

Přehlížená rozmanitost slepýšů

Nenápadně vyhlížející, široce rozšířené a všem dobře známé druhy mohou někdy úspěšně mást celé generace zoologů. Kdo by ostatně čekal, že populace morfologicky velmi podobných slepýšů přiřazované dlouhodobě k „obyčejnému“ slepýši křehkému (*Anguis fragilis*) by ve skutečnosti mohly představovat skupinu vzájemně odlišných taxonů? Výzkum našich, ale i dalších evropských a asijských slepýšů však ukázal, že pod jménem slepýš křehký se opravdu ukrývalo několik donedávna nerozpoznaných druhů. Dnes víme, že právě slepýši jsou velice dobrou modelovou skupinou pro výzkum skryté diverzity plazů a evolučních procesů, které k ní vedou.

Herpetofauna Evropy je na rozdíl od většiny ostatních částí světa velmi dobře prostudovaná. Za posledních 20 let se seznam evropských druhů plazů rozrostl jen asi o 20 nových jmen, což se nedá srovnat se stovkami nových druhů objevených ve stejném období v tropech. Úplně neznámé druhy plazů se dnes v Evropě daří objevovat jen zcela výjimečně. Příkladem může být zmije walserská (*Vipera walseri*) popsána v r. 2016 z Alp v severozápadní Itálii. Většina jmen, která v posledním období rozšířila seznam evropských plazů, již byla v minulosti známa. Byla užívána pro zřetelně vymezené poddruhy a probíhající výzkum jen tyto poddruhy povýšil na druhovou úroveň. O to větší bylo naše překvapení, když jsme spolu s dalšími kolegy zjistili, že slepýš křehký, považovaný donedávna za jednoho z nejběžnějších a nejrozšířenějších evropských plazů, ve skutečnosti představuje čtyři samostatné druhy. Na existenci dvou z nich přítomnost neupozorňovaly ani známé poddruhy.

Vývoj poznatků o taxonomii slepýšů

Slepýš křehký patří ke klasickým linnéovským druhům. Carl Linné ho popsal již v r. 1758 a jako typovou lokalitu uvedl bez bližšího upřesnění Evropu. Až o 180 let později (1928) omezili známí evropské herpetologové Robert Mertens a Lorenz Müller typovou lokalitu slepýše křehkého na Švédsko. V 19. století bylo běžnou praxí

popisovat a pojmenovávat různé odchylky ve zbarvení a ošupení jednotlivých druhů plazů jako samostatné formy (variety), dokonce i jako odlišné druhy. Této pozornosti neunikl ani slepýš křehký. V jeho případě bylo zavedeno kolem 30 jmen různých variet a druhů, které však ve valné většině neměly hlubší taxonomické opodstatnění. Autoři těchto jmen často neznali variabilitu morfologických znaků slepýšů, a někdy ani rozdíl mezi zbarvením mládat a dospělců nebo zbarvením samců a samic. Kupříkladu ve starší literatuře opakovaně zmiňované jméno *A. fragilis* var. *lineata* neoznačovalo zajímavý poddruh slepýše křehkého vyznačující se kontrastním zbarvením se zřetelnou tmavě hnědou linií na hřbetě, ale vztahovalo se pouze k charakteristickému juvenilnímu zbarvení mládat, které do určitého rozsahu přetrvává i u dospělých samic.

Až do počátku 90. let 20. století byl přijímán koncept, že slepýš křehký představuje jediný druh se dvěma až třemi poddruhy – *A. fragilis fragilis* Linnaeus, 1758, *A. f. colchica* (Nordmann, 1840) a *A. f. peloponnesiacus* Štěpánek, 1937. První dva nebyly pro morfologickou podobnost a problematické vymezení diskriminačních znaků obecně přijímány (např. Kminiak 1992). O odlišnosti třetího poddruhu, který popsal z řeckého Peloponésu významný český zoolog Otakar Štěpánek, pochyb nebylo. Zjištěné rozdíly v počtu

šupin kolem těla, tvaru hlavy a zbarvení těla byly jednoznačné. Štěpánek ovšem přehlédnul jednu věc. Více než 40 let před ním si podobných odlišností všiml u slepýšů z řeckých ostrovů Kefalonia a Zakynthos rakouský herpetolog Franz Werner, který tyto ostrovní slepýše také hned popsal jako samostatnou formu *A. fragilis* var. *cephallonica* Werner, 1894. Uběhlo ovšem 50 let, než napadlo další rakouské herpetology v čele s Heinzem Grillitschem srovnat „Wernerovy“ slepýše uložené v Naturhistorisches Museum ve Vídni se „Štěpánkovými“ slepýši ze sbírek Národního muzea v Praze. Srovnání ukázalo, že slepýši žijící na Kefalonii, Zakynthosu i Peloponésu představují identický taxon, jenž lze pokládat za samostatný druh. Na základě pravidla priority zoologické nomenklatury připadlo tomuto druhu jméno *A. cephalonica* Werner, 1894 (Grillitsch a Cabela 1990, Mayer a kol. 1991). Česky ho sice nazýváme slepýš peloponéský, O. Štěpánek však o prvenství v jeho objevu přišel.

Dalších 20 let evropské herpetologové pracovali s představou, že v Evropě žijí dva druhy – slepýš peloponéský, omezený svým rozšířením na Peloponés, Kefalonii, Zakynthos a Ithaku, a s. křehký, který obývá prakticky celou Evropu a na východě zasahuje až na západní Sibiř a do severního Íránu. Nerozřešenou otázkou zůstávalo, zda slepýš křehký je polytypický druh (vytváří poddruhy), nebo ne. Zde morfologické metody využívající takové znaky, jako je pozice prefrontálních štítků na hlavě, počet podélných řad šupin kolem středu těla nebo přítomnost či nepřítomnost ušního otvoru, poněkud selhávaly. Němečtí autoři Wolfgang Völkl a Dirk Alfermann (2007) sice publikovali monografii založenou na datech dřívějších badatelů, kde koncept dvou poddruhů přijali, ale jejich představa o rozšíření daných poddruhů měla nedostatky. Uvedli, že mezi *A. fragilis fragilis* rozšířeným na západě a *A. f. colchica* vyskytujícím se na východě se nachází severojižně orientovaná zóna, ve které žijí slepýši s přechodnými znaky mezi oběma poddruhy. Tuto relativně úzkou zónu vedli přibližně od severovýchodního pobřeží Polska přes východní Slovensko a střední Maďarsko na jih až po severní Albánii. Bližší pohled na výskyt jedinců se znaky typickými pro jeden nebo druhý poddruh však ukazoval, že zóna je zjevně nepřesná, a především na severu a na jihu nevysvětluje dobře dosud známé poznatky o rozšíření diskriminačních znaků mezi zatím studovanými populacemi slepýšů. Bylo zřejmé, že bez použití jiných metod se problém vyřešit nepodaří.

Potřebný nemorfologický nástroj pro další výzkum poskytly molekulárněgenetické metody, které se začaly ve výzkumu systematiky obratlovců na začátku 21. století široce uplatňovat, zejména multikusové přístupy kombinace analýz mitochondriální a jaderné DNA. V našich studiích jsme použili nukleotidové sekvence jednoho úseku mitochondriální DNA a dvou jaderných genů kódujících proteiny. Variabilita těchto úseků DNA jasně ukázala existenci většího počtu evolučních linií slepýšů. Vedle morfologicky a rovněž geneticky dobře odlišeného slepýše





1 Schematická mapa rozšíření slepýšů rodu *Anguis*. Upraveno podle: D. Jablonski a kol. (2016, 2017) a nepublikovaných dat

2 Pářící se slepýši křehcí (*A. fragilis*). Slepýši mají zajímavé chování, podrobněji je však známe pouze u tohoto druhu.

3 Dospělý samec slepýše východního (*A. colchica*). Modré skvrny, byť méně výrazné, mohou mít na hřbetě starší samci i ostatních druhů s výjimkou s. peloponéského. Foto J. Moravec (obr. 2 a 3)

4 Slepýš peloponéský (*A. cephallonica*). Samci tohoto druhu mají ostře odlišené zbarvení hřbetu a boků. U zbývajících druhů slepýšů je to znak typický pro samice. Foto V. Gvoždík (obr. 4 a 6)

5 Slepýš řecký (*A. graeca*), dospělý samec. Foto D. Jablonski

6 Nedospělý jedinec slepýše italského (*A. veronensis*)

peloponéského jsme v první studii zjistili tři hluboce odlišné evoluční linie v rámci s. „křehkého“ (Gvoždík a kol. 2010). Dvě linie měly široký areál v západní versus východní polovině Evropy (včetně západní Asie). Jejich kontakt byl doložen mimo jiné i na našem území v oblasti Moravy a Slezska. Třetí linie byla zjištěna výhradně v jižní části Balkánského poloostrova. Tyto tři evoluční linie jsme navrhli hodnotit jako samostatné druhy: slepýš křehký (*sensu stricto*, v užším slova smyslu), s. východní (*A. colchica*) a s. řecký (*A. graeca* Bedriaga, 1881). Vědecké jméno pro slepýše řeckého bylo dostupné v seznamu

domnělých synonym pro s. křehkého. Šlo o jméno zavedené v 19. století jako varieta (v tehdejší kontextu poddruh) slepýše křehkého, ale v zásadě po celé 20. století neuznávané jako taxonomicky platné. Variabilita mitochondriální DNA, která má obecně rychlejší mutační rychlost než jaderné úseky kódující proteiny, pak pomohla rozlišit u slepýše východního další tři geneticky odlišné a geograficky vymezené linie, které jsme navrhli hodnotit jako poddruhy a pojmenovali je opět dostupnými vědeckými jmény: nominotypický poddruh *A. c. colchica* s výskytem v oblasti Kavkazu, *A. c. orientalis* Anderson, 1872, v jihokaspické oblasti a *A. c. incerta* Krynicki, 1837, vyskytující se na většině území střední a východní Evropy.

Naše genetická studie navíc ukázala další zajímavou věc. Morfologické znaky, které byly původně bez úspěchu pro odlišení západních a východních populací evropských slepýšů používány, nejsou bezcenné. Naopak, slepýše východního lze od s. křehkého podle morfologických znaků poměrně dobře rozpoznat (na území České republiky je nejspolehlivějším znakem větší počet šupin kolem středu těla: 28–30 versus 24–26). Problém spočíval v neznalosti přesného průběhu hranice rozšíření obou druhů a v tom, že nikdo nepředpokládal, že na Balkáně žije další morfologicky velmi podobný (kryptický) druh.

Naše původní vzorkování areálu slepýšů bylo poměrně omezené. Proto jsme pokračovali dále a zaměřili se zejména na oblasti dosud opomíjené, jako byl Apenin-

ský poloostrov. V navazující práci (Gvoždík a kol. 2013) jsme zjistili, že slepýši z území Itálie a jihovýchodní Francie patří k další zřetelně odlišné evoluční linii. Oprášili jsme pro ně opět staré, ale dostupné jméno *A. veronensis* Pollini, 1818. Toto vědecké jméno bylo zavedeno samotným autorem Círem Pollinim s nejistotou, zda jde o odlišný druh, kdy Pollini popis založil na dvou juvenilních exemplářích o délce těla 8 cm. Přes autorem konstatovanou nejistotu a téměř dvě století praktického zapomenutí v synonymice slepýše křehkého bylo jméno formálně dostupné a my jsme ho použili pro označení s. italského (*A. veronensis*).

Současný výzkum slepýšů

Pro spolehlivé odhalení vzájemných fylogenetických vztahů jednotlivých taxonů slepýšů nyní aplikujeme fylogenomické přístupy využívající stovky úseků napříč celým genomem. Na finální výsledky si ještě musíme počkat, nicméně je zřejmé, že jednotlivé druhy vznikly před miliony let, zřejmě v období na pomezí miocénu a pliocénu (přibližně před 5 miliony let) s další postupnou diverzifikací v průběhu pliocénu. Je známo, že v té době docházelo ke změně globálního klimatu. To se v průměru ochlazovalo a začínalo také periodicky kolísat. Je pravděpodobné, že některé tyto klimatické změny společně se změnami ekosystémů vedly k rozdělení celistvého areálu předka dnešních slepýšů a k postupné diverzifikaci, speciaci – vzniku současných druhů. Tyto druhy vznikly zřejmě alopatricky, tedy v geografickém oddělení v různých částech západopalearktické oblasti patrně zhruba odpovídajícím dnešnímu rozšíření: slepýš křehký v západní polovině Evropy, s. italský na Apeninském poloostrově, s. řecký na jihu hlavní části Balkánského poloostrova, zatímco s. peloponéský na Peloponésu a s. východní ve východní polovině Evropy. V době vzniku žily všechny druhy pravděpodobně geograficky odděleně. S průběžnými klimatickými změnami v pliocénu a zvláště pak klimaticky bouřlivém pleistocénu docházelo zřejmě k opětovným dočasným kontaktům jednotlivých druhů, které můžeme pozorovat i v současném interglaciálu – holocénu. Dnešní rozšíření jednotlivých druhů slepýšů má parapatrický charakter, vzájemně se setkávají, ale nežijí společně na větším území. Výjimkou je slepýš řecký a s. peloponéský. Oba žijí v oblasti severní části Peloponésu, ale i v jejich případě se zdá, že je zóna překryvu omezená. Ostatní druhy vytvářejí mezi sebou úzké kontaktní zóny, kde v případě všech setkávajících se taxonů dochází v určité míře k hybridizaci (vzájemnému křížení). Tyto zóny se pak nazývají hybridními. V současnosti studujeme hybridní zónu mezi druhy s. křehký a s. východní, abychom lépe pochopili jejich vzájemné evolučně-ekologické vztahy.

Hybridní zóny jsou ideální přírodní laboratoře, kde můžeme studovat mikroevoluční principy udržování odlišností dvou blízkých druhů (často, ale ne nutně sesterských, viz článek na str. 198). K udržování hybridních zón dochází, pokud se genomy dceřiných populací/druhů liší již natolik, že nejsou společně správně



funkční, ale zároveň biologická zdatnost (fitness) jejich hybridů není zcela nulová. Pak dochází k přenosu alel mezi jednotlivými populacemi/druhy, k procesu zvanému introgrese nebo mezipopulační tok genů, tedy v případě odlišných druhů k mezidruhové hybridizaci. Do jaké míry k hybridizacím dochází, záleží na mnoha faktorech, zejména ekologii zúčastněných druhů. Pokud se v evoluci jejich ekologická nika jasně neodlišila, lze předpokládat výraznější stupeň hybridizace. Naopak tomu bude, pokud se ekologická nika dceřiných druhů již v některých ohledech změnila. Proto ve studiu hybridních zón pomáhá dnes populární modelování rozšíření jednotlivých druhů na základě jejich environmentálních nik. Zajímavým a dosud málo studovaným a objasněným fenoménem je historický pohyb hybridní zóny. Když totiž uvážíme, že dnešní hybridní zóny existují mezi druhy obvykle po tisíciletí, lze předpokládat, že během tak dlouhého období docházelo k jejich geografickým posunům. Ty mohly být dány jak intenzivnějším tokem genů v určitém mezidruhovém směru, tak postupnými změnami okolní krajiny/ekosystémů. Z předběžného zhodnocení se zdá, že historicky mohl posun hybridní zóny probíhat také mezi slepýšem křehkým a s. východním.

Přínos výzkumu pro ochranu

Výzkum slepýšů tedy ukazuje, že žádný druh není tak „obyčejný“, abychom jej mohli přehlížet a upozadit. Studium skryté diverzity má zásadní význam pro poznání skutečné druhové skladby fauny i tak prozkoumaných oblastí, jako je střední Evropa. Rozpoznání kryptických druhů, které pro morfologickou podobnost unikaly pozornosti, má velký přínos především pro účinnou ochranu rozmanitosti fauny. Pojmenováním těchto dosud přehlížených druhů a upřesněním jejich areálů dostává přístup k druhové ochraně nový rozměr. To, co byl domněle běžný, široce rozšířený druh, jehož ochraně nebylo třeba věnovat zvýšenou pozornost, může být ve skutečnosti skupina více druhů s menšími areály, zajímavými kontaktními zónami a mimořádnou evoluční historií.

V tomto světle nabývá prudce na významu citlivé zacházení s populacemi jednotlivých druhů. V České republice, ležící uprostřed Evropy, sice nežijí žádní endemičtí plazi, naše herpetofauna je přesto pozoruhodná. Je to dané tím, že právě naším středoevropským prostorem probíhají hranice areálů řady druhů plazů nebo jejich vývojových linií (Moravec 2019). Některé druhy zde mají severní hranici výskytu, slepýši tvoří hybridní zónu a tře-

ba v případě užovky obojkové (*Natrix natrix*) a zřejmě i zmije obecné (*Vipera berus*) k nám zasahuje více evolučních linií těchto hadů. Genetická diverzita tohoto společenství plazů je nesmírně cenná tím, že v sobě skrývá zajímavé informace o vývoji evropské fauny. Je ovšem také velice zranitelná. Necitlivé zacházení s populacemi našich plazů může snadno způsobit nenávratné škody. Z pohledu zachování genetické diverzity není hrozbou jen fragmentace a likvidace populací v důsledku ničení jejich původních biotopů. Velmi nebezpečné mohou být i dobře míněné, ale nedostatečně uvážené záchranné transfery na delší vzdálenosti. Introdukce jedinců určitého druhu na lokality obývané nebo v blízkosti osídlené geneticky odlišnou populací stejného druhu může snadno vést ke znehodnocení genofondu dané populace.

V současnosti probíhající výzkum je podpořen Grantovou agenturou ČR (projekt č. 18-24544S).

Použitou literaturu uvádíme na webových stránkách Živy.

Petr Ráb

Endemické sladkovodní ryby Evropy

Před několika lety vyvolala kniha *Handbook of European Freshwater Fishes* (Příručka k určování evropských sladkovodních ryb, Cornol a Berlin 2007) autorů Maurice Kottelata a Jorga Freyhofa v odborné komunitě pozdvižení a byla velkým impulzem pro další intenzivní ichtyologický průzkum skutečné druhové diverzity v evropských vodách (jak jsem také uvedl v recenzi knihy v *Živě* 2013, 6: 281–284). Tato příručka totiž ukázala, že v Evropě žije nejméně 540 původních druhů sladkovodních ryb, tedy mnohem více než se předpokládalo. Není proto divu, že se mezi nimi nachází řada endemických druhů, které mají jen omezené zeměpisné rozšíření, nebo jsou známy z jediné lokality.

Příkladem takového druhu je perlín rumunský (*Scardinius racovitzai*), který se vyskytoval pouze v termálním prameni Petzea o průměru asi 100 m, blízko rumunského města Oradea (dnes žije výhradně v akvarijním chovu). Těchto endemických sladkovodních druhů je v Evropě přes 200, tedy více než třetina známé druhové diverzity. Přesné číslo však udat nelze, protože intenzivní ichtyologický průzkum evropských vod stále pokračuje a objevují se popisy nových druhů. Třeba hrouzka *Romanogobio skywalkerii* (to je druhové jméno, že?) známe (zatím) ze dvou

úseků rakouské řeky Mur v povodí Drávy (Friedrich a kol. 2018) nebo parmu *Barbus biharicus* z řeky Bystrý Kriš na pomezí Maďarska a Rumunska (László a kol. 2016). Je zřejmé, že podat celkový výčet endemické evropské sladkovodní ichtyofauny znamená úkol přesahující popularizující přehled, následující text je proto jen mým osobním výběrem zajímavostí o těchto rybách.

Na úvod musíme zdůraznit, že termín endemický je zeměpisně relativní. V tomto článku jsou za endemické považovány ty druhy, které mají jen velmi malé, nebo

lokální či bodové rozšíření, a navíc se vyskytují pouze v Evropě, jak je definována ve zmíněné knize (viz Živa 2013, 6). Evropská ichtyogeografická oblast je však daleko rozsáhlejší (Bañarescu 1990, 1992), od severozápadního cípu Afriky v Maroku až do některých oblastí Střední Asie. Tak např. některé druhy pstruhů rodu *Salmo* jsou endemity jezer nebo malých řek v Maroku (*S. akairos*, *S. multipunctata*, *S. viridis*), zatímco jiné se vyskytují až v horním povodí Amu Darji (*S. oxianus*, jméno považované za mladší synonymum *S. trutta*, tedy formu našeho pstruha potočního; dnes je však zřejmé, že jde o samostatný druh). Podobné příklady bychom našli i u řady jiných evropských ryb. Není proto překvapující, že na tak velkém území mohou být endemické i některé vyšší taxony než druhy, např. rody jako mihule rodu *Caspiomyzon*, parmička (*Aulopyge*), parma (*Barbus*), ostroretky rodů *Achondrostoma* (obr. 4), *Iberochondrostoma*, *Parachondrostoma* nebo *Protochondrostoma*, cejněk (*Blicca*), saramugo (*Anaocypris*), plotička (*Pachychilon*), slunky rodů *Pelagus* (viz obr. 7) a *Phoxinellus*, plotice rodu *Sarmarutilus*, perkarina (*Percarina*), drskovec (*Romanichthys*) a drsek (*Zingel*, obr. 11) nebo některé rody hlaváčů a hlaváček jako *Economidichthys* či *Proterorhinus* (obr. 9). Evropa má však také jednu, a nutno říci jedinou, endemickou čeleď ryb – samarukovití (Valenciidae), se třemi druhy drobných rybek rodu *Valencia* vyskytujících se na malém úseku pobřeží východního Španělska (samaruk španělský – *V. hispanica*), na pobřeží Albánie, přilehlé části Řecka a ostrova Korfu (s. řecký – *V. letourneuxii*) a v dolních tocích řeckých řek Pinnos a Mornos (s. Roberty – *V. robertae*). Další vyšší taxony však v Evropě nežijí a (nejen) její sladkovodní ichtyofauna je