

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Vendulka Malečková**

Kompetice spermií u žab ve vztahu k reprodukční strategii

Sperm competition in frogs in relation to the reproductive strategy

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Šandera, Ph. D.

Praha, 2016



## Poděkování

Chtěla bych poděkovat školiteli RNDr, Martinu Šanderovi, PhD. Za vedení mé práce. Dále bych chtěla poděkovat svým přátelům, kteří mi pomohli svoji práci dokončit. Děkuji svému příteli za neustálou podporu.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, .....

Podpis

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce se zabývá srovnáním jednotlivých reprodukčních strategií žab a mírou kompetice spermií. Žáby jsou ekologicky významnou skupinou obývající všechny kontinenty s výjimkou Antarktidy a severních polárních oblastí. Žáby mají druhově specifické rozmnožovací strategie. Většina žab má vnější oplození, ale existují i výjimky (např. čeled' Ascaphidae) s oplozením vnitřním. Před samotným pářením dochází k úchopu samice samcem – amplexu. Amplexus se rozděluje na několik typů podle místa uchopení samice a existují i výjimky, které amplexus nemají. I u nich existuje složité chování, kdy samec navádí samici na místo kladení vajec. U většiny dochází k páření ve vodě. Žáby jsou polyandrické, což znamená, že se jedna samice páří s více samci. Takovýto systém podporuje jak konkurenci mezi samci samotnými, tak mezi spermiemi. Rozmnožování žab můžeme rozdělit na explozivní nebo prodloužené. Při explozivním rozmnožování dochází k synchronizaci období rozmnožování. Snůšky vajíček kladou samice do vody nebo do pěnových hnízd. V některých případech se samci podílejí na péči o snůšku, staví hnízda, nebo naopak kradou cizí snůšky. V závěru je diskutováno, jestli existuje nějaká souvislost mezi konkrétní reprodukční strategií a mírou kompetice spermií.

**Klíčová slova:** amplexus, násobné oplodňování snůšek, polyandrie, vnější oplození, páření

## **Abstract**

This bachelor thesis focuses the comparison of the various reproductive strategies of frogs and the degree of sperm competition. Frogs are ecologically important group inhabiting all continents except Antarctica and northern polar regions. Frogs have species-specific reproductive strategies. Most frogs have external fertilization, but there are exceptions (eg. Ascaphidae) with internal fertilization. Before mating occurs, male grips female – this is called amplexus. Amplexus is divided into several types according to the place of gripping the female, and there are exceptions that do not use amplexus. Even for them there is a complex behavior, in which the male directs the female to the eggs laying spot. Mating mostly occurs in water. Frogs are polyandrous, meaning that one female mates with multiple males. Such a system encourages the male-male competition, as well as the sperm-competition. Breeding of frogs can be classified as explosive or prolonged. Clutches of eggs are being laid by females into water or foam nests. In some cases the male takes part in taking care of the clutch, nest building, or they steal other clutches. In conclusion, it is discussed whether there is a connection between specific reproductive strategies and levels of sperm competition.

**Key words:** amplexus, clutch-piracy, polyandry, external fertilization, mating system

# Obsah

Úvod .....	1
Rozmnožování žab .....	2
Polyandrie.....	2
Páření.....	3
Péče o potomstvo .....	5
Kompetice mezi samci .....	6
Agresivní chování .....	6
Násobné oplodňování snůšek .....	6
Kompetice spermií .....	8
Diskuze.....	9
Závěr.....	12
Seznam použité literatury .....	13
Seznam zdrojů obrázků .....	15

# Úvod

V populaci žab převládá počet samčích jedinců nad samičimi, můžeme očekávat zvýšený tlak mezi samci o zajištění reprodukčního úspěchu. Dlouhodobý tlak na soupeření mezi samci je ideálním předpokladem ke vzniku určité míry kompetice mezi spermii. Tento předpoklad dále podporuje fakt, že žáby, až na malé výjimky, mají vnější oplození ve vodním prostředí (Roberts and Byrne, 2011, 2012, Wells, 1977, Simmons, 2005, Álvarez, 2014).

V první části práce probírám rozmnožovací chování u žab. Detailní rozebrání reprodukční biologie žab není cílem této práce, a proto je pojato jen stručně. V další části jsem se zaměřila na hlavní výsledky vlivu kompetice mezi samci. V konečné části diskutuji možný vliv jednotlivých strategií na možnou míru kompetice spermii.

Tato práce je rešerší literárních zdrojů na téma reprodukčních strategií a kompetice spermii u žab. Klade si za cíl porovnat a najít možný vztah mezi reprodukční strategií a kompeticí spermii pro budoucí detailní studování.



## Rozmnožování žab

Žáby mají druhově specifické rozmnožovací strategie. Období jejich rozmnožování je dané vnějšími podmínkami životního prostředí, které obývají. Žáby se nalézají ve vlhkých oblastech na všech kontinentech, s výjimkou severních polárních oblastí a Antarktidy. Většina žab se v období rozmnožování sdružuje u různých tůňek nebo pomalu tekoucích vod. Rozmnožovací strategie žab jsou velmi rozmanité (Wells, 1977, Roberts and Byrne, 2011, 2012). Období rozmnožování se u žab rozděluje na explozivní a prodloužené (Wells, 1977). Při explozivním způsobu rozmnožování se synchronizuje čas, kdy se jedinci vydávají do tůně za účelem rozmnožení se (Wells, 1977). V takovém případě bývá vyrovnanější poměr pohlaví a dá se předpokládat, že se tím snižuje intenzita samčího soupeření (\*Andersson, 1994, cit. dle Alvaréz, 2014). V druhém případě trvá období rozmnožování několik měsíců. Samci obývají okolí tůně několik týdnů. Naproti tomu samice přichází jen za účelem reprodukce a poté místo opouští (Wells, 1977).

### *Polyandrie*

Pro žáby je polyandrie typická. Znamená to, že se jedna samice páří s více samci (Roberts and Byrne, 2011; Simmons 2005). U žab existují dva typy polyandrie. Prvním je simultánní polyandrie, kdy se samice páří pouze v jednom kratším časovém období. Tento způsob rozmnožování zvyšuje kompetici mezi jednotlivými samci (Roberts and Byrne, 2012). Evolučním výsledkem dlouhodobého soupeření samců by mohla být kompetice na úrovni spermií (Álvarez, 2014; Roberts and Byrne, 2012). Naopak u sekvenční polyandrie můžeme předpokládat nízký stupeň kompetice, a to proto, že v tomto případě se samice páří několikrát během delšího časového období. Tím se snižuje nutnost soupeření mezi samci. (Álvarez, 2014; Roberts and Byrne, 2012).

Poměr pohlaví je v žabích populacích vždy ve prospěch samců (Roberts and Byrne, 2012). Může to být způsobeno tím, že samice mají vyšší úmrtnost než samci (Loman, 2010). Ta může být zapříčiněna zhoršenou kondicí po snášení vajíček (Loman, 2010). V období rozmnožování mohou vaječníky zabírat až 20% celkové tělesné váhy samice (\*Jørgensen, Larsen and Lofts, 1979, cit. dle Lomana, 2010, (*Bufo bufo* Linneaus, 1758)).

V případě ropuchy obecné (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) můžeme mluvit o prodlouženém reprodukčním cyklu, kdy se samice páří jednou za dva roky. Tím se v populaci podíl aktivně rozmnožujících se samic snižuje (Loman, 2010). Samice řady druhů pohlavně dospívají později než samci, což může být další vliv na zvýšený podíl samců v populaci (Loman, 2010). Čím větší je podíl samců, tím roste i pravděpodobnost kompetice spermií (Álvarez, 2014).

## **Páření**

V naprosté většině případů mají žáby oplození vnější. Ke snášení a oplodňování vajíček dochází nejčastěji ve vodním prostředí. V terestrickém prostředí vodu nahrazují pěnová hnízda. Nejprve se samec snaží přilákat samici do místa vhodného k rozmnožování. Přitom hlasitě vokalizuje, čímž dává samici vědět o svém umístění. Teritoriální samci vokalizací označují své území. Někteří samci aktivně vyhledávají samice a snaží se je dovést k místu rozmnožování. Poté se pár spojí v amplexu. Některé druhy zůstávají v amplexu ve vodě a některé během trvání amplexu hledají místo vhodné pro naklazení vajíček. Amplexus stimuluje samičí ovulaci a na konci úspěšného páření samice vypudí snůšku vajíček, kterou samec ihned oplodní (Wells, 1977, Roberts and Byrne, 2011, 2012).

Amplexus se rozděluje na několik typů podle místa uchopení samice samcem. Samci mívají v období rozmnožování na předních nohou vyvinuté zrohovatělé mozoly, které jim pomáhají samici udržet. Obecně se amplexu účastní jeden samec a jedna samice, ale v případech explozivního rozmnožování se stává, že se na samici přichytí i několik samců (např. ropucha obecná (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) (Wells, 1977, Loman, 2010). Doba trvání amplexu se druhově liší (Wells, 1977, Chuang, 2013). Obecně se doba trvání amplexu se zvyšující teplotou okolí snižuje.

Existují i výjimky, které amplexus nemají. Tyto druhy se nachází v tropických oblastech a kladou svá vajíčka na listy (Zhang, 2012, Kunte, 2004). Čínská studie o druhu *Nanorana taihangnicus* (Chen and Jiang, 2002), z rodu čínských skokanů, popisuje další způsob rozmnožování bez amplexu. Tento druh žije v pomalu tekoucích řekách a tam se také množí. Samice vypouští jednotlivá vajíčka do vodního substrátu a pod kameny. Samci k nim připlouvají, aktivně si vajíčka chytají a oplodňují je. Autoři nezpozorovali žádnou míru kompetice mezi samci (Zhang, 2012).

Početně největší snůšky snášejí samice do vodního prostředí. V terestrickém prostředí vypuzují samice menší počet vajíček, ale terestrická vajíčka jsou větší než vodní. Na velikost vajíčka má vliv životní prostředí (Byrne, Simmons, Roberts, 2003). Tvar snůšky je druhově rozmanitý a může být různých tvarů, od kulatého shluku vajíček, řetízku vajíček až po jednotlivá samostatná vajíčka (Wells, 1977, Byrne, Simmons, Roberts, 2003). Většina žab má nepřímý vývoj a z oplodněných vajíček se líhnou larvální stádia – pulci. Z pulců se metamorfózou stávají dospělí jedinci.

Velmi výjimečně se u žab vyskytuje i oplození vnitřní. Je známé u ocasatky americké (*Ascaphus truei* Stejneger, 1899). Oplození probíhá uvnitř kloaky samice. Spermie samec zavádí ocasovitým výčnělkem, vychlípeninou jeho kloaky, do kloaky samice (Metter, 1964). Podobný způsob rozmnožování má i bezblanka koki (*Eleutherodactylus coqui* Thomas, 1966). Po oplození samice klade vajíčka a samec o ně pečuje až do vylíhnutí. Vnitřní oplození má větší nároky na rodičovskou investici, ale u žab se mohlo vyvinout jako další adaptace na zajištění paternity samce (Townsend, 1981).



**Obr.č. 1:** Rosnice hnědozelená v amplexu. (převzato z [www.wikimedia.org](http://www.wikimedia.org) )

## Péče o potomstvo

Většina žab o své potomky nepečuje. Jsou známé výjimky, ale vždy se jedná o péči ze strany jen jednoho z rodičů (Wells, 1977). U teritoriálních samců pralesničky hnědavé (*Allobates femoralis* Boulenger, 1884) je známa parentální péče o oplozené snůšky. Samice snáší vajíčka v samčím teritoriu ve vlhkém prostředí. Samec po oplození několik týdnů o snůšky pečuje a přemísťuje pulce k vývoji do vodního prostředí (Ursprung, 2011). Dalším příkladem parentální péče je samec ropušky starostlivé (*Alytes obstetricans* Laurenti, 1768), který nosí omotanou snůšku na zadních nohách a pečuje o ni. (Verrel, 1993). Příkladem samičí péče je pipa americká (*Pipa pipa* Linnaeus, 1758), která má na zádech zduřelou sliznici a speciální kladélko, které je prodlouženo na hřbet. Při páření jí samec zatlačuje oplodněná vajíčka do sliznice, v které probíhá další vývoj vajíček i pulců. (Rabb, 1960).



**Obr. č. 2:** Samec ropušky starostlivé s vajíčky (převzato z [www.wikimedia.org](http://www.wikimedia.org) )



**Obr. č. 3:** Pipa americká s vajíčky (převzato z [www.discovery.com](http://www.discovery.com) )

## Kompetice mezi samci

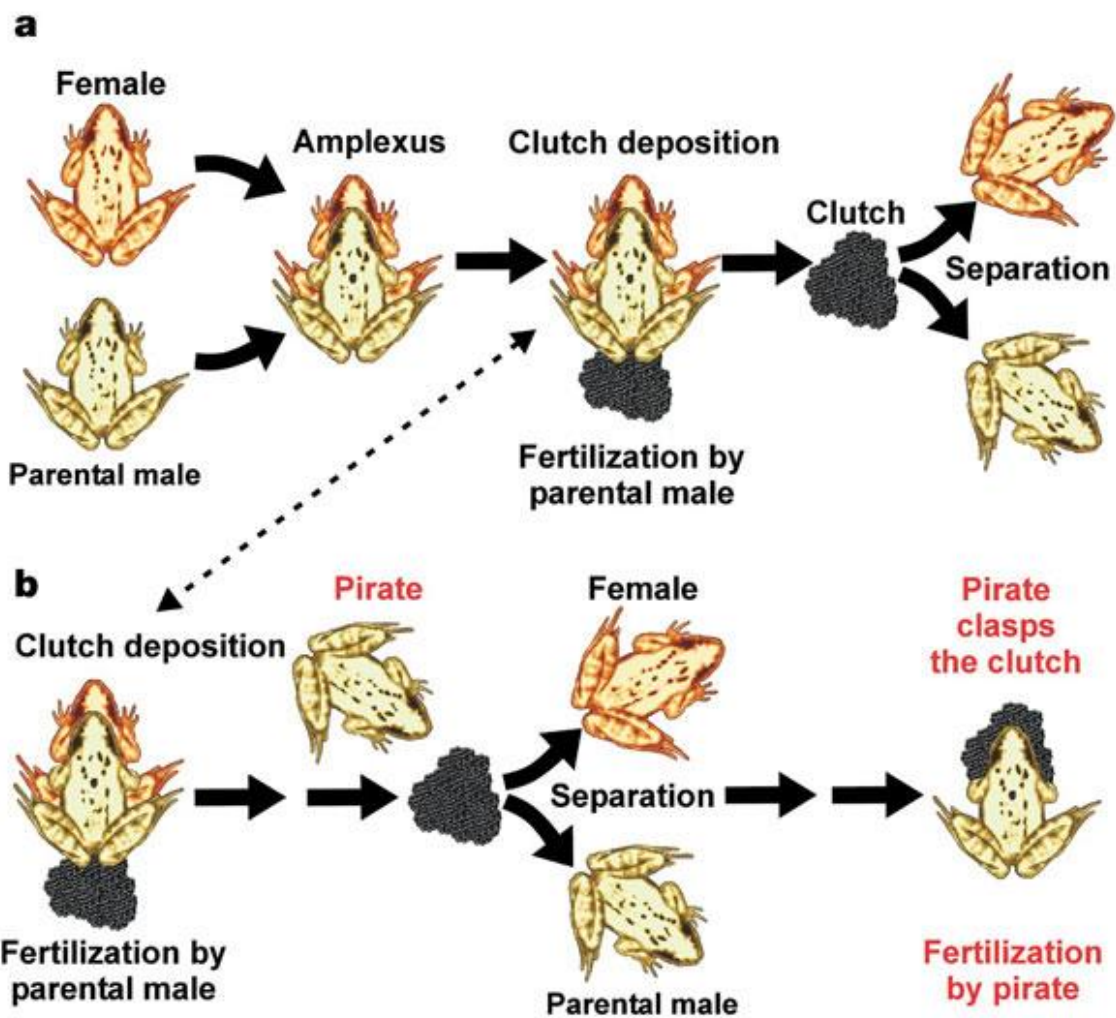
S vyšším podílem samců v populaci roste i míra jejich vzájemné kompetice (Chuang, 2013, Roberts and Byrne, 2011). Problém s nedostatkem samic řeší žáby několika adaptacemi. U některých druhů mezi sebou samci bojují (např. ropucha obecná (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758)) (Loman, 2010), u některých druhů se kompetice projevuje teritoriálním chováním (např. pralesnička hnědavá (*Allobates femoralis* Boulenger, 1884)) (Ursprung, 2011). Zajímavou adaptací je mnohonásobné oplodňování cizích snůšek, pozorováno u čeledi skokanovitých (*Ranidae* Rafinesque, 1814) (Vieites, 2004).

### Agresivní chování

Agresivní chování lze pozorovat u obou pohlaví, u samců však v mnohem větší míře než u samic. Samci spolu bojují o přízeň samic nejen před zahájením amplexu, ale i během jeho trvání (Roberts and Byrne, 2011, 2012). U čeledi skokanovitých (*Ranidae* Rafinesque, 1814) bylo pozorováno, že skoro polovina párů v amplexu byla napadena nespárovaným samcem. Jen malé množství ze zúčastněných párů setrvalo v amplexu i nadále a i u těch byl zaznamenán nižší počet úspěšně oplozených vajíček, než jaký se očekával (Chuang, 2013).

### Násobné oplodňování snůšek

Násobné oplodňování snůšek bylo pozorováno v letech 2001 až 2003 u horské populace skokana hnědého (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) v Pyrenejích. Jedná se o chování, kdy samec-piráta najde čerstvě nakladenou snůšku. Snůšku uchopí do amplexu, podobně jakoby to byla samice, a oplodní ji. Není dokázané, že by oplodňování cizích snůšek souviselo s velikostí samce nebo bylo fixním chováním nespárovaných samců. Bylo pozorováno, že jeden samec se v jednom rozmnožovacím období účastní jak klasického páření se samicí, tak oplodňuje cizí snůšky (Vieites, 2004). K oplodňování dochází obvykle několik okamžiků po snesení snůšky, ale při opakovaní pozorování u rumunských skokanů bylo spatřeno i 7 hodin od snesení snůšky (Demeter, 2007). Samci-piráti občas narušují soudržnost snůšky, aby se dostali k vnitřním vajíčkům, ke kterým se nemuseli dostat spermie samce-rodíče. Toto chování má pozitivní vliv na fitness jak samce, tak i samice. V obou případech se zvyšuje počet úspěšně oplozených vajíček (Vieites, 2004).



Obr. č. 4: Schématické zobrazení rozmnožování u *Rana temporaria*

**a** samice přichází k rozmnožovací tůňce a je chycena samcem v amplexu. Samice snáší snůšku vajíček. Samec sám externě oplodňuje vajíčka svými spermii. Následně oba opouští snůšku.

**b** samec-piráta nachází čerstvou snůšku. Samec pevně uchopí snůšku a vypustí sperma.

( Převzato z [www.nature.com](http://www.nature.com) )

## *Kompetice spermií*

Z důvodu vysoké kompetice mezi samci lze předpokládat, že u některých druhů probíhá i kompetice spermií (Álvarez, 2014). Mnohonásobné páření a vnější oplození ve vodním prostředí tento předpoklad jen potvrzují (Byrne, Simmons, Roberts, 2003). Úspěch v kompetici spermií by měl být zajištěn vyšším počtem spermií a nějakou charakteristickou modifikací samotné spermie. Nejdůležitější je kvalita spermií (Álvarez, 2014). Žádné speciální modifikace spermií nebyly prokazatelně zjištěny, ale může to být i vlivem toho, že studie se na ně nezaměřovala (Álvarez, 2014).

Byl hledán vztah mezi mírou kompetice spermií a velikostí gamet. Žádný prokazatelný vztah pro velikost vajíčka nebyl nalezen. Velikost vajíčka roste s velikostí těla samice a vliv na ni má i životní prostředí. Vajíčka terestrická jsou větší než vajíčka vodní. Stejná úměra platí i pro spermie. Míra možné kompetice spermií má pozitivní vliv na délku spermie. S vyšším indexem kompetice se hlavička i bičík spermie prodlužují (Byrne, Simmons, Roberts, 2003).

Byl vytvořen index rizika kompetice spermií (Byrne et al. 2002). Vychází z předpokladu, že druhy, u kterých se při rozmnožování nachází samci v těsné blízkosti, mají vyšší pravděpodobnost kompetice spermií (\*Halliday, 1998, cit. dle Byrne, Simmons, Roberts, 2003). Index obsahuje 5 kategorií. Kategorie jsou vzestupně očíslovány od 0 (pro osamělé nebo daleko od sebe se pářící samce) po 4 (pro samce, kteří se dostávají do přímé fyzické interakce s jinými samci) (Byrne, Simmons, Roberts, 2003).

## Diskuze

Můžeme předpokládat, že u polyandrie vždy bude určitá míra kompetice. Je to výsledek přebytku samců, který zvyšuje tlak na sehnání partnerky, a tím zvyšuje potřebu soutěžit s jinými samci. V textu jsme si představili dva druhy polyandrie. V případě simultánní polyandrie, kdy se synchronizuje doba páření, jsou samci vystaveni větší nutnosti o samici bojovat. Jedním ze způsobů boje může být kompetice spermií. V druhém případě mají samci více příležitostí k páření, jelikož se mohou rozmnožovat delší dobu a tlak na soupeření o partnerku není tak vysoký. Dá se tedy předpokládat, že u simultánní polyandrie bude míra kompetice spermií vyšší než u sekvenční. (Wells, 1977, Roberts and Byrne, 2011, 2012).

Jak už bylo několikrát napsáno, většina žab se páří u vody a vnější oplodnění probíhá vždy v alespoň vlhkém prostředí. To jsou podmínky, které spermiím pomáhají v pohybu a úspěšném oplodnění vajíčka. Můžeme předpokládat, že tyto podmínky mají příznivý vliv na rozvinutí kompetice spermií (Wells, 1977, Roberts and Byrne, 2011, 2012).

V roce 2009 byla ve Španělsku provedena studie, která sledovala dvě populace skokana hnědého (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), které se lišily obýváním různé nadmořské výšky. Ve vyšší nadmořské výšce žili skokani, kteří měli explozivní období rozmnožování. V nižší nadmořské výšce žili skokani s prodlouženým obdobím rozmnožování. Způsoby rozmnožování se lišily z důvodu jiných životních podmínek v rozdílných nadmořských výškách. Zkoumala se koncentrace spermií. Ze studie vyplynulo, že v koncentraci spermií nebyl rozdíl. Ale skokani z nižší nadmořské výšky oplodnili více vajíček. Můžeme předpokládat, že explozivní období rozmnožování nabízí méně příležitostí k rozmnožení pro převažující samce. Tento předpoklad můžeme dále rozvést myšlenkou, že méně příležitostí zvyšuje kompetici mezi samci a tím i zvyšuje pravděpodobnost kompetice spermií. Můžeme tedy předpokládat, že u explozivního způsobu rozmnožování je větší míra kompetice spermií než u prodlouženého (Álvaréz, 2014).

Doba trvání amplexu je druhově specifická. Samci v amplexu jsou často agresivně napadáni nezadaným samcem a velmi často to vede k ukončení amplexu bez oplodnění vajíček. Samci, kteří jsou v krátkodobějším amplexu jsou napadáni stejně často jako samci v dlouhodobějším amplexu. Po napadení ve většině případů dojde ke zrušení amplexu z důvodu úspěšného útoku nebo z pokusu samce v amplexu se bránit. Ztráta amplexu bez oplození



vajíček pro samce znamená snížení jeho celoživotní reprodukční úspěšnosti. Pro samici to taková ztráta není, protože se může úspěšně pářit s novým samcem. Pokud se ale samec pustí v momentě, když už samice klade vajíčka, nemusí nebo může je stihnout oplodnit, stejně tak je může oplodnit samec – agresor. Míra kompetice spermií je v takovýchto případech nejasná. Jelikož se jedná o projevy silné kompetice mezi samci, lze předpokládat, že zvýšená míra kompetice na úrovni spermií bude. (Chuang, 2013)

Rodičovská péče o snůšky není u žab moc častým jevem. Pokud však existuje, můžeme předpokládat, že snižuje míru možnosti kompetice spermií. To proto, že v takových případech obvykle samec bojuje o partnerku ještě před pářením a oplodňování se účastní sám. Také druhy s vnitřním oplozením často pečují o snůšky. Vnitřním oplozením a následnou péčí o snůšku se minimalizuje možnost kontaktu spermií od více jedinců. Můžeme tedy předpokládat, že u druhů s péčí o snůšky nebo s vnitřním oplozením nebude míra kompetice spermií moc vysoká ( Ursprung, 2011, Verrel, 1993, Rabb, 1960, Metter, 1964, Townsend, 1981).

Ze studie porovnávající reprodukční úspěch teritoriálních a neteritoriálních samců pralesničky hnědavé (*Allobates femoralis* Boulenger, 1884) vyplývá, že teritoriální samci jsou mnohem úspěšnější. Tito samci ve svém teritoriu pečují několik dalších týdnů o snůšky a o vylíhlé pulce. Protože samice se v tomto období už v teritoriu nevyskytuje, lze předpokládat, že si nevybírám samce podle schopnosti péče o potomstvo. Lze se domnívat, že samce volí podle schopnosti hájit teritorium. Samec se ve svém teritoriu stará o několik snůšek, čímž si zajišťuje výhradní paternitu. Samice se páří s více samci, aby zajistila úspěšné oplodnění více snůšek. Ve studii bylo pozorováno, že počet partnerů byl u obou pohlaví podobný (průměr kolem 6). U pralesničky se tedy dá hovořit o polygynandrii. Z toho se dá usuzovat, že míra kompetice spermií u pralesniček bude nízká, protože samci mezi sebou soutěží v rámci hájení teritoria ještě dříve, než se setkají se samicemi. Můžeme tedy předpokládat, že u teritoriálních druhů nebude vysoká míra kompetice spermií. (Ursprung, 2011).

Velmi zajímavým řešením nedostatku volných samic je násobné oplodňování snůšek. I když v tomto případě nedochází k přímému setkávání samců, může docházet k přímému kontaktu spermií více samců. Bylo pozorováno znouplodnění snůšky i více „pirátskými“ samci postupně. Při následném oplodnění se automaticky zvyšuje reprodukční úspěch samice, protože ve výsledku má oplodněný větší počet vajíček, než by měla jen od jednoho samce. Reprodukční úspěch se zvyšuje i u samce – piráta, protože má šanci oplodnit alespoň nějaké

vajíčko. Jestli tato strategie nemá vliv nebo má i negativní vliv na reprodukční úspěch samce-rodíče, je diskutabilní. Velký vliv by v tomto případě mohla hrát kompetice spermií. Pokud by mezi skokany, provozujícími následné oplodňování snůšek, byla vysoká míra kompetice spermií, tak by se reprodukční úspěch samce-rodíče mohl snížit. To proto, že by samec-piráť v takovéto soutěži mohl „vyhrát“ vajíčka, která by jinak byla samce-rodíče. Pokud je však kompetice spermií malá, nemusela by tato strategie mít na fitness samce-rodíče žádný vliv. Samec-piráť by oplodnil jen ta vajíčka, která by samec-rodíč stejně neoplodnil. (Vieites, 2004, Demeter, 2007).

## **Závěr**

Ve své práci jsem porovnávala reprodukční strategie žab a diskutovala jejich možný vliv výskytu kompetice spermii. Protože studií na toto téma bylo provedeno relativně málo a s nejasnými výsledky, lze v budoucnu předpokládat vývoj znalostí k tomuto tématu.

Některé druhy žab mají vysokou pravděpodobnost výskytu kompetice spermii. Jsou to hlavně ty druhy, které se rozmnožují v kratším společném časovém intervalu. Rozmnožují se ve vodním prostředí. Nevyskytuje se u nich péče o snůšky nebo vylíhlé larvy ze strany ani jednoho z rodičů. Podíl samců v populaci výrazně převyšuje samice a jsou simultánně polyandrické.

Bližší a detailní výzkum konkrétního rodu žab, který splňuje výše zmíněná kritéria, by mohl být dobrým tématem pro budoucí diplomové práce. U takových je možné očekávat vyšší míru kompetice spermii k budoucímu zkoumání.

## Seznam použité literatury

**Álvarez, D., Viesca, L., Nicieza, A.G., 2014:** Sperm competitiveness differs between two frog populations with different breeding systems. *Journal of Zoology*, 292: 202 – 205.

**Byrne, P.G., Roberts, J.D., Simmons, L.W., 2002:** Sperm competition selects for increased testes mass in Australian frogs. *J. Evol. Biol.*, 15: 347 - 355

**Byrne, P.G., Simmons, L.W., Roberts, J.D., 2003:** Sperm competition and the evolution of gamete morphology in frogs. *The Royal Society*, 270: 2079 – 2086.

**Demeter, L., Benkó, Z., 2007:** Male *Rana temporaria* in amplexus with a clutch. *North-Western Journal of Zoology*, 3: 105 – 108.

**Chuang, M.-F., Bee, M.A., Kam, Y.-C., 2013:** Short Amplexus Duration in a Territorial Anuran: A Possible Adaptation in Response to Male-Male Competition. *PLoS ONE*, 8: issue 12, e83116

**Kunte, K., 2004:** Natural history and reproductive behavior of *Nyctibatrachus* cf. *Humayuni* (Anura Ranidae). *Herpetol. Rev.*, 35: 137 – 140.

**Loman, J., Madsen, T., 2010:** Sex ratio of breeding Common toads (*Bufo bufo*) – influence of survival and skipped breeding. *Amphibia-Reptilia*, 31: 509 – 524.

**Metter, D.E., 1964:** A Morphological and Ecological Comparison of Two Populations of the Tailed Frog, *Ascaphus truei* Stejneger, *Copeia*, 1: 181-195

**Rabb, G.B., Rabb, M.S.,** 1960: On the Mating and Egg-Laying Behavior of the Surinam Toad, *Pipa pipa*, *Copeia*, 4: 271-276

**Roberts, J.D., Byrne, P.G.,** 2011: Polyandry, sperm competition, and the evolution of anuran amphibians. *Advances in the Study of Behaviour*, 43: 1 - 53.

**Roberts, J.D., Byrne, P.G.,** 2012: Evolutionary causes and consequences of sequential polyandry in anuran amphibians. *Biological Reviews*, 83: 209 – 228

**Simmons, L.W.,** 2005: The Evolution of Polyandry: Sperm competition, Sperm Selection, and Offspring Viability. *Annu.Rev.Ecol.Evol.Syst*, 36: 125-146

**Townsend, D.S., Stewart, M.M., Pough, F.H., Brussard, P.F.,**1981: Internal fertilization in an oviparous frog. *Science*, 212: 469 - 471

**Ursprung, E., Ringler, M., Jehle, R., Hödl, W.,** 2011: Strong male/male competition allows for nonchoosy female: high levels of polygynandry in a territorial frog with paternal care. *Molecular Ecology*, 20: 1759 – 1771

**Verrell, P.A., Brown, L.E.,** 1993: Competition among Females for Mates in a Species with Male Parental Care, the Midwife Toad *Alytes obstetricans*, *Ethology*, 93: 247 - 257

**Vieites, D.R., Nieto-Román, S., Barluenga, M., Palanca, A., Vences, M., Meyer, A.,** 2004: Post mating clutch piracy in an amphibian. *Nature*, 431: 305 – 308.

**Wells, K. D.,** 1977: The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behavior*, 25: 666 - 693.

**Zhang, L., Yang, J., Lu, Y., Lu, X., Chen, X.,** 2012: Aquatic eggs are fertilised by multiple males not engaged in amplexus in a stream-breeding frog. *Behavioural Processes*, 91: 304 – 307

\***Andersson, M.,** 1994: *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press

\***Halliday, T.R.,** 1998: Sperm competition in amphibians. In *Sperm competition and sexual selection* (ed. T.R. Birkhead and A.P.Moller), London: Academic, 465 – 502.

\***Jørgensen, Larsen and Lofts,** 1979: Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles of other temperate zone anurans. *Kongel. Danske Videnskabsnes Selskab*, 22: 1-37.

### *Seznam zdrojů obrázků*

**Obr. č. 1:** *Litoria citropa* in amplexus, Wikimedia.org čerpáno z

[https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b3/Litoria\\_citropa\\_in\\_amplexus.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b3/Litoria_citropa_in_amplexus.jpg),

(18.8.2016)

**Obr. č. 2:** *Alytes obstetricans almogavarii* - male with eggs, Wikimedia.org čerpáno z

[https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e1/Alytes\\_obstetricans\\_almogavarii\\_-\\_male\\_with\\_eggs.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e1/Alytes_obstetricans_almogavarii_-_male_with_eggs.jpg), (18.8.2016)

**Obr. č. 3:** Alien Toad, Discovery.com čerpáno z

[http://netstorage.discovery.com/feeds/brightcove/asset-](http://netstorage.discovery.com/feeds/brightcove/asset-stills/dsc/126755911644313018300601197_Pipa_Pipa_Toad_Spawning.jpg)

[stills/dsc/126755911644313018300601197\\_Pipa\\_Pipa\\_Toad\\_Spawning.jpg](http://netstorage.discovery.com/feeds/brightcove/asset-stills/dsc/126755911644313018300601197_Pipa_Pipa_Toad_Spawning.jpg), (18.8.2016)

**Obr. č. 4:** Schematic representation of mating systems in *R. temporaria*, Nature.com čerpáno

z <http://www.nature.com/nature/journal/v431/n7006/images/nature02879-f1.2.jpg>,

(18.8.2016)