

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Veronika Truhlářová

Embryogeneze a raná ontogeneze bazálních versus
odvozených skupin paprskoploutvých ryb (Actinopterygii)

Embryogenesis and early ontogenesis of basal versus derived
groups of the Ray-finned fishes (Actinopterygii)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Robert Černý Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12. 5. 2016

Podpis

Abstrakt

Paprsoploutvých ryb se na světě vyskytuje téměř 30 tisíc druhů a tvoří tak přibližně polovinu všech dnes známých obratlovců. Paprsoploutvé ryby se dělí na čtyři základní linie: bichiry, řídkokostné ryby, mnohokostnaté ryby a kostnaté ryby, nicméně jejich raná embryogeneze je podrobně popsána jen na několika modelových druzích, jakými jsou zebříčka, či medaka, které patří ke kostnatým rybám. Ve své bakalářské práci shrnuji a porovnávám poznatky raného vývoje paprsoploutvých ryb. Je zajímavé, že u každé z těchto skupin probíhá raná ontogeneze různě – bichiři a jeseteři podobně jako obojživelníci procházejí holoblastickým rýhováním celého vajíčka, zatímco u kostnatých ryb se vyvinulo rýhování meroblastické, kdy se rýhuje výhradně cytoplazma naakumulovaná na animálním pólu žloutkové koule, která se rozrýhovat nedokáže. To má dopad i na jejich další vývoj. Meroblastické rýhování kostnatých ryb bylo podrobně popsáno na modelu zebříčky pruhované, podle něhož se posuzuje raná ontogeneze ostatních kostnatých ryb, kterých je cca 27 tisíc druhů. I když se jedná o velice početnou skupinu, u těchto ryb se zachovává částečné rýhování vajíčka jako jednotný znak. Rozdíly ve vývoji kostnatých ryb se projevují především až v pozdějších stádiích ontogeneze a korelují s jejich životními strategiemi.

Klíčová slova: paprsoploutvé ryby, kostnaté ryby, holoblastické rýhování, meroblastické rýhování, gastrulace, epibolie, embryonální vývoj

Abstract

Almost 30 thousand species of the ray-finned fishes, which exist in the world today, represent approximately one half of all known vertebrates. The ray-finned fishes are divided into four distinct groups: bichirs, chondrosteans, neopterygians and teleost fishes. These groups differ significantly in their mode of embryogenesis, however, particular details are known only from few model species like danio or medaka, which all belong to the most diversified actinopterygian group, the teleost fishes. In this thesis, I summarize the current knowledge and compare the patterns of embryogenesis of all four groups of ray-finned fishes. Interestingly, their patterns of early ontogenesis are very dissimilar, such as bichirs and sturgeons undergo holoblastic cleavage of the whole egg, similar to amphibians, whereas teleost fishes evolved strictly meroblastic cleavage of the cytoplasm accumulated on the animal pole of yolk mass, which has profound effects on their further development. The meroblastic cleavage, which is described in details in zebrafish, serves as a template for studying early ontogenesis of all other teleost fishes comprising nearly 27 thousand species. The meroblastic cleavage remained preserved in all teleosts, aside from the fact that these fishes have developed many alternative reproductive strategies and the differences of their embryogenesis mostly occur during later stages of development only.

Key words: ray-finned fishes, teleost fishes, holoblastic cleavage, meroblastic cleavage, gastrulation, epiboly, embryonic development

Obsah

1	Úvod	1
2	Raná ontogeneze bichirů (Polypteriformes)	3
2.1	Rýhování vajíček	3
2.2	Gastrulace.....	4
2.3	Embryogeneze	5
2.4	Líhnutí.....	5
3	Raná ontogeneze jeseterů (Acipenseriformes)	6
3.1	Rýhování vajíček	6
3.2	Gastrulace.....	7
3.3	Embryogeneze	8
3.4	Líhnutí.....	8
4	Raná ontogeneze kostlínů (Lepisosteiformes)	9
4.1	Rýhování vajíček	9
4.2	Gastrulace.....	10
4.3	Embryogeneze	11
4.4	Líhnutí.....	11
5	Raná ontogeneze kaprounů (Amiiformes)	12
5.1	Rýhování vajíček	12
5.2	Gastrulace.....	13
5.3	Embryogeneze	13
5.4	Líhnutí.....	14
6	Raná ontogeneze kostnatých ryb (Teleostei)	14
6.1	Raný vývoj kostnatých ryb na bázi zebřičky a medaky	15
6.1.1	Rýhování vajíček	15
6.1.2	Gastrulace.....	16
6.1.3	Embryogeneze	17
6.1.4	Líhnutí.....	19
6.2	Variabilita vývoje kostnatých ryb	19
6.3	Raný vývoj ryb ve vajíčkách mimo vodní prostředí	20
6.4	Raný vývoj vajíček inkubovaných v tlamce.....	22
6.5	Živorodost u kostnatých ryb.....	23
7	Závěr	25
	Reference	26

1 Úvod

Paprsokoploutvé ryby (Actinopterygii), jejichž zásadní charakteristikou jsou ploutve vyztužené pevnými paprsky, tzv. lepidotrichii, jsou nejdiverzifikovanější skupinou obratlovců vůbec. Na světě je dnes rozeznáváno 44 řádů paprsokoploutvých ryb ve třech podtřídách, které dohromady sdružují téměř 27 tisíc druhů (Nelson, 2006).

V rámci paprsokoploutvých ryb odlišujeme čtyři základní linie, které se navzájem liší mimo jiné právě i svou ranou ontogenezi (Cooper a Virta, 2007):

1. Nejbazálnější podtřídou jsou bichiři, kam se řadí jediný dnes žijící řád: mnohoploutví (Polypteriformes);
2. druhou podtřídou jsou řidkokostní, z nichž už žijí jen dvě čeledi patřící do řádu jeseterů – čeleď jeseterovití (Acipenseridae) a čeleď veslonosovití (Polyodontidae);
3. třetí linií jsou ryby mnohokostnaté (Neopterygii). Jedná se o dva řády – kostlínů (Lepisosteiformes) a kaprouny (Amiiformes). Betancur-R. et al. (2013) oba řády zahrnuje do monofyletické skupiny Holostei (což je jiný název pro mnohokostnaté);
4. čtvrtou, nejodvozenější linii tvoří kostnaté ryby, Teleostei (Nelson, 2006).

V současné době se jako modelové organismy ze skupiny kostnatých ryb pro vývojovou biologii masově využívají zebřička *Danio rerio* (Hamilton, 1822) a medaka *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel, 1846), jejichž vajíčka v raném vývoji podstupují meroblastické rýhování (Kimmel et al., 1995; Iwamatsu, 2004). U bazálních skupin paprsokoploutvých ryb se nicméně vyskytuje jak holoblastické rýhování vajíček bichirů (Bartsch et al., 1997) a jeseterů (Bolker, 1994), jejichž raný vývoj připomíná ontogenezi většiny obojživelníků, tak i přechod mezi těmito dvěma typy rýhování u kostlínů a kaprounů. V průběhu evoluce došlo ke ztrátě lahvovitých buněk (které se vyskytují na začátku gastrulace) mezi řádem kostlínů a skupinou zahrnující kaprouny a kostnaté ryby (označována souhrnně jako Halecostomi; tolweb.org); taktéž se u kostnatých ryb vytvořila kontinuální masa žloutku namísto jeho segregace do jednotlivých blastomer, jako je tomu ještě u kaprounů (Bolker, 1994; Collazo et al., 1994). Je tedy patrné, že se raná ontogeneze kostnatých ryb od bazálních linií zásadně liší.

Ve své práci shrnuji hlavní charakteristiky raného vývoje pěti skupin paprsokoploutvých ryb, z nichž si každá udržuje specifický způsob embryogeneze. Těmito skupinami jsou bichiři, jeseteři, kostlínů, kaprouni a kostnaté ryby.

Bichiři a jeseteři mají stejný typ rýhování a vyskytují se u nich i další společné znaky. Některé z těchto znaků jsou přítomny také u kostlínů a kaprounů. Kostlínů a kaprouni však už kromě starobylých znaků ve svém vývoji uplatňují nové znaky, jež mají společné s kostnatými rybami. Kostnaté ryby pak ve svém raném vývoji uplatňují další znaky, které jsou pro tuto skupinu jedinečné. Zajímá mne, jaké jsou nové znaky embryonálního vývoje, u kterých paprsokoploutvých ryb se objevují a jakými atributy se kostnaté ryby ve své embryogenezi liší od ostatních skupin paprsokoploutvých ryb.

Kostnaté ryby jsou nejvíce různorodou skupinou čítající téměř 27 tisíc druhů ryb, což je několikanásobně více než u všech čtyř předchozích skupin. Je známo, že se mezi rybami vyskytuje obrovské množství navzájem se lišících reprodukčních strategií (Balon, 1975a). Ty v sobě zahrnují produkci vajíček o široké škále průměrů (od méně než jednoho milimetru po více než deset milimetrů), variabilitu ve výběru prostředí pro výtěr a případnou rodičovskou péči. Například v některých extrémních případech jsou vajíčka ryb vystavena nepříznivému prostředí a za normálních okolností takové podmínky nepřečkají. Ale jsou známy druhy ryb, jež pro své rozmnožování cíleně vyhledávají místa podléhající opakovanému vysušování. Patří mezi ně halančíkovci, u nichž se jejich unikátní životní strategie promítla i přímo do embryonálního vývoje (Berois et al., 2012).

Některé ze životních strategií přímo vybízejí k modifikaci raného vývoje. V posledních kapitolách této práce proto zmiňuji odlišnosti embryogeneze některých skupin kostnatých ryb a jen okrajově se dotýkám živorodosti, která vedla k vývoji specifických struktur pomáhajících vývoji zárodka v těle rodiče.

2 Raná ontogeneze bichirů (Polypteriformes)

Podtřída bichirů je řazena jako sesterská skupina všech ostatních ryb patřících do třídy paprskoploutvých. Bichiři nesou mnoho primitivních znaků, které se u jiných dnes žijících zástupců paprskoploutvých ryb nevyskytují (Nelson, 2006). Starobylými znaky bichira, které ho spojují s parybami a ostatními bazálními paprskoploutvými rybami (hlavně jesetery a veslonosy), jsou například přítomné chrupavčité kosti v endokraniálním skeletu, ganoidní šupiny, otevřené spirakulum a spirální řasa přítomná ve střevě; stejně tak ho jmenovitě používání masitých prsních ploutví k pohybu po dně spojuje se svaloploutvými rybami (Takeuchi et al., 2009; Gaisler a Zima, 2007). Většina zástupců dosahuje délky méně než 30 centimetrů, ale mohou dorůst až 90 centimetrů (Nelson, 2006).

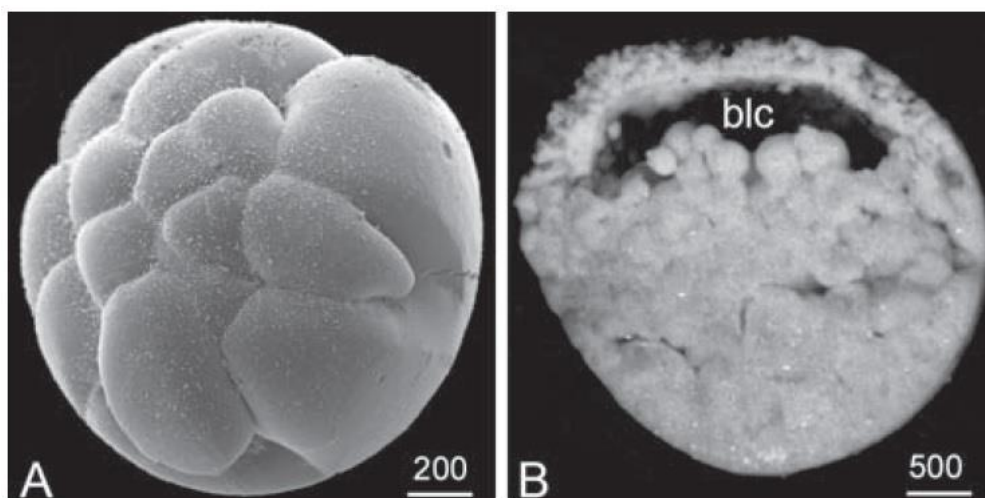
Vajíčka bichira jsou demerzální, tedy klesají ke dnu (na rozdíl od pelagických vajíček přítomných například u úhořů; Lokman a Young, 2000) a lepí se na vegetaci. Animální pól vajíček je tmavý (Bartsch et al., 1997) a je na něm jediný mikropyl, což podle Bartsche a Britze (1997) poukazuje na fakt, že se u posledního známého předka paprskoploutvých ryb taktéž vyskytoval jen jeden mikropyl a že u jeseterovitých ryb došlo k jejich zmnožení. Mikropylární kanál vzniká v místě, kde folikulární buňky svými výběžky brání ukládání jednotlivých vrstev vaječných obalů při jejich tvorbě ve folikulech samic, a slouží jako brána pro vstup spermatozoonu do vajíčka (Zelazowska, 2010; Amanze a Iyengar, 1990). Animální hemisféra vajíčka je pigmentovaná, což se u ryb z nadřádu kostnatých nevyskytuje (Takeuchi et al., 2009).

2.1 Rýhování vajíček

Rýhování vajíček bichira je holoblastické a nerovnoměrné a vede k typické blastule s blastocoelem (Bartsch et al., 1997; Diedhiou a Bartsch, 2009). Tento typ rýhování byl pozorován kromě bichira také u jeseterů, dvojdyšných a obojživelníků, což podporuje domněnku, že se jedná ancestrální stav pro paprskoploutvé ryby (Takeuchi et al., 2009; Cooper a Virta, 2007). Vzhledem k tomu, že dochází k rozrýhování celého vajíčka, netvoří se mezi žlutkem a blastomerami žádná vrstva periblastu, jako je tomu typicky při meroblastickém rýhování kostlínů a kostnatých ryb (viz dále) (Takeuchi et al., 2009).

První rýha vede od animálního pólu vajíčka (Diedhiou a Bartsch, 2009) a koreluje s dorzoventrální osou bichira, stejně jako je tomu u obojživelníků (Takeuchi et al., 2009). První dvě rýhy dosahují až k vegetativnímu pólu vajíčka, další tři rýhy nikoli. Ve stadiu šestnácti buněk, kdy je rýha vedena horizontálně v animální části nad rovníkem vajíčka, dochází k vizuálnímu oddělení mikromer na animální a makromer na vegetativní hemisféře (viz Obr. 1) (Diedhiou a Bartsch, 2009). Rýhování ve stadiu moruly jsou započata ve vegetativní hemisféře bohaté na žlutek a prochází celým vajíčkem; v animální hemisféře začíná formování blastocoelu, jehož strop je tvořen jednovrstevným blastodermem (Diedhiou a Bartsch, 2009). Dochází k tranzici střední blastuly, kdy se zpomaluje buněčné dělení a začíná transkripce genů v zygotě (Takeuchi

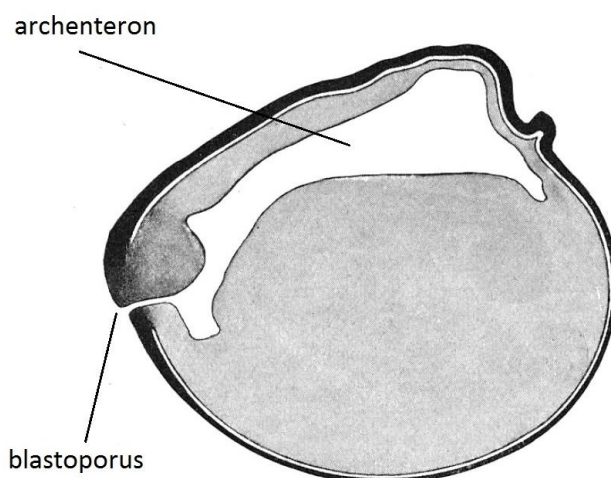
et al., 2009). Stadium pozdní blastuly je podobné nerýhovanému vajíčku bichira (Diedhiou a Bartsch, 2009).



Obr. 1 - Stadium (A) 16 buněk u *Polypterus ornatipinnis* s odlišitelnými mikromerami a makromerami. (B) řez časnou blastulou u *Polypterus bichir* vedený vertikálně skrze blastocoel (blc). Upraveno podle Diedhiou a Bartsch (2009).

2.2 Gastrulace

Gastrulace vajíčka bichira je zahájena tvorbou zárodečného kroužku, která začíná zformováním rtu blastoporu nad rovníkem blastuly. Nastává epibolie, při níž dochází k involuci buněk budoucího endodermu a mezodermu prostřednictvím lahvovitých buněk přítomných v blastoporu. Buňky budoucího endodermu a mezodermu se shlukují v prostoru blastocoelu. Zárodečný kroužek se postupně stahuje, až dochází ke zformování žlutkové zátky tvořené buňkami endodermu bohatými na žloutek, a blastocoel se postupně zplošťuje (Diedhiou a Bartsch, 2009). Makromery vegetativní části vajíčka jsou involucí vtaženy dovnitř a na konci epibolie usazeny na spodní straně archenteronu (Takeuchi et al., 2009).



Obr. 2 – Pozdní fáze gastruly bichira s uzavírajícím se blastoporem. Spodní stěna archenteronu je tvořena buňkami bohatými na žloutek. Upraveno podle Kerr (1907).

Na konci gastrulace, kdy zárodečný kroužek přeroste i žloutkovou zátku, se již objevuje neurální ploténka tvořená neuroektodermem (Diedhiou a Bartsch, 2009; Takeuchi et al., 2009).

2.3 Embryogeneze

Po stranách neurální ploténky se zvedají valy, zatímco v jejím středu se tvoří rýha, která klesá pod úroveň neuroektodermu. Ploténka se postupně uzavírá a tvoří neurální trubici (Takeuchi et al., 2009; Diedhiou a Bartsch, 2009). V poslední fázi neurulace se úplně uzavírají neurální valy a dokončuje se neurální trubice s dutinami v budoucí hlavové části embrya, která se zatím – oproti kaudální části – neodděluje od žloutkového vaku (Diedhiou a Bartsch, 2009).

Na rozdíl od kostnatých ryb (viz dále) se netvoří neurální kýl ztlustěním středu destičky (Kimmel et al., 1995).

Po uzavření nervové trubice po obou stranách mozku výrazně rostou struktury příchytých žláz a rudimenty vnějších žaber, embryo se prodlužuje za hranice žloutkové koule jak kraniálně, tak i kaudálně. Příchyté žlázy se stávají součástí epidermis a jsou sekretoricky aktivní už před samotným vylíhnutím. Zároveň postupně narůstá ocasní část do délky a také se zmenšuje žloutková koule, jež nabírá ovoidní tvar s rovným kaudálním výběžkem (Diedhiou a Bartsch, 2009). Ještě před vylíhnutím začíná bít srdce, ustavuje se branchiální oběh přes hyoidní arterii a žilnatinu na žloutkovém váčku (Bartsch et al., 1997).

2.4 Líhnutí

Bichir se po vyklouznutí z obalu narovná (Diedhiou a Bartsch, 2009). Jsou viditelné na povrchu uložené neuromasty a primární nosní jamka, hlavová část zůstává ohnutá podle žloutkového váčku (Bartsch et al., 1997). Brzy po vylíhnutí se otevírá část úst za preorálním „klínkem“ do endodermálního lumen (horní a spodní čelist byly spojeny epiteliálním můstkem; Soukup et al., 2013).

Vyvíjející se gastrointestinální trakt vytlačuje zbytek žloutku do strany. Žloutkové zásoby jsou definitivně absorbovány v době, kdy mizí příchyté orgány (Diedhiou a Bartsch, 2009). Volně plovoucí larva se stává fotofobní a vyhledá úkryt na dně nádrže pod vegetací (Bartsch et al., 1997).

Zpočátku se larvy krmí planktonem, s postupem času však začínají aktivně vyhledávat kořist a zároveň jsou agresivnější k sobě navzájem. Postupně dochází k diferenciaci ploutví (a zániku embryonálního ploutevního lemu), zformování šupinového pokryvu těla a mění se zbarvení (Diedhiou a Bartsch, 2009). Dochází ke změně proporcí hlavy, na čelistech se objevují zuby a prsní ploutve začínají být používány k podepření přední části těla při odpočinku na podkladu (Bartsch et al., 1997). Dochází k redukci vnějších žaber (které mohou přetrvávat až do juvenilního období) a s tím spojeného přechodu na dýchání vzdušného kyslíku, s čímž souvisí vývoj plicních vaků (Diedhiou a Bartsch, 2009). U juvenilních forem dorůstají vnitřní žábry a poprvé je pozorováno vynořování se za účelem nadechnutí (Bartsch et al., 1997).

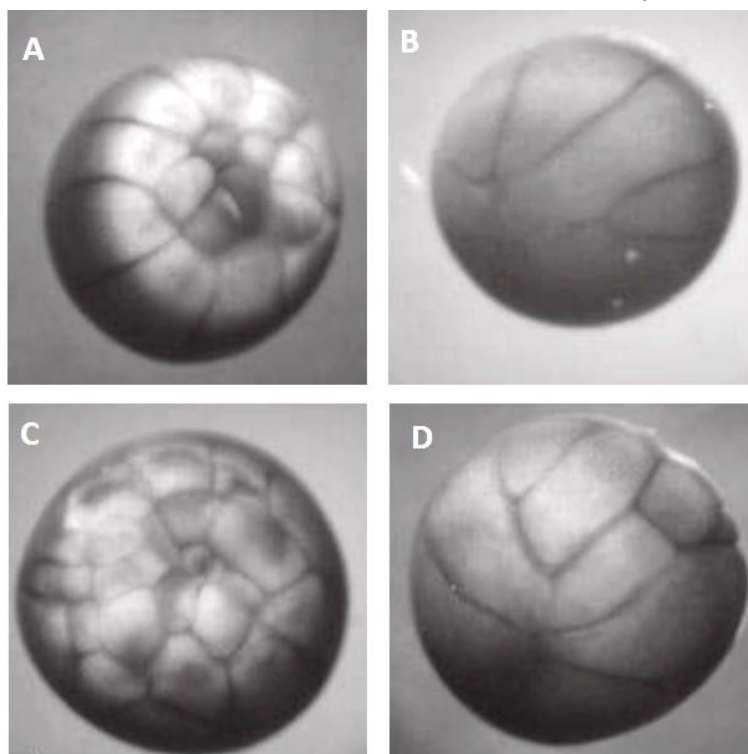
3 Raná ontogeneze jeseterů (Acipenseriformes)

Z jeseterů dnes žijí jen zástupci čeledi jeseterovitých (obsahující 25 druhů jeseterovitých ryb) a čeledi veslonosovitých sdružující dva rody, *Polyodon* a *Psephurus*, každý po jenom druhu (Nelson, 2006). Všichni zástupci jsou vázáni na Eurasii a Severní Ameriku; rozmnožování probíhá ve sladkých vodách, některé druhy migrují do brakických a slaných vod (Ostaszewska a Dabrowski, 2009).

Pohlavní dospělosti jeseteři dosahují až v pozdějším věku a nerozmnožují se každoročně. Vajíčka nejsou úplně sférická a mezi jednotlivými druhy se liší svou velikostí (Ostaszewska a Dabrowski, 2009). Vaječný obal sestává z několika vrstev, z nichž ta na povrchu připomíná adhezivní želatinózní vrstvu vajíček některých kostnatých ryb (Cherr a Clark, 1982). Oproti bichirům, kostlínům a kostnatým rybám, jež mají jediný mikropylus, jeseteří vajíčka oplývají hned několika mikropylly soustředěnými v oblasti animálního pólu vajíčka (Zelazowska, 2010).

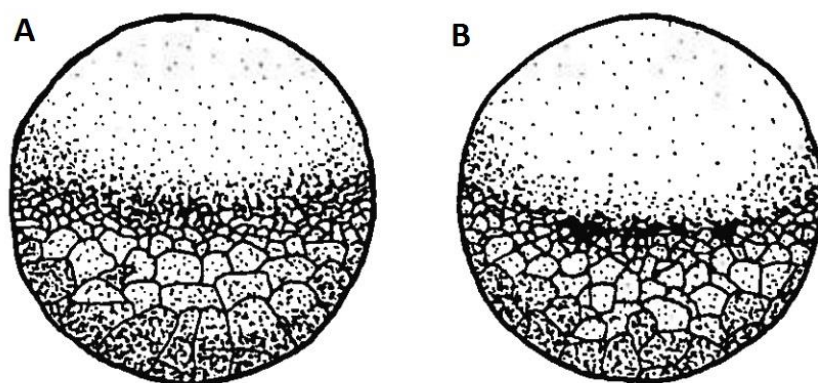
3.1 Rýhování vajíček

Rýhování je u obou rodů jeseterovitých holoblastické (Bolker, 1994). Probíhá nejprve na animální hemisféře vajíčka kvůli nerovnoměrnému rozložení žloutku, jehož větší koncentrace na vegetativní hemisféře brání úplnému rozrýhování. Blastomery na animálním a vegetativním pólu vajíčka jsou různě veliké. Ve stadiích 16 a 32 buněk (viz Obr. 3) byly mezi blastomery pozorovány malé nepravidelné mezery, v nichž se akumuluje tekutina a které se později slučují v jeden blastocoel. Ten se formuje ve středu animální hemisféry vajíčka, na rozhraní blastomer bohatých na žloutek (Dettlaff et al., 1993; Ostaszewska a Dabrowski, 2009; Colombo et al., 2007).



Obr. 3 - Začátek gastrulace u *Acipenser transmontanus*: (A) stadium pozdní blastuly s makromerami na vegetativní hemisféře, (B) tvorba pigmentové linie v marginální zóně vajíčka, kde se v dalším stadiu vytvoří dorzální ret blastoporu. Upraveno podle Bolker (1993).

Blastulu na povrchu kryjí zploštělé epiteliální buňky, pod nimiž jsou blastomery zvětšující se od animálního směrem k vegetativnímu pólu podle obsahu žloutku (Ostaszewska a Dabrowski, 2009). V pozdní fázi blastuly je animální povrch embrya hladký a v marginální zóně, na rovníku, se koncentruje pigment (viz Obr. 4B), což naznačuje začátek gastrulace, ačkoliv ještě neprobíhá invaginace buněk (Ballard a Needham, 1964; Colombo et al., 2007).



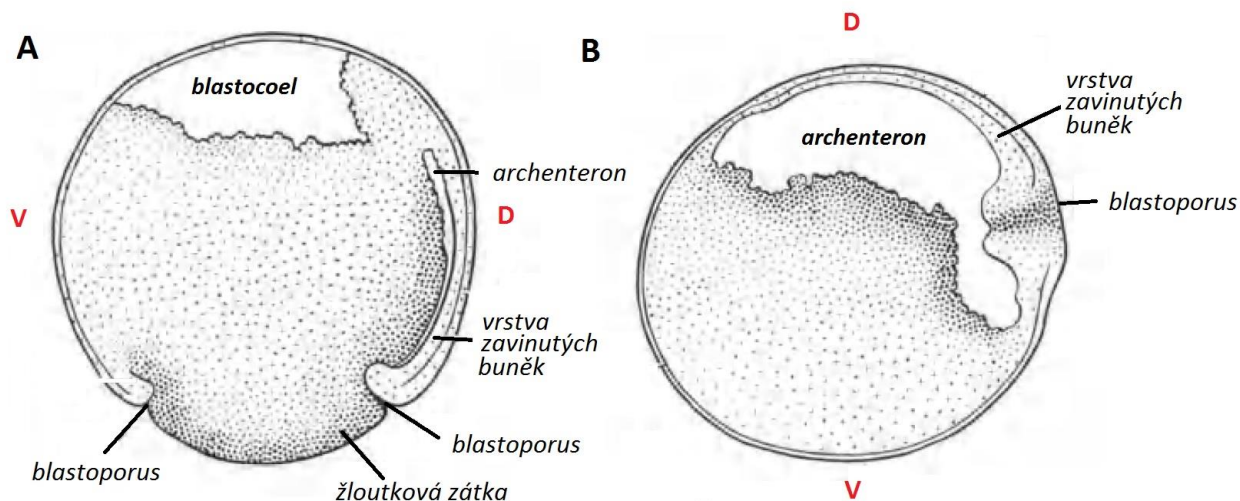
Obr. 4 - *Scaphirhynchus platorhynchus*, stadium 16 buněk (A) na animálním pólu vajíčka, (B) čtvrté rýhování na vegetativním pólu vajíčka. Páté rýhování (C) na animálním pólu, (D) na vegetativním pólu. Upraveno podle Colombo et al. (2007).

3.2 Gastrulace

Gastrulace jeseteřího embrya je zahájena zformováním rtu blastoporu (Colombo et al., 2007), které je následováno involucí buněčných vrstev. Ta probíhá prostřednictvím lahvovitých buněk v blastoporu přítomných (Colombo et al., 2007). Lahvovité buňky se dále u kostnatých ryb na rozdíl od bichirů, jeseterů a kostlínů nevyskytují (Bolker, 1994; Collazo et al., 1994). V průběhu gastrulace se strop blastocoelu ztenčuje, jak v něm ubývají jednotlivé buněčné vrstvy (Ostaszewska a Dabrowski, 2009).

Dovnitř zavinutá vrstva vytvoří mezodermální překryv a strop archenteronu (viz Obr. 5A), kdežto z neinvolutované vrstvy se stane vnější ektoderm a neurální lišta. Makromery jsou základem budoucího endodermu; z endodermálních buněk bohatých na žloutek vzniknou orgány gastrointestinálního traktu (Ostaszewska a Dabrowski, 2009). Průběh gastrulace jeseterů je podobný jako u většiny obojživelníků (*Xenopus laevis*), ačkoliv například lahvovité buňky se u jesetera vyskytují na rovníku vajíčka, zatímco u drápatky jsou situovány blíže vegetativnímu pólu – pravděpodobně reprezentuje původní schéma gastrulace obratlovců (Bolker, 1994).

Po úplném uzavření žloutkové zátky se výrazně zvětšuje archenteron (viz Obr. 5B); embryo se uvnitř vajíčka otáčí dorzální stranou nahoru (Ostaszewska a Dabrowski, 2009).



Obr. 5 - Příčný řez gastrulou jesetera *Acipenser gueldenstaedtii*: (A) postupné uzavírání žloutkové zátky a tvorba archenteronu, jehož strop tvoří vrstva zavinutých buněk; (B) úplné uzavření žloutkové zátky a zvětšení archenteronu; D = dorzální strana, V = ventrální strana. Upraveno podle Dettlaff et al. (1993).

3.3 Embryogeneze

Detlaff et al. (1993) rozdělili neurulaci do pěti částí: v první, ve stadiu rané gastruly, se stává viditelným obrys hlavové neurální ploténky a valů. V druhé etapě je neurální ploténka široká a v přední části embrya se neurální valy zvedají, aby se ve třetí fázi neurulace začaly navzájem přibližovat. Ve čtvrté fázi, stadiu pozdní neuruly, se přibližují valy v břišní části. A v páté fázi se nejprve v kaudální oblasti embrya začíná uzavírat neurální trubice (Detlaff et al., 1993; Ostaszewska a Dabrowski, 2009). Postupně se v budoucí hlavové části formují optické váčky (Colombo et al., 2007). Chorda je obklopena mezodermem, z něhož se formují somity (Ostaszewska a Dabrowski, 2009).

Na konci neurulace je dokončen růst endodermu ke kaudální části embrya, který začal na přední straně embrya, a z archenteronu se stává dutina střeva. Díky velkému množství žloutku obsaženého v jeseteřím vajíčku je střevní trubice velká (Ostaszewska a Dabrowski, 2009).

Postupně se od membrány žloutkového vaku odděluje ocas a zvětšující se hlava, formuje se srdce a ustavuje se jeho tepání. Embryo se prodlužuje, až se před vylíhnutím ocas ve vajíčku obtáčí kolem žloutku a dosahuje hlavy. Už ve vaječném obalu se embryo pohybuje a má vytvořený ploutevní lem (Colombo et al., 2007).

3.4 Líhnutí

Většina embryí jeseterů se líhne v době, kdy už má vytvořenou většinu tělních segmentů a jejich oči ještě nejsou pigmentovány (Ballard a Needham, 1964). Čerstvě vylíhnutá larva – přesněji řečeno eleuterembryo (Balon, 1975b) – je prekociální (relativně vyvinutá a pohyblivá). Místo nevyvinutých žaber jako dýchací orgán slouží rozvětvená subintestinální žíla na žloutkové kouli (Balon, 1975a). V období, kdy dochází k absorpci žloutkových zásob, se ještě vyvíjejí vnitřní orgány a larva se nechává unášet vodním proudem. Po vyčerpání žloutku jsou zformovány ploutve, ale larva je fotofobní a

zdržuje se u dna. Malí jeseteři ještě nemají šupiny a stále je u nich přítomný břišní ploutevní lem (Colombo et al., 2007).

4 Raná ontogeneze kostlínů (Lepisosteiformes)

Kostlíni (Lepisosteiformes) a kaprouni (Amiiformes) tvoří monofyletickou skupinu Holostei (Betancur-R. et al., 2013), přesto se na úrovni charakteristik raného vývoje navzájem liší – nejvíce v následujících třech bodech: zaprvé, kostlíni prodělávají meroblastické rýhování, zatímco kaprouni holoblastické (viz dále). Zadruhé, u kostlínů je vyvinuta žlutková syncytiální vrstva, tzv. periblast. A zatřetí, u kostlínů při gastrulaci probíhá involuce povrchových buněk dovnitř, kdežto raný vývoj kaprounů je charakteristický epibolií (Long a Ballard, 2001; Ballard, 1986a).

Meroblastické rýhování se vyvinulo u obratlovců celkem pětkrát nezávisle na sobě, většinou jako následek zvětšení obsahu žlutku, který už není promíchán s cytoplazmou a je oproti ancestrálnímu stavu nahuštěný na vegetativním pólu buňky natolik, že jím rýhy neprojdou. Stalo se tak v liniích vedoucích ke sliznatkám (Myxini), k žralokům a ke skupinám střapcoploutvých (Actinistia; jedna ze skupin řádu lalokoploutvých), ke kostnatým rybám a blanatým obratlovcům (Collazo et al., 1994).

Do řádu kostlínů patří dva rody (*Lepisosteus* a *Atractosteus*), které dohromady obsahují sedm druhů kostlínů. Jedná se ryby žijící většinou ve sladkých vodách Severní Ameriky, Střední Ameriky a Kubu (Nelson, 2006).

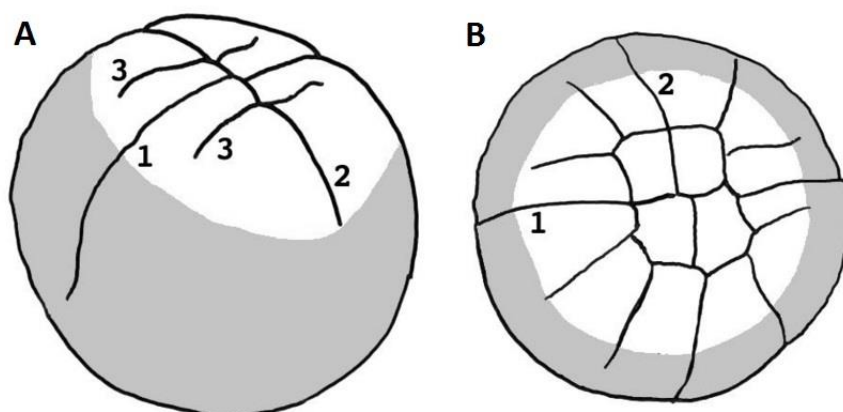
Jejich vajíčko je sférické a po kontaktu s vodou lepivé, adhezuje na jakýkoliv substrát. Na animálním pólu je z cytoplazmy utvořen bílý blastodisk s jedním mikropylem (Comabella et al., 2014).

4.1 Rýhování vajíček

Na rozdíl od jeseterovitých ryb podléhá vajíčko kostlínů meroblastickému rýhování a má dobře definovanou žlutkovou syncytiální vrstvu, přestože dorzální ret blastoporu mají s řídkokostnými rybami společný (Long a Ballard, 2001).

Rýhování blastodermu probíhá u kostlínů obdobně jako u zebřičky, avšak na rozdíl od kostnatých ryb zde první dvě rýhy překračují hranice blastodisku a projevují se na povrchu žlutkové koule jako žlábký (viz Obr. 6), které se někdy mohou setkat až na vegetativním pólu vajíčka, přestože se žloutek fyzicky nerozrýhuje (Long a Ballard, 2001).

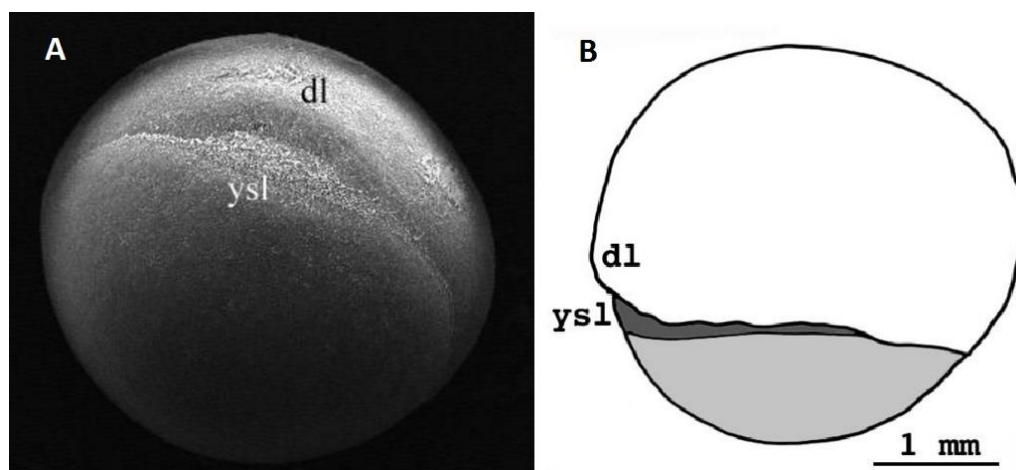
Ve fázi moruly je povrch vegetativní části hladký (Long a Ballard, 2001). U druhu *Atractosteus tristoechus* (Bloch & Schneider, 1801), stejně jako u kostlína *Lepisosteus osseus* (Linnaeus, 1758), je rozložení blastomer v době rýhování variabilní a nesleduje pevný motiv. S postupující dobou se buňky zakulacují a rýhování se stává nepravidelným; blastomery jsou velikostně rovnocenné a zůstávají na animální hemisféře vajíčka (Comabella et al., 2014). Ve fázi blastuly je mnoho buněk uložených hluboko uvnitř masy spojeno se žlutkovou koulí přes plazmatický můstek (Long a Ballard, 2001), zatímco blastomery na okraji blastodisku vytváří periblast (žlutkovou syncytiální vrstvu) a ve stadiu pozdní blastuly je zahájena epibolie (Comabella et al., 2014).



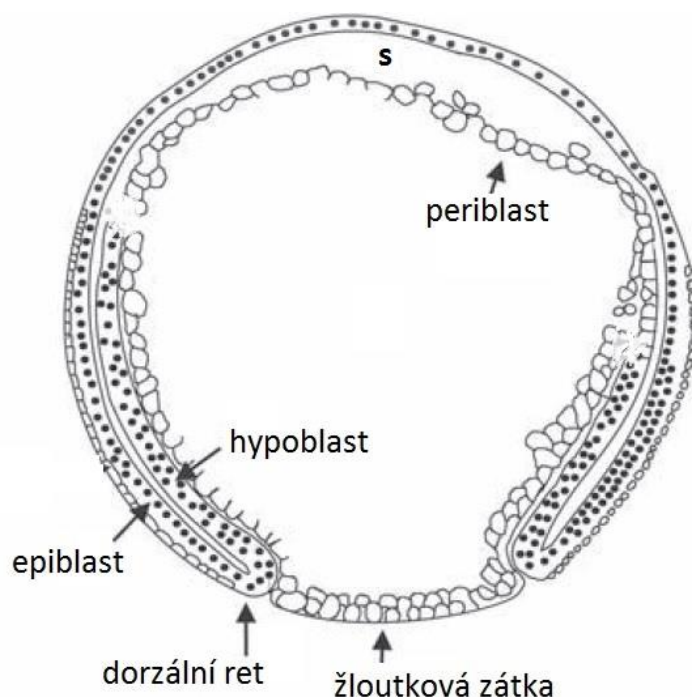
Obr. 6 - Rýhování vajíčka kostlína *Lepisosteus osseus*, (A) stadium 8 buněk ve třetí fázi rýhování, (B) stadium 16 buněk, kde je patrný přesah první a druhé rýhy za hranici blastodisku. Upraveno podle Long a Ballard (2001).

4.2 Gastrulace

Se epibolií se u embrya kostlínů objevuje zárodečný kroužek. Když epibolie dosáhne 50% povrchu vajíčka, začíná se projevovat dorzoventrální asymetrie a v důsledku obrůstání okraje blastodermu se formuje dorzální ret blastoporu (viz Obr. 7, 8) (Long a Ballard, 2001; Comabella et al., 2014). Začíná se vytvářet embryonální štít, který označuje dorzální stranu budoucího embrya, zatímco epibolie pokračuje k vegetativnímu pólu, kde se formuje žlutková zátka. Ta postupně mizí a dokončením epibolie končí též gastrulace (Comabella et al., 2014). Embryonální štít sestává ze dvou buněčných vrstev: epiblastu a hypoblastu. Ve středu štítu se začíná tvořit neurální rýha, zatímco pod štítem se tvoří dutina, jejíž dno je tvořeno periblastem. Subgerminální dutina není rovna blastocoelu, poněvadž je výsledkem buněčných migrací, nikoli předcházejícího rýhování (Long a Ballard, 2001).



Obr. 7 - Gastrulace vajíčka kostlína *Lepisosteus osseus* (A) při 50% epibolii, (B) při 70% epibolii; dl = dorzální ret blastoporu, ysl = periblast. Upraveno podle Long a Ballard (2001).



Obr. 8 - Příčný řez stadiem pozdní gastruly kostlína *Lepisosteus osseus* před uzavřením blastoporu; s = subgerminální dutina. Upraveno podle Jaroszewska a Dabrowski (2009).

4.3 Embryogeneze

U kostlínů (a kaprounů, stejně tak jako u kostnatých ryb; viz dále) byla popsána formace neurálního kýlu, jenž se posléze zanořuje a narušuje subgerminální dutinu pod ním. Na okraji kýlu se zvedají neurální valy, jež se uzavírají od posteriorní části embrya směrem k anterioru. V posteriorní části se přitom od neurálního kýlu odděluje chorda (Long a Ballard, 2001). V období, kdy se nyní uzavřený kýl dále zanořuje, dochází k tvorbě párových somitů a rudimentů orgánových soustav a prodlužuje se ocasní pupen (Comabella et al., 2014). Ztluštělé výstupky na stropu subgerminální dutiny předurčují vznik faryngeálních oblouků. Kaudální a hlavová část embrya se postupně oddělují od žloutkové koule (Long a Ballard, 2001). V období, kdy je embryo již bilaterálně souměrné, má dobře vyvinutou chordu a dutá nervová trubice expanduje směrem k jeho přední části, se embryo rapidně prodlužuje, ačkoliv zůstává trupem přirostlé ke žloutkovému vaku. Na hlavě má embryo veliký adhezivní orgán, který se však stane lepivým až po vylíhnutí (Comabella et al., 2014).

Srdce začíná tepat ve stadiu, kdy je trup téměř narovnaný a objevuje se dorzální ploutevní záhyb. Adhezivní orgán je sice velký, ale stále ještě nelepí. O stadium později je rozeznatelné střevo mezi masou žloutku a kloakou embrya (Long a Ballard, 2001).

4.4 Líhnutí

Larvy se většinou uvolňují z vajíčka ocasem napřed. V době vykulení se z vaječných obalů už je utvořený ploutevní lem a začíná pigmentace oka (Comabella et al., 2014). Larvy ještě zůstávají přichycené na vegetaci a spotřebovávají žloutkové

zásoby, poněvadž ústní dutina ještě není zformována a stomodeum se neprotrhlo (Comabella et al., 2010).

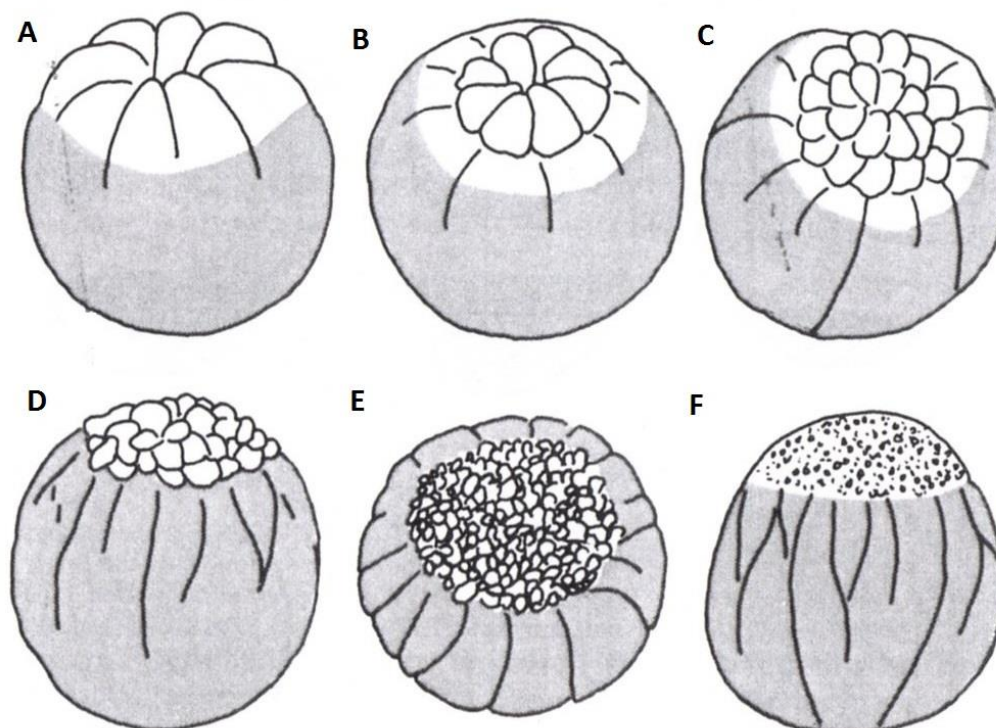
5 Raná ontogeneze kaprounů (Amiiformes)

Z čeledi kaprounovitých (Amiidae) dnes na východě Severní Ameriky žije jediný sladkovodní zástupce, *Amia calva* Linnaeus, 1766 (Nelson, 2006), jejíž vývoj v době gastrulace je podobnější kostnatým rybám (Long a Ballard, 2001).

Vajíčka kaprounů jsou telolecitální – distribuce žloutku ve vajíčku je nerovnoměrná a ten je akumulován na vegetativní hemisféře (Jaroszewska a Dabrowski, 2009). Jsou lehce protáhlá a na svém povrchu mají villi, kterými se zachytávají na vegetaci (Dean, 1896).

5.1 Rýhování vajíček

Rýhování vajíček je na rozdíl od toho u kostlínů redukované holoblastické (Jaroszewska a Dabrowski, 2009). První rýha určující bilaterální symetrii dělí pouze blastodisk, teprve třetí rýhování zasahuje i do vegetativní poloviny vajíčka (viz Obr. 9A-C) a rýhy začínají tuto část rozdělovat (nezůstanou jen povrchovými, jako je tomu u kostlína; Long a Ballard, 2001) na makroblastomery bohaté na žloutek (viz Obr. 9D-F) (Ballard, 1986a; Jaroszewska a Dabrowski, 2009). Z malých blastodermálních buněk se tvoří na periferii prstenec, který je v kontaktu s makroblastomerami (Ballard, 1986a).



Obr. 9 - Rýhování kaprouna *Amia calva*: (A) 3. rýhování, (B) 4. rýhování, (C) 5. rýhování, (D-F) rýhování žloutku a tvorba makroblastomer. Upraveno podle Ballard (1986a).

Uvnitř vajíčka se později tvoří větší množství menších buněk vznikajících proliferací mikroblastomer a méně na žloutek bohatých buněk původem z makroblastomer; z menších buněk se tvoří epiblast a z větších hypoblast. Uvnitř vajíčka se neobjevuje blastocoel ani archenteron, ovšem na apikálním povrchu makroblastomer je přítomna subgerminální dutina. Strop dutiny je tvořen primárním hypoblastem (Ballard, 1986a).

Hypoblast u kaprounů vzniká stejným způsobem jako u kostnatých ryb (Ballard, 1986b). Buňky hypoblastu na konci fáze rýhování migrují z oblasti pod animálním pólem vajíčka na povrch a koncentrují se v místě budoucího zárodečného kroužku (Ballard, 1986a).

Na rozdíl od kostnatých ryb a kostlínů ve vajíčku kaprouna chybí pravá žloutková syncytiální vrstva (Jaroszewska a Dabrowski, 2009).

5.2 Gastrulace

Za počátek gastrulace se u kaprounů považuje okamžik, kdy se pod animálním pólem shluknou žloutkem obohacené buňky proliferující z původně povrchových blastomer a utvoří zde několikvrstevný epiblast (Jaroszewska a Dabrowski, 2009).

Po zformování zárodečného kroužku migrací buněk hypoblastu se na jeho dorzální straně tvoří ztlustění – ret blastoporu (stejně jako u kostlína, viz výše; Long a Ballard, 2001). Když epibolie dosáhne rovníku vajíčka, ret blastoporu není převalisý nebo nějak oddělený zespoda. Navíc úplně chybí lahvovité buňky a nedochází k involuci povrchové buněčné vrstvy (Ballard, 1986a). Místo lahvovitých buněk je na povrchu blastoporu 10–15 kuboidálních „polštářkovitých“ buněk, které nepodléhají involuci a pravděpodobně slouží jako organizér, obdobně jako tomu je u epiblastických okrajových buněk v případě zebřičky (Cooper a Virta, 2007; Jaroszewska a Dabrowski, 2009).

Jak nepřítomnost lahvovitých buněk, tak i existence organizéru při gastrulaci vajíček kaprouna jsou znaky sdílené s kostnatými rybami (Cooper a Virta, 2007).

Ve stadiu přibližně 50% epibolie taktéž začíná formace embryonálního štítu, který se prodlužuje a táhne se od vegetálního k animálnímu pólu vajíčka. Ještě před úplnou epibolií žloutkové zátky je v embryonálním štítu již přítomna neurální ploténka s kýlem, z něhož se segregují buňky chordy (Ballard, 1986a).

5.3 Embryogeneze

Na rozdíl od ostatních bazálních linií ryb se u kaprounů a kostnatých ryb netvoří neurální valy, které by se zvedaly a uzavíraly tak neurální trubici. Místo toho se zvedá levý a pravý okraj neurální ztlustěliny; ty se pohybují k sobě, aby se spojily v neurální sloupec, v němž sekundárně vzniká dutina neurální trubice. Následuje tvorba hlavových částí budoucího nervového systému. Posteriorní část embrya se postupně ztlušťuje, jak se v ní hromadí mezoderm a tvoří pupen zakládající ocas embrya a přilehlou část trupu. Z neurálního kýlu se odděluje chorda a tvoří se jednotlivé tělní somity. V pozdějším stadiu se zvětšuje hlavová část embrya a zakládá se srdce (Ballard, 1986a).

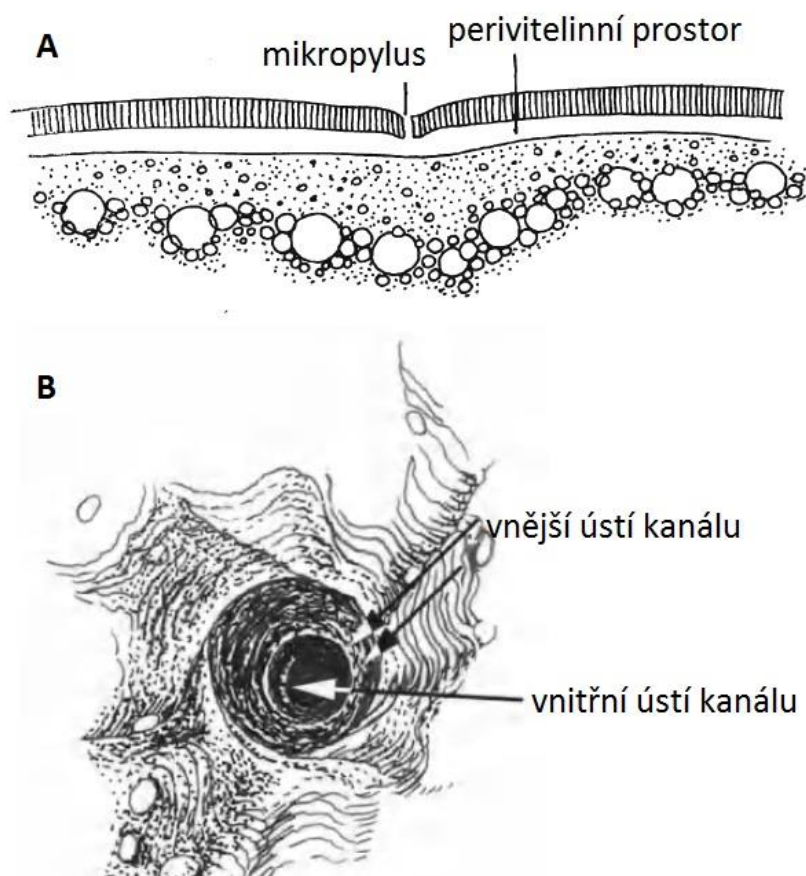
Poté, co se na hlavě objevují párové adhezivní orgány, se posteriorní část embrya protahuje a vzniká prodlužující se ocas, na kterém se později vytvoří ploutevní lem. Ještě před vykulením plůdku se zakládají prsní ploutve (Ballard, 1986a).

5.4 Líhnutí

Dříve, než obvykle dojde k vylíhnutí, žloutkový váček nabývá ovoidního tvaru s malým výběžkem na posteriorní straně. Po vykulení se z vajíčka je masa žloutku zatlačena na pravou stranu stále se vyvíjejícím gastrointestinálním traktem. Příjem potravy může u potěru může začít ještě před úplným vyčerpáním žloutkových zásob uložených v makroblastomerách (Ballard, 1986a).

6 Raná ontogeneze kostnatých ryb (Teleostei)

Monofyletická skupina kostnatých ryb, Teleostei, je nejdiferenzovanější skupinou ryb čítající kolem 27 tisíc druhů ve 40 čeledích (Nelson, 2006), které úspěšně osídlily sladkovodní i slanovodní prostředí na celé zeměkouli. V průběhu evoluce došlo v kmenové linii kostnatých ryb k celogenomové duplikaci charakteristické jen pro tyto ryby (u bazálních skupin paprskoploutvých ryb, u svaloploutvých ryb a ani v linii vedoucí k tetrapodům nebyly její stopy zaznamenány; Meyer a Van de Peer, 2005).



Obr. 10 - Mikropylus kostnatých ryb: (A) mikropylus na animálním pólu nefertilizovaného vajíčka lososotvárných. Periviteliní prostor se tvoří pod vrstvou vaječných obalů po aktivaci vajíčka při styku s vodním prostředím. (B) pohled shora na mikropylus *Danio rerio*. Kanál se směrem dovnitř zužuje. Upraveno podle Kunz (2004).

Rybí vajíčka jsou telolecitální, obsahují velké množství žloutku. Na animálním pólu je pod mikropylem (viz Obr. 10) nakumulována cytoplazma s buněčným jádrem, které bylo původně umístěno v centru buňky, než se vajíčko po prvním meiotickém dělení uvolnilo z ovariálního folikulu (Kunz, 2004).

Vajíčka ryb jsou obalena želatinózní vrstvou, která má kromě úlohy v přilnavosti vajíčka i další funkce: brání polyspermii, působí jako obrana proti bakteriálním infekcím a chrání vyvíjející se embryo proti mechanickému poškození (Zelazowska, 2010).

Samotná žloutková koule kostnatých ryb nejspíše vznikla fúzí vegetativních endodermálních blastomer u společného předka (Bolker, 1994; Collazo et al., 1994).

6.1 Raný vývoj kostnatých ryb

Obecně se uvádí jednotné schéma ontogeneze, jež bylo detailně popsáno na modelu zebřičky pruhované, *Danio rerio* (Hamilton, 1822), a které je hojně používáno spolu s popisem raného vývoje medaky *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel, 1846) (Kimmel et al., 1995; Iwamatsu, 2004; Kunz, 2004).

Zebřička pruhovaná patří mezi sladkovodní máloostné ryby (řád Cypriniformes) čeledi Cyprinidae. Ryby z této podčeledi se vyskytují v Africe a na jihu Eurasie spolu s Indonésií. Medaka na rozdíl od zebřičky patří k jehlotvarým rybám (řád Beloniformes) čeledi Adrianichthyidae a žije ve sladkých až brakických vodách od Indie až po Japonsko a v indo-australské oblasti (Nelson, 2006). Zebřička spolu s medakou patří mezi ryby přirozeně se vyskytující na rýžových polích v jihovýchodní Asii (FishBase.org).

V dnešní době se zebřička široce využívá v laboratořích po celém světě jako modelový organismus vývojové biologie a toxikologie (Lele a Krone, 1996). V mnohých akvaristických příručkách a atlasech (např. Hofmann a Novák, 1998) jsou shrnuty charakteristiky, kvůli kterým se obě rybky staly široce zkoumanými organismy: jejich chov v akváriu je nenáročný, poměrně jednoduše a rychle se rozmnožují a plůdky zebřičky se líhnou již po 24 hodinách (zatímco embryonální vývoj medaky je výrazně pomalejší a trvá několik dní; Iwamatsu, 2004).

Kimmel et al. (1995) rozdělují ranou ontogenezi zebřičky do šesti období, jež jsou zakončena líhnutím. Vajíčka se vyvíjejí bez poškození v rozmezí teplot cca 25–33 °C (Kimmel et al., 1995). Nejen že inkubace v neoptimální teplotě vede k vyšší míře asynchronie vývoje a variabilitě v dělení blastomer (Ninhaus-Silveira et al., 2006), navíc při dlouhodobém vystavení vyvíjejících se vajíček teplotám nad či pod optimem by vývoj mohl být až letální (Kimmel et al., 1995).

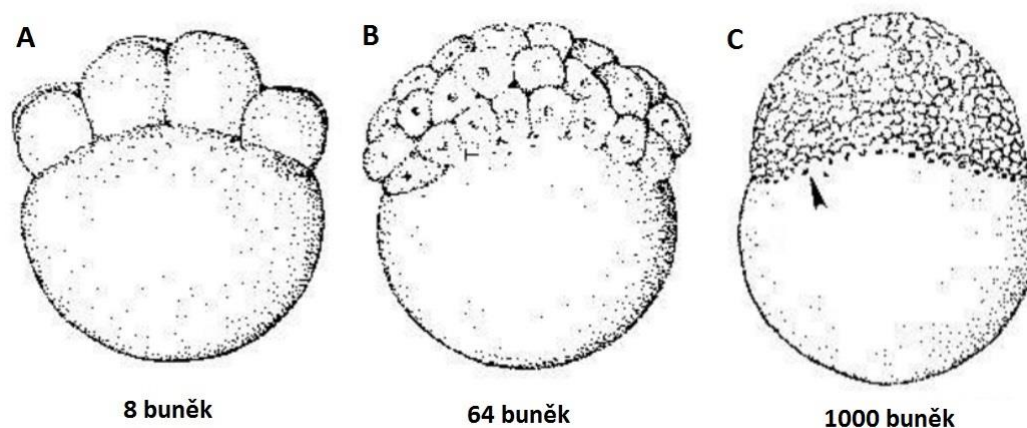
6.1.1 Rýhování vajíček

Po fertilizaci vajíčka dochází k segregaci blastodisku od žloutkové koule, jak cytoplazma kontrahuje na animálním pólu vajíčka, ačkoliv slabá vrstva cytoplazmy i nadále obaluje žloutek (Kunz, 2004). Rýhování probíhá pouze v rámci blastodisku a nezasahuje do žloutkové části vajíčka. Zprvu blastomery tvoří pravidelné řady na povrchu žloutku (viz Obr. 7A) a zůstávají spojeny cytoplazmatickými můstky, teprve od stadia 16 buněk dochází k jejich úplnému oddělení (Kimmel et al., 1995).

Ze začátku se buňky ještě dělí synchronně. Později však dochází k prodlužování buněčného cyklu a dochází k tranzici střední blastuly, kdy začíná genová exprese (u zebřičky ve stadiu 512 buněk). Zároveň se ve fázi blastuly ustavuje žlutková syncytiální vrstva (viz Obr. 11C), jež se neúčastní rýhování a její těsné spojení s epiteliálními buňkami obalujícími blastodisk brání zformování blastoporu (Long, 1983; Kimmel et al., 1995). V oblasti periblastu je vysoká metabolická aktivita – fragmentují se zde kapénky žloutku, jež jsou pak pohlcovány blastomerami. Ke štěpení kapének dochází pravděpodobně kvůli usnadnění jejich absorpce (Ninhaus-Silveira et al., 2006).

Blastoderm v pozdní fázi rýhování obsahuje kromě povrchových buněk ještě buňky uložené uvnitř, z nichž později vzniká samotné embryo (Long, 1983). Mezi těmito blastomerami se tvoří mezibuněčné prostory, které se postupně slučují v jednu subgerminální dutinu (Meijide a Guerrero, 2000). Z hluboko uložených blastomer se na okraji blastodisku formuje zárodečný kroužek, jehož vnější vrstvu tvoří epiblast a vnitřní hypoblast (Long, 1983).

Jak se blastoderm zplošťuje, buňky zevnitř se vmezežují do vrstev blíže k povrchu masy (Warga a Kimmel, 1990). Ve stadiu pozdní blastuly začíná epibolie, která bude pokračovat až do konce gastrulace (Kimmel et al., 1995).



Obr. 11 - Rýhování blastodermu zebřičky *Danio rerio*: (A, B) rýhy nepřekračují hranici blastodisku, blastomery zůstávají odděleny od žlutkové koule; (C) ve stadiu tisíce buněk se mezi blastodermem a žloutkem tvoří periblast (vyznačeno šipkou). Upaveno podle Kimmel et al. (1995).

6.1.2 Gastrulace

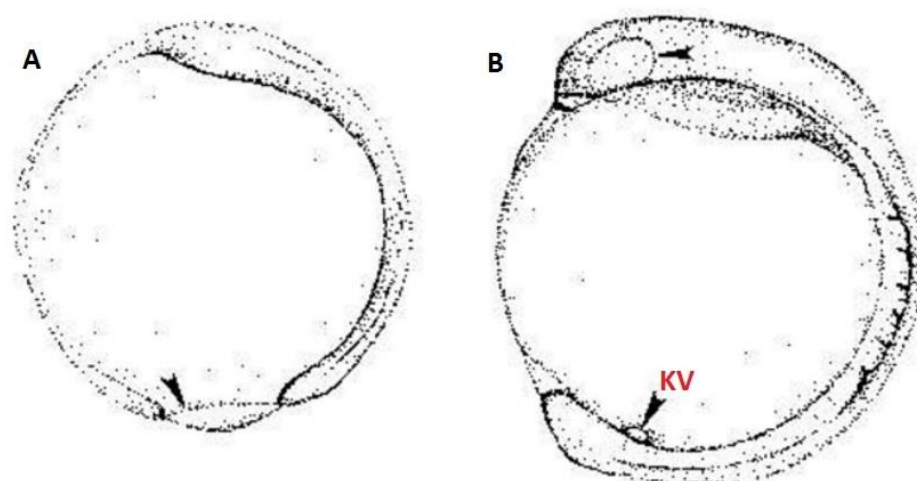
Buňky při epibolii, která postupuje k vegetativnímu pólu vajíčka, migrují ze svého původního umístění v blízkosti animálního pólu přes povrch periblastu (Long, 1983).

Začátek gastrulace je dán spuštěním involuce, což se konkrétně u zebřičky děje při 50% epibolii (Kimmel et al., 1995). Involucí se buňky blastodermu skládají do dvou vrstev: epiblastu a hypoblastu v oblasti zárodečného kroužku (Warga a Kimmel, 1990), který se vytvořil na okraji blastodermu a ze kterého konvergentními pohyby migrují buňky hypoblastu na jedno místo, kde zformují embryonální štít. Ten označuje budoucí dorzální stranu embrya, přičemž buňky na animálním pólu embrya později vytvoří hlavu. Netvoří se ani blastoporus, ani archenteron (Long, 1983; Kimmel et al., 1995).

V kaudální části embryonálního štítu začíná ztlustování hypoblastu, které pokračuje směrem dopředu. Zároveň ve stejné oblasti, v blízkosti okraje zárodečného kroužku, se tvoří chorda a její růst pokračuje taktéž k hlavové části embrya (Shardo, 1995).

Při 90% epibolii je v blízkosti vegetativního pólu vajíčka patrná žlutková zátka (viz Obr. 12A). Dorzální strana blastodermu je tlustší než ventrální strana. Poté, co se blastoderm kolem žloutku zcela uzavírá, se na kaudálním konci embryonální osy tvoří ocasní terčík, od něhož anteriorním směrem leží ztluštělá (nejvíce v hlavové části) neurální ploténka po celé délce osy embrya (Kimmel et al., 1995) – proces neurulace je zahájen už v době, kdy blastoderm stále ještě obrůstá žloutkovou kouli (Shardo, 1995).

Z buněk, které na konci gastrulace zbydou v epiblastu (vnějším sektoru zárodečného kroužku), vznikne později ektoderm – základ pro epidermis, centrální nervový systém, neurální lištu a plakody senzorických orgánů. Z hypoblastu (vnitřní vrstvy zárodečného kroužku dotýkající se periblastu) vznikají deriváty mezodermu a endodermu (Kimmel et al., 1995).



Obr. 12 - Gastrulace a embryogeneze zebřičky *Danio rerio*. (A) 90% epibolie se žloutkovou zátkou vyznačenou šipkou, (B) prodlužování ocasní části embrya ve stadiu 6 somitů s vyznačenou pozicí Kupfferova vezikulu (KV). Upraveno podle Kimmel et al. (1995).

6.1.3 Embryogeneze

V období tvorby jednotlivých tělních úseků jsou jednoznačně dány osy anterioposteriorní a dorzoventrální. Na začátku už je morfologicky rozpoznatelný endoderm. Embryo se prodlužuje, vyvíjejí se somity, zakládají se vnitřní orgány. Většina vnitřně uložených buněk somitů se vyvine jako segment svaloviny (myomery se začnou spontánně kontrahovat až v posledním stadiu segmentačního období). Dalším derivátem somitů je sklerotom, z něhož vzniknou vertebrální chrupavky (Kimmel et al., 1995).

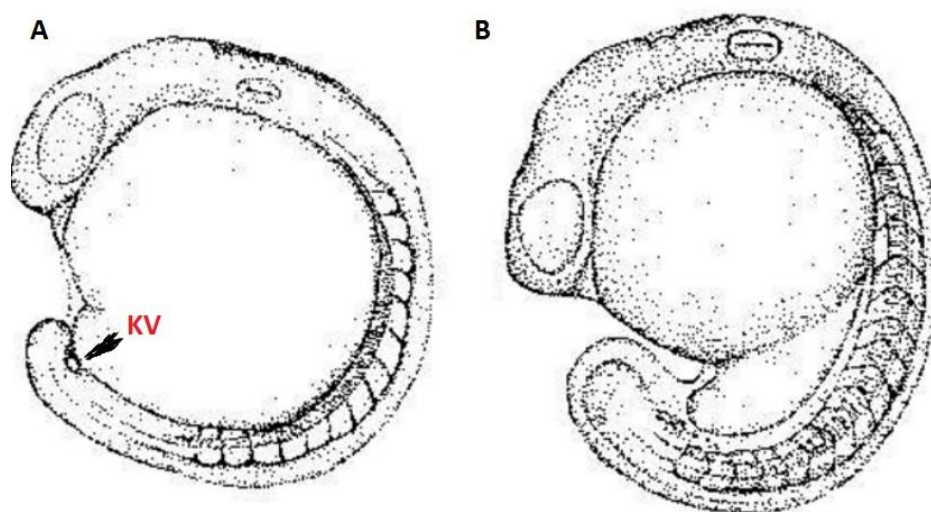
Neurální ploténka se ztlušťuje v neurální kýl a v následujících několika stádiích se kýl objevuje i na trupu. Neurální trubice vzniká kavitací uvnitř masivního neurálního kořene s cylindrickým průřezem, který se tvoří z neurálního kýlu (Kimmel et al., 1995). Buněčná masa v oblasti budoucího předního a středního mozku tvoří dva nepravidelné

sloupce, ve kterých jsou všechny buňky v kontaktu s jejich laterálním povrchem. Mediálně se oba sloupce oddělují a mezi nimi se rozpíná štěrbina, nervový kanál (Shardo, 1995). Brzy po vzniku neurální trubice začíná diference neuronů. Kolem základu budoucího mozku, který se objevil ještě před začátkem segmentace, se v její první polovině tvoří zduřeniny, neuromery, z nichž vzniknou části centrální nervové soustavy ryby. Ventrolaterálně od základů mozku se objevují budoucí faryngeální oblouky, avšak morfogeneze a diference stěn faryngu bude nejvíce probíhat až v období kolem líhnutí (Kimmel et al., 1995).

Zároveň s uzavřením žloutkové zátky při epibolii se na zadní části embrya objevuje zduřenina, kde se hromadí buňky okraje blastodermu a tvoří ocasní pupen. Mezi ním a žloutkem se objevuje Kupfferův vezikul (viz Obr. 12B, 13A), který migruje, jak se ocasní pupen se postupně prodlužuje podél ventrální strany žloutkové koule. Kupfferův vezikul přitom migruje do tkáně prodlužujícího se ocasu a graduálně se smršťuje a zaniká (Kanki a Ho, 1997).

V pokročilé fázi embryonálního vývoje se vak obsahující žloutkové zásoby skládá ze dvou vrstev. Vnější vrstva je spojena s epidermis embrya a není přítomna na povrchu žloutkové koule pod ventrální částí zárodku. Vnitřní vrstva neobsahuje endodermální zárodečnou vrstvu, kompletně pokrývá žloutkovou kouli a s embryem je přímo propojena pouze ve své posterodorzální oblasti, kde se zárodku vyvíjí játra. Vyvíjející se srdce ryby je umístěno mezi oběma vrstvami žloutkového vaku na anterodorzální části žloutku (Shardo, 1995).

Ze žloutkové koule se posteriorně táhne prodloužení (viz Obr. 13) a konstriktce spojená s jeho tvorbou postupně narovnává trup embrya (Kimmel et al., 1995). Toto kaudální prodloužení žloutku nastává jen u některých skupin kostnatých ryb. Kromě toho, že je to společný znak pro řád máloostných (Cypriniformes), vyskytuje se též u některých druhů ryb řádu holobřichých (Anguilliformes) a trnobřichých (Characiformes) a nejspíš se tento znak v evoluci vyvinul několikrát nezávisle na sobě (Virta a Cooper, 2009).



Obr. 13 - Tvorba kaudálního prodloužení žloutku u máloostných, které je naznačeno již v (A) stadiu 14 somitů a zřetelné v (B) stadiu 18 somitů. KV = Kupfferův vezikul. Upraveno podle Kimmel et al. (1995).

Při separaci ocasní části od žloutkového vaku se tvoří ploutevní lem nejprve na břišní straně embrya, poté kolem ocasu a pokračuje na hřbetě (Shardo, 1995). Embryo s vyvinutou chordou a somity dosahujícími konce ocasu už má budoucí mozek rozčleněný do pěti laloků. Začíná mu bít srdce, v němž se tvoří síň a komora. Ustanovuje se oběhový systém a objevuje se pár aortálních oblouků. Doznívá narovnávání ocasu, začínají se formovat ploutve a diferencují pigmentové buňky. Ještě před vylíhnutím dochází ke kompletaci arteriální sítě mezi faryngem a ocasem embrya (Kimmel et al., 1995).

6.1.4 Líhnutí

V období líhnutí zpomaluje morfogeneze většiny orgánových rudimentů (výjimkou je gastrointestinální soustava). Naopak se zrychluje vývin prsních ploutví, čelistí a žaber. Hlavní žíla na povrchu žloutkového vaku je vějířovitě větvená. Mezi vyvíjejícíma se očima začíná být patrná malá tlamka, zatímco vývoj čelistí bude pokračovat v larvální fázi vývoje (Kimmel et al., 1995).

Těsně po vylíhnutí larva dokončuje většinu morfogenetických pochodů a stále rychle roste. Na rozdíl od období líhnutí, kdy bylo embryo obvykle v klidu, eleuterembryo aktivně plave a pohybuje čelistmi, operkulárními klapkami, prsními ploutvemi i očima (Kimmel et al., 1995). Vyvíjí se nepárové (nejprve ocasní, poté anální a nakonec hřbetní ploutev) a břišní ploutve, dochází k resorpci embryonálního ploutevního lemu od anterioru směrem k posterioru a pokračuje osifikace kosterních elementů (Parichy et al., 2009).

6.2 Variabilita vývoje kostnatých ryb

Velikost vajíček ryb je velice proměnlivá a může se pohybovat mezi průměrem menším než jeden milimetr až po více jak deset milimetrů. Například vajíčka zebříčky *Danio rerio* jsou velká cca 0,7 mm (Kimmel et al., 1995), zatímco arowana *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) produkuje 12 mm velká vajíčka, která inkubuje v tlamce (Yanwirsal, 2013). Žloutková koule často obsahuje jednu nebo více olejových kapének, které v průběhu postupující embryogeneze splývají (například ve vajíčkách medaky *Oryzias latipes*; Iwamatsu, 2004). Existují však i vajíčka, u kterých kapénky chybí, jako jsou ta placky *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811) (Shardo, 1995).

Co se týče většiny mořských druhů ryb, jejich vajíčka jsou pelagická, plavou pod vodní hladinou a jejich průměr se pohybuje kolem 2 mm. Potěr, který se z nich vykulí, je v nízkém stupni vývoje a se žloutkovým váčkem (Kendall et al., 1984).

Ryby s některými rozmnožovacími strategiemi mají tendence produkovat vajíčka v určitém rozsahu velikostí. Například právě ryby zadržující vyvíjející se zárodky v tlamkách do vyčerpání žloutkových zásob – jedná se například o arowany čeledi ostnojazykovitých (Osteoglossidae) a mořské sumce čeledi křížovcovitých (Ariidae) – produkuje vajíčka s průměrem kolem deseti milimetrů (Yanwirsal, 2013; Alex, 2010; Lima et al., 2013). Pro porovnání, třeba kapr *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, karas *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) či piskoř *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) se vytírají na

rostlinném porostu a mají vajíčka velká průměrně 1,2 mm (Balon, 1975a; Haniffa et al., 2007; Teletchea et al., 2009; Kostomarova, 1991).

U jiných strategií může být velikost propagulí vysoce variabilní, jako je tomu kupříkladu u hnízdních vytěračů. Jejich vajíčka mohou být menší než 2 mm, jako je tomu u trahiry *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix & Agassiz, 1829) s vajíčky o průměru kolem 1,7 mm (Vasconcellos, 2003); také však mohou přesáhnout 4 mm – krunýřník *Megalancistrus parananus* (Peters, 1881) do svých hnízd ukládá vajíčka velká průměrně 4,3 mm (Suzuki et al., 2000).

Rýhovací cykly u většiny druhů ryb mají konstantní dobu trvání, avšak existují výjimky. Například u hlaváče *Leucopsarion petersii* Hilgendorf, 1880 se délka každého cyklu se vzrůstajícím počtem blastomer zvyšuje (Kimmel et al., 1995; Arakawa et al., 1999).

Některé ryby se líhnou v méně pokročilém stadiu vývoje než například zebříčka, a tak jejich embryonální vývoj může pokračovat i po vykulení. Děje se tak kupříkladu u piskoře *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) (Fujimoto et al., 2006). Také larvy úhořů mají po vykulení málo vyvinutou hlavu, na které jsou rudimentální základy očí a chybí ústní otvor (Lokman a Young, 2000). U mořských koníků, kteří inkubují svá vajíčka ve specializovaných váčcích na břišní straně těla (Balon, 1975a) zase dochází k líhnutí embrya už v době, kdy se teprve odděluje jeho kaudální část od žloutkové koule. Jejich ontogeneze však pokračuje uvnitř uzavřeného vaku až do doby, než je žloutek zcela vstřebán (Wetzel a Wourms, 2004; Silva et al., 2006).

Zdaleka ne všechny ryby kladou svá vajíčka ve vodním prostředí. Existují druhy, jež svá vajíčka cíleně umisťují mimo vodu – ať už do estuárií v ústí řek podléhajících slapovým jevům, jako to dělají například ryby rodu *Fundulus*, nebo do přílivových zón, což dělají třeba gavúnovci (Martin a Carter, 2013).

6.3 Raný vývoj ryb ve vajíčkách mimo vodní prostředí

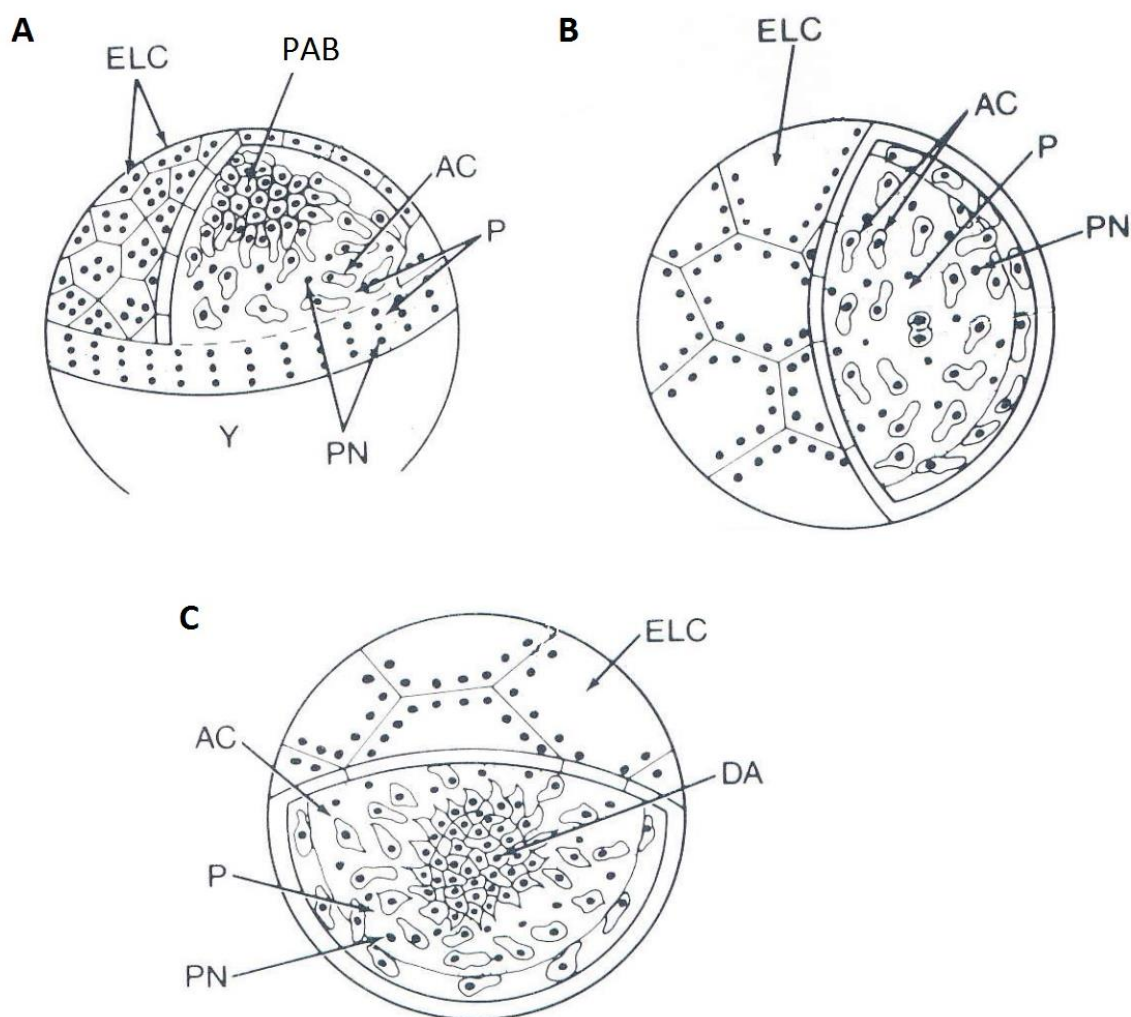
Gavúnovci kladou terestrická vajíčka zanořená do vlhkého písku (Martin et al., 2009). Tato embrya musí prodělat rychlý vývoj, aby se mohla při dalším přílivu vykultit z vaječných obalů. Zároveň však musí hospodařit s energetickými zásobami, kdyby nedošlo k zalití jejich úložiště (Darken et al., 1998). Dostatečné zvednutí vodní hladiny spouští pohyb ve vajíčkách, který vede k líhnutí, ovšem za nepříznivých podmínek mohou embrya zůstat uzavřená v obalech až několik týdnů poté, co je jejich embryogeneze dokončena (Martin et al., 2009). Úspěšnost líhnutí při jeho odkladu klesá (Darken et al., 1998).

U gavúnovce *Leuresthes tenuis* nedochází k žádnému zastavení embryogeneze a plůdek se vykultí, jakmile je vajíčko ponořeno do vody (Darken et al., 1998). Ale u halančíkovců čeledi rivulovitých (Rivulidae) se raná ontogeneze může reverzibilně zastavit až třikrát (Berois et al., 2012).

Halančíkovci se vyskytují v oblastech Jižní Ameriky i Afriky, kde obývají izolované vodní rezervoáry podléhající periodickému vysychání, jehož následkem je úhyn

dospělých ryb. Ty se tedy dožívají necelého roku (Berois et al., 2012). Přežití takových podmínek populacím zajišťují především dva faktory. Zaprvé, jejich vaječné obaly jsou tlustší než u většiny ostatních kostnatých ryb, a může tak zamezit ztrátám vody v nehostinném prostředí vyschlé tůně (Berois et al., 2012). Zadruhé, v období raného vývoje halančíkovců nastává až třikrát diapauza (Wourms, 1972b). Tyto zástavy vývoje jsou různě dlouhé, fakultativní nebo obligátní (podle jednotlivých druhů halančíkovců), přičemž třetí diapauza, k níž dochází před samotným líhnutím, bývá u většiny rivulovitých obligátní (Berois et al., 2012).

Epibolie probíhající při gastrulaci rivulovitých je časově i prostorově oddělená od samotné embryogeneze – na rozdíl od jiných kostnatých ryb tvorba embryonálního štítu ani neurulace nejsou započaty před dokončením obrůstání žlutkové koule (Berois et al., 2012). Navíc před embryogenezí procházejí blastomery fází disperze (viz Obr. 14B) a reagregace (viz Obr. 14C) (Arezo et al., 2005), přičemž základ samotného embrya se objevuje na středu reagregované masy buněk (Berois et al., 2012).



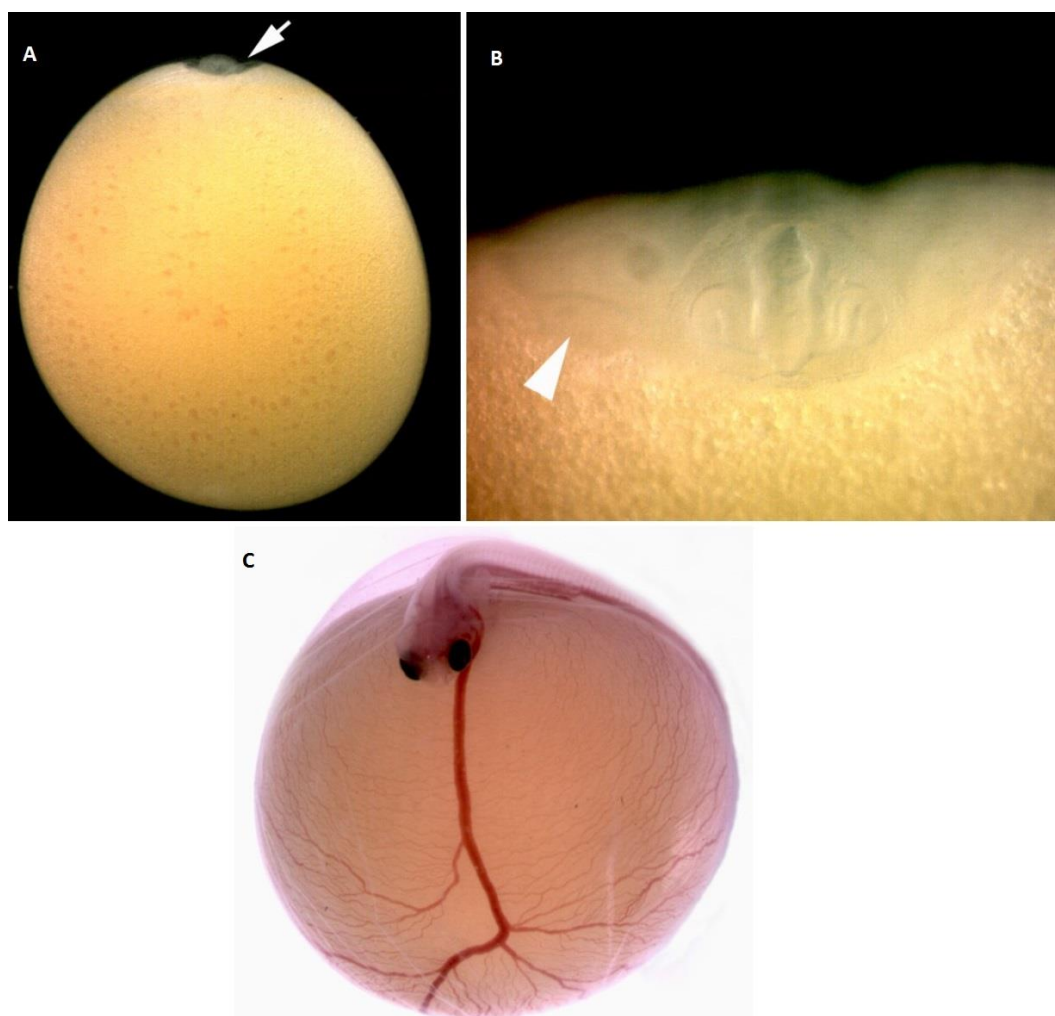
Obr. 14 - Fáze disperze a reagregace buněk při epibolii halančíkovce *Austrofundulus myersi*: (A) fáze blastuly, (B) fáze disperze, (C) fáze reagregace; AC = améboidní buňky, DA = definitivní agregát, ELC = obalová vrstva buněk, P = periblast, PAB = preaméboidní blastomery, PN = jádra buněk periblastu, Y = žloutek. Upraveno podle Wourms (1972a).

Kromě jednoletých halančíkovců z čeledi rivulovitých bylo i u dalších jihoamerických ryb z této skupiny pozorováno zpomalení embryonálního vývoje v odpovědi na vysychání vajíčka. Zpomalení či zástava rané ontogeneze mohla být přítomna už u společného předka halančíků (Varela-Lasheras a Van Dooren, 2014).

6.4 Raný vývoj vajíček inkubovaných v tlamce

Mezi ryby, které inkubují vajíčka po celou dobu embryogeneze v tlamce, patří i arowany a mořští sumci křížovci. Jejich vajíčka mají velký průměr – například arowana *Scleropages formosus* (Müller & Schlegel, 1844) produkuje vajíčka velká kolem 10 mm, arowana *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) 12 mm a křížovec *Cathorops agassizii* (Eigenmann & Eigenmann, 1888) inkubuje vajíčka o velikosti průměrně 8,9 mm (Alex, 2010; Yanwirsal, 2013; Lima et al., 2013).

Embryonální vývoj těchto ryb probíhá obdobně jako u jiných kostnatých ryb (Yanwirsal, 2013). Embryo vyvíjející se ve velkém vajíčku je však v poměru ke žlutkové kouli malé, jeho se ocasní část žloutek ani těsně před líhnutím neobtáčí (viz Obr. 15) (Lima et al., 2013, Yanwirsal, 2013).



Obr. 15 - Embryonální vývoj arowany *Osteoglossum bicirrhosum*: (A) hlavová část embrya (vznačeno šipkou) v poměru ke žlutkové kouli; (B) zvětšující se oblast hlavy při vývoji mozku, pozice vyvíjejícího se srdce označena šipkou; (C) arowana těsně před vylíhnutím, na povrchu žlutkové koule je výrazná vitelinní céva s cirkulující krví. Upraveno podle Yanwirsal (2013).

6.5 Živorodost u kostnatých ryb

Živorodost se jen u kostnatých ryb vyvinula z kladení vajíček dvanáctkrát, ale ryby kladoucí vajíčka nikdy neměly živorodého předka. Je poměrně vzácná, ale v rámci vodních obratlovců se často vyskytuje u žraloků a rejnoků (Goodwin et al., 2002). Podmínkou pro živorodost je vnitřní oplození – k tomuto účelu se u samců vytvořily kopulační orgány (Kunz, 2004).

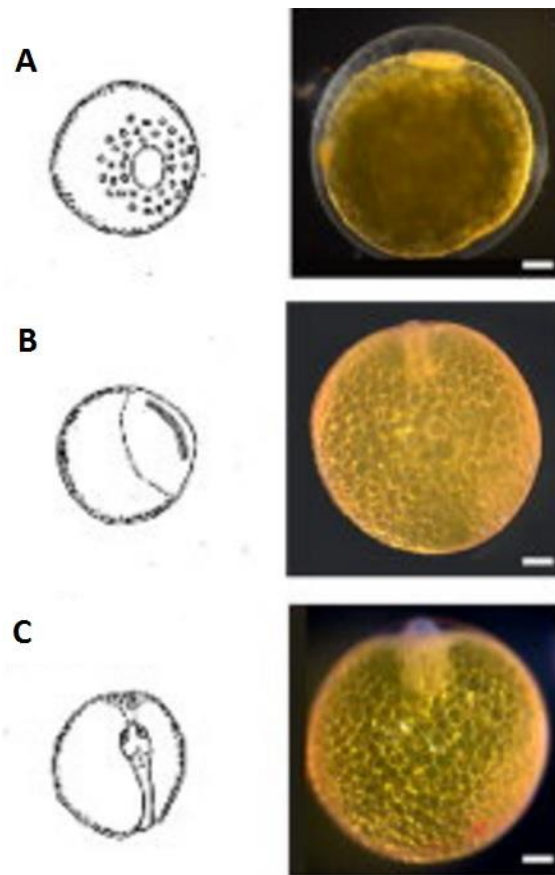
Mezi živorodé kostnaté ryby patří některé druhy hrdloploutvých (řád Gadiformes), hrujovců (řád Ophidiiformes), gavúnů (řád Atheriniformes), halančíkovců (řád Cyprinodontiformes), ropušnicotvárných (řád Scorpaeniformes) a ostnoploutvých (řád Perciformes) (Wourms, 1981). Je zajímavé, že živorodky mohou obývat různá prostředí od studených hlubin oceánů po teplé mělké vody a že mezi evolucí živorodosti a životním prostředím nejspíše neexistuje žádný vztah (Turner, 1947).

Živorodé druhy ryb jsou buď lecitotrofní, kdy je zárodek vyživován ze žloutkových zásob, nebo matrotrofní – tehdy embryo přijímá potravu z těla matky, což se může dít několika způsoby. Buď gravidní matka i nadále produkuje oocyty, které pak slouží jako výživa, nebo se zárodek živí embryofágně na dalších zárodcích; anebo se tvoří například útvary analogické placentě (Wourms, 1981). Vajíčka živorodek mají tenčí obal. Samotný vývoj zárodku probíhá buď ve folikulu, v lúmen vaječníku nebo v tělní dutině matky (Kunz, 2004).

Lecitotrofní druhy živorodek patřících do skupiny halančíkovců produkují vajíčka s větším obsahem žloutku a blastodisk u nich zabírá menší část animální hemisféry než blastodisk u matrotrofních druhů, které mají vajíčka s menším obsahem žloutku (Haynes, 1995).

Živorodka stříbroskvrnná *Poecilia vivipara* Bloch & Schneider, 1801 patří mezi lecitotrofní živorodé ryby. Její vajíčka obsahují velké množství žloutku a olejové kapénky, jež se po fertilizaci vajíčka nerovnoměrně rozprostřou pod blastodiskem (Arcanjo et al., 2014).

Ačkoliv je živorodost extrémní případ reprodukční strategie, samotná embryogeneze lecitotrofních živorodek probíhá obdobně jako u jiných kostnatých ryb – při epibolii se tvoří embryonální štít, na němž postupně vzniká samotné embryo (viz Obr. 16) (Arcanjo et al., 2014; Martyn et al., 2006). Žloutkový váček je s vyvíjejícím se embryem propojen přes periblast (Arcanjo et al., 2014).



Obr. 16 - Raný vývoj živorodky *Poecilia reticulata*: (A) blastodisk, (B) zformovaný embryonální štít, (C) embryo se zakládajícími se optickými váčky. Upraveno podle Martyn et al. (2006).

7 Závěr

Jak vidno z prezentované práce, během raného vývoje paprskoploutvých ryb se postupně napříč liniemi projevují různé znaky. Je zajímavé, že bichiři, jeseteři, kostlíni, kaprouni a kostnaté ryby tvoří jakousi posloupnost, co se týče jejich rané ontogeneze – některé znaky spolu tyto skupiny sdílejí a jiné je odlišují. Například raný vývoj vajíček bichirů a jeseterů je charakterizován holoblastickým rýhováním podobným obojživelníkům, zatímco kostlíni, kaprouni a kostnaté ryby již mají rýhování jen částečné, neboť v jejich vajíčkách je naakumulováno tolik žloutku, že nemůže dojít k jeho kompletnímu rozrýhování. U kostlínů se na rozdíl od jeseterů vajíčko rýhuje meroblasticky a nevzniká u nich ani blastocoel. Novým znakem kostlínů je také vznik periblastu na povrchu žloutkové koule, který se vyskytuje dále jen u kostnatých ryb. Kaprouni na rozdíl od kostlínů prodělávají holoblastické rýhování, které ovšem není stejné jako u bichirů a jeseterů. Holoblastické rýhování kaprounů je redukované a k rozrýhování žloutku dochází až v pozdějších stadiích rýhování. Ačkoliv se tedy kostlíni a kaprouni řadí do stejné skupiny, jejich raný vývoj nese odlišné znaky. Pokud bychom tedy chtěli rozdělit paprskoploutvé ryby na základě jejich rýhování, bichiři a jeseteři by mohli tvořit jednu skupinu, druhou skupinou by byli kaprouni se svým redukovaným holoblastickým rýhováním a třetí skupinu by tvořili kostlíni a kostnaté ryby, které spojují dva unikátní znaky – meroblastické rýhování a tvorbu periblastu mezi blastodermem a žloutkovou koulí. Je zajímavé že meroblastické rýhování zůstalo zachováno v embryogenezi u všech kostnatých ryb, ačkoliv se u nich vyskytují reprodukční strategie tak extrémní, jako je kladení vajíček mimo vodní prostředí, inkubace zárodků v tlamce, či vývoj zárodků v těle samice.

Reference

- Alex, C. K. W.** (2010). Molecular analysis of the breeding biology of the Asian arowana (*Scleropages formosus*) (Doctoral dissertation, National University of Singapore).
- Amanze, D., Iyengar, A.** (1990). The micropyle: a sperm guidance system in teleost fertilization. *Development*, 109(2), 495-500.
- Arakawa, T., Kanno, Y., Akiyama, N., Kitano, T., Nakatsuji, N., Nakatsuji, T.** (1999). Stages of embryonic development of the ice goby (shiro-uo), *Leucopsarion petersii*. *Zoological Science*, 16(5), 761-773.
- Arcanjo, R. B., Souza, L. P., Rezende, C. F., Silva, J. R.** (2014). Embryonic development and nourishment in the viviparous fish *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Acta Zoologica*, 95(4), 493-500.
- Arezo, M. J., Pereiro, L., Berois, N.** (2005). Early development in the annual fish *Cynolebias varius*. *Journal of Fish Biology*, 66(5), 1357-1370.
- Ballard, W. W.** (1986a). Stages and rates of normal development in the holostean fish, *Amia calva*. *Journal of Experimental Zoology*, 238(3), 337-354.
- Ballard, W. W.** (1986b). Morphogenetic movements and a provisional fate map of development in the holostean fish *Amia calva*. *Journal of Experimental Zoology*, 238(3), 355-372.
- Balon, E. K.** (1975a). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32(6), 821-864.
- Balon, E. K.** (1975b). Terminology of intervals in fish development. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32(9), 1663-1670.
- Bartsch, P., Britz, R.** (1997). A single micropyle in the eggs of the most basal living actinopterygian fish, *Polypterus* (Actinopterygii, Polypteriformes). *Journal of Zoology*, 241(3), 589-592.
- Bartsch, P., Gemballa, S., Piotrowski, T.** (1997). The embryonic and larval development of *Polypterus senegalus* Cuvier, 1829: its staging with reference to external and skeletal features, behaviour and locomotory habits. *Acta Zoologica*, 78(4), 309-328.
- Berois, N., Arezo, M. J., Papa, N. G., Clivio, G. A.** (2012). Annual fish: developmental adaptations for an extreme environment. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology*, 1(4), 595-602.
- Betancur-R, R., Broughton, R. E., Wiley, E. O., Carpenter, K., Andrés López, J., Li, C., Holcroft, N. I., et al.** (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS currents*, 5.
- Bolker, J. A.** (1993). Gastrulation and mesoderm morphogenesis in the white sturgeon. *Journal of Experimental Zoology*, 266: 116-131.
- Bolker, J. A.** (1994). Comparison of gastrulation in frogs and fish. *American Zoologist*, 34(3), 313-322.
- Cherr, G. N., Clark, W. H.** (1982). Fine structure of the envelope and micropyles in the eggs of the white sturgeon, *Acipenser transmontanus* Richardson. *Development, Growth & Differentiation*, 24(4), 341-352.

- Collazo, A., Bolker, J. A., Keller, R.** (1994). A phylogenetic perspective on teleost gastrulation. *American Naturalist*, 133-152.
- Colombo, R. E., Garvey, J. E., Wills, P. S.** (2007). A guide to the embryonic development of the shovelnose sturgeon (*Scaphirhynchus platyrhynchus*), reared at a constant temperature. *Journal of Applied Ichthyology*, 23(4), 402-410.
- Comabella, Y., Canabal, J., Hurtado, A., García-Galano, T.** (2014). Embryonic development of Cuban gar (*Atractosteus tristoechus*) under laboratory conditions. *Anatomia, histologia, embryologia*, 43(6), 495-502.
- Comabella, Y., Hurtado, A., García-Galano, T.** (2010). Ontogenetic changes in the morphology and morphometry of Cuban gar (*Atractosteus tristoechus*). *Zoological science*, 27(12), 931-938.
- Cooper, M. S., Virta, V. C.** (2007). Evolution of gastrulation in the ray-finned (actinopterygian) fishes. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 308(5), 591-608.
- Darken, R. S., Martin, K. L., Fisher, M. C.** (1998). Metabolism during delayed hatching in terrestrial eggs of a marine fish, the grunion *Leuresthes tenuis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 71(4), 400-406.
- Dean, B.** (1896). Memoirs: The early development of *Amia*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 2(152), 413-444.
- Dettlaff, T. A., Ginsburg, A. S., Schmalhausen, O. I.** (1993). Sturgeon Fishes: Developmental Biology and Aquaculture. Berlin: Springer-Verlag.
- Diedhiou, S., Bartsch, P.** (2009). Staging of the early development of *Polypterus* (Cladistia: Actinopterygii). In: Kunz, Y. W., Luer, C. A., Kapoor, B. G. (eds.). (2009). Development of non-teleost fishes. Science Publishers.
- Froese, R., Pauly, D.** (eds.). 2016. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (01/2016). [cit. 2016-05-04]. Dostupné z: <http://fishbase.org/>
- Fujimoto, T., Kataoka, T., Sakao, S., Saito, T., Yamaha, E., Arai, K.** (2006). Developmental stages and germ cell lineage of the loach (*Misgurnus anguillicaudatus*). *Zoological science*, 23(11), 977-989.
- Gaisler, J., Zima, J.** (2007). Zoologie obratlovců. Praha: Academia.
- Goodwin, N. B., Dulvy, N. K., Reynolds, J. D.** (2002). Life-history correlates of the evolution of live bearing in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1419), 259.
- Haniffa, M. A., Benziger, P. A., Arockiaraj, A. J., Nagarajan, M., Siby, P.** (2007). Breeding behaviour and embryonic development of koi carp (*Cyprinus carpio*). *TAIWANIA-TAIPEI*, 52(1), 93.
- Haynes, J. L.** (1995). Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. *Copeia*, 147-154.
- Hofmann, J., Novák, J.** (1998). Velký atlas akvarijských ryb. Praha: Brázda, s. r. o.
- Iwamatsu, T.** (2004). Stages of normal development in the medaka *Oryzias latipes*. *Mechanisms of development*, 121(7), 605-618.

- Jaroszewska, M., Dabrowski, K.** (2009). Early ontogeny of Semionotiformes and Amiiiformes (Neopterygii: Actinopterygii). In: Kunz, Y. W., Luer, C. A., Kapoor, B. G. (eds.). (2009). Development of non-teleost fishes. Science Publishers.
- Kanki, J. P., Ho, R. K.** (1997). The development of the posterior body in zebrafish. *Development*, 124(4), 881-893.
- Kendall Jr, A. W.** (1984). Early life history stages of fishes and their characters. *Ontogeny and systematics of fishes*, 11-22.
- Kerr, J. G.** (1907). The Development of *Polypterus senegalus* Cuv. In: Kerr, J. G. (ed.). (1907). The Work of John Samuel Budgett, Balfour Student of the University of Cambridge: Being a Collection of His Zoological Papers, together with a Biographical Sketch by A. E. Shipley, F. R. S., and Contributions by Richard Assheton, Edward J. Bles, Edward T. Browne, J. Herbert Budgett and J. Graham Kerr. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kimmel, C. B., Ballard, W. W., Kimmel, S. R., Ullmann, B., Schilling, T. F.** (1995). Stages of embryonic development of the zebrafish. *Developmental dynamics*, 203(3), 253-310.
- Kostomarova, A. A.** (1991). The loach *Misgurnus fossilis*. In: Dettlaff, T. A., Vassetzky, S. G. (eds.). (1991). Animal Species for Developmental Studies, Volume 2: Vertebrates. Consultants Bureau.
- Kunz, Y. W.** (2004). Developmental Biology of Teleost Fishes. Springer.
- Lele, Z., Krone, P. H.** (1996). The zebrafish as a model system in developmental, toxicological and transgenic research. *Biotechnology Advances*, 14(1), 57-72.
- Lima, A. R. A., Barletta, M., Dantas, D. V., Ramos, J. A. A., Costa, M. F.** (2013). Early development of marine catfishes (Ariidae): from mouth brooding to the release of juveniles in nursery habitats. *Journal of fish biology*, 82(6), 1990-2014.
- Lokman, P. M., Young, G.** (2000). Induced spawning and early ontogeny of New Zealand freshwater eels (*Anguilla dieffenbachii* and *A. australis*). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 34(1), 135-145.
- Long, W. L., Ballard, W. W.** (2001). Normal embryonic stages of the longnose gar, *Lepisosteus osseus*. *BMC developmental biology*, 1(1), 1.
- Martin, K. L., Carter, A. L.** (2013). Brave new propagules: terrestrial embryos in anamniotic eggs. *Integrative and Comparative Biology*, 53(2), 233-247.
- Martin, K. L., Moravek, C. L., Flannery, J. A.** (2009). Embryonic staging series for the beach spawning, terrestrially incubating California grunion *Leuresthes tenuis* with comparisons to other Atherinomorpha. *Journal of Fish Biology*, 75(1), 17-38.
- Martyn, U., Weigel, D., Dreyer, C.** (2006). In vitro culture of embryos of the guppy, *Poecilia reticulata*. *Developmental dynamics*, 235(3), 617-622.
- Meijide, F. J., Guerrero, G. A.** (2000). Embryonic and larval development of a substrate-brooding cichlid *Cichlasoma dimerus* (Heckel, 1840) under laboratory conditions. *Journal of Zoology*, 252(04), 481-493.
- Meyer, A., Van de Peer, Y.** (2005). From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD). *Bioessays*, 27(9), 937-945.
- Nelson, J. S.** (2006). Fishes of the World. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.

Ninhaus-Silveira, A., Foresti, F., de Azevedo, A. (2006). Structural and ultrastructural analysis of embryonic development of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Characiforme; Prochilodontidae). *Zygote*, 14(03), 217-229.

Ostaszewska, T., Dabrowski, K. (2009). Early development of Acipenseriformes (Chondrostei: Actinopterygii). In: Kunz, Y. W., Luer, C. A., Kapoor, B. G. (eds.). (2009). Development of non-teleost fishes. Science Publishers.

Shardo, J. D. (1995). Comparative embryology of teleostean fishes. I. Development and staging of the American shad, *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811). *Journal of Morphology*, 225(2), 125-167.

Silva, K., Monteiro, N. M., Almada, V. C., Vieira, M. N. (2006). Early life history of *Syngnathus abaster*. *Journal of Fish Biology*, 68(1), 80-86.

Soukup, V., Horáček, I., Černý, R. (2013). Development and evolution of the vertebrate primary mouth. *Journal of anatomy*, 222(1), 79-99.

Suzuki, H. I., Agostinho, A. A., Winemiller, K. O. (2000). Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loriciid catfishes of the Paraná River, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 57(3), 791-807.

Takeuchi, M., Okabe, M., & Aizawa, S. (2009). The genus *Polypterus* (bichirs): a fish group diverged at the stem of ray-finned fishes (Actinopterygii). *Cold Spring Harbor Protocols*, 2009(5).

Teletchea, F., Fostier, A., Kamler, E., Gardeur, J. N., Le Bail, P. Y., Jalabert, B., Fontaine, P. (2009). Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 19(4), 403-430.

Tree of Life Web Project. 2006. Halecostomi. Version 07 August 2006 (temporary). <http://tolweb.org/Halecostomi/68717/2006.08.07> in The Tree of Life Web Project. [cit. 2016-05-03]. Dostupné z: <http://tolweb.org/>

Turner, C. L. (1947). Viviparity in teleost fishes. *The Scientific Monthly*, 65(6), 508.

Varela-Lasheras, I., Van Dooren, T. J. (2014). Desiccation plasticity in the embryonic life histories of non-annual rivulid species. *EvoDevo*, 5(1), 1.

de Vasconcellos, M. G. (2003). Características reprodutivas de três espécies de Erythrinidae (Pices: Characiformes) da bacia do São Francisco, submetidas à hipofisacção (Master's Thesis, Center of Biological Sciences, Federal University of São Carlos, SP, Brazil).

Virta, V. C., Cooper, M. S. (2009). Ontogeny and phylogeny of the yolk extension in embryonic cypriniform fishes. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 312(3), 196-223.

Warga, R. M., Kimmel, C. B. (1990). Cell movements during epiboly and gastrulation in zebrafish. *Development*, 108(4), 569-580.

Wetzel, J. T., Wourms, J. P. (2004). Embryogenesis in the dwarf seahorse, *Hippocampus zosterae* (Syngnathidae). *Gulf and Caribbean Research*, 16(1), 27-35.

Wourms, J. P. (1972a). The developmental biology of annual fishes. II. Naturally occurring dispersion and reaggregation of blastomeres during the development of annual fish eggs. *Journal of Experimental Zoology*, 182(2), 169-200.

Wourms, J. P. (1972b). The developmental biology of annual fishes. III. Pre-embryonic and embryonic diapause of variable duration in the eggs of annual fishes. *Journal of Experimental Zoology*, 182(3), 389-414.

Wourms, J. P. (1981). Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, 21(2), 473-515.

Yanwirsal, H. (2013). Reproductive styles of Osteoglossomorpha with emphasis on *Notopterus notopterus* and *Osteoglossum bicirrhosum* (Doctoral dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät).

Żelazowska, M. (2010), Formation and structure of egg envelopes in Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* (Acipenseriformes: Acipenseridae). *Journal of Fish Biology*, 76: 694–706.