JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

BIOLOGICKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE

AGREGACE JAKO ANTIPREDAČNÍ STRATEGIE U PULCŮ ROPUCHY OBECNÉ (*BUFO BUFO*)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Tomáš Bodnár

2007

VEDOUCÍ PRÁCE: Mgr. Michal Berec, PhD.

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Biologická fakulta

Bakalářská diplomová práce

2007

Bodnár T. (2007): Agregace jako antipredační strategie u pulců ropuchy obecné (*Bufo bufo*). [Aggregations as an antipredator strategy in common toad tadpoles (*Bufo bufo*). Bc. thesis, in Czech] – 24 Pp., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:
Tadpoles of many anuran species use a huge number of behavioral modifications to avoid predators. Reduced activity in presence of predators is favorite strategy for common toad tadpoles (*Bufo bufo*). Responses against predator cues by tadpoles of *Bufo bufo* in the presence of another cue of larger tadpole aggregation were tested in this study. We observed that these tadpoles responded differently to predator chemical cues than tadpoles in a small group.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Biologickou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 9.5.2007 Tomáš Bodnár

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat svému školiteli Michalu Berecovi za trpělivost, cenné rady a poznatky během vzniku této práce, Simoně Polákové za pomoc při statistickém vyhodnocení dat, Pavle Kutílkové za poskytnutí výsledků ze své vlastní práce zároveň s důležitými postřehy k metodice experimentu, Tomáši Rusovi za pomoc při sběru živého materiálu a samozřejmě Ing. Rostislavu Zemkovi, kterému vděčím za možnost využití jeho laboratoře na Entomologickém ústavu AVČR.

Můj nemalý dík též patří mé rodině, přátelům a známým za morální podporu.

OBSAH:

1. Úvod 1

1.1. *Predátor a kořist* 1

1.2. *Život ve skupině (Agregační chování)* 2

1.3. *Risk Allocation Hypothesis* 4

1.4. *Cíle práce* 6

2. Metodika 7

2.1. *Studovaný taxon* 7

2.2. *Experimentální materiál* 7

2.3. *Uspořádání pokusu* 8

3. Výsledky 11

4. Diskuse 13

5. Použitá literatura 17

1. ÚVOD

Tato práce se zabývá vztahem mezi predátorem a jeho kořistí, kterou zde představují larvy obojživelníků. Úvodní podkapitola „Predátor a kořist“ uvádí do problematiky této interakce s kladením důrazu na obranu a antipredační strategie, které kořist využívá. Jednou z těchto strategií je i agregační chování, které je představováno v podkapitole následující. Třetí podkapitolu úvodní části tvoří zmínka a letmý náhled na „teorii rozložení rizika“ (risk allocation hypothesis), neboť podle ní byl inspirován i experiment této práce.

1.1 Predátor a kořist

Podobně jako v celé živočišné říši i u obojživelníků je predace chápána jako jeden z hlavních limitujících faktorů významně se podílejících na mortalitě a populační dynamice druhu (Woodward, 1983; Bradford, 1989). Nebezpečí predace pro obojživelníky začíná již ve stadiu vajíčka (Villa a kol., 1982) a pokračuje po celou dobu jejich larválního vývoje (Wassersug a Sperry, 1977; Arnold a Wassersug, 1978). Larvy obojživelníků (pulci) jsou poměrně velmi snadným cílem pro celou škálu predátorů z řad bezobratlých i obratlovců. Mezi časté obratlovčí predátory larev obojživelníků patří ryby, brodiví ptáci a drobní vodní savci, nejsou vzácné ani případy predace ze strany ostatních obojživelníků, z bezobratlých se nejčastěji jedná o larvy vodního hmyzu (Duelmann a Trueb, 1986).

Je známa celá řada studií publikujících, že jedinci kořisti dokáží rozlišovat mezi predátory a podle toho také svou antipredační odpověď uzpůsobují (McIntosh a Peckarsky, 1999; Eklöv a Werner, 2000; Teplitsky a kol., 2005). Tyto odpovědi se poté mohou projevovat jako morfologické a behaviorální adaptace.

Pulci se tak svou zranitelnost snaží snižovat pozměňováním svého fenotypu; například vznikem kryptického zbarvení (Caldwell, 1982), růstem do větší velikosti těla (Persson, 1988; Wilbur, 1988; Moore a Townsend, 1998), vlastní nechutností (Formanowicz a Brodie, 1982; Brodie a Formanowicz, 1987), vývinem kožních jedových žláz (Crossland, 1998) nebo nejrůznějšími modifikacemi ocasní ploutve, jako její zvýšená pigmentace upoutávající predátorovu pozornost od důležitějších částí těla (Van Buskirk a kol., 2003; McIntyre a kol., 2004), nebo efektivnějším uzpůsobením

svých proporcí pro lepší únik před predátorem (McIntyre a kol., 2004; Teplitsky a kol., 2005).

V rozvoji a využívaní adaptací behaviorálních nezůstávají larvy obojživelníků taktéž pozadu. Kořist často spoléhá na chemické podněty, které prozrazují přítomnost a aktivitu predátora (Dodson a kol., 1994; Kats a Dill, 1998). Některé z těchto alarmujících chemických látek, vyvolávajících u pulců v odpovědi jistou změnu v chování, mohou mít původ přímo v tělech pulců. Hews a Blaustein (1985) uvádí, že pulci *Bufo boreas* reagují na chemické extrakty uvolněné z poraněných tkání jedinců stejného druhu napadených predátorem výrazným zvýšením své aktivity a vyhnutím se místu obsahujícímu tuto rozptýlenou substanci. Oproti tomu jiné chemické podněty patrně pochází od samotných predátorů a právě tyto esence bývají důvodem častějšího pobytu pulců v úkrytech (Morin, 1986; Petranka a kol., 1987; Semlitsch a Gavasso, 1992) a pozměněním času krmení mimo dobu střetu s predátorem (Feminella a Hawkins, 1994; McIntyre a kol., 2004).

Míra pohybové aktivity se tak stává důležitým ukazatelem zranitelnosti pulců v prostředí sdíleném společně s predátory (Chovanec, 1992). Včasná reakce na podněty prozrazující přítomnost predátora vyvolává snížení aktivity u pulců mnoha druhů žab (Relyea 2001, Van Buskirk 2002). Takovýto mechanismus, při kterém se pulci stávají pro predátora méně viditelní (Feder, 1983; Azevedo-Ramos a kol., 1992) a který poměrně účinně snižuje riziko predace, je podpořen mnoha autory (Hews, 1988; Lima a Dill, 1990; Skelly, 1994). Dalšími hojně využívanými behaviorálními změnami v chování obojživelníků je změna načasování doby líhnutí a synchronizovaná metamorfóza (Skelly a Werner, 1990; Sih a Moor, 1993; Warkentin, 1995 a 2000; Chivers a kol., 2001) či shlukování se v agregace (Caldwell, 1989; Rödel a Linsenmair, 1997; viz také následující podkapitola).

1.2 Život ve skupině (Agregační chování)

Agregační chování u jedinců stejného druhu je široce rozšířeným fenoménem u mnoha organismů. Živočichové se shlukují do skupin po celý svůj život, či alespoň během jeho jistých údobí, následkem shromážděných zdrojů potravy (Hokit a Blaustein, 1997), extrémních klimatických podmínek (Beiswenger, 1977), výhodnější pozice k nalezení

sexuálního partnera (Ryan a kol., 1981) a ochrany před predátory (Hamilton, 1971; Bertram, 1978; Godin, 1986; Pitcher a Parrish, 1993).

Pulci mnoha druhů žab jsou rovněž známi svou tendencí sdružovat se během své ontogeneze dříve či později do větších počtů. Život v agregaci a to, jakým způsobem je agregace strukturována, jsou ovlivňovány jak abiotickými faktory, tak i biointerakcemi, jako je kompetice a predace (Wilbur, 1972; Morin, 1981; Woodward, 1983).

Jsou známé četné studie, jejichž zaměřením bylo popsat a klasifikovat hlavní rysy strukturalizace pulčích agregací, jež se dělo dle nejrůznějších kritérií (viz Bragg, 1965; Wassersug, 1973). Ke konečnému sjednocení a zjednodušení klasifikace agregačního chování v hejnu přispěl až Caldwell (1989), který stanovil tři základní typy chování pulců v hejnu (Type I.-III. Behavior). „Type I. Behavior“ byl přiřazen k pulcům, jenž utváří nejčastěji hejna v mělkých vodách či na dně nádrží, pohyb agregace je pomalý, „améboidní“ a ne vždy koordinovaný (rody *Bufo* a *Leptodactylus*). „Type II. Behavior" (rod *Xenopus*, některé druhy rodu *Phyllomedusa* a některé druhy z čeledi Microhylidae) je charakterizován dobře organizovaným a polarizovaným seskupením, zdržujícím se ve středním vodním sloupci, jeho pulci však nebývají jeden s druhým v kontaktu. „Type III. Behavior“ (někteří z Ranidae, Rhacophoridae, někteří z rodu *Hyla*) je podobný typu druhému, jen s rozdílem těsného fyzického kontaktu mezi pulci, jejich hejna je možné nalézt kdekoliv, ve středním vodním sloupci stejně jako při mělkých krajích či dně nádrží. Jedinci se kontinuálně pohybují ze stran do středu hejna, vytvářejíce krouživý pohyb.

Tato tendence shlukovat se v hejna bývá často interpretována jako mechanismus zvyšující účinnost včasného vyhnutí se predátoru nebo mechanismus zvyšující efektivitu vyhledávání potravy a krmení. Pohyb celé agregace dokáže rozrušit větší množství na dně usazeného substrátu, který je poté přístupnější pro filtraci (Bragg, 1965; Beiswenger, 1975). Výsledky jiného experimentu zase prokázaly, že pulci některých druhů se při vyhledávání potravy nesoustředí pouze na podněty od ní pocházející, které umožňují její lepší lokalizaci na větší vzdálenost, ale také spoléhají na „vzájemnou spolupráci“. Skupina do jisté míry funguje při vyhledávání potravy jako kooperativní jednotka s vyvinutými signály pro sdělení informací o dostupnosti a kvalitě potravy (Seely, 1995; Camazine a kol., 2001; Sontag, 2006).

Využití bezpečí ve větším seskupení slouží jako antipredační obrana u mnoha organismů tím, že agregace snižuje pravděpodobnost rizika predace u jednotlivých členů ve skupině (DeVito, 2003). Skupina je oproti jednotlivci daleko více efektivní

v časné detekci a vyhnutí se predátorovi (O'Hara, 1981). Podle antipredačních teorií mohou agregace snížit šanci predace u jedinců kořisti několika způsoby, při nichž záleží na tom, zdali seskupení jedinci působí jen jako neorganizované stádo či hejno, označení „selfish-herd strategy" (Hamitlon, 1971), nebo jako z větší či menší části kooperující jednotka (Milinsky, 1979). Tzv. „Dilution effect" je jedním ze způsobů snižujících míru predátorovy lovecké úspěšnosti (Foster a Treherne, 1981; Turner a Pitcher, 1986; Coster-Longman a kol., 2002). Jeho výsledkem je fakt, že v početnější skupině podstupuje jeden jedinec nižší riziko predace. „Confussion effect" poskytuje větší bezpečnost díky zvýšení počtu predátorových chyb během lovu u kořisti ve větším seskupení (Milinski, 1979; Landeau a Terborgh, 1986; Krakauer, 1995). „Traffalgar effect" snižuje riziko predace ve skupinách živočichů kořisti s kooperativním chováním, jako je náhlá změna v rychlosti pohybu, nebo náhlé rozprchnutí se celé agregace poté, co někteří z jejích členů detekují predátora (Treherne a Foster, 1981). Jednou ze záporných stránek využívání agregačního chování jako ochrany před predátorem je fakt, že větší skupiny jsou častěji vyhledávány a atakovány predátory nežli skupiny menší (Watt a Chapman, 1998; Spieler, 2005).

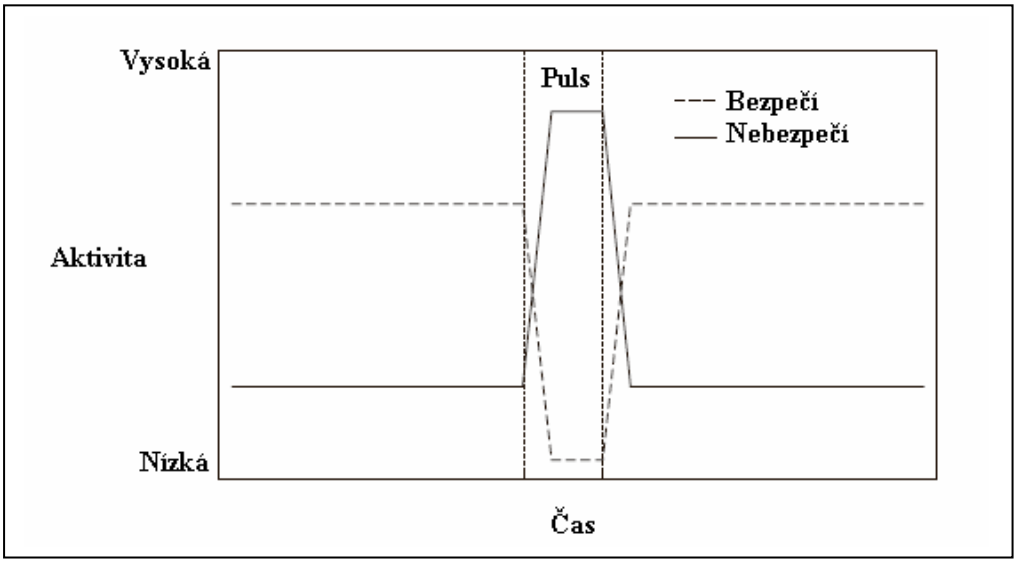
Pospolitý život ve skupině však přináší jedincům i další výhody. Může to být buď efektivnější termoregulace (Wassersug, 1973; O'Hara, 1981; Caldwell, 1989), ochrana před vysycháním (Heinen, 1993) nebo vylepšení inkluzivní fitness díky sdružování se s příbuznými jedinci (Hamilton, 1964; Ryan a kol., 1981).

1.3 Risk Allocation Hypothesis

Obrana založená především jen na vyhýbání se a skrývání predátorovi sice poskytuje četné výhody, avšak přináší s sebou také jistá negativa (Skelly a Werner, 1990). Většina živočichů musí vyvinout patřičnou pohybovou aktivitu, aby sehnali potravu. Avšak tento pohyb zvyšuje pravděpodobnost jejich konfliktu s predátorem. To vede k „trade-off" mezi růstem a rizikem predace (Sih, 1987). Každý proto může očekávat, že by živočichové v roli kořisti měli (nějakým způsobem) být schopni zvážit nadcházející situaci aktuálního rizika. Predátoři mají často heterogenní distribuci v čase i prostoru a predátorem indukované fenotypy vykazují zpravidla nižší fitness, obzvláště ve chvílích, kdy predátor přítomen není. Přírodní selekce by proto měla upřednostnit indukovatelné fenotypy před trvalými (Lima a Dill, 1990; Tollrian a Harvell, 1999).

Časově podmíněná změna v riziku predace je běžným a nevyhnutelným aspektem ve většině přirozených ekosystémů. Riziko může být sezónní (Werner, 1986; Lucas a kol., 1996), může se měnit během lunárního cyklu (Daly a kol., 1992; Kotler a kol., 1994), v údobí jednoho dne (Dodson, 1990; Fenn a Macdonald, 1995), nebo dokonce z minuty na minutu (Dill a Gillet, 1991; Sih, 1992). Proto není žádným překvapením, že živočichové jsou schopni podobné variace v riziku nebezpečí rozpoznat a vhodně zareagovat (Kats a Dill, 1998).

Tímto jevem se teoreticky zabývali Lima a Bednekoff (1999). Jejich teorie rozložení rizika (risk allocation hypothesis), jež předpovídá chování jedince jako odpověď na aktuální riziko predace, závisí na tom, zdali je jedinec vystaven pouze občasnému tlaku v jinak klidném prostředí, nebo naopak krátkým periodám bezpečí v prostředí obvykle nebezpečném. Kdyby byla kořist vystavena pouze krátkému a příležitostnému rytmu rizika, poté by během těchto údobí měla rapidně snížit svou aktivitu a míru shánění potravy (Obr.1). Během déle trvající doby bezpečí, které souvisí s větší aktivitou a maximalizací krmení, by kořist měla vykazovat střední míru aktivity ve schánění potravy. Naopak, kdyby byl jedinec kořisti vystaven pouze příležitostným pulsům bezpečí, poté během delší klidové periody by měl měl navodit maximální aktivitu spojenou s výrazným nárustem krmení. Během prodloužené doby nebezpečí, spojenou s minimálními energetickými nároky, by však kořist musela udržovat nízkou či střední aktivitu (převzato od Sih a McCarthy, 2002).



Obr. 1: Graf shrnující základní predikce teorie rozložení rizika, „risk allocation hypothesis“, podle Lima a Bednekoff (1999). Převzato od Sih a McCarthy (2002).

1.4 Cíle práce

Jak již bylo v úvodní části řečeno, larvy mnoha druhů obojživelníků reagují na predátorovu přítomnost snížením své aktivity. Zaměřením práce je testování a srovnání této antipredační reakce u pulců ropuchy obecné (*Bufo bufo*) během různě dlouhé doby expozice predátora (tj. během různých pulsů „bezpečí – nebezpečí“) ve dvou modelových variacích – v blízkosti malé skupinky a velké pulčí agregace. Experiment je inspirován výše popisovanou teorií rozložení rizika, vypracovanou Limou a Bednekoffem (1999).

Pravým cílem experimentu je odpověď na otázku, zdali pulci mohou pozměnit svou antipredační odpověď vůči podnětům prokazujícím přítonost predátora, cítí-li se být v blízkosti vlastního hejna. Hlavní hypotézou této práce je, že pulci ropuchy obecné, kteří se ve volné přírodě běžně shlukují v obrovitá hejna o stech až tisících jedinců, by v přítomnosti větší pulčí agregace měli vykazovati odlišnou antipredační odpověď (jinou míru aktivity), nežli pulci samostatní, či v malé skupince o několika jedincích.

Podstatou sledování aktivity pulce, coby projevu antipredačního chování, je jeho plavání z místa na místo. Za antipredační odpověď je považována převažující nehybnost a setrvávání na místě či výrazné snížení pohybové aktivity. Předpokládá se, že pulec reaguje na predátora na základě chemických signálů ve vodě (Marquis a kol., 2004).

2. METODIKA

2.1 Studovaný taxon

Ropucha obecná (*Bufo bufo*, Linnaeus 1758) patří do čeledi Bufonidae ze skupiny Neobatrachia.

Patří k nejrozšířenějším druhům žab v Evropě. Její ekologická přizpůsobivost jí dovoluje obývat nejrozličnější habitaty od nížin až po hory do 2000 m.n.m. Preferuje spíše mělké stojaté či mírně tekoucí vodní plochy s vodní vegetací, která jsou vhodná k reprodukci (Borkin a Veith, 1997).

K rozmnožování dochází na jaře (období konce března až května), v rámci reprodukce bývá druh *Bufo* označen jako explozivní (Wells, 1977), reprodukční období trvá asi jeden týden (Laurila, 2000).

Pulci po vylíhnutí z vajíček formují volně seskupovaná hejna v mělkých vodách nebo blízko dna nádrže, velmi vzácně ve středním vodním sloupci (Caldwell, 1989).

2.2 Experimentální materiál

Vybraní pulci ropuchy obecné (*Bufo bufo*) byli podrobeni experimentu zhruba jeden měsíc po svém odchytu ve volné přírodě. Pulci byli odchyceni v květnu roku 2006 v lesním rybníku poblíž obce Omlenice u Kaplice na Českokrumlovsku. Po provedení experimentu byla zvířata navrácena zpět do přírody.

Získaní pulci byli ihned po odchytu roztříděni dle své velikosti a dosažené vývojové fáze. Větší pulci a pulci v již pokročilejším vývojovém stadiu byli z pokusu vyčleněni, neboť by svou přítomností v hejnu mohli inhibovat růst menších jedinců (Steinwascher, 1978). V době konání experimentu byli všichni pulci ve vývojové fázi 32 podle Gosnera (1960).

Ze všech přirozených nepřátel larev obojživelníků, kteří obývají stejné vodní biotopy, představují larvy vážek a potápníků jedno z největších predačních nebezpečí (Caldwell a kol., 1980; Skelly a Werner, 1990). K tomuto pokusu byly použity larvy šídla modrého (*Aeschna cyanea*).

Pulci i larvy šídel byli po jeden měsíc od svého odchytu až po provedení pokusu chováni při světelném režimu 16 hod světla, 8 hod tmy a při teplotě 17°C. Odchycení pulci byli rozděleni do dvou menších skupin. Jedna skupina byla chována v nádržce s vodou bez

predátora, druhá s vodou obsahující nádobu s larvou šídla. Stěny této nádoby byly tvořeny pletivem, které umožňovalo proudění vody, ale bránilo přímému kontaktu šídla s pulci.

Obě skupiny pulců byly krmeny *ad libitum*. V průběhu pokusu byli pulci krmeni vždy až po měření, protože extrakt z potravy má opačný efekt než predátor – navodí u pulců běžných druhů žab mírný vzestup aktivity (plavání) (Petranka, 1989; Feminella a Hawkins, 1994).

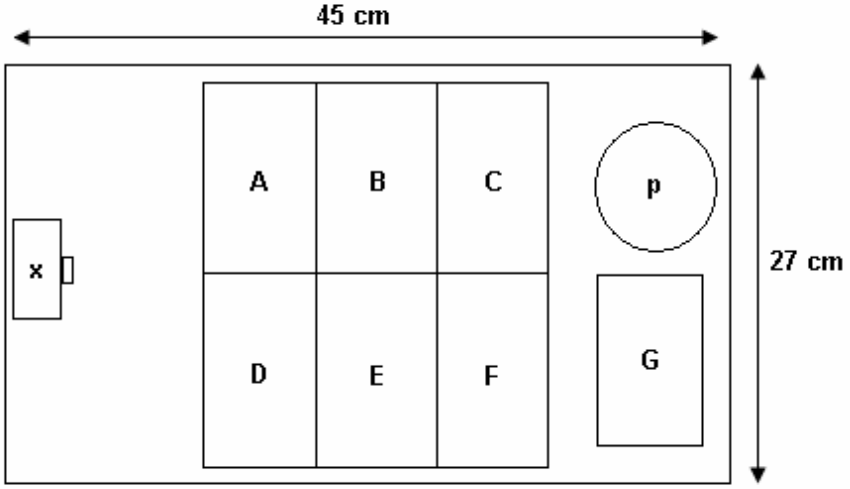
Larvy šídla byly krmeny zpočátku každé tři, později každé čtyři dny jedním pulcem ropuchy obecné.

Před pokusem byla teplota v chovu postupně zvyšována až na 23°C, což odpovídalo teplotě v místě konání pokusu.

2.3 Uspořádání pokusu

V pokusu byla použita čtyři akvária. Dvě z těchto akvárií byla pokusná, zbylá dvě deponační, ve kterých byli pulci chováni mimo dobu měření.

V obou pokusných akváriích bylo umístěno jedno čerpadlo (bez filtru) a na protilehlém konci nádobka se stěnami z pletiva. Ta byla v prvém akváriu s larvou šídla, ve druhém akváriu zůstala prázdná. Mezi čerpadlem a klecí bylo šest krabiček s neprůhlednými proděravěnými stěnami (označeny A-F). Během pokusu byl v každé krabičce umístěn vždy jeden pulec. Po dobu měření byla do každé z pokusných nádrží vedle nádobky se šídlem navíc přidána krabička, kde po dobu měření byla umístěna skupina o padesáti pulcích. I tyto krabičky měly neprůhledné proděravěné stěny, jež umožňovaly proudění vody (obr. 2).



Obr. 2: Rozvržení plochy pokusné nádrže (rok 2006):
A-F – krabičky pro pulce během měření, G – krabička pro 50 pulců,
p – klec s predátorem, x – čerpadlo
Pozn.: v sezonně 2005 nádrže neobsahovaly krabičku G

Deponační nádrže byly uspořádány obdobným způsobem. Jedinou změnou oproti pokusným nádržím byla absence pokusných krabiček k přechovávání pulců. Pulci měli po celé deponační nádrži volný pohyb. Všechna akvária byla naplněna vodou do výšky 4 cm.

Akvárium, ve kterém probíhal pokus, bylo vždy umístěno pod kamerou zavěšenou na stropě. Kamera byla napojena na počítač vybavený programem EthoVision (Noldus Information Technology, 1997; Noldus a kol., 2002).

Během samotného pokusu byli pulci v každé experimentální sezóně shodně rozděleni do čtyř skupin (tab.1). Skupina č.0 byla vždy chována bez predátora a stejně tak i v době měření v pokusné nádrži nebyla vystavena přítomnosti larvy šídla. Naopak skupina č.1 žila pod stálým predačním tlakem (tj. v deponačním i pokusném akvariu se pulci nacházeli neustále v přítomnosti larvy). Pulci ve skupině č.2 byli vystaveni impulsům nebezpečí (tj. byli chováni v nádrži bez predátora, ale v pokusu byli umístěni do akvária s predátorem), zatímco pulčí skupina č.3 byla vystavena impulsům „bezpečí“, když v deponační nádrži byli chováni spolu s larvou šídla a posléze během pokusu byli měřeni bez její přítomnosti.

Každá skupina byla vždy 1 hodinu před pokusem v dané nádrži aklimatizována a následně 1 hodinu měřena. Měření probíhalo po dobu 5 dní každé dopoledne ve dnech od 22.6. do 27.6. 2006. Uplavaná vzdálenost pulců byla měřena v decimetrech.

Tab. 1: Rozdělení pulců do pokusných skupin

SKUPINA	PREDÁTOR V DEPU	PREDÁTOR V POKUSU
0	NE	NE
1	ANO	ANO
2	NE	ANO
3	ANO	NE

Dosažené výsledky byly poté srovnávány s dodanými údaji jiné bakalařské diplomové práce, která rozpracovávala podobné téma (Kutílková, 2006). Jejím zaměřením bylo sledování antipredační odpovědi pulce (tj. omezení jeho aktivity v případě nebezpečí), který byl podroben stejnému experimentu, během kterého byli pulci *Bufo bufo* vystaveni různé expozici predátora-larvy šídla. Pulci použití v experimentu nebyli v době jeho průběhu v přítomnosti jiných jedinců svého druhu, kteří by prozrazovali blízkost většího hejna. Rovněž v čase mimo měření byli chováni v deponačních nádržích izolovaně v krabičkách ve velmi malém počtu. Vlastní experiment proběhl poslední týden v červnu v roce 2005.

Dodatkem k metodice bych rád vysvětlil ještě jednu poznámku pro lepší orientaci ve výsledcích. Jak již bylo řečeno, práce srovnává údaje pocházející ze dvou nezávisle provedených pokusů. V každém pokusu (každé sezoně) byly porovnávány čtyři pokusné skupiny, shodně označovány 0-3 (viz tab.1). Pro odlišení výsledků z obou sezon porovnávaných proti sobě, bude v dalším textu užito číslování jednotlivých skupin podle tabulky 2.

Tab. 2: Přehled rozdělení skupin, jakého bylo použito ve výsledcích

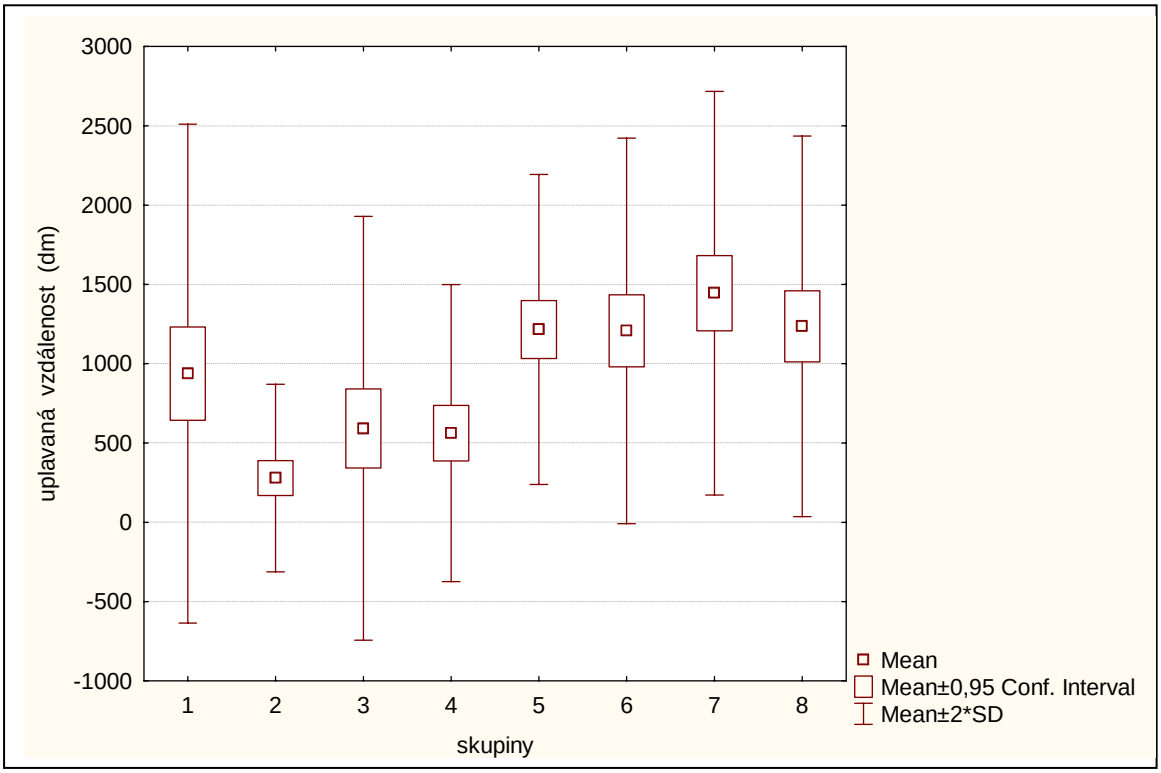
SKUPINA	**PREDÁTOR V DEPU**	**PREDÁTOR V POKUSU**	**(POKUSNÁ SKUPINA)**
sezóna 2005			
1	Ne	Ne	0
2	Ano	Ano	1
3	Ne	Ano	2
4	Ano	Ne	3
sezóna 2006			
5	Ne	Ne	0
6	Ano	Ano	1
7	Ne	Ano	2
8	Ano	Ne	3

3. VÝSLEDKY

Výsledky této práce byly srovnávány na třech různých úrovních.

Nejprve byly porovnány výsledky celkové aktivity (uplavané vzdálenosti) mezi pulci *Bufo bufo* u menší skupinky a u větší agregace. Ze získaných údajů je patrné, že pulci, kteří v pokusu byli ve stejné nádrži společně s 50 dalšími jedinci (ve větší agregaci, viz tab.3, obr.3: skupiny 5-8), prokázali větší pohybovou aktivitu nežli pulci z menší skupinky (obr.3: skupiny 1-4). Na základě výsledků provedeného statistického testu hierarchické ANOVY při 5% hladině významnosti (obr.3) byla zamítnuta nulová hypotéza, že se uplavaná dráha mezi jednotlivými skupinami pulců (srovnání málá skupinka vs. větší agregace) navzájem neliší ($F_{(DF=3)} = 4{,}60$; $p < 0{,}01$).

Druhé porovnávací kritérium bylo zaměřeno na rozdíly mezi jednotlivými pokusnými skupinami u pulců s větší agregací (obr.3: skupiny 5-8; skupiny 1-4 viz Kutílková 2006). Statistický test vyšel jako neprůkazný, pulčí aktivita zkoumaných skupin se tedy nelišila navzdory vystavení impulsům „bezpečí - nebezpečí“ během různé expozice predátora.

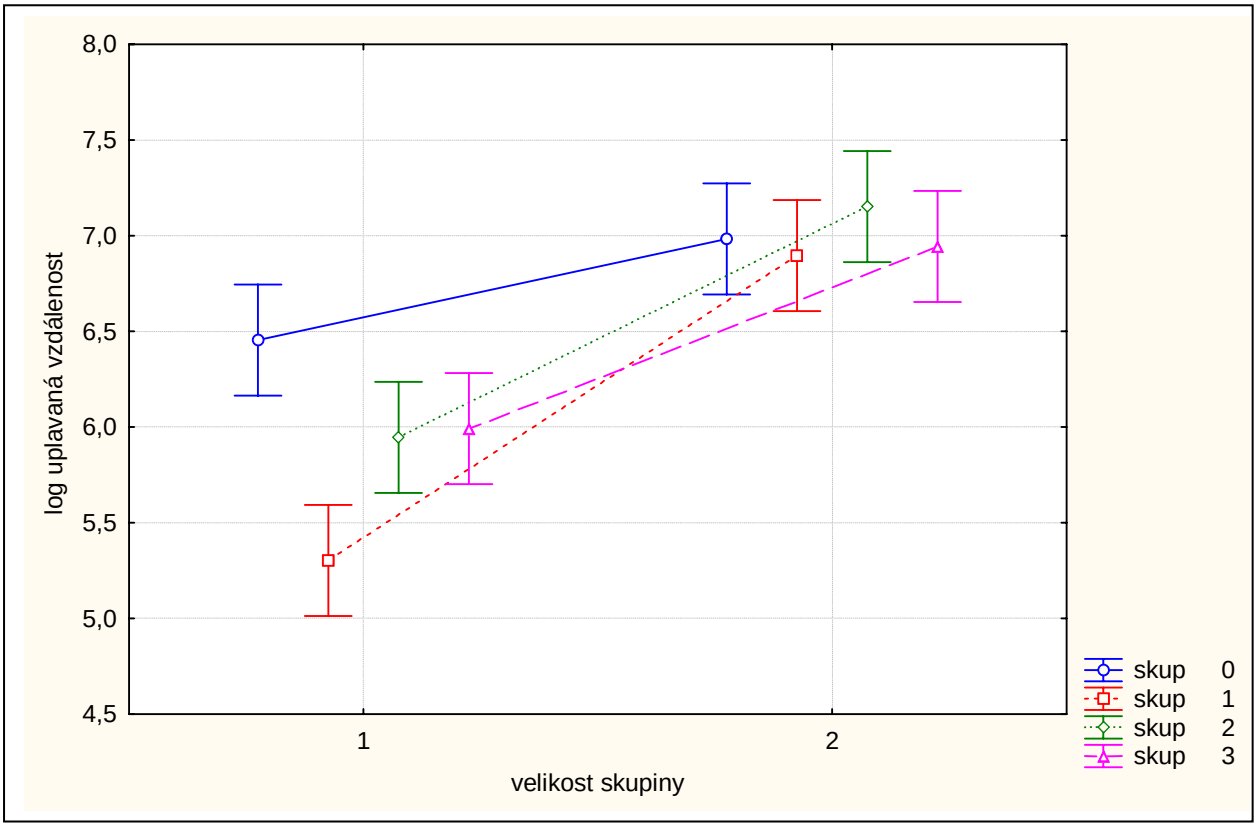


Obr. 3: Srovnání průměrů celkové uplavané vzdálenosti u jednotlivých skupin
Pozn.: Jednotlivé skupiny a jejich rozdělení viz tab. 2.

Tab. 3: Průměr celkové uplavané vzdálenosti u jednotlivých skupin

Skupina	uplavaná vzdálenost (dm)		Skupina	uplavaná vzdálenost (dm)	
sezona 2005	Průměr	S.D.	sezona 2006	Průměr	S.D.
skupina			skupina		
1	938	± 772	5	1216	± 486
2	279	± 291	6	1207	± 608
3	608	± 649	7	1445	± 636
4	562	± 460	8	1236	± 600

Třetím a zároveň posledním testem byla vzájemná porovnání mezi skupinami z obou pokusných sezón se stejnou expozicí predátora. Provedením Tukey-post hoc testu se zjistilo, že se od sebe statisticky významně liší malá skupinka pulců od větší pulčí agregace u pokusných skupin **a)** pulci vystaveni permanentní expozici predátora ($p < 0.01$), **b)** pulci vystaveni přítomnosti predátora během pokusu ($p < 0.01$) a **c)** pulci vystaveni impulsům bezpečí během pokusu ($p < 0.01$). Rozdíly v aktivitě u skupin, u kterých predátor nebyl přítomen v deponační nádrži ani během měření v pokusu, vyšly jako statisticky neprůkazné ($p = 0{,}180$). Tyto výsledky popisuje obrázek 4.



Obr. 4: Závislost aktivity pulců (jejich uplavané dráhy) na velikosti skupiny během různé expozice predátora (log průměr, ± 2*SD). Pozn.: Na ose X znázorňují indexy 1 a 2 srovnávané experimentální serie. Pro 1 – sezona 2005, pokus měřen s malou skupinou; pro 2 – sezona 2006, pokus měřen s velkou skupinou.

4. DISKUSE

Ze získaných výsledků vyplývá, že pulci ropuchy obecné v přítomnosti větší agregace reagovali změnou své aktivity na podněty střídajících se pulsů „bezpečí-nebezpečí“ mnohem méně, nežli pulci ropuchy v přítomnosti skupinky menší. Během čtyř pokusných uspořádání, tj. bez predátora, s kontinuální přítomností predátora a se střídavým režimem predátorovy přítomnosti a absence, nebyla u žádné experimentální skupiny (skupiny 5-8, viz tab.2) pulců, měřených spolu s větší agregací, prokázána signifikantní změna v chování, která by odpovídala teorii rozložení rizika (risk allocation hypothesis, Lima a Bednekoff, 1999). Pulci všech experimentálních skupin byli během měření v pokusu stejně aktivní nezávisle na přítomnosti či absenci predátora. Nebyl zaznamenán ani jakkoliv prokazatelný rozdíl mezi skupinami chovanými stále s a úplně bez predátora, jak to popisuje Kutílková (2006) ve svém experimentu provedeným s malou pulčí skupinou. Celkové porovnání výsledků pulčí pohybové aktivity mezi oběma pracemi, tedy porovnání odpovědi pulců na podněty predátora u velké a malé skupiny, nasvědčuje tomu, že u pulců během jejich vystavení predačnímu nebezpečí může hrát velikost agregace důležitou roli v následné reakci vyznačující se upravením míry vlastní aktivity.

Je též třeba uvésti, že studie Limy a Bednekoffa je poměrně mladá (1999) a je znám jen velmi malý počet autorů, kteří by na ni svými pracemi navázali.

Pulci ropuchy obecné, kteří byli použiti v experimentu této práce, v přítomnosti větší agregace prokazovali během měření zvýšenou pohybovou aktivitou. Nabízí se možné vysvětlení, podle kterého by takováto mobilní agregace měla především pulcům vylepšovat jejich potravní strategii a poskytovat více času na krmení. To by podporovala i studie Spielera a Linsenmaira (1999), kteří u druhu *Bufo maculatus* definovali podobnou strukturu v seskupení, charakteristickou svým střídáním fáze vyšší aktivity, která byla využívaná k hromadnému krmení, a fáze odpočinku.

Tomu sice částečně odporuje fakt, že díky zvýšené aktivitě a neúplné soustředěnosti během krmení reaguje jedinec kořisti mnohem pomaleji na případný útok predátora (Krause a Godin, 1996), který by však mohly vyrovnávat již zmiňované výhody větší agregace, především v časnější detekci predátora (Arnold a Wassersug, 1978; O’Hara, 1981) a „Confussion effectu“ (viz Úvod, Agregační chování).

Důležitou roli v rozpoznávání přítomnosti a lovecké motivace predátora hrají u obojživelníků chemické podněty (Kats a Dill, 1998; Petranka a kol., 1989; Marquis a kol., 2004). Stejnou důležitost však chemická signalizace zastává i v intraspecifické komunikaci a

tím umožňuje nastavit a řídit agregační či solitérní chování (viz Allen a kol., 1999). Olfaktorická komunikace je základním promotorem při budování sociální soudržnosti (Krebs a Dawkins, 1984) a díky ní může dojít k formování agregace u mnoha živočichů, obojživelníky nevyjímaje (Guillaume, 2000), jakožto i vnitroskupinové rozpoznávání ostatních členů (Dawley, 1984; Pfennig, 1990; Jaeger a kol., 1995).

Na základě přijmutí tohoto faktu je možné z výsledků této práce usoudit, že pro larvy některých druhů obojživelníků je formování agregací přirozeným a bezpečí-zajišťujícím způsobem, jak čelit predačnímu tlaku. Mnohé další experimenty, testující agregační chování sloužící jako účelný antipredační mechanismus, tuto domněnku podporují. Bragg (1965) a Black (1970) zjistili, že individuálně plovoucí pulci rodu *Scaphiopus* byli více často napadáni a loveni dravou larvou potápníka, nežli agregovaní jedinci stejného druhu. Stejného pozorování bylo docíleno i u jiných žabích druhů, jako *Hyla geographica* (Caldwell, 1989), *Phrynomantis microps* (Rödel a Linsenmair, 1997; Spieler, 2005) a rodu *Bufo* (Watt a kol., 1997). Četných pozorování zabývajících se podobnou tématikou se dostalo i dalším živočišným skupinám (např. Heinrich a Vogt, 1980; Foster a Treherne, 1981; Treherne a Foster, 1981).

Někteří autoři uvádí, že shlukování se a formování agregací probíhá u některých druhů až po objevení prvních známek (vizuálních či chemických) naznačujících predátorovu přítomnost (Rödel a Linsenmair, 1997) a po odeznění těchto signálů opětovně pospolité seskupení rozpouštějí (Spieler a Linsenmair, 1999). Tento zajímavý jev, založený na přechodném formování agregace, by mohl být chápán jako další mechanismus podporující teorii rozložení rizika, podobně jako omezování aktivity pulců.

Řada prací zabývajících se agregačním chováním coby antipredační strategií zmiňuje, že predátorem indukované hejnovité chování u pulců podporuje Hamiltonovu (1971) teorii „sobeckého stáda“ (selfish herd strategy), podle které jedinci připojením se ke skupině získávají antipredační výhodu především díky „dilution effectu“, ale celá skupina tím jako celek spíše ztrácí. Jedinec ve větší agregaci sice svoji šanci predace sníží, avšak čím větší seskupení je, tím snadněji a více častěji je vyhledávána a atakována predátory než skupiny menší (Siegfried a Underhill, 1975; Watt a Chapman, 1998). Spieler (2005) ve své studii poukazuje na to, že výhoda v lepší antipredační ochraně u *Phrynomantis microps*, jež je daná sdružením pulců v agregaci, není pouze výsledkem „dilution effectu“, ale může být částečně způsobena samotným potravním chováním predátorů. Lovecká strategie mnoha přirozených pulčích predátorů je klasifikována jako „číhací“, tzv. „sit-and-wait strategy“. Tito predátoři nehybně vyčkávají při dně a pohybují-li se, pak jen velmi zřídka a velmi pomalými pohyby

(strategie typická pro vážky a jiné dravé larvy vodního hmyzu). Průhlední pulci plovoucí při vodní hladině mohou být objeveni pouze na krátkou vzdálenost. Pravděpodobnost, že predátor dosáhne potřebné vzdálenosti pro možné zaútočení, závisí především na jeho pohyblivosti. Například, šance predátora pro nalezení dvou jedinců kořisti, kteří budou náhodně rozmístěni je mnohem větší, nežli vypátrání těch samých pulců, kteří utváří skupinku. Naopak pro více pohyblivého predátora se šance detekovat jednoho či dva náhodně rozmístěné pulce, popřípadě nahloučené ve skupině, zdá být skoro stejná.

Laboratorní pokus Wattové a kol. (1997) demonstruje, že pulčí jedinec *Bufo bufo* dává přednost solitérnímu způsobu života před agregačním v případě zvýšené šance setkání se s pohyblivějším, například rybím predátorem. Pozdější vývojová stadia bufonidů se však prezentují vyvinutím četných kožních jedových žláz, které je činí nechutnou a méně preferovanou kořistí zvláště pro pohyblivější predátory, především čolky a ryby (viz Glandt, 1984; Peterson a Blaustein, 1991).

Jsou známé i práce potvrzující, že jedinci kořisti dokáží rozlišovat mezi různými druhy predátorů a dle toho zvolí i „vhodnou“ antipredační odpověď (např. Van Buskirk, 2001). Teplitsky a kol. (2004) doplňuje, že v případě výskytu jedince kořisti v prostředí se dvěma a více různými predátory si pulčí kořist dokáže vyvinout právě tu fenotypovou odpověď, která by umožňovala eliminovat predační riziko nebezpečnějšího z obou predátorů.

V přirozeném prostředí pulci ropuchy obecné často obývají temporální vodní nádrže, kde povětšinou musí čelit predačnímu tlaku především ze strany „sit-and-wait“ predátora, nejčastěji larvám vodního hmyzu (Caldwell a kol., 1980; Skelly a Werner, 1990; Teplitsky a kol., 2004). Tato predátorova lovecká strategie poskytuje pulcům dodatečný podnět pro formování větších agregací (Spieler, 2005).

Závěrem práce lze tedy shrnout, že život v agregaci pulcům poskytuje významnou složku ochrany před predátorem. Pulci i v bezprostředním kontaktu s nebezpečím sází na bezpečnost hejna (potvrzení „selfish-herd strategy“).

Je však třeba připomenout, že při rozboru chování živočichů je třeba brát v úvahu samotnou dynamičnost přirozeného prostředí. Správný výklad zkoumaného jevu může znepřesnit a zkomplikovat opomenutí řady dalších faktorů, které v přírodě zastávají důležitou úlohu.

Behaviorální reakce pulců proto v laboratorním experimentu mohou být nadhodnocovány, nežli se prokazují v reálném světě. Tam do hry vstupují mnohé další organismy, jako jsou jedinci ostatních druhů, kteří svým působením v ekosystému zastávají klíčové role, v nichž

pro mnohé ostatní živočichy vystupují jako konkurenti, predátoři či parazité. Simulace či modelování podobných interakcí často ani nemohou býti v laboratoři reprodukovány.

Zajímavým doplňkovým experimentem pro tuto studii by zajisté bylo vyzkoušet, jak by probíhala přímá odpověď na podněty predátora, byl by pulcům umožněn jejich vzájemný kontakt. Bohužel, vybavení laboratoře, ve které měření probíhalo, takovéto uspořádání pokusu neumožňovalo, neboť stávající verze počítačového programu EthoVision by nebyla schopna odlišit a sledovat jednotlivé pulce.

5. POUŽITÁ LITERATURA

Alford, R.A. (1999): Ecology: resource use, competition, and predation. In: *Tadpoles.* McDiarmid R.W., Altig R., Eds. Chicago, University of Chicago Press. Pp. 240-280.

Allen, J.J., Bekoff, M., Crabtree, R.L. (1999): An observational study of coyote (*Canis latrans*) scent-marking and territoriality in Yellowstone National Park. *Ethology* 105: 289–302.

Arnold, S.J., Wassersug, R.J. (1978): Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes (*Thamnophis*): Social behavior as a possible defense. *Ecology* 59: 1014-1022.

Azevedo-Ramos, C., Van Sluys, M., Hero, J., Magnusson, W. E. (1992): Influence of tadpole movement on predation by odonate naiads. *Journal of Herpetology* 26: 335-338.

Beiswenger, R.E. (1975): Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus*. *Herpetologica* 31: 222-233.

Beiswenger, R.E. (1977): Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of *Bufo americanus*, in relation to light and temperature. *Ecology* 58: 98-108.

Bertram, B.C.R. (1978): Living in groups: Predators and prey. In: *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Krebs J.R., Davies N.B., Eds. Oxford: Blackwell Science Publishers. Pp. 64-96.

Black, J.H. (1970): A possible stimulus for the formation of some aggregations in tadpoles of *Scaphiopus bombifrons*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 38: 13-14.

Borkin, L.J., Veith, M. (1997): Common Toad (*Bufo bufo*). In: *Atlas of amphibians and reptiles in Europe.* Gasc J.P. et al., Eds. Paris, Museum National D'Histoire Naturelle, Pp.122-123.

Bradford, D.F.(1989): Allotropic distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: Implications of negative effect of fish introductions. *Copeia* 1989: 775-778.

Bragg, A.N. (1965): *Gnomes of the night: The spadefoot toads*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press.

Brodie, E.D. Jr., Formanowicz, D.R. Jr. (1987): Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica* 34: 302-306.

Caldwell, J.P. (1982): Disruptive selection: a tail color polymorphism in *Acris* tadpoles in response to differential predation. *Canadian Journal of Zoology* 60: 2818-2827.

Caldwell, J.P. (1989): Structure and behavior of *Hyla geographica* tadpole schools with comments on classification of group behavior in tadpoles. *Copeia* 1989: 938-948.

Caldwell, J.P., Thorp, J.H., Jervey, T.O. (1980): Predator-prey relationship among larval dragonflies, salamanders and frogs. *Oecologia* 46(3): 285-289.

Camazine, S., Deneubourg, J. L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G., Bonabeau, E. (2001): Self-organization in Biological Systems. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Chivers, D.P., Kiesecker, J.M., Marco, A., DeVito, J., Anderson, M.T., Blaustein, A.R. (2001): Predator-induced life-history changes in amphibians: egg predation induces hatching. *Oikos* 92: 135-142.

Chovanec, A. (1992): The influence of tadpole swimming behaviour on predation by dragonfly nymphs. *Amphibia-Reptilia* 13: 341-349.

Coster-Longman, C., Landi, M., Turillazzi, S. (2002): The role of passive defense (selfish herd and dilution effect) in the gregarious nesting of Liostenogaster wasps (Vespidae, Hymenoptera, Stenogastrinae). *Journal of Insect Behavior* 15: 331-350.

Crossland, M. (1998): Ontogenetic variation in toxicity of tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* to native Australian aquatic invertebrate predators. *Herpetologica* 54: 364-369.

Daly, M., Behrends, P.R., Wilson, M.I., Jacobs, L.F. (1992): Behavioural modulations of predation risk: moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent, *Dipodomys merriami*. *Animal Behaviour* 44: 1-9.

De Vito, J. (2003): Metamorphic synchrony and aggregation as antipredator responses in American toads. *Oikos* 103: 75-85.

Dill, L.M., Gillet, J.F. (1991): The economic logic of barnacle *Balanus glandula* (Darwin) hiding behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 153: 115-127.

Dodson, S.I. (1990): Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35: 1195-1200.

Dodson, S.I., Crowl, T.A., Peckarsky, B.L., Kats, L.B., Covich, A.P., Culp, J.M. (1994): Non-visual communication in freshwater benthos: an overview. *Journal of the North American Benthological Society* 13: 268-282.

Dawley, E.M. (1984): Recognition of individual, sex and species odours by salamanders of the *Plethodon glutinosus – P. jordani* complex. *Animal Behaviour* 32: 353-361.

Duellmann, W.E., Trueb, L. (1986): Ecology: Enemies and defense - Predators. In: *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press. Baltimore and London. Pp: 244-246.

Eklöv, P., Werner, E.E. (2005): Multiple predator effect on size-dependent behaviour and mortality of two species of anuran larvae. *Oikos* 88: 250-258.

Feder, M.E. (1983): Integrating the ecology and physiology of salamanders plethodontid salamanders. *Herpetologica* 39: 291-310.

Feminella, J.W., Hawkins, C.P. (1994): Tailed frog tadpoles differentially alter their feeding behavior in response to non-visual cues from four predators. *Journal of the North American Benthological-Society* 13: 310-320.

Fenn, M.G. P., Macdonald, D.W. (1995): Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats. *Journal of Mammalogy* 76: 130-136.

Formanowicz, D.R. Jr., Brodie, E.D. Jr. (1982): Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia* 1982: 91-97.

Foster, W.A., Treherne, J.E. (1981): Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marin insect. *Nature* 295: 466-467.

Glandt, D. (1984): Laboratory experiment on the prey-predator relationship between three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. (Teleostei), and common toad larvae, *Bufo bufo*. *Zoologischer Anzeiger* 213: 12-16.

Godin. J.-G.J. (1986): Risk of predation and foraging behaviour in shoaling banded killifish (*Fundulus djaplianus*). *Canadian Journal of Zoology* 64: 1675-1678.

Gosner, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.

Guillaume, O. (2000): Role of chemical communication and behavioural interactions among conspecifics in the choice of shelters by the cave-dwelling salamander *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae). *Canadian Journal of Zoology* 78: 167-173.

Hamilton, W.D. (1964): The genetical evolution of social behavior I., II. *Journal Theoretical Biology* 7: 1-52.

Hamilton, W.D. (1971): Geometry for the selfish herd. *Journal Theoretical Biology* 31: 295-311.

Heinen, J.T. (1993): Aggregation of newly metamorphosed Bufo americanus: tests of two hypotheses. *Canadian Journal of Zoology* 71: 334-338.

Heinrich, B., Vogt, F.D. (1980): Aggregation and foraging behaviour of whirligig beetles (Gyrinidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 7: 179-186.

Hews, D.K. (1988): Alarm response in larval western toads, *Bufo boreas*: Release of larval chemicals by a natural predator and its effect on predator capture efficiency. *Animal Behaviour* 36: 125-133.

Hews, D.K., Blaustein, A.R. (1985): An investigation of the alarm response in *Bufo boreas* and *Rana cascadae* tadpoles. *Behavioral and Neural Biology* 43: 47-57.

Hoff, K.S., Blaustein, A.R., McDiarmid, R.W., Altig, R. (1999): Behavior: Interactions and Their consequences. In: *Tadpoles*. McDiarmid R.W., Altig R., Eds. Chicago, University of Chicago Press. Pp. 215-239.

Hokit, D.G., Blaustein, A.R. (1997): The effects of kinship on interactions between tadpoles of *Rana cascadae*. *Ecology* 78: 1722-1735.

Jaeger, R.G., Wicknick, J.A., Griffis, M.R., Anthony, C.D. (1995): Socioecology of a terrestrial salamander: juveniles enter adult territories during stressful foraging periods. *Ecology* 76: 533–543.

Kats, L.B., Dill, L.M. (1998): The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by animals. *Ecoscience* 5: 361-394.

Kotler, B.P., Ayal, Y., Subach, A. (1994): Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia* 100: 391-396.

Krakauer, D.C. (1995): Groups of confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confussion effect. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 421-429.

Krause, J., Godin, J. G.-J. (1996): Influence of prey foraging posture on flight behavior and predation risk: predators take advantage of unwary prey. *Behavioral Ecology* 7: 264-271.

Krebs, J.R., Dawkins, R. (1984): Animal signals: mind reading and manipulation. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 2nd edition. Krebs J.R., Davies N.B., Eds. Oxford: Blackwell Science Publishers. Pp. 380-402.

Kutílková, P. (2006): Vliv predátora na pohybovou aktivitu larev ropuchy obecné (*Bufo bufo*). Unpubl. Bc. Thesis, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice.

Landeau, L., Terborgh, J. (1986): Oddity and "confussion effect" in predation. *Animal Behaviour* 34: 1372-1380.

Laurila, A. (2000): Competitive ability and the coexistence of anuran larvae in freshwater rock-pools. *Freshwater Biology* 43: 161-174.

Lima, S.L., Bednekoff, P.A. (1999): Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649–659.

Lima, S.L., Dill, L.M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.

Lucas, J.R., Howard, R.D., Palmer, J.G. (1996): Callers and satellites: chorus behaviour in anurans as a stochastic dynamic game. *Animal Behaviour* 51: 501-518.

Marquis, O., Saglio, P., Neveu, A. (2004): Effects of predators and conspecific chemical cues on the swimming activity of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* tadpoles. *Archiv fűr Hydrobiologie* 160: 153-170.

McIntyre, P.B., Baldwin, S., Flecker, A.S. (2004): Effects of behavioral and morphological plasticity on risk of predation in Neotropical tadpole. *Oecologia* 141: 130-138.

McIntosh, A.R., Peckarsky, B.I. (1999): Criteria determining behavioural responses to multiple predators by a stream mayfly. *Oikos* 85: 554-564.

Milinsky, M. (1979): Can an experienced predator overcome the confusion of swarming prey more easily? *Animal Behaviour* 27: 1122-1126.

Moore, M.K., Townsend, V.R. Jr. (1998): The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in an aquatic predator-prey system. *Oikos* 81: 329-336.

Morin, P.J. (1981): Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science* 212: 1284-1286.

Morin, P.J. (1986): Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. *Ecology* 67: 713-720.

Noldus Information Technology (1997) – EthoVision: Video Tracking, Motion Analysis and Behavior Recognition system, version 1.9.

Noldus, L.P.J.J., Spink A.J., Tegelenbosch R.A.J. (2002): Computerized video tracking, movement analysis and behaviour recognition in insect. *Computers and Electronics in Agriculture* 35: 201-227.

O'Hara, R.K. (1981): Habitat selection behavior in three species of anuran larvae: Environmental cues, ontogeny, and adaptive significance. Dissertation, Oregon State University.

Persson, L. (1988): Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: *Size-structured populations: Ecology and evolution.* Ebenmann B., Persson L., Eds. Berlin: Springer-Verlag. Pp: 203-218.

Peterson, J.A., Blaustein, A.R. (1991): Unpalatability in anuran larvae as a defense against natural salamander predators. *Ethology, Ecology & Evolution* 3: 63-72.

Petranka, J.W. (1989): Response of toad tadpoles to conflicting chemical stimuli: predator avoidance versus optimal foraging. *Herpetologica* 45: 283-292.

Petranka, J.W., Just, J.J., Crawford, E.C., Kats, L.B., Sih, A. (1987): Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: Use of chemical cues to detect predator fish. *Animal Behavioural* 35: 420-425.

Pfennig, D.W. (1990): Kin recognition among spadefood toad tadpoles: a side effect of habitat selection? *Evolution* 44: 785-798.

Pitcher, T.J., Parrish, J.K. (1993): Function of shoaling behavior in teleosts. In: *Behavior of teleost fishes*. Chapman and Hall, T.J. Eds. Pitcher. Pp. 363-439.

Relyea, R.A. (2001): Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* 82: 523-540.

Rödel, M.O., Linsenmair, K.E. (1997): Predator induced swarms in the tadpoles of an African savannah frog, *Phrynomantis microps*. *Ethology* 103: 902-914.

Ryan, M.J., Tuttle, M.D., Taft, L.K. (1981): The cost and benefits of frog chorusing behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 273-278.

Seeley, T. (1995): The Wisdom of the Hive. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Semlitsch, R.D., Gavasso, S. (1992): Behavioural responses of *Bufo bufo* and *Bufo calamita* to chemical cues of vertebrate and invertebrate predators. *Ethology, Ecology & Evolution* 4: 165-173.

Siegfried, W.R., Underhill, L.G. (1975): Flocking as an anti-predator strategy in doves. *Animal Behaviour* 23: 504-508.

Sih, A. (1987): Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities.* Kerfoot W.C., Sih A., Eds. University Press of New England, Hanover. Pp: 203-224.

Sih, A. (1992): Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *American Naturalist* 139: 1052-1069.

Sih, A., McCarthy, T.M. (2002): Prey responses to pulses of risk and safety: testing the risk allocation hypothesis. *Animal Behaviour* 63: 437-443.

Sih, A., Moore, R.D. (1993): Delayed hatching of salamander eggs in response to enhanced larval predation risk. *American Naturalist* 142: 947-960.

Skelly, D.K. (1994): Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Animal Behaviour* 47: 465-468.

Skelly, D.K., Werner, E.E. (1990): Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology* 71(6): 2313-2322.

Sontag, Ch., Wilson, D.S., Wilcox, R.S. (2006): Social foraging in *Bufo americanus* tadpoles. *Animal Behaviour* 72: 1451-1456.

Spieler, M. (2005): Can aggregation behaviour of *Phrynomantis microps* tadpoles reduce predation risk? *Herpetological Journal* 15: 153-157.

Spieler, M., Linsenmair, K.E. (1999): Aggregation Behaviour of *Bufo maculatus* tadpoles as an antipredator mechanism. *Ethology* 105: 665-686.

Steinwascher, K. (1978b): Interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana catesbeiana. Ecology* 59: 1039-1046.

Teplitsky, C., Plenet, S., Joly, P. (2004): Hierarchal responses of tadpoles to multiple predators. *Ecology* 85: 2888-2894.

Teplitsky, C., Plenet, S., Léna, J.P, Mermet, N., Malet, E., Joly, P. (2005): Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defenses in an anuran tadpole. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 180-190.

Tollrian, R., Harwell, C.D. (1999): The ecology and evolution of inducible defense. Princeton University Press.

Treherne, J.E., Foster, W.A. (1981): Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar effect. *Animal Behaviour* 29: 911-917.

Turner, G.F., Pitcher, T.J. (1986): Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *The American Naturalist* 128: 228-240.

Van Buskirk, J. (2001): Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 482-489.

Van Buskirk, J. (2002): A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between dragonfly naiads and larval anurans. *American Naturalist* 160: 87-102.

Van Buskirk, J., Andrwald, P., Lupold, S., Reinhardt, L., Schuler, H. (2003): The lure effect, tadpole tail shape, and the target of dragonfly strikes. *Journal of Herpetology* 37: 420-424.

Villa, J., McDiarmid, R.W., Gallardo, J.M. (1982): Arthropod predators of Leptodactylid frog foam nests. *Brenesia* 19/20: 577-589.

Watt, P.J., Nottingham, S.F., Young, S. (1997): Toad tadpole aggregation behaviour: evidence for predator avoidance function. *Animal Behaviour* 54: 865-872.

Watt, P.J., Chapman, R. (1998): Whirligig beetle aggregations: what are the costs and the benefits? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 179-184.

Warkentin, K.M. (1995): Adaptive plasticity in hatching age: a response to predation risk trade-offs. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 92: 3507-3510.

Warkentin, K.M. (2000): Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. *Animal Behaviour* 60: 503–510.

Wassersug, R.J. (1973): Aspects of social behavior in anuran larvae. In: *Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems.* J.L. Vial. Columbia: University of Missouri Press. Pp.: 273-297.

Wassersug, R.J., Sperry, D.G. (1977): The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology* 58: 830-839.

Wells, K.D. (1977): The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693.

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

Wilbur, H.M. (1972): Competition, predation, and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community. *Ecology* 53: 3-21.

Wilbur, H.M. (1988): Interactions between growing predators and growing prey. In: *Size-structured populations; ecology and evolution.* Ebenmann B., Persson L., Eds. New York: Springer-Verlag. Pp. 157-172.

Woodward, B.D. (1983): Predator-prey interactions and breeding pond use of temporary-pond species in desert anuran community. *Ecology* 64: 1549-1555.