Reakcje obronne płazów bezogonowych

Krzysztof Kowalski, Olga Sawościanik (Poznań)

Streszczenie

Jak dotąd wyróżniono ponad 30 kategorii reakcji obronnych u płazów bezogonowych (Anura). Większość z nich opisana została dla gatunków zamieszkujących obszary tropikalne. Najczęściej stosowane strategie to ucieczka oraz znieruchomienie. Znacznie rzadziej Anura stosują reakcje mające na celu odstraszenie napastnika i zmuszenie go do zaniechania dalszego ataku. Najczęściej przejawiane taktyki to uniesienie i nadymanie ciała, prezentacja grzbietu i parotoidów, opróżnienie kloaki, wokalizacja obronna, refleks kumaka oraz przewrócenie na grzbiet połączone z prezentacją jaskrawego ubarwienia na brzuchu. Jeśli reakcje te zawiodą, płazy mogą podjąć aktywną walkę z napastnikiem. Mogą go uderzyć głową, zaatakować kolcami lub wydzielić szkodliwe substancje. W niniejszym artykule dokonujemy przeglądu wybranych reakcji obronnych płazów bezogonowych oraz dyskutujemy ich znaczenie. Wskazujemy również, jakie reakcje najczęściej stosują badane przez nas trzy pospolite w Polsce gatunki: ropucha szara (*Bufo bufo*), żaba trawna (*Rana temporaria*) i żaba wodna (*Pelophylax esculentus*).

Abstract

About 30 categories of behavioural responses to predator attack have been distinguished in anurans, primarily in the neotropical species. The most common reactions involve fleeing and immobility. Less common are responses employed by anurans in order to startle and force a predator to cease the attack. Among the most frequently displayed behaviours are: body raising, puffing up the body, body-tilting, cloacal discharge, defensive vocalization, unken reflex and flipping onto the back coupled with aposematic (warning) coloration. If responses mentioned above are ineffective anurans can struggle with a predator. They can hit it with their head, attack with their spines as well as release noxious or toxic substances. In present paper, we review selected defensive behaviours of anurans and discuss their importance in avoidance of predation. Besides, we indicate the most common responses employed by three anurans occurring in Poland: the common toad (*Bufo bufo*), the common frog (*Rana temporaria*) and the edible frog (*Pelophylax esculentus*).

Zdolność do szybkiej i natychmiastowej ucieczki jest u płazów znacznie słabiej rozwinięta niż u innych kręgowców. Dlatego płazy mogą stanowić łatwy łup dla drapieżników i często padać ich ofiarą [11]. W toku ewolucji wykształciły one jednak szereg przystosowań morfologicznych, anatomicznych, fizjologicznych i behawioralnych w celu zminimalizowania ryzyka presji ze strony drapieżników. Do najbardziej zaawansowanych adaptacji należy produkcja różnych substancji, w tym toksycznych [14]. Mogą być one produkowane zarówno w skórze, jak i w specjalnych gruczołach, takich jak zauszne gruczoły jadowe ropuch, zwane parotoidami (ang. *parotoid glands*) [5,7]. Aczkolwiek produkcja substancji toksycznych, w tym jadów, wymaga dużych nakładów energii. Dlatego, zgodnie z teorią optymalizacji jadu (ang. *the venom optimization hypothesis*), toksyczne i jadowite zwierzęta powinny maksymalnie ograniczać wydzielanie toksyn, by zapobiec zbędnej utracie energii [9]. Jednym ze sposobów na ograniczenie wydzielania substancji toksycznych może być unikanie ataku drapieżników poprzez demonstracje różnych behawioralnych reakcji obronnych.

Dotąd wyróżniono ponad 30 kategorii reakcji obronnych u płazów bezogonowych (Anura) [14]. Większość z nich opisana została dla gatunków tropikalnych, zwłaszcza zamieszkujących lasy deszczowe Ameryki Południowej [5,6,14]. Wiedza na temat postaw obronnych płazów strefy umiarkowanej, zwłaszcza Europy, jest znacznie uboższa [2,8].

Ponadto większość informacji pochodzi z obserwacji terenowych. Brak właściwie badań eksperymentalnych opisujących reakcje obronne tej grupy płazów.

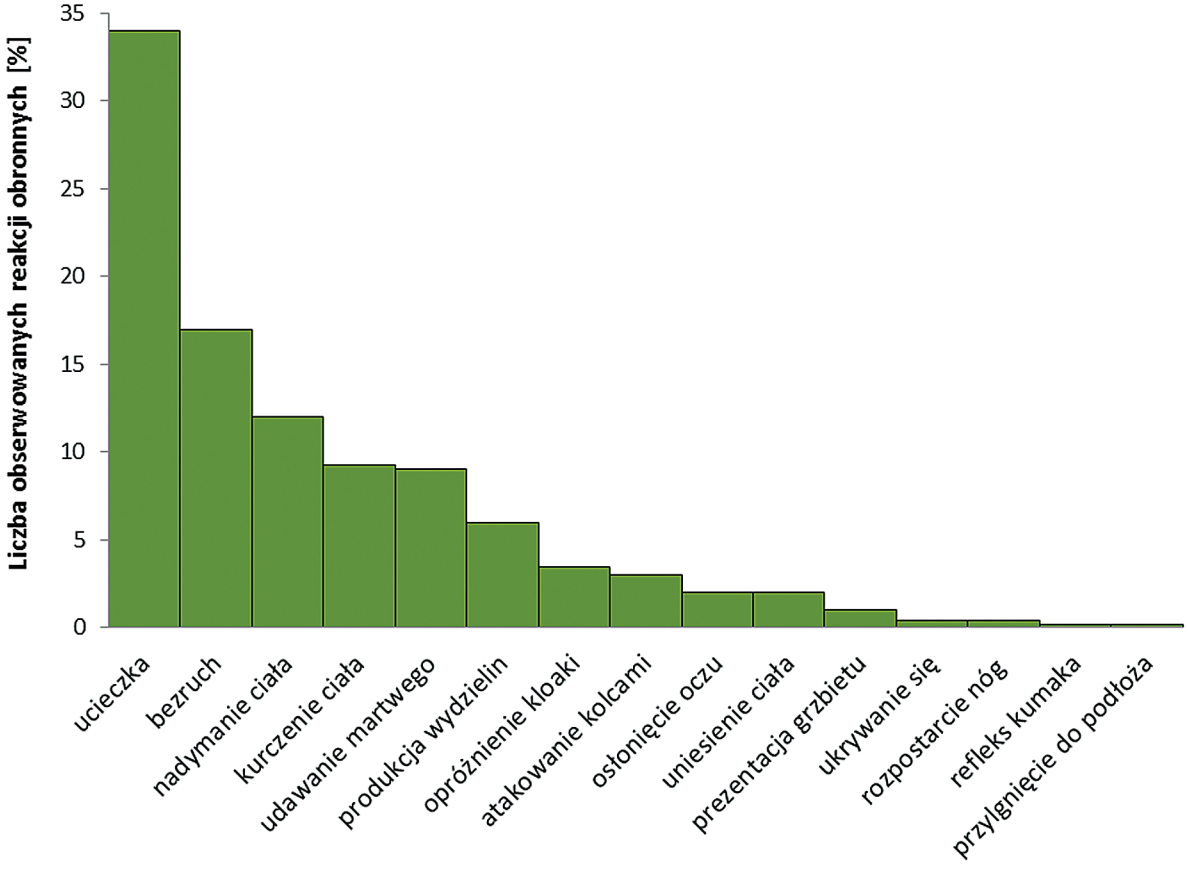
W niniejszym artykule dokonujemy przeglądu wybranych reakcji obronnych płazów bezogonowych. Dyskutujemy ich znaczenie oraz dokonujemy ich klasyfikacji zgodnie z kolejnością prezentacji względem napastnika.

Typy reakcji obronnych Anura

Do najczęściej spotykanych reakcji obronnych płazów bezogonowych należą ucieczka (ang. *fleeing*) oraz pozostanie w bezruchu (ang. *immobility* lub *remaining motionless*, Ryc. 1) [14]. Ucieczka umożliwia szybkie oddalenie się od napastnika i zniknięcie z jego pola widzenia. Jednak strategia ta skuteczna jest tylko w przypadku drapieżników niezdolnych do szybkiego biegu i ścigania ofiary. Ucieczka może obejmować m.in. kroczenie, wycofywanie się, wspinanie się, skok do wody lub wejście do nory [14]. Szczególnie ciekawą formę ucieczki przyjęły południowoamerykańskie ropuchy z rodzaju *Oreophrynella*: *O. nigra*, *O. quelchii* i *O. vasquezi*. W obliczu zagrożenia przyjmują one skuloną postawę z podbródkiem oraz kończynami przylegającymi do ciała i toczą się w dół niczym piłka po stromym zboczu. Stąd strategia ta określana jest mianem „toczącej się kuli" (ang. *balling behaviour*) [14].

W przeciwieństwie do ucieczki, pozostanie w bezruchu ma na celu uniemożliwienie (lub przynajmniej utrudnienie) drapieżnikowi wyśledzenie ofiary. Postawa ta wyewoluowała przede wszystkim przeciwko drapieżnikom reagującym na ruch ofiary. Jest ona powszechnie stosowana przez płazy o kamuflażowym ubarwieniu (Ryc. 2) oraz przez gatunki toksyczne [14]. Pozostanie w bezruchu pozwala skutecznie uniknąć ataku węży lub ptaków drapieżnych. Na podstawie własnych badań wykazano, że ropucha szara (*Bufo bufo*) pozostając w bezruchu może uniknąć ataku jeży: wschodniego (*Erinaceus roumanicus*) i zachodniego (*E. europaeus*). Uciekająca ropucha zwraca na siebie uwagę tych drapieżników i często zostaje przez nie schwytana.

Inną reakcją, mającą na celu pozostanie niewidocznym dla drapieżnika, jest przylgnięcie do podłoża



Ryc. 1. Najczęściej spotykane reakcje obronne u płazów bezogonowych (wg Toledo i in. 2011, zmienione).

(ang. *crouching down*, Ryc. 3). Przyjmując tę postawę ofiara obniża swoje ciało częściowo lub całkowicie, często dotykając podbródkiem podłoża. Oczy mogą pozostać otwarte lub zamknięte, zaś kończyny przed-

Ryc. 2. Pozostanie w bezruchu na przykładzie *Ceratophrys cornuta*. Reakcja ta stosowana jest powszechnie przez gatunki o kamuflażowym ubarwieniu, jak ta żaba rogata imitująca liść. Fot. Bernard Dupont, Gujana Francuska 2001.

nie mogą być wysunięte do przodu lub przytulone do ciała. Reakcji tej może towarzyszyć wydzielenie substancji toksycznych [14]. Przyleganie do podłoża wielokrotnie obserwowano u licznych ropuch (np. u *Rhinella schneideri* lub *Anaxyrus americanus*), rzekotek (np. u *Hyla cinerea*) czy żab (np. u *Lithobates*

Ryc. 3. Przylgnięcie do podłoża na przykładzie ropuchy szarej *Bufo bufo*. Fot. Kai Hagemeister, Niemcy 2010.

pipiens) [2,8,14]. Badania własne potwierdziły występowanie tej reakcji u ropuchy szarej oraz u żaby trawnej (*Rana temporaria*) i żaby wodnej (*Pelophylax esculentus*). Nigdy jednak nie zaobserwowaliśmy wydzielenia toksyny (ang. *toxin releasing*) u ropuchy szarej przylegającej do podłoża.

Osobliwą reakcją obronną jest fragmoza (ang. *phragmosis*), występująca m. in. u rzekotek kaskowych (np. u *Corythomantis greeningi, Aparasphenodon brunoi*), których nazwa pochodzi od charakterystycznego kształtu głowy przypominającego kask [11]. Jest to wyjątkowa metoda pozwalająca uniknąć ataku drapieżnika poprzez wykorzystanie głowy w celu zablokowania dojścia do ofiary. Aby móc zastosować fragmozę rzekotka musi najpierw znaleźć schronienie przypominające tunel. Najczęściej używane kryjówki to szczeliny skalne, nory, dziuple w drzewach, a także rośliny bromeliowate. Po znalezieniu odpowiedniej kryjówki ofiara wchodzi do niej i blokuje jej wejście własną głową, ograniczając tym samym napastnikowi dostęp do własnego ciała [11,14]. Bardzo często reakcji tej towarzyszy dotknięcie podbródkiem tułowia (ang. *chin-tucking*). Oprócz wspomnianych rzekotek kaskowych fragmoza występuje też u niektórych ropuch, np. u *Rhinella granulosa* [14].

Równie ciekawą reakcją obronną jest udawanie martwego, czyli tzw. tanatoza (ang. *thanatosis* lub *death feigning*) [13,14]. Strategia ta stosowana jest przez szereg zwierząt, zarówno bezkręgowych, jak i kręgowych. Aczkolwiek z udawania martwego znane są szczególnie oposy, niewielkie ssaki z rzędu torbaczy. Reakcja ta została również zaadoptowana przez liczne gatunki płazów: ropuchy (np. *Dendrophryniscus brevipollicatus*, *Rhinella ornata*), rzekotki (np. *Dendropsophus microps*, *Scinax fuscomarginatus*, *Hypsiboas crepitans*) czy przedstawicieli rodziny Brachycephalidae (np. *Ischnocnema guentheri*) [13]. Stosowana jest przede wszystkim przez nietoksyczne gatunki (73%), znacznie rzadziej przez toksyczne płazy (20%) [13]. Głównym celem tanatozy jest zmylenie napastnika. Udając martwą ofiara pozostaje nieruchoma (nawet po dotknięciu przez napastnika). Oczy z reguły pozostają otwarte (Ryc. 4). W pewnych przypadkach mogą być one jednak zamknięte. Kończyny są rozluźnione (Ryc. 4) i z reguły napastnik może nimi poruszać nie napotykając oporu ze strony

Ryc. 4. Tanatoza na przykładzie rzekotki *Hypsiboas crepitans*. Fot. Alex Popovkin, Bahia, Brazylia 2010.

ofiary. Czasami tanatoza u płazów może być poprzedzona serią kilku krótkich skoków [13,14].

By uniknąć presji drapieżników płazy mogą przestrzegać potencjalnego napastnika przed podjęciem ataku. Przykładowo niektóre gatunki, jak np. *Melanophryniscus montevidensis*, *M. cambaraensis* czy *Pseudophryne bibronii*, przewracają się na grzbiet

Ryc. 5. Prezentacja jaskrawych plam na brzuchu po przewróceniu na grzbiet na przykładzie ropuchy *Melanophryniscus montevidensis*. Fot. Raúl Maneyro, Urugwaj 2008.

(ang. *flipping onto the back*) i prezentują jaskrawe plamy na brzuchu (Ryc. 5) [14]. Taka prezentacja jaskrawych kolorów (ang. *displaying of aposematic coloration*) ma ostrzec drapieżnika przed (czasami tylko pozorowaną) toksycznością ofiary i zmusić go do zaniechania dalszego ataku. Podobne znaczenie ma refleks (odruch) kumaka (ang. *unken reflex*). Nazwa tego zachowania pochodzi od rodzaju kumak (*Bombina*), u którego zostało ono zaobserwowane. Oprócz kumaków: nizinnego (*B. bombina*), górskiego (*B. variegata*) i dalekowschodniego (*B. orientalis*), reakcja ta stosowana jest też m. in. przez niektóre ropuchy (np. *Melanophryniscus cambaraensis*, *M. moreirae*) oraz rzekotki [14]. Refleks kumaka obejmuje (1) wycofanie się ofiary, (2) wygięcie ciała na kształt kołyski wraz z uniesieniem kończyn i głowy ponad ziemię oraz (3) pokazanie ostrzegawczych kolorów na brzuchu, podgardlu i brzusznej powierzchni kończyn (Ryc. 6). Reakcji tej może towarzyszyć wydzielenie substancji toksycznych oraz zamknięcie lub osłonięcie oczu przednimi kończynami (ang. *eye-protection*, Ryc. 6) [14]. Co ciekawe, młode kumaki nie demonstrują refleksu. Jest to zapewne powiązane z brakiem jaskrawych plam na brzuchu u młodych osobników z tego rodzaju.

Gdy sygnały ostrzegawcze zawiodą, płazy mogą aktywnie odstraszyć napastnika. I tak uniesienie ciała (ang. *body raising*) może sprawić, że ofiara będzie wydawała się większa niż jest w rzeczywistości [14]. Reakcja ta charakterystyczna jest przede wszystkim dla gatunków toksycznych i może przyjmować dwie postaci: częściowe lub całkowite uniesienie ciała. W pierwszym przypadku płaz prostuje pionowo tylne kończyny, zaś jego pysk skierowany jest ku ziemi. Przy całkowitym uniesieniu ciała wszystkie kończyny ulegają wyprostowaniu. Również brzuch i głowa zostają uniesione ponad powierzchnię ziemi (Ryc. 7) [14]. Uniesienie ciała prawie zawsze towarzyszy innej grożącej postawie, tj. nadymaniu ciała (ang. *puffing up the body*). Reakcja ta może być demonstrowana zarówno przez płazy kroczące na lądzie lub chowające się w bujnej roślinności, jak i unoszące się na powierzchni wody, czy też gdy zostaną złapane przez drapieżnika [14]. Nadęcie ciała obejmuje uniesienie ciała oraz wypełnienie płuc powietrzem (Ryc. 7). Dzięki tej strategii ofiara jest nie tylko większa, ale również trudniejsza do obezwładnienia i połknięcia. Taki sposób obrony pozwala skutecznie uniknąć ataku węża. Aczkolwiek pewne gatunki węży są

Ryc. 6. Refleks kumaka na przykładzie kumaka górskiego *Bombina variegata*. Oprócz refleksu widoczne jest również osłonięcie oczu. Fot. Alessio Di Leo, Włochy 2009.

Ryc. 7. Uniesienie i nadymanie ciała u ropuchy szarej *Bufo bufo*. Fot. Miltos Gikas, Karistos, Grecja 2008.

w stanie obezwładnić nadymaną ofiarę (Ryc. 8). Przykładowo zaskroniec zwyczajny (*Natrix natrix*) gryzie nadętą ropuchę od tyłu, zmuszając ją do wypuszczenia powietrza z płuc. Dzięki zastosowaniu tej taktyki może bez problemu połknąć ofiarę [2,4]. Natomiast badania własne wykazały, że nadymanie ciała jest nieskuteczną strategią w przypadku ataku jeża. Nadęta ropucha ma ograniczone zdolności poruszania się i nie może uciec. Wprawdzie jeż nie jest w stanie jej połknąć, ale może ją dotkliwie pogryźć i tym samym zadać jej liczne obrażenia, a nawet ją uśmiercić.

Niezwykle ciekawe zachowanie zaobserwowano u *Physalaemus (Eupemphix) nattereri*, żaby neotropikalnej z rodziny Leptodactylidae. Płaz ten posiada specjalne gruczoły pachwinowe, w których produkowane są toksyczne związki [6]. W miejscu położenia tych gruczołów widoczne są dwie plamy w postaci czarnych dysków (Ryc. 9). W obliczu zagrożenia żaba ta (1) unosi częściowo ciało (głowa z reguły zbliżona jest ku ziemi), (2) nadyma się i (3) prezentuje owe czarne plamy. Zaskoczony napastnik może mieć złudzenie, że przygląda mu się duża para czarnych oczu (ryc. 9) i w konsekwencji może zaniechać dalszego ataku. Jeśli jednak sztuczka ta zawiedzie *Physalaemus nattereri* może jeszcze wydzielić substancje toksyczne zawarte w gruczołach pachwinowych [6].

Podobnie do nadęcia ciała, również prezentacja grzbietu i parotoidów ma zniechęcić napastnika do ataku. Reakcja ta niemal zawsze obejmuje uniesienie ciała oraz przechylenie ciała i grzbietu w stronę napastnika (ang. *body-tilting*) [2,14]. Takie zachowanie może być korzystne dla ofiary w dwojaki sposób. Po pierwsze, prezentując drapieżnikowi grzbiet ofiara może wydawać się większa niż jest w rzeczywistości. Po drugie, pierwszymi elementami ciała, z którymi napastnik będzie miał kontakt w czasie ataku są głowa i zlokalizowane tuż za nią parotoidy. Po ich ściśnięciu zostanie wydzielona toksyna, która może dostać się do pyska drapieżnika. Może ona być dla niego niesmaczna, drażniąca, a nawet śmiertelna [3]. Bardzo często uniesieniu i nadęciu ciała oraz prezentacji grzbietu towarzyszy wydzielenie toksyn [14]. Przy czym do wydzielenia toksyn dochodzi zazwyczaj dopiero po ugryzieniu przez napastnika. Potwierdzają to również nasze obserwacje.

Jeszcze innym sposobem na zniechęcenie drapieżnika do ataku jest opróżnienie kloaki (ang. *cloacal discharge*), a dokładnie opróżnienie pęcherza moczowego poprzez kloakę. Płazy stosują tę taktykę z reguły w czasie ucieczki lub gdy już zostaną pochwycone

Ryc. 8. Wąż pończosznik *Thamnophis sirtalis* z rodziny połozowatych połykający ropuchę amerykańską *Anaxyrus americanus*. Fot. Scott Oves, Karolina Południowa, USA 2011.

przez napastnika [14]. Strategia ta może być skuteczna na kilka sposobów. Z jednej strony uwolniona zawartość kloaki może być niesmaczna lub drażniąca dla drapieżnika. Z drugiej strony płaz po opróżnieniu kloaki może być lżejszy, co może ułatwić szybką ucieczkę. Ten typ reakcji występuje powszechnie u wielu płazów bezogonowych, m. in. u rzekotek (np. *Hypsiboas raniceps*, *Scinax fuscovarius*) i ropuch (np. *Melanophryniscus moreirae*, *Rhinella ocellata*) [14]. Badania własne potwierdziły stosowanie tej strategii także przez ropuchę szarą oraz żaby: trawną i wodną. Z reguły do opróżnienia kloaki u tych gatunków dochodziło podczas ucieczki.

Powszechnie stosowaną strategią jest również wokalizacja obronna (ang. *defensive vocalization*) [12,14]. U Anura wyróżnione zostały trzy jej typy: (1) wzywanie pomocy (ang. *distress call*), (2) krzyki ostrzegawcze (ang. *warning call*) i (3) krzyki alarmujące (ang. *alarm call*) [12,14]. Pierwsza kategoria stosowana jest przez płazy uciekające przed drapieżnikiem lub już przez niego pochwycone. Ten typ wokalizacji występuje u płazów bezogonowych najczęściej i może być stosowany zarówno przez osobniki dorosłe i juwenilne, jak i kijanki. Jego funkcja polega na odstraszeniu napastnika oraz zwróceniu na siebie uwagi innych zwierząt, w tym przedstawicieli własnego gatunku (w tym przypadku wzywanie pomocy może również informować pozostałe osobniki o zaistniałym zagrożeniu) [12]. Krzyki ostrzegawcze emitowane są przed pochwyceniem przez drapieżnika. Ich głównym zadaniem jest ostrzeżenie napastnika przed ryzykiem wiążącym się z zabiciem i zjedzeniem ofiary oraz zmuszenie go do zaprzestania dalszego ataku. Próba obezwładnienia ofiary może się skończyć dla drapieżnika zranieniem (wywołanym np. poprzez ugryzienie lub atak kolcami), a nawet śmiercią (w przypadku połknięcia toksycznej ofiary). Dla przedstawicieli własnego, jak i innych gatunków, ten typ wokalizacji może być również informacją o pojawieniu się zagrożenia. Krzyki ostrzegawcze są powszechnie stosowane przez żaby z rodzajów *Ceratophrys*, *Chacophrys* i *Lepidobatrachus* [12]. Krzyki alarmujące, jak sama nazwa wskazuje, mają ostrzec inne osobniki (własnego jak i innych gatunków) o zaistniałym zagrożeniu. W odróżnieniu od krzyków ostrzegawczych, alarmowanie pociąga za sobą reakcję (odpowiedź) pozostałych osobników. W odpowiedzi na alarm mogą one również zacząć

Ryc. 9. Postawa obronna *Physalaemus nattereri*. W obliczu zagrożenia ta neotropikalna żaba z rodziny Leptodactylidae unosi ciało i prezentuje (położone w okolicy pachwin) czarne plamy imitujące oczy drapieżnika. Fot. Felipe Gomes, Brazylia 2009.

krzyczeć albo, wręcz przeciwnie, zamilknąć. Ostrzeżenie może być dodatkowo wzmocnione innym sygnałem ostrzegawczym, np. pluskiem wody mającym miejsce po wskoczeniu żaby do wody [12]. W badaniach własnych wokalizacja obronna była stosowana przez ropuchę szarą oraz żaby: trawną i wodną. Reakcja ta zawsze miała miejsce podczas ucieczki, aczkolwiek była przejawiana niezwykle rzadko i nie była w stanie zniechęcić jeży do dalszego ataku. Z kolei w eksperymentach, w których juwenilne żaby wodne konfrontowaliśmy z rzęsorkiem rzeczkiem (*Neomys fodiens*), wokalizacja obronna była najczęściej stosowaną reakcją. Zawsze towarzyszyła ucieczce. Co ciekawe, była niezwykle skuteczna, gdyż w większości przypadków rzęsorki zaniechały dalszego ataku.

By zminimalizować ryzyko ataku płazy mogą ostatecznie podjąć aktywną walkę z drapieżnikiem (ang. *fighting*) [14]. Owa walka może przyjmować bardzo różnorodne formy. Przykładowo żaby neotropikalne z rodziny Leptodactylidae (np. *Leptodactylus bolivianus*, *L. chaquensis*, *L. latrans* i *L. podicipinus*) słyną z uderzania napastnika głową (ang. *head hitting*) [10,14]. We wszystkich przypadkach zachowanie to było demonstrowane przez samice opiekujące się kijankami [10]. Uderzenie napastnika głową zaobserwowano też u jednego gatunku ropuchy, tj. u *Rhinella rubescens*, ale nie było ono powiązane z opieką rodzicielską [14]. Własne obserwacje potwierdziły występowanie tego zachowania u ropuchy szarej broniącej się przed atakiem jeża. Podobnie, jak u wspomnianej *R. rubescens*, nie miało ono związku z opieką nad potomstwem. Niektóre płazy, jak np. *Ceratophrys aurita*, *Hemiphractus johnsoni* czy *Cycloramphus dubius,* posiadają w żuchwie długie zęby, tzw. odontoidy [11], za pomocą których mogą w trakcie walki ugryźć napastnika (ang. *biting*) [11,13]. Pewne gatunki żab, po pochwyceniu przez drapieżnika za głowę, odpychają jego pysk tylnymi kończynami lub kopią go [14]. Jeszcze inne gatunki mogą używać kolców w celach obronnych (ang. *spine aggression*). Niektóre rzekotki, jak np. *Bokermannohyla hylax*, *Hypsiboas faber* czy *H. pardalis,* posiadają kolce u nasady kciuka [11,14]. U innych Anura mogą być one zlokalizowane na piersi lub na głowie[1] [14]. Broniąc się kolcami ofiara może zadać napastnikowi ból poprzez zadrapanie skóry, śluzówki jamy ustnej, oczu albo błony bębenkowej. To z kolei może ułatwić jej oswobodzenie się i szybkie zniknięcie z pola widzenia drapieżnika.

Ostateczną bronią w walce z napastnikiem może być produkcja i wydzielanie różnego typu substancji (ang. *production of secretions*) [5,6,7,14]. Płazy mogą wydzielać substancje (1) zapachowe, mające zniechęcić drapieżnika do ataku, (2) lepkie, które mogą ograniczyć zdolności ruchowe napastnika, np. zlepiając jego pysk, (3) śliskie, pozwalające na szybkie oswobodzenie się (produkowane głównie przez gatunki wodne lub ziemnowodne, takie jak żaby) oraz (4) toksyczne, zdolne sparaliżować, a nawet uśmiercić drapieżnika [14]. Często jeden gatunek może wydzielać więcej niż jeden typ substancji w tym samym czasie. Przykładowo *Trachycephalus venulosus* może jednocześnie wydzielać substancje lepkie i toksyczne, zaś *Leptodactylus labyrinthicus* toksyczne i zapachowe [14]. Substancje toksyczne z reguły stanowią kompleksową mieszaninę białek, których produkcja wymaga szczególnie dużych nakładów energii [9]. Dlatego też korzystnym wydaje się uniknięcie ataku drapieżnika na drodze ucieczki lub próby zniechęcenia drapieżnika do ataku, np. poprzez demonstrację postaw grożących. Strategia taka pozwala uniknąć wydzielenia cennego jadu i zaoszczędzić energię potrzebną do jego produkcji [9]. U wielu gatunków ropuch toksyna wydzielana jest dopiero po mechanicznym podrażnieniu zausznych gruczołów jadowych [5,7]. Badania własne również dowodzą, że ropucha szara uwalnia substancje toksyczne dopiero po ataku drapieżnika i podrażnieniu grzbietowej części ciała, zwłaszcza w okolicy głowy i parotoidów. Aczkolwiek nie zawsze warunek ten musi być spełniony, by mogło dojść do wydzielenia toksyn. Przykładowo *Rhaebo guttatus*, gatunek ropuchy zamieszkujący lasy tropikalne Amazonii, może uwolnić toksynę z parotoidów bez ich wcześniejszego podrażnienia [5,7]. Zaznaczyć jednak należy, że wydzielina ta jest praktycznie nietoksyczna [7]. Niemniej po wystrzeleniu z gruczołów może się ona dostać np. do oczu napastnika, wywołać ich podrażnienie, i zmusić drapieżnika do zaniechania dalszego ataku [7].

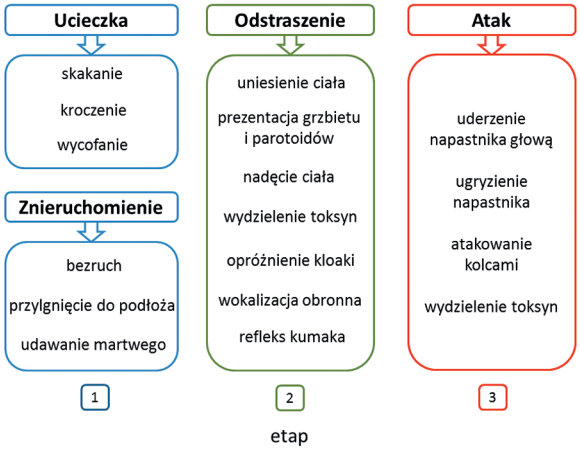
Samo wydzielenie toksyn, pomimo dużych nakładów energii potrzebnych na ich wyprodukowanie, może być korzystne dla ofiary i w pewnych sytuacjach może uratować jej życie [14]. Toksyna może być dla potencjalnego napastnika szkodliwa na kilka sposobów. Po pierwsze, może być dla niego niesmaczna lub drażniąca (np. po dostaniu się do jamy ustnej lub do oczu). Po drugie, może wywołać

[1] Funkcja kolców występujących u płazów nie jest dostatecznie poznana. Samce niektórych gatunków (np. *Leptobrachium boringii*) wykorzystują kolce w okresie godowym podczas walk toczonych o samice. Przypuszcza się, że niektóre samce mogą wykorzystywać kolce (np. zlokalizowane na paliczkach) do przytrzymywania samic w uścisku godowym (tzw. ampleksusie).

szereg niepożądanych reakcji, jak np. zaburzenie pracy serca, spadek ciśnienia krwi, zaburzenie procesu oddychania czy paraliż kończyn lub całego ciała. I w końcu może uśmiercić napastnika, prowadząc np. do całkowitego zatrzymania pracy serca [3]. Co ciekawe, pewne drapieżniki wydają się być odporne na działanie niektórych toksyn. Przykładowo zaskrońce odporne są na truciznę ropuchy szarej [1, 2, 4]. Badania własne sugerują, że również jeże: wschodni i zachodni odporne są na toksyny *Bufo bufo*. Ponadto jeże są w stanie wykorzystywać substancje toksyczne ropuch dla własnej obrony. Zaobserwowano bowiem jeże namaszczające własne kolce wydzieliną z gruczołów zausznych ropuchy szarej [1, 2]. Kilkakrotnie obserwowaliśmy to nietypowe zachowanie również w naszych eksperymentach.

Klasyfikacja reakcji obronnych Anura

Omówione powyżej typy reakcji obronnych można uszeregować zgodnie z kolejnością ich prezentacji względem atakującego drapieżnika. W oparciu o wyniki własnych badań oraz dane literaturowe, interakcje zachodzące pomiędzy ofiarą a napastnikiem podzieliliśmy na trzy etapy (Ryc. 10). Z reguły pierwszą linią obrony płazów bezogonowych jest natychmiastowa ucieczka (np. skakanie, kroczenie, wycofywanie się) lub pozostanie w bezruchu. Znieruchomieniu może towarzyszyć m. in. obniżenie ciała lub tanatoza. Jeśli strategie te zawiodą, w drugim etapie ofiara może zniechęcić napastnika do dalszego ataku, przyjmując postawy grożące, mające na celu



Ryc. 10. Reakcja obronna płazów bezogonowych może przebiegać w trzech etapach: (1) ucieczka lub znieruchomienie, (2) odstraszenie napastnika (prezentacja postaw grożących), (3) atak i aktywna walka z napastnikiem.

wystraszenie go. Najczęściej przejawiane reakcje to uniesienie i nadęcie ciała, prezentacja grzbietu i parotoidów, opróżnienie kloaki, wokalizacja obronna lub prezentacja jaskrawego ubarwienia (np. plam na brzuchu po przewróceniu na grzbiet). Jeśli jednak i ta taktyka okaże się nieskuteczna, płazy mogą podjąć aktywną walkę z drapieżnikiem. Mogą uderzyć go głową, ugryźć, użyć w celach obronnych kolców pokrywających ich ciało lub – w ostateczności – wydzielić szkodliwe substancje. Niektóre reakcje mogą występować synergistycznie. Przykładowo, ucieczce lub nadęciu ciała może towarzyszyć opróżnienie kloaki, a prezentacji grzbietu i parotoidów wydzielenie toksyn.

Podsumowanie

Płazy bezogonowe, choć zwykle są małych rozmiarów i mało ruchliwe, zadziwiają różnorodnością reakcji obronnych stosowanych w celu uniknięcia ataku drapieżników. Niektóre z nich do perfekcji opanowały techniki utrudniające napastnikom ich znalezienie. Liczne gatunki stały się mistrzami w oszukiwaniu przeciwników. Jeszcze inne stawiają im czoła i podejmują z nimi aktywną walkę. To dobrze, że zainteresowanie tą grupą zwierząt, ich zwyczajami godowymi oraz strategiami obronnymi stale rośnie. Niejednokrotnie bowiem swoją zaradnością i sprytem (np. poprzez wykorzystanie zdolności kamuflażu) przewyższają one inne, bardziej zaawansowane grupy kręgowców. Jesteśmy przekonani, że dogłębne poznanie biologii i ekologii (w tym behawioru) Anura przyczyni się do skuteczniejszej ochrony tej grupy płazów.

Podziękowania

Prowadzone przez nas badania finansowane były z budżetu Zakładu Zoologii Systematycznej UAM. Składamy również serdeczne podziękowania Recenzentowi za cenne uwagi i wskazówki przekazane po przeczytaniu pierwszej wersji tego manuskryptu.

Bibliografia

1. Brodie E. D. (1977) Hedgehogs use toad venom in their own defence. Nature, 268: 627–628.
2. Ewert J. P., Traud R. (1979) Releasing stimuli for antipredator behaviour in the common toad *Bufo bufo* (L.). Behaviour, 68: 170–180.
3. Gao H., Zehl M., Leitner A., Wu X., Wang Z., Kopp B. (2010) Comparison of toad venoms from different *Bufo* species by HPLC and LC-DAD-MS/MS. Journal of Ethnopharmacology, 131: 368–376.
4. Gregory P. T., Isaac L. A. (2004) Food habits of the grass snake in southeastern England: is *Natrix natrix* a generalist predator? Journal of Herpetology, 38: 88–95.
5. Jared C., Antoniazzi M. M., Verdade V. K., Toledo L. F., Rodrigues M. T. (2011) The Amazonian toad *Rhaebo guttatus* is able to voluntarily squirt poison from the parotoid macroglands. Amphibia-Reptilia, 32: 546–549.
6. Lenzi-Mattos R., Antoniazzi M. M., Haddad C. F. B., Tambourgi D. V., Rodrigues M. T., Jared C. (2005) The inguinal macroglands of the frog *Physalaemus nattereri* (Leptodactylidae): structure, toxic secretion and relationship with deimatic behaviour. Journal of Zoology, 266: 385–394.
7. Mailho-Fontana P. L., Antoniazzi M. M., Toledo L. F., Verdade V. K., Sciani J. M., Barbaro K. C., Pimenta D. C., Rodrigues M. T., Jared C. (2013) Passive and active defense in toads: the parotoid macroglands in *Rhinella marina* and *Rhaebo guttatus*. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, 321: 65–77.
8. Marchisin A., Anderson J. D. (1978) Strategies employed by frogs and toads (Amphibia: Anura) to avoid predation by snakes (Reptilia, Serpentes). Journal of Herpetology, 12: 151–155.
9. Morgenstern D., King G. F. (2013) The venom optimization hypothesis revisited. Toxicon, 63: 120–128.
10. Prado C. P. A., Uetanabaro M., Lopes F. S. (2000) Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. Journal of Herpetology, 34: 135–139.
11. Rybacki M. (2015) Gromada: płazy - Amphibia. [W:] Zoologia. Szkarłupnie – płazy. Tom 3. Część 1. C. Błaszak (red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 593–601.
12. Toledo L. F., Martins I. A., Bruschi D. P., Passos M. A., Alexandre C., Haddad C. F. B. (2015) The anuran calling repertoire in the light of social context. Acta Ethologica, 18: 87–99.
13. Toledo L. F., Sazima I., Haddad C. F. B. (2010) Is it all death feigning? Case in anurans. Journal of Natural History, 44: 1979–1988.
14. Toledo L. F., Sazima I., Haddad C. F. B. (2011) Behavioural defences of anurans: an overview. Ethology Ecology & Evolution, 23: 1–25.

mgr Krzysztof Kowalski – doktorant, Zakład Zoologii Systematycznej, Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu. E-mail: kowalski.biol@gmail.com
mgr Olga Sawościanik – absolwentka Wydziału Biologii Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu. E-mail: olga.sawoscianik@wp.pl

EWOLUCJA – …NAJWZNIOŚLEJSZE ZJAWISKO, JAKIE MOŻEMY POJĄĆ…[1]

Maciej Bobrowski (Kraków)

[1] Skąd taki tytuł? Jest to fragment tekstu Karola Darwina zawarty w jego dziele „O powstawaniu gatunków….”. „*…Jakże zajmujące jest spoglądać na gęsto zarośnięte wybrzeże pokryte roślinami należącymi do różnych gatunków, ze śpiewającym ptactwem w gąszczach, z krążącymi w powietrzu owadami, z drążącymi mokrą glebę robakami i patrząc na te wszystkie tak dziwnie zbudowane formy, tak różne i w tak złożony sposób od siebie zależne, pomyśleć, że powstały one wskutek praw wciąż jeszcze wokół nas działających… Tak więc z walki w przyrodzie, z głodu i śmierci bezpośrednio* ***wynika najwznioślejsze zjawisko, jakie możemy pojąć****, a mianowicie powstawanie wyższych form zwierzęcych…*”.