

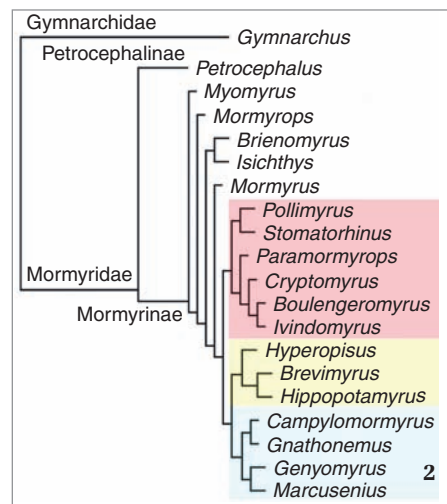
Ostnojazyčné ryby řádu Osteoglossiformes 5. Aba a rypouni

Rypouni z čeledi Mormyridae jsou druhově i tvarově nejrozrůzněnější skupinou ostnojazyčných ryb, jejichž ostatní linie jsou druhově poměrně chudé (Živa 2018, 1–4). Velikost rypounů se pohybuje od 4–5 cm (některé druhy rodů *Petrocephalus* a *Stomatorhinus*) po zástupce dosahující 1,5 m (rypoun úhořovitý – *Mormyrops anguilloides*). Většina druhů však dorůstá do velikosti 10–50 cm. Rypouni své české jméno získali na základě skutečnosti, že řada druhů některých rodů (např. *Gnathonemus*, *Campylomormyrus*, *Mormyrus*) má silně protažený rypec, případně také velmi prodloužený pysk na dolní čelisti připomínající chobot slonů; odtud i jejich anglický název elephant fishes. Jsou na rozdíl od ostatních skupin ostnojazyčných, podobně jako motýlkovec africký (*Pantodon buchholzi*), čeledí výhradně africkou, patří tedy k endemitům tohoto kontinentu. O těchto rybách a jejich smyslech bylo publikováno množství odborných studií. V naší populární literatuře se však o rypounech mnoho nedočteme, a proto tento díl seriálu o ostnojazyčných rybách věnuji právě jim.

Dnes je rypounů taxonomicky známo na 230 druhů ve více než 20 rodech a poznávání jejich diverzity samozřejmě nekončí, poslední rod *Cryptomyrus* byl popsán teprve před dvěma lety (Sullivan a kol. 2016) a nově popsané druhy přibývají každým rokem. Největší diverzita čeledi je v říčních systémech střední a západní Afriky a také zde bývají nejhojnějšími rybami místních ichtyofaun. Rypouni představují odedávna důležitou složku lidské potravy. Egypťané je zobrazovali na stěnách hrobek, a to s udivující přesností, umožňující určit příslušný druh či rod. Dokonce uctívali rybu rodu *Mormyrus*, pravděpodobně rypouna nilského (*M. niloticus*), v chrámu ve starověkém městě Oxyrhynchus, dnešním egyptském el-Bahnasa. Některé menší a pestře zbarvené druhy zase

bývají chovány v akváriích, zejména veřejných, jako rarity.

Nejzajímavější u těchto ryb je však jejich schopnost generovat a vysílat slabé elektrické pulzy a přijímat tyto signály specializovanými buněčnými elektroreceptory. Pomocí tohoto „elektrického“ smyslu se rypouni orientují ve vodním prostředí, lokalizují potravu (viz dále), komunikují mezi sebou, používají ho při rozmnožování, mohou poznat predátora a bylo prokázáno, že mají velmi vyvinutou paměť a dokonce si spolu hrají (!). Tento smysl byl u rypounů objeven teprve v polovině 20. stol. (např. Lissman a Machin 1958) a vzhledem k tomu, že se elektrické signály dají poměrně snadno měřit, se tyto ryby staly významným modelovým systémem pro výzkum biologie smyslů, chování



i vnitro- a mezidruhové komunikace u ryb a obratlovců obecně.

Fylogenetické postavení

Rypounovití tvoří čeleď Mormyridae, která spolu s čeledí gymnarchovití (Gymnarchidae) představuje monofyletickou linii, taxonomicky rozeznávanou jako nadčeleď Mormyroidea. Nejblíže příbuzní této nadčeledi jsou nožovci čeledi Notopteridae (viz Živa 2018, 4: 191–195), dohromady pak spojování do podřádu Notopteroidei (Sullivan a kol. 2000, Lavoué a kol. 2003). Gymnarchovití je čeleď monotypická tvořená snad jediným druhem – gymnarchem nilským (*Gymnarchus niloticus*, obr. 3), známějším v odborné i populární literatuře pod rozšířeným jménem aba. Rypouni a aba kromě molekulárněgenetických znaků sdílejí některé znaky morfologické – nepřítomnost zubů na spodní čelisti (maxile), výrazně zvětšený mozeček (cerebellum), drobné oči, schopnost emitovat elektrické pulzy orgánem vzniklým ze svalů ocasního násadce, přední část plovacího měchýře zasahující do lebky (intrakraniálně, jako u afrických nožovců) a spermie bez bičíku (aflagelátní). V páté edici knihy *Fishes of the World* (Nelson a kol. 2016) se zmiňuje možnost, že čeleď Mormyridae bez zařazení aby (gymnarcha) by mohla být pouhou parafyletickou konstrukcí, bližší podrobnosti však současná literatura ne-





1 Rybář s vrhací sítí u peřejí Kinsuka v řece Kongo (Demokratická republika Kongo). Dolní tok řeky je rozčleněn několika úseky peřejí, které izolují endemické populace a patří k místům s vysokou biodiverzitou ryb adaptovaných na reofilní prostředí.

2 Fylogenetické vztahy rypounů založené na molekulárních znacích zpřesnily poznatky založené na znacích morfologických. Je patrné, že uvnitř čeledi Mormyridae existují dvě linie – monotypická Petrocephalinae a Mormyrinae, zahrnující ostatní známé rody. U druhé podčeledi jsou zřetelné tři monofyletické skupiny rodů (označeno barevně).

Upraveno podle: S. Lavoué a kol.

(2000, 2003) a J. P. Sullivan a kol. (2000)

3 Aba neboli gymnarch nilský (*Gymnarchus niloticus*). Je vidět charakteristická dlouhá hřbetní ploutev a nitkovitý ocas; břišní a řitní ploutvev chybějí. Převzato z Wikimedia Commons, v souladu s podmínkami použití

4 Blíže neurčený druh rypouna rodu *Stomatorhinus* z řeky Lopori, centrální oblast Demokratické republiky Kongo. Jejich okrouhlé hlavy s malými ústy připomínají utváření přední části hlavy některých kytovců a jsou adaptací na příjem elektrických signálů.

5 Rypoun *Mormyrus (rume) proboscirostris* na trhu v městečku Ngabé na řece Kongo. Republika Kongo

6 Rypoun Boulengerův (*Mormyrops boulengeri*) z řeky Lopori.

Snímky V. Gvoždíka (obr. 1 a 4–6)

uvádí a dosavadní molekulárněgenetické studie ukazují, že aba je sesterskou linií všech rypounů (obr. 2).

Aba

Na první pohled nelze abu zaměnit s žádnou jinou sladkovodní rybou (obr. 3). Má velmi protáhlé tělo, s chybějícími ploutvemi břišními, ploutví řitní a ocasní. Naproti tomu se vyznačuje extrémně dlouhou ploutví hřbetní se 180 až 230 paprsky,

táhnoucí se od počátku hřbetu téměř po nitkovitý konec těla. Tato ploutev slouží k pohybu pomocí vlnění (undulace), podobně jako u nožovců, kteří ale mají takto uzpůsobenou ploutev řitní. Undulace umožňuje pohyb dopředu i dozadu, kdy tělo zůstává pevné (rigidní). Tělo kromě hlavy pokrývají drobné šupiny, takže vypadá holé. Aba má, podobně jako rypouni, orgán umístěný podél celého ocasního násadce, který vydává elektrické pulzy a vytváří elektrické pole, zároveň je vybaven třemi typy buněčných receptorů k příjmu a dekodování elektrických signálů (elektrorecepti). Oproti rypounům, vysílajícím charakteristicky pulzující elektrické signály, elektrické výboje aby připomínají spíše nepřetržitou, spojitou vlnu (obr. 15G). Je to velká ryba, může dosáhnout délky přes 160 cm a hmotnosti skoro 20 kg, většinou však bývají loveni jedinci o rozměrech kolem 90 cm. Tento druh je podobně jako fantang nilský (*Heterotis niloticus*, viz Živa 2018, 2: 99–103) rozšířen v povodích Nilsko-súdánské (nebo také Sahelsko-súdánské) ichtyogeografické oblasti, tedy v řekách Senegal, Gambie, Volta, Ouémé, Niger, Bénoue, v povodí jezera Čad a také v Nilu a v jezeře Turkana. Živí se korýši, hmyzem a větší jedinci výhradně rybami. Rozmnožování spadá do období dešťů, kdy zřejmě monogamní pár v rostlinami hustě zarostlých močálech v hloubce kolem 1 m staví komplikované eliptické plovoucí hnízdo z rostlin, především trav, přičemž stavba trvá asi



čtyři dny. Poté do hnízda kladou kolem tisíce jantarově zbarvených jiker, z nichž se po pěti dnech líhnou larvy. Během inkubace jiker rodiče každých asi 10 minut hnízdem potřepávají a toto chování ustává, když se objeví první larvy plovoucí na povrchu vody a nadechnou se pomocí přídatného dýchacího orgánu. Aba je v místech výskytu vysoce ceněnou rybou pro kvalitu masa, a tedy kandidátem pro intenzivní akvakulturu (Oladosu 1997).

Rypouni

Jak již bylo v úvodu řečeno, rypounovití tvoří velmi diverzifikovanou skupinu ryb. Dnes rozeznáváme celkem 21 rodů s dosud popsány téměř 230 druhy (tab. 1), přičemž se každým rokem objevují popisy nových druhů (např. Rich a kol. 2017, Levin a Golubtsov 2017). Na základě důkladné analýzy osteologických znaků provedl belgický paleoichtyolog Louis Taverne taxonomickou revizi celé čeledi a ve studii z r. 1972 rozdělil čeleď Mormyridae na dvě podčeledi – Petrocephalinae, obsahující pouze rod *Petrocephalus*, a Mormyrinae, zahrnující všechny ostatní rody (obr. 2 a tab. 1). Výše zmíněné molekulárněfylogenetické studie potvrdily tuto koncepci, tedy monofylii čeledi Mormyridae, základní dělení na dvě evoluční linie, taxonomicky rozeznávané jako podčeledi, a skutečnost, že čeledi Mormyridae a Gymnarchidae jsou sesterské linie. Navíc odhalily tři vnitřní monofyletické linie uvnitř podčeledi Mormyrinae. Přitom však tyto recentní práce i dřívější studie ukazují, že monofylie, tedy platnost několika rodů, je jen nedostatečně podpořena. Opakuje se situace jako u jiných skupin ostnožajzých ryb, tedy že skutečná druhová i rodová diverzita rypounovitých není úplně známa. Je zároveň pozoruhodné, že se systematikou, taxonomií a obecně biologií rypounů zabývá jen málo specialistů, navíc žijících mimo Afriku – americký ichtyolog John P. Sullivan, francouzský fylogenetik Sébastien Lavoué a němečtí biologové a ichtyologové Bernd Kramer a Frank Kirschbaum. Většina našich moderních znalostí o rypounech pochází tedy od nich, jejich studentů a spolupracovníků. Jak anekdoticky kdysi podotkl Paul Skelton, bývalý ředitel South African Centre for Aquatic Biodiversity v Grahams-townu: „Jsem jediný ichtyolog studující africké sladkovodní ryby a žijící v Africe.“

Velikost dospělých rypounů, jak bylo uvedeno, se pohybuje od 4 cm do 1,5 m a tyto ryby jsou morfologicky velmi rozrůzněné (obr. 15). Všichni rypouni mají nevyčlípitelná ústa a tělo kromě hlavy





pokryté malými cykloidními šupinami. Hlavu, včetně očí, hřbet a břišní partie pokrývá tenká vrstva kůže, pod ní leží elektroreceptory různých typů. Všichni také mají na rozdíl od aby zachovány párové a nepárové ploutve, přičemž hřbetní ani řitní ploutve nenesou kostěné paprsky a liší se délkou i tvarem u jednotlivých druhů a rodů. U mnoha rodů jsou pak tyto ploutve umístěny vzadu na těle, více méně symetricky rozložené od postranní čáry. Rovněž všichni zástupci mají na první pohled společné nápadné znaky – ocasní ploutev je hluboce vykrojená s význačně okrouhlým tvarem se symetrickými, masitými laloky pokrytými šupinami a především úzký až velice úzký ocasní násadec. Jedinou výjimku z tohoto pravidla tvoří monotypický rypoun západoafrický (*Isichthys henryi*, obr. 15F), který má značně protažené tělo a redukovany ocasní násadec. V ocasním násadci rypounů se pak nachází orgán vzniklý ze svalových vláken, emitující elektrický proud. Většina druhů rodů *Petrocephalus*, *Pollimyrus* a *Stomatorhinus* (viz obr. 4) jsou ryby menší velikosti s laterálně zploštělým, vysokým tělem s oblými, okrouhlými hlavami a malými ústy se spodním postavením. Pro rypouny tohoto typu se v angličtině užívá označení baby whale, tedy něco jako malá velryba, pro nápadnou podobnost s utvářením přední části hlavy některých kytovců – bezpochyby konvergentně vzniklý znak související s příjmem akustických (kytovic) a elektrických (rypounů) signálů. Jiné druhy, např. z rodů *Mormyrops* (obr. 8), *Paramormyrops* (obr. 15) a *Isichthys*, jsou podlouhlé s válcovitějším tělem a koncovým postavením úst. Naopak druhy rodu *Campylomormyrus* (obr. 15A, B) a některé druhy rodů *Mormyrops* (obr. 6) a *Mormyrus* (obr. 5 a 9) mají dlouhý tubulární rypec užívaný pro lov bezobratlých jejich vybíráním ze substrátu dna – výstižné jméno dostal rypoun slučí (*C. numenius*), protože

sluka podobně vytahuje potravu dlouhým zobákem (tzv. pícháním). Jiné druhy rodů *Marcusenius* (obr. 11 a 12), *Gnathonemus* (obr. 10) a *Genyomyrus* se vyznačují různě dlouhým masitým výběžkem vzniklým z pysku na spodní čelisti, jenž slouží k vyhledávání potravy elektrolokací. Rypouni mají vedle elektroreceptce, o níž bude pojednáno podrobněji dále, i další smyslové specializace – plynem naplněný ušní bubínek spojený kulovitým váčkem (sacculus) vnitřního ucha (Fletcher a Crawford 2001). Tak např. samci druhů rodu *Pollimyrus* komunikují nejen prostřednictvím elektrických signálů, ale také akusticky velice složitými rozmnožovacími „zpěvy“, vydávanými pomocí svalů, jimiž vibrují plovacím měchýřem. O roli akustické komunikace u jiných rodů však toho víme zatím jen málo.

Rypouni jsou daleko rozšířenější než aba, s výjimkou Sahary, hornatého severozápadního (palearktického) cípu Afriky a její jižnějších provincií Kapska můžeme jejich zástupce nalézt prakticky všude, přesto je ale jejich druhová a rodová diverzita nejbohatší v říčních systémech střední a západní Afriky. Početně a druhově hojnější bývají v říčních a vůbec proudivých (lentických) prostředích než v jezerech (na rozdíl od afrických cichlid). Některé druhy tvoří velká hejna při dně tůní, jiné se adaptovaly k životu poblíž peřejí (obr. 2), v potocích nebo močálech. Část druhů vykonává třecí protiproudové migrace během období dešťů.

O rozmnožování rypounů v přírodě toho není známo mnoho, ale samci *Pollimyrus isidori* podobně jako aba staví, a poté hájí, složitá plovoucí hnízda, kde se nějaký čas zdržují larvy po vykulení z jiker. Bylo by proto zajímavé studovat toto reprodukční chování u nejbližnějšího rodu *Stomatorhinus*, kde se pravděpodobně může vyskytovat. Jinak není péče o potomstvo u dalších druhů rypounů

7 Rypoun krátkoploutvý (*Hyperopisus bebe*) se žije téměř výlučně měkkýši.

Dorůstá až 50 cm délky těla a je předmětem rybolovu. Povádí říky Benue, Nigérie

8 Rypoun úhořovitý (*Mormyrops anguilloides*) z povodí Benue. Dosahuje až 1,5 m délky a patří k nejrozšířenějším rypounům. Dostupné údaje o variabilitě znaků zjevně ukazují na dosud neobjevenou druhovou diverzitu. V dospělosti loví ryby, často ve skupinách.

9 Rypoun rume (*Mormyrus rume*) z povodí Benue. Dorůstá délky až 1 m. Rozeznávají se poddruhy *M. rume rume* ze západní Afriky a povodí jezera Čad a *M. rume probosciostris* ze středního a horního povodí Konga, nepublikované údaje napovídají, že jde o různé druhy.

10 V akváriích je občas chován rypoun Petersův (*Gnathonemus petersii*), jeho chov je ale obtížný. Vyhledává červy a larvy hmyzu v substrátu dna „chobotkem“ pomocí elektrických pulzů. Bylo prokázáno, že druhově specifické výboje čerstvě dovezených ryb se liší od výbojů jedinců po určité době chovu v zajetí. Foto M. Kořínek

11 Rypoun lagoský (*Marcusenius brucii*) je menší druh a endemit řek Ogun a Oshon v Nigérii a Mono v Togu.

12 Rypoun senegalský (*Marcusenius senegalensis*) má rozšíření v povodí mnoha řek v západní Africe.

13 Rypoun červenohnědý (*Brienomyrus brachyistius*) obývá pobřežní řeky západní Afriky. V řece Ivindo (Gabun) společně žijí čtyři formy s rozdílnými charakteristikami elektrických výbojů – pravděpodobně odlišné druhy. Snímky: O. I. Jegede, pokud není uvedeno jinak

známá. Naproti tomu o rozmnožování rypounů v zajetí víme poměrně hodně díky téměř celoživotní práci výše zmíněného Franka Kirschbauma a jeho studentů, kteří na toto téma uveřejnili početné

Tab. 1 Přehled dosud známých rodů rypounů (Mormyridae) a druhů jednotlivých rodů, jejichž aktuální počet lze sledovat na „mormyrometru“ – výtečně spravovaných webových stránkách amerického ichtyologa a evolučního biologa Johna P. Sullivana, specialisty na tuto skupinu ryb (<http://mormyrids.myspecies.info/en>).

*/číslo za lomítkem označuje počet druhů uvedených na webové stránce FishBase (www.fishbase.de/search.php). Podobně je rozdíl v počtu druhů v dalším důležitém ichtyologickém informačním zdroji Catalog of Fishes (www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-fishes). Rozdíly jsou způsobeny časovými prodlevami při aktualizaci údajů na těchto webových stránkách, ale také odlišnými názory na platnost některých druhů, případně čekáním na verdikt Mezinárodní komise pro zoologickou nomenklaturu, řešící složité a nejasné případy. Ostatně o tom, jak je osídlné přejímat údaje pouze z internetových stránek, se zmiňuje již dřívější článek seriálu o arowanách a baramundi (Živa 2018, 3: 146–150).

Petrocephalinae	<i>Petrocephalus</i> Marcusen, 1854	46
Mormyrinae	<i>Boulengeromyrus</i> Taverne a Géry, 1968	1
	<i>Brevimyrus</i> Taverne, 1971	1
	<i>Brienomyrus</i> Taverne, 1971	2/3*
	<i>Campylomormyrus</i> Bleeker, 1874	15
	<i>Cryptomyrus</i> Sullivan, Lavoué a Hopkins, 2016	2
	<i>Cyphomyrus</i> Pappenheim, 1906	6/1*
	<i>Genyomyrus</i> Boulenger, 1898	1
	<i>Gnathonemus</i> Gill, 1863	4
	<i>Heteromormyrus</i> Steindachner, 1866	1
	<i>Hippopotamyrus</i> Pappenheim, 1906	11/15*
	<i>Hyperopisus</i> Gill, 1862	1
	<i>Isichthys</i> Gill, 1863	1
	<i>Ivindomyrus</i> Taverne a Géry, 1975	2
	<i>Marcusenius</i> Gill, 1862	43/45*
	<i>Mormyrops</i> Muller, 1843	20/21*
	<i>Mormyrus</i> Linnaeus, 1758	23/22*
	<i>Myomyrus</i> Boulenger, 1898	3
	<i>Paramormyrops</i> Taverne, van den Audenaerde a Heymer, 1977	11
	<i>Pollimyrus</i> Taverne, 1971	21/19*
	<i>Stomatorhinus</i> Boulenger, 1898	13

příspěvky v odborné i akvaristické literatuře. Podařilo se jim rozmnožit řadu druhů z rodů *Pollimyrus*, *Petrocephalus*, *Mormyrus*, *Campylomormyrus* a *Hippopotamyrus* a popsat podmínky pro jejich reprodukci a embryonální vývoj. Na rozdíl od ryb mírného pásu, kde se rozmnožování řídí teplotou prostředí a fotoperiodou, tedy prodlužujícím se dnem, jsou rozmnožovací cykly tropických ryb určovány střídáním period sucha a deště. Proto se při pokusech o rozmnožování rypounů simuloval v nádržích nástup období deště – byla postupně snižována teplota, vodivost vody a dešť napodobován zahradním zavlažovacím zařízením, jak jsem viděl v Ústavu hydrobiologie a sladkovodního rybářství v Berlíně, šlo o jednoduché experimentální zařízení. Při těchto pokusech se zjistilo, že klíčovým faktorem vedoucím k dozrávání gonád a následnému rozmnožování je především pozvolný pokles vodivosti vody. Jikry jsou vzhledem k velikosti těla poměrně velké (2–3 mm), jejich počet závisí na velikosti druhu –

bývá od několika desítek (ca 30) až po několik tisíc. Rypouni se rozmnožují zásadně v noci a jikry kladou na různé substráty, převážně však v proudivém prostředí se šterkovým dnem. U rypouna nosáče (*Mormyrus kanneme*) bylo pozorováno odkládání jiker na skalnatý podklad. Pro tyto ryby je typické tření několikrát v období deště, dávkově podle velikosti druhu v intervalu 5–20 (rypoun Isidorův – *Pollimyrus isidori*) nebo 15–80 dní (více druhů rodu *Campylomormyrus*, např. rypoun mramorovaný – *C. cassaicus*). Larvální vývoj je poměrně dlouhý, na exogenní výživu přecházejí po jednom až dvou týdnech, opět podle velikosti druhu.

Naprostá většina rypounů jsou noční lovci živící se bezobratlými, především žijícími na dně, ale některé druhy rodu *Mormyrops* se řadí mezi rybožravé (piscivorní) dravce. O rypounu úhořovitém (*M. anguilloides*, obr. 8) z jezera Malawi je známo, že v noci tvoří polospolupracující skupiny (smečky) a loví spící cichlidy (Arnegard a Carlson 2005).



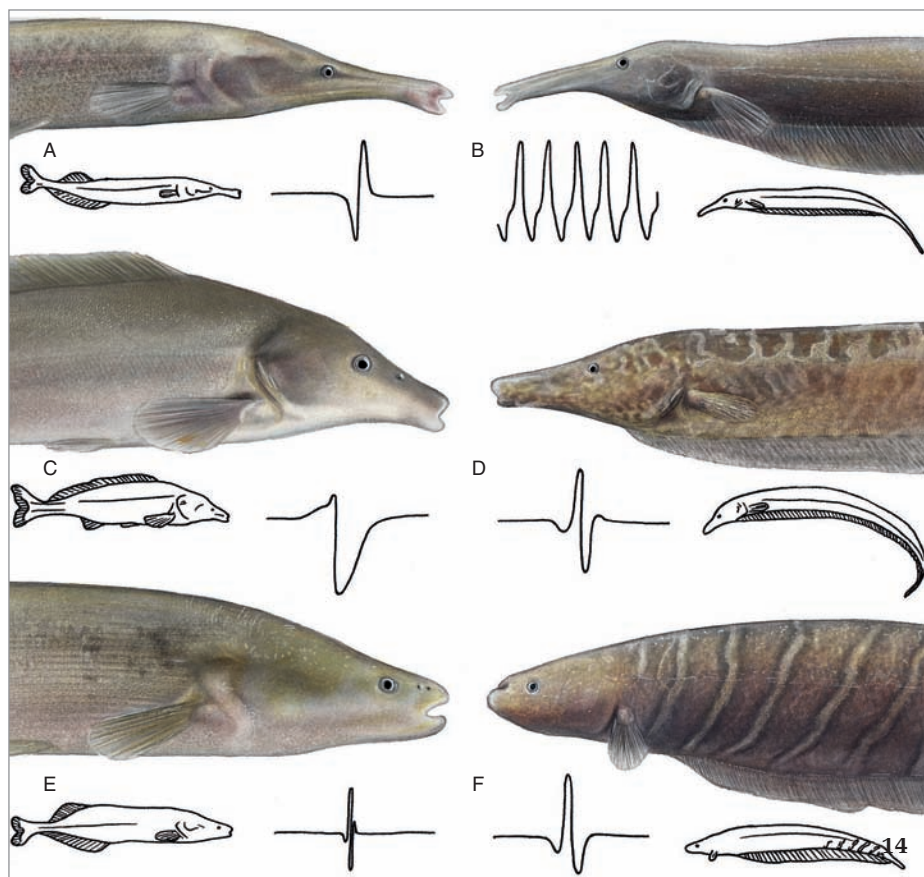
Unikátní elektrický smysl rypounů

Pokud jsou rypouni známi odborně i laické veřejnosti, je to tím, že se nazývají „slabě elektrické ryby“ – stačí zadat do internetového prohlížeče heslo weakly electric fish a objeví se mnoho odkazů. Souvisí to s tím, že se u nich evolučně vyvinuly příslušné specializace elektrického smyslu: orgán pro produkci elektrických signálů lokalizovaný v ocasním násadci, dále několik typů buněčných elektroreceptorů zanořených do kůže při povrchu těla a vzhledem k nutnosti nervového zpracování elektrických signálů silně zvětšený mozeček (cerebellum), jenž obepíná zbytek mozku. Jde o jeden z největších poměrů velikosti mozku k velikosti těla mezi obratlovci, zhruba srovnatelný s člověkem. Ryby tak dokážou orgánem v ocasním násadci vysílat slabě elektrické pulzy, kterými detekují objekty a analyzují jejich elektrické vlastnosti měřením zakřivení elektrického pole – tedy procesem zvaným aktivní elektrolokace monitorují své okolí. Pomocí aktivní elektroreceptce jsou schopni rozeznávat velikost, pozici a elektrické vlastnosti objektů ve vodě, zejména v noci za omezeného vidění. Smyslové receptory užívané pro elektroreceptci se nazývají mormyromasty. Jsou velmi početné a umístěné pod silnou pokožkou na hlavě, hřbetě a některých částech břicha. Vedle mormyromastů mají rypouni ještě další typ elektroreceptorů zvaných knollenorgány, jež užívají výhradně k dekódování charakteristik elektrických signálů (výbojů) jiných rypounů, tedy ke komunikaci. Třetím typem elektroreceptorů znamenávají nízkofrekvenční bioelektrická pole organismů tvořících jejich potravu. Nazývají se ampulární receptory a jsou homologické receptorům u afrických nožovců i u řady sumců, rovněž nočních lovců.

Elektrické výboje používané ke vzájemné vnitrodruhové komunikaci představují pulzy v trvání mezi jednou desetinou milisekundy po 20 milisekund. Jak jsme uvedli, tyto výboje jsou nezbytné pro sociální život – rypouni jejich pomocí identifikují a rozlišují jedince svého druhu a komunikují s nimi, stejně jako jsou schopni poznat rypouny jiných druhů. Samci v době rozmnožování vydávají

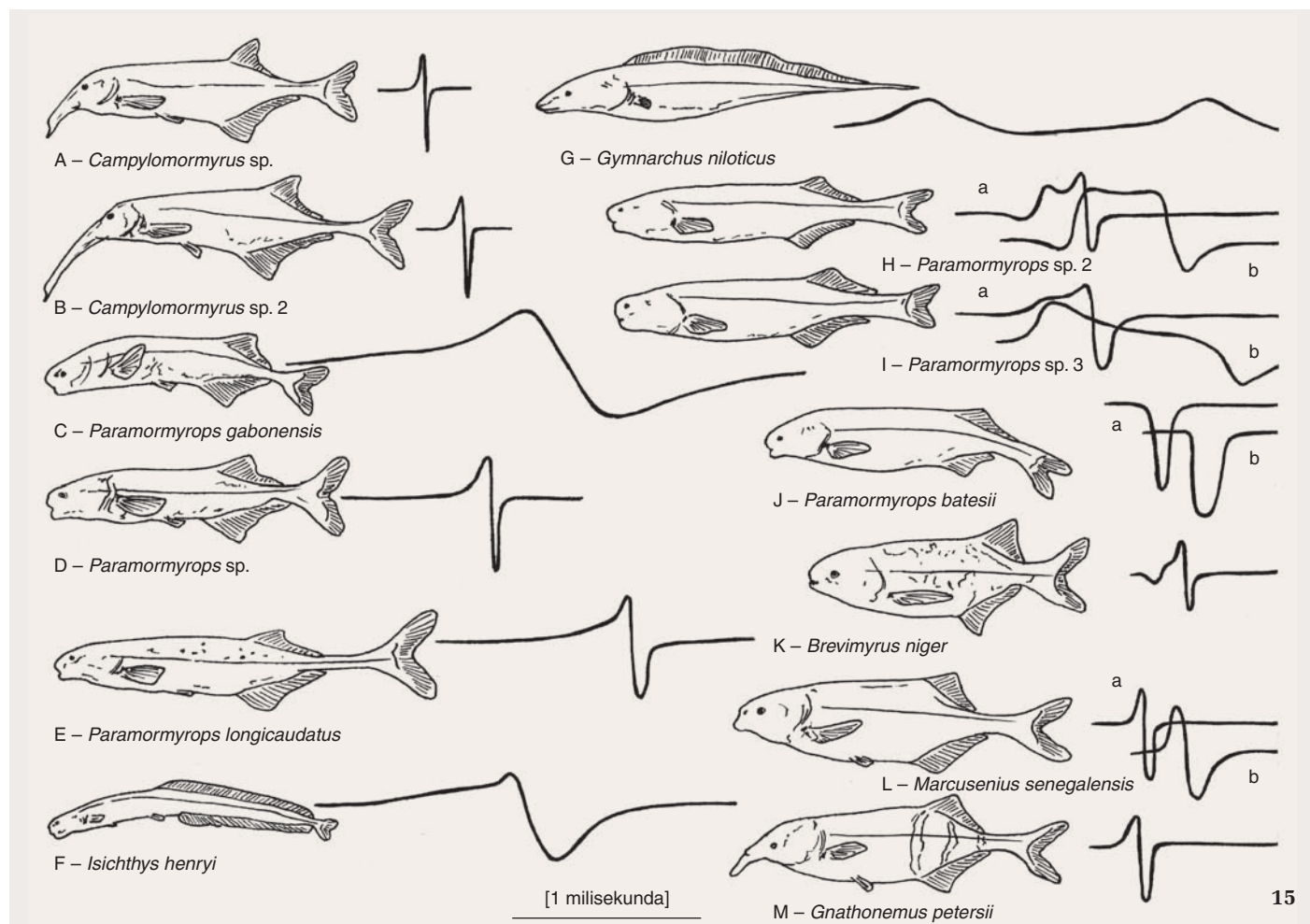


odlišné pulzy, související s vyhledáváním samic a námluvami. Elektrické výboje tohoto typu jsou tedy analogické vizuálním a akustickým signálům u mnoha jiných druhů organismů. Zatímco časové rozpětí mezi pulzy je velmi variabilní, vlnový charakter pulzu je evolučně fixovaný a druhově specifický. Přitom některé části výbojů se zdají být fylogeneticky starobylé, jiné jsou naopak variabilní a podléhají rychlým evolučním změnám. Protože elektrické výboje se dají u živých ryb relativně dobře zaznamenat a jsou druhově specifické, využívají se jako další znak k rozlišení druhů a pro taxonomii rypounů obecně (obr. 15). Druhově specifický vlnový charakter pulzu se může lišit, a také často až radikálně liší, mezi různými druhy rypounů na jedné lokalitě. Příklady lze uvést řadu, např. několik druhů rodu *Petrocephalus* v Horní Voltě nebo Kongu, *Campylomormyrus* v Kongu, *Marcusenius* v Jižní Africe, *Paramormyrops* a *Ivindomyrus* v Gabunu a dolní Guineji (podrobný přehled publikací s uvedenými příklady naleznete na webové stránce Živy), a podobné případy tzv. říčních druhových rojů byly nalezeny i u dalších rodů rypounů. U sladkovodních ryb jsou druhové roje (species flocks) známy jinak pouze z jezer (např. síhové rodu *Coregonus* v Evropě nebo cichlidy v afrických jezerech), kde ke speciaci (vzniku a rozrůžňování druhů) dochází využitím neobsazených ekologických nik. U rypounů však je to právě způsob elektrokomunikace, který představuje primární a velice účinný prezygotický izolační mechanismus, jehož následkem je zrychlování vzniku nových druhů – speciace. S největší pravděpodobností tak způsob komunikace vysvětluje velkou taxonomickou diverzitu rypounů, vůbec největší mezi ostnojazyčnými rybami. Právě snadná experimentální



ku nových druhů – speciace. S největší pravděpodobností tak způsob komunikace vysvětluje velkou taxonomickou diverzitu rypounů, vůbec největší mezi ostnojazyčnými rybami. Právě snadná experimentální

ní „uchopitelnost“ učinila z těchto ryb ideální objekty pro množství studií chování, včetně komunikačních atrap (uměle vysílaných signálů), neurofyzologie, morfologie a funkcí orgánů vysílajících



14 Unikátní a málo známá morfologická konvergence mezi africkými rypouny (Mormyridae, vlevo) a jihoamerickými nahohřbetými rybami (Gymnotiformes, vpravo). Rypouni a nahohřbetí mají podobné morfologické znaky – prodloužené tělo a rypce, redukované oči, malá ústa ad. Znázorněn je i druhově specifický charakter pětímilisekundového pulzu. A – rypoun štihlorypý (*Mormyrops zanclirostris*), řeka Ivindo, Gabun; B – nožovka guayanská (*Sternarchorhynchus oxyrhynchus*), Rio Negro, Brazílie; C – rypoun rume, řeka Kongo, Kongo; D – nahohřbetí (*Rhamphichthys* sp.), Rio Negro; E – rypoun úhořovitý, řeka Kongo; F – paúhořovec (*Gymnotus* sp.), Rio Negro. Druhy A–D se žijí bentickými bezobratlými, druhy E a F jsou rybožravé. Orig. R. Bošková, upraveno podle: S. Lavoué a kol. (2012)

15 Ukázka druhově specifických elektrických výbojů u různých rodů a druhů dospělých rypounů a aby. Záznamy výbojů pocházejí od ryb v přírodě, v zajetí se liší. Příklady rozdílů mezi výbojem samců (a) a samic (b). Orig. R. Bošková, podle: J. A. Alvez-Gomez, C. D. Hopkins (1997), C. Paul a kol. (2016) a P. G. D. Feulner a kol. (2006, 2008)

a přijímajících výboje a řady dalších jevů jejich biologie. Seznámení s takovým množstvím údajů však daleko přesahuje

rámec tohoto článku; případnému zájemci pomůže v navigaci k problematice seznam použité a doporučené literatury na webové stránce Živý.

Evoluční původ elektrického smyslu

Je však třeba se ještě zmínit o evolučním původu této neobvyklé vlastnosti rypounů. Nejsou totiž jedinými rybami, jež dokážou vysílat a přijímat slabé elektrické signály ke komunikaci a monitorování okolí. Z příbuzných skupin jsme už zmínili abu, ale prakticky stejné adaptace se nezávisle vyvinuly u nepříbuzných jihoamerických ryb řádu nahohřbetí (Gymnotiformes), příbuzných sumcům (Siluriformes). Vzdálené fylogenetické postavení (stáří nejbližšího společného předka bylo na základě molekulárních dat kalibrovaných paleontologickými doklady odhadnuto na 180 až 230 milionů let) obou skupin těchto „elektrických“ ryb (rypounů a nahohřbetých) ukazuje na nezávislou evoluci jejich podobných elektrosenzorických systémů. Pomocí robustních molekulárních dat (sekvencí mitochondriálního genomu) bylo prokázáno, že ke vzniku těchto adaptací došlo skutečně nezávisle, a to v evolučně přibližně stejném čase, zhruba před 100 miliony let v rané křídě, a že nejprve vznikly orgány elektroreceptce a teprve přibližně o 20 milionů let později orgán schopný aktivně vysílat slabý elektrický výboj (Lavoué a kol. 2012).

Ryby obou skupin jsou noční lovci bezobratlých a podobně se adaptovaly na rozličná sladkovodní prostředí, zejména proudivá, a je nápadná morfologická shoda hlavové části mezi jednotlivými druhy. Jde tedy o jeden z nejpozoruhodnějších, byť ne příliš známých, příkladů konvergentní evoluce mezi obratlovci (obr. 14).

Na rozdíl od ostatních ostnoязыčných ryb, u nichž jsou známy údaje o stupni ohrožení (někdy kritickém), bližší údaje o situaci populací rypounů v afrických vodách nejsou dostatečné, případně jen lokálně doložené, proto není známo, že by nějaký druh byl ohrožen, nebo na okraji vyhynutí, a žádný není uveden v seznamu CITES (o mezinárodním obchodu s ohroženými druhy). To však neznamená, že některé druhy nebo populace rypounů, podobně jako mnoho jiných organismů v tropických zemích, neohrožuje lokální vyhynutí v oblastech ovlivněných lidskou činností, tedy degradací životního prostředí nebo přelovením. Jak jsem již uvedl, rypouni patří mezi natolik zajímavé ryby a objekty pozorování, že by si zasloužili větší rozšíření v chovech mezi akvaristy i větší pozornost odborné veřejnosti.

Na závěr seriálu si přiblížíme zajímavé zeměpisné rozšíření ostnoязыčných ryb.

Seznam použité a doporučené literatury uvádíme na webové stránce Živý.

Milan Veselý, Daniel Jablonski

Co víme o původu populací ještěrky zední v České republice?

Když jsme na počátku milénia začínali studovat parazitofaunu, morfologické charakteristiky a početnost ještěrky zední (*Podarcis muralis*) v opuštěných lomech Horní a Dolní Kamenárka ve Štramberku na Novojičínsku (viz také Živa 2006, 6: 269–271), v pozadí všech prováděných výzkumů stála otázka, zda je tato populace na Moravě původní, nebo vysazená. Odpověď na to, zda ještěrka zední patří k biogeograficky původním, nebo nepůvodním druhům na území České republiky, je podstatná, protože může hrát roli při stanovení ochranných priorit, pohledu na historické šíření druhu nebo celkové biogeografické významnosti našeho území pro jiné teplomilné druhy fauny.

Dobře známý je ze zmíněné oblasti případ jasoně červenookého, jehož původní poddruh *Parnassius apollo strambergensis* ve Štramberku vyhynul ve 30. letech 20. stol., ale v dnešní době se zde vyskytuje prosperující populace vzniklá relativně nedávnou introdukcí poddruhu *P. a. anticuus* z oblasti Manína ve Strážovských vrších na Slovensku (Lukášek 2000). Běžný návštěvník to samozřejmě nepozná, ale z hlediska historické biogeografie fakticky jde o výskyt nepůvodní populace, i když ge-

netika a postglaciální šíření tohoto motýla nejsou ve střední Evropě hlouběji studovány. Recentní fragmentovaný výskyt jasoně červenookého ve vyšších nadmořských výškách nebo vyhraněných skalních biotopech naznačuje, že jde o glaciální relikv, v současné době stažený do tzv. interglaciálních refugií (Slabý 1952). Podobná refugia byla zaznamenána i u jiných druhů evropské fauny, jež mají fragmentovaný areál, omezený převážně na horské oblasti (např. Mizsei a kol. 2016, 2017

a také v Živě 2017, 4 a 6). To však není případ ještěrky zední. Její přirozený výskyt na severní hranici areálu má sice izolovaný charakter, zhruba na jih od Karpatské kotliny je ale její rozšíření souvislé a nepředstavuje vzácného plaza. V západní Evropě je dokonce místně považována za rychle se šířící, až potenciálně invazivní druh, který byl introdukovan např. na mnoha místech v Německu, Rakousku nebo na Britských ostrovech, kde se rychle usadil. V současnosti je fylogeograficky (výzkum fylogenetických linií v kontextu geografie) jedním z nejméně studovaných plazů Evropy s více než 20 známými liniemi identifikovanými podle mitochondriální DNA, které však úplně neodpovídají zavedené poddruhové taxonomii (např. Schulte a kol. 2012a, b). Na Slovensku má ještěrka zední fragmentovaný, ale přirozený výskyt na severní hranici rozšíření, navazující na populace v Maďarsku (Lác 1968, 1970). V Rakousku a Německu se kombinuje výskyt původních populací s introdukovanými z Francie nebo Itálie. Právě v těchto zemích existuje riziko hybridizace různých linií. Dvě lokality nejasného původu byly nedávno nalezeny i v Polsku.

Odpovědi na otázku původnosti moravských populací jsme se snažili dopátrat různými způsoby, ale teprve v posledních letech jsme nastřádali dostatek informací, které umožnily odhalit, odkud ještěrky zední na našem území pravděpodobně pocházejí. Zároveň se ukázalo, že Štramberk není jediným místem výskytu tohoto druhu v ČR. V poslední dekádě byly objeveny také prosperující populace ve Střežkově lomu u Grygově u Olomouce a v lomu Hády na severním okraji Brna.