

# Rozmnožování hořavky duhové I.

## Soužití s mlži

Martin Reichard

Ryby jsou druhově nejpočetnější skupinou obratlovců a odhadovaných 30 tisíc dosud vědecky popsanych druhů tvoří více než polovinu druhové bohatosti všech obratlovců. Rozmanitost systematická je však pouze odrazem rozmanitosti životních strategií a během své dlouhé evoluční historie dokázaly ryby kolonizovat neuvěřitelné množství nik a vyvinout nepřehledné množství reprodukčních strategií. Ačkoli jsou neprávem považovány za živočichy, kteří se o své potomstvo nijak zvlášť nestarají, právě mezi rybami najdeme příklady reprodukčních strategií tak bizarních, že se směle mohou rovnat s nejexcentričtějšími zástupci hmyzu, korýšů a jiných bezobratlých (Živa 2002, 2: 77–79, 3: 128–129).

Naprostá většina ryb je známá tím, že odkládá své pohlavní produkty v prudkém reji, česky příhodně pojmenovaném tření. K oplození dochází ve volné vodě a oplozené jikry klesají ke dnu nebo jsou unášeny proudem vody. Tento způsob rozmnožování, z evolučního hlediska pravděpodobně původní, je vskutku poměrně běžný. To však nic nemění na tom, že hodně ryb vyvinulo mnohem složitější způsob rozmnožování a různé formy rodičovské péče nejsou tak výjimečné, jak by se po přečtení základních učebnic biologie mohlo zdát. Je pravda, že většina ryb se stará o své potomky pouze pasivně, ale i skutečná rodičovská péče o jikry a mláďata se vyvinula mnohokrát nezávisle na sobě — ryby hlídají své potomstvo v různorodých skrýších a hnízdech, nosí je nalepené na těle, pečují o ně ve vlastní ústní dutině či rodí živá mláďata. Ryby mají také své „kukačky“. Sumci pe-

řovci kukaččí (*Synodontis petricola*) z afrického jezera Tanganika podstrčí své jikry cichlidám, naprosto nepřibuzným rybám z řádu ostnoploutvých, a ty je odnáší ve své ústní dutině na úkor vlastního potomstva. Pro podobné příklady však nemusíme chodit nijak daleko. Hořavka duhová (*Rhodeus sericeus*), ryba hojná v odstavených ramelech a pomalu tekoucích vodách nížinných oblastí téměř celé Evropy, vyřešila péči o potomky podobným způsobem. Za hostitele svých mláďat si hořavka ovšem nevybírání jiné druhy ryb, ale sladkovodní mlže.

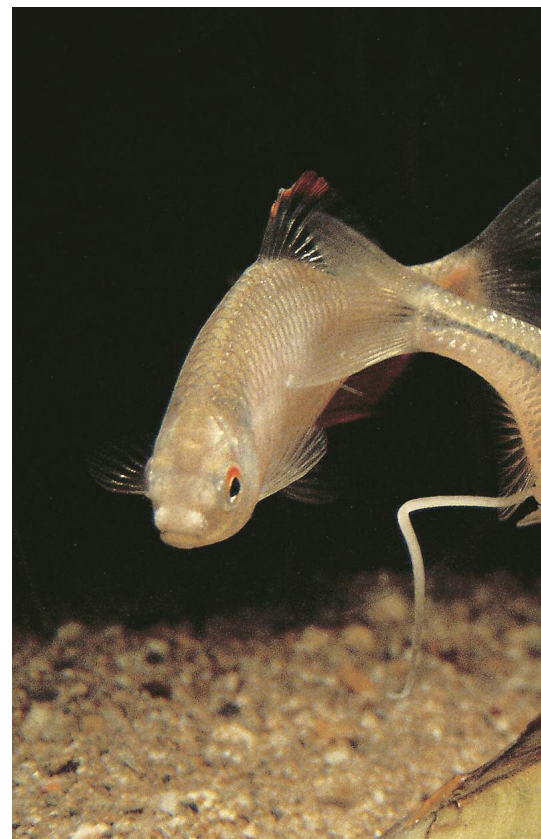
Hořavka duhová je na první pohled nenápadná, drobná kaprovitá rybka, jen vzácně dorůstající více než 6 cm. Mimo období rozmnožování je převážně stříbřitě zbarvená a zaujme snad jen svítivě modrým pruhem táhnoucím se podélně středem zadní části těla. Způsob jejího rozmnožová-

ní je však mezi evropskými druhy ryb naprosto unikátní. V období tření, což je v podmínkách střední Evropy mezi koncem dubna a začátkem května, se řítní ploutev a břišní část těla samců zbarví do červena a samci mezi sebou bojují o malá teritoria v okolí živých sladkovodních mlžů. Samec, který takové teritorium získal, do něj láká samice. Těm narůstá v období rozmnožování dlouhé kladélko, pomocí něhož kladou jikry hluboko do žaberní dutiny mlže. Jestliže samice opětuje vábení samce projevované třepetavým pohybem celého těla (viz obr.), velmi rychlým pohybem zasune kladélko do vydechovacího otvoru žaberní dutiny mlže (viz obr.) a naklade snůšku dvou až čtyř jiker. Samec vypustí spermie v blízkosti nadechovacího otvoru (viz obr.) a mlž je nasaje spolu s filtrovanou vodou. Taktó se spermie dostanou k jikrám uloženým v žaberních lupíncích — k oplození tedy dochází uvnitř žaberní dutiny mlže. Embrya se líhnou z relativně velkých oválných jiker (3×1 mm) již za dva dny, ovšem bezpečný úkryt v žaberní dutině opouštějí až za měsíc, kdy dosahují velikosti přes 10 mm. V té době jsou již po všech stránkách dobře vybaveny k samostatnému životu.

Přestože takový způsob rozmnožování je velice neobvyklý, nelze jej považovat za naprosto originální. U kaprovitých ryb dokáží obdobným způsobem využívat živé mlže i hrouzkům podobné ryby r. *Sarcocheilichthys*. Terčovka čínská (*Careproctus sinensis*) z čel. *Liparidae*, vzdálená příbuzná našich vranek, zase klade jikry pod krunýř mořských krabů.

Hořavky jsou monofyletickou skupinou

Vlevo pár hořavky duhové (*Rhodeus sericeus*) před třením. Samice s kladélkem pozorně hodnotí kvalitu vnitřního prostředí mlže, vpravo je samec. Snímky M. Reicharda, není-li uvedeno jinak



kaprovitých ryb hodnocenou na úrovni podčeledi (3 rody a kolem 50 druhů). Přítomnost hořavky duhové v Evropě je poněkud záhadná. Centrum areálu rozšíření podčeledi hořavek je ve východní Asii a většina druhů obývá oblast Číny, Korejského poloostrova a Japonska. Některé druhy zasahují na sever do ruské části povodí Amuru, jiné do povodí Mekongu ve Vietnamu a Laosu na jihu, ale celkově je rozšíření hořavek poměrně dobře ohraničeno a konzistentní. Hořavka duhová je výjimkou. V Evropě se vyskytuje od britských ostrovů na západě po téměř celém území Evropy až do Ruska a také v Turecku včetně jeho asijské části. Na většině asijské části Ruska chybí a vyskytuje se až na samém východě v povodí řeky Amur a na ostrově Sachalin. Na to, zda se hořavka duhová po skončení ledových dob rozšířila do Evropy z refugií v oblasti Kavkazu, či zda pro její neobvyklý areál existuje jiné vysvětlení, se v současnosti snaží odpovědět vědci pomocí moderních fylogeografických a genetických přístupů.

### Hořavky a jejich hostitelští mlži

V rámci areálu je výskyt hořavek striktně vázán na rozšíření sladkovodních mlžů — bez nich se rozmnožovat nemohou. Na našem území využívají hořavky čtyři druhy mlžů čel. velevrubovitých (*Unionidae*): velevruba malířského (*Unio pictorum*), velevruba nadmutého (*U. tumidus*), škebli říční (*Anodonta anatina*) a škebli rybníčnou (*A. cygnea*). Možným hostitelem je i vzácně se vyskytující škeble plochá (*Pseudanodonta complanata*). Velevrub tupý (*Unio crassus*) a perlorodka říční (*Margaritifera margaritifera*) z čel. *Margaritifera* jsou sice také potenciálními

Samec hořavky duhové (vlevo) dvořící se samici (s kladélkem, vpravo). Foto C. Smith



hostiteli, ovšem jejich výskyt převážně v horních úsecích vodních toků se s výskytem hořavky nepřekrývá.

Hořavky si své hostitele pečlivě vybírají a jikry kladou přednostně do velevrubů či škeble říční. Škebli rybníčné se snaží vyhýbat a mají pro to dobrý důvod. Úmrtnost embryí hořavek je poměrně značná a v žaberní dutině škeble rybníčné je mnohem vyšší než u ostatních tří hostitelských druhů. Důvodem je pravděpodobně vyšší efektivita využívání kyslíku škebli rybníčnou, což má za následek jeho nižší dostupnost pro embrya hořavek, pro které je dostatek kyslíku v raném vývoji limitujícím faktorem. Hořavka dokáže „kvalitu“ hostitele velice dobře rozpoznat a především samice tráví dlouhou dobu pozorným hodnocením kyslíkových poměrů v žaberní dutině. Než se rozhodnou, zda do mlže nakladou jikry, testují vodu vycházející z vydechovacího otvoru mlže. Protože kyslík spotřebovávají také embrya hořavek, preferují při kladení jiker rovněž mlže s co nejnižší hustotou již přítomných vyvíjejících se embryí.

Neobvyklý vztah mezi hořavkami a mlži byl poprvé popsán začátkem 19. stol. a dlouhá léta se věřilo, že tento vztah je mutualistický, prospěšný pro oba symbionty. Hořavky nacházejí v mlžích bezpečné místo pro raný vývoj svého potomstva. Na druhou stranu velevrubovití mlži procházejí během svého ontogenetického vývoje stadiem mikroskopických parazitických larv — glochidií. Dospělí mlži vypouštějí tyto larvy v obrovském množství do volné vody a glochidia, vznášena vodními proudy, se musí během několika hodin přichytit k hostiteli. Ve chvíli, kdy se glochidium dostane do kontaktu s rybí tkání, zasekne

Samice hořavky duhové při kladení jiker s kladélkem zcela zasunutým vydechovacím otvorem do žaberní dutiny mlže. V této poloze samice setrvává pouze zlomek sekundy



do ní své miniaturní ozubené lasturky. Po dobu několika týdnů se potom encystované glochidium živí tkání hostitelské ryby, než se konečně z cysty uvolní a v sedimentu pokračuje svůj život jako dospělý mlž s pevnou lasturou. Dospělí mlži slouží hořavkám jako hostitel během jejich raného vývoje a podobný vztah se předpokládá také mezi dospělými hořavkami a larvami mlžů — už jen proto, že se dospělé hořavky vyskytují v blízkosti mlžů mnohem častěji než ostatní druhy ryb.

Popis takto vzájemně prospěšného vztahu mezi hořavkami a mlži dlouhá léta sloužil jako příklad vzorné symbiomy. Nejnovější experimenty ale potvrzují jiná dřívější občasná pozorování (např. Holčík a Lohnský 1958) — hořavky jsou ve skutečnosti paraziti mlžů (vlastní nepublikované údaje). Hořavky se glochidiím úspěšně vyhýbají a v období, kdy jsou jiné druhy ryb napadeny stovkami glochidií, je pravděpodobnost nalezení larv mlžů na hořavce minimální. To však není vše — jikry a embrya hořavek, jimiž mohou být žaberní dutiny mlžů doslova přeplněny, výrazně zpomalují jejich růst. Tato skutečnost není ani tak překvapivá, pokud si uvědomíme, že jikry hořavek jsou téměř 3 mm velké a není vzácností nalézt mlže s více než 100 jikrami či vyvíjejícími se embryi v žaberní dutině. Embrya hořavek nejenže soupeří s hostitelským mlžem o kyslík, ale také poškozují jeho žaberní tkáň a výrazně snižují schopnost filtrace potravy. Mlži parazitovaní hořavkami během jarních a letních měsíců téměř nerostou, naopak lastury neparazitovaných jedinců jsou schopny za kritické tři měsíce narůst téměř o celý centimetr, což je u mlžů rychlost růstu poměrně značná.

### Adaptace hořavek k soužití s mlži

Mlži ovšem nejsou ve vztahu k hořavkám úplně bezbranní. Embryi hořavek se

mohou aktivně zbavovat prudkými stahy svalstva, které vedou k vyvržení jednotlivých jiker či vyvíjejících se embryí. Evropské mlži toho využívají jen zřídka, ovšem asijské druhy vyvrhují až 50 % všech jiker už během několika vteřin po naklazení. Zde se nabízí porovnání s koevolučními závoďy kukaček a jejich hostitelů — evropské hořavky mají v tomto souboji poněkud navrch a jejich jikry mlži přijmou. Naopak ve východní Asii, kde je početnost a druhová bohatost hořavek mnohem vyšší a vzájemné interakce mezi hořavkami a mlži mají bezesporu delší evoluční historii, jsou mlži připraveni se poměrně důrazně parazitaci bránit a nejméně třetinu nakladených jiker ihned vyvrhnou.

Hořavky samozřejmě vyvinuly mnoho protiadaptací, jak se mlžům ubránit a jak přežít v žaberní dutině bez úhony. První zřejmou adaptací je značná velikost jikry a množství zásobního žloutku — ve srovnání s ostatními kaprovitými rybami nepoměrně vysoká — však také musí zásobit embryo po dobu jednoho měsíce. Další adaptací je brzké líhnutí. Jikerný obal chrání rané embryo před nepřízní okolního prostředí není v relativně stálém prostředí žaberní dutiny mlže zapotřebí a zbytečně omezuje přísun kyslíku. Jak již bylo řečeno, dostupnost kyslíku se zdá být jedním z nejvíce limitujících faktorů v rané ontogenezi hořavek. Záhy po vylíhnutí se jim výrazně rozšíří ploutevní lem, který je protkán jemnými cévami zajišťujícími volnou difuzí výměnu kyslíku. Mlž ovšem může při nepříznivých podmínkách na čas zavřít lasturu a přestat filtrovat čerstvou okysličenou vodu. Na tuto skutečnost jsou embrya hořavek také připravena a ke glykolýze mohou využít alternativní metabolickou dráhu pomocí alkoholového kvašení. Některé

*Samice hořavky duhové klade jikry při vytahování kladélka z vydechovacího otvoru mlže, vlevo*

z asijských druhů hořavek vyřešily nedostatečný přísun kyslíku jiným způsobem. Mohutný ploutevní lem jim chybí a namísto něj si pomocí vlnivého pohybu vytvářejí uvnitř žaber mlže ještě svou vlastní dodatečnou cirkulaci a neustále přivádějí okysličenou vodu uvnitř žaberního lupínku. Jak jsem již zmínil, embrya hořavek se musí bránit také pokusům o vyvržení z žaberní dutiny. Zatímco hořavkám r. *Rhodeus* se brzy po vylíhnutí vyvíjejí špičaté výrůstky, pomocí nichž se embrya pevně zachytí v žaberních komůrkách, zástupcům rodu *Tanakia* a *Acheilognathus* tyto výrůstky chybějí. O to více je však jejich hlava a tělo pokryto drobnými háčky a lepivými výběžky, kterými se v žaberním aparátu mlže přichytí neméně bezpečně.

Koevoluce mezi hořavkami a jejich hostiteli se podepsala také na tvaru a struktuře samičího kladélka. Obecně je kladélko ryb obvykle poměrně krátké a zřídka dosahuje délky větší než 3 mm. U hořavek však může dosahovat délky přes 10 cm a výrazně přesahovat délku těla samice. Délka kladélka se velice rychle mění — je ovlivňována hormonálně a souvisí s ovulací. Nejdelší kladélka mají samozřejmě pohlavně aktivní samice. V době mezi jednotlivými třecími periodami se kladélko zkracuje až na délku pouhých 5 mm, během několika hodin se opět protáhne do původní délky. Není divu, že tato schopnost hořavek byla v minulém století využívána k testování těhotenství (Duyvené de Wit 1940) — injekční podání moči těhotné ženy do těla samice hořavky mělo údajně za následek výrazné prodloužení kladélka v krátkém časovém intervalu.

Při vlastním kladejích jiker je důležitá funkce moči. Ta se sbírá nad kladélkem v blízkosti

*Samec hořavky duhové při ejakulaci vypouští spermie, které mlž nasaje nadechovacím otvorem do žaberní dutiny, kde dojde k oplození jiker (vpravo). Foto C. Smith*

osti ovulovaných jiker a při vlastním kladejích je prudce vypuzena do kladélka a žene před sebou snůšku jiker. Důležitou roli hraje pravděpodobně také reakce mlže — na vsunutí kladélka reaguje mechanickým uzavřením vydechovacího otvoru a rychlé vytáhnutí kladélka samičí může napomoci naklazení jiker. Přesný mechanismus kladejích je však stále nejasný — celý proces se odehrává ve zlomku vteřiny a je těžko pozorovatelný. Probíhající výzkum snad pomůže tento jev více objasnit a upřesnit.

Nejzáhadnější otázkou zůstává adaptace spermií samců hořavek na vnitřní prostředí mlže. Spermie sladkovodních ryb jsou extrémně krátkověké a životnost delší než několik minut je výjimečná. Spermie lososovitých ryb jsou schopny oplození maximálně půl minuty po vypuštění, pro kaprovité ryby je typická životnost mezi dvěma a třemi minutami. Nejprve se zdálo, že ani hořavka není v tomto směru výjimkou — při experimentech byly spermie hořavek schopny oplození jiker na Petriho misce do tří minut po jejich aktivaci. Při určování paternity embryí se ovšem ukázalo, že životnost spermií *in vitro* vůbec neodpovídá životnosti spermií v žaberním aparátu mlže. Otcem embryí se v několika případech stal samec, který vypouštěl své spermie mnohem dříve, než došlo k naklazení jiker; v jednom případě dokonce 14 minut před jejich naklazením (Reichard a kol. 2004).

Tento objev vysvětlil další charakteristický znak samců hořavek. Ti totiž zdánlivě plývají svými spermii — ve více či méně pravidelných intervalech vypouštějí spermie nad nadechovacím otvorem mlže, a to i v případech, kdy není v dohledu žádná samice. Samci tak pravděpodobně získávají nad svými soky náskok — když samice naklade jikry, budou již jejich spermie na žaberních lupíncích mlže připraveny k oplození jiker. O dalších zvláštích rozmnožování hořavky duhové si ale řekneme více až příště.

