

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH
BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: Prezenční studium
Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů
Katedra: Katedra biologických disciplín
Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

MAGISTERSKÁ PRÁCE

**SKALIMETRICKÉ ZNAKY NEOTROPICKÝCH
CICHLID TRIBU HEROINI: FYLOGENETICKÉ
INTERPRETACE**

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.
Konzultant diplomové práce: RNDr. Jindřich Novák, Ph.D.

Autor: Bc. Barbora Stopová

České Budějovice, leden 2012

Prohlašuji, že svoji magisterskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona, č. 111/1998 Sb., v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě (v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Zemědělskou fakultou JU) elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Datum: 2. 2. 2012

Podpis

Děkuji panu doc. RNDr. Ing. Josefovi Rajchardovi, Ph.D. za vedení mé práce a RNDr. Jindřichu Novákovi, Ph.D. za zapůjčení literatury, drahocenné rady, optimismus a laskavý přístup, za něž si ho velmi vážím!

Mé díky v neposlední řadě patří i Pavlovi Říhovi za ochotu při tvorbě kladogramů a neocenitelný přístup. Milanovi Muškovi, MSc. za nápady, pomoc a kamarádskou podporu. Celé mé rodině, nejen za ochotu pomáhat s touto prací, ale i podporu během doby mého studia. Dále bych chtěla poděkovat Oldřichovi Říčanovi, Mgr., Ph.D. za poskytnutí materiálů a pomoci při tvorbě matic.

SOUHRN

Práce „Skalimetrické znaky u středoamerických cichlid tribu *Heroini*“ si klade za cíl popis znaků na šupinách u vybraných druhů cichlid ze Střední Ameriky, zhodnotit vztahy na základě těchto znaků ve fylogenezi skupiny a porovnat skalimetrický kladogram s molekulárním.

První fosilie zástupců tribu *Heroini* (*Cichlidae: Cichlasomatinae*) jsou známé z dob před 10-15 miliony let. Středoamerické druhy jsou typickým příkladem speciálních procesů typu alopatické speciace, tedy cestou geografické izolace povodí a vodních systémů. Tribu *Heroini* a *Cichlasomatini* jsou považovány za blízce příbuzné, přičemž *Heroini* tvoří druhou největší skupinu neotropických cichlid a lze na nich demonstrovat největší rozmanitost těchto ryb ve Střední Americe.

Heroini jsou považováni za skupinu monofyletickou. Vývoj tribu ve dvou větvích. První je reprezentovaná jihoamerickými rody bazálního postavení, antilským rodem *Nandopsis*, jihoamerickým odvozeným rodem *Caquetaia* a středoamerickými rody. Druhou větev tvoří jihoamerický komplex '*Cichlasoma*' *facetum* a vyjmenované jihoamerické rody.

Teoretická část této práce je věnována fylogenetickým poznatkům týkajícím se tribu *Heroini* a popisu skupiny jako takové. V rámci vlastní práce jsou zachyceny jednotlivé znaky na šupinách, jejich mikrofotografie.

Výsledky mé práce prokázaly nevhodnost skalimetrických znaků jako fylogenetického nástroje; skalimetrické znaky zjevně nenesou využitelnou fylogenetickou informaci.

Klíčová slova: fylogeneze, skalimetrické znaky, cichlidy, trib *Heroini*.

ABSTRACT

Work „Characteristics of scales neotropical cichlids (tribe *Heroini*) – phylogenetic interpretation“ has the aim to describe characteristics of scales selected species fish from the Central America and evaluate relationship with view on the group and compare scalimetric evolutionary tree with molecular.

The first fossils of species tribe *Heroini* are known from the age 10-15 millions BC. Cichlids from the Central America are typical example of allopatric evolution, that means the way geographical isolation watercourse. Relationship between *Heroini* and *Cichlasomatini* is really close and *Heroini* constitute the second largest tribe of neotropical cichlids. These fish are very varied.

Heroini is considered as monophyletic group. Development of the tribe in two branches: The first represent the South American genus which have basal position, antil genus *Nandopsis*, derivate South America genus *Caquetaia* and the Central America genus. The second represent the South American complex '*Cichlasoma*' *facetum* and named South American genus.

Theoretic part of this work is focused on phylogenetic knowledge from the other authors and group description. In the part with own issues there are characteristics of scales, microphotographs.

Results of this work proved that characteristics of squamation are not the suitable for phylogenetics analysis.

Keywords: phylogeny, (scalimetric) characteristic of scale, cichlids, tribe *Heroini*

OBSAH:

1 Úvod	7
1.1. Čeleď <i>Cichlidae</i>	8
1.1.1. Charakteristika čeledi.....	8
1.1.2. Historie systematiky středoamerických cichlid.....	9
1.1.3. Fylogeneze čeledi <i>Cichlidae</i>	11
1.2. Fylogeneze tribu Heroini	12
1.3. Fylogenetický význam šupinných znaků	15
2 Cíl práce	17
3 Materiál a metodika	17
3.1. Materiál.....	17
3.2. Metodika.....	20
3.2.1. Přehled skalimetrických znaků.....	21
3.2.2. Kladogramy	41
4 Vlastní výsledky	42
5 Diskuse	61
6 Závěr	64
7 Seznam použité literatury	65
8 Přílohy	71
8.1. Snímky zpracovaných druhů	71
8.2. Tabulka č. 6 - 58 skalimetrických znaků	100
8.3. Matice č. 1 - kódy jednotlivých stavů	104

1 Úvod

Skalimetrické znaky, tedy znaky na šupinách, jsou tradičně využívány jak pro identifikaci, tak i jako výpovědní znaky fylogenetického postavení a systematického zařazení vyšších taxonů. Pokusy o spojení skalimetrických (lepidologických) znaků a představ o fylogenezi nižších taxonů (tribů, rodů, druhů) jsou relativně nové. Základní popisné studie předkládá Lippitschová (1988) a obecnější srovnávací studie šupinných vzorců pocházejí od stejné autorky (Lippitsch 1990, 1991, 1995). Otázku, které skalimetrické znaky nepodléhají u určitého druhu ontogenetické variabilitě řeší ve své práci Muška et al. (2005).

Ve své diplomové práci se zabývám příbuzností neotropických druhů cichlid a fylogenezí v rámci tribu *Heroini* (podčeleď *Cichlasomatinae*) (Nelson 1976, Hanel 1998, Hanzák 1969). Tento tribus je rozdělen do 27 středo a jihoamerických rodů. Zahrnuje 145 druhů a 93 zatím nepopsaných populací, kde lze v průběhu času předpokládat povýšení na druhy (Muška 2003). Skupina *Heroini* je považována za monofyletickou (zahrnuje příslušníky jediné fylogenetické linie) (Kullander 1998, Keenleyside 1991).

Fylogenezi tribu *Heroini* na základě molekulárních dat rekonstruují Martin a Bermingham (1998), Říčan et al. (2008), Říčan (2005), Roe (1997), López-Fernández et al. (2010). Představy o fylogenezi tribu na základě nemolekulárních dat předkládá Ritschelová (2003). Další práce na téma fylogenetických vztahů skupiny *Cichlidae* přinášejí práce Martin (1998), Kullander (1983), Stiassny (1981, 1991), Farias (1999), Říčan (1999, 2001, 2005).

Má magisterská práce volně navazuje na práci bakalářskou, kterou jsem obhájila pod tématem „Srovnání morfoanatomických aspektů rané ontogeneze ryb skupin *Physostomi* a *Physoclisti* na příkladu vybraných druhů“. Po seznámení se s některými aspekty ontogeneze ryb mne začalo zajímat, zda některé z ontogenetických znaků lze popsat stavy, z nichž by bylo možné vytěžit i aspekt fylogenetický. Fylogenetické studie jsou v současné době prováděny u ryb, zejména s využitím genetických, resp. molekulárních znaků. U znaků morfologických a eko-etologických bývá obtížné odlišit ty, které fylogenetickou informaci nenesou. Jedním z posledních pokusů, jak zohlednit časnou ontogenezi zbarvení pro představy fylogenetické představuje práce Říčana et al.

(2005). Současně je známo, že některé pokusy o vysvětlení významu reprodukčního chování pro fylogenezi skončily konstatováním, že jednotlivé typy chování (např. typy péče o potomstvo) vznikaly vícenásobně nezávisle na sobě (přehled uvádí Soukalová 2009).

1.1. Čeleď *Cichlidae*

1.1.1. Charakteristika čeledi

Obecně je pro cichlidy typické poměrně vysoké, laterálně zploštělé tělo. Oproti tělu je přítomna velká hlava, na níž bývá tukový hrbol (Obr. č. 1), velmi často příznačný pro samce (Baruš, Oliva et al. 1995). Postranní čára je dvouvětevná a čichové jamky nemají přepážku (Nelson 1976, Hanel 1998). Břišní ploutve jsou v hrdelní poloze. Hřbetní a řitní ploutev se skládají z dobře odlišitelné přední části s ostny a ze zadní části, která nese měkké paprsky. Typický je sexuální dimorfismus a barvoměna podle momentálního rozpoložení, prostředí, pohlavní dospělosti, stáří či sociálního postavení (Hofmann a Novák 1998).

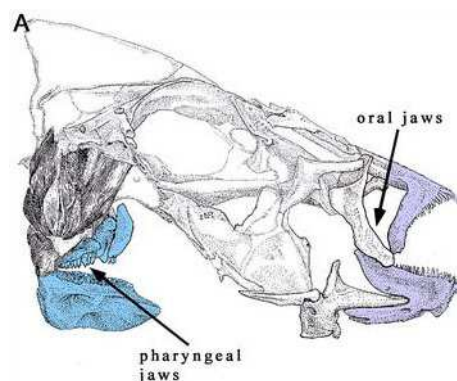
Mnohé druhy jsou speciálně přizpůsobeny danému biotopu a druhu potravy v něm. Tato skutečnost se jasně odráží v rozšíření zejména těch cichlid, které jsou vázány na skalnatý region. To vede k vytváření mnoha barevných geografických poddruhů, které pravděpodobně historicky vzešly z jediného předka. Ukázkovým příkladem je variabilita rodu *Tropheus* (Kraut 2008).

Podle Keenlyside (1991) mají cichlidy pohyblivé čelisti se složitým svalovým aparátem s mnoha zuby. Mají také faryngeální zuby na srostlých basibranchiálních páteřích žaberního oblouku. Jde o tzv. pharyngeal (Obr. č. 2), který se u jednotlivých druhů liší podle potravy (Kraut 2008). Jejich otolity mají podélný kanálek (*pseudocolliculum anterocaudale*) rozšiřující pravděpodobně spektrum vnímaných zvukových frekvencí (Hofmann a Novák 1998). Velký žaludek má význam pro trávení bílkovin. Četné chromatofory jsou důležité pro barvoměnu a komunikaci v rámci sociálních skupin, které cichlidy vytvářejí. Početné trny ploutví mají význam ochranný, ktenie na šupinách se vysvětlují jako adaptace obranná a hydrodynamická.

Typická je pro cichlidy péče o potomstvo. Podle ní lze tlamovce dělit na biparentální model a vyspělejší materiální, který lze dále členit (Kraut 2008, Hofmann a Novák 1998).



Obr. č. 1 tukový hrbol na hlavě *C.gibberosa* (Kraut 2008)



Obr. č. 2 Pharyngeal (Keenleyside 1991)

1.1.2. Historie systematiky středoamerických cichlid

Heroini mají dlouhou a problematickou taxonomii a historii nomenklatury, což je nerozlučně spjato s rodem *Cichlasoma* Swainson 1839. Mnoho Heroinů bylo původně popsáno jako jiný rod a mnoho druhů bylo přiděleno k rodu *Cichlasoma* (Regan 1905, Kullander 1983). Kullander (1983) pozoroval, že druhy přiřazené Reganem (1905) do sběrného rodu *Cichlasoma* by mohly být rozděleny do dvou hlavních skupin. Rod *Cichlasoma* tedy rozdělil do typově blízké skupiny *Cichlasoma bimaculatum* a malé skupiny příbuzných druhů. U nově vymezeného rodu byl předpoklad, že druhy budou více příbuzné jihoamerickému *Aequidens*. Pro zbývající druhy v rodu *Cichlasoma* byla navržena skupina Cichlasomatini. Zbylé druhy z *Cichlasoma* však nemohly být přímo převedeny k jinému rodu (Kullander 1983). Výsledkem byly extrémní komplikace, směřující k problematické nomenklatuře a taxonomickým zmatkům uvnitř tribu (Říčan 2005).

Heroini, s výjimkou jednoho druhu z Cichlasomatini a dvou druhů Geophagini (s výskytem na jihu Střední Ameriky), jsou jediné cichlidy nalezené mimo Jižní Ameriku. Cichlidy tribu Heroini byly tradičně hodnoceny jako monofyletická skupina, která byla vyvinuta z jediného předka, který se dostal do Střední Ameriky z Jižní a následně se z něj oddělily další linie. Tato hypotéza ale nebyla nikdy řádně ověřena

s užitím komplexnějších studií všech druhů Heroinů. Proto neexistují okolnosti, které by směřovaly k vysvětlení osídlení Střední Ameriky linií Heroinů a upřesnily tak časové období. Když se přestala zvedat pohoří And na SZ Jižní Ameriky (Lundberg et al. 1998), byla tak vytvořena „živná půda“ pro kolonizátory panamské šíje. Jediná známá fosílie Heroinů je *Cichlasoma woodringi* (Cockerel 1923), nalezena na karibském ostrově Haiti. Tato fosílie je ze středního Miocénu (Tee-Van 1935).

Nejvlivnějších a nejvíce produktivním ichtyologem středoamerických cichlid a jejich systematiky 2. pol 20. století byl Robert R. Miller. Miller se zaměřil převážně na mexickou skupinu a popsal několik nových klíčových druhů (Miller 1974,1996; Miller a Taylor 1984; Taylor a Miller 1980,1983), zahrnující dva monofyletické rody (*Chiapaheros*, *Rheophiloheros*). Hlavní systematický úspěch zahrnoval monofylii rodu *Thorichthys* (Miller a Nelson 1961, Miller a Taylor 1984), monofylii rodu *Nandopsis* a *Herichthys* (zahrnují skupinu bartoni a vylučují skupinu bocourti). Kromě případů *Thorichthys* Miller neopublikoval své domněnky obecné skladby a příbuzenských vztahů. Výsledky presentované Millerem byly, že *Paraneetroplus* zahrnuje *Tomocichlu* a *Talamancaheros sieboldii* (Miller 1996). Obě jsou znázorněny jako nepřibuzné rody, *Paraneetroplus* a jiným. Také navrhl, že synonymem *Petenie* je *Caquetaia*, která je v jeho studii znázorněna jako kompletně nepřibuzná. Jako mnoho dalších lidí zabývajících se touto problematikou skutečně věřil v monofylii *Archocentrus* a zahrnul *Cyanoheros octofasciatus* do skupiny *Archocentrus*, která je představována jako velmi izolovaná linie s dlouhou historií. Hájil umístění *Neetroplus panamensis* (Meek a Hildebrand 1913) do *Neetroplus*, což se zdá jako zcela nepodložené (Říčan 2005).

William a Bussing byli hlavními systematiky místních cichlid. Bussing (1985) spolu s Millerem (1966, 1986) objevili hlavní biogeografické znaky těchto ryb. Bussing popsal několik nových druhů (Bussing 1974, 1989) a co víc, zrevidoval rod *Tomocichla* a část rodu *Astatheros* (Bussing 1975, Bussing a Martin 1975). Ačkoliv *Tomocichla* v Millerovo, Bussingovo či Kullanderovo pojednání není monofyletickou linií.

Dalším vlivným systematikem cichlid je Sven. O. Kullander. Svou pozornost zaměřil na jihoamerické cichlidy, středoamerické zahrnul ve své morfologicko-fylogenetické analýze (Kullander 1998). Pojmenoval také několik skupin Heroinů:

- *Amphilophus*, *Parachromis* a *Hypsophrys* (Kullander a Hartel 1997)
- *Heroina* a *Australoheros* (Kullander 1996) zahrnující skupinu '*Heros*' *facetus*.

Artigas Azas zas například popsal *Herichthys tamazoponesis* (1993), Stawikowski a Werner (1987) popsali *Theraps coeruleus*, Werner a Stawikowski (1999) popsali nový rod s novým typem druhů *Paratheraps breidohri* a Seegers a Staeck (1985) popsali *Theraps reophilus* (synonymum *Theraps irregularis*) atd. (Říčan 2005).

1.1.3. Fylogeneze čeledi *Cichlidae*

Systematika vrubozobcovitých ryb (čeleď: *Cichlidae*) je složitá. Skupina patří mezi čtyři na druhy nejbohatší čeledě (Nelson 1994). Společně s mořskými čeleděmi *Embiotocidae*, *Pomacentridae*, *Labridae*, *Scaridae* a *Odacidae* náleží do řádu *Perciformes*. Počet druhů se odhaduje na 1300 – 1500 (Nelson 1976, Hanel 1998, Hanzák 1969). V Africe se vyvinulo mnoho jezerních endemitů (jezero Malawi, Tanganika, Viktoria atd.) - asi 70 % z nich a v Neotropické oblasti 30 % druhů. Některé druhy zasahují i do oblasti Nearktické (Nelson 1976, Keenleyside 1991, Hofmann et Novák 1996).

Množství odvozených znaků naznačuje, že cichlidy jsou ryby vývojově mladé (hrdelní postavení břišních ploutví, velký počet trnů v ploutvích a v dospělosti malé ktenoidní šupiny). V souvislosti s mládím některých druhů se dá hovořit o tom, že skupina je stále ve vývoji, alespoň co se tvorby druhů týče (Geerts 2000). Podle nálezů fosilií a současného rozšíření cichlid (Asie, Madagaskar a Afrika) – tedy v oblasti prakontinentu Gondwana naznačují, že skupina je velmi stará a její vznik je možno odhadovat na dobu před 200 mil. let. I přes dlouhý historický vývoj a velkou mezidruhovou různorodost, nepřekročila skupina rámec obecné uniformity (Keenleyside 1991).

Předpokládá se, že vývoj skupiny se odehrával ve dvou větvích: První větev obsahuje madagaskarský rod *Ptychochromis*, druhá větev zahrnuje všechny ostatní cichlidy. Od druhé větve oddělujeme další linie: Madagaskarská (rod *Paretroplus*), asijská (rod *Etroplus*) a afroamerická, ze které pocházejí všechny ostatní cichlidy. Madagaskarsko-asijská skupina je velmi stará a vývoj druhů, které obsahuje, probíhal dlouhou dobu izolovaně. V rámci afroamerické linie se diferencují tři vývojové skupiny: Rody *Cichla* a *Crenicichla* (Jižní Amerika), rod *Heterochromis* (středozápadní Afrika) a

třetí skupina, ze které se vyvinuly všechny zbývající cichlidy. Tato poslední skupina se rozpadá na linie zahrnující jak druhy americké tak africké (komplex rodu *Tylochromis*). Pro vývoj druhů neotropické fauny je významný soubor rodu *Hemichromis* (Keenleyside 1991).

1.2. Fylogeneze tribu Heroini

Do oblasti střední Ameriky náleží asi 100 druhů cichlid a čtyři druhy obývají Antily. V celé středoamerické oblasti žije na 80 taxonomicky zatím nezhodnocených populací a forem. Velká část z nich by se v budoucnu mohla stát novými druhy (Muška 2003). První fosilie zástupců tribu Heroini jsou známy z dob před 10-15 miliony let (Nelson 1976). Skupina jako taková je tedy velmi stará, u jednotlivých recentních druhů však tak velké stáří předpokládat nelze, a to zejména vzhledem k bouřlivému geomorfologickému vývoji oblasti (Ritschelová 2003). Středoamerické druhy jsou typickým příkladem speciálních procesů typu alopatické speciace (vznik nových druhů z nových oblastí), tedy cestou geografické izolace povodí a vodních systémů (Miller 1966).

Jak je zřejmé, systematika středoamerických cichlid byla studována mnoha autory, což zahrnovalo mnoho rozdílných názorů. Velmi dobrým nástrojem pro srovnání taxonomie Regana (1905) je poslední publikovaná verze Kullandera (2003). Některé jednodušší skupiny byly vysvětleny ale ty obsáhlejší nikoliv. Kullander vyměnil Reganův subrod *Parapetenia* za *Cichlasoma*. *Parapetenia* je polyfyletická, nicméně to byl krok zpět, protože *Parapetenia* zahrnovala pouze *Heroines*, zatímco *Cichlasoma* je typově jiný trib. Kullanderova *Vieja* je většinou zaměňována za Reganův *Theraps*. Mnoho druhů, které byly nalezeny a považovány za *Theraps* byly ve skutečnosti přeloženy jako *Vieja*, což je ještě více zavádějící, než je považovat za *Theraps*. Jinými slovy *Vieja* (Kullander) je více polyfyletická než *Theraps* (Regan). Podobným případem je *Amphilophus*, kterého Regan považoval za odlišný *Astatheros* (1906). Kullanderův *Amphilophus* je opět více polyfyletický než Reganův.

Současná představa o fylogenezi tribu je založená převážně na molekulárních datech. Morfologické matice jsou tvořeny převážně znaky odvozenými z morfologie

trofických ústrojí a jelikož tyto znaky vykazují značnou plasticitu i mezi jedinci jednoho druhu (Hulsey et al. 2004, 2006, Meyer 1989, 1990a, 1990b), hledají se vhodné alternativy k rozšíření datových souborů (Muška 2005).

Poslední zásadní revizi systematiky s použitím morfo-anatomických informací předložil Kullander (1998):

Čeleď: ***Cichlidae***

Podčeleď: *Pseudocrenilabrinae* (Afrika)

Etroplinae (Jižní Asie, Madagaskar)

Retroculinae (Střední Amerika)

Cichlinae (Jižní Amerika)

Heterochromidinae (Afrika)

Astronotinae (Jižní Amerika)

Geophaginae (Jižní Amerika)

Cichlasomatinae (Střední a Jižní Amerika) – 3 triby: Acaroniini

Cichlasomini

Heroini

Triby Cichlasomini a Heroini jsou považovány za blízce příbuzné, přičemž Heroini tvoří druhý největší kmen neotropických cichlid a lze na nich demonstrovat největší rozmanitost těchto ryb ve Střední Americe. I když jsou druhy této skupiny morfologicky a ekologicky velmi různorodé, všechny byly historicky zařazeny do jednoho jediného rodu *Cichlasoma*, který nebyl nikdy formálně revidován z fylogenetického pohledu (Kullander 1998).

Molekulární fylogenezi tribu založenou na analýze cytochormu b 104 jedinců, zahrnující 91 druhů předložil Řičan (2005, 2008). Fylogenetická analýza nepodpořila myšlenku o monofylii Heroinů, protože rod *Pterophyllum* byl umístěn jako sesterská skupina všech zbývajících Heroinů a Cichlasomatínů. Avšak pozice *Pterophyllum* byla bez silné statistické podpory. Zbývajících Heroini: *Hyspeleacara* a *Hoplarchus* byly obnoveny s malou podporou na bazální pozici s ohledem na to, že zahrnují *Heros*, *Uaru*, *Mesonauta* a *Symphysodon* a další Heroiny. První větev má rozšíření v J. Americe.

Nejobsáhlejší větev Heroinů zahrnuje více než 85% druhů tribu. Tato větev je převážně středoamerická, ale zahrnuje také druhy z Velkých Antil (*Nandopsis*) a tři rody jihoamerické (skupina: *Heros festae*, *Heros facetus* a *Caquetaia*).

Osm hlavních linií může být umístěno uvnitř Heroinů. Ale fylogenetické vztahy uvnitř skupiny zůstávají nevyřešeny. Dvě velké supragenetické skupiny mohou být uznané jako Amphilophyini a Herichthyini. Amphilophyini podle studie zahrnují: *Amphilophus*, *Archocentrus*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*, *Parachromis*, *Petenia* a pět dalších nepojmenovaných rodů (skupiny: *Heros istlanus*, *Amphilophus calobrensis*, *Heros urophthalmus*, *Heros wesseli* a *Heros sieboldii*). Uvnitř Herichthyinů má *Herichthys*, *Theraps*, *Vieja* a *Paratheraps* rody *Tomocichla*, *Herotilapia* a *Thorichthys* spolu s třemi nepojmenovanými rody (skupina: *Heros umbriferus*, *Heros grammodes*, *Heros salvini*). Amphilophyini jsou běžně rozšířeni na jihu Střední Ameriky - jižně od Motagua. Herichthyini mají bazální linie v centrální Americe, zatímco Herichthyini na konci stromu spolu s dalšími třemi příbuznými rody se nacházejí severně od Motagua.

Výsledky výzkumu skupiny jsou problematické vzhledem k některým revizím, které nejsou podloženy studiem širších souvislostí. Z citovaných pramenů (viz. výše) vyplývá několik hlavních obecně přijímaných poznatků o tribu Heroini:

- vývoj skupiny ve dvou větvích. První je reprezentovaná jihoamerickými rody bazálního postavení (*Hoplarchus*, *Pterophyllum*, *Hypselacara*, *Mesonauta*, *Uaru*, *Symphysodon*, *Heros*), antilským rodem *Nandopsis*, jihoamerickým odvozeným rodem *Caquetaia* a středoamerickými rody (*Petenia*, *Hypsophrys*, *Neetroplus*, *Cryptoheros*, *Archocentrus*, *Amphilophus*, *Parachromis*). Druhou větev tvoří jihoamerický komplex *'Cichlasoma' facetum* a jihoamerické rody *Astatheros*, *Thorichthys*, *Heterotilapia*, *Herichthys*, *Chuco*, *Vieja*, *Paratheraps*, *Theraps* a *Tomocichla*
- prokázaná monofylie linií *Caquetaia*, *Parachromis*, *Amphilophus*, *Thorichthys*, *Hypsophrys-Neetroplus*, *Heros-Mesonauta-Symphysodon-Uaru*, *Hoplarchus-Pterophyllum-Hypselacara*, *Petenia*-komplex *'Cichlasoma' urophthalmus*

- polyfylie skupin *Cryptoheros*, *Theraps*
- nejasná validita blízce příbuzných rodů *Chuco*, *Vieja*, *Paratheraps*.

1.3. Fylogenetický význam šupinných znaků

Šupinné znaky byly využívány jako taxonomický nástroj od počátku studií systematicky, které provedl ichtyolog Roberts (1993). Například Louis Agassiz rozdělil ryby do skupin podle typu šupin (cykloidní, ktenoidní, ganoidní, aj.). Zatímco mnoho skupin navržených jako *Acanthopterygii* mají ktenoidní šupiny, některé „skupiny ktenoidních ryb“ mohou mít i šupiny cykloidní. Některé ryby mají sexuální dimorfismus šupin. Samci mívají ktenoidní šupiny, zatímco samice cykloidní. Velikost šupiny je velice různorodá. Šupiny mohou být mikroskopické a být překryty, což může vést k domněnce absence šupin (Helfman et al. 1997).

U *Actinopterygii* se šupiny obvykle v ontogenezi objevují v laterální linii kaudální části ocasu, poté rostou v řadě dorzálně a ventrálně k laterální linii a poté se rozprostírají anteriorně. Plný počet šupin je získán při ontogenezi, číslo je fixní a proto je tento počet důležitým taxonomickým měřítkem. Mnoho šupin zůstává na stejném místě po celý život ryby, což dává informace individuálního jedince, jako je zmenšení růstu v zimním období či reprodukční období. Vývoj šupin u příbuzných druhů může mít geografickou variabilitu. Například u některých druhů více na sever je počet šupin v interorbitální oblasti vyšší, než u jižních (Collette 1962). U některých severských druhů jsou šupiny cykloidní, u jižních lze pozorovat ktenoidizaci šupin (Helfman et al. 1997).

Pozice a tvar šupiny může být velmi různorodá. Ktenie se mohou objevovat v řadě podél okraje nebo mohou zasahovat ke středu. Cirkuly rostou v kruzích šupiny, což souvisí částečně s růstem a věkem. Toho se obvykle využívá u ryb vod mírného pásma, kde se zpomalení růstu objevuje při nedostatku potravy a v zimě. Uvedené údaje mají za následek, že lze označit „cirkuly poklesu“, což představují tmavé pruhy, které se nazývají anulý. Hodnocení anul je ale zavádějící, protože i jiné příčiny zpomalující růst

mohou zanechávat stopy, např. kladení jiker, parazitismus, znečištění. Šupiny rostou v přímém vztahu s růstem těla, což umožňuje změřit délku mezi anulou a spočítat věk (Everhart a Youngs 1981). Morfologie šupin byla použita při klasifikaci druhů: McCully (1962), Hughes (1981), Johnson (1984) a Roberts (1993).

Rozsah užití šupinných znaků ve fylogenezi byl popsán Lippitschovou (1988, 1990, 1991, 1995), která provedla srovnávací studie. Stabilita znaků šupin a jejich modifikace přírodními podmínkami je nejasná. Skutečnost, že různé části těla ryby nesou různé šupiny byla mnoha autory zanedbávána. Podle Lippitschové (1990) nejsou obvyklé počty šupin příliš vhodným nástrojem při zkoumání fylogeneticky. Za příznačnější považuje morfologii šupin boku (zvláště granulaci), šupinný pokryv hlavy či ošupení ploutví.

Je velmi obtížné a nezbytné vymezit znaky, které se užívají při fylogenetických analýzách. V posledních letech byli uvedeny analýzy na základě genetických, biochemických a etologických dat, ale je zřejmé, že morfologie do značné míry přispívá k rozluštění fylogenetických vztahů. Fylogeneze cichlid byla dlouhý čas hodnocena na základě pharyngealu (str. 9), i když je zřejmé, že se jedná o znak evolučně nestabilní. Záznamy Greenwooda (1965) totiž dokládají variabilitu i uvnitř jednoho druhu, což dává za příčinu epigenetickým procesům. Lippitschová (1990) předkládá možnost řešit fylogenetické znaky studiem šupinného pokryvu, nepodléhá podle ní tak silnému selekčnímu tlaku. Tyto studie provedla na afrických monofyletických Haplochrominech, kteří mají krátký fylogenetický vývoj. Je známé, že u cichlid se vyskytují jak cykloidní tak ktenoidní šupiny, opomíjenou skutečností ale je, že existuje mnoho podstatných taxonomicky validních informací: znaky ošupení hlavy, hrudníku, břicha a ploutví (Metodika) (Lippitsch 1988, 1990, 1991, 1995). Autoři navíc dokládají, že řada šupinných znaků (ktenoidizace) má nejen fylogenetický aspekt (původní ryby mají šupiny cykloidní, odvozené ktenoidní), ale také hydrodynamický (ktenie napomáhají proudění vody kolem ryby a zefektivňují tak plavání).

2 CÍL PRÁCE

Diplomová práce „Skalimetrické znaky neotropických cichlid tribu Heroini: fylogenetické interpretace“ si klade za cíl rozšířit poznatky jiných studií, které se zabývaly touto problematikou a zjistit jejich aplikovatelnost ve fylogenezi skupiny. Namapovat tyto znaky na vytvořený molekulární kladogram a vytvořit tak kladogramy nové. Poté zhodnotit validitu skalimetrických (lepidologických) znaků ve fylogenezi tribu Heroini.

K uvedenému posouzení bylo využito informací z literatury Lippitsch (1988, 1990, 1991, 1995), Keenleyside (1991), tak z prací Bermingham et Martin (1998), Říčan et al. (2008) a Roe (1997), Ritschelová (2003), Muška (2003), Muška et al. (2005), Říčan (1999, 2005), Martin et Bermingham (1998), Kullander (1983), Stiassny (1981, 1991) a Farias (1999), tak i výsledků vlastního výzkumu prováděného na druzích (*Amphilophus macracanthus*, *Cryptoheros chetumalensis*, *Heros notatus*, *Paraneetroplus synspilus*, *Paraneetroplus nebuliferus*, *Paraneetroplus bulleri*, *Paraneetroplus zonatus*, *Theraps irregularis*, *Amphilophus nourissati*, *Thorichthys meeki*, *Thorichthys callolepis*, *Thorichthys ellioti*).

3 MATERIÁL A METODIKA

3.1. Materiál

Materiál ryb pro svou práci jsem získala ze sbírky katedry zoologie Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity. Exempláře byly fixované v 70 % roztoku lihu. Každý druh jsem řádně zmapovala. Doplnila jsem druhy (Tab. č. 2) z práce Ritschelové (2003) o 12 nových druhů zkoumaného tribu (Tabulka č. 1). Celkem jsem tedy měla k dispozici 50 druhů tribu Heroini.

Jako out group (druhy příbuzných skupin) jsem použila tři druhy z tribu Cichlasomatini, jeden druh z tribu Geophagini a jeden africký druh (tribus Tilapiini). Nomenklaturu s ohledem na druhy a rody jsem použila podle Říčana et Nováka (2000), klasifikaci do tribů podle Kullandera (1998).

Seznam 55 druhů lze také najít v Přílohách (Matice č. 1) a jsou uvedeny v následující tabulce (nomenklatura ověřena fishbase.org):

Tabulka č. 1 Přehled studovaných druhů

(Vlastní výsledky)

Tribus Heroini		
Pořadové číslo	Druh	Délka exempláře [mm]
1.	<i>Amphilophus macracanthus</i> [Günther 1864]	152
2.	<i>Cryptoheros chetumalensis</i> [Schmitter-Soto 2007]	80
3.	<i>Heros notatus</i> [Jardine 1843]	97
4.	<i>Paraneetroplus bulleri</i> [Regan 1905]	145
5.	<i>Paraneetroplus nebuliferus</i> [Günther 1860]	163
6.	<i>Paraneetroplus synspilus</i> [Hubbs 1935]	138
7.	<i>Paraneetroplus zonatus</i> [Meek 1905]	71
8.	<i>Theraps irregularis</i> [Günther 1862]	160
9.	<i>Amphilophus nourissati</i> [Allgayer 1989]	142
10.	<i>Thorichthys callolepis</i> [Regan 1904]	65
11.	<i>Thorichthys ellioti</i> [Meek 1904]	77
12.	<i>Thorichthys meeki</i> [Brind 1918]	84

Tabulka č. 2: Přehled studovaných druhů

(Ritschelová 2003)

Pořadové číslo	Druh	Délka exempláře [mm]
13.	<i>Amphilophus citrinellus</i> [Günther 1864]	182
14.	<i>Amphilophus alfari</i> [Meek 1907]	104
15.	<i>Amphilophus calobrensis</i> [Meek & Hildebrand 1913]	132
16.	<i>Amphilophus longimanus</i> [Günther 1867]	104
17.	<i>Amphilophus robertsoni</i> [Regan 1905]	121
18.	<i>Caquetaia kraussii</i> [Steindachner 1878]	112
19.	<i>Caquetaia myersi</i> [Schultz 1944]	170
20.	<i>Australoheros facetus</i> [Jenyns 1842]	124
21.	<i>Cichlasoma festae</i> [Boulenger 1899]	218
22.	<i>Amphilophus lyonsi</i> [Gosse 1966]	117

23.	<i>Rocio octofasciata</i> [Regan 1913]	160
24.	<i>Cichlasoma salvini</i> [Günther 1862]	84
25.	<i>Cichlasoma trimaculatum</i> [Günther 1867]	127
26.	<i>Caquetaia umbrifera</i> [Meek & Hildebrand 1913]	98
27.	<i>Cryptoheros cutteri</i> [Fowler 1932]	110
28.	<i>Amatitlania nigrofasciata</i> [Günther 1862]	112
29.	<i>Cryptoheros sajica</i> [Bussing 1974]	120
30.	<i>Cryptoheros septemfasciatus</i> [Regan 1908]	120
31.	<i>Cryptoheros spilurus</i> [Günther 1862]	117
32.	<i>Herichthys carpintis</i> [Jordan & Snyder 1899]	117
33.	<i>Heroina isonycterina</i> [Kullander 1996]	127
34.	<i>Heros severus</i> [Heckel 1840]	149
35.	<i>Heros efasciatus</i> [Heckel 1840]	128
36.	<i>Archocentrus multispinosus</i> [Günther 1867]	88
37.	<i>Hoplarchus psittacus</i> [Heckel 1840]	127
38.	<i>Hypselacara temporalis</i> [Günther 1862]	116
39.	<i>Hypsophrys nicaraguensis</i> [Günther 1864]	162
40.	<i>Mesonauta insignis</i> [Heckel 1840]	110
41.	<i>Hypsophrys nematopus</i> [Günther 1867]	95
42.	<i>Parachromis managuensis</i> [Günther 1867]	230
43.	<i>Paraneetroplus breidohri</i> [Werner & Stawikowski 1987]	165
44.	<i>Paratheraps regani</i> [Miller 1974]	135
45.	<i>Petenia splendida</i> [Günther 1862]	164
46.	<i>Pterophyllum scalare</i> [Schultze 1823]	94
47.	<i>Symphysodon discus</i> [Heckel 1840]	115
48.	<i>Theraps coeruleus</i> [Stawikowski & Werner 1987]	66
49.	<i>Uaru amphiacanthoides</i> [Heckel 1840]	242
50.	<i>Vieja maculicauda</i> [Regan 1905]	250
Tribus Cichlasomatini		
1.	<i>Acarichthys heckeli</i> [Müller & Troschel 1849]	98
2.	<i>Aequidens diadema</i> [Heckel 1840]	197
3.	<i>Cichlasoma portalegrense</i> [Hensel 1870]	155
Tribus Geophagini		

4.	Satanoperca jurupari [Heckel 1840]	130
Tribus Tilapiini		
5.	Tilapia mariae [Boulenger 1899]	158

3.2. Metodika

Exemplář jsem vždy omyla čistou vodou a osušila buničinou. Potom jsem hodnotila znaky a každý z nich vyfotografovala pod mikroskopem - digitálním fotoaparátém OLYMPUS-E-409 (při zvětšení 4 x 10 až 10 x 10). Získané fotografie jsem zpracovala v příslušném programu Quick PHOTO MICRO 2.3. Na špatně fotografovateľné části ryby jsem použila USB mikroskop 2.0. Studované šupiny jsem z kůže opatrně vyjmula pinzetou. Z každé oblasti těla ryby jsem vybrala pouze normální (nepoškozené) šupiny. Každou z nich jsem opatrně očistila jehlou od zbytků kůže.

Zjišťovala jsem celkem 58 skalimetrických znaků podle Lippitschové (1993), Ritschelové (2003) a Mušky (2005). Každý znak má dva či více stavů. Každému stavu znaku je tedy přiřazeno celé kladné číslo od 0 do n. Pokud znak u některých druhů nějakého stavu vůbec nenabýval, kódovala jsem tuto informaci pomlčkou. Pokud nebylo možné posoudit stav znaku z důvodu porušení ošupení, kódovala jsem znak otazníkem. Přehled znaků a stavů je uveden v Příloze – Tabulka č. 6 a dále pak ve vytvořené Matici č. 1 .

3.2.1. Přehled skalimetrických znaků

TYP ŠUPINY (Ritschelová 2003)

Zjišťovala jsem je na šupinách: operkula, suboperkula, preoperkula, interoperkula, lící, temena, dorzální části hřbetu, kaudální části hřbetu, boku, laterálního hrudníku, ventrálního hrudníku, břicha, analgenitální oblasti, násadce prsní ploutve, násadce ocasní ploutve, mezi měkkými paprsky hřbetní ploutve, mezi tvrdými paprsky hřbetní ploutve, pochvy hřbetní ploutve, mezi paprsky ocasní ploutve, mezi měkkými paprsky řitní ploutve, mezi tvrdými paprsky řitní ploutve, pochvy řitní ploutve.

Cykloidní



Obr. č. 3 *A. robertsoni* –
šupina řitní ploutve
(Ritschelová 2003)

Ktenoidní



Obr. č. 4 *S. discus* –
šupina pochvy řitní ploutve
(Ritschelová 2003)

OŠUPENÍ OPERKULA (Lippitschová 1993)

Úplně ošupeno

Částečně ošupeno

OŠUPENÍ SUBOPERKULA (Lippitschová 1993)

Úplně ošupeno

Částečně ošupeno

USPOŘÁDÁNÍ ŠUPIN NA INTEROPERKULU (Ritschelová 2003)

1 řadě



Obr. č. 5 *H. nematopus* -
interoperculum
(Ritschelová 2003)

1+1 řadě



Obr. č. 6 *A. multispinosus* -
interoperculum
(Ritschelová 2003)

2 řadě



Obr. č. 7 *A. robertsoni* -
interoperculum
(Ritschelová 2003)

2+1 řadě



3+1 řadě



Obr. č. 8 *A. longimanus* -

interoperculum

(Ritschelová 2003)

Obr. č. 9 *T. coeruleus* -

interoperculum

(Ritschelová 2003)

POČET ŠUPIN INTEROPERKULA (Ritschelová 2003)

Do 5 šupin včetně

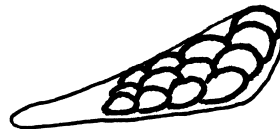


Obr. č. 10 *A. multispinosus* -

interoperculum

(Ritschelová 2003)

Nad 5 šupin



Obr. č. 11 *T. coeruleus* -

interoperculum

(Ritschelová 2003)

OŠUPENÍ PREOPERKULA (Lippitschová 1993)

Neošupeno

Částečně ošupeno

Úplně ošupeno

OŠUPENOST LÍCÍ (Lippitschová 1993)

Úplně ošupeno

Částečně ošupeno

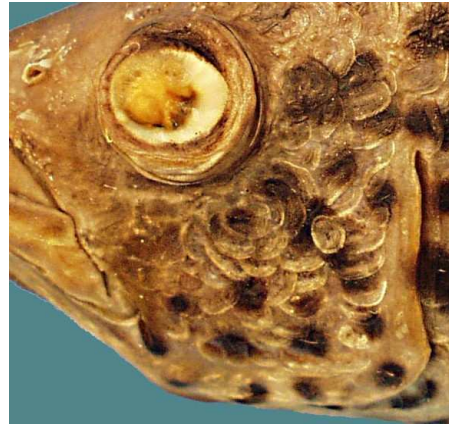
OŠUPENOST LÍCÍ VENTRÁLNĚ (Lippitschová 1993)

Neošupeno



Obr. č. 12 *A. nigrofasciata* -
líce
(Ritschelová 2003)

Ošupeno



Obr. 13. *P. managuensis* -
líce
(Ritschelová 2003)

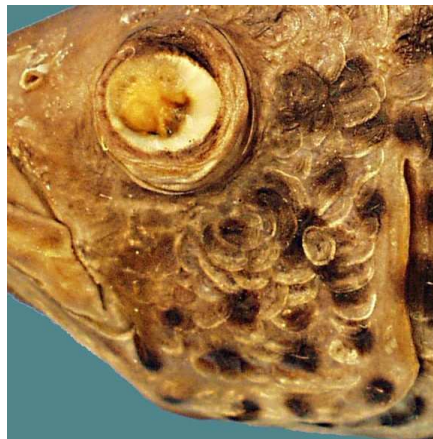
OŠUPENOST LÍCÍ KAUDÁLNĚ (Lippitschová 1993)

Neošupeno



Obr. č. 14 *P. maculicauda* -
líce
(Ritschelová 2003)

Ošupeno



Obr. č. 15 *P. managuensis* -
líce
(Ritschelová 2003)

OŠUPENOST LÍCÍ ROSTRÁLNĚ (Lippitschová 1993)

Neošupeno



Obr. č. 16 *A. nigrofasciata* -

líce

(Ritschelová 2003)

Ošupeno



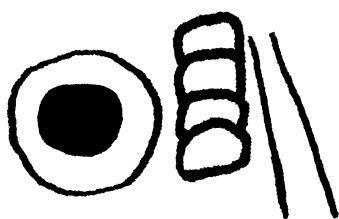
Obr. č. 17 *M. insignis* -

líce

(Ritschelová 2003)

POSTORBITÁLNÍ OŠUPENÍ (Lippitschová 1993)

Jednoduchá řada

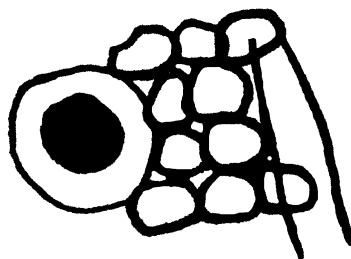


Obr. č. 18 *H. isonycterina* -

postorbitální skvamace

(Ritschelová 2003)

Dvojitá řada

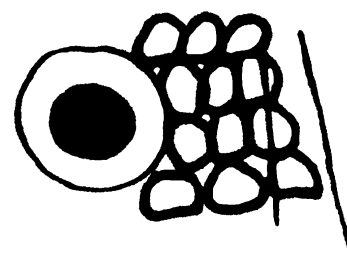


Obr. č. 19 *C. umbrifera* -

postorbitální skvamace

(Ritschelová 2003)

Trojitá řada



Obr. č. 20 *P. splendida* -

postorbitální skvamace

(Ritschelová 2003)

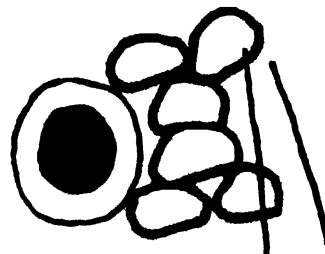
PRAVIDELNOST POSTORBITÁLNÍ SKVAMACE (Ritschelová 2003)

Pravidelné



Obr. č. 21 *H. isonycterina* -
postorbitalní skvamace
(Ritschelová 2003)

Nepravidelné



Obr. č. 22 *P. breidohri* -
postorbitalní skvamace
(Ritschelová 2003)

PREDORZÁLNÍ MODEL OŠUPENÍ (Ritschelová 2003)

Pravidelné



Obr. č. 23 *H. isonycterina* –
predorzální model ošupení
(Ritschelová 2003)

Nepravidelné



Obr. 24 *H. efasciatus* -
predorzální model ošupení
(Ritschelová 2003)

OHNISKO ŠUPINY BŘICHA (Lippitschová 1993)

Bez granulace



Obr. č. 25 *P. scalare* -
šupina břicha
(Ritschelová 2003)

Kryto granulací



Obr. č. 26 *A. multispinosus* -
šupina břicha
(Ritschelová 2003)

POČET ŘAD ŠUPIN TEMENA (Ritschelová 2003)

Do 16



Nad 16



Obr. č. 27 *C. nigrofasciatus* -
temeno
(Ritschelová 2003)

Obr. č. 28 *C. kraussii* -
temeno
(Ritschelová 2003)

PŘECHOD Z LATERÁLNÍ ČÁSTI HRUDNÍKU NA BOK (Lippitschová 1993)

Pozvolný



Obr. č. 29 *H. isonycterina* -
přechod z hrudníku na bok
(Ritschelová 2003)

Prudký



Obr. č. 30 *H. psittacus* -
přechod z hrudníku na bok
(Ritschelová 2003)

MODEL OŠUPENÍ VENTRÁLNÍHO HRUDNÍKU (Ritschelová 2003)

Střecha



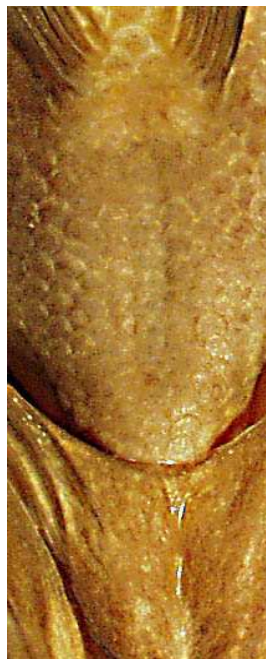
Obr. č. 31
H. isonycterina -
hrudník ventrálně
(Ritschelová 2003)

Dlaždice



Obr. č. 32
H. psittacus -
hrudník ventrálně
(Ritschelová 2003)

Dvě řady



Obr. č. 33
C. festae -
hrudních ventrálně
(Ritschelová 2003)

Nepravidelné



Obr. č. 34
P. managuensis -
hrudník ventrálně
(Ritschelová 2003)

POČET ŘAD ŠUPIN NA VENTRÁLNÍM HRUDNÍKU (Ritschelová 2003)

Do 15 řad



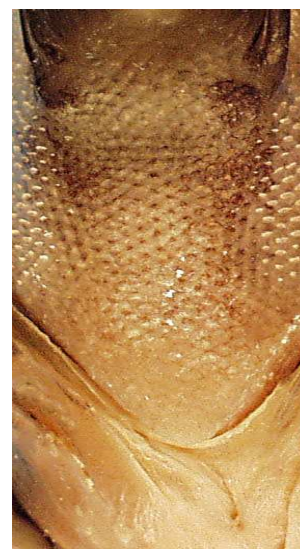
Obr. č. 35 *H. severus* -
hrudník ventrálně
(Ritschelová 2003)

15 až 24 řad



Obr. č. 36 *R. octofasciata* -
hrudník ventrálně
(Ritschelová 2003)

24 řad a více



Obr. č. 37 *U. amphiacanthoides* -
hrudník ventrálně
(Ritschelová 2003)

MODEL OŠUPENÍ BŘICHA (Ritschelová 2003)

Pravidelné



Obr. č. 38 *P. breidohri* -
břicho ventrálně
(Ritschelová 2003)

Nepravidelné



Obr. č. 39 *P. managuensis* -
břicho ventrálně
(Ritschelová 2003)

MÍRA OŠUPENÍ HŘBETNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Bez šupin

Málo ošupená

Středně ošupená

Hodně ošupená

PŘÍTOMNOST ŠUPIN MEZI PAPRSKY HŘBETNÍ PLOUTVE (Lippitschová 1993)

Šupiny jsou pouze mezi rozvětvenými paprsky

Šupiny jsou mezi rozvětvenými paprsky a prvním nerozvětveným paprskem

Šupiny jsou mezi rozvětvenými a nerozvětvenými paprsky

OŠUPENÍ MEZI ROZVĚTVENÍM PAPRSKŮ (Ritschelová 2003)

Šupiny nepřítomny

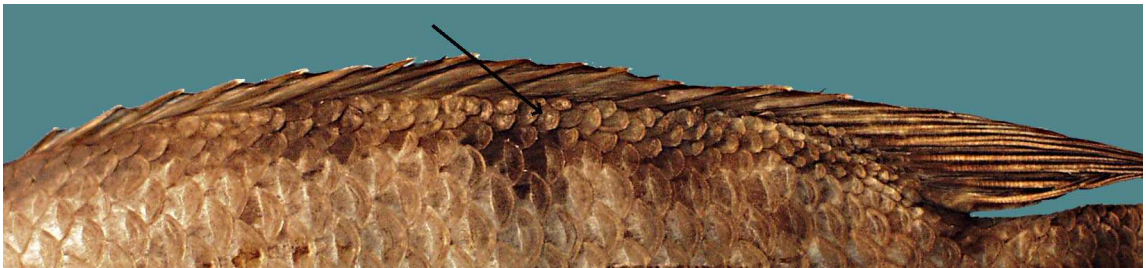
Šupiny přítomny (Obr. č. 40)



Obr. č. 40 *C. sajica* – šupiny mezi rozvětvením paprsků hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

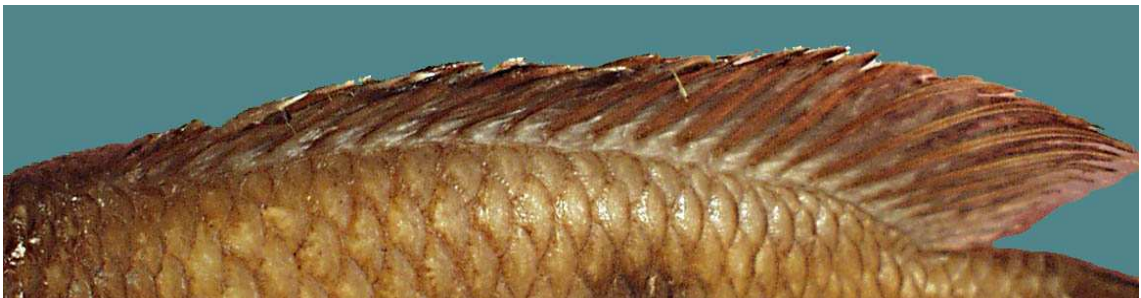
POCHVA HŘBETNÍ PLOUTVE (Lippitschová 1993)

Přítomna



Obr. č. 41 *C. festae* - pochva hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

Nepřítomna



Obr. č. 42 *T. meeki* - pochva hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

UKONČENÍ POCHVY HŘBETNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Před koncem hřbetní ploutve

Na konci hřbetní ploutve

VÝRAZNOST POCHVY HŘBETNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Nevýrazná



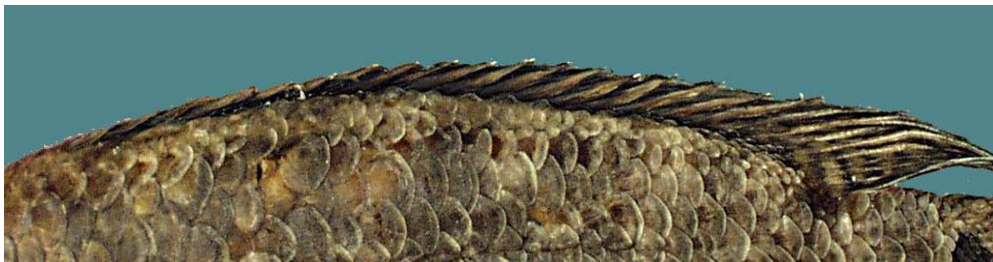
Obr. č. 43 *A. nigrofasciata* – pochva hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

Výrazná



Obr. č. 44 *H. nicaraguensis* – pochva hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

Velmi výrazná



Obr. č. 45 *Rocio octofasciata* – pochva hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

PODLOŽKA HŘBETNÍ PLOUTVE (Lippitschová 1993)

Přítomna



Obr. č. 46 *P. breidohri* – podložka hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

Nepřítomna



Obr. č. 47 *H. nicaraguensis* – podložka hřbetní ploutve
(Ritschelová 2003)

MÍRA OŠUPENÍ OCASNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Bez šupin

Málo ošupená

Středně ošupená

Hodně ošupená

OCASNÍ PLOUTEV –

MALÉ ŠUPINY TĚSNĚ PŘILÉHAJÍCÍ K PAPERKŮM (Ritschelová 2003)

Přítomny

Nepřítomny

UPINY NA MEMBRÁNĚ OCASNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

1 řadé



a)

2 řadé



b)

3 řadé



c)

4 řadé



d)

5 řadé



e)

Obr. č. 48 Šupiny na membráně ocasní ploutve – a) *C. chetumalensis*, b) *A. citrinellus*,
c) *C. festae*, d) *T. mariae* e) *R. octofasciata*
(Ritschelová 2003)

OŠUPENÍ MEZI ROZVĚTVENÍM PAPRSKŮ OCASNÍ PLOUTVE (Ritschelová
2003)

Nepřítomno

Přítomno



Obr. č. 49 *T. mariae* – ošupení mezi rozvětvením paprsků
(Ritschelová 2003)

MÍRA OŠUPENOSTI ŘITNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Bez šupin

Málo ošupená

Středně ošupená

Hodně ošupená

OŠUPENÍ MEZI PAPRSKY ŘITNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Pouze mezi rozvětvenými paprsky

Mezi rozvětvenými a prvním nerozvětveným paprskem

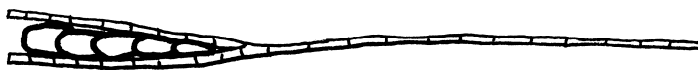
Mezi rozvětvenými a nerozvětvenými paprsky

Pouze mezi nerozvětvenými paprsky

OŠUPENÍ MEZI ROZVĚTVENÍM PAPRSKŮ ŘITNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Nepřítomno

Přítomno (Obr. č. 50)



Obr. č. 50 C. sajica – ošupení mezi rozvětvením paprsků (Ritschelová 2003)

ŠUPINY NA MEMBRÁNĚ ŘITNÍ PLOUTVE (Lippitschová 1993)

1 řada na membráně

2 a více řad na membráně

2 a více řad kolem paprsku

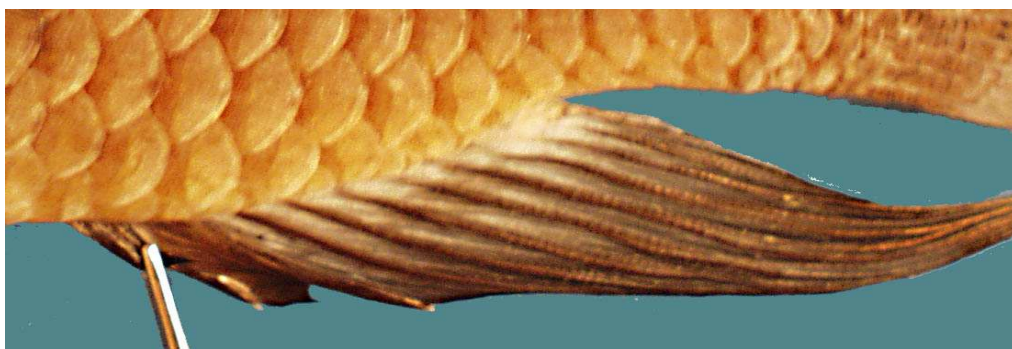
POCHVA ŘITNÍ PLOUTVE (Lippitschová 1993)

Přítomna



Obr. č 51 *C. festae* – pochva řitní ploutve
(Ritschelová 2003)

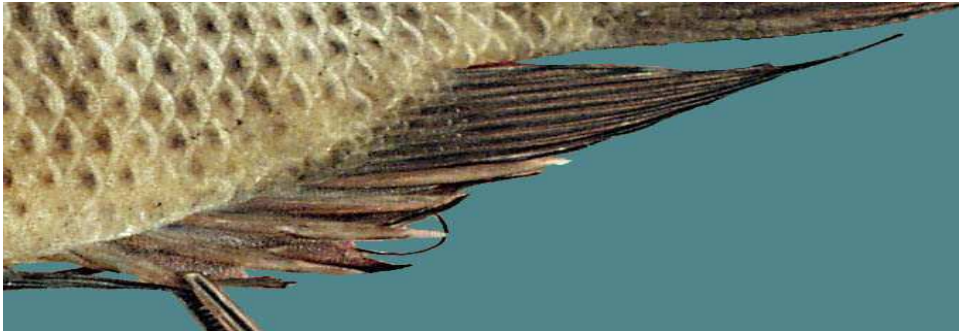
Nepřítomna



Obr. č 52 *A. diadema* - řitní ploutev
(Ritchelová 2003)

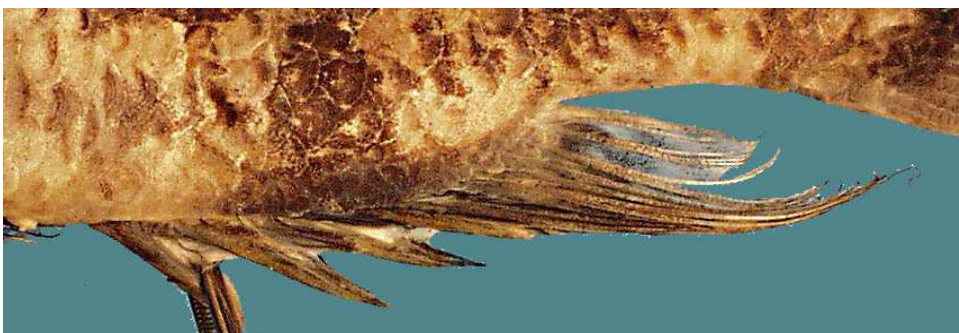
VÝRAZNOST POCHVY ŘITNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Nevýrazná



Obr. č. 53 *C. kraussi* – pochva řitní ploutve (Ritschelová 2003)

Výrazná



Obr. č. 54 *C. myersi* – pochva řitní ploutve (Ritschelová 2003)

Velmi výrazná



Obr. č. 55 *C. festae* – pochva řitní ploutve (Ritschelová 2003)

UKONČENÍ POCHVY ŘITNÍ PLOUTVE (Ritschelová 2003)

Před koncem řitní ploutve

Na konci řitní ploutve

Dále jsem se zaměřila na znaky vybrané Muškou et al. (2005), které měly za předlohu práci Ritschelové (2003). Práce se zaměřila na to, které skalimetrické znaky mohou nabývat různých stavů v závislosti na velikosti jedince a které tedy nenesou srovnatelnou a validní fylogenetickou informaci díky tomu, že jsou pod vlivem růstové variability. Bylo vybráno 22 znaků (Muška et al. 2005), které nepodléhají ontogenetické variabilitě:

1. Míra ošupení operkula
2. Typ suboperkulárních šupin
3. Uspořádání šupin na interoperkulu
4. Počet šupin interoperkula
5. Ošupení operkula
6. Míra ošupenosti lící ve ventrální oblasti
7. Míra ošupenosti lící v kaudální oblasti
8. Míra ošupenosti lící v rostrální oblasti
9. Model ošupení v postorbitální oblasti
10. Pravidelnost postorbitální skvamace
11. Predorzální model ošupení
12. Počet šupin v mediání řadě temena
13. Přejechod z laterálního hrudníku na bok
14. Model ošupení ventrálního hrudníku
15. Počet řad šupin ventrálního hrudníku
16. Model ošupení břicha

17. Ohnisko šupiny břicha
18. Podložka hřbetní ploutve
19. Pochva hřbetní ploutve
20. Ukončení pochvy hřbetní ploutve
21. Pochva řitní ploutve
22. Ukončení pochvy řitní ploutve

3.2.2. Kladogramy

Jako out group (druhy příbuzných skupin) jsem použila tři druhy z tribu Cichlasomatini, jeden druh z tribu Geophagini a jeden africký druh (tribus Tilapiini). Nomenklaturu s ohledem na druhy a rody jsem použila podle Říčana et Nováka (2000), klasifikaci do tribů podle Kullandera (1998).

Pro zhodnocení kvality a důležitosti znaku byl použit retenční index (maximální možný počet změn i-tého znaku za podmínek platnosti principu parsimonie – rovno počtu nutných substitucí při hvězdicové topologii stromu s nejhojnější formou znaku uprostřed) vztažený na kladogramy spočítané na základě molekulárních dat metodou Bayesiánské a parsimoniální analýzy. Retenční morfologické matice porovnávané proti kladogramu spočítanému Bayesiánskou analýzou činil 0,23 (průměr), zatímco při porovnání s parsimoniálním bootstrapovým stromem 0,21 (průměr) - shoda morfologických dat a výsledků molekulárních analýz nebyla příliš závislá na zvolené metodě.

E-INS-i algoritmus v programu (online) MAFFT verze 6 (Kato et al. 2002), byl použit pro pochopení sekvence dat. Manuální úpravy byly provedeny programem BioEdit (Hall 1999). Na Bayesiánskou analýzu (BI) byl použit MrBayes 3.1.2 (Ronquist and Huelsenbeck 2003). Předěšlá BI analýza, vhodná předchozímu modelu, byla vybrána dle Aikake kritérií (AIC) – test byl uskutečněn za pomoci softwaru MrModeltest 2. (Nylander et al. 2004). Všechna molekulární data byla analyzována programem GTR+?. Rozložení předěšlé pravděpodobné hustoty náhrady tempa podél rozložení stacionární frekvence nukleotidu byla stagnující. Čtyři nezávislé koeficienty částí (1 jednotka lokus) byly podrobeny Bayesiánské analýze. Analýza zahrnovala dvě

souběžné a nezávislé cesty, zahrnující čtyři paralely Markových řetězců (kroky 0.2; 10 000 000 generací, vzorek každého 1 000). Výsledné stromy byly použity pro rekonstrukci 50 % většiny-pravidelného konsensus stromu (25 % účastníků se).

Stejný princip byl použit při tvorbě kladogramů maximální parsimoniální analýzy (MP). Všechny znaky byly rovnoměrně uváženy parsimoniální analýzou vypočítanou programem PAUP* 4.0b4a (Swofford 2002), s užitím heuristického názoru - TBR branch-swapping, 100 random-taxon-addition replicates, steepest descent disabled, MulTrees enabled. Statistická podpora výsledného stromu je založena na bootstrapovém postupu (1 000 pseudoreplikací, MaxStrom = 1 000).

Morfologické znaky byly mapovány na molekulární kladogramy pomocí parsimoniální metody (směřované či nesměřované v závislosti na povaze znaku) pomocí programového balíku Mesquite (Maddison & Maddison 2009), stejný software byl použit pro výpočet retenčních indexů pro jednotlivé znaky i morfologickou matici jako celek.

4 VLASTNÍ VÝSLEDKY

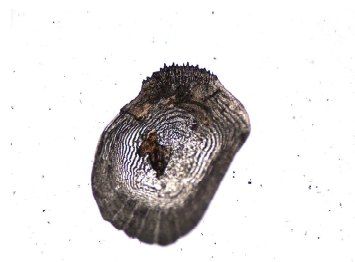
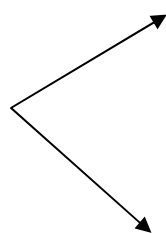
Vytvořila jsem tabulku s vybranými 58 skalimetrickými znaky (Přílohy - Tabulka č. 1) dle prací Lippitschové (1993), Ritschelové (2003) a Mušky (2005) na základě znaků morfologie šupin a šupinného pokryvu. Z této tabulky jsem potom sestavila matici morfologických znaků (Přílohy - Matice č. 1). S Pavlem Říhou jsme vytvořili molekulární kladogram užitím publikovaných údajů zveřejněných na internetové databázi NCBI (sekvence genu Nd4, RAG1, RAG2, Cyt b), který je uveden níže (Kladogram č. 1).

Ze skalimetrických znaků, které sledovala Ritschelová jsem vybrala v souladu s prací Mušky ty, které nepodléhají ontogenetické variabilitě a které by tedy mohly potenciálně nést fylogenetickou informaci. Tyto znaky jsem dále studovala na 12 druzích (*Amphilophus macracanthus*, *Cryptoheros chetumalensis*, *Heros notatus*, *Paraneetroplus synspilus*, *Paraneetroplus nebuliferus*, *Paraneetroplus bulleri*,

Paraneetroplus zonatus, *Theraps irregularis*, *Amphilophus nourissati*, *Thorichthys meeki*, *Thorichthys callolepis*, *Thorichthys ellioti*), které Ritschelová neměla k dispozici. Některé z těchto znaků jsem ilustrativně zachytila na následujících snímcích (Obr. č. 56 - 72) viz dále Přílohy (8.1.).



Obr. č. 56 *T. callolepis* – zcela ošupené operkulum



Obr. č. 57 *T. irregularis* – ktenoidní šupina operkula



Obr. č. 58 *P. zonatus* – cykloidní šupina operkula



Obr. č. 59 *A. nourissati* – interoperkulum 1+1 řadě



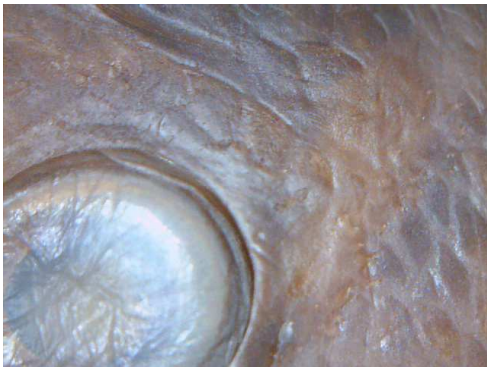
Obr. č. 60 *P. nebuliferus* – preoperkulum bez šupin



Obr. č. 61 *A. macracanthus* -
zcela ošupené suboperkulum



Obr. č. 62 *H. notatus* –
zcela ošupené líce



Obr. č. 63 *P. zonatus* -
jednoduchá řada postorbitálního ošupení



Obr. č. 64 *P. zonatus* –
pозvolný přechod z laterální části hrudníku na bok



Obr. č. 65 *H. notatus* -
ventrální část hrudníku: střecha



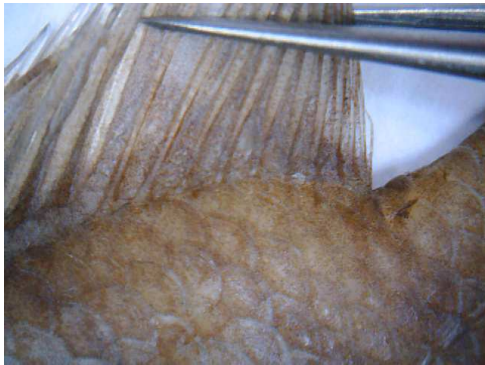
Obr. č. 66 *T. callolepis* –
predorzální model ošupení: pravidelný



Obr. č. 67 *P. zonatus* -
pravidelný model břicha



Obr. č. 68 *T. ellioti* -
středně ošupená ocasní ploutev



Obr. č. 69 *C. chetumalensis* -
málo ošupená hřbetní ploutev



Obr. č. 70 *P. bulleri* -
pochva hřbetní ploutve



Obr. č. 71 *T. callolepis* -
řitní ploutev bez šupin



Obr. č. 72 *T. irregularis* -
pochva řitní ploutve

Na základě studia morfologie šupin a šupinného pokryvu zástupců jsem dospěla k následující charakteristice jednotlivých druhů tribu Heroini:

Amphilophus macracanthus

Operkulární oblast a líce částečně neošupené (neošupeno v rostrální oblasti). Preoperkulum bez šupin. Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný - tendence k pravidelnému uspořádání šupin na těle. Hřbetní, řitní a ocasní ploutev bez šupin. Pochvy nepárových ploutví výrazné. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Amphilophus* přináší Ritschelová.

Cryptoheros chetumalensis

Preoperkulum bez šupin. Operkulární oblast částečně neošupena, líce zcela ošupené. Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Hřbetní ploutev a ocasní málo ošupená, řitní středně ošupená. Pochvy nepárových ploutví výrazné. Šupiny celkově silně ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Cryptoheros* přináší Ritschelová.

Heros notatus

Operkulární oblast částečně ošupena a líce zcela ošupené. Preoperkulum bez šupin. Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Nepárové ploutve málo ošupené. Pochva hřbetní ploutve a řitní ploutve velmi výrazná. Šupiny silně ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Heros* přináší Ritschelová.

Paraneetroplus synspilus

Preoperkulum bez šupin. Operkulární oblast částečně neošupena, líce zcela ošupeny. Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha

pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Hřbetní a řitní ploutev málo ošupená, ocasní ploutev středně ošupená. Pochva hřbetní a řitní ploutve výrazná. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Paraneetroplus* přináší Ritschelová.

Paraneetroplus bulleri

Oblast operkula a líce zcela ošupeny. Preoperkulum částečně ošupeno. Postorbitální ošupení dvojitě řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Nepárové ploutve málo ošupeny. Pochva hřbetní i řitní ploutve nevýrazná. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Paraneetroplus* přináší Ritschelová.

Paraneetroplus nebuliferus

Preoperkulum bez šupin. Operkulární oblast částečně neošupena. Líce zcela ošupeny. Postorbitální ošupení dvojitě řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok prudký. Hřbetní a řitní ploutev málo ošupená, ocasní středně. Pochva hřbetní i řitní ploutve výrazná. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Paraneetroplus* přináší Ritschelová.

Paraneetroplus zonatus

Operkulární oblast částečně neošupena. Preoperkulum bez šupin. Líce zcela ošupeny. Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Nepárové ploutve bez šupin. Pochvy hřbetní i řitní ploutve nevýrazné. Šupiny silněji ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Paraneetroplus* přináší Ritschelová.

Theraps irregularis

Operkulární oblast částečně neošupena. Preoperkulum bez šupin. Líce zcela ošupeny. Postorbitální ošupení dvojitě řady. Predorzální model ošupení a model břicha

pravidelný, přechod z hrudníku na bok prudký. Hřbetní a řitní ploutev málo ošupená, ocasní středně ošupená. Pochvy hřbetní i řitní ploutve nevýrazné. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Theraps* přináší Ritschelová.

Thorichthys meeki

Operkulární oblast částečně neošupena. Preoperkulum bez šupin. Líce částečně ošupeny (neošupená rostrální oblast). Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Hřbetní a řitní ploutev neošupena, ocasní ploutev ošupena málo. Pochvy hřbetní i řitní ploutve nepřítomny. Šupiny silněji ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Thorichthys* přináší Ritschelová.

Thorichthys callolepis

Operkulární oblast zcela ošupena. Preoperkulum částečně ošupeno. Líce částečně neošupeny (rostrální oblast bez šupin). Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok pozvolný. Hřbetní a řitní ploutev neošupena, ocasní ploutev málo ošupena. Pochvy hřbetní i řitní ploutve nepřítomny. Šupiny silně ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Thorichthys* přináší Ritschelová.

Thorichthys ellioti

Preoperkulum bez šupin. Operkulární oblast částečně neošupena. Líce částečně neošupeny (neošupena rostrální oblast). Postorbitální ošupení jednoduché řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok prudký. Hřbetní a řitní ploutev neošupena, ocasní ploutev středně ošupena. Pochvy hřbetní i řitní ploutve nepřítomny. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Thorichthys* přináší Ritschelová.

Amphilophus nourissati

Operkulární oblast částečně neošupena. Preoperkulum bez šupin. Líce částečně

neošupeny (rostrální oblast bez šupin). Postorbitální ošupení dvojité řady. Predorzální model ošupení a model břicha pravidelný, přechod z hrudníku na bok prudký. Hřbetní a řitní ploutev málo ošupená, ocasní ploutev středně ošupena. Pochvy hřbetní i řitní ploutve nevýrazné. Šupiny slabě ktenoidní. Má pozorování jsou v souladu se skalimetrickou charakteristikou, kterou pro skupinu *Amphilophus* přináší Ritschelová.

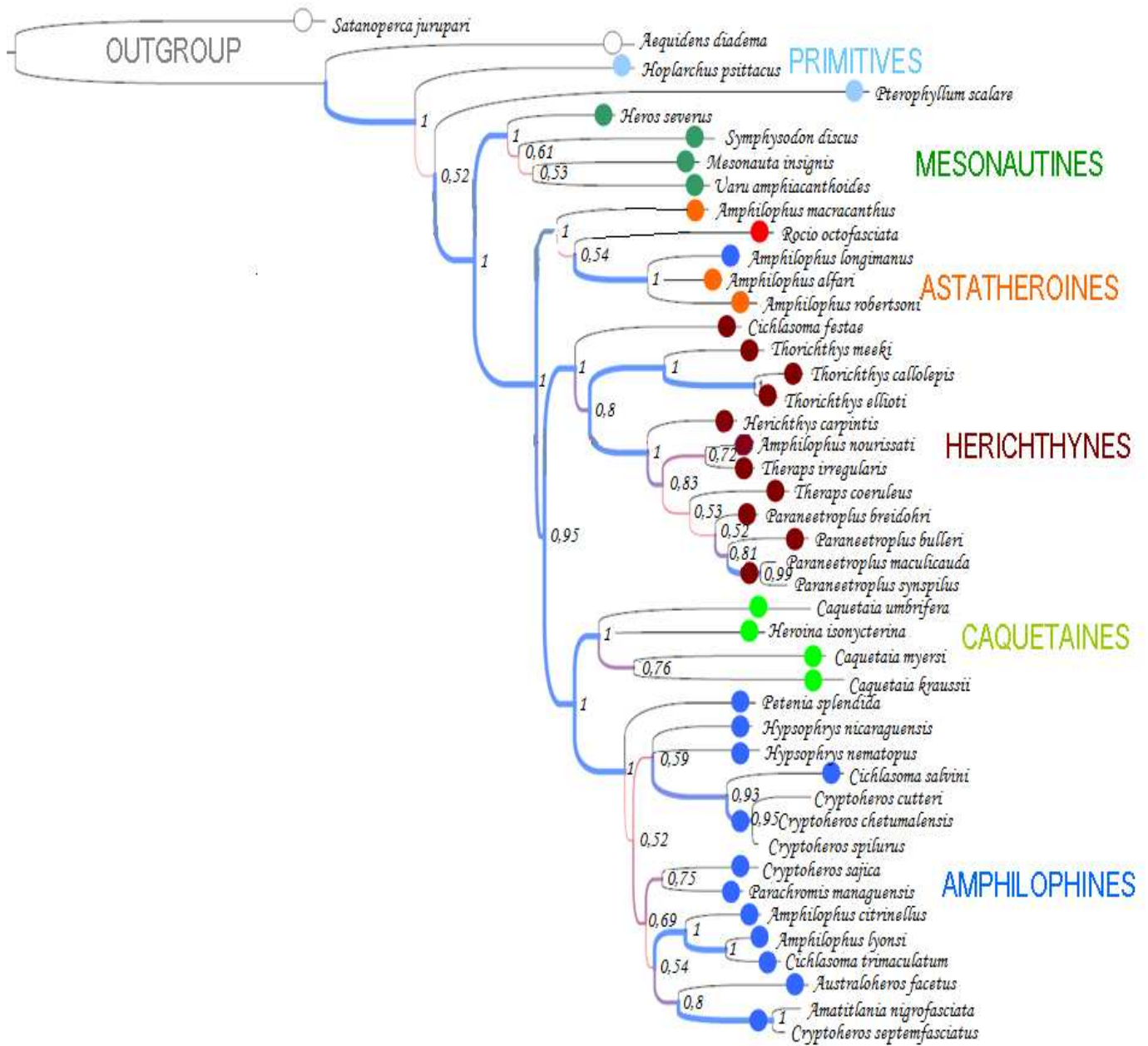
Vytvořili jsme molekulární kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2 – Tabulka č. 3). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost (Kladogram č. 1).

Molekulární kladogram nepodpořil myšlenku o monofylii tribu, jako práce Říčana (2005) a (Říčan et al. 2008, López-Fernández et al. 2010). Rod *Pterophyllum* stojí jako sesterská skupina všem ostatním Heroinům. Jako outgroupové druhy byla zvolena *Satanoperca jurupari* a *Aequidens diadema*. *Hoplarchus psittacus* zaujímá bazální pozici s ohledem na to, že druhá větev zahrnuje *Heros*, *Uaru*, *Mesonauta* a *Symphysodon*. Druhy mohou být rozděleny na Mesonautines, Astatheroines, Herichthyines, Caquetaines a Amphilophines (převzato z López-Fernández et al. 2010). Přičemž Mesonautines obsahují - již zmíněný *Heros*, *Uaru*, *Mesonauta* a *Symphysodon*, Astatheroines – rod *Amphilophus*, Herichthyines – bazální *Cichlasoma festae* a dále *Thorichthys*, *Herichthys*, *Theraps*, *Paraneetroplus* a *Amphilophus*, Caquetaines – *Caquetaia* a *Heroína*, Amphilophines – *Petenia splendida* na bazálnější větví, přičemž *Hypsophrys*, *Cryptoheros* a další rody představují větev odvozenou. Postavení *Rocio octofasciata* a *Amphilophus longimanus* je sporné. Domnívám se, že to může být způsobeno chybou při tvorbě kladogramu, či nesrovnalostmi v údajích publikovaných na NCBI.

Tabulka č. 3: Molekulární data 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2).

Druh	CytB	ND4	RAG1	RAG2
Aequidens diadema	AY050611.1	GU737015.1	EU706374.1	GU736828.1
Amphilohus longimanus	AF009943.1	GU737057.1	EF362604.1	GU736873.1
Amphilophus lyonsi	-	GU737048.1	EF362588.1	GU736864.1
Amphilophus nourissati	EF436465.1	GU737060.1	-	GU736875.1
Amatitlania nigrofasciata	DQ990698.1	GU737054.1	GU595399.1	GU736870.1
Cryptoheros septemfasciatus	AF009932.1	-	EF362598.1	-
Amphilophus alfari	U97159.1	-	EF362605.1	-
Amphilophus macracanthus	U97160.1	GU737076.1	EF362591.1	GU736890.1
Amphilophus robertsoni	U97163.1	GU737058.1	-	-
Australoheros facetus	-	GU737032.1	EF362608.1	GU736848.1
Caquetaia myersi	AY050615.1	-	EF362577.1	-
Caquetaia kraussii	AF009938.1	GU737033.1	EF362602.1	-
Caquetaia umbrifera	AF009940.1	GU737070.1	EF362586.1	GU736885.1
Amphilophus citrinellus	U88862.1	HM050088.1	GU595398.1	GU736861.1
Cichlasoma festae	-	GU737031.1	EF362575.1	GU736847.1
Cichlasoma salvini	AY050619.1	GU737065.1	EF362581.1	GU736880.1
Cichlasoma trimaculatum	AY324030.1	GU737069.1	EF362584.1	GU736884.1
Rocio octofasciata	AY050616.1	GU737062.1	EF362578.1	GU736877.1
Cryptoheros cutteri	HM193448.1	GU737055.1	-	GU736871.1
Cryptoheros sajica	AF009925.1	GU737052.1	EF362596.1	GU736868.1
Cryptoheros hetumalensis	HM193442.1	GU737053.1	-	GU736869.1
Cryptoheros spilurus	HM193449.1	-	EF362579.1	-
Heroina isonycterina	-	GU737044.1	EF362609.1	GU736860.1

Heros severus	-	GU737035.1	-	GU736851.1
Herichthys carpintis	U88856.1	GU737071.1	EF362585.1	GU736886.1
Hoplarchus psittacus	AF370673.1	AY566789.1	HQ427506.1	AY566760.1
Mesonauta insignis	AF370675.1	GU737038.1	-	GU736854.1
Hypsophrys nicaraguensis	-	-	EF362600.1	-
Hypsophrys nematopus	AF009928.1	GU737081.1	EF362599.1	GU736895.1
Parachromis managuensis	HM193452.1	GU737084.1	EF362576.1	GU736898.1
Paraneetroplus bulleri	AY324004.1	-	HQ427503.1	-
Petenia splendida	AF370679.1	GU737088.1	GU595412.1	GU736902.1
Pterophyllum scalare	AF370676.1	GU737039.1	-	GU736855.1
Satanoperca jurupari	AF370664.1	AY566783.1	-	AY566745.1
Symphysodon discus	-	GU737041.1	EU497298.1	GU736857.1
Theraps irregularis	EF436464.1	GU737098.1	-	GU736911.1
Thorichthys callolepis	AY324005.1	-	-	-
Thorichthys ellioti	DQ990708.1	-	-	-
Thorichthys meeki	HM193445.1	GU737090.1	EF362590.1	AY279875.1
Uaru amhiacanthoides	AF370678.1	GU737042.1	-	GU736858.1
Paraneetroplus breidohri	AY050626.1	-	-	-
Paraneetroplus maculicauda	HM193454.1	GU737105.1	EF362592.1	GU736919.1
Paraneetroplus synspilus	AY050625.1	GU737108.1	-	GU736922.1
Theraps coeruleus	-	-	EF362612.1	-



Kladogram č. 1: Kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost.

58 skalimetrických znaků jsme mapovali na vytvořený molekulární kladogram pomocí parsimoniální metody (směřované či nesměřované v závislosti na povaze znaku) pomocí programového balíku Mesquite (Maddison a Maddison 2009), stejný software byl použit pro výpočet retenčních indexů (RI) pro jednotlivé znaky i morfologickou matici jako celek (Tabulka č. 4).

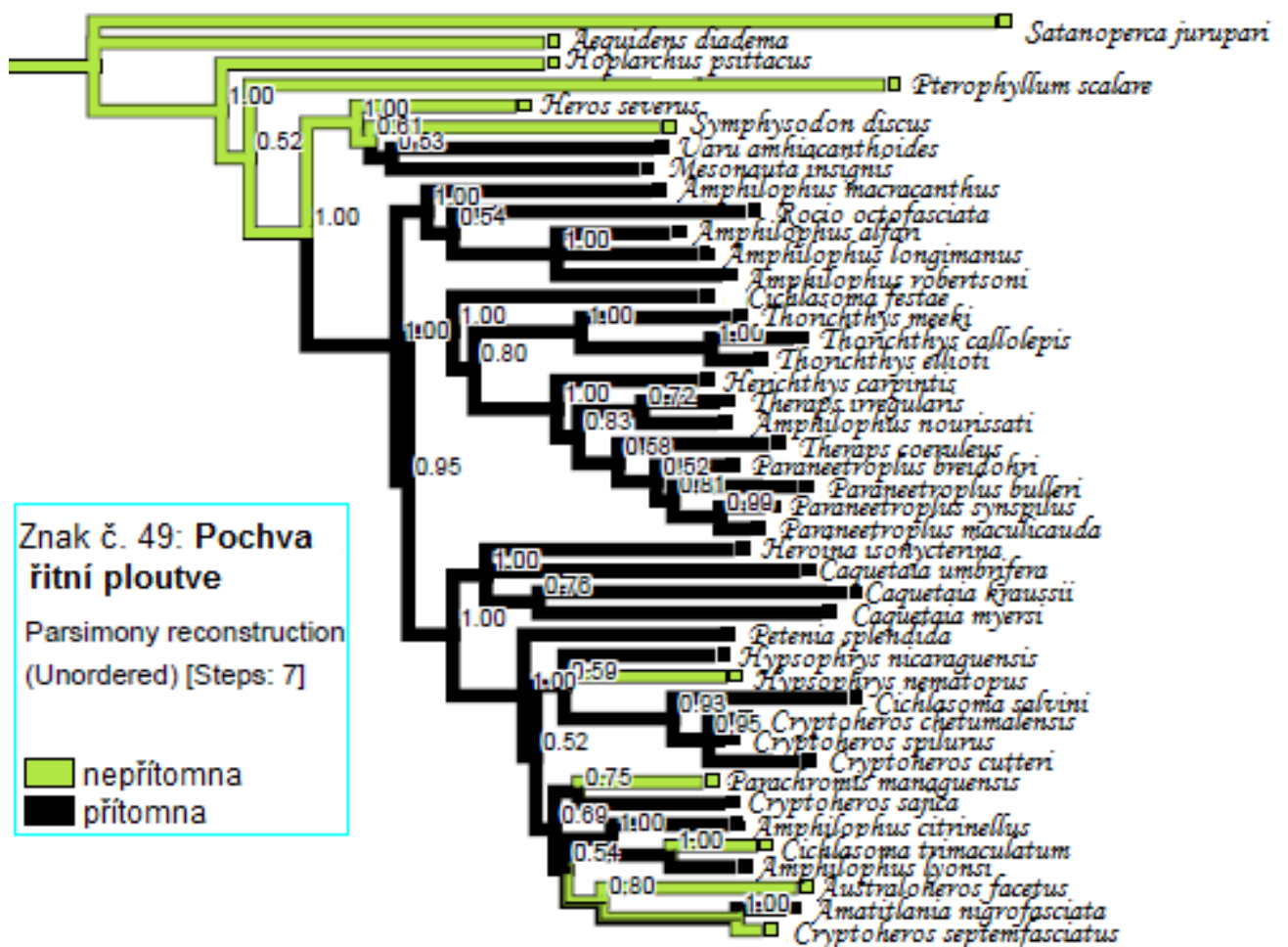
Tabulka č. 4: 58 skalimetrických znaků s retenčními indexy a evolučně možnými variantami vzniků znaku vybranými programem (= STEPS):

Číslo znaku	RI	STEPS	Číslo znaku	RI	STEPS	Číslo znaku	RI	STEPS
1	0	7	21	0	5	41	0	9
2	45	12	22	30	15	42	27,78	14
3	26,32	15	23	47,37	11	43	30,77	21
4	21,43	12	24	13,3	16	44	23,53	16
5	0	24	25	27,78	15	45	11,11	9
6	26,67	12	26	0	3	46	37,5	6
7	17,65	15	27	0	4	47	0	11
8	0	3	28	37,5	6	48	0	4
9	error	0	29	29,42	13	49	40	7
10	30	15	30	13,8	20	50	20	14
11	30	8	31	29,42	14	51	0	9
12	25	8	32	11,1	9	52	7,14	14
13	50	7	33	error	1	53	0	6
14	26,67	12	34	42,86	5	54	18,18	10
15	14,29	13	35	27,77	15	55	23,08	11
16	12,5	8	36	27,27	9	56	0	4
17	error	1	37	9,09	23	57	33,3	7
18	error	0	38	0	4	58	21,43	12
19	16,67	6	39	0	2			
20	error	1	40	10	11			

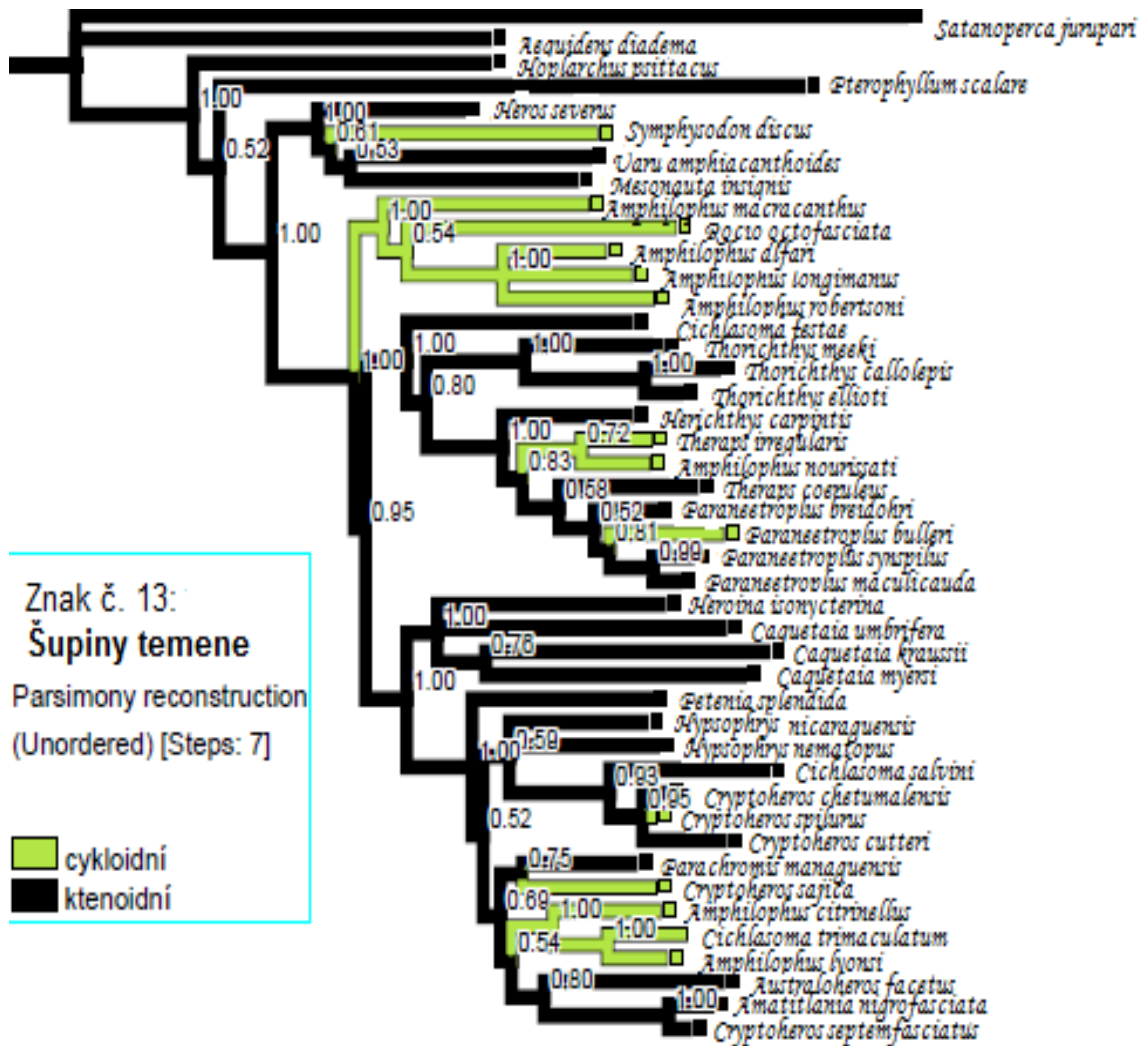
Z 58 studovaných znaků ani jeden nepřesáhl hranici RI 50 %. Následující kladogramy zobrazují znaky RI 30 – 50 % (Kladogram č. 2 – 6). Tabulka č. 5 znázorňuje výsledné hodnoty vybraných pěti znaků (RI 30-50%) spočítané Bayesiánskou analýzou a Bootstrapy.

Tabulka č. 5: Vybrané skalimetrické znaky se spočtenou BA – Bayesiánskou analýzou, MP - maximální parsimonií a BI. STEPS - evolučně možné varianty vzniku znaku vybrané programem.

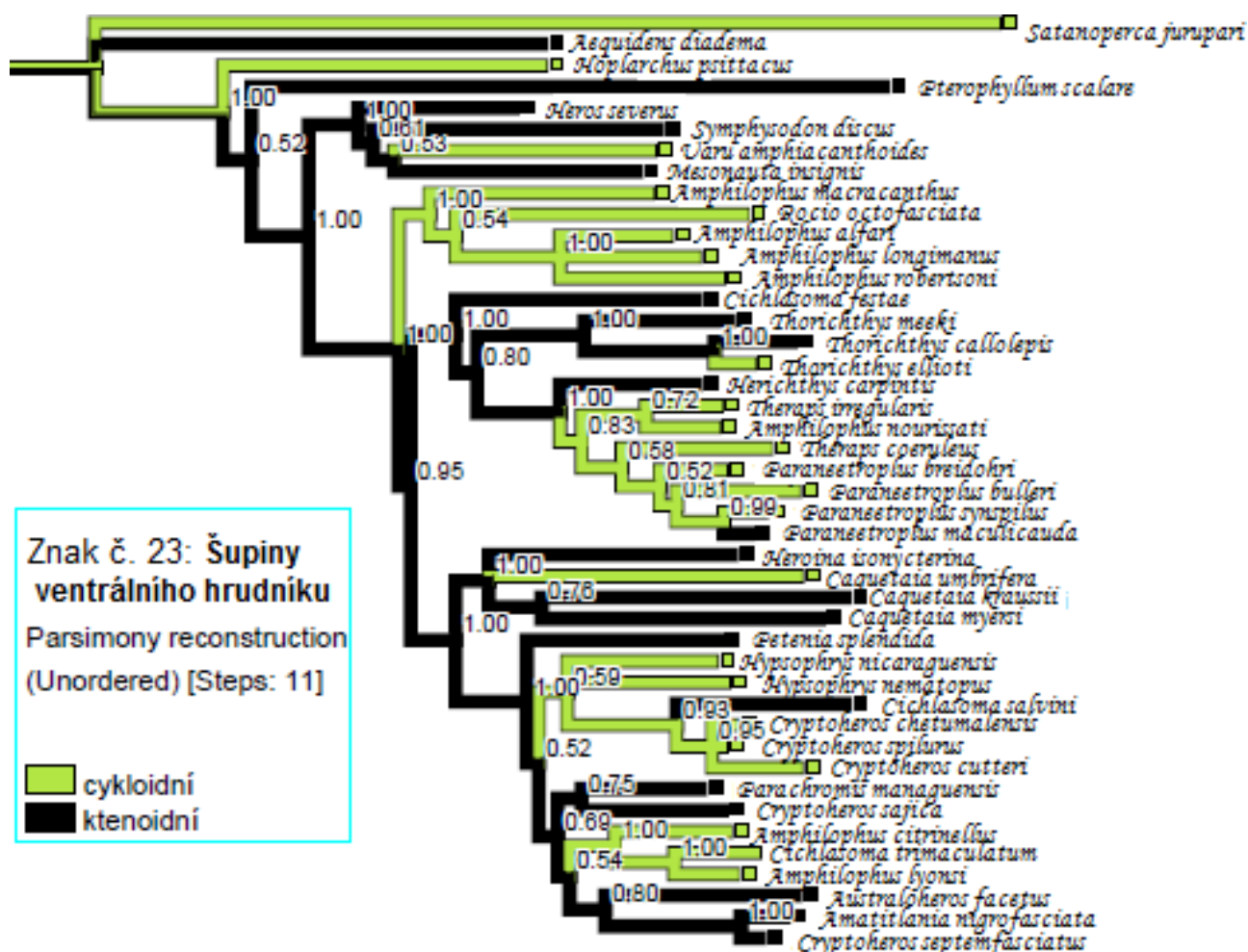
Číslo znaku	RI na BA	RI na MP	CI na BA	CI na MP	STEPS BA	STEPS MP
13	50	41	14,2	12,5	7	8
23	47,37	45	15,1	14,3	11	13
2	45	43,2	14	13,3	12	13
34	42,8	42,9	20	20	5	5
49	40	38,8	12,5	11	7	8
Průměrné hodnoty	23	21	12,5	12,3	606	617



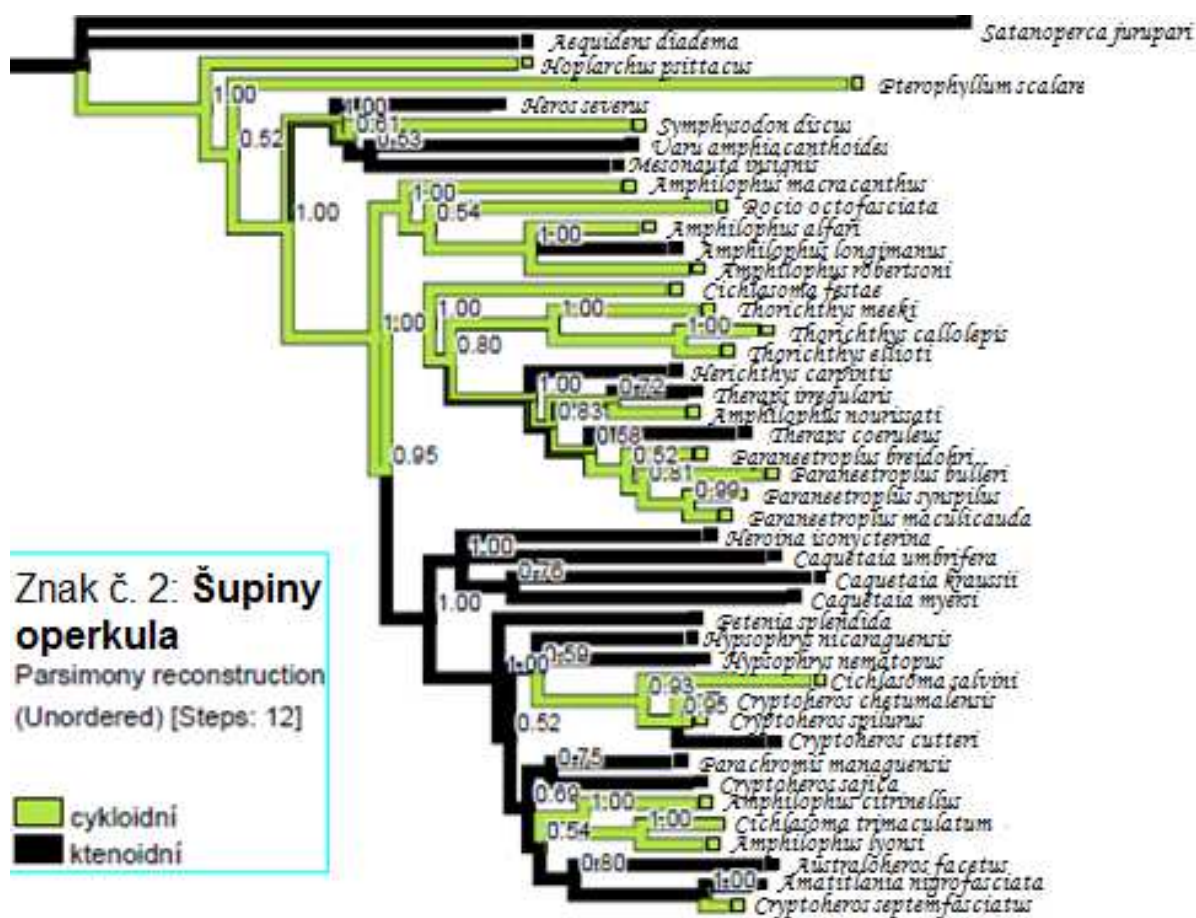
Kladogram č. 2: Znak pochva řitní ploutve - kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost. RI = 40



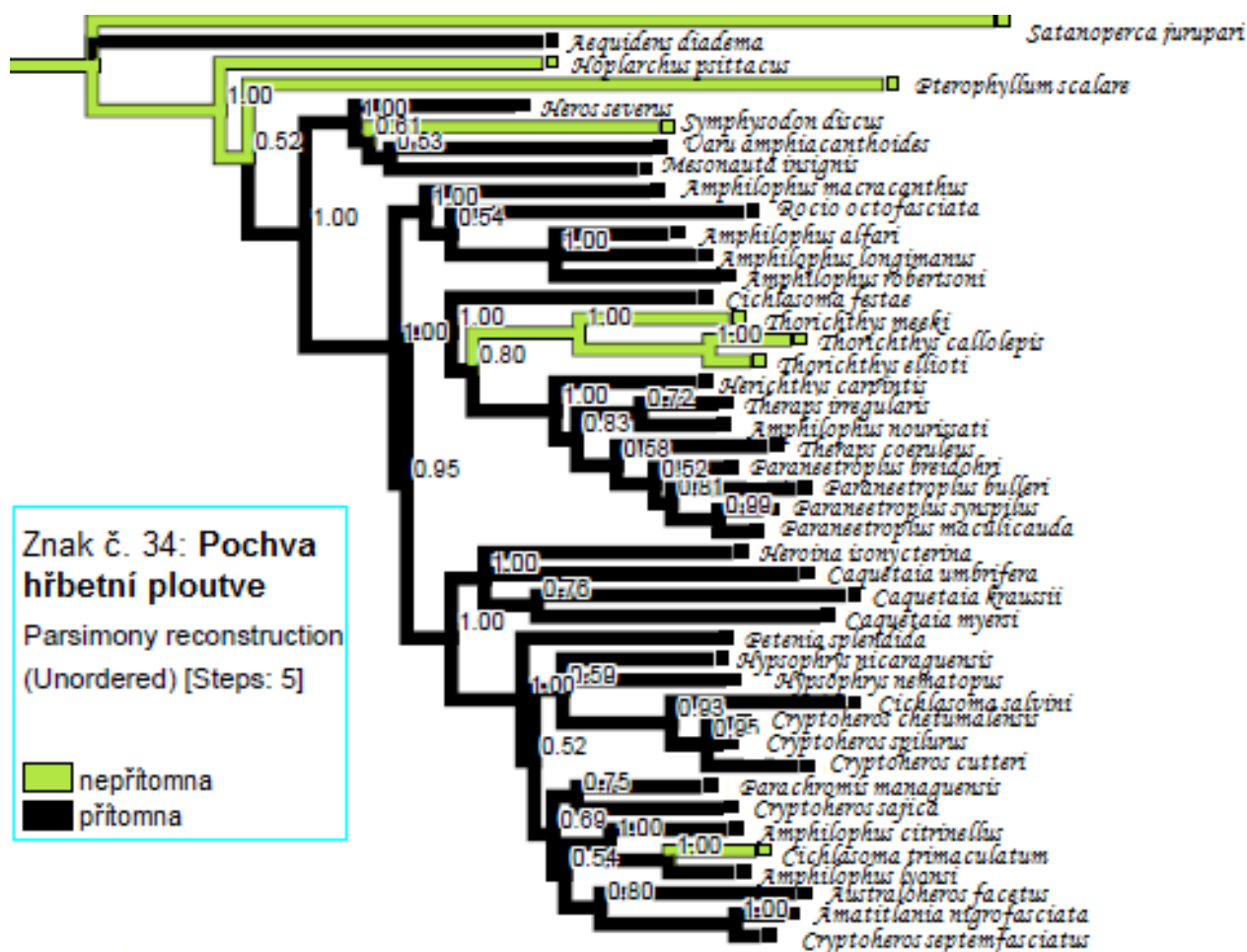
Kladogram č. 3: Znak šupiny temene - kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost. RI = 50.



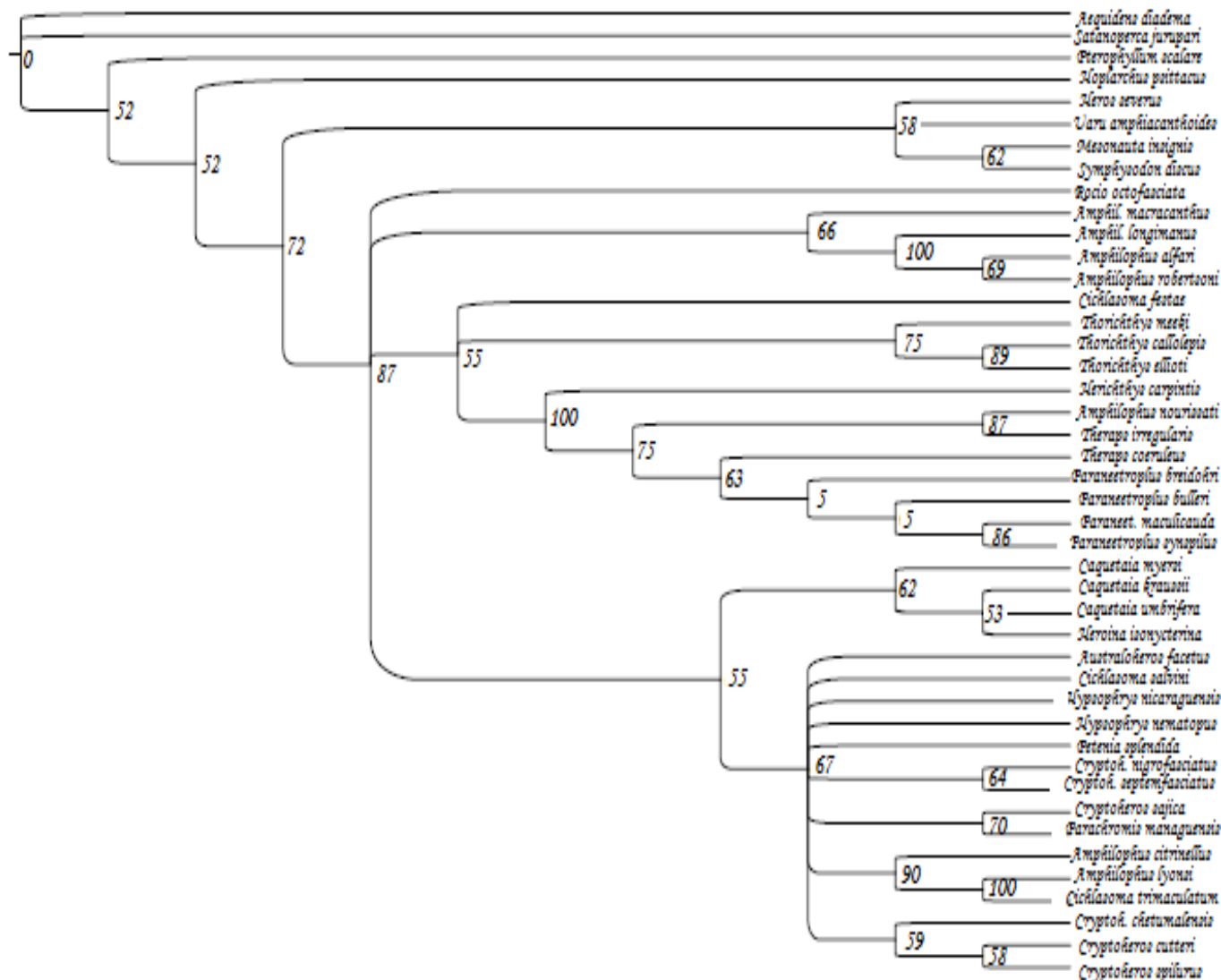
Kladogram č. 4: Znak šupiny ventrálního hrudníku - kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost. RI = 47,37.



Kladogram č. 5: Znak šupiny operkula - kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost. RI = 45.



Kladogram č. 6: Znak pochva hřbetní ploutve - kladogram spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2). Hodnoty nad větvemi značí Bayesiánskou posteriorní pravděpodobnost. RI = 42,8.



Kladogram č. 7: Majoritní konsenzus spočítaný z 1000 pseudoreplikací parsimoniální analýzy. Hodnoty značí bootstrapovou podporu.

Výsledky prokázaly, že z 58 skalimetrických znaků, ani jeden nedosáhl hodnoty RI přes 50 %. Kladogramy výše znázorňují hodnotu RI 30-50 %. Šupinné znaky vznikají vícekrát nezávisle na sobě. Tedy se příliš nehodí pro rekonstrukci fylogeneze, protože mají příliš adaptivní charakter, nicméně svědčí o tom, že se ryby v Mesoamerice dostaly vícekrát do různých podmínek.

5 DISKUZE

Zkoumání skalimetrických znaků v posledních letech (Lagler et al. 1977; Lippitschová 1988, 1990, 1991, 1995; Ritschelová 2003; Muška et al. 2005) vedlo k různým představám o validitě těchto znaků a jejich užití v systematice. Podle Lippitschové (1988, 1990, 1991, 1995) nejsou šupiny cichlid nikdy hladké a mají charakteristické ornamenty (drážky, výstupky, cirkuly, ohnisko). Ohnisko šupiny je prvním znakem zakládajícím se během ontogeneze. Podle srovnávacích studií této autorky, lze rozlišit různé druhy granulace šupin, tvar cirkulů (románské, gotické), tvar ktení atd.. Lippitschová (l.c.) tvrdí, že tyto znaky mohou být u východoafrických haplochromidů adekvátní k určování taxonomie a k rekonstrukci fylogeneze.

Její domněnku se snažila ověřit Ritschelová (2003) na středoamerických cichlidách tribu Heroini, avšak nedošla ke stejnému závěru - skalimetrické znaky (celkem 58 znaků) dávaly zcela jiné vývojové stromy než znaky molekulární. Následně Muška zjistil, že u středoamerických heroinů mnoho skalimetrických znaků podléhá ontogenetické variabilitě. Takové znaky se pro tvorbu vývojových stromů nehodí. Vymezil proto celkem 22 šupinných znaků, jejichž stavy nejsou pod vlivem věku a velikosti, a na jejich základě se pokusil vytvořit kladogram skupiny. Nepřesvědčivé výsledky (slabě podložené větve, málo druhů) vedly k představě, kterou ostatně naznačuje již Ritschelová, o tom, že skalimetrické znaky mohou být použitelné pro rekonstrukci fylogenetických představ u taxonů mladých, monofyletických a rychle se vyvíjejících skupin (mikrohabitatová speciace v jezeru Viktoria, která proběhla v řádu desítek tisíc let). Pro skupiny s fylogenezí delší, komplikovanější (po milióny let se opakující geografické izolace), jako jsou např. mesoameričtí Heroini, se předmětné metody zjevně nehodí. Uvedené hypotézy Mušky a Ritschelové, zpracované na 43 druzích jsem se pokusila ověřit po zpracování dalšího materiálu 12 druhů, který zmínění autoři k dispozici neměli, tedy celkem na 55 druzích.

Podle Ritschelová (2003) nebylo zatím potvrzeno srovnávacím vyšetřením příslušných genů. Ve své práci jsem se zaměřila na vytvoření kladogramu na základě molekulárních dat 4 lokusů (cytB, ND4, rag1 a rag2), na než jsme namapovali vybrané znaky. Výsledky práce se přiklánějí k tvrzení Ritschelové, tedy že skalimetrické znaky nejsou vhodným nástrojem systematických studií. Znaky vybrané Muškou et al. (2005),

nepodléhající ontogenetické variabilitě (Metodika) rovněž neprokázaly, že by nesly fylogeneticky stabilní informaci.

Lippitschová (1988, 1990, 1991, 1995) své studie skalimetrických znaků provedla u afrických cichlid komplexu *Haplochromis*, což je ale pravým opakem Heroinů - skupina, která prodělala dlouhý vývoj s ohledem na geografickou izolaci povodí. Namapováním skalimetrických znaků na molekulární kladogram (Výsledky, Tabulka č. 1), prokázalo že se tyto znaky příliš nehodí pro rekonstrukci fylogeneze, protože mají příliš adaptivní charakter, nicméně svědčí o tom, že se ryby v Mesoamerice dostaly vícekrát do různých podmínek (Geerts 2000; Říčan 1999, 2001, 2005; Stiassny 1991). Důvod lze spatřovat v odlišném stáří obou skupin a v odlišném charakteru fylogeneze (Ritschelová 2003). U afrických haplochromidů jde o vývoj mikroalopatrickou nebo sympatrickou speciací (Greenwood 1991) v jednom vodním tělese. Mimoto recentní druhy rodu *Haplochromis* jsou ve východoafrických jezerech velmi mladé (řádově desítky let až desítky tisíc let). Druhy středoamerické se vyvíjely podstatně déle (řádově miliony až desítky milionů let), navíc v prostředí bouřlivých geomorfologických změn a cestou geografické izolace vodních těles (Geerts 2000; Říčan 1999, 2001, 2005; Stiassny 1991).

Použití komplexu skalimetrických znaků Ritschelovou (2003) u neotropického tribu Heroini nevedlo k vývojovým stromům, které by odpovídaly představám vytvořených na základě molekulárních dat (Farias et al. 1999; Martin et Bermingham 1998; Říčan 1999, 2001, 2005, 2008; Říčan et Novák 2002; López-Fernández 2010). V této práci jsme se pokusili namapovat skalimetrické znaky na předem vytvořený molekulární kladogram. Ani jeden z 58 skalimetrických znaků podle výsledků mé práce nedosáhl prokazatelné hodnoty. Výsledky v zásadě prokázaly stejné závěry, ke kterým dospěla Ritschelová.

Z kladogramů č. 2 a č. 6 však vyplývají některé výsledky, které považuji za zajímavé. Především je to skutečnost, že šupinné znaky vznikly ve fylogenezi Heroinů vícekrát nezávisle na sobě. Např. pochva řitní ploutve, jinak běžný znak pro většinu studovaných Heroinů, není přítomna ani u outgrupových druhů ani na bázi kladogramu Heroinů a mizí rovněž u některých odvozených taxonů (*Hypsophrys*, *Cichlasoma trimaculatum*, *Parachromis*, *Amatitlania*, *Cryptoheros*, *Australoheros*).

Ktenoidní šupiny jsou všeobecně považovány za odvozený znak vývojově „pokročilejších“ skupin (Nelson 1976). Tato synapomorfie jako by u Heroinů neplatila v případě temene hlavy. Zatímco u outgrupu a bazálních druhů jsou temenní šupiny ktenoidní, cykloidizace se jako pravděpodobně regresní objevuje v dalším vývoji 7x nezávisle (Kladogram č. 3).

6 ZÁVĚR

- Skalimetrické znaky se příliš nehodí pro rekonstrukci fylogeneze, protože mají příliš adaptivní charakter, nicméně svědčí o tom, že se ryby v Mesoamerice dostaly vícekrát do různých podmínek.
- Z výsledků je patrné, že adekvátní cestou k poznání fylogeneze tribu Heroini, i jiných ryb, jsou vhodnější molekulární analýzy.

Pokusila jsem se o rekonstrukci představ o fylogenezi neotropických cichlid tribu Heroini. Použila jsem celkem 58 znaků morfologie šupin a šupinného pokryvu podle Lippitschové (1988, 1990, 1991, 1995) a Ritschelové (2003), doplnila jsem práci Ritschelové o 12 dalších druhů. V této práci tedy bylo použito celkem 50 druhů tribu Heroini a 5 druhů cichlid jiných tribů, použitých jako outgroup.

Skalimetrické kladogramy jasně prokázaly, že vybrané znaky vznikly mnohokrát a jsou statisticky neprůkazné. Molekulární kladogram, spočítaný Bayesiánskou analýzou na základě molekulárních dat 4 lokusů z databáze NCBI (cytB, ND4, rag1 a rag2 – Tabulka č. 1), byl v souladu s publikovanými studiemi (Říčan 2005, Říčan et al. 2008, López-Fernández et al. 2010).

7 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Artigas Azas J. M. (1993): *Herichthys tamasopoensis* n. sp., a new cichlid from México (Pisces: Cichlidae). Cichlids Yearbook. 3: 65-70.

Baruš V., Oliva O. a kol. (1995): Mihulovci a ryby. ACADEMIA, Praha. 698 str.

Bermingham E., Martin P. (1998): Comparative mtDNA Phylogeography of Neotropical freshwater fishes: Testing shared history to infer the evolutionary landscape of Lower Central America. Molecular Ecology. 7: 499-517.

Bussing W.A. (1974): Two new species of cichlid fishes, *Cichlasoma sajica* and *C. diquis*, from southeastern Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 22 (1): 29-49.

Bussing W.A., Martin M. (1975): Systematic status, variation and distribution of four Middle American cichlid fishes belonging to the *Amphilophus* species group, genus *Cichlasoma*. Nat. Hist. Mus. L. A. Count. Contr. Sci. 269: 1-41.

Bussing W.A. (1985): Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna. In the Great American biotic interchange. Stehli FG and Webb SD. Plenum-Publishing. 453-473.

Collette B.B. (1962): The swamp darters of the subgenus *Hololepis* (Pisces: Percidae). Tulane Stud. Zool. 9: 115-211.

Everhart W.H., Youngs W.D. (1981): Principles of fishery science. 2d ed. Ithaca, NY, Cornell University Press.

Farias I. P., Ortí G., Sampaio I., Schneider H., Meyer A. (1999): Mitochondrial DNA Phylogeny of the Family Cichlidae: Monophyly and Fast Molecular Evolution of the Neotropical Assemblage. J. Mol. Evol. 48: 703-711.

Geerts M. (2000): Op zoek naar de oudste cichlida, *Cichlidae*. Wim van Dullemen, Maasluis. 6-12.

Greenwood P.H. (1965): Environmental effects on the pharyngeal mill of the cichlid fish *Astatoreochromis alluaudi* and their taxonomic implications. Proceedings of the Linnaean Society, London. 176: 1-10.

Hall T.A. (1999): BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp Ser. 41:95-98.

Hughes D.R. (1981): Development and organization of the posterior field of ctenoid scales in *Platycephalidae*. Copeia. (1981): 596-606.

Hanel L. (1998): Svět zvířat – Ryby (1). Albatros, Praha. 150 str.

- Hanzák J. (1969): Světem zvířat. Albatros, Praha. 615 str.
- Helfman G.S., Collette B.B., Facey D.E. (1997): The Diversity of Fishes. Blackwell Science, Australia. 33-36.
- Hofmann J., Novák J. (1998): Velký atlas akvarijních ryb. Brázda, Praha. 363 str.
- Hofmann J., Novák J. (1996): Akvaristika. X-Egem, Praha. 197 str.
- Hulsey D.H., Garáa de León F.J., Sánchez Johnson Y., Hendrickson D.A., Near T.J. (2004): tempoal diversification of Mesoamerican Cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Mol. Phyl. Evo.* 31: 754-764.
- Hulsey D.H., Marks J., Hendrickson D.A., Williamson, C.A., Cohen, E. A., Stephens, M.J. (2006): Feeding specialization in *Herichthys minckleyi*: a trophically polymorphic fish. *Journal of fish biology.* 68 (5): 1399-1410.
- Johnson G.D. (1984): Percoidei: Development and relationships. In *Ontogeny and systematics of fishes.* Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec publ.1. 464-498.
- Katoh K., Kuma K., Toh H., Miyata T. (2002): MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Res.* 30: 3059–3066.
- Keenleyside Miles H. A. (1991): *Cichlid Fishes - Behaviour, ecology and evolution.* CHAPMAN & HALL, Cambridge. 378.
- Kraut M. (2008): *Tlamovci v akváriu.* GRADA, Praha. 152 str.
- Kullander, S.O. (1983): Revision of the South American Cichlid genus *Cichlasoma*. Swedish Museum of Natural History. Stockholm. 296.
- Kullander S.O. (1996): *Heroina isonycterina*, a new genus and species of cichlid fish from western Amazonia, with comments on cichlasomine systematics. *Ichtyol. Explor. Freshwaters.* 2: 149-172.
- Kullander S.O., Hartel K.E. (1997): The systematic status of cichlid genera described by Louis Agassiz in 1859: *Amphilophus*, *Baiodon*, *Hypsophrys* and *Parachromis* (Teleostei: cichlida). *Ichtyol. Explor. Freshwaters.* 3: 193-202.
- Kullander S.O. (1998): A Phylogeny and Classification of the South American *Cichlidae* (Teleostei: Perciformes) (in *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Part 5 – Perciformes.* eds. Malarba L.R., Reis R.E., Varei R.P., Lucena Z.M., Lucena C.A.S.). Edipucrs, Porto Alegre. 461-498.

- Kullander S.O. (2003): Cichlida. In: Check list of Neotropical fishes. Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M.S., Lucena C.A.S. (Eds.). Edipucrs, Porto Alegre. 461-498.
- Lagler K.F., Bardach J.E., Miller R.E., May-Passino D.R. (1977): Ichthyology 2nd edition. John Wiley, New York.
- Lippitsch E. (1988): Phylogenetic study of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a lepidological approach. *Journal of Fish Biology*. 53: 752-766.
- Lippitsch E. (1990): Scale surface morphology in African cichlids (Pisces, Perciformes). *Proc. of the Workshop Biology. Ecology and Conservation of Cichlids*.
- Lippitsch E. (1991): Comparative investigation on scale characters in cichlids. *Biology of Cichlids*. 97-102.
- Lippitsch E. (1993): Scale morphology and squamation patterns in cichlid (Teleostei, Perciformes): A comparative study. *Journal of Fish Biology*. 37: 265-291.
- Lippitsch E. (1995): Scale and squamation character polarity and phyletic assessment in the family *Cichlidae*. *Journal of Fish Biology*. 47: 91-106.
- López-Fernández H., Winemiller K.O., Honeycutt R.L. (2010): Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. (Online). (cit.2010-02-21). Dostupné z WWW <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1055790310000886>>
- Maddison W.P., Maddison D.R. (2009): Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, version 2.6. Dostupné z WWW <<http://mesquiteproject.org>>
- Martin A.P., Bermingham E. (1998): Systematics and Evolution of Lower Central American Cichlids inferred from analysis of Cytochrome b Gene sequences, *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 9(2): 192-203.
- McCully H.H. (1962): The relationship of the *Percidae* and the *Centrarchidae* to the *Serranidae* as shown by the anatomy of their scales. *Amer. Zool.* 2: 430.
- Meyer A. (1989): Costs and benefits of morphological specialization: feeding performance of two morphs in the trophically polymorphic Neotropical cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. *Oecologia*. 80: 431-436.

Meyer A. (1990a): Ecological and evolutionary aspects of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 39: 279-299.

Meyer A. (1990b): Morphometrics and allometry in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*: Alternative adaptations and ontogenetic changes in shape. *J. Zool, London*. 237-260.

Miller R.R. (1966): Geographical Distribution of Central American Freshwater Fishes. *Copeia*. 4: 773-802.

Miller R.R. (1974): *Cichlasoma regani*, a new species of cichlid from the Rio Coatzacoaluz, Mexico. *Proc. Biol. Soc., Washington*. 465-472.

Miller R.R. (1986): Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cinec. Biol., México*. 30: 121-153.

Miller R.R. (1996): *Theraps wesseli*, a new species of cichlid from the Caribbean slope of northern Honduras. *Trop. Fish Hobby*. 10: 179-183.

Miller R.R., Taylor J.N. (1984): *Cichlasoma socoloti*, a new species of cichlid fish of the Thorichthys group from northern Chiapas, Mexico. *Copeia*. 4: 933-940.

Miller R.R., Nelson B.C. (1961): Variation, life, colors and ecology of *Cichlasoma callolepis*, a cichlid fish from southern Mexico, with discussion of the Thorichthys species group. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich*. 622: 1-9.

Muška M. (2003): *Fylogenetické interpretace ontogeneze zbarvení neotropických cichlid tribu Heroini*. České Budějovice. 65 str.

Muška M., Zrzavý J., Novák J. (2005): Ontogenetická stabilita lepidologických znaků u některých středoamerických cichlid (Cichlidae, Heroini). *Sborník VII. České ichtyologické konference, v tisku*.

Nylander J.A.A., Ronquist F., Huelsenbeck J.P., Nieves-Aldrey J.L. (2004): Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Syst Biol*. 53:47-67.

Nelson J. S. (1976): *Fishes of the world*. J. Wiley, New York. 416.

Nelson J.S. (1994): Fishes of the world. New York-Chichester-Brisbane-Toronto-Singapore: John Wiley and Sons. 600.

Regan C.T. (1905): A revision of the fishes of the American cichlid genus *Cichlasoma* and of the allied genera. Ann. Mag. Natural History. 7 (15): 60-67, 225-243, 316-340, 433-445.

Regan C.T. (1906): Pisces. Biologia. Centrali-America. 8: 1-203.

Ritschelová D. (2003): Sklaimetrické znaky středoamerických cichlid tribu Heroini: pokus o fylogenetickou interpretaci. Praha. 102 str.

Ritschelová D., Frynta D., Novák J. (2003): Scalimetric interpretations in the phylogeny of the tribe Heroini (Pisces, Cichlidae). Sborník VI. České ichtyologické konference, v tisku.

Říčan O. (1999): Fylogeneze neotropických cichlid tribu Heroini: ekologické, etologické a biogeografické interpretace. České Budějovice. 62 str.

Říčan O., Novák J. (2000): Středoamerické cichlidy a jejich fylogeneze (in Sborník referátů ze IV. české ichtyologické konference, ed. Mikešová, J.). Jihočeská Univerzita. Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický. Vodňany: 62-65.

Říčan O. (2001): Phylogeny od Central American Cichlidae (Teleostei: Perciformes) based on combined morphobehavioral and cytochrome b data. České budějovice. 49 str.

Říčan O. (2005): Development of coloration patterns in Neotropical cichlids (Teleostei: Cichlida: Cichlasomatinae). České Budějovice. 46 str.

Říčan O., Musilová Z., Muška M., Novák J. (2005): Development of coloration patterns in Neotropical Cichlids (Teleostei: Cichlida: Cichlasomatinae). Folia zoologica, Vol. 54, Monograph. 46 str.

Říčan O., Zardoya R., Doadrio I. (2008): Phylogenetic relationships of Middle American cichlids (Cichlidae, Heroini) based on combined evidence from nuclear genes, mtDNA, and morphology. Molecular Phylogenetics and Evolution. (Online). (cit.2008-08-07). Dostupné z WWW <<http://golab.unl.edu/publications/ConcheiroPerez%26MPE07.pdf>>

Roberts C.D. (1993): Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the Teleostei. Bull. Mar. Sci. 52: 60-113.

Roe K. J., Conkel D., Lydeard C. (1997): Molecular systematics of Middle American Cichlid fishes and the evolution of Trophic-Types in „*Cichlasoma (Amphilophus)*“ and „*C. (Thorichthys)*“. Mol. Phyl. Evol. 7: 366-376.

Ronquist F., Huelsenbeck J.P. (2003): MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 19: 1572–1574.

Seegers C., Staeck W. (1985): *Theraps rheophilus* nov. spec., ein ungewöhnlicher Cichlide Mexikos aus der Cichlasoma-verwandtschaft. *Aquar. Terrar. Z.* 11: 499-505.

Soukalová K. (2009): Rozmnožování afrických tlamovců čeledi Cichlidae: etologické a fylogenetické interpretace. České Budějovice. 76 str.

Stawikowski R., Werner U. (1987): Ein neuer Buntbarsch aus Sudmexiko: *Paratheraps breidohri* gen. nov. spec. nov. *Aquar. Terrar. Z.* 1: 20-23.

Stiassny M.L.J. (1981): The phyletic status of the family Cichlidae (Pisces: Perciformes): A comparative anatomical investigation. *Netherlands Journal of Zoology*. (31) 2: 275-314.

Stiassny M.L.J. (1991): Phylogenetic interrelationships of the family *Cichlidae*: An overview (in *Cichlid Fishes - Behaviour, ecology and evolution*, ed. Keenleyside, M.H.A.). Chapman and Hall. 1-35.

Swofford D.L. (2002): PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4. Sunderland, Massachusetts.

Taylor J.N, Miller R.R. (1980): Two new cichlid fishes, genus *Cichlasoma* from Chiapas, Mexico. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 693: 1-16.

Taylor J.N, Miller R.R. (1983): Cichlid fishes (genus *Cichlasoma*) of the Rio Panuco basin, eastern Mexico, with description of a new species. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 104: 1-24.

Tee-Van J. (1935): Cichlid fishes in the West Indies with especial reference to Haiti, including the description a new species of *Cichlasoma*. *Zoologica*. X-2.

Internetové odkazy:

www.fishbase.org

www.aquatab.net