

Červovci — zapomenutá skupina mořských měkkýšů

Jiří Král, Jaroslav Marek, Roman Černý

Český název třídy *Aplacophora* — červovci — je vskutku výstižný. Zástupci této skupiny se totiž vyznačují dlouhým červovitým tělem s hedvábným leskem, bez nohy a odlišné hlavové části (obr. 1, 2, 3). Jejich morfologie nás při povrchním pozorování rozhodně nebude svádět k úvahám o příbuznosti s měkkýši. Není divu, že červovci zmýlili i vědce. První popsaný druh zařadil objevitel, Švéd Lovén pro jeho neobvyklou stavbu (protáhlé tělo pokryté vápnitými šupinkami) do příbuzenstva sumýšů, tedy mezi ostnokožce (1844). Teprve Ihering (1876) si všiml příbuznosti chroustnatek a červovců a vytvořil pro ně zvláštní skupinu *Amphineu-*

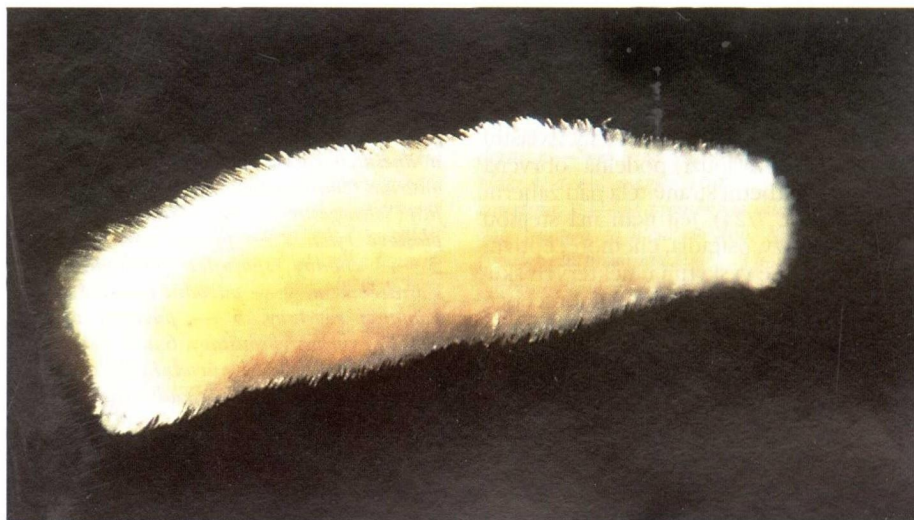
ra, kterou teprve Spengel v r. 1881 zařadil mezi měkkýše. Studenti biologie připravující se na zkoušku ze zoologie bezobratlých však přesto mohou zůstat klidní. Zástupci červovců se pro svou špatnou dosažitelnost a skrytý způsob života stávají jen zřídka ozdobou sbírek. Zoologové však jistě ocení jejich zajímavou stavbu, která se vyznačuje směsí primitivních a značně odvozených znaků. Soudí se, že řada odvozených znaků vznikla právě proto, že se v průběhu evoluce změnil tvar těla na červovitý.

Systematicky se třída *Aplacophora* člení na podtřídy *Caudofoveata* (*Chaetodermomorpha*) a *Solenogastres* (*Ventro-*

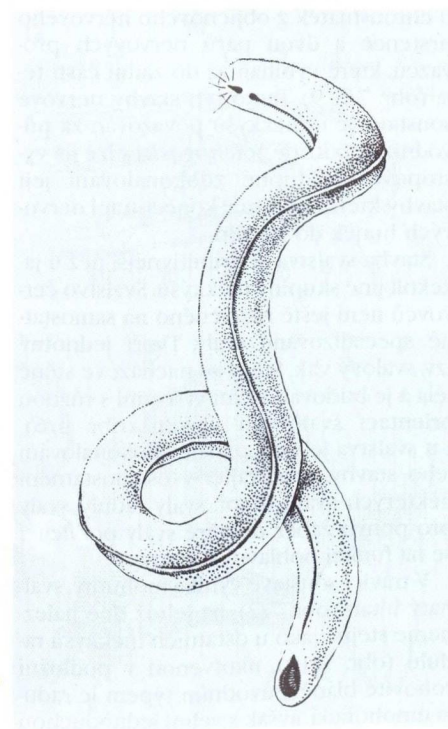
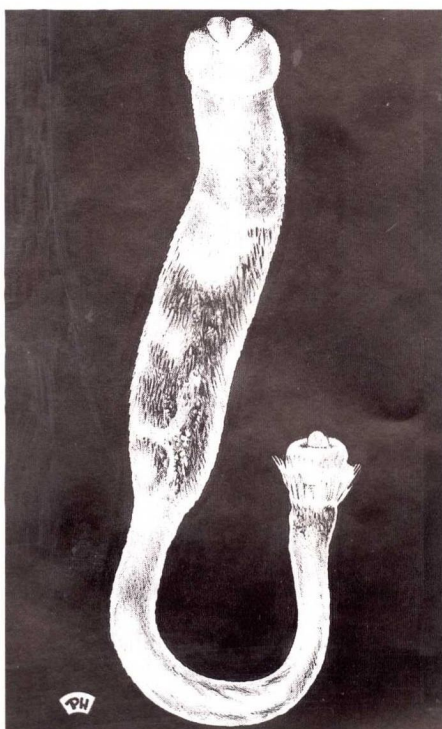
placida, *Neomeniomorpha*), kterým někteří badatelé (Salvini-Plawen, 1969) dokonce přiznávají statut samostatných tříd. Dnes je popsáno kolem 280 druhů. Nálezy neznámých druhů červovců z okolí hlubokomořských výronů horkých vod v riftových údolích (tzv. černých kuřáků; viz Živa 1995, 1:25) ukazují, že jejich výzkum není dosud uzavřen a lze očekávat objevy řady nových druhů. Přesto pravděpodobně zůstanou obě podtřídy málo početnými skupinami.

Protože česká odborná literatura příliš nehýří údaji o červovcích, objasníme si poněkud podrobněji biologii této pozoruhodné skupiny.

Při prohlídce protáhlého těla červovců nás jistě překvapí jeho sametový nebo hedvábný lesk. Někdy se může dokonce zdát, že je tělo pokryto skelnou vatou. Zvláštní vzhled těla je způsoben drobnými aragonitovými (vzácněji kalcitovými) tělísky (sklerity), která hustě pokrývají většinu jeho povrchu (obr. 1, 4/2). U červovců není ještě vyvinut plášť (orgán měkkýšů produkující vápnitou schránku), sklerity jsou součástí složitě stavěné kutikuly, která je vylučována jednovrstevnou pokožkou. Biochemické pochody tvorby uhličitanu vápenatého pokožkou červovců však již odpovídají obdobným aktivitám pláště měkkýšů. Buňky, které vápnité útvary produkují, jsou ale velmi jednoduše uspořádané a nemohou vytvořit celistvou schránku jako např. u chroustnatek (*Polyplacophora*; viz Živa 1997, 3: 124) nebo u plžů (*Gastropoda*). U podtřídy *Caudofoveata* je pokryv tělísek jednovrstevný, tvořený převážně šupinkami. Zadní konec těla je chráněn dlouhými jehličkami (obr. 2, 7A/25). Podobně je tomu u primitivních zástupců

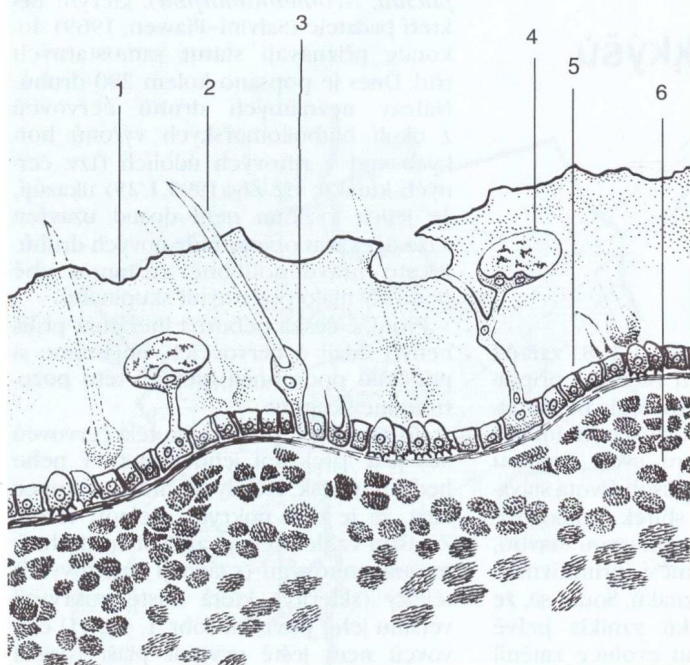


Obr. 1 Primitivní zástupce podtřídy *Solenogastres*, představitel rodu *Helicoradomenia*. Tento jedinec pochází z hydrotermálního vývěru v riftu Východopacifického prahu; hloubka 2 600 m. Foto A. H. Scheltema (Océanografický ústav, USA)



Obr. 2 Červovec *Falcidens gutturosus* (*Caudofoveata*, *Chaetodermatidae*), délka těla 5 až 15 mm. Na přídě vyniká hrabavá destička. Zadní část těla je štíhlejší, zakončená žaberní dutinou, chráněnou po obvodu specializovanými vápnitými jehličkami (vlevo) ♦
Obr. 3 Druh *Nematomenia banyulensis* (*Solenogastres*, *Neomeniidae*), délka těla 10 až 30 mm. Nápadný je hřbetní kýl, který se vyskytuje také u mnoha dalších zástupců podtřídy *Solenogastres*

podtřídy *Solenogastres* (řády *Pholidoskepia* a *Neomeniida*), chybějí však jehličky. U odvozených skupin podtřídy *Solenogastres* nalezneme naopak jen jehličky, které leží v několika vrstvách a jsou buď plné (řád *Sterrofofustia*), nebo duté (řád *Cavibelonia*). Zvířata průběžně pokrývají obnovují („línají“) a stará tělíška jsou nahrazována novými. Dalšími pozoruhodnými strukturami kutikuly jsou tzv. papily, které lze pozorovat pouze pod mikroskopem. Tyto mnohoaderné kulovité útvary vznikají splnutím několika buněk pokožky, které se přesunuly do kutikuly (obr. 4/4). Svými výběžky čile komunikují s po-



Obr. 4 Schéma stavby kutikuly a pokožky červoců (na průřezu). 1 — kutikula, 2 — vápnnitý sklerit, 3 — buňka produkující sklerit, 4 — papila s nabromaděnými odpadními látkami, 5 — pokožka, 6 — kožně svalový vak

hyblivými krevními buňkami a přebírají od nich odpadní látky. Jakmile se naplní, vylévají svůj obsah zvláštními výběžky na povrch kutikuly. Papily jsou zřejmě vylučovacími orgány červoců, neboť původní vylučovací soustava zde zanikla.

V souvislosti se změnou původního tvaru těla došlo u červoců ke značné redukci nohy, typického orgánu měkkýšů. U podtřídy *Solenogastres* tvoří nohu pouze úzký obrvený kýl, který vyčnívá z dlouhé podélné štěrbině na spodní straně těla (obr. 3, 7B/14, 8/3). Sledováním živých jedinců bylo zjištěno, že i tento rudiment zcela postačuje k pohybu po dně. Pohyb usnadňují nejen velké slizové žlázy, ústící do zvláštní jamky na předním okraji štěrbině (obr. 7B/13), ale i množství drobných slizových žlázek, které nalezneme přímo ve štěrbině (obr. 7B/14). U podtřídy *Caudofoveata* byla noha zcela potlačena. Histologickou stavbou odpovídá tkáni nohy pouze drobná kutikulární destička za ústním otvorem (obr. 2, 7A/11). Středovou část destičky tvoří žláznatý epitel a jsou tu také výběžky smyslových buněk. Ztvrdlé okraje vytvářejí navíc z destičky výbornou pomůcku pro hrabání.

Předpokládá se, že u předků červoců byla noha plně vyvinutá, lemovaná pláštovou dutinou se žabrami, tak jako je tomu u dnešních chroustnatek (obr. 8B). Po redukci nohy došlo k pronikavé přestavbě pláštové dutiny. Při plazení po bahnitěm dně již noha nemohla zvedat žábry nad podklad a žábry dobře neplnily svou funkci. Pláštová dutina se proto zmenšila jen na malý zvonovitý prostor na konci těla (obr. 2, 3, 7/22), který je u podtřídy *Caudofoveata* chráněný po obvodu zvětšenými vápnnými trny (obr. 7A/25). U této podtřídy nalezneme v pláštové dutině jediný pár žaber (ktenidií) (obr. 7A/23), u podtřídy *Solenogastres* žábry

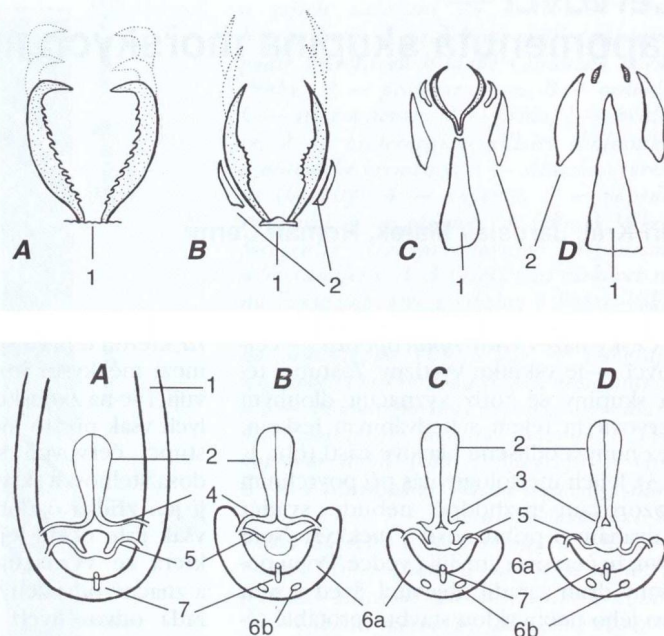
zcela zanikly. Dýchání je v tomto případě zajištěno buď zvláštními výrůstky pláštové dutiny (tzv. adaptivní žábry), nebo přímo jejím povrchem. Žábry a jim odpovídající druhotné útvary jsou vysunovány činností zvláštního svalstva, které při podráždění pláštovou dutinu uzavře.

Smyslové orgány nejsou u červoců příliš vyvinuty. Jde o slepé živočichy. Zvláštní pozornost si zaslouží podélná obrvená štěrbině na hřbetní straně těla nad žaberní dutinou (obr. 7/24). Její tkáň má stejnou stavbu jako tzv. osfradia, chemoreceptivní orgány, které se vyskytují u některých skupin měkkýšů v okolí žaber. Chemorecepce se předpokládá také pro obrvenou, vychlípitelnou jamku podtřídy *Solenogastres*, ležící před ústním otvorem (obr. 7B/12). Dlouhé vápnné jehličky po stranách jamky mají zřejmě podobnou funkci jako hmatové chlupy (obr. 3).

Řadu primitivních rysů lze nalézt ve stavbě nervového a trávicího ústrojí. Nervová soustava se skládá podobně jako u chroustnatek z objícnového nervového prstence a dvou párů nervových provazců, které vybíhají až do zadní části těla (obr. 7/8, 9). Tento typ stavby nervové soustavy je u měkkýšů považován za původní. V podtřídě *Solenogastres* lze již vystopovat postupné zdokonalování její stavby, které spočívá v koncentraci nervových buněk do zauzlin.

Stavba svalstva je primitivnější než u jakékoli jiné skupiny měkkýšů. Svalstvo červoců není ještě rozčleněno na samostatné specializované svaly. Tvoří jednotný tzv. svalový vak, který se nachází ve stěně těla a je budován třemi vrstvami s různou orientací svalových vláken (obr. 4/6). I u svalstva je však patrné zdokonalování jeho stavby, spočívající v osamostatnění některých svalů (např. svaly raduly, svaly pro pohyb žaber, některé svaly podílejší se na funkci pohlavní soustavy).

V trávicí soustavě vyniká mohutný, svalnatý hltan (obr. 7/2), na jehož dně nalezneme stejně jako u ostatních měkkýšů radulu (obr. 7/10), ukotvenou v podložní rohovitě bláně. Původním typem je radula mnohořadá, avšak s velmi jednoduchou



Obr. 5 Nahoře *Caudofoveata*, typy radul. A — *Scutopus*, B — *Prochaetoderma*, C — *Falcidens*, D — *Chaetoderma*. U rodu *Scutopus* a *Prochaetoderma* tvoří radulu více řad zoubků (naznačeno). Zoubky raduly vytečkované. 1 — podložní radulární blána, 2 — přídavné zoubky ♦ Obr. 6 Evoluce vývodů rozmnožovací a vylučovací soustavy u červoců. A — hypotetická výchozí situace, podobná poměrům u dnešních chroustnatek. B — *Phyllomenia austrina* (*Solenogastres*), C — *Driomenia pacifica* (*Solenogastres*), D — ostatní červoci. 1 — pláštová rýha, 2 — párová pohlavní žláza, 3 — chodby spojující pohlavní žlázu s osrdečníkem, 4 — původní vývodné chodby pohlavní soustavy, 5 — původní vývodné chodby vylučovací soustavy, 6 a, b — koncová část a vyústění chodeb původní vylučovací soustavy červoců; vznikly ze zadní části pláštové rýhy, 7 — konečník

stavbou: řady jsou budovány jedním párem zoubků (*Caudofoveata*) (obr. 5) nebo jen jediným destičkovitým zoubkem (*Solenogastres*). Potravní specializace vedla u některých skupin červoců k pronikavým změnám ve stavbě raduly. V některých evolučních liniích podtřídy *Caudofoveata* vytváří podložní blána přídavné zoubky, do jejichž výrůstků se mohou zaklesnout radulární zoubky při rozevření (obr. 5/2), počet řad raduly se může redukovat až na jedinou (*Chaetodermatidae*). U r. *Chaetoderma* již původní zoubky raduly zcela vymizely a jsou nahrazeny uvedenými přídavnými zoubky (obr. 5D). Také u zástupců podtřídy *Solenogastres* docházelo v průběhu evoluce k redukci raduly, nikoli však k vývinu náhradních zoubků. U některých zástupců došlo dokonce k úplnému potlačení raduly. V takových případech se přední část trávicí soustavy značně specializovala a změnila ve vychlípitelný savý rypec, který proniká tělními pokrývky kořisti. Do rypce často ústí vývody zvláštních žláz, které produkují rozkladné enzymy a pravděpodobně i jedy, jak je tomu např. u druhu *Proneomenia valdiviae*. U podtřídy *Caudofoveata* dochází k vlastnímu trávení v nepárové objemné

žláze (obr. 7A/4) ústící do žaludku. U podtrždy *Solenogastres* není ještě specializovaná trávicí žláza vyvinuta. Trávicí tkáň je organizována jednoduše, do mnoha párů kapsovitých výdutí po celé délce protáhlého žaludku (obr. 7B/3).

Stavba pohlavní soustavy je velmi složitá, ale u obou podtrždí podobná. Obě skupiny se však liší způsobem určení pohlaví a typem oplození: *Caudofoveata* jsou odděleného pohlaví a uvolňují pohlavní produkty do vody, *Solenogastres* jsou zase obojetníci s vnitřním oplozením. Velmi složitou stavbou se vyznačují cesty, kterými jsou z těla odváděny pohlavní produkty (obr. 6 a 7). Jen u malého počtu červců jsou zachová-

ny původní párové vývody (coelomodukty) pohlavních žláz (obr. 6/4). U všech ostatních došlo k vytvoření zvláštní chodby, kterou se pohlavní buňky dostávají nejprve do osrdečníku — vaku obklopujícího srdce (obr. 7/17). Tato spojovací chodba vznikla pravděpodobně napojením původních vývodů pohlavních žláz na dutinu osrdečníku — z něhož jsou pohlavní buňky uvolňovány párovými chodbami vylučovací soustavy, které zcela ztratily svou původní funkci (obr. 7/19, 6, 8/7-9). Vylučování odpadních látek je u dnešních červců zajišťováno pouze specializovanými tělisky v tělní tekutině, která ukládají odpad do stěn střeva a tzv. papilami, o nichž jsme již mluvili.

Obr. 7 A, B Stavba těla červců: A — *Caudofoveata*, B — *Solenogastres*: nahoře přední, dole zadní část těla. 1 — ústní otvor, 2 — hltnan, 3 — žaludek, 4 — trávicí žláza, 5 — střevo, 6 — řitní otvor, 7 — slinné žlázy, 8 — mozková zauzlina, 9 — nervové provazce, 10 — radula, 11 — destička, 12 — jamka se smyslovými buňkami, 13 — slizové žlázy ústící do jamky, 14 — obrvený kýl, po jehož stranách ústí drobné slizové žlázy, 15 — kutikula s vápnitými útvary, 16 — pohlavní žláza, 17 — chodba spojující pohlavní žlázu s dutinou osrdečníku, 18 — osrdečník, 19 a, b — počáteční a koncová část chodby vylučovací soustavy (slouží k odvádění pohlavních produktů), 20 — receptaculum seminis, 21 — vak s vápnitými jehlicemi, 22 — žaberní dutina, 23 — žábra (ktenidie), 24 — obrvená šterbina se smyslovou funkcí, 25 — vápnité jehlice chránící žaberní dutinu. Obr. 8 Vlevo zcela dole — Červci a chroustnatky: homologizace struktur na spodní straně těla. A — červci (*Solenogastres*), B — chroustnatky. 1 — plášť produkující vápnitá těliska, 2 — rýha lemující kýl u červců je homologická plášťové rýze

chroustnatek, 3 — kýlnoha, 4 — předústní smyslový orgán/přední část plášťové rýhy, 5 — okolí ústního otvoru/hlavový terč, 6 — řitní otvor, 7 — přechod mezi počátečním a koncovým úsekem chodby odvádějící pohlavní produkty/ústí vylučovací soustavy, 8 — koncový úsek vývodné chodby pohlavní soustavy/zadní část plášťové rýhy, 9 — homologická struktura u většiny červců zaniklá/ústí pohlavní soustavy. Obr. 9 Vpravo zcela dole — Larvální vývoj druhu *Neomenia carinata* (*Solenogastres*, *Neomeniidae*). A — larva po vylíhnutí, B — začátek přeměny (metamorfózy): p — pupen, z kterého se vytváří tělo dospělé, C — pokračující metamorfóza, D — stejné stadium na podélném průřezu. Na zbytky larválních tkání (vlevo, vytečkováno) nasedá rostoucí tělo dospělé (vpravo, obrys těla dospělé zvýrazněn tlustou čarou), m — nediferencovaný mezoderm, r — rýha se základem kýlu, s — svalová vlákna, t — trávicí trubice, z — mozková zauzlina, E — po přeměně se mladý jedinec podobá dospělci a klesá na dno. Kresby P. Hulvy (podle Hoffmanna 1949; Thompsona 1960; Salvini-Plawena 1971, 1972, 1975, 1987)

U podtrždy *Solenogastres* došlo v souvislosti s přechodem k hermafroditismu a vnitřnímu oplození k další specializaci pohlavní soustavy. Pohlavní cesty ústí většinou na svalnatém pářicím ústrojí. Oba jedinci se během páření ovíjejí a dráždí vápnitými jehlicemi, které vystrkují ze zvláštních pochev v plášťové dutině (obr. 7B/21).

Z oplozeného vajíčka se u skupiny *Solenogastres* vyvíjí larva, jež se svou morfológií velmi podobá larválnímu stadiu mnohoštětinatých červů (trochofoře) (obr. 9). Již po několika dnech života se však její vývoj dramaticky odchyloje od obrazu, jaký nacházíme u larev mnohoštětinatých. Dospělý jedinec se totiž vytváří nově z pupenu nediferencovaných buněk, který se vychlípuje z těla larvy na jejím zadním pólu (obr. 9B) a larvální tkáň jsou během přestavby zcela odbourány. U některých druhů jsou vyvíjející se zárodky vyživovány specializovanými okrsky plášťové dutiny a larvální vývoj je zkrácen. V takových případech opouští larva mateřský organismus často až v době přeměny na dospělé.

Podobné larvální stadium se vyvíjí také u podtrždy *Caudofoveata*, bylo však dosud nalezeno jen u několika druhů. Velkou pomoc nabízejí v tomto směru techniky molekulární biologie, zejména analýza sekvence (tj. pořadí) nukleotidů ve vybraných úsecích deoxyribonukleové kyseliny (DNA). Vychází se přitom z předpokladu, že buněčná jádra larvy i dospělé nesou stejnou dědičnou informaci zakódovanou v pořadí nukleotidů DNA. Znamená to tedy, že by pořadí nukleotidů v DNA dospělé a larvy mělo být stejné nebo alespoň velmi podobné. Porovnání sekvencí DNA umožní přiřadit k dospělci i larvální stadium, které se od něj svou morfológií značně liší. Dříve tyto postupy většinou nebyly použitelné v praxi, protože z nepatrných larev (cca stovky μm) nebylo možné získat potřebné množství DNA pro analýzu. Dnes lze tento nedostatek efektivně obejít použitím tzv. techniky polymerázové řetězové reakce, které dovolují „namnožit“ požadovaný úsek DNA i z velmi malého vzorku.

Délka dospělých červců nejmenších druhů se pohybuje kolem několika milimetrů, obrem je *Epimения verrucosa* (*Solenogastres*) dorůstající 30 cm. Jde o mořské živočichy, kteří vyžadují klidné prostředí bez většího proudění a vodu o dostatečné salinitě. Proto je nalezneme teprve v hloubkách několika desítek metrů. Těžištěm jejich výskytu jsou svrchní části kontinentálních svahů, odkud pokračují až do největších mořských hloubek.

Zástupci podtrždy *Caudofoveata* žijí v norách, které si hloubí v bahně. Většina druhů podtrždy *Solenogastres* jsou málo pohybliví dravci, kteří kloužají po dně na úzkém břišním kýlu.

Je nutno zdůraznit, že studium tělní stavby červců vedlo také k určitým představám o anatomii hypotetických předků měkkýšů. Za orgány, které u červců přetvaly v původní nebo jen málo pozměněné podobě, se považují např. nervová a trávicí soustava a svalstvo.

Srovnávací studie ukazují, že červci (zejména skupina *Caudofoveata*) představují i přes řadu odvozených znaků nejprimitivnější dosud žijící skupinu měkkýšů.

