

# Pavouci šestiočky – případ extrémní diverzifikace ve Středozeří 2.

Na první pohled málo atraktivní skupiny živočichů se často ukážou být nadmíru pozoruhodné. Záleží na hloubce studia, které je jim věnováno. To se mi stalo se šestiočkami (Dysderidae), pavouky uniformního tvaru a zbarvení, nestavěcími si ani sítě. V prvním dílu seriálu (Živa 2020, 6: 311–315) jsem se věnoval některým aspektům jejich rozšíření a adaptacím na specializaci k lovu suchozemských stejnonožců (Isopoda). V této části představíme mechanismy diverzifikace a pestrost chování a morfologie související s pohlavním výběrem.

## Co druh, to jiné chromozomy

Jestli jsou Češi v arachnologii (vědě o pavoukovicích) v něčem velmocí, pak na prvním místě v cytogenetice pavoukovic, díky doc. Jiřímu Králvi z Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. A tak v rámci studia šestioček nezůstala bez povšimnutí ani jejich karyologie. Jura Král byl obětavým učitelem majícím trpělivost s mou laboratorní neobratností, spolupráce vyústila v několik publikací. Předně jsme zjistili, že všichni zástupci čeledi Dysderidae mají holokinetické chromozomy, jejichž pozoruhodnou vlastností je, že nesou kinetochor – proteinový komplex, ke kterému se při buněčném dělení připojuje dělicí vřeténko – po celé délce chromatid. Tím je umožněno pravidelné mitotické či meiotické rozdělení všech produktů rozpadu nebo fúze chromozomů. Takové chromozomové mutace tedy nejsou letální, evoluce karyotypu probíhá rychleji a s ní i související speciace. A právě to jsme u čeledi Dysderidae, zvláště u rodu *Dysdera*, zaznamenali.

## Nepřehledná druhová diverzita

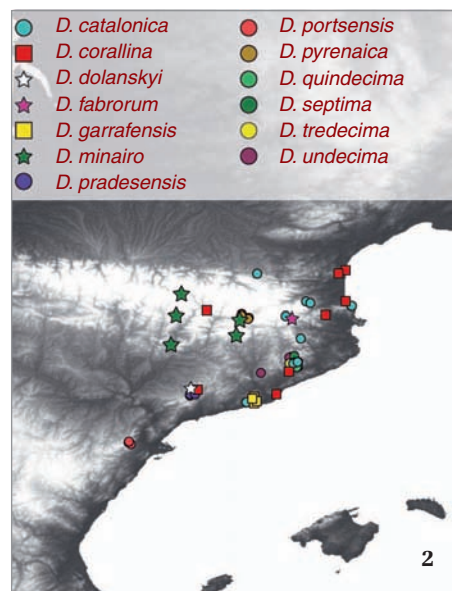
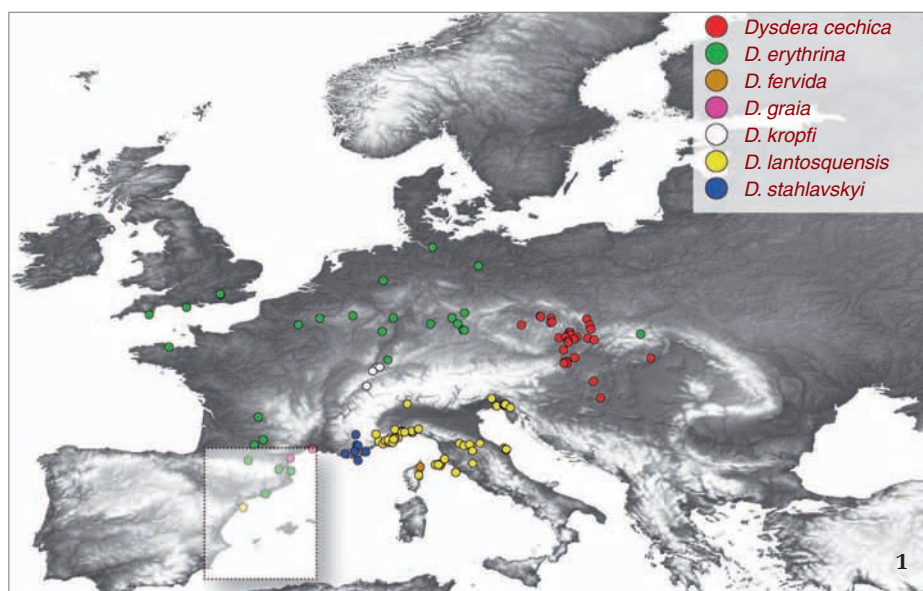
Extrémním případem, který jsme řešili, byli zástupci druhového agregátu šestiočky rudé (*D. erythrina*) ze západního Středozeří. Impulzem k řešení taxonomie byla potřeba nalézt správné jméno pro druh z našeho území, který se od š. rudé lišil počtem chromozomů a později byl popsán jako š. vidlozubá (*D. cechica*; fotografie obou druhů byly zařazeny již v předchozí části). Na konci 19. století popsal z jižní Francie geniální francouzský arachnolog Eugène Simon tři druhy blízce příbuzné *D. erythrina*. Později je považoval za poddruh uvedeného druhu. Po jeho smrti však nikdo tyto taxony nerozlišoval. Zprvu jsem se domníval, že pro vyřešení zmíněného středozeříského druhu bude stačit zjistit identitu Simonových taxonů. Vypravil jsem se tedy do Přírodovědného muzea v Paříži. Zde jako by se v arachnologických sbírkách po smrti E. Simona zastavil čas. Jedince pravděpodobně náležející k Simonovým taxonům jsem ve smíšeném materiálu dohledal, ale

navíc ještě jeden druh pocházející ze severovýchodního Španělska. Pro karyologickou studii byl potřeba živý materiál, a tak jsem do regionu kolem západní části Středozeřího moře uspořádal několik výprav. Jenže s každou výpravou rostl počet nalezených druhů tohoto komplexu a situace se spíše komplikovala. Studii jsme uzavřeli při počtu 20 druhů (obr. 1 a 2), ale je více než pravděpodobné, že tam několik dalších na svého objevitele čeká. Rozdíly v karyotypech se ukázaly být pro pochopení zásadní, skoro každý druh měl unikátní počet chromozomů. Zato rozdíly v morfologii těla byly minimální, omezené ve většině případů pouze na detaily kopulačních orgánů. Mohli bychom tedy hovořit o kryptických druzích. Zarážející bylo, že řada z nich se vyskytovala sympatricky. Extrémem se stala situace v pohorí Montseny u Barcelony, kde jsem našel společně hned 6 druhů, u samců s počty chromozomů  $2n = 7, 9, 11, 13, 15$  a 19 (samci šestioček mají kvůli chromozomovému určení pohlaví X0 lichý počet chromozomů, samice dva; obr. 3). Při takové diverzitě, ale zároveň uniformně vnější morfologie a ekologie bylo těžké vybrat trefná pojmenování – čtyři endemity Montseny jsem proto pojmenoval právě podle počtu chromozomů (*D. septima*, *D. undecima*, *D. tredecima*, *D. quindecima*).

## Scénář vzniku druhů

Výrazný rozdíl v karyotypech naznačuje, že chromozomové mutace spolu s omezenou migrační schopností sehrály ve speciaci těchto druhů klíčovou roli. Patrně se odehrávala podle následujícího scénáře. Lesní biotopy, na které jsou šestiočky striktně vázané, se ve Středozeří v období čtvrtohor vlivem klimatických výkyvů opakovaně rozpadaly na menší izolované plochy. U populací žijících v těchto „ostrovech“ tak vlivem genetické izolace docházelo k nezávislé evoluci. Během ní mohlo dojít k přebudování karyotypu, včetně

**1 a 2** Rozšíření druhů komplexu šestiočky rudé (*Dysdera erythrina*). Centrum speciace se nachází v jihozápadní Evropě (detail na obr. 2), několik druhů expandovalo až do střední Evropy.

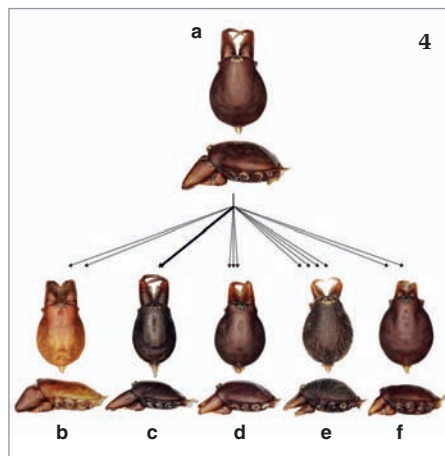
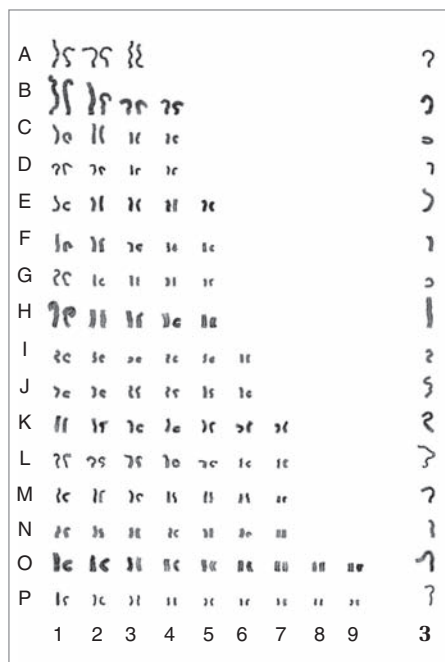


změn v počtu chromozomů. Po změně klimatu se některé populace opět potkaly. V případě, že mezi nimi už geneticky vznikla dostatečná mezidruhová bariéra, začaly spolu na jednom území koexistovat. Kvůli specializaci na početné stejnonožce se mezi nimi patrně nerozhořel konkurenční boj o potravní zdroje. Často spolu ale koexistují druhy lišící se velikostí, což naznačuje, že úspěšné soužití přece jen vyžadovalo částečné rozdělení zdrojů – některé druhy se soustředily na velké, jiné na malé stejnonožce (na rozdíl např. od hmyzu s proměnou dokonalou poskytují populace stejnonožců vzhledem ke svému vývoji v rámci jedné sezony různé velké jedince). Takové morfologické vyhranění za účelem uniknutí konkurenci o zdroje se anglicky nazývá character displacement. Analýza jiného druhového agregátu, skupiny, do které náleží naše šestiočka důlkatá (*D. moravica*), naznačila, že vedle dobře vyhraněných druhů existují v tomto rodu i druhy ve stadiu vzniku. V uvedeném agregátu byly zjištěny taxony, jejichž areály se dotýkají, ale nepřekrývají (parapatrické rozšíření). Analýza vybraných genů u nich prokázala introgresi. Genetická bariéra tedy zjevně existuje, není ale zcela dotvořená.

Provedení analýzy dvou druhových agregátů obnášelo detektivní práci se starou taxonomickou literaturou a muzejními sbírkami, terénní sběry, morfologickou analýzu, studium karyotypů a vybraných genů. Jen tento integrativní přístup umožnil pochopení druhových mantinelů extrémně podobných taxonů, je však značně časově vyčerpávající. Už nyní je ale jasné, že celý rod *Dysdera* se skládá z agregátů kryptických druhů. Skoro každý taxon rodu, který dnes určujeme jako jeden druh, bude ve skutečnosti komplexem několika až několika desítek druhů.

### Kanárské ostrovy – ráj šestioček

Pozoruhodným případem diverzifikace je agregát, který vznikl na Kanárských ostrovech. Toto vulkanické souostroví bylo kolonizováno patrně jedinci rodu *Dysdera*, kteří tam, podobně jako jiné organismy neschopné šířit se aktivně nebo pasivně vzduchem, doputovali ze severozápadní Afriky na plovoucích kmenech (tzv. rafting). Šestiočky zde našly optimální podmínky – minerálně bohatý substrát umožňující bohaté populace stejnonožců a škálu volných nik. Podařilo se jim kolonizovat všechny ostrovy, staly se součástí prakticky všech zdejších biotopů – vavřínovo-vřesovcových mlžných lesů, borů i nízkých xerofilních křovin. Celé souostroví je dále díky geologické stavbě velice bohaté na podzemní ekosystémy – vulkanické horniny jsou plné puklin osídlených specifickou faunou. Navíc jak velké tekoucí proudy lávy na povrchu tuhly, ale materiál uprostřed se dále pohyboval, vznikly prostorné tunelovitě jeskyně. Oba tyto podzemní biotopy hostí unikátní druhy šestioček, pukliny spíše malé (včetně vůbec nejmenšího zástupce rodu), jeskyně spíše velké druhy (včetně největšího zástupce). Tuto úctyhodnou diverzitu zpracoval převážně prof. Miquel Arnedo z Barcelonské univerzity. Mě zaujala diverzita tvarů chelicer, která byla z jeho prací částečně pa-



trná. Chtěl jsem otestovat hypotézu, že místní agregát rodu *Dysdera*, byť monofyletický, vyvinul všechny dosud známé taktiky lovu stejnonohých koryšů (podrobněji v předchozí části seriálu). Prvním krokem byla morfometrická charakteristika chelicer dosud známých kanárských druhů, které byly k dispozici ve sbírce Univerzity La Laguna na Tenerife. Zpřístupnil mi ji prof. Pedro Oromí, průkopník výzkumu ekosystémů puklin ve vulkanických horninách. Ukázalo se, že u kanárských šestioček jsou přítomny všechny typy modifikací chelicer, jaké jsem zjistil u kontinentálních druhů. Na ploše o třetinu menší než Středočeský kraj se odehrála podobná evoluce, jakou prodělal rod *Dysdera* v celém Středozeří. Během výzkumu jsem si povšiml ještě jednoho pozoruhodného faktu – některé druhy modifikace chelicer postrádaly. Vysvětlující hypotézy se nabízely, ale na jejich otestování jsem se musel pokusit dohledat živé jedince těchto většinou velice vzácných druhů. Pátrání po nich mi zprostředkovalo seznámení s nádhernými ostrovy Tenerife a La Gomera. Jako zlatá žíla se ukázaly zářezy cest ve vřesovcových lesích, kde jsem rozebíráním třeba jediné rozpadající se skály objevil hned 9 (na Tenerife) či 6 druhů rodu (na La Gomeře). U kláštera Santa Clara na La Gomeře byl dokonce jeden z nalezených druhů zcela nový pro vědu. Terénními

3 Karyotypy složené z holokinetických chromozomů samců druhového komplexu šestiočky rudé ze spermatogoniální metafáze. Vpravo velké pohlavní chromozomy (X)

4 Diverzifikace tvaru chelicer šestioček rodu *Dysdera* na Kanárských ostrovech. Nahoře fakultativní specialista na stejnonožce s mírně prodlouženými chelicera-mi (a), dole potravní generalista s nemo-difikovanými krátkými robustními chelicera-mi (b); dále obligátní specialis-ti – s prodlouženými chelicera-mi lovící taktikou kleště (c), s konkávními chelicera-mi lovící taktikou vidlička (d), s tenkými chelicera-mi lovící taktikou dýka (zabodne jednu cheliceru do oblasti hlavy stejnonožce, e), se zploštělými chelicera-mi používající taktiku klíč (f). Jednotlivé způsoby lovu přiblíženy v první části (Živa 2020, 6: 311–315). Počet šipek odpovídá nezávislým vznikům dané chelicerové modifikace, silnější šipka znázorňuje, že většina druhů dále zdokonalovala původní taktiku kleště.

sběry jsem získal živé jedince 17 druhů a zjistil u nich, zda a jakým způsobem loví stejnonožce.

### Vulkanické ostrovy jako evoluční laboratoř

Typy taktik uchopení kořisti ve všech případech odpovídaly příslušným modifikacím chelicer stejně jako u druhů na pevnině. Na základě fylogenetické analýzy se zdá, že předci, kteří Kanárské ostrovy kolonizovali, měli stejně jako všechny druhy rodu *Dysdera* v severozápadní Africe prodloužené cheliceru (obr. 4a) a lovili stejnonožce taktikou kleště. Některé druhy se na tuto taktiku dále specializovaly (obr. 4c). Jiné však nezávisle na šestiočkách z pevniny vyvinuly taktiku vidlička (obr. 4d), dýka (u pevninských druhů dosud nerozlišovanou – zabodnutí jedné cheliceru do hlavové části stejnonožce, obr. 4e) a klíč (obr. 4f).

Nejpozoruhodnější však byl výsledek pokusů s druhy, u kterých jsem žádnou výraznou modifikaci chelicer nerozeznal (obr. 4b). Tyto druhy stejnonožce zcela odmítaly, lovily pouze členovce s měkkým tělem – pavouky, stonožky, rybenky nebo cvrčky. Kořist uchopovaly stejně jako ostatní nesespecializovaní pavouci, svrchu, oběma chelicera-mi najednou. Pozoruhodnost tohoto zjištění spočívala v tom, že druh, který kolonizoval Kanárské ostrovy z Afriky a dal vzniknout celé této diverzifikované skupině, byl s pravděpodobností blížící se jistotě potravním specialistou na stejnonožce. Tato specializace je apomorfii (společným odvozeným znakem) celého rodu *Dysdera*. Využívání určitého omezeného, ale bohatého potravního zdroje je ve stabilním prostředí výhodné, protože umožňuje specialistovi využívat takový zdroj efektivněji, než jak to umí potravní generalista. Dříve či později se ale podmínky změní a se změnou může vymizet i hojný potravní zdroj. Generalista začne vyhledávat jinou potravu, ale pro specialistu je taková změna fatální. Doposud nebyly známy případy, že by se potravní specialisti stali potravními generalisty – potravní specializace byla považována za



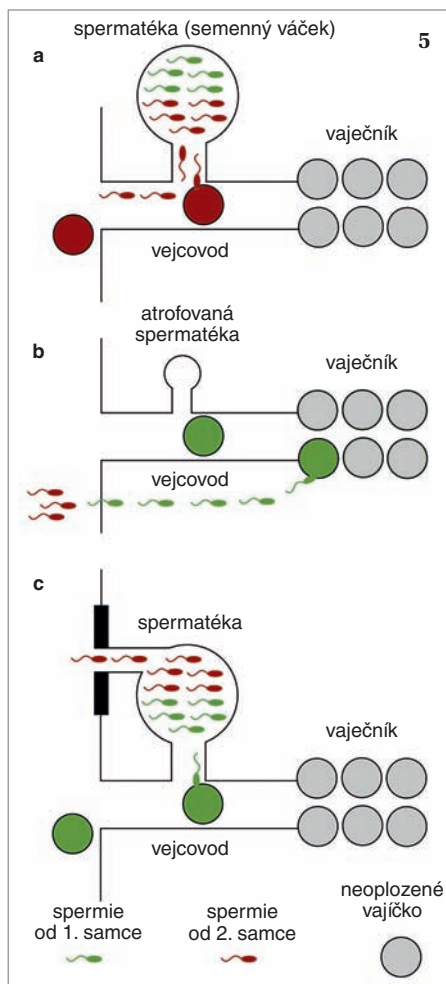
evoluční past, terminální větev evoluce. Kanárské šestiočky jsou tak prvním zdokumentovaným příkladem, že z této pasti za určitých okolností uniknout lze. V čem je jejich případ speciální? Na nově vzniklých sopečných ostrovech jsou na začátku všechny niky volné. První šestiočky, jež sem doputovaly z pobřeží Afriky, patrně zpočátku zaujaly potravní niku, kterou okupovaly ve své vlasti, ale postupně začaly obsazovat i další nevyužívané zdroje včetně niky polyfágních pavouků. V dlouhodobě nasycených ekosystémech na kontinentě bývají všechny niky obsazené, neustálý konkurenční boj o zdroje nedává šanci evolučním experimentům vyžadujícím přežití konkurenčně slabých přechodných stadií, jako je výše zmíněný přechod od potravního specialisty k polyfágovi. Unikátní prostředí sopečných ostrovů, kde běží sukcese od nuly a konkurence je značně rozvolněná, čas a prostor pro takové experimenty ale poskytl.

### Rozmnožování šestioček

Pohlavní soustava pavouků vyúsťuje uprostřed přední části spodní strany zadečku. U samic se zde nachází i kopulační orgán, u samců se však vyvinuly kopulační orgány na koncích makadel – končetin v přední části těla připomínajících krátké nohy. Pavoukovci totiž museli při přechodu z vodního prostředí na souš vyřešit problém, jak samicím předávat tekutý ejakulát. Samci většiny skupin situaci vyřešili tvorbou schránek, v nichž ejakulát předávají. Samci pavouků však šli jinou cestou. Protože disponují schopností tvorby hedvábných vláken, vytvoří před kopulací jednoduchou pavučinku, do které ejakulát z primárního pohlavního otvoru kápnou. Kapku pak nasají do dutých sekundárních kopulačních orgánů na konci makadel a ty při kopulaci vyprázdní do genitálií samice.

O rozmnožování šestioček byly dříve dány k dispozici jen povrchní znalosti, které nenásledovaly ničemu výjimečnému. Sameček při kopulaci přistoupí čelem k samici, podleze její hlavohruď a předníma nohama obejme její zadeček. Samice po fertilizaci vyztuží svůj pavučinový zámoček a naklade v něm několik málo desítek vajíček. Líhnutí a časný vývoj probíhá v mateřském zámočku pod dozorem samice, nejmladší nymfy opouštějí zámoček obvykle na konci léta. V průběhu studia šestioček jsem však pochopil, že právě tato skupina představuje fascinující model evoluce kopulačních orgánů a způsobů oplození popoháněné kompeticí spermií na straně samců a výběrem nejschopnějšího samce na straně samic.

Ale pojďme od začátku. K fertilizaci vajíček dochází u pavouků až při jejich kladení. Jenže příležitostí ke kopulaci není v životě pavoučice mnoho. Proto se samice naučily skladovat sperma ve spermatékách (semenných váčcích). U pavouků rozlišujeme dva typy. Fylogeneticky odvozenější (entelegrinní pavouci) mají „průtokové“ spermatéky. Do nich ústí dva kanálky, jedním zavádí samec kopulačním orgánem sperma dovnitř, druhým cestuje sperma v době kladení vajíček do vejcovodu. U fylogeneticky bazálních pavouků (haplogynních) jsou přítomny spermatéky typu „slepá ulička“. Napojují se na jediný



5 Typy samicích genitálií pavouků a předpokládaný průběh fertilizace vajíček; a – typ „slepá ulička“ přítomný u šestioček, b – extragenitální traumatická inseminace, c – typ „průtokový“. Blíže v textu. Orig. R. Boškova, upraveno podle: M. Řezáč (2009)

kanálek, kterým se sperma dostává dovnitř i ven. Tímto typem se vyznačují i šestiočky. Odlišná morfologie a fakt, že sperma u pavouků nemá tendenci se míchat, má za následek rozdílné selekční tlaky v pohlavním výběru u reprezentantů těchto odlišných morfologií. Rozdíl lze vysvětlit na zjednodušeném případě, kdy samice kopuluje se dvěma samci po sobě. U samice s průtokovou spermatékou se do kanálku vedoucího k vajíčkům dostanou dříve spermiie od samce, který je sem vložil první, ocitly se tedy hlouběji (obr. 5c). U samice s druhým typem spermatéky jsou naopak blíže vývodu spermiie od samce, který s ní kopuloval jako poslední (obr. 5a). Proto se v rámci boje o otcovství samci v prvním případě snaží o prvenství. Někteří zástupci této skupiny si je např. pojišťují tak, že dospívají dříve a nedospělé samice si hlídají až do okamžiku, kdy se mohou s nimi spářit. Při druhém typu spermaték (přítomného u šestioček) je však výhodnější počkat na okamžik co nejbližší kladení vajíček.

### Vynalézaví samci šestioček

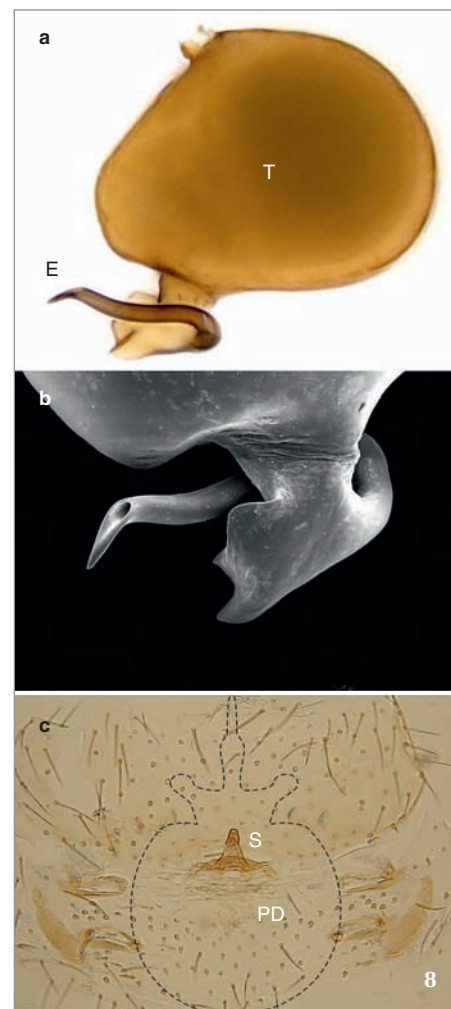
U výše popsané vyčkávací strategie však samci šestioček nezůstali. Někteří druhy vyvinuly rafinované způsoby, jak spermiie od soka v boji o otcovství ze spermaték

samice dostat. Např. samci rodu *Dasumia* rozpoznají samice, které již dříve kopulovaly, a před samotnou kopulací jim k tomu účelu tvarově přizpůsobenými orgány zdoluhavě čistí genitálie od předešlého spermatu. Teprve poté jim předají své spermiie. Sofistikovanější přístup zvolili samci druhu *Dysdera alentejana* z Pyrenejského poloostrova. Již inseminovaným samicím před kopulací trpělivě masírují svými k tomu uzpůsobenými kopulačními orgány břicho nad jejich kopulačním orgánem. Stimulují tak patrně k aktivitě žláz pod pokožkou, jejíž sekret vypuzuje sperma ze spermatéky. Samice tohoto druhu mají na daném místě měkký elastický kutikulu, snad aby nedocházelo při intenzivní masáži ke zhmoždění. Podobnou masáž provádějí samci *D. denticheles* z opačného konce Středozemí, tento druh však používá zvláštní zub na přední straně chelicer.

Jak jsme již uvedli, samice šestioček mají spermatéky typu „slepá ulička“. V čem je ale nadčeď šestioček *Dysderoidea* v rámci pavouků unikátní, je přítomnost dvou typů těchto orgánů. Tomu směrujícímu od pohlavního otvoru dopředu se tradičně říká spermatéka, ten směřující od pohlavního otvoru dozadu, který představuje evoluční novinku skupiny, se nazývá posteriorní divertikulum (obr. 12a). Příčiny evoluce takových přídatných orgánů samicích genitálií nejsou objasněny. Je však více než pravděpodobné, že souvisí s pohlavním výběrem. Zajímalo mě, který ze dvou orgánů slouží u šestioček pro primární příjem ejakulátu. Proto jsem začal studovat polohu kopulačních orgánů během páření u různých zástupců reprezentujících všechny hlavní taxonomické skupiny čeledi. Předpokládal jsem, že velká variabilita morfologie jejich genitálií (obr. 6) odráží funkční variabilitu, kterou jsem chtěl postihnout v celé šíři. A vskutku, způsob inserce samicích párových kopulačních orgánů do samice, znak, který je u ostatních pavouků vysoce konzervativní, se u šestioček diverzifikoval. Původní způsob, přítomný u většiny fylogeneticky bazálních pavouků, injikování ejakulátu do spermaték před pohlavním vývodem oběma samicími kopulačními orgány najednou, se uchoval u zástupců podčeledi *Dysderinae*. U podčeledi *Rhodinae* zavádí samec kopulační orgány do samice jeden po druhém. K pestrému vývoji došlo u podčeledi *Harpacteinae*. Pouze zástupci druhé skupiny šestioček korové (*Harpactea corticalis*) zavádějí oba kopulační orgány do samice simultánně. Samci zástupců rodu *Dasumia*, *Deelemanea* nebo druhových skupin š. ryšavé (*H. rubicunda*) a š. štíhlé (*H. hombergii*) je zasunují nikoli od kopulačního otvoru dopředu, do spermatéky, ale naopak dozadu, do posteriorního divertikula. Patrně při této změně také upravili rytmus zasunování, ze simultánního na alternativní.

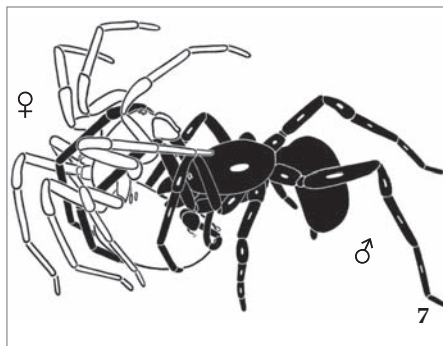
### Záhadná šestiočka z Izraele

Nejasný však zůstával způsob kopulace jednoho drobného nového druhu rodu *Harpactea* (se 3–4 mm dlouhým tělem), na který jsem narazil během revize šestioček z Izraele. Kopulační orgán samců měl zvětšenou zásobní část, oddíl zasouvající do samice byl v podobě tenké, jehlovité



zakončené trubice (obr. 8a, b). Zcela podivnou morfologií pak měly samičí genitálie, byly totiž oproti příbuzným druhům značně redukovány (obr. 8c). Na jaře 2004 jsem se proto za tímto druhem do Izraele vypravil. Ocitl jsem se na severu Negevské pouště, ve Sde Boqeru, na místě, kde kvůli přání prvního izraelského premiéra Davida Bena Guriona vznikl při beerševské univerzitě institut pro výzkum pouštní přírody. Pracuje zde prof. Yael Lubinová, vůdčí osobnost ekologie pavouků, přivítává noblesní dáma pomáhající s výzkumem arachnologům z různých koutů světa. Za záhadnou šestičkou jsem ale musel na sever, do zbytků dřevinné vegetace v okolí Jeruzaléma. Bylo časné jaro, kdy východostředozemní macchie rozkvétají tisíce květů bramboříků a tořičů. A právě v této době je možné pavouky, kteří jsou kvůli suchu po zbytek roku schováni hluboko v půdě, pozorovat na povrchu v hrabance či pod kameny. Hned první den pátrání jsem po několika hodinách opět zažil ten objevitelský pocit, kdy člověk spatří živé jedince druhu dosud známého pouze z vybledlých muzejních exemplářů. A protože jsem měl štěstí jak na samice, tak i na jinak choulolistivější samce, mohl jsem se těšit na rozluštění další záhady funkční morfologie šestiček.

Po návratu do laboratoře jsem pln očekávání dal pohlavní partnery do společné Petriho misky. Samec se téměř okamžitě vrhl na samici a zakousl se jí do zadečku. Pavouci jsou nemilosrdní predátoři, kanibalismus mezi potenciálními partnery je velmi častý. Dopouštějí se ho však především samice, které mají již vyřešenou fertilizaci svých vajíček. Málokdy se stává, že pavoučí samci vidí v samici spíše potravu než potenciální matku jejich potomstva. V takových vzácných případech obvykle jde o samici již vykladenou. Útok samce mě proto zaskočil, párů tohoto druhu jsem měl pouze několik. Okamžitě jsem se snažil samici zachránit. Překvapující ale bylo, že samice po děsivě vypadajícím útoku čiperně odběhla. Vložil jsem tedy do arény druhý pár. Podobná scéna se opakovala, opět přerušená nervózním pozorovatelem. Jenže stejný průběh měl i třetí pokus.



6 Ukázka morfologické variability kopulačních orgánů zástupců čeledi Dysderidae. Nahoře samčí, pod ním samičí kopulační orgán stejného druhu

7 Kopulační poloha páru šestiček sadistických (*Harpactea sadistica*). Samec přidržuje zadeček samice předními páry nohou a do jeho spodní části zabodává kopulační orgán.

8 Kopulační orgány šestičky sadistické: a – samčí kopulační orgán, T – zásobárna ejakulátu, E – část pronikající do samice; b – detail části samčího kopulačního orgánu pronikající do břicha samice; c – zakrnělý samičí kopulační orgán, relativní velikost funkčního kopulačního orgánu u příbuzných druhů je znázorněna přerušovanou čarou, S – zakrnělá spermatéka, PD – zakrnělé posteriorní divertikulum. Blíže v textu

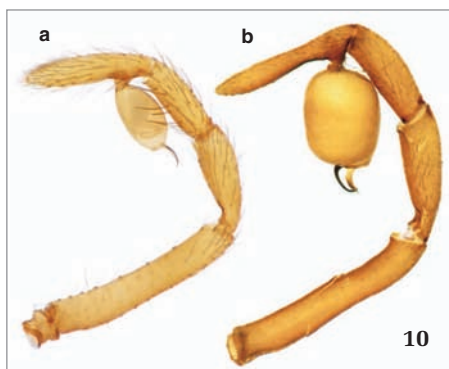
9 Spodní strana zadečku samice šestičky sadistické. Po stranách jsou vidět krátké příčné rezavé jizvy po proniknutí samčího kopulačního orgánu. Na detailu ze skenovacího elektronového mikroskopu je jedna jizva zvětšena.

Tentokrát jsem se rozhodl nechat akt, bez ohledu na následky pro samici, proběhnout do konce. A stal jsem se svědkem nejpozoruhodnějšího fenoménu v živočišné říši, který jsem za svou kariéru zoologa měl možnost pozorovat. Po zakousnutí do zadečku samice se samec přesunul do typické milostné polohy pro šestičky – podlel samičku, aby se svými kopulačními orgány na makaddech dostal ke spodní straně jejího zadečku (obr. 7). Jenže



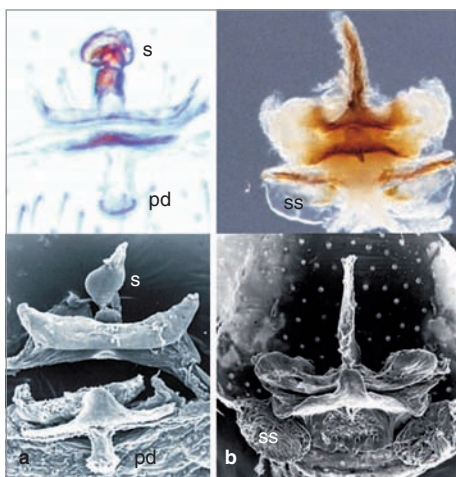
místo toho, aby spořádaně zasouval pohlavní orgány do genitálií samice, začal šroubovitými pohyby svých kopulačních orgánů na několika místech propichovat břišní stěnu samice (průměrně šestkrát během jedné kopulace). Chvilí jsem chování nevěřičně pozoroval, než mi došlo, o co jde. Vzpomněl jsem si na barvité líčení prof. Jaroslava Smrže (1950–2018), popisujícího fenomén zvaný traumatická inseminace na přednášce zoologie bezobratlých.





### Traumatická inseminace u pavoukocvů

Dosud byl tento způsob páření znám u několika skupin vodních živočichů, ze suchozemských především u hmyzu, konkrétně některých ploštic, řasníků, motýlů nebo dvoukřídlých. Nejznámějším případem jsou ploštice štenice (čeleď Cimicidae), které se také staly modelem pro studium tohoto evolučního fenoménu. Nebyl však do té doby doložen z celého podkmene klepátkatci (Chelicerata), kam patří pavouci. Najednou byl důvod, proč mají samice zvláštního izraelského druhu zakrnělý kopulační orgán a samci kopulační orgány zakončené jako injekční stříkačky, jasný. I pro samce je důležité, aby samici, budoucí matku jeho potomstva, při oplození poškodil co nejméně. Po vysunutí samčího kopulačního orgánu ze samice jsem nikdy nepozoroval únik hemolymfy, na kutikule zůstaly pouze drobné rezavé jizvy (obr. 9). Zakousnutí do samice se ukázalo být pravidelnou součástí kopulačního rituálu, která uvádí samici do letargického stavu, patrně nezbytného pro přecházení traumatické fáze. Zda je tento stav vyvolán pouze dominantním chováním samce či je navozen látkou vpravenou do těla samice během kousnutí, se zatím můžeme jen domnívat.



**10** Makadla se samčím kopulačním orgánem dvou nově popisovaných zástupců druhové skupiny šestiočky korové (*H. corticalis*) – *H. henriquesi* (a), *H. korenkoi* (b). Nápadné je zvětšení bazální části u *H. korenkoi* (zástupce druhového komplexu *H. magnibulbi*), ve které je skladováno sperma a jsou syntetizovány některé složky ejakulátu. Tento druh investuje do kopulace s jednou samicí více času než *H. henriquesi*.

**11** Samčí kopulační orgány šestioček druhového komplexu *H. magnibulbi* z Portugalska. Nápadné je prodlužování embolu, tmavé tenké části zasunované do zadečku samice – *H. korenkoi* (a), *H. algarvensis* (b), *H. tavirensis* (c), *H. crespoid* (d).

**12** Samičí kopulační orgány šestioček téže portugalské druhové skupiny, včetně nově popisovaných druhů. Reprezentant výchozího evolučního stavu *H. henriquesi* (a), *H. minoccii* (b), *H. pekari* (c), *H. algarvensis* (d), *H. tavirensis* (e). U prvních dvou druhů jsou dole snímky ze skenovacího elektronového mikroskopu; pd – posteriorní divertikulum, s – spermatéka, ss – sekundární spermatéky, st – tkáně specializované na průnik samčího kopulačního orgánu. Snímky a orig.: M. Řezáč, není-li uvedeno jinak

Hypotéz o evolučních důvodech vzniku tak dramatického způsobu oplození u živočichů je hned několik. U šestioček se nejpravděpodobnější příčinou jeví boj samců o otcovství. Místo toho, aby se podřídili pravidlům daným morfologií samičích genitálií, „vzali záležitost do svých makadel“. Spermatéky šestioček typu „slepá ulička“ jsou nevýhodné pro samce, který kopuluje se samicí jako první. Jeho sperma může být dalším samcem odstraněno, nebo alespoň přeskočeno v pořadí, v jakém je použito pro fertilizaci vajíček. Proto je pro první samce výhodnější spermatéky obejít a sperma poslat přímo k vajíčkům (obr. 5b). Samice vynalézavých samců tak musely řešit dilema, zda proti této pro ně zraňující strategii bojovat, nebo se jí přizpůsobit. Protože však zjevně šlo o příliš úspěšnou strategii, bylo i pro samice výhodné získat pro své syny geny tohoto „sobeckého“ počínání a zajistit pokračování vlastních genů. „Ohleduplní“ synové samic, které se rozhodly tomuto způsobu inseminace vzepřít a připustit

pouze „slušné“ partnery, v další generaci v boji o otcovství s „bezhlednými“ samicí neobstáli.

Od rozkvetlého jara v Izraeli trvalo pět let, než se mi objev traumatické inseminace u šestioček podařilo publikovat. Dosud neznámý druh bylo třeba nejprve taxonomicky popsat a pojmenovat. Jeho dominantním rysem je způsob inseminace, v jeho názvu by se tedy měla tato vlastnost odrážet. Protože traumatická inseminace je sexuální praktika, která ubližuje, rozhodl jsem se druh s nadsázkou nazvat *Harpactea sadistica* (šestiočka sadistická). Od korektního německého recenzenta jsem se však dozvěděl, že přisuzovat podobné lidské vlastnosti zvířatům není správné. Protože je ale pojmenování druhů na svobodné vůli autora popisu, povedlo se mi nakonec název prosadit. Teprve poté jsem mohl publikovat popis jeho chování a vzápětí se informace o traumatické inseminaci u pavouků dostala i do učebnic arachnologie.

### Evoluce traumatické inseminace

Případ šestiočky sadistické je v živočišné říši unikátní v tom, že reprezentuje typický příklad traumatického oplození, kdy samec injikuje sperma na různých místech těla samice. Takové stadium evoluce je patrně značně nestabilní, např. u štenic se u samic většiny druhů s traumatickou inseminací vytvořily sekundární orgány pro příjem spermatu. Samice šestiočky sadistické dosud žádné sekundární orgány nemá, je zraňována a sperma se dostává přímo do její tělní dutiny.

Pravděpodobným počátkem evoluce traumatické inseminace byl únik spermií do tělní dutiny samice po náhodném poranění stěny jejího kopulačního orgánu během kopulace. Tak mohly být postupně získány nezbytné preadaptace spermií pro putování tělní dutinou samice a preadaptace jejího imunitního systému k toleranci volné přítomnosti ejakulátu. Histologickou preadaptací k hemocoelní inseminaci rod *Harpactea* již zjevně disponoval. Po ní se mohla rozběhnout oboustranná specializace na přenos spermií. Z náhodného zraňování se stala pravidelná součást kopulace. Samcům se zašpičatily a prodloužily kopulační orgány, samice vytvořily na propichovaných místech specializované tkáně nebo rovnou sekundární spermatéky. Stále ale probíhala zdánlivě konvenční kopulace, kdy samec zavádí

kopulační orgán do pohlavního otvoru samice. Proráží jím však stěnu samičích genitálií a sperma injikuje mimo ně. Zdá se, že tento skrytý, intragenitální způsob traumatické inseminace je v živočišné říši mnohem častější než propichování tělní stěny.

Intragenitální traumatickou inseminaci jsem zaznamenal u vesměs dosud nepopsaných šestioček z příbuzenstva druhu *H. magnibulbi* z Portugalska. Jejich samci mají stejně jako šestiočky sadistické nápadně zvětšené části kopulačního orgánu, v nichž je před kopulací skladován a částečně vytvářen ejakulát (obr. 10b), a prodlouženou část, která je zaváděna do samice (obr. 11). U těchto druhů probíhá kopulace prokazatelně déle než u příbuzných druhů s výrazně menší zásobní částí kopulačního orgánu (obr. 10a). Rozdíl by mohl souviset s množstvím předávaného ejakulátu. Samice těchto druhů nemají vyvinuté spermatéky na místech, kde je mají jiné druhy rodu *Harpactea*, např. příbuzného druhu *H. henriquesi* (obr. 12a). Samci s nejkratším pronikacím orgánem (obr. 11a) ho při kopulaci zavádějí do unikátních kapsovitých orgánů za pohlavním otvorem samice (obr. 12b). Zřejmě jde o sekundární spermatéky, které se vytvořily na zraňovaných místech samičích genitálií. U druhů s delšími pronikacími

orgány (např. obr. 11b) tyto sekundární spermatéky již chybějí, samci kopulační orgány zavádějí do bělavé tkáně po stranách atrofovaného samičího kopulačního orgánu (obr. 12c, d, e). U některých druhů došlo k extrémnímu prodloužení pronikacího orgánu, je téměř tak dlouhý jako zadeček samice (obr. 11c, d). Sameček ho zasunuje skrz téměř celý zadeček, až k nejzazší části vaječníků. Bez zajímavosti není, že tento druhový komplex se vyznačuje také jedinečnými modifikacemi chelicer samců. Používají je k pevnému stisknutí chelicer samice během kopulace. Trauma způsobované popisovanou inseminací patrně u samic vyvolává odpor, který se samci naučili překonávat jistou „brutalitou“. V případě š. sadistické to bylo kousnutí do zadečku, u této skupiny pevný stisk.

Jak už bylo zmíněno, intragenitální traumatická inseminace vede k protikroku samic v podobě vytvoření sekundárních spermaték typu „slepá ulička“ v místě zraňování. Tím se samci dostávají tam, kde byli na počátku. Jejich protitahem je prodlužování kopulačních orgánů, které by byly schopny překonat nové mantinely vytvořené samicí. Nebo mohou přistoupit k extragenitální traumatické inseminaci, přítomné u šestiočky sadistické, kdy injikují ejakulát do několika míst, co nejbliže vaječníkům.

Jak dokládá dynamická evoluce pohlavních orgánů samic šestioček, samice pružně předcházejí zraňování samci vytvářením specializovaných tkání, sekundárních spermaték, u štěnic prokazatelně i vznikem druhotných kopulačních otvorů a kanálků. Takové sekundární pohlavní struktury se objevují u řady skupin živočichů. Evolučně bazální skupiny mají obvykle spermatéky typu „slepá ulička“, evolučně odvozené pak „průtokové“ spermatéky, do kterých se vytvořil ještě jeden, tzv. kopulační kanálek (např. entelegynní pavouci, motýli skupiny Ditrisia). Mechanismus evoluce sekundárních struktur samičích genitálií včetně „průtokových“ spermaték, nebyl dosud jasný. Domnívám se, že impulzem se stala právě traumatická inseminace, ať již intra- nebo extragenitální. Proto by neměla být vnímána jako zoologická kuriozita, ale jako zásadní aspekt v evoluci genitálií živočichů.

Snad se tímto dvoudílným seriálem podařilo ukázat, že i nenápadní živočichové mohou skrývat mnohá překvapení, čekající na odhalení trpělivým zkoumáním.

*Práce byla podpořena grantem INTER-EXCELLENCE Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy ČR (LTAUSA18171).*

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

Jan Andreska, Dominik Andreska

## Výr velký a jeho nelehký osud III. Nesnadná cesta k ochraně

Cesta k ochraně výra velkého (*Bubo bubo*) v meziválečném Československu byla neobyčejně složitá, což mělo tři hlavní příčiny. Živočichové pokládání za zvěř byli v duchu myslivecké legislativy zvykově svěřeni pouze do péče myslivců a výkonu práva myslivosti. Výr byl pokládán za škůdce, a navíc jeho hnízda myslivci vnímali především jako zdroj mláďat chovaných pro lov na výrovce, případně k prodeji pro tentýž účel. Ukazuje se, že v 21. století se výše uvedené již jen komplikovaně vysvětluje mladší generaci, protože lidská paměť umí být nečekaně krátká.

Jak bylo rozebráno v předchozích dvou dílech (2020, 4 a 6), konflikt mezi člověkem a výrem velkým měl dlouhodobé historické kořeny. První světová válka a následný vznik Československa na tom nezměnily nic. Ani nemohly, protože původní myslivecká legislativa z dob Rakouska-Uherska (zákon č. 49/1866 český zemský zákoník, o myslivosti, platný v Čechách, zákon č. 4/1914 mor. z. z., honební, pro markrabství Moravské, zákon č. 42/1903 slez. z. z., honební, platný ve Slezsku, a uherský zákonný článek č. XX/1883, o myslivosti, používaný na Slovensku a Podkarpatské Rusi) zůstala v plat-

nosti. Nová republika měla do svého začátku závažnější potřeby a potíže, a tak se z tehdejšího pohledu méně významné právní iniciativy, např. celostátně působící zákon o myslivosti, dlouho odkládaly. Ve vývoji myslivosti vyvolala významné turbulence pozemková reforma, která změnila držbu pozemků (souvisela mimo jiné s odnímáním šlechtických titulů na území republiky) a tak do značné míry změnila strukturu osob, které právo myslivosti vykonávaly. Zároveň přestaly být publikovány (a možná i shromažďovány?) statistiky, které Ministerstvo orby tehdy již zaniklého mocnářství soustřeďovalo do



r. 1914. Badatelsky jsme tak odkázáni na údaje velmi kusé a náhodně publikované. Právně se pro populaci výra nezměnilo naprosto nic a snahy o jeho vyhubení, stále plně legální, pokračovaly. Souběžně se zhoršující se situací populace však pokračovaly i snahy o zavedení jeho ochrany.

Jako příklad lze uvést publikovaný návrh na vznik Tatranského národního parku z r. 1925, v němž profesor botaniky (a pozdější poslanec) Karel Domin navrhoval zákaz lovu výra a lovu s výrem: „Sup hnědý i bělohlavý, jakož i výr musí být naprosto chráněn. Lovení s výrem a v jejich okolí budiž zakázáno.“ Problém ubývající populace výra i souvislost s lovem na výrovce byly tedy přinejmenším odborné veřejnosti známy. To, že se vyhlá-