

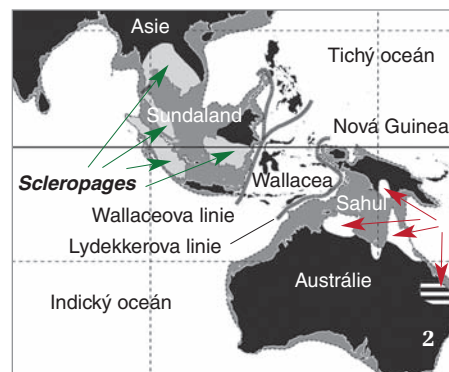
Ostnojazyčné ryby řádu Osteoglossiformes 6. Podivuhodné zeměpisné rozšíření

Jedna ze tří bazálních divergencí ryb kostnatých (Teleostei) – skupina Osteoglossomorpha (Živa 2018, 1: 38–40), tedy ryby řádů ostnojazyční (Osteoglossiformes) a hiodoni (Hiodontiformes), přitahovala od počátků moderní ichtyologie zájem biogeografů, kteří studují transoceánské rozšíření sladkovodních taxonů/forem. Ostnojazyčné ryby jsou ideálním modelem pro takové studie. Tyto nápadné charismatické ryby jsou snadno identifikovatelné podle morfologických znaků (Živa 2018, 1–4 a 6). Jejich systematika je relativně dobře známa a dosud podrobně rozvíjená, s výjimkou Antarktidy v současnosti žijí na všech světadílech. Mají také několik párů blízce příbuzných taxonů alopatricky se vyskytujících na různých kontinentech – blíže v dalším textu. Zároveň jde o ryby s velmi bohatým paleontologickým záznamem počínajícím v pozdní juře a rané křídě (asi před 150 miliony let) a představují tak jednu z nejstarších linií kostnatých ryb (Teleostei). Dokonce diverzita jejich rodů je daleko větší v paleontologickém záznamu než rodů dnes žijících, což je mezi kostnatými rybami výjimka (Hilton 2003). Přes řadu studií týkajících se jejich podivuhodného zeměpisného rozšíření zbývá ještě více neobjasněných otázek, o kterých bude pojednáno v tomto posledním dílu vyprávění o ostnojazyčných rybách.

Jak bylo uvedeno výše, za pozornost stojí hlavně alopatrický výskyt blízce příbuzných taxonů – dvojice rodů arapaima (*Arapaima*, obr. 7 a na 3. str. obálky) v neotropické zoogeografické oblasti (a to v Jižní Americe) a fantang (*Heterotis*, obr. 6) v afrotropické neboli etiopské oblasti; dvojice rodu arowana (*Osteoglossum*, obr. 5) v neotropické oblasti a podrodu *Delsmania* rodu baramundi (*Scleropages*) v orientální neboli indomalajské oblasti (v jihovýchodní Asii); podrody *Delsmania* v orientální a *Scleropages* (obr. 3) v australské oblasti; nožovci podčeledí Notopterinae v orientální a Xenomystinae v afrotropické oblasti; a konečně řady hiodoni v nearktické oblasti (Severní Amerika) a ostnojazyční na

území bývalého prakontinentu Gondwana. Zbylé skupiny ostnojazyčných – rypouni (Mormyridae, obr. 8), aba (*Gymnarchus*) a motýlkovec (*Pantodon*) – obývají nyní pouze Afriku.

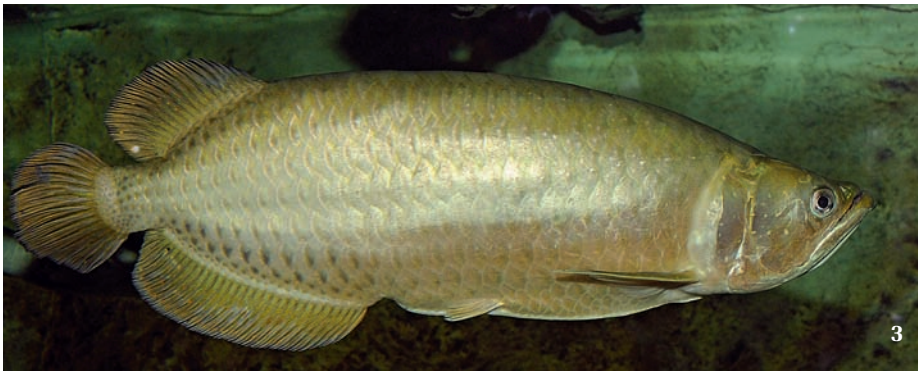
Podobnosti neotropických a afrotropických sladkovodních ryb (trnobříkých, sumců, bahníků apod.) si povšimla řada autorů již před více než 100 lety (historii této problematiky podrobně rozvádějí Eric J. Hilton a Sébastien Lavoué 2018), dlouho předtím než Wegenerova teorie kontinentálního driftu (1915) zcela radikálně změnila obor biogeografie. Ovlivnila směr dosavadních diskuzí a domněnek a začala vysvětlovat současné mezikontinentální rozšíření (nejen) ostnojazyčných ryb roz-



padem jižního prakontinentu Gondwany a jejich raně mezozoickým stářím. Tak oddělení Jižní Ameriky a Afriky by mělo být příčinou rozrůznění jihoamerického rodu *Arapaima* a afrického *Heterotis*, oddělení Indie a Madagaskaru od Afriky stálo za divergencí afrických a asijských nožovců a nakonec fragmentace východní Gondwany, tedy oddělení Austrálie od bloku Antarktidy a Jižní Ameriky, vedla ke vzniku jihoamerického rodu *Osteoglossum* a australského *Scleropages*. Bohatě paleontologické důkazy, ačkoli jsou u jednotlivých skupin ostnojazyčných nevyrovnané (např. druhově a rodově nejbohatší skupina – rypouni – jsou v paleontologickém záznamu známi jen velmi málo), ukazují, že biogeografie těchto ryb byla dříve dosti odlišná, než lze odvodit ze současného zeměpisného rozšíření, a to ze tří důvodů (Lavoué 2016). Fosilní doklady pocházejí z daleko většího areálu, než je rozšíření recentních, v původní Gondwaně „endemických“ forem. Tak např. podčeleď Heterotidinae, někdy uváděná jako čeleď Arapaimidae, tvořená dvěma recentními rody *Arapaima* a *Heterotis*, je také známa přinejmenším z eocénu východní Asie vymřelým, blízce příbuzným rodem *Sinoglossus*. Dále Osteoglossomorpha jako celek, tedy oba řady Osteoglossiformes a Hiodontiformes, nemohou být považovány za primárně sladkovodní skupinu ryb, protože z fosilního záznamu známe mnoho mořských zástupců, což může znamenat, že rozšíření ostnojazyčných ryb nemuselo souviset jen s rozpadem Gondwany, ale mohlo probíhat také přes mořské prostředí. A konečně fosilní záznamy některých linií, vyskytujících se dnes na různých kontinentech, podávají jejich minimální stáří, které je daleko mladší než datace známého rozpadu Gondwany. Korunovou, tedy spolehlivě k linii zařaditelnou, fosilii podčeledi Heterotidinae lze datovat přibližně pouze do stáří 60 milionů let, což je daleko mladší věk než poslední kontakt Jižní Ameriky a Afriky, odhadovaný na 105 milionů let.

Odhad doby oddělení jednotlivých evolučních linií využitím molekulární fylogenie a kalibrace těchto výsledků pomocí datování známých fosilií představuje běžnou a velmi důležitou metodu v biogeografii, poskytující rámec pro časové určení těchto štěpení. Není to však tak jednoduché, jak by se na první pohled zdálo. Záleží na výběru molekulárních znaků (mitochondriálních, jaderných, či obou), na výběru taxonů pro analýzu, rekonstrukčních modelů a postupů. Další omezení jsou dána datací a taxonomickým





1 Indický subkontinent vznikl při rozpadu Gondwany. V indických vodách se podobně jako v dalších částech orientální zoogeografické oblasti vyskytují nožovci podčeledi Notopteriinae. Předkové linie asijských nožovců pocházejí ale z Afriky. Povodí řeky Brahmaputra v národním parku Kaziranga v indickém Ásámu. Foto J. Pluháček

2 Rozšíření rodu baramundi (*Scleropages*) po obou stranách Wallacey, tedy přechodné oblasti mezi orientální a australskou zoogeografickou oblastí, je vyznačeno na mapce zelenými a červenými šipkami. Upraveno podle: S. Lavoué (2015)

3 Baramundi severní (*S. jardinii*) obývá v současnosti několik oddělených území v severní Austrálii a přilehlé části Nové Guineje, tedy v oblasti zvané Sahul (viz obr. 2). V poslední době však jsou jisté pochybnosti, že jde o jediný druh. Foto M. Kořínek

4 Afrotropickou zoogeografickou oblast obývají rypouni (Mormyridae), aba (*Gymnarchus*), motýlkovec (*Pantodon*), fantang (*Heterotis*) a nožovci podčeledi Xenomystinae. Výrazné zastoupení diverzity těchto ryb najdeme v západní a střední Africe. Řeka Sembé na severu republiky Kongo. Foto V. Gvoždík

5 Arowana dvojevoušá (*Osteoglossum bicirrhosum*) žije v povodích Amazonky, Orinoka a některých dalších řek. Jihoamerické arowany rodu *Osteoglossum* jsou sesterskou linií orientálních a australských baramundi rodu *Scleropages*. Na obr. je zřetelně vidět jeden z nápadných společných znaků těchto ryb – dopředu vyčnívající vousky na dolní čelisti. Foto M. Kořínek

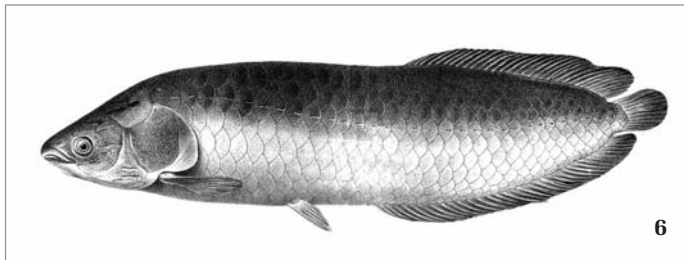
zhodnocením fosilií užitých ke kalibračním výsledkům apod. Proto těch několik studií, jejichž přehled uvádíme v seznamu použité a doporučené literatury, které se zabývaly štěpením jednotlivých linií, dospělo k diametrálně odlišným odhadům časového rámce, buď předcházejícím rozpadu Gondwany, nebo naopak. Třeba štěpení mezi rody *Arapaima* a *Heterotis* bývá odhadováno minimálně na 55 milionů let, tedy dávno po posledním kontaktu Jižní Ameriky a Afriky, a maximálně na 210 milionů let, což významně předchází oddělení těchto kontinentů. Podobně štěpení afrických a asijských nožovců bylo odhadnuto přinejmenším na 90 milionů let, po oddělení Indie a Madagaskaru od Afriky, až po 188 milionů let, před fragmentací těchto pevninských bloků. Naproti tomu štěpení dvojice rodů *Scleropages* a *Osteoglossum* je ve všech těchto studiích shodně odhadováno před posledním spojením mezi Austrálií a Jižní Amerikou přes Antarktidu v rozmezí 100 až 172 milionů let. Všechny tyto odhady navíc komplikuje značné rozpětí geologického času, přibližně mezi 150 a 250 miliony let, kdy se měly objevit doklady korunového taxonu kostnatých (Teleostei), nutné ke kalibraci výše zmíněných odhadů. V této věci zůstává přes řadu studií mnoho nejasností, zejména proto, že existující početné fosilní doklady této skupiny nejsou patřičně prostudovány a taxonomicky využity paleofylogenetiky (Sallan 2014). Celá problematika však přesahuje téma tohoto článku, zmiňuji se o tom, aby bylo zřejmé, o jak složitém problému mluvíme. Proto si o jednotlivých recipročně monofyletických dvojicích povíme více.

Biogeografie rodů

Arapaima a *Heterotis*

Existují tři hypotézy vysvětlující neotropicko-afrotropické rozšíření arapaim a fantanga (blíže v Živě 2018, 2: 99–103). Buď divergence mezi oběma rody předcházela fragmentaci Jižní Ameriky a Afriky, nebo souvisela s touto fragmentací. Byla tedy způsobena tektonickým pohybem pevninských ker a šlo o vikarianci taxonů (zastupují se v areálu), tedy rozdělení rodů nastalo až po oddělení obou kontinentů. Každá z těchto možností vždy potvrzuje sesterský, vzájemně monofyletický vztah obou rodů. Zároveň každá z těchto hypotéz byla podpořena více studiemi, což souviselo s taxonomickou a fylogenetickou interpretací a datací významných příbuzných fosilií – *Laeliichthys* (neotropická oblast, stáří 116 milionů let), *Paradercetes* (afrotropická oblast, 116 milionů let), *Joffrichthys* (nearktická oblast, 63 milionů let), *Sinoglossus* (Čína, 50 milionů let) a *Trissopterus* (západní palearktická oblast, mořská forma, stáří 50 milionů let). Avšak kombinace těchto kalibrací s fosiliemi a robustními molekulárně-fylogenetickými daty (Lavoué 2016) ukazuje, že oddělení Jižní Ameriky a Afriky daleko předcházelo oddělení obou rodů a že nejpravděpodobnějším vysvětlením jejich rozšíření je transatlantická disperze během raných třetihor – podobně jako k tomu došlo u jiných skupin ryb, např. cichlid (Cichlidae), sumců (Siluriformes) nebo ostnáčovitých (Polycentridae).

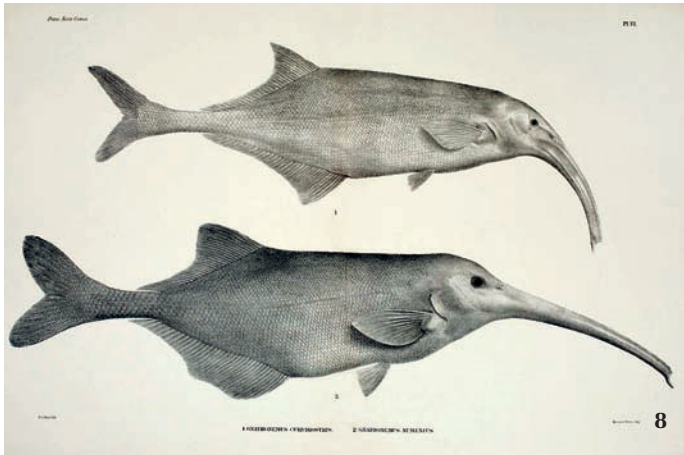
Přesto celý proces tohoto šíření není dodnes jasný. Jednou z možností je proniknutí přímo přes mořské prostředí. To však není příliš pravděpodobné, protože neexistuje spolehlivý důkaz, že jejich nejbližší společný předek byl mořského původu. Navíc tento typ šíření předpokládá kombinaci čtyř vzájemně málo pravděpodobných evolučních událostí (Hilton a Lavoué 2018) – přechod ze sladkovodního prostředí do mořského, rozšíření přes velkou zeměpisnou vzdálenost, přechod z mořského prostředí do sladkovodního a konečně vyhnutí mořských forem u obou kontinentů. Přitom je dnes známo



6



7



8



9

z fylogenetických rekonstrukcí preferen- ce mořského či sladkovodního prostředí u kostnatých ryb, že tyto přechody jsou nesmírně vzácné. Je proto pravděpodobnější, že rozšíření předků arapaimy a fantanga se událo „severní“ cestou přes holarktickou oblast, jak by o tom svědčily nálezy rodu *Joffrichthys* z paleocénu Severní Ameriky a eocenního rodu *Trissopterus* z Itálie. Tato otázka však uzavřena není a můžeme se těšit na nové údaje.

Biogeografie rodů *Osteoglossum* a *Scleropages*

Rozšíření monofyletické linie těchto dvou rodů je mezi současnými sladkovodními rybami zcela unikátní, protože zahrnuje celkem tři kontinenty – Jižní Ameriku (dva známé druhy rodu *Osteoglossum*), Austrálii a Novou Guineu (dva známé druhy rodu *Scleropages*, podrod *Scleropages*) a jižní Asii (minimálně dva známé druhy rodu *Scleropages*, podrod *Delsmania*), jak také přiblížil třetí díl seriálu v Živě (2018, 3: 146–150). Z tohoto důvodu je nejbližší společný předek prakticky neznámý. Fossilní nálezy dokládají přítomnost rodu *Scleropages* z eocénu v Číně a oligocénu Austrálie, velmi nekompletní, nejisté určitelné a geologicky poměrně mladé nálezy těchto ryb pak známe z Indie, Evropy, Sumatry a Afriky a všechny pocházejí ze sladkovodního prostředí. Jsou však známy i formy z mořských usazenin, ty jsou fylogeneticky řazeny ke kořenům linie vedoucí k recentním rodům.

Nejpravděpodobnější vysvětlení tohoto rozšíření podpořené novějšími studii ukazuje oblast Východní Gondwany (Jižní Amerika – Austrálie – východní Antarktida) jako areál společného předka této linie během eocénu až oligocénu. Poté následovalo oddělení Jižní Ameriky od bloku Austrálie – východní Antarktidy, tedy událost vikariance a vymizení těchto ryb z východní Antarktidy. Potom muselo dojít k rozšíření přes mořské prostředí z Austrálie do jižní Asie, jak dokládá na

základě robustních fylogenetických dat Sébastien Lavoué (2015, 2016). Doba oddělení rodů arowana a baramundi byla odhadnuta v širokém rozmezí 45 až 80 milionů let. Nicméně otázka zůstává jako v předešlém případě otevřená.

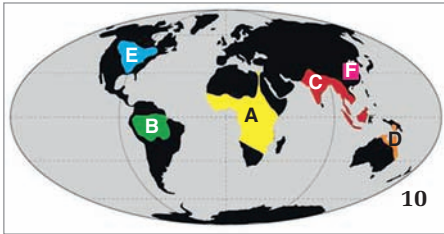
Výše zmíněná hypotéza o rozšíření rodů *Osteoglossum* a *Scleropages* byla zčásti vyvrácena nedávným nálezem kompletního fossilního dokladu rodu *Scleropages*, druhu *S. sinensis* z eocénu v Číně (Zhang a Wilson 2017; obr. na 3. str. obálky), protože posunuje rozchod obou recentních rodů dost před oddělení Jižní Ameriky a bloku Austrálie – východní Antarktida, tedy ke staršímu datu oddělení. Přitom oblast výskytu posledního společného předka není dosud známa. Recentní údaje ale ukazují, že nejpravděpodobnější cestou rozšíření baramundi bylo mořské prostředí mezi Austrálií a jižní Asií. U tohoto rodu je situace o to složitější, že všechny známé druhy baramundi se vyskytují po obou stranách Wallacey, tedy přechodné oblasti mezi orientální a australskou zoogeografickou oblastí (obr. 2). Dosavadní molekulárněgenetické studie potvrdily monofyletický původ rodu *Scleropages*, nicméně zatím nebyly nalezeny sdílené (synapomorfní) morfologické znaky, jež by tuto monofylii potvrdily a nejméně dvě studie (Taverne 1998, Xu a Chang 2009) monofylii rodu nepotvrdily. To je velmi zajímavé v souvislosti s údaji o odlišné strukturaci genomu asijských a australských baramundi, dosavadních podrodů *Delsmania* a *Scleropages* (Majtanová a kol. 2018). Je pravděpodobné, že v blízké době dojde k taxonomickému řešení této situace.

Biogeografie nožovců (Notopteridae)

Tato otázka nebyla dlouho studována, teprve v současné době se o původu rozšíření nožovců dozvídáme více (Živa 2018, 4: 191–195). Fylogenetické i paleontologické údaje jasně ukazují, že asijská větev, podčeled Notopterinae, má původ v afrotrópické oblasti. Nejstarší známá fosilie

nožovců *Paleonotopterus greenwoodi* (stáří 94 milionů let) ukazuje na minimální stáří všech zástupců podřádu Notopteroidei (nožovci, rypouni a aba) v Africe, a nálezy otolitů přísluzovaných rodu *Notopteridarum* (stáří 66 milionů let) z pozdní křídy v Indii zase ukazují na nejrannější přítomnost nožovců v Asii, i když interpretace tohoto dokladu je nejasná. Naproti tomu jiná fosilie z eocénu Sumatry (stáří mezi 34 až 56 miliony let) téměř dokonale odpovídá dnešnímu rodu *Notopterus* a poskytuje tak odhad minimálního stáří korunové formy podčeledi Notopterinae v Asii.

Rozšíření nožovců vysvětlují v zásadě dvě hypotézy: vikariance zprostředkovaná tektonickým pohybem a oddělením Afriky a Indie (tento způsob šíření se někdy nazývá „indický přívoz“ a samozřejmě není omezen jen na nožovce), nebo je rozšíření nožovců spojeno s miocenní kolizí mezi Afrikou a Eurasií. Na základě molekulárně-fylogenetických dat Juna G. Inoue se spolupracovníky (2009) odhadli divergenci mezi africkými a asijskými zástupci čeledi ve velmi širokém rozmezí 110 až 160 milionů let, ale pro kalibraci použili příliš starý odhad 300 milionů let věku kostnatých ryb Teleostei, kdežto S. Lavoué (2016) daleko realističtěji odhad divergence určil přibližně na 80 milionů let. Tento druhý odhad tak učinil hypotézu vikariance daleko méně pravděpodobnou. Nález výše zmíněné fosilie na Sumatře pak ji přímo činí nemožnou. Je proto nutné nalézt nějaké jiné vysvětlení pro divergenci podčeledi, která proběhla v intervalu mezi maximálně 100 a minimálně 50 miliony let, jestliže výše zmíněné otolity z Indie skutečně patří linii Notopterinae. Je zajímavé, že asijské nožovce oproti afrotrópickým formám (a také rypounům a abě) ztratili elektrorecepční smysl, což S. Lavoué a J. P. Sullivan (2004) považují za důkaz, že k této ztrátě došlo u mořských forem předcházejících asijským nožovcům.



10

6 Fantang nilský (*Heterotis niloticus*) z afrotropické oblasti představuje sesterskou linii k neotropickým arapaimám (*Arapaima*). Orig. G. A. Boulenger (1907)

7 *Arapaima* obecná (*A. arapaima*) v akváriu Zoo Berlín. Tento druh lze odlišit od ostatních zástupců rodu podle charakteristické prolákliny na zadní spodní části žaberního víčka. Foto M. Kořínek

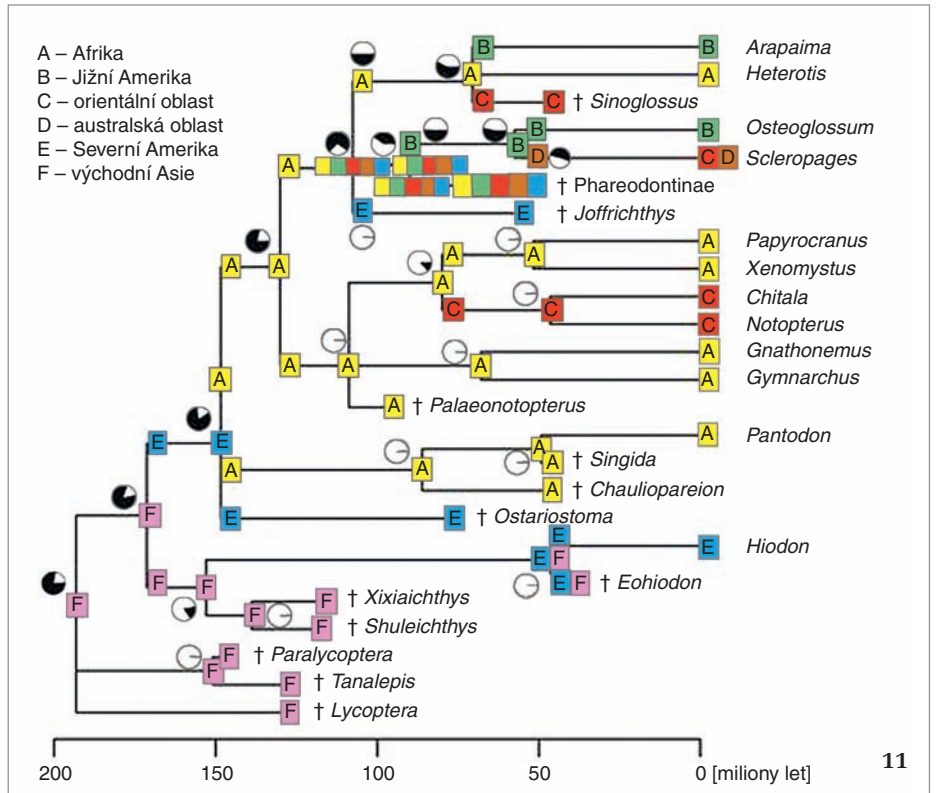
8 Rypounovití (Mormyridae) jsou ryby endemické v Africe. Rypoun křivorypý (*Campylomormyrus curvirostris*, nahoře) a r. slukovitý (*C. numenius*).

Orig. G. A. Boulenger (1901)

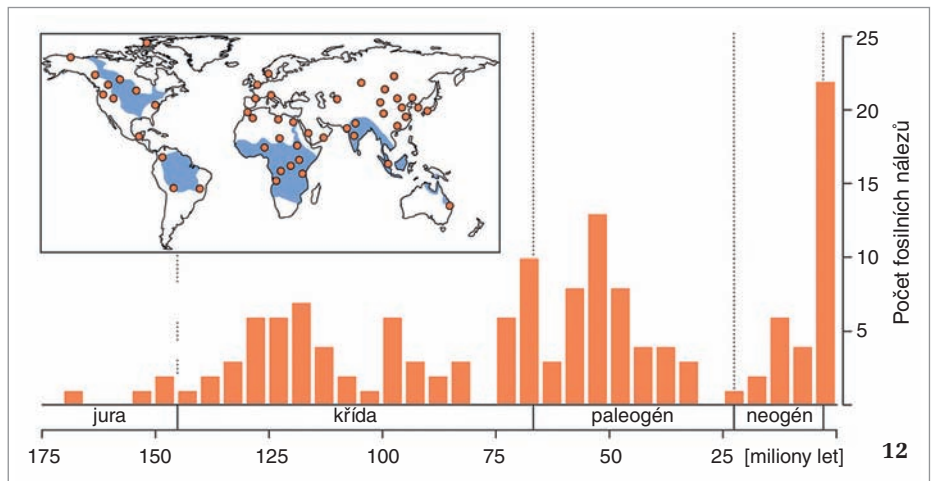
9 Pohled do zaplavovaného lesa na okraji ostrova mezi Rio Solimões a Rio Negro v Amazonii, v prostředí zvaném várzea. Žije zde např. teprve v r. 2013 popsaná arapaima štíhlolá (*A. leptosoma*). Foto J. Moravec

10 a 11 Současné a dřívější rozšíření nadřádu Osteoglossomorpha (obr. 10) a pravděpodobný fylogenetický strom skupiny zahrnující fosilní formy a umístěný do oblastí výskytu (11). Jde o analýzu pravděpodobných původních areálů, která může ukazovat na původ ostnojazyčných ve východní Asii a na dříve globální rozšíření (oblasti označeny písmeny A–F). Dnešní tzv. gondwanský areál tak může být pouze artefaktem, pozůstatkem globálního areálu. Upraveno podle: E. J. Hilton a S. Lavoué (2018)

12 Recentní rozšíření (modře) a hlavní místa fosilních nálezů (oranžově) ryb nadřádu Osteoglossomorpha ukazují na globální areál. Upraveno podle: A. Capobianco a M. Friedman (2018)



11



12

Problém je ovšem daleko složitější. Předpoklad, že oddělení dvou větví nožovců je následkem oddělení Afriky a Indie asi před 135 miliony let, není podporován výše zmíněnými hypotézami založenými na molekulárněgenetických datech a ukazují toto oddělení jako mladší v širokém rozmezí 80 až 120 milionů let. Pro nožovce má však tato hypotéza slabinu, protože předpokládá přinejmenším 15 milionů let trvající genový tok po oddělení obou kontinentů a nožovci jsou primárně sladkovodní ryby, fosilie z mořských usazenin nebyly dosud nalezeny. Rozšíření přes mořské prostředí je vzhledem k posledním poznatkům o geologické minulosti Indického oceánu daleko méně pravděpodobné. Madagaskar dosáhl svého postavení vůči Africe před 118 až 130 miliony let, ale fosilní doklady různých organismů ukazují spojení Madagaskaru a Indie nejpozději před 80 miliony let. Chybějícím článkem tohoto scénáře by mohlo být současné souostroví Seychely, tvořené asi 150 malými ostrovy severovýchodně od Madagaskaru a mající za sebou pohnutou vulkanickou historii. Mohly zde proto existovat

pevninské mosty umožňující výměnu a přechod sladkovodních biot mezi Afrikou, Madagaskarem a Indií až do křídového období. Hypotéza tzv. lemurských nášlapných kamenů (Lemurian stepping stones) tak vysvětluje africké a asijské rozšíření lemuriiformních primátů, některých skupin hadů, žab nebo rostlin, z ryb potom vedle nožovců rovněž cichlid (Cichlidae), více čeledí sumcovitých (Bagridae, Schilbeidae, Clariidae), štikovcovitých (Aplocheilidae), hrotočelcovitých (Mastacembelidae), lezounovitých (Anabantidae) nebo hadohlavcovitých (Channidae) a některých skupin „kaprovitých“ ryb. Lze proto důvodně předpokládat, že když se útvar složený z Madagaskaru, Seychel a Indie oddělil od Gondwany, nesl s sebou celou pestrost života včetně předchůdců asijských nožovců. Navíc během mezozoika a kenozoika útvary označované jako severní Indie a východní Afrika zaplavilo mělké moře v eocénu, jež několikrát ustoupilo, a to umožnilo migrace mezi těmito kontinenty, což dobře odpovídá asi 85 milionům let po oddělení afrických a asijských nožovců.

Závěrem

Záměrem našeho seriálu o ostnojazyčných rybách bylo seznámit podrobněji čtenáře s touto skupinou velmi zajímavých ryb a také podotknout, že zdaleka ne vše o nich víme, jak jsem se v jednotlivých dílech snažil ukázat. Nejnověji E. J. Hilton a S. Lavoué (2018) upozorňují na několik okruhů otázek, jimž bude nutno v budoucnu věnovat pozornost – přehodnocení morfologie a systematiky fosilních a žijících forem, morfologie a skutečná diverzita rypounů, embryologie a ontogeneze rodu *Hiodon*, skutečná druhová diverzita ostnojazyčných a hranice jejich druhů, další snahy o porozumění fylogenetickému postavení motýlkovce afrického, systematická biologie, druhová diverzita a monofylie rodu *Scleropages*, molekulární systematika skupiny za použití robustních dat a nakonec otázky historické biogeografie. Z uvedeného je zřejmé, že případní vážní zájemci o studium těchto ryb mají o práci postaráno.

Použitá a doporučená literatura uvedena na webové stránce Živý.