

Hořavka duhová – z parazita hostitel

Hořavky (rod *Rhodeus*) jsou drobné kaprovité ryby (*Cyprinidae*), které kladou jikry do žaberního aparátu sladkovodních velevrubovitých mlžů (*Unionidae*). Rod má hlavní centrum rozšíření ve východní Asii, kde žijí asi dvě desítky druhů, ale jeden druh – hořavka duhová (*R. amarus*) – se vyskytuje také na našem území. Hořavky jsou vzhledem ke své reprodukční strategii vděčným modelem pro studium pohlavního výběru a vztahů mezi parazity a jejich hostiteli. Od posledního přehledu znalostí o jejich reprodukční biologii (Živa 2004, 6: 268–270 a 2005, 1: 29–30) došlo ke znatelnému posunu v našem porozumění toho, jak si samci a samice vybírají své partnery, jaké má tento výběr dopady na intenzitu pohlavního výběru a demografické parametry, nebo jak hořavky kolonizovaly Evropu. Asi nejzajímavější novinky se týkají výzkumu koevolučního vztahu mezi hořavkami a jejich hostitelskými mlži a vlivu nepůvodního druhu hořavky a mlžů na tento vztah. Tomuto tématu se věnuje i náš příspěvek.

Existují protichůdné názory, zda je hořavka duhová u nás, a především dále na západě Evropy, mizejícím původním druhem, nebo naopak poměrně novým, rychle se šířícím prvkem ichtyofauny. Donedávna byla považována za poddruh *R. sericeus*. Ten však podle současného stavu znalostí zahrnuje pouze populace z Dálného východu, zatímco druh *R. amarus* zahrnuje populace na západ od Sibíře. Od 60. až 80. let minulého stol. se hořavka *R. amarus* stala v mnoha evropských zemích předmětem poměrně striktní ochrany. Na druhou stranu víme, že se expanzivně šíří v oblastech východní Evropy a kolonizuje nová povodí v Rusku, a to směrem na východ i na sever. Hořavka duhová se během posledního desetiletí dostala i do Dánska nebo do Itálie – v těch-

to zemích byla nejspíš uměle vysazena. Její areál v Evropě se neustále zvětšuje a také početnost většiny populací má stoupající charakter.

Jak tomu tedy bylo s výskytem hořavky v minulosti? K zodpovězení této otázky je možné použít dva přístupy – bibliografické zpracování starých záznamů v kombinaci s historickými daty, nebo genetické metody sledující diverzitu a variabilitu jednotlivých lokálních populací. První přístup přinesl neočekávané poznatky. Rybářství a rybaření bylo odjakživa důležitou lidskou činností a výzkum proto mohl čerpat z širokého spektra písemných zdrojů – nejstarší z nich pochází již ze 4. stol. Dirk Van Damme a kolegové (2007) prostudovali originály mnoha prací a přišli s překvapivým zjištěním. Podle jejich závěrů hořavky

v různých částech Evropy expandovaly mezi lety 1150 a 1560 a jejich šíření souvisí s rozvojem rybníkářství a chovem kapra. Hořavka byla pravděpodobně zavlékána jako plevelná ryba, snad pro podobnost dospělých hořavek a mladých kaprů. Po nástupu tzv. malé doby ledové (druhá polovina 16. stol.) záznamy o hořavkách mizejí a objevují se opět až koncem 18. stol. Od této doby hořavka zaznamenává nárůst početnosti a její areál se dále zvětšuje.

Fylogeografické a populačně genetické studie (viz Bohlen a kol. 2006 nebo Bryja a kol. 2010) tyto výsledky částečně doplňují a podporují, ukazují však na komplikovanější scénář. Zdá se, že hořavky osídlily evropská povodí během holocénu. Kontinent kolonizovaly dvěma hlavními cestami – dunajskou a severní – přes Dněpr, Dněstr a Vislu, resp. její postpleistocenní větší předchůdkyni *Megavistula*. Na druhou stranu je zřejmé, že v oblasti východního Středozeří (v dnešním Řecku, Turecku a na jihu Bulharska) přežívaly populace hořavek během celého pleistocénu a v období teplejších výkyvů klimatu mohly kolonizovat kontinentální Evropu opakovaně. Předpokládá se, že jedno z glaciálních refugií se nacházelo také v jižní Francii.

Ať již byla historie osídlení Evropy hořavkami jakákoli, je téměř jisté, že evoluční tlak na sladkovodní mlže, hostitele jejich jiker a embryí (obr. 2), byl ve střední Evropě výrazně nižší než v oblasti jihovýchodních refugií (o kolonizaci mlžů toho mnoho nevíme, ale jejich teplotní nároky jsou výrazně nižší než hořavek). Tam jsou hořavky dodnes velice početné a dosahují na středoevropské poměry nevídané populační hustoty. Znamená to, že mlži v oblasti Středozeří žijí pod větším a delším evolučním tlakem ze strany hořavek a také měli více času na vznik adaptací, jak se těmto parazitickým rybám bránit. Hořavky kladení jiker do žaberní dutiny poškozují mlžům žaberní tkáň, soupeří o kyslík a omezují jejich růst (Reichard a kol. 2006). Navíc se hořavky dokáží velice účinně vyhnout parazitaci larválních stadií (glochidií) velevrubovitých mlžů (v Evropě rody škeble – *Anodonta*, obr. 5, velevrub – *Unio*), které se musejí v rámci svého životního cyklu encystovat na ploutvích nebo žábrách rybích hostitelů. Využití mohou široké spektrum druhů ryb, ovšem hořavky dokáží glochidiím v encystaci zatím neznámým způsobem zabránit a glochidia se na nich neuchytí.

Koevoluce je dynamický proces

Srovnání výsledků koevolučního závodu ve zbrojení mezi hořavkami a mlži v oblastech, v nichž se sympatricky vyskytují minimálně dva miliony let (západní část Anatólie v Turecku), s jižní Moravou, kde je doba jejich soužití znatelně kratší, poskytl zajímavé výsledky (Reichard a kol. 2010). Mlži v oblasti dlouhodobého společného výskytu vyvinuli účinné protiadaptace ke snížení parazitace hořavkami. Jikry a embrya těchto ryb jsou často vyvrhována ze žaberní dutiny snad následkem rych-

1 Samcům hořavky duhové (*Rhodeus amarus*) se během období tření zvýrazní červené a černé zbarvení těla a ploutví. Foto M. Reichard





2 Embrya hořavek duhových v žaberním aparátu mlže rodu velevrub (*Unio*). Vlevo pokročilá embrya v třetím až čtvrtém týdnu vývoje, vpravo jikry a raná embrya v prvních dnech po naklazení. Foto M. Reichard

3 Čerstvě nakladená jikra hořavky duhové vyvrhovaná z vydechovacího sifonu mlže

4 Etologická sledování hořavek lze provádět přímo v terénu. Samci mají své teritorium s mlžem často v mělkých částech tůň a řek – chování hořavek, včetně tření, v jejich přirozeném prostředí můžeme tedy snadno pozorovat z hladiny při šnorchlování.

5 Pohled na sledované teritorium se samcem hořavky duhové a mlži škeblí asijskou (*Sinanodonta woodiana*, vlevo) a škeblí říční (*Anodonta anatina*, vpravo).

lejšího zavření vydechovacího otvoru (sifonu) mlžů jako reakce na fyzický dotek. Vliv může mít i anatomická adaptace ve formě širšího propojení mezi nadechovacím a vydechovacím sifonem. Oba tyto rozdíly mezi středoevropskými a tureckými populacemi mlžů – jak u škeblí říční (*A. anatina*), tak u velevruba malířského (*U. pictorum*) – mohou vychýlit kladélko samic hořavek z ideálního směru a zjednodušit tak následně vyvržení jiker ze žaberní dutiny pomocí prudkého a mohutného vypuzení vody ze žaber (obr. 3). Naopak ve střední Evropě hořavky využívají evolučně méně přizpůsobené populace stejných druhů mlžů s nevýraznými obrannými mechanismy – míra parazitace je zde i přes současnou expanzi hořavek mnohem nižší (a bylo tomu tak pravděpodobně i v minulosti).

V posledních letech se však život hořavek v některých vodách střední Evropy stal komplikovanějším. Od konce minulého stol. se začaly v Evropě objevovat populace nepůvodního druhu škeblí asijské (*Sinanodonta woodiana*). Nejprve byly nalezeny v teplejších vodách u elektrárenských komplexů, nicméně v posledních letech rychle kolonizují tekoucí i stojaté vody celé Evropy (viz také Živa 2003, 4: 173–175 a 2004, 1: 41). Stále se zdá, že dávají přednost teplé vodě, ovšem hojně nejsou jen v portugalských a španělských řekách a v oblasti dolního Dunaje, ale také např. v italském subalpínském jezeře Maggiore, v maďarském Balatonu, u nás nejprve v řece Kyjovce na jižní Moravě a v jihočeských rybnících. Současné rozšíření už je ale větší. Na mnohých z těchto míst se škeblí asijská setkává s hořavkami. Původní areál škeblí asijské se rozkládá v oblasti Dálného východu, centru rozšíření hořavek, kterých ve východní Asii žije několik desítek druhů. V oblasti přirozeného výskytu tedy škeblí asijská žije sympatricky s různými druhy hořavek a tomu také odpovídá její schopnost se s jikrami a embryi těchto ryb vypořádat (asijské hořavky kladou své jikry také do škeblí asijské).

Při prvních pokusech s polskou populací škeblí asijské hořavky duhové z Polska i z řeky Kyjovky tyto nepůvodní mlže hojně využívaly ke kladení jiker, ovšem všechna embrya byla postupně vyvržena a měsíc trvající embryonální vývoj v žaberní dutině nepřezila jediná hořavka (Reichard a kol. 2007). Následné pokusy s populací škeblí asijské z řeky Kyjovky přinesly ale velké překvapení. Hořavky se k těmto škeblím chovaly úplně jinak a kla-

dení jiker do jejich žaberní dutiny se vyhýbaly. Zatím pracujeme s hypotézou, že se škeblí asijská do Evropy dostala z několika různých částí východní Asie a zdrojové populace mohou být v různém stavu ko-evolučního soupeření s hořavkami. Více nám snad napoví probíhající populačně genetická studie škeblí asijské z Evropy a Asie.

Dalším zajímavým zjištěním byl fakt, že škeblí asijská může při vývoji svých parazitických larev využívat i hořavky duhové. Škeblí asijská je opravdovým generalistou a vývoj jejích glochidií byl dokončen na všech druzích ryb, které jsme experimentálně infikovali. Je velmi pravděpodobné, že jde o důležitý faktor napomáhající jejímu úspěšnému tažení evropskými vodami (Douda a kol. 2012).

Další nepůvodní druhy

Jedním z výrazných trendů dnešních společenstev je neustálý nárůst počtu nepůvodních druhů. To platí vrchovatě i pro sladkovodní ekosystémy střední Evropy. Je otázkou, jak tyto nové druhy ovlivní vztahy mezi těmi původními. Předpokládá se, že vliv jednotlivých nepůvodních druhů se násobí vlivem vzájemných, i když často nepřímých, pozitivních vazeb a tento jev dostal v angličtině úderný název invasional meltdown (slovo meltdown má vytvořit paralelu s roztavením jádra – nuclear meltdown – tedy postupný a neodvratný proces). Přítomnost jednoho nepůvodního druhu tak může výrazně zvýšit pravděpodobnost, že se do společenstva úspěšně začlení také další nepůvodní organismy.

Nepůvodních druhů, které mohou ve společenstvech toků a tůň moravských



nížinných řek výrazně ovlivnit vztah mezi hořavkami a mlži, je několik. Slávička mnohotvárná (*Dreissena polymorpha*), pocházející z černomořské oblasti, se na mnoha lokalitách vyskytuje vcelku masově a její početnost prochází silnými cykly. Tím, že jako substrát často využívá velevrubu a škeble, snižuje jejich schopnost filtrace a na řadě lokalit dochází k silnému úhynu velevrubovitých mlžů. Na druhou stranu však omezuje jejich dostupnost pro hořavky a tím snižuje parazitaci velkých mlžů embryi hořavek. Usazuje se totiž v oblasti sifonů a v případě nárůstu fyzicky znemožní hořavkám dosáhnout do žaberní dutiny velevruba či škeble (Vrtílek a kol. 2012). Pozoruhodné je, že slávičky jsou hojné v mediteránní části areálu hořavek – srovnání soužití hořavek, mlžů a sláviček v těchto dvou oblastech přinese jistě zajímavé výsledky.

Dalším druhem, který má potenciál osídlit velkou část Evropy, je hořavka očkátá (*R. ocellatus*, obr. 6 a 7). Vyskytuje se v širokém pásu od jižního Ruska (povodí Amuru) až po subtropickou jižní Čínu (okolí Kantonu a Hongkongu). Výběrem hostitele jde o generalistu, jikry klade do mnoha druhů asijských mlžů a v zajetí také do všech velevrubovitých mlžů evropských. S hořavkou očkátou se již obchoduje mezi akvaristy, bývá dovážena z chovů v jihovýchodní Asii a je asi pouze otázkou času, kdy a kde se v Evropě objeví ve volné přírodě. Její výskyt může mít nepředvídatelné následky pro evropskou hořavku duhovou a my se v současnosti experimentálně pokoušíme tyto možnosti popsat. V uzavřených polopřirozených podmínkách testujeme, jak ovlivní přítomnost hořavek očkátých reprodukční úspěšnost hořavek duhových, a to jak v případě výskytu jen původních evropských mlžů, tak v případě invaze škeble asijské. Zatím se zdá, že samci evropských hořavek duhových jsou agresivnější a ubrání si tedy lepší teritoria. Na druhou stranu je však reprodukční sezona hořavek očkátých delší a od poloviny června již samci hořavky duhové nebrání samcům hořavky očkáté v přístupu k nejlepšímu teritoriu. V laboratoři se tyto dva druhy mohou plodně křížit, ovšem potomstvo F1 generace je sterilní. Na dvoření samců jednoho druhu reagují samice druhého druhu jen sporadicky (někdy však ano), ale v přírodě existuje možnost mezidruhového oplození v žaberním aparátu mlžů v případě

přítomnosti spermií druhého druhu. Spermiie hořavek jsou v žaberním aparátu mlžů připraveny k oplození jiker nejméně po dobu 15 minut a to je doba, kdy může dojít ke změně držení teritoria. Více o možné hybridizaci, ale také např. přežití středo-evropských zim hořavkou očkátou, se snad dozvíme z probíhajících pokusů.

Současná situace vyvolává mnoho dalších otázek. Jedno je však jisté – nepůvodní druhy mívají neočekávané dopady na původní společenstva a invazní škeble asijská je toho velmi dobrým příkladem. Dokázala hostitelsko-parazitický vztah mezi evropskými hořavkami a mlži převrátit naruby – její larvy běžně parazitují hořavky, ale hořavky duhové tento pro ně nový druh škeble parazitovat nemohou. Parazit a hostitel si vyměnili role a původní parazit – hořavka je parazitována svým potenciálním hostitelem – mlžem. Invazní škeble se tak nejen vyhýbá parazitaci hořavkou, ale sama ji využívá k dalšímu šíření. Na celé situaci je pikantní skutečnost, že hořavka duhová pravděpodobně není součástí naší přírody příliš dlouhou dobu a velkou část Evropy možná osídlila přirozenou cestou nebo s pomocí člověka až během posledních století. To ukazuje, jak může být pojem „nepůvodní druh“ někdy zavádějící.

Popularizace vědy na ÚBO AV ČR, v. v. i., je podpořena Evropským sociálním fondem, Operačním programem Vzdělávání pro konkurenceschopnost, projektu Věda všemi smysly. Reg. číslo CZ.1.07/2.3.00/35.0026 (tento projekt je spolufinancován Evropskou unií a státním rozpočtem České republiky).

6 Samice hořavky očkáté (*R. ocellatus*) s typickou černou skvrnou na hřbetní ploutvi a protaženým kladélkem signalizujícím připravenost ke tření. Samice hořavek očkátých mají výrazně delší reprodukční sezonu než u evropské hořavky duhové, a to nejen v oblasti svého původního asijského výskytu, ale i v podmínkách střední Evropy.

7 Samec hořavky očkáté v typickém zbarvení. Jelikož hostitelské preference hořavky očkáté a h. duhové jsou shodné, soupeří samci těchto dvou druhů o stejné mlže. Samci hořavek očkátých většinou prohrávají souboje o teritoria se samci h. duhové, vše ale závisí na přítomnosti samic a motivaci samců tato teritoria v blízkosti mlžů hájit. Snímky: C. Smith, pokud není uvedeno jinak

8 Kresba hořavky duhové z článku Antonína Friče České ryby (Živa 1859, seriál I.–IV.). Z hlediska etymologického (původu českého pojmenování) i v souvislosti s úvahami o jejím rozšíření jsou zajímavé Fričovy údaje: „Hořavka jest nejmenší rybička sladkých vod evropských, a jakkoli nepatrná, jest přece pro skoumatele přírody velmi zajímavá... Maso její jest hořké, a ani žádná dravá ryba mimo okouna o ni tuze nedbá. Ona žije v čistých, plynoucích vodách s kamenitým dnem po celé střední Evropě... Ačkoli jest hořavka i v Čechách dosti hojná a známá, předce zřídka na trh přinešena bývá, a to jen náhodou mezi jinými rybami, proto že se k jídlu pro svou hořkost nehodí.“

