

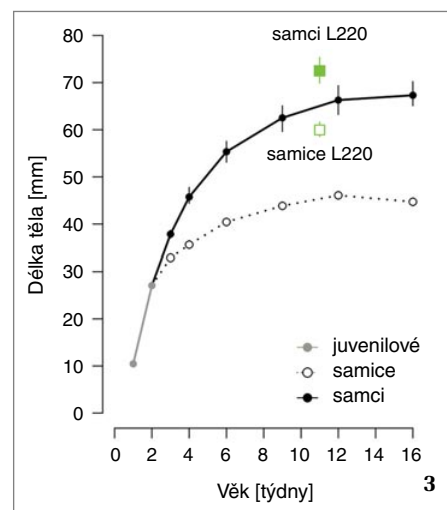
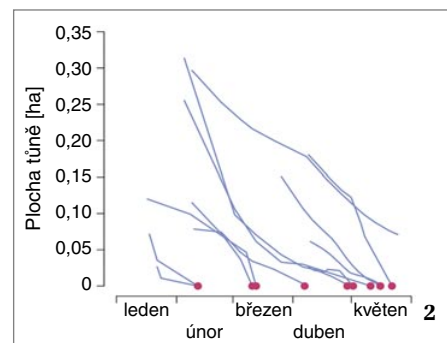
Laboratorní ryby z vysychajících tůň 4. Zrychlená životní strategie a stárnutí

Sezonně vysychající tůně hrají v řadě ekosystémů významnou roli. Pro mnoho živočichů poskytují hojnost zdrojů a útočiště, jsou ale zároveň časovanou pastí. Právě anuální halančíci mají po vylíhnutí pouze několik týdnů na to, aby dostatečně vyrostli, dosáhli dospělosti a rozmnožili se před tím, než jejich tůň opět vyschne. To je v kontrastu s obdivuhodnou dlouhověkostí jejich embryí představenou v předchozím dílu (Živa 2024, 6: 344–346). Tyto ryby tak svou schopností maximálně využít dočasný zdroj v kombinaci s dlouhým zárodečným vývojem připomínají spíše některé bezobratlé než typické obratlovce.

Každoroční střídání několikaměsíčních období dešťů a sucha představuje sice dynamický, ale pravidelný koloběh životních podmínek. S přívalovými dešti se vyprahlé pláně náhle mění v oblasti hojnosti a pro řadu živočichů jde o signál k rozmnožování či daleké migraci. Nově vzniklé sezonní tůně africké savany nebo jihoamerické pampy mohou mít rozlohu i několika hektarů, přesto z nich voda v řádu týdnů až měsíců zcela zmizí (obr. 1 a 2, viz také článek M. Reicharda v Živě 2013, 6: 289–293). Životní strategie rostlin a živočichů z vysychajících tůň jsou tomuto koloběhu přizpůsobeny. Také anuální halančíci začíná vylíhnutím doslova závod s časem. Obrovské množství potravy, především vodních bezobratlých, jim ale společně s vysokou teplotou prohřátých tůň umožňuje rychlý růst a vývoj. Tyto habitaty v porovnání s trvalými vodními

1 a 2 Postupné vysychání tůň anuálních halančíků v jižním Mosambiku během dlouhodobé expedice v r. 2016. Data pocházejí z průběžných měření vodní plochy 12 tůň obývaných různými druhy rodu *Nothobranchius* – především *N. furzeri*, ale i *N. orthonotus* a *N. pienaar* (modré linie). Počátek měření se nemusí shodovat se vznikem tůně během dešťů. Červeně je zvýrazněn moment vyschnutí tůň.

3 Extrémně rychlý růst a dospívání halančíka tyrkysového (*N. furzeri*) v laboratorním chovu. Juvenilní fáze růstu vynesena šedě, samice značeny přerušovanou linkou s bílými body a samci souvislou linkou a černými body. Pro ilustraci rychlosti růstu ve volné přírodě uvedeny hodnoty pro samce a samice z jedné lokality v jižním Mosambiku (L220, zeleně). Upraveno podle: R. Blažek a kol. (2013)



plochami a toky nabízejí nejen více kořisti, ale i útočiště před rybími konkurenty a predátory. Na některých přírodních lokalitách může být tělesný růst anuálních halančíků (především těch afrických z rodu *Nothobranchius*) tak intenzivní, že se mu v „ideálních“ podmínkách laboratorního chovu dokážeme pouze přiblížit. A to přesto, že během období nejvýraznějšího růstu v zajetí jsou halančíci tyrkysoví (*N. furzeri*) nebo Kadlecovi (*N. kadlec*) schopni růst o 20 % délky těla denně (Blažek a kol. 2013, obr. 3). S tímto překotným růstem se pojí obdivuhodná rychlost dospívání, kdy ryby produkují oplozené jikry během 17–19 dní od svého vylíhnutí. To už celková délka těla samic těchto dvou druhů



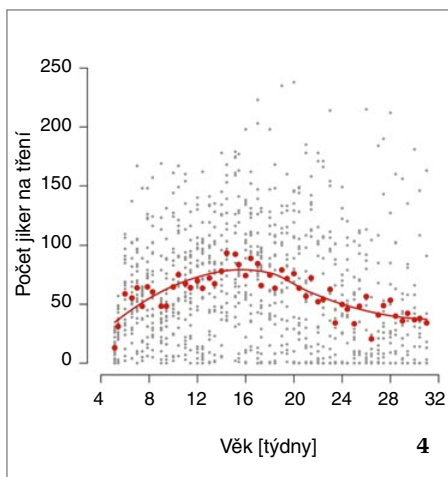
dosahuje okolo 3 cm. Přesto v rychlosti dospívání v porovnání s divokými jedinci o několik dní zaostávají. U halančíka tyrkysového z jižního Mosambiku jsme totiž doložili funkční dospělost ve věku pouhých 14 dní (Vrtílek a kol. 2018). Touto nesmírnou rychlostí vývoje a dospívání jsou anuální halančíci mezi obratlovci extrémní a srovnávat se s nimi mohou pouze někteří hlodavci, jako např. hraboš polní (*Microtus arvalis*), který dospívá 2–3 týdny po narození.

Plasticita v růstu

Tělesný růst anuálních halančíků je v závislosti na podmínkách velice plastický. Pokud dlouhodobě hladoví a podmínky se náhle zlepší (např. propojením tůň s vyšší dostupností potravy během dešťů), tyto ryby dokážou růstový deficit v krátké době dohnat. Děje se tak díky neukončenému růstu, halančíci rostou dlouho po dosažení dospělosti (bližší obr. 3), a kvůli schopnosti nárazově mobilizovat metabolismus. Zatím teprve zkoumáme možné mechanismy a to, jak se např. mění profil exprese genů somatotropní osy regulující metabolickou aktivitu. Přinejmenším se nezdá, že by schopnost tohoto kompenzačního růstu byla negativně ovlivněna setrváním v diapauze během vývoje embrya nebo jejím přeskočením, které jsme rozebírali v minulém dílu. Tento zrychlený, tzv. kompenzační růst sám o sobě ale většinou něco stojí – u ryb ho může např. následovat pokles v plodnosti nebo kratší doba dožití. V našem experimentu ryby stimulované ke kompenzačnímu růstu produkovaly podobné množství jiker o stejné velikosti jako kontrolní skupina (Vrtílek a kol. 2015). Bohužel jsme ale nesledovali dopad kompenzačního růstu na celkovou dobu dožití a nástup stárnutí. Řada prací ukazuje, že jedinci jiných druhů ryb, kteří touto zrychlenou růstovou fází projdou, umírají dříve než ti s růstem rovnoměrným. Růst pomaleji, než je možné maximum, tak hypoteticky poskytuje z dlouhodobého hlediska vyšší šanci na přežívání. O to zajímavější by bylo otestovat tuto hypotézu právě u anuálních halančíků, pro něž dlouhověkost v dočasných tůňkách příliš neznamena. Naopak velikost těla pro ně hraje zásadní roli každodenně, ať už při soubojích o dominantní pozici mezi samci (Živa 2024, 4: 204–207), nebo pro vyšší produkci jiker samicemi.

Reprodukční stárnutí

Vzhledem k nejistotě trvání tůně a hrozbě jejího vyschnutí se anuální halančíci na rozdíl od většiny ostatních ryb rozmnožují víceméně každodenně. Samice halančíka tyrkysového jsou schopny denně naklást přes 100 jiker o průměru 1 mm, a to při délce těla asi 3–4 cm. Nutno zdůraznit, že rozmnožování probíhá od dospělosti prakticky až do jejich smrti. Navíc počet nakladených jiker s věkem narůstá. Anuální halančíci totiž pokračují v růstu dlouho po dosažení dospělosti, podobně jako mnoho jiných druhů ryb. U mladých samic jsou tak snůšky menší, ale jak rostou, zvyšuje se počet denně vyprodukovaných jiker. V zajetí (lépe než v přírodě) lze v určité chvíli zaznamenat pozvolný nástup reprodukčního stárnutí. Podobně jako jiní obrat-



lovců anuálních halančíků čelí i přes svůj zkrácený život postupně poklesu reprodukční výkonnosti. Projevuje se to jak v množství (obr. 4), tak kvalitě nakladených jiker. V pokročilém věku již není míra oplozenosti jiker ve snůšce stejná jako v mládí. Pravděpodobně za to může kvalita jiker, protože se ukazuje, že nižší oplozenost je jednostranně ovlivněna vyšším věkem samic, nikoli samců (Žák a Reichard 2021).

Zajímavým poznatkem je, že samice nadprůměrně plodné v mládí zůstávají vysoce produktivní i v pokročilém věku. Navíc se dožívají vyššího věku. Není to tedy tak, že zvýšená investice do rozmnožování v raném věku by znamenala kratší život. Vliv rozmnožování samotného na dlouhověkost, tedy zda bez přítomnosti partnera a možnosti volně se třít žijí déle, nelze u anuálních halančíků zcela realisticky otestovat. Pokud k této neobvyklé situaci dojde a samice nemají dostatečnou příležitost k přirozenému tření, dochází u nich k patologiím a následně uhynou (obr. 5). Samovolně (bez partnera) dokážou uvolňovat jikry jen v omezené míře a nejsou schopny jejich resorpce, na rozdíl od řady jiných druhů ryb, z našich např. okoun říční (*Perca fluviatilis*). To je problémem v chovu při experimentech, kdy musíme držet ryby jednotlivě.

Doba dožití

Stárnutí a smrt přicházejí u anuálních druhů halančíků mnohem dříve než u jejich neanuálních příbuzných. Evolučně tak u nich došlo ke zkrácení života a k časnému nástupu projevů stárnutí. Potvrzují predikci evoluční teorie stárnutí založené na rozvolnění přírodního výběru v pozdějším věku poté, co se daný jedinec již rozmnožil a své geny předal do další generace.

Selekční stín (obr. 6) je v případě vysychajících tůň ještě umocněn, protože po jejich vyschnutí už nepůsobí selekce vůbec – všechny dospělé ryby hynou. Odlišné selekční tlaky vedoucí k rozdílné délce dožití lze zaznamenat i na vnitrodruhové úrovni. Populace ze sušších oblastí s kratší trvanlivostí tůň se v kontrolovaných podmínkách zajetí dožívají mnohem kratšího věku. Výsledky mezipopulačního srovnání nástupu a rychlosti stárnutí neodpovídaly heslu Live fast, die young, protože ryby ze sušších oblastí sice byly krátkověké, ale nežily výrazně rychleji. Parametry vyjadřující tempo života (v angličtině pace of life) jako rychlost dospívání, intenzita metabolismu, ochota opustit úkryt nebo míra agresivity na předpokládané době dožití závislé nebyly (Blažek a kol. 2017). Nevypadá to tedy tak, že by se halančíci ze sušších oblastí dříve životně vyčerpali a ti z regionů, kde zatopení tůň trvá déle, se naopak „šetřili“. Přesný mechanismus rozdílů v době dožití mezi populacemi zatím neznáme. Mohlo by jít o pasivní důsledek zmíněného selekčního stínu a akumulace mutací, které působí škodlivě pouze ve vyšším věku. Populace ze sušších oblastí mají skutečně genom zvětšený o podstatné množství tzv. balastní DNA, což naznačuje slabší působení přírodního výběru nejen u konkrétních genů (Cui a kol. 2019). Extrémně velké genomy jsou známy také u jihoamerických vějířovek rodu *Austrolebias* (García a kol. 2015).

S průměrnou dobou dožití souvisí i postupné vychylování poměru pohlaví ve prospěch samic. Samice anuálních halančíků se typicky dožívají vyššího věku jak v savanových tůňkách, tak ve skupinových chovných nádržích. Pokud ale ryby rozdělíme do individuálních nádrží, rozdíl



4 Reprodukční stárnutí u halančíka tyrkysového. Závislost množství nakladených jiker na věku pravidelně se rozmnožujících párů. Do zhruba čtyř měsíců je možné pozorovat nárůst průměrného počtu jiker a poté se projevuje senescence (velké červené body propojené vyhlazující křivkou). Okolo 16 týdnů dochází ke zpomalení růstu (viz obr. 3) a k pozvolnému poklesu plodnosti. Šedé body na pozadí zobrazují hodnoty počtu jiker ze tření jednoho páru v daný třetí den.

5 Samice halančíka tyrkysového se „zatvrdlými“ jikrami. Tělní stěna ryby je výrazně vypouklá nahromaděnými jikrami v ovariích. Samice pak nejsou schopny se jiker zbavit nebo je vstřebat, některé na důsledky tohoto poškození hynou, jiné přežívají, ale už nejsou schopny se třít.

6 Schéma působení přírodního výběru během života jedince a princip selekčního stínu. Tato hypotéza je založená na postupně se snižujících reprodukčních hodnotě daného jedince s každým dalším potomkem (Hamilton 1966). Nejzásadnější je v tomto ohledu dožít se dospělosti. V momentě předání genů alespoň na jednoho potomka následně selekce na další udržení těla a homeostázy, a tím i přežití, klesá. V případě anuálních halančíků je působení selekčního stínu posíleno vyschnutím tůně. Všechny orig. a snímky M. Vrtílka, pokud není uvedeno jinak

7 Srovnání mladého (vlevo, stáří dva měsíce) a senescentního (vpravo, přibližně 9 měsíců) jedince halančíka tyrkysového, samci červené formy. Mezi projevy stárnutí patří horší přijímání potravy spojené s úbytkem svaloviny a u samců ztráta zbarvení, která je patrná i zde na fotografii. U starých jedinců lze také zaznamenat zhoršenou schopnost regenerace a různé deformity, jako je třeba prohnutí páteře. Foto R. Blažek

zmizí, či dokonce přežívají déle samci (Reichard a kol. 2022a). To ukazuje na výrazný negativní vliv agresivity a soubojů na přežívání samců anuálních halančíků. V přírodě může být rozdíl v přežívání mezi pohlavími dále posílen selektivní predací

rybožravými ptáky, protože samci jsou mnohem nápadnější než samice.

Další projevy stárnutí

Stárnutí se neprojevuje jen nižší produkcí jiker a zvýšenou mortalitou, ale i plíživějšími příznaky dysbalance organismu. Kromě na první pohled patrné ztráty zbarvení samců (obr. 7) může např. docházet k hromadění následků nejrůznějších zranění, která se s věkem hůře hojí. Na úrovni buňky se hromadí odpadní látky a poškození způsobená volnými radikály (oxidace tuků, proteinů i DNA) a stárnutí ovlivňuje telomery, ochranné konce chromozomů. S věkem se délka telomer postupně zkracuje, až je ohrožena stabilita chromozomu do takové míry, že dochází k buněčné smrti – apoptóze. Enzymaticky lze zkracování telomer zpomalit, ale s věkem se účinnost tohoto procesu snižuje. Paradoxně např. krátkověké druhy savců mají delší telomery než ty dlouhověké, ale dochází u nich k rychlému zkracování (Gomes a kol. 2010). Dosaďované výsledky potvrdily, že podobně to platí mezi anuálními halančíky, kde populace ze sušších oblastí mají delší telomery (Reichard a kol. 2022b). V rámci jedné populace se u halančíka tyrkysového projevuje s rostoucím věkem postupné zkracování telomer. Zda jde o důsledek buněčných procesů (dopad stresu nebo působení volných radikálů), stále nevíme. Stejně tak zatím netušíme, jestli u těchto ryb existuje příčinná souvislost mezi délkou telomer a dobou dožití na úrovni jedince. Zmiňme jen, že předběžné analýzy ukazují, že v nádržích bez sociálních interakcí, a tedy bez agrese mezi samci, mají samci srovnatelnou délku telomer jako samice. Možná jsou zkracující se telomery ale jen jedním z mnoha příznaků blížící se smrti.

Dopad stárnutí na potomstvo

Pokud se bavíme o evoluci stárnutí, do jaké míry jsou jeho dopady přenositelné do další generace? Jak starší rodiče ovlivňují své potomky? Z pohledu rodiče se jeví výhodné rozmnožovat se až do pokročilého věku i za cenu produkce méně kvalitního potomstva, které má alespoň nějakou šanci na přežití. Zde se opět vracíme k hypotéze selekčního stínu (obr. 6), kdy s každým úspěšným rozmnožením tlak na kvalitu dalších potomků klesá. Přenos

vlivů rodičovského stárnutí je ovšem velmi nevídaný z hlediska potomků samotných. Zajímalo nás, zda pokročilý věk halančíka tyrkysového dopadá na životaschopnost potomstva. V dlouhodobé studii jsme se tedy soustředili na vybrané parametry kondice rodičů (velikost těla, plodnost, aktivitu nebo délku telomer) během jejich života a kondice jejich potomků, především přežívání šestiměsíční inkubace ve vlhké rašelině a rychlost růstu po vylíhnutí. S pokročilým věkem byly projevy stárnutí rodičovských ryb stále zřetelnější (např. pokles plodnosti, obr. 4) a zjistili jsme, že snůšky starších rodičů také hůře přežívaly inkubaci. Potomstvo, které se z těchto snůšek nakonec vylíhlo, již negativní dopady vyššího věku rodičů ale nevykazovalo, a to např. ani v délce telomer. Zatím můžeme jen spekulovat, jestli jde čistě o důsledek selektivního přežívání inkubace, nebo zda vstupují do hry nějaké opravné mechanismy.

Shrnutí a závěr

I přes krátký život omezený trváním jejich vysychajících tůní můžeme u anuálních halančíků pozorovat řadu typických projevů stárnutí. Jejich evoluční historie to umožňuje v neobvykle krátkém čase několika málo měsíců. Spolu s předchozím dílem jsme ukázali dvě kontrastní charakteristiky – schopnost anuálních halančíků přežít měsíce až roky v substrátu vyschlé tůně a krátkověkost spojenou s růstovým a vývojovým spurtem po vylíhnutí. Svým způsobem tak tyto ryby žijí dva životy, jejichž spojení nám umožňuje studium komplexních vazeb nejrůznějších projevů životní historie. V příštím dílu se podíváme na praktické aspekty výzkumu halančíků a experimentální práce v zajetí. Jak výživa ovlivňuje stárnutí? Je z hlediska růstu, plodnosti a přežití vhodnější stabilní, nebo kolísající teplota? Pátý díl bude zároveň závěrečný, a proto v něm nabídneme i perspektivu pro budoucí výzkum anuálních halančíků.

Tento článek vznikl za podpory Grantové agentury ČR (projekt 22–21198S).

Použitá literatura uvedena na webové stránce Živy.