

Velcí mlži a jejich hostitelské vazby

Označení velcí mlži se používá pro řád *Unionida*, celosvětově rozšířenou skupinu sladkovodních měkkýšů, zahrnující asi 840 žijících druhů. Název vystihuje tělesné rozměry, mezi sladkovodními druhy nebývalé. Velcí mlži od prehistorických dob patřili ke zdrojům potravy pro člověka, byli materiálem pro výrobu nástrojů a měli významnou kulturní roli – využití jejich perleti a perel pro ozdobu. Nedávný nález rytiny z Jávy z období před 400 tisíci let, který posunuje představy o počátcích umění člověka, byl učiněn právě na lastuře velkého mlže.

Tito měkkýši mají pozoruhodný společný znak, kterým je parazitické larvální stadium (obr. 1). Jde o jedinou skupinu mlžů s parazitickou larvou a vyskytují se výhradně ve sladkovodním prostředí. Miniaturní larva označovaná jako glochidium nemůže dokončit vývoj bez přichycení se na rybního hostitele (obr. 2). I když je vztah primárně motivován transportem potomstva od mateřského jedince, larva tímto způsobem také získává živiny. Miliony let společného vývoje vytvořily systém zpracovaných interakcí mezi velkými mlži a rybami. Výsledkem jejich koevoluce je výhoda šíření mlžů do nového prostředí, a to především protiproudová migrace v říčních systémech. Zároveň se ale vytvořila závislost na hostiteli, která s sebou nese rizika a může se za určitých podmínek stát limitujícím faktorem pro výskyt druhů. Přestože glochidia při běžných intenzitách parazitace nepředstavují pro své hostitele větší nebezpečí, ryby se parazitaci brání prostřednictvím imunologických mechanismů. Vývoj tedy probíhá pouze na hostitelích, jejichž imunitní systém dokáže glochidium úspěšně oklamat.

Glochidia byla poprvé identifikována jako larvy mlžů již v 17. stol. Zasloužil se o to nizozemský přírodovědec Anton van Leeuwenhoek, který vyvinul jeden

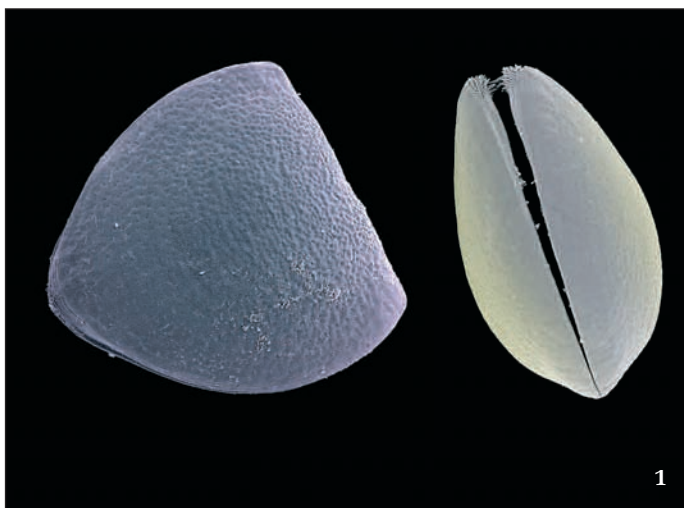
z prvních mikroskopů. Ještě o 100 let později se však vědecká veřejnost domnívala, že jde o samostatný organismus – *Glochidium parasiticum*. Leeuwenhoekův dřívější poznatek byl potvrzen až v r. 1832, ale název glochidium pro larvy mlžů již zůstal. Teprve na začátku 20. stol. pak byl detailně popsán hostitelsko-parazitický vztah mezi mlži a rybami a přibývalo informací o tom, že hostitelsko-parazitické vazby mohou mít význam pro rozšíření druhů a stav jejich populací. Přesto znalosti biologie a ekologie mlžů přibývaly v průběhu 20. stol. jen velmi pomalu. Výzkum probíhal zejména v Severní Americe, motivován produkčním významem mlžů (zdroj perleti pro knoflíkářský průmysl a produkce sladkovodních perel). Obrat nastal přibližně v 80. letech 20. stol., kdy se o biologii a především ekologii velkých mlžů začala intenzivně zajímat řada vědeckých týmů po celém světě. Dá se říci, že téměř všechny informace, které máme o jejich ekologii, byly získány v posledních 30 letech. Bohužel primárním důvodem zvýšeného vědeckého úsilí se tentokrát stal celosvětově kritický stav populací velkých mlžů, kteří se tak dostali do středu zájmu ochrannářského výzkumu.

Rozrůzněnost a klasifikace velkých mlžů je úzce propojená s tím, jak se jednotlivé

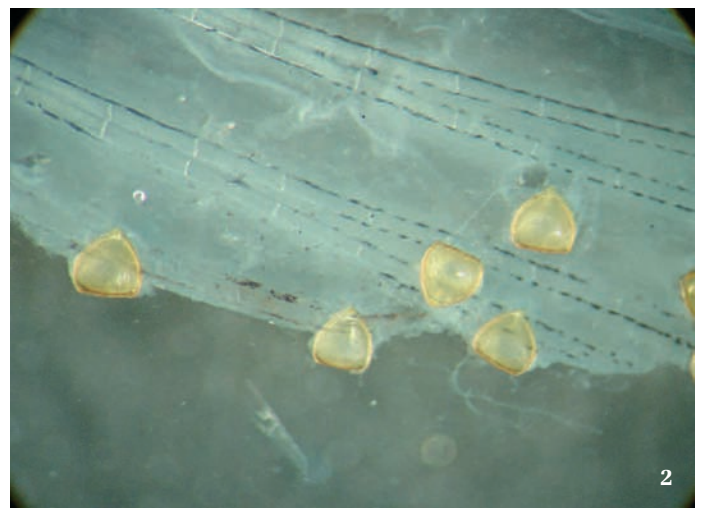
skupiny adaptovaly pro úspěšný parazitismus na rybních hostitelích. Převážně v tropických oblastech a na jižní polokouli rozšířené čeledi (*Mycetopodidae* a *Iridinidae*) mají larvu zvanou lasidium, což je parazitické stadium bez typických lasturek, jejíž vývoj probíhá buď přes formaci cysty, nebo vytvoří několik haustorií (výběžků propojených s cévním systémem hostitele). U středo-evropských zástupců se však setkáváme téměř výhradně s larválním stadiem tvořeným dvěma lasturkami spojenými pohyblivým vazem, které označujeme glochidium. To však možná dlouho nezůstane jediným typem parazitické larvy našich velkých mlžů. S překvapivým poznatkem o parazitických larvách perlorodek vystoupili na konferenci v Braganca v r. 2012 přední světoví malakologové Chris Barnhart (Missouri State University, USA) a Ronald Dimock (Wake Forest University, Severní Karolína, USA). Jejich pozorování perlorodek zdokumentovalo, že průběh vývoje parazitických larev na hostitelské rybě se zcela liší od ostatních zástupců velkých mlžů. Krátce po přichycení na hostitelskou rybu dojde k rozpuštění původních lastur a namísto nich vznikají dva mohutné vaky tzv. sekundární larvy. U ostatních druhů velkých mlžů s glochidii zůstávají původní lastury larvy zachovány a na jejich okrajích začne přirůstat vápenitá schránka.

Zajímavé jsou hypotézy o tom, jak se parazitismus na glochidii vyvinul. Zdá se, že k přichycení docházelo zpočátku náhodně, podobně jako u dnešních zástupců drobných sladkovodních mlžů rodu hrachovka (*Pisidium*), kteří mají přímý vývoj, bez přítomnosti parazitického stadia. I u nich ojediněle dojde k tomu, že se jedinec přichytí např. na prstové články obojživelníků a je tímto způsobem transportován na nové stanoviště. Lze si dobře představit, že podobným způsobem docházelo k šíření předchůdců mlžů s parazitickými larvami. Následný vývoj dospěl k tomu, že naprostá většina velkých mlžů není schopna bez přítomnosti rybního hostitele dokončit přeměnu larvy v juvenilního jedince. Existují ale i výjimky, u několika druhů (např. škeble *Anodonta imbecillis*, *Strophitus undulatus*) byl opakovaně pozorován přímý vývoj bez rybního hostitele. Některé druhy se také mohou vyvíjet na obojživelnících.

Nezbytná dostupnost rybních hostitelů způsobuje, že hostitelsko-parazitické vazby mohou mít zásadní význam pro dynamiku



1



2



3



4

1 Parazitické larvální stadium neboli glochidium škeble říční (*Anodonta anatina*) z evropsky významné lokality na řece Sázavě (délka ca 450 µm). Foto P. J. Juračka

2 Glochidia škeble říční přichycená na ploutve hostitelské ryby – okouna říčního (*Perca fluviatilis*)

3 Velevrub tupý (*Unio crassus*) v řece Lužnici

4 Škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*) v Hněvkovické přehradě

5 Infikování pstruha potočního (*Salmo trutta*) a lososa obecného (*S. salar*) glochidii perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*) v národním parku Šumava

populací velkých mlžů. Mezi těmito mlži existuje různá míra hostitelské specializace a některé druhy jsou adaptovány na velmi nízký počet hostitelských druhů. Současný proces biotické homogenizace rybích společenstev (zvyšování biologické podobnosti různých regionů vlivem lokálních vyhytnutí a šíření nepůvodních druhů) vede k tomu, že se nemožou realizovat ustálené mezidruhové vazby. V následujícím textu jsou představeny hostitelské vazby vybraných střeoevropských druhů velkých mlžů s různou mírou hostitelské specializace. Na území České republiky se setkáváme s rody velevrub (*Unio*), škeble (*Anodonta*), škeblice (*Sinanodonta*), škeblička (*Pseudanodonta*) a perlorodka (*Margaritifera*). Hlavní otázkou našich výzkumů bylo, jak jsou tyto mlži schopni čelit nebo dokonce získat na procesu biotické homogenizace.

● Perlorodka říční – specialista na lososovité ryby

Zástupci rodu perlorodka patří většinou mezi nejvíce specializované druhy. Evropská perlorodka říční (*M. margaritifera*) využívá výhradně lososovité ryby (*Salmonidae*), a navíc pouze některé druhy, a dokonce populace. Na nevhodných hostitelských rybách parazitická larva perlorodek většinou uhynie během několika dní po přichycení vlivem imunitní reakce. Ne všechny perlorodky jsou však nutně vázány na lososovité ryby, severoamerický druh *M. marrianae* se vyskytuje i v oblastech, kde žádné lososovité ryby nežijí, a jeho úspěšný vývoj byl zaznamenán na štiče americké (*Esox americanus*). V našich pod-

mínkách je však přítomnost lososovitých ryb nutným předpokladem pro úspěšnou reprodukci perlorodky říční. Nedávné poznatky ze Skandinávie navíc ukazují, že různé části populace tohoto mlže mohou být specializované na různé druhy lososovitých ryb. I v rámci jednotlivých povodí badatelé zaznamenali, že části populací v dolních úsecích řek volně průchozích do moře se adaptovaly pro vývoj na migrujících lososech (l. obecný – *Salmo salar*), zatímco v horních izolovaných částech povodí na místních pstruzích. Oba hostitelské typy perlorodek navíc měly jinou genetickou variabilitu způsobenou odlišným šířením pomocí hostitelských ryb. Důležité je, že perlorodky obývající lososové úseky téměř postrádají schopnost vyvíjet se na pstruzích. Je možné, že by podobný systém v minulosti existoval i ve střední Evropě? Mohlo by to zásadně přispět k postupnému vymírání perlorodky říční u nás. Pokud by i některé naše populace byly historicky adaptované na lososa, s jeho vymizením (např. Živa 2010, 4 a 6) by přišly o svého primárního hostitele. Tato otázka se v současné době intenzivně řeší na Šumavě (viz obr. 5), a to v Teplé Vltavě, která představovala historicky významnou lokalitu výsky-



5

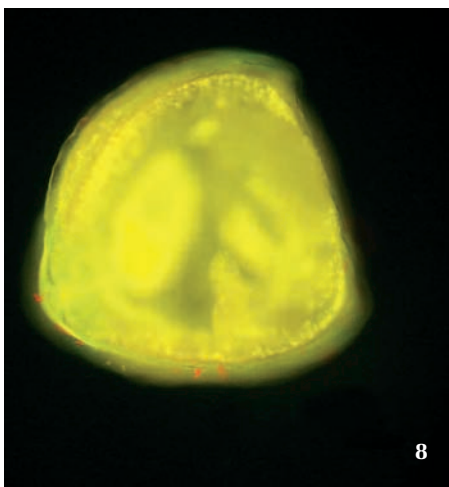
tu lososa obecného a dnes v ní žije skomírající populace perlorodky říční.

● Velevrub tupý – nenápadná limitace dostupností hostitelů

V případě velevrubu tupého (*U. crassus*, obr. 3), který vykazuje střední míru hostitelské specializace (je schopen jako hostitele využívat několik druhů ryb z různých čeledí), se podařilo zdokumentovat, že i při drobné změně rybího společenstva mohou vymizet právě ty klíčové hostitelské druhy (např. střevle potoční – *Phoxinus phoxinus*, vranka obecná – *Cottus gobio*), což následně zásadním způsobem změnilo dostupnost hostitelských zdrojů a pravděpodobnost přežití populace velevrubu na dané lokalitě. Celkově jsme testovali více než 20 druhů potenciálních hostitelských ryb a úspěšný vývoj byl zaznamenán pouze na několika z nich. Navíc i velmi blízké populace velevrubu se mohou odlišovat v relativní vhodnosti jednotlivých rybích hostitelů. Populace velevrubu tupého na evropsky významné lokalitě (EVL, v rámci soustavy Natura 2000) Sázava a v povodí Berounky se liší z hlediska toho, jak glochidia dokáží využívat jelce tlouště (*Squalius cephalus*); zároveň jsou populace velevrubu geneticky odlišné. Při péči o lokality je tedy na místě používat individuální přístup. Velevrub tupý ukazuje, jak mohou být hostitelské vazby důležitým faktorem při vymezování ochranných jednotek ohrožených druhů.

● Škeble říční – lokální hostitelský generalista

Skutečnost, že dojde k hostitelské limitaci výskytu mlžů u specializovaných druhů, bylo možné předpokládat. Ale jaká může nastat situace u druhů považovaných za hostitelské generalisty, tedy druhy, jejichž glochidia se mohou vyvíjet na mnoha druzích ryb? Naše nedávná studie se zaměřila na hostitelské zdroje generalistické škeble říční (*A. anatina*) v Evropě. Ve středu a na okraji jejího areálu (Česká republika, Portugalsko) jsme testovali kompatibilitu glochidií tohoto druhu s domácími a nepůvodními druhy ryb. Výsledek byl jednoznačný. I když škeble říční je schopna využívat jako svého hostitele téměř jakýkoli druh evropské ryby původní pro svůj areál, tak totéž rozhodně neplatí pro invazní a nepůvodní druhy ryb. Na nich vývoj většinou není úspěšně dokončen a z ryby odpadá jen uhynulá larva. Svědčí to o skutečnosti,



že biotická homogenizace může představovat nebezpečí i pro druhy považované v místních podmínkách za generalisty tím, že s příchodem nepůvodních druhů dochází k ředění hostitelských zdrojů.

● Škeblice asijská – globální hostitelský generalista

Přestože jsou velcí mlži celosvětově jednou z nejhroženějších skupin organismů a jejich početnost i rozšíření dlouhodobě klesá, existuje výjimka – škeblice asijská (*S. woodiana*, obr. 4). Tento původem východoasijský druh úspěšně kolonizuje celou Evropu (Živa 2004, 1: 41), ačkoli k vývoji larvy nutně potřebuje rybního hostitele. Jaká je míra hostitelské specializace škeblice asijské a jakou to může hrát roli v průběhu invazního procesu v evropských vodách? S kolegy z Ústavu biologie obratlovců AV ČR, v. v. i., jsme testovali kompatibilitu mezi glochidii tohoto druhu v Evropě a v původní oblasti výskytu v jihovýchodní Asii (povodí řeky Jang-c'-ťiang, obr. 6). V související studii jsme také řešili otázku, jak se proměňuje vztah mezi hořavkou hořkou (*Rhodeus amarus*) a velkými mlži (hořavky naopak využívají mlže ke svému rozmnožování, kladou jikry do jejich pláště) s příchodem invazní škeblice asijské z východu do Evropy. Výsledky prací dokumentují, že škeblice asijská může být považována za „globálního“ hostitelského generalistu a vlivem toho dochází i k zajímavému procesu, kdy se obrátily hostitelsko-parazitické vazby mezi hořavkou a mlžem v evropských podmínkách. Oboustranné vyhodnocení schopnosti využí-

vat své hostitele ukázala, že zatímco hořavka hořká byla parazitem evropských velkých mlžů, škeblice asijská je naopak parazitem hořavky (Živa 2013, 6: 298–300).

Výzkum hostitelských vazeb mlžů a jejich ochrana

Existuje stále mnoho neznámých v komplexních vztazích mezi mlži a jejich rybními hostiteli. Současné práce se zaměřují především na studium hostitelsko-parazitických vazeb na populační úrovni se zohledněním dalších faktorů ovlivňujících parazitický vývoj a působících ve vodách. Jako příklad lze uvést problematiku působení stresových hormonů ryb na úspěšnost vývoje parazitických glochidií, kterou řešíme ve spolupráci s americkou Missouri State University (obr. 7). Hostitelské vazby mají rovněž velký význam pro odchovné metody. Juvenilní jedinci vyvinutí na různých hostitelských druzích ryb se mohou lišit v množství tukových zásob (obr. 8), které získají v průběhu parazitické fáze, což může ovlivnit jejich pozdější (post-parazitický) vývoj. V neposlední řadě je aktuální problematika potenciálního ovlivnění chování ryb přítomností parazitických glochidií. Výsledky studie na řece Sázavě ukazují, že přítomnost glochidií může ovlivnit chování jelce tlouště, který po osídlení larvami snižuje pohybovou aktivitu a upřednostňuje jinou část říčního profilu. Celkově se ukazuje, že velcí mlži a ryby představují výborný modelový systém pro studium hostitelsko-parazitických vztahů v rychle se měnícím pro-

6 Odlov gravidních jedinců škeblice asijské z jezera Poyang ve střední Číně pro hostitelské experimenty

7 Zařízení pro individuální monitorování úspěšnosti vývoje parazitických larev velkých mlžů na hostitelských rybách v Missouri State University, USA

8 Snímek juvenilního jedince škeble říční krátce po odpadnutí z hostitelské ryby pořízený fluorescenčním mikroskopem s využitím lipidově selektivního barviva Nile Red (šířka ca 370 μm). Fluorescence je nejintenzivnější v místech zvýšené akumulace tukových zásob.

9 Řeka Lužnice v dolní a střední části toku (na obr. u Soběslavi) – jedna z nejrozsaáhlejších lokalit výskytu velevruba tupého v České republice. Snímky K. Doudy, není-li uvedeno jinak

středí a v podmínkách biotické homogenizace společenstev vodních organismů. Péče o hostitelské zdroje zůstává stále poměrně opomíjeným faktorem při ochraně populací těchto mlžů – zejména vzhledem k předpokládaným mezipopulačním rozdílům v hostitelské kompatibilitě může podrobnější znalost o hostitelských druzích ryb k ní výrazně přispět. Velcí mlži vazbou na ryby zároveň ukazují propojenost jednotlivých složek vodních ekosystémů a zranitelnost těchto vztahů. Protože jejich poutavý vzhled a tajemný způsob života vždy přitahoval pozornost, mohou se stát účinným prostředkem, jak podnítit zájem veřejnosti o tuto problematiku.