

UNIVERZITA PALACKÉHO OLMOUC
PŘÍRODOVĚDNÁ FAKULTA

DIPLOMOVÁ PRÁCE



2013

Bc. Vendula Kurdíková

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDNÁ FAKULTA
Katedra zoologie

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Behaviorální a morfologická plasticita jako antipredační
mechanismus u čolka obecného a skokana hnědého

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

Bc. Vendula Kurdíková

Školitel: Doc. RNDr. Martin Rulík, Ph. D.

2013

Olomouc

Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala svému vedoucímu doc. RNDr. Martinu Rulíkovi, Ph.D. za čas, který mi věnoval a trpělivost, kterou se mnou měl při zpracování zadané problematiky, a Mgr. Janu Šipošovi za statistické zpracování dat.

Práce byla vypracována na pracovišti Ekologie a životního prostředí Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci.

Místopřísežné prohlášení

Místopřísežně prohlašuji, že diplomovou práci na téma „Behaviorální a morfologická plasticita jako antipredační mechanismus u čolka obecného a skokana hnědého“ jsem vypracovala samostatně s použitím literatury, kterou uvádím v příloženém seznamu a pod vedením mého školitele.

V Olomouci dne 2. 5. 2013

Podpis

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Bc. Vendula Kurdíková

Název práce: Behaviorální a morfologická plasticita jako antipredační mechanismus u čolka obecného a skokana hnědého

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra ekologie a životního prostředí Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci.

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Martin Rulík, Ph. D.

Rok obhajoby práce: 2013

SOUHRN

Mechanismus chování vztahu predátor-kořist je velmi důležitým prvkem v life-history daného druhu. Vzorec chování v konkrétní situaci má zásadní vliv na fitness kořisti, stejně tak jako pro fitness predátora. Pokusy s antipredačním chováním byly prováděny v mnoha empirických pracích a na mnoha taxonech, např. ropucha americká (*Bufo americanus*) nebo rosnička zelená (*Hyla arborea*).

Antipredační a potravní chování čolků obecných (*Lissotriton vulgaris*) bylo studováno v laboratorních podmínkách, pro pokusy s predátory bylo použito 30 kusů čolků obecných, odchycených v lokalitě Poděbrady a 9 kusů okounů říčních (*Perca fluviatilis*) z MO Českého rybářského svazu, Loštice. Antipredační a potravní chování bylo shrnuto do čtyř kategorií a některé typy byly vyhodnoceny jako signifikantní, s ohledem rozdělení na pohlaví a počet predátorů, jimž byli čolci vystaveni.

Práce je dále zaměřena na morfologickou plasticitu ve velikosti ploutví a celého těla u pulců skokana hnědého (*Rana temporaria*), kteří byli po dobu inkubace vystaveni kairomonům i fyzické přítomnosti predátora (okouna) po konkrétní dobu v laboratorních podmínkách. U čerstvě vylíhlých pulců bylo signifikantně pozorováno prodloužení dorsálních i abdominálních ploutví a i celková délka těla. Z těchto výsledků lze vyvodit adaptivní efekt predátora na kořist.

Klíčová slova: čolek obecný, okoun, adaptivní, líhnutí, predátor-kořist

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Author's first name and surname: Bc. Vendula Kurdíková

Title: Behavior and morfological plasticity as antipredator mechanism in Smooth newt and Common frog.

Type of thesis: Diploma thesis

Department: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University Olomouc

Supervisor: Doc. RNDr. Martin Rulík, Ph.D.

The year of presentation: 2013

SUMMARY

The mechanisms of behavioural predator-prey relationship is a very important element in life-history of specific species. Pattern of behaviour in particular situation has a major influence on prey's fitness, as well as on the predator's. Tests concerning antipredator behaviour were conducted in many studies and in many taxas, such as American toad (*Bufo americanus*) or Tree frog (*Hyla arborea*).

Antipredator and feeding behaviour of Smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) was studied in laboratory conditions- 30 specimens of newts were used for experiments with the predators, caught in area Poděbrady and 9 specimens of perches (*Perca fluviatilis*) obtained from Fishing Association in Loštice. Antipredator and feeding behaviour were summarized into four categories and assessed as significant, with regard to gender distribution and number of predators to which the newts were exposed.

This work is, furthermore, focused on a morphological plasticity in size of fins and whole body of tadpoles of Common frog (*Rana temporaria*), which specimens were exposed to predator (perch) itself and its kairomons for a certain amount of time in laboratory conditions. In tadpoles increase of dorsal and abdominal and total lenght was observed. Adaptive effects of prey to predator can, therefore, be drawn from these results.

Key words: Smooth newt, perch, adaptive, hatching, predator-predator

OBSAH

1. ÚVOD	8
1.1. Evoluce adaptací.....	8
1.1.1. Behaviorální plasticita.....	8
1.1.2. Fenotypová plasticita	8
1.2. Predace obojživelníků.....	9
1.2.1. Bezobratlí predátoři	10
1.2.2. Obratlovčí predátoři.....	10
1.3. Kairomony a jejich role	11
1.4. Mechanismy antipredačního chování u obojživelníků	12
1.5. Cíle práce	14
2. MATERIÁL A METODY.....	14
2.1. Studované druhy a jejich chov	14
2.2. Detekce behaviorální reakce na predátora	15
2.2.1. Vizuální kontakt	15
2.2.2. Olfaktoricko-vizuální kontakt.....	15
2.3. Měření míry plasticity morfologie pulců	15
3. STĚŽEJNÍ VÝSLEDKY	17
4. DISKUZE	17
5. ZÁVĚR.....	20
6. POUŽITÁ LITERATURA	21
7. PŘÍLOHY	31

1. ÚVOD

1.1. Evoluce adaptací

1.1.1. Behaviorální plasticita

Obojživelníci za svého života prochází několika fázemi (např. metamorfóza nebo rozmnožování). Přecházení z jedné životní fáze do druhé představuje trade-off mezi mortalitou a rychlostí růstu (Moore et al. 1996). Mezi nejčastější příčiny úmrtnosti patří predace a reakce na tohle riziko patří mezi důležité adaptace v prostředí (Werner a Gilliam 1984; Werner 1986). Samice toto riziko mohou ovlivnit již při výběru místa pro kladení vajec. Rozhodnutím samice kde a kdy naklásť vejce výrazně ovlivňuje jak fitness potomků, tak i svou vlastní. Teplota během kladení je pro samice důležitějším faktorem než riziko predace (Kurdíková et al. 2011). Obojživelníci obecně jsou schopni vyhodnotit bezpečnost daného stanoviště, pokud se v nádrži vyskytuje větší množství predátorů, druhová pestrost obojživelníků je nižší než v nádržích, kde se predátoři vyskytují málo nebo vůbec. Ne však u všech druhů dochází k této situaci. U taxonů s větší velikostí těla nebo větší snůškou vajec bylo soužití s predátory častější než u druhů menších (Hecnar a M'Closkey 1997). Také již nakladená snůška může reagovat na přítomnost predátora. Embrya ve vejcích jsou schopna detekovat ať už pach predátora nebo i chemické signály vydávané poškozenými vejci svého druhu (Mandrillon a Saglio 2007). U čerstvě metamorfovaných ropuch (*Bufo americanus*) dochází ke stereotypnímu vzorci chování za přítomnosti predátora, projevující se krčením a utlumením pohybu. Toto chování vede k menší šanci na ulovení než u vzpřímeného postoje (Heinen 1994). Reakce jsou společné populacím a druhům, které mají zkušenost s vysokou variabilitou predačního tlaku v průběhu let (Chivers et al. 2001a). Výzkumy také ukazují na vyhýbání se přirozeným predátorům, oproti neznámým, se kterými se kořist neměla možnost nikdy setkat (Murray et al. 2004).

1.1.2. Fenotypová plasticita

Variace organických forem v přírodě má různé zdroje-genetické a environmentální (Gotthard a Nylin 1995). Dlouhou dobu je známo, že genotypy vyjadřují různé fenotypy v závislosti na prostředí a tato schopnost je dědičná (Woltereck 1909). Plasticita jako vlastnost se projevuje jako specifická pro konkrétní znak, zvláště ve vztahu k určitým vlivům okolního prostředí či za kontroly genů a může být výrazně změněna selekcí (Bradshaw 1965). V poslední době vzrostl zájem o fenotypovou plasticitu v evoluční biologii a genetice,

zejména v morfologii a life-history (Gotthard a Nylin 1995). Fenotypová plasticita může být definována jako „soubor fenotypů, vyjádřených genotypem napříč podmínkám prostředí, kde se organismus nachází“ (Stearns et al. 1991). Míra adaptivnosti je spíše vedlejším produktem selekce v rámci rozdílných vlastností prostředí, než výsledek výběru pro plasticitu samotnou (Via 1993). Evoluční plasticita musí splňovat některé podmínky: prostředí musí být heterogenní a genotyp organismu se musí setkat s více než jednou takovou podmínkou, výhodu plasticity nesmí převažovat jakékoliv náklady na ni, genetická variabilita musí v populaci existovat (Bradshaw 1965; Levins 1968).

Obojživelníci vykazují největší plasticitu v larválním období. Nejdůležitější podmínkou pro larvy je pravděpodobně přítomnost vody (Newman 1992). U některých druhů bylo prokázáno, že jsou schopni urychlit svůj vývoj ve vysušujícím se stanovišti. Toto řízení má na svědomí endokrinní systém, konkrétně hormon kortikotropin (Denver 1997). Nicméně rychlý, geneticky zakódovaný vývoj nemá vliv na vyšší fitness, jestliže je vodní stanoviště proměnlivé, protože další zvětšení těla v trvajícím vodním prostředí může být ztrátové. Větší velikost těla při metamorfóze může zvýšit pozdější fitness zlepšením šance na přežití v suchozemském prostředí nebo dosažení dřívější dospělosti či velikosti v dospívání (Berven 1990; Martof 1965; Semlitsch et al. 1988). Nedostatek vody však není jediným faktorem adaptací, patří sem i predace nebo dostupnost potravy. Při nedostatku potravy dochází k pomalejšímu růstu a menší velikosti těla při metamorfóze, než u pulců získaných z podmínek s bohatou potravní nabídkou (Wilbur 1980). V případě kontaktu larvy s predátorem dochází k dřívějšímu vylíhnutí a změně velikosti těla v případě pulců (Wilbur a Fauth 1990) nebo ke zvětšení hlavy a tmavšímu zbarvení ploutevního lemu u larev čolků (Buskirk a Shmidt 1999).

1.2. Predace obojživelníků

Mnoho obojživelníků se stává obětí predace díky své zranitelnosti, malé velikosti, pomalému pohybu a relativní bezbrannosti vůči větším živočichům (Wells 2007). Protože obojživelníci jsou efektivní v přetváření energie u požití potravy na biomasu, dosahují vysokých populačních denzit a poskytují tak dobrý zdroj proteinů pro živočichy vyšších trofických úrovní (Burton a Likens 1975; Pough 1980). Stejně jako absence nestravitelného materiálu jako chlupek, peří nebo chitinu dělá z obojživelníků kvalitní zdroj potravy. Predátoři

jsou důležití z hlediska evoluce adaptace jejich kořisti: vytváření toxinů, aposematického a kryptického zbarvení, nechutné pokožky atd. (Wells 2007).

1.2.1. Bezobratlí predátoři

U vajec obojživelníků dochází často k predaci larvami chrostíků (Trichoptera), které představují nejrozšířenější predátory (Winterbourn 1971). Dalším významným rizikem jsou pijavice (*Macrobdeella*) (Howard 1978), ploštěnky (Kwet 1996) nebo pavouci (Pisauridae) (Sih et al. 1998).

Pro larvy ocasatých a pulce žab jsou rizikem především larvy chrostíků (Trichoptera), které vyčkávají na čerstvě vylíhlé jedince nebo jsou schopny je ulovit při plavání (Rowe et al. 1994), dále blešivci (*Gammarus sp.*) (Warkentin 1995), larvy vážek (*Aeschna*, *Corduliidae*, *Libellulidae*), vodní ploštice (*Nepidae*, *Belomatidae*) a vodní brouci čeledí *Dytiscidae* a *Hydrophilidae* (Wager 1986; Herreid a Kinney 1966; Szelistowski 1985; Hews 1988; Henrikson 1990; Richards a Bull 1990).

Predátoři juvenilů a dospělců nejsou tak známí jako u vajec nebo larev. Častými jsou velcí vodní brouci, kteří jsou schopni zahubit 4-8 % dospělých žab v menších populacích (Merilä a Sterner 2002) nebo čeleď *Carabidae* (Hirai a Hidaka 2002). Z netypičtějších to jsou pavouci, stonožky nebo krabi (Neil 1948; Kuzmin 1999; Stewart a Woolbright 1996).

1.2.2. Obratlovčí predátoři

Ryby jsou častými predátory v permanentních vodách i rybnících, stejně jako řekách nebo větších potocích. Mohou být nenasatnými predátory vajec, larev, u větších ryb i dospělců. Některé příklady: koljuška (*Gasteosterus*), štika (*Esox*), karas (*Carassius*), pstruh (*Salmo*), slunečnice (*Lepomis*) nebo okoun (*Perca*) (Macan 2008; Voris a Bacon 1966; Glandt 1983; Kiesecker et al. 1996; Hartel et al. 2007), jsou známy i případy predace nepůvodními druhy, a to sumečky americkými (*Ameiurus nebulosus*) (Fischer 2012, osobní sdělení). Není znám druh ryby, který by se přímo specializoval na lov vajec, larev nebo dospělců obojživelníků (Jordan a Arrington 2001).

Z hadů jsou predátory zejména užovky (*Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Thamnophis elegans*) (Reading a Davies 1996; Rossman et al. 1996; Kuzmin 1999a) nebo zmije (*Vipera berus*, *V. aspis*, *V. ursinii*) (Saint Girons 1980; Kuzmin 1999b).

Přibližně sto druhů ptáků jsou predátory obojživelníků. V Evropě byla zdokumentována predace u zhruba 90 druhů ptáků, kteří konzumovali vejce, larvy nebo dospělé (Kabisch a Belter 1968; Martín a López 1990). Mezi ně patří například: kormorán

velký (*Nycticorax nycticorax*), labuť velká (*Cygnus olor*) nebo kachna obecná (*Anas platyrhynchos*) (Vasvari 1935/38; Martín a Lopéz 1990). Z dravců pak orel (*Aquila*) (Váli 2012). Pěvce zastupuje např. krkavec velký (*Corvus corone*) (Smith 1969).

Savci nezahrnují takový počet druhů predátorů jako ptáci, ale jsou mezi nimi druhy, které se na populace obojživelníků více zaměřují (Wells 2007). Mezi ně patří norek evropský (*Mustela putorius*), ten je největším konzumentem obojživelníků mezi savci, i když se na ně nijak nespécializuje (Jędrzejewski et al. 1989), introdukovaný norek americký (*Mustela vison*) v době nedostatku potravy preferuje žáby v průběhu jarního rozmnožování. Dalšími druhy jsou jezevec lesní (*Meles meles*), vydra (*Lutra canadensis*), potkan obecný (*Rattus norvegicus*) nebo rejsek vodní (*Neomys fodiens*), který loví žáby během jejich zimní hibernace (Gerrell 1968; Wołk 1976; Melquist a Horncocker 1983; Kruuk 1989).

Rovněž jsou známy případy kanibalismu (Degani et al. 1980; Banks a Beebee 1988).

1.3. Kairomony a jejich role

V ekosystémech probíhá určitý stupeň koordinace založený na výměně chemických látek (Weissburg et al. 2002). Sdělení tohoto typu (Regnier 1971) vyžaduje specifické sekreční mechanismy u druhů, které produkují chemické látky, a změny ve fyziologii, metabolismu nebo chování u jedinců po obdržení informace (Apfelbach et al. 2005). Mezdruhová komunikace probíhá prostřednictvím chemických signálů (allomonů). Tato komunikace je rozšířená mezi prokaryoty, rostlinami i živočichy. Chemické signály se dělí na a) allomony, jež působí mezidruhově, např. při boji o zdroj (Sharbati a Osculati 2006), b) feromony, které působí na jedince stejného druhu (např. sdružování nebo pohlavní chování), c) synomony (fungují mezidruhově, např. jako repelenty nebo atraktanty (Mattiacci et al. 1994)) a d) kairomony, působící na jedince rozdílných druhů (Dicke a Sabelis 1988; Sharbati a Osculati 2006). Termín „kairomony“ se používá pro interakci mezi predátorem a kořistí nebo parazitem a hostitelem (Nordlund et al. 1981). Kairomony způsobují adaptivní změny u přijímajícího jedince, ne však u producenta (Dicke a Sabelis 1988), např. u rostlin je to typické při překovávání stresu (poškození větví a vysychání) (Pickett et al. 2003). U hmyzu a ostatních bezobratlých často dochází ke změnám morfologie jako odpověď na chemické podněty, např. u hrotnatky (*Daphnia pulex*) se vyvíjí výrůstky, které ztěžují predátorovi kořist pozřít (Tollrian 1993).

Chemické látky těkavé povahy jsou detekovány chemosensorickými buňkami na povrchu těla nebo volnými nervovými zakončeními (Finger 1997). Tyto buňky jsou schopny detekovat široký rozsah sloučenin a zprostředkovat tak centrální nebo periferní reflexy (Sharbati a Osculati 2006). Kairomony obratlovců jsou steroidní látky, které mají terpenickou povahu (Singer 1991). Jsou rozpustné ve vodě a mají nízkou molekulovou hmotnost okolo 500 Da, jsou stabilní při extrémních teplotách a v širokém rozsahu pH. Nejsou rozložitelné proteinasami a při teplotě 37° C v nesterilních podmínkách vymizí do 24 hodin. Udržení aktivity ve sterilních podmínkách potvrzuje rychlou mikrobiální degradaci (Loose et al. 1993). V práci Ringelberga a Goola se uvádí, že kairomony mohou do jisté míry vytvářet i bakterie asociované s rybami (Ringelberg a Gool 1998).

1.4. Mechanismy antipredačního chování u obojživelníků

Způsob, jakým jsou jedinci přizpůsobeni predaci závisí i na jejich populační hustotě. Zvířata, která unikají pozornosti svých predátorů, jsou přinucena zdržovat se na místech reprodukce či potravy pouze po omezenou dobu, např. hledání potravy v noci (Heinrich 1979) nebo při menší hustotě predátorů (Hobson 1974). Predace je důležitá příčina evoluční změny (Vermeij 1978; Dawkins a Krebs 1979). Jestliže dojde k selhání těchto opatření, důsledkem je predace, která pokud je selektivní, zvýší nebo zlepší antipredační mechanismy kořisti. Druhy, které jsou vystaveny vyššímu počtu neúspěšných predací, se vyvíjejí rychleji než druhy, které jsou pro predátory snadná kořist nebo žijí v prostředí chudém na toto riziko (Vermeij 1982). Vztah predátor-kořist je proto velmi účinný v rychlosti adaptace, protože v případě neúspěchu predátor ztrácí pouze potravu, avšak neúspěšná kořist dopadá fatálně (Griffiths 1981). Živočichové mají k dispozici mnoho možností jak se vyhnout riziku predaci. Ne všechny způsoby jsou ale vhodné pro konkrétní fázi setkání s predátorem nebo nejsou účinné. Aby kořist mohla adekvátně vyhodnotit aktuální stav, je zapotřebí, aby se rozlišovaly tři fáze ve vztahu predátor-kořist: 1) objevení nebo rozpoznání predátora; 2) pronásledování nebo útek; 3) podrobení se nebo odpor. Při přiblížení predátora ke kořisti, se může predátor rozhodnout, jestli kořist uloví nebo ne. Kořist může uniknout, ale pokud je chycena, stále může být predátorem odmítnuta (Holling 1966; Griffiths 1980). Účinnost predace je ekvivalentní k neúčinnosti antipredačního chování (Vermeij 1982).

U obojživelníků při detekci rizika predace dochází ke změnám chování: samice při hledání místa pro kladení snůšky preferuje nádrže bez predátorů (Chivers et al. 2001b), samice čolků balí vejce jednotlivě do listů vodní vegetace (Oriazola a Braña 2003). Jelikož fitness potomstva určuje nejenom riziko predace, ale i rychlost růstu a vývoje, samice by měly volit místo k naklazení nejenom podle rizika predace, ale podle poměru mezi rizikem predace a rychlostí růstu (Binckley a Resetarits 2008). Při rodičovské péči o snůšku je možné aktivní bránění, kdy např. samice brání snůšku proti broukům nebo hadům (Forester 1979).

Larvy obojživelníků reagují na přítomnost dravce zvětšením ploutevního lemu, který zvyšuje manévrovatelnost a snižuje riziko ulovení. Recentní výzkumy poukázaly na možnost embryí ovlivnit čas líhnutí v přítomnosti predátora. Např. embrya skokana lesního (*Rana sylvatica*) a axolotla skvrnitého (*Ambystoma maculatum*) regulují čas líhnutí a synchronizaci líhnutí v přítomnosti predátora. Další studie ukázaly, že reakce embryí obojživelníků k predátorům se liší jak vnitro, tak i mezidruhově, ačkoliv adaptivní význam takové změny není dosud jasný (Anderson a Petranka 2003).

Další změny v chování se týkají snížení konzumace potravy a trávení více času hledáním úkrytu (Oriazola a Braña 2003; Watson et al. 2004), stejně tak se děje i u hmyzu (Strobbe et al. 2001). Jiné chování se týká postavení těla, např. u mločika kostarického (*Bolitoglossa subpalmata*), jedinec při kontaktu s predátorem zaujímá výstražné držení těla, kdy stáčí ocas nad tělo (Dodd a Brodie 1976; Ducey a Brodie 1983). Obdobně je tomu u kuněk (*Bombina*), kdy se v nebezpečí obrací na záda a typickým způsobem demonstrují své výstražné zbarvení (Hinsche 1926). U larev čolků je prokázána schopnost učení se přítomnosti predátora (Oriazola a Braña 2003).

V posledních letech se ukazuje, že vliv personality není důležitý jen u lidí, ale vyskytuje se i u zvířat. Osobnost živočicha může mít adaptivní vysvětlení: kompromis mezi současnými a budoucími reprodukčními úspěchy mohou mít často různý charakter. Někteří jedinci kladou větší důraz na budoucí fitness svých potomků než jiní. Tyto rozdíly v očekávané fitness mohou způsobit odlišné chování v riziku predace. Jedinci s větším budoucím očekáváním (s možností vysoké ztráty), by se měli chovat agresivněji vůči predátorovi než u jedinců, kteří od budoucí fitness neočekávají mnoho (Wolf et al. 2007).

1.5. Cíle práce

Hlavním cílem práce bylo zjistit antipredační behaviorální reakci čolka obecného na přítomnost predátora. Jak se od sebe liší reakce ve vizuálním a olfaktorickém kontaktu ve vztahu predátor/ kořist, jaký je trend v konzumaci kořisti a zda se tato reakce liší u jednotlivých pohlaví. Pokud ano budou jedinci reagovat na nejspíše přítomné kairomony predátora a přítomnost predátora v kontaktu povede ke větší konzumaci předložené potravy u samců než u samic. K testu této predikce bylo zapotřebí: 1. Detekce behaviorální reakce na predátora. 2. Testování rozdílu ve vizuálním a olfaktorickém kontaktu. 3. Testování počtu zkonzumované kořisti v přítomnosti predátora.

Dalším cílem bylo zjištění míry plasticity morfologie pulců skokanů hnědých vystavených predátorům a jejich kairomonům. Zda kontakt s predátorem povede ke změnám v morfologii pulce, bylo potřeba: 1. Testování změn morfologie za přítomnosti predátora. 2. Testování změn morfologie za přítomnosti kairomonů téhož predátora. 3. Změření míry změny morfologie.

2. MATERIÁL A METODY

Materiál a metodika je podrobněji zpracována v manuskriptu „Behavior and morfological plasticity as antipredator mechanism in Smooth newt and Common frog“, který je zaslán do časopisu *Folia Zoologica*, viz. Příloha.

2.1. Studované druhy a jejich chov

Pro experimentální účely byli v dubnu až květnu roku 2012 odloveni čolci obecní (*Lissoriton vulgaris*) (Obr. 2.1.), samci i samice, z lokality Poděbrady u Olomouce. Skupina čolků byla umístěna do nádrží naplněných studniční vodou. Každá nádrž byla vybavena vodními rostlinami a kusem polystyrenu. Nádrže byly umístěny ve sklepní místnosti, která se vyznačovala identickou řízenou fotoperiodou a podobnými teplotami jako v přírodě.

Okouni (*Perca fluviatilis*) byli získáni z faremního chovu ryb. Skupina okounů byla umístěna po čtyřech a pěti kusech do dvou akvárií.

Vejce skokanů hnědých (*Rana temporaria*) (Obr. 2.2.) byla získána z lokality Poděbrady u Olomouce. Jednotlivé snůšky byly umístěny v plastových nádržích.

Hrotnatky (*Daphnia pulex*) byly také odchyceny v lokalitě Poděbrady u Olomouce.



Obr. 2.1. Samice (vlevo) a samec čolka obecného (*Lissotriton vulgaris*). Autor J. Ševčík



Obr. 2.2. Dospělec skokana hnědého (*Rana temporaria*). Autor J. Richtr

2.2. Detekce behaviorální reakce na predátora

2.2.1. Vizuální kontakt

2.2.2. Olfaktoricko-vizuální kontakt

2.3. Měření míry plasticity morfologie pulců

2.4. Statistická analýza

Data byla analyzována s použitím různých modelů, podle typu dat a návrhu konkrétního experimentu. V případě antipredačních reakcí čolků byl použit zobecněný lineární model s binomickým a Poissonovým chybovým rozdělením. Průkaznost jednotlivých faktorů byla vyhodnocena pomocí analýzy deviance. V případě „overdisperte“ byl použit model „přibližné pravděpodobnosti“ (quasi-likelihood).

Analýza morfologické plasticity pulců byla provedena pomocí analýzy kovariance, data velikostí byla transformována pomocí logaritmu.

Jako hladina statistické významnosti byla u všech testů zvolena $\alpha = 0,05$. Hodnoty jsou uváděny jako průměr \pm SE. Statistické analýzy byly realizovány v R (R Development Core Team 2009).

3. STĚŽEJNÍ VÝSLEDKY

Výsledky jsou podrobněji zpracovány v manuskriptu „Behavior and morfological plasticity as antipredator mechanism in Smooth newt and Common frog“, který byl zaslán do časopisu *Folia Zoologica*, viz. Přílohy.

Čolci reagovali na riziko predace odlišně, než v kontrolním pozorování bez predátorů. Fáze chování ve vizuálním kontaktu, jako je vyčkávání v úkrytu, ostražitý pohyb a normální pohyb u vizuálního kontaktu vyšel jako neprůkazný. V olfaktoricko-vizuálním kontaktu byla prokazatelně vyšší podobnost chování vzhledem ke kontrole. Přítomnost predátorů ovlivnilo chování ve fázi ostražitosti. Se vzrůstajícím počtem predátorů se u samců i samic prodlužovala doba jednotlivých reakcí nebo nedocházelo k reakci žádné a jedinci zůstávali po celou dobu skryti v úkrytu. Rozdělení s ohledem na pohlaví mělo vliv na vyšší pohybovou i loveckou aktivitu u samců, kteří byli aktivnější než samice. Konzumace potravy byla menší v olfaktoricko-vizuálním kontaktu. Konzumace byla u samic prokazatelně nižší se zvyšujícím se počtem predátorů než u samců, u kterých k této situaci docházelo v menší míře.

U pulců skokana bylo signifikantně pozorováno dřívější líhnutí a prodloužení dorsálních ploutví a abdominálních ploutví a i celková délka těla pulce.

4. DISKUZE

Vzhledem k tomu, že obojživelníci během svého života procházejí různými životními fázemi, trade-off mezi těmito fázemi představuje důležitý prvek mezi rychlostí růstu a mortalitou (Moore et al. 1996). Mezi nejdůležitější reakce v prostředí patří reakce na riziko predace (Werner a Gilliam 1984; Werner 1986). Schopnost obojživelníků detekovat možné riziko a přítomnost predace urychluje plasticitu v chování a možnost předvídání své budoucí fitness i fitness potomků (Marshall a Uller 2007). Tyto behaviorální adaptace jsou společné druhům a populacím, které se již v průběhu let setkali s predační variabilitou a jsou tudíž na toto riziko do jisté míry připravené (Chivers et al. 2001b).

Naše výsledky ukázaly, že behaviorální reakce čolka na predátora se ne vždy shodují s chováním bez predace (v kontrole). V prostředí, kde se pravděpodobně vyskytovaly

kairomony, se některé typy chování projevily jako ustálené, jiné v experimentech nebyly zaznamenány. Důvodů pro tuto neshodu je pravděpodobně více- dosud neznámé interakce mezi predátorem a kořistí, více nejednotných podnětů způsobených kairomony nebo zátěž čolků způsobená manipulací při pokusech.

V experimentech, kde docházelo ke kontaktu čolka a okounů se doba reakce prodlužovala s rostoucím počtem okounů, konečná fáze chování (lov; viz. Metodika) neproběhla u některých jedinců vůbec nebo přesahovala kontrolou stanovenou dobu experimentu. U samic byly tyto pomalejší reakce častější než u samců. Vyhledávání potravy bylo rozdílné u pohlaví, avšak jedince neodradilo od konzumace riziko predace, i když se tato fáze chování prodloužila. Konzumace byla v olfaktoricko vizuálním kontaktu menší, toto je pravděpodobně výsledkem použití vizuální orientace zejména při získávání kořisti, zatímco při detekci predátora hraje významnější roli čich spolu se zrakem. Samci konzumovali více potravy než samice, avšak počet zkonsumované potravy měl snižující se tendenci u obou pohlaví se vzrůstajícím počtem přítomných predátorů. Důvodem pro tento výsledek je, že samci jsou v době rozmnožování více aktivní než samice a vystavují se většímu riziku predace, tudíž mohou být odolnější vůči působením predátorů (Rajchard 2006).

Mezidruhová komunikace probíhá prostřednictvím chemických signálů (Sharbati a Osculati 2006) a možnost reagovat na přítomnost predace změnou morfologie nebo funkce představuje pro obojživelníky určitou evoluční výhodu (Ducey a Brodie 1983; Brodie 1977). Kairomony způsobují adaptivní změny u příjemce, v našem případě embrya žáby, ne však u producenta (Dicke a Sabelis 1988). Vejce jsou nakladena ve fázi raného embryonálního vývoje (tj. první nebo druhé dělení (Griffiths 1996)), a tak je možnost potomstva manipulovat rozhodnutím matky při ovipozici zanedbatelná (Crespi a Semeniuk 2004; Uller 2008). Recentní výzkumy poukázaly na možnost embryí ovlivnit čas líhnutí v přítomnosti predátora. Při kontaktu embryí skokana s predátorem a pravděpodobně přítomnými kairomony, embrya reagovala na přítomnost dravce dřívějším líhnutím, zvětšením ploutevního lemu i celého těla. Nízká rozdílnost mezi reakcemi na predátora a kairomony je pravděpodobně způsobena zkušenostmi pulců, respektive jejich rodičů, s přítomností predátora. Touto zkušeností vybavení pulci mají naprogramovanou dřívější dobu vylíhnutí, zvětšení ploutví i těla. Síla adaptivního mateřského efektu je v tomto případě zřejmá (Marshall a Uller 2007). Tímto opatřením snižují možnost setkání se s predátorem a zvyšuje schopnost plavání a tím i snižuje riziko ulovení (Anderson a Petranka 2003).

Čolci jsou vhodné jako modelové organismy z několika důvodů. V přirozeném prostředí se setkávají s predací okounem říčním (Hartel et al. 2007). Vizuální orientace představuje důležitý prvek při orientaci (Martin et al. 1974).

Skokan hnědý je vhodný jako modelový organismus z důvodu produkce velkého množství vajíček a schopnosti embryí reagovat na přítomnost nebo nepřítomnost predátora (Vermeij 1982). Samice klade snůšky o velikosti 2000 vajíček (Savage 1961), které často slouží jako potrava predátorům. Rozhodnutí samice kdy a kam naklást vejce (Binckley a Resetarits 2008), je ovlivněno vhodným místem, teplotou vody a také přítomností nebo absencí predátora. Období kladení vajec trvá obvykle několik týdnů. Podobně jako u jiných ektotermů je délka embryonálního vývoje výrazně ovlivněna teplotou. Teplota vody v místě naklazení (tj. těsně pod hladinou) se blíží preferovaným teplotám pro ovipozici a vyznačuje se relativně vysokou předpověditelností budoucích teplot (Dvořák a Gvoždík 2010).

5. ZÁVĚR

Tato studie prokázala výraznější hodnotu čichové a vizuální orientace v antipredačním chování, což má významný důsledek. Teorie uvádí, že čolci se orientují více zrakem a ostatní podněty nebo signály jsou méně zřetelné a vyhodnoceny jako méně významné (Martin et al. 1974). V našich experimentech pouze vizuální kontakt predátora s kořistí neměl významnější vliv na behaviorální reakci. Konzumace byla v olfaktoricko vizuálním kontaktu menší, toto je pravděpodobně výsledkem využití vizuální orientace zejména při získávání kořisti, zatímco při detekci predátora hraje významnější roli čich spolu se zrakem. Jiné reakce byly zaznamenány u samců i samic, samci jsou v tomto typu kontaktu zvýhodněni před samicemi, z hlediska reakce na možnou predaci a předvídatelnost chování. Jednotlivé fáze chování se prodlužovaly se vzrůstajícím počtem predátorů, samice byly opatrnější a měly tendenci nevystavovat se predátorovi, respektive predátorům. Konzumace u obou pohlaví klesala se zvyšujícím se počtem predátorů, u samic opět výrazněji než u samců.

Dalším výsledkem je prokázání adaptivnosti pulců na přítomnost predátora a i jeho kairomonů. Jedinci se líhli v kratší době, než je tomu obvyklé a jejich ploutve i délka těla vykazovaly změny. To znamená, že presence predátora povede vždy ke změnám v morfologii a tyto změny jsou považovány za adaptivní.

6. POUŽITÁ LITERATURA

Anderson A. R. a Petranka J. W. (2003): Odonate predator does not affect hatching time or morphology of embryos of two amphibians. - *Journal of Herpetology*, 37: 65-71.

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

Banks B. a Beebee T. J. C. (1988): Reproductive succes of natterjack toads (*Bufo calamita*) in two contrasting habitats. - *Journal of Animal Ecology*, 57: 475- 92.

Berven K. A. (1990): Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). - *Ecology*, 71: 1599-1608.

Bradshaw A. D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. - *Advances in Genetics*, 13: 115-155.

Brodie E. D. JR. (1977): Salamander antipredator postures. – *Copeia*, 3:523-535.

Burton T. M. a Likens G. E. (1975): Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard brook experimental forest, New Hampshire. - *Ecology*, 56: 1068-80.

Buskirk J. Van a Schmidt B. R. (1999): Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. - *Ecology*, 81: 3009-3028.

Crespi B. a Semeniuk C. (2004): Parent-offspring conflict in the evolution of vertebrate reproductive mode. - *American Naturalist*, 163: 635–653.

Dawkins R. a Krebs J. R. (1979): Arms races between and within species. - *Proceeding of the Royal Society London, London*, 205: 489-511.

Degani G., Goldenberg S. a Warburg M. R. (1980): Cannibalistic phenomena in *Salamandra salamandra* larvae in certain water bodies and under experimental conditions. - *Hydrobiologia*, 75: 123-128.

Denver R. J. (1997): Proximate mechanisms of phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. - *American Zoologist*, 37: 172-184.

Dicke M. a Sabelis M. W. (1988): Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? - *Functional Ecology*, 2: 131–139.

Dodd C. K. a Brodie Jr. E. D. (1976): Defensive mechanisms of neotropical salamanders with an experimental analysis of immobility and the effect of temperature on immobility. - *Herpetologica*, 32: 269-290.

Ducey P. K. a Brodie E. D. Jr. (1983): Salamanders respond selectively to contacts with snakes: Survival advantage of alternative antipredator strategies. - *Copeia*, 4: 1036-1041.

Dvořák J. a Gvoždík L. (2010): Adaptive accuracy of temperature oviposition preferences in newts. - *Evolutionary Ecology*, 24: 1115–1127.

Finger T. E. (1997): Evolution of taste and solitary chemoreceptor cell systems. - *Brain, Behavior and Evolution*, 50: 234–243.

Forester D. C. (1979): The adaptiveness of parental care in *Desmognathus ochrophaeus*. - *Copeia*, 1979:332- 41.

Gerell R. (1968): Food habits on the mink, *Mustela vison* in Sweden. - *Viltrevy*, 5: 119- 211.

Glandt D. (1983): Experimentelle untersuchungen zum Beute-Räuber-Verhältnis zwischen Stichlingen, *Gasterosteus aculeatus* und *Pungitius pungitius* (Teleostei), und Grassfroschlarven, *Rana temporaria* (Amphibia). - *Zoologischer Anzeiger*, 211:277-284.

Gotthard K. a Nylin S. (1995): Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life.- *Oikos*, 74: 3-17.

- Griffiths D. (1980): The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. - *Journal of Animal Ecology*, 49: 99-125.
- Griffiths D. (1981): Suboptimal foraging in the ant lion *Macroleon quinquemaculatus*. - *Journal of Animal Ecology*, 50: 697-702.
- Griffiths R. A. (1996): *Newts and Salamanders of Europe*. - Academic Press, London.
- Hartel T., Nemes S., Cogălniceanu D., Öllerer K., Schweiger O., Moga C.- I., Demeter L. (2007): The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. – *Hydrobiologia*, 583: 173-182.
- Hecnar S. J. a M'Closkey R. T. (1997): The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. - *Biological Conservation*, 79: 123- 131.
- Heinen J. T. (1994): Antipredator behavior of newly metamorphosed american toads (*Bufo americanus*), and mechanisms of hunting by eastern garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). - *Herpetologica*, 50: 2.
- Heinrich B. (1979): Foraging strategies of caterpillars. - *Oecologia*, 42: 325-337 .
- Henrikson B. I. (1990): Predation of amphibian eggs and tadpoles by common predators in acidified lakes. - *Holarctic Ecology*, 13: 201- 6.
- Herreid C. F. a Kinney S. (1966): Survival of Alaskan wood frog (*Rana sylvatica*) larvae. – *Ecology*, 47: 1039- 31.
- Hews D. K. (1988): Alarm responses in larval western toad, *Bufo boreas*: Release of larval chemicals by a natural predator and its effects on predator capture efficiency. - *Animal Behavior*, 36: 125- 33.
- Hinsche G. (1926): Vergleichende untersuchungen zum sogenannten unkenreflex. - *Biologisches Zentralblatt*, 46: 296-305.

- Hirai T. a Hidaka K. (2002): Anuran- dependent predation by giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae), in rice fields of Japan. - *Ecological Research*, 17: 655-61.
- Hobson E. S. (1974): Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. - *U. S. National. Marine Fisheries Service Bulletin*, 72: 915-1031.
- Holling C. S. (1966): The functional response of invertebrate predators to prey density. - *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 47 :3-86.
- Howard R. D. (1978): The evolution of mating strategies in bullfrogs (*Rana catesbeiana*). – *Evolution*, 32: 850-71.
- Chivers D. P., Kiesecker J. M., Marco A., DeVito J., Anderson M. T. a Blaustein A. R. (2001a): Predator-induced life history changes in amphibians: egg predation induces hatching. - *Oikos*, 92: 135-142.
- Chivers D. P., Wildy E. L., Kiesecker J. M. a Blaustein A. R. (2001b): Avoidance response of juvenile pacific treefrog to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. - *Journal of Chemical Ecology*, 27: 8.
- Jędrzejewski W. B., Jędrzejewska B. a Szymura A. (1989): Food niche overlaps in winter community of predator in the Białowieża Primeval Forrest, Poland. - *Acta Theriologica*, 34: 487- 96.
- Jordan F. a Arrington D. A. (2001): Weak trophic interactions between large predatory fishes and herpetofauna in the channelized Kissimmee River, Florida, USA. – *Wetland*, 21: 155- 59.
- Kabisch K. a Belter H. (1968): Das Verzehren von Amphibien und Reptilien durch Vögel. *Zoologisch Abhandlungen*. - *Museum Tierk, Dresden*, 29: 191- 227.
- Kiesecker J. M., Douglas P., Chivers D. P a Blaustein A. (1996): The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles. - *Animal Behavior*, 52: 1237-1245.
- Kruuk H. (1989): *The social badger*. - Oxford University Press, New York.

- Kurdíková V., Smolinský R. a Gvoždík L. (2011): Mothers matter too: benefits of temperature oviposition preferences in newts. - PloS One, 6: e23842.
- Kuzmin S. L. (1999a): The amphibians of the former Soviet Union, Sofia, Bulgaria. - Pensoft.
- Kuzmin S. L. (1999b): The problem of food competition in amphibians. - Herpetology Journal, 5: 252- 56.
- Kwet A. (1996): Zu den natürlichen Feinden des Laichs von Froschlurchen. - Salamandra, 32: 31-44.
- Levins R. (1968): Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Loose C. J., Von Elert E. a Dawidowicz P. (1993): Chemically-induced diel vertical migration in Daphnia: a new bioassay for kairomones exuded by fish. - Hydrobiologie, 126: 329-337.
- Macan T. T. (2008): The influence of predation on the composition of freshwater animal communities. - Biological Reviews, 52:45–70.
- Mandrillon A.- L. a Saglio P. (2007): Effects of embryonic exposure to conspecific chemical cues on hatching and larval traits in the common frog (*Rana temporaria*). - Chemoecology, 17: 169–175.
- Marshall D. J. a Uller T. (2007): When is a maternal effect adaptive? - Oikos, 116: 1957–1963.
- Martín J. a López P. (1990): Amphibian and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. - Smithsonian Herpetological Information Service, 82.
- Martin J. B., Witherspoon N. B. a Keenleyside M. H. A. (1974): Analysis of feeding behavior in the newt *Notophthalmus viridescens*. - Canadian Journal of Zoology, 52: 277-281.
- Martof B. (1956): Growth and development of the green frog, *Rana calamitans*, under natural conditions. - The American Midland Naturalist, 55: 101-117.

- Mattiacci L., Dicke M. a Posthumus M. A. (1994): Induction of parasitoid attracting synomone in Brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor. - *Journal of Chemical Ecology*, 20: 2229 – 2247.
- Melquist W. E. a Horncoker M. G. (1983): Ecology of river otters, *Lutra canadensis*, in west central Idaho., USA. - *Wildlife Monographia*, 83: 1- 60.
- Merilä J. a Sterner M. (2002): Medicinal leeches (*Hirudo medicinalis*) attacking and killing adult amphibians. - *Annales Zoologici Fennici*, 39: 343- 46.
- Moore R. D., Newton B. a Sih A. (1996): Delayed hatching as a response of streamside salamander eggs to chemical cues from predatory sunfish. - *Oikos*, 77: 331-335.
- Murray D. L, Roth J. D. a Wirsing A. J.(2004): Predation risk avoidance by terrestrial amphibians: the role of prey experience and vulnerability to native and exotic predators. – *Ethology*, 110: 635–647.
- Neil W. T. (1948): Spiders preying on reptiles and amphibians. – *Herpetologica*, 4: 158.
- Newman R. A. (1992): Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. - *BioScience*, 42: 671-678.
- Nordlund D. A., Jones R. L. a Lewis W. J. (1981): Semiochemicals: their role in pest control. – Wiley J., New York, USA, 306.
- Oriazola G. a Braña F. (2003): Response of predator-naive newt larvae to food and predator presence. - *Canadian Journal of Zoology*, 81: 1845–1850.
- Pough F. H. (1980): The advantages of ectothermy for tetrapods. - *American Naturalist*, 115: 92-112.
- R Development Core Team (2009): A Language and Environment for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- Rajchard J. (2006): Antipredator pheromones in amphibians: a review. – *Veterinarni Medicina*, 8: 409–413.

- Reading J. a Davies J. L. (1996): Predation by grass snakes (*Natrix natrix*) at a site in southern England. - *Journal of Zoology*, 239: 73- 82.
- Regnier F. E. (1971): Semiochemical- structure and function. - *Biology of Reproduction*, 4: 309–326.
- Richards S. J. a Bull C. M. (1990): Non- visual detection of anuran tadpoles by odonate larvae. - *Journal of Herpetology*, 24: 311- 13.
- Ringelberg J. a Van Gool E. (1998): Do bacteria, not fish, produce 'fish kairomone'? - *Journal of Plankton Research*, 20: 1847-1852.
- Rossman D. A., Ford N. B. a Siegel R. A. (1996): The garter snakes. Evolution and ecology. - Norman: University of Oklahoma Press, Oklahoma 161.
- Rowe C. L., Sadinski W. J. a Dunson W. A. (1994): Predation on larval and embryonic amphibians by acid- tolerant caddisfly larvae (*Ptilostomis postica*). - *Journal of Herpetology*, 8: 357- 64.
- Saint Girons H. (1980): Modification sélective du régime des vipères (Reptilia: Viperidae), lors de la croissance. - *Amphibia- Reptilia*, 1: 127- 36.
- Savage R. M. (1961): The ecology and life-history of common frog. - London: Sir Isaac Pitman and Sons, 153-176.
- Sharbati A. a Osculati F. (2006): Allelochemical communication in vertebrates: kairomones, allomones and synomones. - *Cells Tissues Organs*, 183: 206–219.
- Semlitsch R. D., Scott D. E. a Pechmann J. H. K. (1988): Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. - *Ecology*, 69: 184-192.
- Sih A., Englund G. a Wooster D. (1998): Emergent impacts of multiple predators on prey. - *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 350-55.
- Singer A. G. (1991): A chemistry of mammalian pheromones. - *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 39: 627–632.

- Smith M. (1969): The British amphibians and reptiles (4th edition). - Collins, London.
- Stearns S. C., de Jong G. a Newman R. (1991): The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. – Trends in Ecology and Evolution, 6: 122-126.
- Stewart M. M. a Woolbright L. L. (1996): Amphibians. In the food web of a tropical rainforest. - University of Chicago Press, Chicago.
- Strobbe F., McPeck M. A., De Block M. a Stoks R. (2011): Fish predation selects for reduced foraging activity. - Behavioral Ecology and Sociobiology, 65: 241–247.
- Szelistowski W. A. (1985): Unpalatability of the poison arrow frog *Dendrobates pumilio* to the ctenid spider *Cupiennius coccineus*. – Biotropica, 17: 345-346.
- Tollrian R. (1993): Neckteeth formation in *Daphnia pulex* as an example of continuous phenotypic plasticity: morphological effects of *Chaoborus* kairomone concentration and their quantification. - Journal of Plankton Research, 15: 1309-1318.
- Uller T. (2008): Developmental plasticity and the evolution of parental effects. - Trends in Ecology & Evolution, 23: 432–438.
- Väli Ü. (2012): Factors limiting reproductive performance and nestling sex ratio in the lesser spotted eagle *Aquila pomarina* at the northern limit of its range: the impact of weather and prey abundance. - Acta Ornithologica, 47: 157-168.
- Vasvari N. (1935/38): Die Ernährungsökologie des Acht und Rallenreihers. - Aquilla, 42: 592- 613.
- Vermeij G. J. (1982): Unsuccessful predation and evolution. - The American Naturalist, 120: 701-720.
- Vermeij G. J. (1978): Biogeography and adaptation: patterns of marine life. - Harvard University Press, Cambridge.
- Via S. (1993): Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment? - American Naturalist, 142: 352-365.

Voris H. K. a Bacon J. P. Jr. (1966): Differential predation on tadpoles. - *Copeia*, 1966: 594-598.

Wager V. A. (1986): *The frogs of South Africa*. Cape Town, South Africa: Purnella and Sons.

Warkentin K. M. (1995): Adaptive plasticity in hatching age: A response to predation risk trade-off. - *Proceeding of National. Academy of Science of USA*, 92: 507- 10.

Watson R. T., Mathis A. a Thompson R. (2004): Influence of physical stress, distress cues, and predator kairomones on the foraging behavior of Ozark zigzag salamanders, *Plethodon angusticlavius*. - *Behavioral Processes*, 65: 201–209.

Weissburg M. J., Ferner M. C., Pisut D. P. a Smee D. L. (2002): Ecological consequences of chemically mediated prey perception. - *Journal of Chemical Ecology*, 28: 10.

Wells K. D. (2007): *The ecology and behaviour of amphibian*. - The University of Chicago Press, Chicago.

Werner E. E. (1986): Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. - *American Naturalist*, 128: 319-341.

Werner E. E. a Gilliam, J. F. (1984): The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. - *Annual Revue of Ecology and Systematics*, 15: 393-425.

Wilbur H. M. (1980): Complex life cycles. - *Annual Revue of Ecology and Systematics*, 11: 67-93.

Wilbur H. M. a Fauth J. E. (1990): Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. - *American Naturalist*, 135: 176-204.

Winterbourn M. J. (1971): The life histories and trophic relationships of the Trichoptera of Marion Lake, British Columbia. - *Canadian Journal of Zoology*, 49: 623-635.

Wolf M., Van Doorn G. S., Leimar O. a Weissing F. J. (2007): Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. - *Nature*, 447: 581-584.

Wolk K. (1976): The Winter Food of the European Water-shrew. - Acta Theriologica, 21: 117-129.

Woltereck R. (1909): Weitere experimentelle Untersuchungen tiber Artverdnnderung, speziell uber das Wesen quantitativer Artunderscheide bei Daphniden. - Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschafts, 110-172.

7. PŘÍLOHY

Kurdíková V. & Rulík M. 2013: Behavioral and morphological plasticity as anti-predator mechanisms in Smooth newts and Common frogs. *Folia Zoologica submitted.*

FOLIA ZOOLOGICA

INTERNATIONAL JOURNAL OF VERTEBRATE ZOOLOGY

Behavioral and morphological plasticity as anti-predator mechanisms in Smooth newts and Common frogs

Journal:	<i>Folia Zoologica</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Kurdíková, Vendula; Palacky University in Olomouc, Ecology & Environmental Sciences
Keywords:	Amphibians
Topics:	Behaviour

SCHOLARONE™
Manuscripts

View

Title

***Behavioral and morphological plasticity as anti-predator
mechanisms in Smooth newts and Common frogs***

Authors:

Vendula KURDÍKOVÁ and Martin RULÍK

Address:

Department of Ecology & Environmental Sciences, Faculty of Science, University of Palacký Olomouc, Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc, Czech republic; e-mail: vendula.kurdikova@gmail.com

Abstract:

The mechanisms of behavioral predator- prey relationship is very important element in life- history of species. Pattern of behavior in particular situation has a major influence on prey's fitness, as well as on the predator's. Recent studies indicate that amphibians are capable change behavior and phenotypic plasticity in response to cues and presence to predator. However, information is scarce on the relative importance of predator and conspecifics cues in such a process. In particular, no attempt has been made to compare the effects of exposures to chemical cues indicative of a predation risk for eggs and adults, although both life stages can co-occur in natural habitats. In this context, common frog embryos (*Rana temporaria*) and smooth newts adults (*Lissotriton vulgaris*) were raised in presence of predator's kairomones and presence (*Perca fluviatilis*). Tadpoles and adults show to assess their respective influences on some hatching and behavior traits. While a significant speed-up in hatching time and morphological measure of body and fins were observed in the frog embryos exposed to chemical cues from predator. In adults of newts major reactions were observed to olfactory- visual contact with predator. The femals were more cautious than males. This life- history shifts notes to adaptive effects to predators risks.

Key words: Smooth newt, Common frog, perch, adaptive, hatching, predator- prey.

Introduction

It has been known for a long time that genotype expresses different phenotypes which are dependant on environment and this ability is inherited (Woltereck 1909). Plasticity as an attribute is expressed specifically for particular characteristic, especially in relation to certain enviromental influences or under genetic control and may be influenced by selection (Bradshaw 1965). Phenotypic plasticity can be described as a set of genotypes expressed by phenotypes across natural conditions (Stearns et al. 1991). The extent of adaptivity is rather a selection's by-product within the scope of different enviromental characteristics than the result of selection for plasticity itself (Via 1993). Evolutional plasticity must meet certain criteria: the enviroment must be heterogenous and the genotype of an organism must meet with more than one such criterion, its advantages must not outweigh any expenses for it, and there must exist genetic variability within the population (Bradshaw 1965; Levins 1968).

The largest plasticity in amphibians is in their larval period. Larvae of amphibians have an ability to respond to deteriorating conditions: shortage of water (Berven 1990; Semlitsch et al. 1988), lack of food or predation (Wilbur 1980). In situation when contact occurred between the larvae and the predator: in case of frogs, the larvae hatched earlier and changed its body size (Wilbur & Fauth 1990) or in case of larval newts the increase in size of the head and the change of fins to a darker colour were found (Buskirk & Shmitd 1999). Mothers' contribution to offspring's traits is not only by shared genes but also by the influence of their phenotypes. These traits are influenced by the surrounding enviroment as well. For a long time maternal influences have been viewed as beneficial providing that they improve the performance and the chance of survival of a mother's offspring (Mousseau & Fox 1998). Many studies have demonstrated that ectothermic females oviposit in places with suitable thermal conditions for embryonic development (Kingsolver 1979; Shine & Harlow 1996 Mayhew 2001) which suggests an maternal effect of temperature in relation to oviposition preference-for females the temperatur is more important than the risk of predation (Marshall & Uller 2007; Kurdíková et al. 2011).

Amphibians are generally able to evaluate their habitat's safety – if the are more predators in a pond the abundance in species is lower than in the ponds with less or any

predators (Hecnar & M'Closkey 1997). It appears, in recent years, that there is an important influence of personality. Animal personality may have adaptive explanation: it is a compromise between current and future reproduction and can often have different character. Some individuals put more emphasis on their offsprings' fitness than others. These differences in the expected fitness can cause different behaviour in relation to the risk of predation. Individuals with higher future expectations should behave more aggressively towards predators than those who do not expect their future fitness to be great (Wolf et al. 2007). The clutch can response react to predator's presence-embryos are able to detect chemical cues or signals from damaged eggs (Mandrillon & Saglio 2007). Many amphibians are prey to predation because of their small size or slow movement. Their eggs are often victims to caddisfly larvae (Trichoptera) which is the most common predator (Winterbourn 1971). Another predators are leeches (*Macrobdeella*) (Howard 1978), flatworms (Kwet 1996) or spiders (Pisauridae) (Sih et al. 1998). Adults' predators, especially of newts, are perches (*Perca fluviatilis*) (Hartel et al. 2007), grass snakes (*Natrix natrix*) or eurasian water shrews (*Neomys fodiens*) (Kruuk 1989).

In ecosystem the degree of coordination is based on the exchange of chemical cues. This type of communication requires specific receptory mechanism which species can produce. Behavioural, physiological and metabolic changes in individuals occur after receiving this information (Apfelbach et al. 2005). One example of this are kairomones. The name "kairomones" is used between predator and prey, or between parasite and its host (Nordlund et a. 1981). Kairomones make adaptive changes in the receiver but not in the transmitter (Dicke & Sabelis 1988). Vertebrate's kairomones are steroids that have triterpenic property (Singer 1991). They are soluble in water and have low molecular weight-approximately 500 Da. They are stable in extreme temperatures as well as in wide range of pH, also they do not degrade in proteinase. When exposed to non-sterile conditions and to 37° C they disappear within 24 hours. Ongoing activity in sterile conditions confirm fast microbial degradation (Loose et al. 1993). Moreover, Ringelberg and Gool state that kairomons may be created by bacteria associated with fish (Ringelberg & Gool 1998).

Material and Methods

Smooth newt (*Lissotriton vulgaris* L., 1758) is medium-sized semiaquatic newt (total length up to 10 cm), extending over large parts of continental Europe. Newts from the central European populations breed from April to June (Dvořák & Gvoždík 2010). Larvae metamorphose during the summer, but they sometimes hibernate in winter and complete metamorphosis in next season. Adult newts feed on various invertebrates, mostly of zooplankton (Ranta & Nuutinen 1985). Larval food predominantly consists mainly of plankton (Bell 1975).

Common frog (*Rana temporaria* L., 1758) is a medium-sized frog. Females grow up to 10 cm, males up to 85 cm. It is distributed across continental Europe (Hudec et al. 2007). During reproduction it prefers water environment, and for the rest of the year it lives in variety of terrestrial habitats, especially forests (Hudec et al. 2007). The diet of tadpoles is algal biofilm, soft part of plants and later small water animals (Dungel & Řehák 2001).

Perch (*Perca fluviatilis* L., 1758) is a fish of medium to large size (25-50 cm), inhabiting all waters (Ebert 2005). It is a predator of newts (Hartel et al. 2007). In our study, population of perch commonly lives in pools which are used by newts for reproduction (Kurdíková & Rulík 2012, own observations), newts were captured from the same locality, close to Olomouc, Czech republic. Perches were captured from fish farm in Loštice. Frog eggs and daphnids (*Daphnia magna* Strauss, 1820) were captured from temporary ponds, close the previous locality.

We designed two experiments to determine behavior and morphological plasticity. For experimental purpose the newts were caught (mean snout to vent length 32-42 mm) (Ranta et al. 1986) in April and May 2012, males (n = 15) and females (n = 15) and perches (n = 9), respectively. Groups of newts were placed in four tanks (65x35x30 cm high) filled with 30 l of tap water. Each tank was equipped with water plants, *Vesicularia dubyana* and *Egeria densa*, and a piece of Styrofoam. Temperature was maintained by aircondition. Group of perches was divided into groups of four to five specimen in aquariums with a volume of 100 l. Frog's eggs were caught from the temporary pond and placed in 12 l plastic tanks. All tanks were placed indoors in a basement room which had identical photoperiod and similar temperature ($13.0 \pm 2.0^\circ \text{C}$) to their natural conditions.

Newts and perches were fed with live daphnids (*Daphnia magna*) and worms (Tubificidae) twice per week. After experiments, all individuals were released at the site of their capture.

Detection of behavior reaction to predator

Visual contact

Newts and perches (15-20cm) were left without food for three days before the experiments began. Aquarium (volume 65 l) was placed in room with sustained temperature, so that water temperature reached $13^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ (light regime 12:12). The cover (stone) was placed in aquarium and after 12 hours of water temperature randomly selected perches (average length 15 cm) were placed into tanks- one perch into tank number 1, three into tank number 2 and five into tank number 3; into each tank one newt was placed as well. In order to separating newts and perches apart, impermeable unperforated transparent barrier was placed to the middle of aquarium (Fig. 1.). Into the tank with the newt daphnids were added in excessive numbers, serving as a prey. For the next 6 hours, animals were left in tanks and continuously filmed on camera (digital camera dnt AR 3.6). After the six-hour interval was performed evaluation of behavior phasis (behavior phasis was evaluated as transition to another phasis in certain time; the behavior scale ad. Olfactory-visual contact). Later it was performed gastric lavage upon the newts. Fourth aquarium was used as a control as there were only newts and daphnids without predators.

Individuals aspects in the newt's behavior and the amount of consumed prey were used to determine their behavioral response to predator. The experiments were carried out separately for males and female. After each experiment the tanks and equipment were thoroughly cleansed (96 % ethanol and water) (Houck & Sessions 2006). Repetition was performed in 30-times.

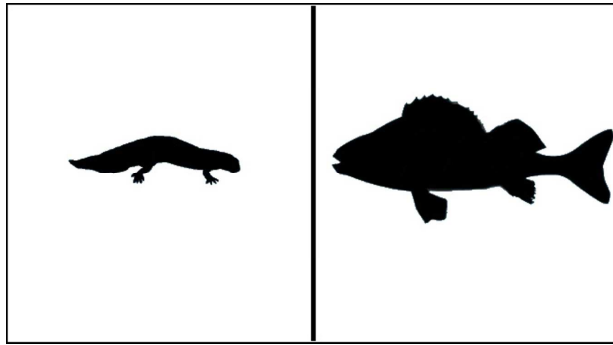


Figure 1. Schematic representation of the experimental tank with unperforated transparent barrier for testing the visual influence of presence predator to antipredator behavior. Author Kurdíková V.

Olfactory-visual contact

The experiment was carried out under the same conditions as above. The only difference was that a perforated barrier was used that allowed exchange of possible chemical cues (Fig. 2.).

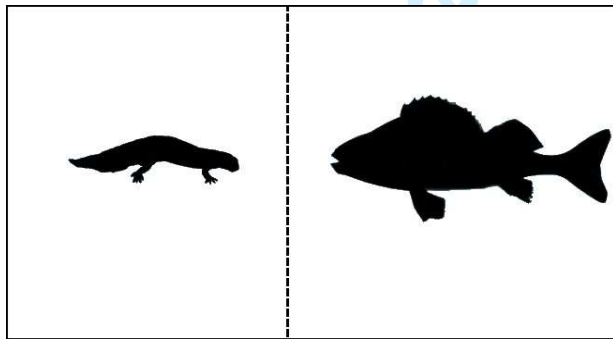


Figure 2. Schematic representation of the experimental tank with perforated transparent barrier for testing the influence of presence predator to antipredator behavior of newt. Author Kurdíková V.

Observation and measurement of the rate of consumption of the newts was performed before both experiments were carried out. The observation was made in aquariums with certain amount of daphnids and then newts' stomachs were flushed by water using a plastic syringe and the number of caught prey was counted (Rulík 1992). This part served as a control for behavior response to predators; this was developed into a scale based on newt hunting and the amount of consumed prey.

- Scale: 1. Waiting in cover
2. Careful movement
3. Normal movement
4. Active hunting

Measuring the degree of morphological plasticity in tadpoles

The degree of plasticity in tadpoles were studied in plastic 12 l tanks. Each tanks was filled with tap water up to 15 cm high. Tanks (n = 3) were placed in a room, where the air temperature was maintained so that the water temperature in aquariums reached $13^{\circ} \text{C} \pm 0.5^{\circ} \text{C}$ (light regime 12:12). After 12 hours of water temperation a clutch was placed into tanks along with a randomly selected perch. The tank was divided across by a perforated septum which allowed water passage (Fig. 3.). In the second aquarium a clutch was also placed and water was regularly replenished from the breeding aquarium with perches to serve as a source of its kairomones (Fig. 4.). The third tank was used as a control. The eggs were in first or second phasis of cell division. Number of hatched tadpoles were 459 individuals in all aquariums, because large number of samples there was not necessary to repeat of measurements.

After the last tadpole hatched the total lenght, length of dorsal and ventral fins was measured. Measured was done in graphic program Straight Lines. Tadpoles were anaesthetised with solution of 2-phenoxyethanol. Approximately 0,1-0,2 ml 2-phenoxyethanol was mixed in 100 ml water and the tadpoles were immersed until muscular relaxation was observed (30-40 minutes).

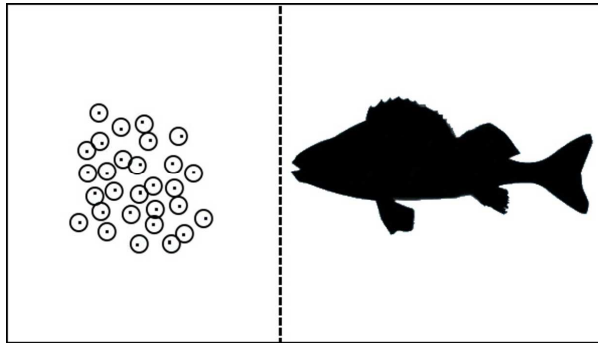


Figure 3. Schematic representation of the experimental tank with perforated transparent barrier for testing the influence of presence predator to morphological plasticity of embryos.

Author Kurdíková V.

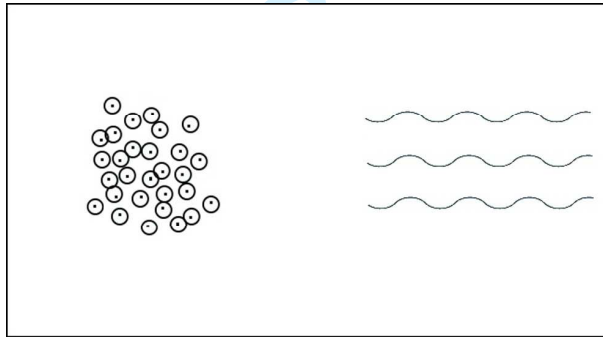


Figure 4. Schematic representation of the experimental tank without barrier for testing the influence of presence predator to morphological plasticity of embryos. Author Kurdíková V.

Statistical analysis

Data were analyzed by using various models according to the type of data and the design of a particular experiment. In case of antipredator behavior of newts, a general linear model with binomic and Poisson-distributed data was applied. Relevance of individual factors was evaluated by deviance analyses. In case of overdispersion „quasi-likelihood“ model was used.

Analyses of morphological plasticity of tadpoles was evaluated by covariance analysis. Size value was transformed by logarithm.

A significance level of $\alpha = 0.05$ was used for all statistical tests. All means are reported \pm one standard error. Analyses were performed using R statistical packages (R Development Core Team 2009).

Results

Predator –prey olfactory-visual contacts: newts

The newts reacted differently to the risk of predation than in control observation without predators. No influence of predators on the behavioral phases such as waiting in cover ($P = 0,14$), careful movement ($P = 0,23$) was proven, only on the phase normal movement the predators's influence was significant ($P = 0,006$; Fig. 5.). Sex separation wasn't proven in this type of contact ($P = 0,02$). Food consumption was higher than in olfactory-visual contact. In olfactory-visual contact the similarity of behavior compared to the control was detectably closer although the influence was not proven as significant-behavior in the careful movement phase was influenced by the presence of predators ($P = 0,02$). In this type of behavior females were more careful than the males, or more precisely the percentage of females whose reactions was longer was higher than the percentage of males ($P = 0,004$; Fig. 6.). Food consumption was influenced by sex-males were eating more ($P = 0,01$; Fig. 7.), with growing numbers of predators the food consumption subsided ($P = 0,04$; Fig. 8.). In general the olfactory-visual contact was detectably more significant, however the consumption was lower in olfactory-visual type than in the visual type (Fig. 9.).

Tadpoles

The influence of a presence of predators as well as kairomones was observed in freshly hatched tadpoles (Fig. 10.). In the former case a significant growth of 18 % ($P < 0,001$) in a dorsal fin, 17,8 % ($P < 0,001$) in abdominal fin, and 26 % ($P < 0,001$) in total body length occurred. In the latter case growth of 14 % ($P < 0,001$) in dorsal fin, 13,5 % ($P < 0,001$) in abdominal fin, and 22 % ($P < 0,001$) in total body length was observed. No significant change of morphology was proven between predators and kairomones. The incubation period was measured from the hatching of a last tadpole-in the case of control 25 days, then 19 days in the case of kairomones, and 18 days when the predator was present; i.e. the incubation period was shortened by 24% ($P < 0,001$) and 28% ($P < 0,001$) respectively in the later two cases.

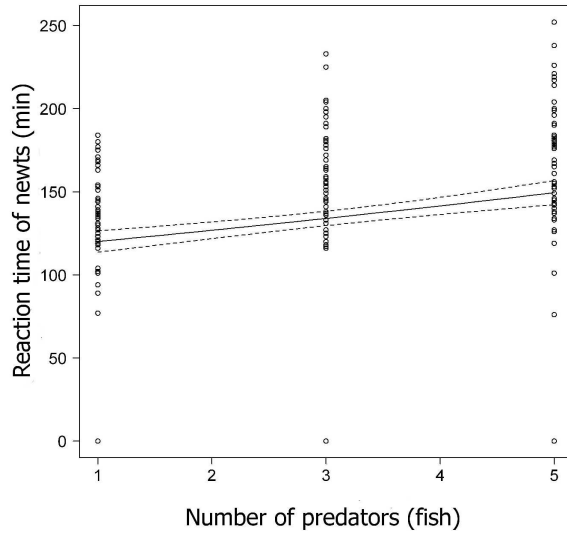


Fig. 5. Influence of number of predators (perch) on newts' reaction time, behaviour phase "careful movement".

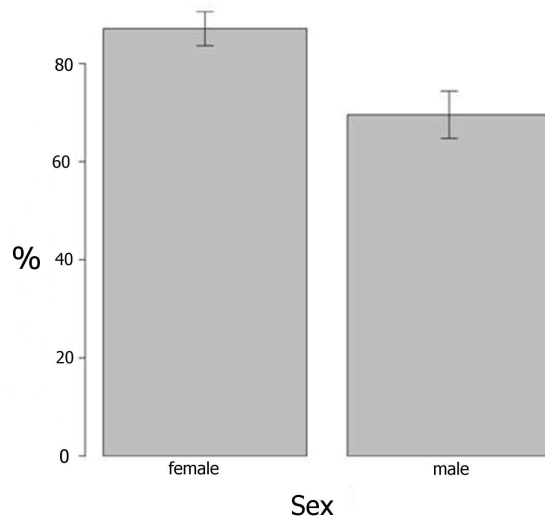


Fig. 6. Percentage of specimens during behaviour phase "careful movement", with regard to sex distribution during olfactory-visual contact with the predator (perch).

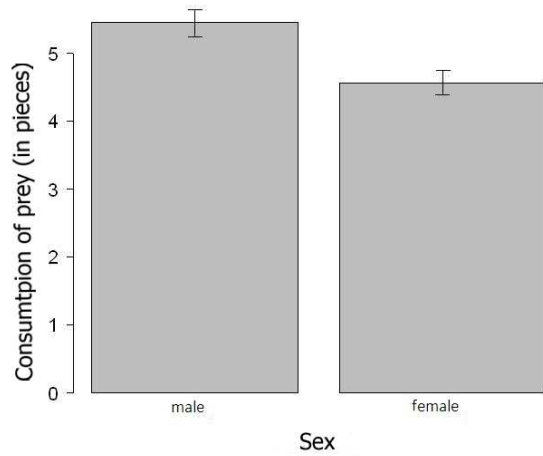


Fig. 7. Influence of sex on food consumption by newts (daphnids).

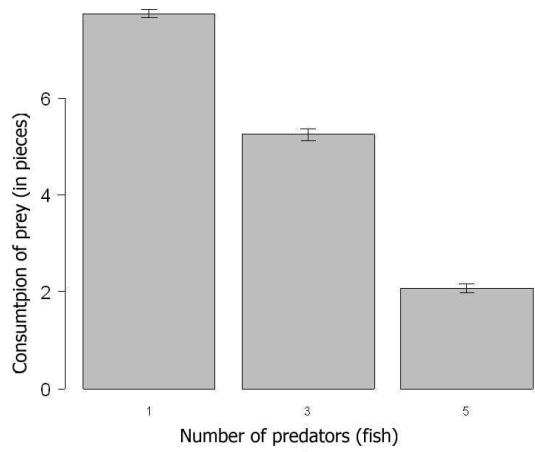


Fig. 8. Influence of rising number of predators on food consumption (daphnids).

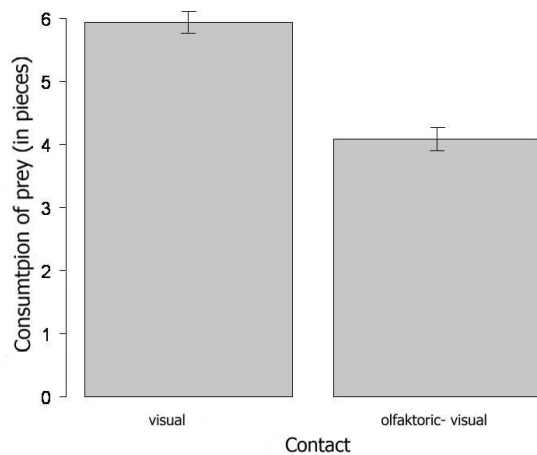


Fig. 9. Influence of types of contacts on food consumption (daphnids).

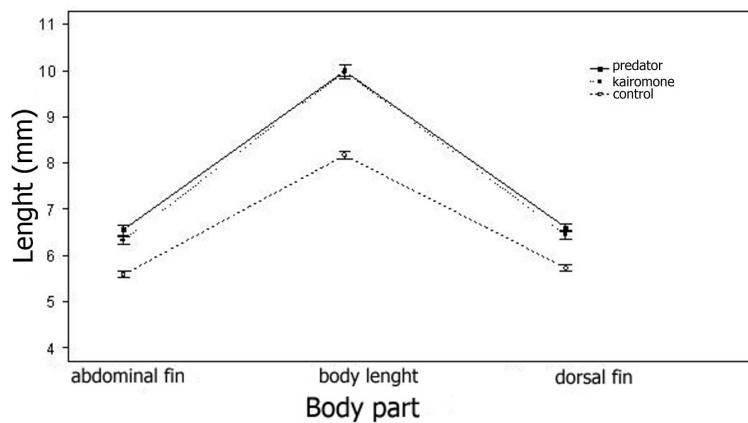


Fig. 10. Influence of kairomones and predator on tadpole's body size.

Discussion

Seeing that the amphibians go through various life phases during their lifetime, the trade-off among these phases is a very important element between the speed of growth and the mortality (Moore et al. 1996). Among the most important environmental reactions is the reaction to the risk of predation (Werner & Gilliam 1984; Werner 1986). The ability to detect possible risk and the presence of predation speeds up behavioral plasticity and the possibility

to predict their future fitness as well as their offspring's fitness (Marshall & Uller 2007). These behavioural adaptations are common to those species and populations which already encountered the predation variability and are, consequently, prepared for that risk (Chivers et al. 2011).

Our results showed that the newt's behavior reactions to the predator did not always match with the behavior without predation. In environment where kairomones were probably present certain types of behavior manifested themselves as fixed, another ones were not detected. There are many probable reasons for this difference – hitherto unknown interactions between predator and prey, more heterogeneous stimuli caused by kairomones or drain caused by manipulation during experiments.

The reaction time grew longer with the growing number of predators in experiments during which the newts were in contact with the perches, the ultimate phase of behavior (see Methods) in certain specimens did not occur at all or was above the specified time frame. Females manifested these slower reactions more often than males. Search for food was manifested differently in regard to sex but the risk of predation did not deter specimens from consumption although this behavior phase was prolonged. Consumption during olfactory-visual contact was lesser-this is probably caused by using visual orientation while feeding whereas the sight and the sense of smell are more important while detecting a predator. Males were eating more food than the females however the amount of consummated food grew smaller in both sexes in relation to growing number of predators. The reason for this is that the males are more active during breeding than the females and are more exposed to the risk of predation, therefore they can be more resilient to the influence of predators (Rajchard 2006).

Inter-species communication is realized by chemical signals (Sharbati & Osculati 2006) and the possibility to react to predation by changing morphology or function represents for amphibians certain evolutionary advantage (Ducey & Brodie 1991; Brodie 1977). Kairomones cause adaptive changes to the receiver (in our case, a frog embryo) but not to the producer (Dicke & Sabelis 1988). The eggs are laid during early embryonic development (first or second division) (Griffiths 1996)), and therefore the possibility for manipulation with the mother's decision during oviposition on a part of embryos is negligible (Crespi & Semeniuk 2004; Uller 2008). Recent research efforts pointed out on the possibility for the embryos to influence the hatching time in predator's presence. The frog's embryos during the contact with the predator and possible presence of kairomones reacted to its presence by earlier hatching,

elongation fins and the whole body. The low variance between reactions to predators and kairomones is probably caused by the tadpoles, and their parents respectively, experience with the predator. Tadpoles such endowed hatch earlier, their fins and bodies as well grow bigger. The presence of a adaptive maternal effect is, in this case, apparent (Marshall & Uller 2007). This arrangement lowers the possibility of an encounter with the predator and enhances the ability to swim, thus lowers the risk of being caught (Anderson & Petranka 2003).

For many reasons the newts are convenient as a model organisms-they encounter in their natural enviroment by perch (Hartel et al. 2007). Visual orietation represents a major element for orientation (Martin et al. 1974).

Common frog is a convenient model organism because of its ability to produce a large amount of eggs and also for the ability of its embryos to react to the presence or absence of predators (Vermeij 1982). Female lays clutch of about 2000 eggs (Savage 1961) which often serves as a predator's food supply. The decision where and when lay the eggs is influenced by the availability of a convenient spot, by water temperature and also by the presence or absence of predators. The period of laying eggs lasts usually for several weeks. Similar to other ektotermes the duration of embryonic developement is significantly influenced by water temperature. Water temperature in the laying spot (i.e. just below water surface) is nearing the preferable temperatures for oviposition and is distinguished by relatively high probability of future temperatures (Dvořák & Gvoždík 2010).

Acknowledgements

We thank J. Šipoš for help with statistical analyses.

Literature

- Anderson A. R. & Petranka J. W. 2003: Odonate predator does not affect hatching time or morphology of embryos of two amphibians. *J. Herpetol.* 37: 65-71.
- Apfelbach R., Blanchard C. D., Blanchard R. J., Hayes R. A. & McGregor I. S. 2005: The effects of predator odors in mammalian prey species: a review of field and laboratory studies. *Neurosci. Biobehav. R.* 29: 1123–1144.
- Bell G. 1975: The diet and dentition of Smooth newt larvae (*Triturus vulgaris*). *J. Zool.* 3: 411-424.
- Berven K. A. 1990: Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599-1608.
- Bradshaw A. D. 1965: Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- Brodie E. D. JR. 1977: Salamander antipredator postures. *Copeia* 3:523-535.
- Buskirk J. Van & Schmidt B. R. 1999: Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology* 81: 3009-3028.
- Chivers D. P., Wildy E. L., Kiesecker J. M. & Blaustein A. R. 2001: Avoidance response of juvenile pacific treefrog to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. *J. Chem. Ecol.* 27: 8.
- Crespi B. & Semeniuk C. 2004: Parent-offspring conflict in the evolution of vertebrate reproductive mode. *Am. Nat.* 163: 635–653.
- Dicke M. & Sabelis M. W. 1988: Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Funct. Ecol.* 2: 131–139.

- Ducey P. K. & Brodie E. D. Jr. 1983: Salamanders respond selectively to contacts with snakes: Survival advantage of alternative antipredator strategies. *Copeia* 4: 1036-1041.
- Dungel J. & Řehák Z. 2011: Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky [A field guide to fishes, amphibians and reptiles of the Czech and Slovak Republics]. *Academia, Praha*.
- Dvořák J. & Gvoždík L. 2010: Adaptive accuracy of temperature oviposition preferences in newts. *Evol. Ecol.* 24: 1115–1127.
- Ebert D. 2005: Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in Daphnia. *National Center for Biotechnology Information, US*.
- Griffiths R. A. 1996: Newts and Salamanders of Europe. *Academic Press, London*.
- Hartel T., Nemes S., Cogălniceanu D., Óllerer K., Schweiger O., Moga C.-I. & Demeter L. 2007: The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia* 583: 173–182.
- Hecnar S. J., M'Closkey R. T. 1997: The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biol. Conserv.* 79: 123-131.
- Houck A. & Sessions S. K. 2006: Could atrazine affect the immune system of the frog, *Rana pipiens*? *Bio One* 4: 107-112.
- Howard R. D. 1978: The evolution of mating strategies in bull- frogs (*Rana catesbeiana*). *Evolution* 32: 850-871.
- Hudec K., Kolibáč J., Laštůvka Z. & Peňáz M. 2007: Příroda České republiky. *Academia, Praha*.
- Kingsolver J. G. 1979: Thermal and hydric aspects of environmental heterogeneity in the pitcher plant mosquito. *Ecol. Monogr.* 49: 357–376.

Kruuk H. 1989: The social badger. *Oxford University Press, New York*.

Kurdíková V., Smolinský R. & Gvoždík L. 2001: Mothers matter too: benefits of temperature oviposition preferences in newts. *PLoS ONE* 6: e23842.

Kwet A. 1996: Zu den natürlichen Feinden des Laichs von Froschlurchen. *Salamandra* 32: 31-44.

Levins R. 1968: Evolution in changing environments. *Princeton University Press, New Jersey*.

Loose C. J., Elert Von E. & Dawidowicz P. 1993: Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: a new bioassay for kairomones exuded by fish. *Archiv für Hydrobiologie* 126: 329-337.

Mandrillon A. L. & Saglio P. 2007: Effects of embryonic exposure to conspecific chemical cues on hatching and larval traits in the common frog (*Rana temporaria*). *Chemoecology* 17: 169-175.

Marshall D. J. & Uller T. 2007: When is a maternal effect adaptive? *Oikos* 116: 1957-1963.

Martin J. B, Witherspoon N. B. & Keenleyside M. H. A (1974): Analysis of feeding behavior in the newt *Notophthalmus viridescens*. *Canadian Journal of Zoology* 2: 277-281.

Mayhew P. J. 2001: Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Tren. Ecol. & Evol.* 16: 165-167.

Moore R. D., Newton B. & Sih A. 1996: Delayed hatching as a response of streamside salamander eggs to chemical cues from predatory sunfish. *Oikos* 77: 331-335.

Mousseau T. A. & Fox C. W. 1998: Maternal effects as adaptations. *Oxford University Press New York*.

Nordlund D. A., Jones R. L. & Lewis W. J. 1981: Semiochemicals: their role in pest control. *J. Wiley, New York*.

R Development Core Team 2009: A Language and Environment for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.

Rajchard J. 2006: Antipredator pheromones in amphibians: a review. *Vet. Med-Czech* 8: 409–413.

Ranta E. & Nuutinen V. 1985: Foraging by the Smooth newt (*Triturus vulgaris*) on zooplankton: functional responses and diet choice. *Journal of American Ecology* 54: 275-293.

Ranta E., Mari S. & Nuutinen V. 1986: Orientation on Smooth newt (*Triturus vulgaris*) foraging on plankton. *Ann. Zool. Fenn.* 23: 281-287.

Ringelberg J. & Gool Van E. 1998: Do bacteria, not fish, produce 'fish kairomone'? *J. Plankton Res.* 20: 1847-1852.

Rulík M. 1992: Contribution to the knowledge of the diet of the newt, *Triturus alpestris*. *Folia Zool.* 42: 33-45.

Savage R. M. 1961: The ecology and life-history of common frog. *London: Sir Isaac Pitman and Sons* 153-176.

Semlitsch R. D., Scott D. E. & Pechmann J. H. K. 1988: Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambyostoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184-192.

Sharbati A. & Osculati F. 2006: Allelochemical communication in vertebrates: kairomones, allomones and synomones. *Cells Tissues Organs* 183: 206–219.

Shine R. & Harlow P. S. 1996: Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology* 77: 1808–1817.

- Sih A., Englund G. & Wooster D. 1998: Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13: 350-55.
- Singer A. G. (1991): A chemistry of mammalian pheromones. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 39: 627–632.
- Stearns S. C., de Jong G. & Newman R. 1991: The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 122-126.
- Straight Lines 2012. <http://ilovemedias.es/proyectos/straight-lines/>.
- Uller T. 2008: Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends Ecol. Evol.* 23: 432–438.
- Via S. 1993: Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment? *Am. Nat.* 142: 352-365.
- Werner E. E. 1986: Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319-341.
- Werner E. E. & Gilliam, J. F. 1984: The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Wilbur H. M. & Fauth J. E. 1990: Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. *Am. Nat.* 135: 176-204.
- Wilbur H. M. 1980: Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 67-93.
- Winterbourn M. J. 1971: The life histories and trophic relationships of the Trichoptera of Marion Lake, British Columbia. *Can. J. Zool.* 49: 623-635.
- Wolf M., Van Doorn G. S., Leimar O. & Weissing F. J. 2007: Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581-584.

Woltereck R. 1909: Weitere experimentelle Untersuchungen tiber Artverdnnderung, speziell uber das Wesen quantitativer Artunderscheide bei Daphniden. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschafts 1909: 110-172.*

For Peer Review