

Nová fylogeneze paprskoploutvých ryb

Moderní genetické metody vnesly do studia evoluce ryb významný zdroj informací umožňující rekonstruovat fylogenezi (tj. evoluční historii jednotlivých linií) nezávisle na morfologických znacích, čili méně náchylnou na dezinterpretaci obdobně vypadajících znaků, které vznikly na sobě nezávisle u nepříbuzných skupin (konvergenčí). U ryb nebyla dosud publikována žádná širší studie založená na celých genomech, na rozdíl např. od ptáků (Jarvis a kol. 2014). Současná podoba taxonomie ryb (viz také článek na str. 175 tohoto čísla *Živy*) se zakládá na obsáhlých studiích pokrývajících již podstatnou část druhové rozmanitosti ryb (1 410 druhů u práce Betancur-R. a kol. 2013, nebo 520 druhů v publikaci Near a kol. 2013) a zahrnujících sekvence většího množství jaderných genů (21 a 10 genů). Souběžně s těmito studiemi probíhá rekonstrukce fylogeneze na základě genomů mitochondrií. Výsledky obou přístupů jsou v mnohém až překvapivě konzistentní (Miya a Nishida 2015). Výběr druhů ve všech zmíněných pracích je zaměřen zejména na odvozenou skupinu Acanthomorpha, jejíž vnitřní fylogenetické vztahy byly (a částečně stále jsou) nejasné. První fylogenetické studie založené na celém genomu teprve vycházejí (Malmström a kol., v tisku; Musilová a kol., v tisku), ale zahrnují spíše omezený výběr 66 až 101 druhů ryb. Celogenomové studie zatím nepřinesly žádná vyloženě velká překvapení, ale jejich porovnáním se ukázalo, že přidání určitých taxonů do analýzy může pozměnit vztahy v některých problematických uzlech (což bývalo typické pro jednogenové studie s omezeným fylogenetickým signálem), a to i v tomto případě ohromných datových souborů založených na celých genomech. Ačkoli hrubá kostra rybí fylogeneze je pro většinu skupin velmi dobře podpořena, na kompletní verzi si budeme muset ještě počkat až do doby, kdy budou k dispozici celé genomy dostatečného množství (problematických) druhů.



Kde najít informace o rybách?

Do dnešní doby (červen 2016) bylo popsáno 32 578 platných druhů paprskoploutvých ryb (Actinopterygii), které jsou aktuálně řazeny ve více než 500 čeledích a 72 řádech. Ostatních rybovitých obratlovců je podstatně méně – 8 druhů násadoploutvých (samozřejmě bez čtvernožců – Tetrapoda), 81 druhů sliznatek (Myxini), 45 druhů mihulí (Petromyzontida) a 1 214 druhů paryb (Chondrichthyes). Aktuální údaje o počtu druhů lze vyhledat v Katalogu rybovitých obratlovců (Catalog of Fishes) vydávaném Kalifornskou akademií věd. Tento (někdy také nazývaný Eschmeyerův) katalog představuje nejkompletnější taxonomickou databázi ryb, obsahuje zejména informace o popisech nových druhů a všech jejich synonymech. Nová fylogeneze ryb však zatím není v tomto katalogu vůbec zohledněna. Z Eschmeyerova katalogu vychází databáze FishBase (www.fishbase.org), kde najdete u jednotlivých druhů i řadu dostupných informací o jejich biologii, ekologii nebo rozšíření. Ani tato databáze ale nezohledňuje nové fylogenetické zařazení jednotlivých druhů. Pro vyhledání vyšší klasifikace ryb, od čeledi výše (zařazení do podřádů, řádů, nadřádů, sérií atd.) je tedy nutné použít databázi DeepFin (www.deepfin.org), která je pravidelně aktualizovaná na základě nových studií a dnes existuje již třetí verze. Konzorcium DeepFin sdružuje několik uznávaných autorit ve výzkumu molekulární fylogeneze ryb, včetně autorů zmíněných rozsáhlých studií založených na velkém souboru dat, jež se staly podkladem pro novou rybí taxonomii. Zbývá jen doufat, že aktualizace bude probíhat i nadále ve vědecky kritickém duchu, protože s příchodem celogenomových analýz vyvstává nutná otázka, zda považovat za spolehlivější analýzy založené na několika genech a velkém počtu druhů, nebo na genomech, ale u relativně omezeného (stále řádově menšího) počtu druhů.

Všechny výše uvedené databáze jsou v angličtině, vhodným zdrojem českých jmen všech (!) druhů ryb je pak impozantní série 8 publikací České názvy živočichů vydaných v letech 2000–14 Národním muzeem a dostupných částečně i elektronicky (www.aquatab.net/ke-stazeni/). O něco omezenějším rozcestníkem je projekt BioLib (www.biolib.cz), kde najdete další informace a fotografie zejména českých druhů.

Co je nového ve fylogenezi ryb?

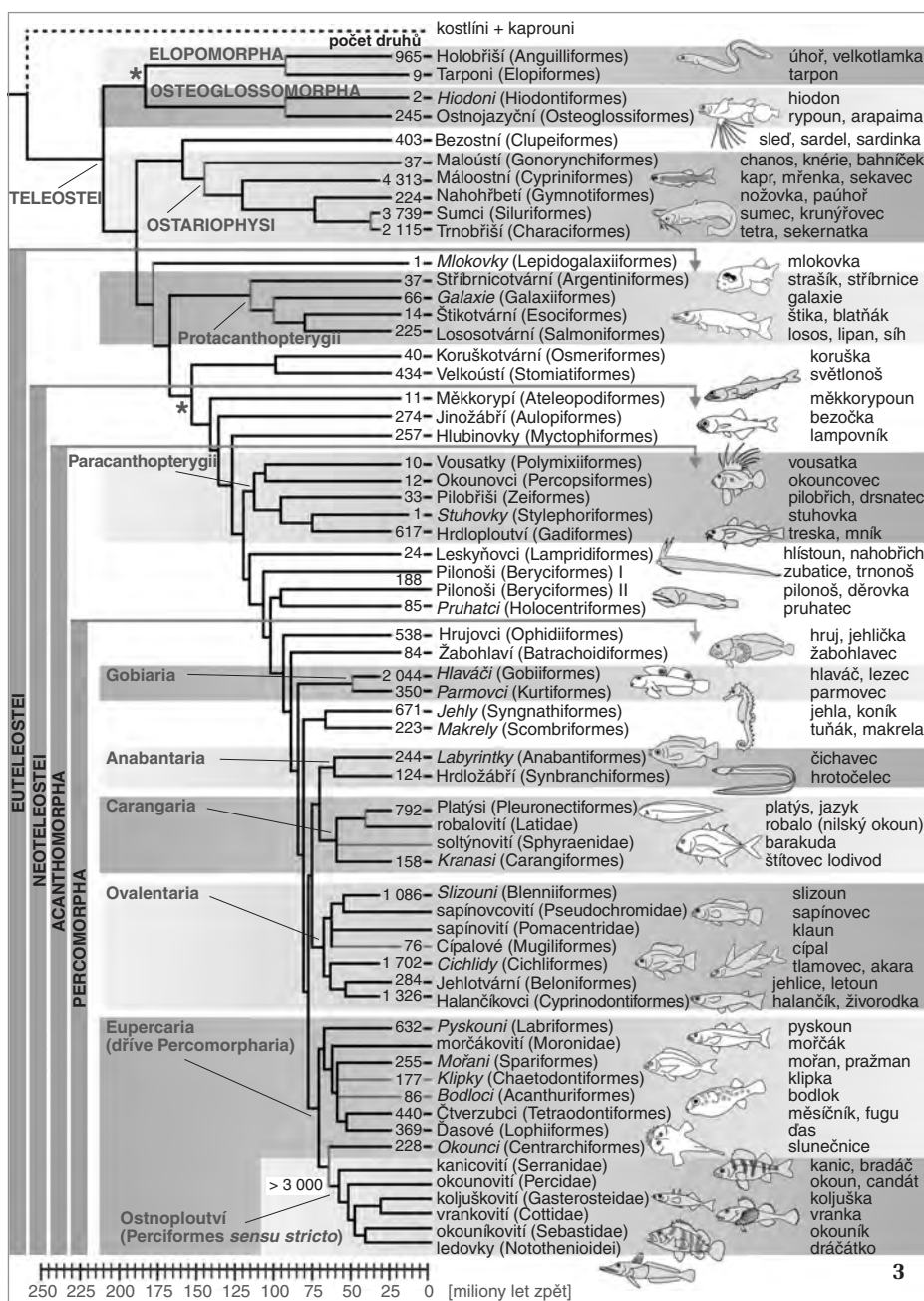
Vztahy mezi bazálními paprskoploutvými rybami jsou popsány v hlavním článku tohoto čísla (na str. 175). Zde se detailněji zaměřím na skupinu kostnatých ryb (Teleostei), která zahrnuje převážnou většinu rybích druhů. Základní rozdělení kostnatých ryb je do čtyř velkých skupin Elopomorpha (např. úhoří, tarponi), Osteoglossomorpha (např. arapaima, motýlkovec,

1 Koruškovec hejnový (*Retropinna semoni*) je zástupcem řádu Osmeriformes, jehož fylogenetická pozice zatím není úplně jasná.

2 Trubkotlamka skvrnitá (*Aulostomus maculatus*) patří do řádu jehly (Syngnathiformes), skupiny dnes příbuzné makrelám (Scombriformes).

rypouni), Ostariophysy (např. kapři, sumci, tetry) společně se sesterskou skupinou Clupeomorpha (sledí) a nakonec skupina Euteleostei (většina druhů Teleostei, viz obr. 3). Evoluční přirozenost těchto čtyř hlavních linií ryb byla silně podpořena, ačkoli jejich vzájemnou pozici dosud nemáme spolehlivě objasněnou. Zatímco ve většině studií vždy bývala bazální skupina Elopomorpha sesterská ke všem ostatním Teleostei a linie Osteoglossomorpha se oddělovala až po ní, v celogenomové práci zahrnující genom úhoře (skupina Elopomorpha) a baramundiho malajského (*Scleropages formosus*, skupina Osteoglossomorpha) se tyto dvě linie ukázaly být sesterské. Ani ve zmíněné zatím nejobsáhlejší studii využívající data 21 jaderných genů není dostatek informací pro podporu jednoho či druhého větvení, jen s velmi slabou podporou je zde upřednostněno tradiční pojetí. Aby to bylo ještě složitější, analýza celých mitochondriálních genomů naopak považuje Osteoglossomorpha za bazálnější linii kostnatých ryb než Elopomorpha. Ovšem signál z mitochondriálních genů je problematický jak kvůli omezené velikosti mitochondriálního genomu (jen 13 proteinových genů), tak specifickou evoluční historií samotných mitochondrií (dědičnost po mateřské linii). Pro porozumění bazálním vztahům kostnatých ryb tak musíme vyčkat na zařazení dostatečného počtu druhů do celogenomových analýz.

Většina překvapivých novinek ve fylogenezi ryb se udála uvnitř skupiny Euteleostei. Zejména ve skupině Percomorpha se ukázalo několik velmi přesvědčivě a opakovaně potvrzených příbuzenských vztahů na první pohled nepodobných skupin. Např. makrely (Scombriformes) jsou nyní sesterskou skupinou k jehlám (Synbranchiiformes), takže se můžeme pousmát nad tím, že třeba mořský koník a tuňák jsou vlastně evolučními „bratřanci“, i když stále jde o dva různé řády (obr. 2). Není ani divu, že pro toto seskupení nikdy neexistovala žádná morfologická podpora (jelikož nikoho nenapadlo ji hledat). Morfologicky specifictí hlaváči (Gobiiformes) zase vykazují blízkou příbuznost s parmovci (Kurtiformes) z korálových útesů, a obdobně platí se (Pleuronectiformes) najdeme ve společnosti kranasů (Carangiformes), barakud (Sphyrnidae) nebo mečounů a plachetníků (Istiophoriformes). Spolehlivě prokázanou se zdá být také existence skupiny Ovalentaria, jedné z obdivuhodně diverzifikovaných skupin ryb z linie Percomorpha zahrnující více než 5 000 druhů. I sem patří morfologicky zdánlivě odlišné skupiny jako slizouni (Blenniiformes), cípalové (Mugiliformes), halančíkovci (Cyprinodontiformes), jehlotvární (Belontiiformes; včetně jehlic a letounů, tj. „létajících ryb“), cichlidy (Cichliformes) a jim podobní sapíni (Pomacentridae) a sapínovci (Pseudochromidae). Společným znakem těchto skupin jsou lepivě potápivé jikry a u některých přítomnost požírákového aparátu (který však nespíš vznikl několikrát evolučně nezávisle a je zároveň přítomen i u jiných linií ryb). Konečně další a ještě početnější diverzifikace (přes 6 000 druhů) pak proběhla ve skupině Eupercaria, kam patří např. početný řád ostnoploutvých (Perciformes) zahrnující vedle okounů i koljuš-



ky nebo vranky a také mnoho dalších zástupců bývalého řádu ropušnicotvárných (Scorpaeniformes), který fúzí s ostnoploutvými úplně zanikl.

Zbývající nejasnosti

Lze říci, že základní obrysy fylogeneze ryb byly víceméně poznány a aktuální fylogenetickou hypotézu najdete na obr. 3. Nicméně myslím, že je nutné upozornit i na některé nejasné skupiny, u nichž můžeme do budoucna očekávat změny. Kromě zmíněné nedořešenosti vztahu dvou bazálních linií (Elopomorpha a Osteoglossomorpha) se většina nejasností týká vnitřních vztahů skupiny Euteleostei. Za rychlou zmínku stojí dvě tradiční skupiny s podobným názvem Protacanthopterygii (např. štiky a lososi, galaxie, stříbrnice) a Paracanthopterygii (např. vousatky, tresky, pilobřiši). Dřívější definování obou těchto skupin se zakládalo na morfologických znacích, později však byla jejich existence zamítnuta pro nedostatek podpory. V současnosti se opět používají, ale zahrnují i jiné řády než původně, další v nich chybějí a zařazení jiných není dosud jisté.

3 Nová fylogeneze paprskoploutvých ryb (Actinopterygii) – skupiny Teleostei (kostnaté ryby). Fylogenetický strom založený na studiích používajících celé genomy (černé linky) a na vícegenových studiích (šedé linky). Datování bylo provedeno na celogenomovém souboru dat 101 druhů metodou molekulárních hodin kalibrovaných 27 fosiliemi. Uzly naznačené vvislou šedou linkou nejsou datovány, jejich pozice byla do stromu přidána dodatečně. Uzly označené * nejsou doposud přesvědčivě podpořeny (sesterské postavení skupin Elopomorpha a Osteoglossomorpha, a sesterská pozice linie Osmeriformes + Stomiiformes k linii Neoteleostei; blíže v textu). České názvy řádů (s velkým počátečním písmenem) a čeledí (s malým počátečním písmenem) použity podle série publikací vydávaných Národním muzeem, české názvy nově ustavených řádů (zatím nikde nepoužity) uvedeny kurzívou. Počty aktuálně platných druhů pro řády paprskoploutvých ryb odvozeny z databáze Catalog of Fishes (červen 2016). Orig. Z. Musilová



4 Hejno střevele potoční (*Phoxinus phoxinus*) v období tření. Zástupce máloostných (Cypriniformes), pravděpodobně nejpočetnějšího řádu ryb (a obratlovců vůbec). Snímky Z. Musilové

Velký problém tradičně přetrvává u hlubokomořských pilonošů (Beryciformes) a mořatek (Stephanoberyciformes, někdy ještě z nich vyčleňovaných Cetomimiformes) a k nim na základě morfologie řazených pruhatců (Holocentriformes) z mělkeho moře. Ani celogenomová studie zahrnující 13 druhů z těchto skupin uspokojivě nevysvětlila jejich fylogenetickou pozici. Určitě existují dvě jasně odlišené skupiny, které částečně odpovídají původním řádům pilonošů a mořatek, nicméně nominotypický rod pilonoš (*Beryx*) spadá do druhé skupiny k mořatkům. Lze tedy očekávat, že v souladu s pravidly nomenklatury bude muset dojít ke změnám názvů těchto linií. Pruhatici (Holocentriformes) jsou určitě rovněž samostatným řádem. Původně byli, částečně i na základě morfologické podpory (Willey a Johnson 2010), považováni za sesterskou linii celé skupině Percomorpha, nyní se spíše zdají být sestersší právě mořatkům. Tyto tři skupiny (zřejmě budoucí řády) pravděpodobně tvoří monofyletickou skupinu. Z jejich charakteristických znaků (synapomorfii) je zajímavé zmínit tzv. Jakubowského orgán, což jsou přídatné útvary smyslových buněk – neuromastů na hlavě. Dříve se myslelo, že jde o synapomorfii pilonošů, ale podle současné fylogeneze muselo jít o znak přítomný u hlubokomořského předka všech tří linií, tj. pilonošů, mořatek a pruhatců, jenž u některých druhů druhotně vymizel.

Nejasná zůstává i pozice kuruškovitých (Osmeriformes v užším pojetí, obr. 1) a další hlubokomořské linie velkoústých (Stomiatiiformes, dříve Stomiiformes). Zatímco na základě zmíněné molekulární studie (Betancur-R. a kol. 2013) vycházejí tyto dva řády sesterské skupině Protacanthopterygii (např. štiky a lososi), v celogenomové analýze i analýze mitochondriálního genomu jsou naopak sesterské všem ostatním Neoteleostei. Do celogenomových analýz ale nebyli zařazeni žádní zástupci galaxií (Galaxiiformes), stříbrnicotvárných

(Argentiniformes) ani enigmatická mlokovka (Lepidogalaxiiformes), což jsou skupiny, které podle fylogeneze založené na analýze 21 genů patří právě do skupiny Protacanthopterygii (nebo blízko ní). Jejich nezahrnutí do celogenomové studie proto mohlo ovlivnit výsledek celé analýzy.

Podpora morfologických znaků a evoluce tělních plánů

Pro většinu tradičních i nově ustanovených řádů byly také nalezeny podporující morfologické synapomorfie, u některých řádů však jde o detailní osteologické znaky (Willey a Johnson 2010), které jsou občas i pro přírodovědce komplikované. Jistě bude velmi zajímavé pozorovat, jak se hledání synapomorfii pro jednotlivé linie rozšíří o fyziologické, behaviorální nebo ekologické znaky. Fylogeneze založená na nezávislých znacích nepodléhajících tak silně konvergentnímu vývoji (jakými jsou části celých genomů) nám pomůže pochopit i polaritu některých morfologických znaků, tj. zda je stav znaku ancestrální, nebo naopak evolučně odvozený. Kritická rekonstrukce seznamu synapomorfii jednotlivých linií vyžaduje kvalitní fylogenezi, která tak bude cenným přínosem i pro tradiční morfologii.

Obecný trend v evoluci tělního plánu ryb směřuje k vylepšení schopnosti pohybu ve vodním prostředí. Se vznikem kostnatých (Teleostei) šlo zejména o posílení kostry, zvýšení pohyblivosti ploutví a efektivnější využití plynového měchýře. Např. homocerní (vně souměrná, vnitřně nesouměrná) ocasní ploutev, kterou mají všechny kostnaté ryby, umožňuje na rozdíl od heterocerní ploutve (nesouměrné, jakou mají např. jeseteři či paryby) mnohem přesnější kontrolu síly a směru pohybu. Obdobně stojí nahrazení těžkých a tvrdých ganoidních šupin lehkými a elastickými šupinami (další synapomorfie Teleostei) za celkově lehčím a ohebnějším rybím tělem (Radinsky 1987). V rámci Teleostei pak nalezneme několik nezávislých evolučních řešení tělních plánů. V souvislosti s další optimalizací pohybu ve vodě se u zástupců druhově bohaté skupiny Acanthomorpha a zejména Percomorpha (např. okouni nebo většina „korálových ryb“) vyvinuly odvozené znaky jako pravé tvrdé paprsky v hřbet-

ní a řitní ploutvi, které zajišťují pevnost a efektivnější zapojení těchto ploutví do pohybu. Zároveň u této skupiny došlo ke změně pozice párových ploutví (břišních a prsních), sloužících k manévrování a změnám rychlosti – prsní ploutve (homolog předních končetin) se v evoluci posouvají směrem z břišní strany nahoru a břišní ploutve (zadní končetiny) zezadu dopředu. Celkově se tedy párové ploutve k sobě přibližují. Díky tomu jsou zástupci Acanthomorpha schopni přesnější koordinace plavání než např. zástupci jiné druhově bohaté skupiny Ostariophysi (kapři, sumci nebo tetry) nebo lososovitých (Salmoniformes), kteří mají párové ploutve dále od sebe, postaveny na těle spíše jako u čtvernožců. Nabízí se tak mechanistické přirovnání k čtyřem kolům autobusu a vysokozdvíženého vozíku během parkování v omezeném prostoru. Je jasné, který z řidičů to má snazší při manévrování vozidla na určené místo. Břišní ploutve se obecně považují za nejméně důležité pro pohyb ryb (na rozdíl od čtvernožců, jejichž zadní končetiny hrají většinou nezastupitelnou roli), ale při evolučním posunu směrem dopředu jejich důležitost narůstá (Yamanoue a kol. 2010). Možná lepší paralelou z motoristického prostředí je pak brzdový systém využívající všechna čtyři kola (všechny párové ploutve u odvozených ryb) oproti pouze předním kolům (jen prsní ploutve). Není také těžké představit si výhodu schopnosti přesné koordinace pohybů na složitě strukturovaném korálovém útesu. Naproti tomu může být v jiném prostředí (např. v řekách) výhodnější výdrž a efektivní překonávání delších vzdáleností právě na úkor přesné schopnosti manévrovat.

Formální úroveň současné klasifikace ryb

Tradiční taxonomie stěží stíhá držet krok s rozvojem fylogeneze moderními přístupy, pro řadu úrovní tak nemáme (a často ani nikdy mít nebudeme) odpovídající názvy. Pro formální účely již byly stanoveny nové vyšší taxonomické kategorie. Např. u ryb linie Percomorpha byla definována kategorie „série“ ležící mezi nadřádem a řádem, což jsou výše zmíněné fylogenetické skupiny Ovalentaria (zahrnující linie s lepivými jikrami), Gobiaria (hlaváči a parmovci) nebo Eupercaria (včetně řádu ostnoploutvých) ad. Také některé tradiční názvy různých skupin by měly mít po formální stránce jiný tvar, např. Percomorpha je spíše pododdělením Percomorphaceae. Pro potřeby tohoto textu jsme se rozhodli nenásledovat formální přiřazení jmen taxonomickým kategoriím vyšším než řád, jelikož některé z nich budou nejspíše pouze dočasné. Mnoho názvů zavedených po nedávné morfologické rešerši (Willey a Johnson 2010) skutečně bylo pro aktuální verzi taxonomie zrušeno. Teprve až dojdeme ke konsenzuální a robustní fylogenetické hypotéze založené na dostatečném počtu znaků i druhů, bude možné existenci některých vztahů podpořit a ustanovit jejich vědecké a české názvy.

Seznam citované a doporučené literatury spolu s fylogenetickým stromem (obr. 3) v původní velikosti najdete ke stažení na webové stránce Živý.