

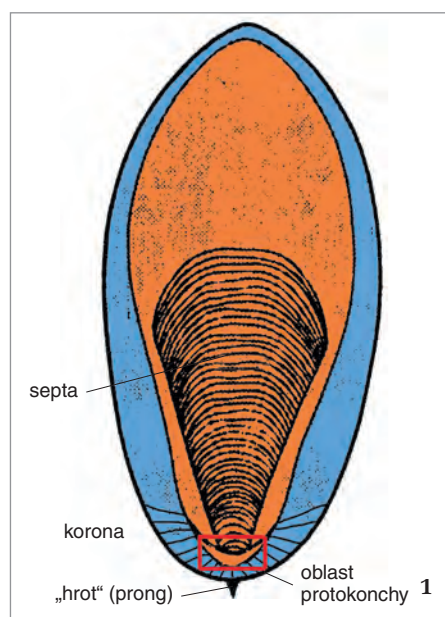
Egyptosépie – „archeopteryx“ mezi hlavonožci

Na počátku r. 2013 dorazila na Ústav geologie a paleontologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze slíbená zásilka od známého nizozemského paleontologa Johna W. Jagta (Natuurhistorisch Museum Maastricht). Podle předběžného vyjádření mělo jít o zbytky schránek starotřetihorních sépiidních hlavonožců, které souhrnně označujeme jako belosépie (dnes je biologové i paleontologové obecně chápou jako přímé předchůdce současných sépií). Byly nalezeny před několika lety belgickou expedicí ve složení R. Speijer, P. Stassen a E. Steurbaut (Katholieke Universiteit Leuven) v jižním Egyptě. Výprava měla za úkol mikropaleontologické a sedimentologické prozkoumání uloženin nejstarších třetihor – paleocénu (66–56 milionů let) – v oblasti saharských jezer na jihu země (nedaleko Asuánu). Kromě mikropaleontologických vzorků si ale členové expedice našťásti všimli i makroskopických nálezů a nakonec se jim podařilo shromáždit 17 exemplářů sépiidních hlavonožců. Přestože fosilie vykazovaly řadu typických znaků belosépií (konkrétně zástupců rodu *Belosaepia*), bylo na těchto pozůstatcích něco podivného. Během několika měsíců intenzivní práce, kdy byla téměř polovina exemplářů rozřezána, broušena, leštěna a analyzována pod různými typy mikroskopů a některé schránky rovněž prošly rentgenovými analytickými metodami, se nakonec vynořil obraz živočicha, kterého můžeme označit jako „archeopteryx“ mezi hlavonožci. Představuje přechod od pozoruhodných křídových předků sépií k přímé evoluční linii vedoucí k dnešním sépiím. Podle země původu dostal hlavonožec jméno *Aegyptosaepia* a druhový název *lugeri* byl zvolen podle průkopníka výzkumů (probíhaly v r. 1999) paleocenních uloženin jižního Egypta – německého geologa Petera Lugera (Košťák a kol. 2013).

Schránka sépií – klíč k jejich evoluci
Dnes známe okolo 120 žijících druhů čeledi sépiovití (*Sepiidae*) blízkých rodu *Sepia* (v současnosti se uvádějí tři rody – *Sepia*, *Sepiella* a *Metasepia*, přičemž *Sepiella* zahrnuje 6–7 druhů a *Metasepia* pouhé dva druhy). Fosilních zástupců rodu *Sepia*, zejména mladotřetihorních (převážně miocenního a pliocenního stáří, 23–2,5 milionu let), odlišujeme zhruba 20. Představitel této pozoruhodné a v mořském ekosystému velmi důležité skupiny hlavonožců se kromě inteligence vyznačují mimo jiné i velmi dobře vyvinutou pevnou vnitřní schránkou, tzv. sépiovou kostí (což je pro schránku měkkýše zcela nevhodný název, který doslova kopíruje anglický termín cuttlebone), lépe je však pro ni používat termín sépion (obr. 1 a 2). Tato schránka je ve skutečnosti velmi silně modifikovaným fragmokonem (původně kuželovitá schránka rozdělená přepážkami na komory), ve kterém živočich pomocí masitého provazce (svazku cév a nervových vláken obalených epitelem) nacházejícího se uvnitř sifonální trubice reguluje množství plynu a kapaliny, a řídí tak klesání nebo stoupání těla ve vodním sloupci. Fragmokon známe u převážné většiny fosilních hlavonožců – např. u loděnkovitých nebo tzv. orthocerů, ale také u aulakocerů, amonitů, belemnitů aj. (viz také Živa 2005, 3 a 4), a několika

v současnosti žijících taxonů (např. loděnek – rody *Nautilus* a *Allonautilus*, spirálovce s jediným rodem *Spirula*, nebo již zmíněných sépií).

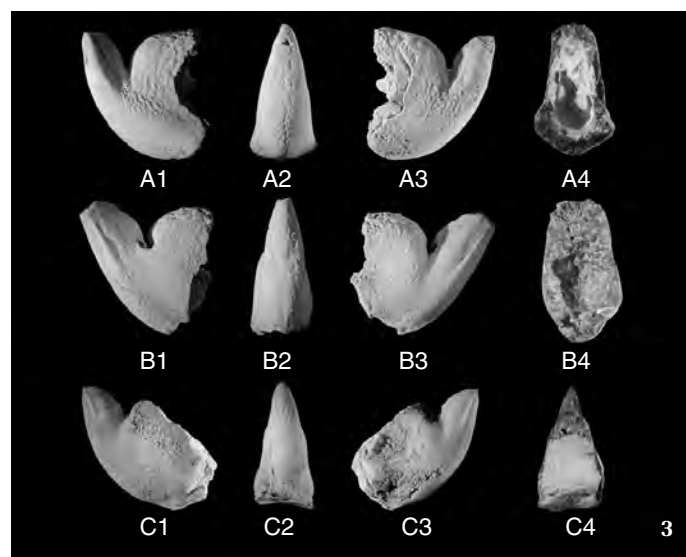
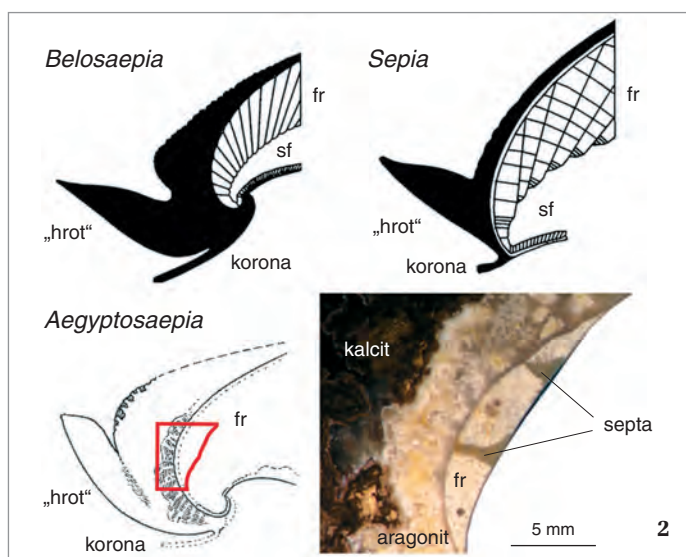
U sépií došlo během fylogeneze k pozoruhodné přeměně fragmokonu, resp. velmi intenzivnímu rozdělení komor na drobné komůrky vyplněné plynem. Tyto komůrky



leží nad sebou v několika desítkách tenkých vrstev (lamel) a jsou vyztužené sloupky. Největší modifikací (oproti převážné většině fosilních zástupců) ale prošla sifonální trubice, která je extrémně přeměněna a na břišní straně na rozdíl od jiných hlavonožců není kryta minerální vrstvou schránky (konotékou). Schránku současných sépií tvoří převážně anorganický materiál, dominuje aragonit, v menším množství se uplatňuje i kalcit a stopově je zastoupen hydroxyapatit. Kromě těchto minerálů se na stavbě sépionu podílí organická hmota (chitin a proteiny). Poslední výzkumy vyhynulých sépiidů využily nové analytické metody a u velmi dobře zachovaných fosilií víceméně potvrdily téměř identické složení schránky, včetně obsahu organických komponent (Doguzhaeva a kol. 2012). Zástupci eocenních belosépií (56 milionů let; viz obr. 2) i nedávno objevené rody *Anomalosaepia* a *Mississaepia* (z jihovýchodu USA) mají ve svých schránkách zabudovány oba minerály – aragonit i kalcit. Pozoruhodné je, že podobný scénář mineralizace vnitřní schránky (aragonitové vrstvy s vnějšími kalcitovými krystaly), jež kryje fragmokon v oblasti počáteční komůrky – protokonchy, se objevuje už na začátku svrchní křídy u některých belemnitů (čeleď *Belemnitellidae*). Není bez zajímavosti, že s touto skupinou nebyly sépie nikdy srovnávány. Původ sépií se donedávna spojoval s poměrně obskurním a vzácným křídovým dvoužábřím hlavonožcem rodu *Conoteuthis* (řád *Diplobelida*, příbuzní belemnitů), u něhož byly nalezeny některé znaky fragmokonu podobné sépiidům. Podrobné analýzy mikrostruktur u nově objevených a dobře zachovaných exemplářů diplobelidů zjistily mimo jiné absenci důležitého znaku sépiidů i spirul – *caeka* (zaslepeného vakovitého konce sifonální trubice, který zasahuje do počáteční komůrky), ale domněnky vyvrátily (Fuchs a kol. 2012).

Co víme o evoluci sépií?

Evoluce sépií je poměrně dobře dokumentována přibližně od období eocénu, zhruba před 56 miliony let. V této době se ve značné diverzitě objevuje zmíněná skupina belosépií. Přes 30 zástupců je známo hlavně z Evropy a Severní Ameriky, vzácnější nálezy pocházejí z oblasti tehdejšího oceánu Tethys (Indie a arabská platforma, která zahrnovala dnešní Arabský poloostrov, severozápadní Irák a jižní Turecko), ojedinělý výskyt byl zaznamenán z rovníkové Afriky. U belosépií pozorujeme v raných ontogenetických stádiích ještě poměrně velké komory, ale také již šikmá septa. V dospělosti se schránka nápadně podobá sépionům recentních sépií. Za pomyslný „přechodný“ článek mezi belosépiemi a sépiemi je považován rod *Hungarosaepia* ze středního eocénu (obr. 4). U belosépií i sépií bývá v zadní, silně mineralizované části schránky dobře vyvinutý trnovitý výběžek prong (v češtině neexistuje ekvivalent, nicméně lze použít termín bodec nebo „hrot“ – v tomto případě jde ale o pouhou analogii s rostrem/hrotem např. belemnitů). K čemu sloužil, je předmětem četných diskuzí. Jednou z uvažovaných možností bylo, že mohl sloužit k rytí v mořském substrátu. Několikrát se podařilo podobné



1 Sépion – vnitřní schránka současné sépie (*Sepia*) v pohledu z břišní části. „Hrot“ je naznačen černě, „embryonální“ oblast okolo počáteční komůrky (protokonchy) v červeném rámečku. Podle: K. Bonik (1977; viz Živa 2005, 3: 125–128)

2 Porovnání řezů vnitřních schránek belosépie (*Belosaepia*), sépie a egyptosépie (*Aegyptosaepia*). Na snímku řezu schránkou egyptosépie je zachycena část fragmokonu s přepážkami (septy) a rozdílná mineralizace schránky tvořené jak kalcitem, tak aragonitem (sf – sifonální trubice; fr – fragmokon). Blíže v textu. Podle: A. Naef (1922); foto M. Košťák

3 Hlavonožec *Aegyptosaepia lugeri* z paleocénu (59,2 milionu let) jižního Egypta. A – holotyp (typový exemplář, podle něhož byl druh popsán), B a C – paratypy (jedinci typové série, slouží k popisu vlastností druhu, které nejsou patrné na holotypu); 1 a 3 – boční pohledy, 2 – zadní část schránky, 4 – přední část (oblast fragmokonu). Výška exemplářů ca 2 cm. Snímky M. Košťák

4 Stratigrafické rozšíření rodů sépiidů (čeledi sépiovití – *Sepiidae*) a morfologické změny schránek v čase. Podle: M. Košťák a kol. (2013)

chování pozorovat i u současných sépií, ale z etologického hlediska jsou to spíše výjimečné případy. Kromě „hrotu“ se v této části schránky setkáváme u recentních i fosilních druhů s vápnitým límečkem označovaným jako korona. Pozoruhodné je, že existence silně mineralizované zadní části schránky sépiidů vápnitého pouzdra (anglicky sheath) s výrazně vyvinutým „hrotem“ se nápadně shoduje s nástupem teplotního maxima ve spodním eocénu. Belosépie v užším pojetí vymírají koncem středního eocénu (ca 38 milionů let), tedy v období, kdy dochází k výraznému poklesu teplot. Nicméně jejich potomci – sépie – s poněkud úspěšnější mineralizací zadní části schránek a gracilnějším „hrotem“ úspěšně přežívají do současnosti.

... a co je nového?

Pokud je evoluce sépií celkem dobře dokumentována od spodního eocénu, tak ve starších obdobích jsme doposud tápali. Paleocenní nálezy hlavonožců obecně patří k velkým raritám a víceméně se dají

spočítat na prstech. V nejvyšší svrchní křídě (ca před 67–68 miliony let) a nejspodnějším paleocénu (65 milionů let) se v Evropě (Francie, Belgie) vzácně vyskytuje poněkud tajuplný hlavonožec, který dostal jméno *Ceratisaepia*. Charakterizuje ho stočený fragmokon (krytý v zadní části pouze tenkou kalcitovou vrstvou) s dobře rozeznatelnými komorami a poměrně širokou sifonální trubicí na břišní straně schránky. Ta je kryta tenkou minerální vrstvou (konotékou), jež se směrem k hlavové části výrazně rozšiřuje a pravděpodobně se v přední části otevírá (resp. je kryta pouze organickou membránou). Některé znaky jako šikmá septa, krátká a výrazně ohnutá břišní septa a polokulovitá počáteční komůrka naznačují, že jde zřejmě o živočicha, který náleží do sépiidní vývojové linie. Druhým a ještě podivnějším zástupcem paleocenních hlavonožců je rod *Belocurta* (s dvěma až třemi druhy), jehož schránky byly popsány z Izraele,

Francie a Belgie (Avnimelech 1958, Meyer 1993). S největší pravděpodobností však v tomto případě máme více než jeden rod a možná i řád hlavonožců. Jeden až dva druhy tohoto rodu mohou představovat předky spirul nebo vyhynulou linii neznámých dvoužábřích hlavonožců. Na důkladnou systematickou revizi tento taxon stále čeká. Zajímavostí je, že u belocurt došlo v zadní části schránky k sekreci masivní vápnité vrstvy, která kryla fragmokon. Buňky pláště v této části těla živočicha začaly produkovat strukturu známou u druhohorních belemnitů – silnou prizmatickou (hranolovou) kalcitovou vrstvu. Cílem bylo zřejmě dosažení hydrostatické rovnováhy s hlavovou částí, což mohlo souviset s přechodem od vertikální životní polohy do horizontální. U belocurt tak pozorujeme proces, jak proběhla silná mineralizace zadní části schránky. Přesto mezi ceratisépií, belocurtou a eocenní belosépií zůstávala výrazná morfologická propast.

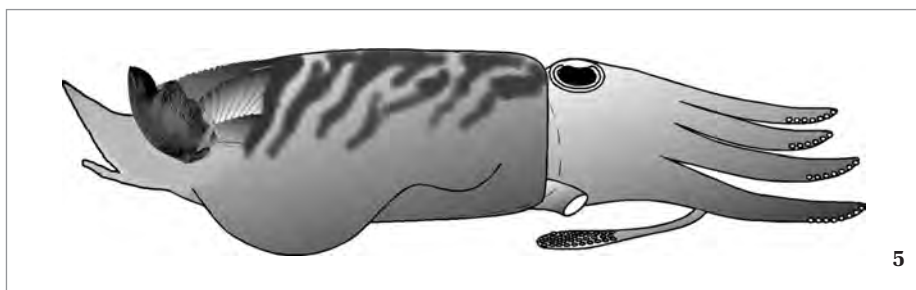
Evoluce sépiidů				4
Období	Stupeň	Rody sépiidů	Morfologické znaky schránky sépiidů	
oligocén 33,9 milionu let	chatt	<i>Sepia</i>	absence břišní konotéky, napřímění fragmokonu, fragmentace hřbetních komor, redukce vápnitého pouzdra, vznik moderního sépiionu	
	rupel			
eocén 56 milionů let	priabon	<i>Belosaepia</i> <i>Hungarosaepia</i>	výrazně vyvinuté vápnité pouzdro, protažený hrot směřuje apikálně, napřímování fragmokonu, polokulovitá protokoncha, postupné vymizení břišní konotéky	
	barton			
	lutet			
	ypres			
paleocén 66 milionů let	thanet	<i>Ceratisaepia</i> <i>Belocurta</i> <i>Aegyptosaepia</i>	výrazně vyvinuté vápnité pouzdro, „hrot“ ukloněn vertikálně, méně stočený fragmokon, polokulovitá protokoncha, redukce břišní konotéky	
	seland			
	dan			
svrchní křída	maastricht	?	základ korony, ?vznik vápnitého pouzdra, brevikonní – výrazně zatočený fragmokon, břišní konotéka protažena k hlavové části	

Tu pomohly vyplnit až nálezy paleocenních hlavonožců v jižním Egyptě. U nově objevené egyptosépie (obr. 2, 3, 8 a 2. str. obálky) se nečekaně vynořil obraz mozaiky znaků jak archaických svrchnokřídových ceratisépií, spodnopaleocenních belocurt, tak „modernějších“ eocenních belosépií. Ty dokonce převažují. Důkladnou mineralogickou analýzou s použitím rentgenu bylo zjištěno, že oblast protokonchy i zadní část fragmokonu pokrývá vnitřní vrstva tvořená aragonitem a vnější tvoří kalcit. Septa jsou šikmá a velmi slabě mineralizovaná (jako u současných sépií). V oblasti počáteční komůrky je dobře vyvinuto *caekum* (znak, který výrazně odlišuje typické belemnity od sépiidů). Zároveň se u egyptosépie poprvé v evoluční historii sépiidů setkáváme s „hrotem“, dobře vymezeným v silně mineralizované zadní části schránky. Podélné řezy schránek napověděly, jak k jeho vzniku došlo. Proti směrné orientace krystalů kalcitu ukazují na ohyb pláště, který vrstvy minerálu vylučoval (celý proces vzniku „hrotu“ sleduje kontrolu rovnováhy, kdy není potřeba vynakládat tolik energie na tvorbu mohutných a těžších kalcitových vrstev, ale stačí část hmoty přesunout co nejvíce dozadu). Velkým překvapením je původní, vertikálnější orientace „hrotu“ (u belosépií i současných sépií směřuje spíše horizontálně, tedy dozadu). Tato skutečnost předpokládá možnost přechodu od vertikální pozice („hlavou dolů“) k horizontální (vodorovné; obr. 8 a 2. str. obálky), což samo o sobě vyvolává, že „hrot“ plnil funkci orgánu určeného k rytí v substrátu. Naopak „archaickými“ znaky spojujícími egyptosépii s ceratisépií jsou výrazněji stočený fragmokón a přítomnost konotéky na břišní straně, která ještě kryje poměrně velkou část sifonální trubice. Tato zjištění propojují svrchnokřídové formy (o nich se často pochybovalo jako o předcích přímé sépiidní linie) a eocenní belosépie, považované za přímé předky moderních sépií.

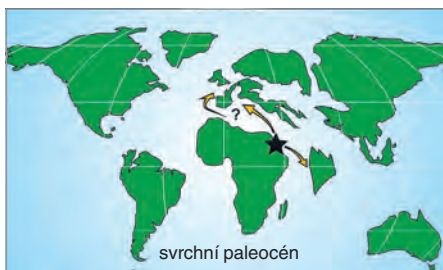
Kolébku šelfy severovýchodní Afriky

Paleogeografické a ekologické závěry týkající se egyptosépie ukazují, že jedni z prvních přímých předků sépií nevznikli v evropském nebo severoamerickém prostoru, ale v šelfech západní a severozápadní části oceánu Tethys (obr. 6). Analýza společenstev benthických dírkovců (*Foraminifera*) nalezených s egyptosépií poukázala na další zajímavý fakt. Životní prostor těchto hlavonožců se nacházel v hloubkách pod 50–80 m (do 150–200 m), tedy hlouběji než žije většina současných druhů sépií. I z recentu sice známe vzácnější druhy žijící ve větších hloubkách, ale ani ty se nevyskytují pod hranicí 200 m – kvůli hroznící implozi komůrek fragmokonu naplněných plynem (zborcení vysokým tlakem okolní vody).

Egyptosépie vyplnila téměř prázdný prostor ve výskytu hlavonožců v paleocénu, což bude mít dopad i pro kalibraci molekulárních hodin. Ty fungují na základě srovnání DNA dnes žijících druhů – čím větší jsou rozdíly genů, tím se předpokládá větší časový odstup při dělení vývojových linií – za předpokladu, že změny probíhají plynule (což je velký omyl), proto se pro kalibraci používají přesně



5



svrchní paleocén



spodní eocén



střední eocén



7

5 Rekonstrukce belosépie s vnitřní částí fragmokonu v porovnání s životní pozicí zadní mineralizované části egyptosépie. Podle: T. E. Yancey a kol. (2010)

6 Mapa rozšíření paleocenních a eocenních sépiidů. Žluté šipky naznačují možné migrační cesty, hvězdička – výskyt egyptosépie, černé čtverce a body – výskyt belosépií, čísla udávají přesné lokality. Podle: M. Košťák a kol. (2013)

7 Paleocenní lokalita v jižním Egyptě. Profilování u paty svědeckého vrchu (skalního útvaru) přibližně v místě nálezů egyptosépií. Foto R. Speijer

8 Rekonstrukce egyptosépií vychází ze stavby jejich schránek. Predátory v jejich přirozeném biotopu byli dravé ryby a žraloci. Žralok rodu *Otodus*, jehož zuby patří k hojným paleocenním fosiliím. Orig. P. Modlitba

datované fosilie. Neočekávaně tedy přispěla k rozluštění záhady. Hned ovšem vystala záhada jiná, a to skutečnost, že stavba jejich schránek i minerální složení se nápadně podobají jedné linii svrchnokřídových belemnitů (viz výše). Možná se tedy v budoucnu dočkáme dalšího překvapení.

Použitá literatura na webu Živý.



8