

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Ovlivňuje přítomnost predátora aktivitu pulců?
Srovnání reakce dvou druhů s odlišnou zkušeností s
predátorem

Magisterská diplomová práce

Bc. Tomáš Rus

Vedoucí práce: Mgr. Michal Berec, PhD.

2008

Rus T. (2008): Ovlivňuje přítomnost predátora aktivitu pulců?

Srovnání reakce dvou druhů s odlišnou zkušeností s predátorem [Is there any influence in the presence of a predator on tadpoles activity? A comparison of a reaction of two species with different predator experience. Master thesis, in Czech] - 31Pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Responses of tadpoles *Bombina variegata* (likely unexperienced with predator) to pulses of risk and safety were tested and compared with results of a bachelor thesis previously done on tadpoles *Bufo bufo* (species likely experienced with predator) to confirm the risk allocation hypothesis. Differences of overall activity of both species were not significant. Differences in activity between *Bufo bufo* and *Bombina variegata* tadpoles held in continual risk conditions were observed. Such behavior possibilities are discussed.

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

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, pouze s pomocí uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, dne 2008.

.....

Poděkování:

Za nesmírnou trpělivost, podporu, cenné rady a postřehy k tématu a skvělé vedení patří hlavní díky mému školiteli Michalu Berecovi.

Nemalé dík pak patří Ing. Rostislavu Zemkovi, který umožnil provedení mého experimentu v jeho laboratoři na Entomologickém ústavu AVČR; Pavle Kutílkové za poskytnutí výsledků z její práce a postřehů k problematice pokusu; Tomáši Bodnárovi, manželce Marii Rusové a otci Jaromíru Rusovi za pomoc při sběru biologického materiálu a za péči o něj v době mé indispozice; a celé mé rodině a přátelům za velikou podporu ve studiu a v pracovním úsilí.

OBSAH:

1. Úvod	5
2. Metodika	9
2.1. Materiál.....	9
2.2. Uspořádání pokusu.....	10
3. Výsledky	13
4. Diskuze	16
5. Literatura	25

1. Úvod

Nikoho asi nepřekvapí, že predace je považována za jeden z limitujících faktorů, ovlivňujících mortalitu a tím i populační dynamiku živočichů, neméně pak u živočichů, kteří během svého života vykazují složitější životní cykly jako například obojživelníci (např. Woodward, 1983; Duellman a Trueb, 1986). V dospělosti jsou tak vystaveni predátorům suchozemským, ale i vodním (převážně larvy bezobratlých a ryby) během období rozmnožování (např. Duellman a Trueb, 1986), avšak nejsilnější predační tlak vodních predátorů na obojživelníky je pravděpodobně v období jejich larválního stádia, od vylíhnutí až po metamorfózu, kdy se stávají více zranitelnými pro predátory suchozemské (Calef, 1973; Heyer a kol., 1975; Smith, 1983; Werner, 1986; Sih, 1987; Berven, 1990).

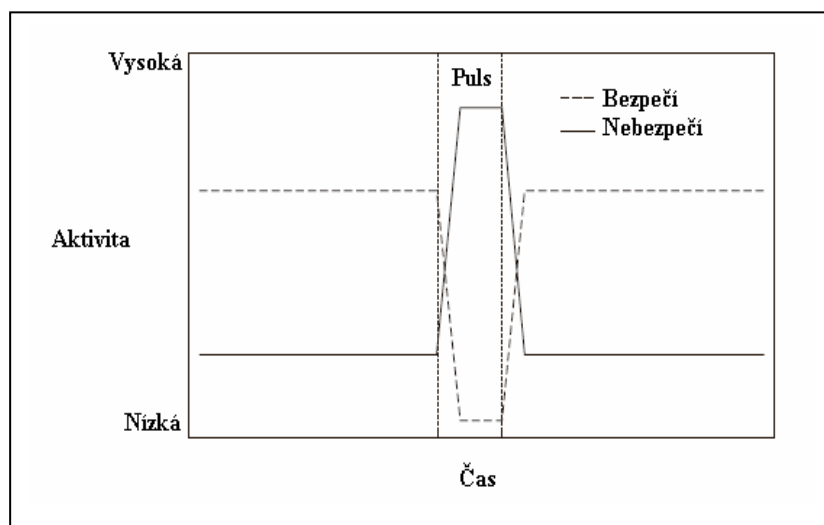
U některých druhů larev proto vznikly mechanismy, které mají napomáhat snížení predačního tlaku (přehled viz Alford, 1999), což mohou například být nechutnost a toxicita (Formanowicz a Brodie, 1982; Brodie a Formanowicz, 1987; Kats a kol., 1988; Crossland, 1998), rychlý růst (Travis, 1983; Travis a kol., 1985; Richards a Bull, 1990), modifikace ocasní ploutve (např. Teplitsky a kol. 2003), kryptické zbarvení (Caldwell, 1982; Caldwell, 1986), vyhledávání úkrytů (např. Petranka a kol., 1987; Rundio a Olson 2003), agregační chování (DeVito, 2003; Spieler, 2005). Velmi častým antipredačním mechanismem je pak upravení míry své aktivity, a to především jejím snížením, který může být spojen s vyhledáváním úkrytů či spoléháním na kryptické zbarvení (např. Woodward, 1983; Lawler, 1989; Skelly a Werner, 1990; Chovanec, 1992; Skelly, 1994; Petranka a Hayes, 1998). Odstartování takovýchto antipredačních mechanismů pak často bývá spojeno s chemickými signály značícími nebezpečí, které mohou být vylučovány buď predátorem samotným či zraněnou kořistí (např. Kats a Dill, 1998).

Snížení aktivity však vede ke snížení příjmu potravy a vede tak k jistému „trade – off“ (např. Sih, 1987), kdy jsou jedinci postaveni před existenční otázkou zda přijímat potravu (tedy i růst) a vystavit se tak

riziku predace, nebo být v bezpečí, ale hladovět (což i v nebezpečných situacích nelze nekonečně).

Předpokládá se, že 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).

Lima a Bednekoff (1999) ve své teorii rozložení rizika - risk allocation hypothesis - předpokládají, že živočichové dokáží odlišit extrémně a málo nebezpečné situace. Předpokládá různá chování jedinců (jako funkční odpověď na riziko predace) vyskytujících se v různých prostředích. Buď se jedná (1) o jedince, který je vystaven jen občasnému predačnímu tlaku v normálně klidném prostředí, nebo (2) jde o jedince, který se nachází v prostředí normálně nebezpečném, a je vystaven intervalům bezpečí. Ad 1 – jedinec žijící v klidném prostředí by měl vykazovat střední míru aktivity spojenou s maximalizací příjmu potravy, avšak během impulsu nebezpečí predace by měl prudce snížit svoji aktivitu. Ad 2 – jedinec žijící v prostředí nebezpečném by měl vykazovat nízkou až střední aktivitu pro příjem potravy k udržení minimálních energetických nároků, avšak prudce zvýšit svoji aktivitu během vystavení impulsu bezpečí (viz obr. 1).

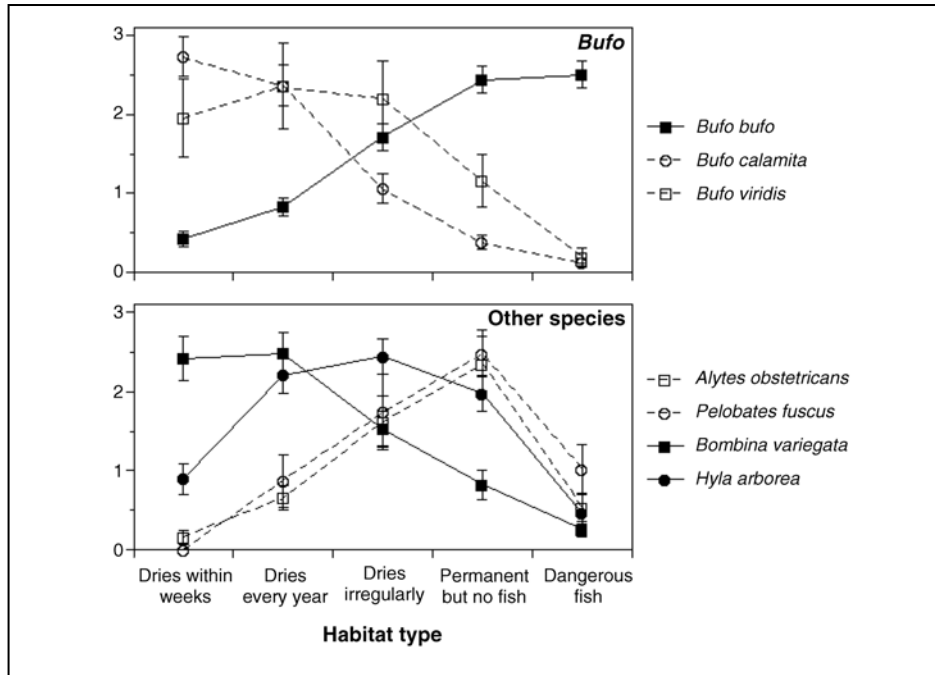


Obr. 1: Graf shrnující základní předpoklady „risk allocation hypothesis“ Lima a Bednekoff (1999). Převzato od Sih a McCarthy (2002).

Cílem mé práce, která je inspirována výše zmíněnou „risk allocation hypothesis“, je změřit pohybovou aktivitu pulců kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*) ve třech pokusných uspořádání 1) bez predátora, 2) s kontinuální přítomností predátora a 3) se střídavým režimem přítomnosti a nepřítomnosti predátora, kterým je larva šídla modrého (*Aeschna cyanea*) a výsledky porovnat s daty naměřenými Pavlou Kutílkovou (2006), která ve své bakalářské práci zkoumala pohybovou aktivitu pulců ropuchy obecné (*Bufo bufo*).

Ropucha obecná (*Bufo bufo*) představuje druh, který klade svá vejce převážně do permanentních vod, kde se během času nakumuluje široká škála vodních predátorů včetně ryb (např. Woodward 1983) a proto se zdá být v tomto případě zkušený, tj. že se během evoluce u něj vyskytly jisté antipredační mechanizmy (Duellman a Trueb, 1986; Van Buskirk, 2003; viz obr. 2).

Kladení vajec kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*) do kaluží a rychle vysychajících tůní (Barandun a Reyer, 1997a, b; Van Buskirk, 2003; viz obr. 2) se zdá být také jistým antipredačním chováním, které ale vykazují dospělí jedinci, nikoliv larvy, a proto pulce tohoto druhu můžeme považovat za evolučně nezkušený s predátorem v larválním období.



Obr. 2: Srovnání preferencí prostředí pro kladení vajec u vybraných druhů žab (zdroj Van Buskirk, 2003). Parametry prostředí (osa x, zleva) – vysychá během týdnů, vysychá každoročně, vysychá nepravidelně, permanentní bez ryb, permanentní s rybami.

2. Metodika

2.1 Materiál

V pokusu byli použiti pulci kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*), kteří byli odchyceni pomocí akvarijní sítě koncem května 2006 v kalužích jílovitého dna, naplněných srážkami. Nachází se poblíž obce Omlenice u Kaplice na Českokrumlovsku. V místě odchyty jsem nezpozoroval žádného potencionálního predátora. Získaní pulci byli ihned po odchyty roztríděni podle své velikosti a dosažené vývojové fáze. Pulci v již pokročilejším vývojovém stadiu byli z pokusu vyčleněni, neboť by svou přítomností v hejnu mohli inhibovat růst menších jedinců (Steinwascher, 1978). 148 pulců, kteří byli použiti v experimentu, byli na počátku pokusu ve vývojové fázi 25 (Gosner, 1960).

Ze všech přirozených nepřátel larev obojživelníků, kteří mohou obývat stejné vodní biotopy, představují larvy vážek jedno z největších predačních nebezpečí (Caldwell a kol., 1980; Skelly a Werner, 1990). K tomuto pokusu byly použity larvy šídla modrého (*Aeschna cyanea*; určeno podle Rozkošný a kol., 1980), které byly odchyceny v malém rybníčku „Na Bílé vodě“. Nachází se poblíž Harrachovy cesty severně od Harrachova a je určen pro rozmnožování obojživelníků.

Pulci i larvy šídla byli po jeden měsíc od svého odchyty 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 klec s larvou šídla. Stěny této klece 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 každé tři dny jedním pulcem kuňky žlutobřiché (*B. variegata*).

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

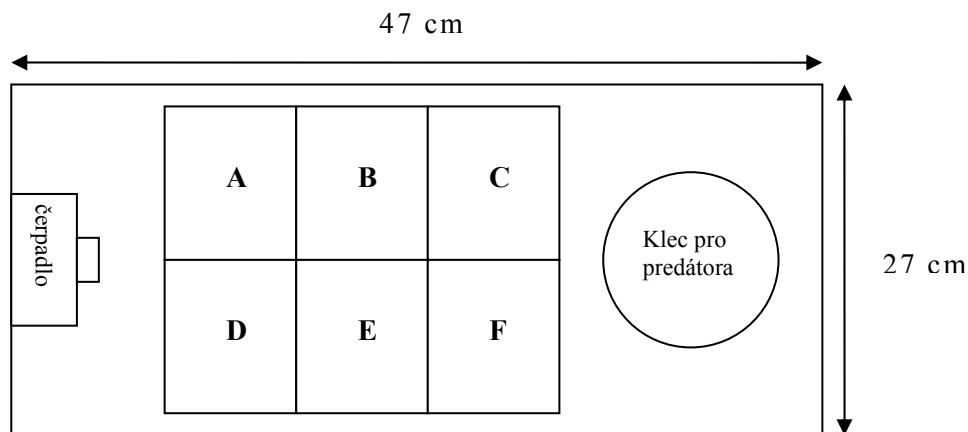
Pro porovnání byla použita data naměřená během bakalářské práce Pavly Kutílkové (2006), která se také zajímala o pohybovou aktivitu pulců, a podle které jsem opakoval stejné uspořádání pokusu až na to, že jejím zkoumaným taxonem byla ropucha obecná (*Bufo bufo*). Data jsem převzal z toho důvodu, protože se mi nepovedlo vychovat dostatečné množství pulců kuňky obecné (*Bombina bombina* – představující druh zkušební s predátorem) ve stejné vývojové fázi (tj. 25 podle Gosnera; viz výše). Pulci připraveni pro pokus uhynuli na plísňovou infekci dva dny před počátkem experimentu.

Přeživší a metamorfovaní jedinci byli navraceni zpět do přírody.

2.2 Uspořádání pokusu

V experimentu (P. Kutílkové i mém) byla použita dvě pokusná (viz obr. 3) a dvě deponační akvária.

V obou pokusných akváriích bylo umístěno jedno čerpadlo (bez filtru) a na protilehlém konci klec pro predátora. Ta byla v jednom akváriu s larvou šídla, ve druhém akváriu zůstala prázdná. Mezi čerpadlem a klecí bylo šest krabiček s neprůhlednými stěnami (označeny A-F), ve kterých byly děravé stěny umožňující proudění vody, která byla v akváriu napuštěna do výšky 4cm. Během pokusu byl v každé krabičce umístěn jeden pulec, protože počítačový program by jinak nebyl schopen jednotlivce od sebe rozlišit.



Obr. 3: Schéma pokusného akvária.

Deponační akvária byla podobná pokusným, avšak neobsahovala krabičky pro jednotlivé pulce, protože sloužila pro chov pulců mimo dobu měření, a proto mohli mít volný pohyb.

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

Během samotného pokusu (Kutílkové, 2006; i mém) byli pulci rozděleni do čtyř skupin (viz tab.1). Skupina, která byla chována v deponační nádrži, v níž nebyla vystavena přítomnosti larvy šídla a stejně tak i v pokusné nádrži po dobu měření nebyl přítomen predátor, byla označena SB (stálé bezpečí). Naopak skupina, která žila pod stálým predačním tlakem (tj. v deponačním i pokusném akváriu se pulci nacházeli neustále v přítomnosti larvy), byla označena SN (stálé nebezpečí). Skupina, kde pulci byli v pokusu vystaveni impulsům nebezpečí (tj. byli chováni v nádrži bez predátora, ale v pokusu byli umístěni do akvária s predátorem), byla označena IN, zatímco pulčí skupina označena IB 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 30 min před pokusem v daném akváriu aklimatizována a následně 30 min měřena. Měření probíhalo po dobu 5 dní každé dopoledne ve dnech od 3.7. do 7.7. 2006. Uplavaná vzdálenost pulců byla měřena v decimetrech.

zkoumaný druh	skupina	predátor v depu	predátor v pokusu
<i>B.b.</i> / <i>B.v.</i>	SB	ne	ne
<i>B.b.</i> / <i>B.v.</i>	SN	ano	ano
<i>B.b.</i> / <i>B.v.</i>	IN	ne	ano
<i>B.b.</i> / <i>B.v.</i>	IB	ano	ne

Tab. 1 – rozřídění jednotlivých skupin pulců: 1) Zkoumaný druh: *B.b.* - ropucha obecná (*Bufo bufo*); *B.v.* – kuňka žlutobřichá (*Bombina variegata*); 2) Skupina: **SB** – stálé bezpečí; **SN** – stálé nebezpečí; **IN** – impuls nebezpečí; **IB** – impuls bezpečí

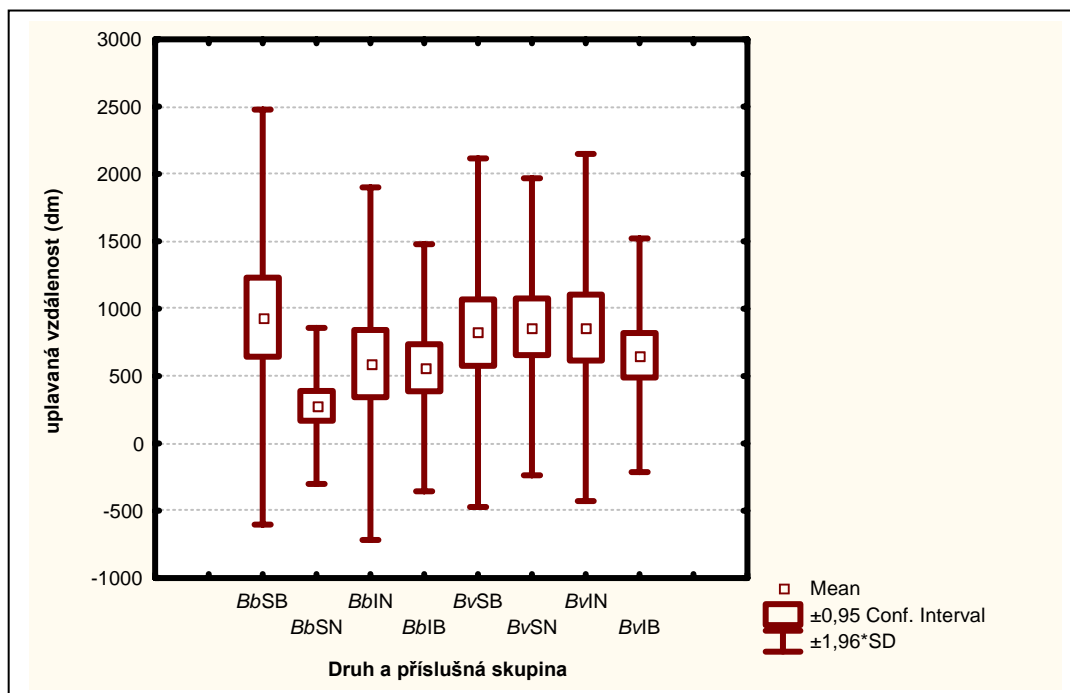
3. Výsledky

V programu Statistica (verze 6.1) byly porovnány údaje celkové aktivity (tedy uplavané vzdálenosti) ropuchy obecné (*Bufo bufo*) a kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*).

sezóna 2005		uplavaná vzdálenost (dm)		sezóna 2006		uplavaná vzdálenost (dm)	
druh	skupina	průměr	S. D.	druh	skupina	průměr	S. D.
<i>B. b.</i>	SB	938	± 786	<i>B. v.</i>	SB	822	± 660
<i>B. b.</i>	SN	279	± 296	<i>B. v.</i>	SN	866	± 563
<i>B. b.</i>	IN	593	± 668	<i>B. v.</i>	IN	860	± 657
<i>B. b.</i>	IB	562	± 468	<i>B. v.</i>	IB	655	± 443

Tab. 2: srovnání průměrů celkové uplavané vzdálenosti u druhů a skupin (skupiny viz tab. 1)

Na základě výsledků testu hierarchické ANOVY při 5% hladině významnosti vyšlo zkoumané kritérium v testu neprůkazně ($F_{(DF=1)} = 2,934$; $p = 0,138$) (viz tab. 3), tedy nelze zamítnout nulovou hypotézu, že celková uplavaná vzdálenost larev dvou druhů žab se neliší.



Obr. 4: Srovnání průměrů celkové uplavané vzdálenosti (dm) u jednotlivých skupin (jednotlivé skupiny viz tab. 1)

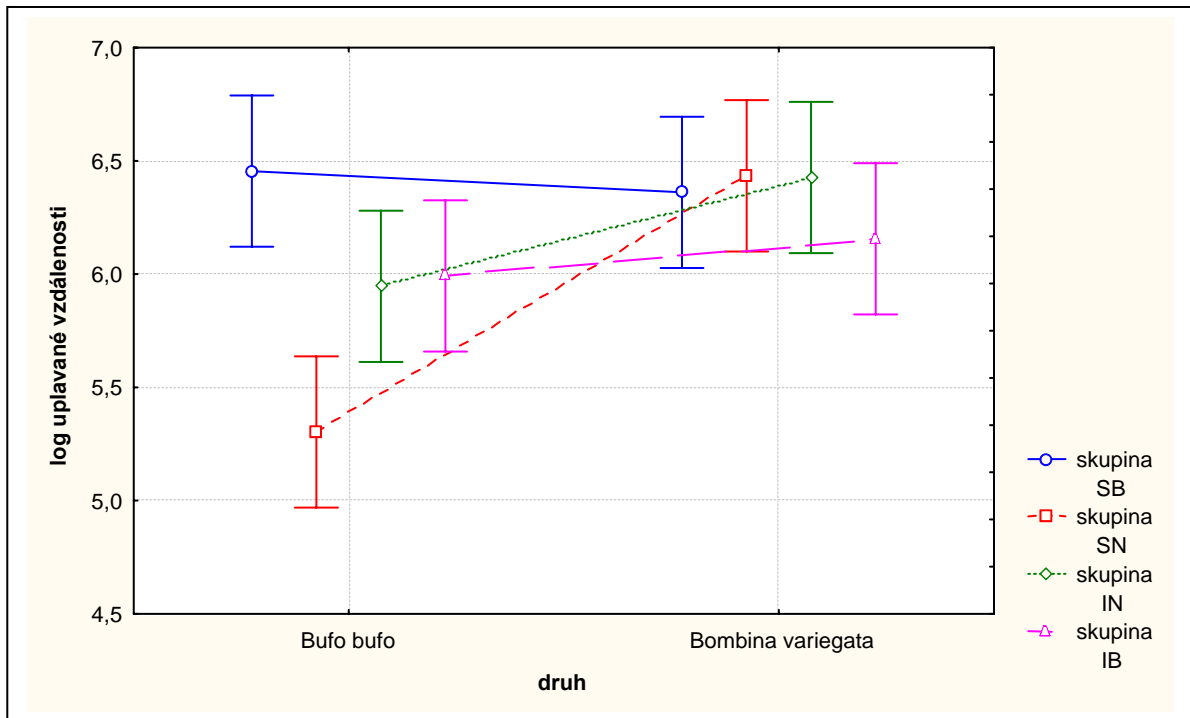
Stejnou metodou jsem se pokusil zjistit rozdíly v míře aktivity mezi jednotlivými skupinami (srovnání ropuchy obecné vs. kuňky žlutobřiché). Pomocí výsledku hierarchické ANOVY při 5% hladině významnosti, je možné zamítnout nulovou hypotézu, že se jednotlivé skupiny (srovnání ropuchy obecné vs. kuňky žlutobřiché) neliší v uplavané vzdálenosti ($F_{(DF=6)} = 4,196$; $p < 0,01$) (viz tab. 3).

	Effect	DF	F	p
Druh	fixed	1	2,394	0,137573
Skupina (druh)	random	6	4,196	0,000449
Error		232		

Tab. 3: Získané výsledky hierarchické ANOVY.

Na základě ANOVY není možné zamítnout nulovou hypotézu při 5% hladině významnosti, že se od sebe neliší jednotlivé skupiny pulců kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) v uplavané vzdálenosti ($F_{(DF=3)} = 0,553$; $p = 0,65$).

Pomocí post – hoc Tukey testu jsem chtěl zjistit, mezidruhové rozdíly v míře aktivity jednotlivých skupin (tj. byly srovnávány skupiny jednoho druhu se stejnou skupinou druhu druhého; např. *B.b.SB* vs. *B.v.SB*). Statisticky průkazně ($p < 0,01$) se od sebe liší pulci ropuchy obecné (*B. bufo*) a kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) patřící do skupiny, která byla vystavena stálému riziku predace (skupina **SN**; tedy larva šídla byla přítomna jak v deponační nádrži, tak v pokusu). Pulci ropuchy obecné (*B. bufo*) reagovali na přítomnost predátora snížením své pohybové aktivity, kdežto pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) tento trend nevykazovali. Rozdíly mezi ostatními skupinami (tj. **SB – SB**, **IN – IN**, **IB – IB**) ropuchy obecné (*B. bufo*) vs. kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) byly statisticky neprůkazné, tudíž nevykazovali různou míru své pohybové aktivity (viz obr.5)



Obr. 5: Závislost aktivity pulců (log uplavané vzdálenosti) na zkoumaném druhu během různé expozice predátora a vzájemné porovnání skupin (jednotlivé skupiny viz tab. 1).

4. Diskuze

Ze získaných výsledků vyplývá, že pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) nereagovali změnou své aktivity na podněty střídajících se pulsů „bezpečí-nebezpečí“, jak tomu bylo u pulců ropuchy obecné (*B. bufo*). Během čtyř pokusných uspořádání, tj. bez predátora, s kontinuální přítomností predátora a se střídavým režimem (predátor přítomen/nepřítomen v pokusu či v deponační nádrži) nebyla u žádné experimentální skupiny pulců kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) prokázána signifikantní změna v chování, která by odpovídala teorii rozložení rizika („risk allocation hypothesis“, Lima a Bednekoff, 1999). Pokud je mi známo, tato teorie byla zatím podpořena pouze prací testující chování plžů (Sih a McCarthy, 2002). Pulci všech experimentálních skupin byli během měření v pokusu stejně aktivní nezávisle na přítomnosti či absenci predátora. Nebyl ani zaznamenán jakýkoliv prokazatelný rozdíl mezi skupinami chovanými stále s predátorem a úplně bez predátora, jak to popisuje Kutílková (2006) ve svém experimentu provedeném se skupinami pulců ropuchy obecné (*B. bufo*). Vzájemné porovnání výsledků pohybové aktivity pulců mezi oběma pracemi, tedy porovnání odpovědi pulců na podněty predátora u pulců ropuchy obecné (*B. bufo*) a kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) může nasvědčovat tomu, že pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) nejsou schopni predátora buď rozeznat, nebo vykazují jinou, popřípadě žádnou antipredační odpověď (viz níže).

Důležitou složkou antipredačního chování je schopnost detekovat a rozeznat predátora (Lima a Dill, 1990), jenž často bývá spojena s schopností rozpoznat určité chemické signály predátorem produkované (Kats a Dill, 1998). Po detekování takovýchto látek, které signalizují predační riziko, může kořist pozměnit své chování a tím zvýšit šanci svého přežití (Kats a Dill, 1998; Downes, 2002). Důležitou úlohu tak mohou mít sekundární signály, jenž pramení z predační aktivity predátora. Takovéto látky jsou uvolňovány z kožního epitelu kořisti lapené predátorem (tedy jejich vypuštění do prostředí je iniciováno

zraněním kořisti, tzv. Shreckstoffe (Smith 1992)), nebo jako odpadní produkty predátora po strávení kořisti. Tyto látky mohou vnímat jak příslušníci uloveného druhu, tak i jedinci druhů blízké příbuzných s obětí, jenž obývají stejnou oblast a mohou tak na predátora reagovat i bez vizuálního kontaktu (např. Hews, 1988; Kats, 1988; Wilson a Lefcort, 1993; Laurila a kol., 1997; Brown a Smith, 1998; Griffiths a kol., 1998; Kats a Dill, 1998; Petranka a Hayes, 1998; Abrahams, 2005; Richardson, 2006).

V pokusu měli pulci rozpoznat predátora pomocí takovýchto chemických látek, jenž jsou ve vodě rozpuštěny, a tak u nich mělo být odstartováno antipredační chování. Během pokusu voda prakticky obsahovala celou škálu těchto signálů, protože larva šídla (*Aeshna cyanea*) byla ve vodě stále přítomna (avšak bylo zamezeno přímé predaci), a to i během krmení. V práci Kutílkové (2006) pulci ropuchy obecné (*B. bufo*) na tyto látky reagovali. V jejím pokusu vyšel prokazatelný rozdíl mezi skupinami chovanými stále s a úplně bez predátora. Dále, těsné nezamítnutí hypotézy, že se neliší skupina žijící ve stálém bezpečí od skupiny vystavené impulzům bezpečí, a patrné snížení aktivity u skupin pulců, jenž byli vystaveni pulzům bezpečí/nebezpečí vůči kontrolní skupině (tj. bez predátora v depu i v pokusu) – ačkoliv hodnoty nebyly statisticky významně odlišné.

V mém pokusu pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) na tyto látky snížením své pohybové aktivity v mém pokusu nereagovali.

Otázkou zůstává, zda je druh, který je považován za nezkušený v případě setkání s predátorem, např. introdukcí nepůvodního predátora (např. Kiesecker, 2003), nebo z důvodu rozmnožování v periodických kalužích (tj. v mém pokusu kuňka žlutobřichá), díky kterým se může vyhnout predaci možné ve vodách trvalých (Duellman a Trueb, 1986), schopný tyto látky detekovat.

Určitá míra vnímavosti látek produkovaných predátorem je možná již u vajec a při embryonálním vývoji. Například Orizaola a Braña (2004) zkoumali charakteristiky líhnutí a morfologii vylíhlých larev čtyř druhů čolků (rod *Triturus*), jenž byly vystaveny chemickým látkám signalizujících přítomnost predátora, kterým byl pstruh obecný (*Salmo*

trutta). Jedinci vystaveni nebezpečí se líhli v rannějším stádiu vývoje a byli také poměrně menší. V porovnání s kontrolní skupinou zde byly také změny v morfologii hlavy a ocasu, avšak podle autorů takováto změna v morfologii nezvyšuje pravděpodobnost přežití pod predančním tlakem a mohou tak reprezentovat neadaptivní vývojové výdaje spojené s přítomností predátora. Warkentin (2000, 2007) naopak zjistila, že určité změny v načasování líhnutí a jisté změny v morfologii mohou u pulců napomáhat přežívání vůči predaci.

Četné studie poukazují na fakt, že pro mnoho druhů živočichů, kteří se setkají s neznámým (popřípadě introdukovaným) predátorem, je takovéto setkání fatální a vede ke snížení populací druhů, obojživelníky nevyjímaje (např. Bradford 1989; Kiesecker a Blaustein, 1997; Kiesecker a Blaustein, 1998; Tyler a kol. 1998; Alford a Richards 1999; Kiesecker, 2003; a další...).

Jiní však prokázali, že i jedince neznámého druhu (který dokonce nemusí ani být predátorem), u kterého bylo použito chemických látek signalizujících nebezpečí, vnímají živočichové jako ohrožení. Tato schopnost byla dobře prozkoumána na rybách (např. Chivers a Smith, 1994; Chivers a Smith, 1995; Brown a Dreier, 2002; Hossain a kol., 2002; Ferrari a kol., 2005). Jsou mi známy pouze dva experimenty, které toto rozpoznání predátora prokázali u obojživelníků.

Woody a Mathis (1998) zjistili, že dospělci čolků *Notophtalmus viridescens louisianensis*, kteří stráví celý život ve vodním prostředí jsou schopni si spojit alarmující vjem - Shreckstoffe s neznámým predátorem, jímž byl okoun *Micropterus dolomieu*. Gonzalo a kol. (2007) zkoumali antipredační odpověď pulců skokana *Rana perezi* vystavených pachům užovky, *Natrix maura*, a ryby, která není predátorem, *Brachydanio rerio*. K těmto pachům později přidali stimul „alarmujících“ složek - Shreckstoffe, vypouštěných pulci. Zjistili, že pulci reagují snížením své aktivity na pach obou druhů spojených s „alarmujícím“ pachem pulců, kterým byli během pokusu vystaveni. Dokonce více reagovali na pach neškodného druhu ryby, spojený a „alarmujícím“ pachem pulců, než na pach užovky, která je predátorem pulců, bez stimulu nebezpečí.

To je v rozporu s mými výsledky, kde pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) v pokusu nevykazovali jakoukoliv změnu pohybové aktivity, když byli pulci vystaveni pachům jak predátora, tak i požírané kořisti.

Jelikož jediné, mnou zkoumané, kritérium odpovědi na predátora byla míra aktivity (tudíž uplavaná vzdálenost), mohli pulci vykazovat i jinou antipredační strategii, která zůstala bez povšimnutí, jako např. změna v morfologii těla larvy. Změna mohla nastat ve zbarvení (Caldwell, 1982), nebo změně tvaru trupu či ocasu (např. Van Buskirk a Releya, 1998). Pulci skokana hnědého (*Rana temporaria*) vykazovali kratší těla a vyšší ocasní ploutve v přítomnosti několika různých predátorů (Van Buskirk, 2001). Tato změna v morfologii zvyšuje šanci na přežití pulce možností lépe se vyhnout útoku predátora (či vymanit se z čelistí), popřípadě místům pravděpodobného predátorova výskytu, a nebo odlákáním jeho pozornosti. Větší ocasní ploutev pak může být užitečná i v predátorově nepřítomnosti, protože zvyšuje pohybové schopnosti larvy, a tak i např. příjem potravy apod. (Van Buskirk a McCollum, 2000a, b; Van Buskirk, 2001). Vorndran a kol. (2002) zkoumali fenotypickou plasticitu u kuňek (*Bombina bombina*, *B. variegata*) vystavených predátorům (jimiž byly larvy šídel *Aeshna cyanea* a *Libellula depressa*). Pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) měli dokonce silnější odezvu na přítomnost predátora než kuňka obecná (*B. bombina*). Nemohu to ovšem srovnávat s mým experimentem, protože pulci byli chováni s predátorem už od vajec (Vorndran a kol., 2002), kdežto ve své práci jsem použil již odrostlé pulce a navíc jsem byl zaměřen pouze na pohybovou aktivitu larev.

Nicméně musíme vzít v úvahu, že samotné kladení vajec do kaluží (jenž je obvyklé i u mnou zkoumaného druhu kuňky) je považováno za jisté antipredační chování. Je více než pravděpodobné, že interakce biotických a abiotických faktorů ovlivňuje ekologii pulců (Dunson a Travis, 1991; Alford, 1999). Přežití larev tak samozřejmě záleží na výskytu potenciálních predátorů, dostupnosti potravy, hustotě jedinců a pravděpodobnosti změn prostředí jako je například periodika vod (Smith, 1983; Banks a Beebee, 1987; Barandun a Reyer, 1997; Alford, 1999; Semlitsch, 2003).

Jen málo obojživelníků využívá pro rozmnožování nádrže, které jsou charakterizovány jako permanentní vody, dovolující larvám delší vývoj, nižší míru kompetice, avšak během času nakumulují velké množství predátorů a to jak z řad bezobratlých i obratlovců, např. dravých ocasatých obojživelníků, nebo ryb (Heyer a kol., 1975; Woodward, 1983; Skelly, 1996; Tyler, 1998; Kiesecker, 2003; Semlitsch, 2003; Egan a Paton 2004). Někteří obojživelníci tyto vody preferují, protože během evoluce si vyvinuli určité antipredační mechanismy, jako například redukce aktivity, nechutnost a další (např. Lawler, 1989; Chovanec, 1992; Hews, 1995; Kats a Dill, 1998). Kats a kol. (1988) zkoumali několik pulců a jejich schopnost obrany proti rybí predaci. Roztřídili pulce podle jejich obvyklého prostředí (druhy rozmnožující se ve vodách periodických – *Pseudacris crucifer*, *P. triseriata* a *Rana sylvatica*; permanentních – *Rana catesbeiana* a *R. clamitans*; a druhy využívající oba typy vod – *Acris gryllus*, *Bufo americanus* a *Hyla chrysoscelis*), a předpokládali, že se druhy vyskytující ve výhradně temporálních vodách ve volné přírodě zřídka setkají s rybími predátory. Testy chutnosti s okouny rodu *Lepomis* prokázali, že všechny druhy pulců vyskytující se ve periodických vodách byli pro ryby chutní, zatímco druhy obývající habitat permanentních vod a *Bufo americanus* byli nepoživatelní. Poživatelné druhy, pravidelně se vyskytující v permanentních vodách, byly *A. gryllus* a *H. chrysoscelis*. Žádný z druhů vystavený predátorovi, poživatelný či nepoživatelný, nevykazoval delší čas strávený v úkrytech. Pulci druhu *A. gryllus* strávili 86% času v úkrytech, když predátor nebyl přítomen a 91% kdy přítomen byl (avšak tento výsledek nebyl statisticky průkazný). Pulci druhu *H. chrysoscelis* strávili 49% času v úkrytech, když predátor nebyl přítomen a 82% kdy přítomen byl. Autoři tvrdí, že tyto modely jsou v souladu s evolucí obrany proti predaci způsobenou rybami. Woodward (1983) také zjistil, že různí predátoři více preferují pulce druhů rozmnožujících se v periodických vodách, než druhy rozmnožující se ve vodách permanentních. Tato preference může být způsobena větší frekvencí pohybů u druhů z periodických vod – pohyb tak přitahuje pozornost predátorů reagujících na vizuální podněty a navíc zvyšuje

pravděpodobnost setkání s predátorem využívajícího strategii sit – and – wait.

Kladení vajec do periodických vod se tedy zdá být dobrou antipredační strategií a navíc je nezbytná k dosažení maximální druhové skladby. Struktura společenstev obojživelníků je totiž periodou vod silně ovlivněna (např. Pechmann a kol. 1989). Doba výskytu ve vodním prostředí se může pohybovat od 12 dnů pro *Scaphiopus* sp. po 1 až 2 roky pro *Rana caestibiana* (Semlitsch 2003). Heyer a kol. (1975) a Wilbur (1980) prokázali, že extrémně krátkotrvající (<30 dní), nebo dlouhotrvající (>1 rok) rybníčky používá méně druhů obojživelníků než rybníčky se střední periodou. Pokud je perioda příliš krátká, larvy nestihnou metamorfovat a ve vysychající tůňce zahynou. Avšak jezírka s dlouhou periodou nemusí u mnoha druhů napomáhat dokončení metamorfózy (Egan a Paton 2004, Semlitsch 2003). Vysychání jezírek je tudíž přirozený proces, který eliminuje nebo redukuje predaci larev. Například *Ambystoma tigrinum tigrinum* s dlouhou larvální periodou může produkovat juvenilní jedince pouze během let, ve kterých se tůňky naplní během doby rozmnožování a nevyschnou po dobu 3 až 4 měsíců (Semlitsch 2003). Některé druhy obojživelníků (*Scaphiopus holbrookii*, *Gastrophryne carolinensis*, *Hyla femoralis*) produkují velké množství juvenilních jedinců pouze po úplném vyschnutí a opětovném naplnění během sezóny, což eliminuje všechny predátory a kompetitory (Pechmann a kol. 1989; Semlitsch 2003). Přežití juvenilních jedinců je tedy vyšší v místech se střední periodou, která podporuje pravidelné vysychání.

Nevýhodou je ovšem zvýšená míra kompetice v těchto periodických vodách. Jasiński (1988) zkoumal jaká je kompetice mezi jednotlivci různých snůšek pulců kuňky žlutobřiché *Bombina variegata*. Pulci z osmi různých snůšek byli chováni ve dvou pokusných uspořádání: skupiny osmi jedinců z jedné snůšky s jedním opakováním pro každou snůšku a osm promíchaných skupin, z nichž každá skupina obsahovala osm jedinců. Každého z jiné snůšky. Při konstantní hustotě na litr bylo krmení dodáváno ad libitum. To by nemělo vést k žádné kompetici nebo vyčerpání zdrojů. Přesto byl průměr hmotnosti skupin, jenž se skládali

z jedinců pocházejících ze stejné snůšky, 43. den od počátku pokusu větší než u skupin skládajících se z jedinců jiného původu. Rozdíly v hmotnosti jedinců byly mnohem větší ve smíšených skupinách než ve skupinách obsahujících příbuzné jedince. Největší jedinci pocházející ze smíšené skupiny byli větší než největší jedinci pocházející ze skupiny příbuzných jedinců a stejně tak nejmenší jedinci ze smíšené skupiny byli menší než nejmenší jedinci z příbuzné skupiny. Navíc během vysychání vody vzrůstá hustota jedinců. Pokud vzrůstá hustota jedinců, tak se prodlužuje larvální vývoj, pulci rostou mnohem pomaleji a méně jedinců dosáhne metamorfózy (např. Licht, 1974; Smith, 1983), tudíž má podobný vliv na pulce, jaký má i predace. A navíc, i takovéto periodické vody mohou obsahovat predátory, kteří se sem mohli dostat po zemi (např. ocasatí), nebo vzduchem (bezobratlí, ptáci). U většiny druhů je tak úspěšný larvální vývoj po metamorfózu v přirozených vodních prostředí ovlivněn interakcí několika faktorů, spojených především s vysycháním tůňek, kompeticí o zdroje a predací. (např. Morin, 1981; Smith, 1983; Wilbur, 1987; Skelly, 1996). Morin (1981) poukázal na fakt, že během absence ocasatých predátorů, některé druhy pulců (kteří výkonně využívají zdrojů), mohou vyřadit z kompetice ostatní druhy a dominují v množství metamorfovaných jedinců. Během přítomnosti predátora jsou ovšem zdatnější kompetitoři predací preferováni, což umožňuje vývoj kompetičně slabším druhům a tím metamorfovat ve větším počtu. Wilbur (1987) také poukázal na to, že predace může vylepšit situaci kompetice během vysokých hustot jedinců jejich odstraněním ze společenstva a tím efektivně sníží hustotu, čímž dovolí přeživším jedincům vyrůst rychleji a do větší velikosti a metamorfovat dříve, nežli tůňka vyschne. Takovéto chování bylo pozorováno i u kuňek žlutobříchých (*B. variegata*). Navzdory tomu, že predátoři jsou pro larvy obojživelníků jedním z limitujících faktorů a mohou tak vyhubit veškeré společenstvo pulců, které se v rybníčku vyskytuje (např. MacCallum a kol., 1995), jsou kuňky žlutobříché (*B. variegata*; a pravděpodobně i jiní obojživelníci rozmnožující se v periodických vodách) ochotny klást vejce i do vod, které jsou už obsazeny jiným druhem (či jinými druhy) obojživelníka, nebo dokonce i predátorem. Barandun a Reyer (1997a, b)

zjistili, že přežití pulců kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) je závislé na periodice vody. Kaluže, které byly schopny udržet vodu déle, byly schopny produkovat více juvenilních jedinců, a to i navzdory tomu, že v nich bylo více možných predátorů.

Primárním faktorem pro volbu rozmnožišť u „kalužových“ druhů obojživelníků (tudíž i pro kuňku žlutobřichou *B. variegata*) tedy nemusí ani tak být množství predátorů, jako délka periody dané kaluže. V těchto nepředvídatelných podmínkách se jako nejlepší faktory ovlivňující ovipozici jeví srážky a teplota (Barandun a Reyer 1997a, b), která larvám umožňuje rychlejší vývoj.

Vysoká růstová rychlost umožňuje pulcům rychle metamorfovat a tím uniknout jistě smrti ve vysychajících tůních, uniknout vodním predátorům, nebo maximalizovat svoji velikost při metamorfóze ve více permanentních vodách. Větší velikost při metamorfóze má také za následek lepší fyziologické a lokomoční schopnosti v suchozemském prostředí, větší šance na přežití juvenilních jedinců, dřívější reprodukci a větší velikost jedinců při prvním rozmnožování (Wilbur a Collins, 1973; Smith, 1983; Woodward, 1983; Travis a kol., 1985; Werner, 1986). Jedná se tedy o obecný trade – off: jedinci, kteří zůstávají déle ve vodním prostředí dorůstají větších velikostí při metamorfóze a tak dosahují i větších velikostí v dospělosti (Wilbur a Collins, 1973). Větší velikost během metamorfózy je spojena se zvýšenou fitness dospělců (např. Berven 1990). Avšak ve vodách, kde je přítomno i mnoho predátorů nebo rychle-schnoucích vodních prostředí zvyšuje rychlý larvální vývoj a časná metamorfóza míru přežití, ale má často za následek menší velikost při metamorfóze (Smith, 1983; Travis a kol., 1985). Vysoká růstová rychlost larev je užitečná jak při kompetici, kde větší larvy jsou schopny inhibovat růst menších jedinců (Steinwascher, 1978), tak i při ohrožení predátorem (např. Woodward, 1983; Abrahams, 2005). Mnoho predátorů, jako například ryby či ocasatí obojživelníci, je limitováno velikostí tlamy. Veliké larvy plavou rychleji a také mají větší šanci uniknout predátorovi. Riziko predace je tedy často velikostně specifické – buď monotónně klesá s rostoucí velikostí larvy (Richards a Bull, 1990), nebo vzrůstá k maximu a potom klesá (Wilbur, 1988).

Míra vývoje a velikosti jedinců stejného druhu se při metamorfóze široce mění podle podmínek daného prostředí. Může to být způsobeno evoluční výhodou udělenou druhům, jenž jsou schopni přizpůsobit svoji délku vývoje a tím i svoji růstovou rychlost. Reakce by mohla dovolit jedincům upravit podíl celkového růstu od vejce po první rozmnožování které se koná ve vodním prostředí. Jestliže je vodní prostředí pro larvy příznivé, dovolující rapidní růst, pulci prodlouží svůj vývoj a metamorfují ve větší velikosti těla. Jestliže jsou podmínky vodního prostředí nepříznivé, pulci urychlí svůj vývoj, metamorfují v druhově-specifickém velikostním minimu a pokračují v růstu v terestrickém prostředí (Wilbur a Collins, 1973).

Podle výsledků mé práce se tedy dá usuzovat, že pulci kuňky žlutobřiché (*B. variegata*) vsází na jedinou kartu, a tou je rychlý larvální vývoj a růst, kterého by pravděpodobně nedosáhli snížením své aktivity. Zdá se, že se tak dobrovolně vystavují většímu predáčnickému riziku bez jakékoliv predáčnické odezvy. Je však jisté, že na predátora reagovat dokáží, ale jsou ovlivněni mnohem silnějším faktorem, mající vliv na přežití, a tím je vysychání prostředí, v němž se vyvíjejí (např. Vorndran a kol., 2002). Jde tedy o trade – off, při kterém jedinci raději podstoupí určité riziko predace, než jistou smrt ve vyschlém prostředí, která by je čekala, kdyby se chovali podle modelu Limy a Bednekoffa (1999) a během rizika predace snížili pohybovou aktivitu a tím i příjem potravy. Navíc si mohli vyvinout jistou fenotypovou odpověď, která nebyla sledována, a která není spojená s velkými ztrátami energie, ale je naopak výhodná jak v kompetici či predaci, tj. např. zvětšená ocasní ploutev. Navíc nevíme, jakým způsobem se pulci během pokusu chovali, protože mohli vykazovat vyhýbání se místům s pravděpodobnou pozicí predátora (tj. opět by zde nebyl trend snížení aktivity). Řešením tohoto problému by bylo barevné označení pulců a program, který by byl schopný je v pokusu rozpoznat. Pozdější verze programu EthoVision to již skutečně dokáží, avšak vybavení laboratoře, ve které měření probíhalo, takové uspořádání pokusu neumožňovalo.

5. Literatura

- Abrahams M. (2005):** The Physiology of Antipredator Behaviour: What You Do With What You've Got? *Fish Physiology* 24: 79 – 108.
- Alford R. A. (1999):** Ecology: Resource use, competition, and predation. In: *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. McDiarmid, R.W., Altig, R., Eds Chicago, University of Chicago Press. Pp 240 – 280.
- Alford R. A., Richards S. J. (1999):** Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 133 – 165.
- Banks B., Beebee T.J.C. (1987):** Factors influencing breeding site choice by the pioneering amphibian *Bufo calamita*. *Holarctic Ecology* 10: 14 – 21.
- Barandun J., Reyer H. U. (1997a):** Reproductive Ecology of *Bombina variegata*: Characterisation of Spawning Ponds. *Amphibia-Reptilia* 18:143 – 154.
- Barandun J., Reyer H. U. (1997b):** Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Development of eggs and larvae. *Journal of Herpetology* 31: 107 – 110.
- Barandun J., Anholt B. (1997):** Reproductive ecology of *Bombina variegata*: Aspects of life history. *Amphibia-Reptilia* 18: 1 – 9.
- Berven K. A. (1990):** Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the Woos frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599 – 1608.

- Bradford D.F. (1989):** Allotopic distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: implication of the negative effect of fish introductions. *Copeia* 1989(3): 775 – 778.
- Brodie E.D.Jr., Formanowicz, D.R. Jr. (1987):** Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica* 34: 302 – 306.
- Brown G. E., Dreier V. M. (2002):** Predator inspection behaviour and attack cone avoidance in a characin fish: the effects of predator diet and prey experience. *Animal Behavior* 63: 1175 – 1181.
- Brown G. E., Smith R.J.F. (1998):** Acquired predator recognition in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): Conditioning hatchery reared fish to recognise chemical cues of predator. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(3): 611–617.
- 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., (1986):** A description of the tadpole of *Hyla smithii* with comments on tail coloration. *Copeia* 1986(4): 1004 – 1006.
- Caldwell J.P., Thorp J.H., Jervey T.O. (1980):** Predator-prey relationship among larval dragonflies, salamanders and frogs. *Oecologia* 46(3): 285 – 289.
- Calef G. W. (1973):** Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*. *Ecology* 54: 741 – 758.

- Chivers D. P., Smith R. J. F. (1994):** Fathead minnows, *Pimephales promelas*, acquire predator recognition when alarm substance is associated with the sight of unfamiliar fish. *Animal Behavior* 48: 597 – 605.
- Chivers D. P., Smith R. J. F. (1995):** Free-living minnows rapidly learn to recognize pike as predators. *Journal of Fish Biology*, 46, 949 – 954.
- Chovanec A. (1992):** The influence of tadpole swimming behaviour on predation by dragonfly nymphs. *Amphibia-Reptilia* 13: 341 – 349.
- 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.
- De Vito J. (2003):** Metamorphic synchrony and aggregation as antipredator responses in American toads. *Oikos* 103: 75 – 85.
- Downes S. J. (2002):** Does responsiveness to predator scents affect lizard survivorship? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 38 – 42.
- Duellman W. L., Trueb L. (1986):** *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Inc. New York, NY. 670 p.
- Dunson W. A., Travis J. (1991):** The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138: 1067 – 1091.
- Egan R. S., Paton P. W. C. (2004):** Within-pond parameters affecting oviposition by wood frogs and spotted salamanders. *Wetlands* 24: 1 – 13.
- 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.

- Ferrari M. C. O., Trowell J. J., Brown G. E., Chivers D. P. (2005):** The role of learning in the development of threat-sensitive predator avoidance by fathead minnows. *Animal Behavior* 70: 777 – 784.
- Formanowicz D. R. Jr., Brodie E. D. Jr. (1982):** Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia*: 1982: 91 – 97.
- Gonzalo A., López P., Martín J. (2007):** Iberian green frog tadpoles may learn to recognize novel predators from chemical alarm cues of conspecifics. *Animal Behavior* 74: 447 – 453.
- Gosner K.L. (1960):** A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183 – 190.
- Griffiths R. A., Schley L., Sharp P. E., Dennis J. L., Roman A. 1998.** Behavioral responses of Mallorcan midwife toad tadpoles to natural and unnatural snake predators. *Animal Behavior* 55: 207 – 214.
- 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 behavior* 36: 125 – 133.
- Hews D. K. (1995):** Overall predator feeding rates susceptibility of large and small tadpoles to fish predation depend on microhabitat: A laboratory study. *Journal of Herpetology* 29: 142 – 145.
- Heyer W. R., McDiarmid R. W., Weigmann D. L. (1975):** Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7: 100 – 111.

- Hossain M. A. R., Tanaka M., Masuda R. (2002):** Predator-prey interaction between hatchery-reared Japanese flounder juvenile, *Paralichthys olivaceus*, and sandy shore crab, *Matuta lunaris*: daily rhythms, anti-predator conditioning and starvation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267: 1 – 14.
- Jasiński M. (1988):** Kingship ecology of competition: Size hierarchies in kin and nonkin laboratory cohorts of tadpoles. *Oecologia* 77: 407 – 413.
- Kats L. B. (1988):** The detection of certain predators via olfaction by small-mouthed salamander larvae (*Ambystoma texanum*). *Behavioral and Neural Biology* 50: 126 – 131.
- Kats L. B., Petranka J. W., Sih A. (1988):** Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecology* 69: 1865 – 1870.
- Kats L.B., Dill L.M. (1998):** The scent of death: Chemosensory assesment of predation risk by animals. *Ecoscience* 5: 361 – 394.
- Kiesecker J. M. (2003):** Invasive species as a global problem: toward understanding the worldwide decline of amphibians. In R. D. Semlitsch (ed.), *Amphibian conservation*: 113 – 126, Smithsonian Books, Washington, DC
- Kiesecker J. M., Blaustein A. R. (1997):** Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs (*Rana caestibiana*). *Ecology* 78: 1752 – 1760.

- Kiesecker J. M., Blaustein A. R. (1998):** Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12: 776 – 787.
- Laurila A., Kujasalo J., Ranta E. (1997):** Different antipredator behaviour in two anuran tadpoles: Effects of predator diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 329 – 336.
- Lawler S. P. (1989):** Behavioral responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Animal Behavior* 38: 1039 – 1047.
- Licht L. E. (1974):** Survival of embryos, tadpoles and adults of *Rana aurora* and *Rana pretiosa* sympatric in southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 52: 613 – 627.
- 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 prospects. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619 – 640.
- MacCallum C. J., Nurnberger B., Barton N. H. (1995):** Experimental evidence for habitat dependent selection in a *bombina* hybrid zone. *Proceedings: Biological Sciences* 260(1359): 257 – 264.
- Morin P. J. (1981):** Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science* 121: 1284 – 1286.
- 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.
- Orizaola G., Braña F. (2004):** Hatchling response of four newt species to predatory fish chemical cues. *Annales Zoologici Fennici* 41: 635 – 645.
- Pechmann J. H. K., Scott D. E., Gibbons J. W., Semlitsch R. D. (1989):** Influence of wetland period on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetland Ecology and Management* 1: 3 – 11.
- 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.
- Petranka J.W., Hayes L. (1998):** Chemically mediated avoidance of a predatory odonate (*Anax junius*) by American toad (*Bufo americanus*) and wood frog (*Rana sylvatica*) tadpoles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 263 – 271.
- Richards S. J., Bull C. M. (1990):** Size – limited predation on tadpoles of three Australian frogs. *Copeia* 1990: 1041 – 1046.
- Richardson J. L. (2006):** Novel features of an inducible defense system in larval tree frogs (*Hyla Chrysoscelis*). *Ecology* 87(3): 780 – 787.

- Rundio D.E., Olson D.H. (2003):** Antipredator defenses of larval Pacific giant salamanders (*Dicamptodon tenebrosus*) against cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*). *Copeia* 2003(2): 402 – 407.
- Semlitsch R. D. (2003):** Conservation of pond- breeding amphibians. In R. D. Semlitsch (ed.), *Amphibian conservation: 8 – 23*, Smithsonian Books, Washington, DC.
- Sih A. (1987):** Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. In Kerfoot W. C., Sih A. Eds.: *Predation: Direct and indirects impacts on aquatic communities*. University of New England Press, Hanover, NH. Pp. 203 – 224.
- Sih A., McCarthy T. M. (2002):** Prey responses to pulses of risk and safety: testing the risk allocation hypothesis. *Animal Behaviour* 63: 437 – 443.
- Skelly D.K. (1994):** Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Animal Behaviour* 47: 465 – 468.
- Skelly D. K. (1996):** Pond drying, predators, and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia* 1996: 599 – 605.
- 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.
- Smith D. C. (1983):** Factors controlling tadpole populations of the chorous frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64: 905 – 911
- Smith R. J. F. (1992):** Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2: 33 – 63.
- Spieler M. (2005):** Can aggregation behaviour of *Phrynomantis microps* tadpoles reduce predation risk? *Herpetological Journal* 15: 153 – 157.

- Steinwascher K. (1978):** Interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana catesbeiana*. *Ecology* 59: 1039 – 1046.
- Teplitsky C., Plénet S., Joly P. (2004):** Tadpoles responses to risk of fish introduction. *Oecologia* 134: 270 – 277.
- Tollrian R., Harwell C.D. (1999):** The ecology and evolution of inducible defense. Princeton University Press.
- Travis J. (1983):** Variation in growth and survival of *Hyla gratiosa* larvae in experimental enclosures. *Copeia* 1983: 232 – 237.
- Travis J., Keen W. H., Julianna J. (1985):** The role of relative body size in a predator – prey relationship between dragonfly naiads and larval anurans. *Oikos* 45: 59 – 65.
- Tyler T. J., Liss W. J., Hoffman R. L., Granio L. M. (1998):** Experimental analysis of trout effects on survival, growth, and habitat use of two species of ambystomid salamanders. *Journal of Herpetology* 32: 345 – 349.
- Van Buskirk J. (2001):** Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 482 – 489.
- Van Buskirk J. (2003):** Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Diversity and Distributions* 9: 399 – 410.
- Van Buskirk J., McCollum S.A. (2000a):** Functional mechanisms of an inducible defense in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 336 – 347.

- Van Buskirk J., McCollum S. A. (2000b):** Influence of tail shape on tadpole swimming performance. *Journal of Experimental Biology* 203: 2149 – 2158.
- Van Buskirk J., Releya R. A. (1998):** Selection for phenotypic plasticity in *Rana sylvatica* tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 301 – 328.
- Vorndran I. C., Reichwaldt E., Nürnberger B. (2002):** Does Differential Susceptibility to Predation in Tadpoles Stabilize the Bombina Hybrid Zone? *Ecology* 83(6): 1648 – 1659.
- Warkentin K. M. (2000):** Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. *Animal Behavior* 60: 503 – 510.
- Warkentin K. M. (2007):** Oxygen, gills, and embryo behavior: mechanisms of adaptive plasticity in hatching. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 148: 720 – 731.
- Werner E. E. (1986):** Amphibian metamorphosis: Growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *American Naturalist* 128: 319 – 341.
- Wilbur H. M. (1980):** Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 67 – 93.
- Wilbur H. M. (1987):** Regulation of structure in complex systems: Experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 1437 – 1452.
- 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.
- Wilbur H. M., Collins J. P. (1973):** Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305 – 1314.

Wilson D. J., Lefcort H. (1993): The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *Rana aurora*, tadpoles. *Animal Behavior* 46: 1017 – 1019.

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

Woody D. R., Mathis A. (1998): Acquired recognition of chemical stimuli from an unfamiliar predator: associative learning by adult newts, *Notophthalmus viridescens*. *Copeia*, 1998, 1027 – 1031.