

14 Unikátní a málo známá morfologická konvergence mezi africkými rypouny (Mormyridae, vlevo) a jihoamerickými nahohřbetými rybami (Gymnotiformes, vpravo). Rypouni a nahohřbetí mají podobné morfologické znaky – prodloužené tělo a rypce, redukované oči, malá ústa ad. Znázorněn je i druhově specifický charakter pětímilisekundového pulzu. A – rypoun štihlorypý (*Mormyrops zanclirostris*), řeka Ivindo, Gabun; B – nožovka guayanská (*Sternarchorhynchus oxyrhynchus*), Rio Negro, Brazílie; C – rypoun rume, řeka Kongo, Kongo; D – nahohřbetí (*Rhamphichthys* sp.), Rio Negro; E – rypoun úhořovitý, řeka Kongo; F – paúhořovec (*Gymnotus* sp.), Rio Negro. Druhy A–D se živí benthickými bezobratlými, druhy E a F jsou rybožravé. Orig. R. Bošková, upraveno podle: S. Lavoué a kol. (2012)

15 Ukázka druhově specifických elektrických výbojů u různých rodů a druhů dospělých rypounů a aby. Záznamy výbojů pocházejí od ryb v přírodě, v zajetí se liší. Příklady rozdílů mezi výbojem samců (a) a samic (b). Orig. R. Bošková, podle: J. A. Alvez-Gomez, C. D. Hopkins (1997), C. Paul a kol. (2016) a P. G. D. Feulner a kol. (2006, 2008)

a přijímajících výboje a řady dalších jevů jejich biologie. Seznámení s takovým množstvím údajů však daleko přesahuje

rámec tohoto článku; případnému zájemci pomůže v navigaci k problematice seznam použité a doporučené literatury na webové stránce Živý.

Evoluční původ elektrického smyslu

Je však třeba se ještě zmínit o evolučním původu této neobvyklé vlastnosti rypounů. Nejsou totiž jedinými rybami, jež dokážou vysílat a přijímat slabé elektrické signály ke komunikaci a monitorování okolí. Z příbuzných skupin jsme už zmínili abu, ale prakticky stejné adaptace se nezávisle vyvinuly u nepříbuzných jihoamerických ryb řádu nahohřbetí (Gymnotiformes), příbuzných sumcům (Siluriformes). Vzdálené fylogenetické postavení (stáří nejbližšího společného předka bylo na základě molekulárních dat kalibrovaných paleontologickými doklady odhadnuto na 180 až 230 milionů let) obou skupin těchto „elektrických“ ryb (rypounů a nahohřbetých) ukazuje na nezávislou evoluci jejich podobných elektrosenzorických systémů. Pomocí robustních molekulárních dat (sekvencí mitochondriálního genomu) bylo prokázáno, že ke vzniku těchto adaptací došlo skutečně nezávisle, a to v evolučně přibližně stejném čase, zhruba před 100 miliony let v rané křídě, a že nejprve vznikly orgány elektroreceptce a teprve přibližně o 20 milionů let později orgán schopný aktivně vysílat slabý elektrický výboj (Lavoué a kol. 2012).

Ryby obou skupin jsou noční lovci bezobratlých a podobně se adaptovaly na rozličná sladkovodní prostředí, zejména proudivá, a je nápadná morfologická shoda hlavové části mezi jednotlivými druhy. Jde tedy o jeden z nejpozoruhodnějších, byť ne příliš známých, příkladů konvergentní evoluce mezi obratlovci (obr. 14).

Na rozdíl od ostatních ostnojazyčných ryb, u nichž jsou známy údaje o stupni ohrožení (někdy kritickém), bližší údaje o situaci populací rypounů v afrických vodách nejsou dostatečné, případně jen lokálně doložené, proto není známo, že by nějaký druh byl ohrožen, nebo na okraji vyhynutí, a žádný není uveden v seznamu CITES (o mezinárodním obchodu s ohroženými druhy). To však neznamená, že některé druhy nebo populace rypounů, podobně jako mnoho jiných organismů v tropických zemích, neohrožuje lokální vyhynutí v oblastech ovlivněných lidskou činností, tedy degradací životního prostředí nebo přelovením. Jak jsem již uvedl, rypouni patří mezi natolik zajímavé ryby a objekty pozorování, že by si zasloužili větší rozšíření v chovech mezi akvaristy i větší pozornost odborné veřejnosti.

Na závěr seriálu si přiblížíme zajímavé zeměpisné rozšíření ostnojazyčných ryb.

Seznam použité a doporučené literatury uvádíme na webové stránce Živý.

Milan Veselý, Daniel Jablonski

Co víme o původu populací ještěrky zední v České republice?

Když jsme na počátku milénia začínali studovat parazitofaunu, morfologické charakteristiky a početnost ještěrky zední (*Podarcis muralis*) v opuštěných lomech Horní a Dolní Kamenárka ve Štamberku na Novojičínsku (viz také Živa 2006, 6: 269–271), v pozadí všech prováděných výzkumů stála otázka, zda je tato populace na Moravě původní, nebo vysazená. Odpověď na to, zda ještěrka zední patří k biogeograficky původním, nebo nepůvodním druhům na území České republiky, je podstatná, protože může hrát roli při stanovení ochranných priorit, pohledu na historické šíření druhu nebo celkové biogeografické významnosti našeho území pro jiné teplomilné druhy fauny.

Dobře známý je ze zmíněné oblasti případ jasoně červenookého, jehož původní poddruh *Parnassius apollo strambergensis* ve Štamberku vyhynul ve 30. letech 20. stol., ale v dnešní době se zde vyskytuje prosperující populace vzniklá relativně nedávnou introdukcí poddruhu *P. a. anticius* z oblasti Manína ve Strážovských vrších na Slovensku (Lukášek 2000). Běžný návštěvník to samozřejmě nepozná, ale z hlediska historické biogeografie fakticky jde o výskyt nepůvodní populace, i když ge-

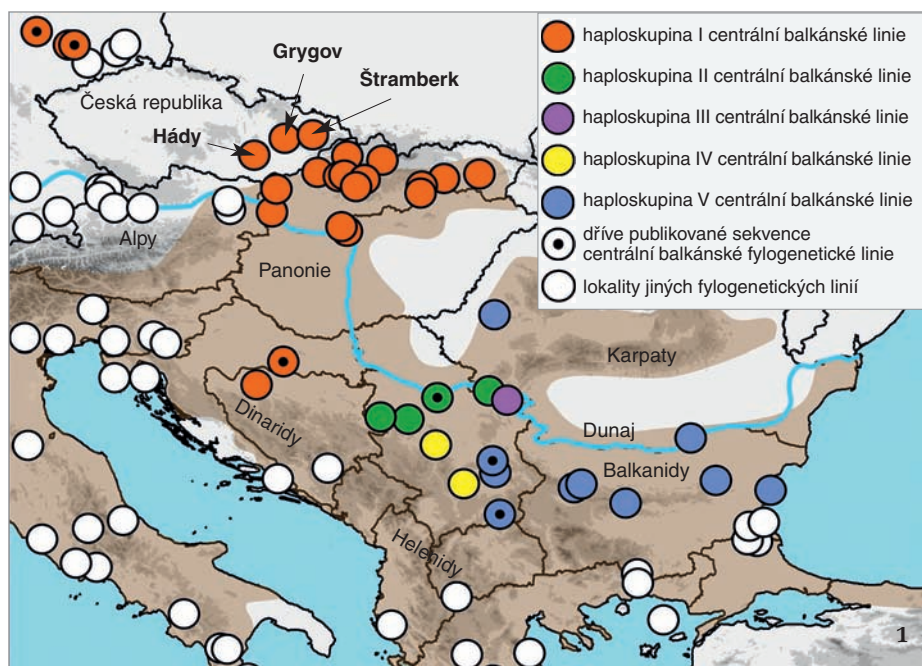
netika a postglaciální šíření tohoto motýla nejsou ve střední Evropě hlouběji studovány. Recentní fragmentovaný výskyt jasoně červenookého ve vyšších nadmořských výškách nebo vyhraněných skalních biotopech naznačuje, že jde o glaciální relikv, v současné době stažený do tzv. interglaciálních refugií (Slabý 1952). Podobná refugia byla zaznamenána i u jiných druhů evropské fauny, jež mají fragmentovaný areál, omezený převážně na horské oblasti (např. Mizsei a kol. 2016, 2017

a také v Živě 2017, 4 a 6). To však není případ ještěrky zední. Její přirozený výskyt na severní hranici areálu má sice izolovaný charakter, zhruba na jih od Karpatské kotliny je ale její rozšíření souvislé a nepředstavuje vzácného plazu. V západní Evropě je dokonce místně považována za rychle se šířící, až potenciálně invazní druh, který byl introdukovan např. na mnoha místech v Německu, Rakousku nebo na Britských ostrovech, kde se rychle usadil. V současnosti je fylogeograficky (výzkum fylogenetických linií v kontextu geografie) jedním z nejméně studovaných plazů Evropy s více než 20 známými liniemi identifikovanými podle mitochondriálního DNA, které však úplně neodpovídají zavedené poddruhové taxonomii (např. Schulte a kol. 2012a, b). Na Slovensku má ještěrka zední fragmentovaný, ale přirozený výskyt na severní hranici rozšíření, navažující na populace v Maďarsku (Lác 1968, 1970). V Rakousku a Německu se kombinuje výskyt původních populací s introdukovanými z Francie nebo Itálie. Právě v těchto zemích existuje riziko hybridizace různých linií. Dvě lokality nejasného původu byly nedávno nalezeny i v Polsku.

Odpovědi na otázku původnosti moravských populací jsme se snažili dopátrat různými způsoby, ale teprve v posledních letech jsme nastřádali dostatek informací, které umožnily odhalit, odkud ještěrky zední na našem území pravděpodobně pocházejí. Zároveň se ukázalo, že Štamberk není jediným místem výskytu tohoto druhu v ČR. V poslední dekádě byly objeveny také prosperující populace ve Strejčkově lomu v Grygově u Olomouce a v lomu Hády na severním okraji Brna.

Většinu současných nálezů podrobně shrnula monografie Fauna ČR – Plazi (Moravec a kol. 2015). Zaměříme se proto na nově získaná data a výsledky opřené o analýzu mitochondriální DNA.

To, že štramberská populace nebyla založena introdukcí v horizontu posledních asi 70 let, bylo spolehlivě doloženo prostřednictvím literárních pramenů a dokladového materiálu (muzejní materiál z 50. let 20. stol., fotografie P. Pavlíka z r. 1971 a osídlení velkého množství relativně vzdálených lokalit v katastru města Štramberk), které přiblížil i zmíněný článek v Živě (2006, 6). Jiří Hudeček (2006) však upozornil, že pokusy o introdukce plazů na našem území nebyly vázány pouze na vzrůst aktivity teraristických spolků v posledních několika dekádách, ale že mohou být podstatně staršího data – např. z období po první světové válce. To by totiž vysvětlovalo naprostou absenci údajů o výskytu druhu v okolí Štramberku v prvorepublikové a starší literatuře, přestože lokalita byla koncem 19. a počátkem 20. stol. opakovaně navštěvována a zkoumána významnými osobnostmi tehdejší československé zoologie. Na druhou stranu sběr zmíněného muzejního materiálu ještěrky zední zkušeným herpetologem Otakarem Štěpánkem v 50. letech 20. stol. nadlouho zapadl kvůli chybnému určení druhu. Z první poloviny 20. stol. však jsou doloženy snahy různých přírodopisných spolků či přátel herpetologie a teraristiky o vysazování některých jihoevropských plazů, např. gekona tureckého (*Hemidactylus turcicus*), zmije jurské (*Vipera aspis*), zmije růžkaté (*V. ammodytes*) nebo štíhlky kaspické (*Dolichophis caspius*), na území Moravy a Slezska (Adolph 1922, Pax 1925, Krátký a Wenig 1930). Výsadek ještěrky zední ve stejné době by tak měl dost času se rozšířit a populace by již nutně nemusely vykazovat genetické charakteristiky prudce rostoucí populace. Ve světle těchto skutečností se jako jediná spolehlivá metoda k vystopování původu štramberských ještěrek jevila molekulár-



ní analýza a porovnání sekvencí DNA našich jedinců s DNA jedinců z nejbližších populací na Slovensku a ze vzdálenějších populací balkánských jakožto potenciálního zdroje introdukovaných exemplářů. Další informace jsme získali ze sekvencí jedinců ze západní části areálu druhu, dostupných v databázích.

Co říká mitochondriální DNA?

Pro naše srovnání jsme využili fragment mitochondriální DNA známý jako cytochrom *b*, jenž byl v minulosti použit pro analýzu fylogeneze a fylogeografie nejen ještěrek zedních, ale všeobecně plazů, a v tomto ohledu je velmi informativní. Především z Německa je známo, že současný areál druhu se skládá z populací mnohdy vzniklých na základě introdukce ze značně vzdálených lokalit. Pro severovýchodní okraj areálu druhu však podobná analýza doposud chyběla. Proto jsme se s kolegy z několika institucí (Univerzita

Komenského v Bratislavě, Univerzita Palackého v Olomouci, Ústav biologie obratlovců AV ČR v Brně, Ostravská univerzita a Národní muzeum v Praze) zaměřili na výzkum populací nejen z ČR, ale i ze Slovenska a z Balkánu.

Analýzovali jsme vztahy v balkánské linii druhu definované předchozími studii (např. Salvi a kol. 2013). Jak ukázala naše data (Jablonski a kol., v tisku), tato linie tvoří pět geograficky ohraničených haploskupin (skupina různých, ale fylogeneticky blízké příbuzných sekvencí DNA). Námi studovaný materiál z českých a slovenských lokalit pak odhalil, že náleží do jedné haploskupiny tvořené 12 haplotypy a jsou blízké příbuzné populacím ze severního Maďarska a z některých lokalit severovýchodního Německa, o něco vzdáleněji pak populacím ze severní Bosny a severovýchodního Chorvatska (obr. 1). Pravděpodobný je tedy model předpokládající, že současné rozšíření ve střední





1 Rozšíření hlavních haploskupin centrální balkánské linie ještěrky zední (*Podarcis muralis*). Východní část souvislého areálu druhu je znázorněna hnědou barvou, české lokality označeny šípkami. Podle: D. Jablonski a kol., v tisku

2 Strejčkův lom v Grygově u Olomouce – výskyt ještěrky zední zde byl zaznamenán teprve v r. 2009, analýza mitochondriální DNA ale zjistila v této populaci i zatím unikátní haplotyp.

3 a 4 Samec ještěrky zední (obr. 3) a samice (4) z populace v Grygově. Snímky M. Veselého, pokud není uvedeno jinak

5 Zřícenina Plaveckého hradu na Záhoří, resp. v Malých Karpatech – jedna z izolovaných lokalit ještěrky zední na jihozápadě Slovenska. Foto D. Jablonski



Evropě je výsledkem postglaciálního šíření druhu z balkánských refugií, které probíhalo ze severovýchodní oblasti Dinárského pohoří podél Panonské nížiny, západně od toku Dunaje. Na základě získaných poznatků můžeme předpokládat, že dnešní fragmentovaný výskyt této linie ve střední Evropě je výsledkem výkyvů okraje areálu druhu v průběhu holocénu, zapříčiněný změnami klimatu a vegetačního krytu v této oblasti (např. souvislý lesní porost v teplejším období klimatického holocenního optima v atlantiku). Následná změna charakteru krajiny způsobená člověkem (odlesňování, tradiční zemědělství a pastva) mohla vytvořit vhodné podmínky pro šíření druhu, jak to nyní pozorujeme třeba na Balkáně, kde se ještěrky zední často vyskytují v antropogenních biotopech. Pozdější ústup od extenzivního pastevního hospodaření a rozšiřování lesů se mohly podepsat na současném izolovaném rozšíření ve střední Evropě.

Další výsledky ukázaly, že všechny tři známé moravské populace jsou nejpříbuznější populacím vyskytujícím se podél Váhu a na středním Slovensku. Populace z Hádů je s nimi naprosto identická, u ještěrek z Grygova a Štrambersku se nachází kromě společného i unikátní haplotyp, který jsme nikde jinde nezaznamenali. To by mohlo naznačovat delší samostatný vývoj populací, a tedy i jejich původnost (autochtonnost). Musíme ale poctivě přiznat, že situace není jednoznačná. Zjištěný vzor může být také důsledkem nedostatečného počtu vzorků studovaných populací. Objevené „unikátní“ haplotypy se totiž mohou vyskytovat

i v jiných populacích dané haploskupiny (např. na Slovensku), pouze nemusely být dosud odhaleny. Je možné si představit, že v případě populace z Grygova, jejíž autochtonní původ je značně pochybný, byly ještěrky nachytány na nějaké bohatší lokalitě např. na Slovensku nebo Štrambersku a různé haplotypy se tam vyskytly uměle. Na Grygově byl druh totiž objeven relativně nedávno (Mačát a Veselý 2009), což je poněkud v rozporu s tím, že lokalita patřila od 60. let minulého stol. k oblíbeným cílům zoologických exkurzí studentů i pedagogů blízké Univerzity Palackého v Olomouci, kde mimo jiné působil nestor československé herpetologie a zakladatel herpetologické sekce České zoologické společnosti Evžen Opatrný. Je těžké si představit, že by dnes docela hojně ještěrky na stěnách lomu a kamenných polích unikly pozornosti, zvláště když lokalita bývá pravidelně navštěvována v květnu, kdy jejich aktivita vrcholí. Stejně tak existují pochyby u štramberské populace. Zvýšená frekvence anomálií v ošupení hlavy, zahrnující rozdělení (často i několikánásobné) štítků pilea (Veselý a kol. 2007, Moravec a Veselý 2015), může být následkem demografického efektu hrdla lahve (bottleneck effect), a tedy snížené alelické diverzity vyplývající z malého počtu zakladatelských jedinců. To by ukazovalo na dávnou introdukci (viz Gautschi a kol. 2002), případně výrazný pokles početnosti izolované populace.

Vzhledem k relativní obtížnosti získávání většího množství srovnávacího materiálu zůstává závěr stále nejasný. Může se stát, že některé haplotypy uniknou odha-

lení. Stejně tak máme ve hře zavlečení z blízkých slovenských lokalit. Důležité však je, že naše ještěrky zapadají do fylogeografické hypotézy, že jsou součástí širší balkánské linie, rozšířené ve střední a části jihovýchodní Evropy, a že tvoří také součást středoevropské haplotypové skupiny, kdy u nich najdeme v zásadě běžné rozšířené haplotypy této skupiny. Nemáme zde tedy zcela nepůvodní ještěrky, které by pocházely z Itálie nebo jiných oblastí Středozeří (diskutovalo se o snahách introdukce z Turecka), jako je tomu na řadě míst v Rakousku, Německu, Švýcarsku, Francii i Velké Británii. Dokonce i kdyby naše ještěrky zední byly introdukovány ze Slovenska, nešlo by o problematický přenos cizího genotypu na nové území a pouze by jejich přítomnost korespondovala s možnými historickými fluktuacemi populací druhu, které zde koncem pleistocénu a v holocénu probíhaly. Jinak řečeno, i v případě, že ještěrky z našeho území kdysi opravdu zmizely a po nedávné introdukci z blízkých lokalit se znovu uchytily (což by se s posunem severního okraje rozšíření v důsledku měnícího se klimatu u druhu s dobrou migrační schopností stalo pravděpodobně tak či onak), zapadají tyto populace do kontextu středoevropské přírody, a měly by být proto chráněny zákonem.

Článek vznikl za podpory Agentury pro vědu a výzkum Slovenské republiky, projekt č. APVV-15-0147.

Seznam použité a doporučené literatury je uveden na webové stránce Živy.