

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta

**Diverzita, ekologie, a biogeografie rodu *Geophagus* s. l.  
[Perciformes: Cichlidae] (rešerše)**

Bakalářská práce

**Blanka Slabočová**

Školitel: RNDr. Ing. Lubomír Piálek, Ph.D.

České Budějovice 2014

**Slabochová B. (2014):** Diverzita, ekologie a biogeografie rodu *Geophagus* s.l. [Perciformes: Cichlidae] (rešerše) [Diversity, ecology, and biogeography of the genus *Geophagus* s.l. [Perciformes: Cichlidae] (review). Bc. Thesis, in Czech] – 33 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České budějovice, Czech Republic.

## ANOTACE

Neotropická linie geophaginních cichlid [Perciformes: Cichlidae: tribus Geophagini] je jednou z nejpočetnějších a nejdiferenzovanějších skupin cichlid. Její zástupci jsou morfologicky velmi variabilní, vykazují různé potravní i reprodukční strategie a fylogenetické vztahy uvnitř této skupiny nejsou prozatím uspokojivě vyřešeny. Cílem této rešeršní práce bylo shromáždit co nejvíce informací o biologii, ekologii a biogeografii příslušníků rodu *Geophagus* s.l. (*Geophagus*, *Gymnogeophagus*, *Microgeophagus*, *Crenicara*, *Dicrossus*, *Biotodoma*) tvořícího významnou část diverzity tribu Geophagini, a shrnout současný stav poznání jejich fylogenetických vztahů. Jako alternativní hypotézu k současnému výkladu vzniku diverzity uvnitř celého tribu jsem do své práce zařadila biogeografickou analýzu této skupiny metodou S-DiVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis).

Neotropical cichlid line Geophagini [Perciformes: Cichlidae: tribus Geophagini] is one of the largest and most diversified groups of cichlids. Species within the line are highly morphologically and variable, show different foraging and reproductive strategies, and phylogenetic relationships within this group are still not clearly established. The aim of this study was to gather as much biological, ecological and biogeographical information about species *Geophagus* s.l. (*Geophagus*, *Gymnogeophagus*, *Microgeophagus*, *Crenicara*, *Dicrossus*, *Biotodoma*), which form major part in diversity of Geophagini; and to summarize known phylogenetic relationships within the group. As an alternative hypothesis to the current interpretation of the origin of diversity within the tribe I included biogeographical analysis of this group using S-DiVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis).

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě 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 9. 12. 2014

.....

## **PODĚKOVÁNÍ**

*Chtěla bych poděkovat svému školiteli Lubošovi Piálkovi za jeho čas, ochotu a trpělivost, Oldovi Řičanovi, za zpracování analýzy a za předané informace a mému tátovi, Romanovi Slabochovi, za korekturu. Můj dík patří samozřejmě všem, kteří mi během psaní této práce kdykoli a jakkoli pomohli.*

## OBSAH

1. Úvod.....	1
1.1. Obecná charakteristika čeledi Cichlidae .....	1
1.2. Charakteristika Geophagini.....	4
1.2.1. Fylogeneze Geophagini.....	4
1.2.2. Morfologie.....	7
1.2.3. Potrava.....	9
1.2.4. Rozmnožování.....	10
1.2.5. Cytogenetika.....	11
1.3. Charakteristika jednotlivých rodů Geophagus sensu lato .....	11
1.3.1. <i>Geophagus</i> Heckel, 1840 .....	11
1.3.2. <i>Gymnogeophagus</i> Ribeiro, 1918 .....	12
1.3.3. <i>Biotodoma</i> Eigenmann & Kennedy, 1903.....	14
1.3.4. <i>Crenicara</i> Steindachner, 1875.....	15
1.3.5. <i>Dicrossus</i> Steindachner, 1875 .....	16
1.3.6. <i>Mikrogeophagus</i> Meulengracht-Madsen, 1968.....	17
1.3.7. „ <i>Geophagus</i> “ <i>brasiliensis</i> Quoy & Gaimard, 1824.....	18
1.4. Biogeografie.....	20
2. Biogeografická analýza areálů původního rozšíření .....	21
2.1. Metodika .....	21
2.2. Výsledky .....	25
3. Diskuse.....	27
4. Literatura.....	29

# 1. ÚVOD

Cílem této práce bylo shromáždit co nejvíce informací o biologii, ekologii a biogeografii příslušníků rodu *Geophagus* s.l. (*Geophagus*, *Gymnogeophagus*, *Microgeophagus*, *Crenicara*, *Dicrossus*, *Biotodoma*) tvořícího významnou část diverzity tribu Geophagini. Součástí této práce je i interpretace výsledků biogeografické analýzy původních areálů rozšíření tribu Geophagini, která zatím nikdy nebyla publikována, a tím i vyvrácení všeobecně přijímané teorie doktora López - Fernández, že Geophagini vznikli adaptivní radiací. Touto rešerší bych si chtěla připravit všechny podklady pro mou další práci, která se bude zabývat molekulární analýzou zmíněné linie. Většina druhů, patřících do *Geophagus* sensu lato, je velmi oblíbená mezi akvaristy, nejen pro svou nenáročnost, ale hlavně pro svou rozmanitost. Právě tato obrovská rozmanitost, ale i nepřístupnost lokalit, na kterých tyto ryby žijí, ztěžují práci vědců. Ačkoli bylo publikováno mnoho fylogenetických studií, nemůžeme s určitostí říct, že známe vztahy jak uvnitř jednotlivých rodů, tak mezi rody, a nejinak je tomu u tribu Geophagini.

## 1.1. Obecná charakteristika čeledi Cichlidae

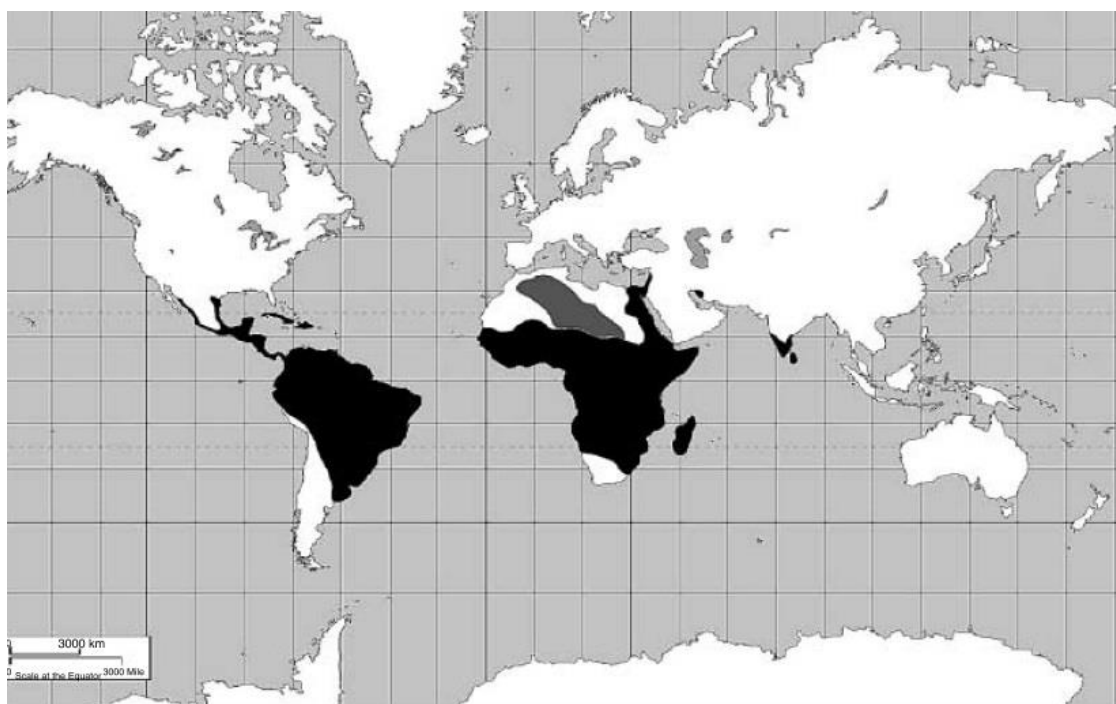
Čeď Vrubozobcovití (Cichlidae) patří do řádu ostnoploutvých ryb (Perciformes), patří se svými 220 rody mezi druhově nejbohatší čeledi obratlovců. Konečné číslo druhů patřících do této čeledi není známé, v současnosti zahrnuje asi 1 670 popsáných a 580 nepopsáných, ale známých druhů (Bettin Pires et al., 2009). Valente (2012) uvádí, že celkově může tato čeď zahrnovat až 3 000 druhů.

Jejich rozšíření souvisí s rozpadem Gondwany (Sparks & Smith, 2004) a zřejmě započalo v eocénu nebo na začátku mladší křídly (Chakrabarty, 2004). Cichlidy obývají vody Severní a Jižní Ameriky, Velkých Antil, Afriky a Madagaskaru. Na území Asie se vyskytuje pouze několik druhů v Izraeli, Libanonu, Sýrii, Íránu, v jižní a západní Indii a na Srí Lance (Bettin Pires et al., 2009), a jako fosilie je můžeme nalézt i v Evropě, a to v Itálii, Německu, Švýcarsku a na Moravě (Chakrabarty, 2004).

Zástupce čeledi *Cichlidae* můžeme nalézt snad ve všech typech vod, sladkých i brakických (některé druhy, jako například *Etroplus maculatus* a *Sarotherodon melanotheron*, jsou primárně brakické, jiné, *Cichlasoma urophthalmus*, *Tilapia* či *Oreochromis*, jsou schopné tolerovat vody mírně slanější než vody sladké (Nelson, 2006), mělkých i hlubokých (některé africké druhy mohou žít v hloubce až 150 m), kyselých i zásaditých, ve stojatých vodách jezer i v rychle tekoucích lesních potocích. Preference substrátu či vegetace pak závisí na jednotlivých druzích.

S rozmanitými habitaty také souvisí rozmanitý tvar a velikost těla. Většina druhů cichlid má velikost těla mezi 10 a 20 cm. Nejmenší známou cichlidou je *Neolamprologus multifasciatus* z afrického jezera Tanganika, jejíž samice dorůstají 2,5 cm, a naopak jako největší se uvádí *Boulengerochromis microlepis*, také z jezera Tanganika, u které samci dorůstají až 90 cm. Tvar těla je obvykle oválný, ze stran mírně zploštělý, ale jedinci žijící v hlubších stojatých vodách mohou být

vyšší a ze stran zploštělí (typicky *Symphysodon*, známý spíše jako „Discus“), naopak jedinci z tekoucích vod jsou nízcí a protažení (*Teleogramma* nebo *Crenicichla*).



Obr. 1: Mapa světového rozšíření ryb čeledi Cichlidae. (Sparks, 2001)

Co se potravy týče, existuje mnoho druhů generalistů, jejichž strava se skládá nejčastěji z bentických bezobratlých či z rostlinných zbytků, ale je zde i mnoho různých specialistů, u kterých způsob příjmu potravy často souvisí s jejich morfologií. Cichlidy mohou být býložravé, s minimálním podílem živočišné složky. Některé druhy (*Petrochromis*, *Asprotilapia*) se živí řasami, a mohou mít i čelisti speciálně přizpůsobené k očišťování kamenů. Jiné druhy se pak živí listy vyšších rostlin (*Etoplus suratensis*). Některé druhy se mohou živit detritem (*Oreochromis*, *Tilapia*, ale i *Biotodoma wavrini*), houbami (*Pungu maclareni*), plži (*Trematocranus*) nebo šupinami jiných ryb (*Perissodus*, *Allochromis*). Mezi cichlidami najdeme i predátory živící se larvami hmyzu, jikrami či mláďaty jiných druhů ryb (takzvaní paedofágové - *Lipochromis*, *Cyrtocara*), i menšími dospělými rybami. Typicky piscivorní jsou dospělci rodů *Cichla*, některé *Crenicichla* nebo *Rhamphochromis*, jejich mláďata se obvykle rybami neživí, ale požírají drobné koryše nebo plankton (Yamaoka, 1991).

U cichlid je velmi rozvinuta péče o potomstvo. Téměř všechny druhy pečují jak o jikry, tak o mláďata. Samec a samice mají jasně rozdělené role, a podle toho, do jaké míry se podílejí na obraně teritoria a péči o snůšku, je rozlišováno několik typů rodin (Stawikowski & Werner, 1998). Jedním typem je rodičovská rodina, což je typ monogamie, kde nejsou role rodičů přesně rozdělené a není u nich nápadný sexuální dimorfismus. Dalším typem je rodina otec – matka, v tomto případě už je rozdělení úloh zřejmé a rodiče vykazují nápadný pohlavní dimorfismus. Samec bývá větší a na hlavě mívá tukový hrbol. Tyto páry mohou být monogamní i polygamní, velmi často se do tohoto typu rodiny

zařazuje i harémové uspořádání, při kterém se samec věnuje pouze obraně teritoria, nikoli péči o snůšku. Dalšími typy rodin jsou mateřská a otcovská rodina, které jsou známé především u tlamovců. U těchto rodin přebírá veškerou péči o potomstvo pouze jeden rodič, partneři se setkávají pouze po dobu páření. Otcovská péče je známá například u madagaskarského rodu *Paretroplus*, jinak se mezi cichlidami vyskytuje jen výjimečně (Soukalová, 2008).

Rodičovský typ, či rodina otec – matka, se vyskytují hlavně u druhů, které kladou jikry. Ty mohou být kladeny do jeskyní či různých úkrytů, přichycovány na očištěné kameny, listy rostlin nebo kladeny do jamek vyhloubených do dna. Rodičovské role zde jsou přesně rozdělené. Samice tráví většinu času ovíváním snůšky ploutvemi, čímž zajišťuje neustálé proudění čerstvé vody, a tedy i dostatečný přísun kyslíku. Úkolem samce je obrana teritoria, tedy zastrašování případných predátorů. Péče o mladé pokračuje i po vylíhnutí. Rodiče potěr denně přemísťují v tlamě do nových jam, nebo ukrývají do rostlin. U některých druhů zůstávají rodiče na blízku i po vstřebání žloutkového vajíčka, kdy už jsou mláďata schopna plavat a sama přijímat potravu, a to po dobu i několika týdnů (Leibel, 2013b). Mezi cichlidy kladoucí na substrát řadíme např. rody *Apistogramma*, *Etroplus*, *Pterophyllum*, *Symphysodon* ad.

U cichlid najdeme i velmi speciální typ rodičovské péče – tlamovcovitost, která se u ryb vyvinula opakovaně (je známa též u jiných řádů ryb - Osteoglossiformes, Siluriformes a Percopsiformes). Tlamovci se vyznačují tím, že u nich jeden z rodičů, vzácně i oba dva, nosí v tlamě jikry nebo mláďata. U cichlid se tlamovci vyvinuli u většiny linií afrických a neotropických cichlid, konkrétně u afrických tribů Haplochromini, Tropheini, Eretmodini, Perissodini, Limnochromini, Cyprichromini, Ectodini, Ctenochromini a Tilapiiini a u neotropických tribů Geophagini, Cichlasomatini a Heroni (Soukalová, 2008). Tlamovce můžeme rozdělit na larvofilní a ovoofilní (Stawikowski & Werner, 2004). Larvofilní tlamovci se vyznačují tím, že jedinci nosí v tlamě pouze mláďata. Někdy se jim říká „opozdění tlamovci“, protože kladou jikry na substrát, ale po zhruba 48 hodinách je berou do tlamy (Leibel, 2013b). Mezi larvofilní tlamovce patří druhy *Chromidotilapia*, *Geophagus*, *Gymnogeophagus*, *Bujurquina* a *Satanoperca*. Druhou skupinou jsou ovoofilní tlamovci, u kterých rodiče nosí v tlamě jikry, včetně všech vnějších obalů, a později i mláďata (Stawikowski & Werner, 2004). U ovoofilních tlamovců můžeme rozlišit biparentální péči (*Geophagus*, *Sarotherodon*), kde existují i takzvaní předáváci, u kterých samice předává samci plůdek, poté, co se vykulí (známé u *Xenotilapia*). Známá je i čistě parentální péče (*Limbochromis*, *Sarotherodon*) a čistě maternální péče (*Astotilapia*). U východoafrických druhů s čistě maternální péčí je u dospělců častý výskyt tzv. „jikerných skvrn“ (skvrny ve velikosti a barvě jiker) na řitní ploutvi. Ty mohou být žluté až červené, u samců jsou výraznější, a slouží hlavně k nalákání samice, která se instinktivně snaží tyto „jikry“ zachytit a samec má lepší možnost oplodnit vajíčka, která už má samice v tlamě (Soukalová, 2008). Výhodou rodičovské péče tlamovců je, že v případě nebezpečí se nemusí jedinci rozhodovat mezi vlastním přežitím a přežitím potomstva. Nevýhodou je omezené množství potomstva, které mohou nosit, protože u většiny druhů nosí jikry pouze jeden z rodičů. U některých druhů nosí jikry oba rodiče,



což zvyšuje počet možných odchovaných mláďat a větší pravděpodobnost přežití alespoň části snůšky v případě napadení predátory. Druhy, kde jikry nosí výhradně samice, jsou obvykle polygynní, geny samce jsou tedy v populaci hojně rozšířeny. I tlamovci se o vylíhnutý potěr starají několik týdnů, většinou jim samice v případě nebezpečí poskytuje úkryt ve své tlamě (Leibel, 2013b).

Do čeledi Cichlidae patří 4 podčeledi: Etroplinae, se 2 rody z Indie a Srí Lanky a 1 rodem z Madagaskaru; Ptychochrominae, do které patří 4 rody, všechny původem z Madagaskaru; Cichlinae, do které patří více jak 60 rodů s výhradně neotropickým rozšířením; a Pseudocrenilabrinae, nejpočetnější podčeď se zhruba 150 rody a rozšířením v Africe a na Blízkém východě. Africké a neotropické cichlidy, respektive podčeledi Pseudocrenilabrinae a Cichlinae, jsou monofyletické a z fylogenetického hlediska to jsou sesterské skupiny (Valente, 2012). K těmto podčeledím je sesterskou podčeledí Ptychochrominae, a na bázi je Etroplinae. Vztahy mezi asijskými a madagaskarskými liniemi jasné nejsou, ačkoli Sparks (2004) uvádí, že Etroplinae a Ptychochrominae zřejmě nejsou monofyletické.

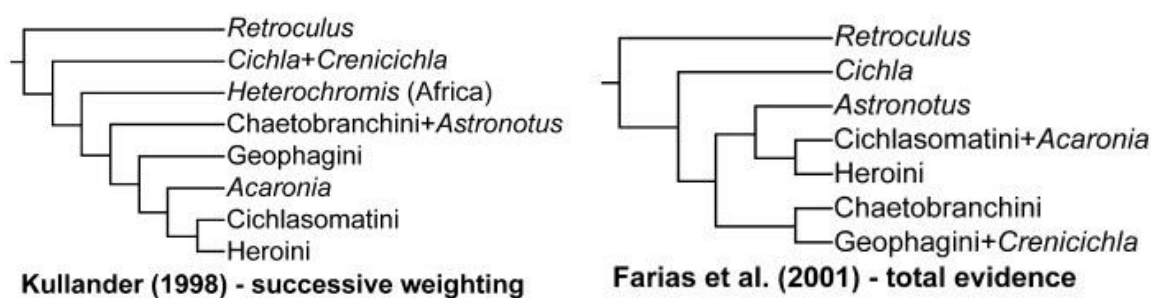
Neotropické cichlidy tvoří podčeď Cichlinae, s asi 60 popsányi rody a 600 popsányi druhy. Tuto podčeď můžeme dále rozdělit na 7 tribů: Astronotini, Chaetobranchini, Cichlosomatini, Cichlini, Geophagini, Heroini a Retroculini (López-Fernández et al., 2010). Geophagini (ve starší literatuře často označovaný jako podčeď Geophaginae) je druhý na druhy nejbohatší tribus této podčeledi, čítá asi 300 druhů v 18 rodech. Jeho zástupci se vyskytují téměř po celé jižní Americe a v jižní Panamě; tribus je v současnosti považován za monofyletický (López-Fernández et al., 2010).. Rody také vykazují různé potravní a reprodukční strategie, které se projevují na jejich morfologii. Naopak uvnitř jednotlivých druhů jsou morfologické a ekologické rozdíly minimální (López-Fernández et al., 2012). Z této podčeledi se budu nadále věnovat pouze tribu Geophagini, a podrobněji hlavně jedné jeho vývojové linii, kterou nazýváme *Geophagus* sensu lato.

## 1.2. Charakteristika Geophagini

Tribus Geophagini je, jak již bylo zmíněno, jednou z nejrozšířenějších skupin neotropických cichlid, tvoří ji 18 rodů a zhruba 300 doposud popsánych druhů (Arbour & López-Fernández, 2013). Tyto cichlidy jsou velmi rozmanité jak morfologicky, chováním, tak i ekologií. Vyskytují se ve většině povodí řek Jižní Ameriky a až na pár výjimek obývají hlavně stojaté nebo pomalu tekoucí vody. Vyskytují se v širokém spektru habitatů, od teplých prosluněných jezer po stinné lesní potoky, od čistých vod přes vody kalné, černé, až po brakické, ale obvykle preferují lokality s jemným štěrkovým, nebo písčným substrátem. Většina druhů je velmi odolná, schopná akceptovat velké teplotní rozmezí, nízkou hladinu kyslíku ve vodě a různé chemické podmínky (Lowe-McConnell, 1991). Rody také vykazují různé potravní a reprodukční specializované strategie, které se projevují na jejich morfologii. Naopak uvnitř jednotlivých rodů jsou morfologické a ekologické rozdíly minimální (López-Fernández et al., 2012).

### 1.2.1. Fylogeneze Geophagini

V roce 1998 rozdělil Kullander (tehdejší) podčeleď Geophaginae na základě morfologie a fylogenetické analýzy neotropických taxonů do 3 tribů, celkem o 16 rodech. První tribus byl Acarichthyni (s rody *Acarychthys* a *Guianacara*), druhý Crenicaratini (s rody *Biotocus*, *Crenicara*, *Dicrossus* a *Mazarunia*) a třetí Geophagini (s rody *Geophagus*, *Mikrogeophagus*, „*Geophagus*“ *brasiliensis*, „*Geophagus*“ *steindachneri*, *Gymnogeophagus*, *Satanoperca*, *Biotodoma*, *Apistogramma*, *Apistogrammoides* a *Taeniacara*). Také určil Geophaginae jako sesterskou skupinu Cichlasomatinae, do které patří zbytek jihoamerických cichlid, a na bázi umístil *Heterochromis*, podčeleď s africkými cichlidami, čímž se jihoamerické cichlidy staly parafyletickými. Molekulární analýza a další morfologická data změnila tuto klasifikaci. Farias opakovaně (1999, 2000 a 2001) prokázala, že neotropické cichlidy jsou monofyletické, a že *Heterochromis* patří na bázi africké fylogenetické větve. Také umístila rody *Crenicichla* a *Teleocichla* do podčeledi Geophaginae (obr. 2).



Obr. 2: Znázornění fylogeneze podčeledi Cichlinae podle Kullandera (1998) a Farias (2001). Výsledkem analýzy Farias bylo vyčlenění rodu *Heterochromis* z této podčeledi, spojení Cichlasomatini s *Acaronia* a Geophagini s *Crenicichla* (převzato; Smith, 2008).

Dnes, na základě morfologické, molekulární i kombinované analýzy vychází tribus Geophagini jako monofyletický, ovšem vztahy mezi rody se u obou analýz markantně liší.

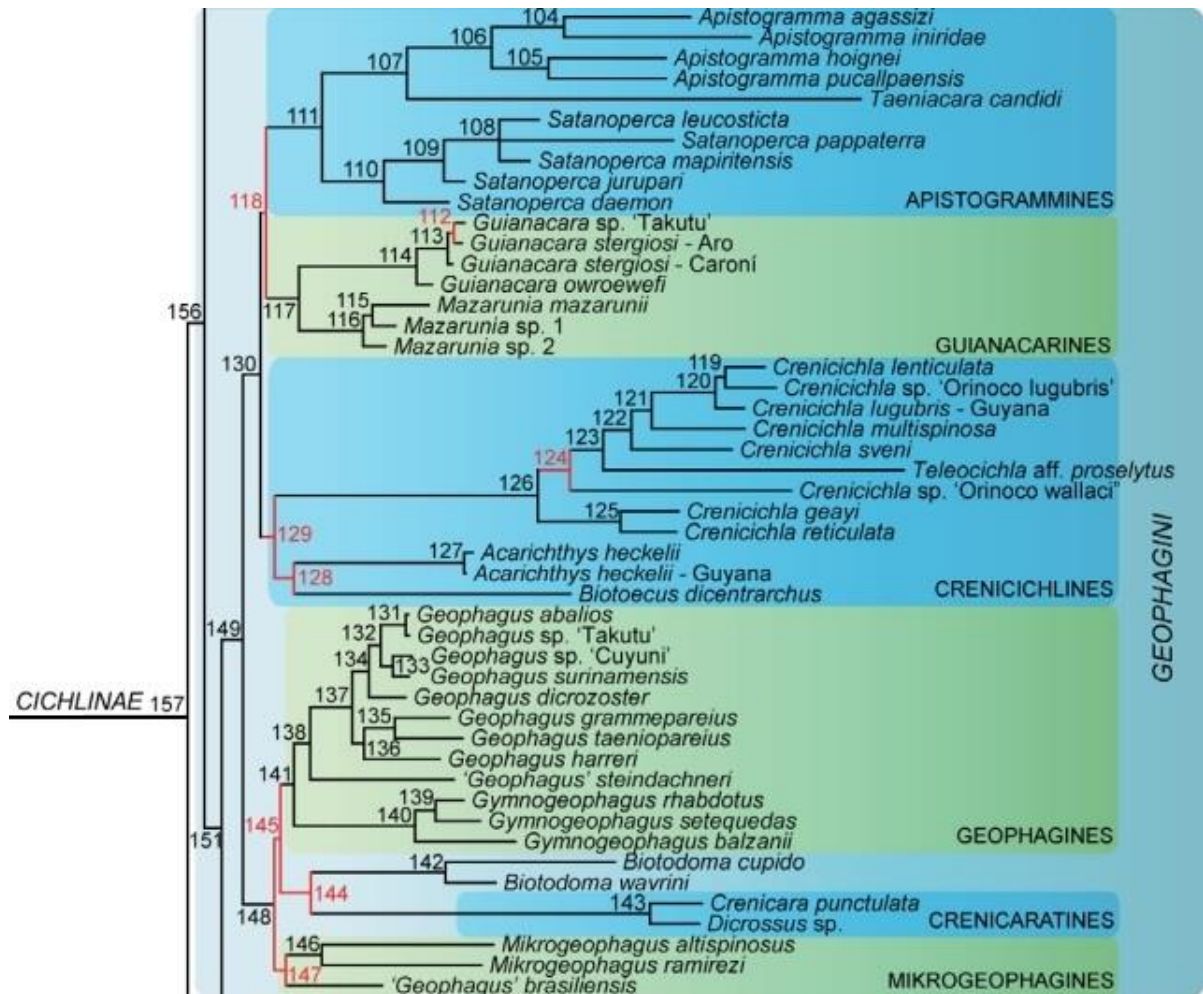
Podle morfologie vychází monofyletičnost linie takzvaných trpasličích cichlid (*Mikrogeophagus*, *Apistogramma*, *Taeniacara*, *Dicrossus*, *Crenicara* a *Biotocus*), ale ani molekulární, ani kombinovaná analýza tuto linii nepotvrdila. Morfologické znaky, které této linii daly vzniknout, tedy souvisí pouze s redukcí velikosti těla a nejsou sekundární homologií.

Dalším výsledkem studie morfologie je zařazení rodu *Crenicichla* mezi geophaginní cichlidy. Všechny předešlé systémy (1987 – 1998) přiřazovaly *Crenicichla* jako sesterskou skupinu k *Cichla* (tribus Cichlini). Hlavním morfologickým znakem, který spojuje *Crenicichla* s ostatními rody Geophaginae je snížený počet výdutí v hltanovém ozubí. Fylogenetická studie autorů Arbour & López-Fernández (2013, viz obr. 3) dělí Geophagini na dva hlavní klady. První velký klad, označovaný podle nejpočetnějších druhů GGD (*Geophagus*, *Gymnogeophagus*, *Dicrossus*), zahrnuje tři skupiny:

„Geophagini“, „Mikrogeophagini“ a „Crenicaratini“. Skupina „Geophagini“ zahrnuje rody *Geophagus* s. s., „*Geophagus*“ *steindachneri*, *Gymnogeophagus*; „Mikrogeophagini“ zahrnují rod *Mikrogeophagus* a druhový komplex „*Geophagus*“ *brasiliensis*; a „Crenicaratini“ zahrnují rody *Crenicara* a *Dicrossus*, spojené s *Biotodoma* (López-Fernández et al., 2010). Druhý velký klad, podle nejpočetnějších druhů nazývaný CAS (*Crenicichla*, *Apistogramma* a *Satanoperca*) (Arbour & López-Fernández, 2013), zahrnuje také tři skupiny – „Crenicichlini“ (s rody *Crenicichla* a *Teleocichla*, ke kterým jsou sesterské *Acarichthys* a *Biotocetus*), „Guianacarini“ (s rody *Guianacara* a *Mazarunia*) a „Apistogrammini“ (s rody *Apistogramma*, *Taeniacara* a *Satanoperca*) (López-Fernández et al., 2010)

Uvnitř kladu CAS jsou vztahy známé, ovšem nemají příliš silnou podporu. Skupina „Apistogrammini“ byla dříve nazývána klad *Satanoperca*, a zahrnuje rod *Apistogramma*, sesterský k *Taeniacara*, a toto celé sesterské k rodu *Satanoperca*. Do rodu *Apistogramma* se řadí i druh *Apistogramma pucallpaensis*, který se od jiných druhů *Apistogramm* liší počtem ostnů v řitní ploutvi, a je často uváděn jako jediný zástupce rodu *Apistogrammoides*. Můžeme tedy říct, že v současnosti je rod *Apistogramma* parafyletický. Klad „Apistogrammini“ je sesterský ke kladu „Guianacarini“, který spojuje rody *Guianacara* a *Mazarunia*. Na základě morfologie připojil Kullander (1990) rod *Mazarunia* k rodům *Crenicara* a *Dicrossus*, z kladu GGD, a jelikož je tento rod málo zkoumaný, byl k těmto rodům řazen až do vytvoření nové fylogeneze Lópezem-Fernándezem v roce 2005. Rod *Guianacara* byl dříve řazen k rodům *Acarichthys* a *Biotocetus*. Ty jsou dnes uvnitř kladu „Crenicichlini“, sesterské k rodům *Crenicichla* a *Teleocichla* (López-Fernández et al., 2010).

Kombinovanou analýzou byly určeny vztahy uvnitř GGD kladu – rod *Gymnogeophagus* je sesterský s kladem tvořeným „*Geophagus*“ *steindachneri* a *Geophagus* sensu stricto. Celý tento klad je monofyletický a sesterský ke „crenicarnímu“ kladu, který spojuje *Crenicara* a *Dicrossus* a je taktéž monofyletický. Tento celý klad je sesterský ke kladu Mikrogeophagus, který zahrnuje rod *Mikrogeophagus* a druhový komplex „*Geophagus*“ *brasiliensis*, a byl také potvrzen jako monofyletický (López-Fernández et al., 2010). Zařazení rodu *Biotodoma* vůči ostatním geophaginním rodům není zatím zcela jasné, ale řadí se jako sesterská skupina k rodům *Crenicara* a *Dicrossus* (Smith et al., 2008).



Obr. 3: Fylogeneze tribu Geophagini (López-Fernández et al., 2010).

### 1.2.2. Morfologie

Tribus Geophagini zahrnuje ryby s velmi variabilní velikostí těla, od trpasličích cichlid, s velikostí těla okolo 4 cm, po velké ryby, u kterých velikost těla přesahuje 20 cm (Stawikowski & Werner, 2004). Morfologie tribu Geophagini je silně spojena s ekologií, s metodou příjmu potravy a s využíváním habitatu.

Spojení ekologie a morfologické specializace je zřejmé a dobře zdokumentované u celého tribu, který zahrnuje rybožravé druhy s protáhlým tělem (*Cichla* a *Crenicichla*), peřeje obývající a bezobratlé žeroucí druhy (*Teleocichla*), druhy žeroucí bezobratlé, obývající stojaté vody, s diskovitým tělem, ožirače řas se specializovanými zuby a mnoho různých přebíračů dna (různé druhy *Geophagus*) (López-Fernández et al., 2010). Substrát přebírající jedinci mají krátkou a širokou hlavu, spodní, vysunovatelná ústa a modifikovaný hltanový aparát, včetně slabých čelistí a přítomnosti epibranchiálního laloku (López-Fernández et al., 2012). Trpasličí cichlidy anebo druhy s menším tělem (*Mikrogeophagus*, *Dicrossus* a *Crenicara*) mají rychlé a dobře pohyblivé čelisti, ty jsou ale slabé

a mají malou schopnost drcení potravy. Způsob příjmu potravy se na tyto čelisti musel adaptovat, s čímž souvisí i redukováná velikost těla (Arbour & López-Fernández, 2013).

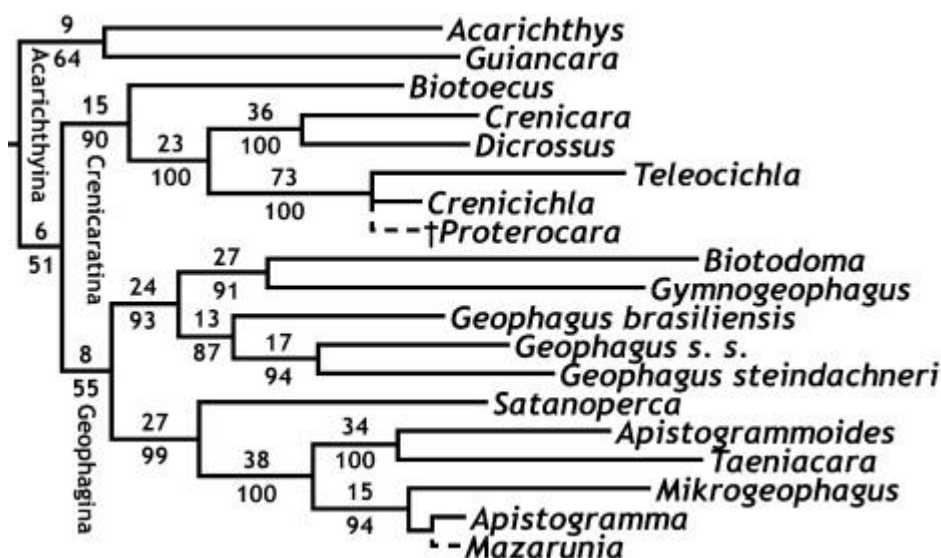
O tom jak složení stravy ovlivňuje morfologii, svědčí i experiment Petera Wimbergera, který pracoval se druhem *G. steindachneri* a druhovým komplexem „*Geophagus*“ *brasiliensis*. Oba druhy rozdělil na dvě skupiny, první byla krmena naupliemi Artemie (žábronožky solné), druhá nitěnkami. Wimberger zaznamenal, že skupiny krmené naupliemi měly pozměněnou hlavu, a u skupiny krmené nitěnkami proběhly změny v oblasti ocasu (Kornfiel, 1991).

Samci mnoha druhů (např. *Geophagus* sp., *Geophagus steindachneri*, *Gymnogeophagus balzanii*) mají na hlavě tukový hrbol. Zvedá se nad horním pyskem a končí nad úrovní oka. Zřejmě slouží k rozlišení pohlaví u druhů s minimálním sexuálním dimorfismem, u jiných druhů pravděpodobně slouží k imponování samičce. Čím větší hrbol samec má, tím má i větší šanci na spáření. Samice si ovšem vybírají samce s hrbolem jen do určité velikosti. Rybám chovaným v zajetí, které mají neustálý příjem potravy, může narůst enormně velký hrbol, a bylo potvrzeno, že samice ztrácí o samce s příliš velkým hrbolem zájem (Coleman, 2000). Jeho přítomnost také zřejmě závisí na sociálním postavení – vyskytuje se pouze u dominantních samců a jeho velikost se v přítomnosti jiných samců mění (Leibel, 2013a).

Významným morfologickým znakem tribu Geophagini, přesněji rodů *Geophagus*, *Gymnogeophagus*, *Mikrogeophagus*, *Biotodoma* (klad GGD) a *Satanoperca* a *Apistogramma* (klad CAS), a druhových komplexů „*Geophagus*“ *brasiliensis* a „*Geophagus*“ *steindachneri* (Stawikowski) je takzvaný epibranchiální lalok. Jedná se o rozšíření první epibranchiální kůstky ukončené chrupavkou a spojené s žaberním obloukem (López-Fernández et al., 2012). Protože se nachází pouze u druhů, jichž zástupci se živí přebíráním substrátu, zdá se, že tento lalok odděluje ústní dutinu od hltanu a tím zabraňuje vracení potravy zpět do tlamy. Některé druhy, u kterých se lalok vyskytuje patří mezi tlamovce, proto by mohl sloužit jako místo pro dočasné uložení nošeného potomstva, což by umožňovalo rodičům přijímat potravu bez toho, aby omylem spolkli vajíčko nebo své mládě (Stawikowski & Werner, 2004).

Morfologická analýza fylogenetické příbuznosti na základě přítomnosti epibranchiálního laloku nikdy nebyla vytvořena, zřejmě proto, že se vyskytuje u různých, nesesterských linií a výsledkem toho by se tribus Geophagini stal parafyletickým. Morfologická monofyletičnost by nemohla vyjít ani uvnitř jednotlivých kladů tohoto tribu, ačkoli v kladu GGD má tento znak většina rodů (kromě *Crenicara* a *Dicrossus*). Tento lalok nemůže být považován za znak ani apistogramminní skupiny v kladu CAS, jelikož chybí u rodu *Taeniacara*. Zda je přítomen u druhu *Apistogramma pucallpaensis*, a je tedy znakem rodu *Apistogrammoides*, jasné není. V roce 2008 vytvořil Smith fylogenezi, ve které sdružuje rody s tímto lalokem (*Biotodoma*, *Gymnogeophagus*, „*Geophagus*“ *brasiliensis*, *Geophagus*, *Satanoperca*, *Mikrogeophagus* a *Apistogramma*) a rody jim blízké příbuzné, u kterých ale výskyt laloku není znám (*Apistogrammoides*, *Taeniacara* a *Mazarunia*) do jednoho kladu

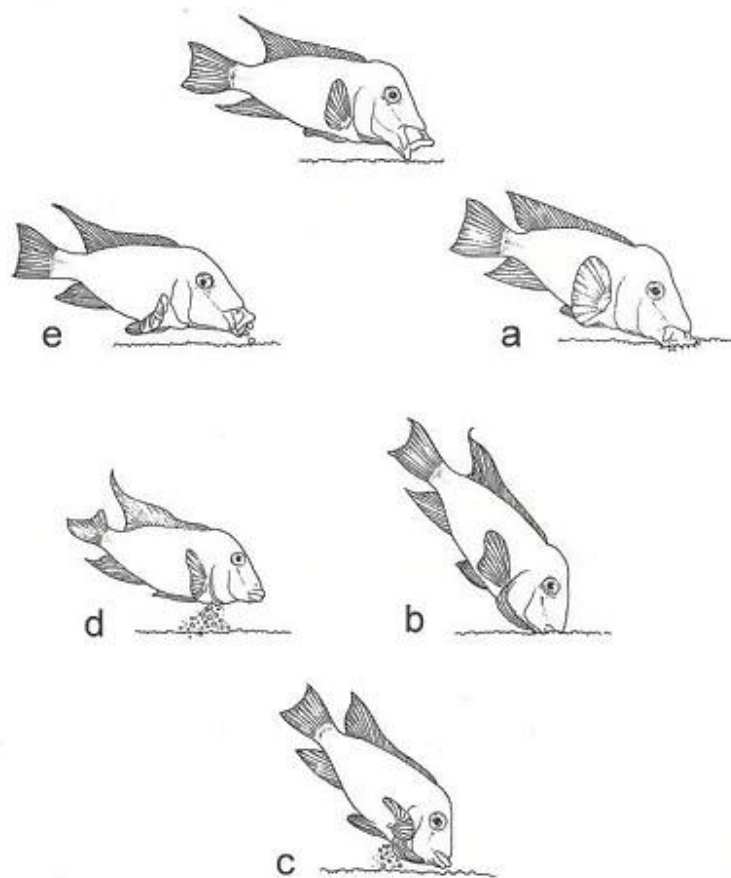
Geophagina. Pokud by toto rozdělení bylo správné, znamenalo by to, že epibranchiální lalok je jedinečným evolučním znakem tohoto kladu a výše zmíněné tři rody, které ho nemají, ho druhotně ztratily. Fylogenetická hypotéza autorů López-Fernández et al. (2010), podle které můžeme epibranchiální lalok nalézt u dvou nesesterských linií (*Geophagus* sensu lato a klad *Satanoperca*) tribu Geophagini. Možná jsou tedy dvě vysvětlení. Za prvé, tento lalok je evolučním znakem, který se vyvinul dvakrát v rámci jednoho tribu u rodů, které k tomu měli určité predispozice, například žily na podobných lokalitách, v podobných podmínkách a měly podobný způsob života (např. způsob přijímání potravy). Druhým vysvětlením je, že epibranchiální lalok je původním znakem všech Geophagini, ovšem některé vývojové linie ho druhotně ztratily. K potvrzení této teorie by bylo potřeba společného předka, který tento znak má, a museli bychom znát přesné stáří jednotlivých rodů. Stáří jednotlivých vývojových linií Geophagini neznáme, a tento lalok nebyl popsán u žádné dosud nalezené fosilní geophaginní ryby, ani u *Gymnogeophagus eocenicus*. Na vysvětlení, k čemu tento lalok slouží a proč ho mají pouze některé rody, se tedy zatím stále čeká.



Obr. 4: Návrh fylogeneze od Smithe (2008), ve které sdružuje rody s epibranchiálním lalokem do kladu Geophagina. Mimo to také sdružuje trpasličí cichlidy do jednoho kladu, sesterského se *Satanoperca*.

### 1.2.3. Potrava

Kromě rodu *Crenicichla*, jehož zástupci jsou rybožraví, se většina druhů živí přebíráním substrátu, ve kterém hledají bentické bezobratlé, rostlinný materiál či jiné organické zbytky – to zahrnuje polykání písečného nebo prachového substrátu a filtrování požitelných částic pomocí hltanu. Toto chování se anglicky nazývá „winnowing“, do češtiny by se dalo přeložit jako prosívání (winnowing je pojmenování staré zemědělské metody oddělování zrna od plev, kdy se směs nabere a vyhodí do vzduchu, zrna spadnou zpět na zem a zbytek odnese vítr). Prosívání je dáno do pohybu složitou spoluprací úst, čelistí a proděravěného hltanu. (López-Fernández et al., 2012)



Obr. 5: Znázornění přebírání dna, nejčastějšího způsobu příjmu potravy geophaginních ryb. Převzato ze Stawiskowski & Werner (2004).

Ačkoli složení stravy jedince je dáno hlavně dostupnými zdroji, je možnost, že se složení stravy mění s rostoucí velikostí ryby a životní fází. Tyto změny jsou obvykle doprovázeny i morfologickými změnami, změnami typu potravy a využíváním habitatu. (Mazzoni & Soares da Costa, 2007) Například při nedostatku bentických bezobratlých mohou jedinci zvýšit podíl rostlinné stravy (Moretto et al., 2008), naopak „*Geophagus*“ *brasiliensis* může v průběhu života přijímat větší podíl živočišné či rostlinné složky – více živočišné potravy potřebují hlavně mláďata, starší ryby jsou pak všežravé až býložravé. (Mazzoni & Soares da Costa, 2007) *Biotodoma wavrini* a dva druhy *Geophagus* sensu stricto se živí detritem, ale konzumují i velké množství bentických bezobratlých. (López-Fernández et al., 2012) Tropické ryby obecně větší výběr, co se potravy týče, ovšem v konzumaci jsou stále omezeny, hlavně strukturou a délkou své trávicí trubice (Mazzoni & Soares da Costa, 2007).

#### 1.2.4. Rozmnožování

Co se rodičovské péče týče, několik rodů tribu Geophagini patří mezi tlamovce, tedy ryby, u kterých rodiče nosí jikry a mláďata v tlamě, zbytek tvoří substrátové druhy, kde rodiče kladou jikry na kameny, listy rostlin, nebo do jamek, které vyhloubili do dna. U druhů kladoucích jikry do substrátu

se v zajetí často tvoří stálé páry (u rodu *Mikrogeophagus* mohou být spolu tyto páry i celý život), ve volné přírodě často žijí tyto ryby v polygynním až harémovém uspořádání. Z tribu Geophagini patří mezi substrátové cichlidy rody *Apistogramma*, *Apistogrammoides*, *Taeniacara*, *Crenicara*, *Dicrossus*, *Biotodoma*, některé druhy *Gymnogeophagus*, *Mikrogeophagus*, *Guianacara*, *Mazarunia*, *Crenicichla*, *Teleocichla*, *Acarichthys* a *Biotocetus*.

Z tribu Geophagini patří mezi tlamovce rody *Geophagus* a *Satanoperca* a některé druhy *Gymnogeophagus*. Tlamovce dělíme na larvofilní a ovoofilní. Mezi larvofilní tlamovce řadíme rod *Gymnogeophagus*, který se vyznačuje tím, že jedinci nosí v tlamě pouze mláďata. Ovoofilní tlamovce tvoří rody *Geophagus* a *Satanoperca*, jejichž zástupci nosí v tlamě jak jikry, včetně všech vnějších obalů, tak i mláďata, (Stawikowski & Werner, 2004) u rodu *Satanoperca* je též známá poměrně vzácná biparentální péče (Leibel, 2013d). Všichni tito tlamovci vykazují sexuální dimorfismus a samci mají vyvinutý tukový hrbol.

#### 1.2.5. Cytogenetika

Většina cytogenetických dat tribu Geophagini se týká pouze popisu karyotypu (tedy souboru všech chromozomů v jádře) a umístění NOR. NOR neboli nucleolus organizer region, je chromozomální oblast, ve které se při dělení vytváří jadérko. Počet NOR se u různých druhů liší. (Chan et al., 1991) Ačkoli všichni jihoameričtí zástupci čeledi Cichlidae jsou diploidní (Perazzo et al., 2013), u tribu Geophagini můžeme najít variabilní karyotyp – u většiny druhů je počet chromozomů 48, ale objevují se i výjimky – například *Dicrossus filamentosus* má 46 chromozomů a několik druhů z rodu *Apistogramma* má pouze 38 chromozomů. Počet 48 chromozomů je tedy zřejmě původním znakem neotropických cichlid, protože je nejrozšířenější (Bettin Pires et al., 2009).

### 1.3. Charakteristika jednotlivých rodů *Geophagus* sensu lato

#### 1.3.1. *Geophagus* Heckel, 1840

Rod jihoamerických cichlid *Geophagus* je rozšířen v čistých vodách po celém povodí řek Orinoco a Amazonka, v pobřežních řekách v oblasti států Guyana, Surinam a Francouzská Guiana, a v některých řekách severovýchodní Brazílie, například v řece Parnaíba (viz obrázek 6). Tvoří jej středně velké až velké ryby, velikost těla se pohybuje v rozmezí mezi 10 – 20 cm (Stawikowski & Werner, 2004).

Tento rod zahrnuje 19 dosud popsáných druhů, přičemž nejnovějším popsáným druhem se v roce 2013 stal *G. crocatus* (Hauser & López-Fernández, 2013). Do tohoto rodu patří druhy: *G. abalios*, *G. altifrons*, *G. argyrosticus*, *G. branchybranchus*, *G. brokopondo*, *G. camopiensis*, *G. crocatus*, *G. dicrozoster*, *G. gotwaldi*, *G. grammeparlius*, *G. harreri*, *G. megasema*, *G. neambi*, *G. parnaibae*, *G. proximus*, *G. surinamensis*, *S. sveni*, *G. teaniopareius* a *G. winermilleri* (Lucinda et al., 2010). Na základě morfologie (tedy chybějícího černého pruhu pod okem) a rozšíření v oblasti



států Guyana, Surinam a Francouzská Guiana se druhy *G. branchybranchus*, *G. brokopondo*, *G. camopiensis*, *G. harreri* a *G. surinamensis* sdružují do komplexu *G. surinamensis* (Hauser & López-Fernández, 2013).

Všechny druhy rodu *Geophagus* jsou ovofilní tlamovci, mají epibranchiální lalok a samci mají na hlavě tukový hrbol. Většina druhů se obvykle živí přebíráním substrátu, dva druhy se živí detritem, a někteří jedinci druhů, obvykle bentofágních, byli v povodí Amazonky charakterizováni jako býložravci, což dokazuje, že je tento rod schopen přizpůsobit se různým zdrojům a podmínkám prostředí. (Moretto et al., 2008) Morfologická, molekulární i kombinovaná analýza potvrdily tento rod jako monofyletický.



Obr. 6: Současné geografické rozšíření rodu *Geophagus*.

### 1.3.2. *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918

Rod *Gymnogeophagus* čítá 11 popsáných druhů a je rozšířený v jižní části Jižní Ameriky, v povodí řek Paraná, Paraguay a Uruguay, včetně delty La Plata, a v jezerech Dos Patos a Herín na hranici Uruguaye a Brazílie (viz obraz 7). (Pereyra & García, 2008) Jedinou výjimkou je *G. balzanii* z řeky Gauporé v povodí Amazonky, která má ale na horním toku přirozené propojení s řekou Jauru

z povodí Paraná. Je to zřejmě reliktní, endemický druh, pozůstatek z doby před vyzdvižením centrálních And (Eocén – Oligocén), kdy došlo k posunutí hranic povodí, a řeka Paraná získala některé horní toky Amazonko-Orinockého systému. Vyskytuje se v povodí velkých řek, kde ale nejčastěji obývá jejich široké, zarostlé nivy, se spoustou tůní a jezírek, slepá ramena a druhotné toky. (Malabarba et al., 2010).

Tento rod tvoří středně velké až velké ryby, s velikostí těla obvykle mezi 10 – 20 cm, mezi ty největší patří *G. lacustris* s 20 cm a *G. gymnogenys*, s velikostí těla obvykle do 18 cm, ale byl odchycen i jedinec velký 23 cm (Stawikowski & Werner, 2004).

Tento rod byl na základě molekulární analýzy určen jako monofyletický a mohli bychom jej rozdělit do dvou linií. Do té první patří monogamní jedinci, s téměř nezatelným pohlavním dimorfismem, kladoucí jikry do substrátu (*G. setequedas*, *G. rhabdotus*, *G. meridionalis*, *G. che*). Do druhé linie patří polygynní jedinci se zřetelným pohlavním dimorfismem, patřící mezi larvofilní tlamovce, kteří nosí pouze mláďata (*G. labiatus*, *G. balzanii*, *G. gymnogenys*, *G. lacustris*, *G. australis*, *G. caaguazuensis*, *G. tiraparae*). (Stawikowski & Werner, 2004; Gonzáles-Bergonzoni et al., 2009) Rod *Gymnogeophagus* je tedy jedním z mála rodů cichlid, uvnitř kterého se vyskytuje variabilita v rodičovské péči, která by mohla souviset s primitivností či odvozeností jednotlivých druhů.

V roce 2008 provedly Pereyra a García molekulární rozbor cytochromu b, a určily tak vztahy uvnitř rodu a také jeho monofyletičnost. Výsledkem tohoto rozboru je zjištění, že vytírání do substrátu je primitivní znak, zatímco nošení mláďat v tlamě je znak odvozený, a to proto, že zkoumaný druhy *G. meridionalis*, kladoucí jikry, se nachází na bázi fylogenetického stromu, a tlamovčí druhy *G. labiatus* a *G. gymnogenys* tvoří odvozené, sesterské linie.

Druh *G. gymnogenys* zahrnuje různé haplotypy, které tvoří 4 monofyletické linie. Příbuzné linie obvykle žijí na místech velmi vzdálených, zatímco linie nepříbuzné často koexistují na jedné lokalitě. Je možné, že diferenciaci uvnitř tohoto druhu probíhala shodně s pleistocenním a holocenním přetvářením moře, které způsobilo modifikace habitatů v pobřežních nížinách od severovýchodní Brazílie až po jižní Uruguay, zahrnující i systémy jezer Merín a Dos Patos, tedy oblastí dnešního výskytu rodu *Gymnogeophagus*. Podle Pereyry & Garcíi mohly tyto modifikace umožnit geografickou disperzi, což spolu s evolučními adaptacemi a sexuální selekcí dalo za vznik lokálních haplotypů *G. gymnogenys*. Podle stejných autorů by se mohlo jednat i o kryptické druhy, jelikož mezi jedinci různých haplotypů, žijících na stejné lokalitě, dochází pouze k omezenému toku genů. (Piálek, 2008) Kryptické druhy by tedy mohly být vysvětlením, proč mohou rozdílné fylogenetické skupiny *G. gymnogenys* koexistovat ve stejném povodí.

Pereyra a García (2008) ve své studii také určily, kdy došlo k rozdělení jednotlivých vývojových linií rodu *Gymnogeophagus*. Podle molekulárních hodin došlo k úplnému oddělení *G. meridionalis* od *G. labiatus* a *G. gymnogenys* před 5,45 milionem let v brzkém Pleiocénu, k rozdělení sesterských linií *G. labiatus* a *G. gymnogenys* došlo před 4,25 miliony let a k samotné divergenci uvnitř *G. gymnogenys* začalo docházet před 1,55 milionem let.



Obr. 7: Současné geografické rozšíření rodu *Gymnogeophagus*.

### 1.3.3. *Biotodoma* Eigenmann & Kennedy, 1903

Zástupci rodu *Biotodoma* obývají povodí řeky Amazonky, včetně řek Madeira, Ucayali a Guaporé, povodí Orinoco, Negro a Essequibo (viz obraz 8). Tento rod zahrnuje pouze dva druhy, *Biotodoma cupido* a *B. wavrini*. Jsou to středně velké cichlidy, obvykle se velikost těla pohybuje okolo 10 cm (Leibel, 2013c), ale Stawikowski & Werner (2004) uvádí, že samci druhu *B. cupido* mohou dorůstat až 14 cm. Oba druhy jsou biparentální a kladou jikry na substrát. *Biotodoma wavrini* se živí detritem, zatímco *B. cupido* se živí přebíráním dna. Oba druhy, ačkoli nepatří mezi tlamovce, mají epibranchiální lalok.

Vnitrodruhová morfologická variabilita není u Geophagini příliš častá, ovšem uvnitř druhu *Biotodoma wavrini* se objevují morfologické rozdílnosti mezi jedinci žijícími v rychle tekoucích řekách a jedinci ze stojatých vod jezer. U ryb žijících v řekách je maximální hloubka těla posunuta více dopředu než u ryb z jezer, a jezerní ryby mají zřetelnější koncová ústa, než říční jedinci. Tato morfologická variabilita je dána zřejmě rozdílnými podmínkami prostředí (různou čistotou vody),

stejně jako schopností daných jedinců plavat v proudu, místem výskytu ve vodním sloupci a velikostí jejich kořisti (Santos et al., 2011).



Obr. 8: Současné geografické rozšíření rodu *Biotodoma*.

#### 1.3.4. *Crenicara* Steindachner, 1875

Rod *Crenicara* obývá toky v povodí Amazonky, hlavně její prameny v Peru, dále řeku Guamá, soutok řek Madeira a Guaporé (na hranici Peru, Brazílie a Bolívie) a řeku Essequibo v Guyaně (viz obrázek 9). Stejně jako *Biotodoma*, i tento rod zahrnuje pouze dva popsání druhy, a to *Crenicara punctulatum* a *C. latruncularium*. Jsou to středně velké cichlidy, s velikostí těla do 10 cm, zástupci obou druhů se živí přebíráním substrátu, kladou jikry na substrát, jsou polygynní a žijí v harémovém uspořádání (Stawikowski & Werner, 2004).

Zajímavostí je, že *C. punctulatum* je zřejmě protogynní hermafrodit. Ve skupině mlád'at dochází k rozlišování pohlaví kolem 7 měsíce života, kdy se z největšího a nejrychleji rostoucího jedince stane samec, zbytek mlád'at jsou samice. Pokud se ze skupiny tento samec odstraní, dominantní samice se změní na samce a je schopna reprodukce. Během druhého roku života se i z dalších,

nedominantních samic mohou stát samci, ovšem nejsou nejsilnější ani nejsou schopni reprodukce, mají pouze samčí zbarvení. Páří se pouze po odstranění dominantního samce (Oldfield, 2005).



Obr. 9: Současné geografické rozšíření rodu *Crenicara*.

#### 1.3.5. *Dicrossus* Steindachner, 1875

Rod jihoamerických cichlid *Dicrossus* se vyskytuje v povodí řek Amazonky, Orinoco, Negro, Tapajós a Madeira (viz obraz 10) (Stawikowski & Werner, 2004).

Tento rod zahrnuje tři druhy trpasličích cichlid, *D. maculatus*, *D. filamentosus* a *D. gladicauda*, s velikostí těla maximálně 4 cm (Schindler & Staeck, 2008), a dva druhy středně velkých cichlid, *D. foirni* a *D. warzeli*, velké maximálně 7 cm. Jedinci žijí výhradně v čistých vodách, obecně preferují velmi měkkou, teplou (až 30 °C) a tmavou vodu, s písčným dnem a spadáním listů, jediný *D. foirni* je zřejmě schopen tolerovat jakýkoli typ vody. (Römer et al., 2010) Zástupci tohoto rodu jsou polygynní a třou se na substrát (Stawikowski & Werner, 2004).



Obr. 10: Současné geografické rozšíření rodu *Dicrossus*.

#### 1.3.6. *Mikrogeophagus* Meulengracht-Madsen, 1968

Tento rod zahrnuje v současnosti pouze dva druhy trpasličích cichlid, *Mikrogeophagus altinospinosus*, s maximální velikostí těla 5,6 cm, a *M. ramirezi*, s maximální velikostí těla 3,4 cm. *M. altinospinosus* je rozšířen v povodí Amazonky, na území Bolívie a Brazílie, hlavně v jejích přítocích, v řekách Guaporé a Mamoré, a *M. ramirezi* je rozšířen v povodí řeky Orinoco a v los llanos na území Venezuely a Columbie (viz obraz 11). Oba druhy jsou všežravé, mají výrazný pohlavní dimorfismus, a ačkoli kladou jikry na substrát, mají epibranchální lalok (Kullander, 2003).

Z různých článků chovatelů či akvaristických nadšenců vyplývá, že *Mikrogeophagus* může v zajetí dorůst až 7 – 8 cm, ovšem z volné přírody není o takto velkých jedincích záznam.



Obr. 11: Současné geografické rozšíření rodu *Mikrogeophagus*.

### 1.3.7. „*Geophagus*“ *brasiliensis* Quoy & Gaimard, 1824

Druhový komplex „*Geophagus*“ *brasiliensis* obývá různorodé biomy a má různé morfologické variace, což dalo za vznik teorii, že se nejedná o jeden druh, nýbrž soubor několika druhů. Tento komplex tedy sdružuje podobné druhy, které se ovšem nedají nazývat pravými *Geophagus*. Morfologicky jsou s *Geophagus* téměř shodní, ale liší se karyotypem, proto se očekává, že z tohoto komplexu bude ustanoven nový rod.

„*Geophagus*“ *brasiliensis* je cichlida běžná v pobřežních tocích východní a jižní Brazílie a Uruguaye (Kullander, 2003), například Rio Moco, Rio Itapicuru, Rio Paraguaçu a Rio Paraná (Stawikowski & Werner, 2004) (viz obrázek 12). Je jedním z nejčastějších druhů ryb v brazilských řekách, velmi adaptabilní na prostředí stojatých vod, proto je také velmi běžný v tůních, jezerech a vodních nádržích s dostatečnou možností vertikálního pohybu (Santos et al., 2011).

Tento druhový komplex zahrnuje středně velké ryby, velikost jednotlivých druhů se pohybuje od 7 do 15 cm (Stawikowski & Werner, 2004), ale Kullander (2003) uvádí maximální velikost odchyceného jedince až 28 cm.

Jsou to všežravé ryby, živící se přebíráním substrátu (Santos et al., 2011), ale v průběhu života se mění podíl přijímané živočišné a rostlinné složky. Více živočišné potravy potřebují mladé ryby, obecně do 2 cm velikosti těla (Mazzoni & Soares da Costa, 2007).

Tento komplex zahrnuje mnoho druhů, například „*Geophagus*“ *brasiliensis*, „*Geophagus*“ *iporangensis* (Kullander, 2003), „*Geophagus*“ *itapicuruensis*, „*Geophagus*“ *obscurus* a „*Geophagus*“ *minutus*, a další druhy, zatím nepopsané, pojmenované pouze podle řeky, z níž byly poprvé odchyceny (Stawikowski & Werner, 2004).

Všichni zástupci *G. brasiliensis* jsou diploidní ( $2n = 48$ ), ale od rodu *Geophagus* s. s. se liší například v kvantitě a umístění heterochromatinu nebo variabilitou jiných chromozomálních markerů. (Perazzo et al., 2013) A právě na základě morfologických a molekulárních charakteristik je *G. brasiliensis* považován za komplex druhů (Bettina Pires et al., 2009).



Obr. 12: Současné geografické rozšíření druhového komplexu „*Geophagus*“ *brasiliensis*.



## 1.4. Biogeografie

Disperzní a vikariační události bývají využívány jako podpora biogeografické hypotézy, vysvětlující Gondwanský vzorec rozložení cichlid. Fosilní druhy byly nalezeny v eocenních sladkovodních sedimentech v Argentině, Brazílii a Africe, a jsou zřejmě z bartonijské doby, tedy období středního Eocénu, před 41 – 38 miliony let. To znamená, že nejsou dostatečně staré, aby s určitostí potvrdily hypotézu driftu (pokud by byly z období křídý, bylo by to přesvědčivější). Fosilie mají své synapomorfie, ale také vzhled moderních rodů ryb, což by znamenalo obrovskou diferenciaci bazálních linií cichlid a konzervaci vzhledu už z eocénu. Tato diferenciaci musela nějakou dobu probíhat, což znamená, že počátek skupiny musí být starší, než stáří uváděné u v současnosti známých fosilií (Malabarba et al., 2010).

Geologické události, jako zalednění během pleistocénu, hluboce ovlivnily historickou demografii sladkovodních ryb. Nízká hladina moře během pleistocénu omezovala propojenost říčních systémů, čímž se zvýšila genetická rozmanitost populací. Disperze jihoamerických nížinných ryb mezi rozdílnými povodími se pravděpodobně objevila v několika pobřežních řekách jižní Brazílie a Uruguaye během holocénu, kdy se obrátil tok těchto pobřežních řek, jejich rozvodí se posouvala stále více dovnitř kontinentu, a postupně docházelo k promíchání vnitrozemské a pobřežní rybí fauny (Piálek, 2008). Různé geologické události mohly způsobit i propojení horních toků povodí řek Jižní Ameriky. Během několika období snížené hladiny moře, která byla oproti dnešní asi o 100 m níže, docházelo pravděpodobně k propojování menších toků, což mělo za následek vznik rozsáhlých říčních údolí, a s tím související disperzi ichtyofauny (Pereyra & García, 2008).

Povodí Amazonky, ve kterém žije většina rodů tribu Geophagini, je tvořeno třemi typy ekologicky velmi rozdílných řek. Kalnými a bahnitými řekami ("bílá voda"), čistými toky s "čirou vodou" a živinami chudými řekami s "černou vodou".

Kalné řeky mají převážně prameny v Andách a jsou bohatší na živiny než řeky čisté nebo černé. Často nesou vulkanický materiál, zvláště bohatý na fosfor, draslík a dusík, a jsou tak důležitým zdrojem živin nejen pro celou Amazonku, ale i pro většinu jejích přítoků. Kalné vody mají pH více méně neutrální, pouze v Andách, v nadmořských výškách kolem 2 000 m, může být pH vyšší než 8,0. Ačkoli jsou kalné vody bohaté na živiny, nedostatečně propouští sluneční světlo, a proto v nich je málo fytoplanktonu a řas. (Goulding et al., 2003)

Čisté řeky povodí Amazonky mohou být rozděleny do tří skupin: větší toky brazilského a guyanského štítu; prameny v Andách s nadmořskou výškou vyšší než 400 m; a potoky či malé říčky tekoucí z nížin a nadmořskou výškou nižší než 300 m. Čisté vody v povodí Amazonky mají obecně mnohem méně živin, než většina sladkovodních toků na světě, a nemohou proto poskytnout vhodné podmínky pro růst řas a vyšších vodních rostlin. V centrálním a východním povodí Amazonky jsou řeky a potoky s čistou vodou mírně kyselé, s pH obvykle mezi 6,0 a 6,8. V západní části povodí jsou hodnoty pH vyšší a v některých oblastech může být pH vyšší než 7,0. (Goulding et al., 2003) Oproti kalným vodám jsou v čistých vodách lepší světelné podmínky, a tak je výskyt fytoplanktonu hojnější.

Řeky s černou vodou zaujímají v povodí Amazonky poměrně velkou část. Řeka Negro (negro španělsky znamená černý) je šestou největší řekou světa a největší černovodou řekou světa. Malé říčky a lesní potoky s černou vodou se ale nacházejí napříč všemi státy Amazonie. Černá voda pochází z nížin s písčnou půdou, z míst, kde se nedokonale rozkládá rostlinný materiál, a čím je ho více, tím je voda tmavší. Tato voda je ovšem tak velmi chudá na živiny, že by se chemicky dala přirovnat k destilované vodě. Černá voda je silně kyselá, pH v řece Negro se pohybuje mezi 3,8 a 5,4, v menších tocích je pH obvykle o trochu vyšší. (Goulding et al., 2003)

Z tohoto rozdělení plyne, že vodní prostředí může být pro cichlidy nepřekonatelnou ekologickou bariérou, ovšem jejich šíření zabraňují i různé geografické bariéry, jako například četné vodopády, i samotný tok Amazonky.

López-Fernández et al. ve svých pracích (2005, 2010, 2012, 2013) vysvětluje velkou diverzitu geophaginních cichlid adaptivní radiací. Pro tu je typické, že z původního druhu, obývajícího malý areál, rychlou speciací vzniknou druhy nové, více či méně odlišné od druhu původního, často i obývající rozdílné ekologické niky (Cox & Moore, 2010).

Pro Geophagini nebyla nikdy publikována biogeografická analýza, ve které by byla zjištěna oblast, ve které žil společný předek, ale vzhledem k tomu, že v současnosti Geophagini obývají téměř celou Amazonii, dá se předpokládat, že i původní areál rozšíření byl rozsáhlý. Cílem této práce bylo takovou analýzu vypracovat, a na základě výsledků diskutovat hypotézu vzniku současné diverzity adaptivní radiací.

## **2. BIOGEOGRAFICKÁ ANALÝZA AREÁLŮ PŮVODNÍHO ROZŠÍŘENÍ**

### **2.1. Metodika**

Fylogenetický strom potřebný pro provedení biogeografické analýzy jsem převzala již hotový od autorů Řičan et al. (nepublikováno). Tato evoluční hypotéza tribu Geophagini byla vytvořena na základě fylogenetické kombinované matice sestavené z několika sekvenovaných lokusů (cyt b, ND2, ND4, 16S, Rag2, COI). Dataset obsahoval celkem 85 taxonů (tab. I) a 4674 znaků (sekvenovaných nukleotidů). Fylogenetický strom byl vytvořen v programu MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck and Ronquist, 2001; Ronquist and Huelsenbeck, 2003) a vhodný evoluční model byl vybrán v MrModelTest 2.2 (Nylander, 2004).

Pro biogeografickou interpretaci uvedené fylogeneze byla použita metoda S-DIVA (Statistical Dispersal–Vicariance Analysis). Tato metoda statisticky vyhodnocuje pravděpodobnost výskytu taxonu v alternativních ancestrálních oblastech pro každý uzel fylogenetického stromu a zohledňuje tak nejistotu fylogenetické i biogeografické optimalizace. Biogeografická rekonstrukce pracovala celkem s 38 oblastmi endemismu tvořenými sladkovodními ekoregiony Jižní Ameriky, ve kterých se v současnosti vyskytují zástupci tribu Geophagini (tab. II; obr. 13).

Tab. I: Soupis všech druhů, se kterými se pracovalo při analýze.

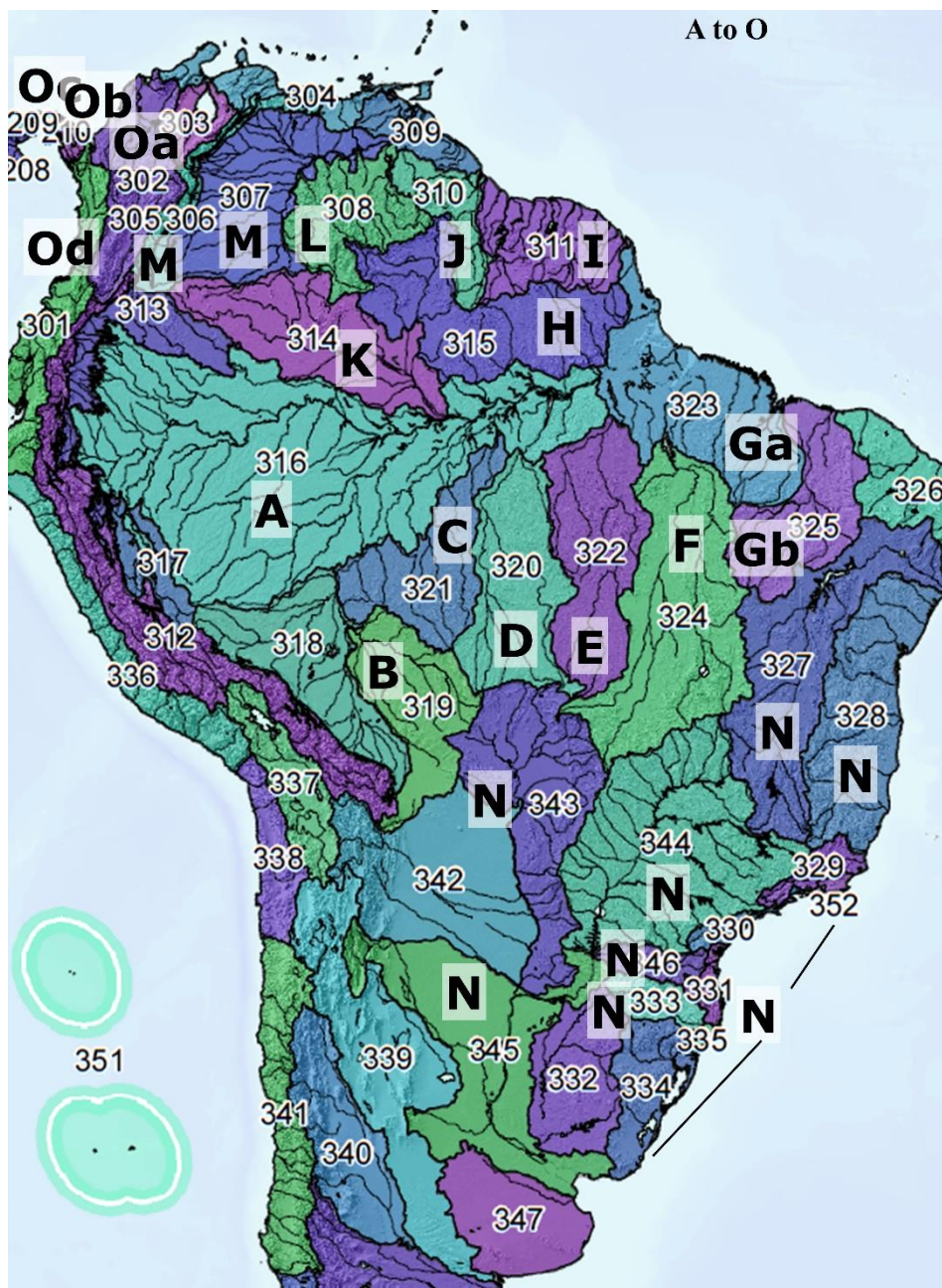
<i>Acarichthys heckeli</i>	<i>Geophagus aff. brasiliensis</i>	<i>Guianacara cf. owroewefi</i>
<i>Apistogramma elizabethae</i>	<i>Geophagus altifrons</i>	<i>Guianacara cf. stergoisi</i>
<i>Apistogramma hoignei</i>	<i>Geophagus argyrostictus</i>	<i>Guianacara geayi</i>
<i>Apistogramma hongsloui</i>	<i>Geophagus brokopondo</i>	<i>Guianacara sp.</i>
<i>Apistogramma nijsseni</i>	<i>Geophagus camoplensis</i>	<i>Guianacara sphenozona</i>
<i>Apistogramma norberti</i>	<i>Geophagus cf. altifrons</i>	<i>Gymnogeophagus balzanii</i>
<i>Apistogramma panduro</i>	<i>Geophagus cf. brachybranchus</i>	<i>Gymnogeophagus gymnogenys</i>
<i>Apistogramma piauiensis</i>	<i>Geophagus cf. brasiliensis</i>	<i>Gymnogeophagus labiatus</i>
<i>Apistogramma steindachneri</i>	<i>Geophagus cf. proximus</i>	<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>
<i>Astronotus orbicularis</i>	<i>Geophagus cf. surinamensis</i>	<i>Gymnogeophagus rhabdotus</i>
<i>Astronotus rubroocellatus</i>	<i>Geophagus cf. sveni</i>	<i>Heros severus</i>
<i>Astronotus sp.</i>	<i>Geophagus cf. winemilleri</i>	<i>Chaetobranchopsis orbicularis</i>
<i>Biotodoma cf. cupido</i>	<i>Geophagus cressilabris</i>	<i>Chaetobranchus flavescens</i>
<i>Biotodoma cupido</i>	<i>Geophagus dicrozoster</i>	<i>Mikrogeophagus altispinosus</i>
<i>Biotodoma wawrini</i>	<i>Geophagus grammapareus</i>	<i>Mikrogeophagus ramirezi</i>
<i>Biotocetus dicentrarchus</i>	<i>Geophagus harreri</i>	<i>Satanoperca aff. jurupari</i>
<i>Biotocetus opercularis</i>	<i>Geophagus megasema</i>	<i>Satanoperca aff. leucosticta</i>
<i>Cichla kelberi</i>	<i>Geophagus neambi</i>	<i>Satanoperca aff. pappaterra</i>
<i>Cichla melaniae</i>	<i>Geophagus parnaibae</i>	<i>Satanoperca cf. jurupari</i>
<i>Cichla ocellaris</i>	<i>Geophagus pellegrini</i>	<i>Satanoperca cf. leucosticta</i>
<i>Cichla pinima</i>	<i>Geophagus proximus</i>	<i>Satanoperca cf. pappaterra</i>
<i>Cichla sp.</i>	<i>Geophagus sp.</i>	<i>Satanoperca cf. Teucosticta</i>
<i>Cichla thyororus</i>	<i>Geophagus steindachneri</i>	<i>Satanoperca daemon</i>
<i>Crenicara maculata</i>	<i>Geophagus surinamensis</i>	<i>Satanoperca leucosticta</i>
<i>Crenicara punctulatum</i>	<i>Geophagus sveni</i>	<i>Satanoperca lilith</i>
<i>Dicrossus filamentosus</i>	<i>Geophagus taeniopareius</i>	<i>Satanoperca pappaterra</i>
<i>Geophagus abalios</i>	<i>Geophagus winemilleri</i>	<i>Taenicara candidi</i>
<i>Geophagus aff. altifrons</i>	<i>Guianacara cf. geayi</i>	<i>Tahuantinsuyoa macantzatza</i>
<i>Geophagus aff. argyrostictus</i>		

Tabulka uvádí seznam všech druhů, které byly osekvenovány a použity k biogeografické rekonstrukci původních areálů rozšíření.

Tab. II: Soupis ekoregionů Jižní Ameriky, použitých při biogeografické rekonstrukci.

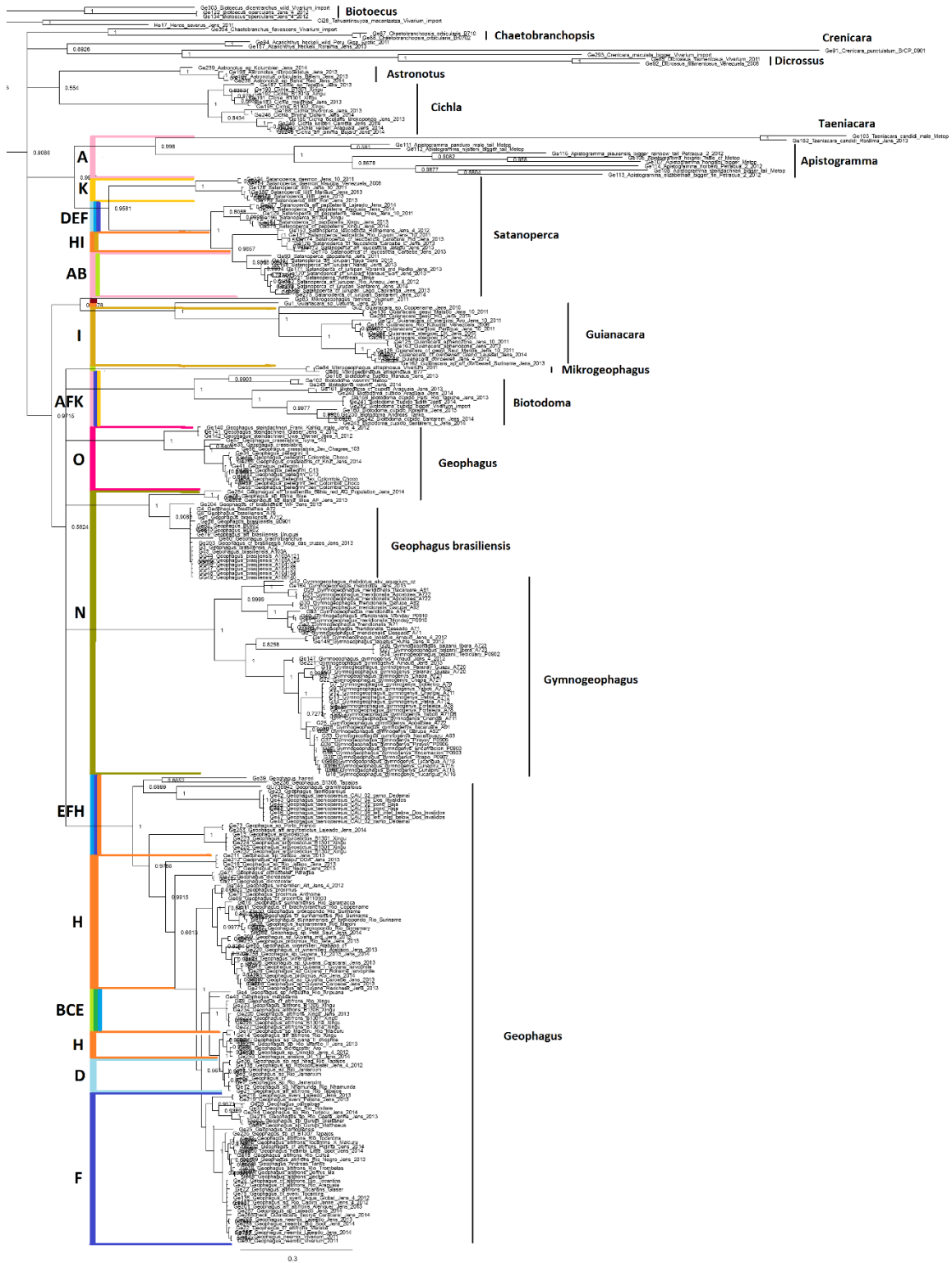
Oblast	ID	Název ekoregionu	Oblast	ID	Název ekoregionu
A	316	Amazonka – nížiny	N	328	SV Mata Atlantica
	318	Mamoré - Madre de D'ós		329	Paraíba do Sul
B	319	Guaporé – Itenez		330	Ribeira de Iguape
C	321	Madeira – Brazilský štít		331	JV Mata Atlantica
D	320	Tapajos – Juruena		332	dolní Uruguay
E	322	Xingu		333	horní Uruguay
F	324	Tocantines – Araguaia		334	jezero dos Patos
G	323	Amazonka – pobřežní toky		335	Tramandai - Mampituba
	325	Parnaíba		342	Chaco
H	315	Amazonka – Guyanský štít		343	Paraguay
I	311	Amazonka – Andy		344	horní Paraná
J	310	Essequibo		345	dolní Paraná
K	314	Río Negro		346	Iguaçu
L	308	Orinoko – Guyanský štít		352	Fluminense
M	307	Orinoko Llanos	O	208	Santa Maria
	309	Orinoko – delta		209	Chagres
	313	východní Amazonka		210	Rio Tuira
N	326	SV Caatinga a pobřežní toky		302	Magdalena – Sinu
	327	S. Francisco		305	Orinoko – Andy

Tabulka zaznamenává soupis ekoregionů, které byly použity při biogeografické analýze původních areálů rozšíření. Dále se zde uvádí označení oblastí, se kterými se v analýze pracuje (A – O, viz obrázek 13) a mezinárodní identifikační číslo (ID), kterým se daný ekoregion označuje.



Obr. 13: Mapa Jižní Ameriky s vyznačenými sladkovodními ekoregiony (A – O; číselně) tak, jak je uvedeno v tabulce II.

## 2.2. Výsledky



Obr. 14: Multilokusová fylogeneze tribu Geophagini vytvořená bayesiánskou analýzou (Řičan et al., nepublikováno) s vyznačením hypotetických ancestrálních areálů jednotlivých rodů navržených metodou S-DiVA.



Obr. 15: Mapa s barevně vyznačenými hypotetickými ancestrálními areály jednotlivých rodů (S-DiVA): A – povodí Amazonky; B – povodí Guaporé; C – povodí Madeira; D – povodí řek Tapajos a Juruena; E – povodí Xingu; F – povodí Tocantines; H – amazonská část Guyanského štítu; I – pobřežní řeky Guyany, Surinamu a Francouzské Guiany; K – povodí řeky Negro; N – pobřežní řeky Brazílie, povodí řek Paraguay a Paraná; O – řeky severních And.

Z výsledků biogeografické analýzy vyplývá, že *Geophagini* měli původně velký areál rozšíření (viz obrázek 15) a zároveň i to, že rody nepocházejí z jednoho areálu, ale obývali areály různé. Rod *Geophagus*, podle této analýzy, původně obýval povodí řek Tocantines, Xingu, Tapajos, Guaporé a Madeira, a vyskytoval se i v řekách Guyanského štítu i v řekách severních And. Rod *Gymnogeophagus* a druhový komplex „*Geophagus*“ *brasiliensis* mají původ v pobřežních řekách Brazílie, či v povodí řek Paraguay a Paraná. Rod *Biotodoma* obýval ekologicky velmi rozdílná povodí jako jsou kalné vody Amazonky a jejich přítoků, čisté řeky v povodí Tocantines, nebo černé vody řeky Negro. *Mikrogeophagus altispinosus* má původní areál v povodí řeky Guaporé, *M. ramirezi* pak v povodí Orinoka, v oblasti Guyanského štítu. Rod *Guianacara* se vyskytovala v pobřežních řekách. Rod *Satanoperca* měl velký areál původního rozšíření, který zahrnoval povodí řek Amazonka, Negro, Tocantines, Xingu, Tapajos, Guaporé a Madeira, řek Guyanského štítu a pobřežních toků Guyany,

Surinamu a Francouzské Guiany. Sesterské rody *Apistogramma* a *Taeniacara* mají původní areál v povodí Amazonky.

Pro zbylé rody (*Biotodoma*, *Tahuantinsuyoa*, *Heros*, *Chaetobranchus*, *Chaetobranchopsis*, *Acarichthys*, *Crenicara*, *Dicsrossus*, *Astronotus* a *Cichla*) nebyla analýza schopna určit původní areály.

### 3. DISKUSE

Fylogenetický strom vytvořený pro biogeografickou rekonstrukci, je na několika místech polytomní, a zřejmě kvůli tomu nebyly při rekonstrukci pro část rodů vytvořeny areály původního rozšíření. Polytomní je i část stromu mezi sesterskými skupinami rodů *Gymnogeophagus*, „*Geophagus*“ *brasiliensis*, *Biotodoma* a některých druhů rodu *Geophagus*, ovšem pro tyto rody určila biogeografická analýza původní areály rozšíření odpovídající současné geografické distribuci, je proto pravděpodobné, že předci těchto rodů tyto areály obývali.

Vzhledem k neúplnosti biogeografické analýzy, nelze říci, že známe celkový původní areál Geophagini, ale i bez těchto chybějících dat je jasné, že předek Geophagini měl velký areál rozšíření (viz obrázek 15). Nejvýznamnějšími oblastmi rozšíření byly čisté vody Brazílského štítu, hlavně povodí řek Tocantines, Xingu, Guaporé a Madeira, dále čisté a černé vody řek Guyanského štítu (například Trombetas, ale i bělovodá Branco), povodí Amazonie, černovodé řeky v povodí Río Negro, a oblasti severních And, pobřežních řek Brazílie a nížin La Plata. Jednotlivé areály jsou nejenom velmi rozsáhlé, ale často i ekologicky odlišné a není tedy možné, aby společný předek žil pouze v jednom z těchto areálů, jak by tomu bylo, pokud byla hypotéza o adaptivní radiaci pravdivá.

Uvnitř tohoto tribu jsou sesterské skupiny alopatrikové (kromě některých *Crenicichla*), a obývají rozdílná povodí řek (ač často sousedící), což je spíše typické pro alopatrikovou speciaci, než pro adaptivní radiaci. Zároveň jsou si rody uvnitř tribu Geophagini velmi ekologicky i morfologicky podobné (opět s výjimkou *Crenicichla*), je tedy pravděpodobné, že všechny adaptace vznikly druhotně, a hlavním způsobem speciace byla speciace alopatriková (Říčan, 2014, nepublikováno). Pro tu je (naopak od adaptivní radiace) typický velký areál původního rozšíření druhu, který se důsledkem různých geografických či ekologických bariér rozdělil na menší areály, jednotlivé populace se tak mezi sebou nemohli křížit a vznikly tak druhy nové (Cox & Moore, 2010).

Závěrem lze tedy říci, že ačkoli není biogeografická rekonstrukce původních areálů úplná, je jisté, že rody tribu Geophagini mají různé areály původního rozšíření, a tudíž nevznikly pouze v jedné oblasti. Za vznikem diverzity tedy nemůže být adaptivní radiace, jak tvrdí Lopéz-Fernández, ale s největší pravděpodobností alopatriková speciace.





*Geophagus* Heckel, 1840



*"Geophagus" steindachneri*  
Eigenmann & Hildebrand, 1910



*Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918



*Biotodoma* Eigenmann & Kennedy, 1903



*Crenicara* Steindachner, 1875



*Dicrossus* Steindachner, 1875



*Mikrogeophagus* Meulengracht-Madsen, 1968



*"Geophagus" brasiliensis* Quoy & Gaimard, 1824

Obr. 16: Grafický přehled rodů a druhového komplexu, patřících do *Geophagus* sensu lato.

#### 4. LITERATURA

Apistogrammoides pucallpaensis. Dwarfcichlid.com [online]. 2006 [cit. 3. dubna 2014]. Dostupné z: [http://www.dwarfcichlid.com/Apistogrammoides\\_pucallpaensis.php](http://www.dwarfcichlid.com/Apistogrammoides_pucallpaensis.php).

Arbour J. H., López-Fernández H. (2013) Ecological variation in South American geophagine cichlids arose during an early burst of adaptive morphological and functional evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 208: 20130849.

Bettin Pires L., Giuliano-Caetano L., Dias A. L. (2010) Cytogenetic Characterization of *Geophagus brasiliensis* and Two Species of *Gymnogeophagus* (Cichlidae: Geophaginae) from Guaíba Lake, RS, Brazil. *Folia biologica* 58 (1-2): 29-34.

Coleman R. (2000) Choosing a mate. In: *The Cichlid Room Companion* [online]. [cit. 3. dubna 2014] Dostupné z: <http://www.cichlidae.com/article.php?id=145>.

Cox C. B., Moore P. D. (2010) *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 8th Edition. Oxford: Blackwell Science. 520 p. ISBN: 978-0-470-63794-4.

Chakrabarty P. (2004) Cichlid biogeography: comment and review. *Fish and Fisheries* 5, 97 -119.

Chalar G., Delbene L., González-Bergonzoni I., Arocena R. (2013) Fish assemblage changes along a trophic gradient induced by agricultural activities (Santa Lucía, Uruguay). *Ecological Indicators* 24: 582-588.

Chan E.K., Imai H., Hamel J.C., Tan E.M. (1991) Human Autoantibody to RNA Polymerase I Transcription Factor hUBF. Molecular Identity of Nucleolus Organizer Region Autoantigen NOR-90 and Ribosomal RNA Transcription Upstream Binding Factor. *The Journal of Experimental Medicine* 174(5): 1239-44.

González-Bergonzoni I., Loureiro M., Oviedo S. (2009) A new species of *Gymnogeophagus* from the río Negro and the río Tacuarí basins, Uruguay (Teleostei: Perciformes). *Neotropical Ichthyology* 7(1): 19-24.

Goulding M., Barthem R., Ferreira E. (2003). *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Books. Washington and London. 253 p. ISBN 1-58834-135-6

Hauser F. E., López-Fernández H. (2013) *Geophagus crocatus*, a new species of geophagine cichlid from the Berbice River, Guyana, South America (Teleostei: Cichlidae). *Zootaxa* 3731(2): 279-286.

<http://fishbase.org/>, verze 04/2014.

<http://www.cichlidae.com/>, verze 1996-2013.

<http://www.feow.org/>, verze 2013.

- Huelsenbeck J. P. & Ronquist F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Kornfield I. (1991) Genetics. 103-128. In: Keenleyside M. H. A. (ed.). *Cichlid Fishes -Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall. London. 384p. ISBN: 0-412-32200-5.
- Kullander, S.O. (2003) Cichlidae. Pp. 605-654. In: Reis R. E., Kullander S. O., Ferraris C. J. (eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, 729 p.
- Leibel W. (2013a) An All-Time Favorite Cichlid: Blockheaded Eartheater. In: FishChannel.com [online]. [cit. 2. března 2014]. Dostupné z: <http://www.fishchannel.com/freshwater-aquariums/species-info/cichlid/eartheater-cichlid.aspx>.
- Leibel W. (2013b) Cichlids of the Americas - Mouthbrooders: Examining the whys and wherefores of mouthbrooding. In: FishChannel.com [online]. [cit. 16. února 2014]. Dostupné z: <http://www.fishchannel.com/freshwater-aquariums/fish-breeding/mouthbrooders.aspx>.
- Leibel W. (2013c) Cichlids of the Americas - South American Eartheaters: The Honorary Eartheaters. In: FishChannel.com [online]. [cit. 2. března 2014]. Dostupné z: <http://www.fishchannel.com/freshwater-aquariums/species-info/cichlid/south-american-eartheaters-the-honorary-eartheaters.aspx>.
- Leibel W. (2013d) Cichlids of the Americas - The Gymnogeophagines. In: FishChannel.com [online]. [cit. 16. února 2014]. Dostupné z: <http://www.fishchannel.com/freshwater-aquariums/species-info/cichlid/the-gymnogeophagines.aspx>.
- Leibel W. (2013e) Goin' South: Cichlids of the Americas - More Demonfish: Maintaining and spawning the demonfish. In: FishChannel.com [online]. [cit. 18. února 2014]. Dostupné z: <http://www.fishchannel.com/freshwater-aquariums/species-info/demonfish/more-demonfish.aspx>.
- López-Fernández H., Honeycutt R. L., Winemiller K. O. (2005a) Molecular phylogeny and evidence for an adaptive radiation of geophagine cichlids from South America (Perciformes: Labroidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 227-244.
- López-Fernández H., Honeycutt R. L., Stiassny M. L. J., Winemiller K. O. (2005b) Morphology, molecules, and character congruence in the phylogeny of South American geophagine cichlids (Perciformes: Labroidae). *Zoologica Scripta* 34 (6): 627-651.
- 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* 55: 1070-1086.

- López-Fernández H., Winemiller K.O., Montaña C., Honeycutt R. L. (2012) Diet-Morphology Correlation in the Radiation of South American Geophagine Cichlids (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *PLoS ONE* 7 (4): e33997. doi:10.1371/journal.pone.0033997.
- López-Fernández H., Arbour J. H., Winemiller K. O., Honeycutt R. L. (2013) Testing for Ancient Adaptive Radiations in Neotropical Cichlid Fishes. *Evolution* 67(5): 1321-1337.
- Lowe-McConnell R. H. (1991) Ecology of cichlids in South American and African waters, excluding the African Great Lakes. 60-85. In: Keenleyside M. H. A. (ed.). *Cichlid Fishes - Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall. London. 384p. ISBN: 0-412-32200-5.
- Lucinda P. H. F., Lucena C. A. S., Assis N. C. (2010) Two new species of cichlid fish genus *Geophagus* Heckel from Rio Tocantins drainage (Perciformes: Cichlidae). *Zootaxa* 2429: 29-42.
- Maan M. E. & Sefc K. M. (2013) Colour variation in cichlid fish: Development mechanism, selective pressures and evolutionary consequences. *Seminars in Cells & Development Biology* 24: 516-528.
- Malabarba M. C., Malabarba L. R., del Papa C. (2010) *Gymnogeophagus eocenicus*, n. sp. (Perciformes: Cichlidae), an Eocene cichlid from the Lumbra formation in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (2): 341-350.
- Mazzoni R. & Soares da Costa L. D. (2007) Feeding Ecology of Stream-Dwelling Fishes from a Coastal Stream in the Southeast of Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50 (4): 627-635. ISSN 1516-8913.
- Moretto E. M., Marciano F. T., Velludo M. R., Fenerich-Verani N., Espindola E. L. G., Rocha O. (2008) The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tiete River reservoirs: an Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodiversity and Conservation* 17: 3013-3025.
- Myers E. A. & Burbrink F. T. (2012) Ecological Opportunity: Trigger of Adaptive Radiation. *Nature Education Knowledge* 3(10):23.
- Nelson J. S. (2006) *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Inc. ISBN 0-471-25031-7.
- Newman L. (1993) Maintenance and Breeding of the Red Hump Eartheater, *Geophagus steindachneri*. In: *Cichlid-forum.com* [online]. [cit. 27. listopadu 2013]. Dostupné z: [http://www.cichlid-forum.com/articles/geo\\_steindachneri.php](http://www.cichlid-forum.com/articles/geo_steindachneri.php).
- Nylander J. A. A. (2004) MrModeltest, Evolutionary Biology Centre, Uppsala Univ, Sweden. <<http://www.abc.se/~nylander>>.

- Oldfield R. G. (2005) Genetic, abiotic and social influences on sex differentiation in cichlid fishes and the evolution of sequential hermaphroditism. *Fish and Fisheries* 6: 93-110.
- Perazzo G. X., Noletto R. B., Vicari M. R., Gava A., Cestari M. M. (2013) Trends of karyotypical evolution in the pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, from southern Brazil. *Zoology* 116: 286-292.
- Pereyra S. & García G. (2008) Patterns of genetic differentiation in the *Gymnogeophagus gymnogenys* species complex, a neotropical cichlid from South American basins. *Environmental Biology of Fishes* 83: 245-257.
- Piálek Lubomír. Diverzita a biogeografie rodů *Australoheros*, *Gymnogeophagus* a *Crenicichla* (Perciformes: Cichlidae) v provincii Misiones, Argentina: diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta. 2008. 43 p.
- Ronquist F. & Huelsenbeck J. P. (2003) MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Römer U., Hahn I. J., Vergara P. M. (2010) Description of *Dicrossus foirni* sp. n. and *Dicrossus warzeli* sp. n. (Teleostei: Perciformes: Cichlidae), two new cichlid species from the Rio Negro and the Rio Tapajós, Amazon drainage, Brazil. *Vertebrate Zoology* 60 (2): 123-138.
- Santos L. N., Araújo F. G., Brotto D. S. (2008) Artificial structures as tools for fish habitat rehabilitation in a neotropical reservoir. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 896-908.
- Santos A. B. I., Camilo F. L., Albieri R. J., Araújo F. G. (2011) Morphological patterns of five fish species (four characiforms, one perciform) in relation to feeding habits in tropical reservoir in southeastern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology* 27: 1360-1364.
- Schindler I. & Staeck W. (2008) *Dicrossus gladicauda* sp. n. - a new species of crenicarine dwarf cichlids (Teleostei: Perciformes: Cichlidae) from Colombia, South-America. *Vertebrate Zoology* 58: 67-73.
- Smith W. L., Chakrabarty P., Sparks J. S. (2008) Phylogeny, taxonomy, and evolution of Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlinae). *Cladistics* 24: 625-641.
- Soukalová Kateřina. Rozmnožování afrických tlamovců čeledi Cichlidae; Etologické a fylogenetické interpretace: diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Biologická fakulta. 2008. 79 p.
- Sparks J. S. & Smith W. L. (2004) Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics* 20: 501-517.

Stawikowski R. & Werner U. (1998). Die Buntbarsche Amerikas, Band 1. Ulmer. Stuttgart. 540p. ISBN: 3-8001-7270-4.

Stawikowski R. & Werner U. (2004). Die Buntbarsche Amerikas, Band 3: Erdfräser, Hecht- und Kammbuntbarsche. Ulmer. Stuttgart. 478p. ISBN: 3-8001-3990-1.

Valente G. T., de Andrade Vitorino C., Cabral-de-Mello D. C., Oliveira C., Lima Souza I., Martins C., Venere P. C. (2012) Comparative cytogenetics of ten species of cichlid fishes (Teleostei, Cichlidae) from the Araguaia River system, Brazil, by conventional cytogenetic methods. *Comparative Cytogenetics* 6(2): 163-181.

Wimberger P. H., Reis R. E., Thornton K. R. (1998) Mitochondrial Phylogenetics, Biogeography, and Evolution of Parental Care and Mating Systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). In: Malabarba L. R., Reis R. E., Vari R. P., Lucena Z. M., Lucena C. A. S., (eds), 1998. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porte Alegre, Edipucrs, 603p.

Yamaoka K. (1991) Feeding relationships. 151-172. In: Keenleyside M. H. A. (ed.). *Cichlid Fishes - Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall. London. 384p. ISBN: 0-412-32200-5.

Autoři fotografií použitých u obr. 16:

Bleher H. – fotografie *Geophagus*, „*Geophagus steindachneri*“ a *Biotodoma*

Burres E. D. – fotografie *Gymnogeophagus*

Cardwell J. – fotografie *Crenicara*

Carvalho E. A. – fotografie *Dicrosus*

de Lange J. – fotografie *Mikrogeophagus*

Tatum B. – fotografie „*Geophagus*“ *brasiliensis*