

Poznámky k evoluci čtyřnožců

Čtyřnožci (Tetrapoda) jsou velkou a diverzifikovanou skupinou obratlovců, jejichž existence byla od počátku svázána se zásadní událostí, která se odehrála v prvohorách během svrchního devonu asi před 380 miliony let – s vystoupením obratlovců z vody na souš. Provázely ji změny tělní stavby a vznik adaptací, které život v nových podmínkách čtyřnožců, tedy obratlovců se čtyřmi kráčovými končetinami, umožňovaly. Obratlovci však nemohli obsadit toto prostředí dříve než rostliny. Ty začaly osídlovat souš už na přelomu ordoviku a siluru před více než 420 miliony let a díky jejich šíření, doprovázenému zvyšováním množství kyslíku v atmosféře, mohli pak suchou zem obydlet i živočišové. Přechod obratlovců do terestrického prostředí je po vzniku čelistí dalším zásadním evolučním předělem v jejich vývoji a zároveň příkladem komplexních změn týkajících se struktury těla, fyziologie a způsobu života.

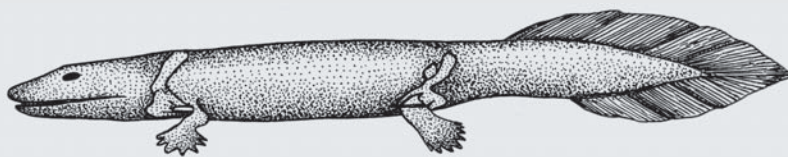
Čtyřnožci vznikli z lalokoploutvých ryb (Coelacanthomorpha), z linie nazývané sesterskou skupinou taxonu šňapčoploutví (Actinistia), kam řadíme i známou latimérii podivnou (*Latimeria chalumnae*). Latimérie, resp. její prvohorní příbuzní, tedy není předkem čtyřnožců, ale společného předka s nimi sdílí. Pro úplnost dodejme, že lalokoploutví představují fylogeneticky jinou linii než paprskoploutvé ryby (Actinopterygii), jimž se podrobněji věnovaly články v letošní *Živě* (2016, 4: 175–178 a XCV–XCVII). V současnosti se lalokoploutví řadí mezi násadoploutvé neboli nozdraté (Sarcopterygii) společně s bahníky (Dipnoi). Mezi vědci nejsou zatím názory, zda mají čtyřnožci blíže k bahníkům, nebo k lalokoploutvým, jednotné (také *Živa* 2013, 6: 254–260). Velmi dlouho trvalo,

než se podařilo najít skutečný přechodný článek mezi rybou a suchozemským čtyřnožcem. Výchozí stádium přechodu dobře reprezentují rody *Eusthenopteron* nebo *Panderichthys* ze středního až pozdního devonu. Již typickou stavbu čtyřnožců vidíme u rodů *Ichthyostega* a *Acanthostega* z pozdního devonu (*Živa* 2002, 3: 130–133). Až v r. 2006 E. Ahlberg a J. A. Clack publikovali práci o dlouho hledaném mezičlánku, kterého ve stejném čísle časopisu *Nature* popsali E. D. Daeschler, N. H. Shubin a F. A. Jenkins jako *Tiktaalik rosae* (obr. 1). Během přechodu na souš docházelo ke změnám v tělním plánu zvířat, která se musela vyrovnat s nižší hustotou vzduchu oproti vodě, a tudíž se silnějším působením gravitace. Vyvíjí se tak končetina suchozemského typu, připojující se k páteři pomocí pletenců, vznikají krk a plíce,

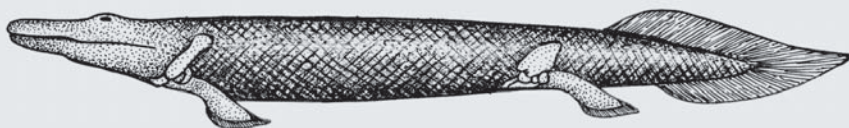
redukují se řitní a hřbetní ploutve i žaberšní oblouky. U *Tiktaalika* se setkáváme s mozaikou rybních a pokročilých znaků. S rybími předky stále sdílel žábry a šupiny, a pro život potřeboval vodní prostředí. Na druhou stranu u něho už nacházíme končetiny vybavené svaly, plíce, pohyblivý krk a hrudní koš.

O životě vyhynulých čtyřnožců mnoho prozradí nejen jejich fosilizovaná těla, ale i tzv. ichnofosilie (doklady pobytových stop; *Živa* 2014, 3: LII–LIII), které po sobě vymřelí tetrapodi zanechali. Ukázkovým příkladem je nedávný nález stop raného čtyřnožce o délce 2–3 m z Polska (Niedzwiedzka a kol. 2010), jenž dokládá střídání končetin při chůzi v mělké vodě.

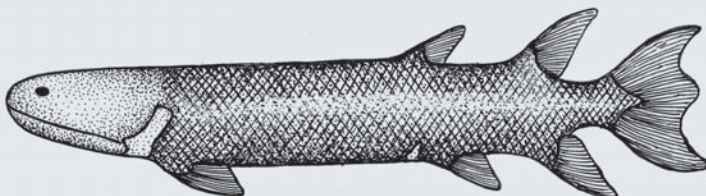
S primitivními obojživelníky (Amphibia) má jistě mnoho z nás spojený pojem krytolebci (Stegocephali). Je však nutné zdůraznit, že tento název označuje umělou polyfyletickou skupinu, která zahrnuje zástupce několika různých vývojových linií prvohorních a druhohorních obojživelníků, sdílejících obdobné morfologické znaky, např. masivní neredukované lebeční kosti. Morfologická podobnost zde není odrazem příbuznosti, ale byla formována shodnými vlivy prostředí, v němž krytolebci žili – jde tedy o konvergenci (nezávislý vznik obdobně vypadajících znaků u nepřibuzných skupin). Moderní bezblanní čtyřnozí obratlovci (Anamniota) nebo-li Anamniota; k bezblanným se často řadí i ryby), tedy obojživelníci z linie Lissamphibia, jak je známe ze současné přírody, bývají považováni za skupinu monofyletickou, zahrnující společného předka a všechny jeho potomky. Bezblanné tvoří tři hlavní recentní taxony – červorů (Gymnophiona), ocasatí (Caudata) a žáby (Anura). Červorů jsou podle jedné ze současných diskutovaných možností (např. Pyrons a Wiens 2011) bazální skupinou (v polovině r. 2016 bylo uváděno 205 recentních druhů), sesterskou k taxonu Batrachia, jenž má silnou podporu molekulárních studií a tvoří ho dvě sesterské skupiny – ocasatí (701 druhů) a žáby (6 640 druhů). Nejstarší zástupce červorů (*Eocaecilia*) známe z lokality Gold Spring v Arizoně z rané jury (před 199–175 miliony let). Příslušníci tohoto rodu ještě měli zachované krátké končetiny, takže se podobali ocasatým obojživelníkům, liší se však od nich souvislým lebečním krytem a dalšími znaky. Recentním zástupcům končetiny chybějí, a to včetně pletenců (obr. 7). Taxonomie dnes žijících červorů není dosud ustálená, ještě nedávno se dělili do 6 čeledí, nyní máme čeledí 10. Za předchůdce linie Batrachia, podle některých studií dokonce celé skupiny Lissamphibia, se považuje rod *Gerobatrachus* z permských nálezů v Texasu (290 milionů let) popsáný v r. 2008. Nejdiverzifikovanější skupinu obojživelníků představují v současnosti žáby (rozlišujeme více než 50 čeledí). Všechny hlavní morfologické rysy dnešních žab byly naznačeny již u rodu *Triadobatrachus* ze spodního triasu Madagaskaru (obr. 5), nejstaršího



raný typ čtyřnožce – *Acanthostega*

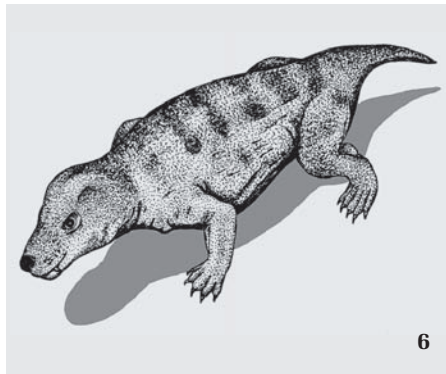
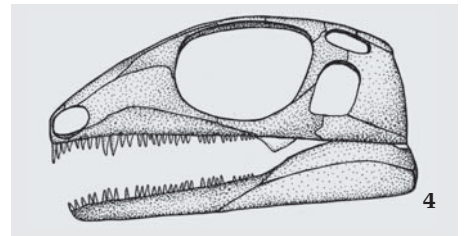
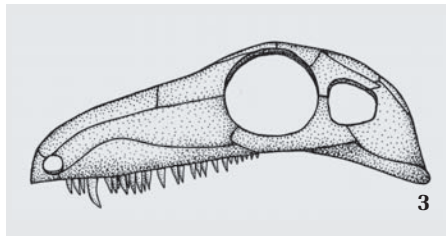
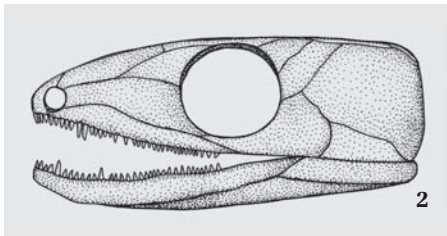


vývojový mezičlánek vznikajících čtyřnožců – *Tiktaalik*



výchozí typ rybových obratlovců – *Eusthenopteron*

1



známého předchůdce žab žijícího před 250 miliony let.

Blanatí obratlovci

Opravdového rozkvětu dosáhli čtyřnožci až v karbonu, před 354–290 miliony let, kdy se rozrůznili jak morfologicky, tak způsobem života, a obsadili různé ekologické niky. V tomto období se také objevili první blanatí obratlovci (Amniota). Předci blanatých patří mezi labyrinthodontní obojživelníky řádu Anthracosauria, kteří se už ve spodním karbonu od ostatních obojživelníků výrazně odlišovali, a stavba jejich těla měla řadu amniotických rysů připomínajících spíše plazy (relativně mohutné končetiny, štíhlý ocas). Za nejstarší blanaté považujeme Anapsida ze svrchního karbonu, nejstarším paleontologicky doloženým amniotním obratlovcem z této linie je *Hylonomus* – malé, lehce stavěné zvíře připomínající ještěrku. O něco později se ve fosilním záznamu objevuje *Archaeothyris*, nejstarší člen rodiny synapsidních „plazů“, z nichž se později v triasu vyvinuli savci. Klíčovou inovací blanatých obratlovců se stalo amniotické vejce, v němž je zárodek chráněn několika obaly a mezi-prostory vyplněnými tekutinou. Nese si tedy vlastní vodní prostředí a není už nutné, aby rozmnožování probíhalo ve vodě jako u rybových obratlovců a obojživelníků (někteří obojživelníci závislost na vodě „obcházejí“ např. živorodostí nebo ukládáním vajíček do pěnových hnízd, to jsou však adaptace přesahující rámec článku).

Tradiční klasifikace amniot se zakládá především na morfologii lebky a přítomnosti spánkových jam – otvorů v lebce, na které se upínají žvýkací svaly. Při vystoupení obratlovců na souš se změnil i způsob příjmu a zpracovávání potravy. Poprvé se objevili býložravci ukusující potravu po částech, jejich existence pak dala vznik novým druhům predátorů, kteří kořist většinou nepohlcovali celou, ale porcovali ji. Kousání potravy kladlo větší nároky na výkonnost čelistních svalů a zapříčinilo rozvolnění dermálního krytu ve spánkové oblasti, kam se žvýkací svaly mohly pevněji upínat. V anatomii tak rozlišujeme tři základní typy lebek – anapsidní (bez spán-

kových jam), synapsidní (jedna) a diapsidní (dvě spánkové jámy). *Hylonomus* neměl na lebce žádnou spánkovou jámu (obr. 2), *Archaeothyris* měl jednu (obr. 3) a nejstarší zástupce diapsidní linie *Petrolacosaurus*, který se také poprvé ve fosilním záznamu objevuje v karbonu, měl vytvořené spánkové jámy dvě (obr. 4).

Amniota dnes dělíme na dvě hlavní linie – Sauropsida a Synapsida. Zástupci linie Sauropsida nemají buď žádnou, nebo dvě spánkové jámy, a podle toho se rozlišují na Anapsida a Diapsida. Anapsida považujeme za evolučně primitivní blanaté obratlovce, česky někdy označované anapsidní „plazi“. V tomto případě má však termín plazi široké pojetí zahrnující vlastně všechna Amniota. V učebnicích tradičně používaná systematická jednotka – třída plazů (Reptilia) s želvami a krokodýly, ale bez ptáků (viz dále), je para-fyletická, a tudíž zavádějící. Na Zemi existovala anapsidní linie od svrchního karbonu do svrchního triasu. Její zástupci nabývali převážně drobných ještěrkovitých forem těla a v typickém případě se živila hlavně hmyzem. Anatomickou stavbou mohli dobře sloužit jako východisko evoluce permských a druhohorních amniot. Ještě nedávno někteří autoři do anapsidní linie řadili i želvy (Testudines), protože nemají na lebce spánkovou jámu, ale ukázalo se, že jde o chybné pojetí. Paleontologická i molekulární data zahrnují dnes želvy do diapsidní linie jako sesterskou skupinu archosaurů (dále v textu). Želvy (obr. 10) sice nemají žádnou spánkovou jámu, ale místo toho u nich pozorujeme hluboký spánkový zářez, který může funkci spánkové jámy zastávat. Již triasové formy želv měly dobře vyvinutý krunyř, i když z většího počtu elementů než pozdější a recentní formy. Do diapsidní linie dále náležejí vyhynulí ryboještěři (Ichthyosauria, též Ichthyopterygia), kteří byli, jak název napovídá, výborně přizpůsobeni životu ve vodním prostředí, jež nikdy neopouštěli. Na Zemi žili od spodního triasu do svrchní křídy, a jde tedy o jednu ze skupin, které nepřekročily hranici mezi druhohorami a třetihorami. Dalším taxonem diapsidní linie jsou archosauři (Archosauria). Vznikli

2 až 4 Srovnání typů lebek nejstarších blanatých čtyřnožců – anapsidní lebka bez spánkových jam (*Hylonomus*, obr. 2), synapsidní s jednou spánkovou jámou (*Archaeothyris*, 3) a diapsidní se dvěma spánkovými jámami (*Petrolacosaurus*, 4)

5 *Triadobatrachus* – výchozí typ obojživelníka s přímým vztahem k žábám
6 Přes synapsidní skupinu obratlovců Cynodontia vedl vývoj až k savcům. Orig. M. Chumchalová (obr. 1–6), upravené podle různých zdrojů
7 Někteří čtyřnožci během evoluce končetiny ztratili. Červor černožlutý (*Ichthyophis nigroflavus*). Foto Z. Mačát
8 Pro obojživelníky jsou typická vajíčka nechráněná zárodečnými obaly a skořápkou. Snůška skokana štíhlého (*Rana dalmatina*)

9 Ptáci se tradičně v systému uvádějí jako samostatná třída, jde ale o jednu z linií diapsidních čtyřnožců.

Kurlan chrástalovitý (*Aramus guarauna*)

10 Želvy byly podle stavby lebky považovány za anapsidní linii, tvoří však skupinu diapsidních plazů.

Želva ostruhatá (*Geochelone sulcata*)

11 Někteří čtyřnožci se vrátili k životu ve vodě, což vedlo k mnoha adaptacím, např. končetin. Delfinovec amazonský (*Inia geoffrensis*). Foto M. Kišelová

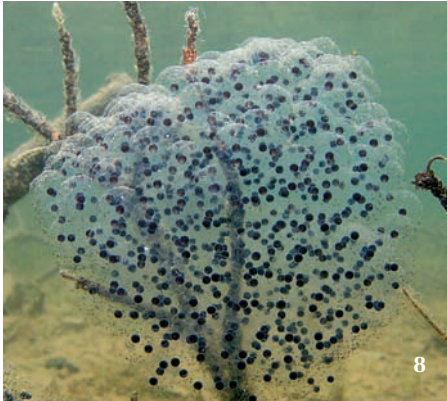
12 Mezi čtyřnožci najdeme i druhy přizpůsobené aktivnímu letu. Kaloň indický (*Pteropus giganteus*). Snímky J. Ševčíka, pokud není uvedeno jinak

ve svrchním permu a do současnosti se z této skupiny zachovali pouze krokodýli (Crocodylia) a ptáci (Aves), jako pozůstatek obrovské druhové diverzity zahrnující všechny dinosaury (Dinosauria) a ptako-ještěry (Pterosauria). Poslední velkou diapsidní skupinu představují lepidosauři (Lepidosauria), k nimž patří i nejuspěšnější skupina recentních plazů. Mnohé linie lepidosaurů však vyhynuly, např. plakodonti, notosauři nebo plesiosauři. Recentní zástupce lze rozdělit na hatérie (Rhynchocephalia neboli Sphenodonta), s jedinou přežívající hatérií novozélandskou (*Sphenodon punctatus*), a na šupinaté (Squamata). Šupinatí jsou známi už ze svrchního permu a tradičně se velmi zjednodušeně dělí na hady (Serpentes), ještěry (Sauria) a dvouplazy (Amphisbaenia). Systematika šupinatých prošla v nedávných letech změnami, nyní převládá pojetí mnoha čeledí tříděných do několika skupin (např. Pyron a kol. 2013).

Druhou hlavní linií amniot (vedle Sauropsida) jsou Synapsida, s jednou spánkovou jámou na lebce. Tato linie se odštěpila od hlavního vývojového kmene amniot brzy poté, co se blanatí ustavili jako samostatná skupina (tedy již v pozdním karbonu). Odštěpení se dává do souvislosti s potravní specializací, již u raných forem



7



8



10



9



11



12

se prodloužily špičáky a zvětšily i ostatní zuby. Nejstarším synapsidním řádem jsou Pelycosauria, kteří existovali od karbonu do pozdního permu a diferencovali se do několika linií. Náleží mezi ně výše zmíněný *Archaeothyris* ze svrchního karbonu. Fylogeneticky nejzajímavější skupinou pelykosaurů je čeleď Sphenacodontidae, protože z ní pochází taxon Therapsida vedoucí k savcům. V raném triasu se objevila jedna terapsidní linie nesoucí zajímavou evoluční novinku – endotermii (nezávisle vznikla také u diapsidních dinosaurů a ptáků). Šlo o Cynodontia, u nichž začaly dominovat typické znaky savců, jak je známe dnes. Evoluce těchto znaků znamenala dlouhotrvající proces, začala v permu a završila se koncem triasu. Neexistuje proto žádná přirozená hranice, kterou bychom mohli vložit mezi pokročilé cynodonty a první savce (Mammalia).

Velká pětka

V historii Země známe mnoho dílčích vymírání druhů, největších pět extinkčních událostí se označuje jako velká pětka – v pozdním ordoviku (před 440 miliony let) a devonu (370), na konci permu (248), triasu (200) a na konci křídly (před 65 miliony let). Smutným faktem je, že jsme v současnosti svědky šesté vlny velkého vymírání druhů, na které má neodiskutovatelný podíl chování člověka. Od

ostatních vln vymírání se odlišují třemi faktory – vymizelo při nich nejvíce druhů, tyto druhy měly různorodé ekologické nároky a celosvětové rozšíření, extinkci spustila zřejmě jedna hlavní globální událost (i když příčin mohlo být víc). Čtyřnožce ovlivnila hlavně vymírání na konci permu a koncem křídly. Permská krize oddělující prvohory a druhohory postihla nejvíce druhů živočichů v celé historii Země. Celkem až 95 %, detailní výčet z pohledu obratlovců ukazuje, že 75 % tehdejších čeledí obojživelníků a 80 % čeledí plazů, celkem 70 % suchozemských čeledí obratlovců. Vody oceánu se oteplily a zastavila se cirkulace mořských proudů, což zapříčinilo razantní pokles hladiny kyslíku a prakticky celý vodní sloupec se tak proměnil v anoxický. Na pevnině teplota stoupala také a postupně vysychaly vodní zdroje. Čím dál větší význam se v literatuře připisuje masivní vulkanické činnosti v oblasti Sibíře, která během krátké doby ca 600 tisíc let dokázala zásadně ovlivnit faunu celého prvohor. Někteří autoři sibiřskou sopečnou činnost považují pří-

mo za spouštěč permského vymírání, protože během ní uniklo do atmosféry množství metanu, který na principu pozitivní zpětné vazby způsobil značný skleníkový efekt. U amniot permské vymírání nejsilněji zasáhlo velké synapsidy z linie Pelycosauria, kteří tak uvolnili prostor navazující terapsidní linii, ale i nově vznikajícím diapsidním archosaurům. Vědecká diskuze o příčinách permské krize je bouřlivá, objevilo se již mnoho hypotéz. Převládá názor, že příčin vymírání bylo hned několik a vzájemně se doplňovaly. Zároveň je důležité si uvědomit, že nešlo o jednorázovou katastrofu, ale o pozvolný proces, jenž vyústil v uvolnění ekologických nik, umožňující adaptivní radiaci modernějších obratlovců v triasu a juře.

Široké veřejnosti je nejznámější vymírání na hranici druhohory/třetihory, tedy na konci křídly, kdy z planety zmizeli dinosaurů. Od počátku 19. stol., kdy byly objeveny první pozůstatky dinosaura, vzniklo na 80 různých teorií o příčině jejich vymizení. Některé si zde krátce zmíníme. Jednou mohla být intenzivní vulkanická činnost na indickém subkontinentě. Její dopady na faunu nejsou zcela prostudovány, má se ale za to, že vyvolané znečištění negativně ovlivnilo množství slunečního záření dopadajícího na zemský povrch, který se začal ochlazovat. V dlouhodobém měřítku způsobilo ochlazení a nedostatek slunečního záření změny ve vegetaci, tím v množství potravy většího býložravců, a tedy i predátorů. Další příčinou vymírání mohla být klesající hladina světového oceánu. Během krátké doby se odhalila souť v rozměrech srovnatelných s dnešní Afrikou. Vznik pevninských mostů mezi kontinenty umožnil migraci dřívě oddělených druhů živočichů, což zvýšilo míru kompetice mezi nimi. Obnažení velkých ploch souše navíc podpořilo střídání extrémních teplot během roku a pokračující celkové ochlazování planety. Za další (a možná hlavní) spouštěč vymírání se považuje dopad obřího kosmického tělesa do oblasti dnešního poloostrova Yukatán v Mexiku, kde vznikl kráter o průměru 150 km, zvedly se obrovské vlny tsunami a do ovzduší se dostalo ohromné množství prachu a popela. Znečištění ovzduší dlouhou dobu bránilo průchodu slunečních paprsků k zemskému povrchu, následovalo ochlazení a kolaps fotosyntézy. Na hranici křídly a paleogenu zmizeli všichni velcí plazi jako dinosaurů, ptakoještěři, ryboještěři, plesiosauri i mosasauri, zatímco někteří zástupci žab, ocasatých obojživelníků, šupinatých, želv, krokodýlů, ptáků a savců přežili. Uvolněný prostor a nové podmínky vedly k radiaci a diverzifikaci ptáků a savců – např. většina současných ptačích čeledí vznikla během evolučně krátkého období počátkem třetihor. To se odráží i v tradičních pojetích systému čtyřnožců, kdy bývají ptáci vnímáni na úrovni samostatné třídy, srovnatelné se savci nebo obojživelníky, přestože to neodpovídá jejich skutečnému fylogenetickému postavení.

Doplňující článek k tématu najdete na str. CXXXVII kuléru, na webové stránce Živý jsou také připraveny učební materiály a seznam doporučené literatury.