

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Akustická komunikace rybovitých obratlovců**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Kristýna Hejdánková**

**Vedoucí práce: Ing. Miloslav Petrtýl, Ph.D.**

© 2017 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Akustická komunikace rybovitých obratlovců" jsem vypracoval(a) samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor(ka) uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 12. 4. 2017

---

### **Poděkování**

Rád(a) bych touto cestou poděkoval(a) Ing. Miloslavu Petrtýlovi, Ph.D. za odborné rady při vytváření této práce, dále velký dík patří mé rodině a mým přátelům, kteří mě po dobu studia podporovali a stáli při mně.

# Akustická komunikace rybovitých obratlovců

## Souhrn

Tato práce je zaměřena na problematiku akustické komunikace rybovitých obratlovců. Akustická komunikace je jednou z nejdůležitějších součástí chování zvířat, na které závisí všechny sociální vztahy mezi živočichy. Někdy je akustická komunikace označovaná jako vokální komunikace nebo bioakustická komunikace. Zvířata bývají často součástí agonistických interakcí, během nichž mezi sebou bojují o potravu, teritorium nebo partnery. Výsledkem těchto situací však nejsou vždy fyzické boje, ale spíše různé projevy zvířat, ať už vizuální, elektrické, chemické nebo akustické.

Akustická komunikace se skládá z tvorby zvuku jedním jedincem a vnímání vytvořeného zvukového signálu jedincem druhým. Vnímání zvuku je umožněno specializovanými buňkami sluchového ústrojí (mechanoreceptory), označovanými jako neuromasty. Každý neuromast se skládá z vláskové buňky s rosolovitou kupolí a z nervu. Dopad zvukového signálu na neuromast vyvolá pohyb rosolu, ten rozpojuje vlásky buněk navazující na nervy, kterými je zaznamenaný signál veden v podobě nervového vzruchu do mozku.

Způsobů tvorby zvuků je mnoho, rybovití obratlovci spolu mohou komunikovat jak pohyby různých částí těla, čímž dojde k produkci zvuku, nebo pomocí orgánu typického pro ryby, nazývaného plynový měchýř.

Tvorba zvuků plynovým měchýřem je založena na základě souvisejících akustických svalů, které jsou připojeny přímo na plynový měchýř nebo na jeho okolní struktury. Kontrakcí svalů nebo potažmo pohybem sousedících struktur dojde ke změně tlaku a objemu plynu v měchýři, čímž se povrch měchýře rozvibruje a vytvoří zvuk.

**Klíčová slova:** tvorba zvuku, Weberův orgán, plynový měchýř, ultrazvuk

# Acoustic communication in fishes

## Summary

This thesis is focused on acoustic communication in fishes. The acoustic communication is one of the most important parts of animal behaviour on which all the social relationships between animals depend. Sometimes the acoustic communication is also called the vocal communication or bioacoustics. The animals are often a part of agonistic interactions during which they fight with each other for food, territory or mates. The result of these situations isn't always a physical fight but rather different displays of animals, whether visual, electric, chemical or acoustic.

The acoustic communication consists of the sound production by one individual and the perception of the produced sound by the other individual. The sound perception is allowed by specialized cells of the auditory system (mechanoreceptors), called the neuromasts. Every neuromast consists of a hair cell with a gelatinous cupola and a nerve. The impingement of the sound signal causes a movement of the gelatine which makes the hair of the cells connected to a nerve move, by which is the perceived signal is transmitted as an impulse to the brain.

There are lots of ways of the sound production, the fishes can communicate by both, the movements of parts of their body which leads to the production of the sound or by an organ which is typical for bony fish called the swim bladder.

The sound production by the swim bladder is based on related acoustic muscles which are connected directly to the swim bladder or to its surrounding structures. The muscle contraction or the movement of the surrounding structures make a difference in the swim bladder pressure and volume which leads to vibration of the surface of the bladder and makes a sound.

**Keywords:** sound production, Weberian apparatus, swim bladder, ultrasound

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod .....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Cíl práce.....</b>	<b>2</b>
<b>3</b>	<b>Literární rešerše.....</b>	<b>3</b>
<b>3.1</b>	<b>Akustická komunikace obratlovců .....</b>	<b>3</b>
<b>3.2</b>	<b>Systematické rozdělení rybovitých obratlovců.....</b>	<b>6</b>
3.2.1	Bezčelistnatci .....	6
3.2.2	Paryby .....	6
3.2.3	Ryby.....	6
<b>3.3</b>	<b>Zvuk a jeho vlastnosti .....</b>	<b>8</b>
3.3.1	Frekvence.....	8
3.3.2	Vlnová délka a amplituda .....	8
3.3.3	Decibel.....	8
<b>3.4</b>	<b>Akustická komunikace rybovitých obratlovců.....</b>	<b>9</b>
3.4.1	Význam akustické komunikace rybovitých obratlovců.....	9
3.4.2	Produkce akustických signálů.....	9
3.4.2.1	Plynový měchýř .....	10
3.4.3	Vnímání akustických signálů.....	11
3.4.3.1	Weberův aparát .....	11
3.4.3.2	Vnitřní ucho .....	13
3.4.3.3	Postranní čára .....	14
<b>3.5</b>	<b>Akustická komunikace bezčelistnatců.....</b>	<b>16</b>
<b>3.6</b>	<b>Akustická komunikace paryb .....</b>	<b>17</b>
3.6.1	Podtřída Holocephali .....	17
3.6.2	Podtřída Elasmobranchii.....	17
<b>3.7</b>	<b>Akustická komunikace ryb.....</b>	<b>19</b>
3.7.1	Sladkovodní ryby .....	20
3.7.1.1	Rod <i>Trichopsis</i> .....	20
3.7.1.2	Čeleď Mormyridae.....	21
3.7.1.3	Čeleď Gobiidae .....	21
3.7.1.4	Čeleď Cichlidae.....	22
3.7.1.5	Čeleď Doradidae .....	23
3.7.2	Mořské ryby .....	24
3.7.2.1	Čeleď Batrachoididae.....	24
3.7.2.2	Čeleď Pomacentridae .....	26
3.7.2.3	Čeleď Carapidae.....	28

3.7.2.4	Čeľad Cottidae .....	28
3.7.2.5	Čeľad Ophidiidae .....	28
3.7.2.6	Čeľad Clupeidae.....	30
3.7.2.7	Čeľad Chaetodontidae.....	31
3.7.2.8	Čeľad Sciaenidae.....	33
3.7.2.9	Čeľad Gobiidae .....	35
<b>4</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>36</b>
<b>5</b>	<b>Seznam použité literatury .....</b>	<b>37</b>

# 1 Úvod

Rybovití obratlovci žijí v různých prostředích sladké, brakické a slané vody. Voda se podle prostupnosti světla rozděluje vertikálně na dvě vrstvy. Vrechní vrstva, do níž světlo proniká, se nazývá eufotická. Vrstva u dna vodní plochy je označovaná jako afotická a neproniká do ní světlo. Rybovití obratlovci žijící v této vrstvě a dalších oblastech s nedostatkem světla (např. v podvodních jeskyních nebo kalných řekách) nemají k vizuální komunikaci dostatek světla, u těchto jedinců se vyvinuly orgány umožňující jim se dorozumívat jiným způsobem.

Komunikace se dá obecně označit jako způsob předávání informací, při němž dochází k tvorbě zvukových signálů, přenosu signálů prostředím obklopujícím komunikující jedince (vodou) a vnímání zvuků. Obratlovci mají celkově schopnost vnímat akustické signály produkované jak ostatními jedinci, tak neživými objekty, jako jsou například hlasité sirény lodí. U většiny zástupců obývajících afotickou vrstvu vody, písčité či bahnitá dna vodních toků a nádrží a další oblasti s nedostatkem světla nedošlo k vývinu výrazně pestré barevné zbarvení těla, těmto obratlovcům se však vytvořily orgány umožňující tvorbu a vnímání zvuku. Tyto prostředky umožňují rybovitým obratlovcům se orientovat v prostoru a komunikovat s ostatními jedinci při různých sociálních interakcích.

Akustická komunikace má mnoho pozitivních vlastností, proto se pravděpodobně stala velmi populárním způsobem dorozumívání se. Největší výhodou je schopnost šíření zvuku bez nutné přítomnosti světla, tudíž se spolu komunikující jedinci nemusí vidět. Dalším pozitivem je schopnost zvuku šířit se všemi směry. Například na rozdíl od chemické komunikace je akustická komunikace mnohem rychlejší, obzvláště pod vodou, kde rychlost přenosu akustických signálů dosahuje pětinasobku přenosu zvuků ve vzduchu. I jedinci žijící zahrabaní v písku nebo bahně na dně vod mohou pomocí akustických signálů komunikovat.

Zvuky jsou produkovány hlavně samci během situací, kdy je potřeba bojovat s protivníkem o potravu, teritorium nebo partnerky. Také samice vytvářejí akustické signály, ne však kvůli bojům, nýbrž aby samcům daly najevo, že jsou připraveny se třít. Zvuky tvořené samci také poukazují na jejich kvalitu a mohou ovlivnit rozhodování samic při výběru partnera. Díky akustické komunikaci jsou jedinci schopni rozpoznat jiné jedince, pohlaví nebo druh, dokáží také zaznamenat přítomnost predátora a reagovat na jeho přítomnost výstražnými signály.



## **2 Cíl práce**

Cílem práce je tvorba literárního přehledu se zaměřením na problematiku akustické komunikace u rybovitých obratlovců.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Akustická komunikace obratlovců

Akustická komunikace není jen výsadou člověka, ale je to znak rozšířený mezi většinu obratlovců (Bass a McKibben, 2003).

Komunikace je základem chování, na kterém jsou postavené všechny sociální vztahy mezi zvířaty. Zvířata se často účastní agonistických interakcí, při nichž bojují o potravu, teritorium nebo partnera. Většinou tyto interakce nevedou k vyburcovanému fyzickému boji, ale spíše k ukázání různých projevů, ať se jedná o troubení jelenů, kvákání samců žab nebo hlasitých výkřiků pavíáních samců. Také samice vydávají zvuky, ty však nepoužívají během bojů, ale například aby daly samcům najevo, že jsou připraveny se pářit (Seyfarth a Cheney, 2016; Tomecek, 2009).

Produkce zvuků má několik výhod, proto se stala poměrně populární metodou dorozumívání se mezi zvířaty. Největším pozitivem je fakt, že může být používána jak ve dne, tak v noci, a navíc se zvukové signály mohou šířit všemi směry. To umožňuje zvířatům přijmout nějaké informace, aniž by musela jedince vysílajícího signály vidět. Rychlost tvorby a přenosu zvuků je také vyšší než rychlost produkce a přenos složek chemické komunikace, a to i pod vodou. Zvířata žijící pod zemí také mohou pomocí zvuků komunikovat (Tomecek, 2009).

Akustická komunikace představuje předávání informací mezi jedinci pomocí zvukových signálů. U zvířat je akustická komunikace důležitým prostředkem během námluv a páření, kdy samci předávají samicím informace, což poukazuje na jejich zdravotní stav, vitalitu nebo genetické vlastnosti, tudíž na kvalitu samce. Proces komunikace je založen na způsobu zakódování samčí informace o své kvalitě do vydávaných signálů a na tom, jak samice naloží s touto informací při rozhodování se pářit. Je obecně známo, že aby akustické signály byly účinné, musí být upřímné, nemusí však být dokonalé nebo optimální (Rendall et al., 2009).

Například u žab se převážným způsobem komunikace stala vokalizace. Přesto tito jedinci používají k akustickým signálům nebo místo nich i projevy vizuální nebo chemické. Samci vydávají zvuky pomocí nafukování rezonančního váčku nebo jsou díky němu zvuky zesilovány. Mimo této funkce mohou žáby používat váček díky jeho různému zbarvení a tvarům i jako výstražný vizuální signál. Samci žab používají komunikaci za účelem nalezení partnera, páření nebo ochrany teritoria (Starnberger et al., 2014).

U hvízdalky pěnodějné (*Physalaemus pustulosus* (Cope, 1864)) došlo k vývoji určitých vlastností vábících zvuků, které odpovídají citlivosti jejich sluchu. Zvuky používané při námluvách se skládaly ze dvou částí. Z kňučení, které vydávají samci blízce příbuzných druhů a které je nezbytné při lákání samičky, a z mlaskání, díky kterému samci připadají samičkám atraktivnější (Rendall et al., 2009).

Přímé účinky vábících signálů na sexuální chování samic jsou dobře známé hlavně u ptáků, kteří produkují z celé živočišné říše, co se týče struktury, nejsložitější a nejrozličnější zvuky (Rendall et al., 2009).

Ptáci spolu komunikují hlavně pomocí vizuálních a zvukových signálů. Ke komunikaci jim slouží různé utváření nebo zbarvení peří a kůže doprovázené nebo nedoprovázené akustickými signály. Zvuk je ideální způsob, jak komunikovat na velké vzdálenosti, přičemž může obsahovat velké množství předávaných informací. Důležitou roli v životě ptáků sehrávají akustické signály, které ptáci používají při interakcích ve vztahu rodič – potomek, při udržení rodiny nebo páru a v případě ohrožení. U některých druhů jsou zvuky vydávány při odhadu velikosti hejna, ve kterém se pohybují. Ptáci jsou schopni vydávat zvuky díky hlasovému ústrojí označovanému jako syrinx. Někteří jedinci produkují akustické signály pomocí zobáku, křídel nebo ocasu (Kumar, 2003).

Studiem akustické komunikace mořských savců se lidstvo zabývá již dlouhou dobu, avšak její první záznamy vznikly až na konci první poloviny 20. století. Jednalo se o nahrávky zvuků produkovaných běluhami severními (*Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)) a díky těmto záznamům došlo k rapidnímu nárůstu průzkumů akustické komunikace dalších kytovců, jako je echolokace delfinů nebo nízkofrekvenční signály kosticovců. Například plejtvák myšok (*Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758)) vytváří pulzní zvuky s frekvencí mezi 15 a 30 Hz, což se blíží spodnímu prahu sluchu člověka (Tyack, 1998).

Na rozdíl od toho delfini rodu *Tursiops* jsou známí tvorbou vysokofrekvenčních zvuků používaných k echolokaci. Delfini vydávají dva typy těchto zvuků: tonální zvuky – pískání, které jsou poměrně dlouhého trvání a jejichž frekvence je proměnlivá, a krátké intenzivní pulzní zvuky. Tito jedinci mohou vydávat oba dva typy zvuků najednou, avšak u nich bylo zpozorováno, že tonální zvuky používají výhradně ke komunikaci, zatímco pulzní zvuky jsou používány ke komunikaci i echolokaci (Morisaka a Connor, 2007).

Přestože jsou laicky rybovití obratlovci (konkrétněji ryby) považováni za tichá zvířata, ve skutečnosti tomu tak není. U těchto podvodních živočichů také došlo k vývoji mechanismů umožňujících tvorbu a vnímání zvukových signálů. Lidské ucho je přizpůsobeno zvukům přenášených vzduchem, tudíž mohou tyto zvuky šířící se vodou připadat člověku nevýrazné

až neslyšitelné. Pro rybovité obratlovce jsou však tyto zvukové signály dostačujícím prostředkem k akustické komunikaci (Tyack, 1998).

## 3.2 Systematické rozdělení rybovitých obratlovců

Rybovití obratlovci zahrnují nesčetné množství vodních živočichů, kteří se vyskytují po celém světě ve sladkých, brakických i slaných vodách. Tito obratlovci z přibližně 60 % obývají moře a oceány, zbytek připadá na sladká jezera, řeky a brakické vody. Na světě se vyskytuje přes 32 000 druhů patřících do 85 řádů a 536 čeledí. (Nelson et al., 2016). Do této obrovské skupiny patří dvě nadtřídy, bezčelistnatci (Agnatha) a čelistnatí (Gnathostomata). Čelistnatí se dále dělí na paryby a ryby (Ladich a Popper, 2004).

Rybovití obratlovci vykazují značné množství barevných, tvarových a velikostních variací. Nejmenšími rybovitými obratlovci a potažmo i obratlovci jsou zástupci ryb *Paedocypris progenetica* Kottelat et al. 2006, kteří v dospělosti dosahují pouze 8 milimetrů. Naopak největším rybovitým obratlovcem je žralok obrovský (*Rhincodon typus* Smith, 1828) jehož délka dosahuje až 12 metrů. Nejdelší rybou je hlístoun červenohřívý (*Regalecus glesne* Ascanius, 1772), jež může dosahovat přes 8 metrů (Helfman et al., 2009).

### 3.2.1 Bezčelistnatci

Bezčelistnatci (Agnatha) zahrnují nejprimitivnější obratlovce a dělí se na dvě třídy, sliznatky (Myxini) a mihule (Cephalaspidomorphi). Do mihulí dříve patřily tři podtřídy, Osteostraci, Galeaspidi a Petromyzontida, avšak skupiny Osteostraci a Galeaspidi už vyhynuly. Nadtřída bezčelistnatci obsahuje celkem 108 druhů, z čehož 70 druhů představují sliznatky a 38 druhů mihule (Helfman et al., 2009).

### 3.2.2 Paryby

Paryby (Chondrichthyes) zahrnují dvě podtřídy, chiméry (Holocephali) a příčnoústí (Elasmobranchii), pod které spadají žraloci a rejnoci. Do této skupiny spadá 970 druhů, z čehož 33 druhů jsou chiméry, 403 druhů se řadí pod žraloky a zbylých 534 druhů představují rejnoci (Helfman et al., 2009).

### 3.2.3 Ryby

Ryby, přesněji ryby kostnaté (Osteichthyes) zahrnují minimálně 30 tisíc druhů rozšířených v různých vodních prostředích (Nelson et al., 2016). Tato skupina se dělí do dvou tříd, nozdratí (Sarcopterygii) a paprskoploutví (Actinopterygii). Nozdratí se rozděluje na dvě podtřídy a to lalokoploutví (Coelacanthimorpha) a dvojdyšní (Dypnoi). Skupinu lalokoploutvých zastupují v současné době již jen dva druhy, latimérie podivná (*Latimeria chalumnae* Smith, 1939) a latimérie celebeská (*Latimeria menadoensis* Pouyaud et al., 1999).

Podtřída dvojdyšní zahrnuje dva řády bahníků, jednoplicní (Ceratodontiformes) a dvouplicní (Lepidosireniformes). Do paprskoploutvých spadají všechny ostatní známé ryby, včetně nadřádu kostnatí (Teleostei), u jehož většiny zástupců byla zpozorována akustická komunikace (Bass a McKibben, 2003; Helfman et al., 2009).

### **3.3 Zvuk a jeho vlastnosti**

Zvuk je forma mechanické energie, tudíž kdykoli je zvuk vytvářen, je potřeba pohybu nebo vibrace určitého objektu. Vibrace nastává, když se objekt pravidelně pohybuje dopředu a zpět, čímž dojde k produkci zvuku. Zvuk se ze svého zdroje pohybuje v sériích energetických pulzů tlaku, čemuž se říká zvukové vlny (Tomasek, 2009).

#### **3.3.1 Frekvence**

Zvuk, který vnímáme jako čistý, se skládá ze sinusoid vytvořených kolísáním tlaku. Frekvence těchto výkyvů tlaku se měří v cyklech za sekundu, v jednotce v dnešní době známé jako Hertze (Hz) (Tyack, 1998).

Frekvence udává výšku zvuku, čím vyšší je frekvence, tím vyšší je i samotný zvuk a naopak (Tomasek, 2009).

#### **3.3.2 Vlnová délka a amplituda**

Délka vln tonálního zvuku je vzdálenost mezi jedním naměřeným maximem tlaku a maximem následujícím a výška těchto vln se nazývá amplituda. Čím větší energii zvuková vlna má, tím větší je amplituda a zvuk je tím pádem hlasitější (Tomasek, 2009; Tyack, 1998).

Zvuk prochází homogenním médiem konstantní rychlostí. Rychlost zvuku ve vodě je přibližně 1500 m/s, což je zhruba 5x vyšší než ve vzduchu, kde rychlost vysílaného zvuku dosahuje asi 340 m/s. Rychlost zvuku se počítá jako součin frekvence a vlnové délky, z čehož vychází, že téměř pětinašobek vlnové délky zvuku vysílaného pod vodou se rovná zvukové délky stejné frekvence pod vodou. Ne všechny zvuky jsou však tonální. Zvuky, které mají frekvenci v rozmezí mezi 200 a 300 Hz by měly vlnovou šířku 100 Hz (Tyack, 1998).

#### **3.3.3 Decibel**

Hlasitost a intenzita zvuků se měří v decibelech (dB). Zvuky vytvářené různými zvířaty zahrnují celou škálu intenzit. Například předení kočky měří asi 20 dB, zatímco křik vřešťanů dosahuje asi 100 dB. Nejhlasitější zaznamenané zvuky jsou vydávané velrybami, jejichž intenzita může mít až 190 dB (Tomasek, 2009).

### **3.4 Akustická komunikace rybovitých obratlovců**

#### **3.4.1 Význam akustické komunikace rybovitých obratlovců**

Význam akustické komunikace rybovitých obratlovců spočívá v dorozumívání během jejich vzájemných sociálních interakcí. Rybovití obratlovci při těchto interakcích vytváří specifické zvuky, není však zcela známo, jak se jejich akustické chování vyvinulo v souvislosti se specializací sluchového ústrojí (Tricas a Boyle, 2015).

Většina rybovitých obratlovců vydává během sociálních interakcí kontextově specifické zvuky. Tyto zvuky slouží především k rozpoznání jedinců, druhu nebo pohlaví, dále také jako výstražný signál při bojích o potravinové zdroje, partnery či při námluvách a tření (Tricas a Boyle, 2015).

#### **3.4.2 Produkce akustických signálů**

U rybovitých obratlovců došlo k vývoji mnoha orgánů a mechanismů umožňujících produkovat a vnímat akustické signály různých vlastností. Co se týče produkce akustických signálů, většinou se jedná o pohyby jednotlivých částí těla, někdy ale dochází k tvorbě zvuku odlišným způsobem (Ladich, 2000; Tricas a Boyle, 2015).

Například ryby patřící do čeledi ploskozubcovití (Scaridae) žijí v blízkosti korálových útesů a vydávají zvuky tím, že kousou do tvrdých korálů. Tento zvuk je nezbytným zvukem doprovázejícím akt krmení. Není potřebný ke komunikaci, ale ostatní ryby vyskytující se poblíž těchto jedinců se mohou k tomuto spolehlivému signálu oznamujícímu krmení přidat (Tyack, 1998).

Mnoho ryb má v zadní části hltnu tvrdé požerákové zuby vzniklé přeměnou pátého žaberního oblouku. Ryby mohou produkovat stridulační zvuky pohybem těchto zubů nebo jiných tvrdých tkání jako jsou kosti nebo paprsky hřbetní ploutve nebo párových hrudních ploutví. Různé skupiny ryb také používají k tvorbě zvuku dále popsany plynový měchýř (Tyack, 1998).

Dalším způsobem produkce zvuků je pohyb určitých částí těla. Tyto části jsou spojovány pomocí laterofyzického spojení (LS), což je struktura nacházející se mezi párovými výběžky přední části plynového měchýře, označovanými jako rohy, a otvory v kanálcích postranní čáry. Toto spojení je typické pro ryby z rodu *Chaetodon* (Tricas a Boyle, 2015).

U mnoha druhů kostnatých ryb došlo v ohledu akustické komunikace k vývoji několika adaptací v prsní oblasti těla. Tyto adaptace mohou ovlivňovat hrudní kostní pletenec, paprsky prsních ploutví a šlachy prsních ploutví (Ladich a Fine, 2006).



Nejdůležitějším a nejčastějším důležitým orgánem tykajícím se produkce zvuku u rybovitých obratlovců je plynový měchýř (Tyack, 1998).

#### 3.4.2.1 Plynový měchýř

Plynový měchýř se nachází u většiny kostnatých ryb, paryby ho ale postrádají. Tato struktura je uložena v břišní krajině těla ryb. Jedná se o orgán naplněný plynem, který má kromě produkce zvuku i další funkce. Jeho nejdůležitější funkcí je vyrovnávání rozdílů tlaků na povrchu a uvnitř jejich těla. To jim umožňuje plavat v různých hloubkách, aniž by musely vydávat více energie (Tyack, 1998).

Z pohledu evoluce se může zdát, že je plynový měchýř podobný plicím, ontogeneticky se však jedná o dva odlišné orgány. Přesto oba mohou sloužit k vyrovnávání tlaků, nebo jako dýchací orgány. Plynový měchýř je nepárová struktura sloužící k zadržování vzduchu, vycházející ze zadní části hltanu (Daniels et al., 2004).

Obvykle se plynový měchýř skládá ze dvou vaků naplněných vzduchem. Složitost struktury plynového měchýře je u různých druhů odlišná. U několika skupin primitivních ryb došlo k vývoji jen jednoduchého plynového měchýře. Například u kaprouna obecného (*Amia calva* Linnaeus, 1776) se plynový měchýř skládá jen z jednoho vaku (Ilves a Randall, 2007).

U jedinců z rodu *Lepisosteus* nebo u výše zmíněného kaprouna převzal plynový měchýř funkci plic. Tyto druhy mají zcela funkční žábry a velmi prokrvený plynový měchýř, tudíž mohou dýchat vzduch (Coolidge et al., 2007).

Některá vývojová stádia ryb plynový měchýř nemají, většinou se jedná o druhy žijící na dně. Například u slizouna atlantského (*Ophioblennius atlanticus* (Valenciennes, 1836)) došlo u larev a dospělců k úplné ztrátě plynového měchýře (Nursall, 1989).

Zvuky vytvářené plynovým měchýřem vznikají díky činnosti specializované rychle se stahující příčně pruhované svaloviny. Tyto svaly, označované jako akustické, se dělí na vnitřní a vnější. Vnitřní akustické svaly jsou kompletně připojeny ke stěně plynového měchýře, jako je tomu například u žabohlavců rodu *Opsanus*, žabohlavce svítivého (*Porichthys notatus* Girard, 1854), nebo štitníků rodů *Prionotus*, *Bellator* nebo *Eutrigla*. Vnější akustické svaly mají mnoho úponů, pomocí kterých se připojují buď přímo na plynový měchýř, nebo na sousedící strukturu, která se na plynový měchýř napojuje pomocí vazů. Tyto svaly se vyskytují u taxonů řadících se do řádu hrujovci (Ophidiiformes) a čeledí pruhatcovití (Holocentridae) a smuhovití (Scianidae) (Parmentier et al., 2006).

Příčně pruhovaná svalovina produkující zvuky způsobuje změny tlaku a objemu plynu v plynovém měchýři. Díky těmto změnám se povrch měchýře rozvibruje a funguje tak jako

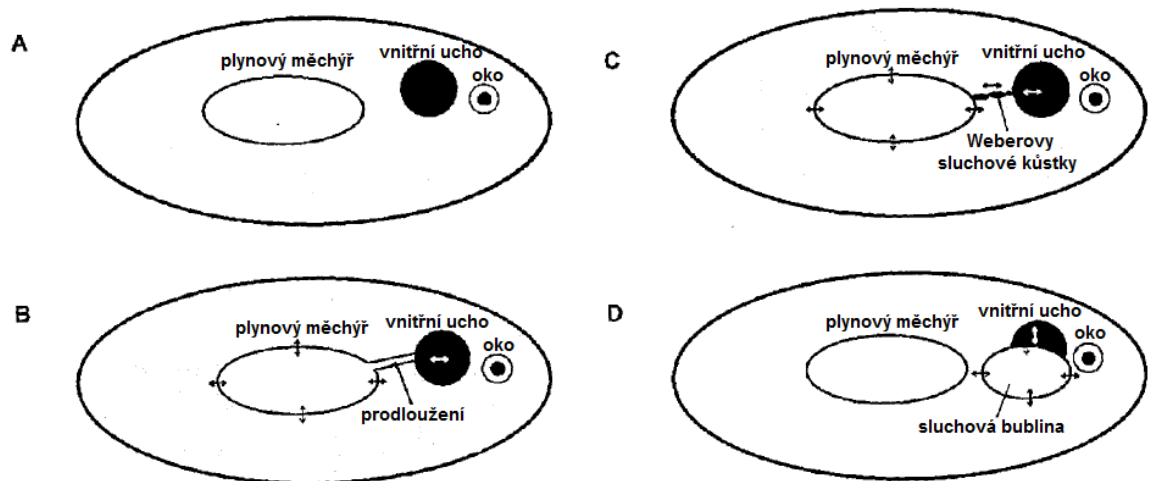
nízkofrekvenční podvodní rezonátor. Důležitost plynového měchýře byla prokázána na experimentech, při nichž ryby s poničeným, prázdným nebo vodou naplněným měchýřem nevydávaly tak hlasité zvuky, jako ryby zdravé (Tyack, 1998).

### 3.4.3 Vnímání akustických signálů

Přestože ne všichni rybovití obratlovci mají schopnost produkovat zvuky, u mnoha z nich se vyvinuly orgány, díky kterým mohou tyto jedince zvuky vnímat. Nejznámějším orgánem napříč obratlovci umožňujícím detekci zvuku je vnitřní ucho, dalšími dvěma orgány, typickými pro rybovitě obratlovce jsou Weberův orgán a postranní čára (Ladich a Schultz-Mirbach, 2016).

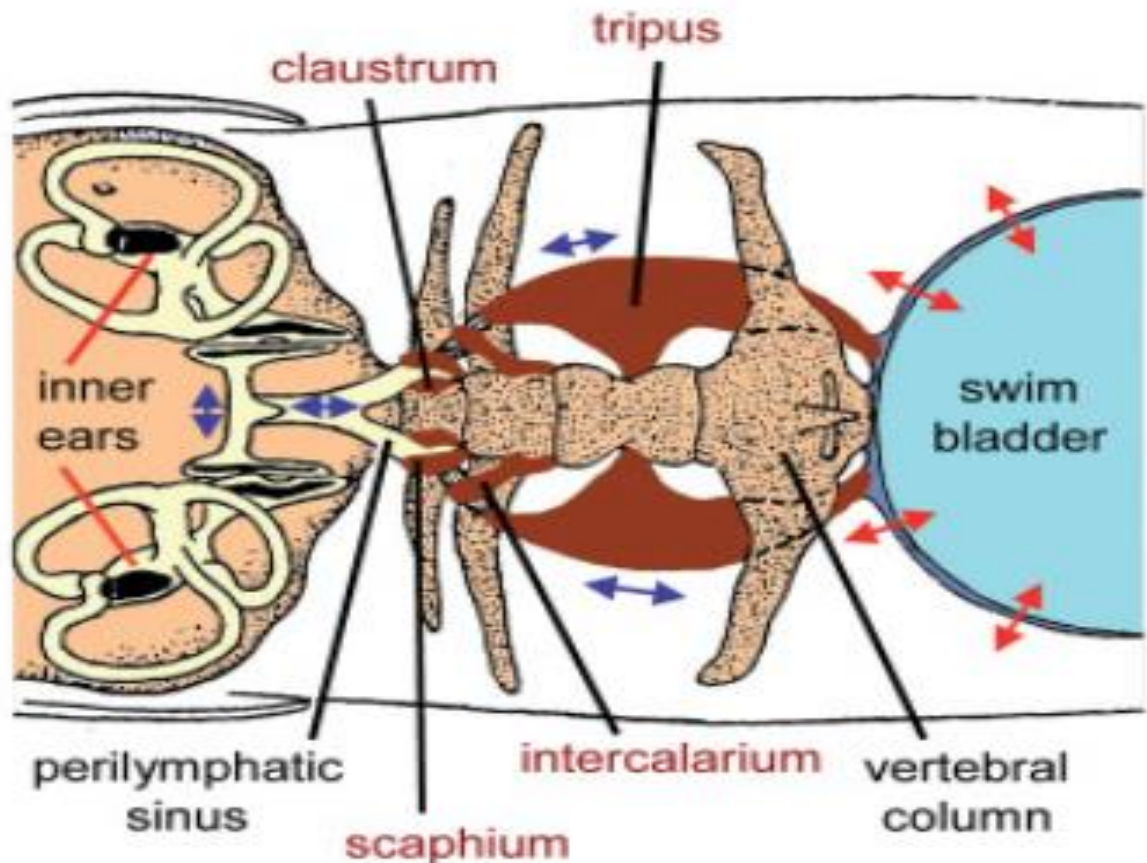
#### 3.4.3.1 Weberův aparát

Weberův aparát je anatomická struktura, která zprostředkovává spojení mezi plynovým měchýřem a sluchovým systémem ryb. Takové spojení může být umožněno mimo jiné například prodloužením plynového měchýře či sluchovou bublinou oddělenou od plynového měchýře (Obr. 1). Weberův aparát se nachází u ryb patřících do hyperřádu Ostariophysii, někdy označovaného jako Otophysi. Když je aparát u dospělých jedinců plně vyvinut, jeho části se společně označují jako Weberovy sluchové kůstky. Přítomnost těchto struktur je jednou z nejdůležitějších a fylogeneticky výraznou charakteristickou vlastností ryb z hyperřádu Ostariophysii (Chardon et al., 2003; Ladich a Popper, 2004).



**Obr. 1** Schématické znázornění struktur propojujících vnitřní ucho a plynový měchýř. Žádné propojení (A), propojení pomocí prodloužení plynového měchýře (B), vytvořené Weberovy sluchové kůstky (C), sluchová bublina oddělená od plynového měchýře (D) (upraveno podle Ladich a Popper, 2004).

Weberův aparát jako takový se skládá z drobných kůstek, které vycházejí z několika prvních obratlů. Tyto kůstky rostou, aby mohly fyzicky spojit sluchovou soustavu, konkrétně vnitřní ucho, s plynovým měchýřem. Tato struktura funguje jako zesilovač zvukových vln, které by jinak samotným vnitřním uchem byly jen málo slyšitelné (Lechner a Ladich, 2008).



**Obr. 2** Schéma propojení vnitřního ucha a plynového měchýře pomocí Weberova aparátu. Obrázek zobrazuje párové vnitřní ucho (inner ears), čtyři sluchové kůstky (claustrum, scaphium, intercalarium, tripus) a plynový měchýř (swim bladder) (Ladich a Schultz-Mirbach, 2016).

### Anatomie a funkce Weberova aparátu

Základní struktura Weberova aparátu vychází z morfologicky upravených a spojených částí prvních čtyř obratlů a ušních kůstek, jež jsou zřepu fyzicky připojeny k blanitému labyrintu sluchového systému a zezadu k přední části plynového měchýře. Tyto kůstky se ve směru od hlavy k ocasu nazývají claustrum, scaphium, intercalarium, a tripus (Obr. 2). Jsou mezi sebou spojeny vazy, které také spojují tripus s plynovým měchýřem a připojují plynový měchýř k labyrintu vnitřního ucha (Bird a Hernandez, 2007; Boyle et al., 2015).

Modifikace obratlů Weberova aparátu se dělí do dvou oblastí. První oblastí je pars auditum složená z Weberových kůstek. Pars auditum se přímo podílí na detekci zvuku a obsahuje párové scaphium a claustrum, nepárové intercalarium a tripus. Druhou oblastí je pars sustentaculum, která není přímo spojená s přenosem zvuku, ale podpírá a chrání sluchové kůstky. Pars sustentaculum zahrnuje prvky prvních čtyř obratlů, jako například čtvrté žebro, tělo obratle, jeho laterální a sestupné výběžky, oblouky a trny obratle (Bird a Hernandez, 2007).

Weberův aparát funguje pomocí přenášejících se zvukových signálů z plynového měchýře, které přecházejí přes Weberovy sluchové kůstky přímo do labyrintu vnitřního ucha. Díky plynovému měchýři jsou zvukové vlny zesilovány na slyšitelnou úroveň (Boyle et al., 2015).

#### 3.4.3.2 Vnitřní ucho

Vnitřní ucho obratlovců je precizní smyslový orgán, který má dvě funkce. Dokáže přijímat zvuky a rozpoznávat gravitaci a pohyb, jedná se tedy o sluchové a rovnovážné ústrojí (Alsina a Whitfield, 2016).

U obratlovců se z historického hlediska vytvořil tento orgán poměrně brzy. Nejprve byl přizpůsoben k zaznamenávání pohybu a pozice hlavy a po podstoupení několika malých změn se vyvinul v zařízení schopné vnímat zvuk (Popper et al., 2005).

Tento orgán se skládá ze tří (u bezčelistnatců jednoho nebo dvou) propojených půlkruhových kanálků vyplněných tekutinou, jež obsahují specializované části pokryté smyslovým epitelem s různými funkcemi. Ve vnitřním uchu se nachází několik morfologicky odlišných typů buněk, od protáhlých vláskových buněk smyslového epitelu po tenké dlaždicovité buňky v půlkruhových kanálcích (Alsina a Whitfield, 2016).

Receptory vnitřního ucha umožňující zaznamenávat změny polohy či zvuk se nazývají neuromasty. Každý neuromast obsahuje vláskovou buňku jejíž vrcholek je pokryt rosolovitou kupolí. Pohybem rosolu se rozpohybují vlásky buněk navazující na nervy, kterými je zaznamenaný signál, potažmo nervový vzruch, veden do mozku (Chardon et al., 2003).

U ptáků a savců se celá sada vláskových buněk vytváří už v období embryogeneze. Na rozdíl od toho v uších paryb, ryb a obojživelníků se vláskové buňky doplňují postupně během celého života. Při poranění sluchového ústrojí všech obratlovců kromě savců pravděpodobně dochází k regeneraci těchto buněk. Kvůli relativně jednoduché struktuře uší nesavčích obratlovců a postupnému dorůstání jejich vláskových buněk je pravděpodobné,

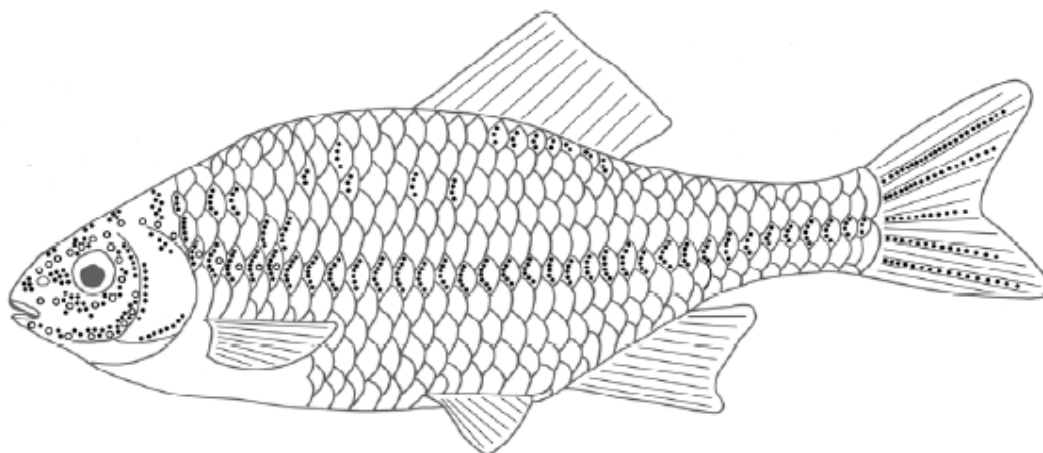
že během evoluce zcela vyvinutého ucha produkují náhradní buňky. Schopnost regenerace během evoluce savců vymizela, avšak důvody této ztráty jsou zatím neznámé (Warchol, 2011).

Dalšími částmi vnitřního ucha jsou kulovitý váček, vejčitý váček a útvar označovaný jako lagena. Tyto tři orgány obsahují otolity, což jsou krystalky uhličitanu vápenatého, které způsobují pohyb tekutiny (endolymfy) uvnitř vnitřního ucha, a následně vláskových buněk, jenž přenášejí vzruch do mozku. Otolity mohou například poskytovat mnoho informací k pochopení systematiky a evoluci ryb a podle otolitů se také dá určit věk a základní biologie jedince (Popper et al., 2005).

Zástupci mnoha skupin kostnatých ryb, jako například čichavci a guramy z podřádu lezouni (Anabantoidei), nebo čeledi rypounovití (Mormyridae) a pruhatcovití (Holocentridae) mají navíc vyvinuty přídatné struktury, které zvyšují citlivost jejich sluchu (převážně ve vyšších frekvencích) díky akustickému propojení dutin vnitřního ucha naplněných vzduchem (Ladich, 2000).

#### 3.4.3.3 Postranní čára

U většiny rybovitých obratlovců se vytvořil orgán známý jako postranní čára. Jedná se o smyslový orgán, který umožňuje ve vodě bezčelistnatcům, parybám, rybám nebo obojživelníkům rozpoznat pohyby díky vibracím v jejich blízkém okolí. Postranní čára se skládá ze systému kanálků uložených v pokožce na bocích a hlavě jedince, kde je složitě rozvětvena (Obr. 3). V těchto kanálcích a na povrchu těla se podobně jako ve vnitřním uchu nacházejí buňky zaznamenávající mechanické podráždění (mechanoreceptory) označované jako neuromasty (Van Netten, 2006).



**Obr. 3** Znárodnění umístění systému kanálků postranní čáry na hlavě, trupu a ocase zástupce čeledi kaprovití (Cyprinidae) (Bleckmann a Zelick, 2009).

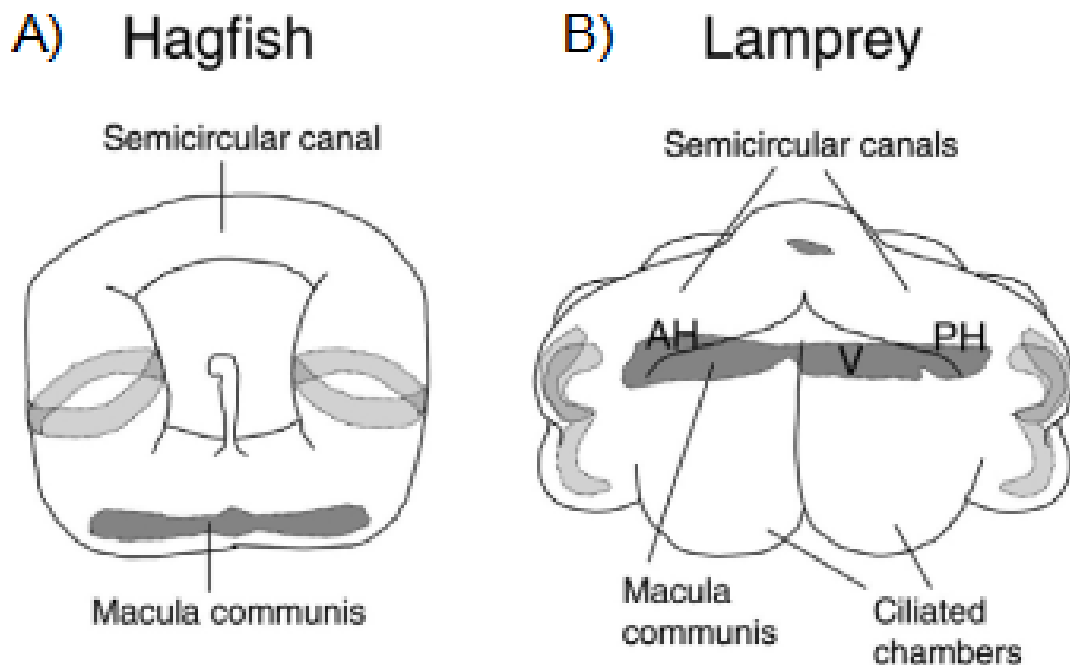
Neuromasty fungují na stejném pohybu rosolovité kopule vláskových buněk jako neuromasty nacházející se ve vnitřním uchu. Pohybem vlásků buněk se přenáší podráždění na nerv, odkud putuje do mozku, kde se informace zpracovává. Tímto způsobem jsou tito vodní obratlovci schopni vnímat jak dotyk a tlak, tak i zvuky důležité při akustické komunikaci (Chardon et al., 2003).

Někteří vědci věří, že invaginací (vchlípením) postranní čáry vzniklo ucho. Tato domněnka vznikla na základě podobností struktury, vývoje a funkce ucha a postranní čáry. Také mechanismy fungování a inervace těchto dvou orgánů jsou podobné, nicméně žádný mezistupeň mezi vnitřním uchem, konkrétně labyrintem vnitřního ucha, a postranní čárou zatím nebyl u žádného existujícího ani vyhynulého druhu dokázán (Ladich a Popper, 2004).

### 3.5 Akustická komunikace bezčelistnatců

Bezčelistnatci jsou nejprimitivnější skupinou rybovitých obratlovců, přesto vědci ve fosilních nálezích zástupců této skupiny objevili vnitřní ucho. Je tedy pravděpodobné, že se schopnost slyšet vyvinula v nadtřídě bezčelistnatci (Agnatha) poměrně brzy, nebo že byla přítomná už u jejich předků. Dnes již vyhynulí bezčelistnatci, kam patří i třída Osteostraci (štítnatci) představující nejstarší obratlovce, měli vyvinutý vestibulární (vodorovný) labyrint, na který se napojovaly dva půlkruhové kanálky, není však prokázáno ani vyloučené, zda již tato struktura souvisela se schopností vnímat zvuk (Ladich a Popper, 2004).

Nadtřída bezčelistnatci se dělí na dvě třídy – sliznatky (Myxini) a mihule (Cephalaspidomorphi). Zástupci třídy sliznatky mají v okolí labyrintu vnitřního ucha vyvinut jeden půlkruhový kanálek, dvě struktury označované jako cristae ampulares a jeden smyslový epitel, kterému se latinsky říká macula communis. Na rozdíl od toho se labyrint vnitřního ucha mihulí skládá ze dvou půlkruhových kanálků a macula communis se částečně rozkládá do několika oblastí napojujících se na epiteliální můstky (Obr. 4), důvod tohoto rozdělení a rozložení však není znám. Je však jisté, že bezčelistnatci mohou vnímat zvuk, nevyvinuly se ale u nich žádné orgány zprostředkovávající tvorbu zvuků (Ladich a Popper, 2004).



Obr. 4 Nákreby vnitřního ucha sliznatek (A) a mihulí (B). Vnitřní ucho sliznatek (A) se skládá jen z půlkruhového kanálku (semicircular canal) a smyslového epitelu (macula communis). U mihulí (B) vnitřní ucho obsahuje dva sluchové půlkruhové kanálky, smyslový epitel rozložený do více oblastí a obrvené komory (ciliated chambers) (Hammond a Whitfield, 2006).

## 3.6 Akustická komunikace paryb

Jelikož má voda vyšší hustotu než vzduch, je voda až pětkrát účinnějším vodičem tlakových vln vzduchu. Tudíž schopnost detekovat zvukové podněty poskytuje vodním živočichům bohatý zdroj informací o jejich okolí. Sluchová soustava paryb je založena stejně jako u ryb na vnitřním uchu a kanálkovém systému postranní čáry, která se nachází na povrchu pokožky hlavy, trupu a ocasu, ale na rozdíl od mnoha druhů ryb postrádají přídavné akustické orgány, jako například plynový měchýř nebo kostěné spojení mezi měchýřem a vnitřním uchem (Lisney, 2010).

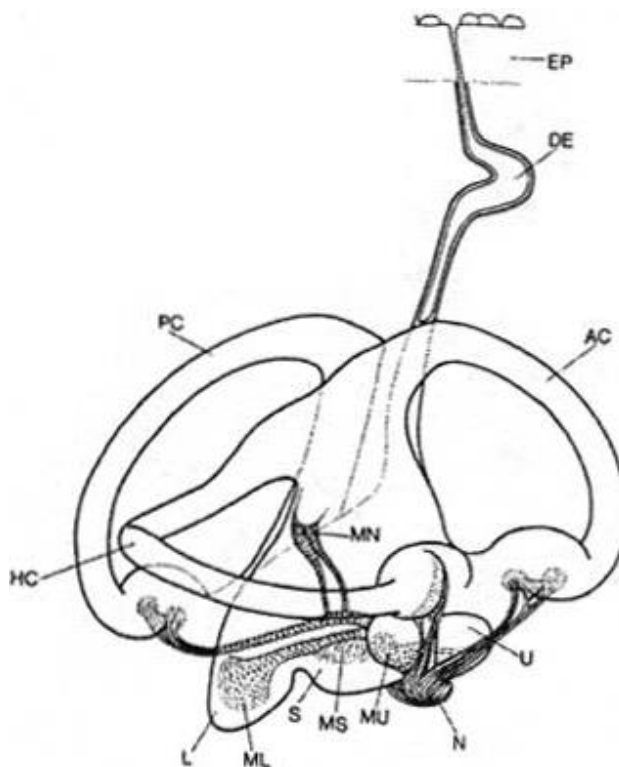
### 3.6.1 Podtřída *Holocephali*

Jedinci patřící do podtřídy *Holocephali* se označují jako chiméry. Jedná se o malou, starou skupinu paryb, která zatím nebyla moc prozkoumána. Stejně jako příbuzná skupina příčnoústí (*Elasmobranchii*) zahrnující žraloky a rejnoky i chiméry mají několik typů smyslových orgánů, jež jim umožňují přijímat informace ohledně vnějšího prostředí, díky čemuž mohou vyhledávat potravu, partnery a vyhýbat se predátorům, avšak u žádného taxonu zatím nebyla zaznamenána schopnost vytvářet zvuky (Lisney, 2010).

### 3.6.2 Podtřída *Elasmobranchii*

Podtřída *Elasmobranchii* (příčnoústí) zahrnuje asi 600 druhů žraloků a rejnoků. Nejstarší nálezy zubů těchto zástupců jsou staré přibližně 400 000 let. U příčnoústých byla zpozorována vysoká sluchová schopnost, složení sluchové soustavy se však od ostatních zástupců paryb a ryb výrazně neliší. Jediným orgánem, který příčnoústí mohou používat k vnímání zvuků, je vnitřní ucho se třemi půlkruhovými kanálky, jehož zvláštností je zvětšená *macula neglecta*, což je smyslový váček vnitřního ucha typický pro ryby a paryby (Obr. 5). Žraloci patřící do podtřídy *Elasmobranchii* dokáží nejlépe rozpoznat nízkofrekvenční zvuky v rozmezí od 40 do 800 Hz. Příčnoústí nemají žádné přídavné akustické nebo sluchové orgány, proto nejsou schopni produkovat zvuky (Ladich a Popper, 2004; Myrberg, 2001).





Obr. 5 Nákres vnitřního ucha máčky skvrnité (*Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) z podtřídy Elasmobranchii. Na obrázku jsou znázorněny tři půlkruhové kanálky – zadní kanálek (PC), přední kanálek (AC), horizontální kanálek (HC) a zvětšená macula neglecta (MN), jíž se paryby odlišují od bezčelistnaticů (Ladich a Popper, 2004).

### 3.7 Akustická komunikace ryb

Po mnoho století je lidmi známo, že ryby mohou vydávat zvuky. Tyto zvuky však byly zaznamenány v přírodním prostředí až po druhé světové válce, kdy byly zpřístupněny biologům hydrofony a přenosná nahrávací zařízení. Rozvoj nádechového i přístrojového potápění také poskytl příležitosti slyšet ryby vydávat zvuky (Tyack, 1998).

Největší skupinou žijících obratlovců jsou kostnaté ryby neboli nadřád Teleostei, který zahrnuje jak druhy vykazující akustické chování, tak ryby bez této schopnosti, které ke komunikaci nepoužívají žádné zvuky (Bass a McKibben, 2003).

Akustická komunikace byla zaznamenána u více než 800 druhů patřících do 109 čeledí. Podobně jako u jiných skupin organismů může studium možností akustické komunikace poskytovat u ryb informace o fylogenezi různých skupin. Mezi nejvíce prozkoumané skupiny používající zvuk k vzájemnému dorozumívání patří čeledi žabohlavcovití (Batrachoididae), sapínovití (Pomacentridae) a hlaváčovití (Gobiidae) (Horvatić et al., 2016).

U ryb používajících akustickou komunikaci došlo k vývoji různých adaptací důležitých při tvorbě i přijímání zvuků (Bass, McKibben, 2003).

Jak již bylo zmíněno v odstavcích výše, u ryb se vyvinuly mechanismy umožňující tvorbu zvuku v různých situacích. Výskyt akustických orgánů u různých taxonů ryb se však neřídí žádnými systematickými souvislostmi. U některých druhů se struktury zprostředkovávající akustickou komunikaci nemusí vůbec vyskytovat, zatímco u jiných blízce příbuzných taxonů se může objevit více odlišných způsobů produkce zvuku (Ladich a Schleizer, 2015).

Nejdůležitější a pravděpodobně i nejznámější mechanismy produkce zvuku zahrnují plynový měchýř a akustické svaly, které způsobují rozvibrování povrchu měchýře. Tyto svaly jsou zcela připojeny přímo na plynový měchýř nebo se napojují na jeho okolní struktury (například lebku, části obratlů nebo žebra) a na plynový měchýř se jen částečně přikládají. Mohou také měchýř rozvibrovat nepřímo přes tenké kostěné destičky nebo šlachy, což je známé například u piraní (Characiformes). Tento způsob tvorby zvuku vede k produkci nízkofrekvenčních harmonických zvuků, jejichž základní frekvence závisí na míře stahu akustického svalu (Ladich a Schleizer, 2015).

### 3.7.1 Sladkovodní ryby

#### 3.7.1.1 Rod *Trichopsis*

U ryb závisí stejně jako u ostatních ektotermních živočichů teplota jejich těla na teplotě okolí. Jelikož tělesná teplota ovlivňuje všechny metabolické pochody, má i okolní teplota značný vliv na řadu fyziologických procesů. Mezi tyto procesy patří například cirkulace krve, dýchání, hormonální aktivita, imunitní systém nebo chování. Teplota okolní vody ovlivňuje i schopnost se rozmnožovat a růst, a co se týče dlouhodobých vlivů, ukázalo se, že i některé systémy smyslové soustavy, které zprostředkovávají například akustickou komunikaci, mohou být okolní teplotou ovlivněny (Wysocki et al., 2009).

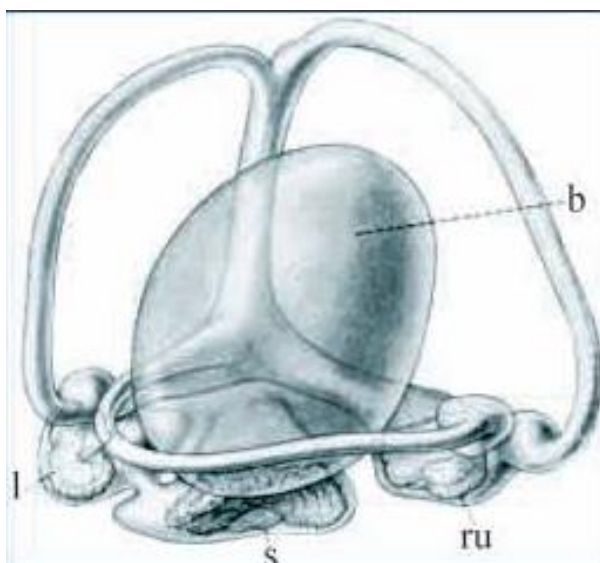
Typickým příkladem jsou například vrčivky pruhované (*Trichopsis vittata* Cuvier, 1831), jejichž český název dává jasně najevo, že při akustické komunikaci vydávají vrčivé zvuky (Obr. 6). Tyto ryby žijí ve sladkých vodách jihovýchodní Asie a rod *Trichopsis*, pod který spadají, se vyznačuje vysoce specifickým způsobem produkce zvuků. Samci tohoto druhu vydávají pulzní zvuky vytvářené natažením a škubnutím šlachami prsních ploutví, kterými rychle tlučou. Teplota vody však neovlivňuje počet vydaných zvuků, ale spektrální a časové vlastnosti zvuků (Ladich a Schleinzer, 2015).



**Obr. 6** Samec vrčivky pruhované (*Trichopsis vittata*) z rodu *Trichopsis*. Pro samce tohoto druhu je typická produkce vrčivých zvuků za účelem komunikace s ostatními jedinci. (Zdroj: <http://www.seriouslyfish.com/species/trichopsis-vittata/>)

### 3.7.1.2 Čeleď Mormyridae

Zástupci čeledi Mormyridae (rypounovití) jsou známí především svou elektrickou aktivitou, kterou taktéž používají ke komunikaci, akustické chování u nich ale také bylo zaznamenáno. Mechanismy produkující zvuky fungují na základě akustických svalů připojených na plynový měchýř. Tyto svaly jsou u samců až pětkrát větší než u samic a také obsahují výrazně silnější vlákna než svaly samic. Dalším rozdílem v akustické komunikaci mezi pohlavími je fakt, že samci zvuky během námluv produkují, kdežto samice jsou tiché (Crawford a Huang, 1999).



**Obr. 7 Vnitřní ucho zástupců čeledi *Mormyridae* s výrazným bubínkovitým váčkem naplněným plynem (b) (Fletcher a Crawford, 2001).**

Rypounovití mají vyvinutý neobvyklý sluchový systém. Labyrint jejich vnitřního ucha se skládá z malého bubínkovitého váčku naplněného plynem (Obr. 7). Plynem naplněný váček slouží jako tlakový snímač, protože je oproti okolním tkáním stlačitelný. Změny tlaky v důsledku akustického podráždění způsobují pulzaci měchýřku, což aktivuje senzitivní vláskové buňky v měchýřku. Bylo tedy zjištěno, že tento váček s plynem zvyšuje citlivost sluchu oproti normálním rybám, které nejlépe slyší zvuky v rozhraní od 400 do 500 Hz, až na úroveň od 200 do 1200 Hz. Bez obsaženého plynu by měchýřky nemohly sloužit jako snímače tlaku, čímž by se citlivost sluchu výrazně snížila (Fletcher a Crawford, 2001).

### 3.7.1.3 Čeleď Gobiidae

Čeleď Gobiidae (hlaváčovití) je největší čeledí ryb, zahrnuje přes 1500 druhů (Parmentier et al., 2013). Produkce zvuku byla zdokumentována u alespoň 21 druhů patřících

do 10 různých rodů. Samci zástupců této čeledi vytváří pulzní a tonální zvuky jako součást páření a repertoáru používaného během agresivního chování (Horvatic et al., 2016; Malavasi et al., 2008).

Pulzní zvuky produkované těmito jedinci při akustické komunikaci se skládají z pomalých opakovaných pulzů, zatímco tonální zvuky jsou vytvářené rychlými opakovanými pulzy. Samci také mohou vydávat komplex zvuků tvořený kombinací dvou předchozích typů zvuků. Vlastnosti zvuků produkovaných různými druhy hlaváčovitých napovídají o vývinu plynového měchýře a svalů účastnících se produkce zvuků, některé druhy však plynový měchýř nemají vyvinutý. (Parmentier et al., 2013).

Hlaváčovití jsou rozšířeni po celém světě převážně v mořských vodách. Vyskytují se však i ve sladkých vodách a ústích řek. Typickým zástupcem sladkých vod je hlaváč říční (*Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814)), který při tvorbě zvuků plave, může ale i odpočívat na dně vodního toku. Produkci zvuku tohoto jedince předchází jasně viditelné trhavé zvedání hlavy, během něhož dochází k dorzolaterálnímu pohybu skřelí. Hlaváči říční používají akustickou komunikaci hlavně při agresivních bojích a při námluvách. Kromě akustické komunikace během námluv hlaváče říčního nastávají u tohoto druhu i vizuální změny. Jedinci, kteří jsou připraveni se třít, výrazně mění svou barvu. Samci postupně tmavnou a mohou být až černí. Naproti tomu samice spíše blednou a mívají velmi bledé zbarvení nebo jsou poloprůhledné. Tato změna barev samců a samic může poskytovat spolehlivé informace o námluvách jedinců (Horvatic et al., 2016).

#### 3.7.1.4 Čeleď Cichlidae

Čeleď Cichlidae je velmi druhově bohatá skupina sladkých vod po celém světě. Zahrnuje minimálně 1600 druhů, odhady se blíží spíše 1900 druhům. Její zástupci obývají sladké vody Afriky (kde se odhadově vyskytuje přes 1600 druhů), čtyři druhy obydíjí řeku Jordán v Jordánském údolí na Středním východě, v Íránu se vyskytuje jeden druh, jižní Indii a Srí Lanku obývají tři druhy, některé se vyskytují i v brakických vodách, na Madagaskaru bychom našli minimálně 17 platných druhů, některé z nich také žijí v brakické vodě, na ostrovech Kuba a Hispaniola se vyskytují čtyři druhy, některé v brakické vodě, v Severní a střední Americe je 111 platných druhů a v Jižní Americe 291 platných druhů. S ohledem na každoroční popis přibližně 400 nových druhů budou však tato čísla v dnešní době mnohem vyšší (Kullander, 2003; Nelson et al., 2016).

Nejvíce vědce zaujaly druhy žijící v Africkém jezeru Victoria (např. *Pundamilia nyererei*, *Pundamilia pundamilia* nebo *Neochromis omnicaeruleus*), zvláště co se týče

akustického dorozumívání během agresivních interakcí a námluv. Tyto ryby jsou výrazné také vizuálně hlavně při výběru partnera a páření, kdy se přeměňují do různých pestrých zbarvení (Obr. 8). Na základě vizuálních a akustických projevů si samice vybírají samce, se kterým se budou třít (Verzijden et al., 2010).



**Obr. 8** Výrazné zbarvení zástupce *Pundamilia nyererei* (čeleď Cichlidae) v době páření. (Zdroj: <http://www.aquariumfinatics.com/home-aquariums/species.cfm?ID=133>)

U mnoha druhů byla zpozorována akustická komunikace a počet těchto druhů se stále zvyšuje. Někteří jedinci se při produkci zvuků třesou, což v blízkosti protivníka zahrnuje rychlé třesavé pohyby a natahování a rozšiřování ploutví. Zvuky tvořené během tohoto třesení se skládají z řady rychle opakujících se pulzů. V této čeledi byla prokázána souvislost mezi velikostí ryby těla a výškou vrcholové frekvence zvuků, tudíž mezi různými velikostními skupinami se mění typ zvuků, které produkují. Nebyl však prokázán žádný rozdíl mezi signály produkovanými při agonistických situacích a při námluvách nebo páření (Verzijden et al., 2010).

#### 3.7.1.5 Čeleď Doradidae

Druhy patřící do čeledi Doradidae (trnovcoví) zahrnuje v současnosti žijících 30 rodů a 72 druhů. Tato skupina se dělí na tři podčeledi, a to Platydoradinae, Astrodoradinae a Doradinae, jejichž vzájemné vztahy ještě nebyly prozkoumané. Zástupce trnovcovitých bychom našli ve sladkých vodách Jižní Ameriky, převážně v řece Amazonce a jejích přítocích. Na území středovýchodní Brazílie byly zaznamenány i endemické druhy, a rody *Wertheimeria* a *Kalyptodoras* se vyskytují jen v řece Jequitinhonha na východním pobřeží Brazílie. Jedinci z čeledi Doradidae jsou dobře rozpoznatelní díky trnovitým šupinám v oblasti postranní čáry (Moyer et al., 2004).

Jak již bylo prozkoumáno u jiných skupin ryb, velmi častým způsobem produkce zvuků je rozvibrování plynového měchýře pomocí rychle stahujících se svalů. U zástupců trnovcovitých došlo k vývoji elastického pružinového aparátu umožňujícímu tvorbu zvuků. Stahy tohoto aparátu dochází k natahování čtvrtého obratle nebo tzv. „Müllerovy větve“, které rozpínají plynový měchýř a pružností Müllerovy větve dochází k vrácení plynového měchýře zpět do původní klidové polohy. Zvuky produkované plynovým měchýřem mohou být tonální produkované opakovanými stahy akustických svalů nebo řadami pulzních zvuků, kdy jsou pulzy přerušované tichými intervaly (Boyle et al., 2015).

Jedinci patřící do čeledi Doradidae produkují jak tonální a pulzní zvuky vibracemi plynového měchýře, tak stridulační zvuky vytvořené třením paprsky prsních ploutví. Jako všechny ostatní ryby i Doradidae jsou ektotermní živočichové, tudíž jsou procesy v jejich těle ovlivňovány teplotou okolní vody. V případě trnovce ozbrojeného (*Platydoras armatulus* (Valenciennes, 1840)) má teplota vody vliv i na akustickou komunikaci živočichů. Bylo zpozorováno, že ve vyšších teplotách byly stridulační zvuky kratší a jejich hlavní frekvence se zvýšila, zatímco jejich počet se nezměnil. Hlavní frekvence pulzních zvuků se při vysokých teplotách též zvýšila. Citlivost sluchu se také zlepšila, zvláště ve vysokých frekvencích (Papes a Ladich, 2011).

### 3.7.2 Mořské ryby

#### 3.7.2.1 Čeleď Batrachoididae

Zástupci čeledi Batrachoididae, konkrétně žabohlavec východoatlantský (*Halobatrachus didactylus* (Bloch & Schneider, 1801)) je známý výraznou akustickou komunikací používanou při sociálních interakcích. Bylo zpozorováno, že se vlastnosti zvuku během ontogenetického vývoje těchto ryb mění, nebylo však zcela jasné, zda dochází i k vývoji citlivosti sluchu (Vasconcelos a Ladich, 2008).

Samice kladou vajíčka pod stříšku hnízda, zatímco samci hlídají vajíčka více samic do doby, kdy jsou potomci schopni odplout pryč. Samci tohoto druhu jsou teritoriální a během období líhnutí potomků, které trvá od května do července, chrání svá hnízda ukrytá pod kameny na dně mělkých vod (Obr. 9). Během období líhnutí vajíček jsou boje o hnízda časté a samci aktivně chrání hnízda před vetřelci vizuálním a akustickým chováním (Conti et al., 2015).

Zvuky samci produkují pomocí vibrací plynového měchýře způsobeného kontrakcí vnitřních akustických svalů. Poničením a/nebo vyprázdněním plynového měchýře může



způsobit ztlumení komunikace zástupců tohoto druhu. Svaly jsou stále schopny se stahovat, ovšem vydávané zvuky jsou neslyšitelné (Conti et al., 2015).



**Obr. 9** Zástupce čeledi Batrachoididae – samec žabohlavce východoatlantského (*Halobatrachus didactylus*) hlídající hnízdo ukryté pod kameny.  
(Zdroj: <http://acoustics.org/pressroom/httpdocs/157th/amorim.html>)

Akustický repertoár jedinců druhu *Halobatrachus didactylus* je široký. Používají minimálně tři druhy vydávaných zvuků při agonistických situacích a čtvrtý typ při námluvách. Během bojů vydávají vrčivé zvuky, skřehotání a dvojité skřehotání, kdežto během námluv produkují dlouhé nízkofrekvenční zvuky označované v angličtině jako boatwhistles (zvuk lodních píšťal) (Vasconcelos a Ladich, 2008; Vasconcelos et al., 2015).

Vrčivé zvuky produkují samci po celý rok, ale během rané fáze reprodukčního období je vrčení častější, proto se předpokládá, že je tento typ akustické komunikace důležitý při obsazování teritorií a ochraně hnízda (Vasconcelos a Ladich, 2008).

Akustická komunikace se liší i mezi jednotlivými vývojovými stádii žabohlavce východoatlantského. Zatímco pět produkoval jednotlivá skřehotání, akustické signály větších juvenilních jedinců se spíše podobaly signálům dospělých jedinců. U větších juvenilních jedinců došlo oproti malým juvenilním jedincům k třináásobnému zlepšení citlivosti sluchového vácku, nicméně citlivost větších juvenilních jedinců byla podobná citlivosti dospělců. Zástupci



tohoto druhu jsou nejlépe schopni vnímat nízkofrekvenční zvuky v rozmezí od 75 do 165 Hz, dokážou však rozeznat signály dosahující frekvence až 425 Hz (Vasconcelos et al., 2015).

Extrémní teritoriální chování žabohlavce východoatlanského bylo zaznamenáno již v raných vývojových stádiích. Při styku s podobně velkými vetřelci během obsazování území a krmení vykazovali někteří rezidentní jedinci agonistické projevy, jako například otevírání úst nebo napínání prsních ploutví nebo víčka skřelí. Zvukotvorný aparát tohoto mladého stádia však nebyl dostatečně vyvinut. Zároveň bylo zjištěno, že produkce akustických signálů souvisí s velikostí jedince. Ve skupině velikostně menších zástupců, včetně potěru, byly zaznamenány vrčivé zvukové signály jen u nejtěžších zástupců (Vasconcelos a Ladich, 2008).

Juvenilní jedinci produkují jednotlivá vrčení nebo kontinuální vrčení během agonistických interakcí při boji o potravu nebo území. Dlouhá kontinuální vrčení nebo dvojitá skřehotání byla zpravidla produkována, když byli jedinci v hnízdě, a nebyla doprovázena žádnou viditelnou sociální interakcí. Oproti tomu relativně ojedinělé zvuky zvané „boatwhistles“ byly u velkých juvenilních jedinců zaznamenány pouze při aktivní obraně hnízda, kdy rezidentní jedinec čelil potenciálnímu predátorovi. Dospělí jedinci vydávají též dlouhá kontinuální vrčení a dvojitá skřehotání při obraně hnízda, zatímco při námluvách produkují spíše zvuky podobné zvuku lodních píšťal (Vasconcelos et al., 2015).

Když se velcí juvenilní nebo dospělí samci hlídající hnízdo dostali do kontaktu s vetřelcem, reagovali samci častěji tvorbou zvuku než bojovou činností, což většinou způsobilo únik vetřelce od hnízda. Tyto signály často odradily vetřelce i v době, kdy se vetřelec k hnízdu jen přibližoval. V případě neúspěšného vystrašení a odrazení vetřelce od hnízda žabohlavce východoatlanského vetřelci nahradili rezidentního jedince, nebo zůstali v hnízdě oba (Conti et al., 2015).

Je tedy očividné, že akustická komunikace tohoto druhu se stala velmi úspěšnou metodou jak při agonistických situacích, kdy dochází k boji o potravu či partnery, tak při ochraně teritoria a potažmo i jejich hnízda s potomky (Conti et al., 2015).

### 3.7.2.2 Čeleď Pomacentridae

Pod čeleď Pomacentridae (sapínovití) spadá asi 29 rodů 385 druhů žijících většinou poblíž korálových útesů tropických vod v oblasti od východní Afriky po Polynésii. Nejvíce těchto druhů se vyskytuje mezi Filipínami a Austrálií. Jedinci této čeledi jsou známí různými barvenými variacemi a u více než dvaceti druhů bylo zpozorováno akustické chování. Tato skupina patří, pokud jde o zvukovou produkci, o jednu z nejlépe prozkoumaných (Colleye, 2012).

Některé druhy ryb, jako například sapín čokoládový (*Stegastes partitus* (Poey, 1868)), vydávají zvuky, které se například během námluv, bojů nebo krmení liší. Samci tohoto druhu bojují, aby zaujali samice, které jsou připravené se třít. Během námluv mívají různá zbarvení, provádí specifické pohyby a vrčí nebo cvrkají, v závislosti na fázi námluv. Zbarvení samců vykazuje kvalitu samce, podle které dochází u samic k výběru (Obr. 10). Když se samci dostanou do situace, ve které musí bojovat o teritorium, jejich zbarvení se opět změní a vydávaný zvuk je podobný spíše podobný pukání. Během krmení samci stridulovali (vyluzovali zvuky třením různých částí těla), což se od zvuků produkovaných během námluv či bojů lišilo (Tyack, 1998).



**Obr. 10 Výrazné zbarvení sapína čokoládového (*Stegastes partitus*) používané během sociálních interakcí.**

(Zdroj: <https://appliedecology.cals.ncsu.edu/absci/2014/09/feature-paper-larval-fish-movement/>)

Jedinci rodu *Amphiprion* (klauni) jsou velmi známí tím, že během agonistických interakcí (bojích o teritorium, potravu či partnery) vydávají agresivní zvuky. Klauni tyto zvuky produkují cvakáním zubů o sebe, způsobeného rychlým sevřením čelistí, která je vazem připojena k jazylkovému oblouku. Je obecně známo, že stejně jako objem plynového měchýře souvisí s velikostí těla ryby, tak i trvání zvuku a hloubka nebo výška frekvence na velikosti těla ryby závisí. Vědci se proto domnívají, že energie vytvořená sklapnutím čelistí je převedená na plynový měchýř přes okolní kosti, které mohou měchýř rozvíbrovat. Stěna plynového měchýře je pevně připevněna k páteři a žebřům, proto není tento mechanismus tvorby zvuku vyloučen (Colleye, 2012).

### 3.7.2.3 Čeďed' Carapidae

Mnoho druhů ryb vytváří zvuky určené k akustické komunikaci pomocí stahů svalů napojujících se na plynový měchýř. Frekvence těchto zvuků, která se pohybuje od 75 do 300 Hz, závisí na rychlosti stahu akustických svalů. Ty se mohou díky mnoha biochemickým a anatomickým adaptacím stahovat tak rychle, že se zařadily mezi nejrychleji se stahující svaly obratlovců. Mezi šampiony v rychlosti kontrakce akustických svalů patří například křížovec kočičí (*Arius felis* (Linnaeus, 1766)), křížovec dlouhoploutvý (*Bagre marinus* (Mitchill, 1815)) patřící do čeďedi Ariidae (křížovcovití) nebo *Terapon jarbua* (Forsskål, 1775) z čeďedi Terapontidae (bručounovití) (Parmentier et al., 2006).

U čeďedi Carapidae však došlo k vývoji opačné rychlosti akustických svalů, které jsou rozdvojené. Plynový měchýř jedinců patřících do čeďedi Carapidae má v zadní části oválné okénko, označované jako fenestra. Pomalé akustické svaly vytvoří podtlak na oválné okénko plynového měchýře a poté spustí systém uvolňování, čímž dojde k přetvoření tlaku v akustickou energii umožňující tvorbu zvuku. Frekvence těchto zvuků dosahuje od 40 do 340 Hz. Na produkci zvuku by se mohly podílet i přídavné akustické svaly. Ty se upínají na přední část lebky a vedou přes první dvě žebra až k zadnímu vaku plynového měchýře, na který se napojují vazy. Stahy přídavných svalů se plynový měchýř natahuje a je pevnější a stabilnější, což pomáhá měchýři vytvořit zvuk (Parmentier et al., 2006).

### 3.7.2.4 Čeďed' Cottidae

Většina zástupců čeďedi Cottidae (vrankovití) obývá mořské vody. Těmto jedincům chybí plynový měchýř, ale jsou schopni tvorby zvuků pomocí vibrací hrudního pletence, což vzniká velmi rychlými kontrakcemi svalu vedoucího od lebky po cleithrum. Cleithrum je kost kostnatých ryb uložená za žábry, která vede od břichu po hřbetní oblasti ryby. Svaly uložené v oblasti klíční kosti a hlavy se zakládají na ventrální straně lebky a upínají se na přední okraj cleithra. Kontrakce těchto svalů způsobuje přitažení pletence hrudního blíže lebce. Výsledné periodické pohyby hrudního pletence pravděpodobně vytvářejí zvuky (Ladich a Fine, 2006).

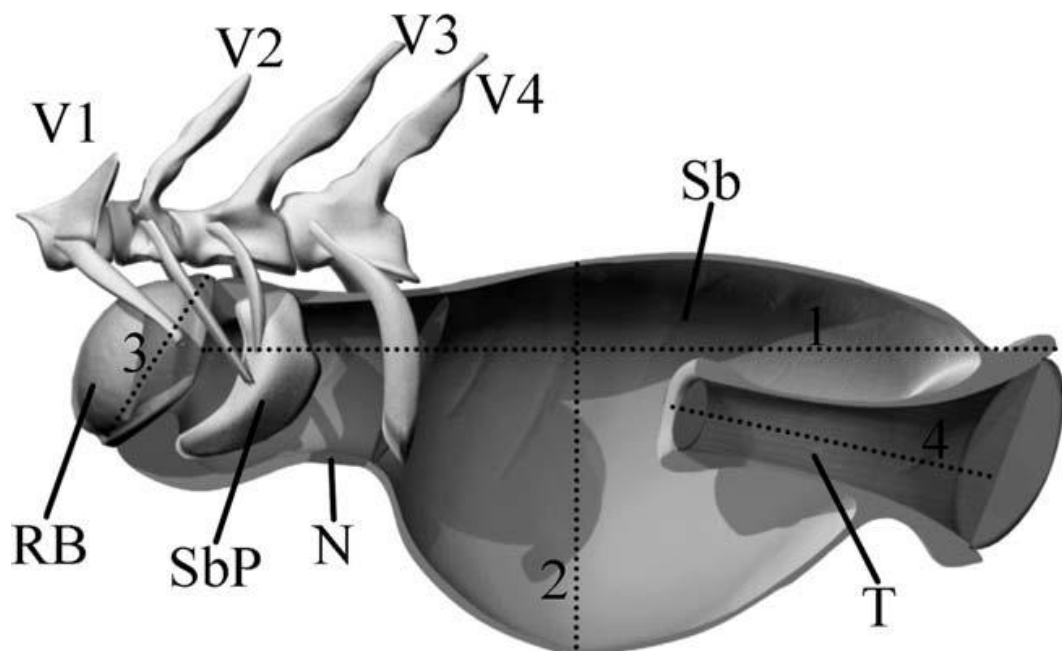
### 3.7.2.5 Čeďed' Ophidiidae

Mnoho zástupců čeďedi Ophidiidae (hrujovití) je aktivních v tmavých prostředích a mají mnoho akustických struktur, nicméně záznamů jejich komunikace není mnoho, a proto není tato skupina moc prozkoumaná. U jedinců zastupujících tuto skupinu je však prokázán

pohlavní dimorfismus jejich zvukotvorných orgánů, jejichž morfologie je velmi složitá (Kéver et al., 2012).

Zástupci druhu hruj Rocheova (*Ophidion rochei* Müller, 1845) obývají písčité dna Středozemního moře od pobřeží po oblasti hluboké až 150 m. Jsou to noční masožravci, kteří se živí hlavně desetinožci a drobnými kostnatými rybami, a třou se obvykle v období od června do konce září (Parmentier et al., 2010).

Juvenilní jedinci, samice a samci hruje Rocheovy jsou si na první pohled velmi podobní, pravděpodobně protože žijí převážně na dně mořských vod, tudíž nepotřebují výrazné rozlišovací vizuální znaky. Jejich sluchové a zvukotvorné ústrojí je však složité. Skládá se ze tří párů akustických svalů, vysoce modifikovaných obratlů a žeber. Akustické ústrojí samců se od juvenilních jedinců a samic liší ve velikosti destiček plynového měchýře (u samců jsou větší) představujících upravená žebra připojená na stěnu plynového měchýře, sonických svalů, dále se liší tvar plynového měchýře a mineralizovaná struktura před plynovým měchýřem označovaná jako kolébková kost (Obr. 11), která samicím chybí. Břišní akustické svaly se u samic a juvenilních jedinců upínají na stěnu plynového měchýře, kdežto u samců jsou připevněny ke kolébkové kosti. Pohybem kolébkové kosti se mění tvar plynového měchýře a dochází tudíž k produkci zvuku (Kéver et al., 2012; Kéver et al., 2014; Parmentier et al., 2010).



**Obr. 11** Uspořádání akustického ústrojí samce hruje Rocheovy (*Ophidion rochei*). Znázornění modifikovaných obratlů (V1-V4), kolébkové kosti (RB), destičky plynového měchýře (SbP), hrdla (N) a těla plynového měchýře (Sb) a trubičky vedoucí do plynového měchýře (T) (Kéver et al., 2014).

Samci obvykle produkují neharmonické pulzní zvuky trvající několik vteřin. Zvuky vydávané samicemi jsou harmonické, skládající se z kratších pulzů a na rozdíl od zvuků samců neobsahují intervaly krátkých a dlouhých intervalů pulzů. Juvenilní jedinci produkují zvuky podobné samicím, avšak tyto signály nejsou tak silné (Kéver et al., 2012).

Zdá se nepravděpodobné, že by hruje Rocheovy používaly zrak k rozpoznání jedinců stejného druhu podle vnějších sekundárních pohlavních znaků sameců. Zástupci tohoto druhu k rozeznání druhů a pohlaví spíše investovali do akustických znaků, daly by se tudíž pohlavně rozdílné akustické orgány těchto jedinců považovat za vnitřní sekundární pohlavní znaky (Kéver et al., 2014).

### 3.7.2.6 Čeleď Clupeidae

Čeleď Clupeidae (sled'ovití) jsou zařazeni pod řád Clupeiformes (bezostní), kam kromě sled'ů patří například i sardinky, placky nebo menhadeni. Tato skupina zahrnuje širokou škálu ryb obývajících různá místa výskytu od sladkých vod až po slané. Pod čeleď Clupeidae spadá kolem 57 rodů a 188 druhů rozšířených v povrchových vrstvách mělkých vod po celém světě. Tyto ryby mají obvykle na spodní straně těla vyvinuté šupiny se zubatým okrajem. Postranní čára těmto jedincům zpravidla chybí nebo se vyskytuje jen na několika málo šupinách. Hřebínky skřelí sled'ovitých jsou dlouhé, čímž umožňují rybám snadno filtrovat vodu s planktonem. Ploutve zástupců této čeledi nemají žádné ostny a také jim chybí tuková ploutvička (Ara et al., 2011).

U této čeledi nebyla zaznamenána produkce zvuků, avšak u několika druhů sled'ovitých ryb bylo v nedávné době prokázáno, že jsou schopny vnímat zvuky s frekvencí dosahující až 180 kHz (což odpovídá 180 000 Hz). Tato schopnost není u ryb moc běžná. Vědci se dlouhou dobu domnívali, že vnímavost tak vysokých (ultrazvukových) frekvencí mají mezi obratlovci jen netopýři a kytovci, nicméně některé druhy patřící do čeledi Clupeidae, jako například placka chutná (*Alosa sapidissima* (Wilson, 1811)), tuto schopnost mají. Všichni zástupci řádu Clupeiformes mají vyvinutou jednu nebo dvě tzv. „sluchové bubliny“, což jsou rozšíření plynového měchýře spojená s měchýřem tenkou trubičkou (Obr. 1), ne však všichni jsou schopni vnímat ultrazvuky, tudíž bubliny jako takové nemohou k vnímání zvuků tak vysokých frekvencí stačit (Higgs et al., 2004).

Zástupci řádu Clupeiformes mají stejně jako ostatní kostnaté ryby ve vnitřním uchu obsaženy kulovitý váček, vejčitý váček a lagenu. Na rozdíl od epitelu vejčitého váčku ostatních obratlovců mají sled'ovití tento váček rozdělen na přední, prostřední a zadní část (Higgs et al., 2004).

Vnitřní ucho a postranní čára bez jakýchkoliv specializovaných čidel dokáží vnímat zvuky maximálně do frekvence 1000 Hz (1 kHz). Aby byli jedinci schopni vnímat vyšší frekvence, je nezbytné převést energii tlaku zvukové vlny na zaznamatelný pohyb částic. To může být umožněno přítomností plynem naplněných struktur spojených s vláskovými buňkami (Wilson et al., 2009).

Bublíny sluchového ústrojí sled'ovitých jsou naplněné plynem (vzduchem) a jsou připojeny jak k plynovému měchýři, tak k vnitřnímu uchu obsahujícímu velké množství buněk s dlouhými vlásky. U jedinců s postranní čarou jsou bubliny spojeny i s čarou pomocí vnořené membrány, což umožňuje vnitřnímu uchu a postranní čáře vnímat tlak zvukových vln. (Wilson et al., 2009).

Tlakové vlny působící na tělo ryby způsobí rozvibrování plynového měchýře a bublin, čímž se rozpohybuje epitel střední části vejčitého váčku. Tlak z povrchu těla je přenesen do vnitřního ucha ryby nepřímou cestou, která umožňuje uchu reagovat na vysoké frekvence, což by bez této cesty nebylo možné (Higgs et al., 2004).

U menhadena mexického (*Brevoortia patronus* Goode, 1878) bylo v porovnání se sleděm kubánským (*Harengula jaguana* Poey, 1865), jež patří do stejné čeledi, prokázáno, že sluchové bubliny menhadena jsou jiného tvaru, jsou umístěny blíže povrchu těla a že kanálky postranní čáry jsou mnohem spleťitější než u sledě kubánského, což by mohlo vysvětlit, proč menhaden mexický dokáže vnímat ultrazvuk, zatímco sled' kubánský tuto schopnost postrádá (Wilson et al., 2009).

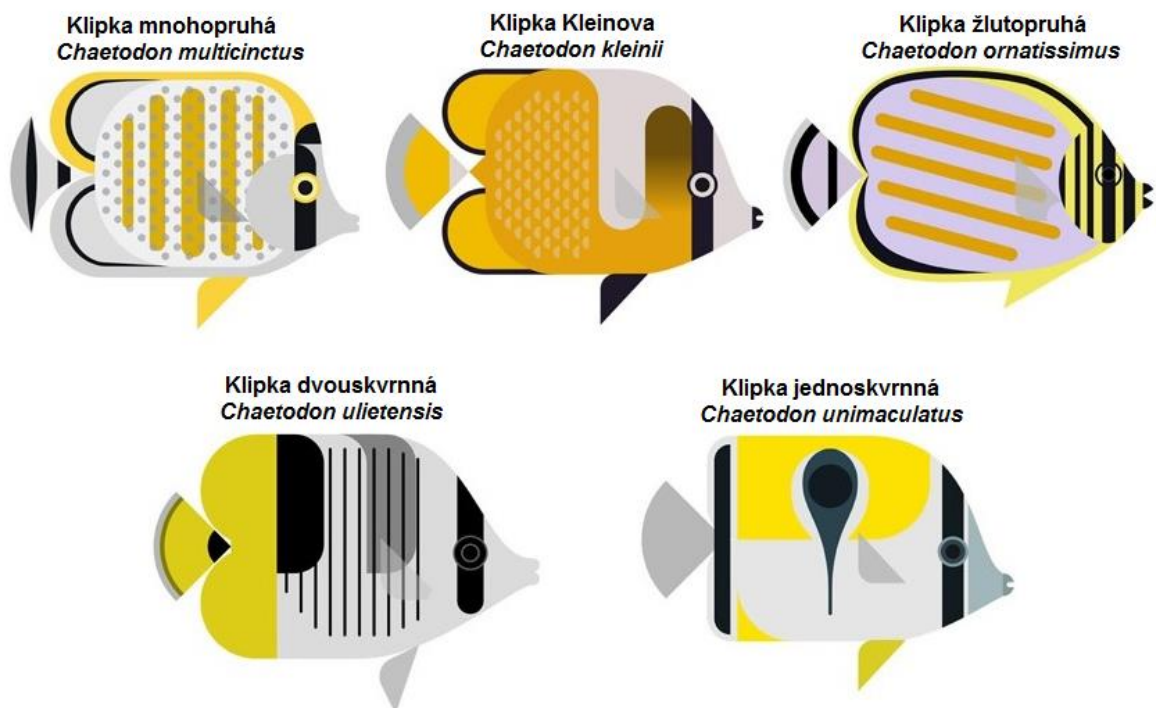
### 3.7.2.7 Čeleď Chaetodontidae

Čeleď Chaetodontidae (klipkovití) zahrnuje 10 rodů a přibližně 130 druhů. Jedná se o početnou skupinu žijící v tropických vodách Atlantského, Indického a Tichého oceánu, jejichž dna pokrývají korálové útesy. Jedinci patřící do této čeledi jsou dobře známé díky svým různorodým barevným vzorům, sociálnímu chování a stravovacími návyky. Většina těchto ryb jsou velmi společenské druhy, které vytváří dlouhodobé monogamní páry nebo harémy, a které bojují o potravu a další zdroje s konkurencí nebo většími uskupeními, která se také živí planktonem, nebo se pouze pohybovala přes jejich teritorium (Tricas a Boyle, 2015).

U jedinců této čeledi se vytvořilo laterofyzické spojení, které díky propojení plynového měchýře a postranní čáry umožňuje zvýšení citlivosti sluchu během sociálních interakcí. Rohy plynového měchýře zprostředkovávají přenos tlakových vln zvuku, čímž dochází ke stimulaci pohybu částic ve vnitřním uchu a tekutiny uvnitř kanálků postranní čáry (Tricas a Boyle, 2015).

## Rod *Chaetodon*

Akustické chování je známé u následujících druhů: klipka mnohopruhá (*Chaetodon multicinctus* Garrett, 1863), klipka Kleinova (*C. kleinii* Bloch, 1790), klipka žlutopruhá (*C. ornatissimus* Cuvier, 1831), klipka dvouskvrnná (*C. ulietensis* Cuvier, 1831) a klipka jednoskvrnná (*C. unimaculatus* Bloch, 1787), toto chování však nebylo blíže prozkoumáno (Obr. 12). Konkrétní údaje jsou zaznamenány pouze u klipky mnohopruhé (*C. multicinctus*). Klipka Kleinova (*C. kleinii*) je schopná vydávat zvuky pomocí vysunutí a zpětného zasunutí čelisti, někdy doprovázeného laterálním pohybem hlavy (zatřesením). Žádný vertikální (svislý) pohyb hlavy však nebyl zaznamenán. Zasouvání a vysouvání čelisti bylo produkováno rezidentními jedinci (rybami bránícími své teritorium) i vetřelci. Klipka jednoskvrnná (*C. unimaculatus*) při obraně teritoria produkuje zvuky plácnutím ocasu, což zahrnuje pohyb celého těla. Vytvořený zvuk tím směřuje přímo na nedalekého vetřelce (obvykle stejného druhu). U klipky mnohopruhé (*C. multicinctus*) dochází k akustické komunikaci do stran směrovanými pohyby ocasní ploutve, laterálním třesením těla nebo škubnutím prsních ploutví. Někdy však jsou tyto jedinci schopni produkovat zvuky bez jakéhokoli viditelného pohybu těla. Pohyby ocasní ploutve či třesením těla mohou rezidentní jedinci posunout tělo rybiho vetřelce, který díky hydrodynamickému proudu přijme zvuk (Tricas a Boyle, 2015).



Obr. 12 Schématické zobrazení zástupců rodu *Chaetodon*, u nichž byly zpozorovány projevy akustické komunikace.

(Upraveno podle <https://www.behance.net/gallery/14394477/The-Genus-Chaetodon>)

### **Rod *Forcipiger***

Přestože jedinci tohoto rodu postrádají laterofyzické spojení, bylo u nich akustické chování též zpozorováno. Tyto druhy vytváří zvuky pomocí dorzoventrálního pohybu hlavy, který je řízen hlubokými zádovými (epaxiálními) svaly. S tímto trhnutím hlavou někdy souvisí i mírný pohyb čelisti, který ale není nijak markantní, tudíž pravděpodobně není zapojen do tvorby zvuku. U klipky žluté (*Forcipiger flavissimus* Jordan & McGregor, 1898) byly trhavé pohyby hlavou vzhůru produkované vytvářené spíše vetřelci než rezidentními jedinci. Ti k akustické komunikaci používali spíše zvuky vytvořené zatažením řitní ploutve vytvořené rozšířením a zpětným stažením páteře této ploutve (Tricas a Boyle, 2015).

### **Rod *Hemitaurichthys***

Také u tohoto rodu byly zaznamenané zvuky tvořené v souvislosti s akustickou komunikací. Jedná se o zvuky vytvořené vyboulením plynového měchýře, který je poháněn kontrakcí hlubokých břišních (hypaxiálních) svalů. Podobné vnitřní mechanismy zvukové produkce se vyskytují u druhu *Heniochus chrysostomus* Cuvier, 1831 (rod *Heniochus*), které jsou podněcovány kontrakcí svalu obliquus susperioris (Tricas a Boyle, 2015).

#### 3.7.2.8 Čeleď Sciaenidae

Čeleď Sciaenidae (smuhovití) zahrnuje zhruba 70 rodů a 270 druhů rozšířených po celém světě. Zástupci této skupiny se vyskytují primárně ve slaných pobřežních vodách tropických oblastí Atlantského, Tichého a Indického oceánu, ale v okolí ostrovů v těchto oceánech bychom je nenašli. Larvy a juvenilní jedinci se nachází v ústí řek, obecně tyto druhy obývají písčité nebo bahnitá dna vod. Tyto ryby jsou obvykle solitérní (žijí samostatně) nebo vytváří malá uskupení, některé druhy však vytváří velké skupiny při tření. Živí se měkkýši, korýši, mnohoštětinatci a rybami. Jejich larvy jsou kořistmi žahavců, žebernatek a malých ryb, zatímco velcí juvenilní jedinci a dospělci požírají žraloci, kostnaté ryby a ozubení kytovci (Ramcharitar et al., 2006a).

Přestože mnoho jiných skupin ryb také komunikuje pomocí zvuků, Sciaenidae jsou unikátní v rozmanitosti mechanismů produkce zvuků, různosti vytvářených zvuků a ve strukturách umožňujících detekovat zvuky (Ramcharitar et al., 2006b).

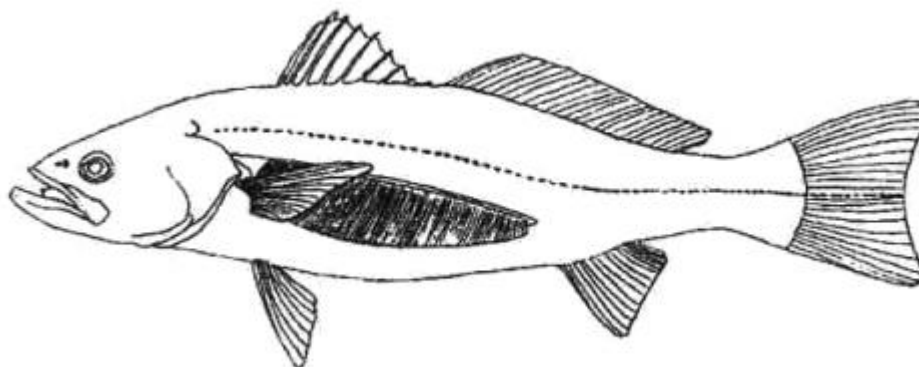
U ryb se vyvinuly dva způsoby stimulace vnitřního ucha zvukem. Všechny ryby jsou schopny používat přímou stimulaci, kdy vychýlení částí zvukových vln způsobí relativní pohyb mezi otolity a smyslovým epitelem vnitřního ucha. Detekce zvuků tímto způsobem primárně funguje při frekvenci 500 až 600 Hz. Mnoho tzv. „rybích sluchových specialistů“ používá



nepřímou detekci zvuků, kdy opětovné vyzařování tlaku zvukových vln způsobí stimulaci vnitřního ucha, čím dochází ke zvětšení frekvence (výšky zvuku) na několik tisíc Hertzů. Tato schopnost je provázána vývojem plynového měchýře nebo jiných bublin naplněných plynem, umístěných v blízkosti ucha (Ramcharitar et al., 2006b).

Plynový měchýř zástupců v čeledi Sciaenidae bývá velký, obvykle se rozpíná po celé délce břišní dutiny. U mnoha druhů je měchýř obklopen bilaterálně symetrickými akustickými svaly (Obr. 13), které vychází z břišního hypaxiálního svalstva a upíná se centrálními šlachami na dorzální straně měchýře. Tyto svaly bývají u většiny druhů mírně připojeny na plynový měchýř. Jedinou výjimkou je smuha vousatá (*Pogonias cromis* (Linnaeus, 1766)), jejíž akustické svaly jsou pevně spojeny se stěnou plynového měchýře (Ramcharitar et al., 2006a).

Akustické svaly smuhovitých mají kvůli hustému prokrvení tmavě červenou barvu, přestože nemají z histologického hlediska typická červená vlákna. Vlákná těchto svalů jsou tenká a orientována svisle k dlouhé ose plynového měchýře. Mají hodně mitochondrií a jsou inervována velkým množstvím motorických nervů, díky čemuž se sval může velmi rychle stahovat a je odolný vůči tetanii (nedobrovolnému stahu svalů). Tlak v plynovém měchýři a elasticita bočního svalstva těla ryby vrací po kontrakci svalů do původní polohy, čímž se nahrazuje nepřítomnost antagonistických (protichůdných) svalů (Ramcharitar et al., 2006a).



**Obr. 13 Znárodnění postranní čáry a akustických svalů obklopujících plynový měchýř smuhovitých (Ramcharitar et al., 2006a).**

Jako u několika dalších skupin ryb je produkce zvuku smuhovitých založena na stahování akustických svalů, čímž dojde k rozvibrování stěny plynového měchýře a produkci zvuku. U druhu *Cynoscion regalis* (Bloch & Schneider, 1801) bylo zpozorováno, že v případě rozrušení tato ryba produkuje jednotlivé akustické pulzy pomocí rychlého šknubnutí akustických svalů. Trvání stahu trvalo 3,5 ms (milisekundy), čímž jsou akustické svaly

*Cynoscion regalis* možná nejrychlejšími svaly vyskytující se u obratlovců (Ramcharitar et al., 2006a).

Říká se, že vzhledem k většímu plynovému měchýři produkují větší ryby hlubší zvuky a naopak. U *Cynoscion regalis* se produkované zvuky mění s velikostí těla ryby a teplotou (Ladich a Fine, 2006).

### 3.7.2.9 Čeleď Gobiidae

Akustická komunikace byla zvláště zpozorována u středomořských druhů, konkrétněji se jedná o druhy z rodů *Gobius*, *Padogobius*, *Zosterisessor*, *Pomatoschistus* a *Knipowitschia* (Horvatić et al., 2016).

Hlaváč pestrý (*Gobius paganellus* Linnaeus, 1758) při tvorbě zvuků vykonává několik pohybů zároveň. Zástupci tohoto druhu zvedají hlavu, zkracují vzdálenost hlavy od hřbetní ploutve, zdvihají sevřené čelisti a přední část žaberního koše, rozšiřují dutinu skřelí a vztyčují hřbetní ploutev. Před těmito pohyby se ale nejdříve usadí na dně a připravuje se na zvukovou produkci (Parmentier et al., 2013).

V čeledi hlaváčovití se nacházejí i výjimky, které zvuky neprodukují. Například u hlaváče malého (*Economidichthys pygmaeus* (Holly, 1929)) nebyly zaznamenány žádné zvukové signály produkované jedinci během agonistických situací, námluv ani během páření. Při bojích nevykazovali kromě typických agresivních vizuálních projevů žádné akustické chování. Mezi známé vizuální projevy patří například pohyby ploutví, kousání, narážení do protivníka hlavou, ocasem nebo ploutvemi, popřípadě prohánění protivníka po určité vzdálenosti. Jediné zvuky, které tyto ryby (konkrétně samci) při námluvách a páření vydávaly, byly pouze vedlejší zvuky, když se samci pokoušeli dostat do kontaktu se samicí (Gkenas et al., 2010).

## 4 Závěr

- komunikace je způsob předávání informací rozšířený mezi většinu obratlovců
- v prostředí s nedostatkem světla (dna vod, podvodní jeskyně, kalné toky a nádrže, hluboký oceán) se ryby nemohou orientovat vizuálně, mohou se však orientovat a dorozumívat pomocí akustických signálů
- akustická komunikace se skládá z tvorby zvukových signálů, přenosu signálů prostředím obklopujícím komunikující jedince a vnímání zvuků
- zvuková komunikace má mnoho výhod:
  - možnost přenosu bez nutnosti přítomnosti světla
  - schopnost zvuku šířit se všemi směry
  - vysoká rychlost, zvláště pod vodou
  - možnost komunikace i v písku nebo bahně na dně vod
- samci komunikují při bojích o potravu, teritorium nebo partnerky, zvukové signály poukazují na kvalitu samců
- samice vytvářejí akustické signály, aby daly samcům najevo, že jsou připraveny se třít, při výběru partnera se mohou rozhodovat na základě zvuků vydávaných samci
- jedinci jsou díky akustické komunikaci schopni rozpoznat jedince, pohlaví nebo druh, zaznamenat přítomnost predátora a reagovat na jeho přítomnost výstražnými signály
- u bezčelistnatých a u paryb došlo k vývoji vnitřního ucha umožňujícího vnímání zvuku, u žádného ze zástupců těchto skupin však nebyla zpozorována schopnost zvuky produkovat
- schopnost zvukové komunikace u ryb byla objevena u více než 800 druhů patřících do 109 čeledí

## 5 Seznam použité literatury

- Alsina, B., Whitfield, T. T. 2016. Sculpting the labyrinth: Morphogenesis of the developing inner ear. In *Seminars in Cell & Developmental Biology*. Academic Press. 1-13.
- Ara, R., Arshad, A., Musa, L., Amin, S. M. N., Kuppan, P. 2011. Feeding habits of larval fishes of the family Clupeidae (Actinopterygii: Clupeiformes) in the estuary of River Pendas, Johor, Malaysia. *Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 6 (7). 816-821.
- Bass, A. H., McKibben, J. R. 2003. Neural mechanisms and behaviors for acoustic communication in teleost fish. *Progress in Neurobiology*. 69 (1). 1-26.
- Bird, N. C., Hernandez, L. P. 2007. Morphological variation in the Weberian apparatus of Cypriniformes. *Journal of Morphology*. 268 (9). 739-757.
- Bleckmann, H., Zelick, R. 2009. Lateral line system of fish. *Integrative zoology*. 4 (1). 13-25.
- Boyle, K. S., Riepe, S., Bolen, G., Parmentier, E. 2015. Variation in swim bladder drumming sounds from three doradid catfish species with similar sonic morphologies. *Journal of Experimental Biology*. 218 (18). 2881-2891.
- Colleye, O., Nakamura, M., Frédérick, B., Parmentier, E. 2012. Further insight into the sound-producing mechanism of clownfishes: what structure is involved in sound radiation?. *Journal of Experimental Biology*. 215 (13). 2192-2194.
- Conti, C., Fonseca, P. J., Picciulin, M., Amorim, M. C. P. 2015. How effective are acoustic signals in territorial defence in the Lusitanian toadfish? *Journal of Experimental Biology*. 218. 893-898.
- Coolidge, E., Hedrick, M. S., Milsom, W. K. 2007. Ventilatory systems. *Fish physiology*. 26. 181-211.
- Crawford, J. D., Huang, X. 1999. Communication signals and sound production mechanisms of mormyrid electric fish. *Journal of experimental biology*. 202 (10). 1417-1418.
- Daniels, C. B., et al. 2004. The origin and evolution of the surfactant system in fish: insights into the evolution of lungs and swim bladders. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77 (5). 732-749.
- Fletcher, L. B., Crawford, J. D. 2001. Acoustic detection by sound-producing fishes (Mormyridae): the role of gas-filled tympanic bladders. *Journal of Experimental Biology*. 204 (2). 175-183.

- Gkenas, C., Malavasi, S., Georgalas, V., Leonardos, I. D., Torricelli, P. 2010. The reproductive behavior of *Economidichthys pygmaeus*: secondary loss of sound production within the sand goby group?. *Environmental biology of fishes*. 87 (4). 299-307.
- Hammond, K. L., Whitfield, T. T. 2006. The developing lamprey ear closely resembles the zebrafish otic vesicle: *otx1* expression can account for all major patterning differences. *Development*. 133 (7). 1347-1357.
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., Bowen, B. W. 2009. *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. John Wiley & Sons.
- Higgs, D. M., Plachta, D. T. T., Rollo, A. K., Singheiser, M., Hastings, M. C., Popper, A. N. 2004. Development of ultrasound detection in American shad (*Alosa sapidissima*). *Journal of Experimental Biology*. 207 (1). 155-163.
- Hopp, S. L., Owren, M. K., Evans, C. S. 2012. *Animal acoustic communication: sound analysis and research methods*. S. l.: Springer. ISBN 9783642762222.
- Horvatić, S., Cavararo, F., Zanella, D., Malavasi, S. 2016. Sound production in the Ponto-Caspian goby *Neogobius fluviatilis* and acoustic affinities within the *Gobius* lineage: implications for phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*. 117 (3). 564-573.
- Chardon, M., Parmentier, E., Vandewalle, P. 2003. Morphology, development and evolution of the Weberian apparatus in catfish. *Catfishes*. 1. 71-72.
- Ilves, K. L., Randall, D. J. 2007. Why have primitive fishes survived?. *Fish Physiology*. 26. 515-536.
- Kéver, L., Boyle, K. S., Bolen, G., Dragičević, B., Dulčić, J., Parmentier, E. 2014. Modifications in call characteristics and sonic apparatus morphology during puberty in *Ophidion rochei* (Actinopterygii: Ophidiidae). *Journal of morphology*. 275 (6). 650-660.
- Kéver, L., Boyle, K. S., Dragičević, B., Dulčić, J., Casadevall, M., Parmentier, E. 2012. Sexual dimorphism of sonic apparatus and extreme intersexual variation of sounds in *Ophidion rochei* (Ophidiidae): first evidence of a tight relationship between morphology and sound characteristics in Ophidiidae. *Frontiers in zoology*. 9 (34). 1-16.
- Kullander, S. O. 2003. Family cichlidae. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. 605-606.
- Kumar, A. 2003. Acoustic communication in birds: Differences in songs and calls, their production and biological significance. *Resonance*. 8 (6). 44-55.

- Ladich, F. 2000. Acoustic communication and the evolution of hearing in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 355 (1401). 1285-1288.
- Ladich, F., Fine, M. L. 2006. Sound-generating mechanisms in fishes: a unique diversity in vertebrates. *Communication in fishes*. 1. 3-43.
- Ladich, F., Popper, A. N. 2004. Parallel evolution in fish hearing organs. In *Evolution of the vertebrate auditory system*. Springer New York. 95-103.
- Ladich, F., Schleinzer, G. 2015. Effect of temperature on acoustic communication: Sound production in the croaking gourami (labyrinth fishes). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 182. 8-13.
- Ladich, F., Schulz-Mirbach, T. 2016. Diversity in Fish Auditory Systems: One of the Riddles of Sensory Biology. *Front. Ecol. Evol.* 28 (4). 3-15.
- Lechner, W., Ladich, F. 2008. Size matters: diversity in swimbladders and Weberian ossicles affects hearing in catfishes. *Journal of Experimental Biology*. 211 (10). 1681-1689.
- Lisney, T. J. 2010. A review of the sensory biology of chimaeroid fishes (Chondrichthyes; Holocephali). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 20 (4). 571-590.
- Malavasi, S., Collatuzzo, S., Torricelli, P. 2008. Interspecific variation of acoustic signals in Mediterranean gobies (Perciformes, Gobiidae): comparative analysis and evolutionary outlook. *Biological Journal of the Linnean Society*. 93 (4). 763-778.
- Morisaka, T., Connor, R. C. 2007. Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *Journal of evolutionary biology*. 20 (4). 1439-1458.
- Moyer, G. R., Burr, B. M., Krajewski, C. 2004. Phylogenetic relationships of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae) inferred from molecular and morphological data. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 140 (4). 551-554.
- Myrberg Jr, A. A. 2001. The acoustical biology of elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes*. 60 (1-3). 31-33.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., Wilson, M. V. 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. ISBN 9781118342336.
- Nursall, J. R. 1989. Buoyancy Is Provided by Lipids of Larval Redlip Blennies, *Ophioblennius Atlanticus* (Teleostei: Blenniidae). *Copeia*. 3. 614-621.

- Papes, S., Ladich, F. 2011. Effects of temperature on sound production and auditory abilities in the striped raphael catfish *Platydoras armatulus* (Family Doradidae). *PLoS One*. 6 (10). 1-10.
- Parmentier, E., Bouillac, G., Dragičević, B., Dulčić, J., Fine, M. 2010. Call properties and morphology of the sound-producing organ in *Ophidion rochei* (Ophidiidae). *Journal of Experimental Biology*. 213 (18). 3230-3236.
- Parmentier, E., Kéver, L., Boyle, K., Corbisier, Y. E., Sawelew, L., Malavasi, S. 2013. Sound production mechanism in *Gobius paganellus* (Gobiidae). *Journal of Experimental Biology*. 216 (17). 3189-3199.
- Parmentier, E., Lagardère, J. P., Braquegnier, J. B., Vandewalle, P., Fine, M. L. 2006. Sound production mechanism in carapid fish: first example with a slow sonic muscle. *Journal of Experimental Biology*. 209 (15). 2952-2960.
- Popper, A. N., Ramcharitar, J., Campana, S. E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and freshwater Research*. 56 (5). 497-504.
- Ramcharitar, J., Gannon, D. P., Popper, A. N. 2006. Bioacoustics of fishes of the family Sciaenidae (croakers and drums). *Transactions of the American Fisheries Society*. 135 (5). 1409-1431.
- Ramcharitar, J. U., Higgs, D. M., Popper, A. N. 2006. Audition in sciaenid fishes with different swim bladder-inner ear configurations. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 119 (1). 439-443.
- Rendall, D., Owren, M. J., Ryan, M. J. 2009. What do animal signals mean?. *Animal Behaviour*. 78 (2). 233-240.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 2016. The origin of meaning in animal signals. *Animal Behaviour*.
- Simmons, A. M., Popper, A. N., Fay, R. R. 2003. Acoustic communication. Springer handbook of auditory research. 16. ISBN 0387986618.
- Starnberger, I., Preininger, D., Hödl, W. 2014. The anuran vocal sac: a tool for multimodal signalling. *Animal behaviour*. 97. 281-288.
- Tomecek, S. M. 2009. Animal communication. Infobase Publishing. 10-47.
- Tricas, T. C., Boyle, K. S. 2015. Diversity and evolution of sound production in the social behavior of *Chaetodon* butterflyfishes. *Journal of Experimental Biology*, 218 (10). 1572-1584.

- Tyack, P. L. 1998. Acoustic communication under the sea. *Animal acoustic communication*. Springer Berlin Heidelberg. 163-220.
- Van Netten, S. M. 2006. Hydrodynamic detection by cupulae in a lateral line canal: functional relations between physics and physiology. *Biological cybernetics*. 94 (1). 67-69.
- Vasconcelos, R. O., Alderks, P. W., Ramos, A., Fonseca, P. J., Amorim, M. C. P., Sisneros, J. A. 2015. Vocal differentiation parallels development of auditory saccular sensitivity in a highly soniferous fish. *Journal of Experimental Biology*. 218 (18). 2864-2872.
- Vasconcelos, R. O., Ladich, F. 2008. Development of vocalization, auditory sensitivity and acoustic communication in the Lusitanian toadfish *Halobatrachus didactylus*. *Journal of Experimental Biology*. 211 (4). 502-509.
- Verzijden, M. N., Van Heusden, J., Bouton, N., Witte, F., ten Cate, C., Slabbekoorn, H. 2010. Sounds of male Lake Victoria cichlids vary within and between species and affect female mate preferences. *Behavioral Ecology*. 18. 1-8.
- Warchol, M. E. 2011. Sensory regeneration in the vertebrate inner ear: differences at the levels of cells and species. *Hearing research*. 273 (1). 72-79.
- Wilson, M., Montie, E. W., Mann, K. A., Mann, D. A. 2009. Ultrasound detection in the Gulf menhaden requires gas-filled bullae and an intact lateral line. *Journal of Experimental Biology*. 212 (21). 3422-3427.
- Wysocki, L. E., Montey, K., Popper, A. N. 2009. The influence of ambient temperature and thermal acclimation on hearing in a eurythermal and a stenothermal otophysan fish. *Journal of Experimental Biology*. 212 (19). 3091-3092.