

Laboratorní ryby z vysychajících tůní 2. Chování a mezidruhové reprodukční bariéry

Porozumět chování, a reprodukčnímu chování obzvlášť, představuje jeden ze základních předpokladů pro pochopení biologie daného druhu nebo skupiny druhů. Zástupci anuálních halančíků reprezentují jak druhy široce rozšířené a populačně početné, tak s omezeným areálem. Druhově nejpočetnější rod *Nothobranchius* je barevně a geneticky velmi rozrůzněnou skupinou. Konkrétní tůň navíc může obývat vícero druhů tohoto rodu. Jde tedy o velmi vítaný modelový systém pro výzkum vzniku druhů, reprodukčních bariér a hybridizace. V předchozím dílu jsme zmínili, že např. zatím přesně nevíme, jak se u anuálních halančíků udržuje pohlavní dimorfismus s většími a barevnými samci. V pokračování seriálu se soustředíme na chování mezi jedinci jednoho druhu, na výběr partnera a mezidruhové reprodukční bariéry. Naše poznatky sestávají především z dat z přírody Mosambiku kombinovaných s pozorováními a laboratorními pokusy v zajetí a týkají se hlavně halančíka tyrkysového (*N. furzeri*).

Chování těchto halančíků se v řadě ohledů liší od obecné představy o chování ryb. Zástupci rodu *Nothobranchius* se na první pohled liší např. od nejběžnějších laboratorních ryb, dánií pruhovaných (*Danio rerio*). Oproti hejnovým dániím jde o ryby s hierarchickou strukturou mezi jedinci a místo vytrvalého plavání v proudu spíše setrvávají ve vodním sloupci a jsou schop-

ni rychlých výpadů. Anuální halančíci jsou aktivní během světlé části dne. Tím se odlišují od většiny volně žijících středoevropských druhů ryb, které mají soumráchnou (krepuskulární) aktivitu s vrcholem ráno a večer. Tento poznatek vychází jak z našich přímých pozorování halančíků v chovech, tak z nepřímých dokladů z přírody. Potvrzují to výsledky kombina-

ce pasivní lovné metody vršových pastí s neselektivním lovem záťahovou sítí nebo podběrákem (obr. 1 a 2). Do vrše se totiž každá jednotlivá ryba musí chytit sama a aktivním pohybem zvyšuje svou šanci na uvíznutí v pasti. Navíc z dynamiky naplněnosti trávicího ústrojí ryb v přírodě vyplývá, že nejintenzivnější hledání potravy (převážně zooplanktonu, tedy plovoucích bezobratlých) nastává po rozednění.

A stejně tak hned ráno začínají s rozmnožováním, kdy mají samice zásobu jiker připravených (ovulovaných) ke tření. Během dne se postupně třením s různými partnery tato zásoba vyčerpává a odpoledne už bývají samice anuálních halančíků vytřené (Žák a kol. 2019). Přes noc pak dochází k dozrávání a ovulaci jiker pro další den. Tak probíhá reprodukce anuálních halančíků od dospělosti každodenně, po zbytek jejich krátkého života.



1 a 2 Použití vršových pastí pro zjištění průběhu denní aktivity anuálních halančíků, zde zástupců rodu *Notobranchius*, v přírodě. Pro interpretaci výsledků je nutná kombinace s neselektivní lovnou metodou – např. pomocí záťahové sítě (obr. 1). Kontrola úlovku po uplynutí stanoveného intervalu nastražení pastí (2).

3 Tření halančíka tyrkysového (*N. furzeri*) – samčí obemknutí samice nepárovými ploutvemi. Foto R. Blažek

4 Venkovní kádě využívané během letních měsíců pro studium chování halančíků v polopřirozených podmínkách. Foto M. Vrtílek (obr. 1, 2 a 4)



Rozdíly v chování samic a samců

Výrazný pohlavní dimorfismus zvířat se často pojí s odlišnými behaviorálními projevy. Také samice a samci anuálních halančíků se liší nejen zevnějškem, ale i chováním. Samci jsou mnohem bojovnější a aktivnější než samice, tato vlastnost se projevila i při zmíněném studiu aktivity přírodních populací. V záťahu sítí nebo v podběráku byl poměr pohlaví víceméně vyrovnaný, do vršových pastí jsme chytali převážně samce (Žák a kol. 2019). Větší aktivita samců pravděpodobně souvisí s vyhledáváním partnerek, které nahánějí, a se souboji o dominantní postavení s ostatními samci. Navíc nejsou samci nijak výrazně vázáni na konkrétní omezené teritorium v tůni. Vlastní dvoření a třecí akt probíhají u rodu *Nothobranchius* poměrně krátce. Samec zahajuje námluvy sérií trhavých pohybů, kterými se přibližuje k samici. Ta může odplovat, čímž dává najevo nezájem o tření. Pokud neodplave, samec pokračuje a tlakem hlavy na její hřbet či hlavu ji směřuje ke dnu tůně nebo nádrže. U dna ji pomocí hřbetní a řitní ploutve obemkne a bokem přitlačí k substrátu (obr. 3). Synchronně dochází při prudkém zachvění páru k naklazení jiker a vypuštění spermií. Oplozené jikry jsou tak uloženy do bahnitého sedimentu, rodičovské ryby odplovou a už se o ně nijak nestarají.

Již jsme uvedli, že samci rodu *Nothobranchius* mezi sebou bojují a jsou výrazně agresivnější než samice. Projevy agresivity spočívají nejčastěji v hrozbě (imponování) ostatním samcům prostřednictvím rozťahování skřelových lemů a nepárových ploutví, nebo v plavání soupeřů bok po boku. Hrozby mohou vyústit až v útok na soka a souboj (údery ocasem, kousání, vzájemné zaklesnutí se čelistmi), v extrémních případech končí smrtí jednoho ze soupeřů. Agrese směřovaná samcem vůči samicím či naopak je velmi vzácná. To vyplývá z pokusů v obemkných (1 m³) venkovních nádržích (obr. 4), které nám v letním období pomáhají simulovat teplotu blízkou podmínkám v mosambické savaně. V těchto polopřirozených podmínkách (mezokosmech) jsme pozorovali, co halančíci celé dny dělají, a zaznamenávali jsme interakce mezi konkrétními jedinci. Ukázalo se, že větší samci častěji iniciují souboje s ostatními samci, jsou tedy dominantnější (Siudová 2020). Tito dominantní samci se pak také ve větší míře trou se samicemi než submisivnější jedinci. Mají proto vyšší pravděpodobnost předat své geny do další generace. Dominance zalo-



žená na velikosti, a tedy vnitropohlavní kompetice, může být jedním z faktorů přispívajících k udržení mezipohlavního rozdílu ve velikosti anuálních halančíků. Je překvapivé, že samice při laboratorních pokusech nedávají přednost větším ani dominantnějším samcům (Polačik a Reichard 2009, Mrkvová 2022). Samičí volba má tak spíše jen malý přímý evoluční vliv na to, proč jsou samci anuálních druhů halančíků větší a bojovnější. Za krátkými námluvami, málo vybíravými samičkami a promiskuitou těchto halančíků zřejmě stojí časová omezenost a proměnlivost jejich habitatu. Velké množství různorodého potomstva znamená totiž jedinou záruku reprodukčního úspěchu v obtížně předvídatelném prostředí vysychajících tůní (více v příštím dílu o diapauze).

Mezidruhové bariéry a hybridizace

Mezidruhové reprodukční bariéry bránící hybridizaci jsou zásadní k udržení integrity druhů. Vznik druhů (speciace) je spojitý proces a nějakou dobu trvá, než k oddělení druhů dojde. Reprodukční bariéry mohou být v základě prezygotické (např. geografická vzdálenost, nekompatibilita gamet nebo třeba právě výběr partnera) či postzygotické (mortalita hybridních embryí, sterilita hybridů atd.). Bariéra bude silná v závislosti na řadě přírodních podmínek. Co se ale stane, umožníme-li uměle křížení, např. spojením jedinců geograficky vzdálených druhů do jedné nádrže? Pro ryby obecně je mezidruhové nebo dokonce mezirodové křížení dobře zdokumentováno (např. v čeledi kaprovití – Cyprinidae, Živa 2022, 5: 277–280). Ochotu ke tření

s partnerem jiného druhu bez možnosti výběru jsme u anuálních halančíků měřili na základě naklazení a oplozenosti jiker. Jednotlivé experimenty napovídají, že blízké příbuzné, ale v přírodě spolu nežíjící (alopatrické) druhy rodu *Nothobranchius*, jako *N. korthausae* × *N. ruudwildekampii* (Reichard a Polačik 2010) nebo *N. furzeri* × *N. kadleci* (nepublikováno), nemají silnou reprodukční bariéru. Více prozkoumané společně žijící (sympatrické) druhy z Mosambiku (*N. furzeri* a *N. orthonotus*) projevují mnohem jasnější preferenci pro vlastní druh jak velikostí snůšky, tak ve schopnosti oplození jiker. Jde ale o asymetrickou reprodukční bariéru. U kombinace samice *N. orthonotus* a samce *N. furzeri* tření téměř neprobíhá, a pokud ano, embrya do vylíhnutí nepřežívají (Polačik a Reichard 2011, Milová 2024). Opačná kombinace produkuje potomstvo s velmi nevyváženým poměrem pohlaví ve prospěch samic. Přestože je tato první generace kříženců schopna reprodukce, zatím se nám nepodařilo otestovat plodnost F2 hybridů (Milová 2024, Blažek, nepublikovaná data).

V jedné tůni může přirozeně koexistovat větší počet druhů jednoho rodu anuálních halančíků. V Tanzanii, jež se s přibližně polovinou z 97 uznávaných druhů těžištěm bohatosti rodu *Nothobranchius* (Froese a Pauly 2024), můžeme v jedné tůni pozorovat až 6 druhů (Reichard a kol. 2022). V periodických tůních jižního Mosambiku se spolu běžně vyskytuje trojice dosti podobných druhů – *N. furzeri*, *N. orthonotus* a *N. pienaar* (obr. 5 a 6; Reichard a kol. 2009). Vzhledem k výraznému



zbarvení samců se předpokládalo, že právě mezidruhové rozdíly ve zbarvení a s ním související vizuální výběr partnera jsou zásadní pro druhovou stabilitu. V přírodě je ale běžné, že bahnitě tůň s halančíky bývají mléčně kalné, a viditelnost tedy mizivá. Jak ale rozeznají anuální halančíci partnera vlastního druhu a vyhnou se hybridizaci? Cílené experimenty odhalily u rodu *Nothobranchius* zásadní roli čichu, olfaktorii (Mrkvová 2022 a 2024). Analýza spočívala v měření a porovnávání tzv. asociálního času ryb s odlišnými stimuly umístěnými na opačných stranách podlouhlého akvária (obr. 8). Test volby partnera pomocí čichového vjemu byl založen na kapající vodě do pokusné nádrže se sledovanou rybou. Na jednu stranu akvária byla přivedena voda od partnera téhož druhu a na stranu opačnou buď čistá voda (jako kontrola), nebo voda od druhu cizího. Samci i samice se v těchto pokusech více zdržovali v té části akvária, kam kapala voda od partnera jejich vlastního druhu, přestože strany byly náhodně měněny. To jednoznačně potvrdilo olfaktorickou komunikaci u mosambických druhů *N. furzeri* a *N. orthonotus*. V testech, kdy se samice halančíka tyrkysového mohly rozhodovat jen na základě zraku (samci v průhledných, ale izolovaných oddílech), více času trávily nečekaně se samci cizího druhu. Doplnující výsledky kombinace vizuálního a čichového signálu, kde nebyla v datech patrná jasná preference pro typ samce, dokládají, že zrak může samici paradoxně mást. Z hlediska komunikace v často zakalených tůních tak dává smysl spoolehnutí se na čich.

Jakkoli výrazné zbarvení samců často vnímáme jako důsledek samičí volby, je takový předpoklad u rodu *Nothobranchius* nejspíš krátkozraký. Rozmanitost a výrazné zbarvení anuálních halančíků, zdá se, daleko více než samice halančíků zajímá ichtyology, jimž často slouží jako podklad pro popis nových druhů. Právě rod *Nothobranchius* se za poslední desetiletí rozrostl o 31 nových druhů na aktuálních 97 (Froese a Pauly 2024). Vzhledem k barevnosti, velikosti i větší aktivitě se samci v porovnání se samicemi častěji vystavují riziku ulovení ze strany ptáků a jiných predátorů, kteří na kořist nehybně číhají. A význam udržované samčí barevnosti u anuálních halančíků tak stále čeká na vysvětlení.

Manipulace parazitem

Během našeho výzkumu mosambických populací jsme narazili na několik tůní s podivně se chovajícími rybami, které při

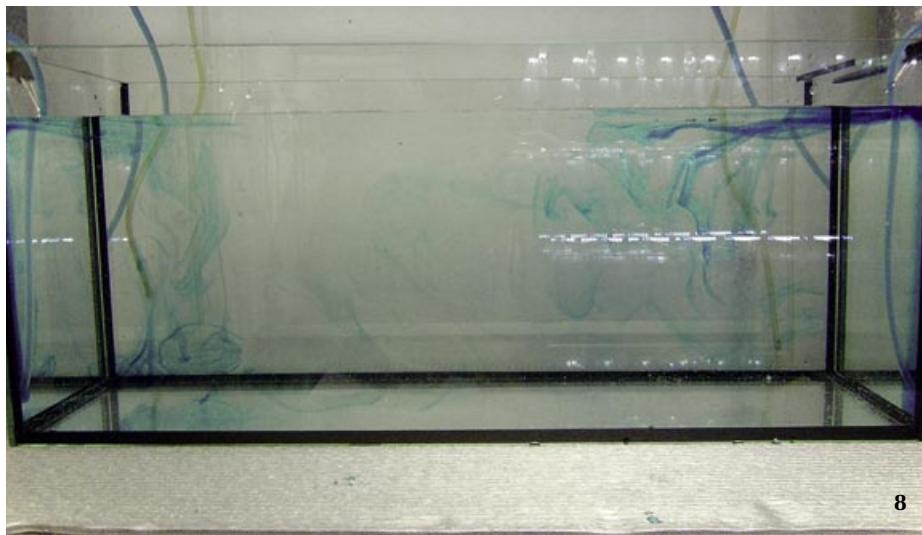


5 až 7 Srovnání zbarvení samců dvou sympatrických druhů rodu *Nothobranchius* z jižního Mosambiku – halančík tyrkysový (obr. 5), *N. orthonotus* (6) a hybridní samec (7) pocházející z kombinace samice *N. furzeri* × samec *N. orthonotus*. Foto R. Blažek

8 Vizualizace šíření olfaktorického signálu (zjišťovaného čichem) v testovací nádrži. Do akvária jsou přivedeny dvě hadičky (v tomto případě s barvivem). Pilotně jsme takto stanovili rychlost šíření barviva a promísení signálů z protilehlých stran akvária. Foto K. Mrkvová

vyrušení vyskakovaly nad hladinu. Důkladné parazitologické vyšetření a související experimenty ukázaly, že jde o příklad manipulace chování působením cizopasníka, částečně srovnatelný např. s působením toxoplazmy na myš nebo i na člověka, případně s působením motolice podivné (*Leucochloridium paradoxum*) na plže jantary

ky rodu *Succinea* apod. (více také v Živě 2010, 5: 197–199; 2016, 5: 268–270 a 2023, 6: 274–278). Anuální halančíci rodu *Nothobranchius* jsou mezipříteli pozoruhodné motolice rodu *Apatemon* (řád Diplostomida), jejímž konečným hostitelem, v němž probíhá pohlavní rozmnožování, je rybožravý pták (jako ledňáček nebo volavka). Larvální fáze motolice *Apatemon* (metacerkárie) se usazuje v mozgovné ryby. Laboratorní pozorování takto napadených ryb poukázala na jasnou změnu v chování ve srovnání se zdravými jedinci. Nakažené ryby mají zpomalené reakce a vystavují se u hladiny. Při simulovaném útoku rybožravého ptáka dokonce nad hladinu vyskakují (obr. 9). Neparazitované ryby se naopak vrhají skryt ke dnu. V přírodě ryby napadené touto motolicí při vyrušení zvířetem brodicím se tůní často vyskakují nad hladinu a občas přistanou např. na listu leknínu (obr. 10). Pro rybožravé ptáky pak představují velmi snadný úlovek.





Závěrem

Anuální halančíci jsou aktivně žijící denní ryby s potravní a rozmnožovací aktivitou převážně v první polovině světelné části dne. Samci jsou výrazně bojovní. Jejich dominantní chování spojené s velikostí těla rozhoduje o úspěšnosti při soutěži s ostatními samci. Pro samičí preference však hrají samčí velikost a zbarvení spíše malou roli. Samci i samice jsou schopni rozlišovat partnery svého druhu na základě olfaktorického vjemu. Přinejmenším v laboratorním prostředí může docházet k mezidruhovému křížení a produkci životaschopného potomstva. V přírodě jsou

9 Testování úlekové reakce halančíků napadených mozkovou motolicí rodu *Apatemon* (schéma pokusu Veronika Nezhybová). Spoušť odjistí maketu hlavy ptáka a simuluje útok na rybu shora. Pomocí videozáznamu lze následně analyzovat rychlost a směr úniku testované ryby. Foto M. Vrtílek

10 Samice halančíka z populace napadené motolicí rodu *Apatemon* vyskočila na list leknínu. V přírodě takto parazitované ryby občas uvíznou na suchu, což usnadňuje přenos parazita na konečného hostitele – rybožravého ptáka. Foto V. Nezhybová

halančíci součástí životního cyklu řady parazitů. Motolice rodu *Apatemon* dokáže změnit jejich chování do té míry, že se ryby cíleně vystavují ptačí predaci, a umožňují tak šíření parazita.

V příštím dílu se soustředíme na schopnost embryí anuálních halančíků přežít vyschnutí tůně a s tím spojenou metabolickou diapauzu, čím je ovlivněna a na co může mít v dospělosti různá rychlost embryonálního vývoje dopad.

Použitá literatura je uvedena na webové stránce Živý.

Lubomír Hanel, Jan Andreska

Mihule jako objekt kulturních tradic

Mihule patří mezi obratlovce pozoruhodné v mnoha směrech. Lze je charakterizovat jako evolučně úspěšnou skupinu, neboť přežily od prvohor až do současnosti. Navíc se za tu dobu ani příliš morfologicky nezměnily. V Živě jim bylo věnováno již několik článků (odkazy uvádíme v závěru), zaměřených především na jejich genofond, rozšíření, biologii, ekologii a ochranu. V našem příspěvku přiblížíme další aspekty významu mihulí a jejich využití v kulturních tradicích a jinych aktivitách člověka.

Rybářství a sportovní rybolov

Lov mihulí má dlouhou tradici a je znám z různých oblastí světa. Tři anadromní druhy (táhnuocí z moří do řek) jsou významné v komerčním rybolovu na severní polokouli, a to mihule mořská (*Petromyzon marinus*) na Pyrenejském poloostrově a ve Francii, m. říční (*Lampetra fluviatilis*) v zemích u Baltského moře a m. kamčatská (*Lethenteron camtschaticum*) v Rusku. Dále sladkovodní mihule trojzubá (*Entosphenus tridentatus*) patří k objektům rybolovu v řekách tichomořského pobřeží

Severní Ameriky i Asie a také m. kaspická (*Caspiomyzon wagneri*) v povodí Kaspického moře v Rusku. V Číně a v Severní Koreji se loví pro obživu a místní obchod mihule severokorejská (*Eudontomyzon morii*), v Austrálii a na Novém Zélandu jde o m. vakovitou (*Geotria australis*; Almeida a kol. 2021).

V řadě regionů jsou mihule používány také jako nástrahy ve sportovním rybolovu. Dlouhá tradice je známa v Anglii, kde se o lovu úhořů na nástrahu z mihulí zmiňuje již Izaak Walton (1653). I dnes

zde lze mražené mihule běžně zakoupit ve specializovaných rybářských prodejnách. William L. Foulds a Martyn C. Lucas (2014) ale upozorňují na problematičnost tohoto využívání a odhadují, že pro dané účely je v Anglii ročně uloveno na 90 tisíc kusů mihule říční. Vzniká tak ochránářský i etický konflikt mezi sportovními rybáři a ohroženým druhem mihule, který je nutno řešit jak zintenzivněním kontroly dodržování legislativy (v r. 2009 byl ve Velké Británii vydán zákon regulující odlov mihulí), tak zlepšením informovanosti veřejnosti včetně odpovídající výchovy mladé generace. U nás historicky zmiňoval Josef Bubeníček (1898), že minohy (larvální stadia) mihule potoční (*Lampetra planeri*) jsou znamenitým vnaidlem na udicí k chytání úhořů a mníků, jejichž lov je pak úspěšný zejména v noci.

S rybářstvím ale souvisejí i škody způsobované mihulí mořskou. Populace tohoto parazita až predátora mají vážné negativní dopady na populace ryb v severoamerických Velkých jezerech, především na sivena obrovského (*Salvelinus namaycush*), síha sledovitého (*Coregonus clupeaformis*), s. růžového (*C. johannae*; pravděpodobně už vyhynul) a s. tmavoploutvého (*C. nigripinnis*; rovněž vyhynul). Mihule mořská zde není původním druhem, do systému Velkých jezer začala pronikat od r. 1800 prostřednictvím umělých zdymadel a lodních kanálů. Koncem 40. let 20. století byla již trvalou součástí ichtyofauny všech pěti Velkých jezer. S ohledem na škody, které zde způsobuje, je různými opatřeními trvale vynakládáno úsilí na snížení jejich počtů použitím lampricidů, stavěním