

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Morfometrická determinace a diferenciacie cichlid rodu
Bujurquina

Bakalářská práce

Anežka Pangrácová

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

České Budějovice 2021

Pangrácová A. (2021): Morfometrická determinace a diferenciace cichlid rodu *Bujurquina* [Morphometric determination and differentiation of cichlids genus *Bujurquina*. Bc. Thesis, in Czech.] - 35 p., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Species diversity of cichlids of the genus *Bujurquina*, occurring in Peru and Ecuador, were subjected to morphometric analysis based on proportional measurements analysed by PCA. The analysis demonstrates determination and differentiation between individual species and their individual determinant morphometric features.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracoval(a) pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne 8. 12. 2021

.....

Anežka Pangrácová

Poděkování

Ráda bych poděkovala panu doc. Mgr. Oldřichovi Říčanovi, Ph.D. za odborné vedení, praktické rady a trpělivost při zpracovávání této bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala své rodině za neustálou podporu v průběhu celého studia.

OBSAH

1	Úvod.....	1
1.1	Amazonie	1
1.2	Druh	3
1.3	Systematická biologie	4
1.4	Morfometrie a systematika	5
1.5	Systematika a taxonomie organismů studovaných v této práci (Neotropické cichlidy)	6
1.6	Rod <i>Bujurquina</i>	8
1.7	Rozšíření studovaných druhů.....	11
2	Cíle práce.....	14
3	Materiály a metodika.....	15
4	Výsledky.....	18
4.1	Determinace a diferenciacce rodu <i>Bujurquina</i>	18
4.2	Ekomorfológická diferenciacce	22
5	Diskuze.....	25
6	Závěr.....	27
7	Zdroje	28
8	Přílohy	34

1 Úvod

Jižní Amerika, a především Amazonie, je domovem nespočtu druhů. Je považována za nejbohatší oblast biologické diverzity, čímž si získává další výzkumníky ke zkoumání druhové diverzity (Kricher, 1997). Jižní Amerika patří do Neotropické oblasti, jedné ze šesti hlavních zoogeografických regionů naší planety. Toto dělení zemského povrchu poprvé navrhl Sclater (1858) na základě avifauny a později toto schéma bylo přijato díky aplikovatelnosti na jiné taxony obratlovců (Wallace, 1876; Holt et al., 2013).

Neotropická oblast je tradičně druhově nejbohatší zoogeografickou oblastí světa, z obratlovců zaujímají největší diverzitu sladkovodní ryby (32 čeledí, na přelomu století s více než 4500 popsánymi druhy; Helfman, 2013). Kolem roku 2016 systematičtí ichtyologové identifikovali přibližně 6080 druhů neotropických ryb (Dagosta et de Pinna, 2019). Tato oblast je stále ve fázi objevování a každým rokem dochází k desítkám popisů nových druhů (Birindelli et Sidlauskas, 2018; Dagosta et de Pinna, 2018) a je zde pravděpodobnost, že skutečná rozmanitost sladkovodních ryb zde přesahuje 7000 i 8000 druhů pro celou neotropickou oblast (Schaefer, 1998; Albert et Reis, 2011), podle nejnovějších odhadů pravděpodobně i 9000 druhů, což je výrazně více než 10 % všech druhů obratlovců na Zemi (Reis et al., 2016).

Neotropická diverzita sladkovodních ryb je rozdělena do 5 hlavních řádů, které dohromady tvoří až 87 % všech neotropických druhů a 96 % amazonských druhů ryb. Jsou jimi Siluriformes, Characiformes, Cyprinodontiformes, Gymnotiformes a Cichliformes (Cichlidae) (Reis et al., 2016; van der Sleen et Albert, 2017; Dagosta et de Pinna, 2019). Cichlidy (Cichlidae) jsou v neotropické oblasti 3. nejpočetnější čeledí hned po Characidae a Loricariidae (Cavalheiro et al., 2020).

1.1 Amazonie

Amazonie je rozlehlá oblast přes 6 000 000 km², která se rozkládá na území Brazílie, Kolumbie, Peru, Ekvádoru, Venezuely, Bolívie, Guyany, Surinamu a Francouzské Guyany. Je zde nejbohatší biologická diverzita ze všech oblastí světa, a to především na západní straně Amazonie. Nachází se zde centrum světové diverzity sladkovodních ryb (Lundberg et al., 1998). Diverzita ryb v této oblasti sahá hluboko do historie až do křídý. Některé moderní klády byly rozlišeny již v paleogénu a ichtyofauna byla moderní už v pozdním miocénu, tedy mnohem dříve než u většiny ostatních skupin obratlovců.

Diverzita organismů v Amazonii je důsledkem jak ekologických, tak historických procesů a nejčastěji se ve studiích objevují 3 nejvěrohodnější hypotézy. První hypotéza

vyplývá z pozitivního vztahu mezi počtem druhů (ryb) a velikostí plochy (povodí řeky) v důsledku poměru rychlostí vymírání a speciace, jež jsou obě závislé na velikosti plochy, a dále nárůst heterogenity stanovišť, který je taktéž korelovaný s velikostí plochy. Další hypotézou je energetická hypotéza, která předpovídá pozitivní vazbu mezi (druhovou) bohatostí a energií dostupnou v systému, a to zvýšením velikosti populace čímž se sníží vymírání, nebo zvýšením rychlosti metabolismu a tím vyšší mírou speciace, nebo změnou ekofyziologických limitů druhů. Historická hypotéza se snaží vysvětlit rozdíly v gradientech rozmanitosti kombinací podmínek prostředí z minulosti s geografickými podmíněnostmi regulujícími možnosti šíření spolu s procesy kolonizace, vymírání a speciace (Oberdorff et al., 2019).

V rámci třetí hypotézy stojí za vysokou diverzitou celé Neotropické oblasti Jižní Ameriky, a především Amazonie, výrazné a dlouhodobé klimatické a geologické změny. Mnohé z nich trvají dodnes, například stěžejní vzestup pohoří And, který měnil vzorce odvodňování řekami. Tyto změny měly za důsledek tlaky působící na organismy, které se musely adaptovat na změny a díky tomu, jako jeden z faktorů, má Amazonka tak obrovskou variabilní biotu (Hoorn et al., 2010). Spolu se zdvihem a rozšiřováním And a jejich zóny vlivu došlo v Amazonii k výrazné transformaci celého vodního prostředí (Lundberg et al., 1998; Kricher, 1997; Hoorn et al., 2010). Před zformováním dnešních Amazonských veletoků a Orinoka se v západní polovině Amazonské pánve rozkládal rozsáhlý mokřad Pebas, s ohromnou a v té době i doposud mimořádnou diverzitou sladkovodních organismů (Gross et al., 2020; Hoorn et al., 2010). Vývoj tohoto mokřadního systému byl ovlivněn geologickými procesy, jako již zmíněným vzestupem And, postupným rozšiřováním subandské a intrakratské pánve a vysokými srážkami. V průběhu těchto změn a času se z něj vyvinulo komplexní akvatické a mokřadní prostředí. Z tohoto systému se začaly vytvářet řeky dnes odvodňující západní Amazonii a Orinoko (Lundberg et al., 1998; Hoorn et al., 2010).

Současné jihoamerické sladkovodní řeky tak z 93% ústí do Atlantiku. Odvodňování Jižní Ameriky bylo historicky dáno hlavně Guyanským a Brazílským štítem a směrem do současnosti tvořícími se Andami. Rozprostírají se tu 2 hlavní vodní systémy. Prvním z nich je Amazonský. Druhý systém je Orinoko ve Venezuele a Kolumbii. Nejdůležitějšími řekami v Amazonii jsou Tocantins a její největší levé přítoky Araguaia, Xingú, Tapajós, Purus, Juruá, Ucayali, Huallaga, Maraňon, Pastaza, Napo, Putumayo či Japurá. Vodní systém řeky Paraná začínal na severu a sléval se do Amazonky a Orinoka, které pramenily v Bolívii a Argentině. S postupnými tektonickými změnami se Paraná oddělila od Amazonky procesem započatým již před 30 miliony let, ale který není zcela ukončen do současnosti. Na konci miocénu se

z velké části podílela na odvodňování západní Amazonie, západního Orinoka a Magdaleny na sever do Karibiku (Lundberg et al., 1998). Díky těmto tektonickým změnám je zde nepředvídatelná variabilita sladkovodních ryb, jak v Amazonii, tak v neotropické oblasti.

1.2 Druh

Druh, jak již naznačeno výše, je základní klasifikační jednotkou biologie a jednou ze základních evolučních jednotek. Obecně lze říct, že druh je nejnižší taxonomickou jednotkou v systematické biologii a skládá se z rodového a druhového jména. Zatímco shoda na tomto konceptu druhu je výrazná, shoda na konkrétní definici či pojetí druhu již vykazuje shodu mnohem menší. Například Mayden (1997) uvádí 22 různých definicí a pojetí druhu. Podle Zachose (2016) se rozlišuje až 32 druhových konceptů, ačkoliv jsou si některé velice podobné. Kevin de Queiroz (2005) rozlišuje 3 problémy pojmu druh: (1) správná definice druhové kategorie (co to je druh?); (2) jaké procesy zodpovídají za existenci druhů? (3) jak by měly být druhy vymezeny?

Každý druhový koncept by měl splňovat 3 pravidla: být univerzální či obecný, snadno aplikovatelný a mít teoretické prvky (Hull, 1997).

Podle fenetického konceptu (phenetic species concept) je druhová úroveň ta, na které lze pozorovat odlišné fenetické klastry. Fenetické druhy jsou založeny na celkové podobnosti a vytvářejí shluky ve znakovém prostoru (Sokal and Sneath, 1963).

Biologický koncept (BSC; biological species concept) pojednává o reprodukčním křížení přirozených populací, a zahrnují se sem všichni jedinci, kteří plodí plodné potomstvo (Dobzhansky, 1935). Nicméně tento koncept nelze uplatnit na organismy neschopné pohlavního rozmnožování (Hull, 1997).

Podle ekologického konceptu (ecological species concept) je druh označován jako linie (nebo úzce související řada linií), která zabírá adaptivní zónu minimálně odlišnou od jakékoli jiné linie v jejím dosahu, a která se vyvíjí odděleně od všech linií mimo její rozsah (Van Valen, 1976).

Fylogenetický koncept druhu (phylogenetic species concept) se dělí na 2 verze. První fylogenetický koncept diagnostický (diagnosability version) označuje druhem nejmenší seskupení populací nebo linií sdílející jedinečnou kombinaci charakteristických znaků (Wheeler and Platnick, 2000a). Druhý fylogenetický koncept monofyletický (monophyly version) říká, že druh je nejmenší taxon rozpoznávaný ve formální fylogenetické klasifikaci. Stejně jako u všech hierarchických úrovní taxonů, v takové klasifikaci jsou organismy seskupeny do druhů kvůli důkazu monofylie (Mishler and Brandon, 1987).

Cronquistův (1978) morfologický koncept (morphological species concept) označuje druh jako nejmenší skupiny, které jsou trvale charakteristické a rozlišitelné průměrnými prostředky. Morfologický koncept, říká, že „druh je společenstvo nebo řada příbuzných společenstev, jejichž charakteristické morfologické znaky jsou dostatečně jednoznačné, aby ho, nebo je, opravňovaly k určitému jménu“ (Regan, 1925; Aldhebiani, 2018). Je ho možné aplikovat na sexuální a asexuální organismy.

Jednotný druhový koncept (unified species concept) se snaží shrnout pod sebe všechny druhové koncepty jako operační kritéria širšího konceptu druhu, kde druhy jsou považovány za odděleně se vyvíjející metapopulační linie. Toto je podle USC jedinou nezbytnou vlastností druhů a dřívějšími kritéria (druhové koncepty) jsou sekundárními vlastnostmi (operačními kritérii) relevantními pro posouzení separace linií (de Queiroz, 2007).

Jednotlivé hlavní druhové koncepty (operační kritéria dle USC) použitelné pro organismy studované v této práci uvádí Tabulka 1.

DRUHOVÉ KONCEPTY	STUDOVANÉ DRUHY
Fenetický	✓
Ekologický	✓
Fylogenetický	✓
Jednotného druhu	✓
Morfologický	✓

Tab. 1: Tabulka druhových konceptů vhodná pro data použita v této práci.

I přes problémy s definicí druhu se s druhem se setkáme v každé biologické disciplíně. Dokonce může tvořit i ten nejmenší základ, jako tomu je v systematické biologii pro nomenklaturu a taxonomii.

1.3 Systematická biologie

Druh je nejnižší taxonomickou jednotkou v systematické biologii a je tedy základní klasifikační jednotkou biologie a zároveň je jednou ze základních evolučních jednotek. Studium druhové rozmanitosti tedy spadá do širšího vědeckého oboru, jímž je systematická biologie. Systematická biologie je vědecká disciplína zabývající se studiem rozmanitosti organismů a vztahy mezi nimi. Tato disciplína má tři základní obory: taxonomii, nomenklaturu a fylogenetiku (Simpson, 1961). Taxonomie se zabývá klasifikací a popisem organismů. Taxon představuje systematické jednotky (druh, čeleď a dále; Vital et al., 2011). Nomenklatura se zabývá pojmenováváním druhů na základě mezinárodně uznávaných pravidel (každý organismus může mít pouze jedno jméno a platí to nejstarší schválené

nomenklaturou; David et al., 2012). Fylogenetika zkoumá vzájemné evoluční vztahy druhů (organismů) (Stavrinides et Ochman, 2009). Rozeznává 3 typy taxonů: monofyletický, parafiletický a polyfyletický. Monofyletický taxon zahrnuje kompletní fylogenetickou linii, tzn. společného předka a všechny jeho potomky. Parafiletický taxon zahrnuje společného předka, ale ne všechny jeho potomky. Polyfyletický taxon sdružuje organismy nepříbuzné, bez společného předka i všech potomků (Minelli, 1993).

S biologickou systematikou spolupracují všechny biologické disciplíny.

1.4 Morfometrie a systematika

Jedním z metodických nástrojů systematické biologie je analýza tvarů a proporcí, morfometrie. Morfometrie spadá do kvantitativních metod. Často díky tomuto se zdá být morfometrie bližší statistice než morfologii (Zelditch et al., 2004). Morfometrie se rozlišuje na klasickou (tradiční) a geometrickou podle odpovídající metody analýzy.

Klasické postupy morfometrie zahrnují jednoduché techniky měření (lineárních vzdáleností či úhlů). Jsou vhodná při porovnávání mezidruhové nebo vnitrodruhové variability ve tvaru a výsledná data jsou kvantitativní. K tomuto typu měření postačí základní měřidla (například posuvné měřítko) (Rohlf et Marcus, 1993). Ačkoliv tento způsob poskytuje dobré informace a představu o velikosti objektu (v této práci ryby), tak jsou podrobnosti strohé. Často měření začíná z jednoho bodu, a tím se hodnoty stávají závislými (chybné umístění měřidla ovlivní zbytek měření) nebo dochází k překrývání, které komplikuje popis nalezených tvarových rozdílů (například změny polohy hřbetní ploutve k zadní části hlavy). Dále pokulháva homologie lineárních parametrů při srovnávání kvalitativních částí v různých částí vývojových stádií organismu nebo neschopnost správně rozpoznat, zda rozdíly mezi objekty se nacházejí v prostoru mezi měřeními body (Zelditch et al., 2004).

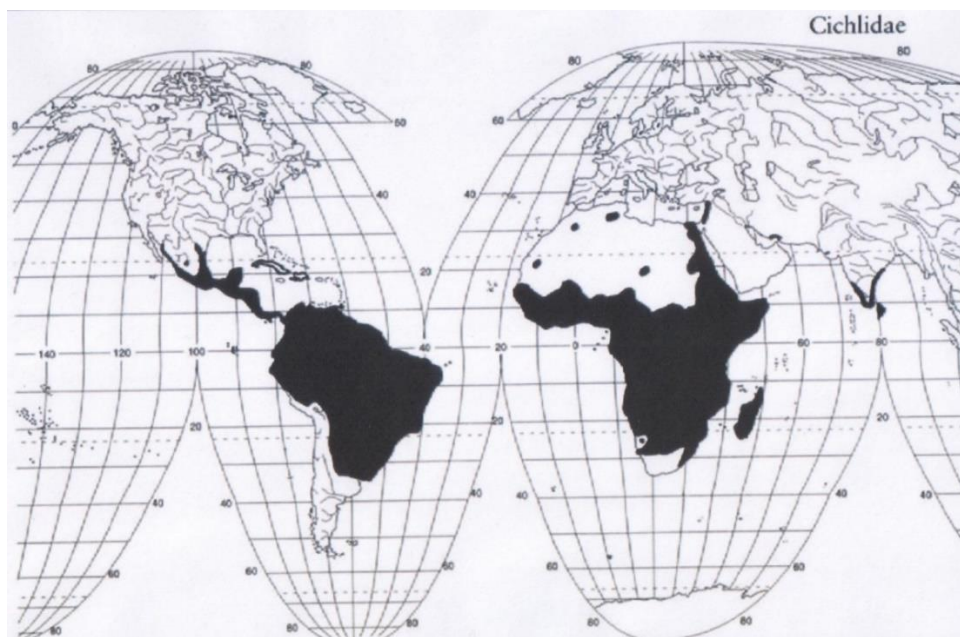
Geometrické metody morfometrie zahrnují moderní postupy kvantitativní analýzy pomocí geometrických metod a vícerozměrné statistiky. Tvarové proměnné (parametry pro popis tvaru) nejsou na sebe výrazně vázané a stávají se navzájem neovlivnitelné a výsledky jdou snadno vizualizovat (Zelditch et al., 2004; Rohlf et Marcus, 1993). Tvar je popisován pomocí tzv. landmarků (orientační body) na kartézské soustavě souřadnic (Rohlf et Marcus, 1993). Tyto landmarky jsou přesné anatomické lokusy, které nalezneme u všech ostatních vzorků v rámci našeho výzkumu či studie (Zelditch et al., 2004). Geometrická morfometrie rozlišuje své metody na analýzu obrysu a analýzu výpočetních bodů, která zobecňuje tvary a jejich změny za pomoci landmarků (místa na objektech, která si vzájemně odpovídají). Metoda analýzy obrysů popisuje tvar objektu pomocí koeficientů vhodných geometrických

modelů. Jedním z těchto příkladů je Fourierova analýza. Toto rozdělení však v praxi tolik nefunguje, obě metody lze vzájemně kombinovat (Zelditch et al, 2004).

1.5 Systematika a taxonomie organismů studovaných v této práci (Neotropické cichlidy)

Cichlidy (též nazývané vrubozubcovití) jsou jednou z hlavních a nejbohatších čeledí ryb (Nelson, 1995). Téměř všechny druhy této čeledi jsou sladkovodní, pouze pár druhů se vyskytuje v prostředí s brakickou vodou. V Jižní Americe se nalézá okolo 700 druhů cichlid a zároveň se podílí z 6–10 % na jihoamerické rybí fauně žijící ve sladkých vodách, ale větší zastoupení mají v Africe (jezero Malawi, Tanganika, Viktoria a další), kde se vyskytuje zhruba 70 % druhů. Dále se nalézají na Madagaskaru, pobřeží Indie a Srí Lanka a na Středním východě (Írán, Izrael a Palestina) a některé byly nalezeny i v Nearktické oblasti (Nelson, 1976; Keenleyside, 1991; Berra et al., 2001; Obr. 1).

Hrdelní postavení břišních ploutví, v dospělosti malé ktenoidní šupiny a vysoký počet trnů v ploutvích ukazuje, že jsou to ryby vývojově mladé.



Obr. 1: Světová distribuce cichlid (Berra et al., 2001).

Diverzita cichlid je výjimečná svou pokročilou péčí o potomstvo a druhým párem čelistí (faryngeální čelisti) sloužících ke zpracování potravy. Existují značné rozdíly ve v charakteristice jak orálního, tak faryngeálního chrupu a čelistí, které odrážejí potravní specializace. Ústní čelisti jsou obecně vysoce pohyblivé, vyčnívající a tvar zubů se velmi liší (většina neotropických cichlid má jednoduché, kuželovité zuby) (Kullander, 2003).

Cichlidy prokazují jednu z nejunikátnějších a nejintenzivnějších způsobů rodičovství u ryb a využívají několik různých systémů páření, od monogamie po polygynandrii. Rozmanitost biotopů, které cichlidy obývají odpovídá jejich počtu systémů rozmnožování. Systém rozmnožování se může u stejného druhu lišit v závislosti na ekologických podmínkách daného biotopu. Nejprimitivnější systém je monogamie, kdy se spolu rozmnožuje vždy jeden samec a jedna samice. Pro tento systém jsou typické namlouvací rituály a péče o potomstvo. Dalším systémem je polygynie, při kterém se jeden samec rozmnožuje s dvěma a více samicemi. Existuje několik typů polygynií, jednou z nich, např. u cichlidy *Lamprologus callipterus* je tzv. zdrojová polygynie, při níž samec brání něco jiného než samice, například potravu nebo teritorium (*Lamprologus callipterus* – samice klade do ulit a samec brání ulity). Posledním systémem, polyandrie, se vyznačuje rozmnožování jedné samice s dvěma i více samci, zatímco samec má pouze jednu partnerku. Zajímavá forma tření u cichlid se nazývá „lekking“. Během tohoto typu tření se může shromáždit 5 000 až 50 000 samců a nastává během dlouhé reprodukční sezóny (Barlow, 2000).

Existují dva obecné způsoby reprodukce cichlid. První z nich je rozmnožování přes substrát, který je evolučně starší, kdy se vajíčka a plůdek přichytí na substrát. Vajíčka a plůdky jsou hlídány v hnízdě vytvořeném v substrátu. Tato strategie je typická pro monogamní páry. Druhou rozmnožovací strategií je nošení vajíčka a plůdku v tlamě. Většinou je nosí samice, ale i u monogamních druhů bylo zjištěno, že i samec (Barlow, 1991; Keenleyside, 1991). Díky této strategii v péči o mláďata jsou řazena mezi tlamovce (Kullander, 1986). U některých druhů, hlavně polygynních druhů, je častý sexuální dimorfismus. Samci bývají větší a více zbarvení než samice. Téměř všechny monogamní cichlidy lze stěží rozeznat, ačkoliv samci bývají v průměru větší než samice (Barlow, 2000).

Cichlidy mají široké spektrum potravy díky různým modifikacím čelistí, zubů a rtů. V průběhu jejich života se zdroje potravy mění. Zvětšené rty někteří využívají k vysávání hmyzu ze štěrbin, zatímco jiní je využívají k vyhledání kořisti. Jsou to herbivoři, planktovoři i karnivoři. U některých druhů se vyvinuly stoličky, díky nimž mohou rozdrtit některé malé měkkýše. Jiné druhy si vytvořily plavecké vzorce, které jim umožňují vplížit se ke kořisti nebo použít větší ryby k úkrytu. A další druhy si vytvořily loveckou techniku zvanou vrážení hlavy, při které strkají hlavu do samičí tlamy, aby vajíčka opustila ústa samice a ty jsou pak požřeny. Díky této predaci se vysvětluje jejich intenzivní péče o mláďata (Yamaoka, 1991; Greenwood and Stiassny, 2002).

Čeleď cichlid se skládá z 5 hlavních podčeledí: Cichlinae, Etroplinae, Heterochromidinae, Pseudocrenilabrinae, Ptychochrominae. Podčeleď Cichlinae je jediná,

kteřá se vyskytuje v Jižní Americe. Ostatní se vyskytují na území Afriky či na Madagaskaru (Smith et al., 2008; Sparks et Smith, 2004). Dnešní systematika neotropických cichlid (Cichlinae) je dělí do 3 velkých tribů: Geophagini, Cichlasomatini a Heroini, a dále do 4 menších.

Podčeleď Cichlasomatinae shrnuje triby Cichlasomatini a Heroini a je jednou z hlavních, největších a nejhojnějších skupin cichlid v Neotropické oblasti. Byla definována Kullanderem (1998) a dříve obsahovala 2 sběrné polyfyletické rody *Cichlasoma* a *Aequidens*. Dnes se sem řadí mnoho desítek rodů z několika sty druhů a samostatný tribus Cichlasomatini zahrnuje 12 rodů a 79 druhů: *Acaronia* (2), *Aequidens* (15), *Andinoacara* (8), *Bujurquina* (18), *Cichlasoma* (13), *Cleithracara* (1), *Ivanacara* (2), *Krobia* (6), *Laetacara* (7), *Nannacara* (4), *Rondonacara* (1), *Tahuantinsuyoa* (2).

1.6 Rod *Bujurquina*

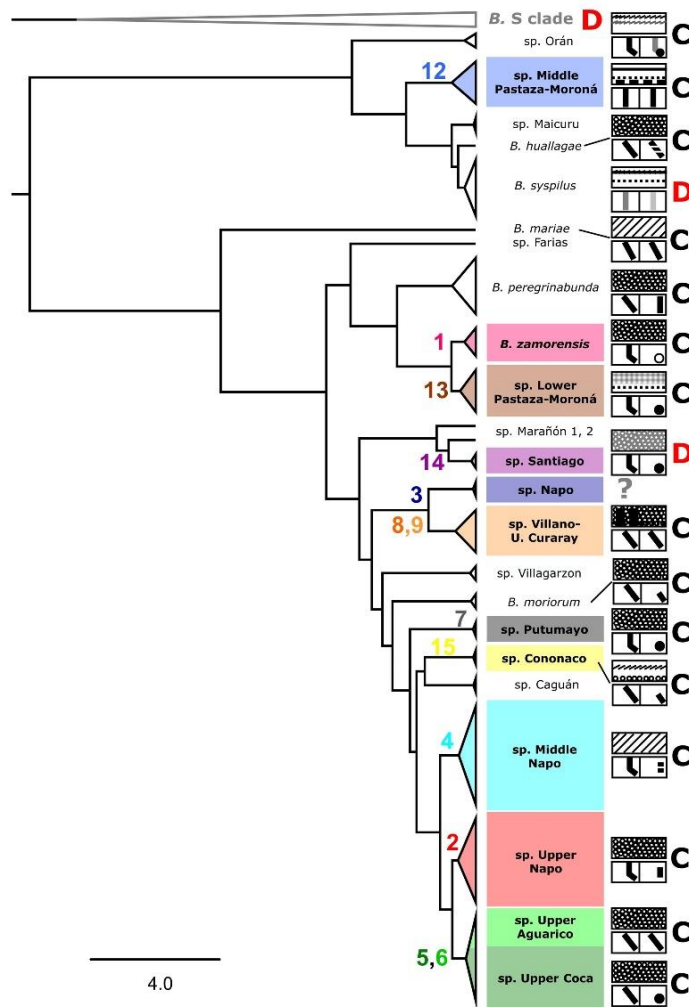
Rodem cichlid zpracovávaným v této práci je rod *Bujurquina*. Tento rod klasifikoval Sven O. Kullander (1986) a dnes zahrnuje 19 popsáných druhů (Froese & Pauly, 2019). Monofylie tohoto rodu byla podpořena molekulárními analýzami (Musilová et al., 2008, 2009; López-Fernández et al., 2010).

Bujurquina se vyskytuje hojně v západních přítocích Orinoka a Amazonky ve Venezuele, Kolumbii, Peru, Bolívii a Brazílii a dále ve výrazně menší diverzitě ve východní Amazonii v Brazílii a v povodí Paraguaye a Parany v Bolívii, Paraguay, Brazílii a Argentině (Kullander, 1986). V západní Amazonii se předpokládá existence více druhů, než je dodnes známo.

Tento rod se dělí na 2 linie, které se liší morfologicky i areálově. Jedna linie se vyskytuje v severní části západní Amazonie (Ekvádoru, jižní části Kolumbie a severní části Peru), mají hřbetní ploutev vzorovanou, rovný pruh jdoucí podle osy těla (až na 2 druhy). Druhy z jižní části (jižní části Peru, Bolívie a Argentiny) mají hřbetní ploutev průhlednou bez vzorování a na boku těla pruh směřující ke konci hřbetní ploutve. Toto rozdělení podporuje i fylogeneze na základě mitochondriálního markeru, genu pro cytochrom b. Avšak se tu objevují ještě nějaké nejasnosti. Zvažuje se existence mnoha nepopsáných druhů (Frnková, 2019), které i fylogenetické vztahy molekulárních analýz podporují s výjimkou dvou druhů (*B. sp. Upper Coca* a *B. sp. Upper Aguarico*), kteří nevytvářejí jasně oddělitelné a rozeznatelné klády, ale jen jeden homogenní klád (Frnková, 2019), které jsou ale snadno rozlišitelné morfologickými znaky (Obr. 2). Morfometrické porovnání by taktéž mohlo přispět k otázce jejich druhové klasifikace.



Obr. 2: Zástupci jednotlivých druhů z povodí Napo a Putumaya v Ekvádoru zpracovaných v této práci.



Obr. 2 (pokračování): Zástupci jednotlivých druhů z povodí Marañón zpracovaných v této práci. Dole fylogenetické vztahy na základě mtDNA genu pro cytochrom b. Škála ukazuje dobu v milionech let. Vpravo jsou pictogramy znázorňující jejich hlavní rozlišovací znaky. V horní polovině pictogramů je pigmentace hřbetní ploutve, levý dolní roh pictogramů

znázorňuje morfologii suborbitálního pruhu u juvenilů a pravý dolní roh suborbitální pruh u dospělců. Písmena C a D znázorňují orientaci pruhu na těle. Převzato a upraveno z Frnková (2019).

1.7 Rozšíření studovaných druhů

Na mapě (Obr. 3) lze vidět výskyt studovaných druhů v této práci, která se soustředí na oblast Ekvádorské Amazonie a přilehlých oblastí v Peru. Nalezneme zde druhy, které jsou velmi izolované (alespoň podle současných znalostí) a vyskytují se pouze v určitém habitatu. Na druhou stranu jsou tu i druhy velice rozšířené, které často žijí v kontaktu s jinými druhy. Většina identifikovaných druhů kopíruje podhůří And a nacházejí se v povodích výhradně s čistou vodou (Sioli, 1984), ale na různých typech substrátu dna. Nížinné oblasti jsou doposud mnohem méně prozkoumané pro jejich obtížnou přístupnost. Voda tekoucí z hor do nížin postupně zpomaluje, její rychlost je dána spádem podkladu, a mění se i charakter podkladu od kamenitého a čisté vody po bahnitý a kalnou vodu, v nížinných řekách nekomunikujících s Andami potom vzniká ještě další typ prostředí, tzv. černé vody na převážně písčitém podkladu. Žití v určitém typu habitatu vyžaduje určité morfologické adaptace. Co se týče rodu *Bujurquina*, obecně se zdá, že existuje těsná specializace jednotlivých druhů na konkrétní habitat (Kullander, 1986; Říčan, 2017).

B. zamorensis je jeden z nejrozšířenějších druhů v rámci studované oblasti. Vyskytuje se v horních částech obou největších povodí v Ekvádoru (Napo i Maraňon). Vyskytuje se parapatricky vůči druhům v povodí Napa (*B. sp. Upper Napo*), Pastazy (*B. sp. Middle Pastaza-Moroná*), a Santiaga (*B. sp. Santiago*).

Druhy *B. sp. Upper Napo* a *B. sp. Middle Napo* jsou poměrně široce rozšířené druhy v oblasti horního Napa a ve středním Napu a jeho hlavním přítoku Aguariku. Mezi nimi existuje hybridní zóna doložená morfologicky i geneticky (Frnková, 2019). Nalezneme je v různě vzdálených povodí, které na sebe nemusí navazovat. Často se tyto druhy vyskytují ve stejné oblasti, kde by mohlo dojít k hybridizaci.

Dalšími parapatrickými druhy k těmto dvěma v povodí Napa jsou *B. sp. Upper Coca*, *B. sp. Upper Aguarico*, *B. sp. Putumayo* (rozvodí mezi tímto druhem a druhy z Napa je na území Ekvádoru velmi nevýrazné a mladé a nedá se mluvit o jasné alopatrii; Frnková, 2019). Spolu s *B. sp. Upper Napo* se vyskytuje i druh *B. sp. Napo*, který je ale znám pouze z jediné efemérní (dnes již neexistující) lokality v rámci hlavního toku Napa, a to pouze na základě několika nedospělých jedinců (tento druh tak v této práci není zařazen).

Alopatrickými druhy k druhům z Napa jsou druhy z hlavního přítoku Napa, řeky Curaray, druhy *B. sp. Villano*, *B. sp. Upper Curaray*, a od nich více vzdálený druh *B. sp. Lower*

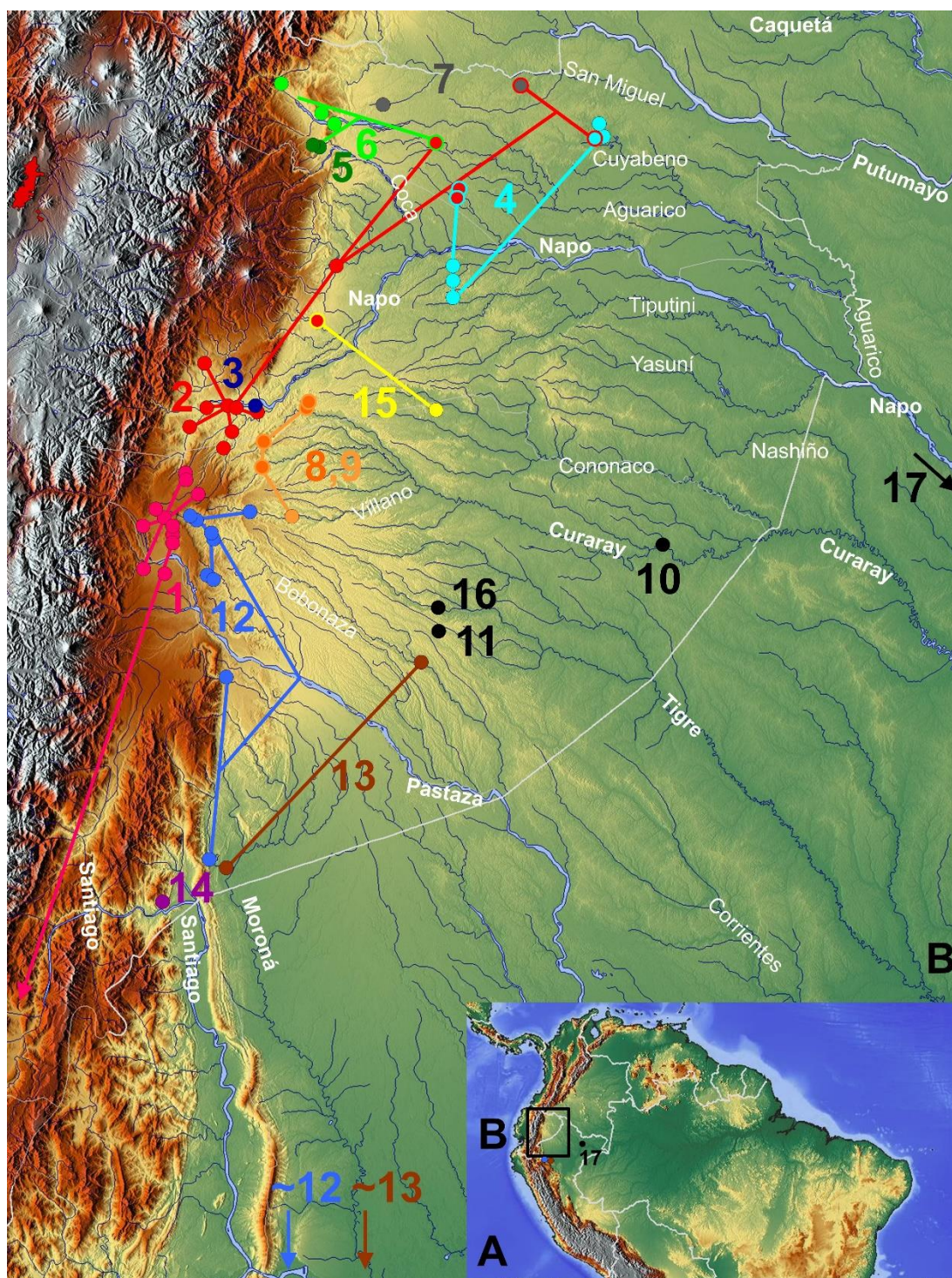
Curaray. Geografické hranice mezi těmito kandidátními druhy zatím nejsou příliš jasné pro malou prozkoumanost povodí Curaray. V rámci povodí Curaray je ještě znám jeden alopatrický druh, z přítoku Curaray zvaného Cononaco, ale tento druh *B. sp.* Cononaco je znám pouze podle velmi malého počtu nedospělých jedinců, a tak v této práci není studován.

Posledním druhem z povodí Napa studovaným v této práci je *B. sp.* Orán, z území Peru, známý pouze z místa, kde se Napo vlévá do Amazonky ca. 1000 km od ostatních zde studovaných druhů v povodí Napa (v té 1000 km mezeře není známo jaké druhy rodu *Bujurquina* se zde vyskytují).

V rámci povodí Pastazy (a samostatného toku Moroná, který má ale stejnou faunu rodu *Bujurquina* jako Pastaza) se nachází tři parapatrické druhy diferencované podle výškového gradientu. V horních tocích, jak již zmíněno, se nachází *B. zamorensis*, ve střední zóně *B. sp.* Middle Pastaza-Moroná, a v nížinné zóně *B. sp.* Lower Pastaza-Moraná. Druh *B. sp.* Middle Pastaza-Moroná se vyskytuje i v nejhořejším toku řeky Villano, která je přítokem řeky Curaray v povodí Napa (to naznačuje, že nejhornější povodí řeky Villano dříve bylo součástí povodí Pastazy, konkrétně řeky Bobonaza; Frnková, 2019).

Povodí řeky Tigre, která leží mezi povodím Napa (Curaray) a Pastazy je nejméně prozkoumaným povodím v rámci Ekvádorské Amazonie a jedná se zároveň o jediné velké povodí jež nekomunikuje s Andami (nepramení v Andách, ale v subandské oblasti). Z povodí Tigre je popsán poměrně pochybně druh *B. pardus* (Arbour et al., 2014), v této práci reprezentován odlišně vypadajícími jedinci klasifikovanými jako *B. sp.* cf. *pardus*, a potom jiným kandidátním druhem *B. sp.* Conambo. Jak *B. pardus* tak oba kandidátní druhy z povodí Tigre jsou známi každý pouze z jediné lokality.

Posledním, nejjižnějším Amazonským povodím v rámci Ekvádoru je povodí řeky Santiago, kde na horních tocích uvnitř Andského masívu žije široce rozšířená *B. zamorensis*, kdežto v subandské oblasti žije parapatricky velmi podobný druh *B. sp.* Santiago.



Obr. 3: Distribuce změřených ryb. Body ohraničené jinou barvou označují pravděpodobné hybridy na základě morfologické determinace. Čísla odpovídají druhům: 1 – *B. zamorensis*, 2 – *B. sp.* Upper Napo, 3 – *B. sp.* Napo, 4 – *B. sp.* Middle Napo, 5 – *B. sp.* Upper Coca, 6 – *B. sp.* Upper Aguarico, 7 – *B. sp.* Putumayo, 8 – *B. sp.* Upper Curaray, 9 – *B. sp.* Villano, 10 – *B. sp.* Lower Curaray, 11 – *B. sp.* cf. *pardus*, 12 – *B. sp.* Middle Pastaza-Moroná, 13 – *B. sp.* Lower Pastaza-Moroná, 14 – *B. sp.* Santiago, 15 – *B. sp.* Cononaco, 16 – *B. sp.* Conambo, 17 – *B. sp.* Orán.

2 Cíle práce

Cílem této práce bylo provést (1) morfometrickou studii na základě vlastních měření a školitelem poskytnutého materiálu ryb rodu *Bujurquina* (Ekvádor, Peru) za použití klasických i mnohorozměrných morfometrických metod a nalézt druhově specifické determinační morfometrické znaky. Druhým cílem (2) bylo pokusit se u nalezených morfometrických nalézt případné ekologické determinanty, které budou korelovat s konkrétním typem habitatu obývaným daným druhem.

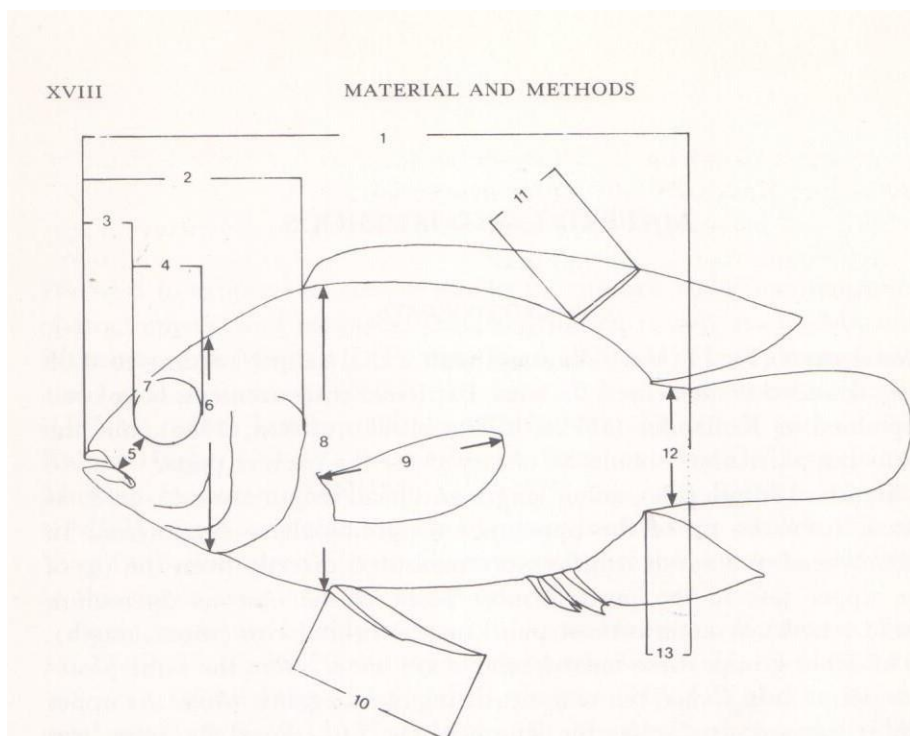
3 Materiály a metodika

Cichlidy byly průběžně loveny v různých částech povodí na území Ekvádoru a Peru a následně dovezeny do České republiky. Tyto ryby byly k výzkumu práce zprostředkovány doc. Mgr. Oldřichem Říčanem, Ph.D.. Každý jedinec, který byl uloven, byl následně zakonzervován 4 % roztokem formaldehydu po dobu několika dní a následně po transportu přesunut do 70 % roztoku ETOH. Aby nedošlo k odbarvení exemplářů je zapotřebí, aby byly skladovány mimo dosah slunečního světla.

Každá ryba měla pro identifikaci přidělené identifikační číslo na trvale připevněním štítku, které zároveň slouží pro identifikaci jedince, ze kterého byla odebrána DNA před usmrcením jedince.

K dispozici jsem měla 19 potencionálních druhů k morfometrickému porovnání (viz. Obr. 2). Již z morfologického pohledu si lze všimnout jejich variabilní pigmentace v hřbetních ploutvích, tváři, skřeli a pruhů na těle. Hřbetní ploutev bývá pruhovaná nebo tečkovaná, suborbitální pruh může mít mnoho forem. Celková pigmentace je různorodá, ale v rámci druhů stabilní.

K měření jsem použila elektronické posuvné měřítko. Na cichlidách byly měřeny následující rozměry identifikované zkratkami (viz. Obr. 4): SL – standart length (celková délka těla; měřena od středu horní čelisti k ohybu na ocasním násadci, který vzniká při ohybu ocasního násadce do stran), HL – head length (celková délka hlavy; měřena od středu horní čelisti po nejdelší okraj skřelového víčka), SNT – snout lenght (délka čumáku; měřena nejkratší vzdálenost od středu horní čelisti k očníci), ORB – orbital diameter (průměr očnice; měřena velikost očnice v horizontální poloze, bylo zapotřebí to změřit několikrát, aby skutečně byla nalezena nejdelší vzdálenost), PRO – preorbital depth (preorbitální vzdálenost; měřena celková délka kosti nacházející se mezi horní čelistí a okem = kost lacrimale, slzní kost), HW – head width (šířka hlavy; měřena shora za okem v nejširším místě), INO – interorbital width (mezioční vzdálenost; měřena shora šířka lebky mezi očima), BD – body depth (výška těla; měřena od místa, kde vyrůstá břišní ploutev kolmo k hřbetní ploutvi, ale měření končí těsně pod hřbetními paprsky), PL – pectoral fin lenght (délka prsní ploutve; měřena od začátku ploutve po nejdelší paprsek ploutve), VRAY – pelvic fin lenght (délka břišní ploutve; měřena od začátku ploutve po nejdelší paprsek ploutve), DSP – lenght of last dorsal fin spine (délka posledního ostnu hřbetní ploutve; měřena délka posledního tvrdého paprsku na hřbetní ploutvi), CPD – caudal peduncle depth (výška ocasního násadce měřena ve středu násadce), CPL – caudal peduncle lenght (délka ocasního násadce; měřena od místa, kde končí řitní ploutev po ohyb na ocasním násadci).



Obr. 4: Měřené rozměry (1 – SL, 2 – HL, 3 – SNT, 4 – ORB, 5 – PRO, 6 – HW, 7 – INO, 8 – BD, 9 – PL, 10 – VRAY, 11 – DSD, 12 – CPD, 13 – CPL) (Kullander et Nijssen, 1989).

Během měření ryba podléhala riziku vysušení. Z tohoto důvodu bylo zapotřebí rybu pravidelně ponořovat do roztoku ETOH, aby nedošlo k jejímu poškození, jako je například odchlípnutí šupin nebo poškození ploutví.

Poté co byl každý jednotlivý údaj na rybě změřen, tak byl následně zaznamenán do připravené Excelové tabulky. Data zapsaná v tabulce (viz. Tab. 2) do analýzy vstupovala jako poměry ke standardní délce, které zpracovával program Canoco 5. Jedná se o nejnovější verzi softwaru, která umožňuje vícerozměrnou statistickou analýzu dat PCA (Šmilauer et Lepš, 2014).

Analýza hlavních komponent neboli PCA (Principal Component Analysis) umožňuje převedení vícerozměrného prostoru do dvourozměrného s co nejmenší ztrátou informací (dat) na základě hlavních komponent. Nejčastěji se používají první 2 hlavní komponenty, které popisují největší proměnlivost čili rozptyl původních dat. (Druhá je na první je ortogonální=kolmá). Hlavní komponenty jsou rotovány, aby co nejjednodušeji popisovaly proměnné a usnadnily nám následnou interpretaci.

Výsledkem PCA je diagram rozdělený na kvartály. Od středu těch kvartálů leží šipky. V této práci šipky představují jednotlivé znaky. Druhy jsou znázorněny v rámci polygonů. Jakým směrem šipka vede, tak tím se zvětšuje míra daného znaku daného druhu (polygonu).

PCA vizualizuje ten mnohorozměrný prostor do 2 os a ty nám řeknou kolik ty osy vysvětlují variability.

Znaky ve směru šipky mají vyšší hodnotu a ubývá do opačné strany.

4 Výsledky

4.1 Determinace a diferenciacie rodu *Bujurquina*

Na základě změřených dat (Tab. 2) vložených a zpracovaných v programu Canoco 5, bylo následně vytvořeno několik ordinačních diagramů zobrazujících, jak se jednotlivé druhy mezi sebou diferencují a podle jakého kritéria. Podle těchto diagramů (viz. Obr. 5-6) jsme schopni říct, jak mezi sebou jednotlivé druhy rozlišit na základě jejich tělesných proporcí. Na diagramu jsou vždy zobrazeny druhy v rámci polygonů, tečky v nich znázorňují jednotlivce. Šipky ukazují na základě postavení daného druhu (polygonu) v čem se liší a do jaké míry (čím je šipka delší, tím je rozdíl znatelnější).

Pomocí změřených znaků bylo zjištěno, že až na pár výjimek má každý druh své unikátní tělesné proporce. Několik druhů je morfometricky velmi podobných, v sumární analýze vektorů jsou totožné (Obr. 5-6; viz. Tab. 3).

Bylo zjištěno, že druhy žijící v povodí Napa mají obecně výraznější rozdíly v proporcích svého těla než druhy z povodí Maraón.

Největší variabilitu v tělesných proporcích v rámci povodí Napa vykazují jedinci a-priory identifikovaní jako hybridy mezi druhy *B. sp. Upper Napo* a *B. sp. Middle Napo*, kteří v PCA analýze zauímají pozici mezi oběma potenciálními rodičovskými druhy. Jsou charakterizováni velkou hlavou, velkou vzdáleností mezi tlamou a očima, má velké oči, dlouhý ocasní násadec a dlouhé břišní ploutve.

Bujurquina sp. Upper Napo (spolu s *B. sp. Upper Coca*) se nalézá na jednom pólu ordinační analýzy s nízkým tělem, malou předoční vzdáleností, nízkým a dlouhým ocasním násadcem, krátkými prsními ploutvemi a krátkým posledním paprskem v hřbetní ploutvi.

Bujurquina sp. Upper Coca má také nízké tělo, malou předoční vzdálenost, nízký a dlouhý ocasní násadec, krátké prsní ploutve a krátký poslední tvrdý paprsek v hřbetní ploutvi, a navíc má oči má blízko u sebe.

Bujurquina sp. Middle Napo (Cuyabeno + Via Auca) se nachází na opačném pólu ordinační analýzy a liší se vysokým tělem, oči jsou daleko od sebe, předoční vzdálenost je velká, mají vysoký ocasní násadec, který je krátký, dlouhé prsní ploutve a dlouhý poslední tvrdý paprsek v hřbetní ploutvi.

Bujurquina sp. Upper Aguarico má velkou hlavu, dlouhý čumák a dlouhé břišní ploutve.

Druhy *B. sp. Upper Curaray* a *B. sp. Villano* jsou z pohledu morfometrie totožné. Oba druhy se vyznačují malou vzdáleností mezi očima, malou předoční vzdáleností, nízkým a dlouhým ocasním násadcem a krátkými prsními ploutvemi.

Bujurquina sp. Lower Curaray se liší malou hlavou, krátkým čumákem, velkými očnicemi, a krátkými břišními ploutvemi.

Bujurquina sp. Orán se morfometricky kryje s jediným dospělým měřeným exemplářem *B. sp.* Putumayo z povodí Putumaya. Oba druhy jsou vysoké, mají velkou předoční vzdálenost, vysoký ocasní násadec, dlouhé prsní ploutve a dlouhý poslední tvrdý paprsek v hřbetní ploutvi.

Zatímco druhy z povodí Napa jsou druhy převážně odlišitelné pomocí morfometrických znaků, u druhů z povodí Marañón nacházíme mnohem větší překryvy mezi jednotlivými druhy.

Druhy *B. zamorensis* a *B. sp.* Santiago jsou velice podobnými druhy v morfometrice. Odlišují se od ostatních malou hlavou, krátkým čumákem, malou očnicí a malou mezioční vzdáleností. Dále mají nízké tělo, nízký ocasní násadec, který je ale dlouhý a mají krátké prsní ploutve. Tyto 2 druhy se od sebe diferencují posledním tvrdým paprskem v hřbetní ploutvi. *B. zamorensis* ho má krátký na rozdíl od *B. sp.* Santiago, který ho má dlouhý.

Na opačném pólu ordinační analýzy se nachází *B. sp.* cf. Middle Pastaza-Moroná (a to především populace řazené k tomuto druhu z Peru) a dále *B. sp.* Conambo. Oba druhy mají všechny měřené proporční znaky velké až na ocasní násadec, který je jako jediný krátký. *B. sp.* Conambo se odlišuje pouze jedním nepřekrývajícím se jedincem. Ekvádorské populace *B. sp.* cf. Middle Pastaza-Moroná mají celkově delší ocasní násadec než populace peruánská a díky tomuto znaku se *B. sp.* cf. Middle Pastaza-Moroná překrývá s *B. zamorensis* a *B. sp.* Santiago.

V rámci druhu *B. sp.* cf. Lower Pastaza-Moroná se s předchozími dvěma druhy překrývá hlavně u své peruánské populace (vysoké tělo a velká hlava, dlouhý čumák, velké oči, které jsou daleko od sebe, vysoký a krátký ocasní násadec, dlouhé prsní ploutve a dlouhý poslední tvrdý paprsek v hřbetní ploutvi). Ekvádorské populace *B. sp.* cf. Lower Pastaza-Moroná se odlišují od peruánských (a od peruánské populace *B. sp.* cf. Middle Pastaza-Moroná a od *B. sp.* Conambo) především malou předoční vzdáleností a krátkými prsními ploutvemi, čímž se ale překrývají s *B. zamorensis* a *B. sp.* Santiago.

Druh *B. sp.* cf. *Pardus* je podobný především ekvádorským populacím *B. sp.* cf. Lower Pastaza-Moroná a jednomu jedinci *B. sp.* Conambo, v rámci dvou dostupných dospělých jedinců nepřekrývajících se s žádným studovaným druhem v povodí Marañón.

species	species number	drainages for PCA	tag	SL	HL	SNT	BD	ORB	HW	INO	PRO	CPD	CPL	PL	VRAY	DSP
sp. cf. pardus	11	Maranon	1476	92.7	0.361381	0.143474	0.407767	0.108954	0.194175	0.126214	0.076591	0.149946	0.133765	0.274002	0.245955	0.15534
			1477	96.7	0.368149	0.155119	0.440538	0.113754	0.211996	0.124095	0.076525	0.156153	0.148914	0.08273	0.270941	0.16029
sp. Conambo	16	Maranon	1473	87.1	0.362801	0.150402	0.3938	0.121699	0.204363	0.113662	0.075775	0.144661	0.145809	0.329506	0.34558	0.176808
			1471	77.7	0.36036	0.138996	0.39897	0.119691	0.204633	0.118404	0.07722	0.148005	0.155727	0.329472	0.238095	0.146718
			coa	69.6	0.354885	0.116379	0.392241	0.12931	0.198276	0.104885	0.064655	0.145115	0.140805	0.323276	0.37069	0.175287
			c08	70.6	0.354108	0.128895	0.393768	0.126895	0.201133	0.109965	0.05949	0.145892	0.151558	0.341493	0.356201	0.15844
			1472	85.9	0.365967	0.12986	0.391859	0.121212	0.205129	0.1144219	0.072261	0.144522	0.142191	0.361306	0.316594	0.168999
sp. Lower Pastaza-Moroná (Mantolvo)	13	Maranon	1232	66.5	0.360902	0.136842	0.384962	0.103759	0.201504	0.120301	0.067669	0.13985	0.335338	0.306767	0.275188	0.123308
			1244	69.9	0.354793	0.130186	0.41774	0.110157	0.203147	0.130186	0.074392	0.155937	0.153076	0.307582	0.319027	0.141631
			1239	68.6	0.341108	0.134111	0.374636	0.103499	0.198251	0.112245	0.056851	0.150146	0.129738	0.27551	0.260933	0.123907
			1231	66.7	0.346327	0.11994	0.421289	0.112444	0.1994	0.115442	0.073463	0.152924	0.143928	0.314843	0.343328	0.13943
			1246	91.9	0.350381	0.143634	0.390642	0.106638	0.202394	0.126224	0.084875	0.138194	0.138194	0.29815	0.264418	0.14037
sp. Lower Pastaza-Moroná (Moroná)	13	Maranon	1278	74.5	0.351678	0.144993	0.406711	0.103356	0.2	0.120805	0.069799	0.154362	0.127517	0.319463	0.318121	0.177181
			1272	83.9	0.348636	0.15733	0.407628	0.098927	0.202336	0.131108	0.075089	0.150906	0.128775	0.313468	0.324195	0.164482
			1277	95.2	0.346539	0.170717	0.382533	0.098779	0.212185	0.135303	0.084034	0.155462	0.12295	0.32458	0.299748	0.153361
			1271	84	0.347619	0.133333	0.394048	0.108333	0.196429	0.127381	0.067857	0.153571	0.142857	0.311905	0.328571	0.144048
sp. cf. Lower Pastaza-Moroná (Peru)	13	Maranon	1328	96.2	0.369023	0.156965	0.428274	0.102911	0.203742	0.205822	0.0842	0.161123	0.127859	0.330561	0.422037	0.160083
			1329	73.2	0.382514	0.151639	0.403005	0.120219	0.215847	0.11612	0.07377	0.153005	0.136612	0.34153	0.381148	0.155738
			1327	85	0.364706	0.150588	0.401588	0.110588	0.214118	0.122353	0.076471	0.165882	0.137647	0.325882	0.342353	0.151765
			achA	66.3	0.363499	0.135747	0.401207	0.126697	0.208145	0.105581	0.060332	0.165913	0.144796	0.316742	0.342383	0.164404
			1330	75.2	0.364629	0.144357	0.393701	0.115486	0.207349	0.120735	0.05643	0.149606	0.14042	0.338583	0.354331	0.154856
sp. Middle Pastaza-Moroná	12	Maranon	1122	74.4	0.37356	0.157593	0.409946	0.13177	0.202587	0.133065	0.081989	0.165323	0.134408	0.314516	0.341452	0.165338
			1112	92.9	0.346569	0.156082	0.398278	0.099031	0.186222	0.134553	0.089343	0.164693	0.133477	0.273412	0.416557	0.14747
			1114	75.8	0.340369	0.133245	0.381266	0.102902	0.187335	0.121372	0.079156	0.146438	0.139842	0.28628	0.316623	0.159631
			1113	88.3	0.357871	0.161948	0.398641	0.106455	0.200453	0.129105	0.087203	0.15885	0.137033	0.298981	0.388448	0.150623
			1121	69.6	0.362069	0.132184	0.395115	0.123563	0.195402	0.12931	0.071839	0.150862	0.137931	0.321839	0.376437	0.175287
			1123	67.2	0.36756	0.139881	0.409226	0.123512	0.202381	0.130952	0.081845	0.162202	0.138893	0.31994	0.357143	0.169643
			1081	74.5	0.362416	0.147651	0.403996	0.122148	0.214765	0.131544	0.079195	0.159732	0.144966	0.342282	0.396658	0.146309
			1089	82.3	0.35723	0.160389	0.394897	0.108141	0.204086	0.133657	0.085055	0.148238	0.136807	0.324423	0.425273	0.161604
			1087	86	0.363953	0.162791	0.406977	0.108302	0.201163	0.125558	0.089372	0.15814	0.14186	0.345349	0.376744	0.131395
			1088	80.9	0.362176	0.148331	0.399258	0.113721	0.195303	0.13597	0.081582	0.154512	0.144623	0.337454	0.431397	0.155748
			sA	72.2	0.351801	0.139889	0.409972	0.114958	0.198061	0.131579	0.078947	0.15651	0.142659	0.32964	0.400277	0.15097
			sB	68.4	0.356725	0.134503	0.397661	0.118421	0.192982	0.108187	0.067251	0.138889	0.135965	0.309942	0.346491	0.146199
		BEZOCASU	79.8	0.342105	0.137845	0.401503	0.107769	0.192982	0.129073	0.082707	0.150376	0.150736	0.334586	0.413534	0.146617	
sp. cf. Middle Pastaza-Moroná (Peru)	12	Maranon	1320	109.4	0.35649	0.169104	0.419005	0.104205	0.210238	0.127057	0.096892	0.157221	0.117916	0.318099	0.399452	0.176417
			1321	104.1	0.354467	0.161383	0.403458	0.103746	0.211335	0.127762	0.085495	0.164265	0.146013	0.317963	0.358309	0.173871
			1322	82.9	0.365501	0.139928	0.39807	0.111339	0.200241	0.107358	0.069964	0.148372	0.147169	0.312425	0.343788	0.164053
			shA	102.5	0.356054	0.165884	0.386098	0.109268	0.223415	0.131707	0.090732	0.156829	0.136595	0.324878	0.369748	0.168629
sp. Santiago	14	Maranon	1261	80.5	0.35528	0.13913	0.361491	0.105559	0.192547	0.108075	0.078261	0.141615	0.157764	0.279503	0.321739	0.137888
			cfZA	73.5	0.368707	0.156463	0.367347	0.117007	0.205442	0.112925	0.072109	0.15102	0.130612	0.254422	0.329252	0.146939
			cfZB	60.2	0.350498	0.129568	0.375415	0.11794	0.182724	0.099668	0.05814	0.146179	0.141196	0.269103	0.290698	0.152824
			1118	88.6	0.382619	0.165914	0.37246	0.115124	0.216704	0.11851	0.088036	0.145598	0.146727	0.28781	0.290068	0.151242
			1269	82	0.359756	0.15122	0.370732	0.108537	0.20122	0.107317	0.07439	0.142683	0.14878	0.262195	0.314634	0.14878
			1264	72	0.373611	0.163889	0.373611	0.113889	0.201389	0.102778	0.069444	0.147222	0.154167	0.273611	0.306944	0.140278
			1262	71.9	0.353268	0.143255	0.385257	0.107093	0.198887	0.109875	0.076495	0.144036	0.141864	0.279555	0.303199	0.155772
			cfZC	67.4	0.356083	0.136499	0.37092	0.11276	0.189911	0.099407	0.071217	0.149852	0.14095	0.280415	0.321958	0.161721
			cfZD	68.3	0.371889	0.147877	0.387994	0.106881	0.204978	0.11713	0.076135	0.146413	0.122987	0.263543	0.326501	0.155198
			1263	68.7	0.365357	0.14556	0.369723	0.10917	0.196507	0.097525	0.07278	0.148472	0.135371	0.280932	0.294032	0.147016
			1119	72	0.373611	0.138889	0.397222	0.126389	0.206944	0.107781	0.068056	0.152778	0.140278	0.323611	0.384722	0.173611
zamorensis	1	Maranon-Napo	1080	87.6	0.347032	0.136986	0.401826	0.103881	0.191781	0.118721	0.075342	0.140411	0.178082	0.288813	0.33105	0.150685
			1078	78.1	0.34315	0.12548	0.403329	0.113956	0.193342	0.116517	0.074264	0.143406	0.161332	0.286812	0.330346	0.147247
			1077	80.2	0.351621	0.138404	0.399002	0.110973	0.200748	0.129676	0.064838	0.134663	0.164589	0.293017	0.374065	0.15586
			1258	70.2	0.347578	0.122507	0.391738	0.115385	0.192308	0.111111	0.065527	0.143875	0.14245	0.303419	0.287749	0.14245
			1107	66.8	0.342814	0.122754	0.372754	0.112275	0.182635	0.103293	0.050898	0.137725	0.157186	0.276946	0.269461	0.142216
			1104	75.4	0.343501	0.139592	0.391247	0.111406	0.192308	0.099469	0.06366	0.14191	0.135279	0.279841	0.291777	0.147215
			1108	64.8	0.337963	0.12037	0.399691	0.111111	0.195988	0.103395	0.058642	0.145062	0.148148	0.308642	0.271605	0.141975
			1105	71	0.349296	0.125352	0.419718	0.115493	0.205634	0.115493	0.064789	0.149296	0.149296	0.311268	0.31831	0.156338
			1255	81.7	0.339045	0.140759	0.386781	0.104039	0.201958	0.107711	0.075887	0.148103	0.139535	0.266683	0.264382	0.139535
			1103	94.6	0.331924	0.133192	0.420719	0.096195	0.208245	0.117336	0.086681	0.15222	0.156448	0.29704	0.274841	0.115222
			1226	97	0.342268	0.145361	0.393814	0.094485	0.199599	0.116495	0.084536	0.14433	0.163918	0.278351	0.325773	0.154639
			1067	80.7	0.344486	0.121325	0.392426	0.109046	0.187113	0.115524	0.071871	0.135008	0.138786	0.304843	0.386378	0.158612
			1071	95.6	0.33159	0.132845	0.35251	0.111925	0.192469	0.110879	0.064728	0.125523	0.151674	0.283473	0.313808	0.143305
			1079	106	0.339623	0.15566	0.385849	0.096226	0.204717	0.121698	0.09434	0.137736	0.162264	0.295283	0.405943	0.15566
			1066	114	0.359649	0.154386	0.377193	0.101754	0.210526	0.127193	0.090351	0.135088				

Druh	Číslo druhu	Povodí	Kombinace znaků	HL	SNT	BD	ORB	HW	INO	PRO	CPD	CPL	PL	VRAY	DSP
sp. cf. Middle pastaza - moroná (pe)	12	Maranoni	++++++-++	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
sp. cf. Lower Pastaza - Moroná (peru)	13	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
sp. Lower pastaza - moroná (Moroná, Ec)	13	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
sp. Conambo	16	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
sp. Middle pastaza - moroná (Ec)	12	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
sp. Upper Napo (hybrids)	2x4?	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Upper Aguarico	6	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Lower Curaray	10	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
zamorensis	1	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Santiago	14	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Middle Napo (Cuyabeno+Via Auca)	4	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Putumayo	7	Putumayo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Orán	17	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Upper coca	5	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Upper Napo	2	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Upper Curaray	8	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Villano	9	Napo	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. cf. pardus	11	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sp. Lower pastaza - moroná (Montalvo, Ec)	13	Maranoni	++++++0+-0+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tab. 3: Porovnání změřených znaků studovaných druhů podle výsledků ordinační analýzy zaznamenané jako větší proporce (symbol +), menší proporce (symbol -) nebo že podle dané části těla nelze druh identifikovat (symbol 0/prázdné okénko v tabulce). Symboly +, - a 0 tvoří kombinační sekvence znaků, která je pro ně charakteristická. Sekvence, v černé barvě písma v tabulce odděluje jednotlivé druhy jako odlišné. Naopak sekvence v barvě červeného písma v tabulce identifikují pod sebou druhy identické v kombinaci proporčních vektorů. Sekvence pod sebou v oranžové barvě odlišuje druhy pod sebou, které jsou skoro stejné.

4.2 Ekomorfologická diferenciace

Ordinační diagramy z PCA analýzy dokázaly, jak se jednotlivé druhy v rámci povodí Maraňónu a především Napa diferencují, a že v obou případech jsou druhy děleny podle stejné hlavní osy, jež koresponduje s lotic – lentic dichotomií.

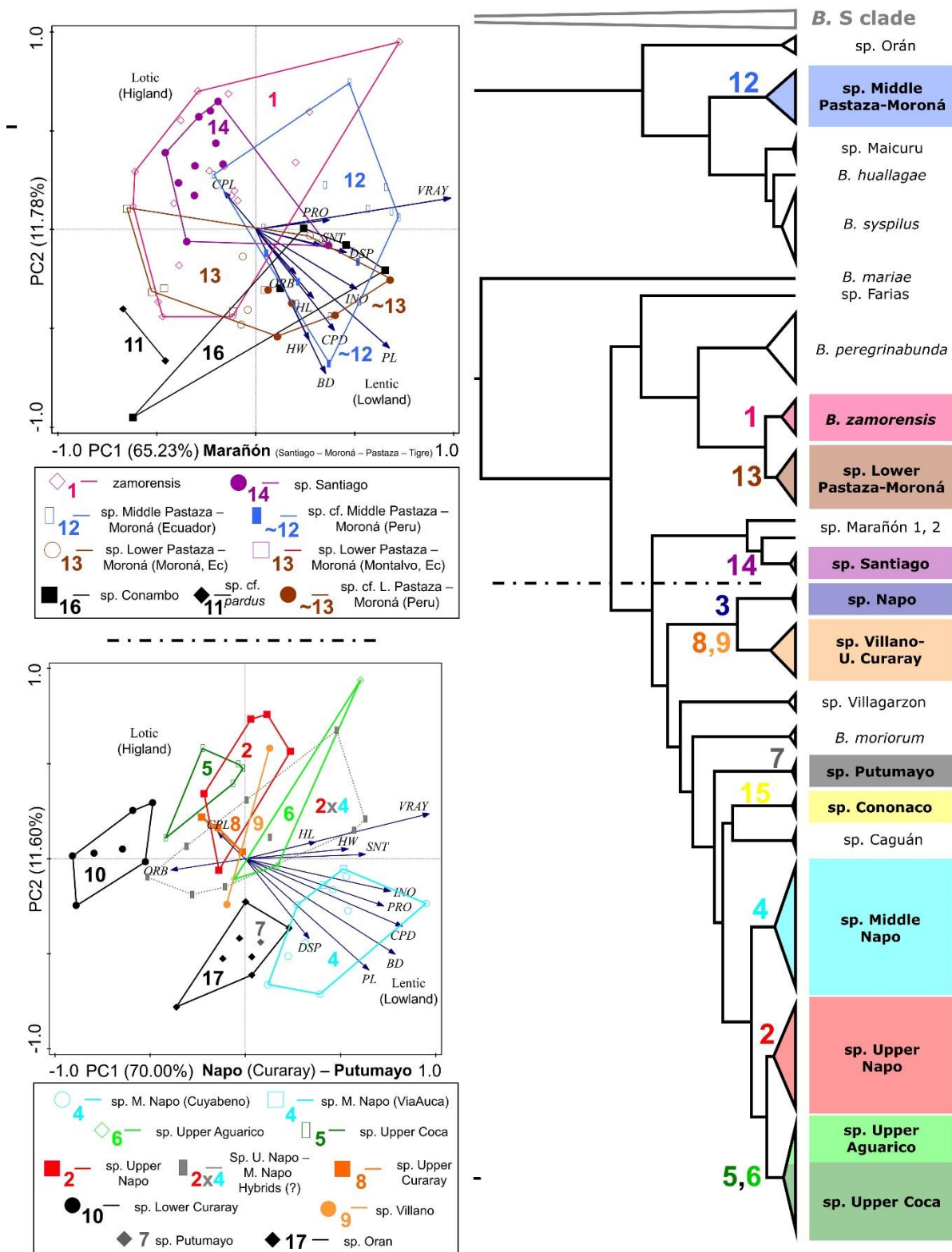
U zde měřených znaků největší korelaci s hlavní osou dělící druhy na lentic-lotic ekomorfy vykazuje délka a výška ocasního násadce (CPL, CPD), a po té výška těla (BD) a délka prsní ploutve (PL). V této práci s nimi v některých případech taktéž v menší míře či intenzitě koreluje šířka hlavy (HW), délka hlavy (HL), a i velikost orbity (ORB; lotic ekomorfa z čistších vod má menší oko než lentic ekomorfa z kalnějších či stinnějších vod), a to ale pouze v povodí Maraňón, v případě povodí Napa nikoliv. Ostatní znaky se zdají být ve všech případech nekorelované s hlavní ekomorfologickou dichotomií a podílejí se na separaci jednotlivých druhů mimo tuto hlavní ekomorfologickou osu.

Studované druhy žijící v povodí Maraňón PCA analýza oproti situaci v povodí Napa odděluje jen v náznacích. Je to pravděpodobně dáno tím, že jsou to druhy, které se nepotkávají, a míra sympatrie je zde menší, a tak i selekční tlak na výrazně odlišnou morfologii těla je zde menší. I zde v povodí Maraňón ale platí lotic – lentic dichotomie v ocasním násadci, výšce těla a prsních ploutvích. Druhy žijící v tekoucích (lotických) vodách (například *B. zamorensis* nebo *B. sp. Santiago*) v podhůří And a okolí mají dlouhý a nízký ocasní násadec sloužící jako hlavní motor pohybu. Nejsou robustní, celkově tělo mají nízké a krátké prsní ploutve. Naopak druhy více v nížinných vodách vykazují krátký a vysoký ocasní násadec, vysoké tělo a dlouhé prsní ploutve jako to mají například *B. sp. cf. Lower Pastaza-Moroná* nebo *B. sp. cf. Middle Pastaza-Moroná*, především v rámci jejich nejvíce nížinných peruánských populací.

Druhy z povodí Napa a Putumaya jsou mnohem lépe rozlišitelné. Mají vyšší míru sympatrie nebo parapatry v rámci jednoho povodí a je na ně tedy pravděpodobně vyvíjen silnější selekční tlak na jejich morfologickou diferenciaci. Lotic – lentic dichotomie v tomto povodí jasně dělí druhy žijící v andské či subandské zóně (*B. sp. Upper Coca* a *B. sp. Upper Napo*) od více nížinných (*B. sp. Middle Napo* nebo *B. sp. Orán*).

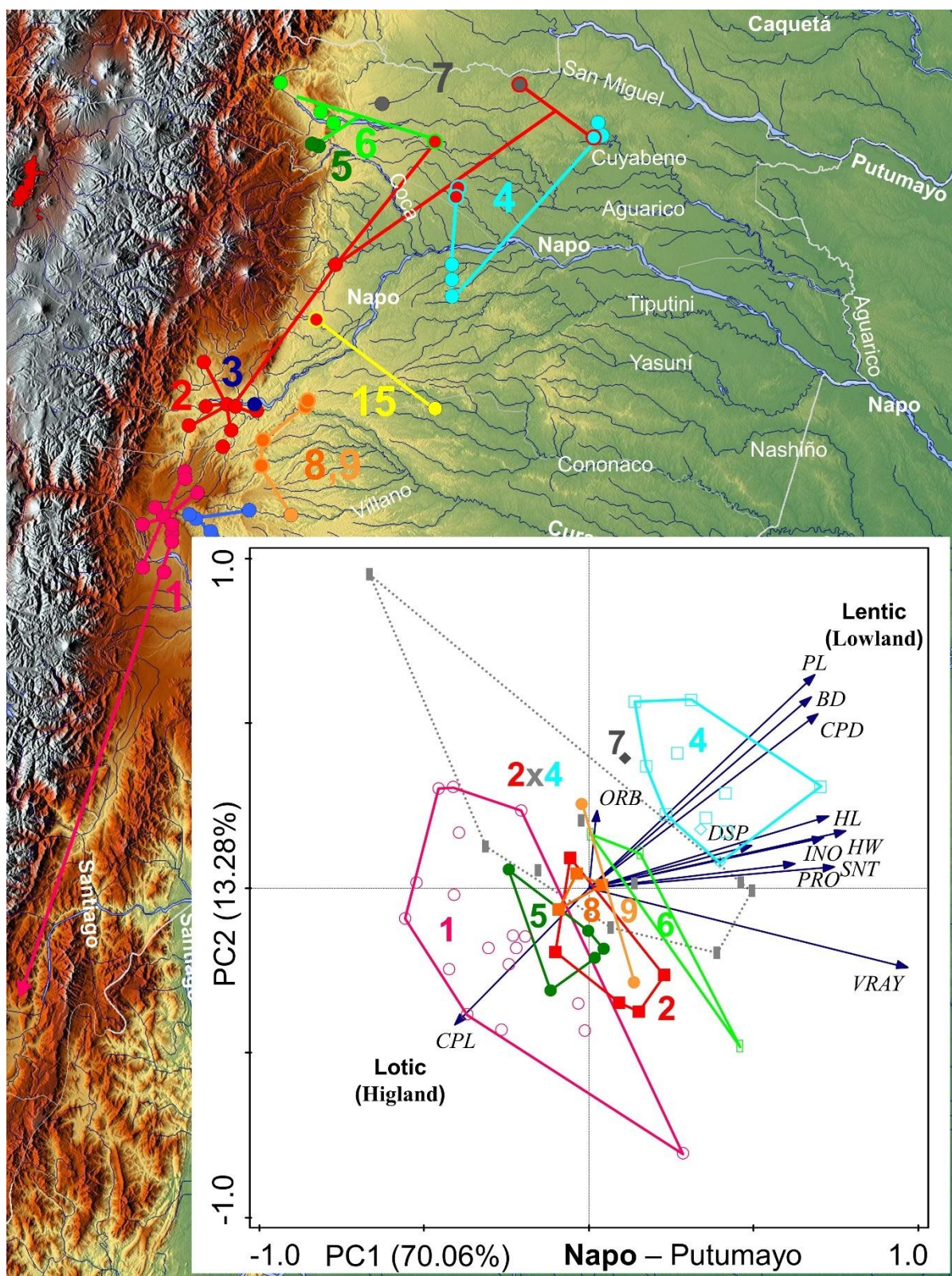
Nejlépe je lotic – lentic dichotomie vidět na Obrázku 6, kde je z analýzy velmi patrná ekomorfologická diferenciace a její korespondence s geografii a charakterem lokalit a oblastí výskytu jednotlivých druhů. (1) *B. zamorensis* žije přímo v andské zóně, kde jsou nejsilněji tekoucí toky. Směrem odtud na severovýchod druhy postupně obývají více nížinnou oblast, kde postupně proud toků zpomaluje (nejvíce druh 4, *sp. Middle Napo*). Zároveň se směrem na sever, jelikož se jedná o jedno povodí, druhy historicky potkávají, a jednak na ně působí tlak

se diferencovat, a jednak zde nalézáme mnoho hybridů (Upper Napo vs. Middle Napo vs. Aguarico vs. Putumayo).



Obr. 5: Ordinační diagramy zobrazující znaky studovaných druhů v rámci povodí Marañón (nahore) a Napa a Putumaya (dole). Na obou diagramech si lze všimnout loticko – lentické dichotomie. Vpravo je kladogram fylogenetických vztahů (viz. Obr. 2). Předěl v kladogramu

odděluje druhy z povodí Marañón a Napo plus Putumayo. Ordinační digramy jsou v plné velikosti vyobrazeny v přílohách 1 a 2.



Obr. 6: Modifikovaná analýza druhů z povodí Napo a Putumaya, ze které byly vyřazeny druhy mimo mapu.

5 Diskuze

Ačkoliv doposud jsou v Ekvádoru známe pouze 2 druhy rodu *Bujurquina*, podle morfologických znaků a molekulární fylogeneze je jich rozlišeno až 16 (Frnková, 2019). Změřená morfometrická data získaná v této práci odlišují v povodí Napa 3 druhy kompletně (*B. sp.* Lower Curaray – 10, *B. sp.* M. Napo (Cuyabeno + Via Auca) – 4, *B. sp.* Orán – 17) a 4 druhy částečně. Zatímco v povodí Maraňónu morfometrická data odlišuje 1 druh kompletně (*B. sp.* cf. *Pardus*) a 5 druhů částečně.

Mezi těmito 16 podporovanými druhy v Ekvádoru bylo zjištěno, že některé měřené znaky (velikost ocasního násadce, výška těla a délka prsních ploutví) jsou silně korelovány s charakterem obývaného prostředí. Na západní straně v podhůří And se nacházejí rychle tekoucí (lotické) řeky, které směrem na východ zpomalují, a tento gradient se odráží v tělesné stavbě studovaných druhů. Čím je proud silnější, tím je ocasní násadec delší a nižší a tělo je taktéž nižší a delší, a taktéž mají kratší prsní ploutve. Směrem od andského pohoří na východ do klidněji tekoucích (lentických) vod jsou ryby vyšší, s kratším ocasním násadcem, delšími prsními ploutvemi a často i větším okem.

Lotic – lentic dichotomie byla u Neotropických cichlid obecně identifikována v práci Říčan et al. (2016) jako platná obecně u tohoto velkého kládu cichlid. Později byly stejné znaky korelující s lotic – lentic dichotomií ekomorfologie identifikovány i u rodu *Bujurquina* v části peruánské Amazonie (Říčan, 2017). Jedná se o morfometrický a meristický komplex postkraniálních znaků, jež koreluje s prostředím obývaným daným druhem (skupinou). Lotická ekomorfa je charakterizována dlouhým a nízkým tělem, dlouhým a nízkým ocasním násadcem, vyšším počtem obratlů a šupin v podélné řadě, nízkým počtem ostnů v řitní ploutvi, a krátkými prsními ploutvemi. Lotická ekomorfa se typicky vyskytuje v silněji tekoucích vodách převážně na kamenitém podkladu.

Lentická ekomorfa je charakterizována opačně, tedy krátkým a vysokým tělem, krátkým a vysokým ocasním násadcem, nižším počtem obratlů a šupin v podélné řadě, vyšším počtem ostnů v řitní ploutvi, a krátkými prsními ploutvemi. Lentická ekomorfa se typicky vyskytuje v málo tekoucích a stojatých tekoucích vodách, převážně na měkkém (bahnitém nebo písčitém) podkladu. V našich podmínkách by se jednalo u lotické a lentické ekomorfy o trend odpovídající rybím pásmům a základní dichotomii pstruhového-parmového vs. cejnového pásma, jejichž autorem je Antonín Frič (1871).

Cichlidy obecně jsou velkými habitatovými specialisty a rod *Bujurquina* v tomto ohledu v rámci jihoamerických cichlid zaujímá přední místo, především v západní Amazonii, kde se jedná spolu s rodem *Apistogramma* o rod s nejmenšími areály ze všech cichlid. V této

práci bylo prokázáno, že se úzké habitatové preference jednotlivých druhů rodu *Bujurquina*, z nichž většina je teprve ve stádiu objevování, silně odrážejí v jejich stavbě těla.

Habitatové preference druhů rodu *Bujurquina* by však mohly vést i k tlaku na adaptace fyziologické či behaviorální. Zároveň, jak moc jsou jednotlivé druhy zadaptované, je dáno silou působících faktorů (biotickými a abiotickými) a sdílenou fylogenetickou historií.

Celkově adaptace těla vznikají jako důsledky evoluce a ekologických změn. Jedná se o klíčový prvek morfologických variací s konečným vlivem na funkci a prostředí a morfologické adaptace mohou být ovlivněny i (ne)působícím selekčním tlakem, díky kterému druhy rozeznávají.

Morfologie těla nám může dobře posloužit jako ukazatel vlastností daného prostředí a co je nezbytností pro život v něm. Adaptace se týká naprosto každého živého organismu a být schopen se adaptovat je předpokladem pro všechny typy prostředí. Také jsou zodpovědné za takovou biologickou diverzitu, jakou známe dodnes a organismy mohou tak obývat jak terestrická tak vodní prostředí.

6 Závěr

Bylo zjištěno na základě morfometrického měření a PCA analýzy, že je podporováno 16 druhů rodu *Bujurquina* v povodí Marañón, Napo a Putumayo (Ekvádor a Peru). V rámci těchto podporovaných druhů jsou z toho někteří pravděpodobní hybridy (*B. sp.* Upper Napo vs. *B. sp.* Middle Napo vs. *B. sp.* Upper Aguarico vs. *B. sp.* Putumayo).

PCA analýza odděluje druhy z povodí Marañón pouze v náznacích kvůli malé míře sympatrie. Tudíž na ně není vyvíjen selekční tlak, který by výrazně odlišoval jejich morfologii těla. To však neplatí pro druhy z Napa a Putumaya. Tam PCA analýza druhy rozlišuje mnohem více. Působí na ně selekční tlak se diferencovat vzhledem k tomu, že se jedná o jedno povodí, ve kterém se druhy historicky setkávají. Na základě morfometrických dat získaných v této práci lze rozlišit 3 druhy kompletně a 4 druhy částečně v povodí Napa a 1 druh kompletně a 5 druhů částečně v povodí Marañón.

Morfometrická data identifikovala u rodu *Bujurquina* lotic – lentic dichotomii na základě 3 znaků s výraznou ekologickou determinantou (ocasný násadec – CP, výška těla – BD a prsní ploutve – PL). Tyto znaky odpovídají geografii a charakteru lokalit. Druhy žijící v podhůří And, kde jsou lotické čisté vody, se vyznačují dlouhým ocasním násadcem, který je nízký. Stejně tak je i nízké tělo a mají krátké prsní ploutve. Od východní strany směrem do nížin proud povodí slábne a stává se spíše lentickým, kde žijí druhy charakteristické vysokým a krátkým ocasním násadcem, mají vysoké tělo a dlouhé prsní ploutve.

7 Zdroje

ALBERT, J. S., REIS R. E. (2011). Introduction to Neotropical Freshwaters. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, 2011-08-03, 2-19. ISBN 9780520268685. Dostupné z doi:10.1525/california/9780520268685.003.000.

ALDHEBIANI, A. Y. (2018). Species concept and speciation. *Saudi Journal of Biological Sciences*. **25**(3), 437-440. ISSN 1319562X. Dostupné z: doi:10.1016/j.sjbs.2017.04.013.

ARBOUR, J. H., SALAZAR R. E. B., LÓPEZ-FERNÁNDEZ H. (2014). A New Species of Bujurquina (Teleostei: Cichlidae) from the Río Danta, Ecuador, with a Key to the Species in the Genus. *Copeia*. **2014**(1), 79-86. ISSN 0045-8511. Dostupné z: doi:10.1643/CI-13-028.

BARLOW, G. (1991). Mating Systems among Cichlid Fishes. Pp. 173-190 in M. Keenleyside, editor. *Cichlid Fishes: Behavior, Ecology and Evolution*. London: Chapman and Hall.

BARLOW, G. (2000). *The Cichlid Fishes: Nature's Grand Experiment in Evolution*. Cambridge, MA: Perseus Publications.

BERRA, T. M. (2001). Freshwater Fish Distribution. Academic Press. New York-London; 439.

BIRINDELLI, J. L. O., SIDLAUSKAS, B. L. (2018). Preface: How far has Neotropical Ichthyology progressed in twenty years? *Neotropical Ichthyology*. **16**(3). ISSN 1982-0224. Dostupné z: doi:10.1590/1982-0224-20180128.

CAVALHEIRO, L. W., FIALHO, C. B. (2020). Fishes community composition and patterns of species distribution in Neotropical streams. *Biota Neotropica*. **20**(1). ISSN 1676-0611. Dostupné z: doi:10.1590/1676-0611-bn-2019-0828.

CRONQUIST, A. (1978). Once again, what is a species? In: Knutson L.V., editor. *Biosystematics in Agriculture*. Allenheld Osmin; Montclair, New Jersey, U.S.A.. pp. 3–20.

DAGOSTA, F. C. P., de PINNA, M. C. C. (2018). A history of the biogeography of Amazonian fishes. *Neotropical Ichthyology*. **16**(3). ISSN 1982-0224. Dostupné z: doi:10.1590/1982-0224-20180023.

DAGOSTA, F.C.P., de PINNA, M.C.C. (2019). The fishes of the Amazon: distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **431**:1–163.

- DAVID, J., GARRITY, G., GREUTER, W. et al. (2012). Biological nomenclature terms for facilitating communication in the naming of organisms. *ZooKeys*. **192**, 67-72. ISSN 1313-2970. Dostupné z: doi:10.3897/zookeys.192.3347.
- DE QUEIROZ, K. (2005). Different species problems and their resolution. *BioEssays*. **27**(12), 1263-1269. ISSN 0265-9247. Dostupné z: doi:10.1002/bies.20325.
- DE QUEIROZ, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*. **56**(6), 879-886. ISSN 1076-836X. Dostupné z: doi:10.1080/10635150701701083.
- DOBZHANSKY, T. (1935). A Critique of the Species Concept in Biology. *Philosophy of Science*. **2**(3), 344-355. ISSN 0031-8248. Dostupné z: doi:10.1086/286379.
- FRNKOVÁ, V. (2019). *Fylogeneze a biogeografie cichlid rodu Bujurquina z východního úpatí And*. České Budějovice. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Vedoucí práce doc. Mgr. Oldřich Říčan, Ph.D..
- FROESE, R., PAULY, D. (2019). *FishBase* [online]. [cit. 2021-10-14]. Dostupné z: <https://fishbase.mnhn.fr/search.php>.
- GREENWOOD, P., STIASSNY, M. (2002). Cichlids. Pp. 200-204 in W Eschmeyer, J Paxton, eds. *Encyclopedia of fishes – second edition*. San Diego, CA: Academic Press.
- GROSS, M., PILLER, W. E. (2020). Saline Waters in Miocene Western Amazonia – An Alternative View. *Frontiers in Earth Science*. **8**. ISSN 2296-6463. Dostupné z: doi:10.3389/feart.2020.00116.
- HELFMAN, G. S. (2013). Fishes, Biodiversity of. *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier, 2013, 456-476. ISBN 9780123847201. Dostupné z: doi:10.1016/B978-0-12-384719-5.00054-X.
- HOLT, B. G., LESSARD, J.-P., BORREGAARD, M. K. et al. (2013). An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science*. **339**(6115), 74-78. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1228282.
- HOORN, C., WESSELINGH, F. P., HOVIKOSKI, J., GUERRERO, J. (2010). The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). *Amazonia: landscape and species evolution: A look into the past*. Blackwell Publishing, s. 123-142.

- HOORN, C., WESSELINGH, F. P., TER STEEGE, H. et al. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*. **330**(6006), 927-931. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1194585.
- HULL, D. L. (1997). The ideal species concept—and why we can't get it. pp. 357–380 in M. F. Claridge, H. A. Dawah, and M. R. Wilson, eds. *Species: the units of biodiversity*. Chapman & Hall, London.
- KEENLEYSIDE, M. (1991). Care Parental. Pp. 191-208 in M Keenleyside, ed. *Cichlid Fishes: Behavior, Ecology and Evolution*. London: Chapman and Hall.
- KRICHER, J. (1997). *A neotropical companion: an introduction to the animals, plants, and ecosystems of the New World tropics*. 2nd ed., rev. and expanded. Princeton: Princeton University Press. ISBN 0-691-00974-0.
- KULLANDER, S. O. (1986). Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru. Department of Vertebrate Zoology, Research Division, Swedish Museum of Natural History.
- KULLANDER, S. O. (1998). A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). p. 461-498. In L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.A.S. Lucena (eds.) *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre, Edipucrs. 603 p.
- KULLANDER, S. O. (2003). Cichlidae. Pp. 605-654 In Reis, R.E., S.O. Kullander & C.J. Ferraris, Jr., (eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, 729 pp.
- KULLANDER, S. O., NIJSSEN H. (1989). *The cichlids of Surinam: Teleostei, Labroidei*. Netherlands: Brill. ISBN 90-04-09077-0.
- LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H., WINEMILLER, K. O., HONEYCUTT, R. L. (2010). Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **55**(3), 1070-1086. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2010.02.020.
- LUNDBERG, J. G. (1998). The temporal context of the diversification of Neotropical fishes. 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*, pp. 49-68. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- MAYDEN, R. L. (1997). *Species: The Units of Biodiversity* (Claridge M. F., Dawah H. A., Wilson M. R., ed.), kap. 5. Chapman & Hall, London.

- MINELLI, A. (1993). *Biological systematics*. Great Britain: Chapman & Hall. ISBN 0-412-36440-9.
- MISHLER, B. D., BRANDON, R. N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*.
- MUSILOVÁ, Z., ŘÍČAN, O., JANKO, K., NOVÁK, J. (2008). Molecular phylogeny and biogeography of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **46**(2), 659-672. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2007.10.011.
- MUSILOVÁ, Z., ŘÍČAN, O., NOVÁK, J. (2009). Phylogeny of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae) based on morphological and molecular data, with the description of a new genus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. **47**(3), 234-247. ISSN 09475745. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0469.2009.00528.x.
- NELSON, C. M. (1995). Male size, spawning pit size and female mate choice in a lekking cichlid fish. *Animal Behaviour*. **50**(6), 1587-1599. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/0003-3472(95)80013-1.
- NELSON, J. S. (1976). *Fishes of the World*. Wiley-Interscience, New York.
- OBERDORFF, T., DIAS, M. S., JÉZÉQUEL, C. et al. (2019). Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Science Advances*. **5**(9). ISSN 2375-2548. Dostupné z: doi:10.1126/sciadv.aav8681.
- REGAN, C. T. (1925). Organic Evolution1. *Nature*. **116**(2915), 398-401. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/116398a0.
- REIS, R. E., ALBERT, J. S., DI DARIO, F., MINCARONE, M. M., PETRY, P., ROCHA, L. A. (2016). Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*. **89**(1), 12-47. ISSN 00221112. Dostupné z: doi:10.1111/jfb.13016.
- ROHLF, F. J., MARCUS, L. F. (1993). A revolution morphometrics. **8**(4), 129-132. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(93)90024-J.
- ŘÍČAN, O. (2017). Sympatry and syntopy of cichlids (Teleostei: Cichlidae) in the Selva Central, upper Ucayali river basin, Peru. *Checklist* **13** (3), 2146.

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), 1-102.

SCLATER, P. L. (1858). On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zool. J. Linn. Soc.* 2, 130–145.

SCHAEFER, S. A. (1998). Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). 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, pp. 375–400.

SIMPSON, G. G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia University Press.

SIOLI, H. (1984). The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. *Monographiae Biologicae*, 127–165.

SMITH L., CHAKRABARTY, W. P., SPARKS, J. S. (2008). Phylogeny, taxonomy, and evolution of Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlidae. *Cladistics*. **24**(5), 625-641. ISSN 07483007. Dostupné z: doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00210.x.

SOKAL, R. R., SNETH, P. H. A. (1963). *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco: W. H. Freeman and Company.

SPARKS, J.S., SMITH, W.L. (2004). Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics* **20**, 501– 517.

STAVRINIDES, J., OCHMAN, H. (2009). Phylogenetic Methods. *Encyclopedia of Microbiology*. Elsevier, 2009, 247-260. ISBN 9780123739445. Dostupné z: doi:10.1016/B978-012373944-5.00272-8.

ŠMILAUER, P., LEPŠ, J. (2014). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Second edition. New York: Cambridge University Press. ISBN 978-1-107-69440-8).

VAN DER SLEEN, P. & ALBERT, J. (2017). Family Cichlidae-Cichlids. In: Kullander S.O., López – Fernández H. & van der Sleen P. (eds.): *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. Princeton University Press, Oxford, pp. 359–385.

VAN VALEN, L. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oa. *TAXON*. **25**(2-3), 233-239. ISSN 0040-0262. Dostupné z: doi:10.2307/1219444.

VITAL, L. P., CAFÉ L. M. A. (2011). Ontologias e taxonomias: diferenças. *Perspectivas em Ciência da Informação*. **16**(2), 115-130. ISSN 1413-9936. Disponível em: doi:10.1590/S1413-99362011000200008.

WALLACE, A. R. (1876). *The Geographical Distribution of Animals*. Macmillan, London.

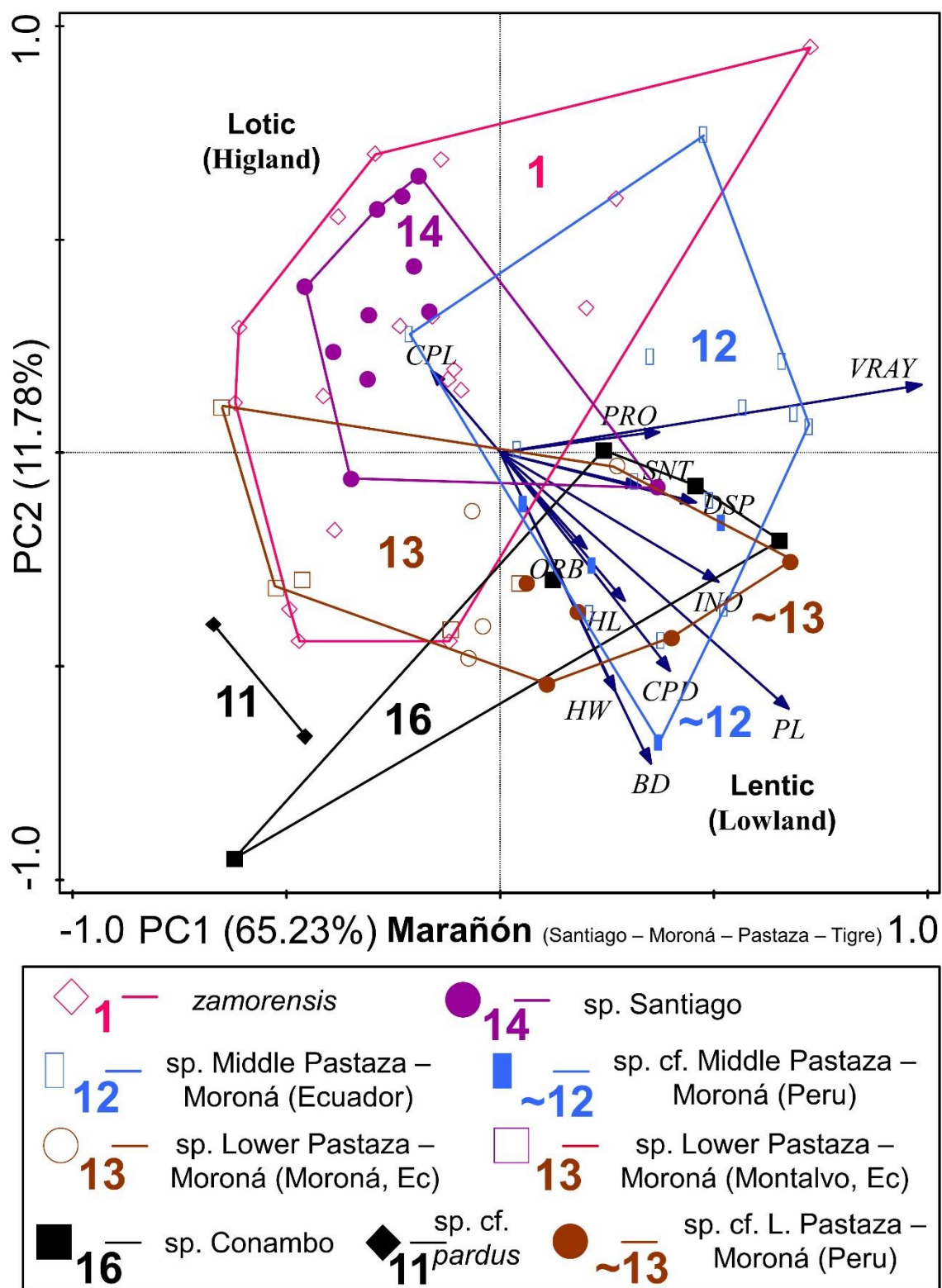
WHEELER, Q.D., PLATNICK, N.I. (2000a). The phylogenetic species concept (sensu Wheeler and Platnick). In: Wheeler QD, Meier R (eds) *Species concepts and phylogenetic theory – a debate*. Columbia University Press, New York.

YAMAOKA, K. (1991). Feeding Relationships. Pp. 151-172 in M Keenleyside, ed. *Cichlids Fishes: Behavior, Ecology and Evolution*. London: Chapman and Hall.

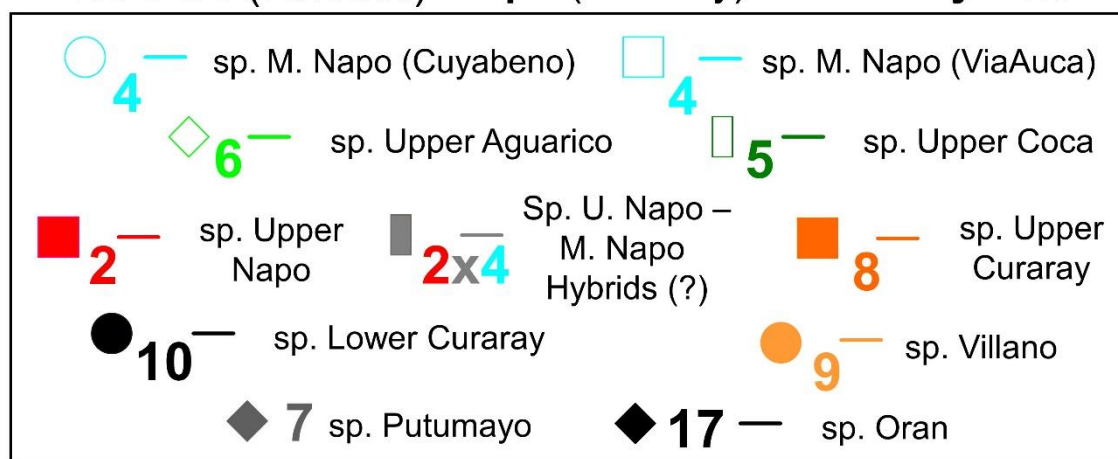
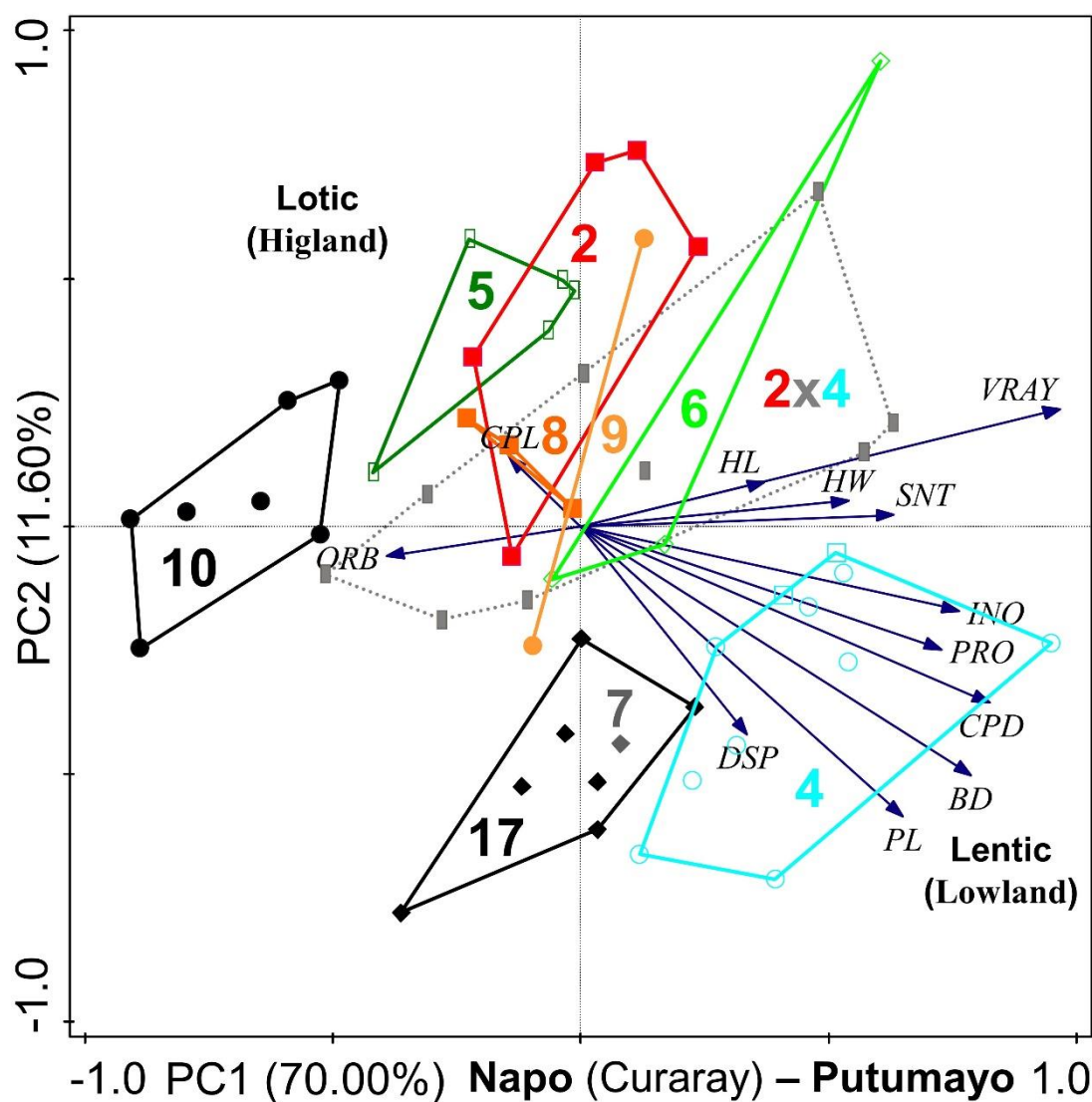
ZACHOS, F. E. (2016). *Species Concepts in Biology*. Wien, Austria: Springer International Publishing Switzerland. ISBN 978-3-319-44964-7.

ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., SHEETS, H. D., FINK, W. L. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: A Primer*. New York: Elsevier Academic Press. ISBN 0-12-77846-08.

8 Přílohy



Příloha 1. Ordinační diagram zobrazující znaky studovaných druhů v rámci povodí Marañón.



Příloha 2. Ordinační diagram zobrazující znaky studovaných druhů v rámci povodí Napo a Putumaya.