

# Klasifikace a individuální vývoj – několik poznámek k fosilním rybám

Snaha o pojmenování a třídění objektů v přírodě provází člověka od nepaměti. Běžná biologická praxe druhového a rodového jména, s níž je do jisté míry seznámen každý člověk v rámci výuky na základní škole, však není zase tak stará, jak by se na první pohled mohlo zdát. Zásahu na jejich zavedení má Carl Linné (1707–78), mimořádný švédský přírodovědec s těžištěm odborného zájmu především v botanice. Linné přišel s myšlenkou dvouslovného pojmenování přírodních objektů, přičemž první název je rodový a druhý druhový. Zároveň lze druhy seskupovat do větších celků na základě podobností, tedy do zmíněných rodů, a ty pak do skupin vyšších řádů. Tato nová a jednoduchá koncepce znamenala výrazné zjednodušení dosavadní praxe, kdy byly jednotlivé taxony v přírodě označovány dlouhými a složitými popisnými texty. Jejich srovnávání a uspořádávání bylo tedy velmi komplikované.

Aby byla situace jasně ukotvena v čase a mohla být aplikována jistá pravidla (v zoologii označovaná jako Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury), byl jako „rok 0“ v pojmenovávání živočichů ustanoven letopočet 1758 (rok publikace 10. vydání stěžejního díla C. Linného *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*; nákladem Laurentius Salvius: *Holmiae, Stockholm*). Takové ustanovení má zásadní význam: pokud byl pojmenován druh dříve než v tomto roce, jméno není platné a za platné považujeme až jeho

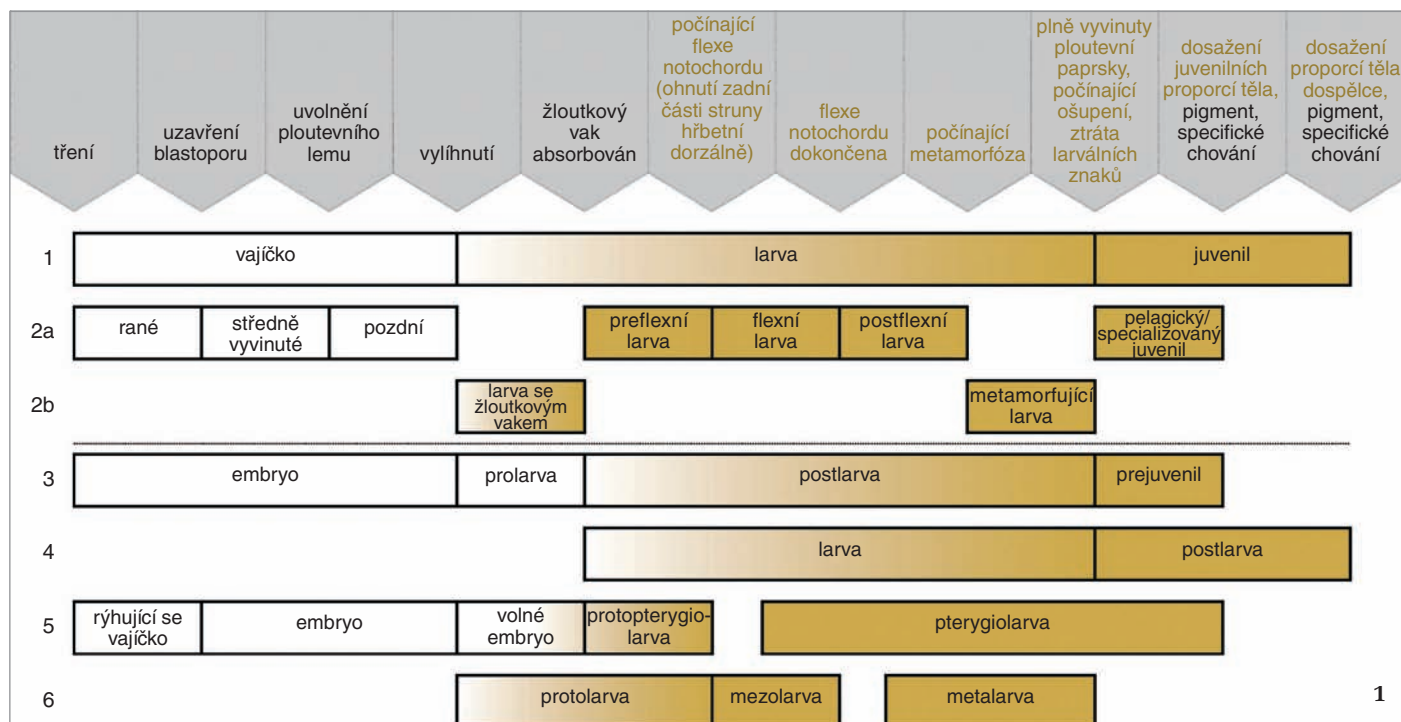
první aplikaci (v nebo po) r. 1758 (i když výjimka může ojediněle existovat, viz Živa 2017, 3: 130–132). Za připomenutí stojí, že pojmenování druhu (a dalších taxonů) je vědecká hypotéza za dodržení technických podmínek pravidel příslušného kódu (zde zoologického). To umožňuje komukoli tuto hypotézu testovat – odtud neustálý pohyb ve vědeckém názvosloví.

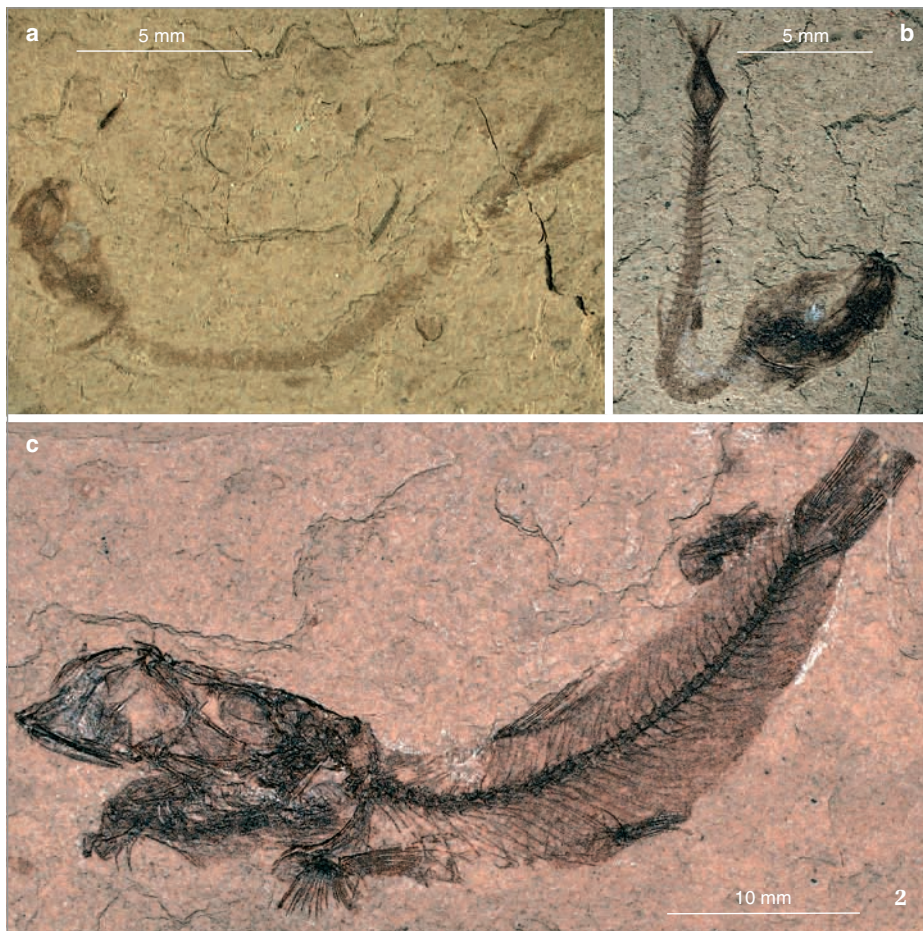
Důležitým faktem je skutečnost, že druhová jména spojujeme s vybranými exempláři. Tyto exempláře, podobně jako ve fyzice etalony, vyjadřují standard (normu) dané entity a jsou označovány jako typové. Kategorii typů existuje mnoho, připome-

neme pouze dva. Ten nejzásadnější se nazývá holotyp a je reprezentován jediným exemplářem. Autor taxonu může (ale nemusí) ustanovit jeden nebo více paratypových exemplářů. Holotyp ani paratyp jako takový nemusí být tvořen kompletním individuem (může jít jen o svlečenou kůži, vycpaninu, kostru, nebo její část), musí ale ukazovat znaky umožňující jednoznačné odlišení od ostatních forem.

Holotyp (případně další typový materiál) pak přímo souvisí s popisem, který je publikován v odborném médiu (časopisu, knize nebo elektronickém periodiku). Součástí jména se pak stává také autor onoho taxonu (ve většině případů autor nebo autorři publikace) a rok jejího vydání – např. u štiky obecné *Esox lucius* Linnaeus, 1758, a jeden z typů tohoto druhu najdeme ve sbírkách Švédského přírodovědného muzea. Druhové jméno tedy primárně spojujeme s jedním nebo více exempláři (typy), a pokud chceme jakýkoli další objekt zařadit do příslušného druhu, srovnáváme doposud neurčenou entitu se standardem, ať už přímo, nebo prostřednictvím publikace (je vhodné ale zdůraznit, že typ je nositelem jména, nikoli průměrem vlastností

1 Terminologie popisující rané vývojové fáze kostnatých ryb a hlavní události (etapy jejich vývoje). Barva reprezentuje míru čitelnosti znaků a jejich použitelnosti ve fosilním záznamu, zejména přítomnost kostěné tkáně, která má dobrý fosilizační potenciál (v nejranějších stadiích je potenciál velmi nízký a víc než kde jinde závisí na fosilizačních a tafonomických podmínkách v příslušném sedimentačním prostoru – tafonomie se zabývá vznikem a způsobem zachování fosilií). Třídění podle: 1 – hlavních vývojových fází a 2a – detailnějšího vymezení; 2b – podle přechodu z jedné fáze do druhé; 3 – klasifikace podle C. L. Hubbs (1943, 1958); 4 – O. E. Sette (1943); 5 – E. Balona (1975); 6 – D. E. Snyder (1976, 1981). Upraveno podle: A. W. Kendall a kol. (1984)





druhu). Takový zprostředkovaný popis a jeho interpretace jsou formulovány např. určovacím klíčem nebo taxonomickým pojednáním. Pokud systematik zvažuje platnost daného druhu, logicky by měl (nejlépe osobně) prostudovat daný typový materiál do nejmenšího detailu. Vraťme se ale k onomu popisu nového druhu: aby byl platný, musí být (mimo jiné) pro vědu nový. Pokud někdo popsal druh již dříve (pravděpodobně pod jiným jménem), jak jsme uvedli výše, považujeme za platný ten název, který byl uveřejněn první po r. 1758, pozdější název je považován za synonymum (existuje i řada výjimek, ale opodstatnění jejich vzniku spadá mimo rámec našeho textu).

Druh je tedy definován jménem, typovými exempláři a v neposlední řadě diagnózou. Ta by měla představovat soubor charakteristik, které umožňují odlišit jeden taxon od jiného a jsou pro něj typické. Tyto znaky by pak měly být vyhledány na holotypu anebo (pokud jsou ustanoveny) na paratypech. A hned vyvstává otázka, jak takový charakteristický znak zjistit? Na to neexistuje jednoduchá odpověď, ale tyto znaky by měly být určeny na základě pečlivého studia a srovnání s doposud uveřejněnými znalostmi v daném odvětví.

Zjevné je, že podstatnou se stává celková prostudovanost v rámci určité skupiny. Vezmeme-li v úvahu, že se organismy mění v průběhu života (ontogenetická variabilita), různí jedinci se navzájem mohou lišit (individuální vnitrodruhová variabilita) a mnohdy jsou samci rozdílní od samic (sexuální dimorfismus), možné obtíže už jsou nasnadě.

Dané problémy nemusejí být natolik zjevné v případech, kdy hodnotíme v sou-

časnosti žijící druhy, o nichž máme detailní znalosti. V případě paleontologie je ale situace nepoměrně složitější. Dostupná data bývají mnohá (ne však vždy) výrazně omezena a jejich aplikace nebo srovnání s recentním (rozuměj dnes žijícím) materiálem komplikovaná, pokud vůbec možná (z nejrůznějších důvodů, např. organismus může být vyhynulý a nemá žádné zjevné příbuzné). Může se tak stát, že paleontologie a biologie vytvářejí dva nezávislé klasifikační systémy, které existují paralelně vedle sebe, vědci z obou táborů si často „hrají na vlastním písku“ a související problémy příliš neberou v úvahu. To jsme ale poněkud odbočili, jen doplním, že vytváření nepřirozených systémů (tzv. parataxonómických uspořádání) může být v některých případech nevyhnutelné (např. v palynologii u disperzních pylových zrn a spor, především v paleozoiku, ale i v mladších útvarech, kde není jasné zařazení do botanického systému).

Jestliže byla typová série ustanovena na jediném exempláři nejasně úrovně individuálního vývoje a obecné znalosti o takovém taxonu jsou limitované, jeho správné srovnání může být těžké, je-li vůbec možné. Skutečnost výrazných změn v závislosti na ontogenezi lze dobře ukázat na příkladu většiny žab. Z oplodněného vajíčka se vylíhne pulec, který představuje nejen vnějším vzhledem, ale také řadou vnitřních znaků zásadně rozdílný organismus od dospělých žab.

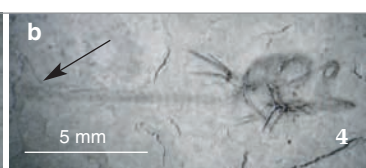
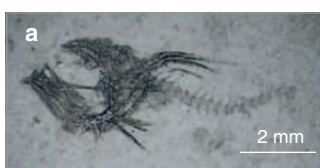
V paleontologii se mnohdy setkáváme s objekty, u nichž těžko určíme, zda jde o dospělé, juvenilního jedince nebo larvu, a následná taxonomická interpretace může být značně různorodá. Data ve fosilním záznamu jsou navíc bodová a jen zříd-

ka natolik komplexní, aby umožnila fosilní taxon uvažovat ve stejném světle jako recentní vývojové řady. Jako příklad jmenujme devonského rybovitého obratlovce rodu *Palaeospondylus*, který byl v posledních 125 letech interpretován jako larva dvojdyšných (Dipnoi), zástupce kruhoústých (Cyclostomata), žabí pulec, chiméra (Holocephali), zástupce příčnoústých (Elasmobranchii), pancířnatec (Placodermi), nebo dokonce kostnatá ryba (Osteichthyes) a v článku z minulého roku jako primitivní sliznatka (Myxini, Hirasawa a kol. 2016). Podobné problémy nebývají však „výsadou“ paleontologie. V r. 1895 byla popsána nová čeleď hlubokomořských ryb a označena jako Cetomimidae; později v r. 1956 byla podle jiných exemplářů popsána čeleď Mirapinnidae (v době originálního popisu byla pokládána dokonce za řád) a v r. 1966 na základě dalšího materiálu čeleď Megalomycteridae. Ačkoli se již brzy poté (1971) objevily první hlasy několika málo odborníků o možné blízkosti těchto skupin, až v r. 2009 bylo jednoznačně prokázáno, že jde ve všech případech o skupinu jedinou. I zde platí princip priority, a tak jsou všechny formy dříve popsané v samostatných čeledích zahrnovány do Cetomimidae. Šlo přitom o samice, přičemž larvy i samečci se od sebe natolik odlišovali, že byli mylně považováni za samostatné čeledi (pro zájemce doporučuji práci G. D. Johnsona a kol. 2009). K vyjasnění této skutečnosti přispělo detailní studium nově nasbíraných, dobře zachovalých exemplářů a analýza dat z mitochondriální DNA. Paleontologie (v drtivé většině) nemá po ruce nástroje molekulárněgenetické analýzy, i ona však dovede pracovat s exempláři různého stáří, rozzehat jejich povahu a vcelku přesně popsat změny v individuálním vývoji dávno vyhynulých organismů. Takových případů známe mnoho, podíváme se na jeden z nich – z oligocénu Evropy.

### Fosilní rybí společenstvo

Jak ukazuje obr. 1, pojetí vývojových stadií ryb se výrazně liší podle různých autorů. Během života ryb (lze to zobecnit na všechny živé organismy) dochází k mnoha změnám, např. ke vzniku osifikčních center, jejich rozrůstání a případnému splývání kostí, probíhá vznik obratlových center a dalších obratlových struktur, rozvoj šupinového pokryvu, vznik ploutevnických paprsků, mění se proporce těla a jiné. V průběhu života však nemusí docházet pouze k procesu vzniku, ale některé struktury mohou být naopak redukovány, nebo zcela vymizet, např. oči na stopkách, zkrácení ploutevnických paprsků (ploutevní trny mnoha ostnoploutvých jsou v larválním a juvenilním stadiu pozoruhodně prodlouženy), nebo vymizení ploutví u dospělců některých typů (obr. 1). Není účelem zde komentovat výhodnost nebo nevýhodnost každého ze znázorněných modelů, důležitější je všimnout si, jak různorodým způsobem může být jednotlivé fáze ve vývoji ryb definovat. Pokud tedy nastanou vhodné podmínky pro fosilizaci, lze určité vývojové momenty vysledovat i u nedospělých fosilních ryb.

V několika posledních letech jsme s kolegy v Polsku uskutečnili systematický výzkum na jedné z lokalit ve východní části země, nedaleko města Rzesowa. Lokalitu



2 Vybrané exempláře různých ontogenetických stadií sledě *Sardinella* cf. *Sardinella sardinites* (Heckel, 1850) od larvy (a) po dospělé (c)

3 Larva (a) a dospělce (b) druhu *Glossanodon musceli* (Pauca, 1929)

4 Osnatci *Trachinus minutus* (Jonet, 1958). Nejmenší zjištěná larva, u které není rozpoznatelná zadní – kaudální část těla (a). Individuum o málo větší s již viditelnou zadní částí těla (označeno šipkou, b). Dospělý jedinec s definitivně konstituovanou kostrou dospělého (c).

5 Zástupci velmi mladých jedinců dvou rodů mořských jehel – *Syngnathus* (a) a *Hipposyngnathus* (b). Blíže v textu. Snímky T. Příkrýla

představuje asi 20 m dlouhý výchoz s vrstvami spodně oligocenních sedimentů, tvořených zejména jemnozrnnými jílovcí a prachovci, s občasnou přítomností diatomitů (tvořených převážně schránkami rozsivek). Obecně je lze klasifikovat jako velmi světle zbarvené. Tento jemnozrnný sediment zachoval jako pozoruhodný přírodní archiv fosilie mnoha ryb, vzácně zbytků rostlin, krabů a želv. V rybím společenstvu bylo identifikováno celkem 22 typů kostnatých ryb (na různých úrovních systematického postavení) a dva typy žraloků (Příkrýl a kol. 2016). A pokud se podíváme na složení společenstva z hlediska věku zachovalých exemplářů, velké množství z nich jsou nedospělá stadia, často larvy – mimořádné sedimentační podmínky dovolily zachovat i ty jedince, jejichž stavba těla takové zachování běžně neumožňuje. Klasifikace těchto nedospělých stadií závisí především na míře znalostí dnešních vývojových stadií ryb a přítomnosti dospělců na stejné lokalitě (to však není pravidlem, dospělci mnohdy obývají úplně jiné prostředí než nedospělí).

Jedním z nejčastěji nalézáných typů se zde stal druh malého sledě rodu *Sardinella*. Byly nalezeny velmi malé larvy, o něco starší jedinci i dospělci (obr. 2). Zatímco nejmenší zachovalé exempláře mají netypické postavení ploutví (pokud byly již

přítomny), proporce těla a některé znaky ještě nejsou vyvinuty (jsou však plně srovnatelné s larvami dnes žijících zástupců čeledi sledovitých – Clupeidae), o něco vyvinutější exempláře již ukazují znaky, které jasně dovolují asociovat je s dospělci (počty ploutevních paprsků, proporce těla, morfologie ocasního skeletu atd.) a dospělci zachovávají znaky jasně srovnatelné právě s rodem *Sardinella*, který známe z dnešní přírody. Mezi všemi jedinci uspořádanými podle velikosti lze pozorovat kontinuální změny a považujeme je tak za jedinou taxonomickou formu. V zájmu korektnosti musíme zmínit, že na lokalitě byl popsán ještě druhý typ sledů, provizorně zařazený jako blíže rodově a druhově neurčený zástupce čeledi Clupeidae, ten je však reprezentován jediným exemplářem. Nejmladší jedinci sardinek by tak hypoteticky mohli patřit k tomuto druhému typu, ale na základě počtu nálezu je pravděpodobnější, že patří k prvnímu taxonu.

Podobný typ larev byl rozeznán i u jině velmi početné ryby této lokality. Jde o druh *Glossanodon musceli* (obr. 3), celkem malé osmeroidní ryby (řád koruskotvární – Osmeriformes), které od zmíněných sledů dobře vymezíme taxonomicky zásadními znaky (pozici ploutví, počtem obratlů a ploutevních paprsků, kostrou hlavy, stavbou ocasního skeletu aj.), i když larvy *Glossanodon* nejsou na tomto místě tak běžné.

Pozoruhodné výsledky přineslo studium zachovalých koster osnatců *Trachinus minutus* (obr. 4). Tento typ ostnoploutvé ryby (Perciformes) byl popsán z Rumunska, Ukrajiny, Polska, České republiky, Francie a Německa, na studovaném místě však bylo nalezeno množství exemplářů velikosti od méně než 10 mm do ca 35 mm. Pozoruhodné je, že doposud nebyl objeven jedinec (ani nekompletní) na žádné z lokalit, který by přesahoval uvedených 35 mm, i když recentní zástupci čeledi dosahují délky těla až okolo 300 mm. Nechejme stranou důvody tohoto pozoruhodného jevu a podívejme se na nejmenší nálezy ze studované lokality. Ukazují dobře vyvinutou střechu lebeční, sluchovou (otickou)

část lebky, části čelistí (kosti angulo-artikulare, zubní – dentale, čelistní – maxily, předčelistní – premaxily), preoperkula (část párových skřelových kostí), kleithra (kost z pletence prsní ploutve), první čtyři trny v hrbitní ploutvi a trny v břišních ploutvích. Naproti tomu čichová oblast lebky se teprve zakládá, podobně jako párová kost ektopterygoid, operkula (jiná část skřelových kostí) a části kosti čtvercové (quadrata, zodpovědné za funkční kloubení spodní čelisti k lebce). Páteř ještě není plně vyvinuta, podobně jako ostatní části těla. U větších jedinců již rozeznáme plný počet obratlů a počínající vznik měkkých částí ploutví. Podrobné studium odhalilo změny ve stavbě lebky i zbytku těla, postupný nárůst počtu trnů a měkkých paprsků v ploutvích a remodelaci vybraných kosterních částí (Příkrýl 2017).

U ostatních ryb z této lokality není záznam tak ucelený. Přesto jedna vrstva sedimentu poskytla poměrně bohatý materiál dvou typů mořských jehel rodu *Syngnathus* a *Hipposyngnathus* (obr. 5). U obou rodů zde byli nalezeni jedinci, které lze jednoznačně klasifikovat jako různá ontogenetická stadia.

Uvedený nástin ukazuje několik zajímavých případů, v nichž byl u jediného druhu zjištěn dynamický prvek individuálního vývoje. Jeho rozpoznání je nutným předpokladem pro správnou klasifikaci a zároveň nevytváření nových taxonů na základě jedinců téhož druhu v různé úrovni vývoje. Tento dynamický proces může do jisté míry také objasňovat důvody vzniknuvší individuální variability a zároveň otevírá řadu otázek z oblasti paleobiologie, jako např. vznik specifických morfo-ekologických adaptací.

*Autorův výzkum v Polsku byl podpořen v letech 2013–15 postdoktorským projektem u Grantové agentury ČR (13-19250P).*

Seznam doporučené literatury najdete na webové stránce Živý. Rozhovor s T. Příkrýlem uvádíme na str. XCV kulérové přílohy.