

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Zemědělská fakulta

CIRKADIÁNNÍ AKTIVITA PULCŮ PRALESNIČEK

PHYLLOBATES VITTATUS

diplomová práce



MICHAELA DOSTÁLOVÁ

vedoucí práce: Mgr. Michal Berec, Ph.D.

České Budějovice 2011

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě (v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Zemědělskou fakultou JU) elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, 22.4.2011

Podpis:

Poděkování:

Chci poděkovat svému školiteli Mgr. Michalu Berecovi, Ph.D., za trpělivost a pomoc při psaní této práce. Mgr. Simoně Polákové za pomoc při statistickém vyhodnocení dat a Ing. Rostislavu Zemkovi, CSc., za možnost využití jeho laboratoře na Entomologickém ústavu AVČR a cenné rady.

ABSTRAKT

Pulci svým chováním reagují na vizuální, sluchové nebo chemické podněty. Ve své práci jsem zkoumala vliv velikosti skupiny a světelných podmínek na aktivitu pulců druhu *Phyllobates vittatus*. V laboratorním pokusu byla měřena pohybová aktivita, která byla prokazatelně vyšší ve skupině pulců. Světelné podmínky neovlivnily činnost pulců. Mé výsledky ukazují, že velikost skupiny je jedním z hlavních faktorů ovlivňující chování pulců a jejich pohybovou aktivitu.

Klíčová slova: pulci, aktivita, *Phyllobates vittatus*, velikost skupiny, světelné podmínky

ABSTRACT

Tadpoles are known to behaviorally respond to visual, auditory or chemical cues. I examined the influence of group size and light conditions on the activity of *Phyllobates vittatus*. I performed laboratory experiments to measure locomotor activity. Activity levels of tadpoles were higher in the groups. Light conditions did not influence activity level of tadpoles. My results suggest that the group size is one of the main factors influencing tadpole locomotor activity of *Phyllobates vittatus*.

Key words: tadpoles, activity, *Phyllobates vittatus*, group size, light conditions.

OBSAH

1. ÚVOD	8
2. METODIKA	
2.1. STUDOVANÝ DRUH <i>PHYLLOBATES VITTATUS</i>	12
2.2. USPOŘÁDÁNÍ POKUSU	12
2.3. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ	13
3. VÝSLEDKY	14
4. DISKUZE	16
5. ZÁVĚR	19
6. LITERATURA.....	20

1. ÚVOD

Periodicita životních cyklů má rozhodující význam v životě zvířat. Živé organismy jsou soustavně vystaveny vlivům a změnám prostředí, například periodickému střídání dne a noci nebo změnám teploty a vlhkosti. Jejich chování je navíc ovlivněno, jsou-li ohroženy nepřítelem nebo mají-li nedostatek či nadbytek potravy. Přizpůsobením se těmto faktorům vznikly pravidelně a denně se opakující vzorce chování (Veselovský, 2005).

Obvyklé chování spojené s rozmnožováním u larev až na výjimky (neotenie) chybí. Místo toho je soubor chování omezen na aktivity, které zrychlí vývoj, růst a zvýší pravděpodobnost přežití do metamorfózy (Wilbur et Collins, 1973). Dospělí obojživelníci mají často odlišnou aktivitu oproti svým larvám (např. žáby rodu *Xenopus* se vyznačují mnohem výraznější noční aktivitou oproti jejich pulcům). To slouží k tomu, aby se alespoň částečně oddělili dospělí jedinci od mláďat a došlo ke snížení kanibalismu dospělých (Oishi et al., 2004).

U měření aktivity pulců záleží na jejich stáří. Pro druhou polovinu larvální periody je charakteristický aktivní pohyb a příjem potravy. Proto je pohyb dostatečný pro zobrazování jejich reakcí na stimuly v laboratorním experimentu (Surova et al., 2009).

Mezi abiotické faktory, které ovlivňují vývoj, růst a přežití, patří teplota a její kolísání, voda, pH, živiny, znečišťující látky, rozpuštěný kyslík ve vodě a délka hydroperiody. Biotické vztahy zahrnují inter- a intraspecifickou kompetici, predaci, nemoci a parazity (Dunson et Travis, 1991; Wilbur, 1997).

Obojživelníci musí mít adaptace ke změně množství vody v okolním prostředí, různé reprodukční strategie, ale také musí tolerovat odlišné kompetitory a predátory (Spieler, 2000). To vše ovlivňuje čas, hmotnost a přežití do metamorfózy (Wilbur, 1997). Z kompetice to je například množství pulců ve vodní nádrži. Jako další je výběr odlišných míst k rozmnožování (Resetarits, 1996) a odlišná doba. Pokud druh volí mělké jámy na březích řek, musí se pulci vyrovnat se dvěma hlavními problémy, a to měnící se výškou hladiny vody s možností vyschnutí a rybími predátory. Druhy, množící se na začátku období dešťů, jsou také ohroženy jejich vysycháním. Oproti tomu

ve velkých jezerech nehrozí rychlá ztráta vody, ale pulci se musí vyrovnat s vysokou a dlouhotrvající hrozbou kanibalismu. Ukazuje se, že pulci některých druhů reagují na snížení hladiny, a také na vysokou hustotu larev ve vodě, zrychlením jejich vývoje, a v době, kdy dochází k metamorfóze, mají menší velikost těla a metamorfóza probíhá rychleji (Spieler, 2000). Například Boone (2005) uvádí, že velikost ropuch druhu *Bufo woodhousii* po metamorfóze byla 1,6krát větší, pokud byla v nádrži nižší hustota pulců.

Jedním z nejdůležitějších faktorů, ovlivňujících aktivitu larev obojživelníků, je predace. Ve vodním prostředí může kořist objevit predátory pomocí zraku, sluchu nebo chemických látek (Dodson et al., 1994). U pulců je známo, že chováním reagují na podněty od vodních predátorů (McClure et al., 2009). Jsou obecně méně aktivní při vysoké hrozbě predace (Fraker, 2008; Smith et al., 2008; Takahara et al., 2008; Schoeppner et Relyea, 2009). To umožňuje kořisti snížit pravděpodobnost objevení a setkání se s predátory, a tím zvýšit pravděpodobnost přežití, ale dojde ke zpomalení růstu a vývoje (Relyea, 2002). Podle „risk allocation hypothesis“ (Lima et Bednekoff, 1999) závisí chování jedince na tom, zda je vystaven pouze občasnému tlaku predátorů v jinak klidném prostředí. V takovémto případě je nejsilnější antipredační chování a živočich při riziku predace přestane přijímat potravu. Tuto ztrátu pak dohání v období malého rizika. Nebo naopak, pokud je živočich vystaven krátkým periodám bezpečí v obvykle nebezpečném prostředí, musí docházet k příjmu potravy i pod predační hrozbou. Mezi faktory, které ovlivňují chování larev v přítomnosti predátora, patří druhová příslušnost (Walston et Mullin, 2007), stáří a velikost pulců (Jara, 2008), velikost skupiny (Smith et al., 2008), schopnost učení u některých druhů a zkušenost (Shah et al., 2010), množství úkrytů (Walston et Mullin, 2007), tvorba nebo obsah chemických látek (Jara et Perotti, 2009) a světelné podmínky (McClure et al., 2009).

Uvádí se, že aktivita u větší skupiny pulců je často vyšší než u menší skupiny. To může být způsobeno nižším vnímáním rizika, vyšší potravní konkurencí, a jestliže dojde k vyplašení jednoho pulce, poplachová reakce se rychle šíří i mezi ostatní zvířata (McClure et al., 2009).

U predátorů závisí aktivita na druhu, velikosti a jeho původu. Velikost predátora a velikost kořisti má prokazatelný vliv na výběr predátora. Je možné, že predátoři záměrně ignorují malou kořist, pokud je velká přítomna (Smith et al., 2008). Navíc

v případě obojživelníků obsahují vejce a pulci pro predátory toxické látky (Duellman et Trueb 1986; Jara et Perotti, 2009), a to zejména u rodu *Bufo* (Wassersug, 1971).

Jak již bylo uvedeno, pulci reagují na chemické podněty od predátorů a podle přijaté chemické informace přizpůsobí své obranné chování buď snížením aktivity, nebo se snaží uplavat. McClure et al. (2009) uvádí, že celkový počet napadených pulců byl prokazatelně nižší, když byly přítomné chemické podněty od predátora. Nepohybliví pulci nebyli napadeni, nebo byli napadáni nepravidelně. Většina napadených pulců byla v pohybu, a jejich rychlost a vzdálenost, kterou uplavali, byla vyšší, pokud byly přítomné chemické podněty od predátora.

Nicméně je zde několik dalších faktorů, které mohou ovlivňovat chování larev v souvislosti s predační hrozbou, jako jsou světelné podmínky. Zdá se, že světelné podmínky nemají takový vliv na aktivitu klidných a nevyrušených pulců, ale ovlivňují reakci na stíny, kdy nejsilnější reakce jsou pozorovány za jasných světelných podmínek. Stíny naznačují, že je predátor v bezprostřední blízkosti a může představovat přímé ohrožení, zatímco chemické vjemy ukazují přítomnost predátora s relativně malou přesností jak prostorovou, tak časovou. Můžeme tedy předpokládat, že terestričtí predátoři navozují útekovou reakci (McClure et al., 2009). Při zachycení chemických látek však nedochází vždy ke ztuhnutí nebo snížení aktivity, ale v některých případech se naopak snaží zvířata uplavat (Takahara et al., 2008).

Aktivita pulců a intraspecifická reakce také závisí na druhu a na způsobu kontaktu mezi pulci. Podle Surove et al. (2009) nebyla žádná reakce pulců na metabolity ve vodě od stejného druhu. Oproti tomu pulci reagovali na vizuální kontakt. Tato reakce se však lišila dle druhu. U druhu *Bufo bufo*, který tvoří školky, byla aktivita vyšší a pulci plavali rychleji a na delší vzdálenosti. U druhu, který tvoří pouze agregace, byla aktivita nižší.

Chování zvířat se mění dle cirkadiálních rytmů (Madison et al., 1999). Potravní a reprodukční chování kořisti se odehrává v době, kdy je riziko predace nejnižší (Holomuzki, 1986). Proto se liší i riziko predace během 24 hodin, díky změnám aktivity predátorů a kořisti (Skelly, 1994). Některé výsledky naznačují, že pulci jsou více ohroženi v noci, zejména těmi predátory (např. nymfy vážek), kteří jsou schopni je objevit díky jejich pohybu (Azevedo-Ramos et al., 1992). Nicméně se zdá, že záleží spíše na velikosti kořisti než na denní době (Jara, 2008). Velká kořit je obtížnější na

ulovení a zpracování, ale její příjem je výhodnější z hlediska energie (Krebs et al., 1977).

O cirkadiálních rytmech pulců toho není mnoho známo. Přesto však některé studie naznačují, že tyto rytmy jsou ovlivněny i predátory. Kořist si musí vybrat mezi rizikem ulovení a ziskem z nalezené potravy. Pokud byla vystavena chemickým podnětům od predátora, snížila svou aktivitu. Velikost jejího snížení a návrat do původních hodnot aktivity se však lišil také podle velikosti pulčí skupiny. Největší skupina snížila aktivitu nejméně a také návrat do normálu byl nejrychlejší.(Fraker, 2008).

Cílem mé práce je porovnat cirkadiální aktivitu pulců (délky naměřených drah uplavených larvami) druhu *Phyllobates vittatus* v různých uspořádáních experimentu. Výsledkem by měl být poznatek, zda se liší chování pulců mezi skupinou a jednotlivci, případně jestli mají tyto dvě skupiny odlišnou aktivitu ve dne a v noci při časovém režimu 12 hodin světlo a 12 hodin tma a graficky vyjádřit variabilitu aktivit jednotlivých pulců v pokusu.

2. METODIKA

2.1. Studovaný druh *Phyllobates vittatus*

V přírodě se tento druh vyskytuje v nížinách (20-550 m n.m.) na jihozápadě Kostariky. Dospělí samci mají v průměru 22,5 – 26 mm délky. Samice jsou větší s průměrnou délkou 26 – 31 mm. Podkladové zbarvení těla je černé s modrozeleně zbarvenými horními partiemi končetin. Na zádech mají dva široké, zlatavé, oranžové nebo červenooranžové pruhy, vedoucí od špičky čenichu přes oko až po stehno. Jejich potravou jsou malí členovci, včetně mravenců. Zdá se, že se nechovají teritoriálně. Vejce obvykle kladou na listy nad zemí. Velikost snůšky je od sedmi do 21 vajec, samice v chovu obvykle kladou každý jeden nebo dva týdny během tříměsíčního období rozmnožování. Vejce nejsou střežena, ale samci je zvlhčují jednou až třikrát denně. Larvy se začínají líhnout mezi 13. a 17. dnem. O několik dní později samci přichází ke snůšce a jeden nebo více pulců jim vyleze na záda. Poté je přenesou k vodnímu zdroji, jako jsou malé nádržky s vodou nebo řapíky spadlých listů palem. Pak pulci pokračují ve vývoji až do metamorfózy, která nastupuje asi o 45 dní později. Mladé žabky mají asi 13mm délky a pohlavně dospívají za 10 měsíců (Savage, 2005).

V teráriích se tento druh dobře množí a jak již bylo uvedeno, jejich vnitrodruhová agresivita je minimální, a proto bývá doporučován chov ve skupině obsahující například dva samce a tři samice. Nicméně pokud je terárium příliš malé, bývá vyšší ztráta vajíček a úmrtnost pulců, protože samci nedostatečně pečují o vajíčka a ty vysychají. To je pravděpodobně způsobeno stresem z blízkosti ostatních samců. Terárium by mělo být hustě osazeno vegetací, zejména broméliemi, s dostatkem úkrytů a vodní nádrží. Pulci se nechovají kanibalisticky, a proto mohou být drženi dohromady. Jako krmivo se používá potrava pro akvarijní ryby. Dospělé žáby se živí chvostoskoky, octomilkami a cvrčky (Lötters et al., 2007).

2.2. Uspořádání pokusu

Pulci byli získáni ze soukromého odchovu. Skupina byla držena v boxu, kde byla stálá teplota 23 °C a časový režim 12 hodin světla a 12 hodin tmy. Voda neměla speciální vlastnosti (vodovodní), jen byla vždy jeden den odstátá a byla měněna jednou týdně. Larvy byly krmeny *ad libitum* potravou pro akvarijní ryby (Lon Mix).

V pokusném boxu byly stejné podmínky. Pulci zde byli umístěni v šesti arénách. Při měření aktivity u skupiny, která obsahovala šest zvířat, byly stěny arén proděravěny tak, aby docházelo k toku vody a pulci byli vzájemně v chemickém kontaktu prostřednictvím jejich metabolitů. Délka uplavané dráhy pulci (tedy aktivita) byla měřena jak pro skupinu, a to sedm dní v měsíci říjnu, tak pro jednotlivce sedm dní v listopadu po 24 hodin. V každé hodině proběhlo desetiminutové měření. Pro každé 24 hodinové měření byli pulci náhodně vybráni. V pokusném boxu (obr. 1) byla umístěna kamera na stropě, která byla napojena na počítač s programem EthoVision (Noldus Information Technology, 1997) a snímala aktivitu pulců.

2.3. Statistické zpracování

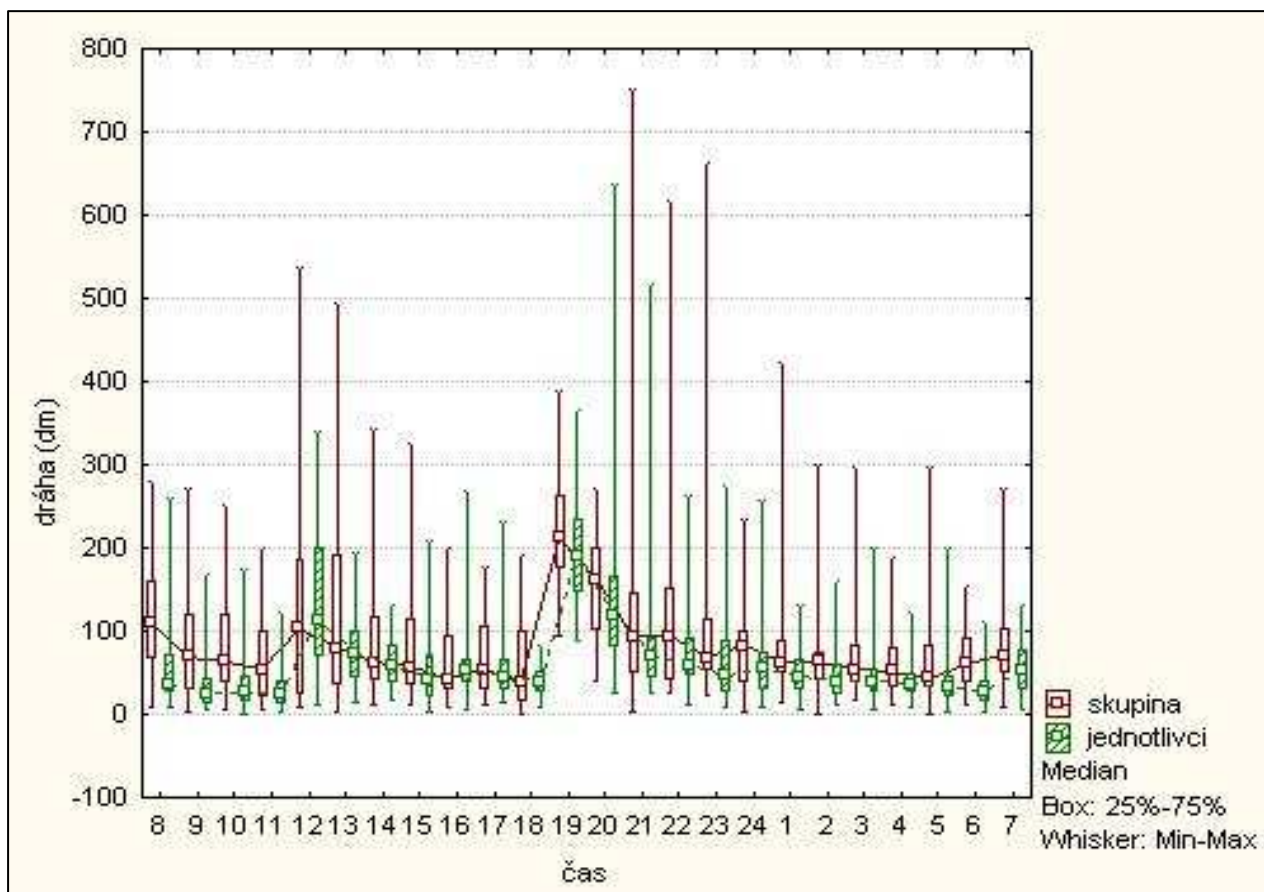
Naměřená data byla následně zpracována v programu Statistica verze 8.0 (StatSoft, 2007). Pro zjištění, zda se lišila aktivita jednotlivých pulců a skupiny, byla použita hierarchická ANOVA, metoda Nested design. Poté byly výsledky v tomto programu zpracovány do grafu typu Box and Whisker. Stejná metoda byla použita pro zjištění rozdílu aktivit pulců (skupiny a jednotlivců) za světla a za tmy. Dále byly naměřené aktivity zpracovány graficky, aby se dalo rozlišit, jak se liší jednotlivá aktivita larev v pokusu.



Obr. 1: Monitorovací zařízení. Šest arén s pulci, jejichž pohyb byl monitorován pomocí kamery a zaznamenáván v programu EthoVision.

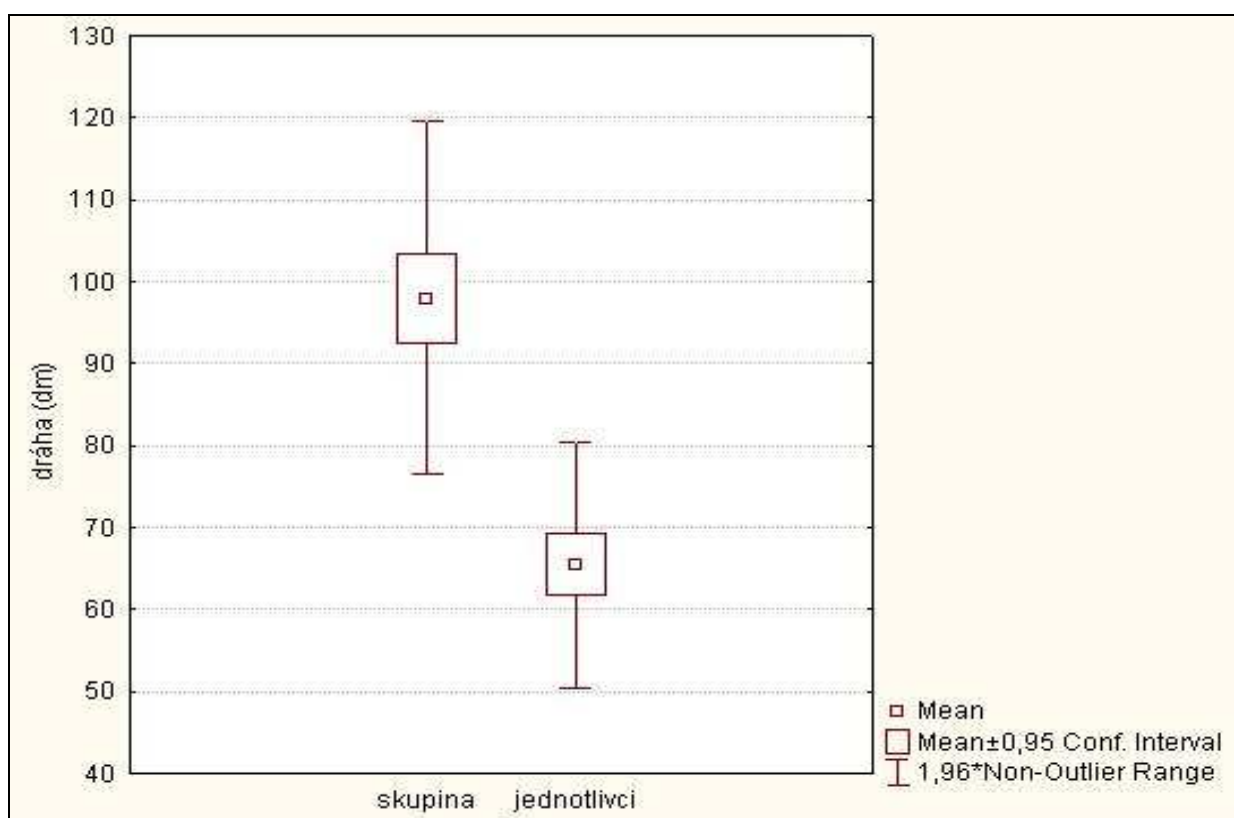
3. VÝSLEDKY

Během pokusu byla změřena aktivita 42 pulců v uspořádání „ve skupině“ a 42 pulců v uspořádání „jednotlivě“. Celkový průběh aktivity během 24 hodinového cyklu popisuje obrázek 2.



Obr. 2: Celkový průběh aktivit a jejich porovnání mezi skupinou a jednotlivci se světelným režimem 12 hodin světlo (7:00 – 19:00) a 12 hodin tma (19:00 – 7:00).

Vrchol aktivity pulců v obou případech je v 19:00, kdy docházelo ke změně světelného režimu. Průměrná aktivita pulců ve skupině za desetiminutové měření byla $97,9 \pm 88,9$ dm. Průměrná aktivita jednotlivců byla $65,4 \pm 60,4$ dm. Byl prokázán statisticky významný rozdíl mezi skupinami ($\chi^2 = 71,85$, $df = 1$, $p < 0,001$). Z naměřených dat, tedy délek uplavaných drah, je zřejmé, že pulci ve skupině vykazují větší aktivitu než jednotlivci (obr. 3).



Obr. 3: Celkové srovnání průměrně uplavané dráhy pro skupinu a jednotlivce (dm).

Jako poslední bylo testováno, zda se liší aktivita skupiny a jednotlivců v průběhu 24 hodin v závislosti na světelném režimu (tab. 1). Mezi hodnotami nebyl nalezen statisticky významný rozdíl ($\chi^2 = 0,049$, $df = 1$, $p = 0,82$).

Tab. 1: Průměrná délka (dm) uplavané dráhy u skupiny a jednotlivců.

		průměr	S. D.	maximum	minimum
skupina	světlo	102,27	93,26	536,82	0,13
	tma	93,56	84,29	750,57	0
jednotlivci	světlo	68,76	63,12	365,32	0,34
	tma	62,14	57,47	638,52	1,64

4. DISKUZE

Popsané výsledky ukazují, že aktivita pulců druhu *Phyllobates vittatus*, se liší mezi situacemi, kdy jsou pulci ve skupině (nebo v mém případě alespoň v chemickém kontaktu) a kdy jednotlivě. Pulci ve skupině vykazovali větší aktivitu než jednotlivci. Podobné reakce na chemické signály uvádí i další autoři. McClure et al. (2009) došli k podobným výsledkům v experimentu, kde byla porovnáována aktivita mezi menší (5 pulců) a větší (15 pulců) skupinou druhu *Rana sylvatica*. Ke stejným výsledkům v takto uspořádaném pokusu došel i Bodnár (2007) u druhu *Bufo bufo*. Pulci *Bufo boreas* reagovali na extrakt chemikálií ze zraněných jedinců stejného druhu zvýšením celkové aktivity a vyhýbali se místům obsahujícím tuto látku (Hews et Blaustein, 1985). Mimo již zmíněnou chemickou signalizaci má vliv na aktivitu larev i samotný vizuální kontakt. Rot-Nikcevic et al. (2006) zjistili, že aktivita pulců *Rana sylvatica* vzrostla s přítomností vyššího počtu pulců, ať již skutečných nebo vytvořených pomocí zrcadel a nejvyšší byla ve skupině o nejvyšším počtu larev. V podobném experimentu, kde docházelo ke zvýšení hustoty pulců *Xenopus laevis* pomocí zrcadel, zaznamenali nárůst aktivity i Gouchie et al. (2008). Množství aktivity (délky uplavaných drah) se však může lišit v závislosti na druhu, jelikož pulci *Bufo americanus* měli prokazatelně menší aktivitu než pulci rodu *Rana* (Rot-Nikcevic et al., 2006). Oproti tomu však Surova et al. (2009) uvedli, že u pulců *Bufo bufo* byla aktivita vyšší než u *Rana temporaria*. Tyto rozdíly v aktivitě mohou být způsobeny odlišným stářím pulců, kdy starší, tedy větší zvířata, jsou méně dostupná predátorům a plavou rychleji, tedy mají vyšší šanci na únik při napadení (Richards et Bull, 1990), nebo to může být způsobeno vyšší konkurencí ve skupině zvířat.

Zvířata přizpůsobují jejich chování změnám v jejich životním prostředí s ohledem jak na predační riziko, tak na obstarání zdrojů potravy (Anholt et Werner, 1995). Relyea (2002) uvedl, že u larev *Rana sylvatica* došlo ke zvýšení aktivity při nedostatku potravy, a také v přítomnosti kompetitorů. Anholt et Werner (1995) předkládali rozdílné množství potravy pulcům *Rana catesbeiana* a měřili aktivitu za přítomnosti predátora, nymfy vážky *Tramea lacerata*. V případě, že byl přítomen dostatek potravy, pulci plavali méně a jejich pohyb byl mnohem pomalejší. Pokud bylo předloženo málo potravy, pulci plavali více a rychleji. Na druhou stranu byli také častěji uloveni.

Predace tedy ovlivňuje aktivitu významně. Kutílková (2006) uvedla, že se u pulců *Bufo bufo* prokazatelně lišila aktivita u skupiny bez predátora a skupiny pod stálým predačním tlakem. Množství aktivity nebo způsob reakce larev se však liší mezi druhy pulců, druhy predátorů a typem signálů, který může být mechanický, chemický nebo vizuální. Takahara et al. (2008) naměřili pokles aktivity u *Hyla japonica* na polovinu v přítomnosti chemických signálů nymfy *Anax parthenope julius*. K podobnému snížení aktivity za stejných podmínek došlo i v případě *Rana clamitans* (Fraker, 2008).

V pokusu nebyl nalezen statisticky významný rozdíl mezi skupinami v závislosti na vlivu světla. K podobným výsledkům dospěli i McClure et al. (2009) se skokanem *Rana sylvatica*. Přesto však někteří autoři vliv světla na aktivitu pulců uvádí. Vliv světla je popisován zejména na základě pozorování v terénu. Eterovick et Sazima (1999) popsali chování u larev *Bufo rufus*. Tito pulci tvoří jak nepohyblivé, tak pohyblivé školky. Školky jsou četné zejména ráno, kdy zvířata přijímají potravu. Po setmění vznikají větší agregace a pulci zpomalí jejich pohyb, dokud na ně nezačne ráno opět svítit světlo a nezačnou být zase aktivní. U pulců *Xenopus laevis* je plavání a jejich chování ovlivněno světelnými podmínkami (Roberts, 1978). Beiswenger (1977) popsal chování ovlivněné světlem a jeho intenzitou u pulců *Bufo americanus*, kteří tvoří agregace. V průběhu noci jsou pulci rozptýleni po nádrži, intenzita plavání a hledání potravy vzrůstá se zvětšující se intenzitou světla. Světlo aktivuje jejich činnost v ranních hodinách. Pokud je zataženo, jejich aktivita klesá. Ubývající světlo způsobí, že se jednotlivci rozptýlí z agregací a nejsou aktivní. Podobné chování popsali i Rödel et Linsenmair (1997) u larev *Phrynomantis microps*, které tvoří hejna během rána a přetrvávají přes den. Tyto hejna však autoři nikdy nepozorovali v noci. Oproti druhu *Bufo americanus*, který byl zmíněn výše, na tento druh nepůsobí intenzita světla, ale přítomnost predátorů. K vyvolání tvorby formace stačily chemické podněty, které pocházely z těl poraněných pulců téhož druhu a vizuální podněty.

Sledování pulci *Phyllobates vittatus* v pokusu nevykazovali rozdílnou aktivitu v závislosti na denní době. Zdá se však, že vrchol aktivity byl večer, v době, kdy docházelo ke změně světelného režimu. I přes tento výsledek se ukazuje, že u mnoha žabích druhů pulci cirkadiánní aktivitu mají. Jara (2008) popsal aktivitu pulců *Physalaemus pustulosus*, kteří vykazovali prokazatelně nižší aktivitu během dne než v noci. Také Fraker (2008) uvádí převážně noční aktivitu u larev *Rana clamitans*. Druh

Rana catesbeiana vykazoval aktivitu v experimentu, která vrcholila ve večerních nebo nočních hodinách (Smith et al., 2008).

5. ZÁVĚR

V mé práci byla měřena aktivita pulců *Phyllobates vittatus*, aby bylo zjištěno, zda se liší aktivita jednotlivců a skupiny na základě chemického kontaktu, světelného režimu. Lze tedy říci, že v laboratorním prostředí se u tohoto druhu velikost skupiny projeví ve změně aktivity. Pulci, kteří byli sledováni v arénách jednotlivě, měli prokazatelně nižší aktivitu než ti pulci, kteří byli v chemickém kontaktu. Pulci také nevykazovali změnu aktivity v závislosti na světelných podmínkách. Jejich aktivita u obou skupin byla nejvyšší ve večerních hodinách, kdy došlo k vypnutí světla.

6. LITERATURA

- Anholt, R. B., Werner, E. E. (1995): Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior. *Ecology*, 76: 2230-2234.
- Azevedo-Ramos, C., Van Sluys, M., Hero, J. M., Magnusson, W. E. (1992): Influence of tadpole movement on predation by odonate naiads. *Journal of Herpetology*, 26: 335-338.
- Beiswenger, R. E. (1977): Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of *Bufo americanus*, in relation to light and temperature. *Ecology*, 58: 98-108.
- Bodnár T. (2007): Agregace jako antipredační strategie u pulců ropuchy obecné (*Bufo bufo*). Bc. práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.
- Boone, M. D. (2005): Juvenile frogs compensate for small metamorph size with terrestrial growth: overcoming the effects of larval density and insecticide exposure. *Journal of Herpetology*, 39: 416-423.
- 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.
- Duellman, W. E., Trueb, L. (1986): *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Dunson, W. A., Travis, J. (1991): The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*, 138: 1067-1091.
- Eterovick, P. C., Sazima, I. (1999): Description of the tadpole of *Bufo rufus* with notes on aggregative behavior. *Journal of Herpetology*, 33: 711-713.
- Fraker, M. E. (2008): The influence of the circadian rhythm of green frog (*Rana clamitans*) tadpoles on their antipredator behavior and the strength of the nonlethal effects of predators. *The American Naturalist*, 171: 545-552.

- Gouchie, G. M., Roberts, L. F., Wassersug, R. J. (2008): The effect of mirrors on African clawed frog (*Xenopus laevis*) larval growth, development, and behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1821-1829.
- 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.
- Holomuzki, J. R. (1986): Predator avoidance and diel patterns of microhabitat use by larval tiger salamanders. *Ecology*, 67: 737-748.
- Jara, F. G. (2008): Tadpole-odonate larvae interactions: influence of body size and diel rhythm. *Aquatic Ecology*, 42: 503-509.
- Jara, F. G., Perotti, M. G. (2009): Toad tadpole responses to predator risk: ontogenetic change between constitutive and inducible defenses. *Journal of Herpetology*, 43: 82-88.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., Webber, M. I., Charnov, E. L. (1977): Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 25: 30-38.
- Kutílková, P. (2006): Vliv predátora na pohybovou aktivitu larev ropuchy obecné (*Bufo bufo*). Bc. práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.
- Lima, S. L., Bednekoff, P.A. (1999): Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* 153: 649–659.
- Lötters, S., Jungfer, K. H., Schmidt, W., Henkel, E. W. (2007): *Poison Frogs: Biology, Species & Captive Husbandry*. Chimaira, Frankfurt am Main.
- Madison, D. M., Maerz, J. C., McDarby, J. H. (1999): Optimization of predator avoidance by salamanders using chemical cues: diet and diel effects. *Ethology* 105: 1073-1086.
- McClure, K., Mora, J. V., Smith, G. R. (2009): Effects of light and group size on the activity of wood frog tadpoles (*Rana sylvatica*) and their response to a shadow stimulus. *Acta Herpetologica*, 4: 103-107.

- Noldus Information Technology (1997) – EthoVision: Video Tracking, Motion Analysis and Behavior Recognition system, version 1.9.
- Oishi, T., Nagai, K., Harada, Y., Naruse, M., Ohtani, M., Kawano, E., Tamotsu, S. (2004): Circadian rhythms in amphibians and reptiles: ecological implications. *Biological Rhythm Research*, 35: 105-120.
- Relyea, R. A. (2002): Competitor-induced plasticity in tadpoles: consequences, cues, and connections to predator-induced plasticity. *Ecological Monographs*, 72: 523-540.
- Resetarits, W. J. J. (1996): Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist*, 36: 205-215.
- Richards, S. J., Bull, C. M. (1990): Size-limited predation on tadpoles of three Australian frogs. *Copeia*, 1990: 1041-1046.
- Roberts, A. (1978): Pineal eye and behaviour in *Xenopus* tadpoles. *Nature*, 273: 774–775.
- Rödel, M., Linsenmair, K. E. (1997): Predator-induced swarms in the tadpoles of an African savanna frog, *Phrynomantis microps*. *Ethology*, 103: 902-914
- Rot-Nikcevic, I., Taylor, CH. N., Wassersug, R. J. (2006): The role of images of conspecifics as visual cues in the development and behavior of larval anurans. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 19-25.
- Savage, J. M. (2005): *The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago Press, Chicago, London.
- Shah, A. A., Ryan, M. J., Bevilacqua, E., Schlaepfer, M. A. (2010): Prior experience alters the behavioral response of prey to a nonnative predator. *Journal of Herpetology*, 44: 185-192.
- Schoeppner, N. M., Relyea, R. A. (2009): Interpreting the smells of predation: how alarm cues and kairomones induce different prey defences. *Functional Ecology*, 23: 1114-1121.

- Skelly, D. K. (1994): Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Animal Behaviour*, 47: 465-468.
- Smith, G. R., Burgett, A. A., Temple, K. G., Sparks, K. A., Winter, K. A. (2008): The ability of three species of tadpoles to differentiate among potential fish predators. *Ethology*, 114: 701-710.
- Spieler, M. (2000): Developmental plasticity and behavioural adaptations of two West African anurans living in an unpredictable environment (Amphibia, Anura). *Bonn Zoological Monographs*, 46: 109-120.
- Statistica 8.0, StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Surova, G. S., Mukhina, T. V., Bezryadnov, D. V. (2009): Group effect on individual locomotor activity of common toad (*Bufo bufo* L.) and brown frog (*Rana temporaria* L.) tadpoles. *Russian Journal of Ecology*, 40: 280-285.
- Takahara, T., Kohmatsu, Y., Maruyama, A., Yamaoka, R. (2008): Benefit of suites of defensive behavior induced by predator chemical cues on anuran tadpoles, *Hyla japonica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 235-240.
- Veselovský, Z. (2005): *Etologie*. Academia, Praha.
- Walston, L. J., Mullin, S. J. (2007): Population responses of wood frog (*Rana sylvatica*) tadpoles to overwintered bullfrog (*Rana catesbeiana*) tadpoles. *Journal of Herpetology*, 41: 24-31.
- Wassersug, R. (1971): On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *The American Midland Naturalist*, 86: 101-109.
- Wilbur, H. M. (1997): Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*, 78: 2279-2302.
- Wilbur, H. M., Collins, J. P. (1973): Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182: 1305-1314.