

# Chromozómová evoluce štik a blatňáků

Petr Ráb

Štiky a blatňáci — podřád *Esocidae* — jsou jak svým způsobem života, tak fylogenetickým vývojem a současným zeměpisným rozšířením velmi zajímavou skupinou sladkovodních ryb. Štiky — rod *Esox* — jsou široce rozšířeny téměř v celé holarktické oblasti. Největší areál má štika obecná, *E. lucius*, obývá téměř celou Evropu, bazén Aralského moře, Sibiř a část Severní Ameriky. Ve východní Asii, v oblasti Amuru a na části Sachalinu nahrazuje štika obecnou jiný druh, *E. reicherti*. V Severní Americe žije pak vedle *E. lucius* další tři druhy: *E. americanus*, *E. niger* a v cestopisné literatuře známá obří štika muskulanga, *E. masquinongy*. Další větev skupiny — blatňáci — mají na rozdíl od štik typicky diskontinuální a dosti kuriózní zeměpisné rozšíření. Rod blatňák — *Umbra* — zahrnuje tři recentní druhy: *U. limi* obývá střední a *U. pygmaea* východní části Spojených států, kdežto *U. krameri* je, či vlastně ještě donedávna byl rozšířen v oblasti dolních toků Dunaje, Dněstru a Prutu v jihovýchodní Evropě. Další americký druh *Novumbra hubbsi* je svým rozšířením omezen na povodí řeky Chehalis v západní části severoamerického státu Washington. *Dallia pectoralis*, tzv. černá ryba, žije v západních oblastech Aljašky a ve východní části Čukotského poloostrova. Další, nově popsáný druh rodu *Dallia*, *D. admirabilis*, se vyskytuje v povodí řeky Amguema, tedy západněji, než dosahuje část areálu *D. pectoralis*. Jak je patrné, většina recentních druhů podřádu *Esocidae* se vyskytuje v Severní Americe, přesto však celá skupina vznikla ve Starém světě, jak o tom svědčí řada paleontologických důkazů. Čtenáři Živý měli již možnost seznámit se podrobně se současnými názory na fylogenetický vývoj celé skupiny ve velmi zajímavém článku dr. Obrhelové (viz Živa 3/78). Proto jen stručně připomeňme, že z původní čeledi *Paleoesocidae* se na jedné straně oddělila větev, která dala vznik dnešnímu rodu *Esox*, na druhé straně pak je vývojová linie vedoucí k dnešním rodům *Umbra*, *Novumbra* a *Dallia*.

Zatímco názory na systematické postavení rodu *Esox* — tvoří monogenerickou čeleď *Esocidae* — jsou shodné, názory na systematické postavení rodů druhé větve a jejich vzájemné vztahy se značně různí. Mnoho autorů spojuje rody *Umbra*, *Novumbra* a *Dallia* do jedné čeledi *Umbridae*, ale neshodují se v názorech na vzájemnou příbuznost uvedených forem. Tak např. Nelson (1972) považuje rod *Dallia* za velmi blízký rodu *Umbra* a rozeznává dvě podčeledi: *Umbrinae* s rody *Umbra* a *Dallia* a *Novumbrinae* s rodem *Novumbra*.

Naproti tomu Cavender (1969) považuje rod *Dallia* za bližší rodu *Novumbra* než rodu *Umbra*, aniž by však rozeznával podčeledi v čeledi *Umbridae*; Syčevská (1976) jde v tomto názoru ještě dále a umísťuje rody *Dallia* a *Novumbra* do samostatné čeledi *Dallidae*. Čerešněv (1980) se však domnívá, že takovéto rozdělení na dvě vývojové linie, tj. *Novumbra* a *Dallia* na jedné a *Umbra* na druhé straně, není opodstatněné,

protože některé morfologické znaky *D. admirabilis* přibližují rodu *Dallia* rodu *Umbra*. Někteří další odborníci však rovněž považují rod *Dallia* za představitele vlastní čeledi, např. Mc Phail a Jones (1970), či dokonce nadčeledi, jako Lindberg (1973). Cílenější je starší názor Jordana a Evermanna (1886), kteří se domnívali, že rod *Dallia* je představitelem samostatného řádu.

Příspěvek k řešení podobných nejasných problémů mohou poskytnout výsledky některých oborů, jejichž použití nebylo dříve obvyklé. Dnes jsou známy, s výjimkou nově popsané *D. admirabilis*, karyotypy všech recentních druhů štik a blatňáků. Jak tedy vypadá tato problematická situace v názorech na vzájemnou příbuznost jednotlivých forem ve světle cytogenetických údajů. Všechny pět druhů rodu *Esox* má uniformní, navzájem od sebe nerozeznatelný karyotyp, složený z 50 akrocentrických chromozómů. Evropský druh *Umbra krameri* je charakterizován karyotypem složeným ze 44 akrocentrických chromozómů, kdežto americké druhy *U. limi* a

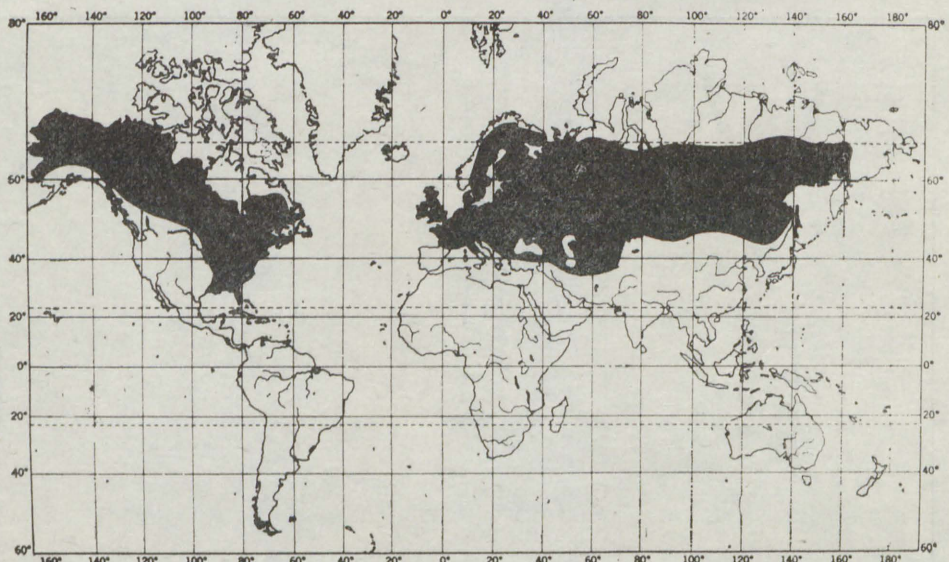
*U. pygmaea* mají navzájem shodný karyotyp složený z 22 velkých dvouramenných chromozómů, takže počet chromozómálních ramének (tzv. hodnota NF) je 44, což je shodné s hodnotou NF evropského blatňáka tmavého. Odlišné jsou karyotypy zbylých zástupců: *Novumbra hubbsi* má 48 chromozómů a karyotyp je složen z chromozómů dvouramenných i jednoramenných, takže počet chromozómových ramének je 74; *Dallia pectoralis* má karyotyp tvořený 78 chromozómy všech typů a hodnota NF je přibližně 116. Navíc přesné měření obsahu jaderné DNK ukázalo, že zástupci rodu *Umbra* mají dvakrát více DNK než všechny ostatní druhy této skupiny, což je charakteristický rys totální duplikace genomu.

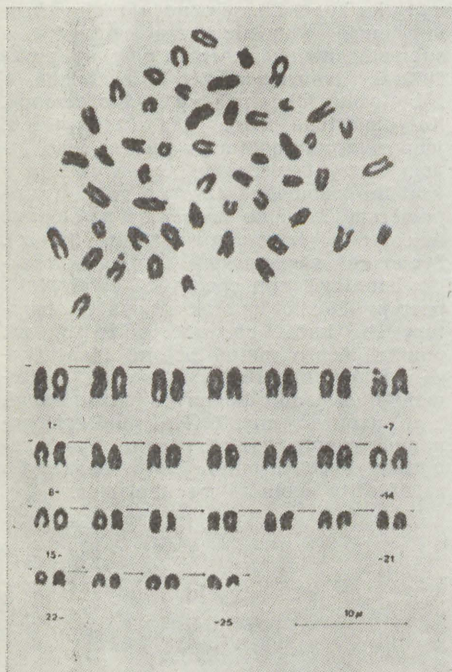
Jakou chromozómovou evoluci uvnitř této skupiny ryb lze tedy předpokládat? Na tomto místě je nutno připomenout, že většina odborníků, která se podobnou problematikou zabývá, se domnívá, že původní, primitivní karyotyp obratlovců byl složen ze 48 akrocentrických chromozómů a že každá změna tohoto stavu představuje určitý vývojový stupeň.

Chromozómové charakteristiky zástupců podřádu *Esocidae*

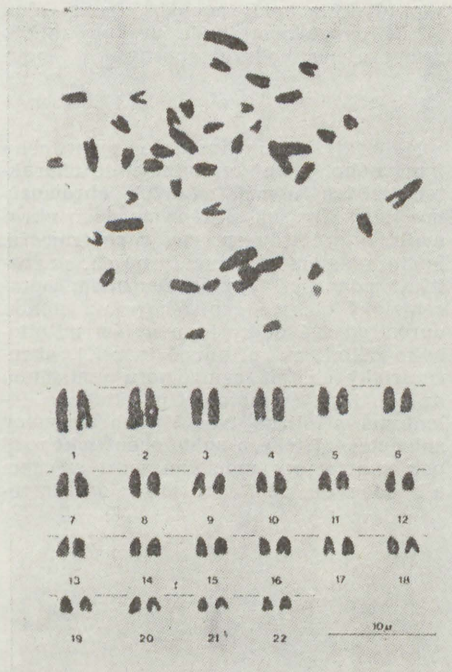
Druh	Počet chromozómů (2n)	Počet chromozómových ramének (NF)
<i>Esox lucius</i>	50	50
<i>E. reicherti</i>	50	50
<i>E. americanus</i>	50	50
<i>E. niger</i>	50	50
<i>E. masquinongy</i>	50	50
<i>Umbra krameri</i>	44	44
<i>U. limi</i>	22	44
<i>U. pygmaea</i>	22	44
<i>Novumbra hubbsi</i>	48	74
<i>Dallia pectoralis</i>	78	asi 116

Zeměpisné rozšíření rodu *Esox*





Karyotyp štíky obecné (*Esox lucius*)



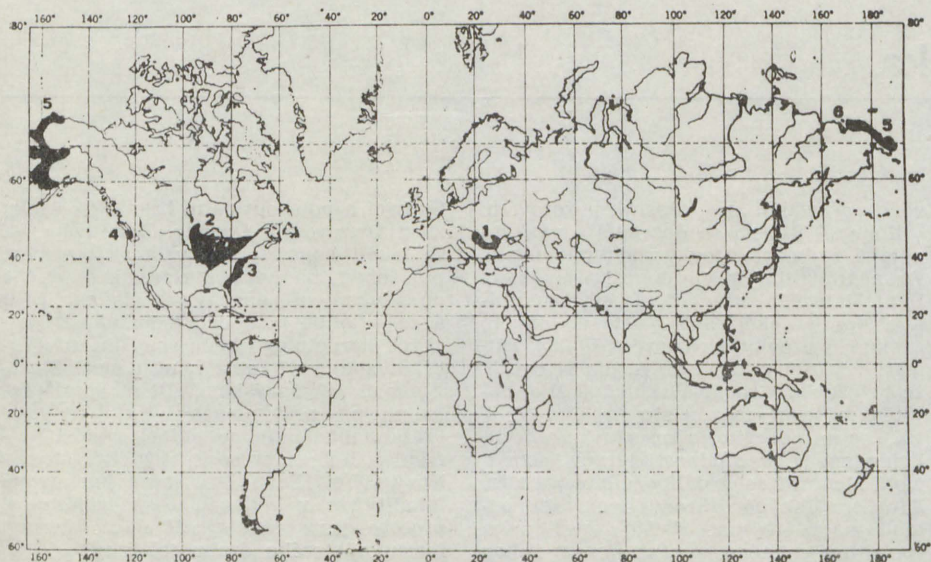
Karyotyp blatňáka tmavého (*Umbra krameri*). Originály P. Ráb

Jestliže je tato teorie, ostatně velmi dobře faktograficky doložená, správná, potom lze mezi současnými druhy této skupiny rozeznat tři různé linie, které se vyznačují odlišnými typy chromozómových změn v průběhu evoluce. Pravděpodobně nejméně se změnil karyotyp štik — je velmi podobný původnímu předpokládanému typu. Lze se tedy domnívat, že i původní formy v podřádu *Esocoidei* — *Paleoesox* nebo *Bolthysia* či pozdější *Proumbra* — měly podobný karyotyp složený ze 48 akrocentrických chromozómů. Nelze však vyloučit mož-

nost, že tento původní karyotyp obsahoval 50 těchto chromozómů, v tom případě by si pak dnešní druhy štik zachovaly naprosto nezměněný karyotyp. Tuto domněnku však nelze ověřit a je více méně spekulací, nicméně je skutečností, že štiky mají nejprimitivnější charakter karyotypu z celé skupiny. Poněkud jiný obraz vývoje poskytují karyotypy druhů *Novumbra hubbsi* a *Dallia pectoralis*. Počet chromozómů u *N. hubbsi*,  $2n=48$ , je totožný s předpokládaným původním počtem chromozómů, avšak struktura karyotypu daná zastoupením jedno-

vých typů chromozómů se od původní předpokládané struktury značně liší. Znamená to, že přeměny karyotypu nebyly numerické povahy, tj. počet chromozómů se nezměnil, ale přeměnami, které postihovaly polohu centromer některých chromozómů (např. pericentrické inverze, nerekiproké nebo nestejněoměrné reciproké translokace či regionální duplikace) se tedy změnil počet chromozómových ramének. Ve vývoji karyotypu *D. pectoralis* pak k posledně jmenovaným změnám přistoupily i změny numerické povahy, výsledkem je pak velmi odlišný karyotyp tohoto druhu. Poslední vývojovou linii představují karyotypy druhů rodu *Umbra*. Především u nich došlo k totální duplikaci genomu, přitom se ale počet chromozómů snížil z původního předpokládaného  $2n=48$  na  $2n=44$  u evropského *U. krameri*. Je však obtížné rozhodnout, zda se tak stalo ztrátou některých chromozómů nebo fragmentací některých chromozómů a následnou fúzí acentrických elementů na nehomologní chromozómy. Karyotypy amerických druhů *U. limi* a *U. pygmaea* mohou být odvozeny od karyotypu *U. krameri* nebo spíše jejich společného předka sérií centrických fúzí [tzv. robertsonovská fúze] všech akrocentrických chromozómů. Tento proces snížil tak počet chromozómů na polovinu, ale počet chromozómových ramének zůstal stejný. Tuto velmi pravděpodobnou domněnku je nutno dále ověřit studiemí o vzájemné homologii chromozómů všech tří druhů rodu *Umbra* pomocí tzv. průhování chromozómů, dosavadní karyometrické údaje však tento předpoklad plně potvrzují. Evropský *U. krameri* má primitivnější karyotyp, bližší předpokládanému původnímu, než jeho američtí příbuzní. Tomu ostatně odpovídá i zjištění, že i některé morfologické znaky např. systém hlavových kanálků, jsou u tohoto druhu primitivnější než u forem amerických. Je možno říci, že charakter karyotypu blatňáka tmavého na jedné straně potvrzuje domněnku o charakteru karyotypu původních forem této skupiny a na druhé straně ukazuje, jak vznikly chromozómové sady amerických druhů rodu *Umbra*. Můžeme tedy shrnout, že cytotonomické údaje podporují názory o existenci dvou samostatných vývojových linií blatňáků: rodu *Umbra* na jedné a rodu *Dallia* a *Novumbra* na druhé straně. Do jaké míry souvisí předpokládané změny karyotypu zástupců podřádu *Esocoidei* s vývojovými změnami morfologickými je obtížné rozhodnout. Je však zajímavé porovnat tento předpokládaný obraz chromozómových změn s dobře palentologicky doloženým vývojem této skupiny. Zatímco u štik, které rozvíjely schopnosti dravce číhavého typu a postupně zvyšovaly tělesnou velikost, byly chromozómové přestavby velmi malé, či snad dokonce žádné. U ostatních, které se postupně adaptovaly na méně dravý způsob života, na lov drobné živé potravy spojený s obratným manévrováním na místě, byly tyto změny značné: chromozómové přestavby postihující polohu centromer bez změny počtu chromozómů (u *N. hubbsi*) nebo se značným zvýšením počtu chromozómů (u *D. pectoralis*) nebo redukce počtu chromozómů na 44 a 33 spojená s duplikací genomu u rodu *Umbra*.

Zeměpisné rozšíření rodů *Umbra*, *Novumbra* a *Dallia*. *Umbra krameri* — 1, *U. limi* — 2, *U. pygmaea* — 3, *Novumbra hubbsi* — 4, *Dallia pectoralis* — 5, *D. admirabilis* — 6. (Upraveno podle Lagera a kol., 1977)



Z předcházejících řádků je patrné, jak nesmírně zajímavá skupina ryb jsou štičky a blatňáci a jak významné místo z vývojového hlediska i z hlediska zeměpisného rozšíření zaujímá evropský blatňák tmavý. Nehledě na nevyčíslitelnou hodnotu kulturní, kterou má každý živočišný nebo rostlinný druh, má *U. krameri* nesmírnou hodnotu i z odborného hlediska. Významně totiž osvětluje nejen vývojovou historii ryb podřádu *Esocoidei*, ale přispívá k poznání i z hlediska obecné cytogenetiky. Vzdělání vztah úplných centrických fází všech chromozómů u druhů rodu *Umbra* je v cytotaxonomii obratlovců naprosto ojedinělý případ. Bohužel, tento ještě nedávno u nás na některých lokalitách hojný druh podle shodného mínění odborníků rychle mizí vlivem drastické likvidace původních stanovišť. Jeho současný výskyt u nás lze označit za

sporadický a není pochyb, že ve velmi blízké budoucnosti bude výskyt tohoto druhu u nás bohužel sporný.

Materiál buněčného jádra se v průběhu buněčného dělení organizuje do charakteristických útvarů zvaných **chromozomy** (ch.); ty jsou složeny ze dvou **chromatid**, které jsou spojeny v **centromere**. Podle umístění centromery na ch. se rozlišují jednotlivé **typy chromozómů**: **metacentrický** ch. má centromeru umístěnou uprostřed své délky (v metafázi mitotického dělení má přibližně tvar X), **akrocentrický** ch. má centromeru umístěnou na konci ch. (v metafázi mitotického dělení má přibližně tvar V), chromozomy **submetacentrické** a **subtelocentrické** mají pak centromery umístěné mezi středem a koncem ch. Část chromatidy od centro-

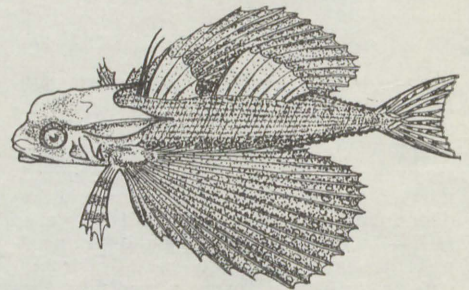
mery ke konci ch. se označuje jako **chromozómové raménko**; **metacentrické** a **submetacentrické** chromozomy se považují za **dvouramenné**, **akrocentrické** a **subtelocentrické** pak za **jednoramenné**. **Karyometrické údaje** charakterizují ch. jeho relativní délkou v sadě a jeho typem, který je určen poměrem delšího a kratšího raménka (tzv. 1/s ratio) nebo poměrem kratšího raménka k celkové délce ch. (tzv. centromerický index). **Pruhování chromozómů** (tzv. chromosome banding) jsou specifické cytologické postupy sloužící ke studiu jemnější struktury ch.; každý ch. sady může být při použití těchto metod přesně identifikován. **Centrickou fází** vznikne ze 2 nehomologních jednoramenných chromozómů 1 ch. dvouramenný. **Totální duplikací genomu** rozumíme úplné zdvojnásobení genetické výbavy, tento jev je považován za důležitý evoluční mechanismus.

## Letucha evropská

Ota Oliva

Letucha evropská, zvaná též mořský kohout (*Dactylopterus volitans*), žije při pobřežích teplejší části Atlantského oceánu v Evropě i Severní Americe, vyskytuje se i ve Středozezemním moři. Dorůstá nejvýše 50 cm délky, obvykle však jen polovinu této velikosti. Ryba je nápadná jednak pestrým zbarvením, jednak prsními ploutvemi, které jsou dvoudílné, jak je z obrázku zřetelně vidět. Jejich pomocí dovede proletět i kratší vzdálenosti vzduchem. Břišní ploutve jsou zakrtnuté a komolcovité, ryba se jimi odstrkuje po dně, na němž si vyhledává potravu, kterou tvoří drobní bezobratlí živočiši. Ryby zdržující se na mělčinách zpravidla v hejnech při pronásledování „vyjedou“ někdy prudce z vody a roztažené prsní ploutve jim slouží jako balanční plochy

při klouzavém krátkém letu nad hladinou. Představy o možnosti letu těchto ryb byly přehnané, skutečnými létajícími rybami jsou letouni z řádu *Beloniformes* (např. *Exocoetus volitans*). Tělo letuch pokrývají drsné šupiny, hlava je hranatá a nápadná krycími kostmi. Postranní čára chybí, vzdušný měchýř je však zachován a je rozdělen do dvou komor. Patří sem 4 rody a asi 4 druhy z tropických a subtropických částí Atlantského oceánu a Indopacifiku. Systematicky byly dříve letuchy přiřazovány do příbuzenstva vranek (*Cottoidei*) v řádu ryb ostnoploutvých (*Perciformes*), dokud se nepoznalo, že jsou na základě řady jiných znaků ostře ohraničenou skupinou tvořící samostatný řád *Dactylopteriformes*. Zajímavé je u nich i vydávání zvuku tře-



Podle Normana překreslila H. Střihavková

ním hyomandibulární kosti o kosti sousední v obličejové a čelistní části lebky.

## O herpetofauně Slezska

Ladislav Neděle

Při toulkách Slezskem jsem se vždy zajímal o obojživelníky a plazy. Při jednom průzkumu jsme objevili zajímavou lokalitu — zatopenou písčovou v blízkosti Opavy. Od r. 1978 jsme tady začali s pozorováním. Během tří let zde byly zjištěny všechny druhy žab včetně blatnice skvrnitě (*Pelobates fuscus*), ropuchy krátkonohé (*Bufo calamita*) a skokana ostronosého (*Rana arvalis*). Z ještěrek jsme objevili ještěrku obecnou (*Lacerta agilis*) a ještěrku živorodou (*Lacerta vivipara*). Z hadů jsme našli jen užovku obojkovou (*Natrix natrix*).

Tato lokalita slouží nyní pionýrům jako mikroz rezervace, kde mladí přírod-

vědci provádějí svá vlastní pozorování.

Roku 1978 jsem se dozvěděl o výskytu nějaké zajímavé užovky na tomto místě. Za několik dní mi ji donesl na stanici Emil Matysčák, který ji při svých potulkách za vysokou zvěří objevil. Byl to exemplář užovky stromové (*Elaphe longissima*) dlouhý 116 cm. Abych si ověřil, že tu užovka stromová skutečně žije, navštívoval jsem toto místo častěji. 27. 4. 1981 se mi podařilo jednu užovku objevit. Vzhledem k neschůdnosti terénu jsem ji mohl sledovat asi z dálky jednoho metru. Z ochranných důvodů neuvádím polohu naleziště, ani dalších, jež mám spolehlivě zjištěna v pásmu mezi řekou

Opavicí a polskou státní hranicí, v úseku mezi Ostravou a Opavou. Domnívám se, že lokality mají přímý vztah k polským, položeným na úpatí Bieszczad, o jejichž původnosti se nepochybuje. Během času a za vydatné pomoci a součinnosti polských herpetologů bude snad možné prokázat spojovací řetěz lokalit mezi Bieszczadami a Opavskem. Dále mne překvapil při průzkumech výskyt ropuchy krátkonohé (*Bufo calamita*) v dost hojném počtu v okresech Frýdek-Místek a Nový Jičín. Hlavně na první jmenované lokalitě se v budoucnu zaměřím více, protože jsem tam zjistil úplně černou formu některého druhu ještěrky.