

Jak rostli trilobiti: postembryonální vývoj dávno vymřelých členovců

Trilobiti (Trilobita) patří společně s dinosaury mezi klasické symboly zaniklého života. Množství morfologických znaků na jejich krunýři a hojnost ve fosilním záznamu v kombinaci se značným prostorovým a časovým rozšířením dělá z trilobitů ideální modelové organismy pro studium paleobiologických, ekologických a evolučních procesů. Za zmínku stojí také skutečnost, že u mnoha z nich máme velmi dobré informace o postembryonálním vývoji – do dnešní doby byl detailně popsán u více než 100 druhů téměř z celého světa. Díky tomu můžeme pochopit a vysvětlit např. paleobiogeografické rozšíření jednotlivých druhů, mikro- i makroevoluční trendy v rámci některých skupin nebo jejich fylogenetické vztahy na různých taxonomických úrovních. Je vhodné připomenout, že poprvé byla ontogeneze trilobitů popsána právě na materiálu z našeho území, a to francouzským badatelem Joachimem Barrandem před více než 160 lety v prvním svazku jeho *Système Silurien du Centre de la Bohême* (obr. 3 na str. 309).

Chitinová vnější kostra (exoskelet) trilobitů byla inkrustována uhličitým vápenatým pravděpodobně již záhy během jejich ontogeneze. A protože trilobiti, stejně jako ostatní členovci (Arthropoda), pravidelně svůj exoskelet svlékali, zanechali po sobě v sedimentech prvohorního stáří bohatý fosilní záznam, včetně jednotlivých růstových stadií. Dodnes se tak mohli zachovat i miniaturní juvenilní jedinci některých druhů, sotva větší než čtvrt milimetru.

Najít drobná ontogenetická stadia trilobitů není (alespoň u některých druhů nebo na některých lokalitách) až tak složité, jak by se na první pohled mohlo zdát. Tyto nepatrné zkameněliny bývají zachované jako otisky v jemnozrnných břidlicích (obr. 1) nebo prachovcích, a tak stačí na dané lokalitě pozorně prohlížet lupou každý kousek horniny. V některých případech může být původně vápnitý krunýř raných stadií prosycen nebo nahrazen oxidem

křemičitým (silicifikován) či fosforečnanem vápenatým. Pokud se tak stane např. ve vápenci, lze rozpustit okolní horninu zředěnou kyselinou a drobné, trojzobně zachované zbytky (obr. 2) vybrat z nerozpustného rezidua pod optickým mikroskopem.

Přiřadit ontogenetická stadia ke konkrétnímu druhu je často detektivní práce zahrnující podrobné měření jednotlivých kusů a jejich vzájemné porovnávání. U řady druhů je to však při současném stavu našich znalostí stále nemožné. Naštěstí většina trilobitů měnila během každého svléknutí morfologii jen nepatrně (s výjimkou metamorfózy u některých nejmenších larev, jak si uvedeme dále). Pokud máme k dispozici dostatek dobře zachovaného fosilního materiálu, nebývá sestavení postembryonálního vývoje konkrétního druhu nijak problematické. V ideálním případě, často s pomocí statistických metod lze dokonce i ve fosilním zá-

znamu na základě rozměrů odlišit jednotlivá stadia oddělená svlékáním (instary).

Vývoj trilobitů bývá tradičně rozdělován na tři po sobě jdoucí etapy (obr. 4), jež se běžně používají při popisu v odborné literatuře. Nejranější stadia, tvořená pouze hlavovým štítem, případně srostlým s několika dalšími články, se označují jako protaspidní. Během následujících – meraspidních – stadií docházelo k postupnému vytváření nových trupových článků. Konečného počtu článků trupu bylo dosaženo u holaspidních jedinců. Je však třeba poznamenat, že dělení na tomto základě je víceméně uměle vymezené a u různých druhů tato stadia nemusejí představovat stejné úseky životního cyklu.

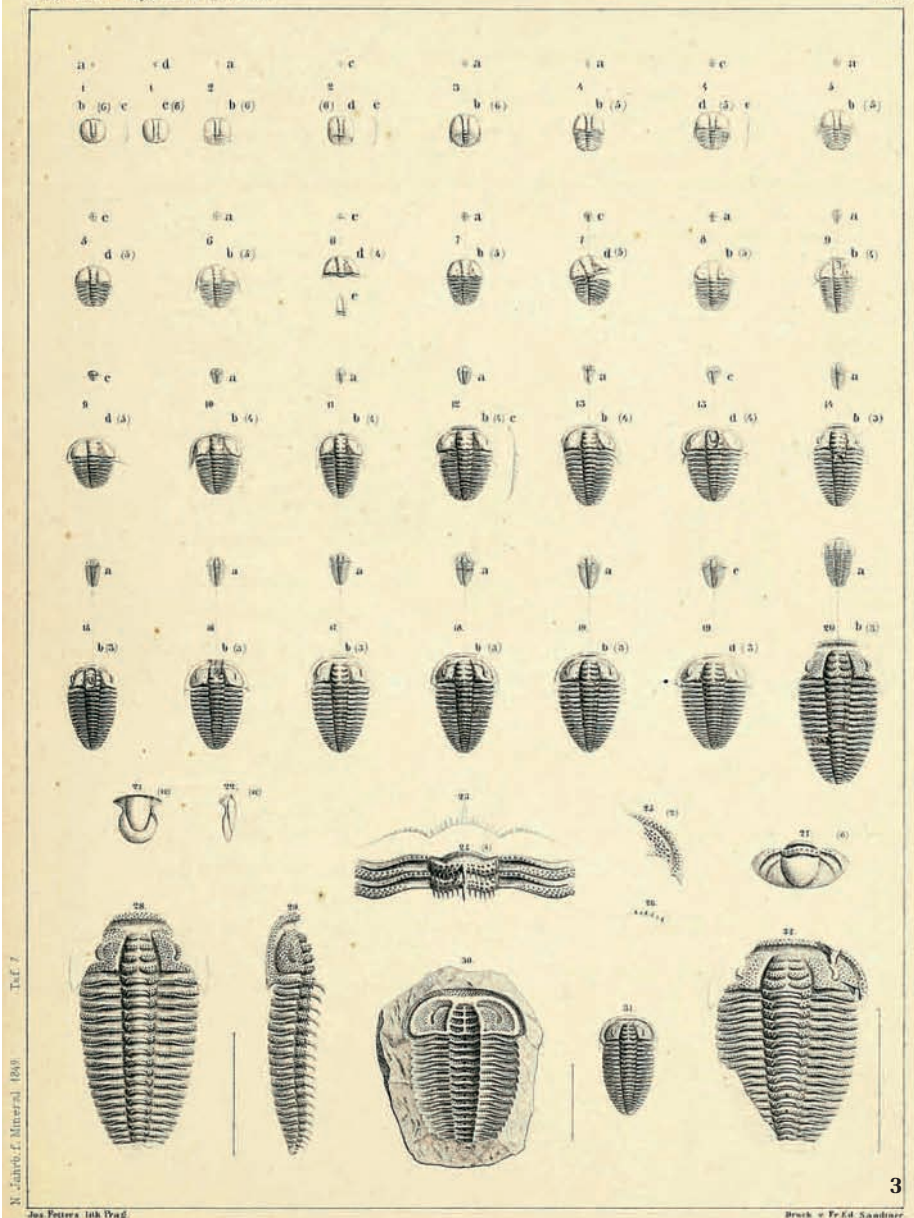
Články jako na běžícím pásu

Asi nejnápadnějším znakem během rané ontogeneze trilobitů je anamorfní vývoj neboli postupné přirůstání článků jejich těla. Zatímco počet tvořící hlavový štít (cephalon) byl kompletní už u nejmenších postembryonálních stadií (předpokládá se, že hlavový štít vznikl v rané fázi evoluce trilobitů srůstem nejméně pěti původně samostatných článků), trup (thorax) a ocasní štít (pygidium) vznikaly až během dalšího vývoje. Nové články se vytvářely postupně na předním okraji posledního

1 Drobné protaspidní stadium trilobita druhu *Sao hirsuta* (blíže v textu, nalevo) zachované v jemnozrnné břidlici s odděleným hypostomem (části exoskeletu na spodní straně hlavového štítu; nahoře). Jedinec měří asi 1 mm a jeho morfologie naznačuje benthický způsob života, tedy na mořském dně. Napravo se nachází část hlavového štítu většího trilobita stejného druhu. Kolorovaná fotografie ze skenovacího elektronového mikroskopu.

2 Planktonní protaspidní stadia rodu *Isotelus* z hršbetní (vlevo nahoře) a břišní strany (vlevo dole), hypostom není zachován. Nahoře uprostřed planktonní protaspidní stadium rodu *Remopleurides*. Vpravo nahoře část hlavového štítu meraspidního jedince stejného rodu. Uprostřed a vpravo dole ocasní štíty meraspidních stadií téhož rodu. U všech jedinců (pocházejících ze sbírek Přírodovědného muzea v Londýně) byl původně vápnitý krunýř nahrazen oxidem křemičitým a mohli tedy být získáni z vápence rozpuštěním v kyselině. Délka všech jedinců asi 1 mm





3 Tabule č. 7 z díla Joachima Barranda, první svazek *Système Silurien du Centre de la Bohême* (1852) s vyobrazením ontogeneze kambrického trilobitního druhu *Sao hirsuta* (viz také obr. 1, 7 a na první straně obálky). Třída Trilobita zahrnuje vymřelé, výhradně mořské členovce, kteří se poprvé objevují před 520 miliony let v kambriu a vymírají před 250 miliony let na konci permu. Mezi charakteristické znaky této skupiny patří především podélné členění těla na osní lalok a postranní laloky, příčné členění na hlavový štít (cephalon), trup (thorax) a ocasní štít (pygidium), kalcifikovaná hřbetní vnější chitínová kostra (exoskelet), kalcifikované oční čočky, břišní duplikatura, hypostom a dvouvětvené nekalcifikované končetiny.

(terminálního) segmentu, který se nacházel na samém konci ocasního štítu (obr. 4). V přední části štítu pak byly tyto původně srostlé články oddělovány do trupu. Samotný proces je dobře patrný na ontogenezi druhu *Shumardia* (*Conophrys*) *salopien-sis*, popsané už v r. 1926 Sirem Jamesem Stubblefieldem. *Shumardia* má na čtvrtém článku za hlavou vyvinuty dlouhé trny

(obr. 4) a právě u nich lze přesně podchytil, kdy vznikly a kdy se staly součástí trupu. Pozice trnů zůstává stále na čtvrtém článku za hlavou a tělo postupně přirůstá za těmito trny. Ocasní štít během rané ontogeneze tedy fungoval trochu jako běžící pás, který se ale při každém oddělení nového článku stále posouval směrem dozadu.

U naprosté většiny trilobitů docházelo v určitém okamžiku k ukončení výše popsaného anamorfního vývoje a k nástupu vývoje epimorfního, během něhož jedinec sice dále rostl, ale nové články už nevznikaly. Tento typ vývoje se označuje jako hemianamorfní a kromě trilobitů ho známe i u některých dnešních korýšů (Crustacea), mnohonožek (Diplopoda) nebo nohatek (Pantopoda, Živa 2016, 3: 129–131). Dospělí jedinci trilobitů tak obvykle mají charakteristický počet článků, už dále neměnný. Existovaly však i druhy, které se z tohoto typu vývoje vymykaly – např. někteří zástupci kambrické čeledi Eumuellidae s více než 100 trupovými články. U nich je možné, že rostli výlučně anamorfně (Hughes a kol. 2006).

Zda měli trilobiti ukončený růst také ve smyslu zvětšování celkové velikosti, není jisté. Někteří z nich (s přisedlými epi-

bionty – organismy žijícími na jejich povrchu, např. různými druhy vyhynulých ostnokožců – Echinodermata) ale naznačují, že intenzita svlékání se u starších jedinců některých druhů přinejmenším zpomalovala. Největší jedinci některých druhů mohou dosahovat několikanásobně větších rozměrů než na počátku holospidního období, a často na nich lze rozpoznat znaky spojené se stárnutím.

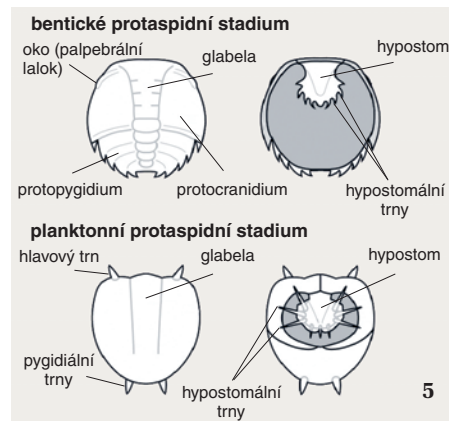
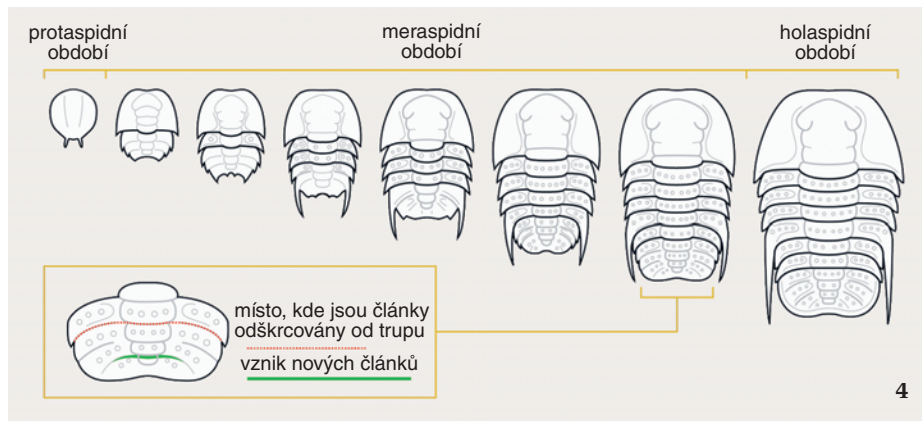
Jak žila drobotina

Biologii a ekologii raných postembryonálních stadií trilobitů nebyla dlouhou dobu věnována zvláštní pozornost a většina paleontologů se klonila k názoru, že protaspidní stadia žila ve vodním sloupci jako plankton (např. Whittington 1957). Tato úvaha však nebyla podpořena žádným přímým důkazem, kromě předpokladu, že jsou drobných rozměrů stejně jako mnoho jiných planktonních organismů.

Na přelomu 80. a 90. let 20. stol. publikovala skupina kanadských a amerických paleontologů v čele s Brianem Chattertonem a Stephenem Speyerem několik prací, v nichž poměrně vyčerpávajícím způsobem interpretovali funkční morfologii raných stadií trilobitů. Detailní výzkum drobných silicifikovaných jedinců získaných rozpouštěním vápenců zkombinovali s tím, co bylo známo o biologii a ekologii larev dnešních bezobratlých. Na základě těchto studií došli k závěru, že protaspidní stadia trilobitů lze rozdělit do dvou kategorií. Do první spadají ta, která morfologií připomínají dospělé, jen jsou drobnějšího vzrůstu a jejich tělo tvoří menší počet článků (obr. 5), bývají diskovitě zploštělá a na břišní straně mají relativně malý hypostom (část exoskeletu, která bývá zpevněná uhličitánem vápenatým a umístěná na spodní straně hlavového štítu, přibližně v prostoru pod jeho osní částí – glabelou) s malými trny po okraji. Na povrchu exoskeletu mohou mít vyvinuty drobné trny, nebo tzv. terasové linie (tenké hřbítky, především na břišní straně), jejichž funkce není uspokojivě vysvětlena. Předpokládá se, že usnadňovaly pohyb po mořském dně, nebo sloužily jako místa, odkud vystupovaly mechanoreceptory. Druhá kategorie zahrnuje kulovitá stadia, jež se dospělým trilobitům na první pohled vůbec nepodobají (obr. 5). Jejich hypostom je relativně velký a na jeho okraji bývají často vyvinuty dlouhé trny směřující šikmo dolů a do stran. Povrch exoskeletu mohou mít opatřeny strukturami připomínajícími otisk prstu, nebo polygonálními hřbítky.

Protaspidní stadia první kategorie (tedy podobná dospělým, viz obr. 1) se nejspíše pohybovala na mořském dně jako bentos a trilobiti s nimi měli přímý vývoj, bez výrazné metamorfózy. Naproti tomu kulovitá protaspidní stadia z druhé kategorie (dospělým nepodobná, viz obr. 2) představovala pravděpodobně plankton a až po metamorfóze, kdy se změnila na miniaturní verze dospělých trilobitů, začala žít na mořském dně. Jen nemnozí trilobiti měli planktonní protaspidní i meraspidní stadia, ale i jejich dospělci aktivně plavali, případně žili pelagicky.

Obecně se předpokládá, že původní typ postembryonálního vývoje u trilobitů



5 Typická morfologie bentického protaspidního stadia připomínající dospělé (nahore) a planktonního, dospělci nepodobného protaspidního stadia (dole), vždy z hřbetní (vlevo) a břišní strany (vpravo). Podle: R. A. Fortey a B. D. E. Chatterton (1988) a L. Laibl a kol. (2014), upraveno

6 Druhé protaspidní stadium druhu *Hydrocephalus carens* z kambria okolí Týřovic s nápadnou hypertrofovanou glabelou (osní částí hlavového štítu) a dvěma páry trnů na trupových člancích. Délka jedince asi 2 mm. Ze sbírek České geologické služby

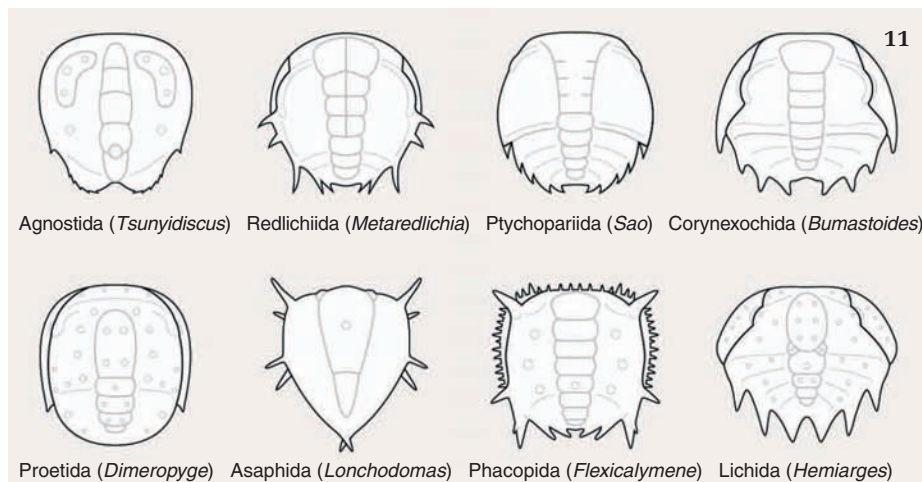
7 Rané meraspidní stadium druhu *Sao hirsuta* z kambria okolí Týřovic s třemi volnými trupovými články a částečně odkrytým hypostomem. Délka ca 1,5 mm

8 Rané meraspidní stadium druhu *Deanaspis senftenbergi* z ordoviku okolí Králova Dvora s perforovaným hlavovým lemem a jedním trupovým článkem; dospělci mají 6 článků trupu. Délka jedince ca 1,5 mm

9 Meraspidní stadium druhu *Aulacopleura konincki* ze siluru poblíž Loděnic. Tento druh patří díky hojnosti drobných i dospělých stadií mezi nejprozkoumanější trilobity vůbec. Délka ca 2,5 mm

10 Meraspidní stadium druhu *Ectillaeus benignensis* z ordoviku okolí Prahy (Vokovice). Nápadné jsou čtyři srostlé články na předním okraji ocasního štítu, které se v průběhu dalšího vývoje oddělují do trupu. Délka asi 9,5 mm. Ze sbírek Národního muzea (obr. 7–10). Snímky L. Laibla

11 Protaspidní stadia se mohou mezi jednotlivými skupinami trilobitů značně lišit. Zde zástupci některých rodů jednotlivých řádů. Podle různých zdrojů (viz použitá literatura na webu Živy), upraveno



4 Postembryonální vývoj druhu *Shumardia (Conophrys) salopiensis*, na němž je patrné postupné přirůstání jednotlivých článků za hlavovým štítem. Nápadné trny na čtvrtém článku za hlavovým štítem lze použít jako indikátor pro určení místa, kde přirůstaly nové články.

Nové trupové články vznikají na předním okraji posledního segmentu a na předním okraji ocasního štítu jsou dříve vzniklé segmenty oddělovány, přičemž se stávají součástí trupu. Podle: C. J. Stubblefield (1926) a B. G. Waisfeld a kol. (2001), upraveno

zahrnoval pouze bentické formy, přičemž planktonní se vyvinuly nezávisle na sobě u více skupin (např. u čeledí Asaphidae, Trinucleidae, Remopleuridae, Proetidae a Calymenidae). Současné studie navíc naznačují (např. Park a Choi 2011), že výše zmíněné kategorie planktonních stadií s metamorfózou a bentických s přímým vývojem představují zřejmě jen extrémní případy víceméně souvislé řady strategií raných postembryonálních stadií trilobitů.

Jak je uvedeno výše, většina dospělých jedinců žila až na výjimky v těsné blízkosti mořského dna. Planktonní stadia tak byla pro mnoho druhů jedinou možností šíření na větší vzdálenosti. Tento předpoklad však prakticky nikdo u trilobitů detailně netestoval. Na druhou stranu u druhů s bentickými stadii se v současné době podařilo nejen potvrdit jejich omezené možnosti šíření (např. Budil a kol. 2009, Laibl a kol. 2014), ale také morfologickou variabilitu mezi jednotlivými populacemi. Např. kambrický druh *Sao hirsuta* měl bentická protaspidní stadia (obr. 1). Dospělci tohoto druhu jsou známi z několika ostrůvkovitých výskytů v Čechách, Německu a Španělsku a každá z těchto populací vykazuje mírně odlišný počet trnů na hlavovém štítu. Uvedená variabilita může být vysvětlena genetickou izolací jednotlivých popu-

lací, způsobenou omezenými možnostmi šíření, a následnou změnou fenotypu.

Ontogeneze a fylogeneze

Studium postembryonálního vývoje je velice užitečné jak při odhalování vzájemných vztahů mezi organismy, tak při hledání homologických znaků (tedy těch, které různé druhy zdědily od společného předka). Od konce 50. let 20. stol. začala být ontogenetická data hojně využívána při řešení fylogenetických vztahů mezi jednotlivými skupinami trilobitů. Velký význam byl kladen především na ta nejmenší – protaspidní – stadia, která mohou mezi vyššími taxonomickými jednotkami vykazovat značnou rozmanitost (obr. 11). U blíže příbuzných skupin jsou si však až nápadně podobná. A tak na základě studia morfologie protaspidních stadií byly stanoveny některé čeledi trilobitů nebo dokonce celé řády. Např. řád Asaphida zahrnuje morfologicky velice rozdílné druhy, alespoň co se dospělců týče, všichni ale mají velmi podobná protaspidní stadia (např. Fortey a Chatterton 1988). U zástupců čeledi Proetidae jsou si navzájem tak podobná, že rozlišení bývá někdy dost problematické. Vzhled těchto drobných jedinců zůstává navíc natolik konzervativní, že i u druhů vzdálených od sebe časově téměř

100 milionů let jsou tato stadia prakticky k nerozeznání (Lerosey-Aubril a Feist 2005).

Mějme však na paměti, že i raná ontogenetická stadia podléhají selekčním tlakům a mohou tedy i v rámci jedné skupiny být nečekaně variabilní (např. u čeledi Paradoxididae). Vývoj trilobitů může také být silně ovlivněn změnami v rychlosti ontogeneze nebo rozdílným načasováním vývoje některých orgánů nebo znaků konkrétního druhu či jedince (heterochronickými procesy), jako je zpomalení vývoje (pedomorfóza), nebo naopak jeho zrychlení (peramorfóza). Některé druhy tak v dospělosti připomínají mladé jedince blízké příbuzných druhů, případně mají zpomalený či zrychlený vývoj různých částí těla. Pro studium fylogeneze trilobitů je tedy vhodné využívat informace zahrnující celý postembryonální vývoj, nejen jejich nejmenší stadia.

Výzkum zaměřený na ontogenezi trilobitů finančně podpořila Grantová agentura Univerzity Karlovy prostřednictvím projektů č. 656912 a 361515.

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živý.

Michal Hykel, Hana Šigutová, Aleš Dolný

Význam suchozemského prostředí pro život vážek na příkladu ohrožené vážky rumělkové

Vážky během svého životního cyklu využívají jak vodní, tak suchozemské prostředí. Vývoj larev, běžně víceletý, a obvykle také vajíček, probíhá v našich podmínkách ve vodě, a to prakticky ve všech typech sladkovodních biotopů. S přeměnou larvy v dospělé (imago) se u vážek přirozeně mění i jejich nároky na prostředí. Po proměně dospělci nevyužívají pouze bezprostřední okolí mokřadů, ale často po dobu několika týdnů pobývají daleko od vodní plochy. Většina opatření na ochranu ohrožených druhů vážek je přitom zaměřena pouze na vodní stanoviště a suchozemské prostředí v jejich okolí bývá přehlíženo. Hlavním důvodem této skutečnosti je, že úbytek většiny druhů vážek nastal právě následkem znehodnocení nebo likvidace vodního prostředí. Dalším důvodem může být fakt, že existuje jen málo odborných studií zabývajících se významem terestrického prostředí pro život tohoto hmyzu.

Dospělci vážek jsou rozptylovým stadiem. Při šíření se krajinou se snaží najít novou vhodnou vodní plochu k osídlení. Jejich výskyt v typicky terestrických biotopech proto může být pouze náhodný. Nicméně během většiny životně důležitých aktivit, mezi nimi patří lov kořisti, vyhledávání partnera, páření, odpočinek nebo nocování, vážky cíleně vyhledávají k tomu vhod-

né prostředí (obr. 3). V těchto případech tedy již nejde o náhodnost, ale prostorově a časově zákonitou vazbu k danému místu. Např. páření se obvykle odehrává v těsné blízkosti vody, často na pobřežní vegetaci, zatímco lov potravy bývá neefektivnější převážně mimo vodní prostředí, v místech s větším množstvím potenciálních kořistí. Typickými příklady takových stanovišť

jsou suchozemské ekotony, tedy přechodové oblasti mezi dvěma různými biotopy, jako jsou lesní lemy, lesní cesty nebo okraje luk. Na těchto biotopech se můžeme u nás nejčastěji setkat s většími druhy vážek s dobrými letovými schopnostmi, např. se šídly rodu *Aeshna*, především s šídlem modrým (*A. cyanea*), š. pestrým (*A. mixta*) a š. rákosním (*A. affinis*).

Význam terestrického prostředí pro jednotlivé druhy vážek souvisí s délkou období, po které v něm musejí během svého života v podobě dospělce setrvat. Obecně u nich platí, že larvální stadium představuje delší část životního cyklu. Např. vývoj larev páskovce dvojzubého (*Cordulegaster bidentata*) může trvat až pět let, zatímco dospělci žijí několik týdnů. Jen u několika málo našich druhů je délka doby výskytu dospělce časově srovnatelná nebo trvá i déle než larvální vývoj. Zpravidla jde o druhy s neobvyklou životní strategií. Patří mezi ně naše dvě šídlatky rodu *Sympetrum*, které v podobě imaga dokonce zimují, zatímco všechny ostatní naše vážky zimu přečkávají ve stadiu vajíčka nebo larvy. Dospělci obou těchto šídlatek v suchozemském prostředí setrvávají až 9 měsíců, přičemž jejich larvy se ve vodě vyvíjejí pouze dva až tři měsíce. Rovněž náš modelový druh – vážka rumělková (*Sympetrum depressiusculum*) je s ohledem na poměr délky života larev a dospělců spíše atypická. Osídluje především periodicky vysychající biotopy, larvální vývoj probíhá proto relativně rychle a zabere zhruba stejné časové období (dvou- až tříměsíční), jakého se mohou dožít dospělci. Vazba těchto druhů k terestrickému prostředí by proto měla být v porovnání s většinou ostatních druhů výrazně silnější.

Vážka rumělková je jedním z 9 zástupců rodu *Sympetrum* vyskytujících se v Česku