

Nečekaná signalizace: líhnutí vajíček listonoha letního je chemicky modulováno dospělci

Komunikace prostřednictvím chemických signálů je ve vodním prostředí běžná, jelikož vizuální orientace tu bývá někdy omezená kvůli zákalu nebo prostoro-
vé složitosti (např. v porostu vodních rostlin). Chemickými signály mohou být látky, které primárně ke komunikaci slouží, jakými jsou feromony, vylučované při hledání pohlavních partnerů. Mohou to však být i látky, jejichž původním účelem není přenos informací. Takovými jsou např. odpadní produkty metabolismu vylučované do vnějšího prostředí nebo látky uvolňované z konzumované kořisti. V obou případech však mohou sloužit i jako chemický signál, buď pro jedince stejného, nebo jiného druhu.

Feromony hrají také roli při synchronizaci během rozmnožování. To je důležité zejména u organismů s vnějším oplozením, jako jsou ryby. Chemické signály mohou být využívány také k vyhledávání vhodné potravy. Bylo např. zjištěno, že dva druhy mořských buchanek jsou schopny rozlišovat chemické signály uvolňované z fytoplanktonu, jímž se živí. Mnozí predátoři zase dokážou lokalizovat poraněnou ko-

řist na základě metabolitů, které kořist vylučuje. Chemická informace o přítomnosti predátora může být naopak životně důležitá pro kořist. Planktonní korýši migrují během dne do větších hloubek v přítomnosti planktonožravých ryb. Blíže k hladině, kde mají dostatek potravy, se přibližují až v noci, kdy je menší pravděpodobnost, že je predátor spatří. Chemické signály masožravých rostlin bublinek

jižních (*Utricularia australis*) jsou vnímány perloočkami *Ceriodaphnia dubia*, které se začnou pohybovat pomaleji a vyhýbají se oblastem s bublínkami, aby unikly predaci. Sladkovodní plž levatka ostrá (*Physa acuta*) se v přítomnosti raků statných (*Faxonius virilis*) začíná rozmnožovat až tehdy, když dosáhne více než dvojnásobné velikosti, než je tomu v prostředí bez raků. Tím se snižuje pravděpodobnost, že ji raci sežerou, protože dávají přednost menší kořisti. Ve vodě s chemickými signály listonoha letního (*Triops cancriformis*) vytvářejí perloočky *Daphnia atkinsoni* na hlavě typickou trnovou korunu, perloočky *D. similis* mají delší hrot v zadní části těla (spinu) a perloočky hrotnatky velké (*D. magna*) zase pevnější karapax (podrobný seznam literatury k těmto studiím najdete na webové stránce Živy).

Tyto změny v chování, životních strategiích a morfologii pomáhají zvýšit pravděpodobnost, že kořist unikne tlaku predátorů. Zároveň však mají nepříznivé důsledky pro životaschopnost (fitness) jedince. Snižují množství energie vynaložené na růst a rozmnožování, ať už v důsledku sníženého příjmu potravy, opožděné reprodukce, nebo tvorby energeticky náročných morfologických struktur. Proto je zásadní, aby kořist dokázala predátora spolehlivě odhalit a obranné prostředky používala jen tehdy, pokud náklady s nimi spojené nejsou vyšší než riziko predace.

Vliv chemických signálů na líhnutí

Převážná většina velkých lupenonohých korýšů (Branchiopoda) neboli žábřonožců (žábřonožky – Anostraca, listonozci – Notostraca, škeblivky – Spinicaudata a hrašníci – Laevicaudata) obývá výhradně



1 Škeblivka oválná (*Cyzicus tetracerus*) je dnes v naší krajině vzácným druhem, vyskytuje se pouze na jižní Moravě.

Tvar a stavba schránek připomínajících mlže objasňují důvod českého rodového jména. Velikost dospělých jedinců se pohybuje okolo 8–14 mm. Líhnutí vajíček mohou ovlivňovat chemické látky vylučované predátory.

2 Žábřonožka divorohá (*Streptocephalus torvicornis*) obývá trvalejší mokřady na polích, loukách a polních cestách. V ČR ji nyní známe z jediné lokality na jižní Moravě. Dorůstá 17–34 mm.

3 Žábřonožka letní (*Branchipus schaefferi*) – typický obyvatel polních rozlivů, vojenských cvičišť a drobných louží. Je stále relativně hojná v nížinách a středních polohách po celém území ČR. Samička má nápadný barevný vaječný váček. Dorůstá 8–23 mm.

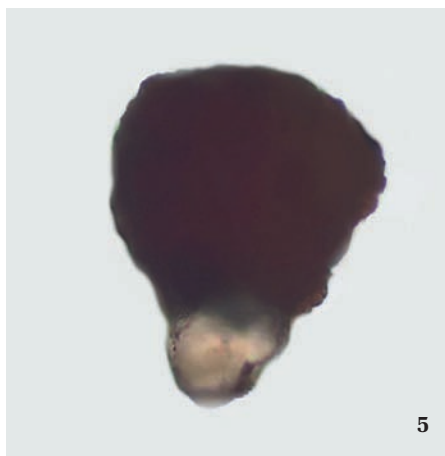
vysychavé vody. Jsou přizpůsobeni životu v těchto nestabilních podmínkách mimo jiné tím, že produkují dormantní (trvalá) vajíčka, resp. embrya, která mohou přežívat minimálně desítky let ve vyschlém stavu a nepoškodí je ani silné mrazy, UV záření nebo průchod trávícím ústrojím jiných živočichů. Po zaplavení vajíček se i přes příznivé podmínky prostředí nikdy nevyhlíhnou všechna. Jde o strategii, jež zajistí, že přestože mokřad vyschne dříve, než se vylíhli jedinci stihnou rozmnožit, populace na dané lokalitě nevymře. Podíl líhnoucích se vajíček závisí na řadě podmínek, které signalizují vhodnost prostředí, a odrážejí tak pravděpodobnost úspěšné reprodukce. Tento podíl je obecně mnohem nižší v aridních oblastech, kde je vyšší pravděpodobnost příliš rychlého vyschnutí, než v tůňích mírného pásu. Na líhnutí má významný vliv také teplota, intenzita světla, fotoperioda, obsah rozpuštěných látek ve vodě nebo koncentrace kyslíku a oxidu uhličitého. Výrazně ho však mohou ovlivňovat i chemické signály.

V případě škeblůvek rodu *Cyzicus* (obr. 1) byl počet vylíhnutých vajíček v experimentálním prostředí výrazně nižší v přítomnosti chemických signálů larev mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*). Podobně jeho přítomnost ovlivnila i líhnutí vajíček dvou druhů planktonních korýšů (Spencer a Blaustein 2001). Protože prostředí s predátorem snižuje pravděpodobnost přežití do dospělosti a tím i úspěšnost reprodukce, byla početnost líhnoucích se vajíček obou druhů nízká. Líhnutí dvou spolu se vyskytujících druhů žábronožek, žábronožky divorohé (*Streptocephalus torvicornis*, obr. 2) a ž. letní (*Branchipus schaefferi*, obr. 3), bylo u obou zcela potlačeno přítomností chemických signálů dospělců (Beladjal a kol. 2007). Autoři studie předpokládají, že jde rovněž o vnitrodruhovou antipredační strategii. Dospělé žábronožky jsou velmi efektivní filtrátoři, kteří se živí částicemi detritu, planktonními řasami, bakteriemi i drobnými planktonními živočichy. Dospělí jedinci by tak mohli z vody vyfiltrovat drobné naupliové larvy ihned po jejich vylíhnutí.

Listonozí patří k vrcholovým predátorům periodických vod. Jsou to potravní oportunisti, živí se detritem, částmi živých i mrtvých rostlin a živočichů, včetně jedinců vlastního druhu. Jsou klíčovým druhem vysychavých vod, protože silně ovlivňují např. složení a druhovou rozmanitost planktonních korýšů. Významně působí nejen na aktivní společenstvo, ale také na zásobu dormantních vajíček. V laboratorních podmínkách bylo zjištěno, že listonozí požírají efipia – dormantní vajíčka (embrya) perlooček chráněná chitinovou schránkou, a ne-selektivně konzumují i vajíčka vlastního druhu. Dosud ale chyběly informace o možném vlivu chemických signálů na líhnutí jejich vajíček. Je však zřejmé, že listonoh letní (obr. 4) vylučuje látky, které, jak bylo uvedeno výše, jsou detekovány několika druhy perlooček, coby jeho potenciální kořisti. Pokusili jsme se zjistit, zda na tyto signály reagují i vajíčka samotných listonohů.

Laboratorní experiment

V laboratoři jsme nechali na vyschlá vajíčka (cysty) listonoha letního (obr. 5) působit



chemické látky vylučované jeho dospělými jedinci tím, že jsme je zalili vodou, ve které se předtím dospělci vyskytovali. Vyjma kontrolní skupiny jsme použili vyšší a nižší (naředěnou na 33 %) koncentraci chemických stimulů dospělců (pravděpodobně feromonů). Vylíhlé naupliové larvy (obr. 6) byly každý den odebrány a spočítány. Pokus byl ukončen 10 dní po zaplavení, když se již v žádné z nádob další larvy nelíhly.

Líhnutí začalo již třetí den po zahájení pokusu bez ohledu na přítomnost a množství chemických látek dospělců. Přítomnost těchto stimulů však ovlivnila počet vylíhnutých larev (obr. 7). Ve vodě s feromony se jich vylíhlo mnohem více než v čisté kontrolní vodě a líhnutí se zvyšovalo s koncentrací feromonů. Zjistili jsme tedy, že přítomnost listonohů letních zvyšuje podíl jeho vylíhnutých vajíček. Toto zjištění bylo poněkud nečekané a odpovídalo existujícím znalostem o vlivu feromonů velkých žábronožců na líhnutí vlastních vajíček. Podobné obavy o pravdivost výsledků napadaly i recenzenty naší studie, takže jsme provedli další kontrolní pokusy, které naše závěry beze zbytku podpořily. Není však snadné odpovědět na otázku, k čemu je taková reakce dobrá. Může to opět být antipredační strategie, byť ta se lépe chápe, pokud bude líhnutí pod vlivem feromonů naopak tlumeno. Nabízí se tak vysvětlení související s reakcí na informaci o vhodných podmínkách prostředí.

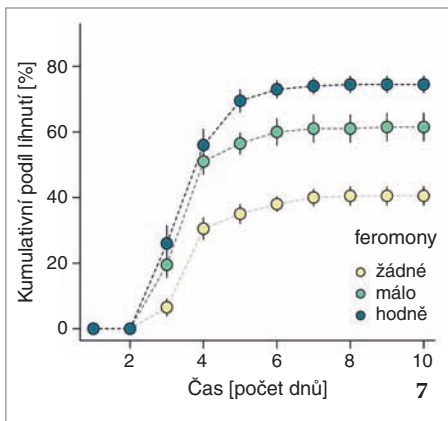
V přírodě se běžně setkáváme s více kohortami (soubory stejně starých jedinců) listonohů letních v téže tůňi ve stejnou dobu. První kohorta se líhne krátce po zaplavení tůně. Postupně, jak tůň vysychá

4 Listonoh letní (*Triops cancriformis*) je obávaným predátorem periodických vod. Jde o potravního oportunistu, který se nezdráhá konzumovat ani jedince a vajíčka vlastního druhu. Vyskytuje se u nás zejména v polních rozlivech a na vojenských cvičištích, od jara do podzimu. Dorůstá velikosti až 7 cm, včetně dlouhé vidličky (furky) dosahuje maximální délka jeho těla úctyhodných 14 cm. Jak se asi musí cítit ona nebohá perloočka v levé části snímku? Možná jako Dr. Grant v Jurském parku. Snímky M. Stuchlíka, pokud není uvedeno jinak

5 Vajíčko listonoha letního nepřesahuje velikost 0,4 mm. Embryo je zvenčí chráněno dvojítm obalem, jenž mu umožňuje přežít nepříznivé podmínky. Na snímku vidíme počátek líhnutí larvy, která možná právě uniká predaci dospělými listonohy.

6 Naupliová larva listonoha letního je morfologicky podobná naupliovým larvám ostatních skupin korýšů, které spojuje přítomnost tří párů hlavových končetin (antenu, anten a mandibul) a jednoho naupliového oka (tmavá skvrna uprostřed za předním okrajem larvy). Velikost se pohybuje okolo 0,5 mm. Foto A. Devánová (obr. 5 a 6)

a zmenšuje se, zůstávají na okrajích trvalá vajíčka. Líhnutí další kohorty začíná obvykle po vydatných deštích. V té době se vyschlá vajíčka opět zaplavují, osmotický potenciál klesá a koncentrace kyslíku ve vodě se zvyšuje, což líhnutí aktivuje. Předpokládáme, že po náhlém zvětšení objemu tůně se hustota potenciální kořisti sníží.



7 Podíl vylíhlých vajíček listonoha letního v prostředí bez chemických látek dospělců (žluté body), s malým množstvím těchto látek (zeleně) a s jejich větším množstvím (modře). Body zobrazují průměrný podíl vylíhlých vajíček z 10 opakování a svislé čáry směrodatnou odchylku. Orig. A. Devánová

Pro listonohy pak může být výhodnější živit se sedimentem dna, který obsahuje mimo jiné dormantní stadia. Autoři studie prokazující konzumaci dormantních stadií listonohy naznačují, že přinejmenším při absenci jiné potravy mohou listonohy už během několika dnů výrazně snížit zásobu trvalých vajíček. Naupliové larvy pohybující se aktivně ve vodním sloupci tak mohou mít větší šanci uniknout kanibalistické predaci dospělců než vajíčka v horní vrstvě sedimentu. V případě žábřonůžek byla zjištěna opačná odpověď na přítomnost dospělců pravděpodobně proto, že na rozdíl od převážně benticky žijících listonohů žábřonůžky filtrují potravu z vodního sloupce. Dospělé žábřonůžky tedy představují potenciální riziko predace pouze pro vylíhnuté larvy, nikoli vajíčka.

Dalším vysvětlením vyšší líhnivosti v přítomnosti dospělců vlastního druhu může být signalizace vhodných podmínek prostředí. Vylíhli jedinci by mohli předávat vajíčkům informaci, že prostředí je vhodné, a že se tedy vyplatí líhnout právě

ted'. Tím se zvýší jejich šance na přežití a rozmnožení. Která z těchto hypotéz je správná a jak chemické signály listonohů ovlivňují líhnutí vajíček jiných druhů, případně jak ovlivňuje jejich líhnutí kombinace přítomnosti chemických signálů s různými podmínkami prostředí, může ukázat až další výzkum. Během toho by mohlo být zajímavé zjistit, jak změny osmotického potenciálu a koncentrace kyslíku ve vodě ovlivňují reakci vajíček na přítomnost feromonů dospělců. Tím bychom mohli prověřit, zda je zmíněná signalizace skutečně omezena pouze na období po silných deštích.

Kolektiv spoluautorů: Jan Sychra, Jindřiška Bojková, Michal Horsák

Použitá literatura je uvedena na webové stránce Živy. K dalšímu čtení Živa 2009, 6: 265–266; 2022, 4: CVII–CX; 5: 261–264; 2023, 1: XLIII.

Martin Rulík, Hana Martinková

Pestřenka trubcová – co víme o larvách pestřenek ze zahnívajících vod?

Během teplých letních dnů lze na různých místech, kde se hromadí rozkládající se organická hmota (např. silážní jámy, septiky, hnojiště), nalézt protáhlé, bělavé až šedavě zbarvené larvy s dlouhou dýchací trubičkou na zadečku. Tyto larvy patří pestřenkám (Syrphidae), v dospělosti často nápadně zbarveným zástupcům dvoukřídlého hmyzu (Diptera), kteří jsou charakterističtí rychlým a trhavým letem, přerušovaným vznášením se na místě. Pestřenkám je v posledních letech věnována zvýšená pozornost, protože se ukazuje, že dospělci patří mezi významné opylovače planých i kulturních rostlin. Obecně však o larvách pestřenek, zejména těch, které se živí saprofágně rozloženou organickou hmotou, máme dosud relativně málo informací. To platí i v případě běžných druhů, jakými jsou pestřenka trubcová (*Eristalis tenax*) nebo p. včelová (*E. arbustorum*), jejichž larvy patří k nejpozoruhodnějším organismům žijícím ve sladkých vodách.



Pestřenky představují jednu z druhově nejbohatších čeledí dvoukřídlého hmyzu, která celosvětově čítá více než 6 tisíc dosud popsáných druhů. Název čeledi v češtině je odvozen od zbarvení většiny zástupců, ve kterém dominuje obvykle černá a žlutá (oranžová). Tímto barevným vzorem pestřenky napodobují jiné skupiny hmyzu, zejména žahadlové blonokřídle, např. včely, vosy a sršně (Batesovo mimikry) – podle nich získaly lidové označení vosičky. Dalším nápadným znakem je jejich schopnost za prudkého vířivého pohybu křídel stát ve vzduchu a náhle bleskurychle měnit svou polohu. Tento let na jednom místě, připomínající kolibříka či helikoptéru, dal pestřenkám anglický název – hover flies. Zatímco dospělci se živí nektarem a pylem kvetoucích rostlin a v přírodě mají nezastupitelný význam v opylování rostlin, larvy vyvinuly různé potravní strategie. Některé jsou dravé a živí se mšicemi, třásněnkami nebo dalším drobným hmyzem a jeho larvami parazitujícími na rostlinách. Čistě býložravé pestřenky se vyvíjejí v rostlinách, např. v cibulích jednoděložných rostlin nebo v kořenech a stoncích různých bylin. Další se živí rozkládajícími se organickými zbytky rostlinného a živočišného původu v půdách i ve vodě, ale také jako larvy v hnízdech mravenců, vos a čmeláků. Z hlediska biologické ochrany rostlin je vcelku logicky věnována pozornost druhům první skupiny, jelikož dokážou na rostlinách zkonsumovat obrovské množství mšic (afidofágní larvy), některé jsou dokonce jejich mnohem účinnějšími konzumenty než larvy a dospělci brouků slunéček (čeleď Coccinellidae). O larvách, které žijí myrmekofilně nebo se živí saprofágně, tedy rozkládající se organickou hmotou, máme naproti tomu informací podstatně méně.

1 Vodní larva pestřenky trubcové (*Eristalis tenax*) s vyvinutou dýchací trubicí. Využívají se ve vodním prostředí bohatém na rozkládající se organickou hmotou.