

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Lucie Kubická

Modifikace ploutví ryb a paryb v pářící orgány
Modification of fins of fishes and chondrichthyans into intromittent organs

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Robert Černý Ph.D.

Praha, 2013

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, 17.5.2013

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala mému školiteli, Mgr. Robertu Černému, Ph.D., za veškeré užitečné rady týkající se mé bakalářské práce. Mé poděkování patří také paní Mgr. Vlastě Pachtové za pomoc při vyhledávání starších studií. Na závěr chci vyjádřit velké díky mé rodině za veškerou podporu a trpělivost během mého studia.

Abstrakt

Pářící orgány samců ryb a paryb slouží k přenosu spermií do urogenitálního otvoru samice a mnohdy zároveň k účinnějšímu přichycení k samici během kopulace. Jejich evoluční vývoj je spjatý s vnitřním oplozením a často i s živorodostí. Všichni samci paryb mají pár pářících orgánů zvaných pterygopody, které vznikají prodloužením vnitřních částí břišních ploutví a jsou si navzájem homologické. Základy pterygopodů jsou přítomné již od embryonálního stádia a jejich vývin se s nastupujícím pohlavním dospíváním samce zrychluje. U kostnatých ryb proběhl evoluční vývoj pářících orgánů u několika skupin nezávisle a nejčastěji v oblasti řitní ploutve. Řitní ploutev samců ryb je během juvenilního stádia nemodifikovaná a během dospívání z ní vznikají různě komplexní struktury. Tyto struktury jsou u několika skupin nazývané jako gonopodium. Výskyt pářících orgánů je u ryb relativně vzácný a nachází se především v čeledích živorodkovití (*Poeciliidae*), hladinokovití (*Anablepidae*) a gudeovití (*Goodeidae*). Vývoj pářících orgánů ryb je závislý na produkci androgenních hormonů varlaty, zatímco u paryb je tato závislost zatím nejistá.

Abstract

Intromittent organs of fishes and chondrichthyans are essential for transmission of sperms to urogenital aperture of female and they often serve as holdfast devices during copulation. Their evolution is closely linked with internal fertilization and in many cases with viviparity as well. All males of chondrichthyans have pair of intromittent organs so-called claspers, which evolved by elongation of medial parts of pelvic fins and are mutually homologous. The basic structure of claspers are already present from embryonic stage and their development accelerates with start of sexual maturation. In bony fish, evolution of intromittent organs was independent and multiple in several groups mostly influenced anal fin area. In contrast to chondrichthyans, anal fin of males of bony fishes is unmodified during juvenile stage and develops into various complex structures only during sexual maturation. Such structures of modified anal fin are in several groups generally called gonopodium. Occurrence of intromittent organs of bony fishes is dependent on production of androgenic hormones from testes, whereas such dependence is not clear in chondrichthyans.

Klíčová slova: pářící orgán, gonopodium, pterygopod, vývin, evoluce

Keywords: intromittent organ, gonopodium, clasper, morphogenesis, evolution

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Kostnaté ryby (<i>Teleostei</i>).....	2
2.1 Živorodkovití (<i>Poeciliidae</i>).....	3
2.1.1 Procesy a mechanismy ve vývinu gonopodia.....	4
2.1.2 Vývin gonopodia a jeho končetinové podpory u živorodky komáří.....	5
2.1.3 Vývin gonopodií u dalších druhů živorodkovitých ryb.....	8
2.1.4 Geny ovlivňující vývin gonopodia.....	10
2.2 Hladinovkovití (<i>Anablepidae</i>).....	11
2.2.1 Vývin gonopodia.....	11
2.3 Gudeovití (<i>Goodeidae</i>).....	13
2.3.1 Vývin andropodia.....	14
2.4 Hormonálně indukovaný vývin gonopodia u živorodkovitých samic.....	15
2.5 Pokles regenerační kapacity gonopodia.....	17
2.6 Vliv endokrinně disruptivních chemikálií na gonopodium.....	19
2.7 Vliv hormonů na pohlaví mečovky zelené a živorodky duhové.....	20
2.8 Polozobánkovití (<i>Hemiramphidae</i>).....	20
2.8.1 Vývin andropodia u polozobánky (<i>Dermogenys sp.</i>).....	21
2.9 Ostatní skupiny ryb s pářícími orgány.....	22
2.9.1 Jeskyňovcovití (<i>Bythitidae</i>) a hlubinářovití (<i>Aphyonidae</i>).....	23
2.9.2 Příbojkovití (<i>Embiotocidae</i>).....	24
2.9.3 Paslizounovití (<i>Clinidae</i>) a štětkovkovití (<i>Labrisomidae</i>).....	24
2.9.4 Motýlkovec africký (<i>Pantodon buchholzi</i>).....	24
2.9.5 Hrdlovkovití (<i>Phallostethidae</i>).....	25
3. Pářící orgány paryb (<i>Chondrichthyes</i>).....	26
3.1 Pterygopody příčnoústých (<i>Elasmobranchii</i>).....	26
3.2 Pterygopody chimér (<i>Holocephali</i>).....	29
3.3 Vývin pterygopodů a vliv hormonů.....	30
4. Pterygopody u pancířnatic (<i>Placodermi</i>).....	31
5. Evoluce vzniku pářících orgánů ryb a paryb.....	31
5.1 Evoluce pářících orgánů ryb.....	31
5.2 Evoluce pářících orgánů paryb.....	32
6. Závěr.....	33
7. Seznam literatury.....	34
7.1 Přímé citace.....	34
7.2 Nepřímé citace.....	38

1. Úvod

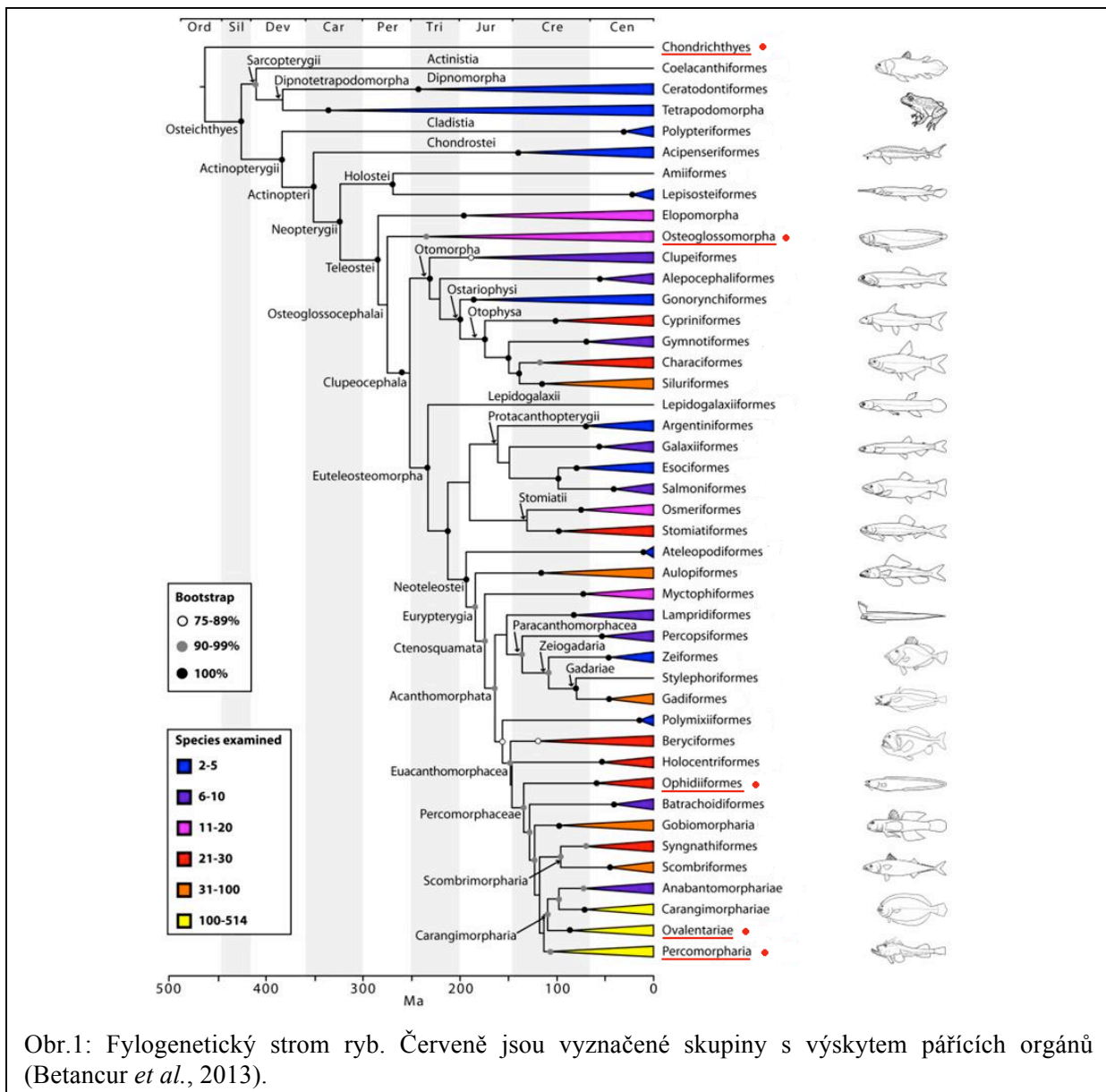
Různé typy pářících orgánů jsou vytvářeny pro účinnější přenos spermií během páření u mnoha skupin živočichů. V této práci se věnuji těm skupinám ryb a paryb, které si během své evoluce vytvořily speciální struktury k vnitřnímu oplození. Všechny paryby disponují párovými pářícími orgány, které vznikají z břišních ploutví a nazývají se pterygopody (Leigh-Sharpe, 1920). U veliké diverzifikované skupiny kostnatých ryb (okolo 26 tis. druhů) jsou oproti parybám pářící orgány spíše výjimkou (zhruba 500 druhů) a vznikají nejčastěji z řitní ploutve (Wourms, 1992). Jejich názvosloví je různé, ale nejvíce rozšířený je název gonopodium, který označuje modifikovanou řitní ploutev přizpůsobenou k vnitřnímu oplození. Pářící orgány velmi často slouží zároveň k přichycení k samici a mají proto vytvořené různé přídatné struktury ve tvaru trnů a háčků, které jsou obvykle druhově specifické.

Vývin pářících orgánů ryb a paryb probíhá zcela odlišným způsobem. Pářící orgány paryb mají viditelné základní části již od embryonálního stádia (Devadoss, 1979) na rozdíl od ryb, kde pářící orgány obvykle vznikají až během pohlavního dospívání samce (kupř. Turner, 1941a). Doba vývinu pářících orgánů u ryb je u každého druhu variabilní a závislá na vnějších podmínkách (kupř. Grobstein, 1940), proto jí většinou neuvádím, jelikož se může výrazně lišit. Působení androgenních hormonů u ryb funguje jako základní spouštěč vývinu těchto orgánů (kupř. Hopper, 1949b), zatímco u paryb není vztah hormonů a pářících orgánů ani zdaleka tak jasný. Evoluce těchto orgánů proběhla u paryb pravděpodobně u společného předka, jelikož jsou si tyto orgány navzájem velmi podobné (Ahlberg, 2009). Pářící orgány ryb se v evoluci vyvinuly nezávisle v každé skupině, přičemž někdy paralelní vývoj řitní ploutve v pářící orgán vedl k tvorbě velice podobné struktury. Vznik pářících orgánů pro vnitřní oplození zásadně ovlivňuje evoluci reprodukční strategie, jelikož umožňuje retenci embryí přímo v těle matky a tím umožňuje živorodost u ryb (Wourms, 1992). Pářící orgány nejsou ovšem přítomné u všech skupin ryb s vnitřním oplozením, poněvadž oplození může probíhat i jinými způsoby (Parenti, 1981).

Hlavním cílem mé práce je shrnutí současných poznatků týkajících se morfogeneze všech typů pářících orgánů vyskytujících se u ryb a paryb, přičemž se zabývám otázkou, jak jsou si tyto nezávisle a paralelně vznikající orgány podobné. V první části se zaměřuji na vývin pářících orgánů tří čeledí z řádu halančíkoců (*Cyprinodontiformes*), u kterých je vývin pářících orgánů nejlépe prostudován, a na jejich obecné ovlivnění hormony a geny. Dále se zmiňuji o ostatních méně známých skupinách ryb s pářícími orgány, o jejichž vývinu se však téměř nic neví. Poté se věnuji vývinu pářících orgánů u paryb, avšak poznatků o morfogenezi těchto orgánů je podstatně méně oproti rybám, a proto je popsána pouze krátce. V závěrečné kapitole se zabývám otázkou evoluce a původu těchto orgánů.

2. Kostnaté ryby (*Teleostei*)

V této kapitole je popsán vývin pářících orgánů ryb, hlavně u tří živorodých čeledí řádu halančíkovci (*Cyprinodontiformes*), živorodkovití, hladinovkovití a gudeovití. V tomto řádu se nachází i vejcorodá čeleď *Rivulidae* s některými druhy, u kterých došlo také ke vzniku pářících orgánů. Dalším řádem s výskytem pářících orgánů jsou jehlotvární (*Beloniformes*), kde můžeme tyto orgány najít u několika druhů čeledi polozobánkovitých (*Hemiramphidae*) a jednoho druhu čeledi medakovití (*Adrianichthyidae*). Výskyt pářících orgánů je dále roztroušený do několika čeledí odlišných řádů, jejichž vývin je obecně neprobádaný. Skupina kostnatých ryb je velmi rozsáhlá a její systematika se stále vyvíjí a není ještě ustálená. Na nejnovějším fylogenetickém stromě zaměřeném na ryby (obr.1) jsou znázorněné skupiny ryb a paryby, u kterých se vyvinuly pářící orgány. Skupina Ovalentaria zahrnuje většinu ryb s pářícími orgány, včetně halančíkovců a polozobánkovitých (Betancur *et al.*, 2013).

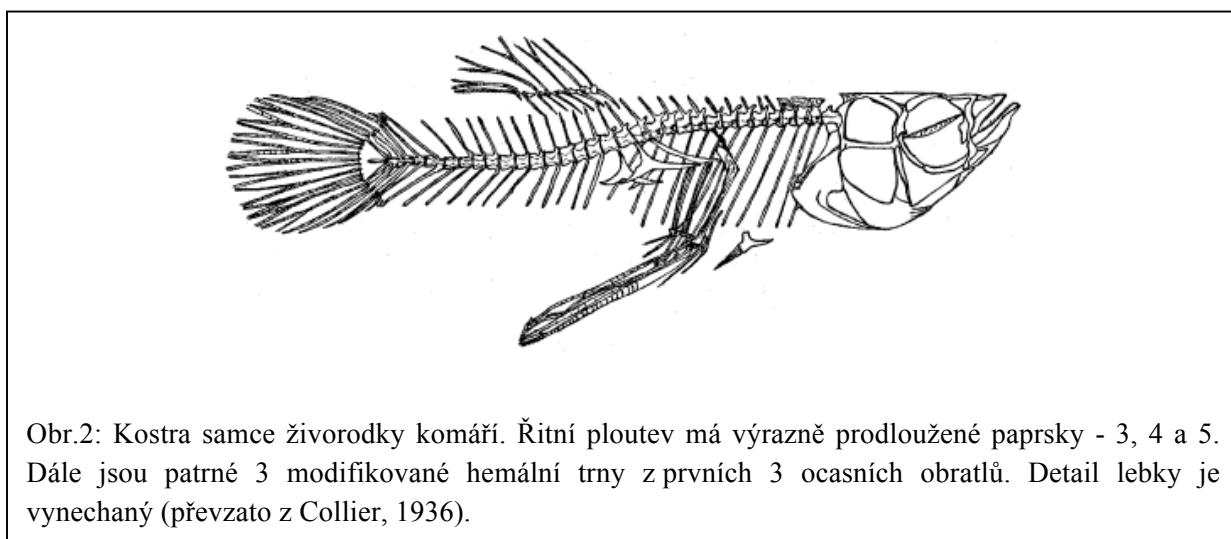


Obr.1: Fylogenetický strom ryb. Červeně jsou vyznačené skupiny s výskytem pářících orgánů (Betancur *et al.*, 2013).

2.1 Živorodkovití (*Poeciliidae*)

Tato skupina malých populárních akvarijních ryb je nejnámější živorodá skupina s výrazným pohlavním dimorfismem (kupř. Turner, 1942a). Zástupci této skupiny se nachází ve sladkých i brakických vodách v mírných a tropických oblastech (Wourms, 1981). Účinného vnitřního oplození je u nich dosaženo pomocí modifikované samčí řitní ploutve v tzv. gonopodium (kupř. Turner, 1941a). Gonopodium této skupiny je schopné se před kopulací otočit o více než 140° dopředu (Collier, 1936) a změnou polohy paprsků vytvořit žlábek, kterým je poté vstříknuto sperma do urogenitálního otvoru samice (Kuntz, 1914). Spermie vytékají z urogenitální papily ležící před bází gonopodia (Essenberg, 1923) a impuls k jejich uvolnění může být dán sensorickými receptory na vnořené špičce gonopodia (Rosen and Gordon, 1953). Na tvorbě gonopodiálního žlábků se někdy podílejí i prodloužené břišní ploutve přikládáné na pářící orgán, které změni žlábek v uzavřenou trubici (Regan, 1913). Tohoto spojení je dosaženo zachycením různých výběžků gonopodia k břišní ploutvi (Peden, 1971).

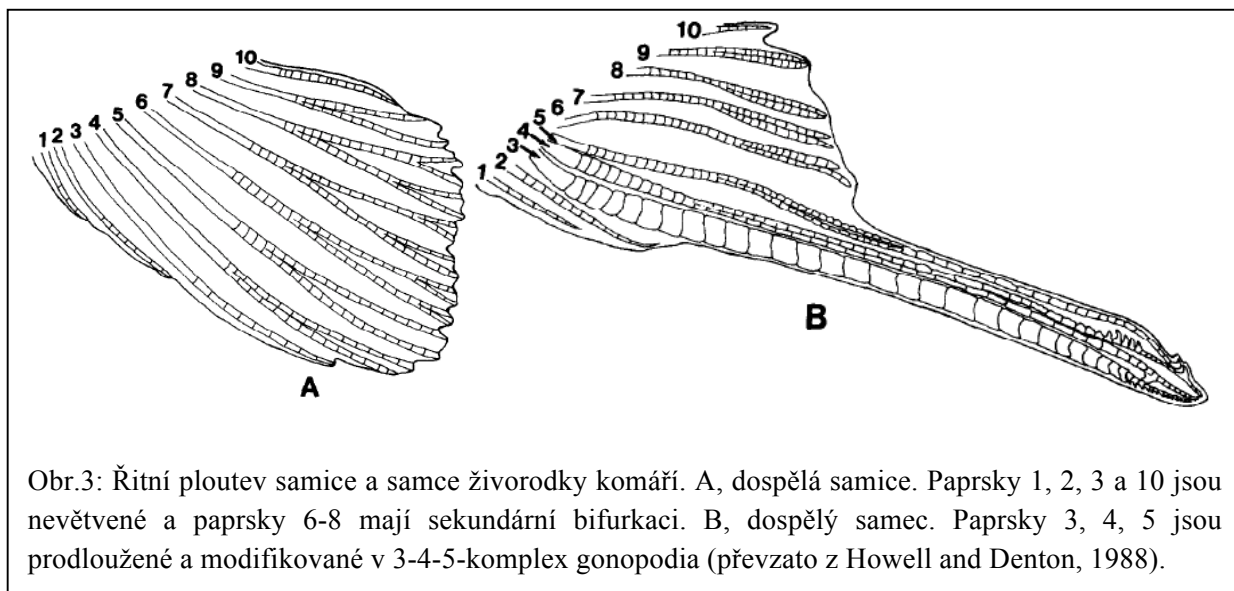
Na obr.2 je zobrazena kostra těla samce živorodky komáří (*Gambusia affinis*, Baird and Girard, 1853), typického zástupce této čeledi, na které je dobře patrné prodloužení modifikované řitní ploutve spolu s modifikovanou vnitřní končetinovou podporou a jejich celkové posunutí dopředu (anteriorizace). Toto posunutí společně se silnější končetinovou podporou pomáhá lépe manipulovat tímto dlouhým pářícím orgánem (Collier, 1936; Rosen and Tucker, 1961).



Řitní ploutev živorodkovitých se obecně skládá z 10 segmentovaných ploutevních paprsků (kupř. Turner, 1941a). Každý paprsek je ve skutečnosti tvořen 2 zrcadlovými paprsky, ležícími bok po boku a laterálně navzájem nerozeznatelnými (Grobstein, 1940). U většiny druhů prochází paprsky 4-9 bifurkací, zatímco první 3 paprsky se terminálně nikdy nedělí (kupř. Cummings, 1943; Turner, 1941b). V raném juvenilním stádiu jsou obě pohlaví navzájem nerozlišitelné. Mají zakulacenou řitní ploutev s obvykle nejdelšími paprsky 4-6, které zároveň i nejrychleji segmentují (Turner, 1941a).

Během růstu si samičí řitní ploutev zachovává juvenilní zakulacený tvar a růst bývá plynulý, pomalý a pokračuje až do stáří (kupř. Hopper, 1949a). Typická je primární, sekundární a někdy i terciární bifurkace paprsků (obr.3A) (kupř. Turner, 1941a). První patrný rozdíl v juvenilní ploutvi mezi pohlavími vzniká odlišným stupněm ankylózy (solidifikace) ploutevnických paprsků, při které dochází ke kompletnímu vymizení prostoru mezi segmenty (kupř. Hopper, 1949a). U samic tento proces trvá po celý život na rozdíl od samců, kde je omezený jen na první bazální segmenty paprsků (obr.3) (kupř. Turner, 1941a).

Samci mají naopak růst řitní ploutve v dospělosti ukončený stejně jako růst těla (kupř. Turner, 1941a). Tato menší velikost samců oproti samicím může být daná tím, že menší samci mají obratnější manévrování při oplodňování samice (Marcus and McCune, 1999). Gonopodium dospělého samce má vždy nejdelší a nejvýraznější paprsky 3, 4 a 5, které spolu tvoří tzv. 3-4-5-komplex s druhově specifickými strukturami (obr.3B) (kupř. Turner, 1941a). Tyto struktury, nejčastěji tvaru různých trnů a háčků se druhově liší i svou funkcí (Peden, 1971), ale nejčastěji slouží k účinnějšímu přichycení k samici během kopulace (Rosen and Gordon, 1953).



2.1.1 Procesy a mechanismy ve vývinu gonopodia

Vývin gonopodia se dělí do 2 základních fází, růstové a diferenciacní (Grobstein, 1940). Počáteční růstová fáze se u všech zástupců živorodkovitých projevuje ztluštěním paprsku 3 a následným výrazným prodlužováním 3-4-5-komplexu (kupř. Turner, 1941a). Ostatní paprsky mají silně potlačený růst. Během následné diferenciacní fáze vznikají specializované struktury v oblastech diferenciací nacházející se především na 3-4-5-komplexu. Tyto 2 fáze jsou navzájem antagonistické (Grobstein, 1940) a spouští se při odlišných koncentracích androgenních hormonů z vyvíjejících se varlat (kupř. Hopper, 1949a). Vývin gonopodia a varlat spolu navzájem jasně korelují (Dulzetto 1932; 1933 podle Grobstein, 1940), kdy růst paprsků probíhá při slabých koncentracích nedovyvinutých varlat a vznik speciálních struktur při

vysokých koncentracích hormonů z téměř dospělých varlat (Turner, 1941b). Toto tvrzení podporují např. výsledky nepublikované studie St. Amanta (1941 podle Turner, 1941b) ukazující, že kastrací samečů v juvenilním stádiu je možné zabránit budoucí gonopodiální morfogenezi a výsledná ploutev má samičí tvar. Při nekompletní kastraci ovšem dochází k regeneraci orgánu a i jen malá část varlat poskytne dostatečné množství hormonů k metamorfóze (Hopper, 1949).

U samic je možné navodit metamorfózu řitní ploutve v gonopodium působením androgenních hormonů, což naznačuje, že samice disponují geny pro vytvoření gonopodia, ale chybí jim potřebná hormonální stimulace z varlat (kupř. Turner, 1942a). Bylo provedeno mnoho studií zabývajících se vlivem androgenů na řitní ploutev samic a výsledky těchto studií budou probrány v kapitole 2.4.

Růstové procesy ploutve, bifurkace a segmentace paprsků, ankylóza mezi segmenty a laterální fúze větví paprsků jsou zásadní procesy pro konečný vzor samčího gonopodia živorodkovitých ryb. Tyto procesy jsou přítomné u obou pohlaví, ale liší se v míře a v rozsahu, ve kterých se projevují v různých částech ploutve (Turner, 1941a). U samečů např. nikdy nedochází k sekundární bifurkaci paprsků, jelikož bifurkace je podmíněná určitou minimální délkou, které paprsky 6-10 nikdy nedosáhnou, jelikož mají potlačený růst. Naopak paprsky 4 a 5 dosahují požadované délky k sekundární dichotomii, ale k terminálnímu dělení u nich nedojde kvůli příliš rychlému tempu růstu (Turner, 1941a). Tempo růstu v každém paprsku závisí na pozici v ploutvi, na koncentraci hormonů, dominanci a subordinaci mezi paprsky a na stupni diferenciaci ploutve (Turner, 1941b).

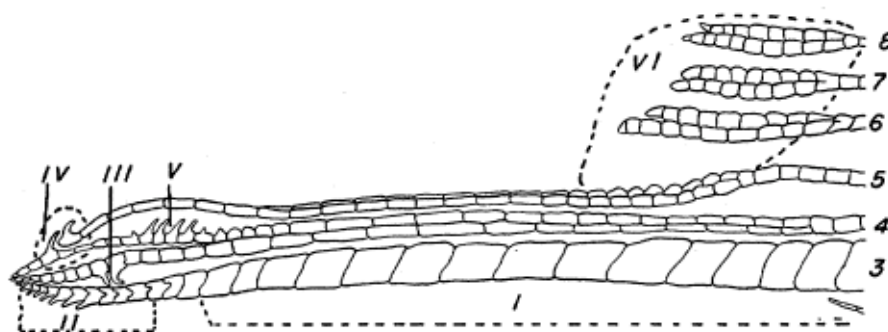
Od raného vývinu gonopodia dochází u samečů k přidávání kostí na některé segmenty paprsků a později u nich vznikají oblasti diferenciací, ve kterých se formují nové struktury jako jsou trny, zoubky a háčky (kupř. Cummings, 1943). Tyto oblasti se objevují v různých stádiích vývinu gonopodia v přesném pořadí a v daném místě (Turner, 1941a). Po vzniku se stávají nezávislými a jejich poloha je konstantní a druhově specifická (Turner, 1941b). Mezidruhové rozdíly gonopodií obecně spočívají v odlišných tvarech struktur, které na gonopodiích vznikají.

Vědecky nejvíce zkoumaným druhem této čeledi je živorodka komáří (*Gambusia affinis*), která je významná nejen vědecky, ale i v boji proti malárii (kupř. Sigmund, 1994). U tohoto typického zástupce bude detailně popsán vývin gonopodia a jeho vnitřní kosterní podpory, zatímco u dalších druhů budou zmíněny některé rozdíly oproti tomuto výchozímu vzoru vývinu.

2.1.2 Vývin gonopodia a jeho končetinové podpory u živorodky komáří

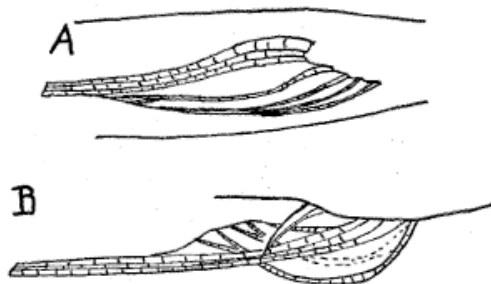
Přeměnu juvenilní řitní ploutve v gonopodium lze obecně rozdělit do stádií podle množství segmentů v paprsku 3. Pro větší jednoduchost jsem zvolila rozdělení do 6 stádií podle Turnera (1942b), avšak stejný autor (Turner, 1960) později vývin gonopodia rozdělil do více stádií a rozšířil množství diferenciacních oblastí, čímž se stal vývin mnohem komplikovanější pro popis. Pro jednoduchost se držím staršího schématu vývinu oblastí.

Při nástupu prvního stádia část řitní ploutve oteče a stává se neprůhlednou. Tato změna je způsobena rozšířením cév (Turner, 1942b) a hypertrofií tkáně hlavně v distální části 3-4-5-komplexu (Howell and Denton, 1988). Cirkulace se v této části postupně zastavuje a endotel kapilár se protrhává, přičemž krev leží volně v oteklé pojivové tkáni (Turner, 1960). Tyto reakce se podobají zánětlivé reakci a jsou z části považované za dediferenční přípravný proces k následnému procesu růstu a rediferenciace (Turner, 1960). Druhé stádium charakterizuje rychlý růst a segmentace 3-4-5-komplexu, který se stává dominantním a potlačuje růst ostatních paprsků (Turner, 1942b). Zároveň během prodlužování 3-4-5-komplexu vznikají první oblasti diferenciací I a VI. Oblast I přidává kostní tkáň na dorzální a ventrální hrany segmentů paprsku 3, který se tak ztlušťuje a v oblasti VI dochází ke ztluštění a fúzi částí větví paprsků 4, 5, 6, 7 a 8 (Turner, 1942b). Ztlušťuje se ale i několik bazálních segmentů paprsku 4 a 5 (Turner, 1960). Ve 3. stádiu se v posledních 15 segmentech paprsku 3 objevuje diferenační oblast II, která vytváří na ventrální straně segmentů trny (Turner, 1942b). Zároveň se prodlužuje distální část ventrální větve paprsku 5 a dotýká se konce dorzální větve paprsku 4 (Howell and Denton, 1988). Po dokončení prodlužování 3-4-5-komplexu se objevují zbylé diferenační oblasti charakterizující jednotlivá vývinová stádia, ve kterých se tvoří specifické struktury (obr.4) (Turner, 1941a). Oblast V se zoubky ("serrae"), oblast IV s 2 terminálními háčky (Turner, 1942b) a posledním stádiem je tvorba oblasti III, ve které vzniká čepelová struktura (obr.4) (Howell and Denton, 1988).



Obr.4: Dospělé samčí GP se znázorněnými diferenačními oblastmi I-VI. Paprsky 1, 2, 9 a 10 nejsou zakreslené (převzato z Turner, 1941c).

Ve srovnání se samičí ploutví, jsou paprsky 6 a 7 u samců potlačeny nejvíce. Přesto i tyto paprsky jsou významně modifikovány, i když méně nápadně. Silně se naklání a formují širokou, hlubokou výduť (obr.5), pomocí které je transformováno sperma dále k distální části gonopodia (Collier, 1936).

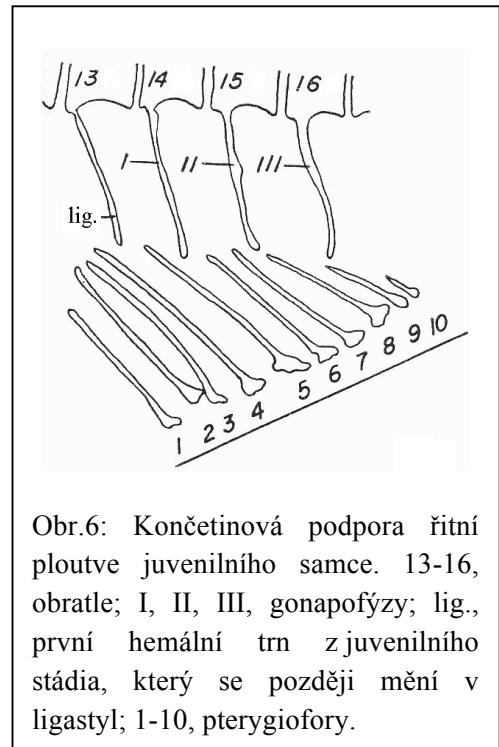


Obr.5: Vytvoření kapsy paprsky 5-7 u gonopodia. A, ventrální pohled; B, laterální (převzato z Collier, 1936).

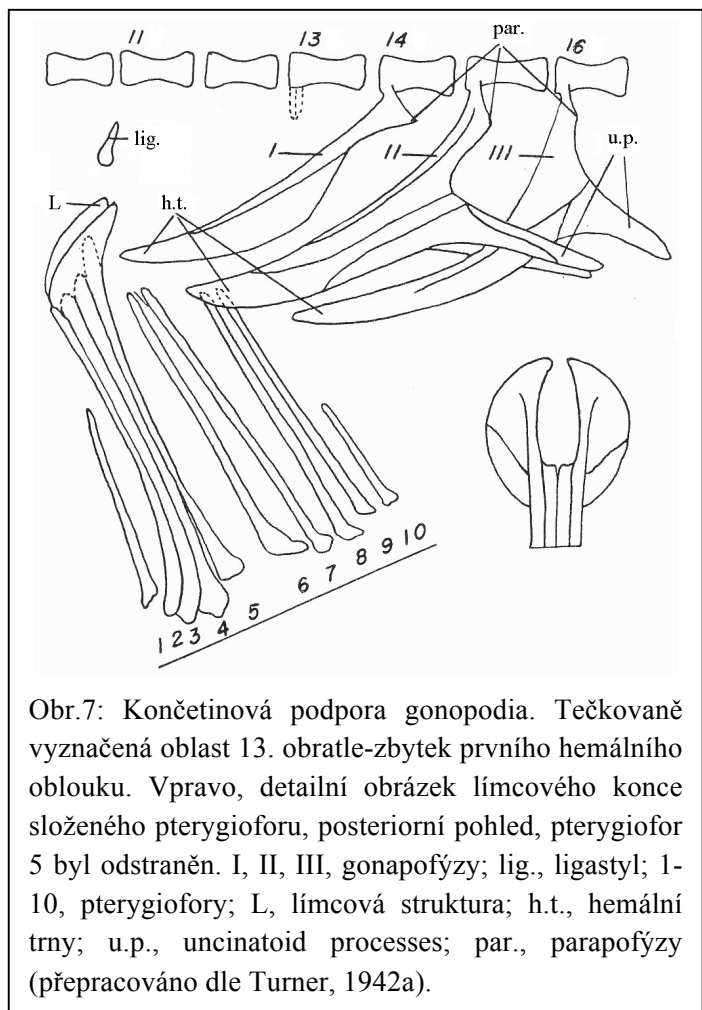
Končetinová podpora řitní ploutve prochází také strukturální přeměnou, aby byla schopná účinně manipulovat gonopodiem při kopulaci (Collier, 1936). Základní nemodifikovaná struktura končetinové podpory se skládá ze 4 hemálních trnů na obratlích 13-16 a ventrálně z 10 pterygioforů, podpírajících paprsky řitní ploutve (obr.6) (Turner, 1942a). Mezi nimi a paprsky řitní ploutve se ještě mohou v různé míře nacházet malé kůstky (prostřední a distální pterygiofory), pomocí nichž se může gonopodium točit v různých směrech (Gordon and Benzer, 1945).

První rozdíly mezi pohlavími jsou patrné již v pozdním embryonálním stádiu, během kterého se u samic redukuje vazba končetinové podpory a u samců jsou naopak dobře vyvinuté (Rosa-Molinar, 1998). Od embryonální fáze až do počátku pohlavního dospívání dochází k transformaci

prvních ocasních obratlů 11 a 12, nesoucích hemální oblouky, v obratle trupu, nesoucí pleurální žebra (Rosa-Molinar, 1994). Tato první fáze vývinu je řízená expresí homeotických genů a k jejímu konci se u prvního ocasního obratle resorbuje hemální oblouk a jeho trn se osamostatňuje (Rosa-Molinar, 1994). Tento proces značí začátek pohlavní přeměny (Turner, 1942a) a zároveň nabízí vývojové okno pro samčí gonadální hormony k následnému anteriornímu posunutí hemálních trnů (Rosa-Molinar, 1994). Osamostatněný hemální trn tzv. ligastyl (obr.7) (Gordon and Benzer, 1945) se u samic posouvá posteriorně, zatímco u samců anteriorně na vzdálenost 2 obratlů (Turner, 1942a). Následná druhá fáze probíhá jen u samců a je indukovaná samčími gonadálními hormony. Během této fáze se hemální trny obratlů 14-16 anteriorně prodlužují a vytváří se na nich speciální boční výběžky (uncinoid processes, parapofýzy) (obr.7) (Turner, 1942a),



Obr.6: Končetinová podpora řitní ploutve juvenilního samce. 13-16, obratle; I, II, III, gonapofýzy; lig., první hemální trn z juvenilního stádia, který se později mění v ligastyl; 1-10, pterygiofory.



Obr.7: Končetinová podpora gonopodia. Tečkovaně vyznačená oblast 13. obratle-zbytek prvního hemálního oblouku. Vpravo, detailní obrázek lícového konce složeného pterygioforu, posteriorní pohled, pterygiofor 5 byl odstraněn. I, II, III, gonapofýzy; lig., ligastyl; 1-10, pterygiofory; L, lícová struktura; h.t., hemální trny; u.p., uncinoid processes; par., parapofýzy (přepřacováno dle Turner, 1942a).

kteří slouží k připojení vazů gonopodia a větší síle struktury (Parenti, 1981). Takto přeměněné hemální trny se obecně nazývají gonaktinózy (Gordon and Benzer, 1945).

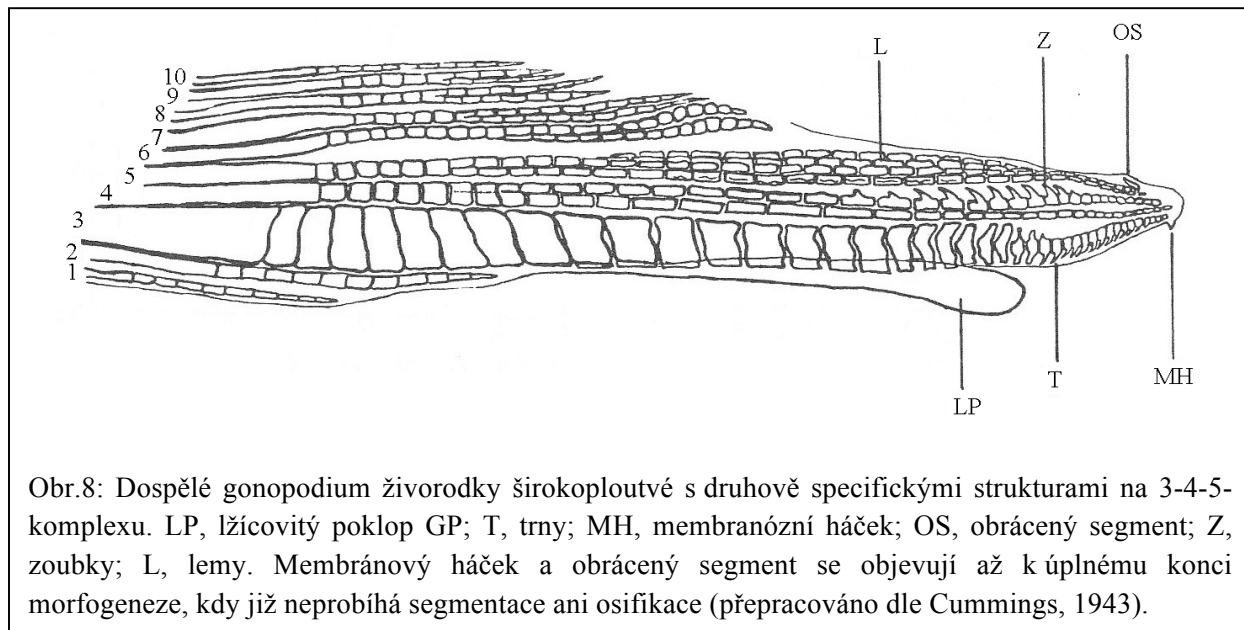
Z modifikovaných pterygioforů, tzv. gonaktinostů ("gonactinosts"), podpírajících řitní ploutev se obecně nejvýrazněji přeměňují anteriorní pterygiofory 2-5, které podporují nejsilnější část řitní ploutve (Gordon and Benzer, 1945). Tyto pterygiofory se prodlužují a srůstají v tzv. složený pterygiofor, na jehož distálním konci se u živorodky komáří formuje speciální límcová struktura (obr.7) (Turner, 1942a).

Během dospívání samce dochází ke vzniku svalstva a vazů upínajících se na pterygiofory a límcovou strukturu, aby bylo možné gonopodiem manipulovat (Collier, 1936). Řídící sval řitní ploutve, obalující pterygiofory, je natolik mohutný, že způsobuje viditelnou vybouleninu na tělní stěně (Kuntz, 1914). Končetinová podpora živorodkovitých je obecně více modifikovaná než u zbylých čeledí halančíkovců (Parenti, 1981).

2.1.3 Vývin gonopodií u dalších druhů živorodkovitých ryb

Vývin gonopodií dalších druhů této čeledi sleduje podobné schéma jako u živorodky komáří. Z počátku se v řitní ploutvi rozšiřují cévy a zvyšuje se tok krve v 3-4-5-komplexu, na jehož konci se kůže stává neprůhlednou. Poté se rozšiřuje paprsek 3 přidáváním kostěných plátků na segmenty a začíná rychlý růst a terminální segmentace 3-4-5-komplexu (kupř. Cummings, 1943). V tomto intenzivním období růstu vzniká i jeden segment za den (Hopper, 1949). U platy skvrnité je první větvení řitní ploutve znamením začínající metamorfózy samčí řitní ploutve, které obvykle začíná mezi 4.-7. měsícem života (Grobstein, 1940). Doba vývinu gonopodia závisí na mnoha environmentálních faktorech a může se proto vždy různit (Grobstein, 1940).

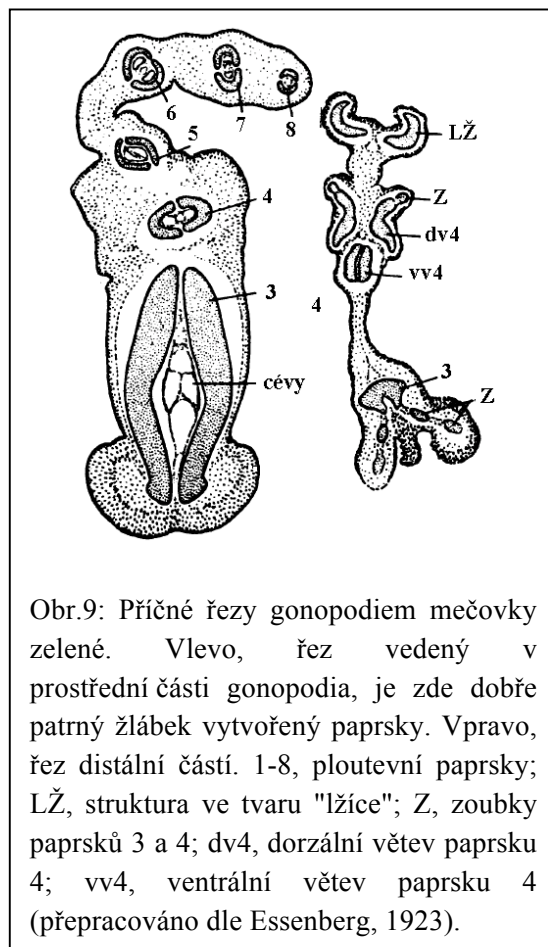
Na distálních koncích paprsků byly u některých druhů popsány vyrůstající osifikované fibrily během segmentace, přes které se vytváří budoucí hranice nového segmentu (Cummings, 1943; Grobstein, 1940). V této oblasti budoucího segmentu fibrily srůstají a formují pevný osifikovaný segment (Cummings, 1943). Po dosažení určité délky paprsků vznikají první speciální struktury 3-4-5-komplexu. Mezi ně patří různé zoubky, trny a háčky, ale mohou to být i komplikovanější a větší struktury. U živorodky širokoploutvé (*Poecilia latipinna*, Lesueur 1821) a živorodky duhové (*Poecilia reticulata*, W. K. H. Peters, 1859) se objevuje výrůstek měkké tkáně podél ventrální strany paprsku 3 (obr.8) (Cummings, 1943; Hopper, 1949). V učebnici Zoologie od Gaislera a Zimy (2007) se tento útvar nazývá "lžícovitý poklop gonopodia". Tato neprůhledná tkáň postupně roste ventrálně a posteriorně až do konce metamorfózy ploutve (Hopper, 1949) a je mnohem výraznější u živorodky duhové. Po dokončení morfogeneze gonopodia klesá zásobování ploutve krví (Cummings, 1943) a kůže okolo paprsků se smršťuje a přestává být zduřená (Grobstein, 1940).



Některé přeměny se dějí pozvolně po celou dobu vývinu gonopodia. Jednou z nich je postupné sduřování větví v různých paprscích a postupná změna polohy řitní ploutve vůči tělu vedoucí na konci vývinu k tomu, že gonopodium leží k tělu paralelně (Cummings, 1943). Na příčném řezu gonopodia na obr.9 u samce mečovky zelené (*Xiphophorus helleri*, Heckel 1848) je dobře patrný žlábek vytvořený mezi 3-4-5-komplexem a paprsky 6-8, který se vytváří během kopulace.

Končetinová podpora dalších druhů živorodkovitých ryb se v určitých detailech liší od končetinové podpory popsané u živorodky komáří, ale základní struktura je stejná. Rozdíl oproti živorodce komáří je např. v původu ligastylu (odděleného trnu z obratle), který u mečovky (*Xiphophorus sp.*) nevzniká ze 13., ale z 12. obratle. Tento 12. obratel je u mečíkoviců považován za první ocasní obratel (Gordon and Benzer, 1945) a nachází se uvnitř vazy spojujícího povrch 10. obratle s distální částí složeného pterygioforu (Gordon and Benzer, 1945). Množství pterygioforů a jejich fúze se může druhově lišit.

Převážná část druhů u rodu mečovky se odlišuje od ostatních živorodkovitých ryb dalším výrazným sekundárně pohlavním samčím znakem. Tato



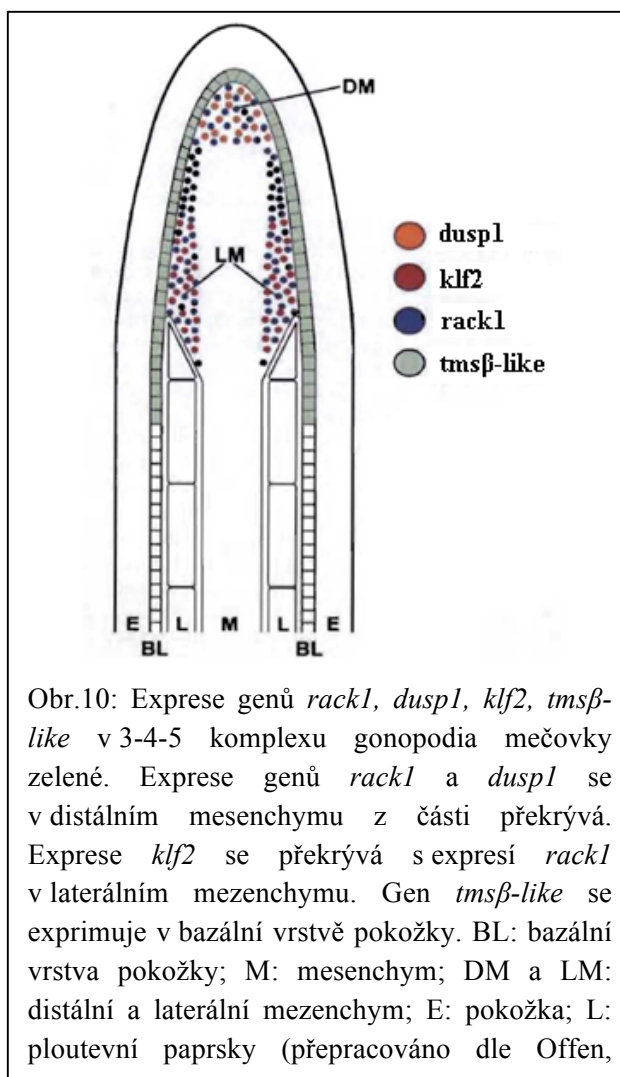
struktura se vytváří z ventrální části ocasní ploutve a postupně se výrazně prodlužuje v tzv. mečík (Essenberg, 1923). Je myslím zajímavé, že vývin této struktury je v mnoha ohledech paralelní vývinu gonopodia. Je totiž také závislý na koncentraci androgenních hormonů z varlat a je také charakterizován výrazným prodloužením některých paprsků ploutve. Svůj vývin začíná později než řitní ploutev (Essenberg, 1923), jelikož vyžaduje větší koncentrace androgenů (Sangster, 1948). Při dodatečné stimulaci androgeny u gonopodia dochází kvůli brzkému navození diferenciacní fáze k předčasnému ukončení růstu (Turner, 1942b). Tato inhibice růstu se však u mečíku neděje, jelikož u jeho paprsků neprobíhá fáze diferenciace a růst proto nemá antagonistický proces, který by ho utlumil. Výsledkem dodatečné stimulace androgeny je tedy abnormálně dlouhý mečík (Sangster, 1948).

Mečovka zelená a živorodka duhová jsou schopné přeměny pohlaví ze samice na samce. Párové gonády těchto ryb jsou při narození nerozlišené a diferencují se až po porodu (Essenberg, 1923). Tuto změnu pohlaví může vyvolat jakýkoliv vnější i vnitřní nepříznivý stav redukcující produkci hormonů za určitý limit (Essenberg, 1926). Během proměny pohlaví je metabolismus ryby neaktivní a ryba zpočátku není schopná reagovat ani na malé změny prostředí (Essenberg, 1926). Přeměna řitní ploutve v gonopodium probíhá u normálních samců po diferenciaci varlat, ale zajímavé je, že u přeměněných samců už před ní (Essenberg, 1923).

2.1.4 Geny ovlivňující vývin gonopodia

Obecně se uvádí, že vývin gonopodia je u kostnatých ryb podmíněný zvýšením exprese genu *Shh* (sonic hedgehog, důležitý v regulaci organogeneze obratlovců), která je závislá na androgenech. Vystavení rybiho potěru androgenním hormonům způsobuje průvodní růst gonopodia s indukci *Shh* v distálním epitelu paprsků. Tento androgenně indukovaný proces formování gonopodia může poskytnout vhled do mechanismu exprese regulující specifikaci pohlavních znaků u obratlovců (Ogino, 2004).

Geny spojené s vývinem gonopodia jsou studované především u mečovky zelené. Během vývinu a regenerace ploutevních paprsků (růstově závislých na produkci testosteronu) se zvyšuje exprese genu *msxC*. Normálně je exprese genu *msxC* omezená jen na distální vrcholy paprsků larválních ploutví a rostoucích mečíků, ale



v gonopodiu probíhá exprese *msxC* i v hlubších mezenchymatických vrstvách na distálním konci gonopodia (Zauner 2003). Je možné, že kooptací signálních drah evolučně staršího gonopodia došlo k vytvoření novinky jako je mečík a nebo, že zvýšená exprese *msxC* může být obecně spjatá s růstem dlouhých paprsků (Zauner 2003). Zatím jsou molekulární cesty androgenních hormonů během formování mečíku a gonopodia neznámé (Zauner 2003). V 3-4-5-komplexu také dochází k up regulaci genů podobných genům pro transkripční faktory (Offen, 2009). Tyto geny jsou konkrétně *rack1*, *dusp1*, *klf2* a *tmsβ-like* a byly zjištěné v 5. dni gonopodiálního růstu při experimentálním působení testosteronu (obr.10) (Offen, 2009). V té době byl již růst gonopodia a mečíku morfologicky zjevný. Jedině gen *rack1* byl v gonopodiu aktivován už před začátkem růstu, po 2 dnech působení testosteronu. Zvýšená transkripce *rack1* v řitní ploutvi před růstem 3-4-5-komplexu může hrát roli v indukci ploutevního růstu (Offen, 2009).

2.2 Hladinokovití (*Anablepidae*)

Tato malá čeleď sladkovodních a brakických ryb s pářicími orgány pochází ze Střední a Jižní Ameriky. Obsahuje pouze tři rody (Parenti, 1980), přičemž dva z nich mají tzv. pravou živorodost (Turner, 1960), avšak za bazálního zástupce hladinovek je považován vejcorodý člen skupiny *tomeurus* křehký (*Tomeurus gracilis*) (Wourms, 1981). První morfologická studie gonopodia této skupiny vyšla roku 1950 a týkala se typického zástupce hladinovky čtyřoké (*Anableps anableps*, Linné 1758) (Turner, 1950). Další spíše krátké informace o vývinu gonopodia hladinovek jsou roztroušené v pár dalších studiích. Zobecnění vývinu gonopodia je proto v této skupině obtížné.

Gonopodium hladinovek se od živorodkovitých především tím, že nevytváří během kopulace žlábek. Místo žlábků tvoří ploutevní paprsky permanentní gonopodiální trubici, která je tedy přítomná i v klidové poloze ploutve. Tato trubice je spojená s urogenitální papilou a tím ji prodlužuje až k distálnímu konci gonopodia. Jednou ze zvláštností této skupiny je asymetrie gonopodia, které je během života samce ohnuté buď doleva a nebo doprava (Turner, 1950). Samci se tedy rozdělují na pravostranné a levostranné (Parenti, 1981), přičemž i samice mají tuto genitální asymetrii a jejich urogenitální otvor je obvykle z jedné strany překryt šupinami (Parenti, 1981).

2.2.1 Vývin gonopodia

Vývin gonopodia se od živorodek značně liší, ale společným znakem je prodlužování některých paprsků a modifikace anteriorní části končetinové podpory. Rod *Jenynsia* (*Jenynsia sp.*) a rod hladinovka (*Anableps sp.*) se ovšem ve vývinu gonopodia také navzájem liší. Nejdříve je popsán vývin gonopodia hladinovky a poté vývin *Jenynsia*.

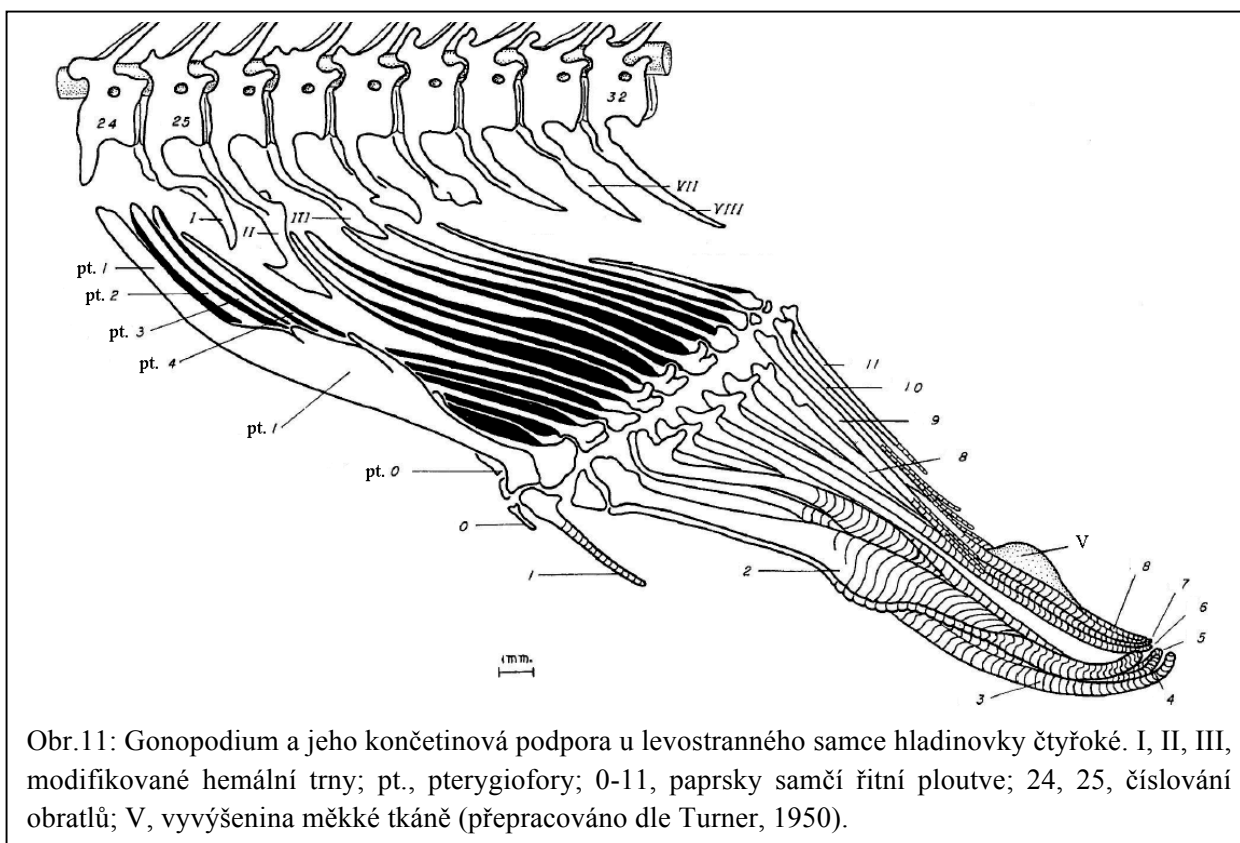
Při porodu má řitní ploutev hladinovky 11 kostěných paprsků, přičemž prvních 5 anteriorních paprsků a poslední 11. paprsek jsou nevětvené. Na bázi ploutve probíhá v různém tempu ankylóza a

terminální segmentace paprsků (Turner, 1950). Už v juvenilním stádiu lze jednoduše rozlišit samici od samce, jelikož samičí řitní ploutev je více zakulacená (Burns, 1991).

Řitní ploutev dospělé samice hladinovky čtyřoké je na rozdíl od řitní ploutve samic čeledi živorodkovitých více modifikovaná. Její anteriorní okraje na paprscích 2 a 3 jsou zoubkované. Zároveň je na ploutvi patrné ztlustění distální části paprsku 3 a fúze bazálních polovin všech primárních větví paprsků 4-10. Tyto paprsky mají i sekundární bifurkaci (Turner, 1950).

V juvenilním stádiu hladinovky dochází ke zploštění, ztlustění a prodloužení ploutve. Výrazné ztlustění kůže se nachází podél proximálního ventrálního okraje ploutve a postupuje k distálnímu konci a vytváří tzv. ventrální kapsu (Burns, 1991). Ploutev se během vývinu začíná ohýbat doleva nebo doprava a distální část ploutve (paprsky 8 a 9) se stáčí dorzálním směrem (Burns, 1991). Trubice je formována postupným překrýváním a vzájemnou rotací paprsků 1-10. Během diferenciací gonopodia vzniká u samců hladinovky čtyřoké přídavný paprsek 0, který se u samic ani embryí nevyskytuje. Je tenký, zploštělý, nesegmentovaný a velmi krátký (obr.11) (Turner, 1950). Ke konci morfogeneze se na tupém konci ploutve pod paprsky 8 a 9 vytváří zduřenina měkké tkáně (obr.10) (Burns, 1991).

Nejdelší a nejvíce specializovaný paprsek gonopodia hladinovky je paprsek 2, který je v určitých částech ztlustělý, zkroucený a u jeho 2 zrcadlových paprsků probíhá nestejněměrná ankylóza a vzájemná rotace (Turner, 1950). Paprsky 2-8 vytváří klenutý kostěný kryt, z nichž jsou nejdelší paprsky 2-5, které formují hlavní komplex. Paprsky 6-8 jsou jen o trochu kratší oproti samičím paprskům (Turner, 1950), takže potlačení růstu paprsků gonopodia není tak silné jako u živorodkovitých.

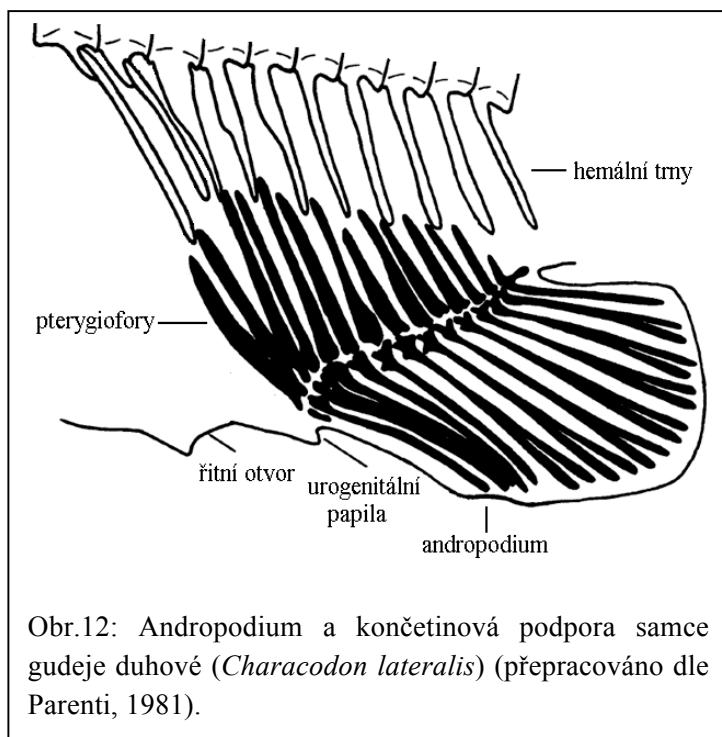


Způsob vytvoření gonopodiální trubice rodu jenynsie probíhá odlišně. V juvenilním stádiu se řitní ploutev skládá z 10 nemodifikovaných paprsků (Turner, 1960). Turner (1950, 1960) se domníval, že během morfogeneze gonopodia jenynsie dochází k absorpci některých anteriorních paprsků. V ploutvi však žádné anteriorní paprsky nikdy nechybí a pouze se během vývinu některé výrazně redukují (Thormahlen de Gil, 1949 podle Parenti, 1981). Prvních 5 paprsků řitní ploutve, kromě paprsku 3, je nejvíce redukovaných (Parenti, 1981). Prodlouženými a ztlustělými se stávají paprsky 6-8, které společně s paprsky 3 a 9 tvoří výsledné gonopodium. Na distálním konci nejdelšího paprsku 6 se nachází háček (Parenti, 1981).

Končetinová podpora samců čeledi hladinokovití se od čeledi živorodkovití odlišuje blízkým setkáváním pterygioforů s hemálními trny, které mezi ně částečně vstupují (obr.11) (Parenti, 1981). Některé z trnů mají specifické výběžky tzv. ostruhy nebo vytváří čepelovité rozšíření a další různé modifikace (Turner, 1950). Ligastyl je v této skupině také přítomen (Parenti, 1981). Oblast pterygioforů je v anteriorní části rozšířená podobně jako u živorodkovitých a srůstají tu pterygiofory 1-4. Výsledná zvětšená struktura je ve tvaru křídla a částečně uzavírá ostatní pterygiofory prodlouženého komplexu (obr.11). Modifikovaných hemálních trnů ocasních obratlů je u této skupiny celkem 7, což je více než u čeledi živorodkovitých (Turner, 1950).

2.3 Gudeovití (*Goodeidae*)

Tato malá sladkovodní čeleď ryb pochází z Mexika a jihozápadní části USA (Wourms, 1981). Gudeovití se ve vzhledu metamorfované samčí řitní ploutve tak výrazně odlišují od ostatních živorodých halančíkoců, že jejich pářící orgán není nazýván gonopodium, ale andropodium, ačkoliv toto označení je již používané u částečně živorodé asijské čeledi polozobánkovití (*Hemiramphidae*). Řitní ploutev se skládá z 15 paprsků, přičemž první a poslední paprsek jsou mnohem kratší než ostatní (Turner, 1962). V samčí řitní ploutvi se modifikuje pouze prvních 5-7 anteriorních paprsků, které jsou kratší než ostatní paprsky a tím vytváří charakteristický zářez na ploutvi (Nelson, 1975). Tyto zkrácené paprsky jsou méně větvené, redukované v tloušťce a těsně k sobě přiléhají (obr.12). Po jejich



Obr.12: Andropodium a končetinová podpora samce gudeje duhové (*Characodon lateralis*) (přepřacováno dle Parenti, 1981).

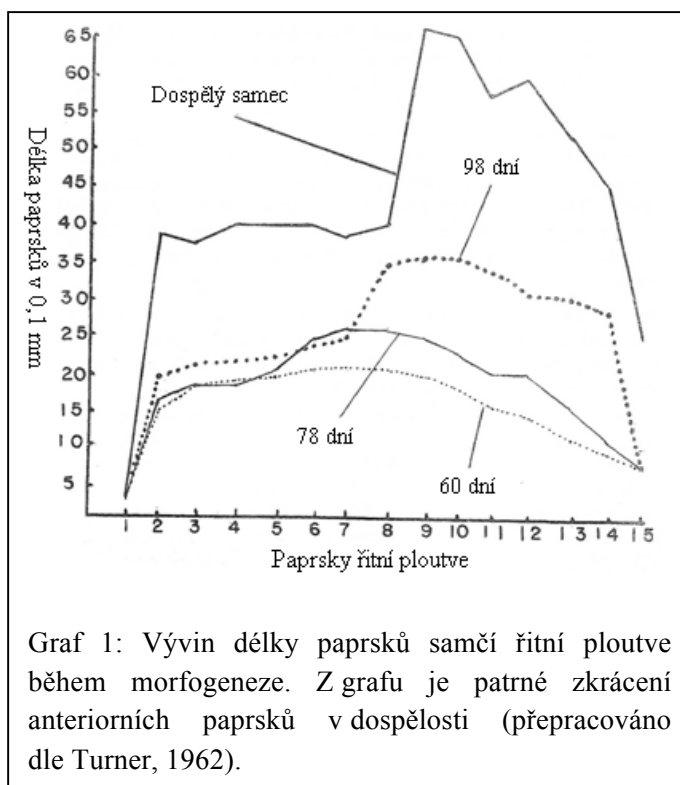
stranách dochází k dermálnímu ztlustění, které formuje tzv. andropodiální kapsu (Hubbs and Turner, 1939).

Z tohoto základního popisu je zřejmé, že samotné andropodium nemůže adekvátně sloužit k přenosu spermií. Přenos se na rozdíl od ostatních skupin děje pomocí vnitřního svalového orgánu obklopujícího chámovod a močovod (Mohsen, 1961 podle Nelson, 1975). Urogenitální otvor je také svalnatý a jeho okolí je bez šupin (Hubbs and Turner, 1939). Z histologických pozorování sám Mohsen (1961a,b podle Nelson, 1975) postuloval, že tento svalový orgán produkuje silný proud spermatu a že přenos spermií probíhá skrz vodní prostředí. Andropodium tedy slouží jen k nasměrování spermií do samičího urogenitálního otvoru (Turner, 1962). Dále je popsán vývin u xenotoky červenoocasé (*Characodon eiseni*, Rutter 1896).

2.3.1 Vývin andropodia

Mezi pohlavími xenotoky červenoocasé není zhruba do věku 60. dne po porodu výrazný rozdíl. Po 60 dnech se začínají u samice větvit paprsky 3-14, ale u samce zůstávají všechny paprsky nevětvené. Následný růst samičí řitní ploutve je kontinuální, s terminální segmentací a objevuje se sekundární i terciární bifurkace paprsků. Dospělá samice má zaoblenou ploutev s nejdelšími paprsky 4-7 (Turner, 1962).

Důvodem zabránění bifurkace většiny paprsků u samčí řitní ploutve je endogenní činitel představovaný androgenními hormony. Později (78 dní po porodu) se bifurkace objevuje u paprsků 8-13, které dále rostou podobně jako ekvivalentní samičí paprsky, a nevětvené zůstávají jen anteriorní paprsky 2-7. Tyto paprsky jsou postupně potlačovány v růstu (graf 1). Nejvíce potlačované jsou z počátku paprsky 2, 3 a 4, jelikož jsou nejvíce citlivé na přítomnost androgenů. S postupujícím vývinem varlat se koncentrace androgenů zvyšuje a má postupně vliv i na méně citlivé paprsky 5-7. Tyto paprsky v 2-7-komplexu



zůstávají tenké s pouze malou fúzí segmentů, takže tato část ploutve je dobře pohyblivá a flexibilní. Zároveň se tyto paprsky shlukují a zakřivují (Turner, 1962). Během vývinu andropodia tedy dochází nejdříve k zabránění bifurkace paprsků 2-7 a poté je k potlačení růstu. Tyto dva oddělené děje odpovídají různě na určitou hladinu androgenů. Ke konci vývinu se obvykle tento komplex paprsků posteriorně

zakřivuje a distální část se kříví lehce anteriorně (obr.12). Míra projevů jednotlivých dějů se druhově liší a lze podle ní poznat stupeň specializace. Za primitivní znak řitní ploutve se považuje podobnost se samičí ploutví, kterou má např. gudea velká (*Ataeniobius toweri*) (Turner, 1962).

Je velmi pravděpodobné, že androgeny působí v metamorfóze řitní ploutve podobně jako u ostatních živorodých čeledí, ale žádné studie zkoumající vliv androgenů u této skupiny nebyly provedeny. Morfologická odlišnost v ploutvích je daná genetickými rozdíly a reakcemi cílových oblastí na různé koncentrace endogenních androgenů (Turner, 1962).

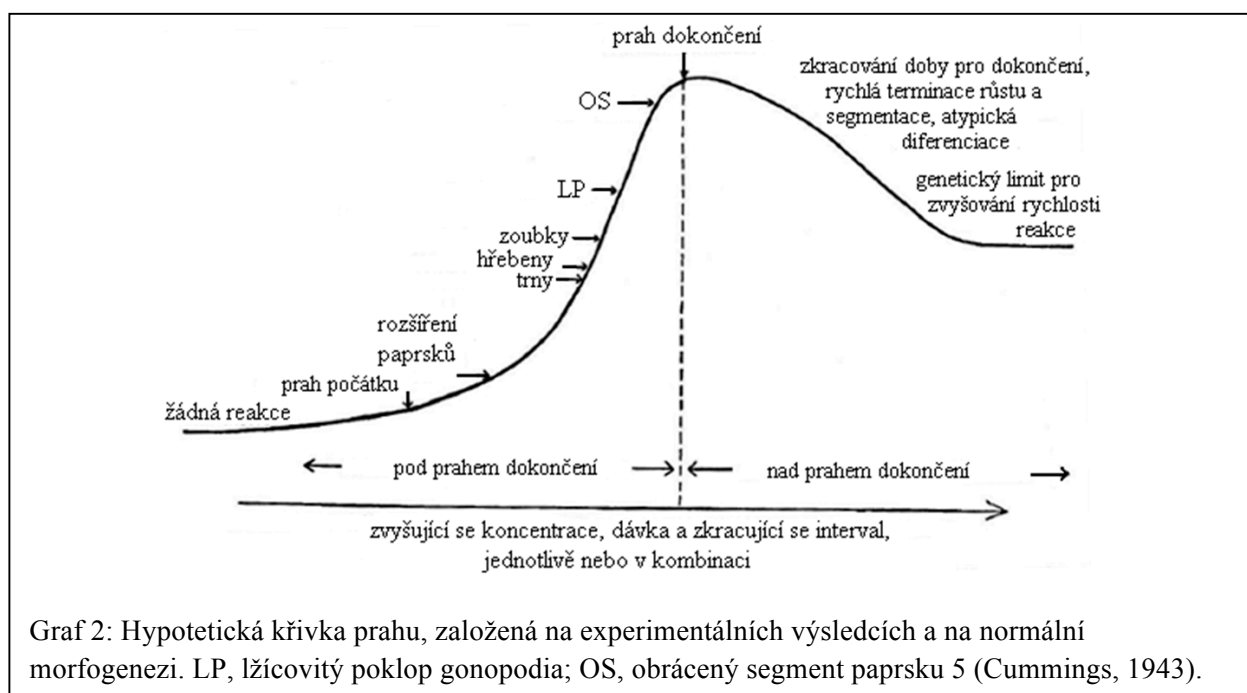
2.4 Hormonálně indukovaný vývin gonopodia u živorodkovitých samic

Androgenní hormony vylučované varlaty hrají zásadní roli ve vývinu gonopodiální struktury (Grobstein, 1940). Bez této hormonální stimulace nemůže dojít k tvorbě sekundárních samčích pohlavní znaků včetně gonopodia (Turner, 1941b). Samice vystavené androgenním hormonům prochází podobným vnějším vývinem jako u samců a vznikají u nich některé sekundární samčí pohlavní znaky (Eversole, 1939). Růst samičího těla se dokonce potlačuje podobně, jako k tomu dochází u samců po dokončení vývinu varlat (Eversole, 1939). Je pravděpodobné, že androgeny inhibují somatický růst skrze hypofýzu (Mohsen, 1959). Žádným androgenem však u samic nikdy nebylo dosaženo úplně typického samčího gonopodia (Grobstein, 1942; Hopper, 1949b). Nejčastěji během gonopodiálního vývinu dochází k selhání prodloužení hlavního 3-4-5-komplexu a k nekompletní diferenciaci různých struktur (kupř. Ishii, 1957).

Výsledná struktura indukovaného samičího gonopodia závisí na třech hlavních faktorech. Na vývinovém věku reagují tkáně řitní ploutve (Grobstein, 1942), na koncentraci androgenů (Turner, 1942b) a na přítomnosti či absenci vaječníku (Hopper, 1949b). Pokud se juvenilní samičí řitní ploutev uřízne a během následné regenerace na ni působí androgeny vznikne více typické gonopodium (Grobstein, 1940). Vznikající tkáň totiž není fixovaná v samičím vzoru ploutve, který limituje rozsah diferenciaci, a navíc má rychlé metabolické tempo, čímž je citlivější pro hormonální stimulaci (Turner, 1941c). Výsledná struktura indukovaného samičího gonopodia nekoreluje s celkovým přijatým množstvím androgenů (Cummings, 1943). Zásadnější vliv mají koncentrace hormonů, intervaly mezi injikacemi a dávky nebo množství roztoku ve vodě (Cummings, 1943). Růst a diferenciaci ploutve jsou navzájem antagonistické procesy (Turner, 1942b), které potřebují odlišné koncentrace androgenních hormonů. Růstová fáze probíhá normálně jako první při nízkých koncentracích a postupně je tlumena vznikem diferenciacních oblastí při vyšších koncentracích. Pokud jsou androgeny dodávány nadměrně, dochází k rychlému navození diferenciacní fáze a růstová fáze se ukončuje, takže výsledné gonopodium je zkrácené (Turner, 1942b; Cummings, 1943). Přítomnost vaječníku z části inhibuje maskulinizaci, jelikož hormony jím produkované působí jako antagonisté (Berkowitz, 1941). Dosažení téměř typického samčího gonopodia je tedy možné u kastrováných samic s regenerující ploutví. Naopak nejméně typické gonopodium je u starých samic s neporušenou řitní ploutví a vaječníkem (Hopper, 1949b).

Končetinová podpora řitní ploutve se u samic pod vlivem androgenů také modifikuje, ale nedochází k anteriornímu posunutí paprsků (Turner, 1942a). Pokud jsou androgeny dodávány již během embryonálního vývinu, u obou pohlaví dojde k předčasné kalcifikaci hemálního trnu 13. obratle, který poté blokuje anteriorní transpozici řitní ploutve a suspensoria (Rosa-Molinar, 1998). Ke správnému vývinu je podobně jako u gonopodia potřeba postupné navyšování hormonů ve správném množství (Turner, 1942a).

Konstantní dávka jednoho androgenu nemůže duplikovat normální proces vzniku gonopodia, jelikož mění časový vzor vývinu a tím vznikají rozdíly v detailech morfologie (Grobstein, 1948). Cummings (1943) stanovil prah koncentrace hormonů pro dokončení vývinu gonopodia u samice živorodky širokoploutvé, který je vzrůstající a oblasti diferenciace se objevují v různých úrovních podél křivky prahu (graf 2) (Cummings, 1943). Když je prah překročen, gonopodium bude více atypické a pokud se ho nedosáhne, vývin se nedokončí. Křivka prahu značí nejlepší rovnováhu mezi růstem a diferenciací (Cummings, 1943), ale u platy skvrnitě postupné zvyšování dávek nevedlo k větší typičnosti gonopodia (Grobstein, 1948).



Stejně dávky různých androgenů mají odlišný vliv na vývin gonopodiálních struktur (Mohsen, 1959). Také genetické možnosti tkání gonopodia se v každém druhu živorodkovitých liší (Sangster, 1948). Například vývin gonopodia u samice živorodky komáří trval mnohem kratší dobu oproti mečovce zelené při stejné koncentraci ethyltestosteronu ve vodě (Sangster, 1948).

Dodatečná hormonální stimulace androgenů během gonopodiální morfogeneze u samců zvyšuje už přítomnou hladinu androgenů v těle dospívajícího samce (Turner, 1941c) a u velmi mladých samců nízká dávka hormonů zrychluje vývin varlat (Turner, 1942b). Vysoké dávky androgenů vedou ke

zrychlenému růstu, ale než se paprsky dostatečně prodlouží, vznikají diferenciační oblasti a růst se tak omezuje (Turner, 1941c). Správná délka paprsků je ale zásadní pro vznik normálního gonopodia, a proto dochází v diferenciačních oblastech k abnormalitám (Turner, 1942b).

2.5 Pokles regenerační kapacity gonopodia

Regenerační kapacita řitní ploutve je před morfogenezí gonopodia kompletní, ale během gonopodiálního vývinu se obvykle postupně snižuje a po dokončení morfogeneze je v některých paprscích dokonce úplně odstraněna (Turner, 1941b; Grobstein, 1947a). Tato postupně zhoršující se schopnost regenerace paprsků během metamorfózy je daná zvyšující se koncentrací androgenních hormonů v těle (Turner, 1947) související s nastupující diferenciační fází vývinu (Grobstein, 1947b). U živorodky komáří je po dokončení vývinu gonopodia odstranění regenerační kapacity v paprscích 3-4-5-komplexu, což by mohlo vést k myšlence, že vysoký stupeň diferenciace vede k omezení následné schopnosti regenerace (Turner, 1941b). U platy skvrnité je však situace opačná a k největší redukci regenerační schopnosti dochází u nejméně diferencovaných okrajových paprsků a u paprsku 3 až jako posledního (Grobstein, 1947a). Zároveň Turner (1941b) zjistil, že pokud jsou po hotové diferenciaci gonopodia zkráceny všechny paprsky najednou, každý paprsek je schopný plně regenerovat (Turner, 1941b). Paprsky 1, 2, 6, 7, 8 a 9 dokonce rostou téměř stejným tempem jako dominantní 3-4-5-komplex. Nakonec se komplex prodlouží nad ostatní, ale výsledná ploutev je delší než normálně a atypická (Turner, 1941b).

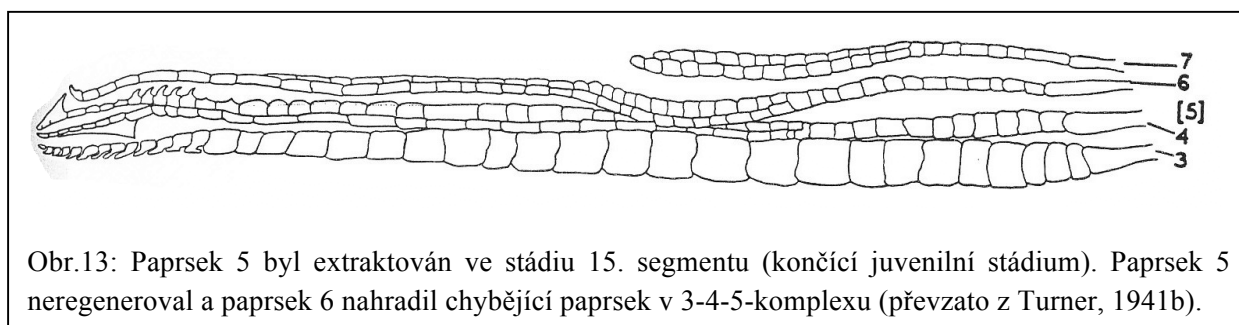
Dospělí samci živorodky duhové dokonce schopnost regenerace řitní ploutve vůbec neztrácejí a po uříznutí ploutve paprsky regenerují a tvoří se opět typické gonopodium, nerozeznatelné od původního (Hopper, 1949a). Jediná lehká ztráta byla u kastrovaných samců, u kterých v 50 % selhala regenerace jednoho nebo více paprsků gonopodia (Hopper, 1949a). Někdy byla segmentace u regenerujících ploutví kastrovaných samců opožděna do 15.-20. dne po excisi ploutve. To odkrývá určitou „neochotu“ paprsků regenerovat při absenci androgenní stimulace. Tudíž u živorodky duhové se vysoká koncentrace androgenních hormonů nejeví jako inhibitor gonopodiální regenerace. Spíše vysoká koncentrace testikulárních hormonů stimuluje regeneraci. Předěslá diferenciace gonopodia tedy musí nějakým způsobem ovlivnit kapacitu pro budoucí regeneraci (Hopper, 1949a).

Pokles je podle Turnera (1941b) spojený s vysokou koncentrací hormonů vypuštěných varlaty v době dokončení gonopodiálního vývinu. To je podloženo studii (Turner 1942; Grobstein 1942) ukazujícími, že vysoké koncentrace androgenů u dospělých samic limitují růst paprsků a indukují předčasnou diferenciaci. Ale regenerace řitní ploutve u kastrovaných samců také selhává a je nekompletní oproti samicím nebo juvenilům (Grobstein, 1947b). Ztráta regenerační kapacity živorodky komáří tedy nemůže být u kastrovaných samců připsána jen vysoké koncentraci androgenů (Turner, 1947). Omezení regenerace u kastrovaných samců může být naopak kvůli nedostatku androgenů (Turner, 1947). Lehká ztráta regenerační kapacity řitní ploutve je i u kastrovaných samců živorodky duhové, ale ve srovnání s živorodkou komáří a platou skvrnitou je minimální (Hopper, 1949a). Někdy u kastrovaných samců

dochází ke zpoždění nástupu regenerace, což může být způsobené absencí androgenní stimulace. U živorodky duhové vysoká koncentrace androgenů nezpůsobuje inhibici regenerace gonopodia, naopak jí stimuluje (Hopper, 1949a).

Stejně jako u samců i samičí řitní ploutev pod vlivem androgenů vykazuje klesání v kapacitě regenerace během rozdílných fází gonopodiální morfogeneze (Grobstein, 1947b). Regenerace řitní ploutve u samic může být inhibována podáním androgenů, ale jedině pokud podávání začalo před amputací ploutve. Čím delší je doba působení před amputací, tím větší bude retardace a inhibice regenerace (Grobstein, 1947b). Androgen, kvůli svému morfogenetickému účinku na řitní ploutev, je urychlující činidlo v klesání regenerační kapacity. Tento účinek, jednou projevený, trvá i po odnětí androgenů, ale je zesílen kontinuální přítomností hormonu během regeneračního chodu (Grobstein, 1947b).

Reakce 3-4-5-komplexu na androgeny není vnitřně spjatá s paprsky 3, 4 a 5, ale je to spíše regionální odpověď v ploutevním poli. To lze poznat tím, že při extrakci (kompletní odstranění paprsku, netvoří se poté blastém) paprsku 3 z komplexu se paprsek 2 výrazně prodlouží a při extrakci paprsku 5 dojde k jeho nahrazení paprskem 6, který se stává modifikován podobně jako paprsek 5 (obr.13) (Turner, 1941b).



Obr.13: Paprsek 5 byl extraktován ve stádiu 15. segmentu (končící juvenilní stádium). Paprsek 5 neregeneroval a paprsek 6 nahradil chybějící paprsek v 3-4-5-komplexu (převzato z Turner, 1941b).

Androgeny nejsou jediným činidlem ovlivňujícím regeneraci a vývin gonopodia. Inhibici gonopodiální diferenciace způsobuje i thiouracil, který snižuje sekretorickou funkci štítné žlázy a tím způsobuje hormonální nerovnováhu v těle (Hopper, 1965). Inhibice regenerace thiouracilem je kvůli jeho negativnímu účinku na formování nebo vypouštění testikulárních hormonů (Hopper and Wallace, 1970).

2.6 Vliv endokrinně disruptivních chemikálií na gonopodium

Chemikálie vypouštěné do vodních toků, které mají negativní vliv na endokrinní systém živočichů včetně člověka se nazývají endokrinně disruptivní chemikálie (EDC) (Stahlschmidt-Allner, 1997). Většina z nich jsou především různé estrogenní sloučeniny, ale mohou být i androgenní (Angus, 2005). Například byl zjištěný androgenní vliv papírenského odpadu v různých tocích u ryb čeledi živorodkovití, u kterých byly objevené intersexuální samice se samčími vnějšími pohlavními znaky (Drysdale and Bortone, 1989; Bortone and Cody, 1999) a samčím reprodukčním chováním (Howell, 1980). Juvenilní samci v populaci měli předčasně vytvořené gonopodium a agresivnější reprodukční chování (Howell, 1980). Tálový olej, hojně obsažený v papírenském odpadu buničiny z borovic, obsahuje 3 % rostlinných sterolů (Howell, 1980), které jsou ve vodě mikrobiálně degradovány některými druhy mykobakterií (*Mycobacterium*) na různé i androgenní steroidy (Marscheck, 1972; Conner, 1976) a mají proto maskulinní účinek (Denton, 1985). U samic živorodek vystavených degradovaným složkám tálového oleje došlo během několika dní k začátku tvorby gonopodia (Denton, 1985), který obvykle trval pouze 2 týdny. Gonopodiální 3-4-5-komplex byl ale minimálně prodloužený a u některých samic došlo ke specifickým abnormalitám (Howell a Denton, 1989).

Endokrinně disruptivní chemikálie obsahující estrogenní látky inhibují vývin gonopodia během dospívání samců živorodek (Angus, 2005). Tyto látky mohou být obsažené v nejrůznějších odpadních vodách, především ve splaškových, a zkrácením gonopodia mít negativní vliv na kopulační úspěšnost samců (Batty and Lim, 1999). Dochází kvůli nim k redukcí množství spermií (Angus, 2005), inhibici testikulárního růstu (Dreze, 2000), redukcí produkce steroidních hormonů (Govoroun, 2001) a tím nepřímo i k redukcí reprodukční fitness (Angus, 2005). Gonopodium může sloužit jako citlivý morfologický biomarker pro estrogenní chemikálie v prostředí, jelikož je dobře viditelnou vnější strukturou (Angus, 2005). Jednou z těchto chemikálií narušujících endokrinní systém je vysoce toxický organofosfátový pesticid monocrotophos, který způsobuje výrazné zvýšení množství estrogenních hormonů, což u samců vede k feminizaci (Tian, 2012). Tento pesticid také zároveň způsobuje výrazný pokles v hladině testosteronu, což vede k výrazné demaskulinizaci samčích pohlavních znaků. Navíc, tyto změny v pohlavních znacích se přenáší na reprodukční úspěch, měřený poklesem produkce potomstva a míry přežití (Tian, 2012).

Kromě androgenů indukují maskulinizaci samic i jiné podmínky nebo činidla (Howell, 1980). Například fykomycétní parazit- *Ichthyophonus hoferi*- běžně infikuje ryby a nepochybně způsobuje maskulinizaci u různých živorodých akvariálních ryb (Atz, 1964 podle Howell, 1980).

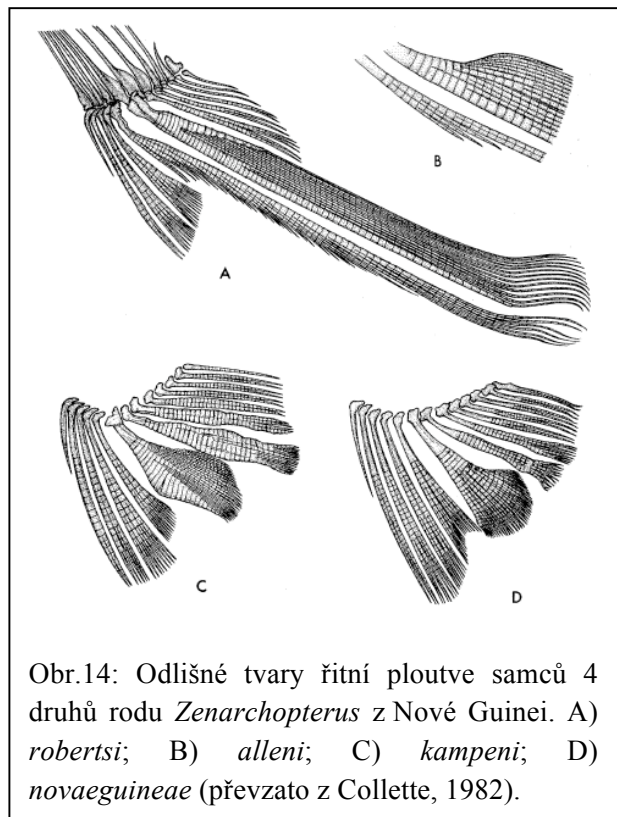
2.7 Vliv hormonů na pohlaví mečovky zelené a živorodky duhové

Několik druhů živorodkovitých, zejména mečovka zelená a živorodka duhová, jsou známé svou schopností zvratu pohlaví ze samice na samce (Essenberg, 1926; Regnier, 1938 podle Cummings, 1943). Regnier (1937, 1938 podle Grobstein, 1940) zkoumala vliv androgenů na samice mečovky zelené a dospěla k závěru, že androgeny způsobují regresi vaječníku a tím uvolňují cestu ke vzniku gonopodia, které je jinak inhibováno estrogény. U sexuálně reverzních samic je gonopodium vyvinuté předtím, než je testikulární tkáň definitivně průkazná a formování gonopodia může být inhibováno nebo dokonce obráceno vstříknutím estrogenů (Regnier, 1937, 1938 podle Grobstein, 1940).

Testosteron u mečovky zelené způsobuje nejen vznik gonopodia, ale i formování mečíku na ocasní ploutvi (Baldwin and Goldin, 1939). Ovšem výskyt sekundárních pohlavních znaků neznamena důkaz kompletního zvratu pohlaví (Baldwin and Goldin, 1939). Testosteron ovlivnil gonády u zhruba 50 % samic, u kterých způsobil resorpci gonád nebo spermatogenezi a skrz resorpci došlo až ke vzniku samčí gonády (Baldwin and Goldin, 1939). Při působení estrogenů na samce mečovky zelené dochází ke vzniku oboupohlavních gonád (Baldwin and Min-Hsin Li, 1945).

2.8 Polozobánkovití (*Hemiramphidae*)

Čeď polozobánkovití zahrnuje sladkovodní i mořské kostnaté ryby střední velikosti (Wourms, 1981) patřící do řádu jehlotvárných (*Beloniformes*), který je sesterskou skupinou řádu halančíkovců (*Cyprinodontiformes*) (Hertwig, 2008). Dohromady je zde pět rodů s pářicími orgány, přičemž dva z nich jsou vejcorodé. Systematika polozobánkovitých ryb je v současnosti velmi nestálá. Momentálně se dva živorodé rody *Dermogenys*, *Nomorhamphus* a vejcorodý rod *Zenarchopterus* oddělují do čeledi *Zenarchopteridae* a zbylé dva rody jsou zařeny dále do polozobánkovitých (viz obr.14). Uvedené rody s vnitřním oplozením jsou geograficky omezené hlavně na oblast sladkých a brakických vod jihovýchodní Asie (Meisner, 2001). Používaný termín pro modifikovanou část řitní ploutve u



Obr.14: Odlišné tvary řitní ploutve samců 4 druhů rodu *Zenarchopterus* z Nové Guinei. A) *robertsi*; B) *alleni*; C) *kampeni*; D) *novaeguineae* (převzato z Collette, 1982).

samců je, stejně jako u gudeovitých, andropodium. A podobně jako u gudeovitých, ani u této skupiny andropodium nevniká při páření přímo do samičí urogenitální papily. Funkce andropodia není dodnes jistá, ale předpokládá se, že slouží k usnadnění reprodukce (Kottelat and Kelvin, 1999). Je možné, že

andropodium slouží k nasměrování spermií během tření (Meisner and Burns, 1997a). Kottelat a Kelvin (1999) zkoumali funkci andropodia u druhu *Zenarchopterus gilli* a zjistili, že pomocí prodloužených řitních paprsků 6, 7 a paprsku 5 hřbetní ploutve se přichycují k samici a tím se oplození stává účinnější. U samců rodů *Dermogenys* a *Nomorhamphus* se prodlužuje urogenitální papila k prvnímu anteriornímu paprsku řitní ploutve a andropodium ji během inseminace nasměrovává k samičí papile (Meisner and Burns, 1997a). Rod *Hemirhamphodon* má jen lehce modifikovanou řitní ploutev se ztlustělými a prodlouženými paprsky 5 a 8. Andropodia rodu *Zenarchopterus* se druhově navzájem výrazně liší, ale obecně jsou nejvíce modifikované paprsky 5 a 6 (obr.14). Ztlustění bývá typické i s častým prodloužením a tvorbou pádlovitých paprsků (Meisner and Burns, 1997a). Rod *Tondanichthys* byl zkoumán jen Collettem (1995 podle Meisner and Burns, 1997a), který neměl k dispozici dospělého jedince, přesto byly viditelně zvětšené paprsky 6 a 7. Rody *Dermogenys* a *Nomorhamphus* mají velmi podobná andropodia, která jsou nejspíše navzájem homologická (Anderson and Collette, 1991 podle Meisner and Burns, 1997a). Bude popsána morfogeneze andropodia u *Dermogenys sp.* U ostatních zástupců chybí detailnější popis vývinu andropodia.

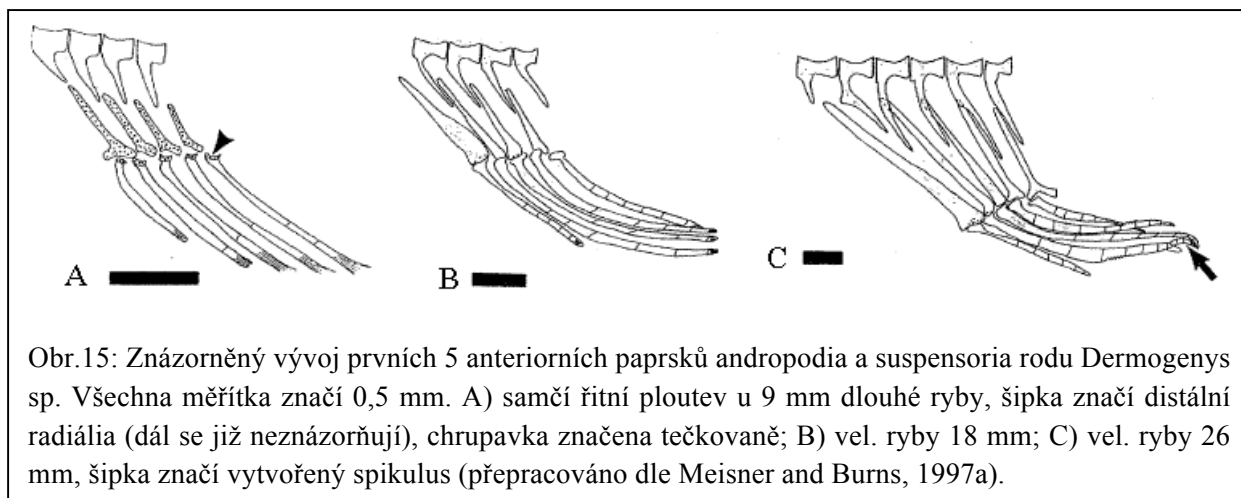
2.8.1 Vývin andropodia u polozobánky (*Dermogenys sp.*)

Obě pohlaví mají při narození velikost 6-7 mm a již diferencované gonády, ale vnějším pohledem jsou ryby nerozlišitelné. Končetinová podpora a paprsky řitní ploutve jsou z počátku chrupavčité a ploutve je nesegmentovaná. Distální zakončení paprsků je na počátku morfogeneze roztrěpené (obr.15A) (Meisner and Burns, 1997a), podobně jako u některých druhů čeledi živorodkovití (Grobstein, 1940). První viditelný znak vznikajícího andropodia je lehké zakřivení řitní ploutve, které se během metamorfózy zvýrazňuje (obr.15) (Meisner and Burns, 1997a).

Z počátku morfogeneze se paprsky 2-5 prodlužují a stále více posteriorně zakřivují. Následně se ztlušťují a objevují se na nich a i na paprsku 1 vystupující hřebeny. Na paprsku 2 se v místě počátku zakřivení vytváří kolénko, tzv. genikulus. V pokročilejším stádiu morfogeneze obvykle od stádia 20 mm délky ryby (velikost se může různit) se objevují speciální struktury, především na paprsku 2, který se stává nejvíce modifikovaný. Na anteriorní hraně jeho 4. segmentu vznikají zoubky a na jeho distálním konci se postupně formuje srpovitý terminální háček, tzv. spikulus (obr.15C) a před se vytváří dva párové trny po stranách. Zoubky vznikají i na posteriorní hraně paprsku 4. Během vývinu andropodia se objevuje tzv. kryptoliptika, což je masitý kožní kryt proximální části ploutve z obou jejích stran. Kryptoliptika postupně roste směrem dolů a přesahuje paprsky ventrálně. Ke konci morfogeneze andropodia se dotváří specializované struktury. Urogenitální papila se prodlužuje a zároveň se posteriorně ohýbá podél paprsku 1, takže leží pod záhyby kryptoliptik (Meisner and Burns, 1997a).

Vývin samčího andropodiálního suspensoria se od samičího liší hlavně v prvních 4 pterygioforech, které se během metamorfózy ztlušťují a modifikují k napojení proximálních hřbenů 5 paprsků andropodia. Na první nejdelší pterygiofor, sloužící k podpoře svalstva andropodia, se u obou

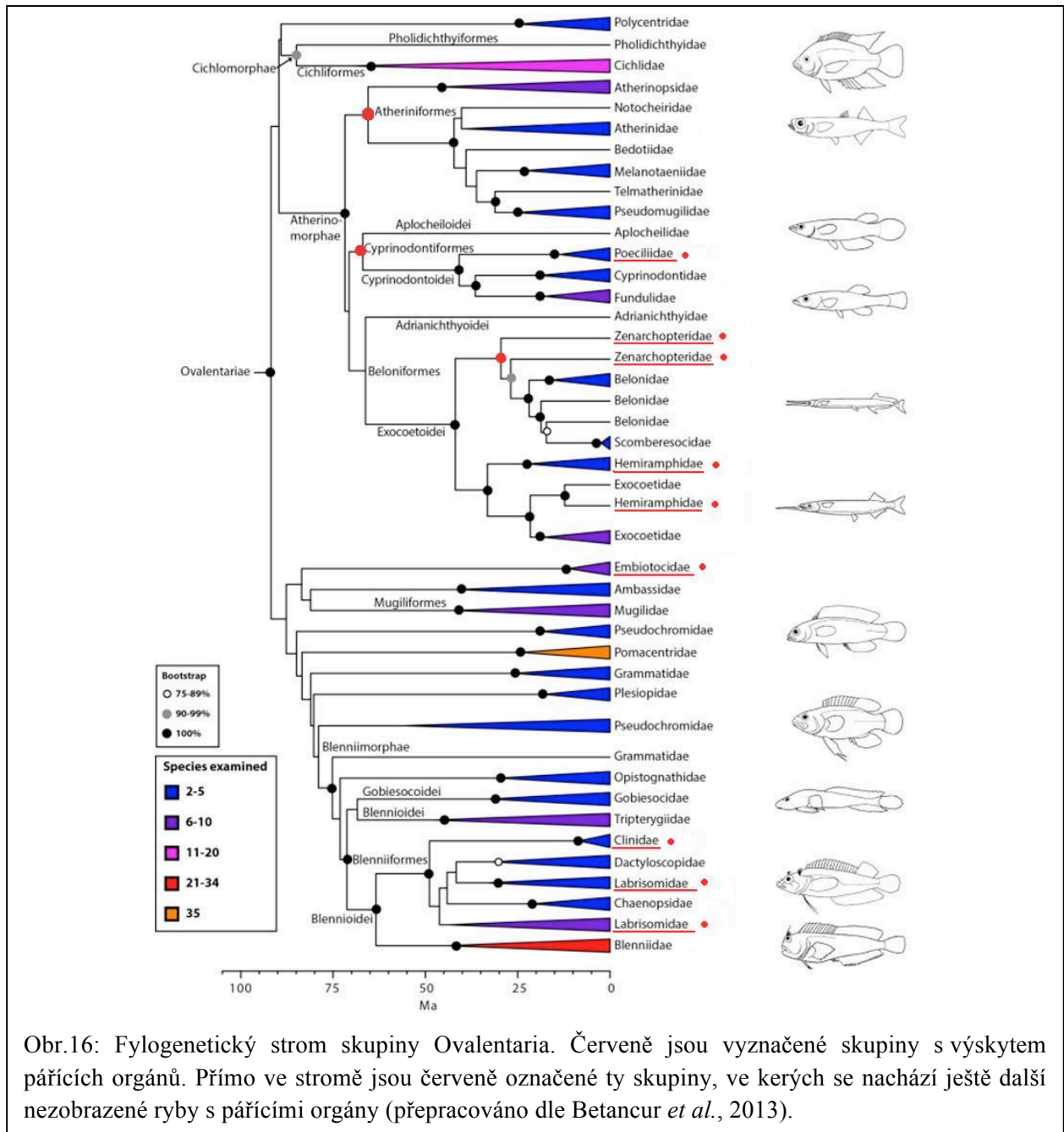
pohlaví napojují ploutevní paprsky 1 a 2. První hemální trn se během metamorfózy silně posteriorně ohýbá a ztlušťuje (Meisner and Burns, 1997a).



K transformaci ploutve dochází za stimulace androgenních hormonů vylučovaných vyvíjejícími se varlaty podobně jako u předchozích skupin. Pohlavně dospělý samec rodu *Dermogenys* má vždy dotvořené andropodium na rozdíl od živorodkovitých ryb, kde se gonopodium může dotvářet i po dokončení vývinu varlat (Meisner and Burns, 1997a).

2.9 Ostatní skupiny ryb s pářícími orgány

Tato kapitola nastiňuje diverzitu pářících orgánů u dalších skupin a druhů ryb. Bohužel téměř u všech těchto druhů ryb chybí studie zabývající se vývinem mnohdy i velmi složitých struktur pro vnitřní oplození a proto zde nemohou být popsány. Většina ryb s pářícími orgány se podle nejnovějšího členění řadí do rozsáhlé skupiny Ovalentaria (obr.16). Na zobrazeném fylogenetickém stromě však nejsou znázorněné čeledi hladinokovití (*Anablepidae*), gudeovití (*Goodeidae*), a hrdlokovití (*Phallostethidae*), ve kterých se také pářící orgány vyvinuly, ale v této studii nebyly zkoumány (Betancur *et al.*, 2013).



Obr.16: Fylogenetický strom skupiny Ovalentaria. Červeně jsou vyznačené skupiny s výskytem pářících orgánů. Přimo ve stromě jsou červeně označené ty skupiny, ve kterých se nachází ještě další nezobrazené ryby s pářícími orgány (přepřacováno dle Betancur *et al.*, 2013).

2.9.1 Jeskyňovcovití (*Bythitidae*) a hlubinářovití (*Aphyonidae*)

Tyto 2 čeledi patří do mořského řádu hrujovci (*Ophidiiformes*), který není součástí skupiny Ovalentaria, disponují pářícím orgánem zcela odlišným od předchozích struktur. Samci mají vyvinutý složitý kopulační aparát před řitní ploutví, který zahrnuje mediální penis obklopený dvěma páry různě osifikovaných laloků tzv. "minor claspers" (Turner, 1946). Všechny tyto struktury jsou ve speciálním urogenitálním pouzdru a zřejmě odvozené z prvního řitního ploutevního paprsku, z jeho pterygioforu a svalstva (Suarez, 1975). Samice mají modifikovaný distální konec vejcovodu a urogenitální papilu. Tyto kopulační struktury se složitě proplétají během kopulace a přenos spermií je uskutečňován rytmickým pumpováním spermií (Suarez, 1975).

2.9.2 Příbojkovití (*Embiotocidae*)

Tato skupina malých až středně velkých mořských ryb má unikátní cyklickou reprodukční biologii (Tarp, 1951). Páření probíhá jen v létě a během této reprodukční sezóny se vyvíjí anteriorní část řitní ploutve samců v komplexní systém přívěsků a tubulárních struktur, které slouží k přenosu spermií (Wiebe, 1968). Zajímavé je, že řitní ploutve nevykazují jakékoliv modifikace během zimy a vývin pářícího orgánu je tedy každoročně opakovaný. Vývin začíná na jaře, kdy se objevují zduřeniny na každé straně anteriorních řitních paprsků. Během léta se tyto zduřeniny diferencují do několika masitých laloků oddělených zřetelnými rýhami. Jeden lalok končí v retraktilní tubulární strukturu, která vyčnívá anteriorně. Spermie se přenáší z urogenitální papily podél rýh do retraktilní tubulární struktury. Během kopulace se samec otočí na svou stranu a vkládá laterálním pohybem řitní ploutve kopulační přívěsky do urogenitální oblasti samice (Wiebe, 1968). Výrazná cykličnost ve vývinu se objevuje i u varlat, která jsou během zimy neaktivní a zmenšená (Wiebe, 1968). Je pravděpodobné, že vývin pářícího orgánu koreluje s cyklickým vývinem varlat kvůli rozdílné produkci androgenních hormonů.

2.9.3 Paslizounovití (*Clinidae*) a štětkovkovití (*Labrisomidae*)

Tyto dvě čeledi patřící do podřádu slizouni (*Blennioidei*) jsou malé mořské ryby mělkých vod a jsou relativně hojné a rozšířené. Většina zástupců je živorodá, ale málo probádaná a o jejich pářících orgánech jsou jen stručné informace. Přenos spermií probíhá u paslizounovitých modifikovanou genitální papilou v komplexní masitý pářící orgán (Penrith, 1969 podle Wourms, 1981). V některých rodech štětkovkovitých (*Starksia* a *Xenomedeia*) disponují samci složeným pářícím orgánem, ve kterém je první trn řitní ploutve volný od druhého trnu a je spojený s prodlouženou genitální papilou (Al-Uthmann, 1960 podle Wourms, 1981).

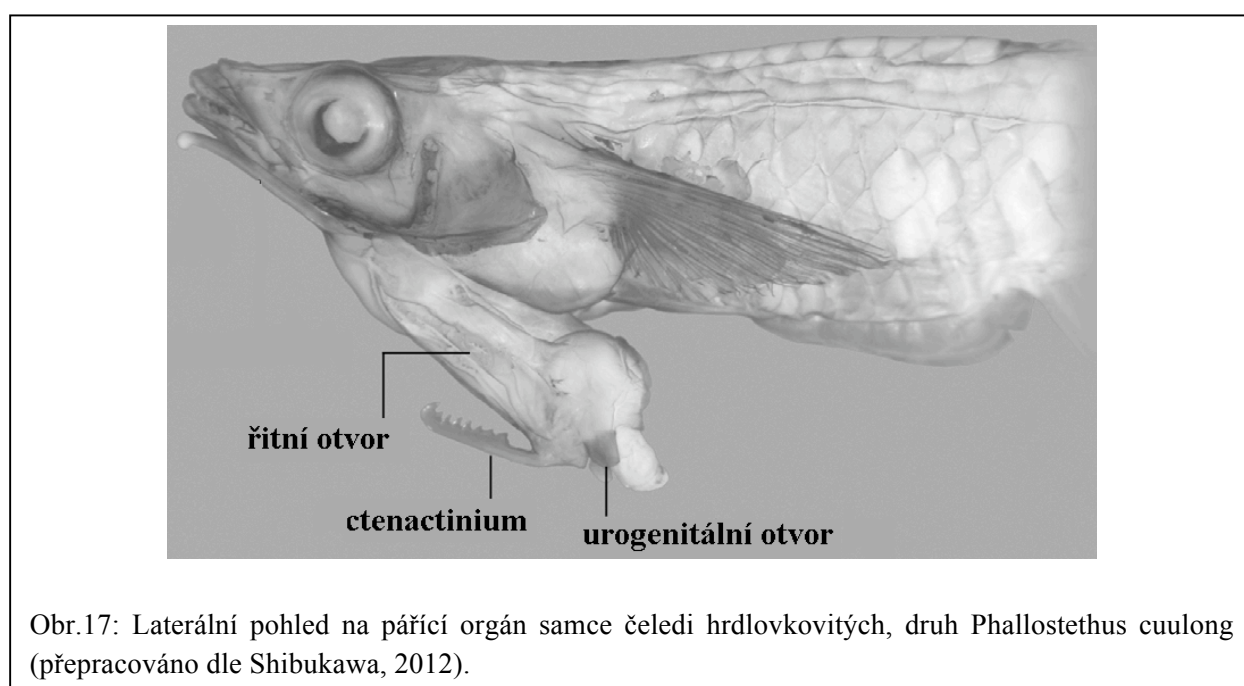
2.9.4 Motýlkovec africký (*Pantodon buchholzi*)

Tento druh z čeledi motýlkovcovití (*Pantodontidae*) má pářící orgán na řitní ploutvi vytvořený opět odlišným způsobem od ostatních ryb. Řitní ploutve samců se skládá z 15 paprsků a je rozdělená do dvou laloků, anteriorního a posteriorního, skládajících se vždy z 5 paprsků. Mezi laloky je mezera, nad kterou leží modifikované kostěné ploutevní paprsky a pterygiofory, které jsou kryté kostěnou deskou spojující během kopulace chámovod s pářícím orgánem. Tyto dva laloky tvoří váčky, které se otevírají anteroventrálně do oválné štěrbiny (Lastein and van Deurs, 1973).

Každý váček obsahuje složený orgán z pojivové tkáně s mnoha cévami, pokrytý epitelem a alespoň z 30 kostěných paprsků běžících ve stočené spirále ke špičce orgánu. Část povrchu tohoto orgánu je pokryt papilami podobajícím se smyslovým orgánům. Během počátečních stádií páření se cévy pářícího orgánu naplňují krví a způsobují tak erekci orgánu. Tato erekce vede k rozložení složeného pářícího orgánu do rýhy mezi laloky. Spermie je poté přemístěno z genitální papily do orgánu a do samice. Stupeň modifikace pářícího orgánu se mezi druhy liší (Lastein and van Deurs, 1973).

2.9.5 Hrdlovkovití (*Phallostethidae*)

Tato vejcorodá čeleď malých utlých ryb z oblasti jihovýchodní Asie má unikátní komplexní pářící orgán, tzv. priapum (Shibukawa, 2012). Tento orgán se narodil od ostatních skupin ryb nenachází v oblasti řitní ploutve ale pod krkem samců (obr.17). Je bilaterálně asymetrický a slouží k chycení samice a vnitřnímu oplození (Shibukawa, 2012). U obou pohlaví je urogenitální papila posunutá výrazně dopředu a u samců je prodlužována priapem. Na pářícím orgánu se nachází speciální struktura tzv. ctenactinium (obr.17), která je pohyblivá a vybavená trny pro přichycení k samici. Většina kostí pářícího orgánu je odvozená ze struktur břišních ploutví a pánevního pletence (Parenti, 1986).



Obr.17: Laterální pohled na pářící orgán samce čeledi hrdlovkovitých, druh *Phallostethus cuulong* (přepřacováno dle Shibukawa, 2012).

3. Pářící orgány paryb (*Chondrichthyes*)

Paryby (*Chondrichthyes*) jsou nejstarší žijící čelistnatci (*Gnathostomata*), kteří se oddělili od hlavní vývojové větve před více než 400 miliony lety, v období ordoviku (Cole and Currie, 2007). Paryby zahrnují příčnoústé (*Elasmobranchii*), obsahující žraloky (*Selachimorpha*) a rejnoky (*Batoidea*), a recentní chiméry (*Holocephali*) (kupř. Gaisler a Zima, 2007). Nejstarší druhy byly sladkovodní, ale dnes většina obývá mořské prostředí (kupř. Sigmund, 1994). Paryby jsou unikátní tím, že jsou první žijící skupinou obratlovců s vyvinutým vnitřním oplozením a mnoho z nich je živorodých (Dodd and Dodd, 1985). Pro účinnější vnitřní oplození se u nich vyvinuly párové pářící orgány na vnitřní části každé břišní ploutve (Leigh-Sharpe, 1920). Tyto orgány byly poprvé popsány Aristotelem a v průběhu 18. a 19. století se vedly spory o jejich funkci (Wourms, 1997). Nakonec se dospělo k závěru, že slouží k přenosu spermií do samice a zároveň k lepšímu přichycení k tělu samice (Davy, 1839). V českém jazyce se nazývají pterygopody, pterygopodia nebo vzácněji mixopterygia a v odborné anglické literatuře se označují jako "claspers" nebo vzácně myxopterygia. V této práci bude používán český název pterygopod.

Leigh-Sharpe (1920-1926) se detailně zabýval komparativní morfologií pterygopodů mnoha druhů paryb včetně výskytu pterygopodů u fosilií. Literatury zabývající se vývinem pterygopodů je v současnosti nedostatek a hormonální vlivy jsou probádané více u samičího reprodukčního systému než u samčího (Hamlett, 1999).

3.1 Pterygopody příčnoústých (*Elasmobranchii*)

Samčí pterygopody vystupující z břišních ploutví vznikají zesílením a prodloužením vnitřního bazalia obou břišních ploutví (obr.18) (kupř. Sigmund, 1994). Bazalium tedy tvoří hlavní chrupavku pterygopodu, na kterou se ze stran napojuje dorzální a ventrální chrupavka, které společně vytváří žlábek (Matthews, 1950). Pterygopod lze přirovnat ke srolovanému svitku, jelikož jeho ploutevní okraje kompletně nesrůstají, ale překrývají se (Leigh-Sharpe, 1920). Tímto srolováním vzniká uvnitř pterygopodu trubice nebo žlábek sloužící k přenosu spermií do vejcovodu samice. Anteriorní otvor do pterygopodiálního žlábků je nazýván apopyl a posteriorní vývod se nazývá hypopyl (Leigh-Sharpe, 1920). Pterygopodiální žlábek je spojený s velkou dutinou, zvanou sifon, což je vak s extrémně svalnatými stěnami, umístěný pod škárrou na břicho. Končí slepě a nekomunikuje s coelomem. Sifony se objevují ve vývoji samce ihned po vylíhnutí společně s pterygopody a vznikají invaginací ektodermu (Leigh-Sharpe, 1920).

Struktury pterygopodu se druhově výrazně liší, ale základní struktura pterygopodů je u paryb stejná. U jednoho z nejvíce běžných druhů evropských moří včetně Středozemního, máčky skvrnitě (*Scyliorhinus canicula*) (kupř. Sigmund, 1994), jsou např. přítomné přídavné zakrnělé váčky tzv. parasifony a malé kapsovitě kloakální váčky (obr.18) (Leigh-Sharpe, 1920).

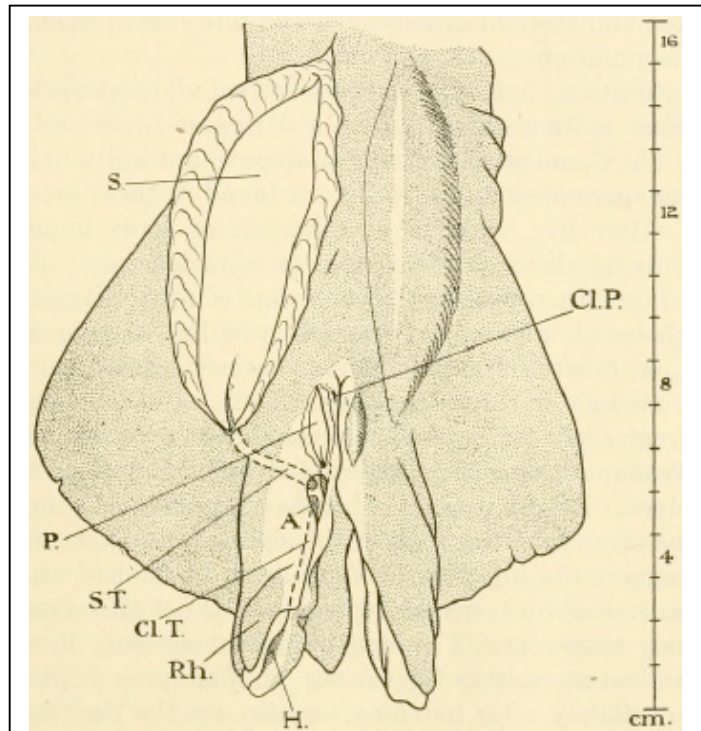
Nejčastější přídavná struktura pterygopodů u příčnoústých je tzv. rhipidion (obr.18). Toto vějířovité distální rozšíření dokáže spermie radiálně vypouštět do všech směrů. Na vnějším okraji má

navíc plakoidní šupiny zahnuté dozadu, které slouží k pevnějšímu přichycení pterygopodu ve vejcovodu samice. Rhipidion dosahuje největšího vývoje u rejnoků (Leigh-Sharpe, 1920).

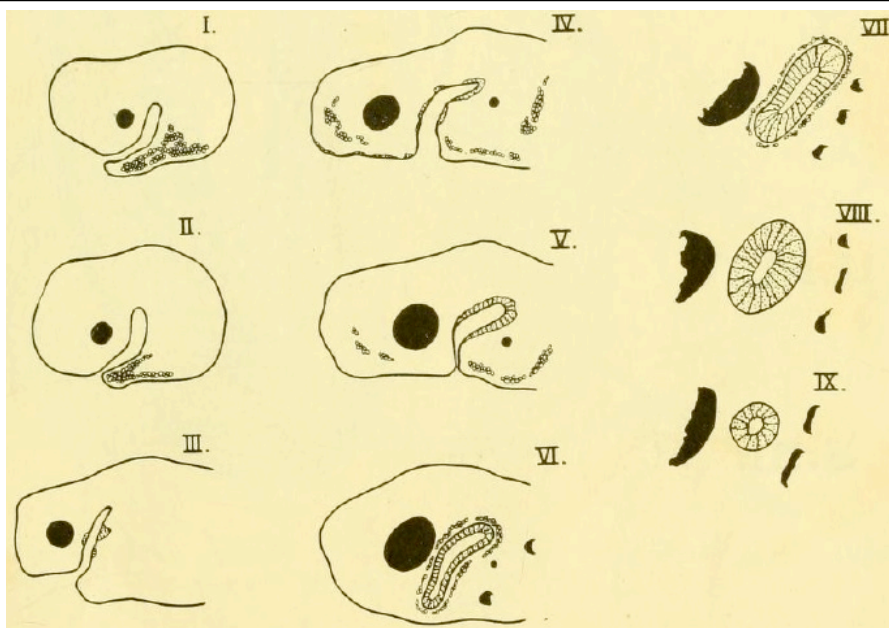
Během páření samec používá levý nebo pravý pterygopod podle toho, z jaké strany se přibližuje k samici (Hamlett, 1999). U malých žraloků samci kopulují ovíjením okolo samice (Gilbert and Gordon, 1972), zatímco u větších druhů páření probíhá během paralelní pozice (Wourms, 1977). Před kopulací je mořská voda pumpovaná do vaků buď opakovanou flexí pterygopodů nebo držením pterygopodů ve fixní pozici při plavání (Gilbert and Gordon, 1972). Spermia vytéká z kloaky umístěné mezi břišními ploutvemi do apopylu a dále do žlábků. Apopyl u některých druhů chybí a spermia teče rovnou do žlábků (Leigh-Sharpe, 1920). Následuje kopulace, při které se pterygopody ohnou dopředu o 85° pomocí svalové kontrakce (LaMarca, 1964). Sifon plný mořské vody slouží jako pohon spermii, jeho kontrakcí se vypudí voda do pterygopodu a spermie s vodou vtečou do vejcovodu samice. Posterioerní konec kostry pterygopodu může být opatřen různými strukturami k lepšímu přichycení během kopulace (Leigh-Sharpe, 1920). Páření u žraloků obvykle trvá 15 až 20 minut a je kratší než u rejnoků, u kterých může trvat až 4 hodiny (Hamlett, 1999).

Rejnoci (*Batoidea*) se ve struktuře

pterygopodů více odlišují od zbytku skupiny přičnouústých. Především tím, že sifonový vak je vyplněný sekretující žlázou (Davy, 1839). Jeho funkce je tedy odlišná a jeví se jako analogická k funkci prostaty u savců (Leigh-Sharpe, 1921). Tato žláza kontroluje erekci (Leigh-Sharpe, 1921) a zároveň její sekrece slouží jako lubrikant (Davy, 1839) a důležitý prostředek pro spermie, kterým jsou vyživované a aktivované (Leigh-Sharpe, 1921). Při styku s vodou sekretovaná tekutina ze sifonové žlázy koaguluje a tím utěsňuje žlábků do uzavřené trubice (LaMarca, 1964). Ovšem homologie sifonové žlázy s lidskou prostatou se zdá být málo pravděpodobná, jelikož sifonová žláza je ektodermálního původu a vzniká invaginací proktodea, zatímco pravá prostata vzniká evaginací z endodermu (Leigh-Sharpe, 1921, 1926b). Sifonová žláza se během vývoje objevuje nejdříve jako epidermální skvrna v blízkosti místa, kde pterygopod přiléhá k břišní ploutvi. Více anteriorně obklopuje žlázovitá tkáň nedokonale uzavřenou trubicí pterygopodu a nakonec se invaginací kompletně uzavírá. Tyto postupné přechody jsou znázorněny na obr.19.



Obr.18: Máčka skvrnitá (*Scyliorhinus canicula*). A., apopyl; H., hypopyl; S., sifon; P., parasifon; S.T. sifonová trubice; Cl.P., kloakální váček; Rh., rhipidion (převzato z Leigh-Sharpe, 1920).



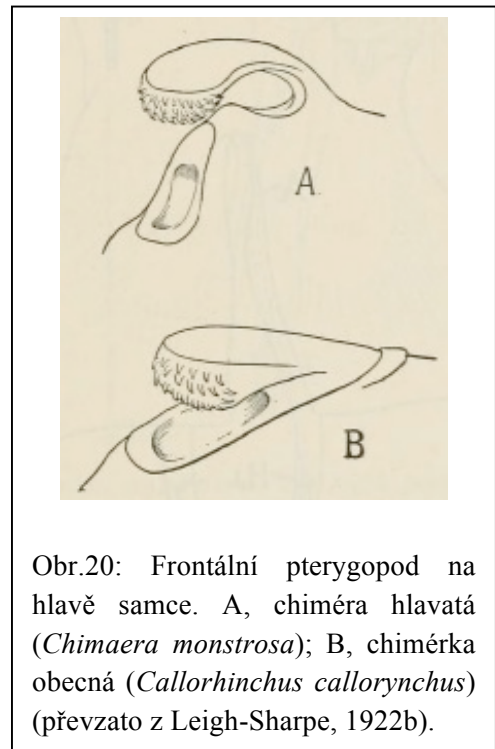
Obr.19: Příčné řezy sifonovou žlázou během embryonálního vývoje u polorejnoka obecného (*Squatina aculeata*). Černě vyznačená podpurná chrupavka, tečkovaně krvinky značící erektilní tkáň, pruhovaně žlázovitá tkáň. Žlázovitá tkáň se objevuje nejdříve okolo žlábků pterygopodu. Postupně se od IV dále také objevují další chrupavčité kosti vyznačené černě. Příčné řezy VI, VII, VIII a IX ukazují postupné zužování žlázy anteriorním směrem (Leigh-Sharpe, 1921).

Když se sifonová žláza během vývinu uzavře, obklopí ji erektilní tkáň (Leigh-Sharpe, 1921). Vlastní erekce je přivozena katabolickou sekrecí svalů obklopujícího sifonovou žlázu (Leigh-Sharpe, 1926b). Pterygopody rejnoků obsahují přebytek erektilní tkáně, která jim umožňuje se až čtyřnásobně zvětšit. Oproti žralokům mají minimální kosterní podporu (Leigh-Sharpe, 1920).

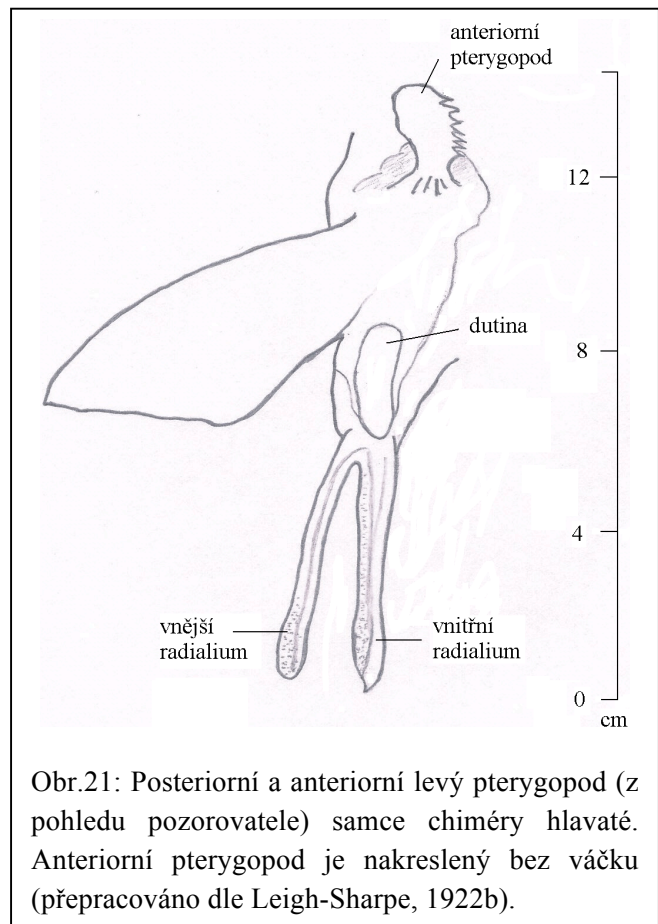
3.2 Pterygopody chimér (*Holocephali*)

Tyto starobylé mořské vejcorodé paryby, s nápadnou hlavou a očima (kupř. Sigmund, 1994), jsou unikátní vytvořením dalších pářících orgánů na těle. Kromě posteriorního páru pterygopodů mají navíc anteriorní pár pterygopodů z předních částí břišních ploutví, kterým se anglicky říká tzv. "graspplers" („uchopovačlá“). Tyto anteriorní pterygopody mohou být retraktované zpět do žlázového vaku, ve kterém jsou obvykle skryté (Leigh-Sharpe, 1922b). Další často se vyskytující strukturou je frontální pterygopod na hlavě samce. Skládá se jen z chrupavky ve tvaru lžice a je pokrytý plakoidními šupinami na spodní části (obr.20). Samec ho pokládá blízko břišních ploutví samice, přičemž jeho funkcí je uchopení a sevření samice. V klidu je uložený v depresi na hlavě (Leigh-Sharpe, 1922b).

Posteriorní pterygopody, které se nachází u příčnoústých, bývají u některých druhů chimér bifurkované na vnitřní a vnější radialium (obr.21). Jsou ostře šupinaté, a když se k sobě obě radia přiloží, vytvoří trubici pro přenos spermií. Vnější větev slouží k upevnění pozice ve vejcovodu samice. Sifon příčnoústých se u nich nevyskytuje, některé druhy však mají podobnou dutinovou strukturu, ležící na proximálním konci pterygopodů (obr.21) (Leigh-Sharpe, 1922b).



Obr.20: Frontální pterygopod na hlavě samce. A, chiméra hlavatá (*Chimaera monstrosa*); B, chimérka obecná (*Callorhynchus callorhynchus*) (převzato z Leigh-Sharpe, 1922b).

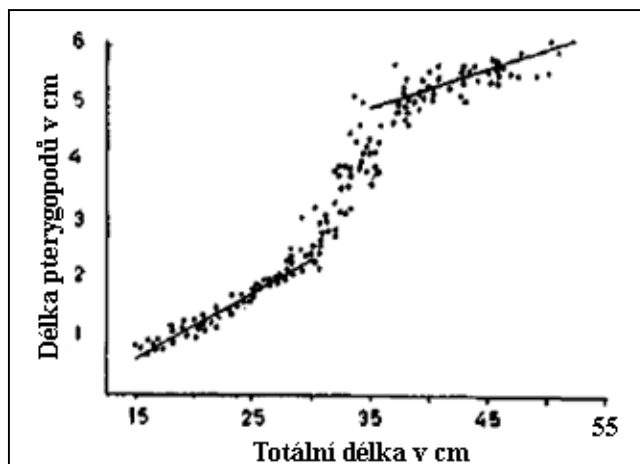


Obr.21: Posteriorní a anteriorní levý pterygopod (z pohledu pozorovatele) samce chiméry hlavaté. Anteriorní pterygopod je nakreslený bez váčku (přepřacováno dle Leigh-Sharpe, 1922b).

3.3 Vývin pterygopodů a vliv hormonů

Pterygopody jsou na rozdíl od pářících orgánů ryb přítomné již v embryonálním stádiu (Devadoss, 1979) a od narození do puberty rostou rovnoměrným tempem s tělem (Steven, 1934). Juvenilní samec má pterygopody relativně malé, nekalcifikované a tudíž flexibilní (Carrier *et al.*, 2004 podle Tyminski, 2007). Při nástupu puberty dochází k náhlému zrychlení růstu pterygopodů (graf 3), které začínají přesahovat okraje břišních ploutví (Steven, 1934). Pterygopody postupně kalcifikují (Carrier *et al.*, 2004 podle Tyminski, 2007), stávají se neohebnými a robustními (Devadoss, 1979) a zároveň vytváří spojení s břišní ploutevní bází (Carrier *et al.*, 2004 podle Tyminski, 2007). Když samec pohlavně dospěje, tempo růstu pterygopodů klesá (Devadoss, 1979).

S nástupem vývinu varlat se tempo růstu pterygopodů strmě zvyšuje (Collenot, 1969 podle Tyminski, 2007) a v nedávné době byla



Graf 3: Růst PT na ose y a totální délka těla žraloka žlutého (*Scoliodon laticaudus*) na ose x. V juvenilním stádiu je vidět lineární vztah mezi růstem PT a růstem těla, v následném období puberty se růst PT ale výrazně zrychluje a v dospělosti se opět zpomaluje (přepřacováno dle Devadoss, 1979).

prokázána citlivost pterygopodů na androgeny u kladivouna tiburo (Tyminski, 2007), u kterého ovšem nebyly tyto výsledky dosažené, když byl držený v zajetí (Gelsleichter, 2002). Zajímavé ovšem je, že Dodd a Dodd (1985) našli samce chiméry (*Hydrolagus*), který měl nádorem zničenou oblast gonadotropního laloku hypofýzy. Samec neměl diferencované gonády, jelikož jejich vývoj je pod hormonální kontrolou (Wourms, 1977), ale oba pterygopody byly normálně vyvinuté. Toto zjištění zpochybňuje vliv hormonů na vývoj pterygopodů (Dodd and Dodd, 1985).

Víme, že pářící orgány ryb, kromě čeledi příbojkovití (*Embiotocidae*), se po svém vytvoření již dále nevyvíjí a jejich velikost je stálá. To ovšem u pterygopodů paryb neplatí a je myslím zajímavé, že u nich může docházet k ročnímu kolísání velikosti (Garnier, 1999). Konkrétně u máčky skvrnitě se zjistilo, že pterygopody byly maximálně zvětšené v době, kdy úrovně androgenů rostly nebo hned po vrcholu jejich hodnoty (Garnier, 1999). Zároveň se zjistila i korelace velikosti pterygopodů s rezervami spermií, ale při snížení velikosti pterygopodů zůstaly rezervy neměnné (Garnier, 1999). Domnívám se, že to může být způsobeno tím, že rezervy již vytvořených spermií nejsou dále závislé na vysoké koncentraci androgenů v těle a klesání koncentrace hormonů se u nich neodrazí, zatímco u pterygopodů se projeví zmenšením velikosti.

4. Pterygopody u pancířnatců (*Placodermi*)

Pancířnatci jsou vymřelou a zřejmě parafyletickou skupinou čelistnatců žijící od siluru do devonu, která vytvářela přechod mezi bezčelistnatými a čelistnatci, ale nezanechala po sobě žádné potomky (kupř. Gaisler a Zima, 2007). Jsou sesterskou skupinou korunové skupiny čelistnatých obratlovců (*Gnathostomata*), takže model jejich reprodukce může poskytovat informace o primitivních čelistnatcích (Ahlberg, 2009). Řády *Ptyctodontida* a *Arthrodira* byly živorodé s vnitřním oplozením, které u nich probíhalo pomocí modifikovaných břišních ploutvích jako u současných paryb (Long, 2008, 2009). Pterygopod řádu *Arthrodira* se skládal z perichondriální kosti a byl spojený přímo s pánevním pletencem, čímž se odlišoval od dnešních žraloků, kteří mají pterygopody spojené s více proximálním bazaliem (Ahlberg, 2009). Distální konec pterygopodu byl úzký, tyčovitý a na své špičce pokrytý dermální kostí s malými háčky a šupinami. Pterygopody obou řádů sdílejí společnou stavbu, což mezi nimi naznačuje vzájemnou homologii (Ahlberg, 2009).

Jádro anatomie pterygopodů koresponduje s pterygopody dnešních žraloků (Ahlberg, 2009). Tato podobnost pterygopodů mezi pancířnatci a parybami naznačuje, že exprese vývojových genů břišních ploutví paryb se mohla vyskytovat i u pancířnatců (Trinajstić, 2012). Exprese genů *Hoxd12* a *Hoxd13*, která je spojená s vývinem prsních ploutví/hrudních končetin u mnoha čelistnatých obratlovců včetně paryb (Freitas, 2007), byla nalezena na distálních koncích břišních ploutví paryb, kde se následně vyvíjejí pterygopody (Freitas, 2007). Tyto *Hoxd* geny byly koptovány z mediálních ploutví bezčelistnatců na párové přívěsky čelistnatců (Freitas, 2007). V distální oblasti samčích břišních ploutví se také exprimuje gen *Shh* i poté, co se jeho exprese vytratila z břišních ploutví samic (Dahn, 2006). Je tedy možné, že tyto geny u paryb mohly mít srovnatelnou expresivitu u pancířnatců. Pokud by tomu tak opravdu bylo, párové ploutve pancířnatců by byly nejstaršími strukturami s kombinující *Shh* a distální sadu *Hoxd* genů mezi obratlovci (Trinajstić, 2012).

5. Evoluce vzniku pářicích orgánů ryb a paryb

V předešlých kapitolách byly shrnuty poznatky o morfogenezi pářicích orgánů ryb a paryb. Bylo ukázáno, že všechny tyto orgány vznikají jako modifikace ploutví, ale rozdílných ploutví a často odlišným způsobem. Zůstává tedy zásadní otázka, do jakého stupně jsou si tyto orgány vzájemně podobné a zda mají u každé skupiny vždy zcela nezávislý vznik, a nebo některé skupiny sdílí společného předka, který tuto strukturu již měl.

5.1 Evoluce pářicích orgánů ryb

Kostnaté ryby jsou nejvíce rozsáhlou a diverzifikovanou skupinou obratlovců, přesto je u nich fenomén vnitřního oplození a s ním často spojené živorodosti málo rozšířený. Živorodost se nachází pouze u

paprskoploutvých ryb a v mnohem menším zastoupení než vejcorodost (kupř. Bürgin, 1990). Ze současných kostnatých ryb (cca 26 tis. druhů) je jen zhruba 500 druhů živorodých (Wourms, 1992). To může být dáno specifickým vodním prostředím, které vyžaduje komplikované evoluční modifikace struktur v těle (Rosen, 1962 podle Wourms, 1981). U popsáných čeledí se živorodost vyvinula opakovaně a nezávisle a společně s ní zřejmě i pářící orgány (Wourms, 1992). Důvod vzniku těchto orgánů může být dán specifickým prostředím, ve kterém se daná skupina nachází nebo určitými preadaptacemi samců. Preadaptacemi mohly být z počátku orgány sloužící k přichycení k samici, čímž se otevřelo vývojové okno pro další funkce orgánů.

V těchto nezávislé evoluci pářících orgánů jsou však patrné určité stejné mechanismy a struktury. S výjimkou hrdlokvovitých (*Phallostethidae*) se u ryb pářící orgány vytváří vždy z oblasti řitní ploutve (kupř. Rosen and Gordon, 1953), která nejspíš díky své pozici a ne příliš důležité funkce nabízí ideální strukturu k možným modifikacím. U řádu halančíkovců, kde jsou si pářící orgány podobné především u živorodků a hladinovek, se určitou dobu předpokládal společný evoluční původ (Parenti, 1981), který byl nakonec vyvrácený (Parenti, 1981), ale přesto je nanejvýš pozoruhodné, jak jsou si tyto nezávisle vzniklé struktury fenotypicky podobné.

5.2 Evoluce pářících orgánů paryb

Paryby, jejichž evoluce zabírá přes 400 mil. let, patří mezi nejstarší přeživší obratlovce (Cole and Currie, 2007). Paryby jsou svou široce rozšířenou živorodostí a vždy přítomnými pářícími orgány zcela unikátní starobylou skupinou. Na rozdíl od ryb se u paryb předpokládá, že pářící orgány jsou navzájem homologické, že vznikly pouze jednou. Chiméry evoluci pářících orgánů dovedly do enormních rozměrů vytvořením několika dalších orgánů po celém těle sloužících k páření (Leigh-Sharpe, 1922b). Možným vzdáleným paleozoickým předkem, od kterého jsou odvozené ostatní formy pterygopodů dnešních paryb, je rod *Xenacanthus*, který měl rovný nesrolovaný pterygopod s velmi širokým žlábkem (Leigh-Sharpe, 1926a). Tento stav je považován za primitivní a vyskytuje se například u primitivního druhu žraloka šotka (*Mitsukurina owstoni*), kterému chybí také veškeré přídavné struktury pterygopodů (Leigh-Sharpe, 1924). Široce otevřený pterygopodiální žlábek se sekundárně vyvinul u rejnoků (Leigh-Sharpe, 1922a). Zajímavou strukturu pterygopodu můžeme najít u primitivního druhu žraloka šedého (*Hexanchus griseus*), u kterého jsou pterygopody skryté ve speciálním pouzdru tvořeném břišními ploutvemi (Leigh-Sharpe, 1922c).

Pterygopody paryb disponují, podobně jako většina pářících orgánů ryb, různými strukturami k přichycení přímo ve vejcovodu samice a někdy mohou vejcovod až poškozovat (kupř. Gilbert and Gordon, 1972). Evoluční vývoj této funkce přichycení k samici je jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících vývoj specializovaných vnějších reprodukčních orgánů u samce, jelikož vede k vytváření silnějších a flexibilnějších ploutví a tím předurčených k možnému dalšímu vzniku funkce vnitřního oplození (Rosen a Gordon, 1953).

6. Závěr

Jak bylo ukázáno v předešlých kapitolách, vývin pářících orgánů obecně probíhá u každé skupiny ryb a u paryb odlišným způsobem. U ryb je vývin pářících orgánů spjatý s pohlavním dospíváním a zvyšující se hodnotou androgenů v těle samce (kupř. Grobstein, 1942). Nejčastěji modifikovanou strukturou k páření je řitní ploutev, která je svou polohou a relativní nepotřebností vhodná pro projevení sekundárních pohlavních znaků. Pářící orgán z řitní ploutve formuje obecně buď různé trubicovité struktury pro co nejvíce uzavřený přenos spermií do samice (např. živorodkovití, hladinokovití) nebo naopak flexibilní a pohyblivé paprsky pro co nejpřesnější nasměrování spermií do otvoru samice (např. gudeovití, polozobánkovití). Méně častěji dochází k modifikaci urogenitálních vývodů, které se prodlužují a tvoří "penis" (např. jeskyňovcovití a hlubinářovití). Zcela netypický pářící orgán se vytváří u čeledi hrdlovcovití, který z větší části vzniká z břišních ploutví a pánevního pletence, ale jeho vývin není zcela objasněný.

Vývin pářících orgánů u ryb je podmíněný androgenními hormony vylučovanými z varlat a pářící orgány mohou vznikat i u samic po podání správného množství androgenů. Některé odpadní látky přítomné ve vodních tocích mohou navozovat vývin gonopodií u samic živorodkovitých ryb a měnit jejich reprodukční chování. Některé vytvořené pářící orgány ztrácí schopnost regenerace a po uříznutí ploutve se již nejsou schopné zregenerovat do původního tvaru. Důvod ztráty této schopnosti regenerovat není u pářících orgánů ryb ještě zcela pochopen.

Samci paryb mají vždy vytvořené párové pářící orgány zvané pterygopody, které vyrůstají z vnitřních částí břišních ploutví (Leigh-Sharpe, 1920). Tyto orgány jsou patrné už v embryonálním vývinu a během juvenilního stádia rostou rovnoměrně s tělem. Během pohlavního dospívání se jejich růst zrychluje, což může být spojené se zvyšující se koncentrací androgenů v těle, podobně jako u ryb, ale kromě jedné studie nebyl vliv hormonů na pterygopody jistě potvrzen. Vliv androgenů na vývin pterygopodů tedy stále zůstává neobjasněný.

Evoluce pářících orgánů proběhla u ryb v každé skupině nezávisle, ale nejčastěji v oblasti řitní ploutve. U ryb i paryb je evoluční vývoj těchto orgánů často spojený s vytvářením přichytných struktur pro stabilnější kopulaci se samicí. Paryby se liší od ryb tím, že jejich pterygopody jsou homologickými strukturami vzniklými u společného předka. Nejvýrazněji se vyvinuly pářící orgány u chimér, kde se pterygopody navíc větví a zároveň je přítomný ještě další pár anteriorních pterygopodů z předních částí břišních ploutví a frontální pterygopod na hlavě, který může chybět.

Během studia této problematiky jsem se u mnoha skupin ryb potýkala s nedostatkem literatury, nebo je tato velmi stará. U paryb je tento nedostatek ještě horší, jelikož studie zabývající se detailněji vývinem pterygopodů téměř nejsou k dispozici. Toto shrnutí tedy nemůže obsáhnout vývin všech pářících orgánů a různých vlivů na něj působících. Téma vývinu těchto mnohdy komplexním struktur je ovšem zajímavé a v této oblasti je stále mnoho možností bádání.

7. Seznam literatury

7.1 Přímé citace

- Ahlberg, P., Trinajstić, K., Johanson, Z., Long, J. 2009.** Pelvic claspers confirm chondrichthyan-like internal fertilization in arthrodires. *Nature*, 460(7257), 888-889.
- Angus, R. A., Stanko, J., Jenkins, R. L., Watson, R. D. 2005.** Effects of 17 α -ethynylestradiol on sexual development of male western mosquitofish *Gambusia affinis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 140(3), 330-339.
- Baldwin, F. M. and Goldin, H. S. 1939.** Effects of testosterone propionate on the female viviparous teleost, *Xiphophorus helleri* Heckel. In *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. Society for Experimental Biology and Medicine (New York, NY)* (Vol. 42, No. 3, pp. 813-819). Royal Society of Medicine.
- Baldwin, F. M. and Min-Hsin Li, M. H. 1945.** Induction of ovotestis in estrogen treated adult male teleost, *Xiphophorus helleri*. *The American Naturalist*, 79(782), 281-286.
- Batty, J. and Lim, R. 1999.** Morphological and reproductive characteristics of male mosquitofish (*Gambusia affinis holbrooki*) inhabiting sewage-contaminated waters in New South Wales, Australia. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 36(3), 301-307.
- Berkowitz, P. 1941.** The effects of estrogenic substances in the fish (*Lebistes reticulatus*). *Journal of Experimental Zoology*, 87(2), 233-243.
- Lastein, U., and Deurs, B. 1973.** The copulatory organ of *Pantodon buchholzi* Peters (Teleostei). *Acta Zoologica*, 54(2), 153-160.
- Betancur-R. R., Broughton RE, Wiley EO, Carpenter K, López JA, Li C, Holcroft NI, Arcila D, Sanciangco M, Cureton II JC, Zhang F, Buser T, Campbell MA, Ballesteros JA, Roa-Varon A, Willis S, Borden WC, Rowley T, Reneau PC, Hough DJ, Lu G, Grande T, Arratia G, Ortí G.** The Tree of Life and a New Classification of Bony Fishes. PLOS Currents Tree of Life. 2013 Apr 18 [last modified: 2013 Apr 23]. Edition 1. doi: 10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccea75bb165c8c26288.
- Bortone, S. A. and Cody, R. P. (1999).** Morphological masculinization in poeciliid females from a paper mill effluent receiving tributary of the St. Johns River, Florida, USA. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 63(2), 150-156.
- Bürgin, T. 1990.** Reproduction in Middle Triassic actinopterygians; complex fin structures and evidence of viviparity in fossil fishes. *Zoological journal of the Linnean Society*, 100(4), 379-391.
- Burns, J. R. 1991.** Testis and gonopodium development in *Anableps dowi* (Pisces: Anablepidae) correlated with pituitary gonadotropic zone area. *Journal of Morphology*, 210(1), 45-53.
- Cole, N. J. and Currie, P. D. (2007).** Insights from sharks: evolutionary and developmental models of fin development. *Developmental Dynamics*, 236(9), 2421-2431.
- Collier, A. 1936.** The mechanism of internal fertilization in *Gambusia*. *Copeia*, 1936(1), 45-53.
- Conner, A. H., Nagaoka, M., Rowe, J. W., Perlman, D. (1976).** Microbial conversion of tall oil sterols to C19 steroids. *Applied and environmental microbiology*, 32(2), 310.
- Cummings, J. B. 1943.** Morphogenesis of the gonopodium in *Mollienisia latipinna*. *Journal of Morphology*, 73(1), 1-17.
- Dahn, R. D., Davis, M. C., Pappano, W. N., Shubin, N. H. 2006.** Sonic hedgehog function in chondrichthyan fins and the evolution of appendage patterning. *Nature*, 445(7125), 311-314.
- Davy, J. 1839.** On the male organs of some of the cartilaginous fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 129, 139-149.
- Denton, T. E., Howell, W. M., Allison, J. J., McCollum, J., Marks, B. 1985.** Masculinization of female mosquitofish by exposure to plant sterols and *Mycobacterium smegmatis*. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 35(1), 627-632.
- Dodd, J. M. and Dodd, M. H. I. 1985.** Evolutionary aspects of reproduction in cyclostomes and cartilaginous fishes. In *Evolutionary biology of primitive fishes* (pp. 295-319). Springer US.
- Devadoss, P. 1979.** Observations on the maturity, breeding and development of *Scoliodon laticaudus* Muller and Henle off Calicut coast. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 21(1 & 2), 103-110.

- Drysdale, D. T. and Bortone, S. A. 1989.** Laboratory induction of intersexuality in the mosquitofish, *Gambusia affinis*, using paper mill effluent. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 43(4), 611-617.
- Essenberg, J. M.**
- **1923.** Sex-differentiation in the viviparous teleost *Xiphophorus helleri* Heckel. *The Biological Bulletin*, 45(1), 46-96.
 - **1926.** Complete sex-reversal in the viviparous teleost *Xiphophorus helleri*. *Biological Bulletin*, 51(2), 98-111.
- Eversole, W. J. 1939.** The effects of androgens upon the fish (*Lebistes reticulatus*). *Endocrinology*, 25(2), 328-330.
- Freitas, R., Zhang, G., Cohn, M. J. 2007. Biphasic Hoxd gene expression in shark paired fins reveals an ancient origin of the distal limb domain. *PLoS One*, 2(8), e754.
- Gaisler, J. a Zima, J. 2007.** Zoologie obratlovců. Vydání 2., přepracované. *Academia. Praha.*
- Garnier, D. H., Sourdain, P., Jégou, B. 1999.** Seasonal Variations in Sex Steroids and Male Sexual Characteristics in *Scyliorhinus canicula*. *General and comparative endocrinology*, 116(2), 281-290.
- Gelsleichter, J., Rasmussen, L. E. L., Manire, C. A., Tyminski, J., Chang, B., Lombardi-Carlson, L. 2002.** Serum steroid concentrations and development of reproductive organs during puberty in male bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 26(4), 389-401.
- Gilbert, P. W. and Gordon W, H. 1972.** The clasper-siphon sac mechanism in *Squalus acanthias* and *Mustelus canis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 42(1), 97-119.
- Gordon, M. and Benzer, P. 1945.** Sexual dimorphism in the skeletal elements of the gonopodial suspensoria in xiphorin fishes. *Zoologica*, 30, 57-73.
- Grobstein, C.**
- **1940.** Endocrine and development studies of gonopod differentiation in certain poeciliid fishes, I. The structure and development of the gonopod in *Platypoecilus maculatus*.
 - **1942.** Endocrine and developmental studies of gonopod differentiation in certain Poeciliid fishes. II. Effect of testosterone propionate on the normal and regenerating anal fin of adult *Platypoecilus maculatus* females. *Journal of Experimental Zoology*, 89(2), 305-328.
 - **1947a.** Decline in regenerative capacity of the *Platypoecilus maculatus* gonopodium during its morphogenesis. *Journal of morphology*, 80(2), 145-160.
 - **1947b.** The role of androgen in declining regenerative capacity during morphogenesis of the *Platypoecilus maculatus* gonopodium. *Journal of Experimental Zoology*, 106(3), 313-344.
 - **1948.** Optimum gonopodial morphogenesis in *Platypoecilus maculatus* with constant dosage of methyl testosterone. *Journal of Experimental Zoology*, 109(2), 215-237.
- Hamlett, W. C. 1999.** *Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes*. JHU Press.
- Hertwig, S. T. 2008.** Phylogeny of the Cyprinodontiformes (Teleostei, Atherinomorpha): the contribution of cranial soft tissue characters. *Zoologica Scripta*, 37(2), 141-174.
- Hopper, A. F.**
- **1949a.** Development and regeneration of the anal fin of normal and castrate males and females of *Lebistes reticulatus*. *Journal of Experimental Zoology*, 110(2), 299-320.
 - **1949b.** The effect of ethynyl testosterone on the intact and regenerating anal fins of normal and castrated females and normal males of *Lebistes reticulatus*. *Journal of Experimental Zoology*, 111(3), 393-414.
 - **1965.** Inhibition of regeneration of the gonopodium of the guppy by treatment with thiouracil. *Journal of Experimental Zoology*, 159(2), 231-239.
- Howell, W. M., Black, D. A., Bortone, S. A. 1980.** Abnormal expression of secondary sex characters in a population of mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*: evidence for environmentally-induced masculinization. *Copeia*, 676-681.
- Howell, W. M. and Denton, T. E. 1989.** Gonopodial morphogenesis in female mosquitofish, *Gambusia affinis affinis*, masculinized by exposure to degradation products from plant sterols. *Environmental Biology of Fishes*, 24(1), 43-51.
- Hopper, A. F. and Wallace, E. 1970.** Anal fin regeneration in thiouracil-treated guppies. *Journal of Experimental Zoology*, 173(3), 251-261.

- Tian, H., Li, Y., Wang, W., Wu, P., Ru, S. 2012.** Exposure to monocrotophos pesticide during sexual development causes the feminization/demasculinization of the reproductive traits and a reduction in the reproductive success of male guppies *Poecilia reticulata*. *Toxicology and applied pharmacology*.
- Hubbs C. L. and Turner, C. L. 1939.** Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae.
- Ishii, S. 1957.** Effects of estradiol benzoate on induction of gonopodial-like structure by testosterone in females of the guppy, *Lebistes reticulatus*. *J. Fac. Sci., Univ. Tokyo*, 149-162.
- Kottelat, M. and Lim, K. K. 1999.** Mating Behavior of *Zenarchopterus gilli* and *Zenarchopterus buffonis* and Function of the Modified Dorsal and Anal Fin Rays in Some Species of *Zenarchopterus* (Teleostei:Hemiramphidae). *Copeia*, 1097-1101.
- Kuntz, A. 1914.** Notes of the habits, morphology of the reproductive organs, and embryology of the viviparous fish *Gambusia affinis*. US Government Printing Office.
- LaMarca, 1964.** LaMarca, M. J. (1964). The functional anatomy of the clasper and clasper gland of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis* (Cuvier). *Journal of Morphology*, 114(2), 303-323.
- Leigh-Sharpe, W. H.**
- **1920.** Memoir, I. The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. *Journal of morphology*, 34, 245-265.
 - **1921.** Memoir II. The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. *Journal of Morphology*, 35, 359-380.
 - **1922a.** Memoir III. Leigh-Sharpe, W. H. (1922). The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. *Journal of morphology*, 36, 191-243.
 - **1922b.** Memoir IV. Leigh-Sharpe, W. H. (1922). The comparative morphology of the secondary sexual characters of holocephali and elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons, and clasper glands. *Journal of morphology*, 36(2), 199-220.
 - **1922c.** Memoir V. The comparative morphology of the secondary sexual characters of holocephali and elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons, and clasper glands. *Journal of morphology*, 36(2), 221-242
 - **1926a.** Memoir X. Leigh-Sharpe, W. H. (1926). The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons, and clasper glands. *Journal of morphology*, 42(1), 335-348.
 - **1926b.** Memoir, XI. The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons, and clasper glands, together with a dissertation on the Cowper's glands of Homo. *Journal of Morphology*, 42(1), 349-358.
- Long, J. A., Trinajstic, K., Young, G. C., Senden, T. 2008.** Live birth in the Devonian period. *Nature*, 453(7195), 650-652.
- Long, J. A., Trinajstic, K., Johanson, Z. 2009.** Devonian arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates. *Nature*, 457(7233), 1124-1127.
- Marcus, J. M. and McCune, A. R. 1999.** Ontogeny and phylogeny in the northern swordtail clade of *Xiphophorus*. *Systematic Biology*, 48(3), 491-522.
- Marsheck, W. J., Kraychy, S., Muir, R. D. 1972.** Microbial degradation of sterols. *Applied microbiology*, 23(1), 72-77.
- Matthews, L. H. 1950.** Reproduction in the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunner). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 247-316.
- Meisner, A. D. 2001.** Phylogenetic systematics of the viviparous halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae: Zenarchopterinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133(2), 199-283.
- Meisner, A. D. and Burns, J. R. 1997a.** Testis and andropodial development in a viviparous halfbeak, *Dermogenys* sp. (Teleostei: Hemiramphidae). *Copeia*, 44-52.
- Mohsen, T. 1959.** Differential effects of various androgens on somatic growth and on gonopodial development in the cyprinodont: *Lebistes reticulatus*. *Growth*, 23, 303-311
- Nelson, G. G. 1975.** Anatomy of the male urogenital organs of *Goodea atripinnis* and *Characodon lateralis* (Atheriniformes: Cyprinodontoidae), and *G. atripinnis* Courtship. *Copeia*, 475-482.

- Offen, N., Meyer, A., Begemann, G. 2009.** Identification of novel genes involved in the development of the sword and gonopodium in swordtail fish. *Developmental Dynamics*, 238(7), 1674-1687.
- Ogino, Y., Katoh, H., Yamada, G. 2004.** Androgen dependent development of a modified anal fin, gonopodium, as a model to understand the mechanism of secondary sexual character expression in vertebrates. *FEBS letters*, 575(1), 119-126.
- Parenti, L. R.**
- **1981.** A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). Bulletin of the AMNH; v. 168, article 4.
 - **1986.** Homology of pelvic fin structures in female phallostethid fishes (Atherinomorpha, Phallostethidae). *Copeia*, 305-310.
- Peden, A. E. 1972.** The function of gonopodial parts and behavioral pattern during copulation by *Gambusia* (Poeciliidae). *Canadian Journal of Zoology*, 50(7), 955-968.
- Peden, A. E. 1972.** Differences in the external genitalia of female gambusiin fishes. *The Southwestern Naturalist*, 265-272.
- Regan, C. T. 1913.** A Revision of the Cyprinodont Fishes of the Subfamily Poeciliinae. *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 83, No. 4, pp. 977-1018). Blackwell Publishing Ltd.
- Rosen, D. E. and Tucker, A. 1961.** Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 1961(2), 201-212.
- Sangster, W. 1948.** A Study of the Quantitative Effects of Ethynyl Testosterone upon the Sword and Gonopodium of *Xiphophorus hellerii*. *Physiological Zoology*, 21(2), 134-147.
- Shibukawa, K., Tran, D. D., & Tran, L. X. 2012.** *Phallostethus cuulong*, a new species of priapiumfish (Actinopterygii: Atheriniformes: Phallostethidae) from the Vietnamese Mekong. *Zootaxa*, 3363, 45-51.
- Sigmund, L., Houba, M., Polcarová, V., Rob, P., Hanák, V., Pravda, O. 1994.** Zoologie strunatců. Karolinum.
- Stahlschmidt-Allner, P., Allner, B., Römbke, J., Knacker, T. 1997.** Endocrine disrupters in the aquatic environment. *Environmental Science and Pollution Research*, 4(3), 155-162.
- Suarez, S. S. 1975.** The reproductive biology of *Ogilbia cayorum*, a viviparous brotulid fish. *Bulletin of Marine Science*, 25(2), 143-173.
- Tarp, F. H. 1951.** *A revision of the family Embiotocidae (the surfperches)* (Doctoral dissertation, Stanford).
- Trinajstić, K., Long, J. A., Johanson, Z., Young, G., Senden, T. 2012.** New morphological information on the ptyctodontid fishes (Placodermi, Ptyctodontida) from Western Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(4), 757-780.
- Turner, C. L.**
- **1941a.** Morphogenesis of the gonopodium in *Gambusia affinis affinis*. *Journal of Morphology*, 69(1), 161-185.
 - **1941b.** Regeneration of the gonopodium of *Gambusia* during morphogenesis. *Journal of Experimental Zoology*, 87(2), 181-209.
 - **1941c.** Gonopodial characteristics produced in the anal fins of females of *Gambusia affinis affinis* by treatment with ethynyl testosterone. *Biological Bulletin*, 80(3), 371-383.
 - **1942a.** Morphogenesis of the gonopodial suspensorium in *Gambusia affinis* and the induction of male suspensorial characters in the female by androgenic hormones. *Journal of Experimental Zoology*, 91(2), 167-193.
 - **1942b.** A quantitative study of the effects of different concentrations of ethynyl testosterone and methyl testosterone in the production of gonopodia in females of *Gambusia affinis*. *Physiological Zoology*, 15(3), 263-280.
 - **1946.** Turner, C. L. (1946). Male secondary sexual characters of *Dinematichthys iluocoeteoides*. *Copeia*, 1946(2), 92-96.
 - **1947.** The rate of morphogenesis and regeneration of the gonopodium in normal and castrated males of *Gambusia affinis*. *Journal of Experimental Zoology*, 106(2), 125-143.
 - **1950.** The skeletal structure of the gonopodium and gonopodial suspensorium of *Anableps anableps*. *Journal of Morphology*, 86(2), 329-365.

- **1960.** The effects of steroid hormones on the development of some secondary sexual characters in cyprinodont fishes. *Transactions of the American Microscopical Society*, 79(3), 320-333.
- Turner, C. L., Mendoza, G., Reiter, R. 1962.** Development and comparative morphology of the gonopodium of goodeid fishes. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 69, 571-586.
- Tyminski, J. P. 2007.** *Androgen receptors in the bonnethead shark, Sphyrna tiburo: CDNA cloning and tissue-specific expression in the male reproductive tract* (Doctoral dissertation, University of South Florida).
- Wiebe, J. P. 1968.** The reproductive cycle of the viviparous seaperch, *Cymatogaster aggregata* Gibbons. *Canadian Journal of Zoology*, 46(6), 1221-1234.
- Wourms, J. P.**
 - **1977.** Reproduction and development in chondrichthyan fishes. *American Zoologist*, 17(2), 379-410.
 - **1981.** Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, 21(2), 473-515.
 - **1997.** The rise of fish embryology in the nineteenth century. *American zoologist*, 37(3), 269-310.
- Zauner, H., Begemann, G., Mari-Beffa, M., Meyer, A. 2003.** Differential regulation of msx genes in the development of the gonopodium, an intromittent organ, and of the „sword“, a sexually selected trait of swordtail fishes (*Xiphophorus*). *Evolution & development*, 5(5), 466-477.

7.2 Nepřímé citace

- Al-Uthman, H. S. 1960.** Reivision of the Pacific forms of the tribe Starksiiidi. *The Texas journal of science*, 12, 163-175.
- Anderson and Collette, 1991.** Anderson, W. D., & COLETTE, B. (1991). Revision of the freshwater viviparous halfbeaks of the genus *Hemirhamphodon* (Teleostei: Hemiramphidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 2(2), 151-176.
- Atz, J. W. 1964.** *Intersexuality in fishes*. Academic Press.
- Carrier, J. C., Pratt, H. L., Castro, J. J. 2004.** Reproductive biology of elasmobranchs. *CRC Marine Biology Series*.
- Collenot, 1969.** Collenot, G. (1969). Étude biométrique de la croissance relative des ptérygopodes chez la roussette *Scyliorhinus canicula* (L.). *Cahiers de Biologie marine*, 10(3).
- Dulzetto, F.**
 - **1932.** Sulla struttura del testicolo di *Gambusia holbrookii* (Grd.). *Italian Journal of Zoology*, 3(1), 57-61.
 - **1933.** La struttura del testicolo di *Gambusia holbrooki* (GRD) e la sua evoluzione in rapporto con lo sviluppo del gonopodio. *Archivio Zoologico Italiano*, 19, 405-431.
- Mohsen, T. 1961.** Sur la présence d'un organe copulateur interne, très évolué chez *Skiffia lermæ* (Cyprinodonte, Goodeidae). *Compt. Rend. Seanc. Acad. Sci., Univ. Dakar*, 252, 3327-3329.
- Penrith, M. L. 1969.** The systematics of the fishes of the family Clinidae in Southern Africa. *Ann. S. Afr. Mus.* 55, 1-121.
- St. Amant, 1941.** The effect of castration upon the growth and differentiation of the gonopodium of *Gambusia affinis* (Unpublished Ph.D. thesis, Northwestern University).
- Thormahlen de Gil, A. L. 1949.** Estudio biológico y experimental de las adaptaciones (eurihalinidad) del pez vivíparo *Jenynsia lineata*. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Zoología*, 5, 441-540.