaptivní nebo adaptace se v literatuře používají v různém významu (Rose & Lauder 1996). V této práci považuji za adaptivní jakýkoliv znak, který zvyšuje zdatnost svého nositele (Gothard & Nylin 1995). Adaptace je dědičný adaptivní znak nebo proces, který vede k vývoji takového znaku.

Vzhledem k nutně integrativnímu charakteru studia funkční ekologie spadají mé práce svým zaměřením na pomezí ekologie, fyziologie, etologie a evoluční biologie. Tato zdánlivě nesourodá mezioborová směs není náhodná. Teoretické základy pro takový přístup lze nalézt v práci Levinse (1968), recentní přehled podává Piersma & Gils (2011). Z konceptuálního hlediska se publikované práce opírají o dva pilíře. Prvním je fenotypová selekce a druhým fenotypová plasticita.

Již od Darwinova stěžejního díla (1859) je obecně známo, že pro fenotypovou selekci musí být splněny dvě základní podmínky, tj. proměnlivost fenotypového znaku v populaci a vliv projevu daného znaku na zdatnost. Třetí podmínkou (Bennett 1987; Boake 1989) je opakovatelnost projevu daného znaku během života jedince. Podmínka opakovatelnosti se týká pouze znaků, které se mohou měnit během života jedince (především fyziologické a behaviorální znaky). Z evolučního hlediska je

podstatné, zda se fenotypový znak nebo jeho část přenáší do další generace (dědivost). Dědivostí rozumím podobnost fenotypu napříč generacemi nejenom díky přenosu genetické informace, ale také negenetické informace zprostředkované epigenetickou a kulturní proměnlivostí, ekologickou dědivostí a vlivem rodiče (Danchin 2013). Pokud podmínka dědivosti platí, znak se vyvíjí přírodní (přirozenou) selekcí (Endler 1986). V opačném případě fenotypová selekce ovlivňuje efektivní velikost populace, a tudíž evoluci náhodným driftem. Na rozdíl od běžně rozšířeného názoru je fenotypová selekce z evolučního hlediska významná bez ohledu na dědivost fenotypových znaků.

Pro výzkum fenotypové selekce se často využívá metoda selekčního gradientu, který se především z praktických důvodů dělí na výkonnostní gradient, tj. vztah mezi hodnotou daného znaku (morfologie, fyziologie) a výkonností (viz. následující odstavec) na úrovni celého organismu, a na zdatnostní gradient, který měří vliv výkonností na evoluční zdatnost jedince nebo alespoň její komponenty, tj. růst, přežívání nebo plodnost (Arnold 1983). Výkonnost ukazuje limity organismu, kdežto chování určuje, zda jedinec na tyto limity v přírodě dosáhne nebo ne (Garland & Losos 1994). I když je možné fenotypovou selekci studovat na různých úrovních biologické organizace, selekce působí nejsilněji právě na výkonnostní znaky a chování (Garland & Kelly 2006).

Ve svých pracích se věnuji různým aspektům fenotypové selekce. Nejčastěji se ale jedná o studie zaměřené na zdroje fenotypové proměnlivosti v populaci a výkonnostní gradient. Vzhledem k hierarchickému působení selekce na fenotyp, je moje pozornost logicky soustředěna především na behaviorální a výkonnostní znaky. Za výkonnost považuji schopnost organismu vykonat úkol, který přímo nebo nepřímo ovlivňuje jeho zdatnost, např. maximální rychlost pohybu, počet nakladených vajec, nebo množství zkonsumované potravy za jednotku času.

Fenotypová plasticita bývá často definována jako schopnost genotypu produkovat fenotyp v závislosti na podmínkách prostředí (Schlichting & Pigliucci 1989). Tato definice je ale příliš restriktivní, omezující výzkum fenotypové plasticity pouze na nemutagenní klony (West-Eberhard 2003). Přikláním se tedy k volnější definici jako schopnosti organismu modifikovat fenotyp podle podmínek prostředí. Fenotypová plasticita má zásadní význam pro studium fenotypové selekce a to především ze dvou důvodů. Zaprvé, podle tzv. rozšířené moderní evoluční syntézy (Pigliucci & Miller 2010) může být primárním zdrojem fenotypové proměnlivosti nejenom mutace, ale i plastická odpověď fenotypu na změny prostředí. Tento pohled vychází z předpokladu, že plastické fenotypy jsou univerzální vlastností organismů, část plastických odpovědí je adaptivní, a existence nákladů na plasticitu vede k tomu, že za stabilních podmínek je favorizována fixní forma daného znaku před plastickou (Piersma & Gils 2011).

Fixace původně plastického znaku je realizována genetickou asimilací (Pigliucci et al. 2006; Crispo 2007).

Zadruhé, velikost a směr plastické odpovědi může významně ovlivňovat selekční tlak, a tudíž rychlost adaptace (Price et al. 2003). Recentní pohled na tuto problematiku (Ghalambor et al. 2007) předpokládá, že úplná adaptivní odpověď posune fenotyp k jeho lokálnímu optimu (fenotyp s maximální zdatností v daném prostředí), čímž vynuluje selekční tlak na tento fenotyp. V tomto případě fenotypová plasticita brzdí evoluci přírodní selekcí. Částečná adaptivní změna fenotypu, tj. posun směrem k jeho lokálnímu optimu, by měla snížit selekční tlak ihned po změně podmínek prostředí. Částečná odpověď navíc poskytuje prostor pro evoluční změnu fenotypu. Tento typ odpovědi by měl fungovat jako urychlovač evoluce přírodní selekcí. Poslední možností je maladaptivní plastická odpověď, která fenotyp směřuje pryč od lokálního optima. I když se jedná o maladaptivní změnu, pokud zvyšuje fenotypovou proměnlivost, například stresem indukovanou expresí kryptické genetické informace, může maladaptivní plastická odpověď paradoxně vést k adaptivní evoluci.

Vzhledem k uvedenému významu se podstatná část předložených prací týká problematiky fenotypové plasticity. Podle reverzibility a rychlosti odpovědi, je možné rozdělit fenotypovou plasticitu na aktivační, sezónní a vývojovou (Huey & Berrigan 1996; Piersma & Gils 2011; Snell-Rood 2013). Aktivační (akutní) plasticita je okamžitá vratná odpověď na podnět prostředí, která se nejčastěji týká behaviorálních znaků. Někdy se v tomto významu také používá termín reaktivita nebo fenotypová flexibilita (Duckworth 2009; Piersma & Gils 2011). Sezónní vratná odpověď je pomalejší a týká se všech typů znaků. Vyskytuje se u organismů vystavených sezónním změnám podmínek prostředí. Jinak řečeno proměnlivost daného podnětu je u těchto organismů vyšší v rámci generace než mezi generacemi (Angilletta et al. 2006). Vývojová plasticita může být indukována pouze v určitých stádiích ontogenetického vývoje (tzv. okénko plasticity), a je výhodná v prostředí s vyšší proměnlivostí podmínek mezi generacemi než v rámci generace. Podle uvedeného rozdělení jsem se zabýval všemi typy plastické odpovědi nebo jejich kombinací. Po stránce indukční, se mé práce týkají převážně vlivu teploty prostředí nebo kombinace biotických a teplotních faktorů na plastickou odpověď fenotypu. Některé práce jsou rovněž věnovány otázce adaptivního významu fenotypové plasticity.

1.2. Termální ekologie

Jedním z nejvhodnějších ekologických podoborů pro studium fenotypové selekce a plasticity je termální (= teplotní) ekologie. Termální ekologie se zabývá vztahem

organismů a teplotního prostředí. Na rozdíl od termální biologie klade termální ekologie důraz především na následující hlediska. 1. Výzkum vlivu teploty na úrovni celého organismu a výše (mezidruhové interakce, populace, nebo společenstva). 2. Zaměření na chování a výkonnost, tj. znaky vystavené nejsilnější fenotypové selekci. 3. Ekologicky realistický vliv teploty, tj. se zřetelem k teplotnímu prostředí zkoumaného druhu, což často zahrnuje nejenom změny průměrné teploty, ale také její proměnlivost. 4. Společné působení teploty prostředí a biotických faktorů (mezidruhových interakcí).

Teplota je bezpochyby základním mantinelem, který vytyčuje podmínky pro život na Zemi. Pro většinu druhů mnohobuněčných živočichů je dlouhodobé přežívání limitováno rozpětím teplot přibližně od -2°C do 50°C (Pörtner 2002). Samozřejmě žádný druh nedokáže dlouhodobě existovat v celém teplotním rozpětí. Přežití jedince v rámci populace je dáno jeho teplotní tolerancí, což je rozdíl mezi horní a dolní letální teplotou. Pro přežití populace je ale důležitější rozpětí teplot, v kterém velikost populace roste, tj. jednotlivci pouze nepřežívají, ale úspěšně se rozmnožují. Z teplotního pohledu je evoluční zdatnost určena tělesnými teplotami, které jsou nejlepším kompromisem pro rozdílné teplotní citlivosti komponent zdatnosti (tj. somatický růst, plodnost a přežívání) za daných teplotních podmínek prostředí (Amarasekare & Savage 2012). Existence druhu je tedy určena spíše schopností jeho příslušníků dosáhnout optimálních teplot pro zdatnost než pouze jejich teplotní tolerancí. Relativní význam individuální teplotní tolerance se zvyšuje s četností výskytu extrémních teplot, kterým jsou příslušníci daného druhu vystaveni.

V přírodních podmínkách musí většina organismů čelit časoprostorové proměnlivosti teplot, a není proto překvapující, že se u nich vyvinula rozmanitá přizpůsobení, které jim umožňují se s teplotní proměnlivostí vyrovnat. Teplotní přizpůsobení jsou bezpochyby nejzajímavější u ektotermních organismů, tj. organismů, jejichž teplota těla je převážně ovlivněna teplem přijatým z vnějšího prostředí. Termální strategie ektotermů jsou tvořeny třemi hlavními složkami (Huey & Bennett 1990; Angilletta et al. 2006). První představuje termoregulační chování (aktivační nebo akutní plasticita), což je udržování teploty těla okolo druhově specifické cílové hodnoty s využitím behaviorálních mechanismů. Druhým typem přizpůsobení je termálně indukovaná plasticita (aklimace), která může být buď vývojová (nevratná) nebo sezónní (vratná). Poslední skupinou přizpůsobení je adaptace termální citlivosti (termální citlivost = derivace termální výkonnostní křivky, která znázorňuje okamžitý vliv tělesné teploty na výkonnostní znak). Vzhledem k zásadnímu významu fenotypové selekce a plasticity v termální strategii jsem

největší část své vědecké práce věnoval studiu různých aspektů termální ekologie ektotermních organismů.

Teplota ovlivňuje všechny znaky na různých úrovních biologické organizace, čímž vyvstává zásadní problém termální ekologie, tj. výběr takových znaků, které budou nejlépe charakterizovat teplotní nároky studovaných organismů. I když v současnosti není problém studovat vliv teploty na vnitrobuněčné úrovni (např. teplotní vlastnosti enzymů nebo buněčných membrán), rozmanitost teplotní citlivosti jednotlivých biochemických procesů a fyziologických funkcí znemožňují na této úrovni spolehlivě určit teplotní nároky celého organismu. Z evolučně ekologického hlediska se nabízí studovat teplotní závislost zdatnosti nebo jejích komponent. Tento přístup je ale omezen pouze na relativně malé a rychle se množící druhy, které umožňují jeho realizaci v laboratorních podmínkách. Druhým vážnějším problémem pro měření rychlosti růstu nebo celkové plodnosti je potřeba dlouhodobě vystavit organismy konstantním teplotám. Na základě těchto výsledků pak není možné rozlišit akutní vliv teploty od patologického vlivu konstantního a ekologicky nerealistického teplotního režimu (Woods & Harrison 2002). Posledním vážným nedostatkem tohoto přístupu je absence fundamentálních kompromisů (trade-offs) mezi komponentami zdatnosti v laboratorních podmínkách, protože experimentální organismy jsou většinou krmeny *ad libitum* a bez rizika predace. Interpretace takových výsledků je z ekologického a evolučního hlediska krajně problematická.

Na základě uvedených skutečností jsem svůj výzkum převážně zaměřil na dva typy znaků, preferované teploty těla a teplotní citlivost maximální rychlosti pohybu. Preferované teploty těla byly definovány jako teploty, které se snaží ektoterm dosáhnout svým chováním v prostředí za absence biotických a abiotických omezení (Hertz et al. 1993). Teorie předpokládá, že uvnitř tohoto teplotního rozpětí organismus optimalizuje většinu procesů a funkcí na různých úrovních biologické organizace, včetně komponent zdatnosti jako je růst, přežívání a plodnost (Angilletta et al. 2006). Naopak dlouhodobé vystavení teplotám mimo preferované rozpětí má pro organismus dříve nebo později fatální následky.

Měření teplotní citlivosti maximální rychlosti pohybu je výhodné z několika hledisek. Maximální rychlost hraje u řady druhů významnou roli při úniku před predátory. Jedná se tudíž o znak, který ovlivňuje přežívání a tím i zdatnost (Jayne & Bennett 1990; Kaplan & Phillips 2006). Tělesná teplota okamžitě ovlivňuje maximální rychlost (Bennett 1980), takže u tohoto znaku odpadá problém dlouhodobému vystavení konstantní teplotě. Teplotní citlivost úniku před predátorem je navíc důležitá pro pochopení mechanismů vlivu teploty na interakce mezi dravcem a kořistí. V neposlední řadě parametry termálních výkonnostních křivek pro maximální rychlost

pohybu jsou známy u řady druhů, což v budoucnosti umožní realizovat robustní komparativní analýzy.

1.3. Studované druhy

Výběr druhů použitých v mém výzkumu byl ovlivněn třemi faktory, tj. dostupností, vhodností a osobními preferencemi. Vzhledem k mému dlouholetému zájmu (cca. 32 let) o biologii plazů, první studované druhy patřily právě do této skupiny. Pro ekologický výzkum jsou v našich podmínkách nejvhodnější a nejdostupnější zástupci ještěrkovitých, z nichž jsem jako modelové organismy použil dva druhy, ještěrku obecnou (*Lacerta agilis*) a ještěrku živorodou (*Zootoca vivipara*). Ještěrka obecná, vzhledem k širokému rozšíření a relativně vysoké početnosti, patří v Evropě k nejčastěji studovaným druhům plazů z hlediska populační ekologie. Není proto překvapující, že jsem pro populačně ekologickou studii zvolil právě tento druh. Druhý, dosud hojně se vyskytující zástupce ještěrkovitých, byl vybrán pro studium behaviorální termoregulace. To se ukázalo jako šťastná volba, protože se tato ještěrka se vyznačuje velmi efektivní behaviorální termoregulací.

Účinná termoregulace může tlumit selekční tlak na další komponenty termálních strategií (Huey et al. 2003). Pro studium komplexní termální odpovědi bylo tedy zapotřebí najít jiný model. Ten se podařilo nalézt v podobě evropských čolků (*Ichthyosaura*, *Lissotriton* a *Triturus*). Během 15 let výzkumu se mi u těchto obojživelníků podařilo objevit a studovat všechny komponenty termální strategie, což významně přispělo k poznání této složité problematiky (viz. následující kapitola). Kromě ektotermních obratlovců jsem v současnosti obrátil pozornost na termální ekologii bezobratlých predátorů čolků, nymf šídel (*Aeshna cyanea*) a potápníky (*Agabus bipustulatus*). Tento přístup umožnil pochopit význam teploty prostředí při mezidruhových interakcích uvnitř společenstva, což je v termální ekologii dosud nejméně prostudovaná problematika.

1.4. Metodické přístupy

Metody kvantitativního výzkumu v přírodních vědách, lze rozdělit do tří skupin: 1. Popisné (deskriptivní), srovnávací (komparativní) a pokusné (experimentální) metody. Ve většině svých prací jsem použil experimentální přístup, protože experiment představuje nejenom v ekologii, ale i v ostatních přírodních vědách, nejsilnější nástroj pro ověření vědecké hypotézy. Experiment z principu vyžaduje kontrolu všech podmínek, které by mohly ovlivnit jeho výsledek, a proto byla většina experimentů zrealizována za laboratorních podmínek. V kontrolovaném prostředí laboratoří je ale nemožné napodobit identické podmínky jako v přírodě, a proto jsou z ekologického

hlediska rozumným kompromisem „experimenty“ v polopřírodních podmínkách. U polopřírodních „experimentů“ jsou některé faktory kontrolovány a ostatní podmínky se podobají těm, kterým jsou studované organismy vystaveny v přírodě. V poslední době jsem se proto zaměřil na realizaci experimentů v polopřírodních podmínkách nebo na jejich současné provedení venku a v laboratoři. Poslední přístup je nejslibnější, protože umožňuje zhodnotit robustnost výsledků laboratorních experimentů vůči vlivu přirozených podmínek prostředí.

Výsledky experimentů byly hodnoceny s použitím vhodných statistických modelů. Vzhledem ke své proměnlivosti, behaviorální a výkonnostní znaky často vyžadují opakovaná měření na jednom jedinci. U ekologických experimentů bylo nutné opakovaně měřit jedince ze stejné nádrže. Nejčastěji aplikované modely proto patřily do rodiny obecných nebo zobecněných smíšených lineárních modelů (Quinn & Keough 2002).

Kromě experimentů jsem v menší míře použil komparativní přístupy, a to jak na vnitrodruhové, tak i mezidruhové úrovni. Mezidruhové komparativní studie byly realizovány na relativně malém počtu druhů. Hlavními příčinami malého vzorku byla logistická omezení a nutnost změřit zkoumané znaky za stejných podmínek, protože behaviorální a výkonnostní znaky jsou snadno ovlivněny podmínkami během měření. Vzhledem ke své dlouholeté zkušenosti s měřením těchto znaků jsem přesvědčen, že proměnlivost vlivem různých experimentálních protokolů může být vyšší než mezidruhový signál, a tak zvýšení velikosti vzorku použitím publikovaných dat je v tomto případě kontraproduktivní. Mezidruhové analýzy byly realizovány pomocí fylogenetických komparativních metod, tj. statistických metod, které počítají s rozdílnou fylogenetickou příbuzností srovnávaných druhů (Harvey & Pagel 1991).

2. KOMENTÁŘ K PUBLIKACÍM

"Finding the question is often more important than finding the answer."

J. W. Tukey (1980)

"Getting partial answers may be better than waiting forever to discover the perfect system."

A. F. Bennett (1987)

Vědecké výstupy jsem rozdělil do pěti tematických celků, (i) teplotně ovlivněné chování, (ii) termální aklimace, (iii) termální citlivost, (iv) funkční morfologie a (v) energetický metabolismus. Ze své publikační činnosti si obecně nejvíce cením prací, které obsahují podstatnou část indukčně-dedukčního cyklu tj. vytvoření modelu, formulaci testovatelných predikcí, a jejich empirické ověření. U prvního tématu, na základě tohoto kritéria, považuji za nejpřínosnější práci, kde jsem formuloval a otestoval model časových nákladů na behaviorální termoregulaci ([9]; čísla publikací viz. str. 11–20). Dále jsou to práce, které mění pohled na význam teplotních preferencí samice pro ovipozici [3, 5, 6] nebo první empirický test predikcí modelu termálních her, tj. recipročního vlivu dravce a kořisti na jejich termoregulační chování [2].

V druhém tématu si nejvíce cením teoretické práce ukazující význam aklimace při klimatických změnách [15], dále formulace a testu tzv. koaklimační hypotézy [20], a verbálního modelu a testu reciproční termální aklimace mezi dravcem a kořistí [16]. Významná je i realizace prvního testu adaptivní aklimatizace v polopřírodních podmínkách [14]. Z metodického hlediska považuji za zvláště přínosné práce ukazující význam ekologicky realistických teplotních režimů na aklimační odpověď [17–19].

Ve výzkumu termální citlivosti považuji za nejvýznamnější komparativní analýzu termálních výkonnostních křivek pro výkonnostní znaky používané buď ve vodním nebo v suchozemském prostředí [23]. Významné jsou i práce ukazující teplotní citlivost dosud málo prozkoumaných behaviorálních znaků [21, 22].

I když je problematika funkční morfologie v mé práci zastoupena spíše okrajově, domnívám se, že minimálně dvě práce zasluhují zvýšenou pozornost. (1) Komparativní analýza morfologických znaků a pohybové výkonnosti ve vodě a na souši [24] a (2) experimentální potvrzení spojitosti mezi velikostí hlavy a výkonností (úspěšnost souboje a páření) pro ultimátní vysvětlení pohlavní dvojtvárnosti tohoto znaku u ještěrek [25].

Poslednímu tématu, energetickému metabolismu, jsem se začal věnovat až v poslední době, takže můj přínos k dané problematice je relativně malý. I přesto považuji za významné publikování metodického článku o měření metabolismu pomocí

průtokové respirometrie [28] nebo recentní zjištění vlivu sezónního přechodu z vodního do suchozemského prostředí na energetické nároky čolků [30].

Co se týče přínosu jednotlivých autorů k dané práci jsem postupoval podle jednoduché metodiky. Vycházím z předpokladu, že autorský přínos může spočívat v jedné nebo více základních aktivit, bez kterých by práce nebyla realizovatelná: (a) formulace základní myšlenky, (b) navržení experimentálního designu a/nebo získání materiálu, (c) sběr dat, (d) statistická analýza, a (e) psaní textu. Procentuálně každá aktivita přispívá 20%. V případě společného podílu více autorů na dané aktivitě, se procentuální podíl dělí jejich počtem. Mezi aktivitami není zahrnut přínos korespondenčního autora, který je odpovědný za napsání průvodního dopisu, návrh vhodných recenzentů, vypracování revize a odpovědi na připomínky recenzentů. I když se jedná o přínos, který významným způsobem ovlivňuje přijetí rukopisu k publikaci, v tomto případě považuji tuto aktivitu za součást psaní textu. Jelikož jsem korespondenčním autorem (garantem výsledku) všech uvedených publikací, nemůže absence tohoto indikátoru nijak zásadně zkreslit podíl mé práce na jednotlivých publikacích.

2.1. Teplotně ovlivněné chování (Práce jsou seřazeny chronologicky sestupně)

[1] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2014. Effect of temperature extremes on the spatial dynamics of predator–prey interactions: A case study with dragonfly nymphs and newt larvae. *Journal of Thermal Biology* 39: 12–16.

Autorský podíl: RS: b, c; LG: a, b, d, e (70%).

Hlavní přínos: Test predikce, že dravci jsou zranitelnější vůči vlivu extrémně vysokých teplot než jejich kořist. Výsledky tento předpoklad potvrdily. Navíc bylo zjištěno, že zvýšená aktivita dravce vlivem rostoucí teploty nekoreluje se zvýšenou predací kořisti, což zpochybňuje základní předpoklad modelů zabývajících se interakcemi mezi dravcem a kořistí. Výsledky jsou přínosné nejenom pro základní výzkum, ale také pro předpověď vlivu klimatických změn na vztahy v rámci ekologických společenstev.

[2] Gvoždík, L., Černická, E. & Van Damme, R. 2013. Predator-prey interactions shape thermal patch use in a newt larvae-dragonfly nymph model. *PLoS ONE* 8: e6507.

Autorský podíl: LG: a, b, d, e (70%); EČ: c; RVD: e.

Hlavní přínos: První test predikcí modelu „termálních her“ mezi dravcem a jeho kořistí. Kombinací experimentů v laboratorních a polopřírodních podmínkách bylo zjištěno, že kořist v přítomnosti predátora mění termoregulační chování (výskyt ve

vertikálním teplotním gradientu) v přítomnosti predátora, ale termoregulační chování predátora není ovlivněno přítomností kořisti. Výsledky přinášejí částečnou podporu modelu termálních her a naznačují, že termální strategie kořisti může být citlivější na přítomnost predátora v důsledku asymetrického vlivu této interakce na zdatnost obou aktérů.

[3] Kurdíková, V., Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2011. Mothers matter too. Benefits of temperature oviposition preferences in newts. *PLoS ONE* 6: e23842.

Autorský podíl: VK: c, e; RS: b, c; LG: a, b, c, d, e (70%).

Hlavní přínos: Práce se zabývá adaptivním významem teplotních preferencí pro ovipozici nejenom z pohledu potomstva, ale i z pohledu matky, jejíž zdatnost by měla být hlavní „měnou“ adaptivního mateřského efektu. Experimenty ukázaly, že samice čolků kladly vejce do preferované teploty bez ohledu na riziko predace vajec, což ukazuje na „sobecký význam“ mateřských teplotních preferencí pro ovipozici. Teplotní nároky potomstva se téměř shodovaly s teplotními preferencemi matky, což v tomto případě naznačuje, že se druhotně přizpůsobily teplotním podmínkám prostředí, které je určeno teplotními preferencemi pro ovipozici samic a proměnlivostí teploty vody v místě nakladení. Práce mění stávající pohled na význam teplotních preferencí pro ovipozici. Po metodické stránce tato práce ukazuje, že odhalení užítku tohoto chování vyžaduje nejenom určení teplotních nároků potomstva, ale také matky, včetně kombinace teploty s jinými biotickými nebo abiotickými faktory, které ovlivňují preference pro ovipozici.

[4] Marek, V. & Gvoždík, L. 2012. The insensitivity of thermal preferences to various thermal gradient profiles in newts. *Journal of Ethology* 30: 35–41.

Autorský podíl: VM: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: První jednoznačný doklad o termoregulačním chování ocasatých obojživelníků ve vodě. Práce je významná především z metodického hlediska, protože ukázala (i) důležitost kontroly při testu termálních preferencí a (ii) zanedbatelný vliv horizontální nebo vertikální distribuce teplot v termálním gradientu na parametry preferovaných teplot těla.

[5] Dvořák, J. & Gvoždík, L. 2010. Adaptive accuracy of temperature oviposition preferences in newts. *Evolutionary Ecology* 24: 1115–1127.

Autorský podíl: JD: b, c; LG: a, b, d, e (70%).

Hlavní přínos: Aplikace konceptu adaptivní přesnosti v termální ekologii. Na příkladu teplotních preferencí pro ovipozici bylo ukázáno, že studium adaptivního významu

daného „termálního“ znaku spočívá nejenom ve zjištění jeho vlivu na zdatnost, ale také na jeho shodě s lokálním adaptivním optimem a předvídatelnosti teploty prostředí. Výsledky ukázaly, že teplotní preference pro ovipozici čolků jsou blíže adaptivnímu optimu u hladiny než v hloubce, což se shoduje s pozicí nakladených vajec v přírodě. Dosažení vyšších teplot v tomto prostředí může být dosaženo pouze za cenu snížené předvídatelnosti teplotního prostředí, čímž se snižuje adaptivní význam termálně-indukované vývojové plasticity během embryonálního vývoje. Kromě základního výzkumu, výsledky přinášejí informace využitelné při druhové ochraně obojživelníků nebo jiných akvatických organismů rozmnožujících se v dočasných vodních nádržích.

[6] Dvořák, J. & Gvoždík, L. 2009. Oviposition preferences in newts: does temperature matter? *Ethology* 115: 533–539.

Autorský podíl: JD: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: Důkaz teplotních preferencí pro ovipozici u ocasatých obojživelníků. Vzhledem k absenci kontrolní skupiny u předchozích prací zabývajících se touto problematikou a skutečností, že teplotní gradient je na souši velice obtížně oddělitelný od vlhkostního, se pravděpodobně jedná o první experimentální evidenci pro toto chování u ektotermních organismů.

[7] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2009. The ontogenetic shift in thermoregulatory behaviour of newt larvae: testing the 'enemy-free temperatures' hypothesis. *Journal of Zoology* 279: 180–186.

Autorský podíl: RS: c, e; LG: a, b, d, e (70%).

Hlavní přínos: Formulace a test nové hypotézy pro vysvětlení ontogenetické změny preferovaných teplot těla u larev obojživelníků. Na rozdíl od předchozích vysvětlení, tato hypotéza pracuje s vlivem biotických faktorů. Předpokládá, že ontogenetická změna teplotních preferencí slouží k posunu termální niky kořisti během zranitelných ontogenetických stádií tak, že je dostane mimo termální niku predátora. Empirická data u larev čolka horského (kořist) a nymf šídla modrého tento předpoklad nepodpořila. I přes negativní výsledek je tato práce přínosná pro pochopení komplexního vlivu biotických faktorů na termální ekologii u tohoto modelového systému.

[8] Vinšálková, T. & Gvoždík, L. 2007. Mismatch between temperature preferences and morphology in F1 hybrid newts (*Triturus carnifex* × *T. dobrogicus*). *Journal of Thermal Biology* 32: 433–439.

Autorský podíl: TV: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: Bylo zjištěno, že F1 hybridní čolky mají morfologické znaky intermediární mezi hodnotami obou rodičovských druhů, kdežto u preferovaných teplot těla se hodnoty hybridních jedinců rovnaly hodnotám jednoho z rodičovských druhů. Za sníženou zdatnost hybridů v daném prostředí nemusí být odpovědná intermediárnost jejich fenotypů, ale neshoda morfologických a fyziologických znaků. Důležitý výsledek pro pochopení významu teploty jako ekologické reprodukční bariéry.

[9] Gvoždík, L. 2005. Does reproduction influence temperature preferences in newts? *Canadian Journal of Zoology* 83: 1038–1044.

Hlavní přínos: Doklad vlivu reprodukce na preferované teploty těla ektotermů s nejprimitivnějším typem parie, tj. striktní oviparie, kdy vajíčko opouští tělo samice ihned po oplození. Tato práce poprvé ukázala, že gravidní samice mohou modifikovat své teploty těla nejenom k vytvoření vhodných teplotních podmínek pro své potomstvo, ale i z jiných důvodů.

[10] Gvoždík L. 2003. Postprandial thermophily in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus*. *Journal of Thermal Biology* 28: 545–550.

Hlavní přínos: Empirická evidence změny termoregulačního chování vlivem trávení u čolků, což je důležitým prvním krokem pro studium vztahu mezi jejich termální ekologií a energetickým metabolismem. Práce je rovněž významná z metodického hlediska. Upozorňuje na důležitost nezávislé kontroly a přináší podrobný experimentální protokol pro měření preferovaných teplot u čolků ve vodní fázi.

[11] Gvoždík L. 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology* 80: 479–492.

Hlavní přínos: Vytvoření modelu pro výpočet časových nákladů na termoregulaci v daném prostředí, včetně empirického testu kvantitativních predikcí optimalizačního modelu termoregulace. Na modelu ještěrky živorodé bylo ukázáno, že si jedinci tohoto druhu udržují teplotu těla s podobnou přesností bez ohledu na rozdílné časové náklady na termoregulaci. To naznačuje, že užitek z termoregulace je u tohoto druhu vyšší než spotřebovaný čas, který mohl být využitý k lovu nebo rozmnožování.

[12] Gvoždík L. & Castilla A.M. 2001. A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca*

vivipara (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology* 35: 486–492.

Autorský podíl: LG: a, b, c, d, e (90%); AMC: e.

Hlavní přínos: Porovnáním teplotní tolerance (kritická teplotní minima a maxima) a preferovaných teplot těla mezi populacemi ještěrky živorodé z různých nadmořských výšek byly zjištěny zanedbatelné rozdíly v těchto znacích. Vzhledem k přesné a efektivní behaviorální termoregulaci tohoto druhu (viz. předchozí práce) se jedná o názorný příklad tzv. Bogertova efektu, kdy chování tlumí selekční tlak na fyziologické znaky. Na rozdíl od mnoha předchozích studií byla současně měřena kritická teplotní minima a maxima, a proto se tato práce stala součástí řady komparativních studií.

[13] Gvoždík L. 1999. Colour polymorphism in a population of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* 48:131–136.

Hlavní přínos: Popis populace s neobvykle vysokým a pohlavně vychýleným výskytem melanismu v populaci ještěrek. Jedna z mála prací, která se v té době zabývala tzv. hypotézou termální výhody melanismu u šupinatých plazů a jejími alternativami.

2.2. Termální aklimace

[14] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2013. Does developmental acclimatization reduce the susceptibility to predation in newt larvae? *Biological Journal of Linnean Society* 108: 109–115.

Autorský podíl: RS: b, c, e; LG: a, b, d, e (60%).

Hlavní přínos: První test hypotézy prospěšné vývojové aklimatizace v polopřirodních podmínkách. Na rozdíl od hypotézy, výsledky ukázaly, že larvy, které se vyvíjely za nižších průměrných a stabilnějších teplot, byly odolnější vůči predaci i v podmínkách, v kterých se vyvíjely larvy z druhé skupiny. Kromě falsifikace hypotézy prospěšné vývojové aklimatizace, výsledky naznačují, že zvýšení teploty a její proměnlivosti v nádržích pro larvální vývoj čolků, např. v důsledku klimatických změn nebo odlesnění, může za určitých podmínek negativně ovlivnit přežívání larev, a tím i početnost populací těchto obojživelníků.

[15] Gvoždík, L. 2012a. Plasticity of preferred body temperatures as means of coping with climate change? *Biology Letters* 8: 262–265.

Hlavní přínos: Teoretická práce, která ukazuje na vědomě či nevědomě přehlíženou plastickou komponentu termoregulačního chování a její potenciální roli v přizpůsobování měnícím se teplotním podmínkám prostředí. Reaktivní složka

termoregulačního chování v tomto pojetí nepředstavuje filtr tlumící selekční tlak na termální fyziologii, ale teplotní prostředí působí na behaviorální a fyziologickou komponentu společně. Obě komponenty tak fungují na principu spojených nádob. Podíl obou komponent na výsledné termoregulační strategii závisí na nákladech obou komponent za daných teplotních podmínek prostředí. Důležitý výsledek pro pochopení koadaptace termální biologie (viz. níže) a přizpůsobení ektotermů klimatickým změnám.

[16] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2012. Interactive influence of biotic and abiotic cues on the plasticity of preferred body temperatures in a predator–prey system. *Oecologia* 170: 47–55.

Autorský podíl: RS: b, c; LG: a, b, d, e (70%).

Hlavní přínos: První test reciproční termálně indukované plasticity mezi dravcem a kořistí. Tato hypotéza předpokládá, že termálně indukovaná plastická odpověď kořisti bude modifikována pachovými podněty dravce a naopak. I když výsledky nepotvrdily reciproční plasticitu u zvoleného modelového systému, tato práce přináší první doklad o vlivu pachových podnětů kořisti na termálně indukovanou plasticitu dravce. Biotické faktory měly asymetrický vliv na termální fyziologii obou účastníků této interakce.

[17] Hadamová, M. & Gvoždík, L. 2011. Seasonal acclimation of preferred body temperatures improves the opportunity for thermoregulation in newts. *Physiological and Biochemical Zoology* 84: 166–174.

Autorský podíl: MH: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: První důkaz aklimace preferovaných teplot těla za ekologicky realistických teplotních režimů. Práce navíc ukazuje potenciál této plastické změny pro termoregulační chování čolků v přírodě. Metodicky významným zjištěním je, že průměr preferované teploty těla může negativně korelovat s rozpětím preferovaných teplot.

[18] Šamajová, P. & Gvoždík, L. 2010. Inaccurate or disparate temperature cues? Seasonal acclimation of terrestrial and aquatic locomotor capacity in newts. *Functional Ecology* 24: 1023–1030.

Autorský podíl: PŠ: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: První práce testující předpoklady adaptivní termálně indukované plasticity, tj. zda se plastická odpověď vyskytuje v prostředí s lepší předvídatelností budoucích teplot prostředí. Jedna z mála prací, která se zabývá aklimací terestrických

a akvatických výkonnostních znaků u druhů s obojživelným způsobem života. Výsledky ukázaly, že plastická změna termální citlivosti je významněji ovlivněna vlivem konstantního nebo proměnlivého teplotního režimu než vlivem rozdílné předvídatelnosti teplot ve vodě a na souši. Toto zjištění je důležité pro budoucí modely termální aklimace a metodiku aklimačních experimentů.

[19] Měráková, E. & Gvoždík, L. 2009. Thermal acclimation of swimming performance in newt larvae: the influence of diel temperature fluctuations during embryogenesis. *Functional Ecology* 23: 989–995.

Autorský podíl: EM: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: Jedna z prvních prací zabývajících se vlivem rozdílné proměnlivosti teplot na plasticitu termální citlivosti pohybové výkonnosti. Skokový vliv teplotní proměnlivosti na plastickou odpověď ukazuje potřebu plánovat teplotní experimenty se zřetelem k teplotním podmínkám modelových organismů v přírodě.

[20] Gvoždík, L., Puky, M. & Šugerková, M. 2007. Acclimation is beneficial at extreme test temperatures in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus* (Caudata, Salamandridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 627–636.

Autorský podíl: LG: a, b, c, d, e (80%); MP: b; MŠ: c.

Hlavní přínos: První test tzv., koaklimační hypotézy, tj. prospěšné plastické změny behaviorální termoregulace, termální citlivosti výkonnosti a teplotní tolerance jako odpovědi na vystavení extrémním teplotám prostředí. Výsledky odpovídaly predikci, což naznačuje, že tato aklimační odpověď čolků může zvyšovat jejich přežívání během sezónního zvýšení teploty prostředí.

2.3. Termální citlivost

[21] Polčák, D. & Gvoždík, L. 2014. Should I stay or should I go? The influence of temperature and sex on predator-induced responses in newts. *Animal Behaviour* 89: 79–84.

Autorský podíl: DP: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: Studie vlivu teploty a pohlaví na komponenty antipredační strategie. Tato práce přináší významný informační posun, protože předchozí studie se dosud zabývaly pouze teplotní závislostí výkonnostních znaků, které mohou hrát roli při úniku před predátorem. Navíc jako podnět pro spuštění antipredační odpovědi nebyla použita atrapa predátora nebo člověk, ale skutečný predátor čolků. Antipredační odpovědi čolků jsou ovlivněny teplotou těla, ale vliv teploty se liší mezi samci a

samicemi. Pro tento výsledek se nabízí několik proximálních a ultimálních vysvětlení, která mohou představovat zajímavá témata pro budoucí výzkum.

[22] Šamajová, P. & Gvoždík, L. 2009. The influence of temperature on diving behaviour in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Journal of Thermal Biology* 34: 401–405.

Autorský podíl: PŠ: c; LG: a, b, d, e (80%).

Hlavní přínos: Jedna z mála prací zabývající se vlivem teploty vody na výkonnostní znaky, které se podílejí na dýchacím cyklu. Výsledky ukázaly, že teplotní optimum pro tuto životně důležitou aktivitu se nachází blízko průměrné preferované teploty těla na rozdíl od teplotního optima pro maximální pohybové kapacity. Tato práce naznačuje, že široce rozšířené rozdíly mezi průměrnou preferovanou teplotou těla a teplotním optimem pro maximální rychlost pohybu mohou být důsledkem vyšších teplotních optim pro anaerobní metabolismus.

[23] Gvoždík, L. & Van Damme, R. 2008. The evolution of thermal performance curves in semiaquatic newts: thermal specialists on land and thermal generalists in water? *Journal of Thermal Biology* 33: 395–405.

Autorský podíl: LG: a, b, c, d, e (90%); RVD: e.

Hlavní přínos: Tato studie srovnává parametry termálních výkonnostních křivek pro maximální rychlost pohybu ve vodě a na souši u evropských čolků. Výsledky ukázaly překvapivě rozdílné evoluční vzory pro proměnlivost termálních výkonnostních křivek obou znaků, což naznačuje, že jejich evoluce probíhala rozdílně ve vodě a na souši pravděpodobně v důsledku rozdílného selekčního tlaku v obou typech prostředí.

2.4. Funkční morfologie

[24] Gvoždík, L. & Van Damme, R. 2006. *Triturus* newts defy the running-swimming dilemma. *Evolution* 60: 2110–2121.

Autorský podíl: LG: a, b, c, d, e (90%); RVD: e.

Hlavní přínos: Test biomechanického modelu, který předpokládá, že zlepšení pohybové výkonnosti ve vodě povede ke zhoršení pohybové výkonnosti na souši a naopak. Výsledky ukázaly, že lepší pohybová výkonnost na souši nevede ke snížení výkonnosti ve vodě u čolků, ale naopak dobří běžci jsou i dobří plavci. Na rozdíl od teorie, evoluční trend v prodlužování těla u čolků není příčinou kompromisu maximální pohybové výkonnosti ve vodě a na souši.

[25] Gvoždík L. & Van Damme R. 2003. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology* 259: 7–13.

Autorský podíl: LG: a, b, c, d, e (80%); RVD: b, e.

Hlavní přínos: Na rozdíl od mnoha studií, které pouze ukázaly pohlavní dvojtvárnost ve velikosti hlavy u různých druhů ještěřů, tato práce testovala funkční výhodu větší hlavy samců. V souladu s hypotézou, samci s relativně větší hlavou byli úspěšnější při vzájemných soubojích a během páření se samicemi. Tato práce přináší důležitý doklad o funkčním významu velikosti hlavy, což je významné zjištění pro pochopení ultimátních příčin pohlavní dvojtvárnosti u ještěrek.

[26] Gvoždík L. 2000. Intrapopulation variation in injury frequencies in the sand lizard, *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae). *Biológia* (Bratislava) 55: 557–561.

Hlavní přínos: Porovnání traumatické proměnlivosti mezi pohlavími v populaci ještěrek. Pohlavní rozdíly v četnosti amputovaných prstů a naopak podobná frekvence výskytu autotomie ocasu u samců a samic naznačují rozdílnou příčinu těchto zranění. Základ pro budoucí funkčně ekologické studie.

[27] Gvoždík L. & Boukal M. 1998. Sexual dimorphism and intersexual niche overlap in the sand lizard, *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* 47: 189–195.

Autorský podíl: LG: a, b, c, d, e (90%); MB: c.

Hlavní přínos: Test hypotézy, že pohlavní dvojtvárnost ve velikosti hlavy vede ke snížení překryvu potravní niky, tj. ke snížení vnitrodruhové kompetice. Potravní niky obou pohlaví se široce překrývaly, což falsifikuje hypotézu „vnitrodruhové potravní kompetice“ u tohoto druhu.

2.5. Energetický metabolismus

[28] Kristín, P. & Gvoždík, L. 2014. Aquatic-to-terrestrial habitat shift reduces energy expenditure in newts. *Journal of Experimental Zoology A* 321:183–188.

Autorský podíl: PK: b, c; LG: a, b, c, d, e (80%).

Hlavní přínos: První test vlivu sezónního přechodu z vodního prostředí na souš na energetické náklady čolků. Na rozdíl od předchozích studií ukazujících sezónní změnu metabolismu u obojživelníků, se podařilo eliminovat nebo kontrolovat většinu jiných faktorů (např. teplota, nebo reprodukce), které by tuto plastickou odpověď mohly ovlivnit. Jedinci v suchozemské fázi spotřebovali na údržbu životních pochodů méně energie než jedinci ve vodní fázi. Tento výsledek představuje odrazový můstek

pro studium fenotypové integrace a plasticity sezónní migrace u ocasatých obojživelníků.

[29] Gvoždík, L. 2012b. Metabolic costs of hybridization in newts. *Folia Zoologica* 61: 197–201.

Hlavní přínos: Na početně omezeném, ale zcela unikátním vzorku bylo zjištěno, že mezidruhová kříženci čolků mají vyšší energetické náklady na pokrytí základních životních funkcí než stejně staří jedinci rodičovských druhů. Vyšší energetické náklady tak mohou přispívat k selekci proti hybridům. Důležitý výsledek pro budoucí metanalýzu vlivu hybridizace na standardní/bazální metabolismus.

[30] Kristín, P. & Gvoždík, L. 2012. Influence of respirometry methods on intraspecific variation in standard metabolic rates in newts. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 163: 147–151.

Autorský podíl: PK: b, c; LG: a, b, c, d, e (80%).

Hlavní přínos: Porovnání měření metabolismu čolků s použitím dvou typů průtokové respirometrie. Kontinuální i přerušovaná metoda měření poskytovala podobné výsledky, což ukazuje, že oba přístupy mohou být u čolků aplikovány podle vhodnosti jejich použití. Jelikož aplikace průtokové respirometrie u čolků představuje poměrně náročný úkol, práce přináší dlouho chybějící metodický základ pro budoucí metabolické studie u těchto obratlovců.

2.6. Scientometrická charakteristika publikací

Jelikož obvykle požadovaná scientometrická kritéria poskytují neúplný nebo zavádějící obraz o individuálním vědeckém výkonu, přikládám doplňující scientometrickou charakteristiku uvedených publikací o kritéria, která považují za relevantní. Informace byly získány pomocí programu „Publish or Perish“ verze 4.9 (Harzing 2007) dne 31.10.2014:

Počet článků: **30**, z toho

7 článků s 1 autorem

20 článků s 2 autory

3 články s 3 autory

Počet článků jako první nebo korespondenční autor: **30**

Počet článků na autora (suma podílů autora na každém článku): **18.00**

Počet autorů na článek: **1.87/2.0/2** (průměr/medián/mód)

Celkový počet citací: **392**

h index: **13**

hc (současný h index, dává větší váhu recentním publikacím než starším): **10**

hI,norm (individuální h index, index je vypočítán z citací, které jsou nejdříve vyděleny počtem autorů daného článku): **9**

hI,annual (roční přírůstek hI,norm): **0.56**

3. CELKOVÝ PŘÍNOS PUBLIKACÍ

Vzhledem ke skutečnosti, že jsem své výzkumné aktivity zaměřil převážně na termální ekologii, největší přínos mé práce spatřuji pro pochopení tzv. koadaptace termální biologie. Koadaptace bývá definována na genetické, fenotypové a mezidruhové úrovni (Ridley 1996). V termální biologii se nejčastěji uplatňuje definice na fenotypové úrovni tj. koevoluce znaků v populaci přírodní selekcí (Angilletta et al. 2006). Vzhledem k nezpochybnitelnému vlivu teploty na zdatnost, by měly být všechny komponenty termální strategie vyváženy tak, aby maximalizovaly zdatnost jedince v daném teplotním prostředí. Na základě tohoto předpokladu, Angilletta a kol. (2006) navrhl verbální model koadaptace termální biologie. Tento model předpokládá, že jsou organismy v přírodě vystaveny působení nejenom teploty, ale současně i vlivu biotických faktorů a dostupností zdrojů. Tyto faktory primárně ovlivňují termoregulační chování, které „filtruje“ teplotní proměnlivost teplotního prostředí na menší proměnlivost tělesné teploty. Časový průběh a předvídatelnost tělesných teplot by měly určovat další komponenty termální strategie. V případě, že proměnlivost tělesné teploty je předvídatelná a je současně vyšší v rámci generace než mezi generacemi, selekce by měla favorizovat sezónní termální aklimaci. Naopak, pokud je proměnlivost tělesné teploty vyšší mezi generacemi než v rámci generace, měla by být výhodnější vývojová aklimace. Nepředvídatelnost tělesné teploty by měla vést k evoluci teplotních generalistů (výrazná proměnlivost) nebo specialistů (malá proměnlivost).

I přes svůj nesporný přínos, problémem koadaptačního modelu je, že byl vytvořen na základě izolovaných informací o jednotlivých komponentách získaných napříč taxonomickým spektrem. Testování předpokladů a predikcí tohoto modelu by mělo být realizováno spíše na jednom druhu, jehož zástupci využívají všechny komponenty termální strategie. Výzkum termální ekologie čolků ukázal, že tyto obojživelníci, jako jedni z mála známých ektotermů, splňují tuto podmínku [4, 18, 19, 23]. Uplatnění tohoto přístupu změnilo pohled na tzv. koadaptaci termální biologie minimálně ve čtyřech směrech.

Zprv, původní koadaptační model předpokládal, že ektotermové primárně reagují na proměnlivost teplotního prostředí behaviorální termoregulací. Behaviorální termoregulace se ale skládá ze dvou složek, okamžité behaviorální odpovědi a plastické změny rozpětí preferovaných teplot, tj. cílových teplot, které se ektoterm snaží dosáhnout [15]. Této plastické změny je možné dosáhnout jak sezónní, tak i vývojovou aklimací. U čolků bylo zjištěno, že na proměnlivost teploty prostředí reagují nejenom termoregulačním chováním, ale současně i sezónní a vývojovou aklimací preferovaných teplot [4, 16, 17]. Tyto výsledky jasně ukazují, že

termoregulační chování nemá v odpovědi na změny teplotního prostředí prioritu, ale ektotermové reagují na tyto podněty kombinací behaviorální a fyziologické komponenty. Navíc společný výskyt sezónní a vývojové aklimace u čolků ukazuje, že se ani tyto formy plasticity vzájemně nevylučují. Podíl jednotlivých komponent je dán jejich náklady v daném teplotním prostředí [15].

Zadruhé, koadaptační model předpokládá, že kovariance mezi teplotním prostředím a biotickými faktory (např. predace) má vliv na termoregulační strategii. V souladu s touto predikcí, larvy čolků modifikovaly termoregulační chování v přítomnosti predátora [2]. U predátora pachový podnět kořisti neovlivnil jeho termoregulační chování, ale plastickou odpověď preferovaných teplot těla [16]. To ukazuje, že biotické faktory mohou ovlivnit nejenom behaviorální, ale i fyziologické komponenty termální strategie. Proč biotické faktory ovlivňují jednu behaviorální a podruhé fyziologické komponenty termoregulace není známo. V konkrétním příkladu larev čolků a nymf šídel může hrát roli rozdílná dostupnost potravy. Ačkoliv oba druhy loví převážně ze zálohy, larvy čolků se živí hojně dostupným živočišným planktonem, kdežto nymfy šídel loví larvy čolků, které jsou méně početné a aktivně se vyhýbají predátorovi [1, 2]. Pro nymfy šídel se tak jeví výhodnější fyziologická modifikace než behaviorální, která by kořist upozorňovala na jejich přítomnost. Vliv biotických faktorů na termální strategie bude pravděpodobně složitější než předpokládá původní koadaptační model.

Zatřetí, za nepředvídatelných teplotních podmínek prostředí koadaptační model předpokládá evoluci teplotních specialistů nebo generalistů. Změna šířky termální výkonnostní křivky může být dosažena buď změnou jejího tvaru nebo zvýšením výkonnosti napříč teplotami, tj. ve vertikálním směru (Izem & Kingsolver 2005). U evropských čolků bylo zjištěno, že modifikace tvaru termální výkonnostní křivky pro maximální rychlost pohybu na souši proběhla převážně ve vertikálním směru, kdežto u pohybu ve vodě došlo především ke změně jejího tvaru [23]. Z funkčně morfologického hlediska [24] byla maximální výkonnost pohybu na souši ovlivněna délkou těla (rozpětím mezi přední a zadní končetinou). Recentní práce navíc ukazuje, že maximální rychlost pohybu na souši je důležitou součástí antipredační strategie čolků [21]. Tyto výsledky naznačují, že šířka výkonnostní křivky může být změněna nejenom selekčním tlakem teplotního prostředí, ale i nepřímo korelovanou selekcí na morfologické a výkonnostní znaky, s čímž koadaptační model nepočítal. Odhalení kauzálních faktorů a jejich interakcí ovlivňujících evoluční změny termálních výkonnostních křivek představuje zajímavé téma pro budoucí výzkum.

Začtvrté, koadaptační model termální biologie vytváří konceptuální rámec i pro termálně biologické znaky napříč generacemi, tj. matkou a jejím potomstvem. Teorie

předpokládá, že matka by měla termoregulovat nebo preferovat místo pro ovipozici tak, aby vytvořila optimální teplotní podmínky pro její potomstvo (Huey 1991; Angilletta et al. 2005). Termálně ovlivněné chování by mělo fungovat jako předvídatelný (anticipatorní) mateřský efekt (Marshall & Uller 2007). Změna termoregulačního chování samic během gravidity byla zaznamenána u řady druhů především šupinatých plazů. Tento fenomén se vyskytuje i u samic minimálně dvou druhů čolků ([9]; Toufarová & Gvoždík, nepublikovaná data). Jelikož čolci patří mezi oviparní druhy, u nichž vejce opouští tělo matky krátce po oplození, tělesná teplota matky nemá prakticky žádný vliv na rychlost růstu a vývoj potomstva. Tento výsledek jasně ukazuje, že změna termoregulačního chování matky nemusí primárně sloužit k vytvoření optimálních podmínek pro vývoj potomstva. Shodný závěr byl rovněž zjištěn i u teplotních preferencí pro ovipozici [3]. Na rozdíl od koadaptační teorie toto chování pravděpodobně slouží k maximalizaci rychlosti kladení vajec [3] a nebo pro udržování tělesné teploty, která umožňuje vyvinout dostatečnou rychlost při útěku před predátorem [22].

Konečně přínos mého výzkumu se netýkal pouze obecných otázek, ale přinesl i zcela nové poznatky o biologii nejčastěji studovaných organismů, čolků. Výzkum například poskytl první jednoznačný důkaz o termoregulačním chování čolků, včetně larválních stádií, ve vodním prostředí [4, 16] nebo ukázal na význam maximální pohybové kapacity v jejich antipredační odpovědi [21]. Tato zjištění zásadně mění pohled na uvedené aspekty biologie čolků, což bude vyžadovat revizi dlouhodobě tradovaných poznatků, např. že při obraně spoléhají primárně na aposematické zbarvení nebo pozice a toxicitu kožního sekretu (Wells 2007). V neposlední řadě, informace o teplotních nárocích jednotlivých druhů mohou být využitelné pro management jejich ochrany nebo chovu v lidské péči.

4. SHRNUTÍ

Tato práce podává přehled 30 článků pojednávajících o funkční ekologii ektotermních obratlovců. Její konceptuální základy leží v teorii fenotypové selekce a fenotypové plasticity, které jsou převážně aplikovány na otázky z termální ekologie. Hypotézou vedený výzkum je zaměřen na pět oblastí, (i) teplotně ovlivněné chování, (ii) termální aklimace, (iii) termální citlivost, (iv) funkční morfologie a (v) energetický metabolismus. Nejvýznamnější zjištění se týkají vztahu mezi termálně indukovanou behaviorální a fyziologickou plasticitou, vlivu interakce dravec-kořist na termální strategie, úlohy morfologie při tvarování teplotních výkonnostních křivek, a pro pochopení koadaptace termálně biologických znaků mezi matkou a jejím potomstvem. Převažujícími modelovými druhy jsou ještěrky (šupinatí plazi) a čolci

(ocasatí obojživelníci). Z pohledu jejich biologie, výzkum přináší nové informace zejména o termoregulačním chování a antipredačních strategiích. Vzhledem k současným rychlým změnám klimatu, většina výsledků je potenciálně aplikovatelná v ochrannářském managementu těchto ohrožených obratlovců.

SUMMARY

This thesis reviews 30 articles dealing with the functional ecology of ectothermic vertebrates. Its conceptual foundations lie in the theory of phenotypic selection and phenotypic plasticity, which are mostly applied to thermal ecology issues. The hypothesis-driven research is focused on five areas, (i) thermally-induced behavior, (ii) thermal acclimation, (iii) thermal sensitivity, (iv) functional morphology, and (v) energy metabolism. The most significant findings pertain to the relationship between thermally-induced behavioral and physiological plasticity, the influence of predator-prey interactions on thermal strategies, the role of morphology on shaping thermal performance curves, and the understanding of mother-offspring co-adaptation of thermal biology traits. The predominant model species are lizards (squamate reptiles) and newts (tailed amphibians). From a natural history viewpoint, the research provides new information especially about thermoregulatory behavior and anti-predator strategies. Given the recent fast climatic changes, most findings are potentially applicable towards the conservation management of these endangered vertebrates.

5. POUŽITÁ LITERATURA (mimo komentované publikace)

- Amarasekare, P. & Savage, V. 2012. A framework for elucidating the temperature dependence of fitness. *American Naturalist* 179: 178–191.
- Angilletta, M.J., Jr., Oufiero, C.E. & Sears, M.W. 2005. Thermal adaptation of maternal and embryonic phenotypes in a geographically widespread lizard. Pp. 258–266 in Morfia, S. & Vosloo, A., eds. *Animals and Environments. Proceedings of the Third International Conference of Comparative Physiology and Biochemistry*. Elsevier Press, Amsterdam.
- Angilletta M.J., Jr., Bennett, A.F., Guderley, H., Navas, C.A., Seebacher, F. & Wilson, R.S. 2006. Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology* 79: 282–294.
- Arnold, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist* 23: 347–361.
- Bennett, A.F. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour* 28: 752–762.
- Bennett, A.F. 1987. Interindividual variability: an underutilized resource. Pp. 147–169 in Feder, M.E., Bennett, A.F., Burggren, W.W. & Huey, R.B., eds. *New Directions in Ecological Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Boake, C.R. 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology* 3:173–182.
- Bock, W.J. & von Wahlert, G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269–299.
- Crispo, E. 2007. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* 61: 2469–2479.
- Danchin, É. 2013. Avatars of information: Towards an inclusive evolutionary synthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 351–358.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher* 35: 125–129.
- Duckworth, R.A. 2009. The role of behavior in evolution: a search for mechanism. *Evolutionary Ecology* 23: 513–531.
- Endler, J.A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Garland, T., Jr. & Kelly, S.A. 2006. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology* 209: 2344–2361.
- Garland, T., Jr. & Losos, J.B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pp. 240–302 in Wainwright, P.C. & Reilly, S., eds. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ghalambor, C.K., Mckay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21: 394–407.
- Gotthard, K. & Nylin, S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: A selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* 74: 3–17.
- Grant, P. & Grant, R. 2008. *How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harzing, A.W. 2007. *Publish or Perish*, dostupné z <http://www.harzing.com/pop.htm>.
- Hertz, P.E., Huey, R.B. & Stevenson, R.D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142: 796–818.
- Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: S91–S115.
- Huey, R.B. & Bennett, A.F. 1990. Physiological adjustments to fluctuating thermal environments: an ecological and evolutionary perspective. Pp. 37–59 in Morimoto, A., Tissieres, A. & Georgopoulos, C., eds. *Stress Proteins in Biology and Medicine*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.

- Huey R.B. & Berrigan, D.A. 1996. Testing evolutionary hypotheses of acclimation. Pp. 205–237 in Johnston, I.A. & Bennett, A.F., eds. *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huey, R.B., Hertz, P.E. & Sinervo, B. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *American Naturalist* 161: 357–366.
- Izem, R. & Kingsolver, J.G. 2005. Variation in continuous reaction norms: quantifying directions of biological interest. *American Naturalist* 166: 277–289.
- Jayne, B.C. & Bennett, A.F. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44: 1204–1229.
- Kaplan, R.H. & Phillips, P.C. 2006. Ecological and developmental context of natural selection: maternal effects and thermally induced plasticity in the frog, *Bombina orientalis*. *Evolution* 60: 142–156.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Marshall, D.J. & Uller, T. 2007. When is a maternal effect adaptive? *Oikos* 116: 1957–1963.
- Pelletier, F., Garant, D. & Hendry, A.P. 2009. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 1483–1489.
- Piersma T. & van Gils, J.A. 2011. *The Flexible Phenotype: A Body-Centered Integration of Ecology, Physiology, and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Pigliucci, M., Miller, G.B. 2010. *Evolution—the Extended Synthesis*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Pigliucci, M., Murren, C.J. & Schlichting, C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology* 209: 2362–2367.
- Pörtner, H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 132: 739–761.
- Price, T.D., Qvarnstrom, A. & Irwin, D.E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 270: 1433–1440.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. Blackwell Science, Cambridge.
- Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). 1996. *Adaptation*. Academic Press, New York.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Snell-Rood, E.C. 2013. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour* 85: 1004–1011.
- Tukey, J.W. 1980. We need both exploratory and confirmatory. *American Statistician* 34: 23–25.
- Wells, K.D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, IL.

- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Woods, H.A. & Harrison, J.F. 2002. Interpreting rejections of the beneficial acclimation hypothesis: when is physiological plasticity adaptive? *Evolution* 56: 1863–1866.

6. PŘÍLOHY

I. Termálně ovlivněné chování

- [1] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2014. Effect of temperature extremes on the spatial dynamics of predator–prey interactions: A case study with dragonfly nymphs and newt larvae. *Journal of Thermal Biology* 39: 12–16.
- [2] Gvoždík, L., Černická, E. & Van Damme, R. 2013. Predator-prey interactions shape thermal patch use in a newt larvae-dragonfly nymph model. *PLoS ONE* 8: e6507
- [3] Kurdíková, V., Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2011. Mothers matter too. Benefits of temperature oviposition preferences in newts. *PLoS ONE* 6: e23842.
- [4] Marek, V. & Gvoždík, L. 2012. The insensitivity of thermal preferences to various thermal gradient profiles in newts. *Journal of Ethology* 30: 35–41.
- [5] Dvořák, J. & Gvoždík, L. 2010. Adaptive accuracy of temperature oviposition preferences in newts. *Evolutionary Ecology* 24: 1115–1127.
- [6] Dvořák, J. & Gvoždík, L. 2009. Oviposition preferences in newts: does temperature matter? *Ethology* 115: 533–539.
- [7] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2009. The ontogenetic shift in thermoregulatory behaviour of newt larvae: testing the 'enemy-free temperatures' hypothesis. *Journal of Zoology* 279: 180–186.
- [8] Vinšálková, T. & Gvoždík, L. 2007. Mismatch between temperature preferences and morphology in F1 hybrid newts (*Triturus carnifex* × *T. dobrogicus*). *Journal of Thermal Biology* 32: 433–439.
- [9] Gvoždík, L. 2005. Does reproduction influence temperature preferences in newts? *Canadian Journal of Zoology* 83: 1038–1044.
- [10] Gvoždík L. 2003. Postprandial thermophily in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus*. *Journal of Thermal Biology* 28: 545–550.
- [11] Gvoždík L. 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology* 80: 479–492.
- [12] Gvoždík L. & Castilla A.M. 2001. A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology* 35: 486–492.
- [13] Gvoždík L. 1999. Colour polymorphism in a population of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* 48:131–136.

II. Termální aklimace

- [14] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2013. Does developmental acclimatization reduce the susceptibility to predation in newt larvae? *Biological Journal of Linnean Society* 108: 109–115.
- [15] Gvoždík, L. 2012a. Plasticity of preferred body temperatures as means of coping with climate change? *Biology Letters* 8: 262–265.
- [16] Smolinský, R. & Gvoždík, L. 2012. Interactive influence of biotic and abiotic cues on the plasticity of preferred body temperatures in a predator–prey system. *Oecologia* 170: 47–55.
- [17] Hadamová, M. & Gvoždík, L. 2011. Seasonal acclimation of preferred body temperatures improves the opportunity for thermoregulation in newts. *Physiological and Biochemical Zoology* 84: 166–174.
- [18] Šamajová, P. & Gvoždík, L. 2010. Inaccurate or disparate temperature cues? Seasonal acclimation of terrestrial and aquatic locomotor capacity in newts. *Functional Ecology* 24: 1023–1030.
- [19] Měráková, E. & Gvoždík, L. 2009. Thermal acclimation of swimming performance in newt larvae: the influence of diel temperature fluctuations during embryogenesis. *Functional Ecology* 23: 989–995.
- [20] Gvoždík, L., Puky, M. & Šugerková, M. 2007. Acclimation is beneficial at extreme test temperatures in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus* (Caudata, Salamandridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 627–636.

III. Termální citlivost

[21] Polčák, D. & Gvoždík, L. 2014. Should I stay or should I go? The influence of temperature and sex on predator-induced responses in newts. *Animal Behaviour* 89: 79–84.

[22] Šamajová, P. & Gvoždík, L. 2009. The influence of temperature on diving behaviour in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Journal of Thermal Biology* 34: 401–405.

[23] Gvoždík, L. & Van Damme, R. 2008. The evolution of thermal performance curves in semiaquatic newts: thermal specialists on land and thermal generalists in water? *Journal of Thermal Biology* 33: 395–405.

IV. Funkční morfologie

- [24] Gvoždík, L. & Van Damme, R. 2006. *Triturus* newts defy the running-swimming dilemma. *Evolution* 60: 2110–2121.
- [25] Gvoždík L. & Van Damme R. 2003. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology* 259: 7–13.
- [26] Gvoždík L. 2000. Intrapopulation variation in injury frequencies in the sand lizard, *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae). *Biología* (Bratislava) 55: 557–561.
- [27] Gvoždík L. & Boukal M. 1998. Sexual dimorphism and intersexual niche overlap in the sand lizard, *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* 47: 189–195.

V. Energetický metabolismus

[28] Kristín, P. & Gvoždík, L. 2014. Aquatic-to-terrestrial habitat shift reduces energy expenditure in newts. *Journal of Experimental Zoology A* 321:183–188.

[29] Gvoždík, L. 2012b. Metabolic costs of hybridization in newts. *Folia Zoologica* 61: 197–201.

[30] Kristín, P. & Gvoždík, L. 2012. Influence of respirometry methods on intraspecific variation in standard metabolic rates in newts. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 163: 147–151.