

# Jak rosničky kladou vajíčka

Jiří Moravec

Fertilizace a ovipozice — tedy vlastní uvolnění, oplodnění a odložení vajíček představuje u žab vyvrcholení často složitěho systému sexuálního chování. Téměř všichni bezocasí obojživelníci mají vnější způsob oplození. Fertilizace vajíček se uskutečňuje bezprostředně poté, jakmile je samice začne vypouštět, a je tak organicky spojena s jejich kladením i depozicí. Výjimkou je v tomto směru pouze několik druhů žab rodů *Nectophrynoides*, *Mertensophryne*, *Ascaphus* a *Eleutherodactylus*, u nichž se vyvinul mechanismus vnitřního oplození. Zde pak může docházet k dlouhodobému uchovávání živých spermií ve vejcovodech samice, která klade vajíčka se značným odstupem po samotném páření (nezřídka i několik měsíců až roků).

Protože kvalitní oplodnění vajíček je důležitým předpokladem úspěšné reprodukce, vytvořila se u žab pevná sekvence vrozeného chování, která optimální fertilizaci zabezpečuje. Daný pár je přitom spojen obvykle v amplexu — samec charakteristickým způsobem drží samici [viz např. Rehák, Živa 35:68 — 69 (1982)]. Velké množství způsobů tohoto držení, stejně jako jeho délka a pevnost pak do značné míry souvisejí s druhově specifickým mechanismem kladení vajíček a s případnou péčí o ně. Zmíněná sekvence chování se skládá ze synchronizovaných pohybů a typických pozic obou partnerů a má stereotypní průběh. Tyto pohyby hrají určující roli při taktálním řízení pochodu fertilizace vajíček a zajišťují i jejich správnou depozici (např. na vodní rostliny, vodní hladinu, do pěnových hnízd, hřbetních sliznic nebo vaků samic apod.). V některých případech samci svým sevřením dokonce u samic indukují ovulaci nebo je k uvolnění vajíček stimulují.

Známe ovšem i způsoby reprodukce, kdy fertilizace i ovipozice zdárně probíhají, aniž by žáby amplexu vůbec vytvářely (kupř. někteří zástupci jihoamerické čeledi *Dendrobatidae* a pravděpodobně i *Rhinodermatidae*, kteří kladou vajíčka na sou-

ši). Jiné druhy, jako třeba madagaskarští skokani rodu *Mantella* nebo *Mantidactylus*, setrvávají v amplexu jen krátce v počáteční fázi rozmnožování, což má zřejmě určitý význam pro zahájení reprodukce a fyziologickou přípravu samice. Dál již sevření a odložení vajíček provádí dvojice v uvolněném stavu. Při existenci speciální rodičovské péče o snůšku se občas setkáváme i se změnou typu amplexu během vlastního aktu kladení vajíček. Klasickým příkladem je známá ropuška starostlivá (*Alytes obstetricans*). Samec zde nejprve zaujímá inguinální pozici (drží samici před zadními nohama) a při vypouštění vajíček pak přechází do axilárního amplexu (za předními nohama samice). Přitom si na zadní končetiny nabírá a namotává šňůry vajíček a oplodňuje je. Takto upevněnou snůšku pak nosí a navlhčuje, dokud se larvy nezačnou líhnout.

Různých specializovaných amplexů je celá řada a někdy bývá obtížné přesně určit, jaký mají biologický význam, vzhledem k jejich postavení v širokém komplexu biologie a reprodukční strategie jednotlivých skupin či druhů žab nebo i velikosti a tělní stavby daných partnerů. Tak kupříkladu neobvykle silné sevření samců zjišťujeme u druhů pářících se v prudce tekoucí vodě, tam, kde spárované dvojice podstupují dlouhé migrační pochody, nebo v případech, kde samci musí hájit získanou samici proti vytěšňovacímu úsilí zbylých volných soků. Naopak žáby, které se rozmnožují rozptýleně a v průběhu celého roku, takže u nich odpadají soutěživé (kompetiční) boje o samici, se často vyznačují jen jemným volným držením. U těch druhů, kde neexistuje výrazný pohlavní dimorfismus ve velikosti těla, můžeme někdy pozorovat tendenci samečků posunovat uchopení kupředu, čímž se kloaky partnerů, které by při běžných amplexech byly daleko od sebe, více přibližují. V extrémních situacích (např. žáby rodu *Colostethus*) se samci přidržují za hlavu samice. K ve-



Pár rosniček zelených v signální pozici

lice zajímavému jevu dochází u několika zástupců čeledi *Microhylidae*, kde drobní samečci nemohou svými krátkými nohama vůbec obejmout mnohem větší bachraté samice. Svízelnou situaci řeší poněkud netradičně tím, že se k zadní části hřbetu své vyvolené jednoduše „přilepí“ pomocí sekretu vylučovaného na břišní straně.

Jak je tedy vidět, chování svázané s kladením a oplodňováním vajíček je u žab značně rozmanité a je poplatné mnoha faktorům, které jsou opět výsledkem vzájemného působení řady selekčních tlaků v prostředí. Naše znalosti jsou v této oblasti dosud velmi kusé. Seriózní studium rozmnožovacího chování žab lze (na rozdíl od většiny ocaatých obojživelníků)



Před začátkem ovipozice vyčkávají rosničky v amplexu až několik hodin



jen výjimečně provádět v umělých podmínkách. Většinu údajů musíme tedy získávat přímo v terénu, což je komplikováno obvykle nočním průběhem ovipozice a také její lokalizací (při nejobecnějším členění rozlišujeme tři základní skupiny mikrobiotopů, v nichž ke snůškám dochází – vodní, pozemní a stromové – a zahrnujeme do nich i speciální formy prostředí, jako jsou pěnová hnízda, umělé nádržky apod.).

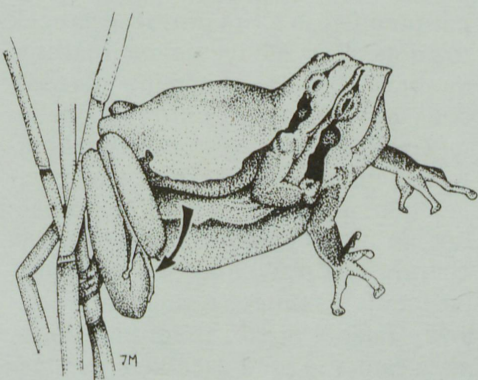
U našich žab se sice na rozdíl od druhově velmi bohatých společenstev jejich příbuzných v tropech neseťkáváme s unikátními či výrazněji diverzifikovanými způsoby a místy ovipozice (kladení se vesměs odbývá ve vodě), i u nich je však reprodukční chování nadměrně zajímavé a zasluhuje si větší pozornosti. Na důkaz toho bych se proto podrobněji zastavil u rosničky zelené (*Hyla arborea*), která je v daném směru neobvykle vhodným studijním objektem.

Svá vajíčka kladou rosničky opakovaně po menších dávkách během několika hodin, což umožňuje násobná pozorování. Jednotlivé fáze každého cyklu jsou natolik vyhraněné, že je lze dobře popsat a sestavit z nich příslušný etogram (viz obr.). Rosničky vytvářejí amplexy brzy po začátku večerního chóru samců, ale může k nim docházet i v pozdních hodinách přibližně až do půlnoci. Po spárování vyhledávají dvojice zpravidla mělké partie hustě zarostlé rostlinami vodní nádrže (typický biotop), kde několik hodin vyčkávají.

V první fázi vlastní ovipozice, kterou můžeme nazvat „hledání“ (terminologie viz Eibl-Eibesfeldt 1950, 1952), přechází samice z klidového stavu do pohybu a hledá shluky vegetace a rostlinných zbytků. Zde se zastavuje a začíná provádět zadními nohama tzv. hledací pohyby. Střídavě hrabe za sebe a chodidly vyhmatává vhodný objekt k zachycení. Během hledání samice setrvává na místě, nebo se zvolna posunuje dozadu. Najde-li vhodný předmět (stébla, úzké listy, větvičky apod.), zachytí se oběma zadními nohama a přitáhne se těsně k němu. Přední nohy přitom zůstávají volné. Je-li hledání neúspěšné, přejde samice do stavu klidu nebo změni stanoviště a chování opakuje. Samec zatím zůstává nehybný ve stejné pozici jako po vytvoření amplexu. V jižních Čechách (kde byly získány všechny uvedené údaje) probíhá rozmnožování rosniček navíc



Průběh ovipozice u rosničky zelené: 1. fáze hledání; 2. zachycení samice a signální pozice; 3. samec provádí pumpovací pohyby, samice začíná vypouštět vajíčka; 4. oplodňování vajíček; 5. otírání samice a dokončení fertilizace; 6. konečná fáze otírání; 7. klidová fáze; 8. přemístění, odsunutí vajíček; 9. přemístování a vyčkávání. Všechny kresby J. Moravce



Šipka ukazuje směr pumpovacích pohybů zadních končetin samce rosničky během ovipozice

i v malých periodických nádržích bez vegetace. Zde se samice pokoušejí zachytit místo rostlin dna a i z dalšího průběhu ovipozice je patrné, že jde o atypické prostředí náhradního charakteru.

Bezprostředně po zachycení samice navazuje tzv. signální pozice. Samice prohne hluboce ventrálně tělo a zakloní hlavu tak, že směřuje kolmo vzhůru. Přední nohy nechává volně nataženy dopředu. Kolenní klouby směřují šikmo dolů a široce od sebe. Patní klouby jsou vždy přitaženy mírně k sobě a ke kloace. Tímto postojem signalizuje samci blízcí se vypuštění vajíček. Ten současně s ní prohýbá tělo a posunuje se dozadu tak, že zadní částí těla překryje kloakální oblast samice. Zadní nohy spouští, až kolenní klouby a špičky prstů směřují rovněž šikmo dolů. V signální pozici setrvává samice i v průběhu vypouštění a fertilizaci vajíček (průměrně 11,8 s; N = 10).

Dále následuje vlastní ovipozice a oplodňování. Samec začíná ještě před objevením vajíček provádět pumpovací pohyby zadními nohama směrem dolů a dozadu podle boků



samice. Tyto pohyby se opakují bez přerušení průměrně šestkrát, jsou doprovázeny rytmickými stahy boků samce a pokračují i během vystupování vajíček. Hned nato se samec ještě více posunuje kloakální krajinou nad vajíčka a přikládá k tělu zadní nohy. Zdá se, že až v této fázi dochází k oplodňování. Samec přejíždí kývavými pohyby do stran kloakou po chomáčku vajíček a tak je přitlačuje k podložce, na níž jsou přichycena.

Závěr vypouštění a fertilizace vajíček je spojen s otíracím chováním samice. Kloakou se při něm otírá směrem dolů po podložce, které se stále ještě drží, a rozprostírá na ní chomáček vajíček. V konečné fázi pak uvolňuje sevření zadních nohou, nebo častěji (jde zpravidla o velký shluk) několikrát střídavě přehmatává zadníma nohama a posunuje se tak celá po podložce. Samec ji následuje a dokončuje fertilizaci, přičemž uvolňuje a spouští zadní nohy. Ke konci tohoto aktu se samice staví téměř do kolmé polohy hlavou k hladině.

Po odložení vajíček přechází pár do původní pozice, zpravidla odplouvá opodál a zůstává různě dlouhou dobu v klidu, než dojde ke snášení dalšího shluku vajíček a opakování celého cyklu. Zdá se, že alespoň v některých případech (především v husté vegetaci) má toto krátké přemístění funkci jakéhosi odsunutí či odkopnutí rostlin s nalepenými vajíčky.

Snůška jedné samice je tímto způsobem rozdělena průměrně na 22,4 malých porcí (zjištěný rozsah: 11 – 53; N = 18), z nichž každá obsahuje průměrně 38 vajíček. Úhrnná snůška se pohybuje v rozmezí 470 – 1 433 vajíček (průměrně 747,8; N = 25). Celý akt depozice je obvykle ukončen za 1 – 6 hod. Zajímavé je, že v některých případech může docházet pravděpodobně i k násobným snůškám, což by znamenalo, že celková suma vykladených vajíček by mohla být ještě vyšší (to se potvrdilo např. u severoamerických rosniček *Hyla regilla*, *H. cinerea* a *H. gratiosa*). Možnost násobných snůšek stejně jako schopnost rozmnožovat se i v suboptimálním prostředí typu periodických louží bez vegetace dokumentují adaptační schopnost rosničky zelené využívat k rozmnožování náhradní biotopy anebo zvyšovat šanci přežití potomstva tím, že všechna vajíčka nejsou „svěřena“ jen jedné nádrži.

Z ostatních našich druhů žab je mechanismus ovipozice nejlépe pro-

zkoumán u ropuchy obecné (*Bufo bufo*) a skokana hnědého (*Rana temporaria*). Podobně jako u rosničky se i zde setkáváme se signální polohou samic. Ropuchy však kladou charakteristické dlouhé šňůry vajíček (každou z jednoho vejcovodu). Samec ropuchy obecné vytváří během kladení zadníma nohama jakýsi „košíček“, kterým před oplozením vajíčka

né a druhého evropského druhu *Hyla meridionalis*. Ačkoli obě tyto žáby si jsou jak fenotypově, tak i způsobem života, výběrem míst rozmnožování a principem vyhledávání partnerů velmi podobné (liší se především rozdílnými hlasy samců), ve způsobu kladení vajíček lze vystopovat poměrně velmi značné rozdíly. Podle Schneidera se samice *H. meridionalis* mj.



Samice rosničky při otírání o podložku, samec dokončuje oplodňování vajíček. Snímky J. Moravce

nabírá. Vždy po určité etapě se pak pár přemísťuje a tím provazce vajíček rozmotává a zachycuje na rostliny. Samice skokana hnědého naopak snáší obvykle pouze jediný velký chomáč vajíček, který vystoupí z její kloaky během několika sekund a ovipozice tak má velmi krátký průběh. Pro blatnici (*Pelobates fuscus*) je zase charakteristická absence signální pozice. Její samice se zachycují podložky (stěbla apod.) předníma nohama a samci je před začátkem vypouštění vajíček stimulují škrábáním v oblasti kloaky. Velmi pozoruhodné je, že samečci tohoto druhu často pomáhají zadníma nohama soukat provazce vajíček z kloaky samice. Nakonec ještě uvedme typický prvek ovipozice u kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*), jímž jsou „čisticí“ pohyby zadních končetin oddělující vajíčka od kloaky.

Nejzajímavější je však srovnání reprodukčního chování rosničky zele-

chytá zpočátku podložky předníma nohama; chybí zde fáze hledání a zachycení zadními končetinami; signální pozice je kratší (1 – 2 s); samec pravděpodobně nevykonává pumpovací pohyby; vajíčka od kloaky odděluje samice patami pomocí speciálních otíracích pohybů v charakteristickém postoji; vajíčka nejsou připevňována k rostlinám, ale klesají ke dnu. Protože při pokusech s křížením obou druhů se jen obtížně docilovalo snůšky a rovněž na malých územích, kde se areály evropských rosniček překrývají, nebyli dosud nalezeni hybridy, lze se domívat, že tyto etologické rozdíly jsou natolik závažné, že by mohly působit vedle reprodukčně izolační funkce „rozmnožovacího“ hlasu jako určitá další forma mezidruhové separace. Tak se nám nabízí další pohled na biologický význam komplexu chování doprovázejícího fertilizaci a ovipozici u žab.