

Živorodost u ryb

3. Pravá živorodost – gudeje

Na vrcholu evoluce živorodosti ryb je bezesporu způsob výživy embryí u čeledi gudeovití (*Goodeidae*). Tento mechanismus je oproti ostatním živorodým skupinám poměrně mladý – vyvinul se před 9 miliony let, ve svrchním miocénu. Důkazem je drobná fosilní gudea *Tapatia occidentalis*, která byla objevena v r. 1971 poblíž mexické Guadalajary a jejíž anatomie nese jasné znaky živorodosti. Přestože jde o poměrně moderní čeleď, její druhy mají jen minimální variabilitu a většina si je navzájem velmi podobná.

Kopulační orgán samců

Nepočtená čeleď gudeovití čítá pouhých 43 živorodých druhů, bez výjimky endemických v severní části Mexika. Od ostatních pravých živorodek jsou gudeje snadno odlišitelné díky stavbě kopulačního orgánu samců, který se ani vzdáleně nepodobá kopulačním orgánům zástupců čeledi živorodkovití (*Poeciliidae*) nebo hladinokovití (*Anablepidae*). Charakterizuje ho pouhé zkrácení a nepřiliš nápadné ztlouštění prvních 3–5 paprsků řitní ploutve, což vlastně kopulační orgán vůbec nepřipomíná. Zkrácené ploutevní paprsky jsou ukotveny ve složitěm kosterním pletenci mohutně vybaveném svaly a umožňujícím velmi rychlé boční vychýlení řitní ploutve. Tyto pohyby potom směřují spermie k urogenitálnímu otvoru samice. Při povrchním pozorování celý akt vypadá jako běžné tření jikernatých ryb.

Tento rozpor mezi evolučně nejdokonalší živorodostí a primitivním kopulačním

orgánem vedl zpočátku ichtyology k teorii o prodloužení zmíněných kratších paprsků během kopulace. Tím by se kopulační orgán gudejí alespoň trochu přiblížil falcikému gonopodiu. Anatomické studie řitní ploutve však žádné teleskopické mechanismy nepotvrdily. Spory a nejednota panovaly nějaký čas i okolo termínu označujícího tento orgán. Poprvé ho pojmenoval W. F. Langer v r. 1913 (až 76 let po popisu první gudeje) jako spermatopodium. Od 70. let minulého stol. se v popisech nových druhů začal používat termín andropodium (z řeckého andrós – muž, podós – noha). Toto označení, primárně užívané u částečně živorodé asijské čeledi položobánkovití (*Hemirhamphidae*), je jazykově neobratné a podstatu orgánu nevystihuje. V posledním desetiletí 20. stol. se v člancích amerických akvaristických časopisů objevily i termíny pseudopenis a pseudofalvus; ty jsou samozřejmě naprosto chybné, protože zmiňovaný orgán nemá s peni-

sem ani anatomicky, ani funkčně nic společného. V současné odborné literatuře se ale setkáme prakticky výhradně s termínem andropodium, přestože spermatopodium je výraz původnější a výstižnější.

Výživa embryí

Mechanismus výživy embryí u gudejí je vývojovým vrcholem živorodosti u sladkovodních ryb. Zajišťuje ji kontakt stěny vaječnicku s orgány embrya, stejně jako u hladinovek (*Anableps*) a jenynsií (*Jenynsia*) popisovaných v předchozím dílu seriálu. Jejich modifikace je ale fylogeneticky nejdokonalější právě u gudejí.

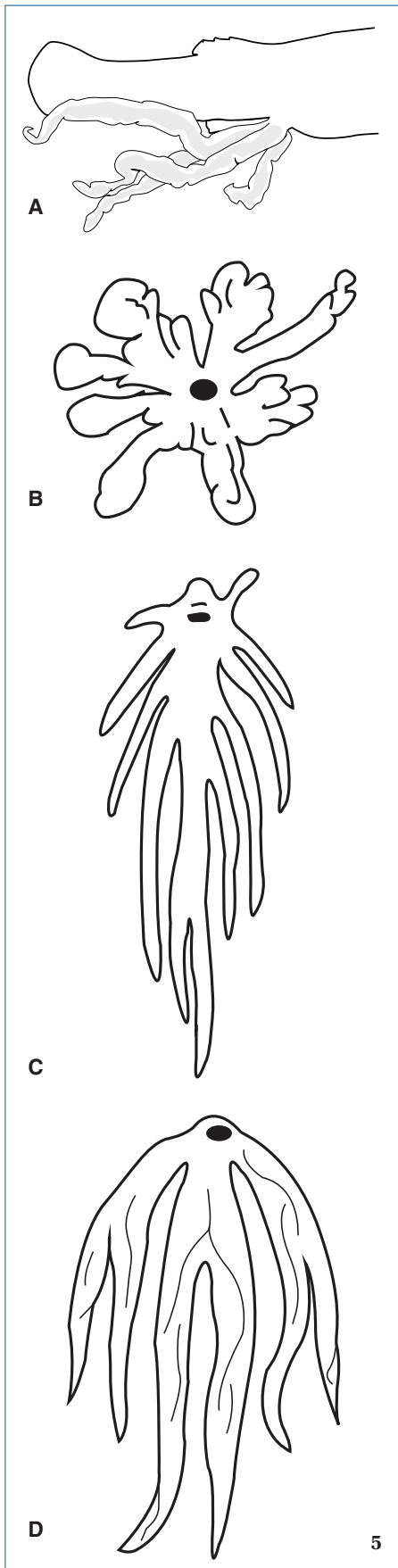
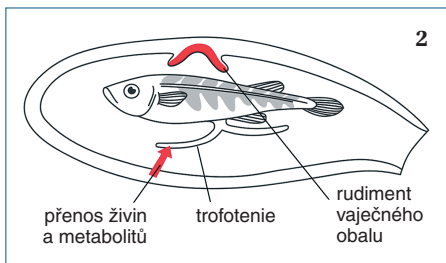
Jde o zvláštní orgánové útvary podobající se „pupečným šňůrákům“ a plnicí stejnou funkcí. Jejich původ je ve vychlípění střevního epitelu, k němuž dochází v rané fázi embryogeneze, dokud se zárodek ještě vyživuje energetickými zásobami vajíčka. Tyto vychlípění se nazývají trofotenie (z řeckého trophikos – výživa a taenia – stuha, proužek) a v břišní oblasti, poblíž análního otvoru, jsou napojeny na vnitřní orgány zárodku, což přesně odpovídá charakteru jejich vzniku.

Trofotenie jsou vnořeny do epitelu vaječnicků, odkud zprostředkovávají výměnu látek. Před porodem se „vyvléknou“ ze zduřelé tkáně vaječnicků a pokud se jich mládě zbaví ještě v tělní dutině matky, jsou vstřebány. Většinou ale trofotenie odpadávají až v průběhu porodu, nebo záhy po něm. Pokud s nimi mláďata plavou i několik minut po narození, je to neklamná známka předčasného porodu.

Délka trofotenií, jejich množství a charakter větvení je důležitým určovacím znakem mláďat gudejí. Rozlišují se do 6 základních skupin – na terčovité, nepravidelné, dvoučetné, čtyřčetné, vícenásobně větvené a chybějící. Poslední z nich – chybějící –

1 Mělké vody mexických náhorních plošin se vyznačují extrémními teplotními rozdíly. Zde laguna Magdalena v nadmořské výšce 1 380 m, s únorovou teplotou vody 16 °C v noci a 28 °C ve dne





zastupují jedinou výjimku mezi gudejemi; vývojově starobylý druh *Ataeniobius toweri* nemá trofotenie a jejich funkci plní jediný malý výstupek, který fylogeneticky trofotenie předchází.

Embryogeneze

Embryogeneze gudejí je oproti jiným živočichům skupinám ryb poměrně dlouhá. U některých druhů přesahuje tři měsíce a jen minimálně závisí na teplotě vody. Zatímco u vejcoživorodých (ovoviviparních) druhů může teplota ovlivnit embryogenezi až v rozsahu čtvrtiny její délky, gravidita gudejí kolísá v intervalu několika málo dní, což lze vysvětlit spíše individualitou samic. Fenomén stabilní délky gravidity je u těchto ryb ovlivněn přinejmenším třemi fakty:

- Gudeje žijí na náhorních plošinách, s celoročně nižšími teplotami vody, v průměru 18–20 °C. Přinejmenším polovina druhů žije v horských říčkách a není schopna dlouhodobě přežít v teplotách nad 22 °C. Druhá část pak žije v tišínách pomalu tekoucích řek a v mělkých lagunách, kde dochází k pravidelným extrémním teplotním výkyvům mezi dnem a nocí; podle literatury i přes 15 °C, což ukazují také soukromá měření.

Nevýrazné teplotní rozdíly v průběhu roku a naopak významné kolísání teploty vody ve velmi krátkých časových úsecích může mít jen minimální vliv na změnu délky gravidity teplotou.

- Samice nemají rozmnožovací periody a jsou běžně gravidní i v období nejnižších teplot (asi 15 °C), během nichž jsou stále plně aktivní.

Metabolismus samic není v nižších teplotách utlučen a přenos živin mezi tělem matky a zárodků je stabilní.

- Většina populací není schopna se ve vyšších teplotách bezproblémově rozmnožovat. Samice obtížně zabřezávají a mláďata se rodí neschopná života. Většina druhů

2 Schéma vývoje zárodku gudeovitých (*Goodeidae*). Červeně je označen fragment původního vaječného obalu. Červená šipka označuje cestu výměny látek přes trofotenie, které jsou ale ve skutečnosti do tkáně vaječniku vnořeny. Orig R. Slaboch, upraveno podle: P. W. Scott (1997)

3 Samčí řitní ploutev – andropodium – u druhu *Ilyodon whitei*, s typickým zkrácením prvních paprsků a dobře patrným svalově podpůrným valem

4 Řitní ploutev samice téhož druhu

5 A – Trofotenie bezprostředně po porodu. Orig. R. Slaboch, podle fotografie G. Mendozy (1965). B, C, D – Různé tvary a charaktery větvení u trofotenií: B – rod *Goodea*; C – rod *Skiffia*; D – rod *Characodon*.

Orig R. Slaboch, upraveno podle: C. L. Hubbs a C. L. Turner (1939)

6 Méně známým zástupcem gudejí je v Mexiku poměrně rozšířený a hojný *Ilyodon whitei*.

Snímky R. Slabocha

ve vyšších teplotách dokonce nemůže ani dlouhodobě přežít.

Vyšší teploty než 24 °C jsou pro mláďata a značnou část druhů gudejí smrtelné. Je tedy zřejmé, že graviditu na rozdíl od vejcoživorodých druhů nezkracují, ale často přímo ukončují.

To všechno jsou důvody, proč délka gravidity čeledi *Goodeidae* je stabilní a teplotou vody není ovlivňována. Vzhledem k nevýznamným rozdílům světelných podmínek v průběhu roku a absenci výrazných dešťových period ji neovlivňuje ani roční období.

Pokročilý způsob rozmnožování, endemismus většiny druhů, relativně malý areál rozšíření a minimální diverzita celé čeledi jsou natolik zajímavé, že se budeme gudejím věnovat ještě jednou také v dalším článku letošního seriálu.