

Živorodost u ryb

1. Vejcoživorodost – různé typy a jejich původ

Živorodost je evolučně nejdokonalejší formou rozmnožování. Vyskytuje se u všech dlouhodobě úspěšných a přežívajících tříd obratlovců, kromě mihulí, sliznatek a ptáků. Představuje totiž optimální poměr energetické náročnosti a úspěšnosti. U paprskoploutvých ryb se živorodost objevila před 250 miliony let v triasu, u paryb je doložena dokonce o 100 milionů let dříve, tedy ve spodním karbonu. Během čtvrt miliardy let evoluce nasbírala živorodost rozsáhlou a zajímavou škálu alternativ, a to i v druhově relativně úzké skupině drobných tropických a subtropických akvaristů chovaných ryb.

Živorodost je vždy vázána na vnitřní oplodnění. Za tímto účelem se u různých skupin živorodých živočichů vyvinuly různé mechanismy. V případě ryb jde o modifikace řitní ploutve samců. Tato anatomická uzpůsobení plní funkci jakéhosi pohlavního údu a usnadňují samcům proces dopravy spermií do pohlavních cest samice. U paprskoploutvých ryb sice nemají jednotný vzhled a dokonce ani nevznikají ze stejného počtu ploutevnických paprsků, vždy však plní stejný účel – usnadňují kontakt pohlaví a směřují spermie k urogenitálnímu otvoru samice. Následný vývoj zárodků sahá od jednoduché ovoviviparie, až po složité formy viviparie s bohatou škálou typů kontaktů embryí s tělem matky. Právě těm se bude věnovat naše série článků.

První příspěvek patří evolučně nejméně dokonalému typu živorodosti – ovoviviparii, s malebným českým názvem vejcoživorodost, která je charakterizována jako způsob rozmnožování, při němž se vajíčka/jikry vyvíjejí v těle matky a mláďata opouštějí vaječné obaly těsně před porodem, v jeho průběhu nebo bezprostředně po porodu. Matka poskytuje vyvíjejícím se zárodkům chráněné prostředí, nikoli však výživu nebo jinou metabolickou pomoc, což je hlavní rozdíl oproti pravé živorodosti (viviparii) v úzkém pojetí.

Prostá vejcoživorodost je tedy jev známý a relativně běžný u mnoha skupin (vedle některých ryb např. u různých obojživelníků nebo plazů, jako u hroznýšovitých nebo řady druhů zmijí). Z pohledu chovatelů, především akvaristů, je to jev velmi atraktivní. Popíšme si tedy hned na začátku bezesporu nejzajímavější formu ovoviviparie – superfetaci, od které budeme postupovat k méně významným typům, z nichž některé jsou od sebe fylogeneticky i evolučně značně vzdáleny.

Superfetace

Prostá definice superfetace (z latinského super – nad a fētus – plod) je postupné dozrávání zárodků v těle matky, případně paralelní vývoj zárodků v různých fázích embryogeneze. Tento jev není kupodivu nijak vzácný. Vyskytuje se nejen u živorodých ryb, ale i u dalších živočichů rodících mláďata. Běžný je u některých druhů hmyzu, paryb, letounů, hlodavců, chudozubých, zajíců nebo některých kopytníků.

Jak už říká definice, u superfetace jde o postupné dozrávání zárodků, takže matka nosí embrya v různé fázi vývoje a mláďata se rodí postupně, v okamžiku, kdy je jejich prenatalní vývoj ukončen. Zde je třeba ještě rozlišit dva podtypy. První, říkejme mu pravá superfetace, je akvaris-

tům důvěrně znám např. u rodů *Heterandria* (viz obr. 3) a *Neoheterandria* z čeledi živorodkovití (*Poeciliidae*) nebo *Hemirhamphodon* z čeledi polozobánkovití (*Hemiramphidae*). U nich mají rozdílná stadia embryogeneze původ v postupném oplodnění vajíček. Druhý, nepravá superfetace, je charakterizován jako následné zpomalení (nebo dokonce dočasné přerušování) vývoje u části embryí. K tomu dochází u některých druhů živorodek rodů *Poeciliopsis*, *Pseudopoecilia* nebo *Micropoecilia* z čeledi živorodkovití.

Zástupci prvního podtypu rodí vždy postupně jedno až čtyři mláďata každý 2.–3. den. U druhého je typické přerušování 5–10 dní a až 10 najednou narozených mláďat. Hlavním důvodem této adaptace u výše zmíněných skupin ryb je jejich malá velikost. Břišní dutina samic nepojme větší množství zárodků po celou dobu embryogeneze, takže rozmnožování v nekolidatýdních cyklech by bylo málo efektivní.

Porod ve více fázích

Na první pohled velmi podobný rozložený porod má jiný princip i jiný evoluční původ. Jde o porod na několik etap, takže některá mláďata jsou cíleně přenášena. Celkem běžné je rozložení porodu na dvě fáze, ale není výjimkou ani trojnásobné rozložení. Mezi porody může uběhnout i několik dní. Většinou je počet mláďat narozených v jednotlivých fázích porodu rozložen přibližně v poměru 1:1, případně 1:1:1. Výhoda postupného porodu je jasná; pokud se narodí první skupina mláďat do nepříznivých podmínek, je určitá pravděpodobnost, že další skupina na tom může být lépe. Tento typ „rozfázovaného“ porodu nemusí chovatel vůbec postřehnout. Nedochozí k němu totiž pravidelně, ale jen při vlivu stresujících faktorů. A pokud je ve skupině více samic, nemusí být vždy jasné, zda jde o další fázi porodu jedné samice, nebo o porod jiné samice. Kontrola je v tomto případě poměrně obtížná, přestože jev rozloženého porodu bývá celkem běžný a vyskytuje se u většiny živorodek (byl také popsán u některých savců patřících mezi morčatovce). Skupina tzv. „pravých“ živorodek – gudejů (*Goodeidae*) toto přizpůsobení nemá.

Naproti tomu urychlený porod je u všech skupin živorodých ryb běžný. Obvykle bývá vyprovokovaný a vždy způsobený stresem samice, čímž může být nové prostředí, změna chemických nebo fyzikálních parametrů vody, objevení se větších nebo agresivnějších ryb, v chovu potom





i výrazný zásah do akvária apod. Předčasně narozená mláďata často nemají dokonale strávený žloutkový váček, polehávají na dně, špatně plavou, protože nemají dosud plně funkční plovací měchýř. Nejsou schopna ulovit živou potravu a okusovat řasy dosud nezvládají, proto bývají méně vitální a zpravidla nepřežívají. U většiny gudejí se u předčasně porozených mláďat objevují jakési pupeční šňůry, označované jako trofotenie (z řeckého trophikos – výživa a taenia – stuha, proužek). Dokonale vyvinutým mláďatům trofotenie odpadávají v okamžiku, kdy opouštějí tělo matky, nebo během několika následujících minut.

Uložení spermií

V souvislosti s výše popsanými odloženými porody je potřeba zmínit další velmi zajímavý jev, a to uchování spermií do zásoby. Charakterizuje se jako schopnost samice udržet po jediném oplození živočišně schopné spermie v genitálních cestách (pravděpodobně v některém ze slepých výběžků před urogenitální oblastí), odkud jsou v případě potřeby „vyzvednuty“ a použity k oplození vajíček. Výhoda je zřejmá – samice nepotřebuje samce ke každému dalšímu oplození, takže pokud je při zvýšené hladině vody vyplavena do nového prostředí, kde zůstane samotná, pokračují pravidelné vrhy mláďat dál a lokalitu zabýdlí další druh. Toto uschování spermií je běžné u rodu *Poecilia*, bylo zaznamenáno, i když méně často, také u rodů *Gambusia*, *Phallichthys*, *Phalloptychus*, *Phallotorynus* a *Poeciliopsis* z čeledi živorodkovití. Naopak nebylo dosud popsáno u žádného druhu čeledi gudejovití a polozobánkovití.

Uchování spermií do zásoby je pro pozorovatele mimo laboratorní podmínky nerozlišitelné od oplození do zásoby – oplozená vajíčka ve fázi blastuly zastaví svůj vývoj a pokračují v něm až poté, kdy

je ukončena embryogeneze předchozích mláďat. Předem oplozená vajíčka můžeme pozorovat např. u rodu *Jenynsia* z čeledi hladinokovití (*Anablepidae*). Oba dva typy ale mají shodný význam. Pro šlechtitele živorodek je značně nevýhodný – např. chovatelé živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) z praxe dobře vědí, že „předpovídátné“ výsledky křížení jsou možné jen s panenskými samicemi. To je vysvětlitelné jak uchováním spermií, tak oplozením do zásoby.

Gynogeneze

Úplně mimo předchozí témata zmiňme ještě u obratlovců poměrně vzácný jev – gynogenezi (obr. 6). Jde o „oplození“ vajíček samcem jiného, i když relativně příbuzného druhu. Spermie zde ale neslouží k oplození, tedy ke kompletování genetického základu vajíčka, ale pouze vyprovokují jeho rýhování. Poté je všechn genetický materiál samce z vajíčka vytěsněn a embryogeneze pokračuje standardně. Veškeré potomstvo je geneticky identické s matkou a jsou to vlastně klony, podobně jako u partenogeneze, kdy samice produkuje vyvíjející se vajíčka bez přítomnosti samce a oplození. Výhradně gynogenetickým druhem je živorodka křížená (*P. formosa*, obr. 5). Naproti tomu existují i druhy, které samce mají, ale v případě nouze jsou schopny využít i spermie samců jiných druhů. Takovou výjimkou je např. *Poeciliopsis fasciatus* a pravděpodobně i několik dalších druhů tohoto rodu, který zároveň zahrnuje několik kleptonů (taxonů vzniklých tzv. hybridogenezí rodičovských druhů). Všechny tyto zvláštnosti a výjimky jsou obdivuhodnými adaptacemi přežítí druhu.

Ovoviviparie ryb znamená bezesporu velký evoluční krok vpřed. „Živorodé“, resp. vejcoživorodé ryby vsadily na zvýšenou investici do kvality a konkurence-



- 1 Sameček ostrozubky desetiskvrnné (*Cnesterodon decemmaculatus*) s typicky háčkovitým zakončením pohlavního orgánu – gonopodia
- 2 Samice dravé živorodky štikovité (*Belonesox belizanus*) dorůstá přes 20 cm.
- 3 Heterandrie trpasličí (*Heterandria formosa*) je akvaristům známý druh se superfetací, tedy postupným dozráváním zárodků v těle matky.
- 4 Samice drobné a choulostivé živorodky olivové (*Scolichthys greenwayi*), pro kterou je běžný rozložený porod.
- 5 Gynogenetický druh živorodka křížená (*Poecilia formosa*) není barevně ani tvarově nijak atraktivní, ale její způsob rozmnožování je poměrně vzácný (viz obr. 6). Snímky R. Slabocha
- 6 Schéma průběhu gynogeneze, kdy samice využívá k vyprovokování rýhování vajíček spermie jiného druhu ryby.
- 7 Schéma vzniku klonu, např. při partenogenezi. Orig. R. Slaboch, upraveno podle různých zdrojů

schopnosti potomstva. Mladých je sice méně než u ryb volně kladoucích jikry, ale jsou větší, ihned plavou a přijímají potravu, čímž mají jednoznačně lepší podmínky do života. Další část seriálu bude věnována právě živorodosti.

