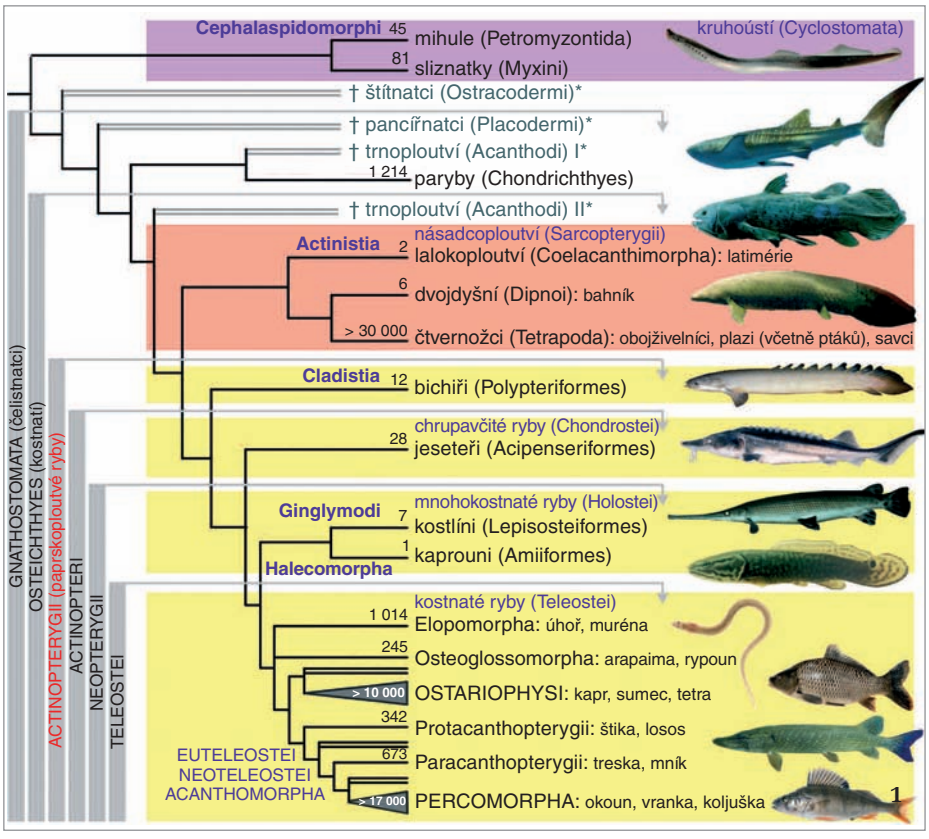
Zuzana Musilová

Skrytá rozmanitost pod vodní hladinou: evoluce druhově nejbohatší skupiny obratlovců

Paprskoploutvé ryby (Actinopterygii) představují nejpočetnější skupinu obratlovců a v současné době jich známe přes 32 500 druhů. To je přibližně stejný počet jako všech ostatních obratlovců dohromady, a každým rokem je dalších 300–400 nových druhů ryb popsáno. Ačkoli předci této skupiny se datují již na počátek devonu (přibližně před 416 miliony let), k jejich největšímu evolučnímu rozmachu došlo až během křídy (145–66 milonů let) a třetihor (66–2,5 milionu let), kdy proběhla mohutná diverzifikace v několika hlavních liniích (Ostariophysi, Percomorpha). Vodní prostředí, ve kterém ryby žijí, také způsobilo, že se u mnoha skupin ryb vyvinul nezávisle podobný tělní plán (koneckonců i delfíni nebo ichtyosauři se trochu podobají rybám). Právě vzhledem k obrovské evoluční diverzitě ryb a častému konvergentnímu vývoji v morfologii byla jejich taxonomie vždy komplikovaná a doposud nejsou vztahy mnoha linií uspokojivě vyřešeny. Zatímco pozice nejstarších linií paprskoploutvých ryb, jako jsou bichiři, jeseteři, kostlíni a kaprouni, se zdá být celkem přesvědčivá, naopak ve skupině kostnatých paprskoploutvých ryb (Teleostei), a zejména v linii Percomorpha, nás velké změny ještě čekají a k lepšímu pochopení si budeme nejspíš muset počkat na přečtení kompletních genomů dostatečného počtu druhů.

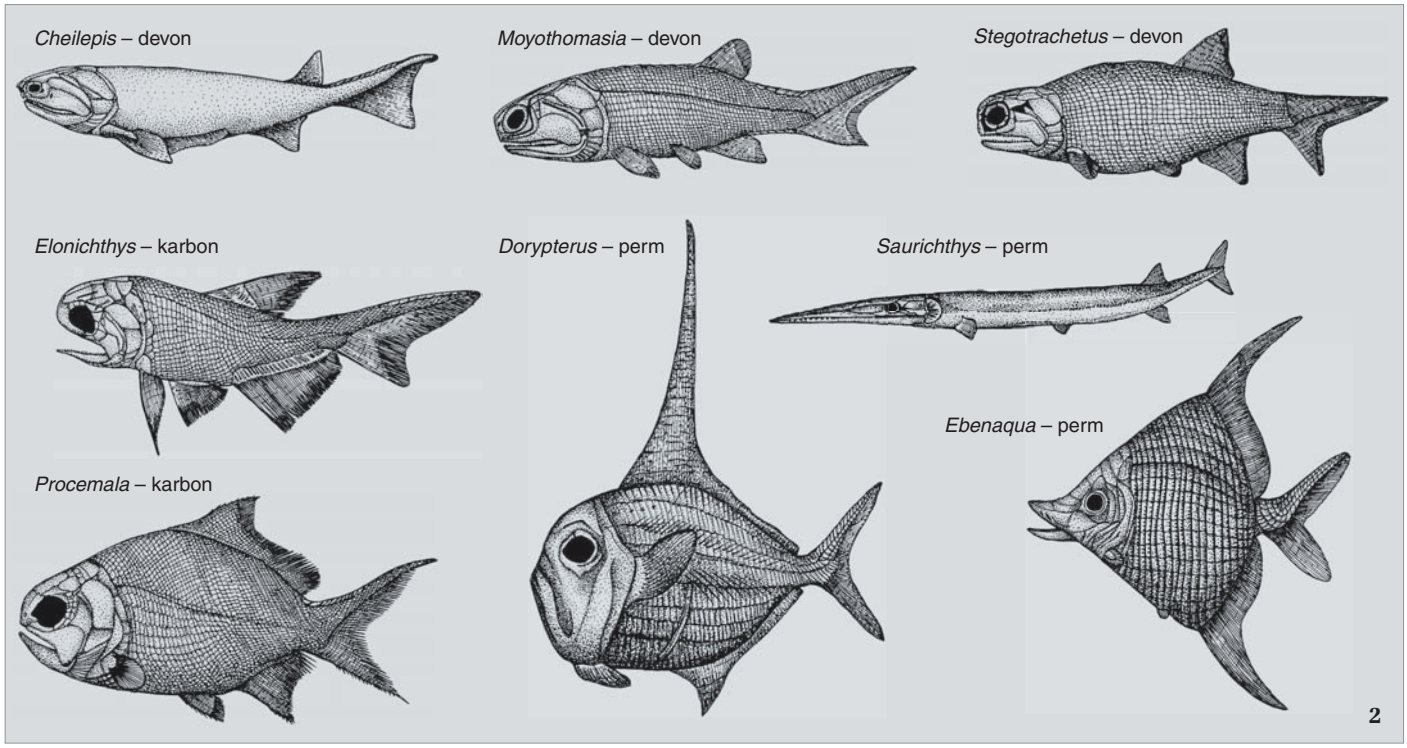
V evolučním slova smyslu jsme i my lidé svým způsobem ryby, jelikož bahník či latimérie jsou příbuznější člověku než třeba kaprovi (případně nemusíme říkat bahníkům a latimériím ryby). Angličané si tím hlavu nelámou: slovo fish označuje všechny obratlovce s výjimkou čtvernožců, čili zahrnuje i mihule a paryby, a tak pojmenovává parafyletickou skupinu (tj. skupinu nezahrnující všechny potomky společného předka) obratlovců bez obojživelníků, plazů (včetně ptáků) a savců. Český název ryba oproti tomu obvykle mihule ani paryby (správně) nezahrnuje; někdy se proto používá souhrnný název rybovití obratlovci. V tomto článku se nebudeme blíže zabývat fylogenetickou pozicí kruhoústých (mihulí a sliznatek), ani paryb. O fylogenetické pozici paryb snad nikdy nepanovaly pochyby, zatímco sesterská příbuzenská pozice mihulí a sliznatek (a tím samotná existence kruhoústých) byla dlouho zpochybňována – dostatečně ji podpořila až nedávno zjištěná molekulární data (Heimberg a kol. 2010, Shimeld a Donoghue 2012, viz také recenze Petra Rába na knihu o mihulích v Živě 2016, 3: LXXVII).

Taxonomie rybovitých obratlovců bývala v minulosti založena na různých sadách morfologických znaků. V 19. stol. byly ryby členěny podle typu šupin do ganoidního, cykloidního a ktenoidního taxonu. Zejména ganoidní skupina zahrnovala pestrou směs od jeseterů, přes bahníky (jejich šupiny se označují jako kosmoidní), některé sumce a fosilní linie paryb, dokonce i několik fosilních bezčelistnatců. Dodnes tyto termíny používáme pro různé typy šupin (ganoidní, cykloidní, ktenoidní), ale současná taxonomie ryb už s nimi nepočítá, jelikož ganoidní šupiny jsou zjevně ancestrálním (původním) znakem více linií. Později byly ryby rozčleněny na základě osteologických (kosterních) znaků do skupiny chrupavčitých (Chondrostei – chrupavčitá kost), mnohokostnatých (Holostei – celá kost) a kostnatých ryb (Teleostei – koncová či úplná kost). Tento systém se víceméně udržel dodnes, i když pozice řady linií uvnitř uvedených skupin i mezi nimi se změnila. Dnes se pro rekonstrukci evolučních vztahů (fylogenezi) využívá jak většího počtu různých morfologických znaků (pokud možno stejných pro co největší počet taxonů v podobě fylogenetické matice), tak i nástupu moderních molekulárněgenetických metod, umožňujících využít informace z genomů druhů, které přežily do současnosti. Ideální je kombinace morfologických a molekulárních znaků, případně s doplňujícími paleontologickými záznamy pro datování evolučních událostí. Moderní taxonomie se pak snaží reflektovat pokud možno přirozený systém vycházející právě ze znalosti fylogeneze.



1 Evoluce obratlovců s důrazem na bazální paprskoploutvé ryby. Pro detailnější fylogenezi kostnatých paprskoploutvých ryb (Teleostei) viz obr. 3 v článku kuléru na str. XCV. Skupiny Protacanthopterygii a Paracanthopterygii obsahovaly původně jiné řády, nyní bylo jejich složení přehodnoceno. * Značí linie štítnatců, pancířnatců a trnoploutvých představující sběrné (parafyletické nebo polyfyletické) skupiny fosilních druhů. Fylogenetická pozice některých trnoploutvých není dosud uspokojivě vyřešena, část z nich bývá řazena blíže k parybám, zatímco jiná část blíže ke kostnatým (Osteichthyes). Čísla odpovídají počtům známých recentních druhů. Snímky: Z. Musilová, M. Minařík a M. Petrtýl. Orig. Z. Musilová

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

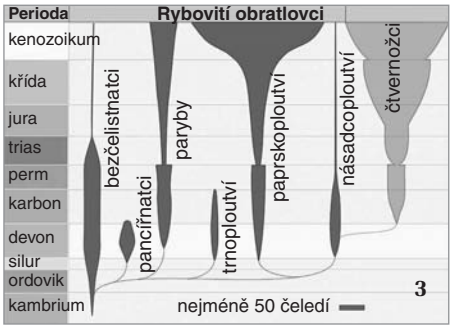


Příbuzenské vztahy nejstarších linií paprskoploutvých ryb

Až donedávna byla hlavní neznámou rybí fylogeneze pozice „starobylých" skupin, tj. bichirů (řád Polypteriformes), jeseterů (Acipenseriformes), kostlínů (Lepisosteiformes) a kaprounů (Amiiformes). Termín „starobylá linie" je samozřejmě zavádějící, protože se alespoň někteří zástupci všech jmenovaných skupin dožili dnešní doby. Víceméně ale odráží fakt, že si jejich příslušníci určitým způsobem zachovali obdobný tělní plán jako jejich dávní předchůdci – na rozdíl třeba od pozdějších „moderních" skupin. Vztahy mezi hlavními liniemi dobře podložené současným poznáním jsou znázorněny na obr. 1.

Bichiři představovali dlouho velkou neznámou a nebylo ani jisté, zda vůbec jde o paprskoploutvé ryby. Dříve bývali řazeni k bahníkům (Živa 2013, 6: 257–260), zejména kvůli několika sdíleným znakům (např. masité násadce prsních ploutví, plicní vaky nebo plně souměrná ocasní ploutev), nicméně dnes se zdá pravděpodobnější, že toto jsou spíše ancestrální znaky starobylých forem obratlovců bez valné informace pro rekonstrukci fylogeneze. Alternativně bývali bichiři také zahrnováni buď do skupiny Chondrostei (s jesetery), nebo mezi Holostei (s kostlíny). Až nedávno se dostatečně prokázalo, že tvoří bazální linii sesterskou všem ostatním paprskoploutvým. Tyto výsledky jsou podpořeny jak molekulárními studiemi (Kikugawa a kol. 2004, Venatesh a kol. 2001; ovšem zatím nikoli na úrovni celého genomu), tak morfologickými, zahrnujícími i dostatečný počet fosilií (shrnuto v publikaci Sallan 2014).

Vztah zbylých tří „starobylých" linií, tedy jeseterů (včetně veslonosů), kostlínů a kaprounů k moderní skupině Teleostei máme již rovněž uspokojivě vyřešen. Někteří autoři raných molekulárně evolučních prací sice přišli s hypotézou o monofylii těchto tří skupin ryb, nazývali je Ancient Fish Clade, tedy zahrnující všechny „starobylé" ryby kromě bichirů. Šlo ale pouze o artefakt nedostatečného počtu studovaných genů a nedostatků vlastní analýzy (problém tzv. přitahování dlouhých větví), jenž navíc nemá téměř žádnou morfologickou podporu. Ve všech následujících molekulárních studiích se pak jeseteři (Chondrostei) objevují jako samostatná linie sesterská ke zbytku ryb (samozřejmě bez bichirů) – tedy ke kostlínům, kaprounům a moderním Teleostei (např. Faircloth a kol. 2013).



O vztahu bazálních linií kostlínů a kaprounů se zbytkem moderních ryb označovaným Teleostei se vedly v historii asi největší debaty, nazývané též „kontroverze Halecostomi versus Holostei". Uvažovaly se v zásadě dvě varianty, a to buď sesterská pozice kaprounů a Teleostei (to by byla skupina Halecostomi), nebo kaprounů a kostlínů (skupina Holostei). Použitím molekulárních prací dnes víme, že pravděpodobnější je druhá možnost. Ukázala to jak studie ultrakonzervativních elementů v genomech (Faircloth a kol. 2013), tak i nedávno publikovaná (Braasch a kol. 2016) analýza kompletního genomu kostlína skvrnitého (*Lepisosteus oculatus*) a transkriptomu kaprouna obecného (*Amia calva*). Odpovídá tomu i analýza morfologických znaků, především po zahrnutí dostatečného počtu fosilních druhů kostlínů (Grande 2010).

Za zmínku stojí rovněž fakt, že všechny starobylé linie paprskoploutvých ryb se dnes vyskytují převážně ve sladkovodním prostředí (bichiři, kostlíni i jediný do současnosti přeživší druh kaprouna), případně táhnou z příbřežních moří do řek (někteří jeseteři), přestože jejich předci žili hojně v mořích.

Úsvit paprskoploutvých ryb: datování a chybějící fosilní záznam?

K oddělení linie paprskoploutvých a násadcoploutvých „ryb" (včetně čtvernožců, dvojdyšných a lalokoploutvých) došlo nejpozději na počátku devonu, asi před 420 miliony let, což je doloženo fosilním záznamem i molekulárními studiemi (datováno jako před 500–423 miliony let; viz obr. 3). Od té doby se vyvíjí každá linie nezávisle, hodně linií a forem vyhynulo. Mnohé z původních linií pochopitelně nelze přiřadit k žádné dnešní skupině, patří k tzv. kmenové linii a z jejích zástupců se nikdo současnosti nedožil. Omezené znaky, které můžeme z fosilií získat, nám pak příbuzenské vztahy mnohdy nedokáží objasnit, třeba i proto, že tyto linie ještě nenesou všechny synapomorfie (znak svým evolučním vznikem unikátní pro danou skupinu) korunové skupiny (zahrnuje společného předka a z něj odvozené sesterské linie, obvykle žijící i v současnosti). Rychlý rozvoj paprskoploutvých ryb v devonu způsobil nárůst diverzity ichtyofauny a většina devonských druhů patřila právě do kmenové linie Teleostei. Mnohem méně se kupodivu ví o nastupujících rybích liniích z karbonu (před 354 miliony let) a permu (před 298–252 miliony let), a to i přesto, že byly morfologicky diverzifikovanější než poměrně uniformní ryby devonské (obr. 2). Z historických důvodů totiž paleontologové opomíjeli fosilie ryb z karbonu a permu, zatímco devonským tradičně věnovali dostatečný prostor. Teprve v poslední době se ukazuje, že prvohorní paprskoploutvé ryby (řazené do sběrné, tedy nemonofyletické skupiny Paleoniscoidei) byly obecně mnohem diverzifikovanější jak ve tvaru ústního aparátu, tak ve tvaru těla. Někteří autoři dokonce uvádějí hypo-

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

2 Morfologická diverzita prvohorních paprskoploutvých ryb: devonské druhy ještě ukazují poměrně uniformní tvar těla, zatímco druhy z karbonu a permu jsou již morfologicky velmi rozrůzněné. Rekonstrukce podoby fosilních ryb, velikostní poměry neodpovídají skutečnosti. Orig. M. Chumchalová, upraveno podle různých zdrojů
3 Biodiverzita linií obratlovců v různých geologických obdobích ukazuje pozvolný nástup paprskoploutvých ryb během prvohor a druhohor a jejich dominanci od třetihor. Podle různých zdrojů, upraveno
4 a 5 Překvapiví příbuzní nově řazení do řádu ostnoploutvých (Perciformes) – vranka obecná (*Cottus gobio*, obr. 4) a koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*, 5, foto L. Hlásek)

tézu, že vysoká morfologická a ekologická variabilita prvohorních ryb mohla o něco „pozdržet" nástup linií dnešních paprskoploutvých, jelikož k uvolnění rozmanitých ekologických nik došlo právě až po vyhynutí linií prvohorních paprskoploutvých ryb.

Během devonu tvořily paprskoploutvé ryby menšinu všech rybovitých obratlovců (nejvýše 20 %), během karbonu to již bylo kolem 50 % (což je ovšem ovlivněno i vymřením pancířnatců – Placodermi a části násadcoploutvých na konci devonu). Na konci permu a během triasu (251–200 milionů let), tedy po vyhynutí mnoha bezčelistnatců, části paryb a násadcoploutvých, paprskoploutví již jasně dominovali. K jejich dalšímu prudkému rozvoji došlo během druhohor, především během pozdní jury (ca 160–145 milionů let) a křídy (145–66 milionů let), kdy se objevily první durofágní ryby, tj. morfologicky přizpůsobené živit se tehdy hojnými bezobratlými s tvrdými schránkami. Z této doby jsou také doloženy první fosilie většiny skupin moderních ryb (Teleostei), které známe z dnešní fauny. První fosilie bichirů i kostlínů dnešního typu pocházejí z křídy, nicméně kostlíni z vyhynulých linií se nacházejí ve fosilním záznamu už od triasu a jeseteři pak od jury. Zatímco fosilní záznam většiny linií začíná až v druhohorách, datování molekulárními hodinami převážně předpokládá jejich původ již v prvohorách. Konkrétně k oddělení linie bichirů od zbytku paprskoploutvých ryb došlo před 298 (perm) až 436 (silur) miliony let, oddělení Chondrostei od zbytku ryb před 270 (perm) až 398 (devon) miliony let, a konečně oddělení Holostei od Teleostei před 230 (trias) až 390 (devon) miliony let. První diverzifikace uvnitř skupiny Teleostei poté proběhla před více než 334–200 miliony let, nejstarší známá fosilie patřící do Teleostei (*Elopsomolos*) je známa až z jury (před méně než 200 miliony let). Uvedená rozmezí jsou průměry z dostupných studií (shrnuto v práci Sallan 2014). Jak tedy vidíme, mezi samotným vznikem linie a fosilními nálezy bývá mezera a linie dominující druhohorní ichtyofauně vznikly pravděpodobně již v prvohorách.

Nástup a dominance druhově nejbohatší skupiny ryb: Teleostei

Pokud by si měl člověk zapamatovat pouze jedno latinské jméno, patřilo by určitě skupině moderních paprskoploutvých ryb nazývané Teleostei (česky bývá překládáno jako kostnaté ryby) – nejdominantnější složky ichtyofauny na Zemi. Patří sem více než 99 % současných druhů ryb žijících prakticky ve všech myslitelných vodních prostředích od hlubokých moří (např. rod *Abyssobrotula* na dně Mariánského příkopu) po vysokohorské potoky a jezera (např. mřenice *Triplophysa stolickai* z jezera Lungmu v Tibetu v nadmořské výšce 5 200 m), přes ledové vody kolem Antarktidy (radiace podřádu Notothenioidei), jeskynní biotopy (slepé tetry *Astyanax mexicanus* ze Střední Ameriky či kaprovité gary rodu *Sinocyclocheilus* z Číny), nebo horká a extrémně zásaditá jezera s vysokou koncentrací solí v Africe (např. cichlidy rodu *Alcolapia* z jezer Natron a Magadi v Tanzanii a Keni). Jen pro zajímavost: pokud spočítáme obyvatelný prostor na Zemi, připadá na vodní habitaty (zejména hluboká moře) ca 99,5 %, zatímco na suchozemská stanoviště do výšky 50 m (vzrostlý strom) jen 0,5 %. To ovšem neodpovídá poměrům biodiverzity: přibližně 40–45 % známých druhů ryb je sladkovodních, zhruba stejný počet tvoří mořské druhy známé z pevninských šelfů a pouhé 1,5 % připadá na pelagické druhy otevřeného moře. Zbývajících asi 10–15 % jsou hlubokomořské druhy zaznamenané z řádově mnohem menšího množství expedičních sběrů, a proto jsou naše poznatky o jejich diverzitě zatím velmi omezené. S rozvojem nových technologií se snad brzy dozvíme o tajemném a ichtyologicky neprobádaném světě hlubokého moře víc. Každopádně se zdá, že životní prostor rybám v evoluci spíše nechyběl.

Během vývoje obratlovců došlo několikrát ke zdvojení celého jejich genomu (celogenomové duplikaci, označované též zkratkou WGD – Whole Genome Duplication), po kterém byla veškerá genetická informace přítomna dvakrát (Živa 2013, 6: 261–264). Tyto duplikace bývají často považovány za možnou příčinu evolučního úspěchu obratlovců, protože dvojnásobné množství genů znamenalo, že se části genomu mohly specializovat k novým funkcím, aniž by došlo k omezení těch stávajících životně důležitých. Takové duplikace se děly ve velmi dávné evoluční historii, probíhají však v podstatě dodnes (známe je jako polyploidizace) a nejde tedy o nějaký extrémně vzácný jev. U předků obratlovců se celogenomová duplikace udála hned dvakrát, z toho minimálně jednou již před oddělením kruhoústých od čelistnatců. O časování druhé duplikace se zatím vedou diskuze (Smith a Keinath 2015). Třetí významná celogenomová duplikace se pak v rámci obratlovců udála právě u předka skupiny Teleostei, čímž bývá často vysvětlován evoluční úspěch této skupiny. Není to však zcela jistě jediný důvod ohromného rozmachu Teleostei, jelikož např. u jeseterů rovněž proběhly tři nezávislé celogenomové duplikace, ale žádná extrémní diverzifikace. Podobně u skupiny lososotvárných (Salmoniformes), části kaprovitých (Cyprinidae), sekavkovitých (Botiidae), sekavcovitých (Cobitidae) a nejspíše i pancéřníčkovitých (Callichthyidae) nenastala změna v rychlosti diverzifikace (speciace) po tetraploidizaci jejich genomu, ačkoli často jde o druhově bohaté čeledi. Velmi pravděpodobně bude za úspěchem Teleostei stát kombinace několika faktorů včetně objevení morfologických a fyziologických inovací ve „správný" čas, nebo uvolnění či dosažení nových ekologických nik a zároveň trochu „evolučního štěstí".

Pravděpodobně z důvodu bouřlivého rozmachu v některých liniích Teleostei se poměrně obtížně dají zrekonstruovat jejich fylogenetické vztahy. Podle tradičních morfologických i podle molekulárních členění rozeznáváme čtyři hlavní linie: Elopomorpha (kam patří např. úhoři), Osteoglossomorpha (ryby s množstvím primitivních znaků, např. arapaima), druhově velmi bohatá linie Ostariophysi (zahrnuje např. kaprovité, sumce a tetry) a zbytek všech ostatních ryb Euteleostei (možno přeložit jako „pravé Teleostei"). Mezi těmito liniemi pak nacházíme ještě skupiny s nejistým fylogenetickým postavením (např. sledi – Clupeomorpha). V rámci Euteleostei zůstává taxonomie podstatně složitější, stále procházející rozsáhlými změnami. Jisté je, že máme dobře oddělené linie Protacanthopterygii (např. štiky a lososi) a Acanthomorpha, do které opět spadá zbytek všech ryb (více než polovina druhů) a v níž rozpoznáváme především nejpočetnější

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

skupinu Percomorpha (např. okouni, koljušky, vranky). Podrobnější informace najdete v článku na str. XCV kuléru.

Tyto linie byly již tradičně rozpoznávány na základě morfologie a v určité míře se v podstatě udržely dodnes, jen s drobnými či podstatnějšími změnami v zařazení některých jejich příslušníků. Nicméně jejich vnitřní vztahy nejsou dosud příliš jasné. Zatímco u Ostariophysi jsme si víceméně jisti vzájemnými pozicemi jednotlivých řádů (viz obr. 3 ve výše uvedeném článku v kuléru), tak ve skupině Acanthomorpha (a to hlavně Percomorpha) probíhá doslova taxonomické zemětřesení. Od nástupu molekulárních metod se rozpadají tradiční rybí řády i vztahy mezi nimi, protože byly ustanoveny na základě morfologie a tedy ovlivněny četným výskytem konvergencí, díky nimž si morfologicky podobné skupiny vůbec nemusejí být evolučně nejbližší.

Abychom však tradičním morfologům nekřivdili, o vztazích uvnitř skupiny Percomorpha a zejména o řádu Perciformes (česky ostnoploutví, kam patřily např. všechny „okounovitě“ vypadající druhy) se dlouhou dobu tvrdilo, že jde velmi pravděpodobně o sběrné skupiny, které nemusejí být evolučně přirozené (tj. monofyletické). Morfologové tedy věděli, že mnoho znaků nejspíše vzniklo konvergencí, ale jen na základě morfologických znaků nešlo zjistit, „jak to bylo doopravdy“. Od nástupu molekulárních studií bylo jasné, že taxonomie paprskoploutvých ryb dozná velkých změn. Klasické studie založené na jednom či několika málo genech stále nedokázaly vztahy uspokojivě řešit, protože taktéž nezahrnovaly dostatek informací. Hrubé rysy spolehlivé fylogeneze poskytly až studie více (10 a 21) genů (Near a kol. 2013, Betancur-R. a kol. 2013), nebo práce založené na celých mitochondriálních genomech (Miya a Nishida 2015). Na těchto základech vznikla nová prozatímní a stále pravidelně aktualizovaná rybí taxonomie spravovaná konsorciem DeepFin (www.deepfin.org). Pro lepší pochopení taxonomie některých skupin bude nicméně nutné vyčkat na analýzy zahrnující celé genomy. První celogenomová studie pokrývající Neoteleostei je nyní před vydáním a víceméně potvrzuje některé nedávné překvapivé poznatky (Malmstrøm a kol., v tisku).

Díky nové rybí fylogenezi se rozpadly tradiční řády, jako např. koruškotvární (Osmeriformes), ropušnicotvární (Scorpaeniformes), volnoostní (Gasterosteiformes), pilonoši (Beryciformes) a především sběrný řád ostnoploutví (Perciformes), jelikož se ukázaly jako polyfyletické a musely být předefinovány, nebo úplně zanikly. Naopak některé přirozené linie byly povýšeny na úroveň řádů, jako např. cichlidy (Cichliformes), makrely (Scombriformes), slizouni (Blenniiformes) nebo hlaváči (Gobiiformes). Většina zástupců nových řádů bývala dříve řazena právě do zmíněného sběrného řádu ostnoploutvých („Perciformes“). Zároveň se výrazně změnily příbuzenské vztahy mezi většinou řádů a pozice některých z nich se dnes významně liší od původní morfologické hypotézy. Např. mořští ďasové (Lophiiformes), dříve patřící zcela mimo Percomorpha, se ukázali být nejpříbuznější čtverzubcům (Tetraodontiformes), kteří naopak byli vždy jasně morfologicky i molekulárně definovaným řádem z linie Percomorpha.

6

7

8

9

10

6 až 9 Hlavačky, hlaváči a parmovci patří do společné skupiny Gobiaria. Hlaváč *Sycidium* sp. (Gobiidae, obr. 6), parmovec skvělý (*Pterapogon kauderni*, Apogonidae, 7), lezec obojživelný (*Periophthalmus barbarus*, Gobiidae, 8) a hlavačka *Mogurnda adspersa* (Eleotridae, 9)
10 Fylogenetické postavení hlubokomořských zástupců bývalého řádu Beryciformes zůstává zatím nejasné. Zubatice obecná (*Anoplogaster cornuta*). Všechny snímky Z. Musilové, pokud není uvedeno jinak

Díky současným poznatkům máme nově definovaný i řád ostnoploutvých (Perciformes v užším pojetí), dnes již mnohem menší a především přirozenou linii v souladu s pravidly nomenklatury zahrnující čeleď okounovitých (Percidae). Stále však jde o významný řád paprskoploutvých obsahující minimálně 60 čeledí. Pozoruhodné je, že v řádu takto definovaných ostnoploutvých najdeme i ryby, které by morfologové jako blízce příbuzné rozhodně nečekali. Spolu s okouny (obr. na 3. str. obálky) sem totiž náležejí např. vranky (obr. 4; dříve v řádu ropušnicotvárných – Scorpaeniformes) nebo koljušky (obr. 5; dříve volnoostní – Gasterosteiformes).

V tomto textu nelze podat kompletní výčet novinek ve fylogenezi ryb, podrobnější informace jsou uvedeny v kulérové příloze tohoto čísla a kompletní aktualizovanou databázi rybí taxonomie lze vyhledat na stránkách projektu DeepFin. Na tomto místě by bylo vhodné zmínit kritický hlas poukazující na některé negativní aspekty překotných změn v taxonomii po nástupu molekulárních metod (Mooi a Gill 2010). Konkrétně jde o situace, kdy se na základě dílčí fylogenetické studie přehodnotí celé taxonomické jednotky, případně zařazení druhů, a to bez širšího konsenzu a pátrání po morfologické podpoře. Takové situace bývaly problematické zejména v minulosti, kdy studie založené na jednom či několika málo genech přinášely nestabilní výsledky, kterým někteří autoři nekriticky důvěřovali. V současné době se objem molekulárních dat zmnohonásobil na takovou úroveň, že o jejich důvěryhodnosti v řadě případů nepanují větší pochyby a do budoucna je s rozvojem moderních molekulárních metod výhled ještě příznivější. Stále však musíme mít na zřeteli, že geny (a genom) podléhají selekčním tlakům, které mohou potlačit signál neutrální evoluce, a tak i u sekvence DNA může např. dojít ke konvergencím. Konvergentně vzniklé funkční adaptace některých genů jsou známy např. u receptorů pro smyslové vnímání netopýrů a delfínů, tedy taxonů, u nichž se nezávisle vyvinula schopnost echolokace. Takové geny mohou nést falešný signál o bližší „příbuznosti“ linií, než odpovídá skutečné evoluční historii (Parker a kol. 2013). Také při studiu fylogeneze ptáků se ukázalo, že mnoho kódujících genů nenese signál neutrální evoluce, ale naopak se nachází pod silným selekčním tlakem. Je proto nutné zaměřit se i na nekódující oblasti genomu (např. konzervativní elementy; Zhang a kol. 2014) nebo na samotnou strukturu a organizaci genomu. I přes některé uvedené jevy poskytují celé genomy bezprecedentně bohatý zdroj informace a není pravděpodobné, že by se v něm nenacházela i evoluční historie druhu.

Seznam vzrušujících novinek z rybí fylogeneze se každopádně bude s novými studiemi postupně rozšiřovat, jelikož řada čeledí na své zpracování molekulárními metodami stále čeká. Analýzy celých genomů se nicméně pomalu stávají dostupným až rutinním nástrojem i pro studium fylogeneze a systematiky ryb.

Seznam citované a doporučené literatury najdete na webové stránce Živy.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2016. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.