

O MALEJ VÄČŠINE: ČLÁNKONOŽCE Z POHĽADU PALEONTOLOGA



Mgr. Matúš Hyžný, PhD.

TEXT K PREDNÁŠKE

2017

Prednáška a text sú súčasťou riešenia projektu:
KEGA č. 003UK-4/2017: Terénne vyučovanie geovied s využitím vybraných náučných
chodníkov

1. MALÁ VÄČŠINA SA PREDSTAVUJE

Cieľom tohto textu je stručne a jasne odpovedať na tri otázky:

- 1) Čo sú článkonožce zač?
- 2) Kde sa tu článkonožce vzali?
- 3) Prečo sú článkonožce také úspešné a prečo je ich tak veľa?

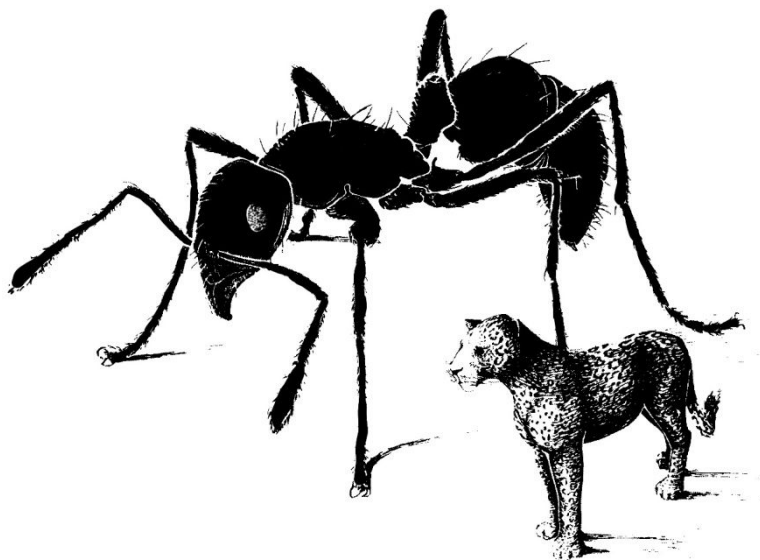
Kým prvá otázka sa na jazyk tisne akosi podvedome, tie ďalšie dve už také samozrejmé nie sú. Nie každého trápí otázka pôvodu otravného komára. A keďže drvivá väčšina článkonožcov svojimi rozmermi nepresahuje 1 cm, nezdá sa nám, že by bolo článkonožcov nejako veľa. A napokon keď ich okolo seba nevidíme, o úspešnosti článkonožcov nemôže byť ani reči.

To všetko sú dôsledky zásadného rozdielu medzi ľuďmi (alebo inými stredne veľkými stavovcami) a článkonožcami: vzhľadom na výrazne odlišnú telesnú stavbu obývajú tieto dve skupiny tvorov iný priestor, respektíve ten istý priestor vnímajú v inej mierke. Kým my ľudia sa obvykle pohybujeme v rozmedzí decimetrov, metrov a kilometrov, článkonožce vnímajú priestor v rádo vo menších mierkach. Kým človeku sa rozpukaný asfaltový chodník môže zdať ako plochý, pre drobného mravčeka predstavuje úžasne rozoklaný terén s množstvom škár a skrytých zákutí. Kôru stromu vnímajú ľudia ako relatívne hladkú, zatiaľ čo pre drobunkú chrobač kôra predstavuje samostatný mikrokozmos.

Skúsme odpovedať na prvú otázku: Čo sú článkonožce zač?

Článkonožce (Arthropoda) sú evolučne jednou z najúspešnejších skupín mnohobunkových organizmov. Tvorí mimoriadne diverzifikovanú skupinu, ktorej zástupcovia obývajú prakticky všetky typy prostredí. Nájdeme ich v plytkých oblastiach kontinentálnych šelfov, ako aj na dne hlbokých morí a oceánov, v riekach i jazerách. Viaceré sa prispôbili životu na suchej zemi a odtiaľ dobyli vzduch. Na článkonožce narazíme pri bližšom pohľade medzi zrnkami piesku na brehu mora, hlboko v jaskynných systémoch a dokonca aj v telách iných organizmov. Doteraz bolo opísaných viac ako milión dnes žijúcich druhov, takže článkonožce tvoria vyše 80 percent doteraz známych druhov živočíchov. Iba chrobákov poznáme takmer pol milióna druhov.

Člankonožcov je nielen veľa druhov, ale je ich aj čo do počtu jedincov doslova neúrekom. V extrémnych prípadoch môže počet mravcov v jedinej kolónii dosiahnuť počet ľudských obyvateľov v menšom európskom štáte, pričom v jednej celkom bežnej kolónii môže byť toľko mravcov, ako ľudských obyvateľov stredne veľkého mesta na Slovensku. V trópoch je rozdiel v biomase člankonožcov oproti biomase stavovcov ešte výraznejší. Suchá hmotnosť všetkých mravcov na území brazílskeho dažďového pralesa v okolí Amazonky dosahuje štvornásobok suchej hmotnosti všetkých stavovcov z daného územia. A to sa bavíme iba o mravcoch. Ak zarátame všetok ostatný hmyz a pavúky, poľahky sa presvedčíme, že člankonožce sú v ohromnej prevahe. V morských prostrediach je to podobne. Planktón z veľkej časti tvoria larválne štádiá kôrovcov, čo je skupina člankonožcov. A tie najväčšie veľryby sveta sa krmia na ohromných množstvách pancieroviek, čo je opäť skupina kôrovcov.



Zatiaľ o stavbe tela člankonožcov nepadlo ani slovo. Skôr než napravíme túto chybu, pozrime sa na to, ako chrobač vníma bežný ľudský smrteľník.

2. ČLÁNKONOŽCE A ČLOVEK

S člankonožcami síce nezdieľame rovnaké vnímanie mierky, zdieľame však to isté prostredie. A aj keď si drvivú väčšinu z nich za celý život nevšimneme, s niektorými sa stretávame viac, ako by nám bolo milé. Stačí spomenúť mole v norkovom kožuchu, vši vo vlasoch, mravce v kuchyni, ploštice v posteli, blchy v srsti rodinného miláčika, múčne červy alebo šváby, či dotieravé muchy. To všetko je hmyz, ktorý patrí medzi člankonožce. Aby sme však člankonožcom iba nekrivdili, treba vyzdvihnúť, že bez nich by sme mali veľmi ťažký život. Ľuďom sa na Zemi neobyčajne darí najmä vďaka zdomácneným zvieratám a rastlinám. A takmer všetky kultúrne rastliny opeluje hmyz. Včelám a inému hmyzu preto vďačíme nielen za med ale aj za chlieb.

Ba dá sa povedať, že článkonožce sú veľmi populárne. Veľa ľudí sa venuje zbieraniu chrobákov a motýľov, pričom už iba pohľad na tie druhé je pre väčšinu ľudí vyslovene príjemný. Článkonožce si našli cestu do rozprávkových knížiek a filmov. Kto by nepoznal Ferda mravca, lienku Anulienku, bračekov mravčekov alebo Karafiátových chrobáčikov? Mravce a včely sa v ľudskej kultúre tešia obdivu k ich usilovnosti a raky sme donedávna používali ako symbol lekárni. Jediné bezstavovce vo zverokruhu sú takisto článkonožce, aj napriek tomu, že poznáme nepreberné množstvo iných bezstavovcov. Rak a škorpión, aj keď navzájom nepríbuzné, však majú na rozdiel od nejakého červa alebo slimáka klepetá, ktoré pripomínajú ruky a teda pútajú pozornosť ľudí. (Keď mala moja dcéra štyri roky, presviedčala ma, že kraby a raky majú klepetá na ručičkách, zatiaľ čo ostatné končatiny sú nožičky.)



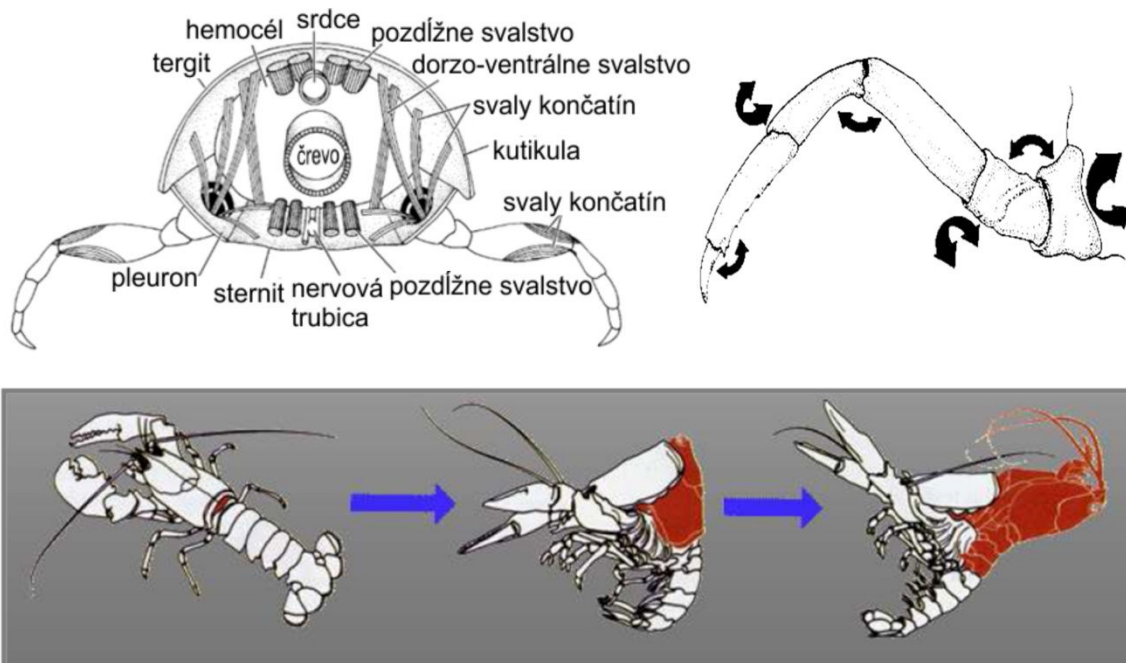
V istom zmysle sú článkonožce človeku povedomé; možno preto, že vďaka svojej vonkajšej kostre pripomínajú stroje, teda výtvary človeka. To sa o slimákovi alebo dážďovke povedať nedá. Článkonožce sa pohybujú vďaka kĺbovým spojeniam medzi inak pevnými článkami, čo sa podobá na bežne zhotovované roboty. Je toto dôvod, prečo sa veľa malých detí dychtí dotknúť každého mravčeka či chrobáčka, na ktorého naďabia? Pripomínajú malé pavúky a chrobáky deťom hračky? Pozrime sa teda bližšie na stavbu tela článkonožcov.

3. ČLÁNKONOŽCE AKO ŽIVÉ BYTOSTI

Spoločným znakom článkonožcov je článkované telo, pričom niektoré články navzájom rôzne zrastajú a vytvárajú tak väčšie celky (tagmy) – napr. hlavu, hrud', bruško (proces označujeme ako tagmatizáciu). Článkonožce majú vonkajšiu kostru (exoskeleton); slovo kostra však v tomto kontexte nemá nič spoločné s tou našou. Vonkajšiu kostru článkonožcov a vnútornú kostru stavovcov spája jediná vec: funkcia. Obe kostry tvoria oporu tela avšak tým, ako telo vystužujú, sa od seba fundamentálne líšia. Vonkajšia kostra článkonožcov tvorí pevný pokryv tela tvorený kutikulou a svaly sa pripájajú z jej vnútornej strany.

Okrem opory tela sú medzi nami a článkonožcami ďalšie výrazné rozdiely. My patríme medzi druhoústovce, čo je evolučná línia živočíchov, u ktorých sa ako prvý zakladá budúci análny otvor, zatiaľ čo u prvoústovcov, kam patria aj článkonožce, sa ako prvý zakladajú budúce ústa. S tým súvisí aj orientácia telových osí. U článkonožcov nervová sústava pozostáva z niekoľkých nervových uzlín a ventrálne (brušne) umiestneného nervového povrazca. U nás sa nervová sústava nachádza na dorzálnnej (chrbtovej) strane tela. Súčasťou obehovej sústavy článkonožcov je srdce, ktoré sa nachádza nad tráviacou trubicou.

V ontogenetickom vývine prechádzajú článkonožce zložitou metamorfózou (premenou), ktorá zahŕňa viaceré štádiá: embryonálne, larválne, postlarválne a dospelé. V prípade larválneho štádia však nejde o larvy v pravom zmysle slova. Skutočné larvy sa od dospelých jedincov líšia vnútornou organizáciou tela, čo sa nedá povedať o všetkých larvách článkonožcov. Napriek tomu sa larvy od dospelcov výrazne líšia spôsobom života a aj morfológicky, preto ich v ďalšom texte larvami označovať budeme. A u suchozemského hmyzu sa napokon stretávame aj s vnútornou reorganizáciou tela: stačí si spomenúť na húsenicu a dospelého motýľa. U krabov a iných kôrovcov sa z vajícok liahnu drobné larvičky zvané naupliá, ktoré svojím vzhľadom rodičov takisto ani zďaleka nepripomínajú. Po každom zvlečení však larve dorastajú ďalšie a ďalšie články a postupne menia svoj tvar a funkciu. Pri veľkosti nepresahujúcej jeden centimeter už ide o tvorčeka, v ktorom rodičovskú podobu ľahko spoznáte.



Čláknonožce sa zvliekajú tak, ako všetky ostatné zvliekavce (Ecdysozoa), ku ktorým naši hrdinovia patria. Zvliekanie je u čláknonožcov nutným predpokladom rastu. Keďže je zviera „uväznené“ v pancieri, ktorý nedokáže meniť svoje rozmery, musí ho jeho nositeľ čas od času vymeniť, ak chce vyrásť. Odborne sa tento proces označuje ako ekdyzia alebo exuviácia. Zvliekanie je proces, pri ktorom sa vonkajšia kostra úplne vymení za novú – vec neuveriteľne zložitá a pre nás ľudí značne bizarná. Samotné zvliekanie môže prebiehať počas celého života jedinca so znižujúcou frekvenciou v dospelosti alebo sa môže po konečnom (terminálnom) zvlčení úplne zastaviť. U suchozemského hmyzu je takýmto terminálnym zvlčením moment, keď hotové zvieratko vylezie z kukly. Nenechajte sa pomýliť; keď sa raz mravec „vyľahne“, ďalej už nerastie. Ak sa vám zdá, že malý mravček je bábätko väčšieho, nie je to pravda. Mravčie bábätká majú podobu červíkov. Aspoň tento aspekt v príbehoch o Ferdovi mravcovi korešponduje s realitou.

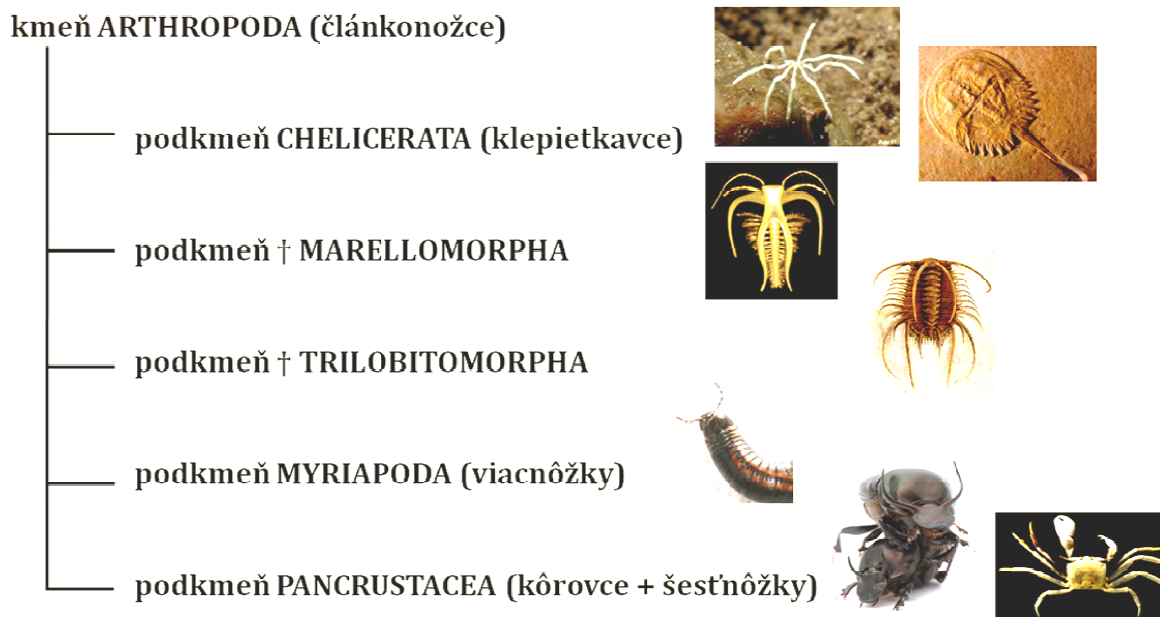
S ontogenetickým vývinom súvisí aj alometrický rast. Pri normálnom raste rastú všetky časti tela organizmu približne rovnako rýchlo, takže vzájomný pomer veľkostí jednotlivých častí tela zostáva rovnaký. Pri alometrickom raste nejaká časť tela naopak rastie rýchlejšie alebo pomalšie, čoho výsledkom môžu byť napríklad nadmerne vyvinuté klepetá samčekov husľových krabov.

3. TRIEDENIE ČLÁNKONOŽCOV

Článkonožce sa vyznačujú nielen mimoriadnou druhovou rozmanitosťou (diverzitou) ale aj inde nevidanou pestrosťou telových plánov (disparitou). Medzi chlánkonožce patria také odlišné tvory, ako sú motýle, muchy, kraby, dafnie, stonôžky či pavúky, a to menujeme iba tie známejšie typy. Na prvý pohľad sa môže zdať, že to všetko predsa možno hodiť do jedného vreca s označením „chrobač“ či „žúžol“. Jedným z cieľov tohto textu je demonštrovať pravý opak.

Aby sme sa vyznali vo svete okolo nás, často pracujeme s kategorizáciou, hierarchizáciou, triedením a podobne. Jednoducho sa snažíme urobiť si vo veciach poriadok, aby sme ich lepšie pochopili, čo však nie vždy znamená, že sme sa dostali k podstate študovaného problému. Takže ak chceme pochopiť nejakú skupinu organizmov, je dobré všimnúť si vzájomné spoločné znaky rovnako ako rozdiely. Na základe toho je rozumné rozdeliť skupinu na menšie skupinky. A tie na ešte menšie. A ešte menšie. Tento prístup má veľa výhod, ale aj niekoľko „zádrheľov“. Každé zoskupenie totiž máme tendenciu pomenovať vlastným menom. A veci s menom zvyknú v našich hlavách rýchlo ožiť. Ľahko sa pri tom môže stať, že dáme do rovnakej krabičky navzájom nepríbuzné zvieratká. To s čím ďalej pracujeme je už ale názov celej krabičky, pričom oddeliť od seba nesúrodé súčasti môže byť veľmi ťažké. Treba si preto uvedomiť rozdiel medzi biologickými entitami a krabičkami, do ktorej ich vkladáme a ďalej triedime. V prírode krabičky neexistujú, tie sú iba v našich hlavách. Snahou evolučného biologického skúmania je, aby boli jednotlivé živé subjekty zoskupené na základe vzájomnej genealogickej príbuznosti. V rámci evolučnej biológie je toto jediný prístup umožňujúci relevantne pracovať s rôznymi odbornými problémami. Avšak dosť bolo abstrakcie, poďme na konkrétnosti.

Článkonožce sa bežne chápu ako kmeň, ktorý sa delí na päť podkmeňov (skupín):



Skúsme si dešifrovať túto latinskú hatmatilku. Prvou skupinou sú **klepietkavce**, kde patrí všetko to, čo bežný smrteľník identifikuje ako pavúky. Okrem pavúkov tu však patria napríklad aj šťúry (škorpióny), roztoče, kosce a viacero vyhynutých skupín. Druhá skupina zahŕňa niekoľko málo fosílií, ktoré sú ale také bizarné, že ich zaraďujeme do samostatnej evolučnej línie **Marellomorpha**. Tretia skupina je naopak neobyčajne početná. Už z názvu **Trilobitomorpha** je zrejmé, že tu patria predovšetkým trilobity, ktorých bolo dosiaľ opísaných viac ako 20 000 druhov. Nasleduje skupina viacnôžiek, **Myriapoda**. Tu nájdeme okrem stonožiek a mnohonôžiek aj ďalšie dve menej početné skupiny článkonožcov, ktorých spoločným znakom je výrazné zmnoženie telesných článkov. Poslednou a najpočetnejšou skupinou je evolučná línia **Pancrustacea**, kde zaraďujeme všetky kôrovce a takisto hmyz.

Treba povedať, že zatiaľ čo o monofýlii („prirodzenosti“) skupín Chelicerata, Myriapoda a Pancrustacea už nepanujú takmer žiadne pochybnosti, s vyhynutými skupinami Marellomorpha a Trilobitomorpha to nie je také isté. Tu si budeme musieť ešte počkať na ďalší výskum.

5. ČLÁNKONOŽCE AKO FOSÍLIE

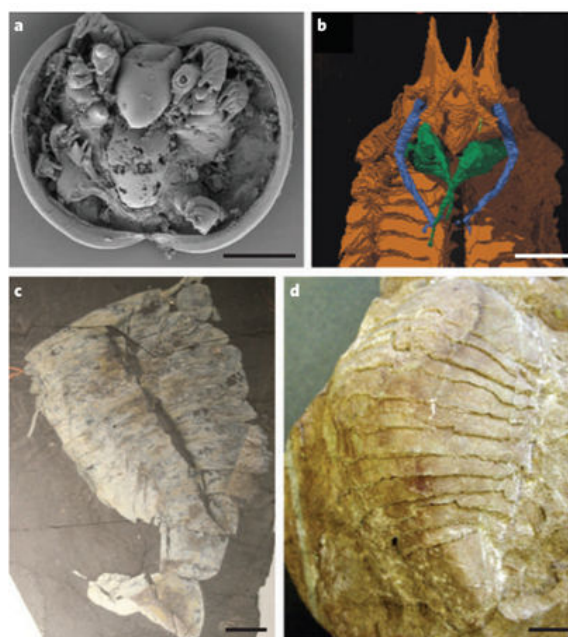
Pri systematickom štúdiu článkonožcov rozoznávame dva základné prístupy: neontologický (biologický) a paleontologický (paleobiologický). Oba nezávisle na sebe využívajú rôzne spôsoby vyhodnocovania študovaného materiálu. Komplexné štúdium článkonožcov v sebe

zahŕňa mnohé vedné odbory, ktorých úplné vymenovanie je mimo rámec tohto textu. So štúdiom fosílnych článkonožcov však viaceré priamo alebo nepriamo súvisia. Týka sa to najmä systematickej zoológie a taxonómie, fylogenetiky, ekológie a biogeografie.

V posledných rokoch zažíva nebyválny rozmach molekulárna fylogenetika, ktorej výsledky sa často porovnávajú s analýzami založenými na morfológických alebo anatomických znakoch (tu patrí tiež štúdium larválnych štádií, sérológia a porovnávacia morfológia spermií), poprípade sa robia kombinované analýzy. Fylogenetické hypotézy založené na týchto analýzach môžu byť ďalej testované prostredníctvom fosílného záznamu.

Paleontologický prístup vyhodnocuje predovšetkým morfológické znaky zachovateľných častí tela článkonožcov, pričom vychádza najmä z ich funkčnej morfológie. Pri interpretáciách paleontológia využíva tézu, že forma odráža správanie a vplyv prostredia.

Mapovanie fosílného záznamu článkonožcov dokáže priniesť testovateľné fylogenetické hypotézy, ktoré je možné porovnávať s hypotézami založenými na molekulárnych analýzach. Vzhľadom na relatívne široký rozptyl výsledkov a istú nespoľahlivosť molekulárnych metód má štúdium fosílného záznamu nezastupiteľnú úlohu. Tento integrovaný prístup k štúdiu významnou mierou upravuje pohľad na biodiverzitu a fylogézu týchto organizmov. Z tohto hľadiska je fosílny záznam nenahraditeľný a reprezentuje mimoriadne cenný zdroj informácií, ktorý je treba využiť.



Fosilizačný potenciál vonkajšej kostry článkonožcov závisí od faktorov, akými sú zloženie, stavba a hrúbka kutikuly, množstvo a distribúcia kalcitu v kutikule, vlastnosti substrátu a jeho biotická diverzita, ako aj to, v akej časti zvliekacieho cyklu sa daný jedinec nachádzal a jeho celková veľkosť. Tafonomické procesy sú teda časovo veľmi variabilné. Väčšina článkonožcov nemá kalcifikovanú kutikulu. Tá sa vyskytuje iba u kôrovcov, trilobitov a stonožiek. Exoskeleton článkonožcov sa po smrti alebo zvliekaní takmer okamžite rozkladá, pričom menej kalcifikované časti sú náchylnejšie na fyzický rozpad a biologický rozklad.

Fosílny záznam článkonožcov sa teda vo všeobecnosti považuje za pomerne chudobný. Veľa fosílnych druhov je známych iba z jediného nálezu. Niektoré druhy však poznáme z veľkého počtu dobre zachovaných jedincov reprezentujúcich rôzne ontogenetické štádiá.

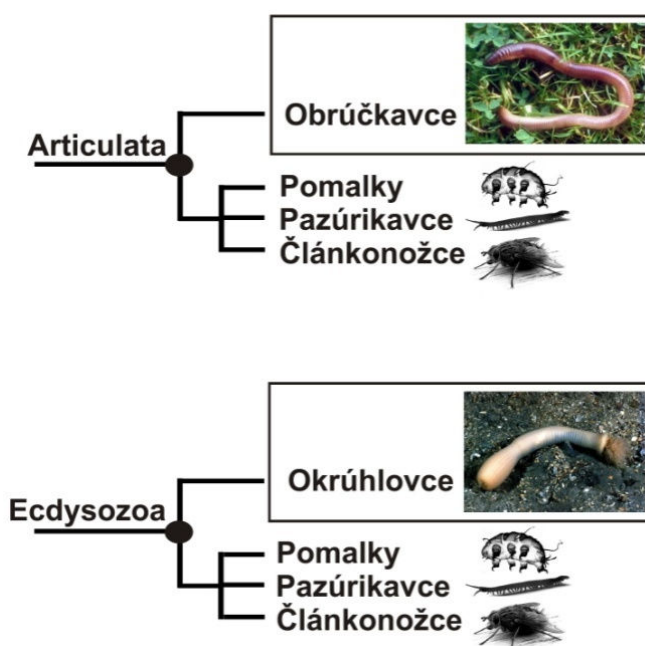
Vzhľadom na to, že sa článkonožce zvliekajú, jeden jedinec je schopný vyprodukovať viacero fosilizovateľných zvyškov a ovplyvňuje tak fosílny záznam v pozitívnom zmysle. Pri interpretácii fosílnych zvyškov článkonožcov je často krát veľmi ťažké rozlíšiť exúviu (zvlčok) od uhynutého jedinca.

Vo všeobecnosti rozlišujeme niekoľko typov fosílií článkonožcov. Vo väčšine prípadov paleontológ pracuje so zlomkovitým materiálom a predmetom jeho štúdia sú izolované a disartikulované elementy vonkajšej kostry (napr. úlomky klepiet). V tom lepšom prípade sa zachová viacero navzájom artikulovaných (spojených) článkov, pričom ideálne sa zachová celý jedinec vrátane končatín. Úplne zachované fosílie článkonožcov sa obmedzujú na jemnozrnné sedimenty (bridlice, ílovce), prípadne na špecifické sedimentárne prostredia, kde pri zachovávaní organických zvyškov hrala svoju úlohu anoxia (neprítomnosť kyslíka).

6. ODKIAĽ SA ČLÁNKONOŽCE VZALI?

Táto otázka je oveľa komplikovanejšia, akoby sa na prvý pohľad mohlo zdať. Z hornín kambrického veku (t.j. aj viac ako 500 miliónov rokov starých) už totiž poznáme jasne rozpoznateľné fosílie článkonožcov. „Prechodných článkov“ nie je veľa, i keď niektoré vyrazia dych. Okrem fosílií by snáď mohla pomôcť ešte fylogenetická veda...

Fylogenetika skúma príbuzenské vzťahy medzi jednotlivými skupinami organizmov z evolučného hľadiska. Je to dynamická veda, využívajúca stále širšie metodické možnosti, na základe ktorých formuluje fylogenetické hypotézy. Tie sú podrobované neustálej kritike, pričom sa testuje ich vierohodnosť. Takou hypotézou je napríklad pôvod kmeňa článkonožcov (Arthropoda) odvodený od obrúčkavých červov (Annelida). Hypotéza blízkej



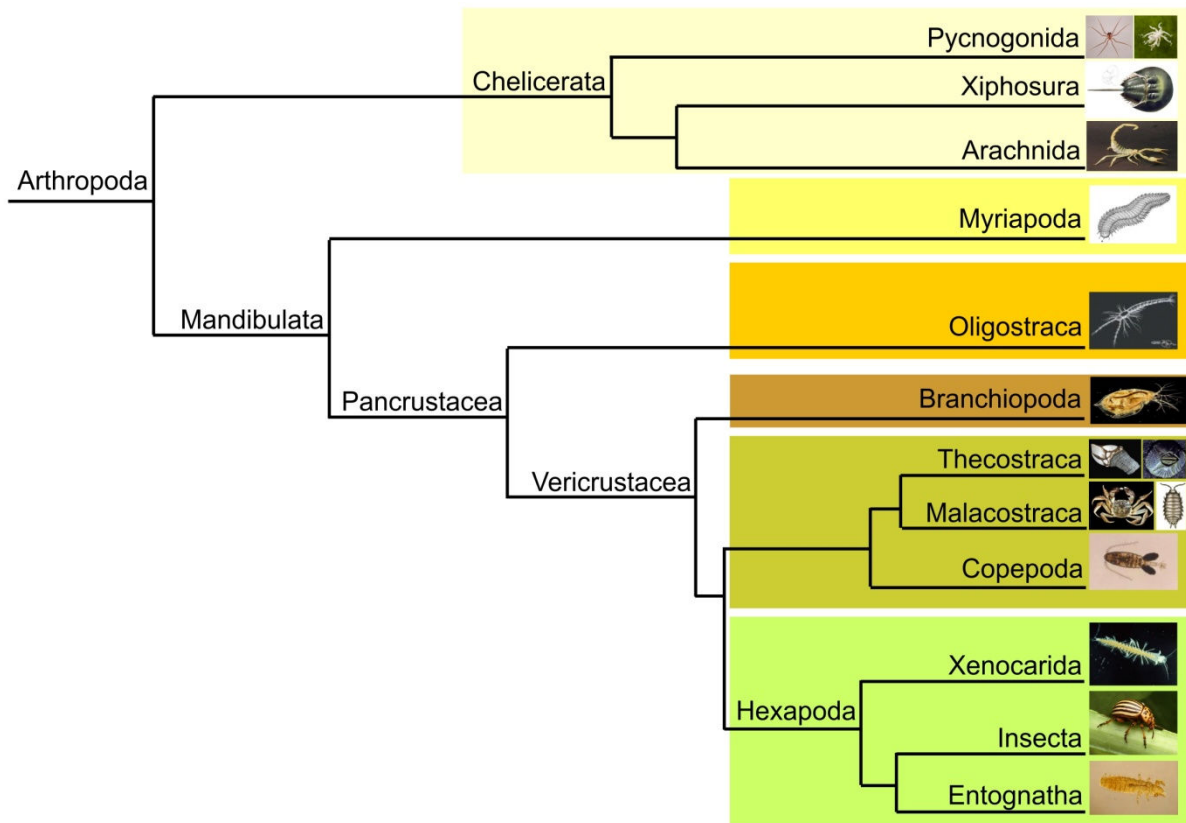
príbuznosti článkonožcov a obrúčkavcov (kam patrí napr. dážďovka) je veľmi stará a medzi laickou verejnosťou široko rozšírená. Podľa nej dávneho článkovanému „praobručkavcovi“ postupne narástol pár končatín na každom článku tela a z tejto „prastonožky“ postupnou redukciou počtu končatín vznikli všetky ostatné skupiny článkonožcov od pavúkov cez raky a kraby až po hmyz. Tento veľmi elegantný scenár nenechával nikoho na pochybách takmer dvesto rokov. Avšak s rozvojom molekulárnej fylogenetiky, ktorá pri svojom štúdiu porovnáva sekvencie génov konkrétnych organizmov, prišla táto hypotéza na pretras. Podľa desiatok molekulárnych a morfológických analýz za posledných dvadsať rokov obrúčkavce nielenže nemožno považovať za skupinu blízku predkom článkonožcov, ale obe diskutované skupiny tvoria samostatné vývojové línie v rámci dvoch navzájom nepríbuzných zoskupení prvoústych organizmov. Do príbuzenstva článkonožcov v súčasnosti zaraďujeme takzvané okruhlavce (Nemathelminthes), skupinu červovitých organizmov, ktoré si vytvárajú na povrchu tela kutikulárnu vrstvu podobnú tej u článkonožcov a dokážu sa tak zvliekať. Skupina Articulata, ako sme v minulosti zvykli spoločne označovať článkonožce a obrúčkavce, teda reprezentuje umelé zoskupenie, ktoré viac nemá miesto v modernom systéme živočíšnej ríše.

To, akým spôsobom sa vôbec článkonožce oddelili od skupiny podobnej okruhlavcom, dosiaľ nie je celkom jasné. Máme však viacero indícií a medzi nimi aj niekoľko skutočných tromfov. Väčšina svetových odborníkov sa zhoduje na hypotéze, podľa ktorej vznikli článkonožce zo skupiny príbuznej okruhlavcom, ktorým sú dnes najbližšie príbuzné priapulidné červy. Existujú dôkazy, podľa ktorých dávny príbuzný týchto hrabavých červov postupne narástli panôžky najprv na prednom konci a postupne aj pozdĺž celého tela. Tento evolučný stupeň sa premieta do skupiny, ktorú označujeme ako lobopódy, kam niektorí vedci radia aj súčasné kmene pazúrikavcov (Onychophora) a pomaliiek (Tardigrada). Postupnou modifikáciou panôžok lobopódov došlo pravdepodobne k vzniku klasických končatín článkonožcov, ktoré sa postupne rozrôžňovali až do súčasného stavu.

7. VZÁJOMNÉ VZŤAHY ČLÁNKONOŽCOV

Pozrime sa na vzťahy medzi jednotlivými skupinami dnes žijúcich článkonožcov. O čom sa už takmer nepochybuje, je dichotómia článkonožcov na klepietkavce (Chelicerata) a hryzadlovce (Mandibulata). Nohatky (Pycnogonida) sa bezpečne usadili vnútri klepietkavcov, pričom ešte pred niekoľkými rokmi to také jasné nebolo. Hryzadlovce

(Mandibulata) sa delia na dve veľké skupiny, viacnôžky (Myriapoda) a Pancrustacea. V rámci pankrustaceí je dobré všimnúť si pozíciu hmyzu (Insecta) uprostred pestrej palety kôrovcov (Crustacea): dnes o tom, že hmyz sú modifikované kôrovce, pochybuje už len málokto.

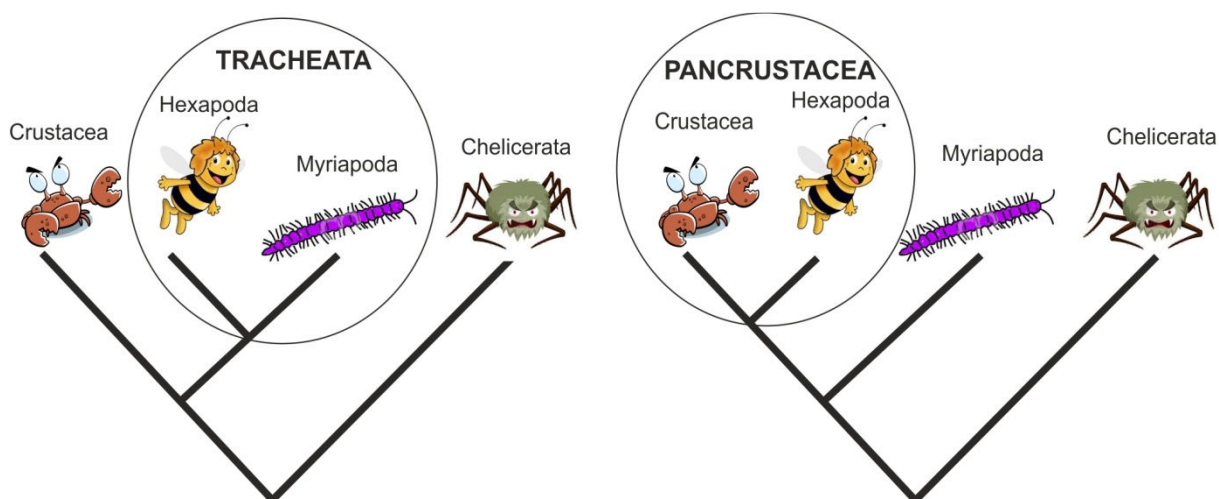


Hmyz tvorí najväčšiu zložku živočíšneho sveta. Dodnes bolo popísaných viac ako milión rôznych druhov, čo je nadpolovičná väčšina všetkých známych druhov organizmov. Z pohľadu suchozemcov je hmyz prakticky všadeprítomný – modré šíravy oceánu síce nedobyl, na súši sa však hemží, kam oko pozrie. Hmyz predstavuje úžasnú druhovú rozmanitosť tam, kde je prítomný vcelku jednoduchý telový plán (tzv. Bauplan) – článkované telo rozdelené na hlavu nesúcu tykadlá a zložené oči, hrud' s tromi párami kráčavých končatín a jedným alebo dvoma párami krídel (ak sú prítomné), a zadoček. Motýle, chrobáky, bzdochy, ucholaky, vošky, vážky, podenky, pošvatky; to sú len niektoré z mnohých hmyzích radov (celkom ich je vyše štyridsať), kam zaraďujeme tisíce druhov, pričom každý rok sa popisujú stovky ďalších, prevažne z tropických oblastí.

Kde hľadať spoločného predka celej tej úžasnej rozmanitosti? Až donedávna sa odvodzoval zo skupiny článkonožcov príbuznej stonôžkam a mnohonôžkam. Spoločným a

teda kľúčovým znakom mali byť tzv. vzdušnice (trachey), ktorými obe skupiny dýchajú vzduch, a podľa ktorých získalo toto zoskupenie názov vzdušnicovce (Tracheata). Za posledných zhruba dvadsať rokov však boli publikované viaceré fylogenetické analýzy, ktoré vrhli vážne pochybnosti na príbuznosť hmyzu a viacnôžok. Podľa týchto výsledkov vznikli vzdušnice u oboch skupín nezávisle na sebe, ide teda o tzv. konvergentný vývoj, o ktorom ešte bude reč.

Podľa najnovších štúdií teda treba predka všetkého hmyzu v širšom zmysle (hmyz spolu s niekoľkými príbuznými skupinami) hľadať medzi drobnými, ráčikom podobnými vodnými článkonožcami spomedzi kôrovcov. Hmyz teda tvorí jednu z úspešných evolučných línií kôrovcov v širšom zmysle. Podobne sú dnešné vtáky jednou z evolučných línií dinosaurov.



8. DOBYTIE SÚŠE A VZDUCHU

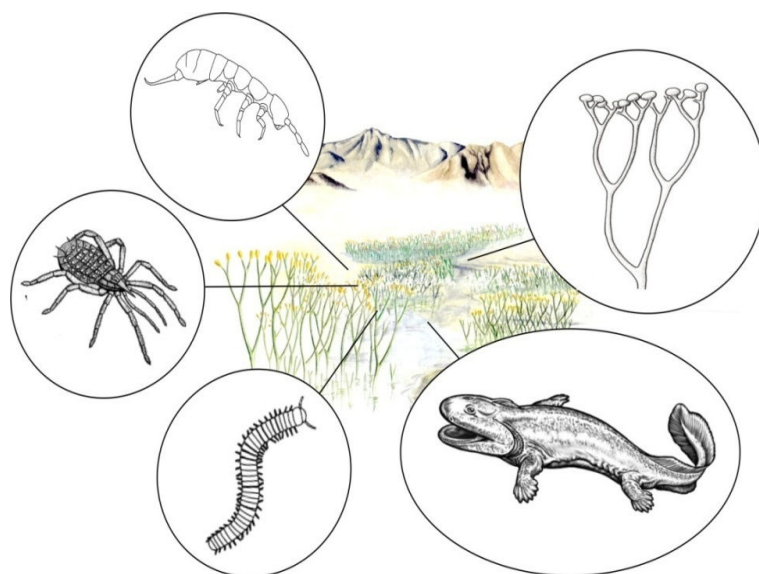
Pri pohľade na vyššie uvedené schémy je dobré všimnúť si dve veci: 1) všetky tri evolučné línie článkonožcov vytvorili suchozemské formy nezávisle na sebe (u kôrovcov viackrát), pričom 2) práve suchozemské formy často tvoria skupiny s najväčším počtom druhov, t.j. predovšetkým pavúkovce (Arachnida) a hmyz (Insecta). Tak sa dostávame k téme kolonizácie súše (terestrializácii).

Zo živočíchov sú bezkonkurenčne najúspešnejšími kolonizátormi súše článkonožce. Tie kolonizovali súš takmer súčasne s rastlinami (zhruba pred 450 miliónmi rokov), dokonca možno ešte skôr. Ide o skupinu organizmov, ktorá bola takpovediac predurčená na úspešnú

výpravu na pevninu. Ide o tvory, ktorých telo je pokryté pevnou kutikulou. Tá dokonale izoluje telo od okolitého prostredia a zabraňuje vysychaniu. Navyše článkované končatiny sú ideálne na pohyb v akomkoľvek teréne a to platí nielen vo vode ale predovšetkým na súši. Tam, kde stavovce zápasia s konštrukčnými limitmi určenými hmotnosťou vnútornej kostry, majú článkonožce voľné pole pôsobnosti. Objem kyslíka v atmosfére im síce bráni narásť do výnimočných rozmerov, ich evolučnú úspešnosť to však nebrzdí. Naopak, zdá sa, že milimetrové a centimetrové rozmery sú mimoriadne vhodné na dobývanie nových svetov, predovšetkým svetov škár, puklín a iných obmedzených priestorov.

Článkonožce dobyli súš minimálne sedem krát nezávisle na sebe: hmyz (Insecta), viacnôžky (Myriapoda), pavúkovce (Arachnida), rovnakonôžky (Isopoda), rôznonôžky (Amphipoda), lastúrničky (Ostracoda) a desaťnožce (Decapoda), to všetko sú hrdinovia, ktorí sa vydali na výpravu za rovnakým cieľom, každý si však zvolil iné prostriedky. Treba ešte spomenúť niekoľko ďalších skupín, ktoré síce priamo nepatria medzi článkonožce, ale sú z ich blízkeho príbuzenstva. Máme na mysli pazúrikavce, pomalky a hlístovce. Vo všetkých troch prípadoch ide zväčša o suchozemské tvory. S článkonožcami patria do tej istej evolučnej línie zvliekavcov. Žiadna iná skupina organizmov nebola v pochode na súš taká úspešná ako práve zvliekavce.

Je zaujímavé, že článkonožce a príbuzenstvo sa s dýchaním vzduchu popasovali takmer rovnako. Mnohé z nich majú vzdušnice – drobné rúrky, ústiace na bokoch tela a zásobujúce vnútorné orgány kyslíkom. Poznáme ich napríklad u viacnôžiek, pavúkovcov a predovšetkým u hmyzu. U všetkých týchto organizmov vznikli nezávisle na sebe. Ide tak o krásny príklad evolučnej konvergencie, keď rôzne skupiny organizmov vyriešia nejaký problém rovnakým spôsobom – v tomto prípade išlo o problém dýchania na suchu. Skoré suchozemské článkonožce sa zrejme spočiatku zdržiavali na bahnitých brehoch vodných nádrží, kde sa živili povlakmi baktérií a organickými zvyškami. Pri tejto rozkladnej činnosti pomáhali utvárať budúce

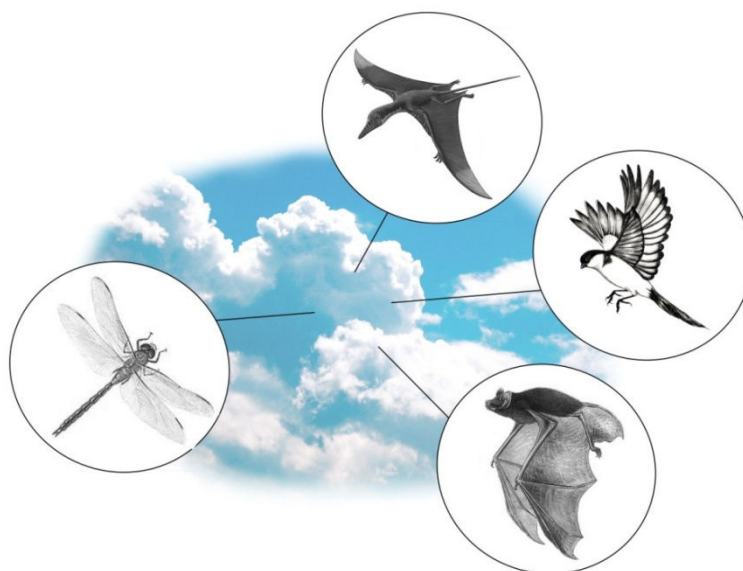


suchozemské ekosystémy a vytvárať tak vhodné podmienky na ďalšiu kolonizáciu inými organizmami.

Viacnôžky, pavúkovce a hmyz sa rozrôznili hneď po tom, ako kolonizovali súš. Následne evolúcia suchozemských rastlín stimulovala rozvoj ďalších suchozemských organizmov z príbuzenstva článkonožcov, ako sú už skôr spomínané pazúrikavce, pomalky a hlístovce. Posledné menované sú dnes známe predovšetkým ako parazity hmyzu a zdá sa, že práve rozvoj hmyzu otvoril dvere na súš hlístovcom. Neskôr, keď vznikli prvé lesy, sa niektoré hlístovce od svojich hostiteľov odpútali a ďalej žijú voľne.

S dobytím súše úzko súvisí aj kolonizácia vzdušného priestoru. Rozlišujeme aktívnych a pasívnych letcov. Zatiaľ čo tí pasívni sa nechávajú unášať vetrom alebo iba upravujú voľný pád, tí aktívni sa vo vzduchu udržujú silou vlastných svalov. Aktívni letci z radov bezstavovcov zahŕňajú hmyz, ktorému sa vzduch podarilo dobyť už v karbóne (asi pred 330 miliónmi rokov). Boli medzi nimi vážky, ktoré dodnes patria medzi najrýchlejšie a najakrobatickejšie skupiny hmyzu. Stavovce prišli hneď s troma odlišnými konštrukčnými riešeniami v podobe krídel pterosaurov, vtákov a netopierov.

Nízka hmotnosť hmyzu a spôsob dýchania vzdušnicami takpovediac predurčovali hmyz na úspešné dobytie vzdušného živlu. Krídla hmyzu vznikli predĺžením kutikulárnych štítkov ich vonkajšej kostry. Aj v tomto ohľade sa článkonožce výrazne líšia od stavovcov, ktoré pri aktívnom lete používajú silu končatín. Ak by sa stavovce mali s letom popasovať podobne ako hmyz, najbližšou analógiou by bol asi slon Dumbo, teda zviera mávajúce ušami.



9. ZÁVER

V úvode tohto textu sme si položili tri otázky. Skúsme na ne ešte raz a tento krát jednou vetou (t.j. suchopárnejšie) odpovedať:

1) Čo sú článkonožce zač?

Článkonožce (Arthropoda) sú skupina prvoústych zvliekavých organizmov (Ecdysozoa), ktorých telo s vonkajšou kostrou sa skladá z článkov zrastajúcich do väčších telových oddielov (tagiem).

2) Kde sa tu článkonožce vzali?

Najbližšie dnes žijúce príbuzné článkonožcov sú okruhlivce (Nemathelminthes), pričom prechod z „červovitej formy“ na formu s kĺbovými končatinami prebehol cez evolučný stupeň tzv. lobopódov asi pred 600–550 miliónmi rokov.

3) Prečo sú článkonožce také úspešné a prečo je ich tak veľa?

Evolučná úspešnosť článkonožcov súvisí s ich pomerne malými rozmermi a stavbou tela schopnou prispôbiť sa na najrôznejšie podmienky.

POUŽITÁ A ODPORÚČANÁ LITERATÚRA

Článkonožcom sa venuje ohromné množstvo odbornej i populárnej literatúry. Pri písaní tohto textu som vychádzal z veľa rôznych zdrojov; nižšie uvádzam práce, ktoré ďalej rozvíjajú vyššie spomenuté témy. Rozdelené sú na populárno-náučné texty v podobe vydaných knižných publikácií, učebnice a skriptá, a vedecké články publikované v odborných časopisoch. Nasledujú odkazy na užitočné internetové zdroje. Na samotný záver uvádzam zoznam samostatných článkov publikovaných na mojom blogu, ktoré sa viac alebo menej týkajú preberanej problematiky.

Poznámka: Všetky spomenuté literárne zdroje viem zapožičať alebo poslať vo formáte PDF.

Kontakt: hyzny.matus@gmail.com

a) Populárno-náučné texty

FORTEY R. 2000: *Trilobite: Eyewitness to Evolution*. HarperCollins Publishers.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1997: *Cesta k mravencům*. Academia, Praha. (orig. *Journey to the Ants*, vyd. v r. 1994)

KOLEKTÍV AUTOROV 2010: *Predhistória*. Ikar, Bratislava. (orig. *Prehistoric*, vyd. v r. 2009)

KOMÁREK, S. 2008: *Příroda a kultura. Svět jevů a svět interpretací*. Academia, Praha.

- WILSON, E.O. 1995: *Rozmanitost života*. Lidové noviny, Praha. (orig. *The Diversity of Life*, vyd. v r. 1992)
- ZIMMER, C. 2005: *Vládce parazit. Pohled do světa nejnebezpečnějších tvorů planety*. Paseka, Praha. (orig. *Parasite rex*, vyd. v r. 2000)

b) Učebné texty a prehľadové štúdie

- BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (eds.) 1990: *Palaeobiology: A Synthesis*. Blackwell Scientific Pub.
<http://www.palass.org/publications/palaeobiology-synthesis>
- BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (eds.) 2001: *Palaeobiology II*. Wiley.
- DAWKINS, R. 2008: *Příběh předka. Poutí k úsvitu života*. Academia, Praha. (orig. *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution*, vyd. v r. 2004)
- HOLECOVÁ, M. 2012: *Parazitoidy a ich životné stratégie*. AQ-BIOS, spol. s r.o., Bratislava.
https://fns.uniba.sk/fileadmin/prif/biol/kzo/Predmety/Metody_biologickeho_boja/Parazitoidy_a_ich_zivotne_strategie.pdf
- HOLECOVÁ, M. 2012: *Vybrané kapitoly z etológie hmyzu*. AQ-BIOS, spol. s r.o., Bratislava.
https://fns.uniba.sk/fileadmin/prif/biol/kzo/Predmety/Etologia_hmyzu/Vybrane_kapitoly_z_etologie_hmyzu.pdf
- LABANDEIRA, C.C. & BEALL, B.S. 1990: Arthropod Terrestriality. In: MIKULIC, D. (ed.) *Arthropods: Notes for a Short Course*.
- MINELLI, A., Boxhall, G. & Fusco, G. (eds.) 2013: *Arthropod Biology and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- SELLEN, P.A. 2005: Terrestrialization (Precambrian–Devonian). In: *Encyclopedia of Life Sciences*.
- VALENTINE, J.W. 2004: *On the Origin of Phyla*. University of Chicago Press.
- ZRZAVÝ, J. 2006: *Fylogeneze živočíšné říše*. Scientia, Praha.

c) Odborné články

- AGUINALDO, A.M.A., TURBEVILLE, J.M., LINFORD, L.S., RIVERA, M.C., GAREY, J.R., RAFF, R.A. & LAKE, J.A. 1997: Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 387: 489–493.
- BUDD, G.E. & TELFORD, M.J. 2009: The origin and evolution of arthropods. *Nature* 457: 812–817.
- DUNLOP, J.A. & LAMSDALL, J.C. 2016: Segmentation and tagmosis in Chelicerata. *Arthropod Structure and Development* 46: 395–418.
- DUNLOP, J.A. & SELLEN, P.A. 2009: Calibrating the chelicerate clock: a paleontological reply to Jeyaprakash and Hoy. *Exp Appl Acarol* 48: 183–197.
- EDGEcombe, G.D. 2009: Palaeontological and Molecular Evidence Linking Arthropods, Onychophorans, and other Ecdysozoa. *Evo Edu Outreach* 2: 178–190.
- EDGEcombe, G.D. & LEGG, D.A. 2014: Origins and early evolution of arthropods. *Palaeontology* 57: 457–468.
- HASENFUSS, I. 2008: The Evolutionary Pathway to Insect Flight – a Tentative Reconstruction. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 66: 19–35.
- JARZEMBOWSKI, E.A. 2003: Palaeoentomology: towards the big picture. *Acta zoologica cracoviensia* 46 (suppl. – Fossil Insects): 25–36.
- LABANDEIRA, C. 2006: Silurian to Triassic Plant and Hexapod Clades and their Associations: New Data, a Review, and Interpretations. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 64: 53–94.
- LEGG, D.A. 2014: Fossil Focus – Marelomorph arthropods. *Palaeontology Online* 6: Article 5, 1–7.
- LEGG, D.A., SUTTON, M.D. & EDGEcombe, G.D. 2013: Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. *Nature Communications* 4:2485: 1–7.
- LIU, J. & DUNLOP, J.A. 2014: Cambrian lobopodians: A review of recent progress in our understanding of their morphology and evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 398: 4–15.
- LIU, J., SHU, D., HAN, J., ZHANG, Z. & ZHANG, X. 2008: Origin, diversification, and relationships of Cambrian lobopods. *Gondwana Research* 14: 277–283.

- MACNAUGHTON, R.B., COLE, J.M., DALRYMPLE, R.W., BRADDY, S.J., BRIGGS, D.E.G. & LUKIE, T.D. 2002: First steps on land: Arthropod trackways in Cambrian-Ordovician eolian sandstone, southeastern Ontario, Canada. *Geology* 30: 391–394.
- ORTEGA-HERNÁNDEZ, J. 2015: Quick guide. Lobopodians. *Current Biology* 25: R873–R875.
- PROKOP, J., PECHAROVÁ, M., NEL, A., HÖRNSCHEMEYER, T., KRZEMIŃSKA, E., KRZEMIŃSKI, W. & ENGEL, M.S. 2017: Paleozoic Nymphal Wing Pads Support Dual Model of Insect Wing Origins. *Current Biology* 27: 1–7.
- REGIER, J.C., SHULTZ, J.W. & KAMBIC, R.E. 2005: Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 395–401.
- REGIER, J.C., SHULTZ, J.W., ZWICK, A., HUSSEY, A., BALL, B., WETZER, R., MARTIN, J.W. & CUNNINGHAM, C.W. 2010: Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463: 1079–1083.
- ROTA-STABELLI, O., DALEY, A.C. & PISANI, D. 2013: Molecular Timetrees Reveal a Cambrian Colonization of Land and a New Scenario for Ecdysozoan Evolution. *Current Biology* 23: 392–398.
- TELFORD, M.J., BOURLAT, S.J., ECONOMOU, A., PAPILLON, D. & ROTA-STABELLI, O. 2008: The evolution of the Ecdysozoa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 1529–1537.
- TELFORD, M.J. & THOMAS, R.H. 1995: Demise of the Atelocerata? *Nature* 376: 123–124.
- WOLFE, J.M., DALEY, A.C., LEGG, D.A. & EDGEcombe, G.D. 2016: Fossil calibrations for the arthropod Tree of Life. *Earth-Science Reviews* 160: 43–110.

d) Internetové zdroje

- <http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/arthropodstory>
- <http://tolweb.org/arthropoda>
- <http://www.ucmp.berkeley.edu/arthropoda/arthropoda.html>
- <https://www.biolib.cz/en/taxon/id14955/>
- <https://www.trilobites.info/>

e) Blogové príspevky

FYLOGENETIKA

Dumka nad jedným stromčekom

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/05/dumka-nad-jednym-stromcekom.html>

Čo vieme o fylogénéze živočíchov?

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/04/co-vieme-o-fylogeneze-zivocichov.html>

Knihy: Zrzavého fylogénéza a Dawkinsov predok

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2015/01/knihy-zrzaveho-fylogeneza-dawkinsov.html>

KLEPIETKAVCE

Klepietko nie je klepeto

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/10/klepietko-nie-je-klepeto.html>

Megarachne – najväčší pavúk, ktorý nikdy nebol

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2016/01/megarachne-najvacsi-pavuk-ktory-nikdy.html>

DESAŤNOŽCE

Desaťnožce: čo sú vlastne zač?

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2013/05/desatnozce-co-su-vlastne-zac.html>

Bahnožrútske kraby s obrovskými klepetami

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2013/10/bahnozrutske-kraby-s-obrovskymi.html>

Objavená najstaršia krabia larva

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2015/03/objavena-najstarsia-krabia-larva.html>

Super-ráčik z Panónskeho jazera

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2015/06/super-racik-z-panonskeho-jazera.html>

MRAVCE

Mravce, mravce, mravce

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2013/03/mravce-mravce-mravce.html>

O mravcoch a ľudoch

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2017/07/o-mravcoch-ludoch.html>

Mravčie superlatívy

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2013/09/mravcie-superlativy.html>

PARAZITIZMUS U ČLÁNKONOŽCOV

Všadeprítomné parazity

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2015/05/vsadepritomne-parazity.html>

Evolúcia parazitizmu u morských rovnakožiek

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2017/06/evolucia-parazitizmu-u-morskych.html>

TERESTRIALIZÁCIA

Je život na súši taký samozrejmý?

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/01/dobytie-suse-1-cast-je-zivot-na-susi.html>

Prekonávanie fyzilogických bariér

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/02/dobytie-suse-2-cast-prekonavanie.html>

Stručná história terestrializácie

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/03/dobytie-suse-3-cast-strucna-historia.html>

Majú organizmy dôvod liezť na súš?

<http://viventibusesse.blogspot.sk/2014/05/dobytie-suse-4-cast-maju-organizmy.html>

autor:

Mgr. Matúš Hyžný, PhD.

Katedra geológie a paleontológie PriF UK v Bratislave

Ilkovičova 6

Bratislava

hyzny.matus@gmail.com

<http://viventibusesse.blogspot.sk>