

„Pomalé“ želvušky a jejich rozmnožování

Želvušky (kmen *Tardigrada*) jsou pozoruhodnou skupinou mnohobuněčných mikroskopických bezobratlých živočichů s bilaterální souměrností těla, jejichž studiu se v poslední době věnuje stále větší pozornost. Zástupci kmene byli poprvé pozorováni Johannem Augustem Ephraim Goezem v r. 1773. Označení *Tardigrada* použil italský geolog, mineralog a biolog Lazzaro Spallanzani v r. 1777. Želvušky mu připomínaly želvy a název vznikl složením latinských slov *tardus* (pomalý) a *gradus* (krok). Spallanzaniho pojmenování tedy označuje pomalu se pohybující živočichy, čemuž odpovídá i slovenský název pomalky. Jejich anglické jméno je kromě *slow walkers* také *water bears* (vodní „medvídci“).

Obecná charakteristika a zajímavosti

Kmen želvušky zahrnuje třídy *Eutardigrada* (má dva řády a 8 čeledí) a *Heterotardigrada* (dva řády a 11 čeledí). Celkový počet druhů nelze s jistotou stanovit, každý rok se objevují a popisují nové – zatím je jich známo kolem jednoho tisíce. Předpokládá se, že existuje až 10 tisíc druhů (Kristensen a Sørensen 2004). Přetrvávají obtíže spojené s přesnou identifikací jednotlivých zástupců vzhledem k jejich malé velikosti těla a fenotypické plasticitě vzhledu.

Želvušky obývají téměř všechna prostředí – sladkovodní, mořská i terestrická a stále jsou kromě druhů popisovány i nové biotopy, v nichž se objevují. Charakteristickým místem výskytu je např. tenký vodní film na povrchu mechů, lišejníků, řas a některých druhů rostlin. Jejich životní cyklus a aktivitu ovlivňuje voda. Migrace želvušek mezi mechovými polštáři v závislosti na změnách vlhkosti však nebyla pozorována. Namísto přesunu do vlhkého prostředí mají unikátní způsob přečkání nevhodných podmínek v suchu ve stavu označovaném jako anhydrobióza

(Nelson a Adkins 2001). Ta vzniká pomalou dehydratací a je spojena s formováním soudečku (pomocí kontrakce těla a vchlípení končetin), jenž slouží ke zmenšení tělního povrchu, a tím snížení ztráty vody během dýchání a ochraně vnitřních orgánů. V tomto stavu mohou želvušky přežít řadu měsíců nebo i let a po přidání vody se vrátí do aktivního života. Během anhydrobiózy je zastaven metabolismus a tedy i stárnutí – předpokládá se proto, že mohou žít až rekordních 120 let.

Želvušky se živí různě, některé druhy jsou dravé (např. medvídátko *Macrobiotus richtersi*, obr. 4), jiné vysávají obsah rostlinných buněk (např. *Mesocrista spitzbergensis*, obr. 3).

Zástupci kmene *Tardigrada* mají čtyři páry laločnatých končetin (obr. 1). První tři páry jsou umístěny podélně (ventrolaterálně) a podílejí se na pohybu. Čtvrtý pár na posledním trupovém segmentu používají k přidržování se substrátu. Každou končetinu zakončují dráčky nebo přísavné disky ze sekretu drápkových žláz. Kutikula želvušek bývá různě zbarvená – hnědá,

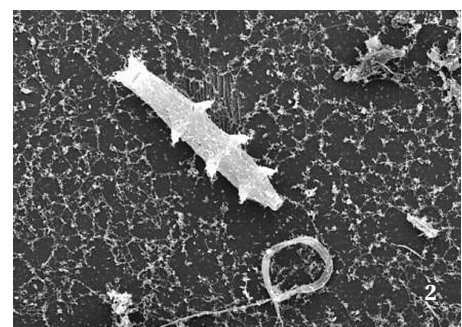
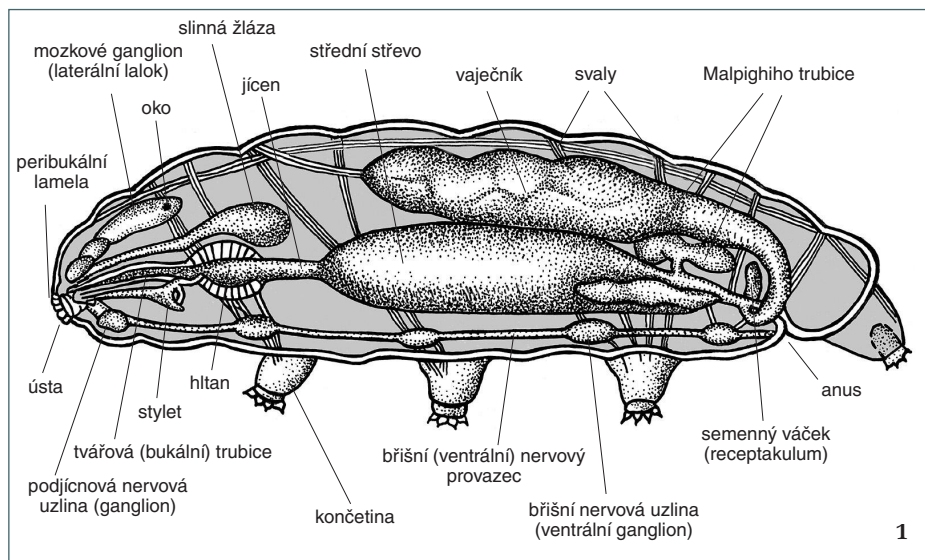
zelená, oranžová, červená nebo růžová. Většina mladých nebo hladovějících jedinců je bezbarvá, sklovitě průhledná s dobře zřetelným vnitřním ústrojím. Starší zástupci jsou bělaví až šedí, neprůsvitní až matní.

Jakým způsobem se želvušky pohybují, popisují ve své práci D. Shcherbakov a kol. (2010). Pro tyto účely sledovali po dobu 754 hodin 32 jedinců dravého druhu *Macrobiotus tardigradum* (dorůstá velikosti 0,5–1 mm). Průměrná rychlost pohybu této želvušky činila 23,3 mm/hod. Nejvyšší naměřená rychlost v laboratorních podmínkách byla 1 166,4 mm/hod. I. M. Kinchin (1994) uvádí maximální dosaženou rychlost pohybu zástupce *Macrobiotus hufelandi* 177 mm/hod.

Navzdory své nepatrné velikosti nejsou želvušky tak primitivními organismy, jak by se mohlo zdát. Mají pokročilou stavbu svalů a pohybují se podobně jako vyšší živočichové, i když velmi pomalu. Kvůli schopnosti anabiózy, tedy vstupu do stavu, kdy dočasně ustávají metabolické pochody, dokážou přežít i za velmi nízkých i vysokých teplot (od -270 °C do 120 °C). Kvůli schopnosti adaptace na různé podmínky jsou zajímavými modelovými organismy pro výzkum ve vesmíru. V r. 2007 byl zahájen projekt The Tardigrade Resistance to Space Effects (TARSE) v rámci mise LIFE on FOTON – M3. Medvídátko *Macrobiotus richtersi* byla vypuštěna na 12 dní do vesmírného prostoru v raketě. Snížená gravitace (stav beztíže) a vysoká radiace neměla na jejich přežití a integritu DNA žádný vliv (Rebecchi a kol. 2007). D. D. Horikawa se spolupracovníky (2008) doporučují využívat pro výzkumné účely extrémně tolerantní druh *Ramazzottius varieornatus*, jehož chov byl poměrně úspěšný (jako potravu dostával řasu *Chlorella vulgaris*). Životní cyklus této želvušky trvá 19–51 dní, vajíčka jsou kladena po 9 dnech a k vylíhnutí potřebují přibližně 6 dní. Anhydrobiózu podstupují vajíčka, mladí i dospělí jedinci a odolávají teplotám od -196 °C až do 90 °C.

Rozmnožování želvušek

Ačkoli se želvušky rozmnožují pomocí pohlavních buněk, vyvinulo se u nich během evoluce několik způsobů rozmnožování, přičemž vznikají populace tvořené



1 Schéma anatomie želvušky.

Podle: C. Johansson (2011).

Orig. M. Chumchalová

2 Neurčený druh želvušky izolovaný z listové hrabanky. Viditelné jsou končetiny s dráčky a zatažený bukální (tvářový) aparát. Elektronový mikroskop (SEM), zvětšení 190x. Foto M. Czerneková

samci i samicemi, pouze samicemi nebo hermafrodity. Který způsob se objeví a u jakého druhu, ovlivňuje prostředí, v němž žijí. Želvušky se rozmnožují pohlavním způsobem (amfimixií), nebo případně partenogeneticky. Mořské druhy bývají gonochoristi (odděleného pohlaví) s pohlavním dimorfismem, který se projevuje odlišnou morfologií gonopóru (viz dále). Mořské hermafroditní druhy jsou vzácné, partenogeneze u mořských želvušek zatím nebyla pozorována. Sladkovodní a terestrické druhy bývají gonochoristické – populace tvoří pouze jedno nebo obě pohlaví, sexuální dimorfismus se u nich objevuje zřídka. Samci jsou obvykle menší než samice, ačkoli v rámci stejné populace mohou být pohlavně zralí samci větší než pohlavně nezralé samice. Samci mohou mít jinak tvarované drápky, obzvláště na prvním páru končetin. Příkladem je rod *Milnesium* nebo druh *Pseudobiotus megalonyx*. U některých zástupců třídy *Heterotardigrada* se pohlavní dimorfismus projevuje délkou cefalických přívěsků (clavae) plnících funkci mechano- a chemoreceptorů.

● Páření gonochoristů

U gonochoristických želvušek probíhá páření mezi samicí a samcem, kteří k sobě těsně přiléhají pomocí předních končetin. Jejich sevření je tak pevné, že nepovolí, ani když jsou želvušky vyrušeny nebo dokonce přemístovány (Kinchin 1994). U zástupců třídy *Eutardigrada* dochází k vnitřnímu oplození, zatímco mořské druhy využívají vnější semenné vāčky (receptakula). Mechanismus jejich páření není zcela přesně znám. Samice třídy *Heterotardigrada* aktivně vyhledávají samečky, kteří je před samotným pářením zřejmě dráždí dotekem pomocí bočních chloupků (cirrů).

● Hermafroditní želvušky

Obvykle se na hermafroditismus nahlíží jako na primitivní znak, ale u vývojově původnějších želvušek z třídy *Heterotardigrada* oboupohlavné jedince neznáme. Tato forma rozmnožování je doložena pouze u vývojově pokročilých zástupců, a to u rodů *Isohypsibius*, *Parthexapodibius*, medvídátek *Macrobiotus* a *Amphibolus* a u mořského rodu *Orzeliscus*.

Reprodukční aparát hermafroditních želvušek tvoří společná samčí a samičí zárodečná oblast (ovotestis), kde dochází ke zrání vajíček i spermií a není zde žádná morfologická bariéra, která by gamety oddělovala. Jako první u nich dozrávají spermie, a to ve velkém počtu, teprve poté v menším počtu vajíčka.

● Reprodukční orgány a způsoby rozmnožování želvušek

V anatomii reprodukčních orgánů se objevují odlišnosti u zástupců obou tříd. U třídy *Eutardigrada* mají samci párové semenné kanálky a samice pouze jeden vejcovod, který ústí do kloaky.

U *Heterotardigrada* je situace poněkud odlišná. Rozdílná spočívá ve vyústění vejcovodu samic a rovněž semenných kanálků do otvoru na spodní straně těla, který se označuje jako preanální gonopór. Často ho obklopuje růžice kutikulárních rýh. Mořské želvušky (řád *Arthrotardigrada*) mají v oblasti gonopóru pohlavní rozdíly. U samců je oválný, mírně zvýšený a umístěný vzadu. U samic se růžice rýh vyskytují



3 Herbivorní želvuška *Mesocrista spitzbergensis* z půdy nivy Dunaje v Maďarsku. Zřetelné čtyři páry drápkatých končetin, sklerotizované ústní ústrojí a savý hltan jsou nositelé hlavních určovacích znaků. Preparát v polyvinylalkoholu. Foto M. Devetter

4 Detail ústního ústrojí medvídátko *Macrobiotus richtersi* – dravé želvušky z mechu na Rokycansku. Široká ústní trubice a zuby ukazují na dravý způsob života. Preparát v polyvinylalkoholu. Foto T. Rajzr a M. Devetter

více anteriorně (vpředu) než gonopór u samců. Zároveň jejich gonopór lemují dva seminální vāčky nebo přívěsné žlázy tvořené spodní žlázou a genitálním kanálkem, jehož vnější otvor je umístěn před gonopórem.

U některých druhů lze pozorovat odchylky v anatomii, např. u samic rodů *Macrobiotus* a *Hypsibius* jsou pozorována na podzim a v zimě seminální receptakula. U druhu *Milnesium tardigradum* se na reprodukční žlázu přeměnila část Malpighiho trubice (vylučovací soustava). U zástupce *Batilipes pennaki* byl pozorován zvrát pohlaví – jedinec se samicími gonádami, ale samčím typem gonopóru. Tento případ byl ale zaznamenán jen jednou, a to již před delší dobou (Grimaldi de Zio a D'Addabbo Gallo 1975).

Gonády se nacházejí obvykle nad středním střevem a vykazují schopnost měnit rozměry v závislosti na vývojových stádiích. U některých samic dokonce stídnají vaječníky a střední střevo své umístění uvnitř tělní dutiny. Důvodem zřejmě bude udržování stálých tělních rozměrů.

Při objevení dvou nových druhů z řádu *Arthrotardigrada*, a to želvušenek *Megastygartides christinae* a *M. gerdae* v Saudské Arábii, bylo popsáno unikátní, dosud neznámé samicí rozmnožovací ústrojí (Guldberg a Kristensen 2006) – vývody dvou semenných receptakul jsou prodlouženy ven z těla. U *M. christinae* vytvářejí dva duté, specificky tvarované ostny s terminálním pórem. U *M. gerdae* obsahují dvě ovoidní kutikulární struktury, které překrývají šestilaločné růžice samicího gonopóru. Funkci struktur umístěných po stranách gonopóru zatím neznáme. Předpokládá se ovšem, že mohou usnadňovat páření a oplodnění. Želvušenky s gonopórem překrytým růžicemi jsou v odborné literatuře nazývány „hyenní samice“ podle abnormální velikosti vnějších genitál-

ních struktur. U samců byl zjištěn gonopór charakteristický pro třídu *Heterotardigrada* tvořený oválnou papilou se srpkovitým otvorem, jež nemusí plnit oplodňovací funkci.

U některých želvušek pozorujeme zajímavý výskyt thelytokie – typu partenogeneze, kdy se z neoplozených vajíček vyvíjejí samice. A. C. Suzuki (2008) popisuje výskyt thelytokie u dravého druhu *Milnesium tardigradum* – v partenogenetickém řetězci se vyskytovaly většinou samice, samci se líhli jen ojediněle. Ačkoli se neví, zda jsou schopni pohlavního rozmnožování, poskytují možnost zvýšení genetické variability v partenogenetických, tedy klonálních populacích. Faktory vnějšího prostředí, které způsobují občasně líhnutí samců, zatím neznáme. Heterogonie čili životní cyklus se střídáním partenogeneze a pohlavního rozmnožování (typické např. pro mšice), také nebyla u želvušek pozorována.

Samice želvušek kladou vajíčka, která mohou být, ale nemusí, obalena exuviem (svlečkou kutikuly). Rodičovská péče není častým jevem. Byla objevena u sladkovodních druhů třídy *Eutardigrada*. Samice *Pseudobiotus megalonyx*, *P. kathmanae* a jedinci hermafroditického druhu *Borealibius zetlandicus* neopouštějí exuvia s vajíčky. U zástupců rodu *Pseudobiotus* zůstává exuvium připojeno k zadní části těla do doby vylíhnutí mláďat. Druh *Isohypsibius annulatus* zase nese exuvium s vajíčky před sebou.

Vznik velkých odlišností ve způsobech rozmnožování během evoluce umožnil želvuškám postupně kolonizovat stále nová území. Při partenogenetickém rozmnožování postačuje jeden jedinec, a proto se dnes želvušky vyskytují prakticky všude. Neměly by unikat naší pozornosti, především pro své neobvyklé schopnosti odolávat nepříznivým podmínkám.