

Všechny typy vibračního chování slouží jako poplašný signál, který se objevuje v různých souvislostech a různě často. V laboratorních pokusech je vibrační chování vyvoláno nejčastěji závanem vzduchu (na lidský dech reagují termiti ještě častěji než na proud čistého vzduchu), setkáním s vetřelcem (jiný druh členovce), náhlým osvětlením nebo dokonce při setkání s patogenním mikroorganismem. Předpokládá se, že kromě produkce vibrací dochází rovněž k uvolňování poplašných feromonů. V přírodě se klepání termitů projevuje při narušení povrchu hnízda. Vibrace se šíří hnízdním materiálem a varuje jeho obyvatele, kteří nejsou vystaveni zdroji narušení. Termiti r. *Zootermopsis* dobře vnímají i vibrace o výrazně nižší intenzitě, než byla změřena blízko klepajícího jedince, ale neodpovídají na ně produkcí zvuku; každý jedinec klepe pouze jako odpověď na vlastní podráždění. Vibrace však vnímají pouze jedinci, kteří jsou dostatečně blízko, proto tento způsob postačuje pouze v relativně malých koloniích čítajících stovky až tisíce jedinců. U druhu *Kaloterme flavicollis* byly zjištěny dva typy vibračních pohybů. Prvním z nich je LOP, který byl pozorován u všech kast včetně královského páru, ale nejčastěji se vyskytuje u larev a pseudergatů. Druhým je oscilační pohyb, který představuje kombinaci LOP a VOP v rychlém

sledu za sebou, o podklad může kromě hlavy udeřit i zadeček (abdomen). Tento druh pohybu byl zjištěn u larev a vojáků. Frekvence těchto pohybů se liší v závislosti na poměru kast v kolonii. Obou typů oscilačního chování značně přibývá v nepřírodných situacích. Oba vzorce chování vykazují rozdílné spouštěcí mechanismy (četnost těchto vzorců chování se mění v závislosti na stimulu, kterým byly spuštěny, např. na různé chemikálie reagují termiti častěji kombinací LOP a VOP, zatímco na vibrace substrátu častěji pouze LOP), a proto se zdá, že nesou odlišné informace (Leis a kol. 1994).

Z fylogenetického hlediska je zřejmé, že během evoluce vzrůstala složitost vibrační komunikace termitů (zejména VOP). Předpokládá se, že z relativně nestrukturovaného signálu VOP u primitivních termitů vznikl zřetelně strukturovaný signál. U primitivního r. *Zootermopsis* není ustálen počet úderů v sekvenci a hnízdní obyvatelé na vibrace reagují změnou chování, nikoli však vlastním vibračním chováním. U termita *Kaloterme flavicollis* se série skládají z 8 až 15 úderů, jednotlivé série se opakují v nepravidelných sekvencích. U druhu *Coptoterme lacteus* provádějí VOP především vojáci, jejichž vibrace se skládají ze sérií o 11 až 12 úderech, poměry mezi jednotlivými sériemi úderů se

postupně prodlužují. Vojáci v bezprostřední blízkosti začnou sami bubnovat, bubnování se ale šíří jen na menší vzdálenosti. U druhu *Macrotermes bellicosus* je série tvořena 2 až 16 údery a opakuje se vždy 20–30krát. Vibrace stimulují další vojáky ke klepání, což vede k silné odpovědi na úrovni celé kolonie čítající až miliony jedinců. Tento způsob komunikace spojený s mechanismem pozitivní zpětné vazby umožňuje šíření signálu rychlostí přibližně 1 m/s na vzdálenost několika metrů od místa vyvolání poplachu.

Není pochyb o tom, že dominantní úlohu v dorozumívání hmyzu hraje chemická komunikace. Zatímco však svět chemické komunikace hmyzu je pro člověka těžko postižitelný bez složitých analytických metod, komunikace zvuková je mnohdy nepřeslechnutelná, jako je tomu v případě obecně známého zpěvu cikád, kobylek, sarančí, cvrčků atd. Je pochopitelné, že zdaleka nejsložitější systém komunikace vykazuje společenský hmyz, jak jsme ukázali na příkladu termitů. Termiti, byť jsou vybaveni několika žlázami s vnější sekrecí, které mají dorozumívací úlohu, kombinují chemickou komunikaci s mechanickou a vytvářejí tak složité předivno signalizace. Začínáme mu jen velmi pomalu a nepochybně zatím ještě značně zkráceně rozumět.

Rozmnožování hořavky duhové II. Samčí strategie

Martin Reichard

Vztah mezi hořavkou duhovou (*Rhodeus sericeus*) a hostitelskými mlži čel. velevrubovitých (*Unionidae*) není zdaleka jediným tématem, kterým se současný výzkum hořavek zabývá (Živa 2004, 6: 268–270). Další zajímavá odhalení přišla na řadu při studiu rozmnožovacího chování těchto ryb.

Samice si pečlivě vybírají nejen hostitelské mlže, ale také své partnery. Aby samec samici zaujal, musí se jí dostatečně dlouho a důrazně dvořit. Samice si navíc své partnery vybírá také podle velikosti těla a intenzity červeného zbarvení — tedy vlastností, které jsou důležité pro hierarchické postavení mezi samci. Dominantní samci si tak vybojují a obsadí ta nejkvalitnější teritoria a přilákají většinu samic. To ovšem znamená, že mnoho samců má mizivé šance uspět v souboji o samice. Jediným způsobem, jak zplodit nějaké potomstvo, je některá z alternativních strategií. U ryb je tato situace poměrně obvyklá a mnoho samců se rozmnožuje pomocí tzv. parazitických strategií. Nejčastěji cíhají v dostatečné vzdálenosti od teritoriálního samce a ve chvíli, kdy dochází ke kladení jiker, vyrazí z úkrytu a uvolní spermie tak, aby oplodnily některé z jiker — u hořavek tedy co nejbliže nadechovacím otvoru mlže. Spermie obou samců potom mlž nasaje společně a o tom, která oplodní nakladené jikry, se rozhoduje v kompetici spermií.

„Parazitické“ strategie jsou u ryb poměrně běžné. Někteří samci (např. u lososů, pstruhů, hlaváčů či slunečnic) se na tuto strategii přímo specializují a místo do tělesné konstituce investují energii hlavně do tvorby spermií. Takoví samci potom produkují mnohem vyšší počet spermií, často také schopných mnohem rychlejšího a vytrvalejšího pohybu. Naopak u hořavek se nezdá, že by „parazitičtí“ samci měli při kompetici spermií nějakou zvláštní výhodu. O tom, či spermie bude úspěšná, rozhoduje pravděpodobně čirá náhoda. Samci hořavek se skutečně nespecializují na jednu z těchto dvou strategií, jejich chování je velice oportunistické a liší se mezi jednotlivými třecími akty. Samec, který se ve svém teritoriu úspěšně vytrél se samicí, se může během několika minut pokusit oplodnit jikry v teritoriu svého souseda. Naopak samec s mizivou šancí získat teritorium může využít chvilkové nepřítomnosti majitele teritoria a během několika sekund přilákat a vytrít se se samicí, která náhodou plavala kolem. Nesmírná variabilita mezi jednotlivými třecími akty pramení také ze

skutečnosti, že samci i samice hořavek se třou několikrát denně a tvoří stabilní páry — každé tření může probíhat s různými partnery. Samice během jednoho či dvou dnů naklade až 40 jiker a ty rozdělí do několika (přibližně 8–15) nezávislých snůšek oddělených alespoň desetiminutovými (většinou však výrazně delšími) intervaly. Po takovém období intenzivního rozmnožování trvá samici zpravidla týden, než u ní dojde k další ovulaci a je schopna dalšího tření. Během celé třecí sezony, trvající přibližně 3–6 týdnů, naklade jedna samice asi 80–150 jiker.

Samci se během zhruba šestitýdenního období reprodukce účastní mnohem většího počtu tření než samice — poměr pohlaví je v populaci hořavek vyrovnaný a zhruba dvě třetiny tření zahrnují alespoň jednoho samce bez teritoria. Když uvážíme, že spermie musí před dosažením jiker projít celým žaberním aparátem mlže, není divu, že na jedno tření s dvěma či třemi jikrami připadá více (často několikanásobně více) než 10 ejakulací. Většina z nich je zabudována do složité předešry, která má přesvědčit samici o tom, že navštívený samec je tím pravým. Přesto není oplození jiker stoprocentní a velká část nakladených jiker se vůbec nezačne vyvíjet. Samice na tento fakt poměrně citlivě reagují a neodloží jikry dříve, než usoudí, že samec již investoval dostatek spermií na to, aby její jikry byly oplozeny. Případná účast druhého samce při tření, přestože podkopává samicí výběr partnera, tak nemusí být úplně na závalu — zvýší pravděpodobnost oplození jiker nejen pouhou účastí druhého samce, ale také horečným soupeřením mezi oběma rivaly. Jak již bylo řečeno — ten z nich, který investuje více spermií, má větší šanci na oplození jiker. Pravidla tom-boly jsou jasně dána — kdo koupí více lístků, ten zvyšuje svou šanci na vítězství. Samice tak mohou volit mezi dvěma strate-



Nahoře samec hořavky duhové (Rhodeus sericeus), který imponováním a výrazným zbarvením hájí svoje teritorium. Foto C. Smith ♦ Tření hořavek duhových za přítomnosti druhého samce s tzv. parazitickou strategií (vzadu za samičí, která zkoumá kvalitu mlže), který se snaží dostat k nadechovacímu otvoru mlže a vypustit zde své spermie (uprostřed) ♦ Teritoriální samec zabíjí prudkým výpadem svého soupeře (dole). Snímky M. Reicharda, není-li uvedeno jinak



giemi: buď si pečlivě zvolí samce, který se má stát otcem jejich potomstva, nebo se mohou snažit přilákat co nejvíce samců a zvýšit tak pravděpodobnost, že oplození jejich jiker bude stoprocentní. Obě strategie mají své výhody a obě pravděpodobně samice využívají — zatím toho však o samičích volbách moc nevíme. Bylo by však zajímavé zjistit, za jakých podmínek volí samice určitou strategii.

O samčích strategiích a jejich úspěšnosti toho víme nepoměrně více. Obecným pravidlem je, že větší samci jsou úspěšnější při soubojích o teritoria. Menší jedinci však mohou teritoria také získat — pokud je mlžů dostatek a populace hořavek poměrně malá. Někteří z nich se ovšem s hájením vlastního teritoria příliš neobtěžují a „parazitují“ na dvoření teritoriálních samců. Většina samců pravděpodobně využívá obě zmíněné strategie a rozhoduje se podle momentální situace. Rozdílná atraktivita jednotlivých samců je pak odpovědná za to, že ti nejpřitažlivější se téměř vždy chovají teritoriálně — ani o nich však nelze říct, že by se neteritoriální roli za všech okolností vyhýbali. Svá rozhodnutí pečlivě zvažují — obrana teritoria je spojena se značnou agresí a tudíž energeticky velmi náročná. Při vysokých hustotách samců a nedostatku mlžů brání teritoriální samci agresivně svá teritoria vůči ostatním samcům a úspěšnost teritoriální strategie klesá se zvyšujícím se množstvím rivalů.

Samice během těchto samčích šarvátek často teritoria samců opustí, aniž by došlo ke tření. Ze strany samců očekávají spíše projevy sympatií než silácké výpady vůči sousedům, a pokud se jim samci dostatečně nevěnují, rozhodnou se poohlédnout po jiném. Protože se při určitých samčích hustotách věnuje agresivním pŕůtkám s rivaly většina teritoriálních samců, konečným výsledkem je výrazně nižší počet nakladených jiker. Když početnost samců dosáhne kritické hodnoty, obrana teritoria se stává energeticky tak náročnou, že se jí zřeknou i ti největší samci. Samci na výpady soupeřů rezignují a opět se začnou věnovat spíše samicím. Tím se počet nakladených jiker opět zvyšuje a velká část tření probíhá ve skupinách. Samice si v nich přestávají pečlivě vybírat své partnery, celková agresivita značně klesá a o oplození jiker se tak rozděluje větší počet samců.

Vzhledem ke své unikátní životní strategii se hořavky duhové během několika posledních let staly modelovým druhem v behaviorální a evoluční biologii. K největším přednostem patří možnost pokusně manipulovat s třecími místy a jejich kvalitou a relativní nenáročnost pozorování hořavek v přírodě i v laboratoři. Studium hořavky duhové a jejích asijských příbuzných neustále otevírá mnoho dalších otázek. Současný výzkum se zaměřuje na úspěšnost reprodukčních strategií samců i samic a na jejich vliv na populační parametry.

