

laboratoře, kde můžeme studovat mikroevoluční principy udržování odlišnosti dvou blízkých druhů (často, ale ne nutně sesterských, viz článek na str. 198). K udržování hybridních zón dochází, pokud se genomy dceřiných populací/druhů liší již natolik, že nejsou společně správně funkční, ale zároveň biologická zdatnost (fitness) jejich hybridů není zcela nulová. Pak dochází k přenosu alel mezi jednotlivými populacemi/druhy, k procesu zvanému introgrese nebo také mezipopulační tok genů, tedy v případě odlišných druhů k mezidruhové hybridizaci. Do jaké míry k hybridizacím dochází, záleží na mnoha faktorech, zejména ekologii zúčastněných druhů. Pokud se v evoluci ekologická nika druhů výrazně neodlišila, lze předpokládat výraznější stupeň hybridizace. Naopak tomu bude, pokud se ekologická nika dceřiných druhů již v některých ohledech změnila. Proto ve studiu hybridních zón pomáhá dnes populární modelování rozšíření jednotlivých druhů na základě jejich environmentálních nik. Zajímavým a dosud málo studovaným a objasněným fenoménem je historický pohyb hybridní zóny. Když totiž uvážíme, že dnešní hybridní zóny existují mezi druhy obvykle po tisíciletí, lze předpokládat, že během tak dlouhého období docházelo k jejich geo-

grafickým posunům. Tyto posuny mohly být dány jak intenzivnějším tokem genů v určitém mezidruhovém směru, tak postupnými změnami okolní krajiny/ekosystémů. Z předběžného zhodnocení se zdá, že historicky mohl posun hybridní zóny probíhat také mezi slepýšem křehkým a s. východním.

Přínos výzkumu pro ochranu

Výzkum slepýšů tedy ukazuje, že žádný druh není tak „obyčejný“, abychom jej mohli přehlížet a upozadit ve výzkumu. Studium skryté diverzity má zásadní význam pro poznání skutečné druhové skladby fauny i tak prozkoumaných oblastí, jako je střední Evropa. Rozpoznání kryptických druhů, které pro morfologickou podobnost unikaly pozornosti, má velký přínos především pro účinnou ochranu rozmanitosti fauny. Pojmenováním těchto dosud přehlížených druhů a upřesněním jejich areálů dostává přístup k druhové ochraně nový rozměr. To, co byl domněle běžný, široce rozšířený druh, jehož ochraně nebylo třeba věnovat zvýšenou pozornost, může být ve skutečnosti skupina více druhů s menšími areály, zajímavými kontaktními zónami a mimořádnou evoluční historií.

V tomto světle nabývá prudce na význa-

mu citlivé zacházení s populacemi jednotlivých druhů. V České republice, ležící uprostřed Evropy, sice nežijí žádní endemičtí plazi, naše herpetofauna je přesto pozoruhodná. Je to dané tím, že právě naším středoevropským prostorem probíhají hranice areálů řady druhů plazů nebo jejich vývojových linií (Moravec 2019). Některé druhy zde mají severní hranici výskytu, slepýši tvoří hybridní zónu a třeba v případě užovky obojkové (*Natrix natrix*) a zřejmě i zmije obecné (*Vipera berus*) k nám zasahuje více evolučních linií těchto hadů. Genetická diverzita tohoto společenství plazů je nesmírně cenná tím, že v sobě skrývá zajímavé informace o vývoji evropské fauny. Je ovšem také velice zranitelná. Necitlivé zacházení s populacemi našich plazů může snadno způsobit nenávratné škody. Z pohledu zachování genetické diverzity není hrozbou jen fragmentace a likvidace populací v důsledku ničení jejich původních biotopů. Velmi nebezpečné mohou být i dobře míněné, ale nedostatečně uvážené záchranné transfery na delší vzdálenosti. Introdukce jedinců určitého druhu na lokality obývané nebo v blízkosti osídlené geneticky odlišnou populací stejného druhu může snadno vést ke znehodnocení genofondu dané populace.

Petr Ráb

Endemické sladkovodní ryby Evropy

Před několika lety vyvolala kniha *Handbook of European Freshwater Fishes* (Příručka k určování evropských sladkovodních ryb, Cornol a Berlin 2007) autorů Maurice Kottelata a Jorga Freyhofa v odborné komunitě pozdvižení a byla velkým impulzem pro další intenzivní ichtyologický průzkum skutečné druhové diverzity v evropských vodách (jak jsem také uvedl v recenzi knihy, *Živa* 2013, 6: 281–284). Tato příručka totiž ukázala, že v Evropě žije nejméně 540 původních druhů sladkovodních ryb, tedy mnohem více než se předpokládalo. Není proto divu, že se mezi nimi nachází řada endemických druhů, tedy druhů, které mají jen omezené zeměpisné rozšíření, nebo jsou známy z jediné lokality.

Příkladem takového druhu je perlín rumunský (*Scardinius racovitzai*), který se vyskytoval pouze v termálním prameni Petzea o průměru asi 100 m, blízko rumunského města Oradea (dnes už žije výhradně v akvariijním chovu). Těchto endemických sladkovodních druhů je v Evropě přes 200, tedy více než třetina známé druhové diverzity. Přesné číslo však udat nelze, protože intenzivní ichtyologický průzkum evropských vod stále pokračuje a objevují se popisy nových druhů. Třeba hrouzka *Romanogobio skywalker* (to je druhové jméno, že?) známe

(zatím) ze dvou úseků rakouské řeky Mur v povodí Drávy (Friedrich a kol. 2018) nebo parmu *Barbus biharicus* z řeky Bystřiny Křiš na pomezí Maďarska a Rumunska (László a kol. 2016). Je zřejmé, že podat celkový výčet endemické evropské sladkovodní ichtyofauny znamená úkol přesahující popularizující přehled, následující text je proto jen mým osobním výběrem zajímavostí o těchto rybách.

Na úvod musíme zdůraznit, že termín endemický je zeměpisně relativní. V tomto článku jsou za endemické považovány ty druhy, které mají jen velmi malé, nebo

lokální či bodové rozšíření, a navíc se vyskytují pouze v Evropě, jak je definována ve zmíněné knize (viz *Živa* 2013, 6). Evropská ichtyogeografická oblast je však daleko rozsáhlejší (Bañarescu 1990, 1992), od severozápadního cípu Afriky v Maroku až do některých oblastí Střední Asie. Tak např. některé druhy pstruhů rodu *Salmo* jsou endemity jezer nebo malých řek v Maroku (*S. akairos*, *S. multipunctata*, *S. viridis*), zatímco jiné se vyskytují až v horním povodí Amu Darji (*S. oxianus*, jméno považované za mladší synonymum *S. trutta*, tedy formu našeho pstruha potočního; dnes je však zřejmé, že jde o samostatný druh). Podobné příklady bychom našli i u řady jiných evropských ryb. Není proto překvapující, že na tak velkém území mohou být endemické i některé vyšší taxony než druhy, např. rody jako mihule rodu *Caspiomyzon*, parmička (*Aulopyge*), parma (*Barbus*), ostroretky rodů *Achondrostoma* (obr. 4), *Iberochondrostoma*, *Parachondrostoma* nebo *Protochondrostoma*, cejnek (*Blicca*), saramugo (*Anaocypris*), plotička (*Pachychilon*), slunky rodů *Pelagus* (obr. 7) a *Phoxinellus*, plotice rodu *Sarmarutilus*, perkarina (*Percarina*), drskovec (*Romanichthys*) a drsek (*Zingel*, obr. 11) nebo některé rody hlaváčů a hlaváček jako *Economidichthys* či *Proterorhinus* (obr. 9). Evropa má však také jednu, a nutno říci jedinou, endemickou čeleď ryb – samarukovití (Valenciidae), se třemi druhy drobných rybek rodu *Valencia* vyskytujících se na malém úseku pobřeží východního Španělska (samaruk španělský – *V. hispanica*), na pobřeží Albánie, přilehlé části Recka a ostrova Korfu (s. řecký – *V. letourneuxi*) a v dolních tocích řeckých řek Pinios a Mornos (s. Roberty – *V. robertae*). Další vyšší taxony se však v Evropě nevyskytují a (nejen) její sladko-



1



2

1 Sumec Aristotelův (*Silurus aristotelis*; velikost zobrazené ryby 190 mm) – ohrožený endemit povodí řeky Acheloos, včetně jezer Trichonis a Amvrakia. Introdukován byl do jezer Pamvotis a Volvi. Od sumce velkého (*S. glanis*) se liší zelenavým zbarvením, daleko menším vzrůstem a pouze jedním párem vousků na spodní čelisti. Dosud se traduje, že to byl již Aristoteles, kdo pozoroval a popsal jeho rodičovské chování, ve skutečnosti je doloženo, že Aristoteles pozoroval sumce v řece Strymon (Struma), kde se ale tento druh nevyskytuje.

2 Parma prespanská (*Barbus prespensis*; 200 mm) je považována za endemický druh Velkého i Malého jezera Prespa. Molekulárně-fylogenetická studie však odhalila, že tento druh bude rozšířenější v jihozápadní jaderské oblasti, která se kryje s již neexistujícím jezerem Maliq spojeným s dnešním jezerem Prespa (Marková a kol. 2010). Skutečná druhová diverzita paremu rodu *Barbus* na Balkáně však vyžaduje další podrobnější studium.

3 Jezero Ochrid vzniklo na Balkánském poloostrově před 3–4 miliony let a hostí řadu endemických organismů, včetně několika endemických druhů ryb.

Foto D. Jablonski

vodní ichtyofauna je ve srovnání např. s ichtyofaunou Severní Ameriky nebo východní Asie z řady příčin historicky značně ochuzená.

Jeden z nejvýraznějších vlivů na složení evropské ichtyofauny mělo bezpochyby několik vln a směrů zalednění kontinentu. Dodnes je to zřejmé, podíváme-li se na přirozené zeměpisné rozšíření počtu druhů sladkovodních ryb (bez těch, které sladké vody jen příležitostně navštěvují) na kontinentě. Nejvíce druhů (až do 70) se nachází v hlavní části dolních toků a deltě Dunaje, Dněstru, Dněpru, Donu a v deltě Volhy. Poněkud méně, asi do 50, žije v povodích Dunaje, Dněstru a dolních toků Volhy,

Labe, Odry a Visly. Vzhledem k velké druhové rozmanitosti sítí rodu *Coregonus* náleží do této kategorie také oblast jezera Ladoga. Naproti tomu sladké vody Iberského poloostrova, částí Itálie, středního a jižního Řecka a úzkého pásu jaderského pobřeží Balkánu jsou druhově poměrně chudé, ale mají vysoké zastoupení právě endemických druhů, případně rodů ryb – tedy míra endemismu (poměr počtu endemických a všech druhů) je zde velmi vysoká. Jak je patrné, tyto oblasti vysokého endemismu evropských sladkovodních ryb se nacházejí kolem Středozemního moře. Byly totiž nejen interglaciálními refugii, ale rovněž charakter zdejším sladkých vod, jejich zeměpisná izolovanost, geologické stáří a periodické vysychání, byly a stále jsou příčinami vzniku endemických druhů, nebo dokonce rodů.

K pochopení tohoto rozšíření, bez nároku na úplnost, je nutné uvést několik poznámek k historii osídlení evropského kontinentu sladkovodními rybami. Když vyloučíme lidské intervence, tedy vysazování nepůvodních druhů, rozšíření (výlučně) sladkovodních druhů ryb zcela závisí na geomorfologické historii říčních sítí. Osídlování a výměna rybích faun mezi povodími řek se může uskutečňovat pouze v poměrně dlouhých časových obdobích. Stane se tak při poklesech hladiny světového oceánu a spojení dolních úseků říčních sítí, nebo naopak při vyzdvižení hor (orogenezi), vedoucímu k jevu zvanému říční pirátství (river capture) – v horních částech povodí se mění směr toků z jednoho povodí do jiného. Příkladem prvního jevu může být pokles hladiny oceánu asi o 100 m (poslední, würmské zalednění) nebo až o 200 m (starší zalednění rissianské a mindelské) a následné rozšíření povodí řeky Pádu, nebo spojení některých řek v nyní izolovaných říčních systémech jaderského pobřeží Balkánu. Následkem svědčícím o těchto propojeních je např. současné rozšíření mihule

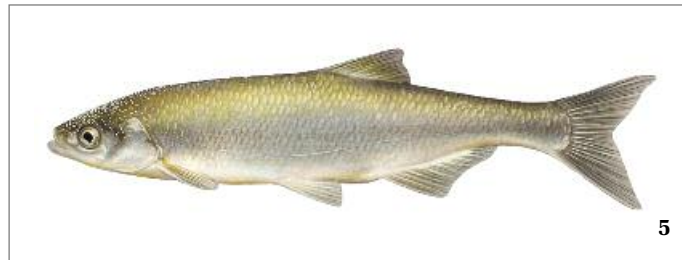
pádské (*Lampetra zanandreae*), parmy slovinské (*B. plebejus*), oukleje ztepilé (*Alburnus alburnella*), jelce peřejového (*Squalius squalus*), sekavce dvou pásového (*Cobitis bilineata*) a dalších. Podobné současné rozšíření jiného evropského faunistického reliktu blatňáka tmavého (*Umbra krameri*) nebo ježdíka dunajského (*Gymnocephalus baloni*), drska malého (*Zingel streber*) a d. většího (*Z. zingel*) v povodí Dunaje, Prutu a dolních částí Dněpru dokládá dřívější spojení dolních úseků těchto řek. Na druhé straně říční pirátství je příčinou rozšíření např. více populací vranky obecné (*Cottus gobio*) po všech stranách říčních rozvodí v Alpách (Šlechtová a kol. 2004), řady populací mihule potoční (*L. planeri*), u nás jediné populace mihule ukrajinské (*Eudontomyzon mariae*) na severní Moravě ve Velkých Losinách (Živa 2013, 6: 279–281) a mnoha dalších druhů.

Dalším činitelem ovlivňujícím současné složení evropské ichtyofauny se stala série zalednění kontinentu, která na rozdíl od situace u organismů s lepší možností migrace způsobila, že řada druhů ryb vymizela a v interglaciálních tato území znovu osídlovaly druhy, jež přežily glaciály v povodí (Paleo)Dunaje. Proto také ichtyofauna nad středomořskou linií (viz dále) je poměrně chudá a charakterizována druhy s širokým zeměpisným areálem a se zřetelnými faunistickými afinitami nejen k povodí Dunaje, faunisticky nejpěstřejší a geologicky starší evropské řece, ale k pontokaspické oblasti obecně. Je zřejmé, že dunajské povodí obývá i řada endemických druhů ryb, ať již široce rozšířených, jako hrouzci rodu *Gobio* (*G. carpathicus*, *G. obtusirostris*) a *Romanogobio* (*R. vladykovi*, *R. uranoscopus*, *R. carpathorossicus*), plotice *Rutilus virgo*, sekavec *C. elongata* a sekavčík *Sabanejewia bulgarica*, nebo druhy s rozšířením daleko menším, např. sekavčíci *S. romanica* a *S. wallachica* či vranky *C. metae* a *C. transilvanie*. Vlakovým druhem lokálně endemických a zároveň vysoce kriticky ohrožených ryb je drskovec vrankovitý (*Romanichthys valsanicola*), asi 10 cm velký příslušník čeledi okounovití (Percidae). Původně byl rozšířen na horním toku rumunské řeky Arges a jejich přítoků Vâlsan a Râul Doamnei. Odlesňování, výstavba přehrad, stavba silnic a těžba štěrků však způsobily, že je dnes znám pouze z 1 km řeky Vâlsan nad vesnicí Bradet a jeho přežití zcela závisí na vypouštění vody z přehrad nad tímto úsekem. Ve srovnání s ichtyofaunou Dunaje je proto také střední, západní a severní Evropa s ohledem na říční ryby (o jezerech dále v textu) druhově chudší než oblast pontokaspická. Tento vzorec potvrdila řada molekulárně-fylogeografických studií. Jako příklad může sloužit historická



Seznam použité a doporučené literatury je uveden na webové stránce Živa.

3



strukturace populací parmy obecné (*B. barbus*) v Evropě (Kotlík a kol. 2004). Na základě podrobné molekulárně-fylogeografické analýzy bylo zjištěno, že různá glaciální refugia obývaly dodnes geneticky odlišné populace, fylogeografické linie, v oblasti kolem Černého moře a tato pontická oblast sloužila jako primární zdroj pro postglaciální expanze do Evropy. Přitom ale pouze jediná z těchto fylogeografických linií byla schopna osídlit zbytek Evropy až po povodí řek u Atlantského oceánu, zatímco ostatní zůstaly omezeny na svá glaciální refugia. Ichtyofauna nad středomořskou linií je zjevně odvozena od sladkovodní nebo velmi vyslazené fáze západní části pramoře Paratethys během miocénu, z doby asi před 5 miliony let, které umožnilo šíření primárně sladkovodních ryb, zejména různých linií kaprotvarých (Cypriniformes), z oblastí Střední Asie a až z jejich předpokládané kolébky v jihovýchodní Asii. Jedním ze spektakulárních dokladů tohoto faunistického spojení je výskyt sumce Aristotelova (*Silurus aristotelis*, obr. 1) v povodí řeky Acheloos v západním Řecku, jehož nejbližším příbuzným není náš známý sumec velký (*S. glanis*), ale endemické druhy sumců obývajících jezero Biwa v Japonsku. Vyslazené vody pramoře Paratethys jsou také pokládány za příčinu, proč máme v pontokaspické oblasti dnes velkou druhovou a rodovou diverzitu hlaváčovitých (Gobiidae) – primárně mořských ryb, jež jsou ale schopné adaptovat se na sladkovodní prostředí.

Na druhé straně většinově endemická sladkovodní ichtyofauna říčních sítí (hlavně kaprotvarých ryb z dřívější čeledi Cyprinidae) středomořských oblastí začala vznikat rovněž v miocénu. Souvisí to s geologicky dramatickým vývojem Středozemního moře, kdy se uzavřelo jeho spojení s Atlantským oceánem a salinita vody se zvyšovala (hypersalinní fáze), dále moře začalo výparem vysychat a posléze téměř vyschlo – jev nazývaný Messinská krize salinity. Přibližně v té době byla západní část Paratethys, zvaná Lago Mare, naplněna sladkou nebo velmi vyslazenou vodou. Poté se otevřelo několik průchodů těchto vod do oblasti dnešního Středozemního moře, které se tak stalo po nějakou dobu sladkovodním jezerem,

útvarem zvaným fáze Lago Mare Středozemního moře. Uvedená skutečnost zjevně umožnila rozšíření populací sladkovodních ryb kolem pobřeží, kde po opětovném průniku Atlantského oceánu do Středomoří po konci messinského období zůstaly izolovány a v jednotlivých uzavřených povodích tak docházelo k dalším speciacím. Pozůstatky Paratethys jsou Černé a Kaspické moře, jež také byly dlouho vyslazené až sladké a slanými se staly historicky docela nedávno. Výše popsaný mechanismus je dobře doložen paleontologickými nálezy v řadě míst Středozemí, kde fosilní doklady sladkovodních ryb původem z povodí (Paleo)Dunaje nejsou starší než asi 5 milionů let, tedy období fáze Lago Mare Středozemního moře. Dokladem může být i příbuznost některých dnešních sladkovodních faunistických prvků západní a východní části Středozemí, které můžeme považovat za relikty příchozí z Lago Mare Paratethys.

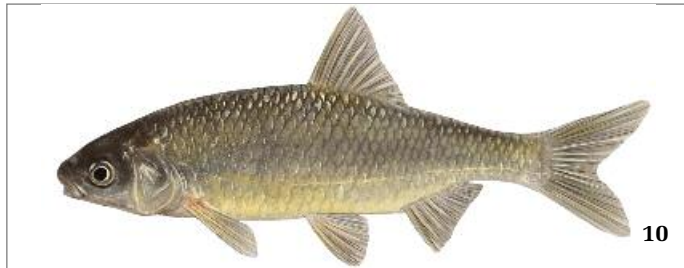
Uvažuje se ještě o dalších nejméně dvou mechanismech příčin vysokého endemismu ve středomořské oblasti. Jednak rozšiřování kaprotvarých ryb do jižní Evropy a severní Afriky bylo možné až do pliocénu, tedy mezi 5–2 miliony let, a následná izolace Iberského poloostrova a jižního Řecka má za následek jejich bohaté endemické fauny, stejně jako příbuznost některých faunistických prvků, třeba parem rodu *Luciobarbus*. Patří sem rovněž tvorba kontinentálních spojení pobřežních částí současné severní Afriky v raném pliocénu, někdy před 3,5 miliony let. Posledním velkým procesem, jenž formoval endemickou sladkovodní ichtyofaunu zejména v oblasti východního Středozemí, bylo maximum posledního velkého zalednění v době asi před 18 tisíci lety s poklesem hladiny světového oceánu až o 200 m, které umožnilo zmíněné spojení dolních úseků říčních sítí a míchání ichtyofaunu. Vzhledem k této komplikované historii je endemická sladkovodní ichtyofauna velmi heterogenní a nelze ji jednotně označit jako mediteránní. Italský ichtyolog Pier Giorgio Bianco (1990) na základě rozšíření primárně sladkovodních ryb rozeznává celkem 12 oblastí kolem Středozemního moře. Z nich 6 nemá žádné společné faunistické prvky s širokou oblastí dunajského povodí, a jak je výše

4 Ostroretka západní (*Achondrostoma occidentale*; 100 mm) – lokální endemit tří říček velmi malého, hustě obydleného území v západním cípu Portugalska, nedaleko Lisabonu. Druh se nyní vyskytuje pouze na polovině původního, již tak malého areálu, jeho prostředí ohrožuje znečišťování vody, intenzivní zemědělství, urbanizace a odběr vody. Počty a početnosti jeho populací klesají a je proto předmětem záchranných chovů. Rod *Achondrostoma* se svými čtyřmi dosud známými druhy byl ustaven v r. 2007, kdy ze sběrného rodu ostroretek *Chondrostoma* byly vyděleny rody *Achondrostoma*, *Iberochondrostoma*, *Pseudochondrostoma*, *Protochondrostoma* a *Parachondrostoma*, z nichž první tři jsou endemity Iberského poloostrova.

5 Ouklej rakouská (*Alburnus mento*; 180 mm) je omezena výskytem na 12 perialpských jezer horního povodí Dunaje v Rakousku a Bavorsku. Z téměř 50 druhů rodu rozšířených v Evropě a v přední Asii je skoro polovina endemity pouze jediného nebo několika málo zeměpisně blízkých jezer. Velká druhová diverzita ouklejí byla rozeznána teprve v poslední době, protože diagnostické druhové znaky pelagických, stříbřitě zbarvených ryb jsou pro lidské oko hůře rozeznatelné, než je tomu např. u ryb žijících u dna.

6 Vranka Rondeletova (*Cottus rondeletii*; 56 mm) se vyskytuje pouze na třech místech v povodí řeky Hérault v jižní Francii a náleží tak k druhům jihoevropských vranek s bodovým nebo velmi lokálním rozšířením. Všechny vranky jsou adaptovány na chladné vody a nemožnost překonat teplotně jiná prostředí v dolních částech toku vedla v jižní Evropě k jejich speciaci. Rod se 70 druhů se vyskytuje v severnějších částech severní polokoule, je fylogeneticky velmi rozrůzně a pravděpodobně není monofyletický. Zahrnuje však vnitrojezerní radiaci 33 endemických druhů asijského jezera Bajkal.

7 Slunka pamvotiská (*Pelagus epiroticus*; 60 mm) – kriticky ohrožený endemit jezera Pamvotis (20 km²) v severozápadním Řecku, které bojuje se znečištěním splašky. Rod *Pelagus* byl ustaven teprve v r. 2007 pro celkem 6 druhů, které jsou



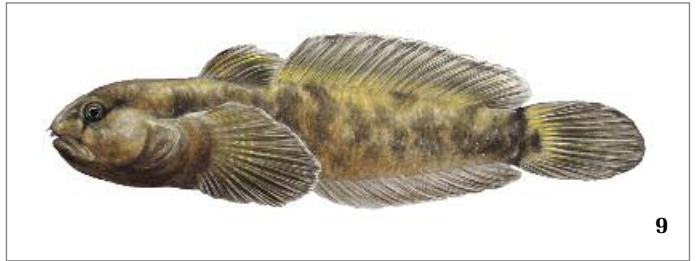
charakterizovány ztluštěnými paprsky v prsní ploutvi samců a tvoří samostatnou fylogenetickou linii. Jméno rodu je odvozeno od národa Pelasgů, kteří obývali pobřeží Egejského moře před příchodem Řeků.

8 Střevle pruhotělá (*Phoxinus phoxinus*; 50 mm) obývá povodí pouze dvou řek, Veleky a Rezovsky (Mutludere), které vtékají do Černého moře z pohoří Strandža na pomezí Bulharska a Turecka. Druhá diverzita evropských střevlí je daleko větší, než se ještě donedávna předpokládalo (Palandačič a kol. 2017). Na území České republiky se nevyskytuje střevle potoční (*P. phoxinus*), jak se dosud uvádí. Tento druh je zřejmě omezen jen na oblast kolem středního toku Rýna. U nás žije v povodí Dunaje střevle podunajská (*P. marsilii*) a v povodí Labe s. polabská (*P. morella*).

9 Hlaváč tatarský (*Proterorhinus tataricus*; 70 mm) má areál omezen na povodí říčky Černá na Krymu, která má osobitou biogeografickou historii. Vedle hlaváče tatarského se zde vyskytuje několik dalších endemických druhů, např. sekavec krymský (*Cobitis taurica*), hrouzek šedavý (*Gobio delyamurei*). Je proto smutné, že toto místo trpí neregulovaným odběrem vody, takže zejména dolní tok v létě prakticky vysychá.

10 Plotice prespanská (*Rutilus prespensis*; 90 mm). Na druhovou identitu této plotice není jednotný názor. Zatímco jedni ji považují za „dobrý“ druh, endemický v jezeře Prespa (Milošević a kol. 2011), jiní (Bianco a Ketmaier 2014) ji uvádějí jen jako formu v oblasti více rozšířeného druhu *R. basak*, který navíc považují za příslušníka rodu *Leucos*. Jde o příklad skutečnosti, že systematika a taxonomie mnoha druhů evropských ryb není zdaleka ustálená.

11 Drsek rhónský (*Zingel asper*; 120 mm) – tento kriticky ohrožený druh vlastně pravým endemitem není. Původně obýval vhodná místa celého povodí Rhôny, ale po obrovských změnách říčního prostředí znečištěním, těžbou šterků, napřímeními a příčnými hrazeními toku nyní zbývají jen fragmenty areálu v některých úsecích řek Doubs, Durance a Ardèche. Všechny orig. R. Bošková



vedeno, hostí i řadu endemických rodů (tab. 1 a obr. 12). Je tedy zřejmé, že druhová jedinečnost těchto mediteránních oblastí je výsledkem dlouhé izolace a samostatného vývoje po fázi Lago Mare Středomoří.

Endemické ryby evropských jezer

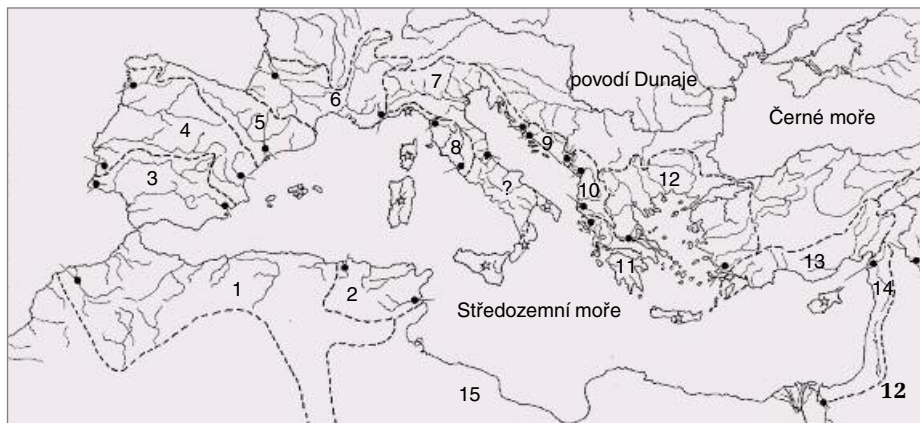
Vedle ryb obývajících povodí řek se však v Evropě nacházejí i endemické druhy jezer. Ta můžeme zhruba rozdělit podle stáří na tři skupiny.

První tvoří tři geologicky poměrně stará velká jezera v oblasti jihozápadního Balkánu, z nichž každé obývá více druhů endemických ryb, odvozených od forem obývajících tekoucí vody. Nejbohatší na (nejen) endemické druhy je jezero Ochrid (s rozlohou asi 350 km² a největší hloubkou asi 380 m) na pomezí Albánie a Severní Makedonie, vzniklé asi před 3–4 miliony let (obr. 3). Pouze zde se vyskytují hrouzek *G. ohridanus*, ouklejka *Alburnoides ohridanus*, sekavec *C. ohridana*, mřenka *Barbatula sturanyi* (obr. na 3. obálky). Vedle těchto kaprotvarých ryb je jezero známé výskytem čtyř forem pstruhů rodu *Salmo*, o jejichž taxonomický status se dodnes vedou spory. Různými autory jsou považovány za rasy, variety nebo poddruhy pstruha potočního nebo samostatné druhy. Přitom je známo, že mají odlišné ekologické nároky, rozmnožovací místa, dobu rozmnožování, liší se morfoloicky, osteologicky, a tyto rozdíly jsou údajně dědičné. Rovněž místní rybáři je bezpečně rozlišují, nebo spíše rozlišovali, podle barvy masa, míst výskytu, doby tření apod. Na zjištění skutečné diverzity ochridských pstruhů je však už nejspíše pozdě, protože podobně jako jinde byli již od 30. let uměle množeni a vysazováni, došlo k mísení těchto forem, navíc zde byli vysazováni i pstruzi jiného původu. Dále bylo výstavbou příčných hrazení zabráněno migraci na výtěrová místa pro *S. balcanicus*, zhoršila se kvalita vody a obecně došlo k přelovení populace těchto jezerních pstruhů. V makedonské části jezera je lov pstruhů od r. 2005 zakázán. Na základě analogie s obdobnými případy jezerních pstruhů např. z jezera Melvin v Irsku či jezera Sevan v Arménii je však nanejvýš pravděpodobné, že jde o samostatné druhy – pstruh makedonský (*S. aphelios*),

p. balkánský (*S. balcanicus*), p. letnica (*S. letnica*) a p. albánský (*S. lumi*).

Poblíž Ochridského jezera se na trojmezí Albánie, Severní Makedonie a Řecka nalézá jezero Prespa (285 km² s největší hloubkou asi 50 m, Živa 2019, 2: 70–72), kde se vyskytuje také více endemických druhů ryb – parma *B. prespensis* (obr. 2), ouklejka *A. prespensis*, ouklej *A. belvica*, ostroretka *Chondrostoma prespense*, jelec *Squalius prespensis*, sekavec *C. meridionalis* a rovněž druh pstruha *S. peristericus*. Ten je považován za velmi ohrožený, protože migroval k výtěru do řek ústících do jezera, ale změna vodního režimu pro zavodňování a stavba příčných hrazení poničila dolní úseky toků, takže pstruh se snad vyskytuje jen v horních částech dvou řek. Navíc jsou do Prespanského jezera nasazováni pstruzi jiného původu, zejména ochridský p. letnica, dorůstající větší velikosti. Posledním z velkých balkánských jezer je Skadarské mezi Albánií a Černou Horou (asi 360 km² s největší hloubkou kolem 60 m) a hostí nejméně endemických druhů ryb – zatím nepopsaný druh placky rodu *Alosa*, hrouzka *G. skadarensis*, pravděpodobně již vyhynulou ostroretku *C. scodrense* a mřenku zetanskou (*B. zetensis*); s jezerem Ochrid sdílí perlína *Scardinius knezevici* a s jezerem Ochrid a Prespa plotice *R. ohridanus* a *R. prespensis* (obr. 10). Vedle těchto skutečně velkých jezer se ve středním Řecku nachází několik daleko menších, která jsou domovem skutečně lokálních endemitů. Jezero Volvi (69 km²) obývají dokonce dva druhy ouklejí – zatím nepopsaný druh a ouklej volvinskou (*A. volviticus*), placku makedonskou (*A. macedonica*) a populace sekavců blízka *C. strumiceae*, ale zřejmě od něj odlišná. V podobně velkém jezeře Trichonis žije endemická placka řecká (*A. vistonica*) a ouklej vistonická (*A. visticus*).

Jiným typem jezer jsou pak geologicky nejmladší sladkovodní systémy na severu Evropy, které vznikly po ústupu posledního zalednění. Některá jsou opravdu rozlehlá – největší Ladoga v Rusku více než 18 100 km² – a rybí fauny těchto jezerních systémů jsou velmi mladé. Času ke speciaci bylo málo a tvoří je především síhové rodu *Coregonus*. Přesto se populace síhů, podobně jako na Sibiři nebo v Severní



Tab. 1 Příklady endemických druhů evropských ryb. * – endemické rody v dané oblasti, ** – druhy s bodovým nebo velmi omezeným rozšířením, spp. – existuje více endemických druhů rodu; viz také obr. 12.

Krym	<i>Alburnus mentoides</i> ** , <i>Gobio delamureyi</i> ** , <i>G. krymensis</i> , <i>Barbus tauricus</i> , <i>Cobitis taurica</i> ** , <i>Proterorhinus tataricus</i>
severozápadní Afrika (Alžír, Maroko, v mapě oblasti 1 a 2)	<i>Luciobarbus</i> spp. , <i>Cobitis maroccana</i> ** , <i>Pseudophoxinus callensis</i> , <i>P. punicus</i> , <i>Salmo akairos</i> ** , <i>S. multipunctata</i> ** , <i>S. viridis</i> **
Iberský poloostrov (v mapě 3–5)	<i>Lampetra alavariensis</i> ** , <i>L. aurumensis</i> ** , <i>Gobio lozanoi</i> , <i>Barbus haasi</i> , <i>Luciobarbus</i> spp. , <i>Achondrostoma</i> * spp. (<i>A. occidentale</i> **) , <i>Anaocypris hispanica</i> ** , <i>Iberochondrostoma</i> * spp. (<i>I. almaicai</i> ** , <i>I. oretanum</i> **) , <i>Parachondrostoma</i> * spp. (<i>P. arrigonis</i> , <i>P. turiense</i> **) , <i>Phoxinus bigerri</i> , <i>Pseudochondrostoma</i> * spp. , <i>Squalius</i> spp. (<i>S. aradensis</i> ** , <i>S. malacitanus</i> ** , <i>S. torgalensis</i> **) , <i>Cobitis</i> spp. (<i>C. vettonica</i> **) , <i>Valencia hispanica</i> ** , <i>Aphanius baeticus</i> ** , <i>A. iberus</i>
jižní Francie (v mapě 6)	<i>Gobio</i> spp. , <i>Barbus meridionalis</i> , <i>Leuciscus</i> spp. , <i>Phoxinus</i> spp. (<i>P. septimae</i> **) , <i>Squalius laietanus</i> , <i>Barbatula guignardi</i> , <i>Esox aquitanicus</i> , <i>Salmo rhodanensis</i> , <i>Cottus</i> spp. (<i>C. aturi</i> ** , <i>C. hispaniolensis</i> ** , <i>C. petiti</i> ** , <i>C. rondeleti</i> **)
Itálie (v mapě 7 a 8)	<i>Alosa agone</i> , <i>Romanogobio benacensis</i> , <i>Barbus</i> spp. , <i>Alburnus</i> spp. , <i>Chondrostoma soetta</i> , <i>Leucos aula</i> , <i>Sarmarutilus rubilio</i> , <i>Scardinius</i> spp. (<i>S. scardafai</i> **) , <i>Squalius</i> spp. , <i>Rutilus</i> spp. , <i>Telestes muticellus</i> , <i>Cobitis</i> spp. (<i>C. zandreai</i> **) , <i>Sabanejewia larvata</i> , <i>Esox cisalpinus</i> , <i>Salmo</i> spp. (<i>S. carpio</i> ** , <i>S. fibreni</i> **) , <i>Cottus scaturigo</i> **
jadranská oblast (v mapě 9 a 10)	<i>Lampetra</i> spp. (<i>L. soljani</i> **) , <i>Acipenser naccarii</i> , <i>Aulopyge</i> * <i>huegeli</i> ** , <i>Barbus</i> spp. , <i>Chondrostoma</i> spp. , <i>Alburnus scranza</i> , <i>Delmichthys</i> * (<i>D. jadovensis</i> ** , <i>D. krbavensis</i> **) , <i>Pachychilon</i> * spp. , <i>Pelastgus</i> * <i>minutus</i> , <i>Phoxinellus</i> * spp. (<i>P. dalmaticus</i> ** , <i>P. pseudoalepidotus</i> **) , <i>Phoxinus lumaireul</i> , <i>Leucos basak</i> , <i>Scardinius</i> spp. , <i>Squalius</i> spp. (<i>S. microlepis</i> ** , <i>S. svallize</i> ** , <i>S. tenellus</i> **) , <i>Telestes</i> spp. (<i>T. fontinalis</i> ** , <i>T. karsticus</i> ** , <i>T. metohiensis</i> ** , <i>T. montenegrinus</i> ** , <i>T. polylepis</i> ** , <i>T. turskyi</i> ** , <i>T. ukliva</i> **) , <i>Cobitis</i> spp. (<i>C. dalmatina</i> ** , <i>C. illyrica</i> ** , <i>C. jadovensis</i> ** , <i>C. narentana</i> **) , <i>Salmo</i> spp. (<i>S. obtusirostris</i> ** , <i>S. taleri</i> **)
řecká oblast (v mapě 11 a 12)	<i>Caspiomyzon hellenicus</i> ** , <i>C. graecus</i> ** , <i>Rhodeus meridionalis</i> , <i>Gobio feraeensis</i> , <i>Romanogobio elimeius</i> , <i>Barbus</i> spp. (<i>B. euboicus</i> **) , <i>Luciobarbus</i> spp. (<i>L. graecus</i> **) , <i>Alburnus</i> spp. (<i>A. macedonicus</i> **) , <i>Alburnoides</i> spp. (<i>A. thessalicus</i> **) , <i>Squalius</i> spp. (<i>S. ghigii</i> **) , <i>Pachychilon</i> * spp. , <i>Pelastgus</i> * spp. (<i>P. epiroticus</i> ** , <i>P. laconicus</i> **) , <i>Leucos panosi</i> ** , <i>L. ylikiensis</i> ** , <i>Squalius</i> spp. (<i>S. keadicus</i> ** , <i>S. moreoticus</i> **) , <i>Tropidophoxinellus</i> * spp. , <i>Cobitis</i> spp. (<i>C. hellenica</i> ** , <i>C. punctilineata</i> ** , <i>C. puncticulata</i> ** , <i>C. stephanidisi</i> ** , <i>C. trichonica</i> **) , <i>Oxyne-macheilus pindus</i> , <i>Silurus aristotelis</i> , <i>Salmo</i> spp. (<i>S. lourosensis</i>) , <i>Valencia letourneuxi</i> , <i>Aphanius almiriensis</i> , <i>Pungitius hellenicus</i> , <i>Salaria economidisi</i>

Americy, v těchto velkých jezerech již ekologicky a morfologicky diferencují, takže např. v jezeře Ladoga rozlišujeme celkem 7 druhů. Není však zřejmé, které z nich jsou endemické a které se vyskytují ještě jinde. Někde ale žijí bezpochyby již diferencované endemické druhy, např. v severoněmeckém jezeře Stechlin je to hlubokvodní síh stechlinský (*C. fontanae*), v německém Breiter Luzin také hlubokvodní s. lucinský (*C. lucinensis*), oba vznikli z široce rozšířeného síha malého (*C. albula*) a jejich speciace je pravděpodobně spojena s nedostatkem potravy v hloubce (Symonová a kol. 2013).

Podobná situace s endemickými druhy síhů je i v posledním, třetím typu evrop-

ských jezer, v perialpských, které obklopují Alpy. Tato jezera jsou však poměrně starší a bylo zde proto ke speciaci více času. Každé z nich hostí jeden nebo více endemických druhů síhů. Jako u jezer na severu je však obtížné rozhodnout, zda se určitý druh nachází výlučně v daném jezeře, nebo i jinde. Systematika a taxonomie síhů je obtížná, navíc některé druhy zjevně již vyhynuly. V celé oblasti docházelo a dochází k nasazování síhů z jiných lokalit a svou roli hrálo i zvýšení obsahu organických látek v řadě těchto jezer, na které síhové jako ekologicky plastické ryby reagují změnou morfologických a dalších biologických znaků. Vedle síhů se v perialpských jezerech nacházejí další zajímavé

12 Ichtyogeografické oblasti v okolí Středozemního moře – významná centra endemismu ryb (bližší v tab. 1 a v textu). Upraveno podle: P. G. Bianco (1990)

endemické druhy – v jezeře Ammersee v Bavorsku v povodí Dunaje siven německý (*Salvelinus evasus*) a ježdík bavorský (*Gymnocephalus ambriaelacus*), v rakouských Attersee, Traunsee, Fuschlersee se vedle endemických síhů vyskytoval dnes vyhynulý pstruh rakouský (*S. schiefermuelleri*), v některých dalších vyhynulých druzích sivenů neuchatelský (*S. neocomensis*) a s. jezerní (*S. profundus*). V mnoha bavorských perialpských jezerech najdeme v akvakultuře množného a rozšířeného sivena umbla (*S. umbla*), v jezerech v povodí horního Dunaje žije regionální endemit ouklej rakouská (*A. mento*, obr. 5). Endemické druhy pstruhů mají italská jezera Garda a Posta Fibreno – první p. italský (*S. carpio*) a druhé p. fibrenský (*S. fibreno*). Podobně se podle M. Kottelata a J. Freyhofa (2007) vyskytují endemické druhy síhů, pstruhů a sivenů na Britských ostrovech, v Irsku a na Islandu. Za zjevné příklady jezerní speciace může sloužit irské Lough Melvin, v kterém se nacházejí endemické pstruh irský (*S. nigripinnis*) a p. melvinský (*S. stomachicus*), spolu s šířejí v Irsku a Skotsku rozšířeným p. skotským (*S. ferox*), dorůstajícím značné velikosti, případně jezerní speciace sivenů v jezeře Thingvalla na Islandu s druhy s. islandský (*S. murta*), s. thingvallanský (*S. thingvallensis*) a zřejmě dalšími dosud nepopsanými. Koncept druhové samostatnosti těchto ryb však není všude přijímán a problematika je předmětem velmi intenzivního studia.

Ostatně systematika a formální taxonomie síhů, pstruhů a sivenů představuje věc zapeklitou a alespoň přiblížit problémy, které s odhalením skutečné biodiverzity těchto ryb, a tedy i s jejich případným druhovým endemismem souvisejí, by vyžadovalo samostatný článek. Ve zkratce lze shrnout, že jde o koncepční problém, totiž zda existuje jeden vysoce plastický druh (či několik málo druhů), nebo zda formy, jež se liší řadou morfologických a biologických parametrů, můžeme považovat za samostatné druhy. U mladých, právě vznikajících druhů jde o velký, avšak vysoce zajímavý problém (Dion-Coté a kol. 2017). V každém případě jsou však tyto diskutované endemické taxony na okrajích areálů druhů široce rozšířených, což je v souladu s obecnějšími představami o mechanismech vzniku druhů.

Lze tedy říct, že evropské sladkovodní říční systémy a jezera hostí značný počet endemických druhů ryb, a to jak primárně sladkovodní (kaprotvaré, štikovití, blatňákovití), vývojově sladkovodní, ale druhotně přizpůsobené mořskému prostředí (lososovití), tak i druhy odvozené od původně mořských skupin (koljuškovití, vrankovití, hlaváčovití). Počet známých druhů se stále zvyšuje v souvislosti s intenzivním ichtyologickým bádáním, výjimečným příkladem je objev nového, fylogeneticky bazálního druhu štiky krátkokopce (*Esox aquitanicus*) z jihozápadní Francie v r. 2014 a bude zajímavé stejné téma znovu probrat za několik let.