

skutečně hybridy, na jejichž vzniku se s výraznou a přibližně rovnocennou pravděpodobností jako rodičovské druhy podílely pcháč kraňský a p. Greimlerv. Nepotvrdila, že by se na jejich vzniku podílel jakýkoli z ostatních pcháčů vyskytujících se v Ennstalských Alpách a jejich okolí, včetně p. lepkavého. V grafu sice můžeme vidět nepatrné pravděpodobnosti, s jakými by kříženci mohli patřit i k jiným než rodičovským druhům, nejvyšší z těchto pravděpodobností se však pohybují okolo 2 % – zůstávají tedy pod úrovní statistické chyby programu. Dále můžeme vidět, že zatímco u prvních tří hybridů je poměr pravděpodobnosti příslušnosti k rodičům zhruba 1 : 1 – jde tedy zřejmě o primární hybridy F_1 – v případě čtvrtého hybridu (obr. 2 zcela vpravo) je trochu vychýlen ve prospěch p. kraňského, mohl by tedy představovat zpětného hybridu [(*C. carniolicum* × *C. greimlerv*) × *C. carniolicum*]. Mohlo by jít i o jedince další hybridní generace ($F_2 = F_1 \times F_1$), jemuž daly vzniknout takové gamety, v nichž důsledkem náhodné segregace převládly chromozomy p. kraňského.

Nový kříženec a jeho zdánlivá sterilita

Kříženec *C. carniolicum* × *C. greimlerv* z lokality Koblwürt sdílí se svými rodiči charakteristické velké, široce vejčité a mělce laločnaté listy s měkkými krátkými ostny (obr. 3 g, h, i). Tento charakter listů není

u pcháčů častý a souvisí patrně s typem stanoviště, kde druhy s takovými listy rostou – světlé horské lesy a vysokobylinné horské nivy (obr. 4). Dalším znakem, který prozrazuje příslušnost hybridu k oběma rodičům, jsou jeho bělavě růžové květy (obr. 3 b, e), mající původ v krémově bílých květech p. kraňského (obr. 3 a, d) a temně fialových květech p. Greimlervova připomínajících barvu syrových jater (obr. 3 c, f). Přečasnými je ve srovnání s jeho rodiči řídké pavučinaté až vlnaté odění stonku pod terminálním úborem a délka ostnů laterálních laloků jeho horních listů. Řídce štětinatým až chlupatým oděním svrchní strany listů a terminálními ostny zákrovních listenů je hybrid bližší p. kraňskému, řídké pavučinatou spodní stranou listů a lypsými zákrovnými listeny naopak p. Greimlervovu.

Během práce na popisu křížence jsme zaznamenali, že u žádné hybridní rostliny z koblwürtské populace nebyly plně vyvinuty prašnickové trubičky. Jednak byly výrazně kratší, ale hlavně se v nich nevyvinul žádný pyl, což by mohlo být snadno interpretováno jako sterilita hybridů. Šlo by ale o chybu, protože u většiny druhů pcháčů, včetně obou rodičovských druhů, se vyskytuje pohlavní dimorfismus – gyno-dioecie, při které v populacích daného druhu nacházíme rostliny hermafroditní a samičí (jejichž prašnickové trubičky neobsahují pyl). Sterilita prašníků hybridních rostlin tak byla spíše samičím fenotypem,

zděděným od mateřského rodičovského druhu, než sterilitou vzniklou následkem hybridizace samotné.

Poté, co jsme na základě AFLP potvrdili hybridní původ jedinců sebraných u Koblwürtu a jejich příslušnost k pcháčům *C. carniolicum* a *C. greimlerv* a připravili jsme morfologický popis, nezbývalo než nový hybridní taxon pojmenovat (Michálková a kol. 2018). Když jsme v r. 2003 začínali studovat pcháče a jejich hybridy pomocí průtokové cytometrie, měli jsme jen cytometr pro měření s AT-selektivním fluorochromem DAPI (také Živa 2005, 1: 46–48). Abychom mohli výsledky interpretovat i v absolutních jednotkách (milionech párů bází nebo pikogramech DNA), nabídl nám tehdy pomoc botanik Jan Suda, který se zasadil o zavedení průtokové cytometrie do české terénní botaniky – první studie o velikosti genomu pcháčů a jejich hybridů tak vznikla v r. 2004 (Bureš a kol.) na základě paralelních analýz v cytometrických laboratořích Botanického ústavu AV ČR v Průhonících a tehdejší katedry botaniky Masarykovy univerzity v Brně. Pojmenovali jsme proto nejvzácnějšího ze vzácných hybridů *Cirsium* × *sudae*.

Výzkum byl prováděn v rámci projektu Grantové agentury Masarykovy univerzity č. MUNI/A/0979/2017.

Použitá literatura uvedena na webu Živa.

Lukáš Laibl

K výuce

Po stopách prvohorních členovců. Současné názory na fylogenezi vymřelých skupin

Významný český geolog a paleontolog prof. Ivo Chlupáč (1931–2002) se mimořádným dílem zasloužil o rozvoj stratigrafie starších prvohor, především siluru a devonu, a to nejen z regionálního, ale také globálního hlediska. Neméně důležitá byla jeho práce věnovaná různým skupinám prvohorních členovců z Čech, Moravy i Slezska. Během své kariéry detailně popsal nebo zrevidoval mnoho druhů trilobitů, kyjonožců (Eurypterida), fylokaridních korýšů (Phyllocarida) a dalších členovců, které v jeho době (v 50. až 90. letech 20. století) bylo obtížné systematicky zařadit. Jeho paleontologická práce je dodnes mezinárodně uznávaná stejnou měrou jako jeho práce stratigrafická. Pohled na současné a fosilní členovce se ale během posledních desetiletí výrazně změnil. V následujícím textu si přiblížíme nejvýznamnější skupiny prvohorních členovců, které již nemají současné zástupce, a pokusíme se je umístit na fylogenetický strom kmene Euarthropoda. Některé druhy těchto skupin byly studovány právě Ivem Chlupáčem.

Členovci jsou jak do počtu druhů, tak jedinců pravděpodobně nejuspěšnějším živočišným kmenem, který kdy žil na naší planetě. Všichni dnes žijící členovci tvoří dvě velké skupiny – klepítkatce (Chelicerata)

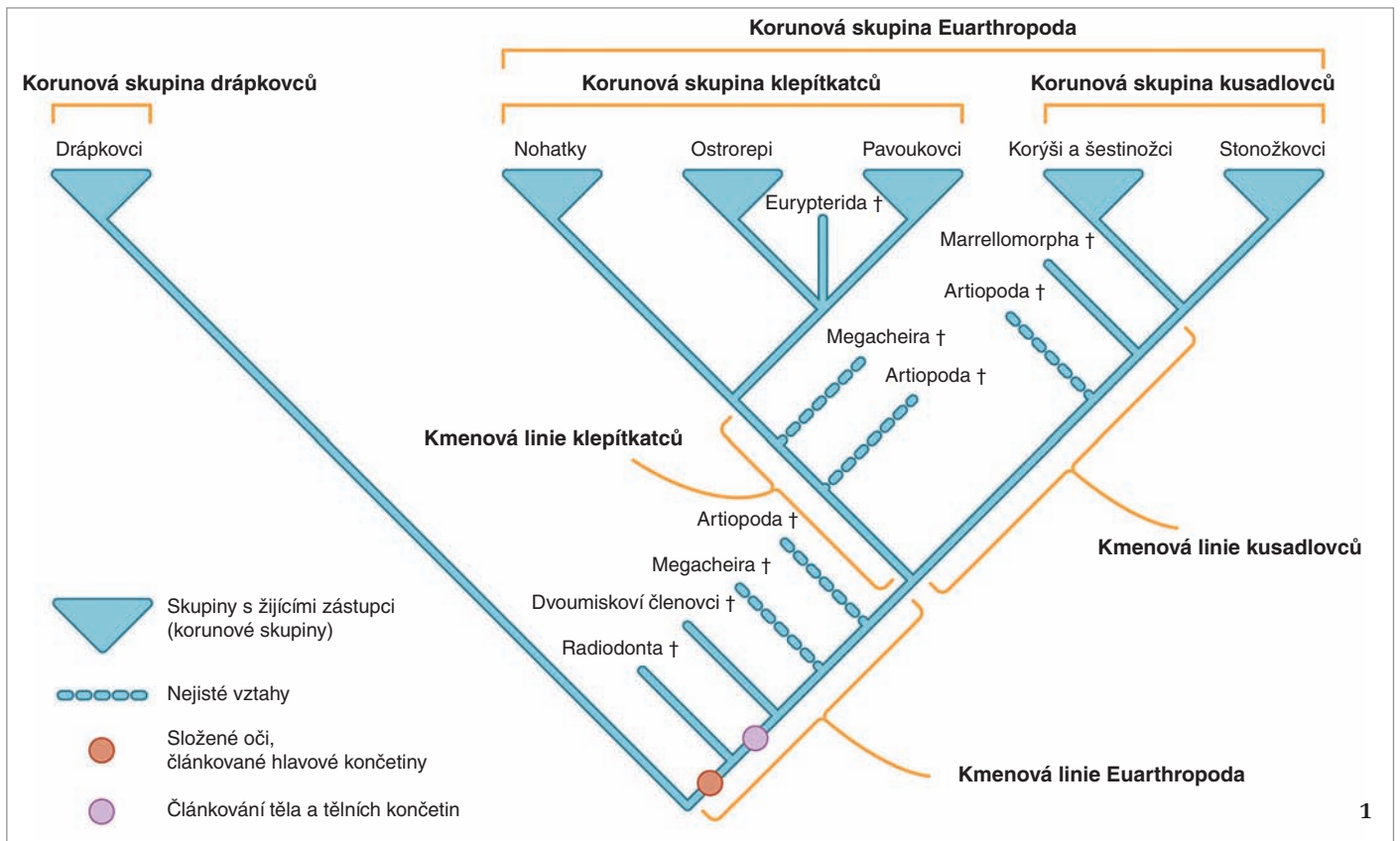
a kusadlovce (Mandibulata). Mezi současné zástupce klepítkatců patří nohatky (Pycnogonida), ostrorepi (Xiphosura) a pavoukovci (Arachnida). Kusadlovci zahrnují stonožkovce (Myriapoda) a korýše včetně

hmyzu a ostatních šestinožců (Pancrustacea/Tetraconata). Tyto dvě velké skupiny – klepítkatci a kusadlovci – jsou nazývány Euarthropoda (členovci v úzkém slova smyslu). Nutno podotknout, že příslušnost nohatek (viz také Živa 2016, 3: 129–131) ke klepítkatcům a stonožkovcům ke kusadlovcům byla některými studiemi zpochybněna, poslední analýzy však opět naznačují původní dělení.

Všichni dnešní členovci mají mozek rozdělený do tří částí, nacházejících se v prvních třech hlavových člancích. První článek nese část mozku označovanou jako protocerebrum, ta inervuje oči (pokud jsou vyvinuty) a horní pysk (labrum). Druhý, deutocerebrální článek nese první pár končetin, který je u klepítkatců přeměněn na klepítka (chelicery) a u kusadlovců na první tykadla (antény). Třetí článek s tritocerebrem může nést končetiny, nebo může být úplně bez končetin jako v případě hmyzu a stonožkovců.

Dnešními nejbližšími příbuznými členovců jsou drápkovci (Onychophora), vyskytující se v tropech jižní polokoule, a želvušky (Tardigrada), žijící prakticky všude. Dodnes však zůstává poněkud nejasné, která z těchto skupin je skutečně sesterskou členovcům. Poslední analýzy naznačují, že jde o drápkovce. Kromě molekulárních dat podporuje sesterské vztahy mezi drápkovci a členovci také množství morfologických a fyziologických znaků, jako např. srdeční struktura, svalovina končetin nebo struktura hemocyaninu v hemolymfě.

V geologické minulosti však nacházíme členovce, které je obtížné zařadit do některé z výše uvedených skupin. Příkladem



1 Zjednodušená fylogeneze členovců po zahrnutí některých fosilních skupin. Fylogenetický strom je sestaven na základě převažujících současných názorů (viz seznam použité literatury na webové stránce Živy). Vymřelé skupiny jsou označeny křížkem; u skupin s nejistými fylogenetickými vztahy jsou zobrazeny možné alternativy. Orig. L. Laibl

2 Pohled na lokalitu odkrývající fezouatské břidlice spodního ordoviku poblíž města Zagora v Maroku. Tato lokalita v posledních letech poskytla množství výjimečně zachovalých členovců, včetně zástupců skupin Radiodonta, Megacheira, Aglaspidiida, Trilobita nebo Marrellomorpha. Z hornin svrchního ordoviku Maroka pochází také aglaspidiidní členovec pojmenovaný v r. 2006

Peterem Van Royem (Univerzita v Gentu) po Ivu Chlupáčovi – *Chlupacaris dubia* – jako pocta za jeho celoživotní práci o prvohorních členovcích.

mohou být dobře známí trilobiti či obávaní kambričtí predátoři jako zástupci rodů *Anomalocaris* nebo *Hurdia*. Fylogenetické analýzy těchto a dalších fosilních skupin založené na morfologických znacích dávaly až donedávna nejednoznačné výsledky a většina biologů jim nevěnovala příliš pozornosti. V posledních desetiletích však došlo k objevu nových, výjimečně zachovalých zkamenělin prvohorních členovců, detailnímu studiu a následně reinterpetaci některých starších nálezů, a konečně k analýze velkých datových souborů morfologických znaků. Díky tomu máme v sou-

časné době poměrně ucházející představu o fylogenetických vztazích v rámci dnešních i fosilních členovců. Mnohé z druhů popsaných Ivem Chlupáčem jako „záhadní členovci“ nebo „členovci nejistého zařazení“ tak můžeme konečně umístit v fylogenetický strom.

Kmenová linie

Představme si pomyslné linie spojující společného předka dnešních drápkovců (Onychophora) a členovců (Euarthropoda). Linii, která vede od společného předka obou skupin směrem k členovcům, označujeme jako kmenová linie členovců (obr. 1). Dnešní členovce můžeme charakterizovat souborem konkrétních znaků, jako je např. článkování těla, článkování končetin, složené oči (pokud nejsou druhově zjednodušené až zaniklé) nebo hlava s deutocerebrálními tykadly či klepítky. Protože ale žádný z těchto znaků není přítomen u drápkovců, dá se předpokládat, že je neměl ani společný předek drápkovců a členovců. Všechny tyto znaky charakterizující členovce tedy musely vzniknout v jejich kmenové linii. Současné fylogenetické analýzy skutečně odhalily postupný vznik klíčových evolučních novinek členovců.

Na samotné bázi kmenové linie členovců jsou živočichové nazýváni jako lobopodi – mají červovité tělo a lalokovité nečlánkované končetiny. Někteří z nich na první pohled připomínají současné drápkovce. Poněkud výše směrem k dnešním členovcům nacházíme rody, které už mají složené oči – např. pětioká *Opabinia* z proslulých burgesských břidlic v Kanadě. Jako burgesské břidlice označujeme soubor usazených hornin souvrství Stephen (kambrium) v Britské Kolumbii, které obsahuje množství výjimečně zachovalých fosilií, včetně jejich měkkých tkání. Podobných lokalit je dnes známo mnohem více, jako



i poměrně nedávno objevené fezouatské břidlice v Maroku (obr. 2). Ještě výše na kmenové linii stojí skupina pojmenovaná Radiodonta, do níž patří mimo jiné kambričtí predátoři *Anomalocaris* a *Hurdia* (obr. 3). Ti se vyznačují kromě složených očí i párem velkých článkovaných hlavových končetin inervovaných z protocerebra (podobně jako tykadla drápkovců), ale prozatím nečlánkovaným tělem s ploutvovitými končetinami opatřenými strukturami podobnými žaberním výrůstkům některých dnešních členovců. *Hurdia* má navíc hlavovou část opatřenou poměrně velkým krunýřem. Podobné krunýře popsané Ivem Chlupáčem a Vratislavem Kordulem jako rody *Proboscicaris* a *Helmetia* i z kambria příbramsko-jinecké pánve patří s největší pravděpodobností rovněž rodu *Hurdia*.

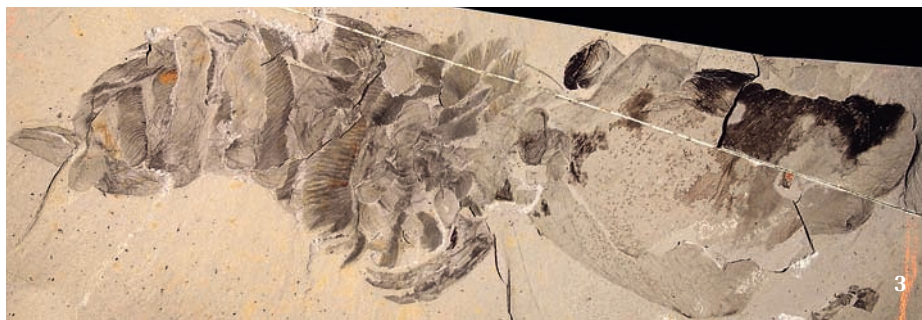
Výrazný krunýř najdeme i u zástupců další skupiny na kmenové linii označované jako dvoumiskoví členovci. Na první pohled připomínají některé dnešní korýše a v minulosti k nim byli často také řazeni. Na rozdíl od korýšů však dvoumiskoví členovci nemají vyvinutá kusadla ani druhý pár tykadel a jejich přední končetiny někdy připomínají končetiny radiodontů. Dvoumiskoví členovci už mají článkované tělo a článkované jsou i všechny jejich končetiny. Z významných zástupců této skupiny jmenujme např. rody *Isoxis* a *Nereocaris*. Z rodů vyskytujících se v České republice mezi ně patří *Tuzoia*, *Forfexicaris* a pravděpodobně také rod *Vladicaris* z kambričtých hornin příbramsko-jinecké pánve.

Megacheira

Jedna z ikonických skupin prvohorních členovců, jež byly původně popsány z burgesských břidlic, jsou tzv. členovci s velkými končetinami (great appendage arthropods), formálně nazývaní Megacheira, ačkoli pokud do této skupiny zahrneme opravdu všechny doposud popsané taxony s velkými končetinami, je nejspíše para-fyletická, tedy nezahrnuje všechny potomky společného předka. Zástupce skupiny Megacheira charakterizují deutocerebrální značně robustní končetiny, tvořené pouze 6 články, z nichž poslední čtyři nesou trnovité výběžky. Tyto končetiny jsou naprosto odlišné od tenkých deutocerebrálních tykadel, která můžeme najít u kusadlovců, trilobitů a některých dalších členovců.

Typickým představitelem je rod *Yohoia* z burgesských břidlic, který svým způsobem života pravděpodobně připomínal dnešní strašky (Stomatopoda) a harponoval kořist pomocí trnů na svých předních končetinách. Dalším zástupcem je rod *Leanchoilia*, známý z Kanady a Číny, s předními končetinami vybavenými dlouhými bičovitými výběžky (obr. 4).

Fylogenetická pozice skupiny Megacheira není jednoznačná (obr. 1). Podle jedné hypotézy se nachází v kmenové linii členovců, poněkud blíže korunové skupině než radiodonti a dvoumiskoví členovci. Podle druhé hypotézy je kmenovou linií vedoucí k dnešním klepítkačům. Koncové články jejich velkých končetin skutečně poněkud připomínají malá klepeta a některé fylogenetické analýzy ukazují, že tyto původně šestičlánkové končetiny byly



postupně redukovány na klepítka (tvořená u bazálních skupin klepítkačů pouze třemi nebo čtyřmi články).

Trilobiti a jejich příbuzní

Skupina Trilobiti zahrnuje snad nejznámější fosilní členovce. Jejich zkameněliny lze najít na mnoha místech po celém světě, za což vděčí odolnému exoskeletu, který byl na hřbetní a částečně i na břišní straně zpevněn uhličitánem vápenatým (obr. 5). Dnes snad nikdo nepochybuje, že patří mezi členovce, přestože jejich pozice v rámci této skupiny byla vždy poněkud problematická.

Trilobiti mají tělo tvořené hlavovým štítem (cephalon), složeným z pěti srostlých článků, trupem (thorax) a ocasním štítem (pygidium). Hlavový štít nese čtyři páry končetin – první pár jsou jednoduchá deutocerebrální tykadla, další tři páry pak dvouvětvné končetiny (obr. 6), často s ozubenými kyčlemi. Končetiny trupu a ocasního štítu jsou, co se tvaru týče, totožné

s dvouvětvnými končetinami hlavového štítu a směrem k zadní části těla se postupně zmenšují. Na hřbetní straně hlavového štítu trilobitů jsou složeny oči s kalciovými čočkami. Vývoj měli hemianamorfní, tedy charakteristický přirůstáním článků během rané ontogeneze a stabilním počtem článků během pozdní ontogeneze (blíže také v Živě 2016, 6: 308–311).

Do blízkého příbuzenstva trilobitů patří další prvohorní členovci – např. rody *Naraoia* nebo *Xandarella*. Ti jsou trilobitům morfologicky podobní, jejich krunýř ale není zpevněn uhličitánem vápenatým a liší se i některými dalšími znaky. Společně s trilobity tvoří skupinu nazývanou Trilobitomorpha. Do blízkého příbuzenství trilobitomorfů náleží další prvohorní členovci studovaní Ivem Chlupáčem, jako např. rod *Duslia* (obr. 7), známý z ordoviku pražské pánve a z Maroka, dále skupina Aglaspidida z kambria a ordoviku, a pravděpodobně i rod *Kodymirus* z kambria pascických břidlic příbramsko-jinecké pánve.



3 Rod *Hurdia*, zástupce skupiny Radiodonta z burgesských břidlic (kambrium) v kanadské Britské Kolumbii, je blízkým příbuzným rodu *Anomalocaris*.

Radiodonta představují jednu z bazálních skupin kmenové linie členovců, charakteristickou složenými očima a robustními článkovanými hlavovými končetinami. Jedinec měří na délku přibližně 15 cm. Foto A. C. Daley

4 Rod *Leancoilia* patří do skupiny Megacheira. Vyobrazený jedinec je dlouhý zhruba 4 cm a pochází z lokality Chengjiang (kambrium) v čínské provincii Jün-nan. Zástupci skupiny mají velké deutocerebrální končetiny s trnovitými výrůstky na posledních čtyřech člancích. Fotografie poskytnuta s laskavým svolením Yunnan Key Laboratory for Palaeobiology, Yuannan University

5 Typická morfologie hřbetního krunýře trilobita. Na snímku zástupce rodu *Myoproetus* ze suchomastských vápenců (devon) České republiky. Délka jedince přibližně 1 cm. Ze sbírek Národního muzea v Praze (NM)

6 Břišní část těla trilobita rodu *Triarthrus* ze souvrství Whetstone Gulf (ordovik) ve státě New York, USA. První pár končetin trilobitů tvoří jednoduchá tykadla, další páry jsou morfologicky podobné dvouvětevné končetiny. Délka tohoto jedince asi 3 cm. Foto J. Ortega-Hernández. Ze sbírek National Museum for Natural History, Smithsonian Institution, USA (obr. 3 a 6)

7 Cheloniellidní členovec *Duslia* z letenského souvrství (ordovik) České republiky. *Duslia* je dnes řazena do skupiny Artiopoda, která zahrnuje mimo jiné i trilobity. Jedinec ze sbírek NM má na délku zhruba 6 cm. Foto L. Váchová

8 Marrellomorfní členovec *Furca* z letenského souvrství ČR. Tito členovci jsou v současné době řazeni k linii vedoucí k dnešním kusadlovcům. Ze sbírek NM

9 Typický zástupce eurypteridů – rod *Eurypterus*, ze souvrství Fiddler's Green (silur) ve státě New York. Poslední pár končetin na hlavohrudí (prosoma) je přeměněn ve veslovité útvary. Jedinec dlouhý kolem 15 cm. Ze sbírek Museum of Comparative Zoology, Harvard University. Snímky L. Laibla, není-li uvedeno jinak

Všichni tito členovci, včetně trilobitomorfů, jsou díky specifické stavbě končetin, přítomnosti hypostomu a podobné morfologii článků v zadní části těla řazeni do jedné skupiny zvané Artiopoda.

Fylogenetická pozice skupiny Artiopoda vůči ostatním členovcům je však stále nejistá (obr. 1). Některé znaky, např. dorzální oči na hlavovém štítu nebo morfologie vnější větve jejich dvouvětevných končetin, naznačují vztahy s klepítkatci. Gerhard Scholtz (Humboldtova univerzita v Berlíně) a Greg Edgecombe (Přírodopisné muzeum v Londýně) na počátku 21. století kriticky zhodnotili jednotlivé znaky a dospěli k závěru, že trilobiti a další artiopodi jsou blíže příbuzní spíše kusadlovcům, především kvůli přítomnosti deutocerebrálních tykadla a jasně oddělené hlavové části těla. Faktem ale zůstává, že deutocerebrální tykadla mají i někteří dvojměskví členovci a několik dalších skupin v kmenové linii členovců. Deutocerebrální tykadla jsou tak nejspíše pleziomorfním znakem (původním znakem sdíleným už předky konkrétní skupiny) pro Euarthropoda a není vyloučeno, že artiopodi se nacházejí v kmenové linii členovců těsně před oddělením kusadlovců a klepítkatců.

Marrellomorpha

Marrellomorfní členovci, pojmenovaní podle rodu *Marrella* ze zmíněných burgesských břidlic, jsou další z pozoruhodných skupin prvohorních členovců. Jejich zástupci mají deutocerebrální tykadla a velký počet trupových článků (přes 25 u dospělých jedinců) s dvouvětevnými končetinami. Některé rody, např. *Mimetaster* nebo *Vachonisia* z devonských břidlic v Německu, nesou dokonce specializované končetiny v přední části těla.

Tělo marrellomorfů je kryté krunýřem, který může mít dvě základní podoby. U skupiny Marrellida je malý, oválný a vybíhající ve dva nebo tři páry trnovitých výběžků, jako u kambrického rodu *Marrella* nebo ordovického rodu *Furca* (obr. 8), známého i ze svrchního ordoviku pražské pánve. U skupiny Acerostraca je krunýř naopak velký, oválného nebo srdčitého tvaru.

Skupina Marrellomorpha byla dříve paleontologové řazena do blízkého příbuzenství trilobitů, hlavně kvůli přítomnosti velkého

počtu morfologicky podobných dvouvětevných končetin. Většina dnešních fylogenetických analýz ale naznačuje, že marrellomorfní členovci se nacházejí na linii vedoucí k dnešním kusadlovcům (obr. 1).

Mořští štíři

Eurypteridi, někdy neformálně nazývaní mořští štíři, představují prvohorní skupinu klepítkatců. Nejstarší z nich pocházejí z hornin ordovického stáří a poslední vymírají na konci permu. Během své historie vytvořili mnoho morfologických forem a zástupci několika jejich fylogenetických linií dosáhli na členovce vskutku gigantických rozměrů přesahujících 2 m délky.

Podobně jako u ostatních klepítkatců je hlavohruď (prosoma) eurypteridů složena z 6 článků nesoucích končetiny. První pár jsou klepítka a dále pět párů končetin používaných převážně k pohybu, zpracování potravy pomocí ozubených kyčlí nebo k lovu kořisti (např. u rodu *Mixopterus* a *Carcinosoma*). Klepítka mohou být u některých druhů zvětšena v robustní klepeta (na rozdíl od štírů, u nichž jsou klepeta tvořena ve skutečnosti makadly), jako i u českých zástupců rodu *Acutiramus* nebo *Pterygotus*. Poslední pár končetin byl u některých rodu přeměněn ve veslovité útvary (obr. 9). Současné výzkumy naznačují, že zadeček (opistosoma) eurypteridů byl tvořen 13 články, přičemž pouze 12 z nich lze morfologicky jasně rozeznat u většiny zástupců. Opistosoma bylo zakončeno trnovitým nebo oválným telzonem.

Eurypteridi patří bez jakýchkoli pochyb mezi klepítkatce. Nejasnosti však přetrvávají v tom, zda jsou kmenovou skupinou ostrorepů, nebo pavoukovců (obr. 1).

Na závěr tohoto shrnutí je nutné podotknout, že diverzita prvohorních členovců je obrovská a zde uvedené skupiny představují pouze neznámější z nich. Nové objevy a reinterpretace jak českých, tak zahraničních zástupců prvohorních členovců stále pokračují a paleontologové i dnes hojně čerpají z poznatků získaných Ivem Chlupáčem. Jeho osobnost a dílo podrobně přibližují články na str. XXXIII–XLI kulěrové přílohy tohoto čísla *Živa*.

Seznam použité a doporučené literatury uvádíme na webových stránkách *Živa*.