

A vízszintcsökkentés hatása erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalak egyedfejlődésére

Orf Stephanie^{1,2,3}, Urszán Tamás János², Hettyey Attila³,
Nagy Gergely² és Herczeg Gábor²

¹Szent István Egyetem, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék,
1077 Budapest, Rottenbiller u. 50.

²Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológiai Intézet, Állatrendszertani és Ökológiai
Tanszék, Viselkedésökológiai Csoport,
1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C

³Magyar Tudományos Akadémia, Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi
Intézet, Lendület Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport,
1022 Budapest, Herman Ottó út 15.
e-mail: stephanie.orf@gmail.com

Összefoglaló: Az időszakos víztestekben szaporodó kétéltűek lárvái számára élőhelyük korai kiszáradása katasztrofális következményekkel járhat. Az ilyen szaporodóhelyeket használó fajok lárváinál a vízszintcsökkenés a túlélést elősegítő fenotípusos változásokat (adaptív fenotípusos plaszticitás) indukálhat. Magyarország kétéltűfaunájának egyik időszakos víztestekben is szaporodó tagja az erdei béka (*Rana dalmatina*). Manipulatív laborkísérletben vizsgáltuk, hogy a vízszint csökkentése indukál-e eltérést az erdei béka ebihalak életmenetében, morfológiájában vagy viselkedésében. Az általunk vizsgált populációban a vízszintcsökkentés nem befolyásolta sem az átalakulás idejét, sem a testalakot, ugyanakkor csökkentette az ebihalak mozgási aktivitását és kockázatvállalását, valamint a metamorfok testtömegét. Eredményeink alapján elmondható, hogy az erdei béka ebihalak reagálnak ugyan a vízszintcsökkentésre, de adaptív válasz helyett csak egy általános negatív hatás figyelhető meg. Vizsgálatunk eredményei nem támasztják alá azt a feltevést, hogy extrém száraz években fejlődésük felgyorsításával az erdei béka ebihalak el tudnák kerülni a kiszáradás megnövekedett veszélyét, de még ha időben át is alakulnak, úgy tűnik, a kisbékák rátermettsége csökkenni fog.

Kulcsszavak: fenotípusos plaszticitás, tó kiszáradás, ebihal, viselkedési aktivitás, kockázatvállalás

Bevezetés

A környezeti változatosság adaptív fenotípusos változatosságot indukálhat nem csak evolúciós, hanem ontogenetikus skálán is. Egy adott genotípus képességét, hogy különböző környezetekben különböző fenotípusokat hozzon létre, fenotípusos plaszticitásnak nevezzük (pl. West-Eberhard 2003). Az így létrejövő fenotípusos változatosság gyakran (de nem feltétlenül) adaptív (Ghalambor *et al.* 2007). Mivel a kétéltűlárváknak generációról generációra nagymértékben és vé-

letlenszerűen változó környezeti hatásoknak kell megfelelniük, relatíve korlátozottak mozgásukban és könnyen tarthatók kísérleti körülmények között, kiváló és kedvelt modelljei a fenotípusos plaszticitással foglalkozó kutatásoknak (Ward *et al.* 1992, Beebe 1996, Relyea 2007). Szembetűnőek például a ragadozók jelenlétében kialakuló morfológiai változások, amelyek hatására ugyancsak növekedhet az ebihalak túlélési esélye (Van Buskirk & McCollum 2000, Laurila *et al.* 2002a). Az ebihalak viselkedésüket is megváltoztathatják, így például aggregálódhatnak, függően a napszaktól és a rájuk vadászó ragadozó típusától (Spieler 2003), vagy módosíthatják aktivitásukat (Lawler 1989). Plaszticitás figyelhető meg a kikelésben is: patogén vagy ragadozó jelenlétében, annak típusától függő módon, később vagy hamarabb kelnek ki az ebihalak a petékből (Laurila *et al.* 2002b, Touchon *et al.* 2006).

A kétéltűlárvák számára a ragadozókon kívül nagy veszélyt rejt a lárvakori élőhely esetleges kiszáradása. Ez különösen az időszakos vizekre jellemző, így az ilyen élőhelyeket használó fajok lárváinál a kiszáradás adaptív fenotípusos plaszticitást indukálhat. A víz csökkenésére adaptív válaszként például a *Hyla pseudopuma* faj ebihalai gyorsabban fejlődtek, de kisebb testtömeggel alakultak át (Crump 1989). Hasonló válaszokat figyeltek meg a gyepi béka (*Rana temporaria*) (Loman 1999), a *Scaphiopus hammondii* (Denver *et al.* 1998) és a *Rhinella spinulosa* (Márquez-García *et al.* 2009) esetében is. A jelenség nem csak békáknál, hanem gőtéknél is ismert (Boone & Semlitsch 2002). A metamorfóziskori testméret és a metamorfózis ideje között fennálló negatív korreláció kiszáradástól függetlenül is ismert jelenség, vagyis a korábban átalakuló egyedek kisebb méretűek (Loman & Claesson 2003). Az életmenetet érintő változásokon kívül morfológiai válaszok is ismertek: kisebb mértékű vízszintcsökkenéskor nagyobb szem átmérőt, száj-orr távolságot, illetve nagyobb hátsó láb hosszát mértek, mint drasztikus kiszáradás esetében (Márquez-García *et al.* 2009). De nem csak a fejlődésre van hatása a kiszáradásnak, hanem a viselkedésre is. Az alacsony vízszint csökkenő táplálkozási és mozgási aktivitást eredményez béka és gőtefajoknál egyaránt (Laurila & Kujasalo 1999, Bridges 2002). A kiszáradás érzékelésének mechanizmusa lehet szaporodóhely-specifikus. A nyugati álsáskabéka (*Pseudacris triseriata*) faj esetében lokális adaptációt írtak le a kiszáradással kapcsolatosan: a különböző élőhelyeken szaporodó populációk más-más vegyületek töményedésének követésével szereznek információt a kiszáradás mértékéről (Gerlanc & Kaufman 2005).

A hazai kétéltűfajok többsége efemer kisvizekben is szaporodik (Péchy & Haraszthy 1997). Jelen vizsgálatban ezen fajok egyik tipikus képviselőjén, az erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalain vizsgáltuk a vízszintcsökkenés kiváltotta fenotípusos válaszokat. Legalább három kimenetel képzelhető el. A vízszint csökkentése 1) nem okoz változást, 2) általános negatív hatást fejt ki a fejlődésre (pl.

kisebb testméret, csökkenő viselkedési aktivitás) vagy 3) adaptív választ vált ki (pl. metamorfózis idejének előrehozása). Egy manipulatív laborkísérletben teszteltük, hogy a vízszint csökkenése hogyan befolyásolja az erdei béka ebihalak életmenetét, morfológiáját és viselkedését.

Módszerek

A vizsgálati állatok és a kísérlet

Az erdei béka (*Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839) a kétéltűek (*Amphibia*) osztályán belül a farkatlan kétéltűek (*Anura*) rendjébe és a valódibéka-félék (*Ranidae*) családjába tartozik. A faj széles körben elterjedt Európában. Lombhullató erdőkben, illetve erdőszegélyeknél található vizes élőhelyeken, február végétől április elejéig petecsomókban rakja le petéit, gyakran időszakos víztestekben. A lárva algákkal, vízi növényekkel táplálkozik és június elejére alakul át (Nöllert & Nöllert 1992). A vizsgálatunkban szereplő populáció Szigetmonostor környékéről (47°40'40.77" É, 19°5'31.47" K) származik egy évente kiszáradó kis tóból. 2013 tavaszán 40 frissen lerakott petecsomóból gyűjtöttünk véletlenszerűen kiválasztott petéket, majd ezeket 1,5 literes műanyag edényekben (ProForm Kft, kódszám: EP1500) tároltuk, amelyek 1 liter lágy vizet (RSW, APHA 1985) tartalmaztak. A kikelés után az ebihalakat egyedileg helyeztük el 1,5 literes edényekben. A kontroll kezelésben a vízmennyiség változatlan volt (6 cm mély), míg a kiszáradást imitáló kezelésnél négy naponta 20%-kal csökkentettük a víz mennyiségét, amely a kísérlet végére 200 ml-re (1,5 cm mélységűre) csökkent. A családok a kezeléseken egy-egy ebihallal voltak képviselve. Jelen vizsgálathoz csak az egyedek felét használtuk fel. Néhány állat elpusztult a vizsgálat alatt, így végül 18 kontroll és 15 vízszintcsökkentésen átesett ebihal adatait értékeltük ki. Mivel a természetben a párolgás eredményeként nem csak vízszintcsökkenés, hanem az oldott ásványi anyagok töményedése is megfigyelhető, ezt is figyelembe vettük: A kiinduló sókoncentráció az RSW alapkonzentrációjának megfelelő volt (APHA 1985), majd ezt a térfogatesökkentéssel arányos módon növeltük. A vizsgálat 19 °C-on, 12 órás megvilágítás alatt zajlott. Az ebihalakat forrázott spenóttal etettük naponta *ad libitum*, a vizüket négy naponta cseréltük.

Vizsgált változók és kiértékelésük

A metamorfóziskori testtömeget és a metamorfózisig eltelt időt a 42. fejlődési állapot (Gosner 1960, a mellső láb megjelenése) elérésekor rögzítettük. Az ebihalakat ekkor standardizált módon lefényképeztük oldalról és alulról. A digitális képekről az alábbi lineáris méreteket vettük fel: testhossz (szájtól a farok végéig),

törzshossz (szájtól a kloákáig), testmagasság (a legnagyobb méret), testszélesség (a legnagyobb méret), farokhossz (kloákától a farok végéig), farokizom magassága (legnagyobb méret) farokvitorla magassága (legnagyobb méret).

A viselkedést 32-36. fejlődési állapotú (Gosner 1960, hátsó lábujjak megjelenése) ebihalaknál mértük. Az aktivitást a tartóedényben mutatott mozgási aktivitással, a kockázatvállalást pedig egy szimulált vészhelyzetet (az ebihalakat megérintettük egy kis ecsettel) követő mozdulatlan periódus („lefagyás”) időtartamával jellemeztük (Urszán *et al.* 2015). A viselkedéseket digitális kamerával rögzítettük. Az aktivitást reggel 10:00-10:30 között, a kockázatvállalást pedig 12:30-13:05 között mértük. A felvétel ideje alatt megtett utat (aktivitás) a MATLAB program segítségével kalkuláltuk. A lefagyás idejét, vagyis az érintés és az első megmozdulás között eltelt időt, manuálisan mértük a videókon. Mindkét viselkedést három egymást követő napon mértük, az analízisekben a három mérés átlagát használtuk fel.

A testalakot leíró változókat korrigáltuk a testhosszra. Ehhez változónként lineáris regressziókat futtattunk a testhosszal, mint magyarázó változóval, és az így kapott reziduálisokat használtuk a további elemzésekben, mint méret-független változókat. Ezekben az egymással még mindig korrelációban álló, származtatott változókon főkomponens analízist futtattunk, hogy egy kisebb számú és statisztikailag egymástól független változóval írassuk le a testalakot. Két főkomponenst kaptunk 1-nél magasabb sajátértékkel. Az első pozitívan korrelált a törzshosszal és a farokvitorla magasságával, de negatívan a farokhosszal (1. táblázat). A második főkomponens pozitívan függött össze a testszélességgel és a farokizom magasságával (1. táblázat).

1. táblázat. A morfológiai változókon futtatott főkomponens analízis eredményei. A faktorok és az eredeti változók kapcsolata, a faktorok sajátértékei és általuk magyarázott variancia kerül bemutatásra. Az adott főkomponensnél figyelembe vett összefüggések vastag betűtípussal vannak jelölve.

	Főkomponens 1	Főkomponens 2
törzshossz	0,95	<0,001
testmagasság	0,4	-0,03
testszélesség	0,1	0,86
farokhossz	-0,95	< -0,001
farokizom magasság	-0,21	0,83
farokvitorla magasság	0,72	0,13
sajátérték	2,52	1,45
magyarázott variancia (%)	42	24

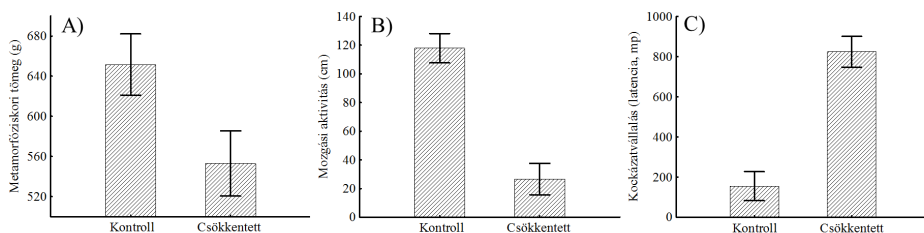
Kezeléseink hatását a vizsgált – nem független – viselkedési (aktivitás, kockázatvállalás), életmenet (metamorfózis kora, és metamorfóziskori tömeg) és morfológiai (alakfőkomponens 1 és 2) változókra egy többváltozós általános lineáris modellel teszteltük. Magyarázó kategória változónk a kiszáradás-kezelés volt. A többváltozós teszt szignifikanciájának függvényében értékeltük a változónkénti eredményeket.

2. táblázat. A kiszáradás-kezelés életmenet, morfológiai és viselkedési változókra kifejtett hatását tesztelő többváltozós általános lineáris modell egyváltozós eredményei. A változók melyeket a kiszáradás-kezelés szignifikánsan befolyásolt vastag betűtípussal vannak jelölve.

	$F_{1,30}$	P
metamorfózis ideje	0,1	0,75
metamorfóziskori testtömeg	4,89	0,035
aktivitás	37,04	< 0,001
kockázatvállalás	40,29	< 0,001
alakfőkomponens 1	2,29	0,14
alakfőkomponens 2	1,36	0,25

Eredmények és megvitatásuk

A kiszáradás-kezelés hatása a vizsgált változókra a többváltozós megközelítésben szignifikáns volt ($Wilks \lambda_{6,25} = 0,22$; $p < 0,001$). Az egyváltozós tesztek eredményei szerint a vízszintesökkenés a vizsgált változók közül a metamorfóziskori testtömeget, az aktivitást és a kockázatvállalást befolyásolta szignifikánsan (2. táblázat). A kiszáradással szembenező ebihalak kisebb testtömeggel alakultak át, csökkentették mind az aktivitásukat, mind a kockázatvállalásukat (1. ábra). Morfológiai paraméterek tekintetében nem találtunk különbséget a kontroll és a kiszáradást modellező kezelésben nevelt ebihalak között.



1. ábra. A kiszáradás-kezelés hatása a metamorfóziskori testtömegre (A), aktivitásra (B) és a kockázatvállalásra (C). Az ábrákon átlagok és a hozzájuk tartozó standard hibák láthatók.

A fellelhető irodalom nagy részében az élőhely kiszáradásának veszélyére az ebivalak fejlődésük gyorsításával reagálnak (adaptív fenotípusos plaszticitás), amit alacsonyabb ebivalakori aktivitás és kisebb átalakuláskori tömeg kísér. A *Scaphiopus hammondi* faj esetében Denver és munkatársai (1998) fenotípusos plaszticitásként írta le az állatok válaszát a kiszáradásra. Loman (1999) tanulmányában az erdei béka közeli rokona a gyepi béka is gyorsabb fejlődést mutatott, illetve kisebb testtömeggel alakult át a vízszint csökkenés hatására. Várható volna, hogy a hasonló lárvális élőhelyeket használó erdei békánál is megjelenik ez az adaptív válasz. Ugyanakkor az erdei békával korábban egy genusba tartozó pocsolyalako béka (*Lithobates palustris*) esetén a testtömeg csökkenése nem függött össze a vízszint csökkenésével, hanem kizárólag a táplálék mennyiségétől függött (Bridges 2002). Ettől függetlenül ebben a tanulmányban is hatással volt a kiszáradás a fejlődésre, adaptív válaszként az ebivalak gyorsabban alakultak át (Bridges 2002). Az általunk elvégzett kísérletben azonban nem így alakult, nem tudtuk kimutatni a vízszintcsökkenés-indukálta adaptív választ. Megjegyezzük, hogy nem tudjuk kizárni azt az alternatív magyarázatot, miszerint már a kontroll kezelésünk 6 cm-es vízmagasságára is fejlődés-gyorsítással reagáltak az ebivalaink, a vízszintcsökkenés okozta negatív hatások pedig a vízminőséggel függenek össze, bár az irodalomban a mienkhez hasonló, de akár alacsonyabb vízszintmagasságot is jellemeztek „magas vízszint kezelés”-ként (Crump 1989: 4,1 cm, Denver *et al.* 1998: 10 cm). Az alternatíva biztos elvetéséhez a kísérlet megismétlésére lenne szükség több kezeléssel.

A vizsgált változók közül az átalakuláskori testtömegre és a viselkedésre volt hatással a kiszáradás-kezelés. A testtömeg mellett az aktivitás is csökkent a korábbi tanulmányok szerint. Laurila és Kujasalo (1999) a víz csökkentésére alacsonyabb aktivitást figyeltek meg, emellett ezek az egyedek hamarabb és kisebb testtömeggel alakultak át. Bridges (2002) kísérletében a táplálkozással töltött idő a felére csökkent a kiszáradás hatására, ezáltal a testtömeg is csökkent. Eredményeink is megerősítik azt a megfigyelést, hogy a kiszáradás hatására az ebivalak csökkentett aktivitással reagálnak, ami csökkent testtömeghez vezethet. Ugyanakkor a fejlődés időtartamának csökkentése nélkül ezeknek a változásoknak az adaptív értéke ismeretlen, bár a metamorfóziskori testtömeg rátermettséget növelő hatásának ismertében (Altwegg & Reyer 2003) negatívnak tekinthető.

Összegezve tehát, a három hipotézisünkből az első, miszerint nem okoz változást a kiszáradás, elvethető, mivel az ebivalak reagáltak a csökkenő vízszintre: a csökkenő vízszint hatására csökkent az ebivalak testtömege, aktivitása és kockázatvállalása. Ezen reakciók összességét azonban nem nevezhetjük adaptívoknak, mivel a fejlődés időtartama nem rövidült le a kiszáradást imitáló kezelésben, így az élőhely megszűnése okozta pusztulás esélyét nem csökkentették. Ezért a meg-

figyelt hatásokat a kiszáradás okozta stressz hatására fellépő, a fejlődést negatívan befolyásoló maladaptív (*sensu* Ghalambor *et al.* 2007) plaszticitásként interpretáljuk, bár elképzelhető, hogy a viselkedési aktivitás csökkentése előnyös lehet, amennyiben a csökkenő vízszint következtében az ebihalak könnyebben elérhetővé válnak a ragadozók számára.

Köszönetnyilvánítás – Köszönettel tartozunk Baumann Juditnak a terepi és labormunkákban nyújtott segítségéért. A kutatást az OTKA (HG: K-105517), és a Magyar Tudományos Akadémia Lendület programja (HA: LP 2012-24/2012) és Bolyai János Kutatási Ösztöndíja (HG) támogatta és a Közép-Duna-völgyi Környezetvédelmi és Természetvédelmi Felügyelőség engedélyével (KTVF:10950-3/2013) zajlott.

Irodalomjegyzék

- Altwegg, R. & Reyer, H-U. (2003): Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. – *Evolution* **57**: 872–882.
- Beebe, T. J. C. (1996): *Ecology and conservation of amphibians*. – Chapman and Hall, London
- Boone, D. M. & Semlitsch, D. R. (2002): Interactions of an insecticide with competition and pond drying in amphibian communities. – *Ecol. Appl.* **12**(1): 307–316.
- Bridges, M. C. (2002): Tadpoles balance foraging and predator avoidance: effects of predation, pond drying, and hunger. – *J. Herpetol.* **36**: 627–634.
- Crump, L. M. (1989): Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pesudopuma*. – *Copeia* **3**: 794–797.
- Denver, J. R., Mirhadi, N. & Phillips, M. (1998): Adaptive plasticity in Amphibian metamorphosis: response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. – *Ecology* **79**(6): 1859–1872.
- Gerlanc, N. M. & Kaufman, G. A. (2005): Habitat of origin and changes in water chemistry influence development of western chorus frogs. – *J. Herpetol.* **39**: 254–265.
- Gosner, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. – *Herpetologica* **16**: 183–190.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P. & Reznick, D. N. (2007): Adaptive versus non adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. – *Funct. Ecol.* **21**(3): 394–407.
- Laurila, A. & Kujasalo, J. (1999): Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. – *J. Anim. Ecol.* **68**: 1123–1132.
- Laurila, A., Pakkasmaa, A., Crochet, P. A. & Merilä, J. (2002a): Predator induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians. – *Oecologia* **132**: 524–530.
- Laurila, A., Karttunen, S. & Merilä, J. (2002b): Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. – *Evolution* **56**: 617–627.
- Lawler, S. P. (1989): Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anuras. – *Anim. Behav.* **38**: 1038–1047.
- Loman, J. (1999): Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration. – *Amphibian-Reptilia* **20**: 421–430.
- Loman, J. & Claesson, D. (2003): Plastic response to pond drying in tadpoles *Rana temporaria*: tests of cost models. – *Evol. Ecol. Res.* **5**: 179–194.

- Márquez-García, M., Correa-Solis, M., Sallaberry, M. & Méndez, M. A. (2009): Effects of pond drying on morphological and life-history traits in the anuran *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae). – *Evol. Ecol. Res.* **11**: 803–815.
- Nöllert, A. & Nöllert, C. (1992): *Die Amphibien Europas: Bestimmung-Gefährdung-Schutz*. – Stuttgart, Franckh-Kosmos Verlag.
- Péchy, T. & Haraszthy, L. (1997): *Magyarország kétéltűi és hüllői*. – Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- Relyea, R. A. (2007): Getting out alive: how predators affect the decision to metamorphose. – *Oecologia* **152**: 389–400.
- Spieler, M. (2003): Risk of predation affects aggregation size: a study with tadpoles of *Phrynomantis microps*. – *Anim. Behav.* **65**: 179–184.
- Touchon, J. C., Gomez-Mestre, I. & Warkentin, K. M., (2006): Hatching plasticity in two temperate anurans: responses to a pathogen and predation cues. – *Can. J. Zool.* **84**: 556–563.
- Urszán, T. J., Török, J., Hettyey, A., Garamszegi, L. Zs. & Herczeg, G. (2015): Behavioural consistency and life-history in *Rana temporaria* tadpoles. – *Oecologia, in press*
- Van Buskirk, J. & McCollum, S. A. (2000): Functional mechanism of an inducible defense in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation. – *J. Evol. Biol.* **13**: 336–347.
- Ward, R. D., Skibinski, D. O. & Woodwark, M. (1992): Protein heterozygosity, protein structure, and taxonomic differentiation. – In: Hecht, K. M. (Eds.): *Evolutionary biology*. Plenum press, New York, pp. 73–159.
- West-Eberhard, M. J. (2003): *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.

Effect of water level reduction on the development of wood frog (*Rana dalmatina*) tadpoles

Stephanie Orf^{1,2,3}, Tamás J. Urszán², Attila Hettyey³, Gergely Nagy² and Gábor Herczeg²

¹Department of Ecology, Institute of Biology, Faculty of Veterinary Sciences, Szent István University,

H-1077 Budapest, Rottenbiller u. 50, Hungary

²Department of Systematic Zoology and Ecology, Institute of Biology, Eötvös Loránd University, Behavioural Ecology Group,

H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C, Hungary

³Plant Protection Institute, Centre for Agricultural Research, Hungarian Academy of Sciences, Lendület Evolutionary Ecology Research Group,

H-1022 Budapest, Herman Ottó út 15, Hungary

e-mail: stephanie.orf@gmail.com

Pond drying can be fatal for amphibian larvae developing in temporary water bodies. Decreasing water level can induce phenotypic changes in amphibian larvae inhabiting such habitats aiding survival (adaptive phenotypic plasticity). One species of the Hungarian herpetofauna breeding in temporary water bodies is the agile frog, *Rana dalmatina*. We studied whether decreasing water level induced changes in life history, morphological and behavioural traits of agile frog tadpoles in a manipulative laboratory experiment. Decreasing water level did not affect timing of metamorphosis or body shape, but it decreased body mass at metamorphosis, activity and risk-taking of the tadpoles. Our results suggest that even though agile frog tadpoles do react to decreasing water levels, there is only a general negative impact on development instead of an adaptive response. Therefore, it seems highly unlikely that agile frog tadpoles could compensate pond drying by accelerated development. Further, even if they would successfully metamorphose before the pond dried out, their fitness would decrease due to their decreased size.

Keywords: phenotypic plasticity, pond drying, tadpoles, behavioral activity, risk-taking