

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta

Ontogeneze zbarvení malých druhů  
středoamerických cichlid (*Amatitlania*,  
*Cryptoheros*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*,  
*Panamius*)

Bakalářská práce

**Jan Ježek**

Školitel: doc. Mgr. Oldřich Říčan, Ph.D.

České Budějovice 2019

Ježek, J., 2019: Ontogeneze zbarvení malých druhů středoamerických cichlid (*Amatitlania*, *Cryptoheros*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*, *Panamius*). [The ontogeny of coloration of small species of Central American cichlids (*Amatitlania*, *Cryptoheros*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*, *Panamius*). Bc, in Czech] – 31 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

### **Anotace**

This bachelor's thesis deals with the study of ontogeny in small species of the Central American cichlid tribe Heroini (*Amatitlania*, *Cryptoheros*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*, *Panamius*). Its results describe differences and similarities between species and genera in this group.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval 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, 15. 4. 2019

.....

Jan Ježek

## **Poděkování**

Mé poděkování patří především mému školiteli doc. Mgr. Oldřichovi Říčanovi, Ph.D za vedení mé práce. Rád bych zde také poděkoval rodině a blízkým přátelům za jejich obětavou pomoc a podporu nejen při psaní této práce, ale i v průběhu celého studia.

# Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Systematické zařazení.....	1
1.1.1	Čeleď <i>Cichlidae</i> (Vrubozobcovití).....	1
1.1.2	Tribus Heroini .....	1
1.2	Pigmentace.....	2
1.3	Ontogeneze zbarvení.....	3
1.4	Ontogeneze zbarvení u cichlid.....	4
1.5	Popis vzniku pigmentového vzoru.....	7
2	Cíle práce.....	9
3	Materiál a metodika.....	10
3.1	Laboratorní zvířata.....	10
3.2	Chov ryb.....	10
3.3	Fotografování ryb.....	11
4	Výsledky.....	12
4.1	Vývoj zbarvení u <i>Cryptoheros spilurus</i> .....	12
4.2	Vývoj zbarvení u <i>Neetroplus nematopus</i> .....	14
4.3	Vývoj zbarvení u <i>Amatitlania</i> sp. Honduras.....	15
4.4	Srovnání ontogenezí u sledovaných druhů .....	18
4.5	Srovnání ontogenezí na rodové úrovni .....	19
5	Diskuze.....	20
6	Závěr.....	22
7	Seznam použité literatury.....	23

# 1 Úvod

## 1.1 Systematické zařazení

### 1.1.1 Čeleď *Cichlidae* (Vrubozobcovití)

Čeleď *Cichlidae* (Vrubozobcovití) je druhově bohatá skupina ryb třídy Teleostei (Kostnaté ryby) vyskytující se ve sladkých i brakických vodách Jižní a Střední Ameriky, Afriky, Západní Indie, Srí Lanky, Izraele, Sýrie a Madagaskaru (Kullander, 1998). Největší diverzitu cichlid vyskytujících se hlavně v řekách můžeme nalézt v Americe. Naproti tomu diverzitu Afriky ovlivňuje zejména geologicky aktivní rift (= příkopová propadlina) (Ribbink, 1991). Díky tomu můžeme nalézt nejvíce cichlid ve velkých a členitých jezerech jako je např. Malawi, Viktoriino jezero nebo Tanganika. Všechny druhy cichlid pečlivě střeží svá teritoria (Genner et al., 2010; Kullander, 2003).

Z hlediska morfologie mají cichlidy poměrně vysoké a ze stran zploštělé tělo a velkou hlavu. Samci mívají na hlavě tukový hrbol. Postranní čára bývá rozdělená na dvě části. Dalším typickým znakem jsou čichové jamky, které nejsou s přepážkami (Stawikowski et Werner, 1998; Stiassny et Mezey, 1993).

Barevné vzory se liší nejen mezi druhy cichlid, ale také uvnitř a mezi populacemi druhů (sexuální dichromatismus, polymorfismus a geografická variace), stejně jako v rámci jednotlivců a v závislosti na sociálním postavení (Konings et Dieckhoff, 1992). Přestože je schopnost barvoměny částečně vrozená, její využívání ve specifických a kontextuálně poměrně složitých situacích je ovlivňováno zkušenostmi, životním prostředím, věkem i velikostí zvířat (Hofmann et Novák, 1998).

### 1.1.2 Tribus *Heroini*

Cichlidy tribu *Heroini* jsou druhou největší skupinou neotropických cichlid po tribu *Geophagini* (Říčan et al., 2016) a tvoří důležitou složku neotropické rybí fauny, zejména ve Střední Americe (Miller, 1966; Myers, 1966). Je zajímavé, že to je jediná skupina cichlid, která se vyskytuje na ostrovech Velké Antily (Kuba a Hispaniola) (Říčan et al., 2016).

Cichlidy tohoto tribu vykazují širokou pestrost morfologií, stejně tak i přizpůsobení v ekologii i chování. Jejich taxonomie je velice složitá, kvůli nedostatku fylogeneticky informativních morfologických znaků a opakovaným adaptivním radiacím (Říčan et al., 2008, 2016). Proto je biogeografie mnohem lepší indikátor evolučních vztahů v této skupině

ryb, než je většina morfologických znaků v důsledku jejich ekologické korelace (Říčan et al., 2016).

Až do přepracování skupiny *Cichlasoma* na začátku osmdesátých let byla většina druhů tribu Heroini zahrnuta do tohoto sběrného rodu. Rod *Cichlasoma* dnes zahrnuje pouze 16 velmi podobných alopatrických druhů z Jižní a Střední Ameriky (Froese et Pauly, 2019).

## 1.2 Pigmentace

Barevné vzory jsou nápadné znaky zvířat a mají mnoho důležitých funkcí. Jedním z nich je například rozpoznání příbuzných jedinců. Tyto vzory mají velký evoluční význam pro přirozený výběr (Singh et al., 2015). Změna barvy je pozoruhodný přírodní jev, který se vyvinul u několika skupin obratlovců i bezobratlých. Existují tři hlavní evoluční vysvětlení této adaptivní strategie: (1) přirozená selekce pro kryptické zbarvení (maskování) proti různým pozadím a (2) selekce pro viditelné sociální signály, které maximalizují nalezení partnera, ale zároveň minimalizují odhalení predátory, jelikož jsou vidět pouze krátkou dobu (Stuart-Fox, 2008). Další důležitou funkcí je například (3) aposematické zbarvení, kdy jedinci naznačují svému okolí, že jsou jedovatí nebo nejedlí (Gurthrie et Muntz, 1993). Např. u cichlid byla potvrzena komunikace rodičů se svým potomstvem skrze pigmentační vzory (Keenleyside, 1991).

Zbarvení organismů je vytvářeno třemi způsoby, biolumiscencí, strukturálním zbarvením a použitím pigmentů (Booth, 1990), které se nacházejí ve specializovaných buňkách tzv. chromatoforech. Chromatofor je váček obsahující žlutý, hnědý anebo červený pigment, na jehož okraje jsou napojeny svaly inervované motoneurony. Tyto svaly po příchozím nervovém impulsu váček roztáhnou, což se projeví změnou zbarvení. Při relaxaci svalů se díky své elasticitě váček opět stáhne a zbarvení zmizí (Florey, 1969). U cichlid byly popsány celkem čtyři typy pigmentových buněk: xantofory (žluté), iridiofory (modré), leucofory (bílé) a melanofory (pigmentované tmavě s melaninem) (Fujii, 2000). Tyto pigmentové buňky můžeme nalézt buď v epidermis, nebo hlouběji v tkáních. Všechny typy pigmentových buněk obratlovců (kromě těch v sítnici) pocházejí z nervové lišty, která vytváří nervovou trubici (DuShane, 1934). Jakmile se vytvoří, buňky nervové lišty se rozptýlí ze své pozice podél nervové trubice a migrují uvnitř embrya. Nervové buňky lišty jsou jedinečným znakem nacházející se pouze u obratlovců (Vaglia et Hall, 2000). Mechanismy rozhodující o osudu i migraci buněk hrají důležitou roli při vytváření pigmentových vzorů. Projevy konečného zbarvení organismu mohou být ovlivněny dalšími faktory, včetně interakcí mezi jednotlivými typy pigmentových buněk (Epperlein et Löfberg,

1990), složením extracelulárního matrix, popř. migrací původního bočního pruhu (Parichy, 1996). Velmi důležitou roli hraje načasování růstu při stanovení pigmentových vzorů (Murray, 1990).

### 1.3 Ontogeneze zbarvení

Ontogeneze popisuje průběh vývoje jednotlivých částí i celých organismů, obvykle od oplození vajíčka po dospělou formu (Gould, 1977). Ontogenetické změny zbarvení jsou nevratné změny zbarvení spojené s normálním postupným vývojem jedince daného druhu. Změny ve velikosti, stavu reprodukce, prostředí a metabolismu jsou často spojeny s ontogenetickými změnami zbarvení a mohou nám pomoci pochopit jejich adaptivní význam (Booth, 1990). Ontogeneze nám dále poskytuje informace pro rozpoznávání homologií u pigmentových vzorů, což jsou formy znaků, které zdědilo dva či více druhů od společného předka (Gould, 1977; Brooks et Mc Cleannan, 1991; Flegr, 2007).

Většina studií zabývajících se ontogenezí zbarvení je prováděna na modelovém organismu dániu pruhovaném (*Danio rerio*). Pro tuto malou rybu je typické jako pro jiné modelové druhy velké množství potomstva, krátká generační doba a vnější oplození. Její rychlá embryogeneze podobná té u vyšších obratlovců, je dobře pozorovatelná díky průsvitnému vejci. Dalšími výhodami jsou velké chromatofory a znalost stovek genů, které se účastní ontogeneze zbarvení (Kelsh et al., 1996; McClure et McCune, 2003; Parichy et Johnson, 2001).

Mabee (1995) se ve své práci zabývala ontogenetickou studií zbarvení u čeledi Centrarchidae a zjistila, že vertikální pruhy jsou dominantním prvkem zbarvení, jak je tomu rovněž u cichlid. Rozdělila je na primární a sekundární, přičemž prokázala, že primární jsou pro tuto čeleď homologické. Sekundární pruhy jsou později zřetelné pokaždé mezi primárními pruhy.

Původ a vývoj rozmanitosti barevných vzorů ryb poblíž tropických korálových útesů nebyl stále dopodrobna rozklíčován. Na studium této oblasti se zaměřili Salis et al. (2018). Tato analýza byla provedena na tribu klaunů, čeledi sapínovitých (Pomacentridae), který vykazuje poměrně jednoduché barevné vzory tvořené žádným až třemi vertikálními bílými pruhy na pozadí tmavého těla. Tato studie prokázala, že bílé pruhy vznikají z iridoforů. Překvapením bylo, že mláďata některých druhů (např. *Amphiprion frenatus*) mají na rozdíl od dospělců některé pruhy navíc. Tyto pruhy mizí při přechodu z juvenila na dospělé. Pozoruhodné je, že snížení počtu pruhů během ontogeneze odpovídá sekvencím ztrát pruhů během evoluce, což dokazuje, že diverzifikace barevných vzorů mezi liniemi klaunů je

důsledkem změn vývojových procesů. Nakonec bylo odhaleno, že rozmanitost pruhovaných vzorů hraje klíčovou roli při rozpoznávání druhů.

Na aligátoru mississippském byla zkoumána závislost výsledného zbarvení na velikosti embrya. Bylo sledováno zakládání pigmentačních vzorů a následně byla tato závislost matematicky vymodelována. Bylo prokázáno, že vylíhnutí aligátoři jsou více pruhovaní v případě, že byli jako embrya větší (Murray et al., 1990).

Brown et al. (2012) popsal zajímavou strategii, jak využít zbarvení k možnosti rozmnožování u druhu *Sepia plangon*. Někteří samci jsou za účelem vyhnout se konfliktu s rivalem schopni barevný vzor na svých zádech rozdělit napůl, takže na polovině těla směřující k jinému samci zobrazují samičí vzor, zato na polovině, kterou vidí samice, zobrazují vzor samčí.

## 1.4 Ontogeneze zbarvení u cichlid

Cichlidy jsou jednou z nejrozmanitějších skupin ryb v tropických sladkovodních oblastech a vykazují značné rozdíly v historii života, morfologii a zbarvení. Zubní aparát, fenotypová plasticita a hybridizace mohou usnadnit cichlidám se funkčně, morfologicky a geneticky diverzifikovat (Burruss, 2015). Propracované reprodukční chování a vysoce vyvinutá faryngeální čelist jsou již dlouho považovány jako klíčové faktory pro evoluční úspěch cichlid (Liem, 1973; Keenleyside, 1991).

V posledních několika desetiletích se mnoho vědeckých skupin zabývalo podrobnými genetickými a vývojovými mechanismy, které jsou základem diverzifikace morfologických a behaviorálních znaků u cichlid. Jedním z definovaných mechanismů byla heterochronie. Heterochronie je změna tempa rychlosti evoluce projevující se tak, že některé morfologické děje typické pro určitý časový ontogenetický úsek vývoje se buď zpomalují (pedomorfóza) nebo zrychlují a pak nastává takzvaná peramorfóza (Bird et Webb, 2014; Le Pabic et al., 2016).

Cichlidy jsou jednou ze skupin, u kterých je možné získat vývojové řady zbarvení u většiny druhů. Sběr vývojových sérií usnadňuje rodičovská péče, díky které lze v přírodě snadno dohledat potomstvo v různých vývojových stádiích. Vývojové řady lze také získat od ryb chovaných v akvariálních podmínkách (Říčan et al., 2005).

Obecně vzato existují 2 směry, kterými může evoluce a selekce ovlivnit zbarvení jedinců. První je shora dolů, kdy selekce působí na dospělé a účinek se přenese na larvy. Druhý směr je zdola nahoru, kdy selekce působí na larvy a účinek se přenese až k dospělci. U Středoamerických cichlid bylo zjištěno, že velikost vajíček nekoreluje s variabilitou



larválního zbarvení, jelikož např. *Neotroplus nematopus*, zástupce malých ryb, má velké vejce, nebo naopak obří cichlidy (*Parachromis dovii*) mají průměrně velké vejce. U rodu *Amatitlania* a *Cryptoheros* můžeme tuto hypotézu také vyvrátit z důvodu větších vajec, než by se u takto malé ryby dalo očekávat (K-stratégové) (Říčan et al., 2016).

Převážná část systematických prací v historii, kde byly použity pigmentační znaky, využívala pouze informací ze zbarvení dospělců, a to ještě většinou uchované jako muzejní materiál (Greenwood, 1962). Rozeznání homologních znaků pouze ze zbarvení dospělců je prakticky nemožné (Říčan et al., 2005; 2016). První, kdo propojil pigmentové vzory s fylogenezí u jihoamerických cichlid byl Kullander (1998).

Proces ontogeneze zbarvení u cichlid se tedy dá využít k určení vývojových homologií jednotlivých příčných pruhů. Tento proces lze snadno zdokumentovat od počátku období rozplavání potěru, jenž se také používá jako stěžejní bod pro možné heterochronní posuny (Říčan et al., 2005). Ontogenezi se zabývalo již několik prací, z nichž převážná většina studií proběhla na afrických cichlidách (van der Meer, 1994; O'Quin, 2011). Na prozkoumání amerických cichlid se zaměřili např. Říčan et al. (2005; 2016), Bergmann et Motta (2005) a Beeching et al. (2002).

Díky popisu embryonálního vývoje u druhů *Amatitlania nigrofasciata* (dříve *Cryptoheros nigrofasciatus*) a *Herichthys cyanoguttatus* (Balon, 1959; 1960) můžeme nyní říci, že na počátku vytváření melanických vzorů se objevuje abdominální pruh, který vybíhá z dorzální části žloutkového váčku a směřuje po ventrální ose směrem k ocasní části těla. Toto pozorování můžeme sledovat u všech zástupců tribu Heroini v prelarvální fázi vývoje. Následný způsob vzniku tmavých prvků zbarvení se už liší v rámci podčeledi Cichlosomatinae. Balon et Frank (1953) provedli ontogenetickou studii na zástupci tribu Cichlosomatini, *Aequidens latifrons* (dnes *Andinoacara latifrons*). Zjistili, že na rozdíl od tribu Heroini má místo podélného pruhu zbarvení tvořené několika skvrnami. Larvální zbarvení je už pak rozdílné a typické pro jednotlivé druhy ať už v rámci tribu Cichlosomatini, tak Heroini. Dále pak dochází k bouřlivému namnožení melanoforů a postupné přeměně podélného pruhu na vertikální pruhy a jejich následné spojování, rozdělování a případné zmenšování do skvrn.

Seehausen et Alphen (1999) zkoumali evoluci zbarvení dospělců na jezerních východoafrických cichlidách. Zjistili, že změny zbarvení korelují se změnami ekologie (pruhy a skvrny). Díky tomu, že se cichlidy dostaly do nového prostředí bez kompetitorů, umožnilo jim to obsadit velké množství ekologických nik, což způsobilo vysokou variabilitu barevných vzorů (Schlüter, 2000).

Říčan et al. (2005; 2016) zjistili, že různé barevné vzory u dospělců jsou výsledkem několika ontogenetických drah. Na základě sledování vývoje vertikálních pruhů a jejich označení v obecném modelu lze zjistit homologie zbarvení. U středoamerického tribu *Heroini* existují 4 typy ontogeneze zbarvení založené na počátku larválního období, které se specificky liší ve stupni exprese, délce larválního abdominálního pruhu a načasování tvorby příčných pruhů. Prvním typem je L typ, kde dominantní midlaterální pruh přetrvává po celou dobu vývoje i u dospělého. Tento typ zbarvení je ancestrálním typem zbarvení všech středoamerických cichlid na základě fylogenetické rekonstrukce (Říčan et al., 2016). Druhým typem je B typ, tzv. prekociální (urychlený vývoj), při kterém dochází k redukci laterálního pruhu a zrychlené dominanci vertikálních pruhů, které se vyskytují už před rozplaváním larev. Li typ je unikátní varianta verze L typu, kdy midlaterální pruh je přerušen čtvrtým vertikálním pruhem už na počátku vývoje a vyskytuje se u celé jedné velké linie středoamerických cichlid. Posledním je I typ, typ mezi Li a B typem, u kterého chybí midlaterální pruh a který také postrádá zvýšenou pigmentaci skvrn, jež jsou viditelné u B typu.

Je nutné ještě podotknout, že studie Říčan et al. (2005, 2016) ukazuje, že u středoamerických cichlid existuje pouze devět stabilních vertikálních migračních cest, kudy se mohou pruhy u larev vyvíjet, na jejich základě vzniká celé spektrum diverzity melanických vzorů této skupiny. Různé počty pruhů v dospělosti jsou vytvářeny fúzí a/nebo rozdělením pruhů během ontogeneze. Důvod zvýšení/snížení počtu pruhů zatím zůstává nezodpovězen. Jednou z hypotéz bylo, že prodloužením kaudální část těla se musí zvýšit i počet pruhů, ale výzkum nepotvrdil tuto korelaci (Říčan et al., 2016). Další hypotézou bylo, že základní zbarvení ryb by mohlo fungovat jako nástroj vyhýbání se predátorům (Endler, 1978), tj. mohlo by potvrdit vztah mezi prostředím a počtem pruhů. Tato hypotéza byla Říčanem et al. (2016) zamítnuta. Seehausen et Alphen (1999) pouze zjistili, že cichlidy, které žijí ve skalních habitatech (seškrabávači) nebo ve vegetaci (herbivoři) mají tendence být vertikálně pruhované, protože tato stanoviště jsou více prostorově členitá než jiná, ale vysvětlení změny počtu pruhů zatím stále uniká.

Další důležité zjištění vyplývající ze studie Říčan et al. (2005) jedinečné pouze pro tribus *Heroini* v rámci neotropických cichlid je pevné ukotvení středoboční skvrny ve čtvrtém vývojovém pruhu. U ostatních neotropických cichlid bývá tato skvrna umístěna v pátém pruhu a je tedy vývojově nehomologní ke středoboční skvrně *Heroinů*. Jinými slovy se jedná o apomorfní znak tribu *Heroini*. Jiný ancestrální znak, suborbitální pruh, vyskytující se u všech neotropických cichlid, chybí u středoamerických *Heroinů*. Jeho nepřítomnost je

tedy synapomorfii pro tuto skupinu. Třetím ancestrálním znakem typickým pro středoamerické Heroini je dlouhá přítomnost abdominálního pruhu.

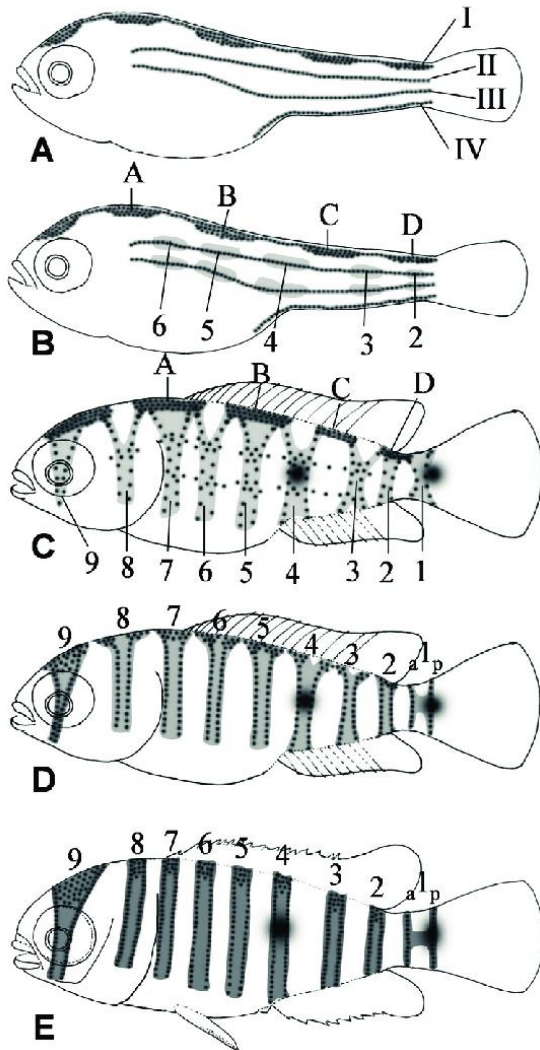
Říčan et al. (2005; 2016) objevili propojení mezi změnami larválního zbarvení během vývoje a zbarvením dospělců. Toto propojení se označuje jako načasování ontogeneze, které navrhuje heterochronní posuny, jež jsou základem hlavních přechodů ve vývoji středoamerických cichlid. Tuto hypotézu experimentálně testovali Prazdnikov et al. (2018), kterou provedli na cichlidě *Amatitlania nigrofasciata*, prostřednictvím manipulace s funkcí hormonů štítné žlázy (TH). Tento výzkum potvrdil, že přechod od larvy k juvenilnímu zbarvení je pod kontrolou signalizace TH. Důležité je, že hormonálně vyvolané změny načasování ontogeneze vedly k pozorovaným posunům zbarvení ontogenezí mezi liniemi, což směřovalo ke vzniku fenotypů, které napodobují fylogeneticky blízké i vzdálené druhy.

## 1.5 Popis vzniku pigmentového vzoru

Pozorováním vývoje pigmentačních vzorů od počáteční fáze ontogeneze po zbarvení dospělců je důležité pro stanovení místa vzniku jednotlivých pruhů. K analýze vytváření jednotlivých prvků zbarvení na těle larvy nebo juvenila bylo použito umístění skvrn A, B, C, D, které vznikají rozpadem dorsálního pruhu.

Skvrnu A nalezneme vždy na počátku hřbetní ploutve a skvrnu D na jejím konci. Skvrny B a C jsou mezi nimi a zůstávají víceméně na svých pozicích. Ze skvrn A, B, D vždy vznikají pruhu 2, 5, 7 a tím pádem je můžeme použít i ke snazšímu rozpoznání ostatních pruhů, které vznikají vždy mezi těmito skvrnami (pruhu 3, 4, 6). Skvrny A - D se rozdělují v rámci tvorby příčných pruhů, kde dochází k jejich resegmentaci. V průběhu utváření vzorů můžeme vždy sledovat celkem 9 pruhů. První pruh (pruh č. 1) je poslední ocasní pruh umístěný na kořeni ocasu. Různé počty pruhů u dospělců jsou dány spojením nebo rozpadem několika pruhů. V případě, že se objeví nadbytek pruhů, tak jsou označeny jako pruh N<sup>a</sup> (anteriorní) nebo pruh N<sup>p</sup> (posteriorní). Například pruh č. 1 se rozpadá na anteriorní část (1<sup>a</sup>) a posteriorní část (1<sup>p</sup>), přičemž z posteriorní části se vytváří ve většině případů nápadná skvrna na kořeni ocasu. Z anteriorní části pruhu č. 1 se vytváří jediný pruh na násadci ocasní ploutve. Pod dorsální skvrnou D vzniká první pruh na těle larvy (pruh č. 2), který spojuje hřbetní a řitní ploutev. Mezi skvrnou C a D vzniká pruh č. 3. Nejvýraznějším pruhem většiny druhů tribu Heroini je pruh č. 4, který je umístěn mezi dorsálními skvrnami B a C. Začíná přibližně ve středu hřbetní ploutve a vespod končí poblíž análního otvoru. Pruh č. 5 vzniká z dorsální skvrny B a šestý pruh vzniká mezi skvrnami A a B. Sedmý pruh je umístěn pod dorsální skvrnou A a směřuje ventrálně zadním okrajem skřele. Umístění

dalších dvou pruhů lze také odvodit od dorsálních skvrn 8. pruh vzniká před dorsální skvrnou A a 9. pruh prochází vždy okem. Pruh č. 8 a 9 jsou z hlediska vývoje nejstálejší a prakticky nikdy nedochází k jejich rozpadu či spojování.



Obr. 1: Obecný model vzniku pruhů

## 2 Cíle práce

Cílem této práce bylo rozmnožit a sesbírat co nejvíce informací o ontogenezi o zbarvení malých cichlid tribu Heroini (*Amatitlania*, *Cryptoheros*, *Hypsophrys*, *Neotroplus*, *Panamius*) a popsat rozdíly a podobnosti mezi jednotlivými druhy a rody.

### 3 Materiál a metodika

Pro analýzu pigmentového vzoru jsem použil hodnocení melaninové pigmentace vytvořené pro středoamerické cichlidy Řičanem et al. (2005). Pro srovnání s ostatními rody jsem využil publikované práce Řičan et al. (2005) a magisterské diplomové práce Muška (2007).

#### 3.1 Laboratorní zvířata

Výzkum byl prováděn na těchto cichlidách tribu Heroini: *Neetroplus nematopus*, *Cryptoheros cutteri*, *Cryptoheros spilurus*, *Amatitlania nigrofasciata*, *Amatitlania* sp. Honduras.

Pro potvrzení jednotvárného vývoje bylo u některých rodů cíleně vybráno více druhů. Všechny ryby byly zakoupeny ve specializovaných akvaristických obchodech z různých koutů naší republiky. U těchto 4 druhů *Cryptoheros spilurus*, *Amatitlania nigrofasciata*, *Amatitlania* sp. Honduras a *Neetroplus nematopus* byly zaznamenány celé ontogenetické řady. Ze článku Řičan et al. (2005) byly do porovnání přidány druhy *Amatitlania nigrofasciata*, *Amatitlania sajica* a *Cryptoheros cutteri*. Z magisterské práce Mušky (2007) jsem do srovnání použil zdokumentované ontogeneze druhu *Hypsohrys nicaraguensis* a *Panamius panamensis*.

#### 3.2 Chov ryb

Dospělé ryby byly odchovávány ve smíšených skupinách po 10 – 20 jedincích v akváriích o objemu od 100 do 350 litrů. Osvětlení jednotlivých odchovných nádrží bylo seřízeno automatickým spínačem na 13 hodin svícení a 11 hodin tmy. Teplota vody se pohybovala v rozmezí 26 až 28 °C a na tuto teplotu byla udržována pomocí automatického termostatu. Ryby byly krmeny 2x denně specializovaným krmením pro cichlidy buď s větším obsahem rostlinné nebo živočišné složky podle potravních preferencí konkrétních druhů. Toto sušené krmení bylo pravidelně střídáno s mraženou stravou, a to buď žábronožky solné, patentky (pakomáří larvy) popř. nitěnky. Každý týden byla vyměněna jedna třetina vody z každého akvária a doplněna ze zásobních nádrží, kde před tím týden odstávala. Pokud byly ryby nalezeny zraněné nebo jinak nemocné, byly z pokusu odstraněny. Vše bylo prováděno na základě doporučené literatury Stawikowski et Werner (1998).

Jednotlivé ryby se zanedlouho začaly párovat. Po zjištění, že jsou samci vždy velice agresivní v období rozmnožování obecně k ostatním rybám v nádrži, ať už jsou to zástupci stejného či jiného rodu, druhu, někdy i k vlastní partnerce, tak jsem je z tohoto důvodu raději nechával vytřít ve společné nádrži, aby si mohli vybíjet agresivitu raději na ostatních rybách než na své samici. Bezprostředně po vytření jsem ostatní ryby přelovil do jiného akvária. Poté jsem vždycky alespoň 2x denně kontroloval a sledoval tento pár, jak pečují o svou snůšku a následně o vylíhnuté potomstvo. V případě, že partneři opakovaně zklamali a nedokázali odchovávat potomstvo, tak jsem jim buď oplodněné jikry, nebo čerstvě vylíhlé jedince odebral a přenesl je s květináčem, popř. kamenem do jiné odchovné nádrže o objemu 60 l a začal jsem se o ně starat. Ontogeneze zbarvení všech druhů jsou založeny nejméně na dvou po sobě jdoucích třeních od dvou párů rodičů. Teplota vody byla v těchto akváriích nastavena na 26 °C a okysličování zajišťovala vzduchovací pumpa. Potěr jsem krmil několikrát denně naupliemi žábřonožky solné (*Artemia salina*), které jsem si vždy odchovával v solném roztoku.

### **3.3 Fotografování ryb**

Za účelem fotografování ryb jsem pokaždé náhodně chytal larvy a později juvenilů v akváriu (vždy alespoň 5 jedinců). Poté jsem je umístil do akvária o objemu 10 litrů, kde byla předem napuštěna zhruba do třetiny voda. Nad akvárium jsem umístil lampu, od které směřovalo světlo přímo do nádrže a na pozadí jsem připevnil bílou čtvrtku.

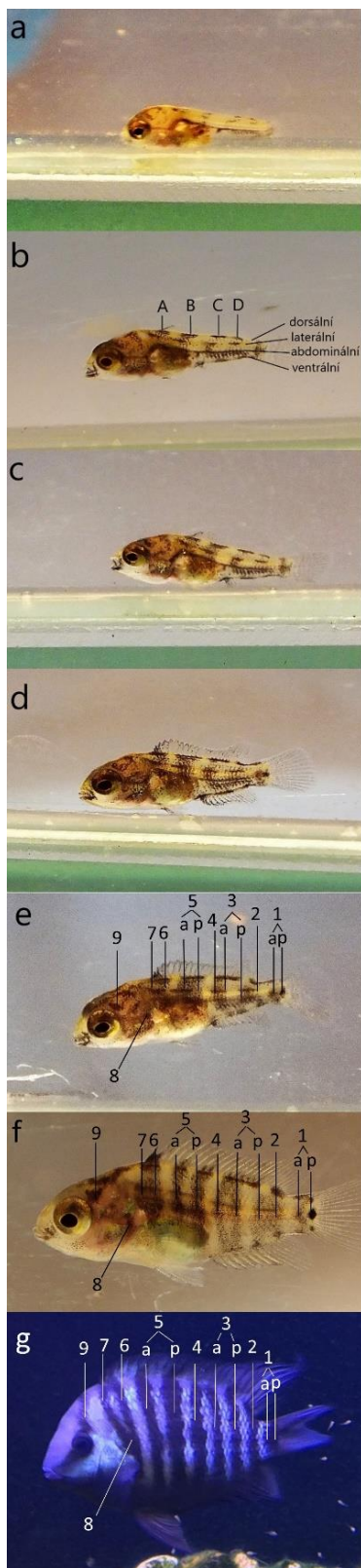
Následně jsem fotografoval jednotlivá ontogenetická stádia pomocí fotoaparátu Fujifilm FinePix HS25. Fotografoval jsem vždy levou i pravou půlku těla a pak jsem vybíral vždy ten snímek, u kterého bylo zřetelnější zbarvení.

První focení probíhalo vždy první den po rozplavání embryí a tyto snímky byly určeny jako počáteční v ontogenetické sérii. Další zaznamenání vývoje bylo uskutečněno pravidelně každých 7 dní u larev a juvenilů a u ryb v posledních fázích ontogeneze každých 14 dní. Interval mezi jednotlivými foceními byly určeny tak, aby bylo možné sledovat tvorbu specifických znaků během ontogeneze. Monitorování ontogeneze skončilo v momentu, kdy zbarvení juvenilů odpovídalo klidovému zbarvení dospělců.

Nakonec jsem z jednotlivých fotografií vytvořil v programu Gimp 2 vývojové série zbarvení, které budou sloužit k rekonstrukci ontogeneze zbarvení pro daný druh.

## 4 Výsledky

### 4.1 Vývoj zbarvení u *Cryptoheros spilurus*



Obr. 2: Vývoj zbarvení u *Cryptoheros spilurus*

Vývoj zbarvení u druhu *Cryptoheros spilurus* začíná tvorbou zřetelného abdominálního pruhu, který můžeme zpozorovat již už u embryí a dále zůstává jako převládající prvek zbarvení u larev. Intenzita zbarvení tohoto pruhu klesá od středu embrya směrem k ocasu. Na konci tohoto pruhu se na ocasním násadci, na počátku ocasní ploutve nachází jedna výrazná skvrna. Ta se postupem času vyvíjí a zvětšuje a objevuje i druhá část prvního pruhu. Ty označujeme jako anteriorní a posteriorní části pruhu č. 1 ( $1^a$ ,  $1^p$ ). Tyto pruhy jsou ještě nějakou dobu spojeny v midlaterální oblasti (po dobu 5 týdnů vývoje).

V druhé fázi vývoje můžeme vidět, jak se zakládají tři ventrální skvrny a čtyři skvrny, označené jako A, B, C, D, které přerušují dorzální pruh stejně jako u všech zástupců tribu Heroini. Pruh č. 4 se vyvíjí v jeho typickém umístění intersegmentárně mezi skvrnami B a C. Zadní část pruhu č. 3 označujeme jako posteriorní ( $3^p$ ) a přední část jako anteriorní ( $3^a$ ). Pruhy se vyvíjejí segmentárně (7, 5, 3, 2) a (6, 4) intersegmentárně ve srovnání s dorzálními skvrnami A-C. Už na larvě je vidět pigmentová skvrna, kterou můžeme zpozorovat v dorsální části hlavy. Tento útvar je v budoucnu základem pro suborbitální pruh č. 9. Již v druhé fázi vývoje můžeme sledovat dorsální, laterální i ventrální pruh. Laterální pruh je viditelný po dobu asi 4 týdnů, kdy se pak rozpadá na jednotlivé části, které se stávají součástí vertikálních pruhů. Ventrální pruh se podílí na vzniku 2., 3. a 4. pruhu. V 5. týdnu vývoje můžeme vidět, že se pruh č. 5 rozpadá na 2 části, opět anteriorní a posteriorní ( $5^a$ ,  $5^p$ ). Zádň část pruhu č. 5 je nejsilněji pigmentovaná a je dominantním prvkem zbarvení celého rodu *Cryptoheros*. Po 5 týdnech vývoje

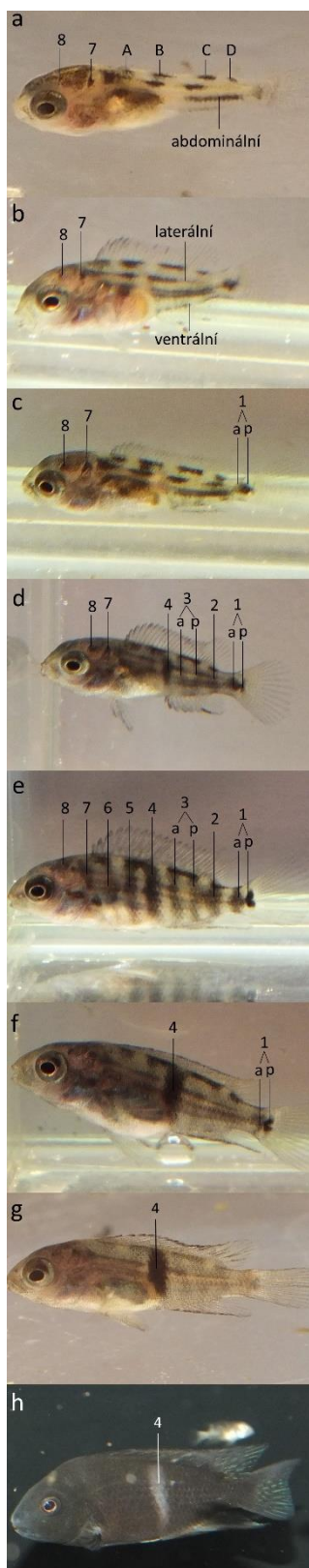


se redukuje abdominální pruh a pozvolna se přeměňuje na vertikální pruhy. V pátém týdnu vývoje lze ještě zpozorovat zakládající se skvrnu na skřelovém víčku, která dává později vzniku pruhu č. 8.

V 6. týdnu vývoje se objevuje specifická podkovovitá struktura, která spojuje pruhy nad přední polovinou řitní ploutve (obr. 2f). Tato struktura je vytvořena z midlaterálních skvrn anteriorního třetího a čtvrtého vyvíjejícího se pruhu. V další týdnu vývoje se ale rozpadá na pruh č. 4 a 3<sup>a</sup>. Tuto strukturu mají všechny druhy *Cryptoheros* i *Amatitlania*.

Počet pruhů u dospělců *Cryptoheros spilurus* na těle a ocasu je tedy 10 (1<sup>a</sup>, 1<sup>p</sup>, 2, 3<sup>a</sup>, 3<sup>p</sup>, 4, 5<sup>a</sup>, 5<sup>p</sup>, 6, 7) + jeden pruh na skřelovém víčku (8) a jeden orbitální pruh (9).

## 4.2 Vývoj zbarvení u *Neetroplus nematopus*

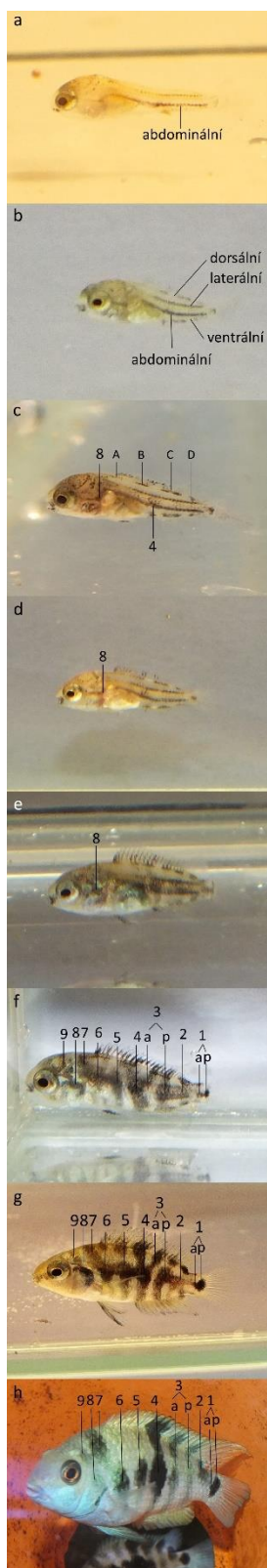


Obr. 3: Vývoj zbarvení u *Neetroplus nematopus*

Již u rozplavané larvy *Neetroplus nematopus* můžeme vidět výrazné pigmentační prvky zbarvení. Jdou zde krásně rozlišit čtyři melanoforové skvrny (A, B, C, D) v dorsálním pruhu a další tři skvrny v laterálním pruhu. Při prvním pohledu na larvu je vidět již rozdělený abdominální pruh v oblasti nad řitním otvorem. Na ocasním násadci můžeme zpozorovat jednu melanoforovou skvrnu, která dává ve třetím týdnu vývoje základ dvěma částem pruhu č. 1 (1<sup>a</sup>, 1<sup>p</sup>), které přetrvávají po dobu asi šest týdnů vývoje. Od počátku vývoje je nad okem vidět malá skvrnka, která je zřetelná po dobu asi 5 týdnů a je základem pruhu č. 8. Ve třetím týdnu vývoje začínají migrovat melanofory z dorsální, laterální, abdominální i ventrální oblasti dorsoventrálně a díky tomu se začínají pozvolna vytvářet vertikální pruhy. Ve čtvrtém týdnu se již objevuje pruh č. 2 a rozpadlý pruh č. 3 na dvě části (3<sup>a</sup>, 3<sup>p</sup>). Dále je v tomto týdnu vývoje zřetelná dominantní skvrna v midlaterální oblasti, která se v dalším týdnu stane součástí pruhu č. 4, rozprostírající se nad análním otvorem, jenž se zůstane jediným pruhem a bude tvořit dominantní prvek celého zbarvení u dospělých zástupců tohoto druhu a v období tření se bude měnit z černého na bílý a zase zpět. Dále je přítomný pruh č. 5 v jeho typické pozici, tj. segmentárně pod dorsální skvrnou B a pruh č. 7 segmentárně pod dorsální skvrnou A. Od sedmého týdne vývoje je u tohoto druhu vidět již pouze dominantní pruh č. 4.

Když se podíváme na celou ontogenetickou řadu, tak můžeme zpozorovat trend vytvoření vertikálních pruhů založených z melanoforových skvrn a následné spojení do jednoho výrazného pruhu uprostřed těla (pruh č. 4), který dominuje zbarvení u dospělců.

### 4.3 Vývoj zbarvení u *Amatitlania* sp. Honduras



Obr. 4: Vývoj zbarvení u *Amatitlania* sp. Honduras

Na obr. číslo 4 můžeme vidět ontogenetickou řadu zástupce rodu *Amatitlania*. Na počátku vývoje je u larvy zřetelný pouze abdominální pruh táhnoucí se od středu těla až k ocasu. V druhém týdnu vývoje jsou již viditelné všechny 4 podélné pruhy (dorsální, laterální, abdominální, ventrální) a jedna skvrna na počátku ocasní ploutve, která se později během vývoje rozpadá na 2 části (1<sup>a</sup>, 1<sup>p</sup>). Dále od třetího týdne života larvy se objevuje pruh na skřelovém víčku (pruh č. 8), který přetrvává až do stádia dospělého. V tomto týdnu se objevují také 4 dorsální skvrny (A, B, C, D) a 3 skvrny ve ventrálním pruhu. V 5. týdnu života se vyvíjí intersegmentárně mezi skvrnami B a C pruh č. 4, který se bude postupně zvýrazňovat a u dospělců vytvoří dominantní prvek celého zbarvení. V pátém týdnu vývoje se ve spodní polovině těla vytváří pruhy č. 2, 3, 4 a 5. Po dobu 5 týdnů přetrvávají výrazné midlaterální pruhy, které jsou přerušeny vytvářejícími se vertikálními pruhy. V sedmé fázi vývoje je vytvořena ze čtvrtého pruhu a přední části pruhu č. 3 (3<sup>a</sup>) struktura ve tvaru Y, ta ale po dvou týdnech mizí a vytvářejí se zde zřetelně oddělené pruhy 4 a 3<sup>a</sup>. Za zmínku stojí struktura ve tvaru h, která je vytvořená z pruhu č. 3, dorsální skvrny C, části midlaterálních pruhů a pruhu č. 2, která je viditelná, stejně jako předchozí struktura tvaru Y pouze po dobu 2 týdnů. Poté se rozpadá na pruh č. 2 a anteriorní část pruhu č. 3 (3<sup>a</sup>). V těchto 2 fázích je vidět také propojení mezi pruhy č. 4, 5 a 6 v midlaterální oblasti, to se opět později také přerušuje. Dále pruh č. 6 a 7 je propojen šikmou spojnicí, která se také po dvou týdnech rozpadá. V pokročilých fázích ontogeneze můžeme také vysledovat zakládající se suborbitální pruh v dorsální části hlavy (9).

Počet pruhů v dospělosti u *Amatitlania* sp. Honduras je na těle a ocasu tedy 9 (1<sup>a</sup>, 1<sup>p</sup>, 2, 3<sup>a</sup>, 3<sup>p</sup>, 4, 5, 6, 7) a jeden pruh na skřelovém víčku (8) a jeden suborbitální pruh (9).

Tab. 1: Srovnání vybraných znaků v jednotlivých fázích ontogeneze u pozorovaných druhů

<sup>1</sup>rozpadlý a zapojený do tvorby příčných pruhů

<sup>3</sup>rozpadlý na 4 části v rámci počínající tvorby příčných pruhů

<sup>5</sup>rozpadlý na řadu jasně viditelných skvrn

<sup>7</sup>rozpadlý na řadu skvrn v interakci se zřetelnými příčnými pruhy

<sup>2</sup>souvislý, s počínajícím přerušením v místě 4 pruhu

<sup>4</sup>rozpadající se na počet příčných pruhů

<sup>6</sup>rozpadlý na řadu skvrn v interakci s nevýraznými příčnými pruhy

znak	fáze ontogeneze	<i>A. nigrofasciata</i>	<i>A. sp. Honduras</i>	<i>A. sajica</i>	<i>C. spilurus</i>	<i>C. cutteri</i>	<i>H. nicaraguensis</i>	<i>N. nematopus</i>	<i>P. panamensis</i>
abdominální pruh a tvorba příčných pruhů	1.	souvislý zřetelný	souvislý nevýrazný	souvislý nevýrazný	souvislý tenký, nevýrazný	souvislý <sup>2</sup> nevýrazný, tenký	ne zcela souvislý nevýrazný v zadní části, v přední ano	výrazně rozdělený v polovině zřetelný	souvislý výrazný
	2.	souvislý zřetelný	souvislý zřetelný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	souvislý tenký, nevýrazný	rozpadlý <sup>1</sup> velmi nevýrazný	souvislý tenký, nevýrazný	výrazně rozdělený v polovině zřetelný	souvislý výrazný
	3.	souvislý zřetelný	souvislý zřetelný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	souvislý tenký, nevýrazný	rozpadlý <sup>1</sup> téměř nepřítomný	rozpadlý <sup>3</sup> výrazný	výrazně rozdělený v polovině zřetelný	souvislý výrazný
	4.	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	rozpadlý <sup>1</sup> téměř nepřítomný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	rozpadlý <sup>1</sup> téměř nepřítomný	rozpadlý <sup>3</sup> výrazný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný, nedominuje	rozpadající se <sup>4</sup> výrazný
	5.	rozpadlý <sup>1</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý <sup>1</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý <sup>1</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý <sup>1</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý na řadu <sup>5</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadající se <sup>4</sup> výrazný	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý na řadu <sup>6</sup> výrazný
	6.	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	slabě viditelný souvislý (vyvinuty příčné pruhy)	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý na řadu <sup>5</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	opětovně souvislý od úrovně 6. pruhu výrazný	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý na řadu <sup>7</sup> výrazný
dominantní midlaterální skvrna (4. či 5. pruh)	1.	4., viditelná	4., viditelná	nezřetelná	nezřetelná	4., zřetelná	4., zřetelná	nezřetelná	nezřetelná
	2.	4., viditelná	4., viditelná	není dominantou	4., zřetelná	4., zřetelná	4., zřetelná	nezřetelná	nezřetelná
	3.	4., viditelná	4., zřetelná	4., zřetelná	není dominantou	4., zřetelná	4., dominantní	nezřetelná	4., zřetelná
	4.	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní	5., dominantní, 4., zřetelná	není dominantou	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní
	5.	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní	5., dominantní, 4., zřetelná	5., dominantní	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní
	6.	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní	5., dominantní, 4., zřetelná	5., dominantní, 4., zřetelná	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní
pruh č. 3	1.	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	2.	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh	nezřetelný	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	3.	nezřetelný	nezřetelný	rozdělen na 2 pruhy	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	4.	jeden pruh	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný
	5.	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy
	6.	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	rozdělen na 2 pruhy
pruh č. 5	1.	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	2.	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	3.	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	4.	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh
	5.	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	jeden pruh	jeden pruh
	6.	jeden pruh	jeden pruh	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh

Tab. 2: Srovnání vybraných znaků v jednotlivých fázích ontogeneze u pozorovaných rodů

<sup>1</sup>rozpadlý a zapojený do tvorby příčných pruhů

<sup>4</sup>rozpadající se na počet příčných pruhů

<sup>7</sup>rozpadlý na řadu skvrn v interakci se zřetelnými příčnými pruhy

<sup>3</sup>rozpadlý na 4 části v rámci počínající tvorby příčných pruhů

<sup>6</sup>rozpadlý na řadu skvrn v interakci s nevýraznými příčnými pruhy

znak	fáze ontogeneze	<i>Amatitlania</i>	<i>Cryptoheros</i>	<i>Hypsohrys</i>	<i>Neetroplus</i>	<i>Panamius</i>
abdominální pruh a tvorba příčných pruhů	1.	souvislý zřetelný	souvislý tenký, nevýrazný	ne zcela souvislý nevýrazný v zadní části, v přední ano	výrazně rozdělený v polovině zřetelný	souvislý výrazný
	2.	souvislý zřetelný	souvislý tenký, nevýrazný	souvislý tenký, nevýrazný	výrazně rozdělený v polovině zřetelný	souvislý výrazný
	3.	souvislý zřetelný zřetelný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	rozpadlý <sup>3</sup> výrazný	výrazně rozdělený v polovině zřetelný	souvislý výrazný
	4.	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný	rozpadlý <sup>3</sup> výrazný	rozpadlý <sup>1</sup> nevýrazný, nedominuje	rozpadající se <sup>4</sup> výrazný
	5.	rozpadlý <sup>1</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý <sup>1</sup> (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadající se <sup>4</sup> výrazný	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý na řadu <sup>6</sup> výrazný
	6.	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	opětovně souvislý od úrovně 6. pruhu výrazný	nepřítomný (vyvinuty příčné pruhy)	rozpadlý na řadu <sup>7</sup> výrazný
dominantní midlaterální skvrna (4. či 5. pruh)	1.	4., viditelná	nezřetelná	4., zřetelná	nezřetelná	nezřetelná
	2.	4., viditelná	4., zřetelná	4., zřetelná	nezřetelná	nezřetelná
	3.	4., viditelná	4., zřetelná	4., dominantní	nezřetelná	4., zřetelná
	4.	4., dominantní	5., dominantní, 4., zřetelná	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní
	5.	4., dominantní	5., dominantní, 4., zřetelná	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní
	6.	4., dominantní	5., dominantní, 4., zřetelná	4., dominantní	4., dominantní	4., dominantní
pruh č. 3	1.	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	Nezřetelný
	2.	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	3.	nezřetelný	jeden pruh	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	4.	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný
	5.	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy
	6.	rozdělen na 2 pruhy	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	rozdělen na 2 pruhy
pruh č. 5	1.	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	2.	nezřetelný	jeden pruh	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	3.	jeden pruh	jeden pruh	nezřetelný	nezřetelný	nezřetelný
	4.	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh
	5.	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	jeden pruh	jeden pruh
	6.	jeden pruh	rozdělen na 2 pruhy	nezřetelný	nezřetelný	jeden pruh

#### 4.4 Srovnání ontogenezí u sledovaných druhů

Ze sestavené tabulky (Tab. 1) je vidět, že některé sesterské druhy jako je např. *Cryptoheros spilurus* a *Cryptoheros cutteri* nemusí mít stejný ontogenetický vývoj, i když dospělci jsou si velice podobní, a dokonce byli dlouhou dobu považováni za jeden druh. Druh *Cryptoheros spilurus* má v prvních třech fázích ontogeneze souvislý, tenký a nevýrazný abdominální pruh, ve 4. fázi dochází k rozpadání tohoto pruhu a zapojování se do tvorby příčných pruhů a od 5. fáze vývoje je pruh prakticky neviditelný. Naproti tomu *Cryptoheros cutteri* má tento pruh už od 1. fáze také souvislý a tenký, ale už s prvním náznakem zúžení v místě 4. pruhu. Hned od další fáze vývoje se abdominální pruh začíná rozpadat a zapojovat do tvorby příčných pruhů, ztrácí se a přestává být viditelný. *Cryptoheros cutteri* má od počátku vývoje zřetelnou 4. midlaterální skvrnu, ale v průběhu vývoje není nikdy dominantní. V 5. fázi vývoje se stává dominantní 5. pruh, který přetrvává až do dospělosti. Zato u druhu *Cryptoheros spilurus* je 4. midlaterální skvrna viditelná od 2. stádia vývoje a již od 4. fáze je 5. pruh dominantou celého zbarvení. Pruh č. 3 prochází taktéž odlišným vývojem. *Cryptoheros spilurus* má abdominální pruh rozdělen na dva pruhy až od 5. stádia, zatímco *Cryptoheros cutteri* ho má rozdělen už od 2. fáze vývoje.

Sesterské druhy (dnes i rody) *Neetroplus nematopus* a *Hypsohrys nicaraguensis* vykazují ještě mnohem odlišnější ontogeneze zbarvení než druhy v rámci *Cryptoheros*. Po provedení molekulárních analýz a prozkoumání morfologie a dnes i ontogeneze můžeme vidět, že jsou velice odlišní a každý patří do svého rodu (Řičan et al., 2016). *Hypsohrys nicaraguensis* má kromě první a druhé fáze vývoje (pouze zadní část) výrazný abdominální pruh, který se ve 3. fázi rozpadá a začleňuje se do tvorby vertikálních pruhů, ale od 6. fáze vývoje je opět výrazný a je dominantou celého zbarvení. Ve srovnání s tímto druhem má *Neetroplus nematopus* od začátku vývoje abdominální pruh rozdělen na dvě části a je zřetelný. V polovině ontogeneze se pruh rozpadne a stane se součástí příčných pruhů a záhy dochází k jeho úplnému vytracení. U tohoto druhu je vidět, že midlaterální skvrna začíná být viditelná a dominantní až ve 4. fázi vývoje. Naproti tomu je abdominální pruh u druhu *Hypsohrys nicaraguensis* vidět od počátku vývoje a dominantní je až od 3. fáze vývoje. Pruh č. 3 se v druhé polovině vývoje rozděluje na dva pruhy u obou druhů.

Ve všech sledovaných znacích se *Amatitlania nigrofasciata* a *Amatitlania* sp. Honduras shodují až na drobné výjimky. V porovnání s nimi se jejich nejbližší studovaný druh *Amatitlania sajica* dost liší. Už v druhé fázi vývoje se u něj rozpadá abdominální pruh a stává se součástí vertikálních pruhů. Dominantní midlaterální skvrna ve 4. pruhu začíná

být viditelná až ve 3. fázi vývoje. Další rozdíl je pak u pruhu č. 3, kdy se rozpadá ve třetí fázi vývoje na dva pruhy, což je o dvě stádia dříve než u ostatních zástupců tohoto rodu.

#### 4.5 Srovnání ontogenezí na rodové úrovni

Při porovnání na úrovni rodů můžeme vidět z Tab. 2, že občas dochází k zásadním rozdílům. Například u rodu *Cryptoheros*, *Amatitlania* a *Hypsohrys* se vyvíjejí abdominální pruh a následně i příčné pruhy víceméně podobně, kdy je abdominální pruh z počátku viditelný, poté se zapojuje do tvorby příčných pruhů a v posledním stádiu už není zřetelný vůbec. Naproti tomu u rodu *Neetroplus* je tento pruh rozdělen od počátku vývoje, poté se rozpadá na počet svislých pruhů a začleňuje se do nich a následně mizí z celého zbarvení. Rod *Panamius* má z počátku podobný vývoj tohoto pruhu, který je ještě dominantnější než u rodů *Cryptoheros*, *Amatitlania* a *Hypsohrys*, ale poté se místo začleňování do pruhů rozpadá na skvrny v interakci s nevýraznými pruhy na pozadí ryb.

Vývoj 4. midlaterální skvrny se shoduje u rodů *Amatitlania* a *Hypsohrys*, *Panamius*, *Neetroplus* a u rodu *Cryptoheros* je odlišný, jelikož se u něj přesouvá dominance na 5. midlaterální skvrnu během 4. fáze vývoje. U rodů *Amatitlania* a *Hypsohrys* je už od počátku pozorovatelná a v polovině vývoje se zvýrazňuje a stává se dominantní. U zbylých dvou rodů, tj. *Panamius* a *Neetroplus* zpočátku není vůbec vidět a poté se v polovině vývoje objeví a zůstává dominantním prvkem zbarvení.

Dalším znakem je pruh č. 3, který se shoduje u všech rodů, pouze se u některých liší v poslední fázi vývoje. Rody *Amatitlania*, *Cryptoheros* a *Panamius* ho mají do poloviny vývoje nezřetelný a poté se jim rozděluje na dva pruhy. Zato u rodů *Hypsohrys* a *Neetroplus* je také nezřetelný, poté se rozdělí na dva pruhy a v posledním stádiu už není zřetelný vůbec.

Jedním ze zkoumaných znaků je také přítomnost a případné rozdělení pruhu č. 5. Zde už docházíme ke značným neshodám. Za zmínku stojí stav, který nastává u rodu *Hypsohrys*, kdy tento pruh není přítomný v žádném stádiu. U rodu *Neetroplus* se objeví pouze v 5. stádiu vývoje a poté je nezřetelný. U rodu *Cryptoheros* ho pozorujeme od druhého stádia vývoje a poté se v polovině rozpadá na dva pruhy.

## 5 Diskuze

Výsledkem mé práce jsou tři ontogenetické řady tří druhů středoamerických cichlid plus jednoho druhu s již známou ontogenezí (*Amatitlania nigrofasciata*). Pro přehlednost jsem následně vytvořil tabulku všech znaků a porovnal je s jednotlivými zástupci všech cílových rodů.

Pro ontogenezi zbarvení *Amatitlania* sp. Honduras je typický laterální pás, který je brzo přerušen slabě vyvinutými midlaterálními pruhy (I typ) a třemi pruhy u dospělců vzadu od midlaterální skvrny v důsledku rozdělení pruhu číslo 3 na dvě části. Zadní (posteriovní) část pruhu č. 5 je nejvíce pigmentovaná a je dominantním prvkem celého zbarvení u rodu *Cryptoheros*, zatímco u všech dalších sledovaných rodů je to 4. pruh.

Na základě zjištěných dat lze říci, že *Cryptoheros spilurus* a *Cryptoheros cutteri* jsou dva odlišné druhy, jak už to navrhoval Říčan et al. (2005). Tyto druhy se liší ve všech znacích, jak bylo popisováno ve výsledcích, ať už je to přítomnost abdominálního pruhu, časování vývoje pruhu č. 1 a 3, či dominantního prvku zbarvení, tj. v případě *Cryptoheros spilurus* pruh č. 5 a v případě *Cryptoheros cutteri* pruh č. 4.

Z mého pozorování vyplývá, že nejúspěšnější z hlediska péče o potomstvo byl rozmnožený druh *Neetroplus nematopus*. Po vytření ve společné nádrži byl chovný pár schopný vždy dochovat v průměru pět až sedm jedinců z 60 vylíhlých až do stádia dospělosti. Toto pozorování potvrzuje pětiletý výzkum provedený Kennethem et al. (2010), při kterém došli k závěru, že do stádia dospělosti přežije průměrně 9 % jedinců. U druhu *Amatitlania* sp. Honduras a *Cryptoheros spilurus* nedošlo v případě rozmnožení ve společných nádržích k přežití žádného potomka do stádia dospělosti.

Všechny zkoumané znaky nasvědčují tomu, že *Amatitlania nigrofasciata* a *Amatitlania* sp. Honduras lze považovat za jeden druh. *Amatitlania* sp. Honduras je pravděpodobně pouze barevná varianta výše zmíněného druhu. V literatuře se můžeme často dočíst, že se jedná o dva odlišné druhy (Schmitter-soto, J. J. 2007; Bagley et al. 2016; Říčan et al. 2016).

Ontogenetická řada vzniku zbarvení vytvořená pro *Neetroplus nematopus* vykazuje výrazné odlišnosti během ontogeneze zbarvení ve srovnání s *Hypsorhys nicaraguensis*. Na základě tohoto srovnání lze usuzovat, že tyto dva druhy nespádají do stejného rodu, což je ostatně dnes převládající názor v systematice této skupiny.

Při porovnání na úrovni rodů můžeme vidět značné rozdíly ve vývoji některých znaků.



Synapomorfním znakem tribu Heroini je dlouho viditelný abdominální pruh. U rodů *Cryptoheros*, *Amatitlania* a *Hypsohrys* se vyvíjí a následně rozpadá a zapojuje do tvorby příčných pruhů podobně. Rod *Panamius* se od nich z hlediska ontogeneze zbarvení odlišuje. Abdominální pruh se sice také rozpadá na počet příčných pruhů, avšak pruhy jsou potlačeny a v ontogenezi dominují pouze midlaterální skvrny v interakci s nevýraznými příčnými pruhy.

U rodu *Cryptoheros* se dominantní midlaterální skvrna u adultních jedinců nachází v 5. pruhu, nikoliv ve čtvrtém jako u všech ostatních ryb z tribu Heroini. Je to rodově specifický znak.

Pruh č. 3 během evoluce neprošel nijak výraznými změnami, jelikož se mezi jednotlivými rody v zásadě moc neliší.

Pruh č. 5 je nejméně evolučně stabilní. U každého rodu se vyvíjí úplně jinak.

## 6 Závěr

V této práci byly nově popsány ontogenetické řady zbarvení tří druhů středoamerických cichlid tribu Heroini. Porovnáním nově popsaných ontogenetických řad s ontogenetickými řadami jiných pěti druhů téhož tribu popsanými jinými autory se ukázalo, jak se některé fylogeneticky příbuzné druhy a následně i rody mohou výrazně lišit či podobat během svého vývoje. Na základě zjištěných dat bylo potvrzeno, že se v případě *Cryptoheros spilurus* a *Cryptoheros cutteri* jedná o dva různé druhy. Výrazné odlišnosti v ontogenezi zbarvení byly také nalezeny mezi sesterskými druhy (a rody) *Neetroplus nematopus* a *Hypsohrys nicaraguensis*. Naopak v případě *Amatitlania nigrofasciata* a *Amatitlania* sp. Honduras lze na základě totožného vývoje všech znaků ve všech stádiích dospět k hypotéze, že se ve skutečnosti jedná o jeden druh.

## 7 Seznam použité literatury

- BAGLEY, J. C., MATAMOROS, W. A., MCMAHAN, C. D., TOBLER, M., CHAKRABARTY, P., JOHNSON, J. B. (2016): Phylogeography and species delimitation in convict cichlids (Cichlidae: Amatitlania): implications for taxonomy and Plio–Pleistocene evolutionary history in Central America. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(1), 155-170.
- BALON, E.K., FRANK, S. (1953): Chov a postembryonální vývoj "modré akary" *Aequidens latifrons*. *Živa* 2/1953: 68-72.
- BALON, E. K. (1959): Die Entwicklung der Texas-Cichlide (*Herichthys cyanoguttatus* Baird et Girard) nach dem Schlüpfen. *Zoologischer Anzeiger* 162: 339-355.
- BALON, E. K. (1960): Vývoj *Cichlasoma nigrofasciatum* (Guenther) v embryonální periodě života. *Věstník Československé společnosti zoologické* 24(3): 199–214.
- BEECHING, S. C., HOLT, B. A., NEIDERER, M. P. (2002): Ontogeny of melanistic color pattern elements in the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Copeia*, 2002(1), 199-203.
- BERGMANN, G. T., MOTTA, P. J. (2005): Diet and morphology through ontogeny of the nonindigenous Mayan cichlid '*Cichlasoma (Nandopsis) urophthalmus* (Günther 1862) in southern Florida. *Environmental Biology of Fishes*, 72(2), 205-211.
- BIRD, N. C., WEBB, J. F. (2014): Heterochrony, modularity, and the functional evolution of the mechanosensory lateral line canal system of fishes. *EvoDevo*, 5(1), 21.
- BOOTH, C. L. (1990): Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40(2): 125-163.
- BROOKS, D. R., MCLENNAN, D. A. (1991): *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, C., GARWOOD, M. P., Williamson, J. E. (2012). It pays to cheat: tactical deception in a cephalopod social signalling system. *Biology letters*, 8(5): 729-732.
- BURRESS, E. (2015): Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences. *Hydrobiologia*. 748(1). 7-27.

- DUSHANE, G. P. (1934): The origin of pigment cells in amphibia. *Science* 80(2087): 620-621.
- EPPERLEIN, H.H., LÖFBERG, J. (1990): The development of the larval pigment patterns in *Triturus alpestris* and *Ambystoma mexicanum*. *Advances in anatomy, embryology, and cell biology*, 118, 1-99.
- ENDLER, J.A. (1978): A Predator's View of Animal Color Patterns. *Evolutionary Biology*. In: HECHT, M.K., STEERE, W.C., WALLACE, B. (eds.): *Evolutionary Biology*, Vol. 11. Springer, Boston: 319-364.
- FLEGR, J. (2007): Úvod do evoluční biologie. 2. vyd. Praha: Academia: 544s.
- FLOREY, E. (1969): Ultrastructure and function of cephalopod chromatophores. *American Zoologist*, 9(2), 429-442.
- FROESE, R., PAULY, D. (2019): FishBase, Version 02/2019 (online) [citováno 12. 4. 2019], dostupné z: <<https://www.fishbase.de/identification/SpeciesList.php?genus=Cichlasoma>>.
- FUJII, R. (2000): The Regulation of Motile Activity in Fish Chromatophores. *Pigment Cell Research*, 13(5): 300-319.
- GENNER, M. J., KNIGHT, M. E., HAESLER, M. P. and TURNER, G. F. (2010), Establishment and expansion of Lake Malawi rock fish populations after a dramatic Late Pleistocene lake level rise. *Molecular Ecology*, 19(1): 170-182.
- GOULD, S. J. (1977): Ontogeny and Phylogeny. Cambridge, *Paleobiology*, 3(3): b1-b3;
- GREENWOOD, P. H. (1962): A Revision of Certain *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) from East, Central and South Africa, *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology.*, 8: 151-208.
- GURTHRIE D. M., MUNTZ W. R. A. (1993): Role of vision in fish behaviour. In: PITCHER, T.J. (ed.): *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd edition. Chapman and Hall, London: 89-128.
- HOFMANN, J., NOVÁK, J. (1998): Velký atlas akvarijských ryb. Brázda, Praha: 363 s.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. (1991): Parental care. In: KEENLEYSIDE, M.H.A. (ed.): *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. Chapman and Hall, London: 191-209.

- KELSH, R. N., BRAND, M., JIANG, Y. J., HEISENBERG, C. P., LIN, S., HAFFTER, P., ODENTHAL, J., MULLINS, M.C., VAN EEDEN, F.J., FURUTANI-SEIKI, M., GRANATO, M., HAMMERSCHMIDT, M., KANE, D.A., WARGA, R.M., BEUCHLE, D., VOGELSANG, L., NUSSLEIN-VOLHARD, C. (1996): Zebrafish pigmentation mutations and the processes of neural crest development. *Development*, 123(1): 369-389.
- KONINGS, A., DIECKHOFF, H. W. (1992): *Tanganyika Secrets*. Cichlid Press, Mishawaka: 207 p.
- 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): Family Cichlidae (Cichlids). In: REIS, R.E., KULLANDER, S.O., FERRARIS Jr., C.J. (eds.) *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*, Edipucrs, Porto Alegre: 606-654.
- LE PABIC, P., COOPER, W. J. & SCHILLING, T. F. (2016): Developmental basis of phenotypic integration in two Lake Malawi cichlids. *Evodevo* 7(1): 1-26.
- MABEE, P. M. (1995): Evolution of pigment pattern development in centrarchid fishes. *Copeia* 1995(3): 586–607.
- MCCLURE, M., MCCUNE, AR. (2003): Evidence for developmental linkage of pigment patterns with body size and shape in danios (Teleostei: Cyprinidae). *Evolution*, 57(8): 1863-1875.
- MILLER, R. R. (1966): Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* 1966(4):773-802.
- MURRAY, J.D., DEEMING, D.C., FERGUSON, M.W.J. (1990): Size-dependent pigmentation-pattern formation in embryos of *Alligator mississippiensis*: time of initiation of pattern generation mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 239(1296): 279-293.
- MUŠKA M. (2007): Ontogeneze zbarvení neotropických cichlid tribu Heroini (*Pisces, Perciformes, Cichlidae*). – Ms.: 64 s. [Diplomová práce, depon. in: Akademická knihovna JU, České Budějovice.]

- MYERS, G. S. (1966): Derivation of the Freshwater Fish Fauna of Central America. *Copeia*, 1966(4): 766-773.
- O'QUIN, K.E., SMITH, A.R., SHARMA, A., CARLETON, K. L. (2011): New evidence for the role of heterochrony in the repeated evolution of cichlid opsin expression. *Evolution & Development*, 13(2): 193-203.
- PARICHY, D.M. (1996): Pigment patterns of larval salamanders (Ambystomatidae, Salamandridae): the role of the lateral line sensory system and the evolution of pattern-forming mechanisms. *Developmental biology*, 175(2): 265-282.
- PARICHY, D.M, JOHNSON, S.L (2001): Zebrafish hybrids suggest genetic mechanisms for pigment pattern diversification in *Danio*. *Development genes and evolution*, 211(7): 319-328.
- PRAZDNIKOV, D.V., SHKIL, F.N. (2018): Experimental evidence of the role of heterochrony in evolution of the Mesoamerican cichlids pigment patterns. *Evolution & development*, 21(1): 3-15.
- RIBBINK, A.J. 1991: Distribution and ecology of the cichlids of the African Great Lakes. In: KEENLEYSIDE M.H.A.: *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, London: 36-59.
- ŘÍČAN O., MUSILOVÁ Z., MUŠKA M., NOVÁK J. (2005): Development of coloration patterns in Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae), *Folia Zoologica*, 54: 1-46.
- ŘÍČAN, O., KULLANDER, S.O. (2008): The *Australoheros* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay and Paraná River drainages. *Zootaxa*, 1724, 1-51.
- ŘÍČAN, O., PIÁLEK, L., DRAGOVÁ, K., NOVÁK, J. (2016): Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification. *Vertebrate Zoology*, 66(1): 3-102.
- SALIS, P., ROUX, N., SOULAT, O., LECCHINI, D., LAUDET, V., FREDERICH, B. (2018): Ontogenetic and phylogenetic simplification during white stripe evolution in clownfishes. *BMC biology*, 16(1): 90.
- SEEHAUSEN, O., MAYHEW, P.J., VAN ALPHEN, J.J.M. (1999): Evolution of colour patterns in East African cichlid fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(3): 514-534.

- SCHLÜTER, D. (2000): Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *The American Naturalist*, 156(S4): S4-S16.
- SCHMITTER-SOTO, J.J. (2007): A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. *Zootaxa* 1603: 1–76.
- SINGH, A., NÜSSLEIN-VOLHARD, CH. (2015): Zebrafish Stripes as a model for vertebrate colour pattern formation. *Current biology*, 25(2): R81-R92.
- STIASSNY, M.L.J., MEZEY J.G. (1993): Egg attachment systems in the family Cichlidae (Perciformes, Labroidei): with some comments on their significance for phylogenetic studies. American Museum of Natural History, New York: 11p.
- STAWIKOWSKI, R., WERNER, U. (1998): Die Buntbarsche Amerikas, Band 1. Ulmer. Stuttgart: 540p.
- STUART-FOX, D., MOUSSALLI, A. (2008): Selection for social signalling drives the evolution of chameleon colour change. *PLoS Biology* 6 (1): e25.
- VAGLIA, J.L., HALL, B.K. (2000): Patterns of migration and regulation of trunk neural crest cells in zebrafish (*Danio rerio*). *International Journal of Developmental Biology*, 44(8), 867-881.
- VAN DER MEER, H.J. (1994): Ontogenetic change of visual thresholds in the cichlid fish *Haplochromis sauvagei*. *Brain, Behavior and Evolution*, 44(1), 40-49.