

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**



Diplomová práce

**Historická biogeografie ryb čeledi
Cichlidae v zoogeografické provincii
Usumacinta (Mexiko, Guatemala, Belize)**

Vypracovala: Bc. Klára Doubnerová

Vedoucí práce: Mgr. Oldřich Říčan, Ph.D. (PřF JCU)

České Budějovice 2011

Doubnerová, K., 2011. Historická biogeografie ryb čeledi Cichlidae v zoogeografické provincii Usumacinta (Mexiko, Guatemala, Belize). [Historical biogeography of cichlid fishes in Usumacinta province (Mexico, Guatemala, Belize), Mgr. Thesis, in Czech] Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 39 pages.

Anotace:

Historical biogeography of cichlid fishes within the Usumacinta province (Mexico, Guatemala, and Belize) is reviewed based on newly collected material specifically for this study. Five areas of endemism within the province were recognized using Parsimony analysis of endemism. Dispersal-Vicariance analysis implemented in S-DIVA suggests only one of them (the Grijalva-Usumacinta) as the ancestral area for the whole fauna. Other areas of endemism within the Usumacinta province were colonized from this area by dispersals. This biogeographic interpretation suggests a long evolution of the richest cichlid fauna in Middle America in the Grijalva-Usumacinta area of endemism in a sympatric context.

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 29. 4. 2011

.....

Poděkování

Velmi ráda bych poděkovala a vyslovila uznání všem, kteří mi pomáhali při vzniku této práce.

Zvláštní poděkování patří vedoucímu diplomové práce Oldovi Říčanovi za podporu, skvělý přístup, užitečné rady a připomínky, za trpělivé a příkladné vedení po celou dobu vzniku této práce a nakonec za nemalou pomoc s finálními úpravami.

Dále bych ráda poděkovala Lubošovi Piálkovi za pomoc při laboratorních pracích a všem kolegům v laboratoři za vytvoření pohodové atmosféry.

Největší poděkování patří rodičům a příbuzným za veškerou morální i finanční podporu po celou dobu studia a konečně mému příteli za trpělivost a psychickou podporu.

OBSAH

1. ÚVOD.....	1
1.1. Středoamerická sladkovodní ichtyofauna	1
1.2. Vzorce rozšíření středoamerické ichtyofauny.....	1
1.3. Ichtyologické provincie.....	4
1.4. Provincie Usumacinta	5
1.4.1. Oblast Grijalva-Usumacinta.....	6
1.4.2. Oblast Papaloapán-Coatzacoalcos	7
1.4.3. Oblast Yucatán.....	8
1.4.4. Oblast Polochic-Motagua	9
1.5. Čeleď: Cichlidae.....	9
2. CÍL PRÁCE.....	12
3. METODIKA.....	13
3.1 Terénní sběry.....	13
3.2. Molekulární metody.....	16
3.3. Fylogenetické analýzy.....	17
3.4. Biogeografické metody.....	17
3.4.1. Parsimonní analýza endemismu (PAE).....	17
3.4.2. Statistická disperzně-vikariantní analýza (S-DIVA).....	18
4. VÝSLEDKY.....	19
4.1. Fylogenetická analýza.....	19
4.2. Parsimonní analýza endemismu.....	23
4.3. Statistická disperzně-vikariantní analýza.....	25
5. DISKUZE.....	27
5.1. Fylogeneze a diverzita.....	27
5.2. Historická biogeografie a ekologie	28
6. SHRNUTÍ.....	33
7. LITERATURA.....	34

1. ÚVOD

1.1. Středoamerická sladkovodní ichtyofauna

Střední Amerika je tropickou oblastí ležící ve své severní části na severoamerické tektonické desce a ve své jižní části na karibské tektonické desce. Střední Amerika patří do neotropické zoogeografické oblasti, a tak i většina její sladkovodní ichtyofauny má původ v Jižní Americe. Složitý geomorfologický vývoj Střední Ameriky má za následek velmi odlišné složení sladkovodní rybí fauny oproti Jižní Americe. V Jižní Americe dominují ichtyofauně řády a čeledi ryb ze skupiny Ostariophysi (hlavně Characiformes – trnobříšů a Siluriformes – sumci), jež jsou na druhém místě následovány čeledí cichlid (vrubozubcovitých – Cichlidae). Ve Střední Americe naopak zcela dominují již zmíněné cichlidy a dále živorodkovití (Poeciliidae) a další čeledi řádu halančíkoců (Cyprinodontiformes). Trnobříšů a sumci jsou zastoupeni jen okrajově, s největší diverzitou v Panamě a Kostarice. Pravděpodobným vysvětlením této odlišnosti faun je stupeň tolerance k salinitě vody podle konceptu Myerse (Myers, 1949; 1966) a Bussinga (1976; 1985). Tito autoři dělí sladkovodní ryby na tři podskupiny právě na základě tolerance k salinitě. Concheiro Pérez a kol. (2007) a Říčan a kol. (2011) demonstrovali, že odlišný charakter složení středoamerické ichtyofauny je opravdu do značné míry způsoben touto odlišností mezi cichlidami a halančíkocem na jedné straně (sekundárně sladkovodní ryby s vyšší tolerancí k salinitě) a skupinou Ostariophysi na straně druhé (primárně sladkovodní ryby bez tolerance k salinitě). Poeciliidae a Cichlidae tvoří více jak 75 % známých sladkovodních druhů v oblasti mezi Kolumbií a Mexikem (Miller, 1966; Miller a kol., 2005), a to především v povodích karibského pobřeží, kde je výrazně vyšší rozmanitost sladkovodních ryb ve Střední Americe než v povodích pacifického pobřeží (Bussing, 1985).

1.2. Vzorce rozšíření středoamerické ichtyofauny

Zmíněné odlišnosti mezi primárně a sekundárně sladkovodními rybami vysvětlují nápadnou odlišnost v datování kolonizace Střední Ameriky prvními a druhými skupinami ryb. Sekundárně sladkovodní ryby osídlily Střední Ameriku dlouho před vznikem Panamské šíje

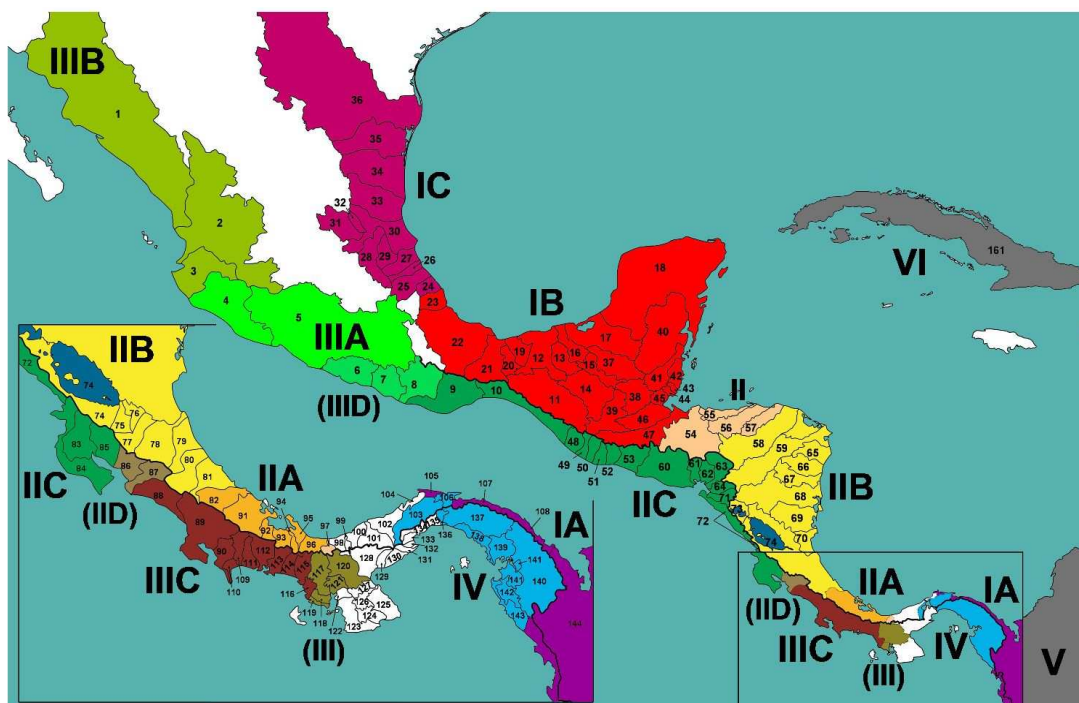
(v době mezi 8-3 miliony let; ML) v rozmezí mezi 60 ML (nejstarší datum pro halančíkovce) a 16 ML (nejmladší datum pro cichlidy) (Concheiro Pérez a kol., 2007; Hrbek a kol., 2007; Říčan a kol., 2011), patrně přes brakickou vodu vytékající do této oblasti z tehdy přilehlé delty paleo-Amazonky v dnešní severní Kolumbii. Datování kolonizace Střední Ameriky primárně sladkovodními rybami je naproti tomu zcela v souladu se vznikem Panamské šíje (Bermingham a Martin, 1998).

Sladkovodní ryby jsou méně vagilní než ostatní obratlovci, rostliny a dokonce i sladkovodní bezobratlí, v důsledku toho mají tendenci lépe odhalovat přírodní bariéry a také starší vzorce rozšíření. Jejich absence či nízká diverzita také odkazuje na oblasti, kde v minulosti docházelo k extinkcím (Bussing, 1985). Většina sladkovodní ichtyofauny se šíří pouze na základě geomorfologických změn zemského povrchu měnících geometrii říční systému, snížením hladiny moře nebo propojením říčních systémů během sezónních záplav.

Rozšíření sladkovodní ichtyofauny ve Střední Americe je z valné části determinováno geomorfologickými charakteristikami. Hlavní horské masívy a kontaktní místa mezi tektonickými jednotkami tak definují naprostou většinu oblastí endemismu sladkovodní ichtyofauny (Říčan a kol., 2011). Oblasti endemismu jsou ve Střední Americe nazývány ichtyologickými provinciemi, jejich delimitace vychází z klasických faunistických prací (Miller, 1966; Bussing, 1985; **obr. 1**). Tyto ichtyologické provincie byly potvrzeny a v jižní části Střední Ameriky zpřesněny moderními biogeografickými metodami (Smith a Bermingham, 2005; Říčan a kol., 2011; **obr. 2**).



Obr. 1: Ichtyologické provincie Střední Ameriky vytvořené na základě celé ichtyofauny Střední Ameriky (převzato z Řičan a kol., 2011 kde vytvořeno kompilací z Miller, 1966; Bussing, 1985; Smith a Bermingham, 2005).



Obr. 2: Ichtyologické provincie Střední Ameriky vytvořené na základě Brooksovy Parsimonní analýzy pouze pro faunu cichlid (převzato z Řičan a kol., 2011).

1.3. Ichtyologické provincie

Ichtyologické provincie jsou oblastmi významného stupně endemismu, kde autochtonní druhy a rody tvoří vysoký podíl bioty. Mnohé provincie dále mají unikátní geografické a ekologické podmínky (Miller, 1966). Endemitní druhy jsou většinou druhy s nízkými disperzními schopnostmi a/nebo s velmi vyhraněnými ekologickými nároky. Druhy na opačné straně spektra jsou pak široce rozšířené a často nerespektují hranice ichtyologických provincií (Miller, 1966; Greenwood, 1983).

Ve Střední Americe je dnes rozlišováno dvanáct ichtyologických provincií (viz. **obr. 1**). Všechny provincie zasahují pouze do jednoho ze dvou úmoří a jsou rozděleny v podstatě nepřerušným rozvodím tvořícím podélnou osu Střední Ameriky. Tento fenomén dominantní podélné bariéry hor oddělující povodí Karibského moře a Tichého oceánu vedl mnoho autorů k formulacím prvních biogeografických hypotéz o raném formování ichtyologických provincií (např. Miller, 1966; Bussing, 1976; 1985). Říčan a kol. (2011) ukázali, že vliv této bariéry měl významný vliv, ale ještě významnějším se jeví vlastní tektonická minulost Střední Ameriky, která alespoň v případě cichlid odděluje dvě největší monofyletické fauny Střední Ameriky, z nichž každá je v podstatě endemitní pro jednu ze dvou tektonických desek. Linie herichthyini je téměř endemitní pro karibskou část severoamerické desky – provincie Usumacinta plus Tamesí-Pánuco plus Bravo (poslední dvě jsou fylogeneticky podskupinou provincie Usumacinta v případě cichlid), zatímco linie amphiphini zahrnuje celou Střední Ameriku patřící ke karibské desce plus pacifickou část severoamerické desky. První z faun má největší diverzitu v provincii Usumacinta, zatímco druhá fauna v provincii San Juan.

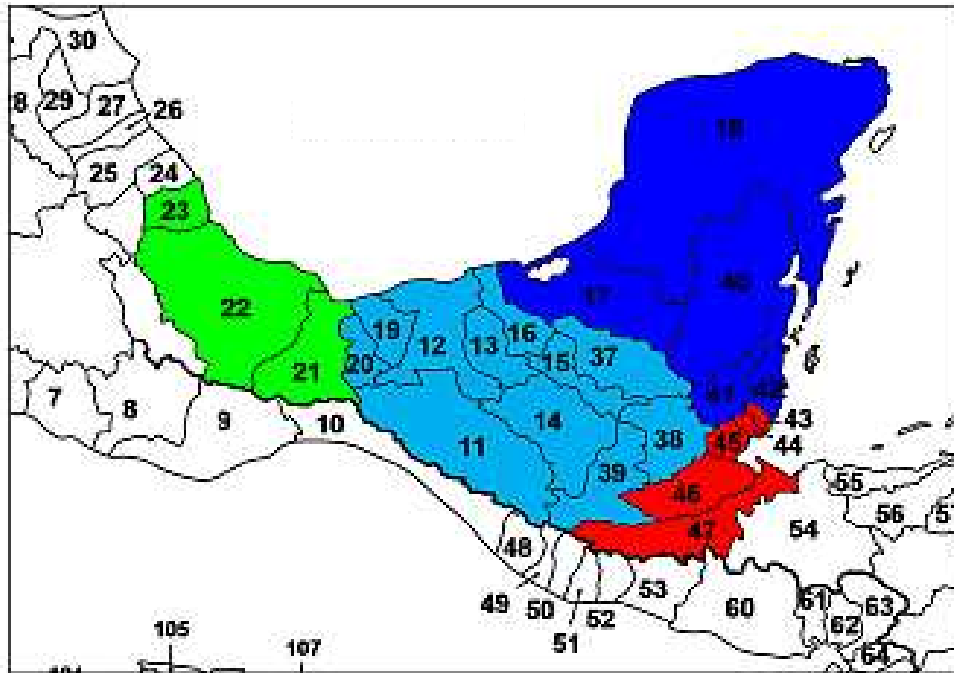
Pobřežní regiony na několika místech Střední Ameriky vykazují charakter přechodu mezi jednotlivými provinciemi (Miller a kol., 2005; Smith a Birmingham, 2005; Říčan a kol., 2011). Nejvýznamnějšími přechody jsou karibské pobřeží Hondurasu mezi provinciemi Usumacinta a San Juan a část pacifického pobřeží Mexika mezi provinciemi Balsas a Chiapas-Nicaragua (srovnej **obr. 1 a 2**).

1.4. Provincie Usumacinta

Miller (1966) nazval sever Střední Ameriky jako 'výrazné centrum evoluce' sladkovodních ryb, protože se zde vyskytuje mnoho endemitních rodů a druhů. Tato oblast má své centrum v provincii Usumacinta a je zvláště bohatá na živorodkovité - Poeciliidae (> 34 druhů) a cichlidy (> 44 druhů) (Miller, 1966; Bussing, 1976) a celkem zahrnuje nejméně 130 druhů sladkovodních ryb v 34 rodech a 10 čeledích (Bussing, 1976). Po přičtení periferních ryb, tj. původně mořských skupin, jejichž druhy permanentně obývají sladké vody, přesahuje počet druhů hodnotu 200 (Miller a kol., 2005).

Ichtyologická provincie Usumacinta je největší, jak na počet druhů, tak na jejich diverzitu. Zahrnuje největší tropické středoamerické říční systémy na karibské straně (řeky Papaloapán, Coatzacoalcos, Grijalva-Usumacinta) a poloostrov Yucatán. Její nejjihnější hranice leží podle Bussinga (1985) mezi řekami Coco a Prinzapolka v Nikaragui, kdežto podle Říčana a kol. (2011) končí povodím Motagua na hranici mezi Guatemalou a Hondurasem. Karibské pobřeží Hondurasu je podle obou autorů přechodnou faunistickou oblastí (oblast II v **obr. 2**). Z hlediska mexické ichtyofauny je provincie Usumacinta nejméně prozkoumanou oblastí (Rodiles Hernández a kol., 1999). Jako biogeografická provincie byla Usumacinta navržena také malakology (Miller a kol., 2005).

V provincii Usumacinta existuje více než 200 popsáných druhů sladkovodních ryb, 108 z nich (29 rodů, 9 čeledí) jsou sekundární a primární sladkovodní ryby. Poeciliidae, Cyprinodontidae, a Cichlidae plus periferní ryby dominují. Několik rodů cichlid je pro tuto provincii endemitních, např. např. *Thorichthys* nebo *Theraps*. V provincii žije asi 23 druhů čeledi Poeciliidae v devíti rodech, se všemi liniemi Poeciliinae. *Gambusia sexradiata*, *G. yucatanana*, *Heterandria bimaculata*, *Xiphophorus hellerii* a *X. maculatus* jsou pro provincii charakteristické a jsou rozšířeny po celém jejím území. Osmnáct druhů mořského původu se stalo trvalými sladkovodními obyvateli této provincie: *Dorosoma anale*, *Potamarius nelsoni*, *Hyporhamphus mexicanus*, různé *Atherinella*, *Diapterus mexicanus* a *Ogilbia pearsei*. Miller a kol. (2005) dělí provincii Usumacinta do čtyř oblastí charakterizovaných částečně endemitními faunami: oblast Grijalva-Usumacinta, Papaloapán-Coatzacoalcos, Yucatán a čtvrtá oblast, nezasahující do Mexika, je Polochic-Motagua (**obr. 3**).



Obr. 3: Rozdělení provincie Usumacinta podle Millera a kol. (2005); zelená = oblast Papaloapán-Coatzacoalcos, světle modrá = Grijalva-Usumacinta, modrá = Yucatán, červená = Polochic-Motagua.

1.4.1. Oblast Grijalva-Usumacinta

Oblast Grijalva-Usumacinta je největší a nediverzifikovanější (Miller a kol., 2005) v rámci ichtyologické provincie Usumacinta. Zahrnuje povodí Rio Usumacinta a její největší přítok Rio Grijalva. Na horním toku se vlévá do systému mnoho přítoků, avšak jakmile vystoupí z hor (Guatemaly a Chiapasu) do nížiny (Tabasca), dva hlavní proudy se spojí dohromady a vytváří velký složitý systém kanálů, meandrů a úrodných mokřadů (Miller, 1976).

Z této oblasti je známo přibližně 115 druhů sladkovodních ryb řazených k 31 čeledím a 41 rodům (Miller, 1985; Miller a kol., 2005). Jak je typické pro Střední Ameriku, primární sladkovodní ryby tvoří malý podíl z celkové diverzity (cca 10 %). Více jak polovina fauny jsou sekundární sladkovodní ryby (cca 54 %) a zbytek je tvořen periferními druhy a mořskými druhy (5 % z nich se vyskytuje pouze v této oblasti). Vysoká míra endemismu ukazuje na dlouhou izolaci této oblasti ve Střední Americe (Miller, 1976). Přibližně 36 % druhů je endemických, většinou jde o sekundární čeledi Poeciliidae a Cichlidae, které čítají necelou polovinu fauny. Mezi sekundární druhy endemické v této oblasti patří mezi Poeciliidae

Heterophallus milleri (endemit Grijalvy), *Poecilia petenensis* a *Xenodexia ctenolepis* a mezi Cichlidami např. *Theraps irregularis*, *T. nourissati*, *T. lentiginosus*, *T. coeruleus*, *T. intermedius*, *T. heterospilus*, *Thorichtys pasionis*, *Thorichtys socolofi*, *Paraneetroplus gibbiceps*, *P. argenteus*, *P. bifasciatus* (Miller, 1976; 1986; Miller a kol., 2005; taxonomie podle výsledků této práce). Mezi endemické primární druhy patří *Astyanax armandoi* (Lozano-Vilano a Contreras-Balderas, 1990), *Brycon guatemalensis* (Miller, 1986) a hypogenní *Rhamdia macuspanensis* (Weber a Wikens, 1998). Druhy rodu *Profundulus* jsou hojné v nadmořské výšce 1200-2500 m a jsou jedinými původními rybami nad 1500 m (Miller, 1955).

Pouze osm druhů (9 % z celkového počtu) je nearktického původu (např. *Atractosteus tropicus*, *Ictiobus bubalus*, *Ictalurus furcatus*), okolo 70 % jich pochází z neotropů a zbylých 21 % je mořského původu (Miller, 1986).

1.4.2. Oblast Papaloapán-Coatzacoalcos

Tato oblast je druhou nejbohatší a nejdiverzifikovanější oblastí provincie Usumacinta s endemity čítajícími třetinu primární a sekundární ichtyofauny. Oblast zahrnuje Rio Papaloapán protékající středním Veracruzem a Rio Coatzacoalcos odvodňující severní svahy úžiny Tehuantepec. Tato oblast definuje severní a západní hranici provincie Usumacinta.

Papaloapán-Coatzacoalcos sdílí mnoho druhů s oblastí Grijalva-Usumacinta (Miller, 1976; 1986). Papaloapán je méně diverzifikovaným povodím, avšak má větší podíl endemitů: 21 % na rozdíl od 13 % u řeky Coatzacoalcos (Miller, 1986). Čtyři druhy rodu *Atherinella* (*A. ammophila*, *A. callida*, *A. lisa* a *A. marvelae*) jsou endemité Papaloapanu, stejně tak jako nearktický cyprinid *Hybopsis moralesi*. Pouze jeden druh původem ze severu, *Ictiobus bubalus*, se vyskytuje jak v řece Papaloapán, tak v Coatzacoalcos (Miller, 1976). Například *Poeciliopsis gracilis*, *Rivulus robustus*, *Thorichtys maculipinnis* a *Paraneetroplus fenestratus* jsou endemické druhy této oblasti, které sdílí obě řeky, stejně jako vikariantní druhy *Atherinella salleri*, *Cathorops aguadulce* a *Stronglura hubbsi* (Miller, 1976; 1986).

Rod *Priapella* má v této oblasti 3 druhy: *Priapella bonita* (pravděpodobně vyhynulý) a *P. olmace* jsou omezeny jen na řeku Papaloapán a *P. intermedia* se vyskytuje na horním toku

Coatzacoalcos (Miller, 1976). Rod *Xiphophorus* má v této oblasti dva druhy: *X. milleri* v Papaloapánu a *X. clementzie* v řece Coatcoalcos. *Heterophallus rachovii*, *Paraneetroplus bulleri* a *Thorichtys callolepis* jsou endemité horního toku řeky Coatzacoalcos (Miller, 1976). Rod *Rhambdia* má dva slepé endemické druhy v povodí Papaloapán, *R. reddelli* a *R. zongolicensis*, které jsou pravděpodobně odvozené od předka druhu *R. laticauda* (Miller, 1982).

V rámci povodí Papaloapán se nachází jezero Catemaco, které má vysoce endemickou ichtyofaunu zahrnující druhy *Bramocharax caballeroi*, *Poecilia catemaconis*, *Poeciliopsis catemaco* a pravděpodobně také nepopsané druhy cichlid, a v rodech *Dorosoma*, *Heterandria*, *Rhamdia* a *Xiphophorus* (Miller a Conner, 1997). Catemaco je kráterové jezero, které existuje nejméně od doby plio-pleistocénu, pouze s jedním odtokem izolovaným 45 m vysokým vodopádem Salto de Eyipantla (West, 1964).

1.4.3. Oblast Yucatán

Tato oblast zahrnuje vodní systém Yucatánského poloostrova (Miller, 1986). Tato oblast se rozkládá na severní polovině geologicky definovaného poloostrova, který zasahuje jižně do severního Peténu v Guatemale a do Belize a západně až k Laguna de Términos v Mexiku. Poloostrov je vápencovou mořskou plošinou usazenou v mělkém moři během kenozoika. V miocénu byla většina severní a východní části Yucatánu pod vodou, takže současného stavu poloostrov dosahoval pouze na konci pliocénu (López Ramos, 1975), ale eustatická hladina oceánu se v průběhu glaciálu a interglaciálu měnila a kolísala o 30-100 m (Back, 1985). Tato série transgresí a regresí vysvětluje vznik cenotů neboli krasových propadlin, tak charakteristických pro Yucatán.

Nedostatek povrchové vody a geologické mládí poloostrova vedlo k celkově ochuzené ichtyofauně, která jen lehce přesahuje sto druhů v 51 rodech a 30 čeledích. Nejčastější jsou sekundární, a brakické neboli periferní ryby (Miller, 1991). Čtyřicet čtyři procent je tvořeno neotropickými a 44 % mořskými deriváty, jedinými primárními rody jsou *Astyanax*, *Hypobrycon*, *Rhamdia*. *Ogilbia pearsei* je endemickým druhem v jeskyních okolo Tulumu a v severozápadním Yucatánu s velmi podobným rozšířením jako jiná hypogenní ryba na

Yucatánu, *Ophisternon infernale*, která patří mezi sekundární čeled' Synbranchidae. Jediným zástupcem z nearktidy je *Ictalurus furcatus* v Rio Hondo (Schmitter Soto, 1998).

Wilkens (1982) zaznamenal, že žádné ryby (kromě *Rhamdia guatemalensis*) nejsou rozšířeny dále do vnitrozemí, než se nachází historické pliocenní pobřeží, což naznačuje, že maximální stáří jejich výskytu na poloostrově je pleistocenní. Na druhou stranu existují paleoklimatické důkazy (Hodell a kol., 1995; Whitmore a kol., 1996), které naznačují, že většina vodních těles na poloostrově vyschla během holocénu, tudíž ichtyogeografická historie tohoto regionu musí být velmi recentní.

1.4.4. Oblast Polochic-Motagua

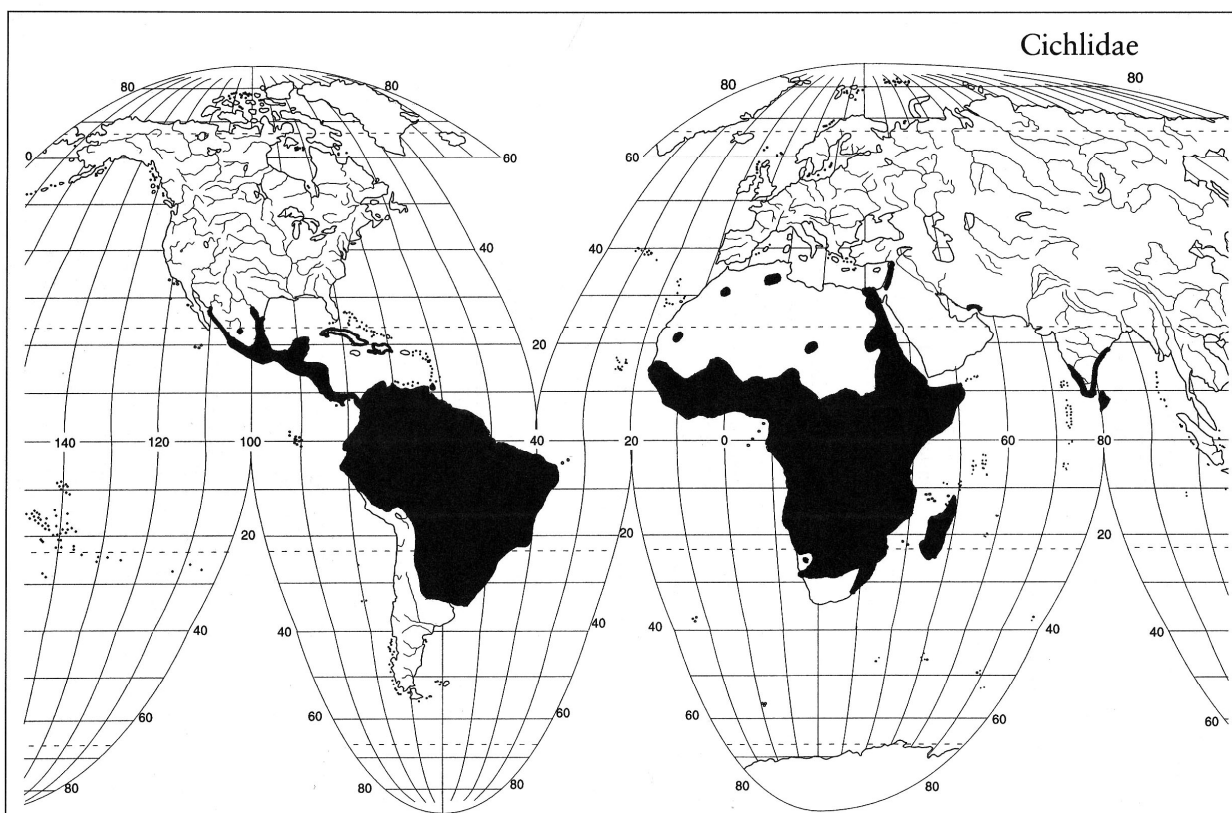
Poslední oblast provincie Usumacinta, Polochic-Motagua, leží na území Guatemaly a Belize. Ichtyofauna Belize je prozkoumána dobře (Greenfield a Thomerson, 1997) ale v případě Guatemaly tomu tak není. Fauna severozápadní Guatemaly patří do oblasti Grijalva-Usumacinta, zatímco jihovýchodní část tvoří samostatnou oblast Polochic-Motagua. Tato fauna je chudší než Grijalva-Usumacinta i než Papaloapán-Coatzacoalcos, mezi cichlidami u ní najdeme jen několik endemitů (*Rocio spinosissima*, *Theraps bocourti*, *Theraps microphthalmus*, *Theraps godmanni*, *Thorichthys aureus*). Dále na východ pak pokračuje pobřeží Hondurasu, které někteří autoři ještě řadí k provincii Usumacinta, nicméně všichni autoři poukazují na její přechodný charakter. Pouze jeden druh cichlid je endemitem této přechodné oblasti (*Heros wesseli*, dříve řazený do nepříbuzného rodu *Theraps*).

Oblastí Polochic-Motagua prochází tektonické rozhraní mezi severoamerickou a karibskou deskou.

1.5. Čeled': Cichlidae

Cichlidy jsou etologicky vyspělou původem sekundárně sladkovodní čeledí „perciformních“ ryb zahrnující více než 1500 druhů (mnoho druhů je popisováno každý rok a odhadovaný počet je závislý především na tom, které taxonomické pojetí diverzity je použito pro situaci ve východoafrických jezerech), které obývají Jižní a Střední Ameriku (550+ druhů), Kubu a

Hispaniolu (3 druhy), Afriku (>1000 druhů), jižní Indii (3 druhy), Madagaskar (>18 druhů), Arábii a přilehlé oblasti (Sýrie, Izrael, Írán; 5 druhů) (**obr. 4**) (Berra, 2001). Protože několik druhů toleruje brakickou až zcela mořskou vodu, a protože nepříliš jasné fylogenetické vztahy čeledi ukazují na původ mezi mořskými skupinami ryb, je tato čeleď řazena do skupiny sekundárně sladkovodních ryb. Tolerance ke slané vodě musí být proto brána v úvahu při zoogeografických studiích (Coates, 1997; Říčan a kol., 2011). Nejstarší fosilní záznam sahá do eocénu (Murray, 2000; 2001; Malabarba a kol., 2009; 2010; Perez a kol., 2010), avšak skupina je pravděpodobně starší, protože žádný ze zaznamenaných fosilních druhů není v ničem primitivní a rozšíření skupiny navíc ukazuje původně Gondwanské rozšíření, které je částečně podporované i molekulárními hodinami (Sparks, 2004; Sparks a Smith, 2005; Genner a kol., 2007). Tvar těla cichlid je velmi variabilní, délka dospělce je v rozmezí od 75 – 500 mm SL. Obývají různé sladkovodní habitaty s pár zástupci v brakických či mořských vodách.



Obr. 4: Celosvětová distribuce cichlid (Berra, 2001).

Na rozdíl od většiny oblastí Jižní Ameriky, ve Střední Americe jsou cichlidy dominantním faunistickým prvkem mezi sladkovodními rybami (živorodkovití jsou až na druhém místě) (Miller a kol., 2005). Všechny druhy středoamerických cichlid (výjimku tvoří pouze dva druhy vyskytující se v Panamě a Kostarice) patří mezi skupinu Heroini (Kullander, 1998; 2003). Ačkoli je Střední Amerika mnohem menší než Jižní, Heroini zde zahrnují více než 100 druhů z celkových ca 145 druhů (Miller a kol. 2005).

Heroini, zahrnující více než 100 druhů, jsou druhou největší a vysoce diverzifikovanou skupinou neotropických cichlid (Kullander, 2003). Ve Střední Americe tato skupina tvoří 25 % veškeré diverzity sladkovodní ichtyofauny (Bussing, 1985). Heroini jsou jednou z mála skupin, která se z Jižní Ameriky rozšířila do Severní Ameriky (po Rio Grande na hranici Mexiko-USA) a současně je to jediná skupina cichlid, která osídlila Velké Antily. Tato skupina cichlid vykazuje velkou diverzifikaci v morfologii, ekologii a etologii (např. několik případů rheofilních druhů, opakované adaptace zubů k rostlinné potravě, opakované modifikace pro extrémní piscivorii) (Miller a kol., 2005; Bussing, 1985) a také představuje modelový systém pro studii biogeografie (Concheiro Pérez a kol., 2007; Říčan a kol., 2011).

Skupina heroinini je rozdělována do šesti hlavních linií – australoheroini, nandopsini, amphiphini, herichthyini, astatheroini a caquetaini, přičemž diverzita ve Střední Americe je tvořena liniemi herichthyini, amphiphini, astatheroini, z čehož prvé dvě jsou druhově nejbohatší (Říčan a kol., 2008).

2. CÍL PRÁCE

Práce navazuje na studii Říčan a kol. (2011), ve které bylo prokázáno, že evoluce cichlid ve Střední Americe je na velké škále (na úrovni ichtyologických provincií) převážně vikariantní. Tato studie taktéž demonstrovala skutečnost, že existují dvě velká a druhově bohatá monofyletická společenstva, která jsou endemitní pro dvě hlavní centra evoluce cichlid ve Střední Americe. Cílem předkládané práce tedy je zjistit, jak došlo ke vzniku diverzity v těchto centrech evoluce. V této studii byla vybrána fauna provincie Usumacinta, která je dominována linií herichthyini, a která je nejdiverzifikovanější faunou cichlid ve Střední Americe. Fauna povodí Grijalva-Usumacinta nacházející se v centru provincie Usumacinta má zároveň nejbohatší syntopickou úzce příbuznou faunu cichlid v Neotropické oblasti.

Specifické hypotézy jsou následovné:

1) Evoluce diverzity cichlid v provincii Usumacinta byla převážně vikariantní, s následnými disperzemi, do dnes nejdiverzifikovanějšího povodí Grijalva-Usumacinta

nebo

2) Diverzita cichlid v provincii Usumacinta má konkrétní centrum evoluce v povodí Grijalva-Usumacinta, ve kterém diverzita vznikala v sympatrickém kontextu, a ze kterého se částečně rozšířila do celé ichtyologické provincie.

3. METODIKA

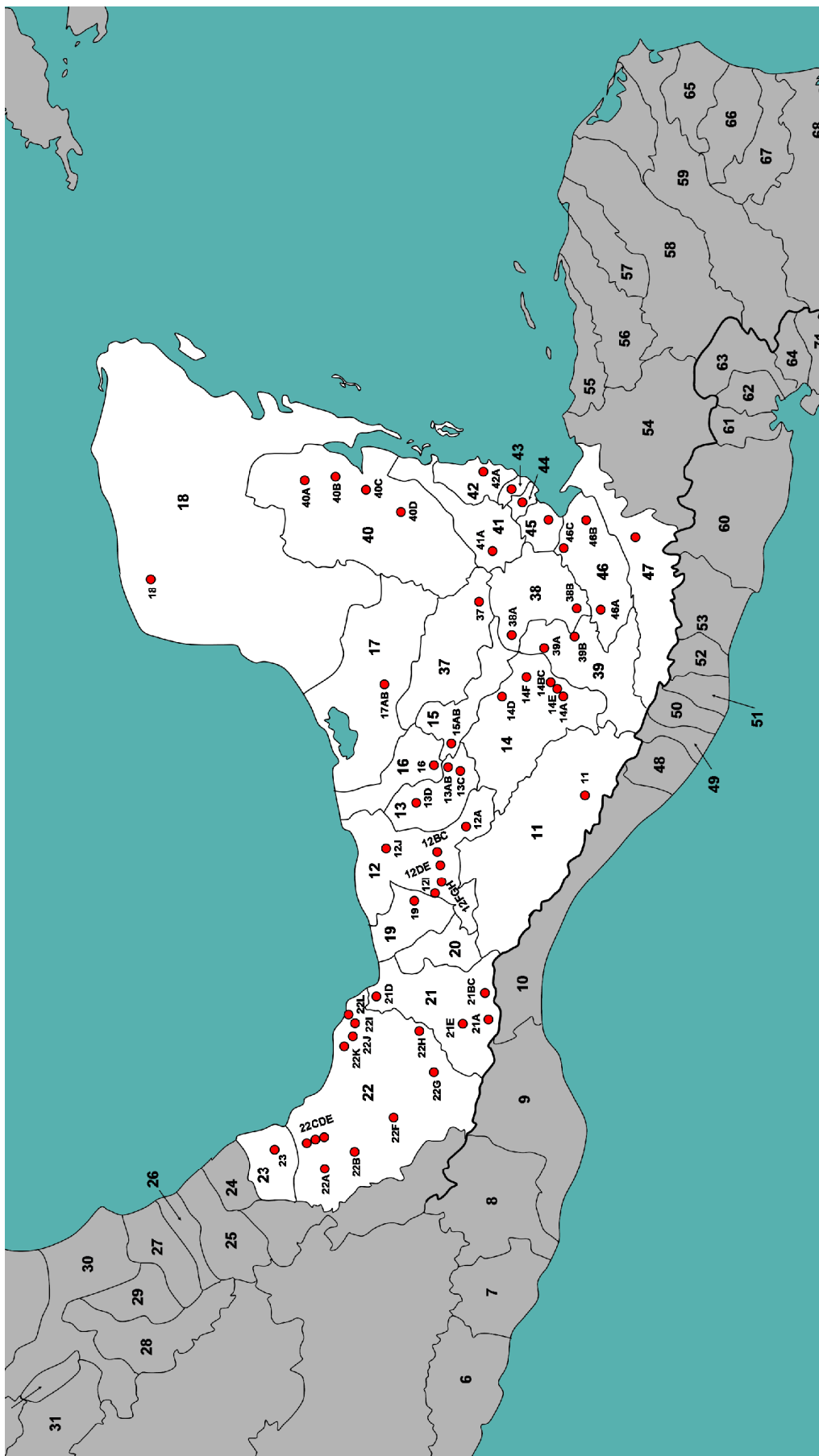
3.1 Terénní sběry

Sběr vzorků byl proveden v letech 2005 – 2010 během výzkumných cest školitele a jeho spolupracovníků. Bylo proloveno celkem 46 lokalit na území celé ichtyologické provincie Usumacinta (**tab. 1; obr. 5**). Vzorky byly získány odchytem do tenat či pomocí vrhacích sítí. Tkáň určená k izolaci DNA byla odebrána z ploutví a fixována v 99% etanolu.

Tab. 1: Seznam lokalit, ze kterých pochází analyzovaný materiál (nezvýrazněné lokality byly proloveny školitelem, sekvence ze zvýrazněných lokalit byly převzaty z databáze GenBank a pochází z prací [Concheiro Perez a kol., 2007](#) a [López-Fernández a kol., 2010](#); u některých z těchto lokalit se nepodařilo dohledat přesné GPS souřadnice ani nadmořskou výšku)

Lokalita	Řeka (povodí)	GPS souřadnice	N. V. (m)
11	Río Honduras (upper Río Grijalva)	N15 41 27.7 W92 18 30.4	615
11	Río Comalatén (upper Río Grijalva)		
12A	Río Almandro (Río Grijalva)	N17 10 31.4 W92 41 09.0	255
12B	Río Teapa (Río Grijalva)	N17 29 57.5 W92 59 34.1	63
12C	Río Teapa (Río Grijalva)	N17 32 24.2 W92 57 45.8	47
12D	Río Pichucalco (Río Blanco), Río Grijalva (Río Grijalva)	N17 31 33.3 W93 05 18.7	26
12E	Río Pichucalco (Río Blanco), Río Grijalva (Río Grijalva)	N17 25 27.6 W93 06 10.4	108
12F	Río Grijalva (Río Grijalva)	N17 36 21.6 W93 13 49.1	67
12G	Río Magdalena (Río Grijalva)	N17 33 17.4 W93 17 41.2	57
12H	Río Grijalva (Río Grijalva)	N17 27 47.9 W93 21 08.8	170
12I	Río Grijalva (Río Grijalva)	N17 20 30.8 W93 35 07.2	142
12J	Lago de Ilusiones, Iahermosa (Río Grijalva)	N18 01 03.3 W92 56 23.5	7
13A	Río Mizol-Ha (Río Tulijá)	N17 23 05.1 W91 59 01.2	277
13B	Río Mizol-Ha (Río Tulijá)	N17 23 31.0 W91 59 58.6	233
13C	Río Mizol-Ha (Río Tulijá)	N17 22 24.7 W92 03 15.3	88
13D	Río Tulijá (Río Tulijá)	N17 31 47.2 W92 18 22.9	26
14A	Río Santo Domingo (Río Lacantún)	N16 09 35.8 W91 21 54.2	339
14B	Río Lacantún (Río Lacantún)	N16 04 46.1 W91 01 10.8	168
14C	Río Lacantún (Río Lacantún)	N16 04 57.9 W90 52 31.3	161
14D	Tres lagunas (cenotes without apparent drainage)	N16 50 35.1 W91 08 45.3	367
14E	Río Ixcan (Río Lacantún)	N16 04 38.0 W91 05 41.1	190
14F	Río Tzendales (Río Lacantún)		
15A	Río Chancalá (upper Río Usumacinta)	N17 17 12.9 W91 38 02.6	117
15B	Río Chololá (upper Río Usumacinta)	N17 16 17.4 W91 44 04.3	246
16	Río Nututun (lower Usumacinta)	N17 28 59.4 W91 58 27.6	64
17A	Río Candelaria (Río Candelaria)	N18 03 48.4 W90 48 22.8	29
17B	Río Candelaria (El tigre) ruins, (Río Candelaria)	N18 08 00.6 W90 50 14.3	45
18	Mérida, Yucatán (Yucatán)	N20 58 12.0 W89 37 12.0	12
19	Río Pedregal (= Río Tonalá) (Río Pedregal)	N17 32 07.4 W93 39 19.5	36
21	Panfilo,(Río Coatzacoalcos)		
21	Mizapán,(Río Coatzacoalcos)		
21	Río de La Gloria,(Río Coatzacoalcos)		
21	Río de las Garzas,(Río Coatzacoalcos)		

21A	Rio Coatzacoalcos (Rio Coatzacoalcos)	N16 46 04.0 W95 01 18.5	158
21B	Rio Escuilapa (Rio Coatzacoalcos)	N16 50 50.1 W94 45 38.9	184
21C	Rio Escuilapa (Rio Coatzacoalcos)	N16 50 35.6 W94 45 13.2	198
21D	Rio Huazuntlán (Rio Coatzacoalcos)	N18 09 07.9 W94 47 24.6	51
21E	Rio Sarábia (Rio Coatzacoalcos)	N17 04 38.1 W95 02 47.1	
22	San Antonio (Rio Papaloapán)		
22	La Palma (Rio Papaloapán)		
22	Laguna Verde (Rio Papaloapán)		
22	Rio El Saltillo (Rio Papaloapán)		
22	Rio Dos Caños (Rio Papaloapán)		
22A	Rio Atoyac (Rio Papaloapán s.l.)	N18 49 40.1 W96 44 12.3	381
22B	Presa Miguel Alemán (Rio Papaloapán s.l.)	N18 29 47.2 W96 39 11.6	81
22C	Rio Atoyac (Rio Cotaxtla) (Rio Papaloapán s.l.)	N18 50 05.1 W96 24 00.9	32
22D	Rio Jamapa (Rio Papaloapán s.l.)	N18 56 14.4 W96 24 22.2	41
22E	Rio Jamapa (Rio Papaloapán s.l.)	N19 02 31.4 W96 26 05.4	75
22F	Rio Valle Nacional (Rio Papaloapán s.s.)	N17 57 52.6 W96 10 21.1	33
22G	Rio La Lana (Rio Papaloapán s.s.)	N17 32 54.0 W95 34 22.4	71
22H	Rio San Juan (Rio Papaloapán s.s.)	N17 44 14.6 W95 08 14.5	30
22I	Lago Catemaco (Rio Papaloapán)	N18 25 00.5 W95 06 06.1	335
22I	Laguna de Chalchoapan (Rio Papaloapán)	N18 24 53.2 W95 08 00.9	375
22I	Rio Chuniapán (Rio Papaloapán)		
22I	Rio Sihuan (Rio Papaloapán)	N18 26 09.6 W95 10 30.1	256
22J	Rio Xoteapan (Rio Papaloapán)	N18 26 50.2 W95 19 01.4	150
22K	Laguna de el Mogo (Rio Papaloapán)	N18 33 49.4 W95 21 37.5	160
22L	Laguna de Sontecomapan, (Rio Papaloapán)	N18 33 00.0 W95 01 00.0	6
23	Rio Puente Nacional (Rio Papaloapán)	N19 19 26.8 W96 28 55.0	78
37	Lago Petén, Flores (Rio San Pedro)	N16 56 16.3 W89 54 33.1	109
38A	(Rio de La Pasión)	N16 31 52.6 W90 11 23.1	
38B	Rio Sebol at Finca Sebol, (Rio de la Pasión)	N15 48 19.8 W89 56 40.6	
39A	Rio Chixoy Negro (Rio Chixoy Negro = Rio Salinas)	N16 09 24.3 W90 29 38.0	144
39B	Rio Candelaria (Rio Chixoy Negro = Rio Salinas)		
40A	Rio Valle Hermoso (Rio Hondo)	N19 10 40.8 W88 31 16.9	18
40B	Cenote Azul (Rio Hondo)	N18 38 48.8 W88 24 43.2	11
40C	Rio Hondo (Rio Hondo)	N18 19 47.8 W88 35 36.9	13
40D	Rio Hondo (Rio Hondo)	N17 53 39.1 W88 52 37.9	6
41	Arroyo Sal Si Puedes, (Rio Belize)		
41A	Rio Mopán and Oxbow, (Rio Belize)	N16 44 09.1 W89 22 24.9	
42A	Jaguar's Reserve (Maya mountains coast)	N16 46 52.8 W88 27 36.1	66
43	(Monkey river)		
44	Bladen River, (Deep river)		
45	(Moho River)		
46A	laguny Semuc Champey	N15 32 05.5 W89 57 27.5	280
46B	Rio Dulce - Casa Perica	N15 40 42.1 W88 59 25.1	13
46B	Lago de Izabal, in the lakeside village of Fronteras, Rio		
46C	Rio San Pedro, Rio Sarstún	N15 53 53.7 W89 13 45.1	
47	Rio Doña María at Motagua, Rio Motagua		
47	Rio El Sauce, (Amarillo)/ Santa Rita, Rio Motagua		



Obr. 5: Mapa povodí na území provincie Usumacinta s vyznačenou polohou a označením všech lokalit (viz. tab. 1).

3.2. Molekulární metody

Pro izolaci DNA byla použita tkáň z ploutví o velikosti cca 2 x 2 mm. DNA byla extrahována pomocí komerčního kitu Genomed JETQUICK Tissue DNA Spin Kit dle standardního protokolu. Ke kontrole úspěšnosti izolace byla provedena elektroforéza na 1 % TAE agarózovém gelu.

K amplifikaci požadovaného úseku DNA mitochondriálního genu cytochromu b (cyt b) byla použita polymerázová řetězová reakce (PCR). PCR amplifikace byly provedeny v termocykleru PTC-150 (MJ Research) buď vcelku, nebo odděleně ve dvou menší, částečně se překrývajících úsecích. Přehled typu použitých primerů, složení reakční směsi a reakční podmínky je uvedeno v **tab. 2**.

Produkty PCR byly přečištěny soupravou JETQUICK PCR Purification Spin Kit (Genomed). Sekvenační reakce byla provedena standardním postupem s použitím stejných primerů, sekvence byly analyzovány na automatickém sekvenátoru ABI 3730XL Applied Biosystems (obojí provedla firma Macrogen Ltd.).

Tab. 2: Přehled použitých primerů, složení reakční směsi a reakční podmínky.

Název primeru	Sekvence primeru	Reakční směs (25µl)	Reakční podmínky
GLuDG.L forward	5'-TGA CTT GAA RAA CCA YCG TTG-3' (Palumbi a kol., 1991)	12,5 µl Combi PPP Master Mix (Top-Bio), 1,5 µl každého primeru (10 pmol/µl) a 2,5 µl extrahované DNA	počáteční denaturace 2 min. 94 °C, 35 cyklů [denaturace 1 min. 94 °C, nasednutí primeru 1 min. 50 °C, extenze 1 min. 72 °C], finální extenze 8 min. 72 °C
H15915 reverse	5'-AAC TGC CAG TCA TCT CCG GGT TAC AAG AC-3' (Irwin a kol., 1991)		
FishCytB forward	5'- ACC ACC GTT GTT ATT CAA CTA CAA GAA C-3' (Sevilla a kol., 2007)	12,5 µl Combi PPP Master Mix (Top-Bio), 1 µl každého primeru (10 pmol/µl) a 1 µl extrahované DNA	počáteční denaturace 5 min. 95 °C, 37 cyklů [denaturace 30 s. 94 °C, nasednutí primeru 30 s. 50 °C, extenze 50 s. 72 °C], finální extenze 10 min. 72 °C
TrucCytB reverse	5'- CCG ACT TCC GGA TTA CAA GAC CG -3' (Sevilla a kol., 2007)		
FishCytB forward	5'- ACC ACC GTT GTT ATT CAA CTA CAA GAA C-3' (Sevilla a kol., 2007)	12,5 µl Combi PPP Master Mix (Top-Bio), 1,5 µl každého primeru (10 pmol/µl) a 1 µl extrahované DNA	počáteční denaturace 5 min. 95 °C, 37 cyklů [denaturace 30 s. 94 °C, nasednutí primeru 30 s. 50 °C, extenze 50 s. 72 °C], finální extenze 10 min. 72 °C
Cytb1-3 reverse	5'- GGG GTA AAG TTG TCT GGG TCT CC -3' (Sevilla a kol., 2007)		
Cytb1-7 forward	5'-CTA ACC CGA TTC TTT GCC TTC CAC TTC CT-3' (Sevilla a kol., 2007)		
TrucCytB reverse	5'- CCG ACT TCC GGA TTA CAA GAC CG-3' (Sevilla a kol., 2007)		

3.3. Fylogenetické analýzy

Chromatogramy byly kontrolovány a sestavovány s použitím programu BioLign version 4.0.6.2 (Hall, 2005). Sekvence byly alignovány softwarem BioEdit version 6.0.5 (Hall, 2004).

Bayesovská fylogenetická analýza (BA) byla provedena pomocí algoritmu tzv. Metropolis-Hastingsovy metody výběru založené na principu Monte Carlo a vycházející z Markovových řetězců (Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo method, MCMCMC; Altekar a kol., 2004), kterého je využito v programu MrBayes v3.1.2 (Huelsenbeck a Ronquist, 2001; Ronquist a Huelsenbeck, 2003). Evoluční modely nejlépe vystihující data byly vybrány na základě Akaiikova informačního kritéria (AIC) a kritéria hLRT (hierarchical likelihood ratio test) v programu Modeltest ver. 3.7 (Posada a Crandal, 1998). Jako nejvhodnější model byl vybrán GTR+I+G. Počet generací byl 5 000 000, burn-in byl 25 %.

K vizualizaci výsledků byl použit program TreeView ver. 1.6.6 (Page, 1996).

3.4. Biogeografické metody

3.4.1. Parsimonní analýza endemismu (PAE)

Parsimonní analýza endemismu je jednou z biogeografických metod, která se využívá pro výzkum patternů distribuce organismů (Rosen a Smith, 1988). PAE klasifikuje lokality nebo oblasti (analogie taxonů, ve srovnání s fylogenetickou analýzou) podle sdílení druhů (analogie znaků) pomocí parsimonního řešení (kritérium parsimonie) a výsledkem je hierarchická klasifikace geografických jednotek.

Vytvořený dataset byl analyzován metodou maximální parsimonie (Maximum Parsimony, MP). Analýza metodou maximální parsimonie byla provedena v programu PAUP* 4.10b (Swofford, 2001) metodou Heuristického vyhledávání. Podpory jednotlivých uzlů MP stromu byly určeny neparametrickým bootstrapováním (Felsenstein, 1985) s 1000 pseudoreplikacemi.

3.4.2. Statistická disperzně-vikariantní analýza (S-DIVA)

Jednou z nejrozšířenějších metod pro odvozování biogeografické historie je Disperzně-vikariantní analýza (DIVA) navržená Ronquistem (1997) vycházející z myšlenek Ronquista a Nylina (1990). Tato metoda je také běžně využívána k analýze vztahů mezi organismy typu parazit-hostitel. DIVA rekonstruuje distribuci ancestrálních taxonů na základě jednoduchého biogeografického modelu. Jeden z problémů této metody je, že ignoruje nejistotu u fylogenetických závěrů, protože ancestrální rozsahy jsou rekonstruované na pevnou topologii stromu, u které se předpokládá, že je bez chyb (Nylander a kol., 2008). Druhým zdrojem nejistoty v DIVA je, že je spojená s optimalizací ancestrální oblasti; více stejně optimálních rekonstrukcí má často za následek více návrhů na ancestrální uzly (Ronquist, 1997; Nylander a kol., 2008). Yu a kol. (2010) napsali program, který doplňuje DIVA a určuje statistickou podporu pro rekonstrukci ancestrálních uzlů (S-DIVA).

4. VÝSLEDKY

4.1. Fylogenetická analýza

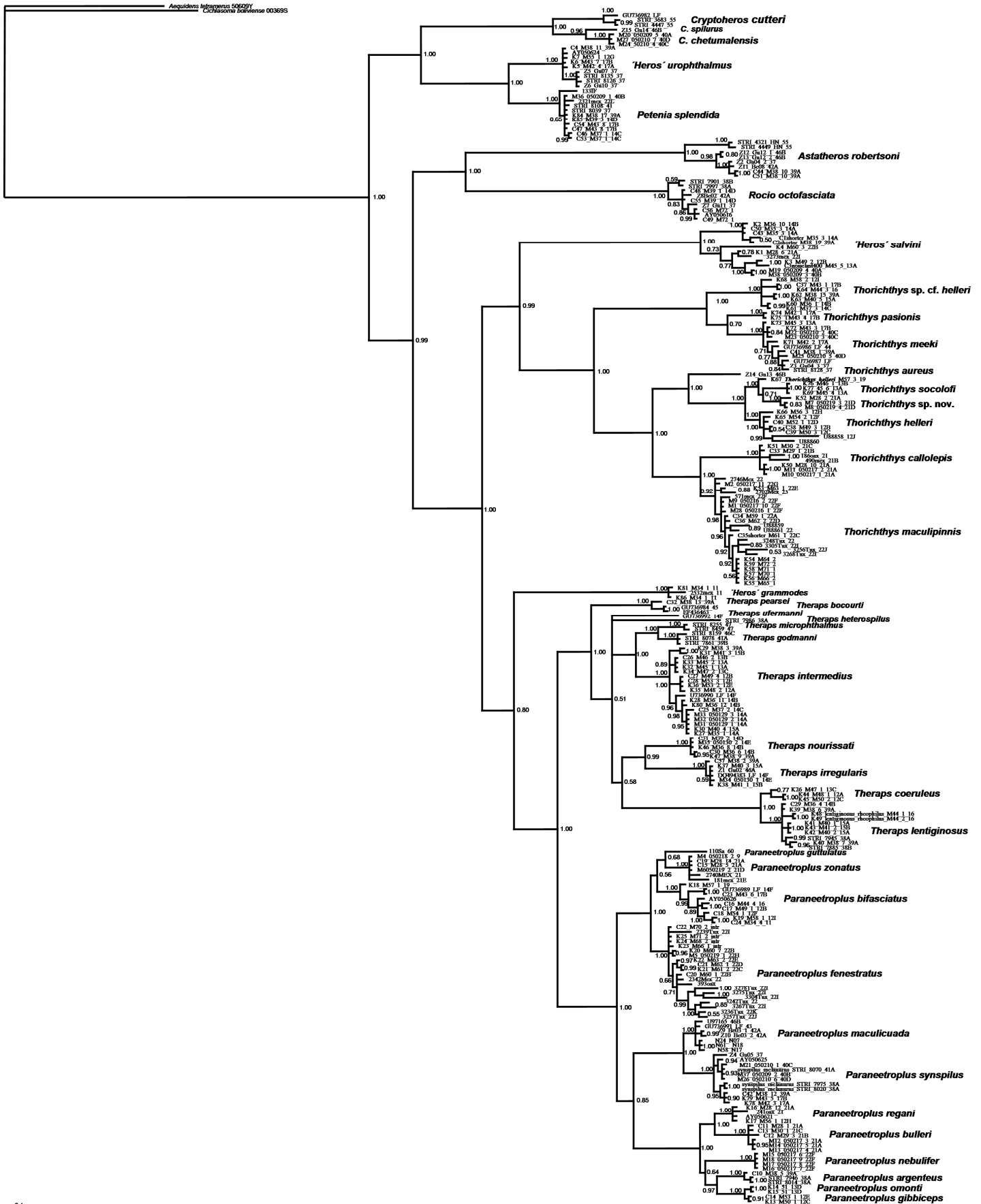
Do fylogenetické analýzy bylo zahrnuto celkem 244 mitochondriálních sekvencí cytochromu b, z nichž 173 pocházelo z vlastní izolace a 71 sekvencí bylo přidáno z databáze GenBank; tyto sekvence jsou označeny příslušnými kódy (**tab. 3**). Vlastní sekvence pocházely z 26 povodí; 23 povodí spadá na území ichtyologické provincie Usumacinta a 3 povodí jsou mimo tuto provincii. Zalignovaný datový soubor sekvencí obsahoval celkem 1136 bp, z nichž bylo 450 parsimonně informativních. K zakořenění fylogenetického stromu byly použity sekvence sesterského tribu Cichlasomatini (*Aequidens tetramerus* a *Cichlasoma boliviense*).

Výsledný strom BA je na **obr. 6**. Mezi sekvencemi z terénních sběrů bylo identifikováno celkem 41 druhů. Vztahy cichlid z provincie Usumacinta vyplývající z BA analýzy byly dále využity pro biogeografické analýzy.

Tab. 3: Seznam a pôvod sekvenci mitochondriálneho genu *cyt b* zahrnutých do fylogenetických analýz.

Lokalita	GenBank	Druh			
			22I	DQ990731	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
11		<i>'Heros' grammodes</i>	22I	DQ990732	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
11		<i>'Heros' grammodes</i>	22I	DQ990725	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
11	DQ990718	<i>'Heros' grammodes</i>	22I	DQ990724	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
21A		<i>'Heros' salvini</i>	22I	DQ990722	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
14A		<i>'Heros' salvini</i>	22J	DQ990730	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
14B		<i>'Heros' salvini</i>	22K	DQ990733	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
39A		<i>'Heros' salvini</i>	66		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
13A		<i>'Heros' salvini</i>	68		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
12B		<i>'Heros' salvini</i>	70		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
22B		<i>'Heros' salvini</i>	71		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>
40A		<i>'Heros' salvini</i>	12C		<i>Paraneetroplus gibbiceps</i>
40B		<i>'Heros' salvini</i>	12E		<i>Paraneetroplus gibbiceps</i>
22I	DQ990705	<i>'Heros' salvini</i>	60	DQ990727	<i>Paraneetroplus guttulatus</i>
39A		<i>'Heros' urophthalmus</i>	42A		<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
17A		<i>'Heros' urophthalmus</i>	42A		<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
17B		<i>'Heros' urophthalmus</i>	43	GU736991	<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
12G		<i>'Heros' urophthalmus</i>	46B	U97165	<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
	AY050624	<i>'Heros' urophthalmus</i>			<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
37		<i>'Heros' urophthalmus</i>			<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
37		<i>'Heros' urophthalmus</i>			<i>Paraneetroplus maculicauda</i>
37	AY843425	<i>'Heros' urophthalmus</i>	22F		<i>Paraneetroplus nebulifer</i>
37	AY843427	<i>'Heros' urophthalmus</i>	22F		<i>Paraneetroplus nebulifer</i>
39A		<i>Astatheros robertsoni</i>	22F		<i>Paraneetroplus nebulifer</i>
37		<i>Astatheros robertsoni</i>	22F		<i>Paraneetroplus nebulifer</i>
42A		<i>Astatheros robertsoni</i>	13D		<i>Paraneetroplus omonti</i>
46B		<i>Astatheros robertsoni</i>	13D		<i>Paraneetroplus omonti</i>
46B		<i>Astatheros robertsoni</i>	12H		<i>Paraneetroplus regani</i>
55	AY843383	<i>Astatheros robertsoni</i>	21A		<i>Paraneetroplus regani</i>
55	AF145132	<i>Astatheros robertsoni</i>	21	DQ990735	<i>Paraneetroplus regani</i>
40C		<i>Cryptoheros chetumalensis</i>		AY050621	<i>Paraneetroplus regani</i>
40D		<i>Cryptoheros chetumalensis</i>	17A		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
40A		<i>Cryptoheros chetumalensis</i>	17B		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
	GU736982	<i>Cryptoheros cutteri</i>	37		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
55	AY843379	<i>Cryptoheros cutteri</i>	39A		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
55	AY843385	<i>Cryptoheros cutteri</i>	40B		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
46B		<i>Cryptoheros spilurus</i>	40C		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
38A	AY843412	<i>Paraneetroplus argenteus</i>	40D		<i>Paraneetroplus synspilus</i>
38A	AY843417	<i>Paraneetroplus argenteus</i>		AY050625	<i>Paraneetroplus synspilus</i>
39A		<i>Paraneetroplus argenteus</i>	38A	AY843418	<i>Paraneetroplus synspilus (melanura)</i>
12B		<i>Paraneetroplus bifasciatus</i>	38A	AY843413	<i>Paraneetroplus synspilus (melanura)</i>
12F		<i>Paraneetroplus bifasciatus</i>	41A	AY843420	<i>Paraneetroplus synspilus (melanura)</i>
12I		<i>Paraneetroplus bifasciatus</i>	9		<i>Paraneetroplus zonatus</i>
14F	GU736989	<i>Paraneetroplus bifasciatus</i>	21D		<i>Paraneetroplus zonatus</i>
16		<i>Paraneetroplus bifasciatus</i>	21A		<i>Paraneetroplus zonatus (fenestratus)</i>
19		<i>Paraneetroplus bifasciatus</i>	21A		<i>Paraneetroplus zonatus (fenestratus)</i>
	AY050626	<i>Paraneetroplus bifasciatus (breidohri)</i>	21	DQ990729	<i>Paraneetroplus zonatus (guttulatus)</i>
11		<i>Paraneetroplus bifasciatus (hartwegi)</i>	21E	DQ990727	<i>Paraneetroplus zonatus (guttulatus)</i>
17B		<i>Paraneetroplus bifasciatus (heterospilus)</i>	14C		<i>Petenia splendida</i>
21A		<i>Paraneetroplus bulleri</i>	39A		<i>Petenia splendida</i>
21A		<i>Paraneetroplus bulleri</i>	14D		<i>Petenia splendida</i>
21A		<i>Paraneetroplus bulleri</i>	17B		<i>Petenia splendida</i>
21A		<i>Paraneetroplus bulleri</i>	40B		<i>Petenia splendida</i>
21B		<i>Paraneetroplus bulleri</i>		DQ990703	<i>Petenia splendida</i>
21C		<i>Paraneetroplus bulleri</i>		DQ990704	<i>Petenia splendida</i>
22	DQ990723	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	41	AY843423	<i>Petenia splendida</i>
22	DQ990734	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	37	AY843419	<i>Petenia splendida</i>
21	DQ990726	<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	14D		<i>Rocio octofasciata</i>
22B		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	72		<i>Rocio octofasciata</i>
22B		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	42A		<i>Rocio octofasciata</i>
22C		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	37		<i>Rocio octofasciata</i>
22D		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>		AY050616	<i>Rocio octofasciata</i>
22E		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	38A	AY843415	<i>Rocio octofasciata</i>
22H		<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	38B	AY843410	<i>Rocio octofasciata</i>

45	GU736984	<i>Theraps bocourti</i>	12D		<i>Thorichthys helleri</i>
	EF436463	<i>Theraps bocourti</i>	12B		<i>Thorichthys helleri</i>
46C	AY843428	<i>Theraps godmanni</i>	12C		<i>Thorichthys helleri</i>
39B	AY843408	<i>Theraps godmanni (intermedius)</i>	19		<i>Thorichthys helleri</i>
41A	AY843421	<i>Theraps godmanni (intermedius)</i>	21D		<i>Thorichthys helleri (cf. maculipinnis)</i>
38A	AY843414	<i>Theraps heterospilus</i>	21D		<i>Thorichthys helleri (cf. maculipinnis)</i>
12A		<i>Theraps intermedius</i>	21A		<i>Thorichthys helleri (cf. maculipinnis)</i>
12B		<i>Theraps intermedius</i>	13B		<i>Thorichthys helleri (socolofi)</i>
12E		<i>Theraps intermedius</i>	13A		<i>Thorichthys helleri (socolofi)</i>
12E		<i>Theraps intermedius</i>	13A		<i>Thorichthys helleri (socolofi)</i>
13A		<i>Theraps intermedius</i>	22	DQ990709	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
13A		<i>Theraps intermedius</i>	22	DQ990710	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
13B		<i>Theraps intermedius</i>	22	U88861	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
13C		<i>Theraps intermedius</i>	23	DQ990708	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14A		<i>Theraps intermedius</i>	22A		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14A		<i>Theraps intermedius</i>	22C		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14A		<i>Theraps intermedius</i>	22D		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14A		<i>Theraps intermedius</i>	22E		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14B		<i>Theraps intermedius</i>	22F	DQ990713	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14B		<i>Theraps intermedius</i>	22F		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14C		<i>Theraps intermedius</i>	22F		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14F	GU736990	<i>Theraps intermedius</i>	22F		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
15B		<i>Theraps intermedius</i>	22G		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
39A		<i>Theraps intermedius</i>	22I	DQ990712	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14E		<i>Theraps irregularis</i>	22I	DQ990714	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14F	DQ494383	<i>Theraps irregularis</i>	22J	DQ990711	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
15A		<i>Theraps irregularis</i>	64		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
15B		<i>Theraps irregularis</i>	65		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
39A		<i>Theraps irregularis</i>	66		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
46A		<i>Theraps irregularis</i>	70		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
14B		<i>Theraps lentiginosus</i>	71		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
15A		<i>Theraps lentiginosus</i>	72		<i>Thorichthys maculipinnis</i>
15A		<i>Theraps lentiginosus</i>		U88859	<i>Thorichthys maculipinnis</i>
15B		<i>Theraps lentiginosus</i>	39A		<i>Thorichthys meeki</i>
38A	AY843411	<i>Theraps lentiginosus</i>	17A		<i>Thorichthys meeki</i>
38B	AY843409	<i>Theraps lentiginosus</i>	17B		<i>Thorichthys meeki</i>
39A		<i>Theraps lentiginosus</i>	13A		<i>Thorichthys meeki</i>
39A		<i>Theraps lentiginosus</i>	40C		<i>Thorichthys meeki</i>
13C		<i>Theraps lentiginosus (coeruleus)</i>	40C		<i>Thorichthys meeki</i>
12A		<i>Theraps lentiginosus (coeruleus)</i>	40D		<i>Thorichthys meeki</i>
12C		<i>Theraps lentiginosus (coeruleus)</i>	44	GU736986	<i>Thorichthys meeki</i>
16		<i>Theraps lentiginosus (rheophilus)</i>		GU736987	<i>Thorichthys meeki</i>
16		<i>Theraps lentiginosus (rheophilus)</i>	37	AY843426	<i>Thorichthys meeki</i>
47	AY843429	<i>Theraps microphthalmus</i>	37		<i>Thorichthys meeki</i>
47	AY843431	<i>Theraps microphthalmus</i>	17A		<i>Thorichthys pasionis</i>
14B		<i>Theraps nourissati</i>	17B		<i>Thorichthys pasionis</i>
14B		<i>Theraps nourissati</i>	14B		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
14D		<i>Theraps nourissati</i>	14C		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
14E		<i>Theraps nourissati</i>	39A		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
39A		<i>Theraps nourissati</i>	15A		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
39A		<i>Theraps pearsei</i>	17B		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
14F	GU736992	<i>Theraps ufermanni</i>	16		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
46B		<i>Thorichthys aureus</i>	12I		<i>Thorichthys sp. cf. helleri</i>
21A		<i>Thorichthys callolepis</i>			
21B		<i>Thorichthys callolepis</i>			
21C		<i>Thorichthys callolepis</i>			
21A		<i>Thorichthys callolepis</i>			
21A		<i>Thorichthys callolepis</i>			
21	DQ990706	<i>Thorichthys callolepis</i>			
21B	DQ990707	<i>Thorichthys callolepis</i>			
12J	U88858	<i>Thorichthys helleri</i>			
	U88860	<i>Thorichthys helleri</i>			
12F		<i>Thorichthys helleri</i>			
12H		<i>Thorichthys helleri</i>			



01

Obr. 6: Výsledný fylogenetický strom vytvořený na základě dat získaných ze sekvenace cyt b použitím metody Bayesianská fylogenetická analýza (BA) podle evolučního modelu GTR+I+G s počtem generací 5 milionů. Hodnoty na spojnicích větví udávají Mr. Bayes posterior probability pro 5 000 000 generací.

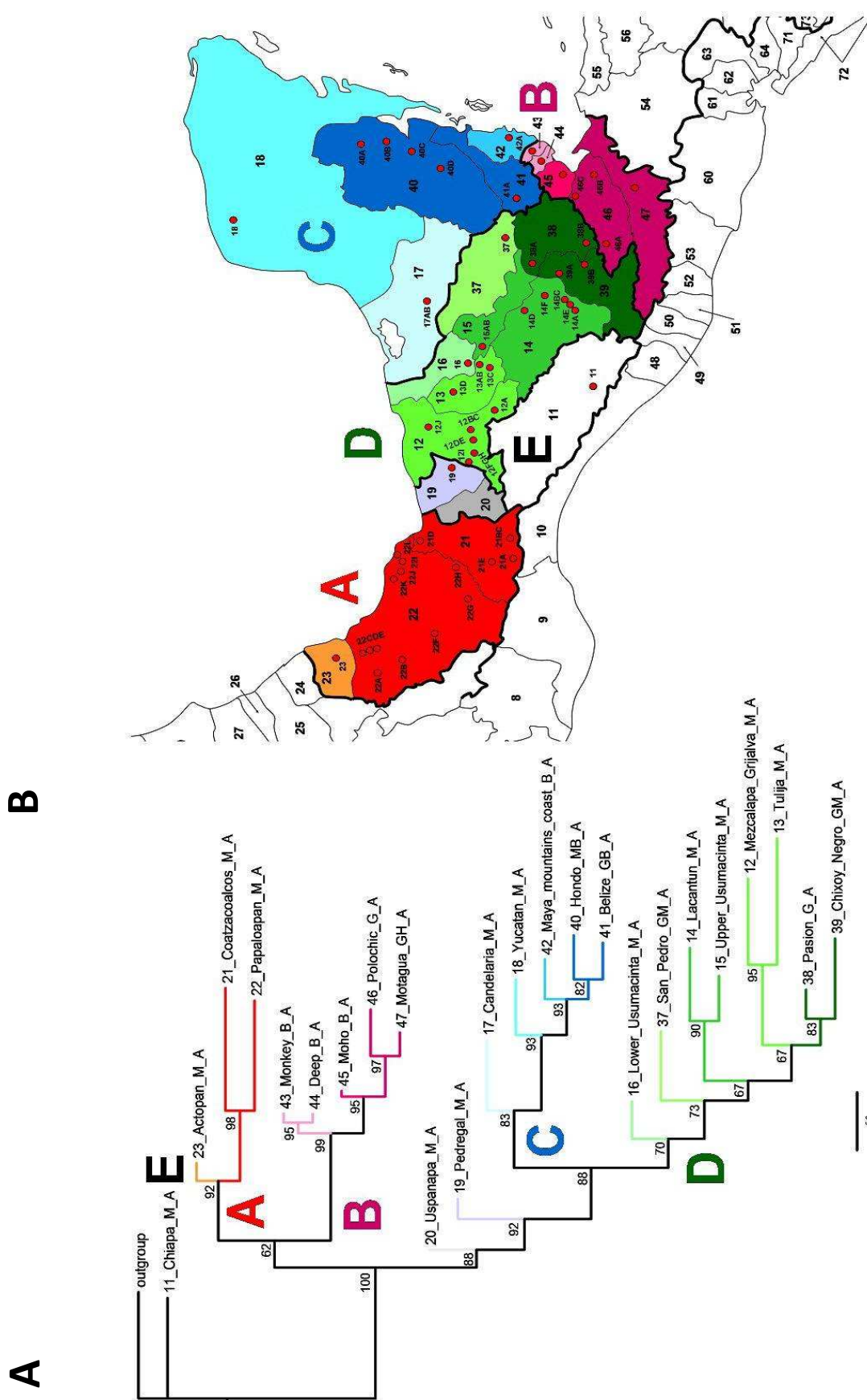
4.2. Parsimonní analýza endemismu

Matice pro PAE analýzu byla vytvořena z 25 povodí a 441 druhů středoamerické ichtyofauny. Výsledkem této analýzy byly čtyři maximálně parsimonní kladogramy s délkou 476 kroků a konzistenčním indexu (CI) 0.3732 a retenčním indexem (RI) 0.5815. Po převážení konzistenčním indexem byl výsledkem jeden MP strom (**obr. 7A**). Tento strom je lépe rozlišený a na rozdíl od nepřeváženého stromu spojuje klády A a B do jednoho uzlu oproti polytomii v nepřeváženém konsensu.

Analýza PAE podporuje 5 oblastí endemismu v ichtyologické provincii Usumacinta (**obr. 7**). Tyto oblasti endemismu ichtyofauny v provincii Usumacinta poměrně dobře odpovídají uznávaným oblastem endemismu ryb, které můžeme nalézt v literatuře (**obr. 3**; Miller a kol., 2005). Výsledky analýzy PAE tak podporují tradičně uznávané oblasti endemismu.

Ve srovnání s tradičním schématem oblastí endemismu v provincii Usumacinta je v naší analýze povodí Chiapa Grande interpretováno jako samostatná oblast endemismu odlišná od zbytku oblasti Grijalva-Usumacinta. Z analýzy je dále vidět, že povodí Uspanapa a Pedregal (označená číslem 19 a 20) nejsou přiřazena k žádné oblasti endemismu.

Klad A zahrnuje povodí Actopan, Coatzacoalcos a Papaloapán a shoduje se tak s oblastí Papaloapán-Coatzacoalcos (Miller a kol., 2005), do kladu B spadá Monkey, Deep, Mcho, Polonic a shoduje se tak s oblastí Polochic-Motagua (Miller a kol., 2005), klad C se skládá z povodí Candelarie, Yucatánu, Maya mountains, Hondo a Belize a shoduje se s oblastí Yucatán (Miller a kol., 2005), a klad D zahrnuje dolní tok Grijalva, a celé povodí Usumacinty a shoduje se tak s oblastí Grijalva-Usumacinta (Miller a kol., 2005) mimo již zmíněného kladu E.



Obr. 7: (A) Jeden MP strom vzniklý sukcesivním převážením PAE analýzy. Hodnoty v uzlech udávají bootstrapové podpory MP stromu, (B) mapa provincie Usumacinta s vyznačenými oblastmi endemismu na základě analýzy PAE. Jednotlivá povodí si barevně odpovídají jak v kladogramu, tak v mapce; v mapce jsou dále vyznačeny lokality sběru.

4.3. Statistická disperzně-vikariantní analýza

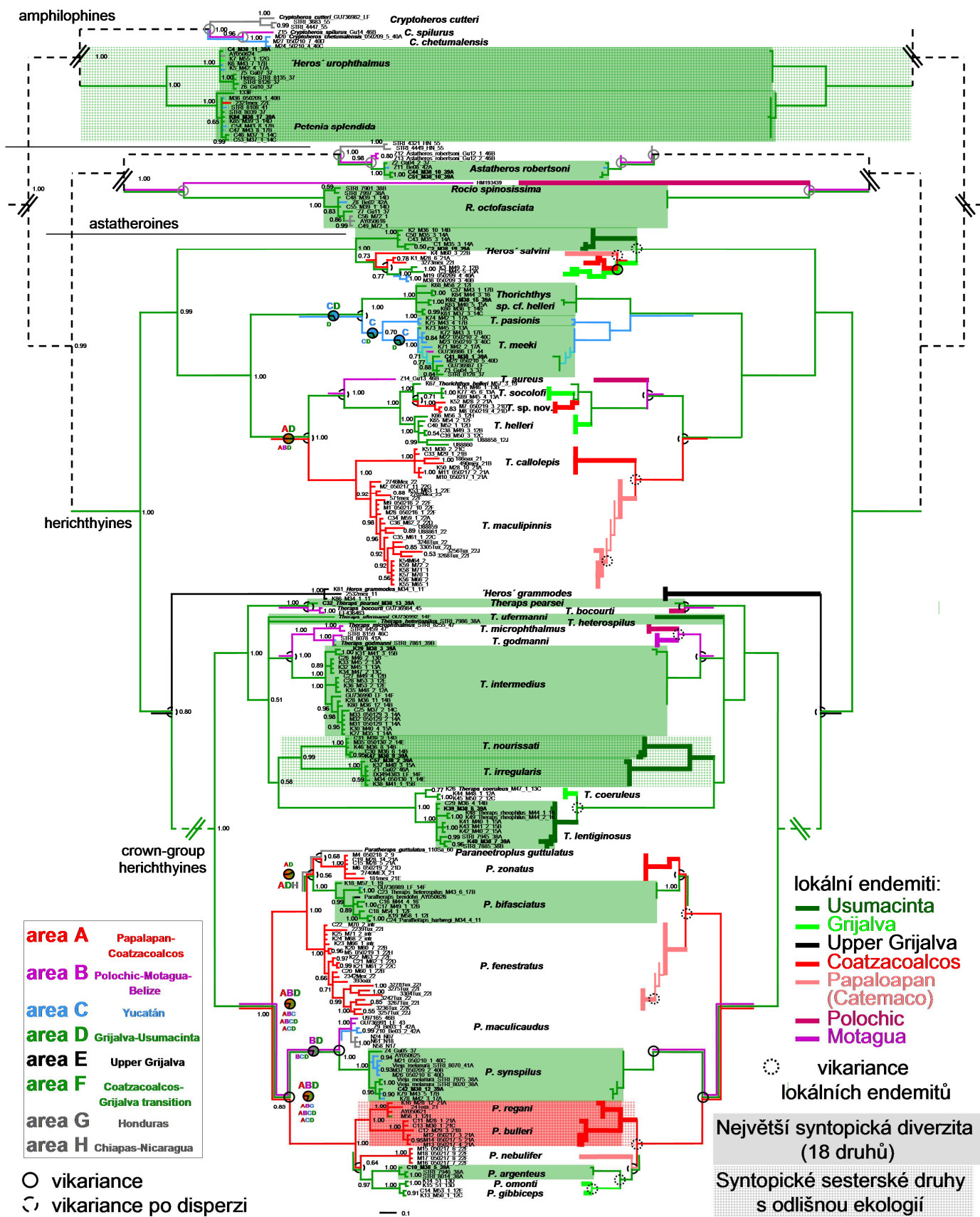
Pět oblastí endemismu v provincii Usumacinta určených pomocí analýzy PAE (**obr. 7**) bylo namapováno na fylogenezi cichlid v této oblasti (**obr. 6**) pomocí statistické disperzně-vikariantní analýzy, která byla prováděna v programu S-DIVA (Yu a kol., 2010).

Analýza S-DIVA na **obr. 8** nezahrnuje kompletní sampling druhů ve skupinách astatheroini a amphiphini, kteří se v provincii Usumacinta vyskytují jen okrajově (Říčan a kol., 2008). Analýza studie Říčan a kol. (2011) ale ukazuje, že provincie Usumacinta byla součástí ancestrálního areálu všech tří hlavních skupin středoamerických cichlid. V předkládané práci je pak stěžejní rekonstrukce evoluce areálu v rámci skupin herichthyini, která je pro provincii Usumacinta téměř endemitní a ve studii Říčan a kol. (2011) byla zastoupena velmi malým taxon samplingem.

Z analýzy vyplývá (**levá strana obr. 8**), že ancestrální oblastí pro skupinu herichthyini byla pouze jedna z oblastí endemismu identifikovaných v rámci provincie Usumacinta. Tato oblast (na **obr. 7, 8** vyznačená zeleně) je oblast Usumacinta-Grijalva, která je největší a nejdíverzifikovanější (Miller a kol., 2005; viz. úvod).

V provincii Usumacinta je mnoho lokálních endemitů (barevně vyznačena příslušnost k povodí na **pravé straně obr. 8**), kteří evidentně vznikali mikroalopatricky v rámci oblasti Usumacinta-Grijalva. I když tyto endemity pomineme, stále zůstává evidentní značná část diverzity cichlid provincie Usumacinta, jejíž evoluce je rekonstruována jako evoluce v sympatrii v rámci oblasti Usumacinta-Grijalva. Tyto druhy jsou na **obr. 8** podloženy barevně (včetně lokálních endemitů), ty páry druhů (mimo lokálních endemitů), které mají navíc v rámci páru odlišnou ekologii a morfologii, jsou navíc podloženy „šrafováním“ (viz. vysvětlivky v obr. 8). U těchto druhů tedy analýza DIVA ukazuje na možnou ekologickou divergenci v sympatrii.

Dva páry těchto druhů se vyskytují v oblasti Usumacinta-Grijalva a jeden pár v oblasti Papaloapán-Coatzacoalcos (odlišení oblastí podkladovou barvou; **obr. 8**).



Obr. 8: Výsledek analýzy S-DIVA pro faunu cichlid provincie Usumacinta. Levá strana obrázku ukazuje rekonstrukci evoluce areálů pomocí S-DIVA. Jako ancestrální areál vychází jednoznačně oblast Grijalva-Usumacinta. Rekonstrukce na pravé straně obrázku rozlišuje lokální endemity v rámci oblastí Grijalva-Usumacinta, Papaloapán-Coatzacoalcos, a Polochic-Motagua. Mapování evoluce areálů není uvedeno pro bázi kladogramu (přerušovaná čára), kde nejsou zahrnuty druhy ze skupin amphipholini a astatheroini vyskytující se mimo provincii Usumacinta. Ancestrální areál těchto linií ale zahrnoval provincii Usumacinta (Řičan a kol., 2011). Více detailů v textu.

5. DISKUZE

5.1. Fylogeneze a diverzita

Fylogenetická hypotéza předložená v této práci představuje nejúplnější pohled na evoluci fauny cichlid provincie Usumacinta. Fylogeneze zahrnuje všechny známé druhy včetně několika potenciálně nových druhů.

V souladu s prací Říčan a kol. (2008) založené na větším množství molekulárních markerů, ale za použití nekompletního taxonomického samplingu zde můžeme navrhnout reklasifikaci rodové příslušnosti poměrně značného počtu druhů v rodech *Theraps* a *Paraneetroplus*. Dva vysokotělé druhy, *Cichlasoma regani* Miller, 1974 a *Vieja argentea* Allgayer, 1991 patří dovnitř rodu *Paraneetroplus* (typový druh *Paraneetroplus bulleri* Regan, 1905), což jsou jinak nízkotělé reofilní ryby. Stejně tak vysokotělé druhy *Neetroplus bocourti* Vaillant a Pellegrin, 1902, *Herichthys pearsei* Hubbs, 1936, *Vieja ufermanni* Allgayer, 2002 a *Cichlasoma heterospilum* Hubbs, 1936 patří do rodu *Theraps* (typový druh *Theraps irregularis* Günther, 1862), což jsou v původní definici také nízkotělé reofilní druhy. Molekulární fylogeneze tedy ukazuje, že ekologie druhů a morfologie stavby jejich těl v rodech *Theraps* a *Paraneetroplus* není uniformní (jak tomu bylo v původní definici těchto rodů), že nesedí na fylogenetické vztahy, a že reofilní ekologie a morfologie v obou rodech vznikla opakovaně z nížinné morfologie, která je u obou rodů ancestrální vůči reofilní morfologii (**obr. 8**). Rody *Theraps* a *Paraneetroplus* tak nelze dobře diagnostikovat na základě morfologických znaků, protože ekologie a morfologie těchto rodů prodělala výrazné změny ve své evoluci.

V rámci rodové taxonomie tato práce také klarifikuje rodovou příslušnost druhu *Archocentrus spinosissimus*, Vaillant a Pellegrin, 1902, který patří do rodu *Rocio* (**obr. 8**), a je nepřibuzný rodu *Archocentrus* s centrem diverzity v jižní polovině Střední Ameriky.

Na úrovni druhové taxonomie tato studie také přináší nové poznatky. V rámci rodu *Thorichthys* byla potvrzena existence nového druhu z povodí Rio Coatzacoalcos (*T. sp. nov.*; **obr. 8**), který je sesterský geograficky vzdálenému *T. socolofi*, ale žije syntopicky s nepřibuzným *T. callolepis*. Populace *T. sp. nov.* byly v historii řazeny k druhu *T. maculipinnis* ze sousedního povodí Rio Papaloapán (Miller, 1976; 1986), Artigas Azas a

Říčan (osobní sdělení) jej ale považují za samostatný morfologicky diagnostikovatelný druh. V rámci téhož rodu byla také objevena nečekaná polyfylie druhu *T. helleri*, jehož sekvence se vyskytují na dvou různých pozicích v rámci rodu. Materiál zahrnující typovou lokalitu je endemité pro povodí č. 12 (Grijalva) a je sesterský *T. socolofi* plus *T. sp. nov.* plus dalšímu haplotypu *T. helleri* z přechodného povodí č. 19 mezi oblastmi Papalopán-Coatzacoalcos a Grijalva-Usumacinta, zatímco druhá hlavní linie tohoto nominálního druhu patří do odlišné linie rodu *Thorichthys*, překrývá se s první linií v povodí č. 12, ale většinu své diverzity má v povodích 14, 15, 16, 17 a 39 (povodí Rio Usumacinta) (**obr. 8**).

Podobně složitá geografická strukturace byla nalezena i v rámci druhu '*Heros*' *salvini*, Günther, 1862, který je potvrzen jakožto doposud monotypický nepopsaný rod. Geografická, genetická a i morfologická (zbarvení) struktura tohoto nominálního druhu je ale značná (**obr. 8 a 10**). V rámci nominálního druhu lze identifikovat pět alopatrických linií, z nichž alespoň tři mají značnou genetickou diferenciaci. Je tedy velmi pravděpodobné, že se jedná o komplex alopatrických druhů.

'*Heros*' *salvini*, Günther, 1862 má jeden z největších areálů mezi studovanými druhy, který pokrývá celou ichthyologickou provincii Usumacinta a geografická a genetická diferenciaci byla tedy očekávaná. Povodí Usumacinty, Papaloapánu, Coatzacoalcos, Grijalva a poloostrova Yucatán odpovídá samostatná genetická linie.

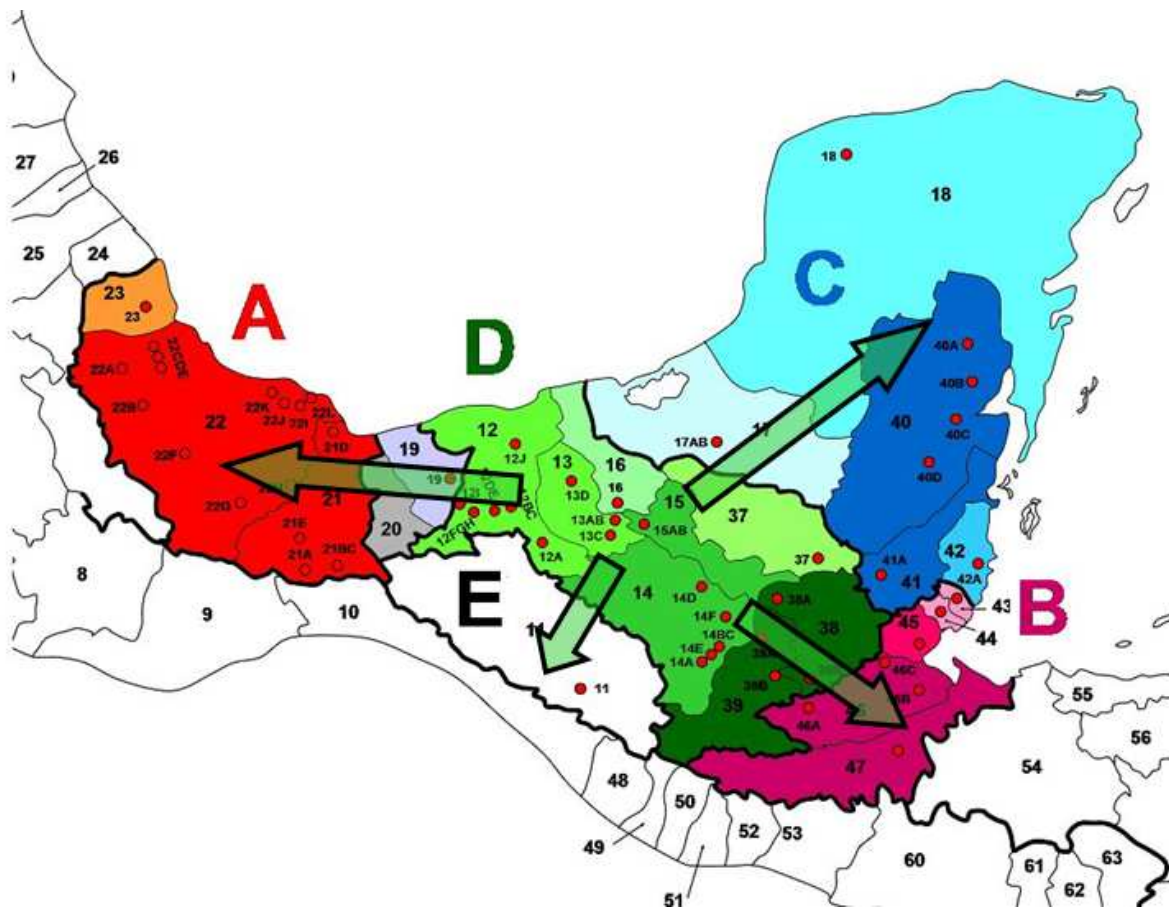
5.2. Historická biogeografie a ekologie

Výsledky parsimonní analýzy endemismu (PAE) jsou ve velmi dobré shodě s publikovanými oblastmi endemismu v rámci provincie Usumacinta (např. Miller a kol., 2005; Bussing, 1985). Ve srovnání s tradičním schématem oblastí endemismu v provincii Usumacinta je v naší analýze horní část povodí Grijalva (Chiapa Grande) interpretována jako samostatná oblast endemismu. Tento výsledek může být artefakt daný velmi malým počtem druhů vyskytujícím se v této horské části oblasti ve srovnání s ostatními oblastmi provincie. Na druhou stranu Miller a kol. (2005) ve své práci tuto oblast popsali jako jednu ze šesti fyziografických oblastí, do kterých oblast endemismu Grijalva-Usumacinta rozdělili. Tato oblast je hornatá (Sierra

Madre del Sur a Sierra Madre de Chiapas), a proto nelze vyloučit, že by skutečně mohla být samostatnou oblastí endemismu.

Povodí Uspanapa a Pedregal (označená čísla 19 a 20) nejsou v analýze přiřazena k žádné oblasti endemismu. Tato skutečnost je dána nedostatečným samplingem, poněvadž je oblast ve svých horních partiích téměř nepřístupná. Miller a kol. (2005) intuitivně řadí tato povodí do oblasti Grijalva-Usumacinta (**obr. 3**), což je geograficky oprávněné, ale jak analýza dat ukazuje, není to zatím opodstatněné faunisticky.

Výsledky statistické disperzně-vikariantní analýzy ukazují, že ancestrální oblast endemismu v ichtyologické provincii Usumacinta je pouze jedna. Touto oblastí je Grijalva-Usumacinta, která je největší a nejdiverzifikovanější (Miller a kol., 2005) a zároveň se jedná o jedno propojené povodí díky společné deltě obou hlavních přítoků Usumacinta a Grijalva. V rámci námi stanovených hypotéz ohledně mechanismu diverzifikace cichlid v rámci ichtyologické provincie Usumacinta se tak zdá, že s převahou platí hypotéza č. 2, tj. že diverzita této oblasti nevznikala vikariancí a následnými disperzemi mezi oblastmi identifikovanými Millerem a kol., (2005) i analýzou PAE, ale právě naopak. Zmiňovaná oblast je zdrojem diverzity, která se disperzemi šířila do okolních oblastí (**obr. 9**). Na základě výsledků z analýzy S-DIVA je tedy možné říci, že disperze hrají velmi důležitou roli v historii cichlid v provincii Usumacinta. Zároveň, což je ještě důležitější, lze říci, že velká část diverzity cichlid v provincii Usumacinta vznikla pouze v jedné z identifikovaných oblastí endemismu, v oblasti Grijalva-Usumacinta, která je tak centrem evoluce celé ichtyologické provincie (**obr. 9**).



Obr. 9: Mapa provincie Usumacinta s vyznačenými oblastmi endemismu identifikovanými pomocí analýzy PAE; šipky znázorňují kolonizace z ancestrální oblasti Grijalva-Usumacinta do okolních oblastí endemismu; v mapce jsou dále vyznačeny lokality sběru.

Pro odhalení do jaké míry se evoluce v rámci oblasti Grijalva-Usumacinta odehrávala v sympatrickém kontextu je potřeba oddělit lokálně endemité druhy, kterých je pět v rámci oblasti (*Thorichthys socolofi*, *T. helleri*, *Theraps coeruleus*, *Paraneetroplus omonti*, *P. gibbiceps*, obr. 8). Dalšíh šest mikroalopatrických druhů (*Thorichthys* sp. nov., *T. callolepis*, *T. maculipinnis*, *Paraneetroplus fenestratus*, *P. zonatus*, *P. nebulifer*) je v oblasti Papaloapán-Coatzacoalcos, a pět v oblasti Polochic-Motagua (*Rocio spinosissima*, *Thorichthys aureus*, *Theraps bocourti*, *T. microphthalmus*, *T. godmani*). Mikroalopatrické druhy tak tvoří nemalou část diverzity cichlid v provincii Usumacinta (16 druhů).

Značná část diverzity ale není zodpovězena jako vikariantní, a z 18 syntopických druhů v rámci povodí Usumacinta je evoluce čtrnácti druhů rekonstruována v sympatrickém kontextu (ony čtyři allochtoní druhy jsou *Thorichthys pasionis*, *T. meeki*, *Paraneetroplus bifasciatus*, a *P. argenteus*; **obr. 8**). Těchto čtrnáct druhů je syntopických v oblasti Usumacinta (*Petenia splendida*, '*Heros*' *urophthalmus*, *Astatheros robertsoni*, *Rocio octofasciata*, '*Heros*' *salvini*, *Thorichthys* sp. cf. *helleri*, *Theraps pearsei*, *T. ufermanni*, *T. heterospilus*, *T. intermedius*, *T. nourissati*, *T. irregularis*, *T. lentiginosus*, *Paraneetroplus synspilus*) a celá evoluce až k jejich společnému předku je rekonstruována tak, že proběhla v témže povodí. Těchto čtrnáct druhů tak pravděpodobně vznikalo dlouhodobě v syntopickém kontextu. Nejzajímavějších je ale šest syntopických druhů. U těchto tří párů druhů (*Petenia splendida* vs. '*Heros*' *urophthalmus*, *T. nourissati* vs. *T. irregularis*, *Paraneetroplus regani* vs. *P. bulleri*) je sympatrická evoluce jediným vysvětlením, neboť tyto sesterské druhy doposud v syntopii žijí. Zároveň se ale jedná o páry, jejichž druhy vykazují největší morfologické a ekologické rozdíly a jejichž druhy byly historicky řazeny ke zcela odlišným rodům právě pro své rozdílnosti (**obr. 8, 10**).

'*Heros*' *urophthalmus*, Günther, 1862 je oportunistický omnivor (**obr. 10/1A**), na rozdíl od svého sesterského druhu *Petenia splendida*, Günther, 1862, jenž je nejspecializovanější predátor ryb mezi cichlidami Střední Ameriky (**obr. 10/1B**). *Theraps nourissati*, Allgayer, 1989 byl většinou autorů mimo Allgayera řazen do rodu *Astatheros* (*Amphilophus* sensu Kullander, 2003), protože vykazuje stejnou potravní ekologii i morfologické adaptace jako zástupci tohoto rodu (je adaptován na pomalu tekoucí habitaty a živí se zoobentosem, který vyhledává v sedimentu) (**obr. 10/2A**), kdežto *Theraps irregularis*, Günther, 1862 obývá rychle tekoucí habitaty a jeho potravou je zoobentos a perifyton, který oškrabává z kamenů v peřejích (**obr. 10/2B**). *Paraneetroplus regani*, Miller, 1974 byl popsán v rodě *Cichlasoma* před jeho revizí a poté často řazen v rodu *Vieja*, protože se jedná o lentickou formu (**obr. 10/3A**), oproti *Paraneetroplus bulleri*, Regan, 1905, což je naopak forma rheofilní (**obr. 10/3B**) (Miller a kol., 2005).



Obr. 10: Páry sesterských druhů, které vznikly evolucí v sympatrii, které vykazují největší morfologické a ekologické rozdíly a které dříve byly řazeny do odlišných rodů: 1A *Heros urophthalmus* vs. 1B *Petenia splendida*, 2A *Theraps nourissati* vs. 2B *Theraps irregularis*, 3A *Paraneetroplus regani* vs. 3B *Paraneetroplus bulleri*.

Naše výsledky tedy ukazují, že přibližně polovina diverzity cichlid v provincii Usumacinta vznikla alopatickou speciací, ale druhá polovina vznikla v jednom povodí v sympatrii. Tři druhové páry jsou pak jasným důsledkem sympatrické speciace s výraznou diferenciací morfologie a ekologie. Výsledky této práce tedy potvrzují sympatrickou speciaci cichlid i v rámci říčního habitatu a nejen v rámci jezer, kde je tento fenomén u cichlid velmi dobře zdokumentován (Echelle a Kornfield, 1984; Meyer, 1993).

6. SHRnutí

Historická biogeografie cichlid v provincii Usumacinta určila pouze jednu ancestrální oblast (povodí Grijalva-Usumacinta) a ostatní oblasti endemismu v provincii byly osídleny disperzemi z této centrální části.

Největší druhovou diverzitu má povodí Grijalva-Usumacinta. Tato diverzita je rekonstruována tak, že se zde vyvíjela po celou dobu existence této fauny. Biologická interpretace, která z tohoto vyplývá, je, že k diferenciaci docházelo v alespoň částečně sympatrickém kontextu. Polovina druhů jsou však lokálními endemity a u nich tedy byla diferenciace mikroalopatrická. Druhá polovina druhů jsou ale syntopické druhy, z nichž tři druhové páry vykazují největší morfologickou a ekologickou odlišnost, a jejich speciace je tak nutně rekonstruována jako opravdu sympatrická.

7. LITERATURA

Allgayer, R. 1989. Révision et redescription du genre *Theraps* Günther 1862. Description de deux espèces nouvelles du Mexique (Pisces, Perciformes, Cichlidae). *Revue Française des Cichlidophiles*, 4-30.

Allgayer, R. 1991. *Vieja argentea* (Pisces, Teleostei, Cichlidae) une espèce nouvelle d'Amérique Centrale. *Rev.Fr.Cich.* 114, 3-15.

Allgayer, R. 2002. Un Cichlidé nouveau du genre *Tomocichla* Regan, 1908 (Perciformes: Labroidei) du Rio Guarumo, Panama. *L'an Cichlidé* 2, 32-36.

Altekar, G., Dwarkadas, S., Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. 2004. Parallel Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics* 20, 407–415.

Back, W. 1985. Hydrogeology of the Yucatan. pp. 25-40, In: Swinehart, J. & Loope, D. (eds.), *Yucatan 1990. A source book on coastal Quintana Roo, Mexico*. University of Nebraska, Lincoln.

Bermingham, E. & Martin, A. P. 1998. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of Lower Central America. *Molecular Ecology* 7, 499-517.

Berra, T. M. 2001. *Freshwater Fish Distribution*. Academic Press. New York-London.

Bussing, W. A. 1976. Geographical distribution of the San Juan ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. pp. 157-175, In: Thorson, T. B. (eds.), *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*, University of Nebraska, Lincoln, 157-175.

Bussing, W. A. 1985. Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna. In: Stehli, F. G. & Webb, S. D. (eds.), *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Publishing Corporation, 453-472.

Coates, A. G. 1997. The forging of Central America. In: Coates, A. G. (eds.), *Central America, a Natural and Cultural History*. Yale University Press.

Concheiro Perez, G. A., Říčan, O., Orti, G., Bermingham, E., Doadrio, I. & Zardoya, R. 2007. Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 91–110.

Echelle, A. A. & Kornfield, E. 1984. *Evolution of Fish Species Flocks*, University of Maine Press.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783–791.

Genner, M. J., Seehausen, O. & Lunt, D. H. 2007. Age of cichlids: New dates for ancient lake fish radiations. *Molecular Biology and Evolution* 24, 1269-1282.

Greenfield, D. W., & Thomerson, J. E. 1997. *Fishes of the Continental Waters of Belize.* University Press of Florida, Gainesville, FL. 311.

Greenwood, P. H. 1983. The zoogeography of African freshwater fishes: bioaccountancy or biogeography?, pp. 179-199. In: Sims, R. W. et. al. (eds.), *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere.* Academic Press, New York-London.

Günther, A. C. L. G. 1862. *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii, Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum.* Catalogue of the fishes in the British Museum London, 1-534.

Hall, T. 2004. BioEdit Sequence Alignment Editor. Copyright ©1997-2004 Tom Hall, Isis Pharmaceuticals, Inc. Version 6.0.5., <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>

Hall, T. 2005. BioLign Alignment and Multiple Contig Editor. Copyright ©2000-2005, Tom Hall. Version 4.0.6.2., <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>

Hodell, A. D., Curtis, J. H., & Brenner, M. 1995. Possible role of climate in collapse of Classic Maya civilization. *Nature* 375, 391-394.

Hrbek, T., Seekinger, J., & Meyer, A. 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 986-998.

Hubbs, C. L. 1936. XVII. Fishes of the Yucatan Peninsula. *Carnegie Institute Washington Publications* 457, 157-287.

Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetics trees. *Bioinformatics* 17, 754–755.

Irwin, S. A., Patel, B., Idupulapati, M., Harris, J. B., Crisostomo, R. A., Larsen, B. P., Kooy, F., Willems, P. J., Cras, P., Kozlowski, P. B., Swain, R. A., Weiler, I. J. & Greenough, W. T. 2001. Abnormal dendritic spine characteristics in the temporal and visual cortices of patients with fragile-X syndrome: a quantitative examination. *Am J Med Genet* 98, 161–167.

Kullander, S. O. 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). In: Malabarba, L. R., Reis, R.E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & Lucena, C. A. S. (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes.* Edipucrs, Porto Alegre, 461–498.

Kullander, S. O. 2003. Cichlidae. In: *Check list of the freshwater fishes of South and Central America.* Edipucrs, Porto Alegre.

- López-Fernández, H., Winemiller, K. O. & Honeycutt, R. L. 2010.** Multilocus Phylogeny and Rapid Radiations in Neotropical Cichlid Fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, in Press. Available online 21 February 2010 (doi:10.1016/j.ympev.2010.02.020).
- López Ramos, E. 1975.** Geological summary of the Yucatan Peninsula. pp. 257-282, In: Narin, A. E. M. & Stehli, F. G. (eds.), *The ocean basins and margins*, Vol. 3. Plenum Press, London.
- Lozano-Vilano, M. L. & Contreras-Balderas, S. 1990.** *Astyanax arandoi*, n. sp. from Chiapas, Mexico (Pisces, Ostariophysi: Characidae) with a comparison to the nominal species *A. aeneus* and *A. mexicanus*. *Universidad y Ciencia* 7, 95–107.
- Malabarba, M. C., Zuleta, O. & Del Papa, C. 2009.** *Proterocara argentina*, a new fossil cichlid from the Luján Formation, Eocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 267-275.
- Malabarba, M. C., Malabarba, L. R. & Del Papa, C. 2010.** *Gymnogeophagus eocenicus*, n. sp. (Perciformes: Cichlidae), an Eocene Cichlid from the Luján Formation in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 341-350.
- Meyer, A. 1993.** Phylogenetic relationships and evolutionary processes in African cichlids. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 279-284.
- Miller, R. R. 1955.** A systematic review of the Middle American fishes of the genus *Profundulus*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ.* 92, 1-64.
- Miller, R. R. 1966.** Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* 4, 773–801.
- Miller, R. R. 1974.** *Cichlisoma regani*, a new species of cichlid fish from the Rio Coatzacoalcos Basin, Mexico. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 87 (40), 465-472.
- Miller, R. R. 1976.** Geographical distribution of Central American freshwater fishes, with addendum. pp. 125-156, In: Thorson, T. B. (eds.). *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. School of Life Sciences, University of Nebraska, Lincoln.
- Miller, R. R. 1982.** Pisces. pp. 486-501, In: Hurlbert, S. H. & Villalobos-Figueroa, A. (eds.), *Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies*, San Diego State University, San Diego, California.
- Miller, R. R. 1985.** Fish fauna of the Rio Usumacinta Basin, Guatemala-Mexico. Fifth Congr. Europ. Ichthyol., Stockholm (abstr.).
- Miller, R. R. 1986.** Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Mex.* 30, 121-153.

- Miller, R. R. 1991.** Taxonomic status of two nominal species of Mexican freshwater fishes (Cyprinidae). *Copeia* 1, 225-227.
- Miller, R. R. & Conner, J. V. 1997.** Peces de Catemaco. pp. 451-456, In: González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R. C. (eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. 451-456.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., Norris & S. M. 2005.** *Freshwater fishes of Mexico*. University of Chicago Press.
- Murray, A. M. 2000.** Eocene cichlid fishes from Tanzania, East Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 651-664.
- Murray, A. M. 2001.** The oldest fossil cichlids (Teleostei: Perciformes): indication of a 45 million-year-old species flock. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268, 679-684.
- Myers, G. S. 1949.** Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdragen Tot De Dierkunde* 28, 315-322.
- Myers, G. S. 1966.** Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia* 4, 766-773.
- Nylander, J. A. A., Wilgenbusch, J. C., Warren, D.L. & Swofford, D. L. 2008.** AWTY (are we there yet?): A system for graphical exploration of MCMC convergence in a Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics* 24, 581-583.
- Page R. D. M., 1996.** TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12, 357-358.
- Palumbi, S. R. & Metz, E. C. 1991.** Strong reproductive isolation between closely related tropical sea urchins (genus *Echinometra*). *Molecular Biology and Evolution* 8, 227-239.
- Perez, P. A., Malabarba, M. C. & del Papa, C. 2010.** A new genus and species of Heroini (Perciformes: Cichlidae) from the early Eocene of southern South America. *Neotropical Ichthyology* 8, 631-642.
- Posada, D. & Crandal, K. A., 1998.** Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817-818.
- Regan, C. T. 1905.** A revision of the fishes of the South American cichlid genera *Cichla*, *Chaetobran-chus* and *Chaetobran-chopsis*, with notes on the genera of the American Cichlidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7, 230-239.
- Rodiles Hernández, R., Diaz Pardo, E. & Lyons, J. 1999.** Patterns in the species diversity and composition of the fish community of the Lacanja river, Chiapas, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* 14, 455-468.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P., 2003.** MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572-1574.

- Ronquist, F. & Nylin, S. 1990.** Process and pattern in the evolution of species associations. *Systematic Zoology* 39, 323-344.
- Ronquist, F. 1997.** Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46, 193-201.
- Rosen, S. & Smith, D. A. J. 1988.** Temporally-based auditory sensations in the profoundly hearing-impaired listener. In *Basic Issues in Hearing* Duifhuis, H., Horst, J. W., & Wit, H. P. (eds.) Academic Press, 431-439.
- Říčan, O. & Kullander, S. O. 2008.** The *Australoheros* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay and Paraná River drainages. *Zootaxa* 1724, 1-51.
- Říčan, O., Zardoya, R., Doadrio, I., & Zrzavý, J. 2011.** Historical biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) in Middle America. Submitted to *Journal of Biogeography*.
- Sevilla, I., Garrido, J. M., Geijo, M. & Juste, R. A. 2007.** Pulsed-field gel electrophoresis profile homogeneity of *Mycobacterium avium* subsp. *paratuberculosis* isolates from cattle and heterogeneity of those from sheep and goats. *BMC Microbiol.* 12, 7–18.
- Schmitter Soto, J. J. 1998.** Diagnosis of *Astyanax alter* (Characidae) with a morphometric analysis of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula. *Ichthyol. Explor. Freshw.* 8, 349-358.
- Smith, S. A. & Bermingham, E. 2005.** The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 32, 1835-1854.
- Sparks, J. S. 2004.** Molecular phylogeny and biogeography of the Malagasy and South Asian cichlids (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30, 599-614.
- Sparks, J. S. & Smith, W. L. 2005.** Freshwater fishes, dispersal ability, and nonevidence: "Gondwana Life Rafts" to the rescue. *Systematic Biology* 54, 158-165.
- Swofford, D. L. 2001.** PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), version 4.10. Sinauer Associates, Sunderland.
- Vaillant, L. L. & Pellegrin, J. 1902.** Cichlidés nouveaux de l'Amérique Centrale. *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle* 8, 85-86.
- Weber, A. & Wilkens, H. 1998.** *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes; Pimelodidae) from a cave in Tabasco, Mexico. *Copeia* 4, 998-1004.
- West, R. C. 1964.** Surface configuration and associated geology in Middle America. pp. 33-83, In: Wauchop, I. R. & West, R. C. (eds.), *Handbook of Middle American Indians*. University of Texas Press. Austin.

Whitmore, T. J., Brenner, M., Curtis, J. H., Dahlin, B. H. & Leyden, B. W. 1996. Holocene climatic and human influences on lakes of Yucatan Peninsula, Mexico: an interdisciplinary palaeolimnological approach. *Holocene* 6, 273-287.

Wilkins, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. *Texas Memorial Museum Bulletin* 28, 237–243.

Yu, Y., Harris, A. J. & He, X. J. 2010. S-DIVA (statistical dispersal-vicariance analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 848-850.