

**UNIVERZITA KARLOVA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA EKOLOGIE**



**Antagonistická selekce
a evoluce pohlavního dimorfismu
ve zbarvení u halančků
(Cyprinodontiformes: Aplocheilidae,
Rivulidae)**

Bakalářská práce

Barbora Barančíková

**Školitel: Ondřej Sedláček
Konzultant: Lukáš Kratochvíl**

Praha 2006

Abstrakt

Vlivem pohlavního výběru vznikají u samců často extravagantní struktury nebo nápadné zbarvení. Tyto znaky však často pozorujeme, byť většinou v redukované formě, i u samic. Hlavním důvodem je přítomnost genetické korelace mezi pohlavími, která způsobuje, že je-li jedno pohlaví selektováno na určitou vlastnost, objeví se tato i u pohlaví druhého. Přírodní výběr představuje často protichůdný selekční tlak působící proti hypertrofii sekundárních pohlavních znaků. Znaky vyvíjející se pod současným tlakem obou typů selekce nebývají pro samce i samice stejně výhodné a celková výslednice působení přírodního a pohlavního výběru se tak u jednotlivých pohlaví liší. U druhů, kde genetická korelace svazuje evoluci sekundárních pohlavních znaků obou pohlaví potom antagonistická selekce vnucuje určitému znaku kompromisní hodnotu mezi projevem u samců a projevem u samic. Cílem této práce bylo sestavit fylogenezi halančíků, resp. čeledí Aplocheilidae a Rivulidae, otestovat existenci genetické korelace mezi pohlavími a diskutovat její důsledky pro evoluci pohlavně dimorfního zbarvení. Testované druhy (celkem 48) jsem vybírala tak, aby byly zastoupeny všechny hlavní fylogenetické linie v rámci skupiny. Celkovou pestrost ryb hodnotilo 24 respondentů ze standardně pořízených fotografií. Názory respondentů spolu prokazatelně korelovaly. Výsledky ukázaly, že samci jsou celkově pestřejší než samice, přičemž existuje prokazatelná závislost mezi pestrostí samic a samců. Pomocí robustní regrese a analýzy fylogeneticky nezávislých kontrastů jsem zjistila, že existence genetické korelace je v rámci skupiny ancestrálním znakem a během evoluce halančíků došlo pravděpodobně několikrát nezávisle k jejímu rozbití. Toto rozvázání následně umožnilo vznik výrazného pohlavního dimorfismu s velmi pestrými samci a kryptickými samicemi.

Úvod

Již děti v útlém věku dokáží odlišit psa od papouška a králíka od kočky. Pravda, větším problémem je pro ně u mnoha zvířecích druhů rozeznat jednotlivá pohlaví v rámci jednoho stejného druhu, přesto odliší kohouta od slepice. Proč? Zeptejte se a dostane se vám společně s napůl překvapeným, napůl blahosklonným výrazem obličeje odpovědi typu „No přece kohout je barevnější, větší, má ocas a hřebínek.“ Všem nám to je jasné, kohout se slepicí, samec a samice, jsou fenotypově nestejní a druh kur domácí (*Gallus domesticus*) je pohlavně dimorfní. Pohlaví se navzájem liší zpravidla v morfologických sekundárních pohlavních znacích. K jejich evoluci přispívá pohlavní výběr, jehož směr a intenzita se může velmi lišit u každého z pohlaví. Pohlavní výběr je široce uznáván jako řídicí síla evoluce většiny extravagantních samčích znaků (Darwin 1871). Samice si nevybírají partnery náhodně, preferují samce vykazující přítomnost znaků signalizujících jejich kvalitu. Obvykle se jedná o zvýrazněné až hypertrofované fyzické rysy nebo ozdoby na těle samců, které samci předvádějí nejen při námluvách, ale též během agresivního střetnutí mezi sebou navzájem. Výhodnost páření s vybranými samci může mít více příčin. Přímo výhodou pro samici by mohlo být, že vitálnější samci mohou věnovat více energie péči o potomstvo, nenakazí potomky ani samici parazity (Hillgarth 1996, Møller et al. 1999), případně mohou předat svou vitalitu potomstvu negenetickou cestou. Jiná hypotéza předpokládá, že přítomnost určitých znaků může signalizovat kvalitu samčích genů, s čímž je spojena kvalita budoucího potomstva (Møller & Alatalo 1999). Někdy samice volí sexuálního partnera, který se sice o své potomky příliš nestará, ale který je co nejvíce atraktivní pro ostatní samice. Nevýhoda, kterou představuje výběr takového samce pro vyvedení vlastních mláďat, je zde kompenzována tím, že synové zdědí atraktivnost po svém otci a v další generaci budou mít větší šanci se rozmnožit (Weatherhead 1994).

Sekundární pohlavní znaky selektované pohlavním výběrem nacházíme napříč celou živočišnou říší, u obratlovců i bezobratlých. Často se setkáváme s obrázky samců roháče obecného (*Lucanus cervus*), kteří bojují pomocí mohutných kusadel. Známé jsou rohy nosorožníků, stejně jako peří mnoha ptáků, nápadné svým zbarvením i tvarem. Klasickým a často citovaným příkladem je bažant argus (*Argusianus argus*) a jeho samice preferující samce s delšími ručními letkami.

Kromě ptáků předvádějí například jeleni paroží, lvi svou hřivu nebo agamy rozličné výčnělky a trny na těle (Ord & Start-Fox 2006). Z ryb mečovky (*Xiphophorus*) poskytují příklad evoluce dekorativních rysů pod vlivem pohlavního výběru. Svě jméno dostaly podle hrotovitě prodlouženého dolního okraje samčí ocasní ploutve. Tento „meč“ je u některých druhů přítomen, u dalších chybí. Srovnávací analýzy pomohly odhalit, že „meče“ se vyvinuly několikrát nezávisle (Meyer et al. 1994 ex Mank & Avise 2006) a že to byly samičky, které svou náklonností k páření se samečky vykazujícími tento znak nastartovaly vývoj samotného „meče“.

Pohlavně selektované však nejsou pouze morfologické struktury nebo excesivní zbarvení. Pod vlivem pohlavního výběru se formují též epigamní projevy samců zahrnující mimo jiné zpěv ptáků. Obecně jsou působením pohlavního výběru selektováni jedinci s větší sexuální zdatností, tj. jedinci, kteří dokáží získat sexuálního partnera efektivněji než jejich konkurenti, jedinci stejného druhu a stejného pohlaví. Samci bývají obvykle vystaveni intenzivnějším pohlavnímu výběru. Příčinou jsou obecně vyšší náklady samic vložené do rozmnožování (Darwin 1871). Samičí investice už jen do tvorby pohlavních buněk značně převyšují samčí a obvykle jsou samice i tím pohlavím, které pečuje o potomstvo. Organismy mají k dispozici pouze omezené zdroje a následkem toho řeší trade-off mezi rozmnožováním a investicí do vlastního přežívání, reparačních mechanismů apod. Tedy, protože jsou limitovány zdroji a vkládají větší investice do reprodukce, hledají samice co nejkvalitnějšího otce pro svá budoucí mláďata. Narozdíl od samců, jejichž vklad do rozmnožování je i přes omezené zdroje snesitelný, a proto se snaží spářit s co nejvyšším počtem samic a zvýšit tak svoji fitness (Andersson & Iwasa 1996). Doposud řečené platí pro druhy, kde péči o potomstvo obstarává samice. Uvnitř ohromného množství druhů živočichů nalezneme též jiné reprodukční strategie. V závislosti na nich reaguje pohlavní výběr. Pokud samec pomáhá při výchově, zvyšují se jeho náklady na reprodukci a obráceně také on si začíná mezi samicemi vybírat. U druhů, kde si pohlaví vyměnila rodičovské role, dochází následně k prohození rolí i v působení pohlavního výběru. Obecně pohlavní výběr působí účinněji u druhů, kde stačí k výchově mláďat jeden z rodičů (Flegr 2005), protože vklad energie obou partnerů do péče o potomky je extrémně nerovnoměrný.

Struktury vyvíjející se pod tlakem pohlavního výběru sice svému nositeli přinášejí úspěch u opačného pohlaví v okamžiku námluv, většinou však na úkor zbylé (a často delší) části života, kdy představují značný handicap. Hypertrofované

znaky snižují obvykle čas dožití organismu. Ať už díky nákladnosti tvorby a udržení konkrétního znaku (Basolo & Alcaraz 2003) nebo zvýšení pravděpodobnosti predace (Stuart-Fox et al. 2003). Jeleni musí každoročně věnovat velkou část energie do tvorby paroží, páv s dlouhými ocasními krovkami má při úprku před predátorem potíže rychle vylétnout na strom, barevnou rybu snadněji spatří volavka nebo ledňáček. Například u lvic mají větší úspěch samci s tmavou hřívou před ostatními s hřívou pískově žlutou, ale „černohříváci“ jsou drženi pod kontrolou díky nevýhodě, kterou jim přináší přehřívání těla (West & Packer 2002 ex Caro 2005). Je tedy jasné, že proti pohlavnímu výběru stojí další síla, velice důležitá nejen pro evoluci morfologických struktur – přírodní výběr (Darwin 1859). Přírodní výběr selektuje jedince schopné lépe vzdorovat vlivům biotických a abiotických faktorů vnějšího prostředí, jedince s větší životaschopností či plodností. Budou-li hypertrofované struktury snižovat fitness jedince, přírodní výběr je zredukuje.

Obecně tyto dva typy selekce často působí proti sobě navzájem a míra exprese sekundárního pohlavního znaku je dána výslednicí protitlaků výběru pohlavního a přírodního (Millar et al. 2006). Ale, nejenže pohlavní a přírodní výběr mají obecně protichůdné účinky, navíc každý působí různou silou na jiné pohlaví. Znaky vyvíjející se pod současným tlakem obou typů selekce nebývají pro samce a pro samice stejně výhodné (Lindenfors 2002, Holland & Rice 1999) a celková výslednice působení přírodního a pohlavního výběru se tak u jednotlivých pohlaví liší. Toto označujeme jako antagonistickou selekci. Zatímco u samců je síla pohlavního výběru dostatečná k překonání vlivu výběru přírodního, náklady na vznik a udržení z pohledu přírodního výběru nevýhodného znaku selektují proti expresi ozdob a výrazných rysů u samic. Celkově by tak mělo působení rozdílných tlaků ústit v evoluci pohlavního dimorfismu.

Přesto u množství druhů pozorujeme i u samic znaky, na které je selektováno pohlavním výběrem pouze u samců. Kde vyrůstají samcům jelena wapiti parohy, objevují se u jejich samic ostré kostnaté výrůstky. Samice sobů mají parohy, které jsou zmenšeninou samčích. Ostruhy samců kura se u samic vyskytují ve formě rudimentů (Darwin 1871). Vzniku pohlavního dimorfismu totiž v řadě taxonů může bránit (nebo ho brzdit) genetická korelace mezi pohlavími, která způsobuje, že je-li jedno pohlaví selektováno na určitou vlastnost, objeví se tato i u pohlaví druhého (Jensen et al. 2003). U druhů, kde genetická korelace takto svazuje evoluci sekundárních pohlavních znaků obou pohlaví, potom antagonistická selekce vnucuje

určitému znaku kompromisní hodnotu mezi projevem u samců a projevem u samic. Protichůdné tlaky přírodního a pohlavního výběru tedy ovlivňují obě pohlaví společně, avšak bez svázání evoluce znaků samců a samic genetickou korelací by pravděpodobně tyto dva typy selekce působily odlišně na každé pohlaví. Například pohlavní výběr selektující na vyšší barevnost samců bude díky genetické korelaci vybarvovat i samice. Pestrost samic se tak při působení genetické korelace mezi pohlavími ustálí na hodnotě, kde jsou barevnější než při její nepřítomnosti. Samicím však vyšší barevnost nepřináší užitek. Naopak, predace – obecně přírodní výběr - tlačí na krypsi. Zbarvení obou pohlaví se tak ustálí na kompromisní hodnotě. Projev daného znaku vázaného genetickou korelací může nabývat různých hodnot, ale vždy jen s malým rozdílem mezi samcem a samicí.

Genetická korelace mezi pohlavími nemusí být jediným mechanismem, který má na svědomí společný fenotyp samčího a samičího pohlaví. Je zřejmé, že díky přítomnosti genetické korelace dochází k evolučnímu vzniku znaku, na který je selektováno pohlavním výběrem pouze u samců, současně u obou pohlaví. Následně se může objevit pohlavní dimorfismus díky ztrátě znaku u samic řízené přírodním výběrem (Ord & Start-Fox 2006). V některých liniích ale nastává pohlavní dimorfismus jako důsledek evolučních zisků pouze u samců, který je v několika případech následován evolucí daných znaků u samic. Dáno tím, že pohlaví sdílejí ohromnou většinu genomu, bude vnitro- i mezi- pohlavní výběr nejspíše upřednostňovat evoluci stejných ozdobných znaků u samců i u samic. Zde se ukazuje, že samci uskutečňovaná volba je další mechanismus, kterým se u samic může vyvíjet určitý znak a tudíž kterým je možno vysvětlit existenci znaků u obou pohlaví (Griggio et al. 2005, Amundsen 2000). Naproti tomu například samice ještěřů bývají často pozorovány, jak brání teritorium využitím vizuálních signálů (např. Martins 1993, Baird & Sloan 2003 ex Ord & Start-Fox 2006). Toto naznačuje, že kompetice samice-samice je více pravděpodobná jako důvod sekundárního zisku znaku u samic než samci uskutečňovaná volba. Vnitropohlavní spory o teritoria a jiné zdroje mezi členy obou pohlaví jsou dokumentovány ve velkém množství taxonů (např. ryby – Forsgren et al. 2004, ještěři – Martins 1993, ptáci – Siefferman & Hill 2005). Také se může stát, že samice nebudou upřednostňovat samce s hypertrofovanými rysy. Pohlavní výběr tak nebude hrát roli (nebo jen omezenou) v evoluci sekundárních pohlavních znaků. Samci se nebudou vyvíjet pod tlakem samičí volby a hlavní slovo v rámci obou pohlaví bude mít přírodní výběr. Millar et al.

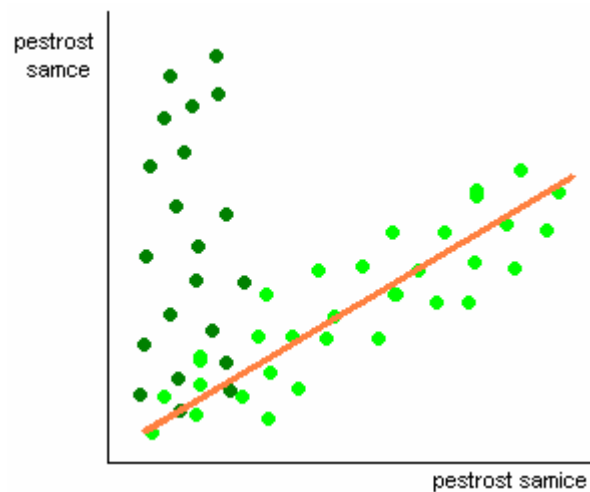
uvádí, že samičí výběr je u živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) na různých lokalitách založen na jiných kriteriích, tedy že pohlavní výběr je geograficky proměnlivý (Millar et al. 2006).

Zpět k hypotéze genetické korelace. Je-li genetická korelace mezi pohlavími v linii ancestrálním znakem a v jednom okamžiku se zde objeví pohlavní dimorfismus, pravděpodobně převážil jeden ze selekčních tlaků a došlo k rozbití genetické korelace mezi samci a samicemi. Obecně, zda dojde k rozbití genetické korelace, závisí na poměru selekčních tlaků a výslednice těchto sil se u některých živočichů může lišit od lokality k lokalitě. Tímto se řeší problém antagonistické selekce, pohlavní a přírodní výběr působí sice stále proti sobě, ale již na každé pohlaví zvlášť. Vrátime-li se k předešlému příkladu s barevností, mohou se samci vybarvovat pod tlakem samičí volby a samice mohou zůstat kryptické, působí-li na ně přírodní výběr tímto směrem. Genetická korelace by se měla projevit při mezidruhovém srovnání. Tento postup nebyl zatím příliš využíván. Testování působení genetické korelace mezi pohlavími probíhalo spíše na vnitrodruhové úrovni a mezidruhové studie se objevují až v poslední době (Ord & Start-Fox 2006). Je totiž pravdou, že soubory zahrnující vyšší taxonomické úrovně mohou být díky počtu dat pro analýzu velmi náročné, ne-li nezvládnutelné. Přitom rozsáhlá fylogeneze dovoluje pohled na obecné vzorce v evolučním lese, které by nemusely být nutně viditelné z blízkého pohledu na jednotlivé stromy (Mank & Avise 2006).

Ve své práci jsem se zaměřila na testování hypotézy predikující, že k evoluci výrazných, hypertrofovaných znaků samců nastává v liniích, v nichž došlo k rozbití genetické korelace mezi samčím a samičím pohlavím. V tomto konkrétním případě jde o evoluci excesivního zbarvení. Předpokládám, že samci druhů, kde genetická korelace stále svazuje evoluci druhotných pohlavních znaků u samců a samic, se ukáží být méně nápadně zbarvení než samci druhů, u kterých došlo k jejímu rozbití, protože přírodní a pohlavní výběr již ovlivňuje každé pohlaví zvlášť (viz Obr. 1).

Pro studie zabývající se tématem působení pohlavního výběru jsou v rámci obratlovců využívány často živorodky (Poeciliidae) z řádu Cyprinodontiformes (Houde 1997, Magurran 2005). Já jsem zvolila jim příbuznou skupinu, jikry kladoucí halančičky čeledí Aplocheilidae a Rivulidae (Parenti 1981). Vyznačují se vysokou druhovou diverzitou, kdy se jednotlivé druhy velmi liší mírou pohlavního dimorfismu.

Z tohoto důvodu se zdají být vhodnou skupinou pro provedení mezidruhového srovnání.



Obr. 1. Předpokládaný výsledek testování rozbití korelace. Světle zelené body znázorňují druhy, kde genetická korelace mezi pohlavími existuje, tmavě zelené pak druhy, kde došlo k jejímu rozbití.

Ryby čeledí Aplocheilidae a Rivulidae jsou tropickými až subtropickými obyvateli Afriky, Střední a Jižní Ameriky a Asie. Jejich domovem je tropický deštný les, africká savana i americká pampa. Osidlují stojaté i tekoucí vody. V savanách se s nimi setkáme typicky v bažinách a močálech bohatě zarostlých vodními rostlinami, často silně znečištěných, protože slouží jako napajedla zvěře a dobytka. V tropických deštných lesích je můžeme očekávat ve stinných lesních tůních. Z vod tekoucích jsou pro halančičky obvyklé malé, pomalu proudící potoky deštných lesů (Seegers 1997a, b, Seegers 2000, Vitek & Kadlec 2001). Vysychavé vody osidlují anuální halančičky se specifickým způsobem embryonálního vývoje, který je přerušován jedním až třemi stadii klidu – diapauzami, které umožňují přežít suché období v dormantním stavu (Murphy & Collier 1997). Takto dokáží jikry přežít řádově týdny, měsíce až roky při minimální energetické spotřebě. Z amerických anuálů můžeme uvést rody *Rachovia*, *Terranatos* (Murphy et al. 1999), skupinu *Cynolebias* s.l. (Murphy & Collier 1997), v Africe jde např. o rody *Nothobranchius* (Murphy & Collier 1997) či *Callopanchax* (Murphy et al. 1998).

Halančáci jsou početnou skupinou s širokou paletou typů zbarvení jednotlivých druhů, vykazující různou míru pohlavního dimorfismu, resp. dichromatismu. Od druhů s pestře zbarvenými oběma pohlavími (Obr. 2a, b), přes druhy s kryptickými samicemi a pestrými pouze samci (Obr. 2c, d), až k těm, kde jsou obě pohlaví nenápadná (Obr. 2e, f). Uvnitř čeledí Aplocheilidae a Rivulidae obecně převažuje sociální systém založený na teritorialitě samců, přesto nemálo druhů tvoří společenstva hejnová. Teritoria mohou vznikat dočasně v době tření jako např. u skupiny *Cynolebias*, nebo trvale jako u některých druhů rodu *Rivulus*. V takovém uspořádání žijí samice soliterně nebo v hejnu společně s juvenilními jedinci. Mezi hejnové je řazeno několik druhů patřících např. do rodů *Aphyosemion*, *Fundulopanchax*, *Renova* (Vítek & Kadlec 2001) nebo *Nothobranchius* (Haas 1976). Jak jsem uvedla dříve, na vybrané skupině chci testovat existenci genetické korelace pomocí mezidruhového srovnání. Výchozím bodem těchto analýz je známá fylogeneze a zpracovaný kladogram. Bohužel komplexní fylogeneze halančíků sestavena není, přesto v mnoha již existujících studiích jsou zpracovány fylogenetické vztahy na mezirodové a vnitrorodové úrovni (viz Tab. 1).

Cílem této práce bylo pokusit se o sestavení fylogeneze halančíků, resp. čeledí Aplocheilidae a Rivulidae, a dále pak otestovat existenci genetické korelace mezi pohlavími a její důsledky pro evoluci pohlavně dimorfního zbarvení. Jedním z výsledků by měla být informace o tom, kolikrát během evoluce skupiny k rozbití genetické korelace došlo, tj. první kvantitativní zhodnocení frekvence rozbití genetické korelace.



(a)



(b)



(c)



(d)



(e)



(f)

Obr. 2. Halančící vykazují různou míru pohlavního dimorfismu: (a,b) *Aphyosemion australe*, (c, d) *Nothobranchius rachovii*, (e, f) *Cynolebias griseus*. Vlevo samice, vpravo samci.

Metodika

S využitím literárních zdrojů jsem sestavila kladogram čeledí Aplocheilidae a Rivulidae (viz Tab. 1). Celkový kladogram halančků, resp. řádu Cyprinodontiformes, sestaven není, existuje přesto dostatek prací dokládajících fylogenezi na mezirodové a vnitrorodové úrovni. Fylogenetický strom čeledí Aplocheilidae a Rivulidae jsem utvořila metodou supertree (Mank & Avise 2006) z kladogramů shrnujících příbuzenské vztahy na úrovni rodů společně s těmi, které zpracovávají fylogenezi uvnitř jednotlivých rodů. Většina autorů využívá analýzy mitochondriální 12S a 16S rRNA a cytochromu b, najdou se však i studie založené na morfologii či ekologii ryb.

Tab. 1. Literární zdroje kladogramů jednotlivých skupin.

Taxon	Použitá metoda	Zdroj
podřád <i>Aplocheiloidei</i>	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1997
rod <i>Aphyosemion</i>	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1998
rod <i>Fundulopanchax</i>	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1998
rod <i>Nothobranchius</i>	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1997
rod <i>Epiplatys</i>	morfologie	Aarn & Shepherd 2001
rod „ <i>Roloffia</i> “	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1998
rod <i>Aphyoplatys</i>	morfologie	Aarn & Shepherd 2001
rod <i>Pseudepiplatys</i>	morfologie	Aarn & Shepherd 2001
čeleď <i>Rivulidae</i>	sekvence mtDNA	Murphy et al. 1999
rody <i>Cynolebias</i> , <i>Austrolebias</i> , <i>Megalebias</i>	morfologie	Costa 2002
rod <i>Nematolebias</i>	sekvence mtDNA	Hrbek & Larson 1999
rod <i>Cynopoecilus</i>	sekvence mtDNA	Hrbek & Larson 1999
rod <i>Aplocheilus</i>	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1997
rod <i>Pachypanchax</i>	sekvence mtDNA	Murphy & Collier 1997

Pod označení „*Roloffia*“ jsou zahrnuty rody *Archiaphyosemion*, *Scriptaphyosemion* a *Callopanchax*. Některé druhy jsou v různých pracích uváděny pod různými synonymy, na což bylo nutné dávat pozor při sestavování kladogramu. Např. *Micromoema xiphophora* je označovaná jako *Pterolebias xiphophorus* (Murphy et al. 1999), *Gnatholebias zonatus* jako *Pterolebias zonatus* (Murphy et al. 1999), *Aphyolebias wischmanni* jako *Pterolebias peruensis* (Murphy et al. 1999), *Papiliolebias* pod starším názvem *Plesiolebias* (Murphy et al. 1999) a *Simpsonichthys* jako *Cynolebias* (Costa 2002). Rodové názvy ve fylogenetickém stromu jsem použila podle databáze Killi-Data Online (Huber 2006). Rodové postavení *Paranothobranchius* jsem použila dle Seegerse (1985).

Na podkladě sestaveného kladogramu jsem vybrala po jednom druhu reprezentujícím každý z rodů, u obzvláště diverzifikovaných rodů jako jsou *Aphyosemion*, *Fundulopanchax*, *Epiplatys* či *Rivulus* potom více druhů tak, aby byly zastoupeny jednotlivé hlavní fylogenetické linie uvnitř rodu, celkem 48 druhů. Bohužel jsem nemohla zahrnout některé druhy, protože nebyly dostupné vhodné fotografie, z afrických *Pronothobranchius*, *Fundulosoma*, z jihoamerických *Maratecoara*. Vybraní zástupci pokrývají současně fylogenezi a co nejširší škálu pestrosti. Protože hodnocení probíhalo pomocí respondentů, musela jsem použít tolik vzorků, aby při jejich hodnocení lidé neztráceli pozornost a byli schopni zodpovědně posoudit celý představovaný soubor (u každého druhu respondent hodnotil samce i samici, hodnocených fotografií bylo tedy 96). Současně jsem potřebovala dostatek dat pro statistickou analýzu a testování hypotézy. 48 druhů je kompromisem mezi těmito dvěma požadavky.

Jak jsem již zmínila výše, k posouzení pestrosti jsem využila metody hodnocení pomocí respondentů. Tato metoda se v ekologickém výzkumu běžně používá a dosahuje podobných výsledků jako jiné, objektivnější metody (Summers & Clough 2001). Tento způsob je snadný, nevyžaduje speciální vybavení, a přitom se pravděpodobně jedná o nejlepší možnost, jak vyhodnotit pestrost živočicha jako celku. Ostatní metody, např. měření spektrometrem či grafickými počítačovými programy, hodnotí spíše barevnost jednotlivých plošek na těle ryby (Summers & Clough 2001) a je potom složité dobrat se indexu celkové barevnosti. I v mém případě jsem ověřila, že hodnocení respondentů mají vysokou výpovědní hodnotu, respondenti se mezi sebou v názorech na barevnost dané ryby mnoho nelišili.

Jako materiál posloužily snímky z fotografického katalogu halančků (Seegers 1997a, b, Seegers 2000), obsahujícího všechny druhy popsané k datu publikování katalogu. Fotografie ryb z laterální strany v katalogu jsou provedeny standardním způsobem při srovnatelných světelných podmínkách. K výzkumu jsem vybrala zástupce přírodních populací, nikoli vyšlechtěné akvarijní formy. U každého druhu je uvedena lokalita odchyty. Protože některé snímky z katalogu byly pro testování nevhodné, např. rybí ploutví prosvítalo barevné pozadí a dodávalo tak rybě pestřejšího zbarvení, použila jsem u daných jedinců fotografie z databáze Killi-Data Online (Huber 2006). Jedná se o samice druhů *Nothobranchius rachovii* a *Terranatos dolichopterus* a samce druhu *Pseudepiplatys annulatus*. Obrázky z katalogu jsem naskenovala a všechny poté upravila v programu Adobe Photoshop CS2 tak, aby každá ryba ležela na stejném pozadí, měla stejnou orientaci a velikost. Poté jsem vytvořila PowerPointové prezentace. V každé sadě bylo pořadí všech 96 snímků (48 druhů, od každého samec a samice) náhodně vygenerováno počítačem.

Barevnost ryb hodnotilo postupně 24 respondentů, kteří nebyli odborníky na danou skupinu, nepoznali druh ryby, ani nevěděli, o které pohlaví se jedná, a neznali ani testovanou hypotézu. U každé fotografie měli posoudit jasnost barev, jejich počet, vzájemnou kontrastnost a pokryvnost povrchu ryby, a nakonec ohodnotit celkový dojem na škále v rozmezí jeden až deset bodů (jeden pro nejméně pestrou rybu, deset pro nejpestřejší). Před vlastní sadou ryb určených k "oznámkování" viděl každý hodnotící vybraný vzorek obsahující 12 snímků (tento byl pro všechny hodnotící stejný), který měl respondentovi přiblížit, jak širokou barevnou diverzitu může očekávat. V tomto vzorku ryb byli ti nejpestřejší i nejnenápadnější zástupci současně s rybami zbarvenými po gradientu v rozmezí daném těmito extrémy. Všichni hodnotící viděli prezentace na stejném notebooku (kontrola na rozdíly v nastavení parametrů obrazovky).

Bodové ohodnocení všech ryb jsem zanesla do tabulky a spočetla jsem Z-skóry jako kontrolu na subjektivně nastavenou hodnotící škálu (Havlíček et al. 2006). Z-skóry jsem vypočítala podle vzorce:

$$z = (x - M)/SD,$$

kde „x“ znamená jednotlivé subjektivní hodnocení (hodnocení konkrétního člověka pro jednu konkrétní rybu), „M“ značí průměr pro člověka (všechna jeho

hodnocení/jejich počet) a „SD“ je směrodatná odchylka pro člověka. Z-skóry tedy korigují rozdíly v nastavení hodnot jednotlivými respondenty na dané škále 1-10, tedy například systematické posunutí hodnocení barevnosti blíže horní či spodní hranici škály.

Získané hodnoty Z-skórů vstupovaly do analýzy hlavních komponent (PCA, Zima & Macholán 2004). Touto analýzou jsem ověřovala podobnost hodnocení ryb jednotlivými respondenty. Zároveň jsem v dalších analýzách použila hodnoty dosažené rybou na první hlavní komponentě PC1, které vyjadřovaly index pestrosti pro každou hodnocenou rybu (factor scores, Zima & Macholán 2004).

Korelaci ve zbarvení samců a samic jsem testovala pomocí robustní regrese (Crawley 2002) v programu S-plus, verze 6.0 (Insightful Corp. 2001), která umožňuje identifikaci odlehlých hodnot (outliers). Ty pak byly vyloučeny z analýzy a pomocí programu RMA, verze 1.17 (Bohonak 2004) jsem metodou Reduced Major Axis regrese (Harvey & Pagel 1991) spočítala hodnoty regresní přímky. Tato metoda počítá s chybou nezávislé i závislé proměnné. Výsledná přímka tedy vyjadřuje korelační vztah ve zbarvení samců a samic halančků po vyloučení odlehlých hodnot.

Pro posouzení vlivu fylogenetické příbuznosti a identifikaci evolučních změn v korelaci ve zbarvení mezi pohlavími jsem použila metodu fylogeneticky nezávislých kontrastů (Felsenstein 1985). Nezávislé kontrasty byly spočítány v programu COMPARE, verze 4.6b (Martins 2004). Délky větví byly nastaveny na hodnotu 1,0. Jeden nodus uvnitř rodu *Rivulus* byl zadán jako nerozřešený. Při vyloučení odlehlých hodnot a vypočtení parametrů regresní přímky jsem postupovala stejným způsobem jako v předchozím případě.

Výsledky

Fylogenetickou příbuznost testovaných druhů halančků znázorňuje Obr. 3. Protože kladogram byl sestaven metodou supertree z různých zdrojů, není známá délka jednotlivých větví.

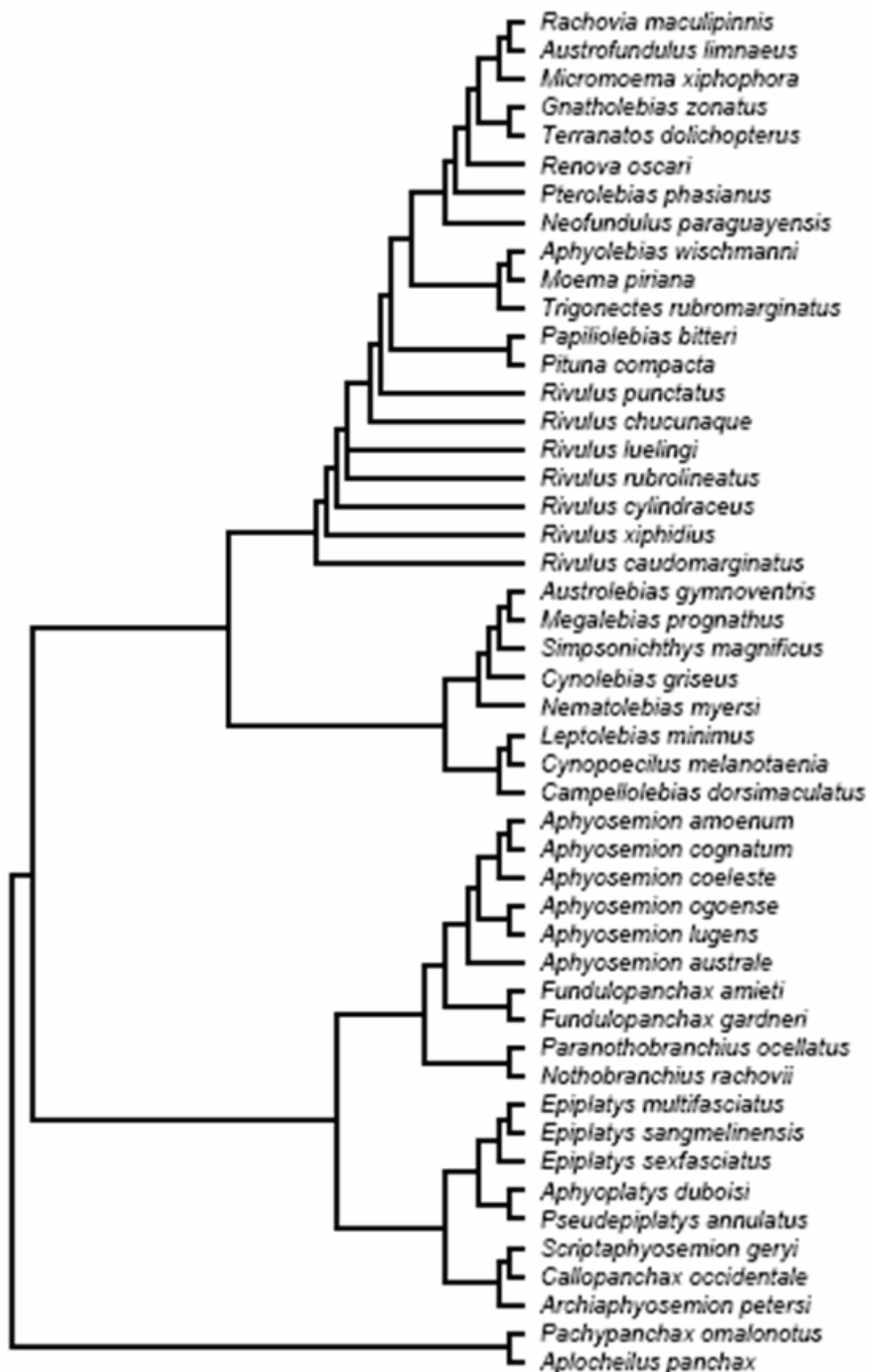
Pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) jsem ověřila, že hodnocení respondentů spolu prokazatelně korelují. První osa (PC1) vysvětluje 71,4 % (druhá hlavní komponenta již jen 4,9 %) celkové variability a hodnocení všech respondentů vysoce koreluje s PC1 (viz Tab. 2).

Tab. 2. Korelační koeficienty (zátěže) Z-skórů hodnocení jednotlivých respondentů s PC1.

-0.832754	-0.835473	-0.863872	-0.830262	-0.917520	-0.830719
-0.890148	-0.863422	-0.893211	-0.897256	-0.822320	-0.804514
-0.866736	-0.867952	-0.741594	-0.790629	-0.868120	-0.784649
-0.867494	-0.836432	-0.868520	-0.782107	-0.865492	-0.838573

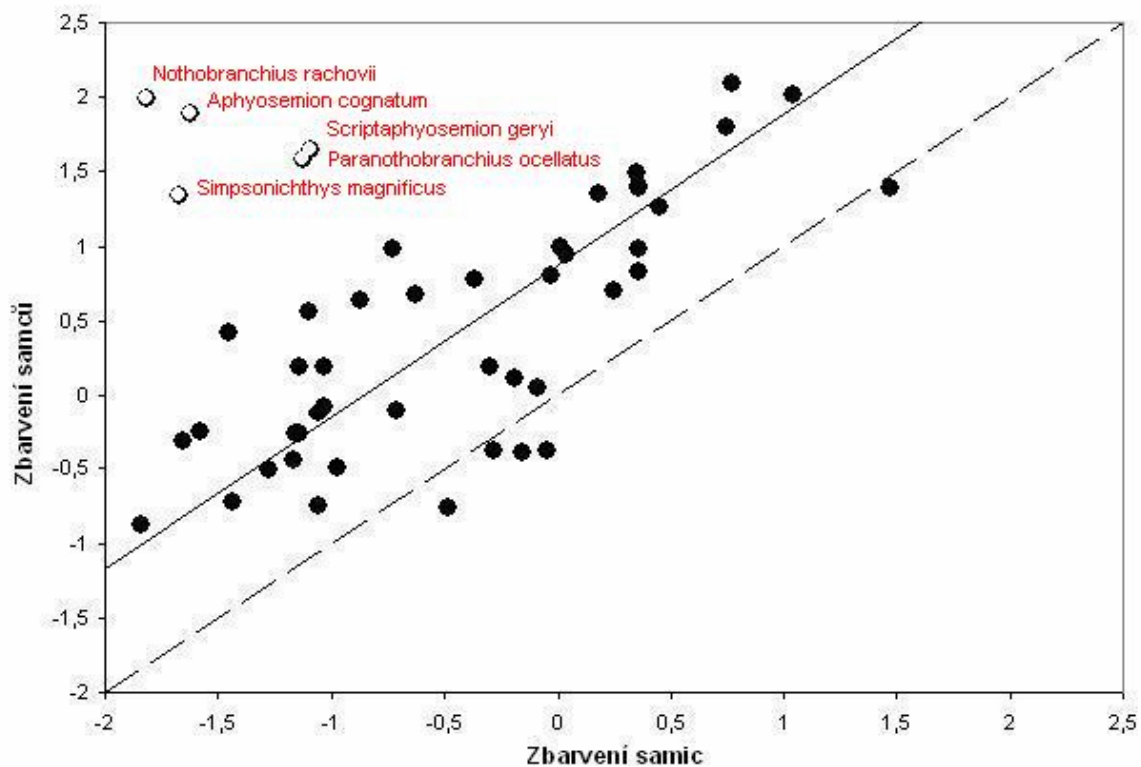
Korelaci ve zbarvení samců a samic vyjádřenou pomocí Z-skórů na první ose PCA znázorňuje Obr. 4. Robustní regrese identifikovala 5 bodů jako odlehlé hodnoty: *Aphyosemion cognatum*, *Scriptaphyosemion geryi*, *Nothobranchius rachovii*, *Paranothobranchius ocellatus*, *Simpsonichthys magnificus*. Po vyloučení odlehlých hodnot byla spočítána Reduced Major Axis regrese. Proložená RMA přímka vysvětlila 62,5 % variability, její směrnice je $1,020 \pm 0,098$ (S.E.). Průsečík s osou y (intercept) = $0,8624 \pm 0,089$. Směrnice RMA regresní přímky je velmi podobná 1,0 a signifikantně se od ní neliší.

Výsledky analýzy fylogeneticky nezávislých kontrastů ukázaly, že i po odfiltrování vlivu fylogeneze celkově existuje pozitivní korelace mezi zbarvením samců a samic (korelační koeficient 0,312; $p=0,02$). Pro zhodnocení této korelace však bylo nutno opět identifikovat odlehlé hodnoty robustní regresí v S-plus. Ta identifikovala 6 odlehlých hodnot: 1) kontrast mezi druhy *Aphyosemion amoenum* a *Aphyosemion cognatum*, 2) mezi společným předkem druhů *Nothobranchius rachovii* a *Paranothobranchius ocellatus* a společným předkem rodů *Aphyosemion* a *Fundulopanchax*, 3) mezi druhy *Scriptaphyosemion geryi* a *Callopanchax*



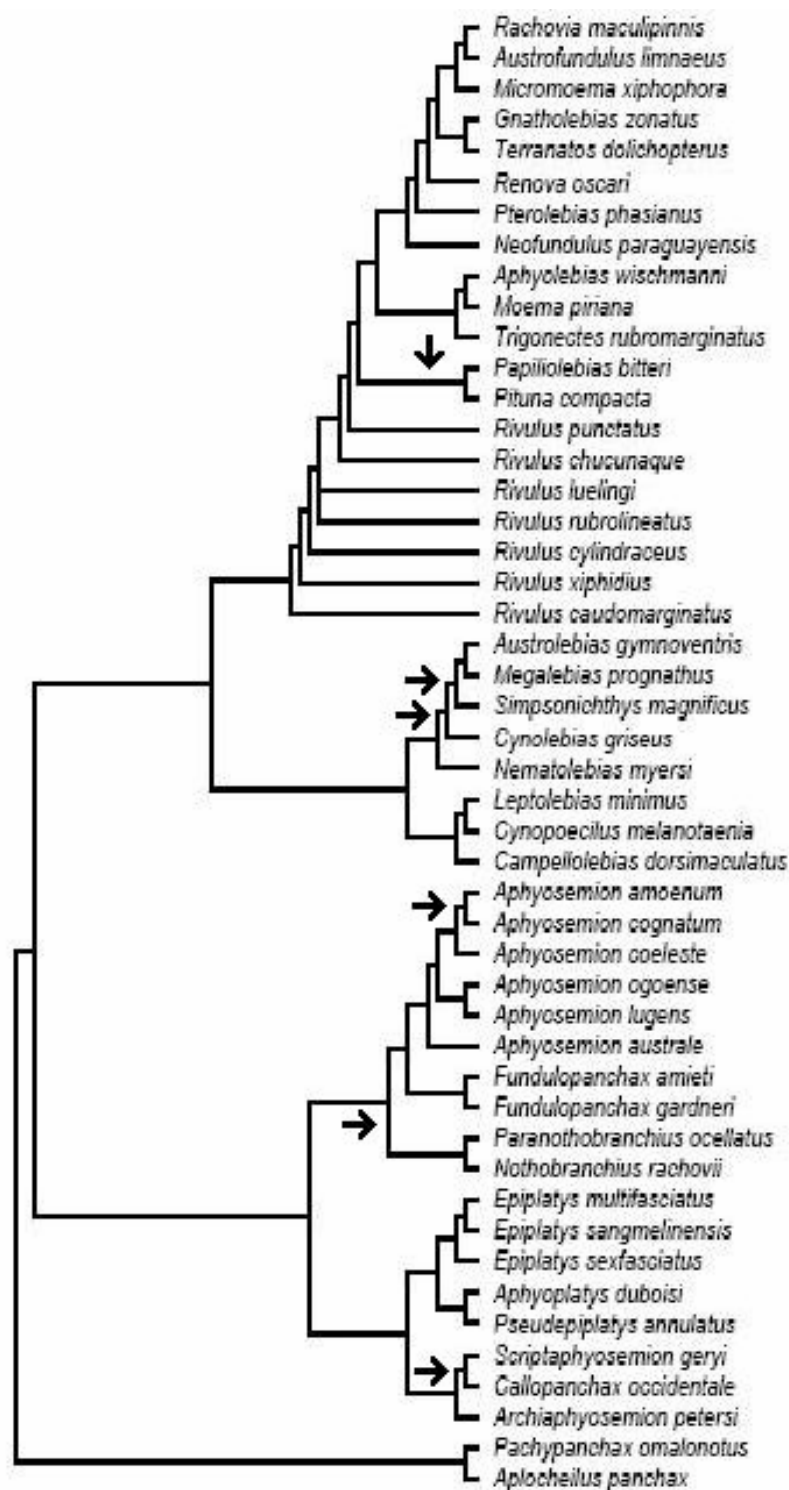
Obr. 3. Kladogram testovaných druhů halančků. Protože byl kladogram sestaven metodou supertree, není známa délka jednotlivých větví.

occidentale, 4) mezi druhem *Simpsonichthys magnificus* a společným předkem rodů *Austrolebias* a *Megalebias*, 5) mezi druhem *Cynolebias griseus* a společným předkem rodů *Simpsonichthys*, *Austrolebias* a *Megalebias* a 6) mezi druhy *Papiliolebias bitteri* a *Pituna compacta*. Identifikace změn v korelaci je znázorněna na Obr. 5.

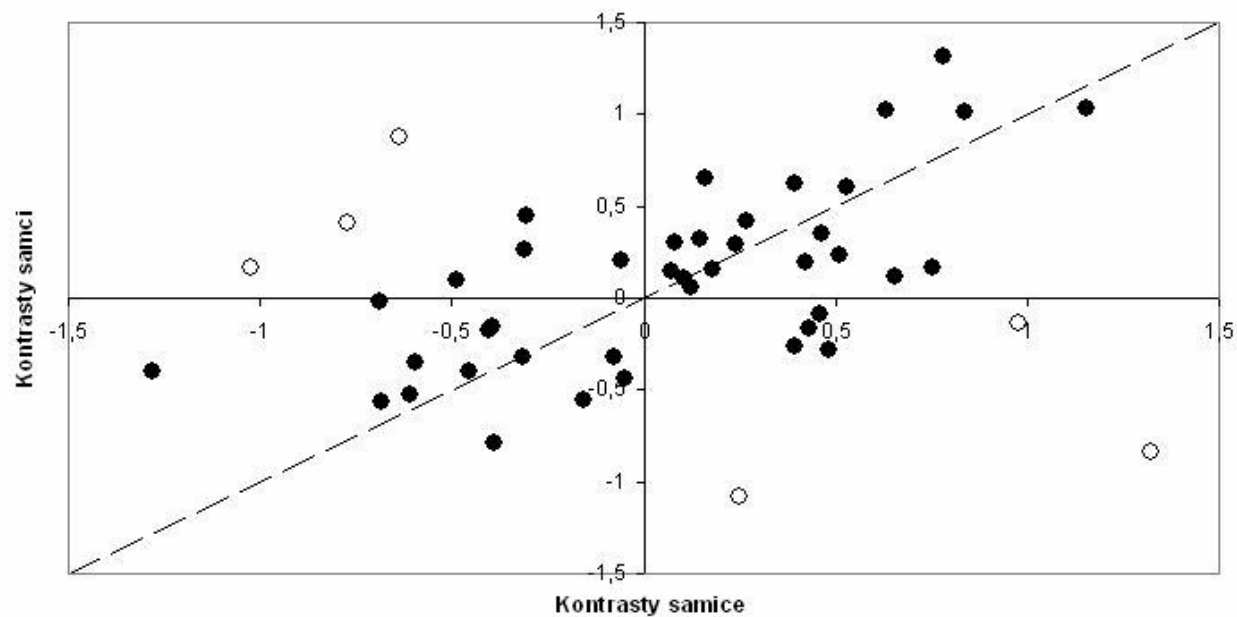


Obr. 4. Korelace ve zbarvení samců a samic, které je vyjádřené pomocí Z-skórů na první ose PCA. Odlehlé hodnoty identifikované robustní regresí jsou znázorněny prázdnými kolečky. Přerušovaná čára znázorňuje přímku 1:1, plná čára znázorňuje RMA regresní přímku proloženou body po vyloučení odlehlých hodnot. Čím vyšší hodnota, tím vyšší pestrost.

Korelaci v evolučních změnách (fylogeneticky nezávislých kontrastech) ve zbarvení samců a samic znázorňuje Obr. 6. Po vyloučení odlehlých hodnot byla spočítána Reduced Major Axis regrese, proložená RMA přímka vysvětlila 44,8 % variability, její směrnice je $0,943 \pm 0,112$ (S.E.). Průsečík s osou y (intercept) je pro nezávislé kontrasty vždy roven nule. Směrnice RMA regresní přímky je opět velmi podobná 1,0 a signifikantně se od ní neliší.



Obr. 5. Identifikace změn v korelaci zbarvení mezi samcem a samicí znázorněná na fylogenezi halančků.



Obr. 6. Korelace v evolučních změnách (fylogeneticky nezávislých kontrastech) ve zbarvení samců a samic. Odlehlé hodnoty identifikované robustní regresí jsou znázorněny prázdnými kolečky.

Diskuse

Kladogram sestavený metodou supertree je sloučený z 8 zdrojových fylogenetických hypotéz pro různé částečně se překrývající skupiny uvnitř čeledí Aplocheilidae a Rivulidae. Základ tvoří kladogram na mezirodové úrovni sestavený Murphym a Collierem (1997), na něj navazují ostatní na úrovni vnitrorodové (viz Tab. 1). Kladogramy jsou založeny na různých souborech dat. Většina staví na informacích získaných ze sekvencí mitochondriálních genů – cytochromu b, 12S rRNA a 16S rRNA. Pouze příbuznost jednotlivých druhů rodu *Epiplatys*, současně se vztahem mezi nimi a jim blízkými rody (Aarn & Shepherd 2001) a příbuznost uvnitř skupiny *Cynolebias* s.l. (Costa 2002) je řešena pomocí morfologických znaků, jako jsou např. stavba čelisti nebo umístění ploutví. Tyto dva kladogramy nemají sice dobrou podporu, ale v případě analýzy evoluce zbarvení nemají vliv na výsledek.

Způsob hodnocení pomocí respondentů využívá subjektivního názoru jednotlivých osob a dá se očekávat, že různí pozorovatelé mohou vnímat barevnost různě. Na rozdíl od objektivnějších metod (např. měření spektrometrem, grafickými počítačovými programy) však umožňuje vyjádřit pestrost živočicha komplexně (Summers & Clough 2001). Názory respondentů spolu navíc prokazatelně korelovaly. Metoda má i svá další omezení. Stanovení barevnosti je komplikované díky faktu, že člověk vidí barvy odlišně v závislosti na osvětlení, v případě fotografií na podmínkách při jejich pořizování a na způsobu předložení respondentům. Proto jsem při testování pestrosti všem hodnotícím ukazovala snímky na stejném notebooku se shodnými parametry nastavení obrazovky.

Dále je nutné uvážit, že různá zvířata se od člověka liší barevnou senzitivitou, mnohé ryby na rozdíl od člověka pravděpodobně vidí i v UV světle (Fuller & Travis 2004). Existují sice i metody využívající digitální kamery a počítačového softwaru, ale tím, že většina digitálních kamer napodobuje lidský zrakový systém, jsou metody platné pouze pro barvy vnímané člověkem (Villafrute & Negro 1998). Zde předpokládám, že ryba ohodnocená člověkem jako velice pestrá jí nejspíše zůstane i z pohledu jiné ryby. Domnívám se tedy, že metoda, kterou jsem použila k hodnocení celkové pestrosti ryb, je přes všechna omezení vhodná pro testování hypotézy genetické korelace ve zbarvení na mezidruhové úrovni.

Regrese prokázala závislost mezi pestrostí zbarvení samic a samců, čímž se potvrdila existence genetické korelace mezi pohlavími. Posunutí regresní přímky (intercept) je $0,8624 \pm 0,089$, což znamená, že samci jsou celkově pestřejší než samice. Druhy, jejichž skóry tvořily v regresi odlehlé hodnoty, byly vždy takové, kde samec byl velmi nápadně zbarvený a samice kryptická, tj. body v grafu vlevo nahoře (Obr. 4). Jedná se o druhy *Aphyosemion cognatum*, *Scriptaphyosemion geryi*, *Nothobranchius rachovii*, *Paranothobranchius ocellatus* a *Simpsonichthys magnificus*.

Předpokládala jsem, že díky působení antagonistické selekce budou mít samci druhů, u nichž došlo k uvolnění genetické korelace, možnost vyvinout mimořádně pestré zbarvení v porovnání s druhy, kde jsou samci omezeni genetickou korelací mezi pohlavími. Tento předpoklad moje výsledky nepotvrzují – index pestrosti samců odlehlých druhů je srovnatelný s hodnotami dosaženými samci pestrých druhů ležících na přímce, která představuje korelované změny ve zbarvení samců a samic (Obr. 4). Domnívám se, že tento rozdíl se neprojevil nejspíše díky nedostatečně jemné bodové škále. Pestré ryby byly hodnoceny při horní hranici škály (9-10), ale daný rozptyl hodnot nepostačuje pro odlišení ryb mimořádně pestrých. Jinou příčinou faktu, že se samci nekorelovaných druhů neprojevili jako pestřejší zbarvení, je možnost, že druhy s pohlavími vyvíjejícími se ve zbarvení společně díky genetické korelaci, žijí v prostředí se sníženým predáčním tlakem. Na samice proto není v tomto směru vyvíjen tlak ze strany přírodního výběru a obě pohlaví se mohou vyvíjet do jasnějších barev.

Existenci nápadnějšího zbarvení u obou pohlaví by bylo možné vysvětlit i jinak než působením genetické korelace mezi samci a samicemi – jako výsledek pohlavního výběru působícího na samice podobně jako na samce (Amundsen 2000, Griggio et al. 2005). Tato hypotéza předpokládá, že obě pohlaví, sdílející většinu genomu, budou vlastnit také stejné geny pro preferenci pestřejší zbarveného partnera a tudíž že samci si budou vybírat nápadněji zbarvené samice. Možnost působení pohlavního výběru na samice ze strany samců však nelze z této studie posoudit. Přesto samci a samice spolu korelují po celé škále pestrosti, od málo barevných po velmi pestré. To znamená, že na obě pohlaví daného druhu působí výslednice protitlaků pohlavního a přírodního výběru, která se mezi pohlavími liší jen málo a to tak, že samci jsou o něco barevnější než samice. Buď může na obě pohlaví v rozmezí daném přírodním výběrem působit podobně silný pohlavní výběr (o málo

vyšší u samců), nebo může pohlavní výběr působit na samce a samice odlišně, ale přírodním výběrem je u obou udržován jeho vliv na blízkých hodnotách (samci jsou opět o trochu pestřejší), řekněme na nejzazší možné hranici, jaké mohou dosáhnout v pestrosti za daných podmínek prostředí. Pravděpodobnější je tak hypotéza genetické korelace.

Výsledky naznačují, že jednotná evoluce zbarvení samců a samic svázaná působením genetické korelace mezi pohlavími je zřejmě ancestrálním znakem. Následně je možný vznik výrazného pohlavního dimorfismu při rozbití vlivu genetické korelace. Tento výsledek je ve shodě se závěry Ord & Start-Fox (2006), kteří zkoumali evoluci „ozdob“ u agam. Potvrdili, že u obou pohlaví se ve většině případů vyvíjely znaky shodně, což podporuje hypotézu genetické korelace. Genetická korelace je tedy původním znakem a do jisté míry omezuje vývoj excesivního zbarvení samců. Uvolnění se z jejího vlivu je evoluční novinkou, apomorfií. Testování odhalilo 5 výše zmíněných druhů, ze kterých rody *Nothobranchius* a *Paranothobranchius* představují sesterské linie a ke změně muselo dojít u jejich společného předka. Zdá se tedy, že během evoluce skupiny došlo minimálně čtyřikrát nezávisle k rozbití genetické korelace (viz Obr. 4), navíc zjevně na dvou kontinentech. Rod *Simpsonichthys* obývá Jižní Ameriku, ostatní rody jsou africké. Při srovnání daných druhů s jejich příbuznými na kladogramu se ukazuje, že u druhů *Aphyosemion cognatum*, *Scriptaphyosemion geryi*, *Nothobranchius rachovii* a *Paranothobranchius ocellatus* ztratily samice původní pestré zbarvení a daly se na cestu ke krypsi. U druhu *Simpsonichthys magnificus* to byli naopak samci, kteří se z původních podprůměrných hodnot začali vybarvovat do jasnějších barev.

Robustní regrese počítaná z fylogeneticky nezávislých kontrastů identifikovala odlehlých hodnot 6 (viz Obr. 6). Odhalila tak o dvě odchylky od korelace více než robustní regrese počítaná ze Z-skórů. První z nich je kontrast mezi druhem *Cynolebias griseus* a společným předkem rodů *Simpsonichthys*, *Austrolebias* a *Megalebias*, druhým pak kontrast mezi druhy *Papiliolebias bitteri* a *Pituna compacta*. Do prvního kontrastu se zřejmě promítnul kontrast mezi druhem *Simpsonichthys magnificus* a společným předkem rodů *Austrolebias* a *Megalebias*. Protože analýza fylogeneticky nezávislých kontrastů stav znaku u předka odhaduje na základě stavu znaku u zkoumaných druhů, vyšel nejspíše společný předek rodů *Simpsonichthys*, *Austrolebias* a *Megalebias* díky hodnotě zbarvení druhu *Simpsonichthys magnificus* více barevný a proto analýza určila i tento kontrast. Co

se týče kontrastu mezi druhy *Papiliolebias bitteri* a *Pituna compacta*, samec druhu *Papiliolebias bitteri* je průměrně pestrý a samice je zcela nebarevná, zatímco samec druhu *Pituna compacta* je nevýrazný a samice má skvrny. V celkové korelaci tedy druh *Papiliolebias bitteri* nevyniká, ale je zde velký rozdíl mezi příbuznými liniemi, který identifikovala analýza fylogeneticky nezávislých kontrastů.

Přerušení vlivu genetické korelace na společnou evoluci druhotných pohlavních znaků samčího a samičího pohlaví pozitivně ovlivňuje např. zvýšené riziko predace na lokalitě, kdy roste míra selekce na krypsi. S počtem predátorů a tedy s jejich narůstajícím tlakem roste nevýhodnost nápadného zevnějšku. Haas (1976) provedl pokus u druhu *Nothobranchius guentheri*, kde testoval, jaký je poměr pohlaví mezi jedinci ulovenými kvakošem nočním (*Nycticorax nycticorax*). Počet pestrých samců predovaných kvakošem silně převyšoval počet kryptických samic, které ulovil. Z toho vyplývá, že krypse hraje důležitou roli. U některých druhů či jen populací toto mohlo vést k druhotné ztrátě pestrého zbarvení (viz méně pestré druhy a populace rodu *Nothobranchius*). Těžko však soudit, zda právě druhy (rody), u nichž předpokládáme rozbití genetické korelace mezi pohlavími, jsou pod vyšším predáčním tlakem. Rozdíl ve stupni barevnosti samců a samic u druhů, které svazuje genetická korelace (viz Obr. 4), ukazuje, že tlak na pestřejší samce a tedy nejspíše i na rozbití genetické korelace mezi pohlavími existuje u všech druhů. Větší tlak na krypsi samic potom může napomáhat rozvázání genetické korelace mezi samci a samicemi. Jsou-li obě pohlaví shodně nevýrazná ve zbarvení, je možné přičítat to silné predaci nebo možnosti, že samice ztratily zájem o pestré samce. Samice nedávají přednost jasněji vybarveným samcům a tak klesá síla pohlavního výběru působícího na samce.

Někdy lze jen těžko posoudit, kdy se jedná o krypsi a kdy o nápadné zbarvení, neznáme-li lokalitu výskytu daného druhu. Nápadnost ve zbarvení můžeme zhodnotit, až když vidíme rybu v jejím typickém prostředí. Zde je důležitou fyzikální charakteristikou lokality typ substrátu (velikost a barva částic), oproti kterému jsou ryby pozorované (Cummings & Partridge 2001). Množství pigmentu a tedy i intenzita zbarvení by mohla záviset na míře viditelnosti v domovském prostředí, např. na zastínění lesním porostem nebo spektrálních vlastnostech vody (Millar et al. 2006). V kalné vodě bychom očekávali výraznější barvy, protože na stanovišti se špatnými optickými podmínkami ryby potřebují „silnější signál“ pro vizuální komunikaci. Tento předpoklad platí u rodů *Nothobranchius* a *Paranothobranchius*,

obývajících periodické tůně východoafrických savan a rodu *Simpsonichthys*, který žije v podobných biotopech jihoamerických pamp (Vítek & Kadlec 2001, Seegers 1997b, Seegers 2000). Přesto ze jmenovaných druhů dva žijí ve velmi čistých vodách pralesních potoků, *Aphyosemion cognatum* a *Scriptaphyosemion geryi* (Vítek & Kadlec 2001). Zde by ovšem mohly hrát roli horší světelné podmínky vlivem silného zastínění pralesem. Dalším významným faktorem ovlivňujícím celkové zbarvení může být typ hlavního predátora na lokalitě. Ryby a ptáci pozorují svou kořist z jiného úhlu – ryby většinou z laterálního, ptáci však převážně z dorzálního. Tam, kde převažuje ptačí predátor lovcí shora (volavky, ledňáčci), bude jistě vyšší tlak na krypsí dorzální strany ryby, zatímco zbarvení na bocích se může „nerušeně“ rozvíjet dál.

Halančící žijí obvykle v malých populacích. Je tedy možné, že za vysokou variabilitou mezi populacemi by mohl stát genetický drift, díky kterému se izolované populace mohou vyvíjet odlišně v pohlavně selektovaných znacích (Swallow et al. 2005). Např. v brazilské Amazonii jsou populace tamarínů a kosmanů rozděleny bariérou v podobě řeky Rio Jurua. Již v subpopulacích vykazují tyto drápkaté opice mimořádnou diverzitu ve zbarvení, avšak na opačných březích řeky dochází k dalšímu rozlišování. Peres et al. (1996 ex Caro 2005) předpokládá, že ekologické faktory a síla predace jsou stejné na obou stranách řeky a proto může být tato divergence vysvětlena genetickým driftem. Působení genetického driftu tedy nejspíše nelze vyloučit ani v případě oddělených populací halančíků.

Jak je zmíněno již v úvodu, znaky vyvíjející se pod současným vlivem pohlavního a přírodního výběru nebývají pro samce a samice stejně výhodné. Reprodukční rozdíly mezi pohlavími téměř vždy působí ve prospěch nezávislého vývoje pohlaví a tím ve vyhnutí se antagonistické selekci. Původním znakem ve zbarvení halančíků je ale genetická korelace mezi pohlavími. Halančící tedy, alespoň ve zbarvení, ancestrálně neumí rozvázat vývoj samců a samic, i když je pravděpodobné, že by to bylo pro obě pohlaví výhodné. Pouze u předků daných pěti druhů došlo ke změně, která umožnila genetickou korelaci rozvázat. Uvolnění genetické korelace mezi pohlavími může mít několik vysvětlení. U daných druhů se mohly vyvinout pohlavní chromozomy a geny pro zbarvení mohou být vázány na Y-chromozomu, který se dědí pouze v rámci samčího pohlaví. U rodu *Poecilia* a jeho příbuzných víme, že barvy u divokých populací jsou zpravidla vázány na Y-chromozom (Lindholm & Breden 2002, Lindholm et al. 2004). U živorodky duhové

(*Poecilia reticulata*) jsou saturace a jasnost karotenových barviv fenotypově plastické, kdežto velikost, barva a umístění skvrn jsou dány geneticky. Tedy specifický charakter zbarvení jedince je určen X- i Y-vázanými geny a je též vysoce dědičný (Houde 1992 ex Millar et al. 2006). V evoluci pohlavních chromozomů u ryb stále zůstává mnoho neznámého, avšak také u rodu *Nothobranchius* byly prokázány pohlavní chromozomy typu XY (Ewulonu et al. 1985). Naopak *Chromaphyosemion*, podrod rodu *Aphyosemion*, který se vyznačuje pouze mírným sexuálním dimorfismem ve zbarvení, pravděpodobně nemá dobře diferencované pohlavní chromozomy. Völker et al. (2005) píše, že u žádného jeho zkoumaného druhu nebyly objeveny heteromorfní pohlavní chromozomy.

Případně mohou být geny kódující zbarvení autozomální, jejich exprese by potom byla řízena např. vyšší hladinou testosteronu, která by měla za následek objevení se zbarvení v ontogenezi. Toto může řídit i rozdíly mezi samci a samicemi u druhů, kde evoluci pohlaví svazuje genetická korelace. U předků odlehlých druhů by v tom případě mohlo dojít např. ke zvýšení počtu receptorů pro hormon, ke změně v jejich senzitivě vůči hormonu nebo se mohla zvýšit hladina testosteronu.

Výsledky ukázaly, že samci jsou celkově pestřejší než samice, přičemž existuje signifikantní závislost mezi pestrostí samic a samců. U některých druhů samci a samice sice vykazují stejnou míru pestrosti, přesto se zjevně jedná o druh dimorfní, pohlaví se liší především ve tvaru ploutví, např. právě u podrodu *Chromaphyosemion*. Robustní regrese a analýza fylogeneticky nezávislých kontrastů prokázaly, že existence genetické korelace je v rámci skupiny ancestrálním znakem a že během evoluce čeledí Aplocheilidae a Rivulidae došlo pravděpodobně několikrát nezávisle k jejímu rozbití. Toto rozvázání následně umožnilo vznik výrazného pohlavního dimorfismu s pestrými samci a kryptickými samicemi. Naopak výsledky nepotvrdily hypotézu, že samci druhů bez vlivu genetické korelace mezi pohlavími se budou vyvíjet do vyšší pestrosti oproti samcům druhů, kde jsou pohlaví genetickou korelací svázána.

Další výzkum může být směřován k prověření existence heteromorfních pohlavních chromozomů u halančíků nebo vlivu predace a faktorů prostředí na evoluci druhotných pohlavních znaků. Zajímavé výsledky by mohla přinést data z pokusu, kde by byla druhům s existující genetickou korelací mezi pohlavími i druhům bez jejího vlivu uměle zvyšovaná hladina testosteronu. Také by bylo možné skrze preferenční pokusy s různě pestrými populacemi stejného druhu nebo uměle

přikrášlenými samci experimentálně zjistit, zda samice obecně dávají přednost pestřejším samcům. Křížením různě zbarvených variet jednoho druhu by potom šlo otestovat, zda je u rodu *Nothobranchius* zbarvení opravdu vázáno na Y chromozom.

Literatura

- Aarn & Shepherd, M. A. 2001. Descriptive anatomy of *Epiplatys sexfasciatus* (Cyprinodontiformes: Aplocheilidae) and a phylogenetic analysis of Epiplatina. *Cybium* 25: 209-225.
- Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends Ecol. Evol.* 15: 149-155.
- Anderson, M. & Iwasa, Y. 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 11: A53-A58.
- Baird, T. A. & Sloan, C. L. 2003. Interpopulation variation in the social organization of female collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Ethology* 109: 879-894.
- Basolo, A. L. & Alcaraz, G. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proc. R. Soc. Lond B* 270: 1631-1636.
- Bohonak, A. J. 2004. RMA, version 1.17. Software for Reduced Major Axis regression. Web program, <http://www.bio.sdsu.edu/pub/andy/RMA.html>.
- Caro, T. 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience* 55: 125-136.
- Costa, W. J. E. M. 2002. Monophyly and phylogenetic relationships of the Neotropical annual fish genera *Austrolebias* and *Megalebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Copeia* 2002(4): 916-927.
- Crawley, M. J. 2002. Statistical Computing. An Introduction to Data Analysis using S-Plus. Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Cummings, M. E. & Partridge, J. C. 2001. Visual pigments and optical habitats of surfperch (Embiotocidae) in the California kelp forest. *J. Comp. Physiol. A* 187: 875-889.
- Darwin, Ch. 1859. On the origins of species by means of natural selection. J. Murray, London.
- Darwin, Ch. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to. Sex., 2 vols. J. Murray, London.
- Ewulonu, U. K., Haas, R. & Turner, B. J. 1985. A multiple sex chromosome system in the annual killifish, *Nothobranchius guentheri*. *Copeia* 1985(2): 503-508.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- Flegr, J. 2005. Evoluční biologie. Academia, Praha.
- Forsgren, E., Amundsen, T., Borg, A. A. & Bjevenmark, J. 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature* 429: 551-554.

- Fuller, R. C. & Travis, J. 2004. Genetics, lighting environment, and heritable responses to lighting environment affect male color morph expression in bluefin killifish, *Lucania goodei*. *Evolution* 58: 1086-1098.
- Griggio, M., Valera, F., Casas, A. & Pilastro, A. 2005. Males prefer ornamented females: a field experiment of male choice in the rock sparrow. *Anim. Behav.* 69: 1243-1250.
- Haas, R. 1976. Sexual selection in *Nothobranchius guentheri* (Pisces: Cyprinodontidae). *Evolution* 30: 614-622.
- Harvey, P. H. & Pagel M. D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Havlíček, J., Dvořáková, R., Bartoš, L. & Flegr, J. 2006. Non-advertized does not mean concealed: Body odour changes across the human menstrual cycle. *Ethology* 112: 81-90.
- Hillgarth, N. 1996. Ectoparasite transfer during mating in ring-necked pheasants *Phasianus colchicus*. *J. Avian. Biol.* 27: 260-262.
- Holland, B. & Rice, W. R. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Evolution* 96: 5083-5088.
- Houde, A. E. 1992. Sex-linked heritability of a sexually selected character in a natural population of *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae) (guppies). *Heredity* 69: 229-235.
- Houde, A. E. 1997. Sex, Color, and Mate Choice in Guppies. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Hrbek, T. & Larson, A. 1999. The evolution of diapause in the killifish family Rivulidae (Atherinomorpha, Cyprinodontiformes): A molecular phylogenetic and biogeographic perspective. *Evolution* 53: 1200-1216.
- Huber, J. H. 2006. Killi-Data Online, <www.killi-data.org>. Copyright: Huber.
- Insightful Corp. 2001. S-plus 6.0 for Windows. Lucent Technologies, Inc.
- Jensen, H., Saether, B.-E., Ringsby, T. H., Tufto, J., Griffith, S. C. & Ellegren, H. 2003. Sexual variation in heritability and genetic correlations of morphological traits in house sparrow (*Passer domesticus*). *J. Evol. Biol.* 16: 1296-1307.
- Lindenfors, P. 2002. Sexually antagonistic selection on primate size. *J. Evol. Biol.* 15: 595-607.
- Lindholm, A. & Breden, F. 2002. Sex chromosomes and sexual selection in poeciliid fishes. *Am. Nat.* 160: 214-224.
- Lindholm, A., Brooks, R. & Breden, F. 2004. Extreme polymorphism in a Y-linked sexually selected traits. *Heredity* 92: 156-162.

- Magurran A. E. 2005. *Evolutionary Ecology: The Trinidadian guppy*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford. University Press, New York.
- Mank, J. E. & Avise, J. C. 2006. The evolution of reproductive and genomic diversity in ray-finned fishes: insight from phylogeny and comparative analysis. *J. Fish Biology* 69: 1-27.
- Martins, E. P. 1993. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Anim. Behav.* 45: 25-36.
- Martins, E. P. 2004. COMPARE, version 4.6b. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Web program, <http://compare.bio.indiana.edu/>.
- Meyer, A., Morrissey, J. M. & Scharl, M. 1994. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. *Nature* 368: 539-542.
- Millar, N. P., Reznick, D. N., Kinnison, M. T. & Henry, A. P. 2006. Disentangling the selective factors that act on male colour in wild guppies. *Oikos* 113: 1-12.
- Møller, A. P., Alatalo, R. V. 1999. Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266: 85-91.
- Møller, A. P., Christie, P., Lux, E. 1999. Parasitism, host immune function, and sexual selection. *Quarterly Review of Biology* 74: 3-20.
- Murphy, W. J. & Collier, G. E. 1997. A molecular phylogeny for Aplocheiloid fishes (Atherinomorpha, Cyprinodontiformes): The role of vicariance and the origin of annualism. *Mol. Biol. Evol.* 14: 790-799.
- Murphy, W. J. & Collier, G. E. 1998. Phylogenetic relationships of African killifishes in the genera *Aphyosemion* and *Fundulopanchax* inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 11: 351-360.
- Murphy, W. J., Nguyen, T. N. P., Taylor, E. B. & Collier, G. E. 1998. Mitochondrial DNA phylogeny of west African Aplocheiloid killifishes (Cyprinodontiformes, Aplocheilidae). *Mol. Phyl. Evol.* 11: 343-350.
- Murphy, W. J., Thomerson, J. E. & Collier, G. E. 1999. Phylogeny of the Neotropical killifish family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 13: 289-301.
- Ord, T. J. & Stuart-Fox, D. 2006. Ornament evolution in dragon lizards: multiple gains and widespread losses reveal a complex history of evolutionary change. *J. Evol. Biol.* 19: 797-808.
- Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei; Atherinomorpha). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 168: 335-557.

- Peres, C. A., Patton, J. L. & da Silva, M. N. F. 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddleback tamarins. *Folia Primatol.* 67: 113-124.
- Seegers, L. 1997a. Killifishes of the world - Old World Killis I. Aqualog Verlag, Aquaristik - Consulting & Service GmbH, Germany.
- Seegers, L. 1997b. Killifishes of the world - Old World Killis II. Aqualog Verlag, Aquaristik - Consulting & Service GmbH, Germany.
- Seegers, L. 1985. Prachtgrunkärpflinge. Die Gattung Nothobranchius. Systematik, Vorkommen, Pflege und Zucht. DKG Journal 17, Supplementheft 1: 1-48.
- Seegers, L. 2000. Killifishes of the World: New World Killis. Aqualog Verlag, Aquaristik - Consulting & Service GmbH, Germany.
- Siefferman, L. & Hill, G. E. 2005. Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59: 1819-1828.
- Stuart-Fox, D. M., Moussalli, A., Marshall, N. J. & Owens, I. P. F. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Anim. Behav.* 66: 541-550.
- Summers, K. & Clough, M. E. 2001. The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 6227-6232.
- Swallow, J. G., Wallace, L. E., Christianson, S. J., Johns, P. M. & Wilkinson, G. S. 2005. Genetic divergence does not predict change in ornament expression among populations of stalk-eyed flies. *Mol. Ecol.* 14: 3787-3800.
- Villafuerte, R. & Negro, J. J. 1998. Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecol. Letters* 1: 151-154.
- Vítek, J. & Kadlec, J. 2001. Halančáci. Svět křídel, Cheb.
- Völker, M., Ráb, P. & Kullmann, H. 2005. Karyotype differentiation in Chromaphyosemion killifishes (Cyprinodontiformes, Nothobranchiidae). I: Chromosome banding patterns of *C. alpha*, *C. kouamense* and *C. lugens*. *Genetica* 125: 33-41.
- Weatherhead, P. J. 1994. Mixed mating strategies by females may strengthen the sexy son hypothesis. *Anim. Behav.* 47: 1210-1211.
- West, P. M. & Packer, C. 2002. Sexual selection, temperature and the lion's mane. *Science* 297: 1339-1343.
- Zima, J. & Macholán, M. 2004. Analýza fenotypu. Str. 9-47. v Zima, J., Macholán, M., Munclinger, P. & Piálek, J. 2004. Genetické metody v zoologii. Univerzita Karlova, Nakladatelství Karolinum, Praha.