

Coleoidea — živoucí fosilie?

(II) Evoluce dvoužábřích hlavonožců

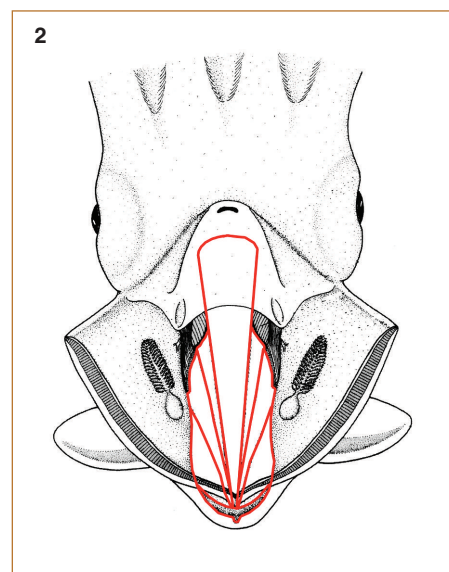
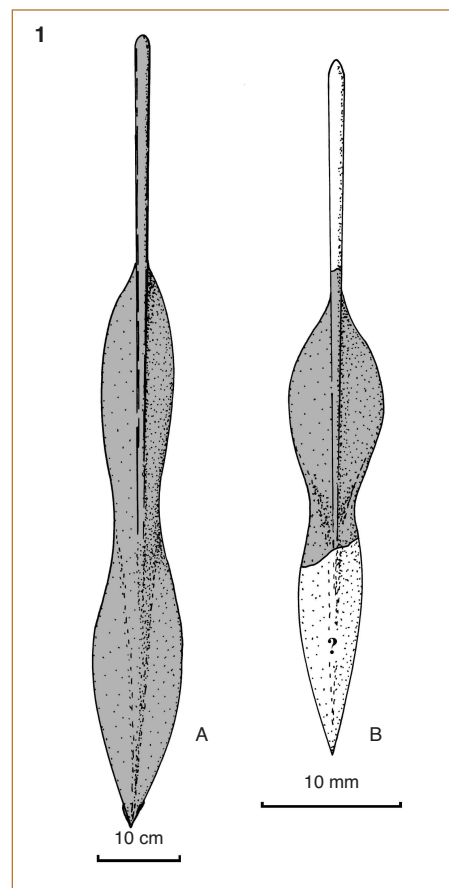
Martin Košťák

Cesta do hlubin I.

Vyhynutí některých dvoužábřích hlavonožců — koleoidů (např. belemnitů a belemnoteutidů) způsobené rybami a žraloky ve svrchní křídě se netýkalo skupin, které dokázaly včas zredukovat fragmokón a rostrum, tedy část vnitřní schránky (Živa 2005, 3: 125–128), a také těch, které si ponechaly pouze modifikované proostrakum (také část vnitřní schránky, vyztučuje hřbet) — gladius. Tito hlavonožci byli schopni reagovat na přeplněný mělkovodní prostor svrchnokřídových moří únikem (díky ztrátě fragmokónu) do větších hloubek, resp. jejich evoluce se během křídě, možná už jury odehrála v hlubších mořích. Dnes je označujeme jako teutidy, neboli krakatice (řády *Myopsida* a *Oegopsida* z nadřádu desetiramenní — *Decapodiformes*) a jejich předci se pravděpodobně rekrutovali z některých triasových až spod-

nojurských fragmoteutidů nebo s nimi měli alespoň společného předka.

Úplně nejstarší gladius byl popsán ze svrchního triasu (215 milionů let) u rodu *Loligosepia* (tento taxon je ale pravděpodobně z řádu osmiramenných vampýrovek — *Vampyromorpha*). Mnohem více nálezů gladiů různých taxonů pochází z jury a křídě, jsou poměrně silně mineralizovaná aragonitem. Vztah těchto hlavonožců k současným teutidům (*Myopsida* a *Oegopsida*) je víc než diskutabilní. Pravděpodobně jde o zástupce jiných linií koleoidů (viz níže). Velkou záhadou je r. *Plesioteuthis* ze svrchní jury, který se nápadně podobá zástupcům recentní čel. kalmarovitých (*Ommastrephidae*) z řádu *Oegopsida*. U tohoto rodu může jít o skutečnou příbuznost se současnými egopsidy (kalmary a krakaticemi), anebo o téměř dokonalou konvergenci. Gladia kalmarů jsou totiž spíše vysoce specializovaná než původní. Nález možná nejstaršího egopsida pochází překvapivě ze svrchní křídě ČR. Představuje



novou čeleď (*Eoteuthoidea*) a fosfatický gladius (původně pravděpodobně konchiolínový) se téměř shoduje se zástupci recentní čel. *Promachoteuthidae* (obr. 1). Původně se předpokládalo, že teutidi vznikli až v třetihorách, tedy po vyhynutí belemnitů na hranici křídě a terciéru. Nálezy z české křídové pánve ale ukazují, že evoluce teutidů probíhala již během svrchní křídě v oblastech,

Obr. 1 Porovnání gladiů (část vnitřní schránky vyztučující hřbet) recentního kalmaru r. *Promachoteuthis* (A) a svrchnokřídového r. *Eoteuthoides* (B). Podle M. Košťáka (2003) ♦ Obr. 2 Umístění gladia (červeně) vampýrovky hlubinné (*Vampyroteuthis infernalis*) v plášti. Podle V. Bizáková (2004) ♦ Obr. 3 *Glyphiteuthis ornata* — gladius, svrchní křída ČR (délka 230 mm). Fossilní zástupce nadřádu osmiramenných (*Octopodiformes*) ♦ Obr. 4 Osmiramenný *Rhomboteuthis lehmani* ze střední jury Francie (délka 350 mm)





z nichž z ekologických příčin (např. teplota, hloubka) zmizeli belemniti. Z třetihorních uloženin známe především statolity teutidů a díky nim jsme schopni alespoň částečně rekonstruovat jejich evoluci.

Krakatice řádu *Oegopsida* jsou dnes největšími žijícími měkkýši — např. krakalice obrovská (*Architeuthis dux*) s délkou téměř 18 m a hmotností okolo jedné tuny. Tito obrovští hlavonožci mají v současnosti jediného nepřitele — vorvaně. Hluboké žizvy po ozubených přísavkách na kůži vorvanů dokazují, že jejich hostiny nemusejí být úplně bezpečné. V Indickém oceánu bylo dokonce pozorováno usmrcení vorvaně velkou krakaticí, kdy hlavonožec jedním ze dvou prodloužených ramen uzavřel vydechovací otvor kytovce a vorvaně udusil. V tomto světle se už nejeví námořnické historky o napadení přídě lodě velkou krakaticí jako úplně smyšlené. Pokud velké krakalice používají takovou taktiku v soubojích s vorvani, je možné vysvětlit i báje o „šmátrání“ chapadly na palubě — hlavonožec patrně hledal vydechovací otvor. Možná by bylo vhodné uvést na pravou míru i báchorky o padesátimetrových krakaticích. Neexistuje (alespoň zatím) jediný důkaz, který by dokládal velikost krakatic větší než 20 m. Celý omyl vznikl pravděpodobně ve 30. letech 20. stol., kdy byly publikovány údaje o průměru otisků přísavek na kůži uloveného vorvaně: zjištěný měl být průměr neuvěřitelných 40 cm. Nedávno se ukázalo, že šlo o chybu a podobně jako u obsahu železa ve špenátu došlo k posunu desetinné čárky. Skutečný průměr přísavek byl 40 mm.

Mezi nejběžnější teutidy patří v současnosti olihně z řádu *Myopsida*, které se v určitých cyklech shromažďují při páření. Podobný model chování byl prokázán také u belemnitů (Živa 2005, 3: 125–128). Olihně známe až od třetihor, pravděpodobně také proto, že zaujímají stejné niky jako druhohorní belemniti.

Od rostra andulkám

Ještě jedna terciérní skupina sehrála důležitou roli v evoluci dnešních hlavonožců. *Belosaepiidae*, jak se čeledí jmenuje, měla počátkem třetihor s největší pravděpodobností společného předka se spirulirotridy. S jejími zástupci se setkáváme od paleocénu do oligocénu. Tato skupina jako první v evoluční historii koleoidů vytvořila tzv. sépiovou kost — dnes vítaný orgán zejména pro chovatele papoušků (nutno poznamenat, že problematickou sépiovou kost známe již u r. *Ceratisepia* ze staršího paleocénu, u tohoto taxonu ale neznáme fylogenetické vztahy s ostatními koleoidy). První prokazatelnou sépiovou kost nalezneme

Obr. 5 *Sépie obecná* (*Sepia officinalis*), recentní zástupce desetiramenných šeláků. Orig. J. B. Wood, s laskavým svolením autora ♦ Obr. 6 *Jedna z nejstarších sépiových kostí — Belosaepia sepioidea. Mladší paleocén, Francie (délka 130 mm)*

u *Belosaepia sepioidea* z mladšího paleocénu Francie (obr. 6). Evoluční potomci belosépií — sépiidi (obě skupiny můžeme označit jako sépioidy) se poprvé objevili v miocénu a v současnosti patří s ohledem na druhovou diverzitu k poměrně úspěšným hlavonožcům. Na rozdíl od spirálovců (*Spirulidae*), kteří redukovali pouzdro a proostrakum, vsadily sépie na jinou strategii. Vytvořily širokou destičkovitou modifikaci fragmokonu, zredukovaly pouzdro a vytvořily druhotně úzké, lemující proostrakum. Fragmokon se posunul do hřbetní části těla, takže došlo k vyrovnání gravitační síly a vztlaku. Tato skutečnost umožnila sépiím neutrální způsob nadnášení a stabilitu ve vodorovné orientaci, a to mnohem elegantněji, než se se stejným problémem vypořádali spirálovcí. Z evoluční historie vyplývá, že sépiidi by mohli být blíže spirálovcům než k ostatním desetiramenným koleoidům (*Decapodiformes*), kdyby neexistovalo jedno ale. Tím „ale“ je molekulární analýza založená na mitochondriálním genu 16S a COIII, jejíž výsledky sépie vyloučily z blízkého příbuzenského svazku se spirálovcí. Nutno ovšem podotknout, že molekulární analýzy vnesly také mnoho otázek do příbuznosti jednotlivých čeledí uvnitř sépiidů a ukazují, že odstěpení těchto skupin proběhlo poměrně dávno, pravděpodobně již v polovině třetihor.

Velmi zajímavé odpovědi na problematice příbuzenské vztahy přinesla paleobiogeografie. Mnoho fosilních sépioidů (především belosépiidů) pochází ze Severní a Jižní Ameriky. Počátkem třetihor se dokázali rozšířit přes velmi úzký mělkovodní a poměrně temperovaný koridor mezi Amerikou a Afrikou do severních prostor moře Tethys, kde prodělali několik radiací (evoluční rozvoj druhů). Po jejich vyhynutí v oligocénu nastupují sépiidi, jejichž fosilní nálezy známe již pouze z oblastí Starého světa. V současnosti jsou sépiidi (obr. 5) velmi diverzifikovanou skupinou hlavonožců, která jako jedna ze dvou vsadila na inteligenci a neurálně řízenou heteromorfii (změnu vzhledu těla — zbarvení či tvaru). Druhou skupinou jsou chobotnice (*Octopoda*) z nadřádu osmiramenných (*Octopodiformes*).

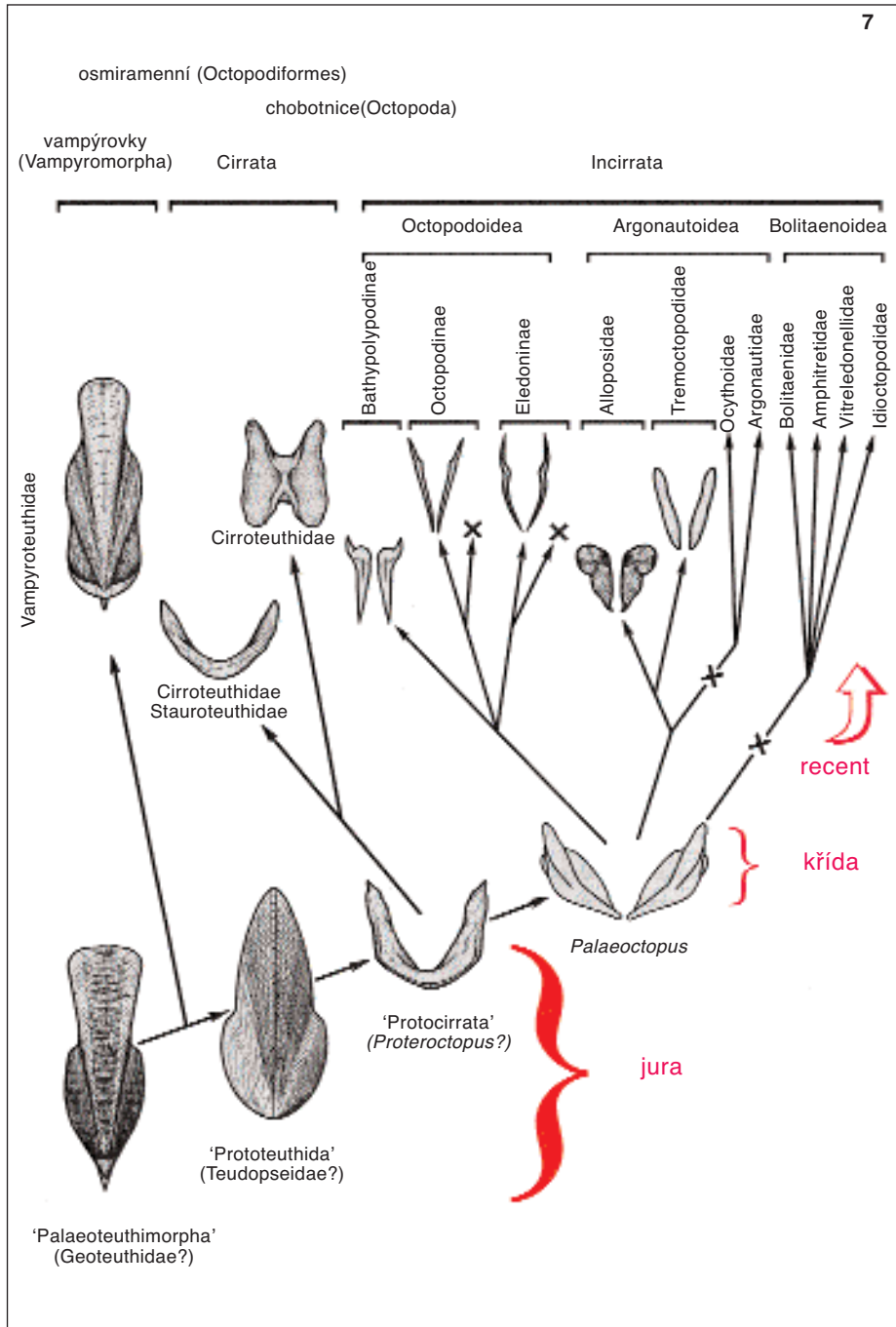
Cesta do hlubin II. — vznik chobotnic

V mezozoiku existovala celá řada skupin koleoidů, které nám zanechaly své fosilizo-

vané vnitřní schránky — gladia, tedy modifikovaná proostraka. Morfologické tvary gladií evokovaly v mnoha badatelích různé pohledy na systematické postavení těchto hlavonožců. Až teprve nedávné syntézy a studium gladií současných hlavonožců přinesly překvapivé rozuzlení záhady některých druhohorních koleoidů. Celá skupina s výraznými a často silně mineralizovanými gladii se v současné klasifikaci označuje jako *Octopodiformes*. Jak z názvu vyplývá, jde o skupinu charakteristickou počtem osmi ramen. Patří do ní známé chobotnice (*Octopoda*), tedy hlavonožci, u kterých bychom vnitřní schránku na první pohled hledali marně. Přesto bychom ji našli, resp. její rudimenty. Ale zpět do druhohor.

Velmi rozmanitý svět fosilních koleoidů bychom objevili hned počátkem jury ve zvláštních uloženinách, které označujeme jako posidoniové břidlice. Tyto sedimenty vznikaly v málo okysličených (disoxických) až neokysličených (anoxických) podmínkách a jsou rozšířeny v Povolží, Německu, Polsku, Francii, Anglii aj. Díky anoxickým podmínkám při dně se zachovaly nejen schránky koleoidů, ale také vzácné otisky měkkých částí těl, mineralizované inkoustové vaky a otisky ramen. Právě otisky ramen připravily obrovské překvapení. Přestože se některá gladia až nápadně shodovala s gladii současných zástupců desetiramenných hlavonožců (*Decapodiformes*), nepodařilo se ani u těch nejlépe zachovaných exemplářů (obr. 4 a obr. na 3. str. obálky) napečítat víc než osm ramen. Osmi rameny dnes disponují již zmínované chobotnice, ale existuje nějaký hlavonožec, který by měl také osm ramen a plně vytvořený gladius? Překvapivě ano a známe ho už od r. 1903. Jmenuje se vampýrovka hlubinná (*Vampyroteuthis infernalis*) a museli bychom za ní do hloubek od 800 do 2 000 m. Vampýrovku můžeme směle označit za živoucí fosilii, dokonce mnohem starší než často citovanou loděnku (*Nautilus*). Gladius vampýrovky (obr. 2) se prakticky neliší od jejích jurských sestřenek. Ve chvíli, kdy se nálezy z posidoniových břidlic daly do souvislosti se současnou vampýrovkou, celá evoluce osminohých dostala zcela zřetelný obraz. Následovaly nálezy z mladších uloženin svrchní jury, spodní a svrchní křídly, počátku třetihor a současné chobotnice se konečně podařilo zařadit do evolučního konceptu (obr. 7).

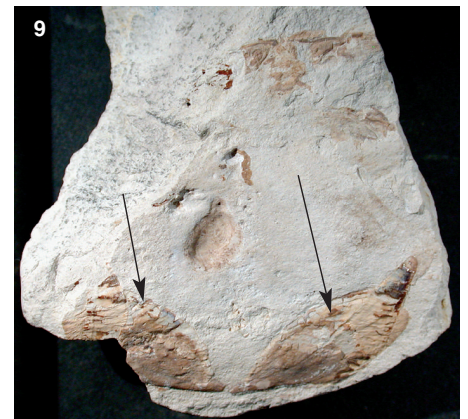
Vampýrovky (řád *Vampyromorpha*) mají chitinózní gladius velmi podobný gladiu teutidů a jeho délka odpovídá délce pláště. Tvoří ho tři morfologicky odlišené části — dorzální deska, konus a rostrum. Velmi zřetelné jsou místa úchytů svalů. U řádu chobotnice (*Octopoda*) došlo během evoluce



Obr. 7 Evoluce nadřádu osmiramenných (Octopodiformes). Evoluční trend naznačuje redukci gladia až úplnou ztrátu u některých taxonů (x). Podle V. Bizikova (2004) ♦ Obr. 8 Schéma vzniku bentických osmiramenných. Podle Younga a spol. (1998) ♦ Obr. 9 Rudimenty gladia (šípky) u surnokřídové „chobotnice“ *Palaeoctopus newboldi*. Libanon (délka 45 mm)

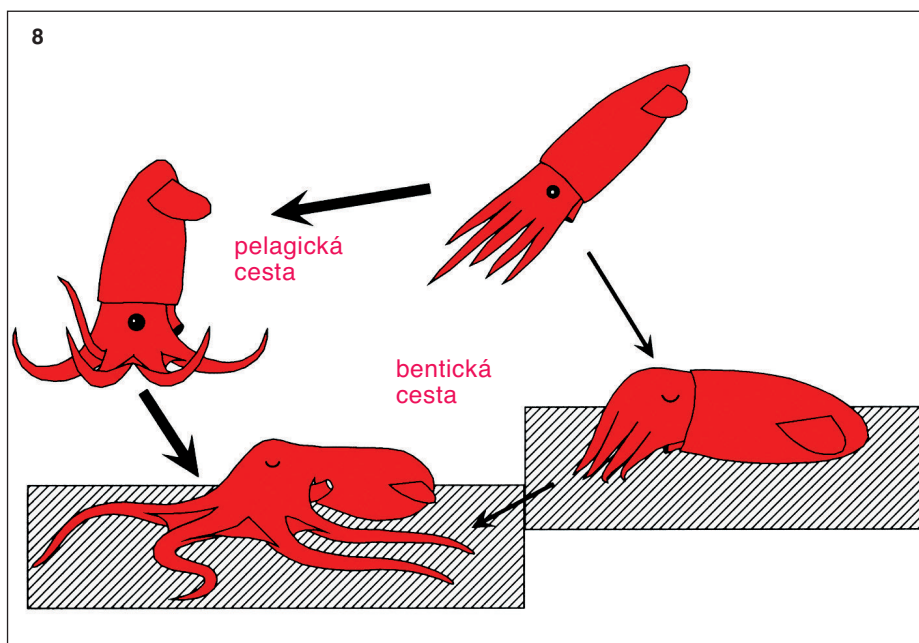
k poměrně výrazné redukci gladia. U podřádu *Cirrata* vytváří chrupavčitý gladius strukturu tvaru U, na který se upínají svaly. Charakteristické jsou blány mezi rameny, které dosahují až ke konečkům ramen. Zástupci tohoto podřádu mají vyvinuté ploutvičky. U podřádu *Incirrata* pokročila redukce gladia tak, že jeho zbytky tvoří pár stilet (srpovitých destiček), u některých druhů došlo dokonce k redukci úplně. Ploutvičky u této skupiny zcela chybějí. Přechod od pelagického (plavání v otevřeném moři) na bentický způsob života (u dna) u nadřádu *Octopodiformes* byl zřejmě dán preadaptací rozmístění ramen a orientací ústního otvoru směrem k mořskému dnu. Proto se zdá být pravděpodobnější tzv. pelagická cesta vzniku osmiramenných (obr. 8).

Jedna skupina osmiramenných je pozoruhodná vytvořením vnější vápenité schránky. Týká se to argonautů (*Argonauta*), resp. jejich samic. Nejde o homologickou schránku např. se schránkou amonitů nebo nautiloidů, přesto schránka argonau-



tů konvergentně ovlivňuje plovací schopnost a zároveň slouží jako ochrana před predátory. Argonauti získaní ze žaludků ryb vlkoušů (*Anarhichas*) a mečounů (*Xiphias*) mají téměř vždy všechna ramena zatažená a exponované jsou pouze jejich báze a zobák. Toto obranné chování je známé např. i u mělkovodních chobotnic, které využívají různých otvorů ve skalách. Nejstarší argonauti byli popsáni z pozdně oligocenních uloženin Japonska (cca 25 milionů let) a jejich schránky jsou mnohem silněji mineralizovány. To naznačuje určitý evoluční proces, kdy došlo k redukci kalcifikace schránky výměnou za odlehčení.

Neznáme přesně původ argonautů, zcela jistě jsou ale potomky třetíhornsých rodů. Jejich evoluční historie možná začíná už koncem křída. Nápadná podobnost schránek argonautů s některými amonity navodila myšlenku, zda původní předci argonautů neokupovali na dně prázdné schránky amonitů (se zhroutenými septy). Po vyhynutí amonitů na konci křída mohli předci argonautů vyvinout žláznaté orgány na ramenech a zpočátku „opravovat“ jimi obsazené schránky amonitů. Později mohli schránku amonita zcela nahradit vlastní





vyloženou schránkou, která kopírovala původní „formu“. Je také možné, že formou — předlohou nebyli amoniti, ale nějaký zcela jiný živočich např. v první polovině třetihor. Tato teorie je velmi zajímavá, má však jeden nedostatek — chybějí paleontologické důkazy. Ať tak či tak, je původ

schránky argonautů doposud jednou velkou neznámou i z toho důvodu, že všichni známí zástupci argonautů jsou nebo byli pelagičtí.

Velkou poklonu a pozornost zasluhují blízcí příbuzní argonautů — chobotnice. Nejstarší a zároveň velmi problematický

Obr. 10 Proteroctopus ribeti — nejstarší, ale problematický možný předek chobotnice ze střední jury Francie (délka 110 mm). Snímky D. Fuchse, pokud není uvedeno jinak; s laskavým svolením autora

nález (objevily se dokonce názory, že nemusí jít o hlavonožce) předka chobotnice — *Proteroctopus ribeti* — pochází ze střední jury (160 milionů let) Francie (obr. 10). Ze svrchní křídy (80 milionů let) Libanonu pochází nález druhu *Palaeoctopus newboldi*, který má ještě zachované ploutvičky, přesto vykazuje všechny znaky, které ho řadí do skupiny *Incirrata*. Výrazné jsou též rudimenty původního gladia (obr. 9). Evoluce chobotnic a jejich příbuzných je během třetihor velmi špatně dokumentována. Jedinou stopou třetihorních osmiramenných je nález oligocenních argonautů (viz výše).

Chobotnice vynikají neuvěřitelnou inteligencí, která se mj. projevuje i schopností učení. Dokáží rozeznávat až několik symbolů, rychlost učení je dokonce 12× vyšší než např. u psů. Je samozřejmě obtížné měřit jakési pomyslné IQ těchto hlavonožců, nicméně odborníky chobotnice uchvátily natolik, že jim v 60. letech 20. stol. přidělili přezdívku „primáti moří“ a britská vláda je v r. 1986 jako jediné bezobratlé zařadila do seznamu živočichů, kteří se nesmějí týrat.

Reprodukce ryb dolní Moravy a Dyje

Zdenka Valová

Zachování životaschopných populací původních druhů ryb patří k základním úkolům současného rybářského a ochrannářského managementu říčních ekosystémů. I přes intenzivní rybářské obhospodařování a vysazování odchovaných ryb hraje ve velkých nížinných řekách přirozená reprodukce nejvýznamnější úlohu pro udržení a rozvoj rybích populací.



Produktivita nížinných aluviálních toků je přímo závislá na spojení hlavního koryta řeky s vodami v nivě a na periodických záplavách zaplavovaného (inundačního) území. Říční ramena v inundačním území mají význam pro život celého říčního systému. Slouží především jako inkubátor a rezervoár planktonu a bentosu zásobující ryby potravou a jsou důležitými místy pro tření mnoha druhů ryb a následné odrůstání plůdku. Neméně významnou roli hrají při vysokých průtocích či havarijních otráveních, kdy slouží jako refugium pro velké množství organismů a zároveň jako centrum obnovy ztracených populací v hlavním toku.

Mnoho velkých evropských řek bylo pro potřeby lodní dopravy upraveno do podoby splavných kanálů. V těchto tocích proběhly zásadní změny hydrologického režimu, což mělo rozsáhlé a obtížně napravitelné negativní následky na původní osídlení rybami. Napřímením trasy koryta toku došlo k podstatnému zkrácení břehové linie, zmenšení vodní plochy a zániku nebo zmenšení inundačního území. Jedním z negativních následků úprav vodních toků je rovněž přerušování jejich biologické kontinuity zbudováním vodních staveb různého typu (jezy, přehradní nádrže). Znemožnila se migrace ryb a doplňování a obnovy rybího společenstva z níže položených úseků. Úprava koryta a břehového opevnění snižuje členitost dna a břehů, což vede ke zhoršení životních podmínek pro ryby. Taktéž intenzivní lodní doprava má ničivé účinky na biocenózu, silné vlnobití vede ke značnému narušení příbřežních zón.

Vodohospodářské úpravy

Vodohospodářské úpravy se nevyhnuly ani říčním systémům na našem území.

Zaplavený lužní les v aluviu řeky Dyje