

O způsobech rozmnožování amazonských žab

Jiří Moravec

Jednou z velmi zajímavých stránek biologie obojživelníků jsou neobvykle rozmanité způsoby rozmnožování žab. Žáby v tomto směru předčí nejen ocasaté obojživelníky, ale i většinu ostatních skupin obratlovců. Způsobem rozmnožování (reproductive mode) se zde rozumí kombinace dvou důležitých hledisek: na jaká místa jsou vajíčka kladena a jak se vajíčka a larvy vyvíjejí. V širším pojetí jde o vzájemné spolupůsobení více faktorů, mezi něž patří především povaha místa sloužícího k uložení snůšky, charakter snůšky, typ vajíček, způsob a rychlost vývinu vajíček a larev, typ larev a podoba rodičovské péče (Crump 1974, Duellman a Trueb 1986).

Celkem známe asi 30 různých způsobů žabiho rozmnožování, které můžeme rozdělit podle místa vývinu vajíček na tři základní skupiny a devět menších podskupin (viz tab.). Nejrozšířenějším a zřejmě také nejpůvodnějším způsobem je ten, který dobře známe z naší přírody. Vajíčka jsou kladena do vody, kde probíhá i úplný vývin pulců. V oblastech mírného klimatu to je dokonce až na vzácné výjimky jediný způsob rozmnožování žab. V Evropě takovou ojedinělou odchylku představuje ropuška starostlivá (*Alytes obstetricans*), jejíž vajíčka snesená na souši přenáší do vody na zadních nohách sameček.

Jiná situace je ovšem ve vlhkém tropickém pásu. Zde existuje celá škála složitějších způsobů, které mnoha druhům žab umožnily trvale obsadit pozemní prostředí a vegetaci. Největší rozmanitosti ve způsobech rozmnožování dosáhly žáby v neotropické oblasti (Jižní a Střední Amerika a karibské ostrovy), která ostatně sluje druhově nejbohatší žabí faunou na světě. Najdeme zde minimálně 21 dobře vyhraněných způsobů, tedy dvě třetiny všech známých možností, z nichž osm je natolik jedinečných, že se nevyskytuje nikde jinde na světě. V ostatních zoogeografických oblastech, do kterých zasahuje zóna tropů (australská, etiopská, orientální), je počet známých způsobů žabiho rozmnožování téměř o polovinu nižší (nejvýše 12) a počet způsobů jedinečných pro určitou oblast se pohybuje jen v rozmezí 0–2.

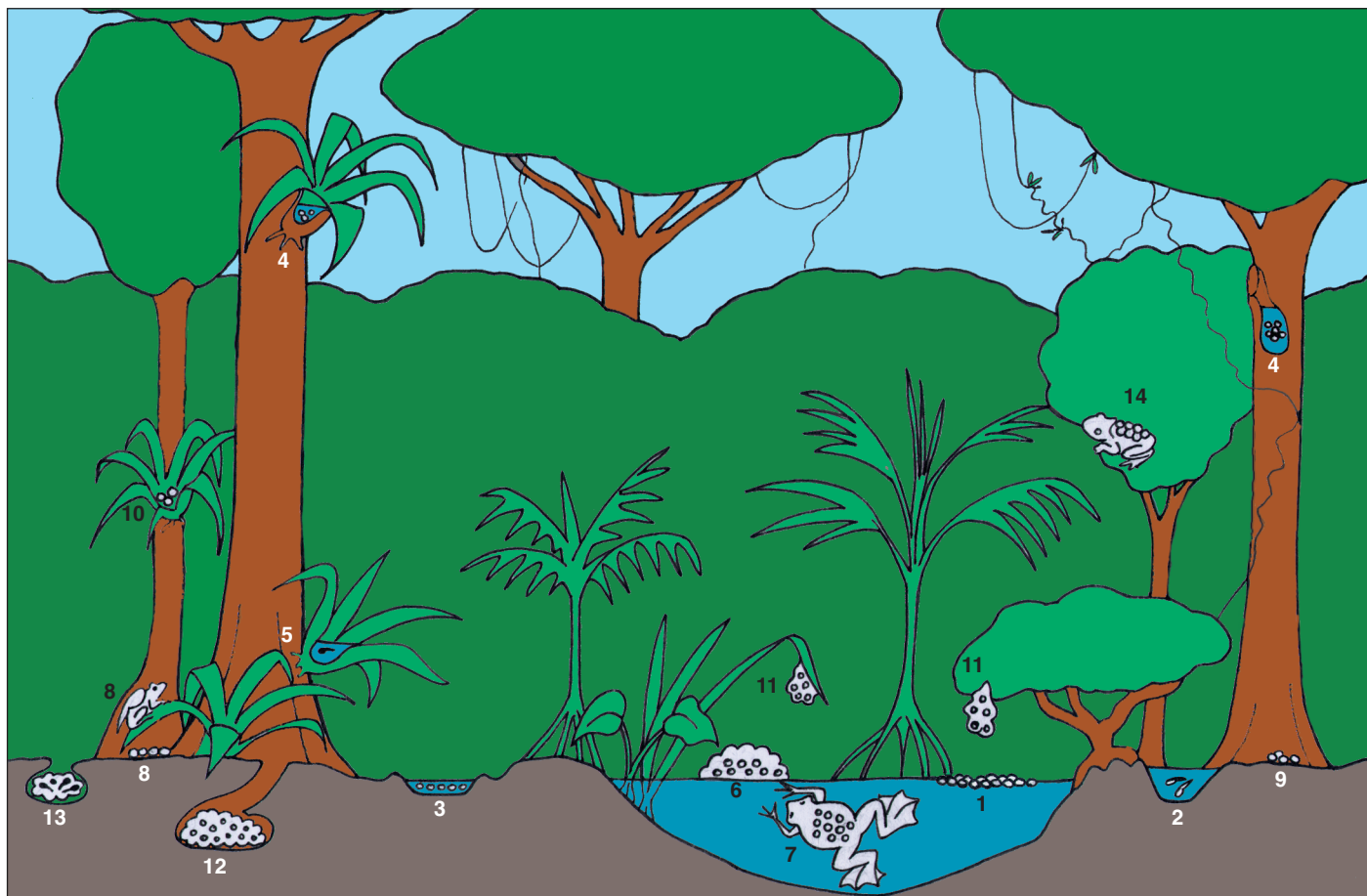
Z uvedeného je celkem zřejmé, že za lepším poznáním tajů žabiho rozmnožování musíme zamířit do jihoamerických tropických lesů. Podívejme se tedy podrobně na způsoby rozmnožování žab např. v nížin-

ném deštném lese v okolí peruánského města Iquitos.

Toto území leží v oblasti obecně označované jako Západní Amazonie, jejíž centrum tvoří nížina v povodí řek Amazonky, Ucayali a Rio Napo. Jde o nejvlhčí část Amazonské nížiny s ročním úhrnem srážek přesahujícím 3 000 mm, která hostí vůbec nejrozmanitější žabí společenstvo na Zemi. Pozorování a studium žab ve zdejších lesích je jako vzrušující listování v ohromné učebnici biologie obojživelníků překypující těmi nejzajímavějšími příklady. Jen v blízkém okolí Iquitosu žije 119 v současnosti známých druhů žab, přičemž popisy dalších pro vědu nových druhů se připravují. Na území několika čtverečních kilometrů se zde setkáváme minimálně se 14 různými způsoby rozmnožování žab (viz obr.), což je více než v kterékoli jiné než neotropické oblasti.

První a nejjednodušší způsob rozmnožování západoamazonských žab (tab. A 1.) odpovídá výše zmíněné běžné situaci, kdy jsou vajíčka kladena do stojaté vody, v níž jsou pulci procházejí celým vývinem až do metamorfózy. V oblasti Iquitosu je typický pro mnohé zástupce ropuchovitých (*Bufo* *nidae*), rosničkovitých (*Hyllidae*) a parosničkovitých (*Microhylidae*) žab a také pro jediného zdejšího představitele skokanovitých (*Ranidae*) — skokana jihoamerického (*Rana palmipes*). Výběr vhodných nádrží tu mají tyto žáby skutečně veliký. Využívají různá jezera, říční tišiny, slepá ramena, laguny, tůně, lesní nebo otevřené mokřady, jakož i množství dočasných nádrží vzniklých po silných deštích a sezonních

Způsoby rozmnožování žab v podmínkách západoamazonského deštného lesa. Číslo odpovídá pořadí rozmnožovacích způsobů uvedených a popsáných v textu. Orig. J. Moravec





Vlevo nahoře sameček pralesničky sítkované (*Dendrobates reticulatus*) přendšející pulce ♦ Vlevo dole atelopus amazonský (*Atelopus spumarius*) ♦ Sameček rosničky posměvavé (*Osteocephalus deridens*) v denním úkrytu v bromélii, uprostřed

záplavách (louže, zalité jámy po vývratech či zaplavené břehy řek a terénní sníženiny).

Druhý způsob (tab. A 1.) se od předcházejícího liší tím, že vajíčka jsou kladena do tekoucí vody a pulci jsou přizpůsobeni k životu ve vodním proudu. Obvykle takový typ rozmnožování nachází uplatnění ve vyšších polohách, s hojným výskytem prudce tekoucích potůčků a bystřin. V široké záplavové zóně Amazonky kolem Iquitosu, kde nadmořská výška krajiny jen mírně kolísá mezi 100–120 m, velká nabídka podobných proudících vod není. Daný způsob rozmnožování je zde tedy poměrně vzácný a využívají ho zřejmě jen drobné pestře zbarvené ropuchovité žáby r. *Atelopus* (viz obr.). Ateopové obývají původní nenarušený les, kde se zdržují ve vrstvě opadaného listí při březích pralesních potoků a říček. Jejich pulci mají ústní disk přeměněný v širokou přísavku, která jim umožňuje přidržovat se v proudu na kamenech a větvích. Do mírně tekoucí vody kladou vajíčka i některé druhy z taxonomicky velmi složité skupiny ropuch z příbuznosti ropuchy ušaté (*Bufo margaritifera* komplex). Vzhled a způsob života jejich pulců však dosud neznáme.

Třetí způsob (tab. A 1.) je velmi specializovaný a spočívá v kladení vajíček do

Tab. Základní rozdělení způsobů rozmnožování žab podle místa uložení a raného vývinu vajíček

A Vajíčka kladená ve vodě
1. Vajíčka ve vodě (včetně vyvíjejících se v žaludku samice)
2. Vajíčka v pěnových hnízdech na vodě
3. Vajíčka ponořená ve hřbetě samice
B Vajíčka kladená na zem nebo na vegetaci
1. Vajíčka na zemi nebo v norách
2. Vajíčka na vegetaci
3. Vajíčka v pozemních nebo stromových pěnových hnízdech
4. Vajíčka nošená rodiči
C Vajíčka zadržovaná ve vejcovodech
1. Vejcoživorodost
2. Živorodost

okrouhlých bazének budovaných samečkem v blízkosti mírných lesních řek a větších potoků (viz Živa 2001, 5: 225–226). V těchto umělých nádržkách může vývin pulců probíhat až do metamorfózy. Jsou-li ale pulci postupujícími záplavami vyplaveni do otevřené vody, drží se pohromadě a dokončují svůj vývin na mělčinách v blízkosti břehu. V Západní Amazonii se tímto způsobem rozmnožuje pouze rosnička pracovitá (*Hyla boans*). Večer se pravidelně ozývá svým silným hlasem z pobřežní vegetace. V období dešťů lze ale volající samce v blízkosti sedící nevykladené samice pozorovat i v zaplavených částech lesa, kde

Vpravo nahoře sameček rosničky hnědožluté (*Hyla sarayacuensis*) ♦ Vpravo dole vajíčka rosničky hnědožluté (*H. sarayacuensis*) zavěšená na listu stromu r. *Cecropia*

budování bazének není možné. Je proto otázkou, zda v nejvlhčích částech roku rosničky pracovité neodpočívají a nekladou vajíčka přímo do různých přirozených tůňek a klidných mělčin.

Čtvrtý způsob (tab. A 1.) je zaměřen na využívání malých vodních nádržek ve stromových dutinách nebo v nadzemních růžicích a pažďích listů rostlin. Samičky žab sem umísťují vajíčka, z nichž se potom líhnou pulci přijímající potravu a dokončující zde celý vývin. Na stromové dutiny jsou v lesích kolem Iquitosu vázány dva nehojně druhy — rosnička tvrdohlavá (*Nyctimantis rugiceps*, obr. na 3. str. obálky) a rosnička včelí (*Phrynohyas resinificatrix*). O životě pulců prvního z nich mnoho nevíme. Pulci rosničky včelí, která své jméno získala podle častého výskytu v dutinách po opuštěných včelích hnízdech, se živí oplozenými vajíčky vlastního druhu a organickými zbytky usazenými na dně nádržky. Vodou naplněné růžice a pažďí listů bromélií užívá k rozmnožování i denním úkrytům rosnička posměvavá (*Osteocephalus deridens*, viz obr.). Samičky si pamatují, kam svou snůšku umístily, a po vylíhnutí pulců se k nim vracejí, aby je nakrmily snůškami neoplozených vajíček. Obvykle se rosničky posměvavé zdržují v broméliích vysoko v uzavřené klenbě korun stromů. V místech

s hojným výskytem stromových i pozemních bromélií je ale můžeme nalézt i v přízemním lesním patře.

Pátý způsob (tab. A 1.) se shoduje s čtvrtým v charakteru místa uložení vajíček. Rozdíl najdeme ale ve vývinu pulců. Ti v tomto případě vůbec nepřijímají potravu a až do metamorfózy čerpají živiny ze žloutkových zásob. Mezi iquitoskými žábami byl zatím prokázán jen u droboučké parosničky západoamazonské (*Syncope antenori*), která v dospělosti měří jen 11–14 mm. Tato žabka žije skrytě v listové opadance v původním nenarušeném pralese. Vajíčka, jichž nebývá více než šest, klade do bromélií. Stejný způsob rozmnožování bude mít asi i příbuzná a ještě menší parosnička *Carvalhoova* (*S. carvalhoi*, viz obr.), která klade vajíčka do vody v paždí velkolistých arónovitých rostlin.

Šestý způsob (tab. A 2.) přináší něco nového. Jsou to pěnová hnízda, která výrazně zvyšují nezávislost žab na vodním prostředí. Hnízda totiž chrání vajíčka i čerstvě vylíhlé pulce proti vysychání. Svrchní povrch hnízda se na vzduchu mění v hustou polotekutou vrstvu nebo dokonce v tenkou suchou krustu, která uzavírá vlhký vnitřní obsah. V daném šestém případě jsou hnízda ještě vytvářena na otevřené vodní hladině nebo v její těsné blízkosti (vajíčka jsou tedy řazena mezi vodní). Pulci v nich prodělávají první stadia svého vývinu. Posléze ale hnízda opouštějí a až do metamorfózy žijí ve vodě, kde normálně přijímají potravu. Při vysychání drobných nádrží vzniklých po dešti, ke kterému dochází velmi rychle především na okrajích lesa, mohou vajíčka nebo i pulci přežít v hnízdech i několik dní do dalšího deště. V Amazonii jde o poměrně častý způsob rozmnožování, který je doménou většiny hvízdalkovitých žab rodů *Leptodactylus* a *Physalaemus*.

Sedmý způsob (tab. A 3.) je sice také ještě zahrnován do skupiny charakterizované vodními vajíčky, jde ale o specializovanou situaci, kde vajíčka hned po snesení pod vodou vmačkává samec do žláznatě hřbetní kůže samice žijící trvale ve vodě. Vajíčka uzavřená v kůži procházejí přímým vývinem (bez stadia volné larvy) a do vody se pak uvolňují již zcela hotové miniaturní žabky. V Západní Amazonii se takto rozmnožuje jen pipa americká (*Pipa pipa*) a pravděpodobně i málo známá pipa drobná (*P. snetblageae*).

Osmý způsob (tab. B 1.) otevírá pokročilejší skupinu forem rozmnožování amazonských žab. Patří do ní všechny následující uvedené způsoby, které se přes značnou různorodost shodují v tom, že vajíčka jsou kladena na zem nebo na vegetaci, tedy mimo jakékoli vodní nádrže. Vzájemné rozdíly spočívají v řadě krůčků, kterými se jednotlivé druhy či skupiny žab více či méně úspěšně oprostily také od přímé závislosti vývinu pulců na vodním prostředí. V našem případě se osmý způsob rozmnožování týká pralesnickovitých žab (*Dendrobatidae*). Ty kladou vajíčka na zem do listové opadanky a vylíhlé pulce potom přenášejí na hřbetě do vhodných vodních nádržek. Samečkově poměrně hojně pralesničky tmavé (*Colostethus marchesianus*) nebo pralesničky hnědavé (*Epipedobates femoralis*) stěhují své pulce do různých malých pozemních nádržek a v prvním případě i do mírně tekoucí vody. Pralesnička sítkovaná (*Dendrobates reticulatus*, viz obr.) spolu s pralesničkou skvrbobříčnou (*D. ventrimaculatus*) jsou příkladem druhů roznášejících



Dospělá parosnička *Carvalhoova* (*Syncope carvalhoi*). Snímky J. Moravce

pulce do vody zachycené v paždích a růžících listů bromélií.

Devátý způsob (tab. B 1.) je v Amazonii dosti běžný díky hojným a druhově rozmanitým bezblankám (*Eleutherodactylus*) řazeným mezi hvízdalkovité žaby (*Leptodactylidae*). Znamená přitom jednu z nejúspěšnějších cest, jakou žaby překonaly přímou závislost na vodním prostředí. Vajíčka jsou kladena volně na zem, pod opadané listy, do trouchnivějšího dřeva, do vrstvy mechu či do jiných podobných míst, kde potom procházejí přímým vývinem. Líhnou se z nich tedy rovnou malé žabky. Oproti jiným žabám jsou bezblanky svým způsobem rozmnožování zjevně zvýhodněny, což dokládá právě jejich vysoká početnost a druhová pestrost.

Desátý způsob (tab. B 2.) je jen určitou obměnou devátého. Vajíčka s přímým vývinem nejsou kladena na zem, ale na rostliny keřového patra a následných stromových pater lesa. Snůšky vajíček v husté a vysoké vegetaci není snadné odhalit. V oblasti Iquitosu je proto tento způsob rozmnožování znám jen u bezblanky žlutozelené (*Eleutherodactylus acuminatus*, viz obr. na 3. str. obálky), která ukrývá svá vajíčka do bromélií. S pokračujícím poznáváním biologie západoamazonských žab lze očekávat, že bude zjištěn i u dalších druhů. Je pravděpodobné, že se může překrývat i s předcházejícím způsobem. V hustých částech lesa, třeba kolem vývrátů nebo při březích řek, není totiž přechod mezi přízemním a keřovým patrem lesa zřetelný. I pozemní žaby se tak snadno dostávají do nadzemní vegetace.

Jedenáctý způsob (tab. B 2.) charakterizují stromová vajíčka a vývin pulců ve vodě. Snůšky jsou lepeny na rostliny nad vodu (viz obr.). Při líhnutí pulců se vaječné kapsule rozrušují a roztékají a následkem toho pulci „kapou“ do vody, kde se dále vyvíjejí. Takto se rozmnožují některé rosníčkovité žaby. Např. rosnička buldoččí (*Hyla brevifrons*) umísťuje svá vajíčka na mokřadní rostliny vyrůstající z vody. Rosnička hnědožlutá (*H. sarayacuensis*, viz obr.), podobně jako třeba rosnička žlutoškvrbná (*H. leucophyllata*), klade vajíčka výše na listy keřů a stromů zasahující nad vodní hladinu. Keřové a stromové patro využívají i rosníčkovité žaby listovnice, z nichž některé, kupř. listovnice tygrovaná (*Phyllomedusa tomopterna*), zabalují navíc snůšky do ochranného kornoutu z listů.

Dvanáctý způsob (tab. B 3.) opět využívá pěnová hnízda, ale už mimo vodní prostředí. V typickém případě žaby stavějí hnízdo ve vyhrabané podzemní dutině mimo vodu. Vylíhlí pulci čekají v tomto úkrytu, dokud silné deště nebo stoupající hladina řek nezaplaví okolí natolik, aby mohli hnízdo opustit a přeplavat do vhodné nádrže. V lesích kolem Iquitosu můžeme tento způsob rozmnožování zaznamenat u hvízdalky pětiprsté (*Leptodactylus pentadactylus*) a některých příbuzných druhů. Tyto velké hvízdalky využívají podmínky zaplavovaného lesa v mnohem širší míře a své nory si často hrabou také v blízkosti různých nádrží, kde spodní voda pěnová hnízda zaplavuje. Taková situace se už příliš neliší od šestého z výše popsaných rozmnožovacích způsobů a je dobrým příkladem toho, jak je někdy těžké mezi jednotlivými typy rozmnožování vést ostrou hranici.

Třináctý způsob (tab. B 3.) můžeme považovat za vrchol, jehož hvízdalkovité žaby na cestě k trvalému osídlení souše dosáhly. Je doménou drobných denních hvízdalek r. *Adenomera*, které možná právě proto patří k nejhojnějším žabám amazonských lesů. Ty si vyhrabávají pod opadanými listy, mezi kořeny a na jiných vhodných pozemních místech drobné komůrky, do nichž ukrývají svá pěnová hnízda. Vylíhlí pulci hnízda neopouštějí a aniž by přijímali potravu, dokončují v nich celý vývin.

Čtrnáctý způsob (tab. B 4.) vyžaduje vysokou míru rodičovské péče. Jde o to, že samice nosí volně na hřbetě nebo ve zvláštních hřbetních vácích vajíčka, která procházejí přímým vývinem. V nížinných lesích Západní Amazonie se takto rozmnožují málo známé rosníčkovité chůvničky r. *Hemiphractus*. Některé z nich, třeba pozemní chůvnička rohatá (*H. scutatus*), nosí svá vajíčka až 10 týdnů. Přes nesporně výhodný způsob rozmnožování, umožňující těmto žabám úplnou nezávislost na vodním prostředí, lze chůvničky zastihnout jen vzácně. Obývají totiž jen původní nenarušený les a stromové druhy se zřejmě zdržují převážně mimo dosah člověka.

Život amazonských žab ještě zdaleka není dostatečně prozkoumán. O rozmnožování mnoha druhů nevíme dosud vůbec nic. Neznáme ani jejich hlas, ani místo, kam kladou vajíčka, ba ani vzhled jejich pulců. Lze tedy očekávat, že s postupem času zjistíme ještě další způsoby, jakými se žaby v neobyčejně rozmanitých životních podmínkách nížinného pralesa mohou rozmnožovat. Jedním z velmi pravděpodobných je např. vejcoživorodost (tab. C 1.), která již byla prokázána u některých antilských bezblank r. *Eleutherodactylus*. Jisté je, že to, co již víme, zřetelně ukazuje na snahu žab obsadit v deštném lese co nejširší prostor. Děje se tak cestou přechodu od přímé vazby na vodní prostředí k nezávislému pozemnímu nebo stromovému životu. Od výchozí původní situace, kdy je do volné vody kladeno velké množství drobných vajíček, vývoj směřuje k většímu vkladu žab do výběru či vytváření vhodných a bezpečnějších míst pro vývin pulců a do dokonalejší rodičovské péče věnované snůškám a pulcům. Z toho důvodu může být počet vajíček ve snůšce nižší a velikost a životaschopnost jednotlivých vajíček vyšší. Základní podmínkou tohoto procesu je ale prostředí s velmi vysokou vlhkostí a příhodnou teplotou, jaké může žabám poskytnout jen tropický deštný les.