

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Aneta Drábková

Vývojové přestavby a evoluční modifikace tělního plánu ryb

Developmental changes and evolutionary transformations of fish common body plan

Bakalářské práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Martin Minařík

Praha 2016

Prohlášení

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

V Praze, 16. 8. 2016

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli, Mgr. Martinu Minaříkovi za odborné vedení, trpělivost a cenné rady při zpracování této práce. Mé poděkování patří i Mgr. Robertu Černému, Ph.D., za jeho ochotu a věcné připomínky. Závěrem bych ráda poděkovala rodině a přátelům za veškerou pomoc a podporu během mého studia.

Abstrakt

Vývojové modifikace základního tělního plánu čtvernožců byly detailně studovány u celé řady skupin, ať už u hadů, či kytovců. Ryby však dosud zůstávaly až na výjimky poněkud stranou, ačkoliv paprskoploutví představují zhruba polovinu všech obratlovců. Lze u nich nalézt různé odchylky od jejich tělního plánu vlivem adaptací na často rozmanité prostředí, jako například prodloužení těla, různé modifikace párových i nepárových ploutví, redukce osifikace, nebo dokonce modifikace tělní osy. Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o této problematice z pohledu evolučně-vývojové biologie a vytipovat v rámci ryb vhodné modelové systémy pro studium vývojových změn tělního plánu obratlovců.

Klíčová slova: základní tělní plán, paprskoploutví, elongace, ploutve, modifikace, vývojové mechanismy, *Hox* geny

Abstract

Developmental modification of the bauplan of quadrupeds were studied in detail in a number of groups, whether snakes or cetaceans. Fish, however, still remained aside (except of some species), although they represent about half of all vertebrates. It is possible to find various deviations from the bauplan due to the body's adaptation to the often diverse environments such as extension of the body, various modifications of paired and median fins, reduction of ossification, or even a modification of the body axis. The aim of this paper is to summarize the current knowledge about this issue from the perspective of evolutionary and developmental biology and identify species suitable as model systems for the future study of developmental changes in body plan in vertebrates.

Key words: bauplan, Actinopterygii, elongation, fins, modifications, developmental mechanisms, *Hox* genes

Obsah

Obsah	1
1. Úvod.....	2
1.1 Výchozí tělní plán.....	3
2. Elongace.....	4
2.1. Ekologické souvislosti.....	5
2.2. Vývojové mechanismy elongace.....	6
2.3. Prodloužení hlavy.....	10
2.3.1. Prodloužení čelistí.....	11
3. Ploutve a jejich modifikace.....	12
3.1. Moduly tvorby ploutví.....	13
3.1.1. Umístění ploutví.....	14
3.2. Odchylky od základního rozvržení ploutví.....	16
3.2.1. Proměna ploutví v pářící orgány.....	17
4. Redukce počtu ploutví.....	17
4.1. Redukce ploutví u elongovaných paprskoploutvých.....	19
4.1.1. Ztráta ploutví u čtverzubců (<i>Tetraodontiformes</i>).....	21
4.2. Modelový příklad - ztráta končetin u hadů	22
4.2.1. Exprese <i>Hox</i> genů spojená se ztrátou končetin u hroznýše.....	23
5. Redukce pánevního pletence u koljušky tříostné (<i>Gasterosteus aculeatus</i>).....	25
6. Platýsi – porušení pravolevé symetrie.....	26
6.1. Metamorfóza.....	28
7. Závěr.....	30
8. Literární zdroje.....	31

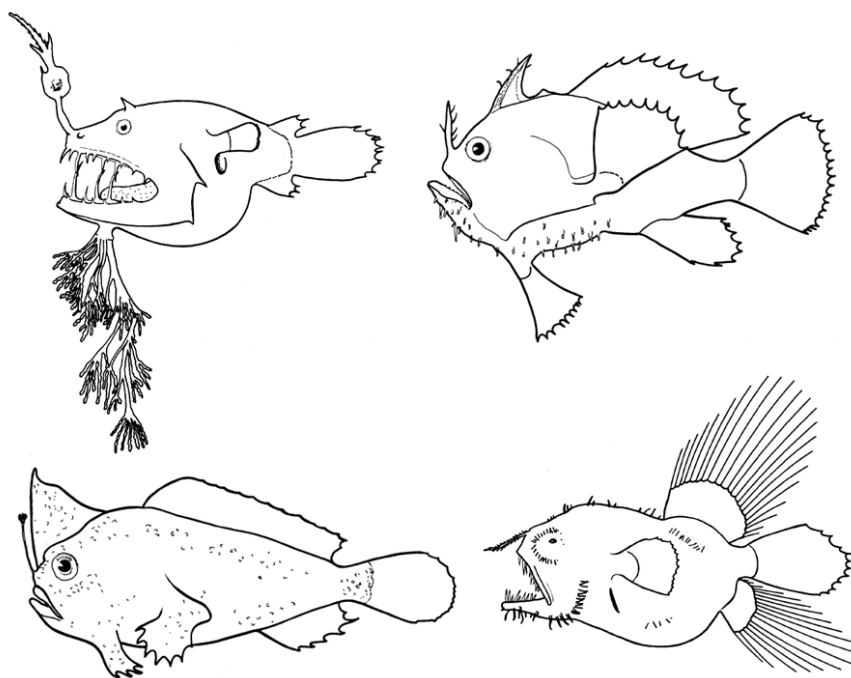
1. Úvod

Jednou z prvních věcí, které si na rybách můžeme všimnout je, jak velkou, fascinující a diverzifikovanou skupinou obratlovců jsou. Zahrnují 44 řádů, 453 čeledí a 26891 druhů a tvoří tak přibližně polovinu všech obratlovců. (Gaisler, Zima, 2007). V důsledku toho se u nich dá pozorovat obrovská variabilita barev, tvarů, ale i chování.

Změny těla mohou probíhat na různých úrovních, ať už se jedná o celkovou stavbu těla, jeho délku a tvar, či na úrovni orgánů. Přesto přes jejich ohromný význam a důležitost, zůstávají vývojové mechanismy modifikací rybího tělního plánu relativně málo zmapované.

Na tvar rybího těla má vliv mnoho aspektů. Změny v tělním plánu často souvisí s adaptací k pohybu, pohybovými schopnostmi, využitím prostředí k maskování, lovem potravy nebo slouží jako usnadnění úniku před ohrožením (Ward, Mehta 2010). Ryby mohou být drobné a zakulacené (čtverzubec skvrnitý, *Sphoeroides maculatus*), dlouhé a tenké (úhořovka zobákovitá, *Nemichthys scolopaceus*), i zvláštním způsobem tvarované podobně jako chřestivec hvězdnatý (*Haliutaea stellata*) a celá skupina ďasů (*Lophiiformes*, obrázek 1). Může dojít k prodloužení ať už celku (úhořoviti), prodloužení ocasního násadce (krunýřovcoviti) nebo třeba jen ploutví.

U Actinopterygii je jako apomorfie uvedena jedna hřbetní, jeden pár prsních, jeden pár břišních, jedna řitní a jedna ocasní ploutev (Gaisler a Zima, 2007). Ploutve ale také mohou chybět (měsíčník) nebo se z nich vydělit paprsky, které se mohou samostatně pohybovat (štítník). Může se změnit tělní osa (platýs), či přesunout pánevní pletenec před/pod hrudní



Obrázek 1 Zástupci ďasů (Lophiiformes), vlevo nahoře zástupce Linophryinae, vlevo dole zástupce Brachionichthyidae, vpravo nahoře zástupce Antennariidae, vpravo dole zástupce Caulophrynidae (Nelson, 2006).

ploutve (ostnoploutví). Zdá se, že je možné téměř vše, třeba ani nevypadat jako ryba (koníček mořský).

V této bakalářské práci jsou popsány vybrané změny a odchylky, které se s tělním plánem paprskoploutvých ryb odehrávají. Jedním z cílů je identifikovat podobné odchylky u navzájem nepříbuzných skupin, řádů a rodů a srovnat mechanismy, jimiž k těmto změnám dochází a najít mezi nimi spojitosti. Různých modifikací tělních plánů je ovšem tolik, že není možné je všechny detailně popsat v rámci této práce, proto byly vybrány ty, které již byly podrobněji studovány u čtvernožců a lze je tedy s nimi porovnat. Na konci práce je umístěna kapitola zabývající se převrácením tělní symetrie, pro kterou srovnání s čtvernožci není k dispozici. Existuje mnoho verzí systému ryb, který se díky současným pokrokům v molekulární fylogenetice neustále rozvíjí a rozšiřuje. Pro jeho přehlednost a komplexitu byl vybrán systém podle Josepha Nelsona z roku 2006.

1.1. Výchozí tělní plán ryb

Tělní plán nebo také bauplan, jak je označován v německé a anglické literatuře, je jako základní organizační plán typický pro danou skupinu organismů. Tělní plán je výsledkem raných embryonálních procesů a změny v něm se odehrávají na nejranějších vývojových úrovních a rané expresi genů (Gaisler a Zima, 2007).

Paprskoploutví jsou definováni jako skupina patřící mezi primárně vodní obratlovce s kostěnou kostrou, kteří se od svaloploutvých liší stavbou šupin, odlehčeným tělem s vyšší flexibilitou (Moyle and Cech, 1982) a stavbou ploutví, které mají v podobu ichtyopterygia, výjimečně brachiopterygia (bichíři).

Pro přiblížení toho, jak vypadá ryba bez výrazných odchylek od výchozího tělního plánu, může posloužit dobře známý kapr, případně jemu příbuzný modelový druh, dánio pruhované (obrázek 2).



Obrázek 2 Dánio pruhované (*Danio rerio*)
(commons.wikimedia.org)

Tělo takovéto modelové ryby se skládá z hlavy, trupu a ocasu. Má torpédovitý tvar těla. Ústa jsou umístěna původně na předním konci (koncová, terminální), nicméně u některých druhů mohou být otočená směrem vzhůru (vrchní, superiori), dolů (spodní, inferiorní), nebo jako u jeseterů umístěna hluboko

na spodní straně hlavy za rostrom. Mohou také být opatřena hmatovými a chuťovými vousky (Holčík a Hensel, 1971). Ryby jsou původně vybaveny jednou hřbetní ploutví umístěnou dorsálně, jedním párem prsních ploutví napojených pletencem k lebce, jedním párem břišních s pletencem volně loženým ve svalovině, jednou řitní a ocasní ploutví (Gaisler a Zima, 2007).

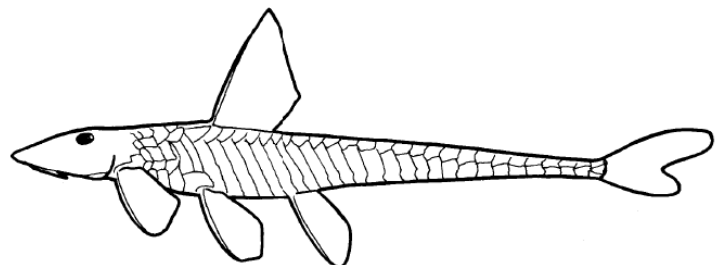
Ryby jsou přizpůsobené životu v různých vodách, původně z mořských vod, v průběhu evoluce se přizpůsobily životu i ve sladkých, brakických, ale i extrémních vodách, např. podzemní vody, hlubiny moře (Nelson, 1984). V této souvislosti s adaptací na ohromnou diverzitu obývaných prostředí, se od původního tělního plánu mnohdy významně odchýlily.

2. Elongace

Jednou z možných odchylek je výrazné prodloužení, u kterého rozlišujeme tři různé varianty. Jedním z extrémů tvaru těla je vysoce elongovaná forma, která se vyskytuje u 15% paprskoploutvých, označována jako úhořovitá, nebo také

anguilliformní. Ryba získává hadovitý tvar, v důsledku čehož se

pohybuje vlněním celého těla. Tato forma je často spojena se ztrátou, nebo redukcí párových ploutví a expanzí nepárových, které mohou splynout a vytvořit tak ploutevní lem. Byla popsána u různých skupin, nejtypičtější je pro rod holobříchých (*Anguilliformes*), po kterém je pojmenována, ale vyskytuje se i mezi sumci, velkoústými, hrujovci, volnoostnými, hrdložábrými i dalšími (Ward and Mehta, 2010).



Obrázek 3 Zástupce krunýřovitých s prodlouženým ocasním násadcem, navíc i pokrytý kostěnými pláty. (Nelson, 2006)

Druhá forma, takzvaná tuhotělná byla pozorována u barakud, jehlic, trubkotlamek a dalších (Ward and Mehta, 2010). Vyznačuje se torpédovitým tvarem těla, kdy se hřbetní ploutev posune blízko ocasní (podobně jako na obrázku 4 u štiky) ale k větším redukcím většinou nedochází (Nelson, 2006).

Třetím typem elongace je prodloužení pouze ocasního násadce, například u krunýřovcovitých (obrázek 3). Při této formě dojde k prodloužení kaudální části těla bez ztráty břišních ploutví, může docházet k expanzi hřbetní a řitní ploutve podél násadce.

Ukazuje se, že prodloužení těla souvisí s posunem či přeměnou ploutví, kdy u posunu se nejčastěji vyčlenily dva typy – torpédovitý tvar, kdy se hřbetní ploutev posune blízko

ocasní (podobně jako na obrázku 4 u štiky). Druhá častá modifikace ploutví je získání „úhořovitého“ tvaru těla, kdy se hřbetní ploutev roztáhne směrem k ocasní, to samé udělá břišní s řitní, může vymizet břišní ploutev, hřbetní s řitní mohou zůstat oddělené od ocasní, nebo se s ní spojit a vytvořit ploutevní lem. Tomu se budu věnovat v kapitole zabývající se posuny a modifikace ploutví (Ward and Mehta, 2010).

Jako u všech tělních modifikací i elongovanost souvisí se specifickým stylem pohybu a způsobem života. Například ryby úhořovitého typu plavou podobně jako úhoři hadovitým pohybem, kdy tělo při pohybu vytváří alespoň jednu vlnu, tuhotělné naproti tomu plavou oscilací ploutví (Breder, 1926). Hadovitým pohybem těla, případně i se zapojením ocasní ploutve, lze dosáhnout většího tahu a zrychlení. Pohyb oscilací párových ploutví je naopak využíván spíše při nižších rychlostech, umožňuje lepší manévrovatelnost a jemnější pohyby ve vodě (Sfakiotakis et al., 1999).

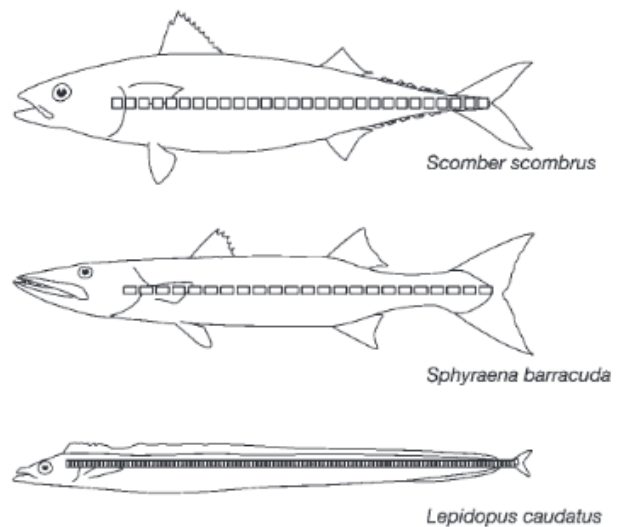
2.1. Ekologické souvislosti

Ryby s prodlouženým tělem obývají různá prostředí od otevřených vod, korálových útesů po písčité pláně a porosty mořské trávy a jejich elongace jim tak může často sloužit i jako adaptace k maskování (Ward and Mehta, 2010). Hadovitě prodloužené tělo umožňuje rychleji se zahrabat do sedimentu, využít k úkrytu menší rozeklané štěrbin, či kořenové systémy. Například elongovaný štihlouš Edwardsův se specializuje na zahrabávání se do sedimentů.

Na rozdíl od jiných predátorů o stejné hmotnosti, se díky svému ohebnému tělu dostanou prodloužené ryby za kořisti právě i do těchto hůře přístupných prostor, kde kořist často hledá úkryt (Gaisler a Zima, 2007). Na výhody této adaptace ukazuje nedávno popsany příklad kooperace mezi kanicem a murénou. Bylo prokázáno, že interakce mezi nimi není náhodná, kanic trháním hlavou signalizuje muréně začátek lovu, míra této signalizace je závislá na tom, jak moc je kanic hladový. Kanic patří mezi semibentické predátory lovící v otevřené vodě, aby jim kořist unikla, hledá tedy úkryt v korálech a štěrbinách, které jsou teritoriem murén. A naopak, aby ryby unikly murénám, mají tendenci vyplavat do otevřených vod, kde na ně číhá kanic. Tím se lovecké strategie kanice a murény doplňují a zvyšuje se efektivita jejich lovu, vydají-li se na něj společně (Bshary et al., 2006).

U tuhotělných ryb jim jejich stavba těla umožňuje rychlou akceleraci a často se vyskytuje u velkých, rychlých predátorů (štika, barakuda, makrela). Tato forma elongace ale zároveň umožňuje u jiných druhů maskování se za jiné objekty, nejčastěji řasy a podlouhlé tyčkovité předměty, jako třeba jehla mořská skrývající se mezi plouvoucími mořskými řasami rodu *Sargassum*, trubkotlamky plouvoucí vertikálně mezi korály maskující se za mořské řasy (De Schepper et al., 2005). Tento způsob kryptického chování se ostatně vyskytuje i u jiných živočichů, například u strašilek a pakobylek napodobujících větvičky a listí, z obratlovců například u bukáčka malého, který v ohrožení vytáhne krk, zvedne hlavu a maskuje se za rákos.

Prodloužení ocasního násadce může být spojené s expanzí řitní a hřbetní ploutve, čímž dojde ke zvětšení opěrné plochy a tím k usnadnění vlnivého pohybu (Kardong, 2009). I v případě, že nedojde k prodloužení ploutví, zvětší se tak objem svaloviny, který umožní rychlejší pohyb.



2.2. Vývojové mechanismy elongace

Zvětšení primární osy může způsobit prodloužení buď kraniální, postkraniální kostry, nebo obou. Tyto změny v kostře ovlivňují i svalovou soustavu a postavení hřbetní a párových

ploutví. Nejzrůslehlejší změny se odehrávají v osově kostře, kdy se páteř značně liší mezi příbuznými elongovanými a neelongovanými zástupci (obrázek 4) (Danos et al., 2008; Gans, 1975). Prodloužení osově kostry může mít dvě příčiny: zvýšení počtu obratlů (tkaničnice stříbřitá, *Lepidopus caudatus* na obrázku 4), nebo zvětšení jejich délky/centra (soltýn barakuda, *Sphyaena barracuda* na obrázku 4). Rozlišují se dvě oblasti břišní (abdominální) a ocasní (kaudální) (Grande and Bemis, 1998). Z uvedených mechanismů se častěji vyskytuje zvětšení jejich počtu a to zejména v kaudální části těla, ačkoliv některé skupiny přidávají i abdominální obratle, tak se vždy mírně zvýší i počet ocasních. Ovšem pouze bichiři (*Polypteriformes*) navyšují počet tělních obratlů v břišní části těla bez jakéhokoliv navyšení

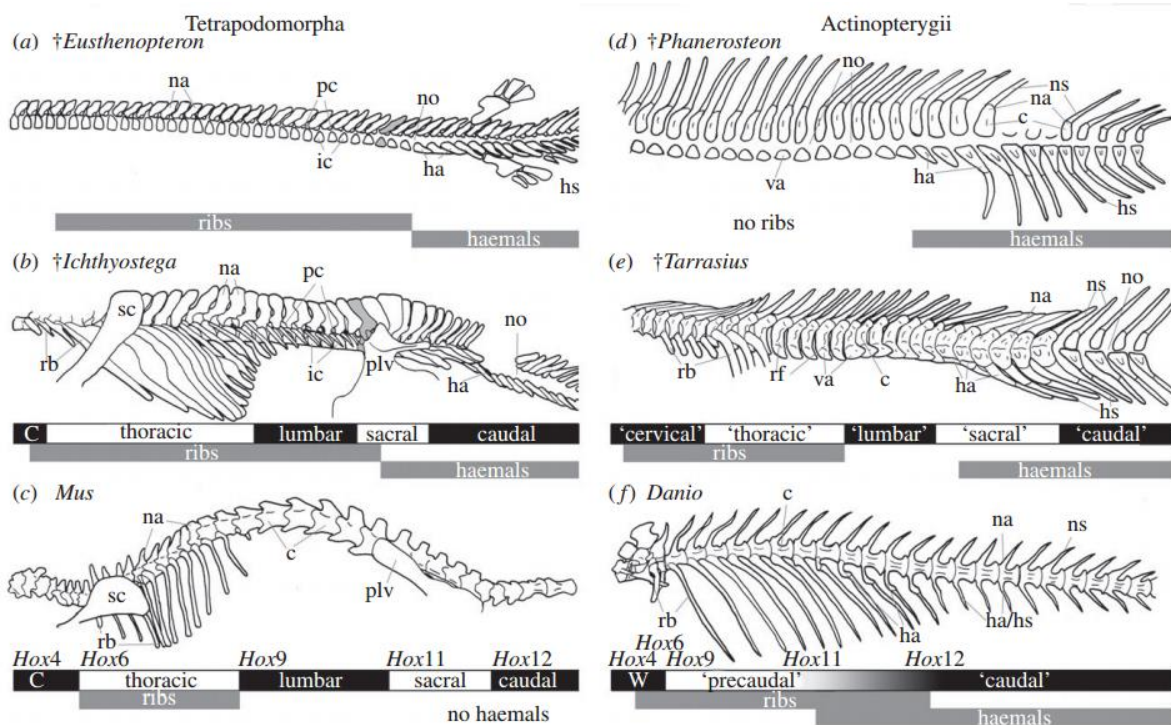
Obrázek 4 Prodloužení vlivem změn v osově kostře. Prodloužené ryby mají tendenci mít více obratlů, nebo zvětšit jejich velikost. U soltýna (*S. barracuda*) je patrné prodloužení jednotlivých center, u tkaničnice (*L. caudatus*) lze pozorovat výrazné navyšení počtu obratlů. (Ward and Mehta, 2010).

v ocasní části (Ward and Brainerd, 2007). Samotné zvětšení velikosti/délky obratle vede k poklesu pružnosti a ohebnosti těla kvůli menšímu počtu meziobratlových spojů. Proto také tento způsob prodloužení těla není tolik rozšířený (Brainerd and Patek, 1998; Long et al., 2004).

Počet obratlů podléhá regionální kontrole – k navýšení může dojít jen v určité oblasti, například pouze břišní části těla. Častěji dochází k navýšení počtu obratlů v ocasní části, protože není spojeno se zásadní přestavbou tělní dutiny. Proto některé ryby mají obrovský počet ocasních obratlů (15 až 230 a více) a zároveň malý počet břišních (Müller et al., 2010; Narita and Kuratani, 2005; Polly et al., 2001; Ward and Brainerd, 2007). Lze najít i opačný případ, sesterské rody bichirek (*Erpetoichthys*) a bichir (*Polypterus*) – počet ocasních obratlů zůstává mezi téměř stejný (liší se o 1-2), zatímco počet břišních obratlů je u *Erpetoichthys* dvojnásobný (Ward and Brainerd, 2007). Podobné zákonitosti platí i u čtvernožců. Zatímco u například u scinků a slepýšů dominuje prodloužení ocasní části, u salamandrů dochází k prodloužení naopak obvykle v břišní části těla a jen u jednoho rodu narůstá počet ocasních obratlů (Wake, 1996). Podobně dochází k prodloužení i u červorů a hadů, kteří mají protažené hadovité tělo, dokonce jim ocas téměř úplně chybí (Gaisler a Zima, 2007; Polly et al., 2001).

Oproti tomu elongace osově kostry pomocí změny v délce center obratlů je kontrolována na celkové úrovni již během somitogeneze. Projevuje se tak stejně v rámci celého osového skeletu (Ward and Mehta, 2010).

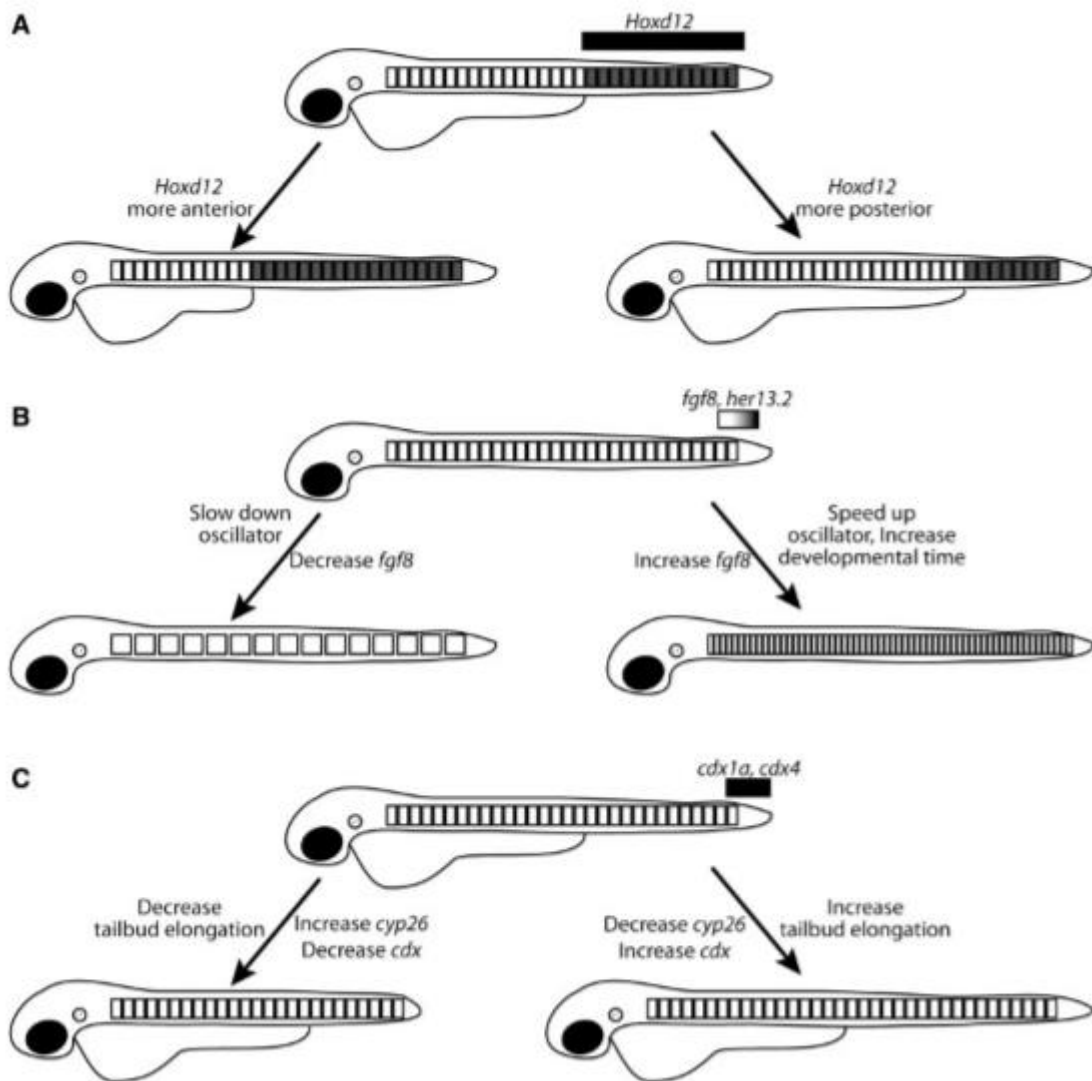
U čtvernožců je páteř rozdělena do morfologicky rozdílných úseků, do oblasti krční, hrudní, bederní, křížové a ocasní (Goodrich, 1931). Toto rozdělení je spojeno s expresí *Hox* genů během vývoje a předpokládá se, že tato regionalizace páteře je spojena s přechodem na souš, což podpořila absence tohoto rozdělení páteře u ryb (Ahlberg et al., 2005). Byl ovšem popsán jeden zástupce paprskoploutvých, *Tarrasius problematicus* (Traquair, 1881), ryba z raného karbonu, která těchto pět odlišných oblastí páteře má (obrázek 5). Plně akvaticky žijícímu *Tarrasiu* mohla regionalizovaná páteř usnadnit pohyb v mělkých vodách s vegetací, což je podobné prostředí, které obývali první čtvernožci. Změna v obratlech u *Tarrasia* by navíc mohla být vyvolána podobnou expresí *Hox* genů jako u prvních čtvernožců (Sallan,



Obrázek 5 Porovnání páteře u různých obratlovců a) †Eusthenopteron, první ryba podobná čtvernožcům s dosud nerozlišenou páteří; b) †Ichthyostega, první z čtvernožců, začíná mít páteř rozlišenou na pět oddílů; c) myš domácí, *Mus musculus*, žijící obratlovec s rozlišenou páteří, k jednotlivým oddílům jsou přiřazeny paralogy *Hox* genů; d) †Phanerosteon, raná paprskoploutvá ryba s nespojenými obratli; e) †Tarrasius problematicus se spojenými obratli rozdělenými do pěti oddílů; f) dánío pruhované s výrazným zkrácením trupu a posunutím signalizace *Hox* anteriorně. Zkratky: C, cervical; c, centrum; ha, haemal arch; hs, haemal spine; ic, intercentrum; na, neural arch; no, notochord exposure; ns, neural spine; pc, pleurocentrum; plv, pelvis; rb, rib; ro, rostral; sc, scapula; va, ventral arch. (Sallan, 2012)

2012). Možné podobnosti mezi *Tarrasiem* a prvními čtvernožci pokud jde o podobnou expresi *Hox* genů, nasvědčuje i podobná regionální specifikace obratlů na úrovni genové exprese u žraloků rodu *Scyrorhinus* (Oulion et al., 2011). U odvozenějších ryb došlo v průběhu evoluce ke zkrácení trupu a tím k posunutí signalizace *Hox* genů směrem k hlavě a tedy zredukování oddílů páteře na tělní a ocasní úsek. U elongovaných ryb se toto působení dále pozměnilo, jak

je znázorněno na obrázku 6, kde je vyznačena role *Hox* genů při utváření jejich páteře (Ward and Brainerd, 2007).



Obrázek 6 Vývojové mechanismy ovlivňující elongaci ryb a různé působení *Hox* genů A) Změny vedoucí k zmnožení břišního regionu. B) Zachování délky těla, zvýšení počtu C) Prodloužení ocasní části spolu s navýšením počtu obratlů. (Ward and Mehta, 2010)

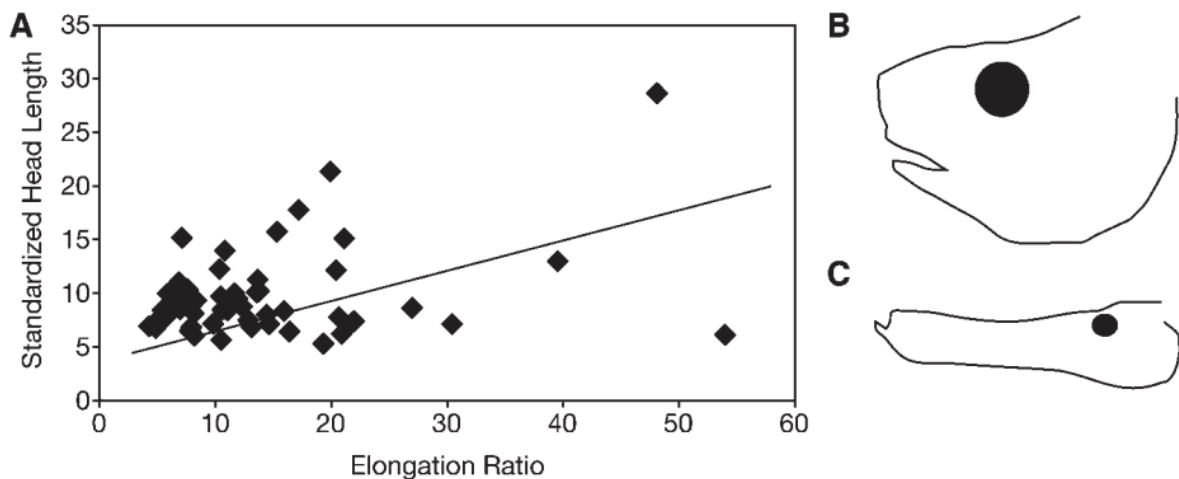
U Dánia exprese *Hox12a* vytváří přechod mezi abdominální a kaudální oblastí páteře a koreluje s expresí *Hox10*, *Hox11* a *Hox12*, podobně je tomu u ještěřů a užovek (Di-Poï et al., 2010). U hadů se *Hoxa10* exprimuje u somitů, které později nesou žebra, jako u koljuškovitých a dáníí (Prince et al., 1998). Je tedy možné, že manipulace s *Hox12* by mohla vést ke změně počtu břišních obratlů u ryb, kdy by více anteriorní exprese vedla k vytvoření

menšího počtu abdominálních a většího počtu ocasních obratlů (obrázek 6 A) (Ward and Mehta, 2010).

Obratle vznikají ze somitů (segmentované struktury mesodermu vytvářející se v rané ontogenezi), proto by druhy s větším počtem obratlů měly mít i větší počet somitů. První hypotéza říká, že čas pro zformování jednotlivých somitů se zkracuje, zatímco trvání somitogeneze zůstává stejné, což by vedlo k většímu počtu somitů, ale byly by kratší. Podle druhé hypotézy posteriorní růst embrya pokračuje a vede k vytvoření většího počtu podobně velkých somitů (Gomez and Pourquié, 2009; Ward and Brainerd, 2007). Podle Gomez a Pourquié 2009 na studii o užovkách jde v tomto případě o kombinaci obou hypotéz (obrázek 6).

2.3. Prodloužení hlavy

Elongace těla bývá spojována i s prodloužením hlavy. Dlouhé ryby mají tendence mít delší hlavu a to různými způsoby, nejčastěji prodloužením délky spodní nebo horní čelisti (obrázek 7) (Ward and Mehta, 2010). Jako u všeho existují výjimky (bichiri - *Polypteridae*, hrdložábříkovití - *Synbranchidae*, ostnohřbetníkovití - *Stichaeidae*, vlkoušovité - *Anarhichadidae*), které mají tělo prodloužené, ale lebku ne (Nelson, 2006).



Obrázek 7 Délka hlavy v porovnání s prodloužením těla. (B) znázorňuje postorbitální prodloužení (C) preorbitální. (Ward a Mehta, 2010).

Proč některé linie pouze prodlouží čelisti, zatímco u jiných se zdá, že prochází radikální přestavbou lebky, se prozatím neví (Ward a Mehta 2010). Tyto odlišné strategie přizpůsobení by mohly souviset s adaptací k příjmu potravy.

2.3.1. Prodloužení čelistí

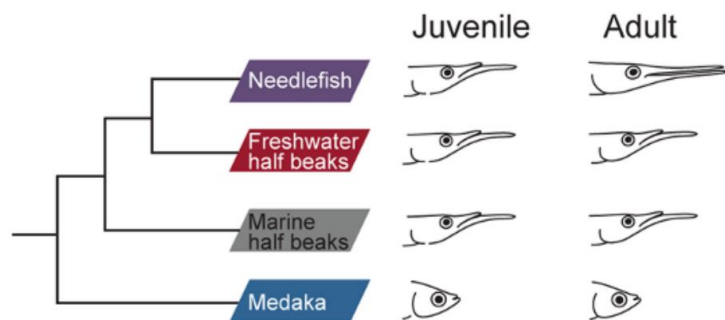
Většina ryb má čelisti proporčně odpovídající lebce, potom jsou tu ty, které mají čelisti prodloužené (jehly a jiné), často ale ne nutně v souvislosti s prodloužením těla a specializací v příjmu potravy.

Podle Gavina de Beera vzniklo prodloužení čelistí coby novinka heterochronním posunem (De Beer et al., 1951), který dovoluje vytvořit změnu v morfologii těla dospělého jedince díky různému načasování stávajících molekulárních a vývojových mechanismů, namísto vytváření zcela nových typů morfogeneze (Raff and Raff, 2000). Tímto způsobem byly popsány změny utváření čelistí u cichlid i pěnkv z Galapág (Smith, 2001), které sdílejí s rybami *calmodulin* a *bmp4* jako klíčové faktory ovlivňující růst zobáků a čelistí (Parsons and Albertson, 2009). Zatím však není jisté, zda se v případě kalmodulinu jedná o jediný ortolog (Gunter et al., 2014).

Mezi ryby s prodlouženými čelistmi patří řád jehlotvaří (*Beloniformes*), který zahrnuje různorodé zástupce jako jehlice (*Belonidae*), polozobánkovité (*Hemiramphidae*), létající ryby (*Exocoetidae*) a rohoretky (*Scomberosocidae*). Mezi další zástupce paprskoploutvých ryb s protaženými čelistmi patří holobřiší (zejména rod *Nemichthys*) a volnoostní.

Jeden z podřádů jehlotvarých jsou medakovití (*Adrianichthyoidei*), kam patří medaka, vývojový modelový organismus. Zástupci podřádu jehlic (*Belonoidei*) se značně liší v délkách jejich horní a dolní čelisti.

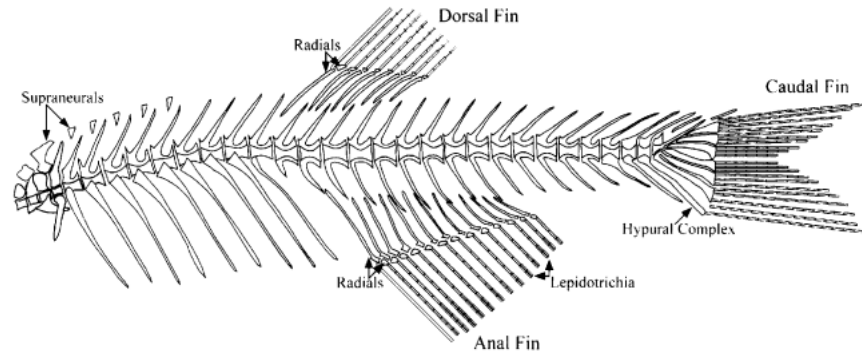
Polozobánkovití, jak název napovídá, mají protáhlou dolní a poměrně krátkou horní čelist, zatímco jehlice mají protáhlé obě čelisti do stejné délky. V průběhu vývoje ale jehlice prochází takzvanou "halfbeak" fází. Toto vedlo k hypotéze, že



Obrázek 8 Zjednodušená fylogeneze jehlotvarých (*Beloniformes*), porovnání délky čelistí u jednotlivých zástupců (Lovejoy et al., 2004)

polozobánkovité mohly vzniknout paedomorfózou (redukce růstu nebo počtu ontogenetických kroků) z jehlic (Nichols a Breder, 1928; Lovejoy et al., 2004). Tato hypotéza byla nicméně zpochybněna molekulární fylogenezí jehlotvarých (obrázek 8), na jejímž základu se usuzuje, že sekundární růst horní čelisti jehlic je s nejvyšší pravděpodobností peramorfóza (zvýšený růst nebo přidání kroků v ontogenezi) nikoliv paedomorfóza (Lovejoy et al., 2004).

Polozobánkovití, jehlice i medaka mají při narození/vylíhnutí podobnou morfologii čelisti (Clemen et al., 1997). Krátce poté u polozobánek a jehlic vyrůstají z čelistí dva rostrální výběžky, nazývané „bezzubé prodlouženiny“. Ty jsou morfologickou novinkou mezi jehlicemi, žádná podobná struktura



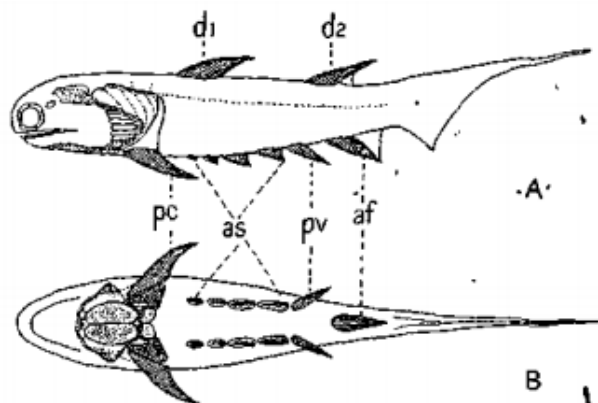
nebyla pozorována u medaky. Tyto výběžky prodlužují

Obrázek 9 Axiální kostra dánia pruhovaného, *Danio rerio*. Rozdělení a stavba ploutví u paprskoploutvých na lepidotrichia podpíraná radiálii, ocasní ploutve je podpíraná hypurálním komplexem (Mabee et al., 2002).

dolní čelist před horní, tyto změny by mohly být regulovány kalmodulinem (hlavně *calm1*) (Gunter et al., 2014). Rozšiřují kraniofaciální variabilitu uvnitř jehlotvarých a zvětšují jejich evoluční potenciál a evolvabilitu. Umožňují osídlit nové ekologické niky v rychlejším čase, na což poukazuje i to, že jehlotvaři mají mnohem více zástupců než medakovití, kteří tyto výstupky nemají (Kirschner and Gerhart, 1998).

3. Ploutve a jejich modifikace

Většina ryb má dvě sady ploutví, osově (také zvané nepárové nebo mediální) ploutve, ale i párové, homologní párovým končetinám obratlovců (Mabee et al., 2002). U Actinopterygii je jako apomorfie uvedena jedna hřbetní, jeden pár prsních, jeden pár břišních, jedna řitní a jedna ocasní ploutev (Gaisler a Zima, 2007). Jejich stavba je znázorněna na příkladu dánia (obrázek 9), dříve se



Obrázek 10 *Climatius reticulatus*, na A) pohled z laterální a na B) z ventrální strany. Jsou vyznačeny ploutve d1, d2 dorsální, pc hrudní, pv břišní, af řitní ploutve, as párové přidané ploutve (Watson and Day, 1916).

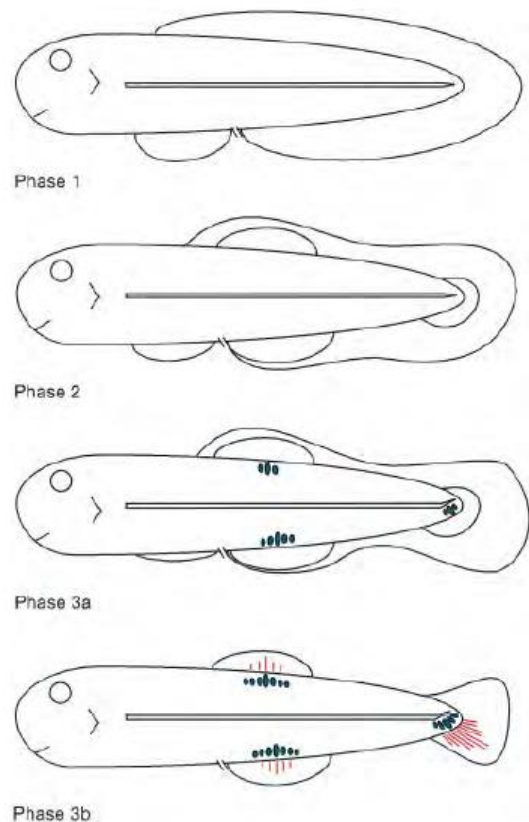
vyskytovaly i druhy, které měly více hřbetních ploutví, nebo dokonce větší množství párových ploutví na břišní straně těla (jako příklad viz *Climatius reticulatus* na obrázku 10) a i v současnosti lze často najít různé odchylky. Mezi častější patří například dvě hřbetní ploutve (typicky Ostnoploutví, *Perciformes*), případně více, jako u bichira. Dále přeměna

ploutví v ostny, ať už částečná, nebo úplná (Volnoostní, *Gasterosteiformes*). Ploutve se ale nemusí pouze přeměňovat, může dojít i k jejich vymizení, jako například absence ocasní ploutve u měsíčníka (*Mola mola*).

3.1 Moduly tvorby ploutví

Nepárové ploutve se vytvořily dříve než párové, přibližně před 400 miliony lety (Coates, 1994). Z toho plyne, že mechanismy tvorby nepárových ploutví jsou původní oproti těm použitým u párových ploutví. U tvorby párových ploutví dochází k využití modulu základní stavby ploutví, uspořádání paprsků. Nesdílejí ovšem mechanismy pozičního uspořádání. Končetiny suchozemských obratlovců se pak mohou tvořit právě v místech párových ploutví a jsou jim tedy homologické (Mabee et al., 2002).

Ve vývoji nepárových ploutví nacházíme konzervované vzory, takzvané čtyři moduly zahrnující jejich vývoj a stavbu. Moduly mohou být definované jako síť interagujících elementů chovajících se jako relativně nezávislé vývojové a funkční jednotky (Schlosser and Thieffry, 2000). Týkají se jak genotypu, tak i fenotypu. Například z hlediska fenotypu určují morfologickou identitu, přesné umístění na tělní ose a jejich proměny v čase. V rámci genotypu vytváří kaskádu kontrolující vývoj končetin (Tabin et al., 1999). Existuje málo příkladů toho, jak se moduly vyvíjí, z konzervovaných vzorů ve vývoji mediálních ploutví byly identifikovány čtyři moduly zapojené do rozmístění a vzorování ploutví, změny v těchto modulech se odehrávají pomocí disociace, duplikace, odchýlení a koopce (Raff, 1997). Tedy zdvojením (například hřbetní ploutve) a různými posuny.



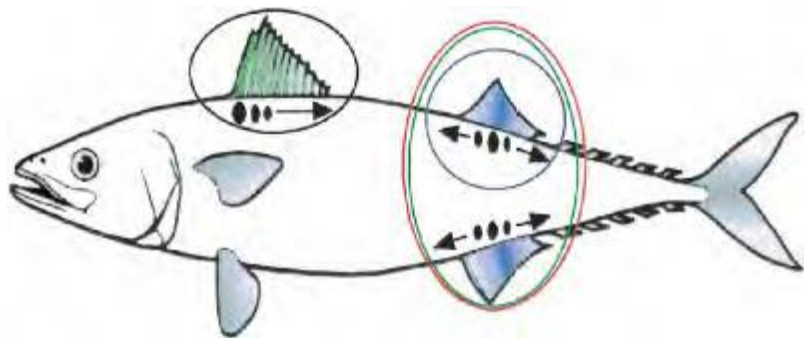
Obrázek 11 Tři fáze vývoje ploutví. Fáze 1) ploutevní lem je přítomen po celé délce. Fáze 2) Budoucí nepárové ploutve se umísťují v místě ploutevního lemu, ten začíná degenerovat. Fáze 3a) radiália, vyznačená modře, diferencují v místě budoucích ploutví. Fáze 3b) exoskeletární paprsky, vyznačené červeně, se objevují ve shodě s endoskeletárními radiálii (Mabee et al., 2002).

Nepárové ploutve jsou strukturálním prodloužením osově kostry (tři fáze jejich vývoje jsou znázorněny na obrázku 11). Je tedy možné, že jako u obratlů, nejdříve byly zpracovány signály pro lokální specializaci genetických sítí, které kontrolují regionalizaci od anteriorní k posteriorní osy. *Hox* geny plní tuto funkci u ostatních amniot a je pravděpodobné, že i u ryb. Ačkoliv jsou vztahy mezi identifikovanými moduly a mechanismy pod nimi nejasné, předpokládá se, že *Hox* mohou korelovat s některými aspekty polohování a vzorování. Tyto předpovědi lze ověřit až porovnáním homologní genové exprese a funkčních důsledků u jednotlivých taxonů (Mabee et al., 2002).

3.1.1 Umístění ploutví

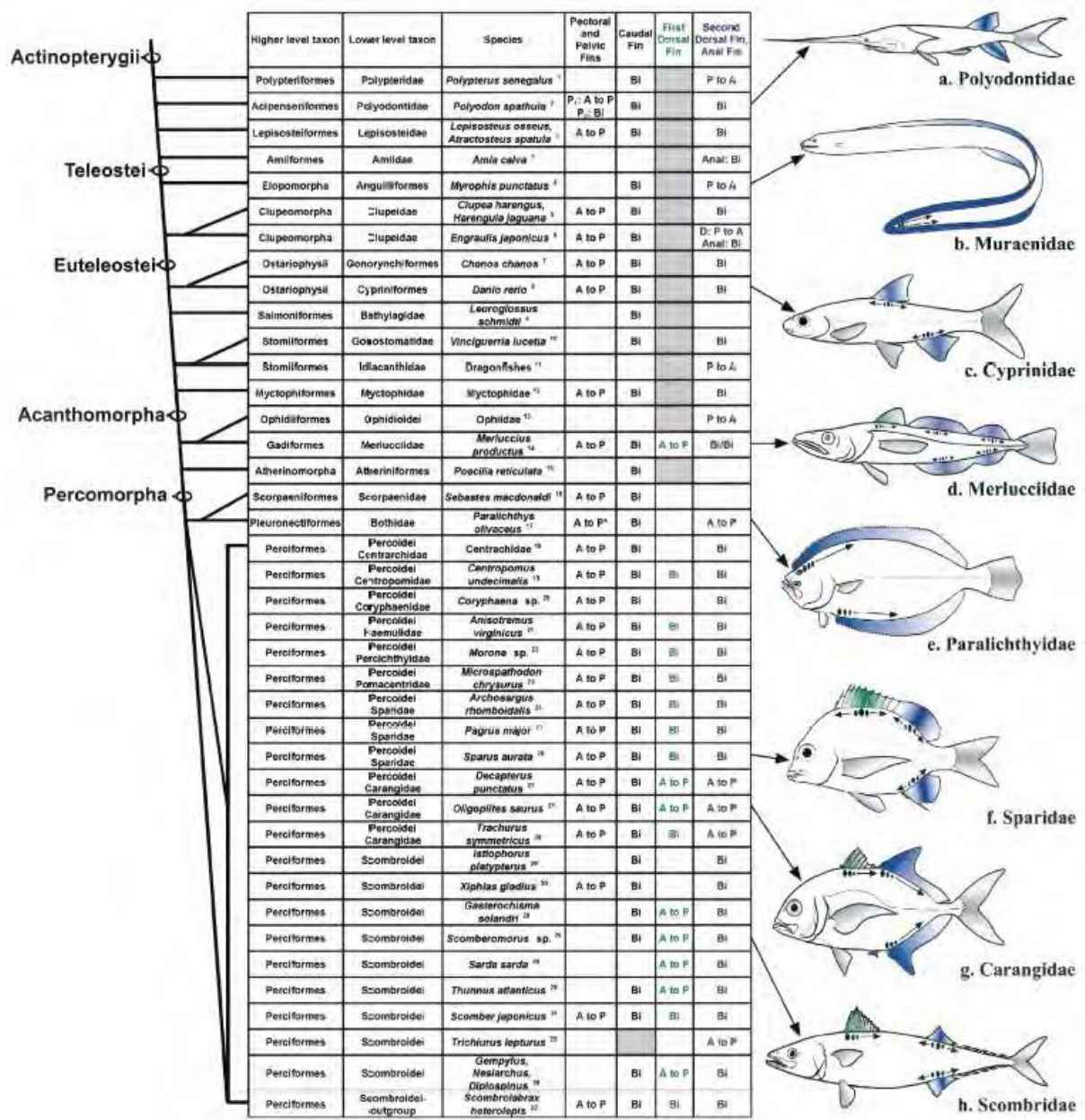
První paprskoploutví měli nejspíš hřbetní a řitní ploutve symetricky uspořádané v pozičním modulu. Tato symetrie může být dána původně (*Polyodon*, obrázek 13a) nebo sekundárně odvozeně (někteří uzlatkovití, štikovití, galaxiovití, dráčkovití, obrázek 12)(Nelson, 1984). Časté evoluční změny v jejich umístění na těle ukazují na vysokou míru oddělenosti pozičního (positioning) od vzorového (patterning) modulu, to znamená, že mení svou vzájemnou pozici, umístění na těle, ale jejich vnitřní uspořádání zůstává identické (Coates and Cohn, 1998). Například hřbetní a řitní ploutve sdílejí spojený vzor, jsou téměř vždy naproti sobě. U všech ryb exoskeletární paprsky diferencují ve stejném směru jako endoskeletární, u paprskoploutvých se nová hřbetní ploutev vyvíjí duplikací a odchýlením, tedy „zkopírováním“ té původní a jejím posunem.

Jak bylo zmíněno výše, rozlišujeme čtyři moduly, které se proměňují čtyřmi mechanismy. Tyto moduly jsou poziční umístění hřbetní a řitní ploutve (symetrie hřbetní a řitní ploutve podél anteriorně posteriorní osy), vzorový modul (kodiference



Obrázek 12 Čtyři moduly, červený – poziční umístění hřbetní a řitní ploutve; zelený – vzorový modul; modrý – sdílení směru diference exoskeletárních a endoskeletárních prvků; černý – nová hřbetní ploutev (Mabee et al., 2002).

těchto ploutví), sdílení směru diference exo- a endoskeletárních prvků v ploutvích a nová druhá hřbetní ploutev (obrázek 12) (Mabee et al., 2002).



Obrázek 13 Souhrn různých vzorů uspořádání ploutví u paprskoploutvých ryb. Vlevo je základní fylogeneze (Lauder and Liem, 1983), která je rozepsána v tabulce uprostřed. Nejbazálnější skupiny jsou umístěny nahoře, směrem dolů jsou skupiny odvozenější. První tři sloupce tabulky se týkají taxonomické identifikace (v pořadí zleva doprava vyšší taxon, nižší, druh). Čtvrtý sloupec se týká vývoje hrudních a břišních ploutví, vyvíjí se zepředu dozadu (anterior posteriorně) u všech ryb. Pátý sloupec, ocasní ploutev se vyvíjí oběma směry u všech paprskoploutvých. Šestý sloupec se zabývá druhou hřbetní ploutví, která se vyvíjí jako samostatný modul, může se vyvíjet stejně jako původní hřbetní a řitní ploutev (vyznačeno v posledním modrém sloupci). Prázdná pole značí chybějící data a šedá nepřítomnost znaku. Zbarvení sloupců odpovídá zbarvení příslušných oblastí na rybách vpravo (z Nelsona, 1984). Hřbetní a řitní ploutve jsou obě značené modře, protože se vyvíjí stejným způsobem u všech ryb s výjimkou sardelovitých. Směr jejich vývoje je vyznačen pomocí barevného gradientu, nejtmaším místem je místo iniciace růstu. (1. Bartsch and Gemballa, 1992; 2. Bemis and Grande, 1999; Mabee, laboratorní pozorování; 3. L. Grande, osobní komunikace; 4. Leiby, 1979; 5. Lebour, 1921; 6. Balart, 1995; 7. Taki et al., 1986; 8. Mabee, laboratorní pozorování; 9. Dunn, 1983a; 10. Ahlstrom and Counts, 1958; 11. Kawaguchi and Moser, 1984; 12. Moser and Ahlstrom, 1970; Moser et al., 1984; 13. Gordon et al., 1984; 14. Ahlstrom and Counts, 1955; 15. Weisel, 1967; 16. Moser, 1972; 17. Balart, 1985; 18. Mabee, 1993; 19. Lau and Shafland, 1982; Potthoff and Tellock, 1993; 20. Potthoff, 1980; 21. Potthoff et al., 1984; 22. Fritzsche and Johnson, 1980; Potthoff et al., 1986; 23. Potthoff et al., 1987; 24. Houde and Potthoff, 1976; 25. Matsuoka, 1982, 1985; 26. Faustino and Power, 1998, 1999; 27. Aprieto, 1974; 28. Ahlstrom and Ball, 1954; 29. Potthoff et al., 1986; 30. Potthoff and Kelley, 1982; Potthoff et al., 1986; 31. Kramer, 1960; Potthoff et al., 1986; 32. Potthoff et al., 1980; Potthoff et al., 1986.)

3.2 Odchytky od základního rozvržení ploutví

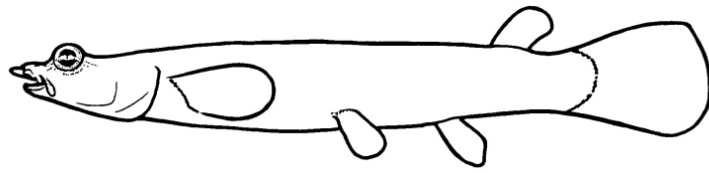
Existují různé příklady změny v uspořádání hřbetní a řitní ploutve. Hřbetní ploutev může být mírně posunuta anteriorně (dánio, obrázek 9), výrazně dopředu (obrázek 13c),

k řitní ploutvi posazena víc posteriorně (hladinovka čtyřoká, obrázek 14). Hřbetní ploutev může být také prodloužena a rozšířena směrem dopředu (obrázek 13b,e). K prodloužení může docházet i u řitní ploutve (vrčivka pruhovaná, *Trichopss vittatus*). Dále je možná ztráta hřbetní (úhoři, nahohřbetí) či řitní ploutve (gymnarchovítí) bez současné ztráty ostatních ploutví. Stejně tak mohou tyto ploutve splynout v jednu s ocasní (obrázek 13b).

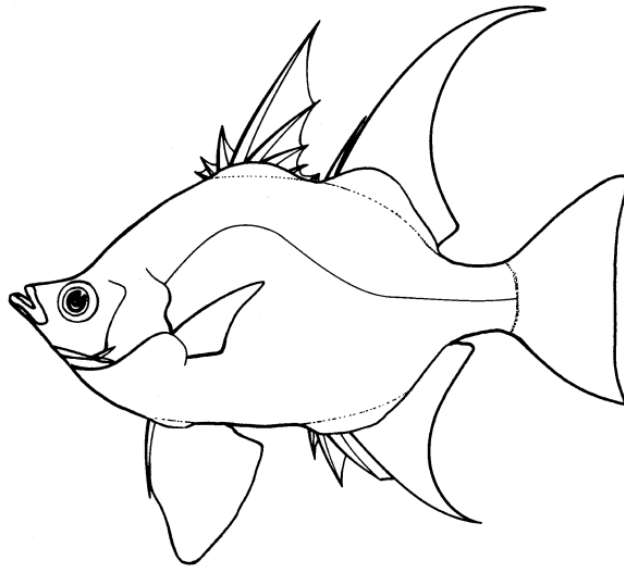
U paprskoploutvých také vzniká nová hřbetní ploutev, která tvoří nový modul, jelikož je často umístěna nezávisle na ostatních ploutvích. Vytváří se duplikací (Mabee et al., 2002). Typicky se vyskytuje například u ostnoploutvých (*Perciformes*, obrázek 15), ale i mnoha dalších (viz seznam na konci v příloze (Nelson, 2006).

Mezi další možné proměny ploutví patří třeba změna v ostny, nebo v

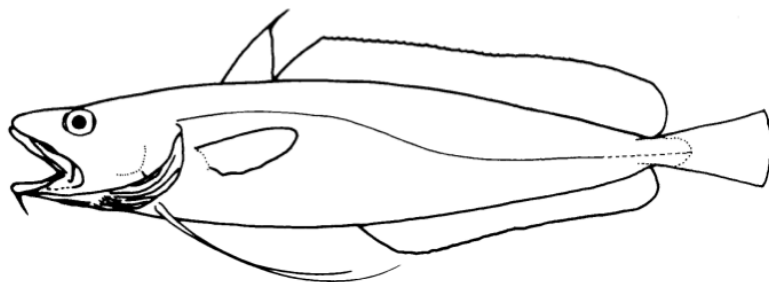
uzpůsobení jako například u mníkovec červenavého (obrázek 16), u kterého se jeho hrudní ploutve přeměnily do vláskovitého útvaru pomocí, kterého „ochutnává“ prostředí před sebou (Pearson et al., 1980).



Obrázek 14 Hladinovka čtyřoká, *Anableps anableps*. Hřbetní ploutev posunutá směrem k ocasní (Nelson, 2006).



Obrázek 15 Zástupce řádu ostnoploutvých (*Perciformes*), z čeledi trnohřebetovitých (*Enoplosidae*) (Nelson, 2006).



Obrázek 16 Mníkovec červenavý (*Urophycis chuss*) (Nelson, 2006).

3.2.1. Přeměna ploutví v pářící orgány

Změna řitní ploutve v pářící orgány probíhá obdobnými způsoby, ale liší se u různých skupin. Jako modelový se používá systém živorodek, kdy nejvýraznější paprsky v gonopodiu dospělého samce tvoří 3-4-5-komplex s různými trny a háčky s různou funkcí, (Turner, 1941a) nejčastěji slouží k přidržení samice. Gonopodium se vyvíjí ve dvou fázích, růstové a diferenciační (Grobstein, 1942). Během růstové fáze dojde k zesílení paprsku 3 a dále k prodloužení 3-4-5-komplexu, (Turner, 1941a) ostatní ploutevní paprsky mají potlačený růst. V diferenciační fázi vznikají na komplexu právě ty háčky, trny a jiné struktury. Obě fáze se spouští každá při jiné koncentraci androgenních hormonů (Hopper, 1949a). Pokud dojde ke kastraci a tím nedostatku androgenních hormonů, bude mít výsledná ploutev tvar jako u samic (Turner, 1941b). Pro zahájení morfogeneze ale stačí i jen malá část varlat, proto po nekompletní kastraci může dojít k přeměně řitní ploutve (Hopper, 1949b).

U hladinokovitých má nejprve jejich řitní ploutev 11 paprsků, v průběhu vývoje vzniká pouze u samců nultý paprsek (Turner, 1950). U gudeovitých se řitní ploutev proměnila natolik, že se již nejmenuje gonopodium, ale andropodium. Jejich řitní ploutev je složena z 15 paprsků, kdy první a poslední jsou výrazně zkrácené (Turner et al., 1962). U samců pak dochází ke zkrácení prvních pěti až sedmi paprsků, čímž se vytvoří pro gudeovité typický zářez na ploutvi (Nelson, 1975).

Zajímavá proměna řitní ploutve se odehrává u příbojkovitých (*Embiotocidae*). Dochází u nich k páření jen v létě a k přeměně ploutve dochází každý rok znovu na jaře (Wiebe, 1968). Během zimy nejsou patrné žádné modifikace. K tomuto jevu dochází nejspíše díky korelaci s cyklickým vývinem varlat a kvůli rozdílné produkci androgenních hormonů.

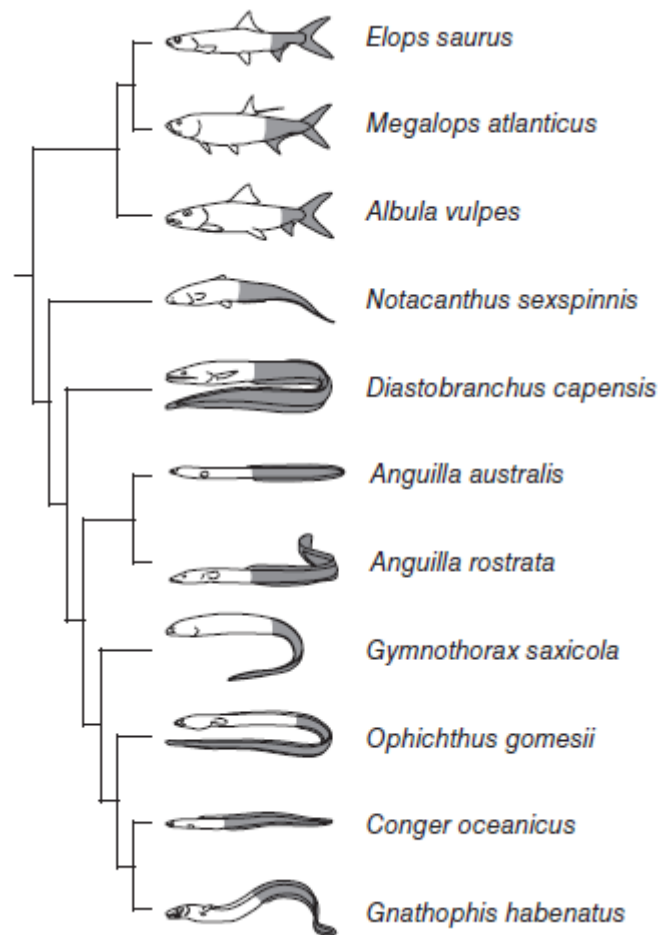
Této problematice se komplexně věnovala ve své bakalářské práci Lucie Kubická v roce 2013 (Kubická, 2013) .

4. Redukce počtu ploutví

U obratlovců, čtvernožců, redukce či ztráta končetin nejčastěji koreluje s prodloužením těla. Ve spojitosti s požadavky prostředí dochází k redukci končetin také v případech, kdy daní zástupci žijí ve štěrbinách, kořenových systémech či norách, protože v ten okamžik se také příliš velké končetiny stávají spíše překážkou. Dále může dojít k redukci končetin skrze návrat do vodního prostředí (Gaisler a Zima, 2007). Došlo k ní u obojživelníků (červoři, žijící ve vlhké půdě), plazů (dvouplazi, hadi, slepýši, scinkové), u

savců například u sirén, velryb ve spojitosti s návratem do vodního prostředí (Gans, 1975; Greer, 1991; Lande, 1978). Prodloužení šupinatí plazi mají menší končetiny bez ohledu na to, jestli mají kratší, nebo delší ocas (Wiens et al., 2006). U ryb pak velké párové ploutve zvětšují odpor vody, což u hadovitého stylu pohybu snižuje jeho efektivitu, proto dochází k jejich redukci a zmenšení (Standen, 2008).

Ke ztrátě párových ploutví dochází v evoluci několikrát nezávisle na sobě a to u různých ryb, s různým tvarem těla, u elongovaných ovšem nejčastěji. Některým zástupcům skupiny Elopomorpha chybí břišní ploutve a jako skupina vykazují největší rozsah v tvarech těla, patří mezi ně jak vysoce elongovaní holobřiší, tak i zástupci s nepozměněným tělním plánem (obrázek 17). K redukci ploutví dochází často i u zástupců *Tetraodontiformes*, u nich ale redukce ploutví nesouvisí s elongací těla, ale s jeho kompresí/zmenšením (Nelson, 2006; Belouze, 2001; Tyler, 1980; Winterbottom, 1974). Břišní ploutve chybí některým z *Heterenchelyidae* a *Ophichthidae*, vyznačující se



Obrázek 17 Zástupci skupiny Elopomorpha (Belouze, 2002).

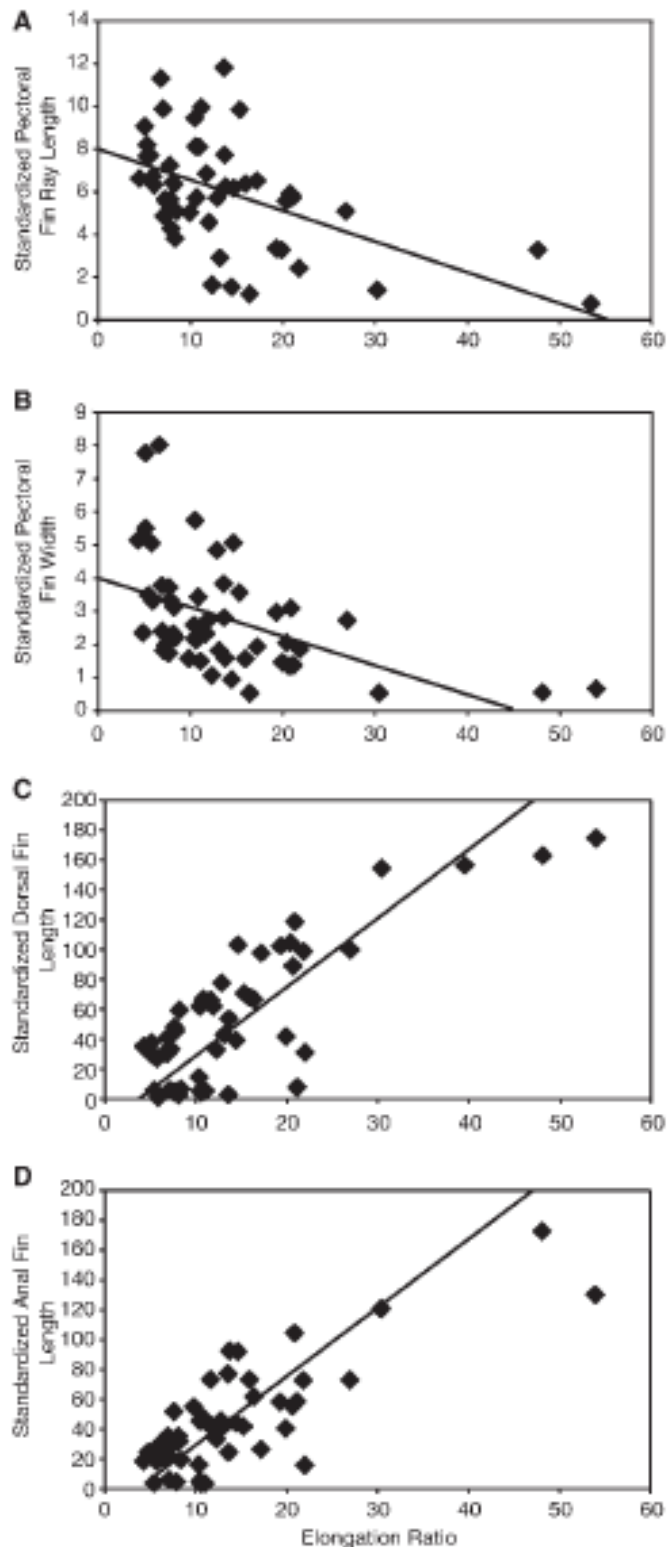
úhořovitou elongací těla. Jediná čeleď, z které všichni zástupci kompletně ztratili párové ploutve, jsou *Muraenidae* (Bohlke et al., 1989). Je to čeleď extrémně adaptovaná právě na život ve šterbinách a skalních dutinách na korálových útesech a hadovitý způsob pohybu (Kořínek, 1999).

Mimo změny na vyšších taxonomických úrovních, jako je například právě čeleď murénovitých, se modifikace proutví mohou odehrávat i u nižších taxonů. Je známý alespoň jeden druh, který intraspecificky mění přítomnost/ nepřítomnost břišních ploutví – keříčkovec ambrizenský (*Channallabes apus*), sumci (Adriaens et al., 2002).

Ztráta břišních ploutví, jak se zdá, předchází ztrátě prsních ploutví. Absence břišních ploutví je spojena se ztrátou pánevního pletence, ztráta prsních ploutví se ztrátou pletence spojena není (Adriaens et al., 2002). U hadů naopak nejdříve dochází k vymizení předních končetin a až poté k redukci zadních končetin (viz kapitola 4.2.). Hadi jsou zde zmíněni jako modelový příklad jiných prodloužených obratlovců. Mechanismy jejich vývoje se dají tedy s rybami porovnat.

4.1. Redukce ploutví u elongovaných paprskoploutvých

Mnoho vysoce elongovaných ryb má tendence mít menší prsní ploutve než neprodloužené druhy (obrázek 18 A, B) v souvislosti s jejich stylem pohybu, zejména pokud spadají do úhořovité formy elongace těla, poté velké prsní ploutve k manévrování nejsou nutné, naopak zvětšují odpor vody. Výjimku tvoří bichir *Erpetoichthys*, který své velké prsní ploutve používá k manévrování ve vegetaci (Ward and Mehta, 2010). Normální až větší prsní ploutve se naopak vyskytují u tuhotělně elongovaných, které se pohybují oscilací ploutví (Breder, 1926; Ward osobní pozorování).



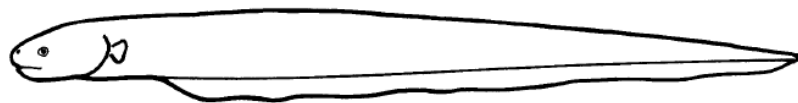
Obrázek 18 Porovnání velikosti ploutví, redukce párových a zvětšování nepárových ploutví. Délka hrudních ploutví byla pro měření definována jako délka okrajového paprsku a šířka jako maximální rozsah paprsků. Délky hřbetní a řitní ploutve byly měřeny od báze ploutve podél těla. Každé měření bylo provedeno pro tři zástupce a zprůměrováno. Prodloužené ryby mívají menší hrudní a delší mediální ploutve. A) Délka paprsků hrudních ploutví B) Šířka hrudních ploutví C) Délka hřbetní ploutve D) Délka řitní ploutve (Ward and Mehta, 2010).

Na obrázku 18 jsou zanesené hodnoty 53 změřených různých skupin ryb, o kterých Nelson (2006) určil, že mají alespoň nějaké prodloužené zástupce. Tato studie měla za cíl zmapovat diverzitu tvarů ploutví napříč rybami. Délka hrudní a břišní ploutve byla definována jako délka okrajového paprsku. Šířka jako maximální rozsah paprsků. Byla zjištěna negativní korelace mezi délkou těla a jak délkou, tak i šířkou hrudních ploutví (obrázek 18A,B), ale žádné spojení mezi délkou a šířkou břišních ploutví. Delší ryby mají tedy menší hrudní ploutve, ale vztah mezi velikostí břišních ploutví a tvarem těla je nejasný (Ward and Mehta, 2010). To je pravděpodobně dáno rozmanitou funkcí břišních ploutví u různých ryb, pohybující se od hmatových orgánů u šitínika, k stabilizaci těla při pohybu u pstruha duhového (Barton, 2007; Standen, 2008).

Zdokumentování vztahu mezi prodloužením těla a velikostí hrudních ploutví napomáhá pochopení spojení tvaru těla a velikostí párových ploutví z anatomického, funkčního i vývojového hlediska. Málo se ví o tom jak je modifikována svalová a kosterní anatomie u druhů s relativně menšími, zmenšenými ploutvemi. Jedna ze změn v hrudním pletenci zahrnuje kost posttemporální, která připojuje pletenec k lebce. Toto spojení chybí u tří různých linií, u holobřichých (*Anguilliformes*), hrotočelcovitých (*Mastacembelidae*) a *Ptilichthys goodei* z čeledi stimulovitých (*Zoarcoidei*) (Belouze, 2001).

Nepárové ploutve jsou známé jako hnací síla pohybu u jihoamerických nahohřbetých (*Gymnotiformes*, obrázek 19), ti se pohybují pomocí undulace řitní ploutve, dochází u nich i k redukci ploutve ocasní (Kasapi et al., 1993). Podle studie Ward a Mehta z roku 2010 právě nepárové ploutve

vykazují silnou korelaci s elongací těla (obrázek 16 C,D). Delší ryby mají delší dorsální a anální ploutve, některé jsou dlouhé dokonce od



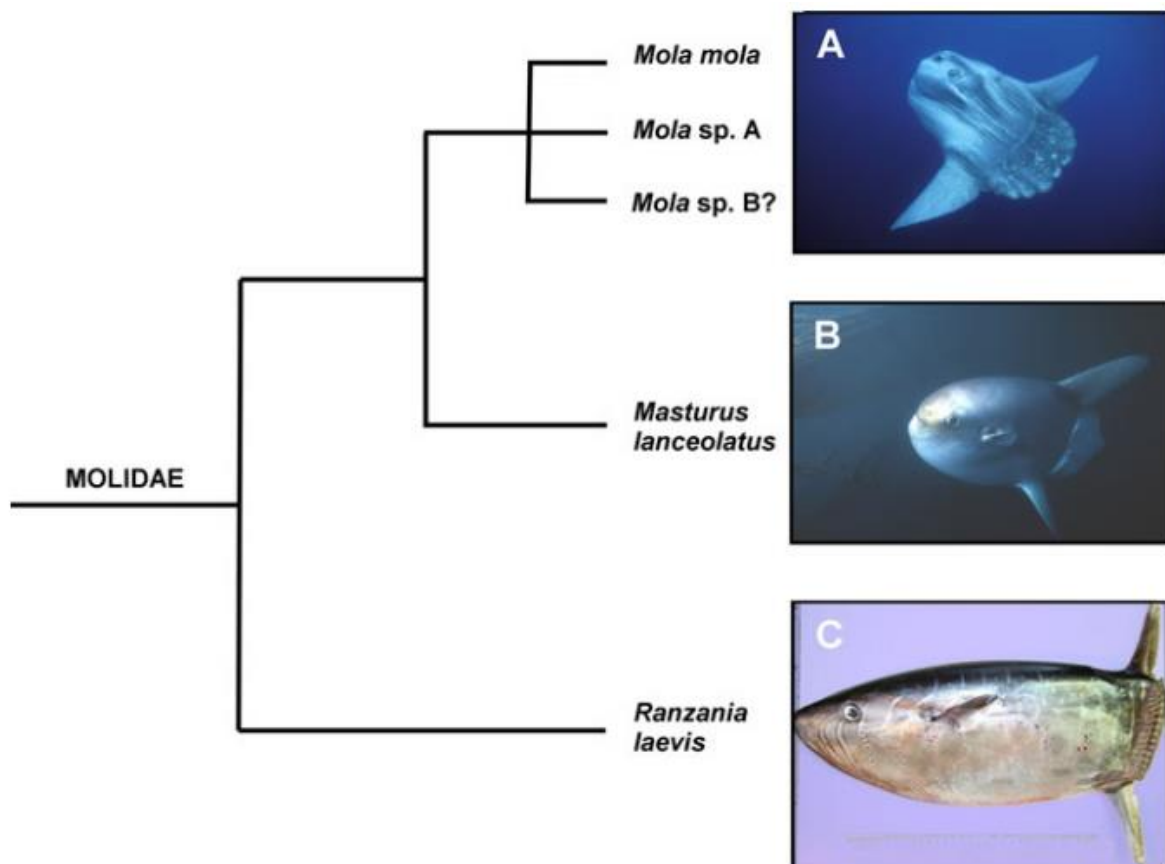
Obrázek 19 *Electrophorus* z řádu nahohřbetých (*Gymnotiformes*). Je krásně pozorovatelné prodloužení těla, ztráta břišních ploutví, ocasní ploutve, zmenšení hrudních ploutví (Nelson, 2006).

hlavy až k ocasní ploutvi. Jejich expanze u prodloužených ryb naznačuje, že jsou tyto dva mechanismy geneticky propojené (Ward and Mehta, 2010).

4.1.1. Redukce ploutví u čtverzubců (*Tetraodontiformes*)

Čtverzubci mají většinou spíše drobné, zakulacené tělo a s touto kompresí souvisí s uzpůsobením ploutví, kdy jimi oscilují při pomalém plavání nad korálovými útesy (Nelson, 2006). Nejdrastičtější změnou z nich ale prochází měsíčník, patřící do skupiny měsíčníkovitých (*Molidae*), která je součástí čtverzubců (*Tetraodontiformes*), ale někdy bývá zařazována i samostatně, je to také nejmohutnější zástupce žijících kostnatých ryb (*Teleostei*) (Bass et al., 2005). Do skupiny měsíčníkovitých patří pět druhů řazených do tří rodů – *Ranzania*, *Masturus* a *Mola* (obrázek 20) (Santini and Tyler, 2003). Měsíčníci se od ostatních čtverzubců liší v několika znacích, hlavně výrazně redukovanou ocasní ploutví, přítomností klavu (útvár skládající se z ploutevnických paprsků a svaloviny odvozené z řitní a hřbetní ploutve) a vymizením plynového měchýře. Obývají tropické vody Atlantského, Tichého a Indického oceánu (Fraser – Brunner, 1951).

Došlo u nich ke zkrácení páteře, která nese žebra a absenci břišních ploutví (Cleland, 1862). Boční svalovina již neplní svou funkci zajištění flexe těla, laterální svaly se tedy vložily pod svaly hřbetní a řitní ploutve (Fraser – Brunner, 1951). Tím vzniká zploštěné



Obrázek 20 Zjednodušená fylogeneze měsíčníkovitých (*Molidae*) (převzato ze Santini and Tyler, 2002).

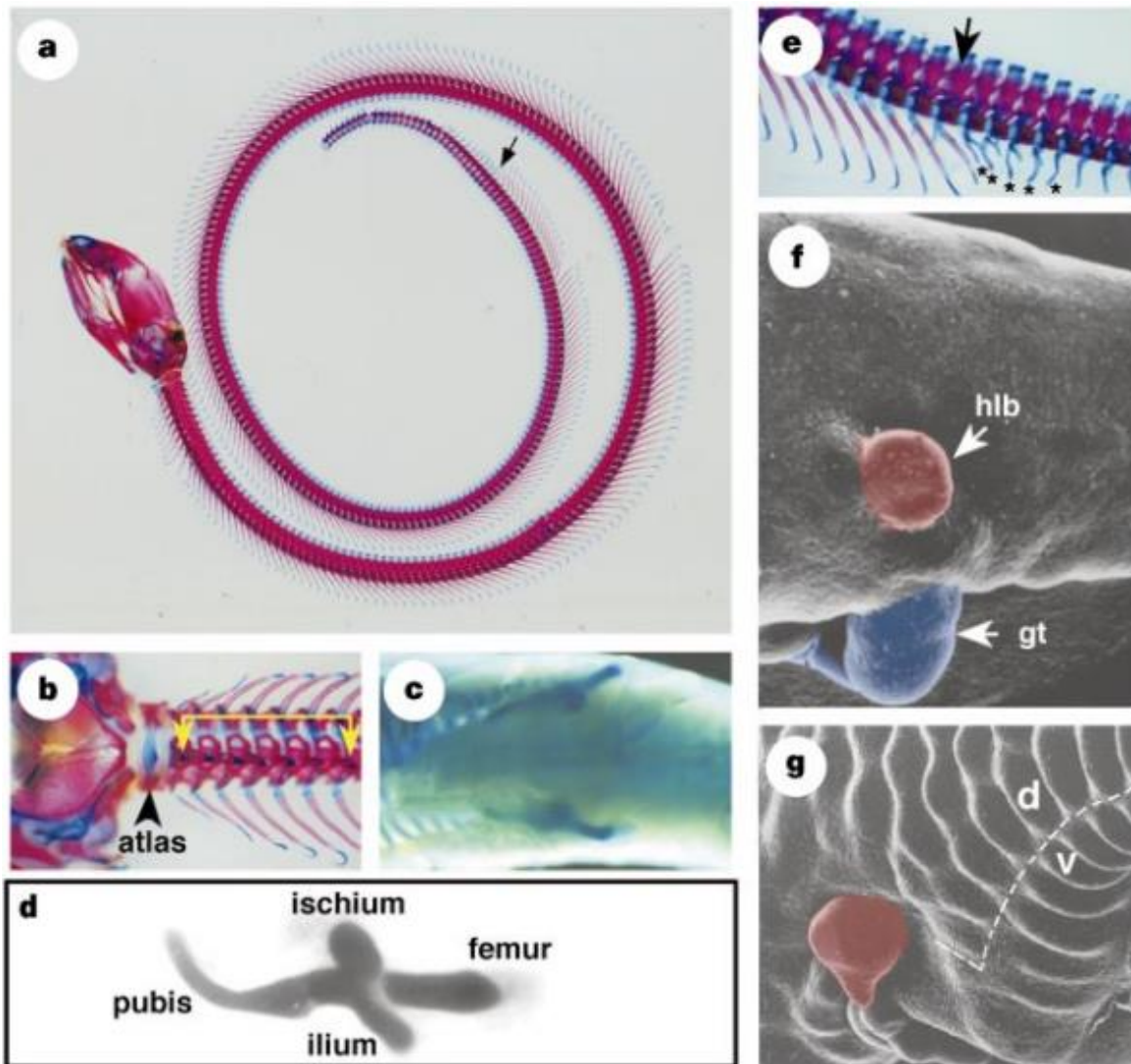
tělo se silnějšími nepárovými ploutvemi, které tak slouží jako hlavní zdroj pohybu (obrázek 20)(Pope et al., 2010).

Měsíčník svítivý (*Mola mola*) je navzdory výrazné změně pohybu výborným plavcem schopným horizontálních směřovaných pohybů, ponorů do hloubek, je dokonce schopen aktivně uplavat až $26,8 \text{ km}^{-1}$ za den, ale může se pohybovat i pasivním plachtěním (Cartamil and Lowe, 2004). Měsíčníkovití používají k pohybu hřbetní a řitní ploutev synchronizovaně, v podstatě jako křídla. Je to jediné zvíře, o kterém je známo, že se pohybuje tímto způsobem (Watanabe and Sato, 2008) a vyvine za jedno máchnutí ploutvemi více rychlosti, než na tahu založený pohyb ostatních čtverzubců (Pope et al., 2010). Podobně, nikoliv stejně, se pohybují zástupci čeledi ostencovití (*Balistidae*). Ti k pohybu používají oscilaci hřbetní a řitní ploutve, podobně jako měsíčník, ale nedochází u nich k redukci ocasní ploutve (Davison, 1987).

4.2. Modelový příklad - ztráta končetin u hadů

Mechanismy redukce končetin byly v minulosti podrobně studovány na příkladu různých skupin čtvernožců, zejména hadů. Hadi se vyvinuli z příbuzných mosasaurů, ještěřů, kteří měli kompletní přední i zadní končetiny a regionalizovanou páteř do pěti úseků (Carroll, 1988). Hadi, extrémně elongovaní plazi, ale končetiny v průběhu evoluce ztratili (obrázek 22), pouze hroznější si zachovávají rudimentální zadní končetiny ve formě pánevního pletence a zbytku stehenní kosti (obrázek 21c, d). Hroznější mají přibližně 300 obratlů, z toho všechny kromě nosiče, prvního krční obratle, nesou žebra až k zadnímu pletenci končetin (obrázek 21a, b, e) To, že nesou žebra, je typický prvek pro hrudní oblast páteře, zároveň ale nesou ventrální výběžek (obrázek 21b), který se obvykle vyskytuje v krční oblasti.

Tento jev může být způsoben tím, že informace určující takzvanou hrudní identitu, byla rozšířena do krční oblasti a tím ji mohla ovlivnit. Proto celý trup připomíná prodloužený hrudník (obrázek 21a). Na obrázku není patrný důkaz o vývoji předních končetin, zadní jsou



Obrázek 21 a) laterální pohled na celou kostru hroznýše; b) ventrální pohled na bázi lebky, krční obratel a obratle hrudní; c) embryo hroznýše s patrnými výběžky zadních končetin; d) pánevní pletenec (tvořený kosti pánevní - ilium, sedací - ischium a stydkou - pubis) s napojeným zbytkem stehenní kosti (femur); e) páteř z oblasti, kde je umístěna kloaka, šipkou je označeno umístění zadních končetin, které byly odebrány; f) sken z elektronového mikroskopu čtyřdenního embrya, kde hlb představuje zakládající se zadní končetinu a gt genitální hrbolky, obojí se vyvíjí v blízkosti kloaky; g) sken oblasti kloaky u dvacetičtyřdenního embrya hroznýše znázorňující červeně vyznačenou levou zadní končetinu na rozhraní dorsálních a ventrálních šupin (vyznačeno čarou). Obrázky a, b, c, e byly obarveny alcianskou modří a alizarinovou červení (Cohn and Tickle, 1999).

pouze fragmentální. K vývoji zadních končetin dochází na úrovni kloaky, za hranicí žeber nesoucích obratlů. (obrázek 21e, f) (Cohn and Tickle, 1999).

4.2.1. Exprese *Hox* spojená se ztrátou končetin u hroznýše

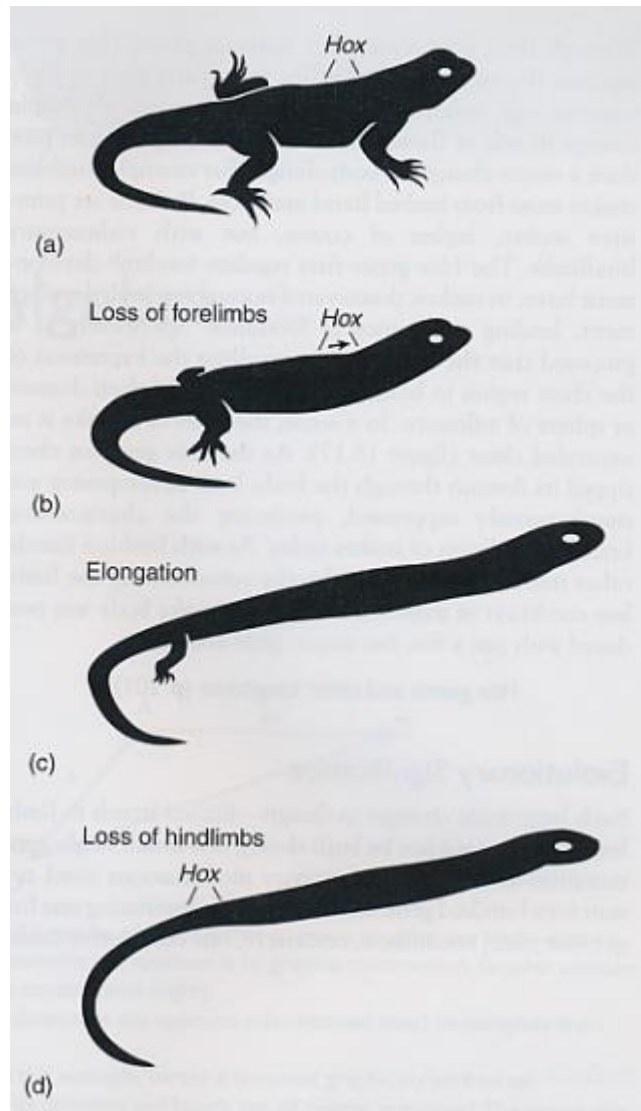
Hox geny určují svou expresí mimo jiné i vývoj páteře v průběhu embryonálního vývoje. U zvířat s rozlišenou páteří se exprimují v paraxiálním mezodermu (mezoderm v okolí páteře) (Burke et al., 1995), z kterého se následně obratle tvoří a mají vliv i na tvorbu předních, zadních končetin a boků (Cohn et al., 1997; Rancourt et al., 1995). Aby bylo možné

určit, zda změny exprese Hox genů v mezodermu vedou k morfologickým změnám, které byly pozorovány u hroznýše, bylo zkoumáno rozložení proteinů HOXC6, HOXC8, které jsou spojovány s vývojem hrudních obratlů u ostatních čtvernožců (Gaunt, 2002; Oliver et al., 1988) a HOXB5, který se exprimuje v prvním krční obratli, nosiči (Rancourt et al., 1995). U ryb se tyto proteiny podílí na určení pozice prsních ploutví, u ostatních obratlovců určují pozici předních končetin (Oliver et al., 1990).

U hroznýšů se ovšem exprimují od prvního obratle až ke kloace a HOXC8, který se normálně objevuje kolem posledního hrudního obratle, se zde vyskytuje na úrovni zadních končetin. Celá páteř až ke kloace tedy vykazuje znaky genové exprese Hox, jindy typicky spojené s hrudní oblastí. To vedlo přímo ke ztrátě vývoje předních končetin, a to včetně fáze jejich nejranější indukce (Cohn and Tickle, 1999).

Tvorba zadních končetin je sice zahájena, ale signalizační dráhy nutné pro jejich další vývoj nejsou již aktivovány. Tím dojde pouze k vytvoření pánevního pletence a tyčkovité stehenní kosti. Růst končetin u hroznýše ale může být experimentálně částečně obnoven dodáním fibroblastového růstového faktoru (FGF). Ztráta schopnosti aktivovat dráhy pro pokračování vývoje zadních končetin může vyplývat ze změny genové exprese, ke které došlo na počátku hadí evoluce (Cohn and Tickle, 1999).

Hadi tak představují ideální modelový příklad elongace těla spojené se ztrátou končetin, se kterým lze dále srovnávat. U ryb jsou podrobnosti ztráty ploutví méně známé,



Obrázek 22 Ztráta končetin u hadů (Kardong, 2009).

zajímavé je, že je ztrácí opačně, tedy nejdřív břišní a až poté dochází k redukci prsních ploutví.

5. Redukce pánevního pletence u koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*)

Ačkoliv jsou nezbytné pro různé formy pohybu, párové ploutve i končetiny byly opakovaně ztraceny nejen u ryb, pravděpodobně selekcí pro získání více hydrodynamického tvaru těla (viz kapitola 4) (Shapiro et al., 2006). Koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*) slouží jako modelový organismus pro studium genových evolučních regulačních změn, sledování změn v kosterním vývoji a vývoji břišních ploutví (Ostlund-Nilsson et al., 2006). Většina koljušek žijících v mořích totiž pánevní pletenec redukovaný nemá, zatímco sladkovodní koljušky ano, a to buď jen částečně, nebo jim úplně chybí (Bell, 1987). Možnými důvody pro vymizení pánevního pletence může být nedostatek zdroje vápníku, absence jejich predátorů, nebo získávání potravy lovem larev vodního hmyzu (mohou se k němu nepozorovaně přiblížit) (Giles, 1983; Reimchen, 1980; Reist, 1980).

Pomocí genového mapování byla objevena oblast na chromozomu, která je odpovědná za varianty velikosti pánevního pletence u koljušek s alespoň částečnou redukcí pletence (Coyle et al., 2007; Cresko et al., 2004; Shapiro et al., 2004). Tato oblast obsahuje *Pitx1* (Pituitary homeobox transcription factor 1, transkripční faktor hypofýzy), tedy gen exprimovaný v zadních končetinách různých obratlovců, nezbytný pro normální vývoj těchto končetin (Shapiro et al., 2004). Gen *Pitx1* u mořských koljušek nejeví změny v kódování proteinů, naproti tomu u sladkovodních je jeho exprese téměř ztracena (Cole et al., 2003; Shapiro et al., 2004). Po porovnání myši bez tohoto genu (je pro ně letální) a koljušky bez pánevního pletence, byla navržena regulační CIS mutace na lokusu *Pitx1* jako původce ztráty pánevních struktur u koljušek (Shapiro et al., 2004).

Pro zúžení velikosti oblasti kontrolující polymorfismus pánevního pletence u koljušek bylo použito křížení dvou různých populací koljušek (Colosimo et al., 2005) a bylo pozorováno, zda jsou markery v oblasti *Pitx1* spojené s přítomností, či absencí pánevního pletence (Cresko et al., 2004; Shapiro et al., 2004). Výsledkem rekombinace těchto skupin bylo odhalení mikrosatelitního markeru umístěného v mezigenové oblasti přibližně 30kb před *Pitx1*. Tento marker se pak v rozdílné frekvenci vyskytuje u koljušek s různým fenotypem pánevního pletence a naopak markery u oblasti *Pitx1* vykazovaly jen malou diferenciaci. To znamená, že vývoj pánevního pletence u koljušek kontroluje právě tato malá oblast nad *Pitx1*, označována jako *Pel*. *Pel* obsahuje mnoho různých vazebných míst pro transkripční faktory,

kteří by mohly přispívat k omezené expresi ve vyvíjejícím se pánevním pletenci (Chan et al., 2010)

V genomu populace koljušek z jezera Paxton, které byly použity v křížení (viz výše) byly v oblasti *Pel* identifikovány delece. U Aljašských koljušek byly následně pozorovány tři různé delece, z nich každá částečně nebo úplně odstraní sekvenční z *Pel* oblasti. Postupně bylo identifikováno devět různých haplotypů s různou četností delecí, u všech typů se projevíly redukce v oblasti pánevního pletence a všechny omezují, nebo odstraňují úsek *Pel* (Chan et al., 2010). Opakující se delece mohou vysvětlit, proč k absenci pánevního pletence dochází i u izolovaných populací koljušek. Aby bylo možné otestovat, zda alely vedoucí k redukci pletence podléhají pozitivní selekci, byly pozorovány molekulární znaky s ní spojené, jako například snížení heterozygotnosti a vyšší zastoupení odvozených alel (Nielsen, 2005).

Právě odvozené alely se hodně vyskytují v oblasti *Pel* (Fay and Wu, 2000). Stejně tak v populacích s redukovaným pánevním pletencem bylo častěji pozorováno snížení heterozygotnosti v porovnání s oploutvenými populacemi koljušek. Redukce pánevního pletence nemůže být spojena s efektem hrdla lahve během kolonizace sladkovodních vod, protože heterozygotní redukce v *Pel* oblasti je specifická právě pro ryby s absencí pletence, ale není specifická pro sladkovodní koljušky s kompletním pletencem. U oblasti *Pitx1* nebyl pozorován rozdíl v heterozygotitě. Minimální heterozygotita v úseku *Pel* je tak důkazem pozitivní selekce u koljušek s redukovaným pánevním pletencem (Chan et al., 2010).

Dřívější studie se ztrátou pánevního pletence zabývaly zejména z pohledu opakované evoluce podobného fenotypu v podobném prostředí. Molekulární studie se naopak zaměřily na tento tkáňově specifický enhancer, oblast *Pel*, který kontroluje vývoj pánevního pletence u koljušek, ale díky jeho umístění na flexibilní části genomu, snadno podléhá strukturálním mutacím, zejména pak delecím. Ty následně vedou k omezení či odstranění jeho účinku a tím k redukci až absenci pánevního pletence (Chan et al., 2010).

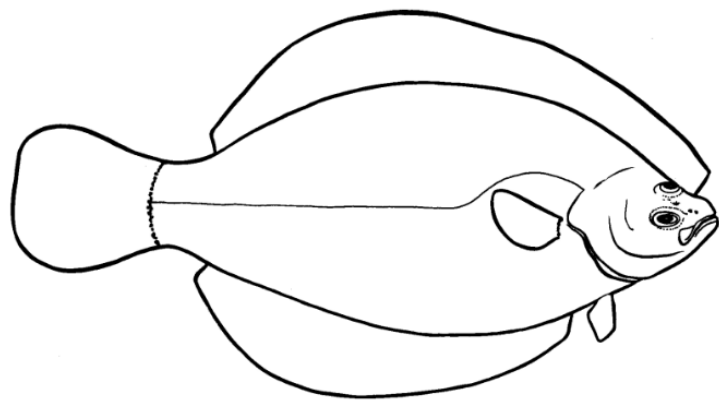
6. Platýsi – porušení pravolevé symetrie

Platýsi tvoří skupinu extrémně zploštělých, bentických predátorů. Jsou rozšířeni celosvětově, ale žijí zejména v šelfových nebo středně hlubokých mořských vodách. Někteří zástupci ale žijí i v brakických a sladkých vodách (Ahlstorm et al., 1984). Jsou známí svou převrácenou symetrií těla, která je spojena i s přesunem druhého oka na jednu, později svrchní stranu těla. Přitom v larválním stádiu jsou obě oči umístěny symetricky a k migraci dochází až

v později během metamorfózy. Migruje buď pravé oko (obě oči jsou na sinistrální, levé straně hlavy dospělé ryby) nebo levé (obě oči jsou následně na dextrální, na pravé straně), u některých skupin dochází k náhodnému střídání v tom, které oko se přesouvá (Hubbs and Hubbs, 1945). Tato změna tělního plánu je zásadní, unikátní a mezi obratlovci nemá obdoby.

Další skupinou zploštělých vodních obratlovců, kteří žijí bentickým způsobem života, jsou rejnoci (*Rajiformes*). U nich ale dochází k zploštění těla dorsoventrálně, jejich párové ploutve se neredukují, ale rozšiřují a vytváří ploutevní lem, redukuje se hřbetní a řitní ploutev. Obě oči zůstávají umístěné na svrchní straně těla. Ne všichni zástupci rejnoků jsou ale zcela zploštělí – pilohřbetovití (*Rhinobatidae*) mají zploštělou jen přední část těla (Gaisler a Zima, 2007).

U většiny skupin platýsů migruje i nosní orgán na pozici blízko středové linie. Kostra i dentice je asymetrická. Spodní strana těla je málo pigmentovaná, často na ní dochází k absenci postranní čáry. Prsní i břišní ploutve bývají na spodní straně redukovány, zmenšeny a s méně paprsky a vychýlené od osy stranou



Obrázek 23 Zástupce platýsovitých (*Pleuronectidae*) (Nelson, 2006).

v porovnání s ploutvemi na svrchní straně těla. Naopak hřbetní a řitní ploutve jsou prodloužené, hřbetní dosahuje u všech platýsů až k očím (výjimku tvoří *Psettodes*). Ocasní ploutev je zkrácena a zakulacena, někdy jen s několika sekundárními paprsky (obrázek 23). (Ahlstorm et al., 1984).

6.1. Metamorfóza

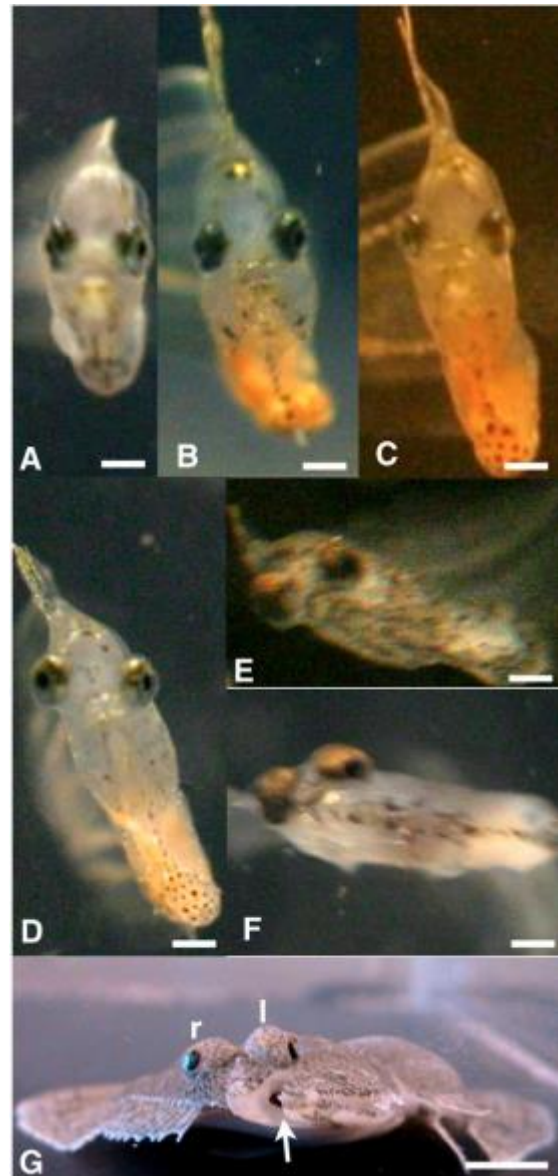
K metamorfóze, čili proměně z larválního do juvenilního a dospělého stádia, dochází v různých velikostech larev, od 5 do 120 mm (Amaoka, 1971). Většina platýsů jí prochází ale ve velikosti 10-25 mm. Dochází při ní k migraci jednoho oka skrz nebo kolem hlavy a to buď na pravou, nebo levou stranu hlavy.

Zachytit přímo proměňujícího se jedince v planktonu lze jen vzácně a to z několika důvodů. Celkově je to totiž pozvolný proces a často během něj mění svůj habitat, navíc se zvětšující se velikostí se snadněji mohou stát kořistí, a proto plankton opouští. Celkovou proměnu lze pozorovat u zástupce platýsovitých (*Pleuronectidae*), *Rhombosolea tapirina* na obrázku 24 a 25 (Crawford, 1986; Schreiber, 2006).

Existující záznamy, ale ukazují na rozdílné způsoby, kterými k migraci oka dochází. U skupin, u kterých se hřbetní ploutev zakládá na posteriorní straně oka či ještě více vzadu se později mezi očima vytvoří deprese (prohlubeň), oko následně migruje přes hřbetní středovou čáru směrem k místu založení ploutve.

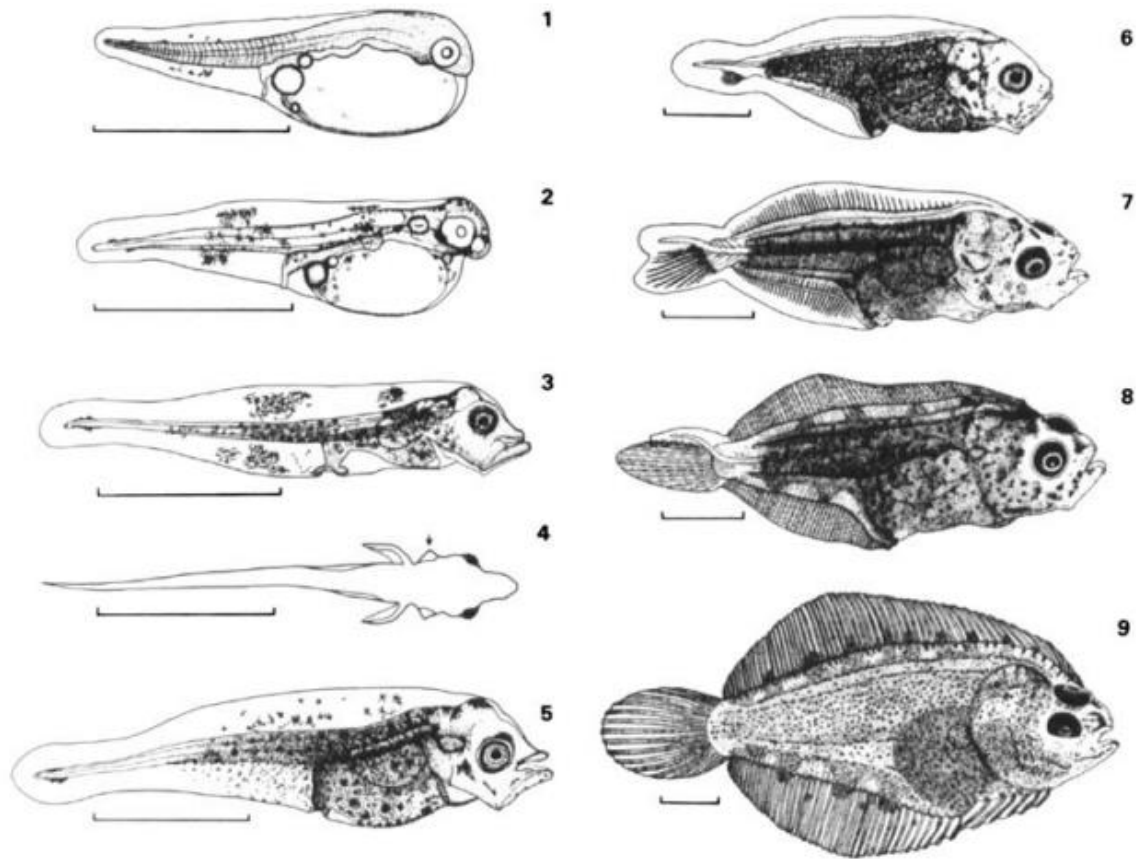
Hřbetní ploutev se pak roztáhne podél těla do pozice, kterou zaujímá u dospělého jedince. Tento způsob migrace se uplatňuje u kambalavcovitých (*Psettodidae*), platušicovitých (*Cithradidae*), pakambalovitých (*Scophthalmidae*), platýsovitých (*Pleuronectidae*) a většiny platýsovcovitých (*Paralichthyidae*) (Ahlstorm et al., 1984).

Druhý způsob migrace se vyskytuje u skupin, u kterých je hřbetní ploutev připojena k lebce a oko migruje prostorem mezi lebkou a takzvaným masitým hrbolkem a bází hřbetní ploutve. Hřbetní ploutev po dokončení migrace oka přirůstá k lebce (Minami, 1981). Tento



Obrázek 24 Přetočení osové symetrie u zástupce platýsovitých (*Pleuronectidae*), *Rhombosolea tapirina* (Schreiber, 2006).

proces byl v padesátých letech celkově pozorován u *Cynoglossus macrostomus*. Těsně před zahájením migrace se vytvoří masový hrbolek hákovitého tvaru anteriorně od hlavy, následně pravé oko migruje mezi lebku a hrbolek. Poté hrbolek a hřbetní ploutev splynou s lebku. Celý proces metamorfózy trvá 5 hodin a odehrává se v noci (Seshappa and Bhimachar, 1955).



Obrázek 25 Vývojová stádia *Rhombosoea tapirina* (Crawford, 1986).

Během proměny v juvenilního jedince dochází v těle platýsů i k dalším změnám. Zmizí larvální trny, dojde k přeskupení vnitřních orgánů a ztrátě plynového měchýře. V prsních ploutvích se vyvinou paprsky, kromě některých skupin, kde dochází k redukci těchto paprsků a rodu *Mancopsetta*, kterému tyto ploutve úplně chybí. Dochází zároveň ke ztrátě larvální pigmentace a jejímu nahrazení juvenilními vzory, osifikaci páteře a kostry celkově a vytvoření šupin (Ahlstorm et al., 1984).

U platýsů byla pozorována citlivost na thyroidní hormony. Podávání trijodthyroninu (T3) larvám před metamorfózou vedlo k souměrné osifikaci lebečních kostí, čímž byla přerušena migrace oka, jelikož kosti již nebyly pružné a neumožnily průchod oka na druhou stranu těla (Okada et al., 2003; Schreiber, 2006). Byly zaznamenány případy bilaterálně symetrických platýsů, podobně jako symetrické varianty halibuta (*Verasper variegatus*), kde

byli juvenilní jedinci ovlivněni thyroxinem (Tagawa and Aritaki, 2005). Přetočení tělní symetrie je tak pravděpodobně důsledkem asymetrického utvoření zadního mozku a vnitřního ucha v reakci na thyroïdní hormony. Z genového úhlu pohledu se proces přetočení symetrie odehrává pomocí dráhy *nodal-lefty-pitx2* (NLP), kde *pitx2* slouží jako hlavní determinant této dráhy a je re-exprimován těsně před metamorfózou v levé habenule. Habenula (nebo také uzdička) je útvar v zadním mozku v blízkosti střední čáry. Po zahájení levostranné exprese *pitx2* dojde k zahájení migrace oka a změně pozice habenuly. Ta změni svou pozici na spodní straně zadního mozku směrem vpravo u sinistrálních a směrem vlevo u dextrálních platýsů. Pravá habenula následně zvětší svou velikost u obou typů. Ztrátou re-exprese genu *pitx2* dochází k náhodnosti přetáčení těl platýsů (Suzuki et al., 2009)

7. Závěr

Změny v tělním plánu často souvisí s adaptací na prostředí, jeho využitím, k pohybu, nebo lovu potravy (Ward and Mehta, 2010). Právě díky ohromné rozmanitosti prostředí, ve kterém ryby žijí, mají tolik rozmanitých tvarů těla. Tato práce je zaměřena na odchylky dějící se s tělním plánem paprskoploutvých ryb. Jedním z cílů bylo je následně identifikovat a srovnat mechanismy, kterými k těmto změnám dochází. U čtvernožců bylo mnoho změn detailně popsáno, například ztráta končetin u hadů – její vývojové mechanismy a genové pozadí je důkladně popsáno, zatímco u některých modifikací tělního plánu ryb je mechanismů, kterými k nim dochází, popsáno relativně málo. Jedním z důvodů například u elongace těla je málo vhodných modelových organismů, například úhoř není vhodný, protože se jeho larvy vyvíjí v Sargasovém moři a získání dat by bylo problematické. Naopak o ztrátě pánevního pletence koljušek se ví téměř vše, ale není jisté, zda mechanismus, kterým ke ztrátě dochází, je obecně platný i pro ostatní paprskoploutvé s absentujícími břišními ploutvemi a bylo by zajímavé získat data pro toto porovnání.

8. Literární zdroje

- Adriaens, D., Devaere, S., Teugels, G.G., Dekegel, B., and Verraes, W. (2002). Intraspecific variation in limblessness in vertebrates: a unique example of microevolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 75, 367–377.
- Ahlberg, P.E., Clack, J.A., and Blom, H. (2005). The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature* 437, 137–140.
- Ahlstrom, E. H., et al. "1984. Pleuronectiformes: development." *Ontogeny and Systematics of Fishes*: 640-670.
- Ahlstrom EH, Counts RC. 1955. Eggs and larvae of the Pacific Hake, *Merluccius productus*. *US Fish Wildl Serv Fish Bull* 56:295–329.
- Ahlstrom EH, Counts RC. 1958. Development and distribution of *Vinciguerria lucetia* and related species in the eastern pacific. *US Fish Wildl Serv Fish Bull* 58:363–413.
- Amaoka, Kunio. "Studies on the larvae and juveniles of the sinistral flounders. II. *Chascanopsetta lugubris*." *Jpn J Ichthyol* 18 (1971): 25-32.
- Aprieto VL. 1974. Early development of five carangid fishes of the Gulf of Mexico and the South Atlantic coast of the United States. *Fish Bull* 72:415–443.
- Barton, Michael, and Carl E. Bond. *Bond's biology of fishes*. Thomson, 2007.
- Bass, A.L., Dewar, H., Thys, T., Streebman, J.T., and Karl, S.A. (2005). Evolutionary divergence among lineages of the ocean sunfish family, *Molidae* (Tetraodontiformes). *Mar. Biol.* 148, 405.
- Bell, M.A. (1987). Interacting evolutionary constraints in pelvic reduction of threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* (Pisces, Gasterosteidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 31, 347–382.
- Belouze, A. (2001). Compréhension morphologique et phylogénétique des taxons actuels et fossiles rapportés aux anguilliformes (poissons, téléostéens) (Lyon 1).
- Bemis WE, Grande L. 1999. Development of the median fins of the North American paddlefish (*Polyodon spathula*), and a reevaluation of the lateral fin-fold hypothesis. In: Arratia G, Schultze HP, editors. *Mesozoic fishes 2: systematics and fossil record*. München: Verlag Dr Friedrich Pfiel. p. 41–68. *
- Böhlke, E. B., J. E. McCosker, and J. E. Böhlke. "Family muraenidae." *Fishes of the western North Atlantic* 1.9 (1989): 104-206.
- Brainerd, E.L., and Patek, S.N. (1998). Vertebral Column Morphology, C-Start Curvature, and the Evolution of Mechanical Defenses in Tetraodontiform Fishes. *Copeia* 1998, 971–984.
- Bshary, R., Hohner, A., Ait-el-Djoudi, K., and Fricke, H. (2006). Interspecific Communicative and Coordinated Hunting between Groupers and Giant Moray Eels in the Red Sea. *PLOS Biol* 4, e431.
- Burke, A.C., Nelson, C.E., Morgan, B.A., and Tabin, C. (1995). Hox genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development* 121, 333–346.
- Carroll, R.L. (1988). *Vertebrate paleontology and evolution* (Freeman).
- Cartamil, D.P., and Lowe, C.G. (2004). Diel movement patterns of ocean sunfish *Mola mola* off southern California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, 245–253.
- Chan, Y.F., Marks, M.E., Jones, F.C., Villarreal, G., Shapiro, M.D., Brady, S.D., Southwick, A.M., Absher, D.M., Grimwood, J., Schmutz, J., et al. (2010). Adaptive Evolution of Pelvic Reduction in Sticklebacks by Recurrent Deletion of a *Pitx1* Enhancer. *Science* 327, 302–305.

- Cleland, John. On the Anatomy of the Short Sun-fish (*orthratoriscusmola*). publisher not identified, 1862.
- Clemen, G., Wanninger, A.-C., and Greven, H. (1997). The development of the dentigerous bones and teeth in the hemiramphid fish *Dermogenys pusillus* (Atheriniformes, Teleostei). *Ann. Anat. - Anat. Anz.* 179, 165–174.
- Coates, M.I. (1994). The origin of vertebrate limbs. *Development* 1994, 169–180.
- Coates, M.I., and Cohn, M.J. (1998). Fins, limbs, and tails: outgrowths and axial patterning in vertebrate evolution. *Bioessays* 20, 371–381.
- Cohn, M.J., and Tickle, C. (1999). Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature* 399, 474–479.
- Cohn, M.J., Patel, K., Krumlauf, R., Wilkinsont, D.G., Clarke, J.D.W., and Tickle, C. (1997). Hox9 genes and vertebrate limb specification. *Nature* 387, 97–101.
- Cole, N.J., Tanaka, M., Prescott, A., and Tickle, C. (2003). Expression of limb initiation genes and clues to the morphological diversification of threespine stickleback. *Curr. Biol.* 13, R951–R952.
- Colosimo, P.F., Hosemann, K.E., Balabhadra, S., Villarreal, G., Dickson, M., Grimwood, J., Schmutz, J., Myers, R.M., Schluter, D., and Kingsley, D.M. (2005). Widespread Parallel Evolution in Sticklebacks by Repeated Fixation of Ectodysplasin Alleles. *Science* 307, 1928–1933.
- Coyle, S.M., Huntingford, F.A., and Peichel, C.L. (2007). Parallel Evolution of Pitx1 Underlies Pelvic Reduction in Scottish Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Hered.* 98, 581–586.
- Crawford, C.M. (1986). Development of eggs and larvae of the flounders *Rhombosolea tapirina* and *Ammotretis rostratus* (Pisces: Pleuronectidae). *J. Fish Biol.* 29, 325–334.
- Cresko, W.A., Amores, A., Wilson, C., Murphy, J., Currey, M., Phillips, P., Bell, M.A., Kimmel, C.B., and Postlethwait, J.H. (2004). Parallel genetic basis for repeated evolution of armor loss in Alaskan threespine stickleback populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 6050–6055.
- Danos, N., Fisch, N., and Gemballa, S. (2008). The musculotendinous system of an anguilliform swimmer: Muscles, myosepta, dermis, and their interconnections in *Anguilla rostrata*. *J. Morphol.* 269, 29–44.
- Davison, W. Arterioles in the swimming muscles of the leatherjacket *Parika scaber* (Pisces: Balistidae). *Cell Tissue Res.* 248, 703–708.
- De Beer, G., Sir, and 1899-1972 (1951). *Embryos and ancestors*.
- De Schepper, N., Adriaens, D., and De Kegel, B. (2005). *Moringua edwardsi* (Moringuidae: Anguilliformes): Cranial specialization for head-first burrowing? *J. Morphol.* 266, 356–368.
- Di-Poi, N., Montoya-Burgos, J.I., Miller, H., Pourquié, O., Milinkovitch, M.C., and Duboule, D. (2010). Changes in Hox genes' structure and function during the evolution of the squamate body plan. *Nature* 464, 99–103.
- Evans, D.H., Clairbone, J.B., Currie, S. (2014). *The Physiology of Fishes*, forth edition.
- Fay, J.C., and Wu, C.-I. (2000). Hitchhiking Under Positive Darwinian Selection. *Genetics* 155, 1405–1413.
- Fraser-Brunner, Alan. *The ocean sunfishes (family Molidae)*. British Museum, 1951.
- Gans, C. (1975). Tetrapod Limblessness: Evolution and Functional Corollaries. *Am. Zool.* 15, 455–467.
- Gaisler, Jiří, and Jan Zima. *Zoologie obratlovců*. Academia, 2007.
- Gaunt, S.J. (2002). Conservation in the Hox code during morphological evolution. *Int. J. Dev. Biol.* 38, 549–552.

- Giles, N. (1983). The possible role of environmental calcium levels during the evolution of phenotypic diversity in Outer Hebridean populations of the Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Zool.* 199, 535–544.
- Gomez, C., and Pourquié, O. (2009). Developmental control of segment numbers in vertebrates. *J. Exp. Zoolog. B Mol. Dev. Evol.* 312B, 533–544.
- Goodrich, Edwin S. "Studies on the structure and development of vertebrates." *The Journal of Nervous and Mental Disease* 74.5 (1931): 678.
- Gordon DJ, Markle DF, Olney JE. 1984. Ophidiiformes: development and relationships. In: Moser HG, editor. *Ontogeny and systematics of fishes: special publication, American Society of Ichthyologists and Herpetologists.* p 308–320.
- Grande, L., and Bemis, W.E. (1998). A Comprehensive Phylogenetic Study of Amiid Fishes (Amiidae) Based on Comparative Skeletal Anatomy. an Empirical Search for Interconnected Patterns of Natural History. *J. Vertebr. Paleontol.* 18, 1–696.
- Greer, A.E. (1991). Limb Reduction in Squamates: Identification of the Lineages and Discussion of the Trends. *J. Herpetol.* 25, 166–173.
- Grobstein, C. (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 *Platyopocilus maculatus* females. *J. Exp. Zool.* 89, 305–328.
- Gunter, H.M., Koppermann, C., and Meyer, A. (2014). Revisiting de Beer's textbook example of heterochrony and jaw elongation in fish: calmodulin expression reflects heterochronic growth, and underlies morphological innovation in the jaws of belonoid fishes. *EvoDevo* 5, 8.
- Hopper, A.F. (1949a). Development and regeneration of the anal fin of normal and castrate males and females of *Lebistes reticulatus*. *J. Exp. Zool.* 110, 299–320.
- Hopper, A.F. (1949b). The effect of ethynyl testosterone on the intact and regenerating anal fins of normal and castrated females and normal males of *Lebistes reticulatus*. *J. Exp. Zool.* 111, 393–414.
- Houde ED, Potthoff T. 1976. Egg and larval development of the sea bream, *Archosargus rhomboidalis* (Linnaeus): Pisces, Sparidae. *Bull Mar Sci* 26:506–529.
- Holčík, Juraj, and Karol Hensel. *Ichtyologická příručka. Obzor*, 1972.
- Hubbs, Carl Leavitt, and Laura C. Hubbs. *Bilateral asymmetry and bilateral variation in fishes.* publisher not identified, 1945.
- Kardong, K.V. (2009). *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution* (McGraw-Hill Higher Education).
- Kasapi, M.A., Domenici, P., Blake, R.W., and Harper, D. (1993). The kinematics and performance of escape responses of the knifefish *Xenomystus nigri*. *Can. J. Zool.* 71, 189–195.
- Kawaguchi K, Moser HG. 1984. Stomiatoidea: development. In: Moser HG, editor. *Ontogeny and systematics of fishes, vol. 1.* Lawrence, Kansas: Allen Press. p 169–181.
- Kirschner, M., and Gerhart, J. (1998). Evolvability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 8420–8427.
- Kořínek M. (1999): *Zoologická zahrada, RUBICO s.r.o., Olomouc*
- Kramer D. 1960. Development of eggs and larvae of Pacific mackerel and distribution and abundance of larvae 1952– 1956. *US Fish Wildl Serv Fish Bull* 60:393–438.

- Kubická L. Modifikace ploutví ryb a paryb v pářící orgány, 2003
- Lande, R. (1978). Evolutionary Mechanisms of Limb Loss in Tetrapods. *Evolution* 32, 73–92.
- Lau SR, Shafland PL. 1982. Larval development of snook (*Centropanus undecimalis*) (Pisces: Centropomidae). *Copeia* 1982:618–627
- Lebour MV. 1921. The larval and post-larval stages of the Pilchard, Sprat and Herring from Plymouth District. *J Mar Biol Assoc (UK)* 12:427–457.
- Lovejoy, N.R., Iranpour, M., and Collette, B.B. (2004). Phylogeny and Jaw Ontogeny of Beloniform Fishes. *Integr. Comp. Biol.* 44, 366–377.
- Long Jr, John H., Magdalena Koob-Emunds, and Thomas J. Koob. "The mechanical consequences of vertebral centra." *Bull. Mt. Desert Isl. Biol. Lab. Salisb. Cove Maine* 43 (2004): 99-101.
- Mabee, P.M., Crotwell, P.L., Bird, N.C., and Burke, A.C. (2002). Evolution of median fin modules in the axial skeleton of fishes. *J. Exp. Zool.* 294, 77–90.
- Minami T (1981) The early life history of a sole *Heteromycteris japonicus*. *Bull Jpn Soc Sci Fish* 47:857–862
- Moser HG, Ahlstrom EH, Paxton JR. 1984. Myctophidae: development. In: Moser HG, ed. *Ontogeny and systematics of fishes: Special Publication, American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. pp. 218–239.
- Moser HG, Ahlstrom EH. 1970. Development of lanternfishes (Myctophidae) in the California current. Part I, Species with narrow-eyed larvae. *Bull Los Ang Cty Mus Nat Hist Sci* 7: 1–145.
- Moser HG. 1972. Development and geographic distribution of the rockfish, *Sebastes macdonaldi* (Eigenmann and Beeson, 1893), Family Scorpaenidae, off Southern California and Baja California. *US Nat Mar Fish Serv Fish Bull* 70:941– 958.
- Moyle, Peter B. Cech, and J. Joseph. *Fishes: an introduction to ichthyology*. No. 597 MOY. 2004.
- Müller, J., Scheyer, T.M., Head, J.J., Barrett, P.M., Werneburg, I., Ericson, P.G.P., Pol, D., and Sánchez-Villagra, M.R. (2010). Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2118–2123.
- Narita, Y., and Kuratani, S. (2005). Evolution of the vertebral formulae in mammals: A perspective on developmental constraints. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 304B, 91–106.
- Nelson, G.G. (1975). Anatomy of the Male Urogenital Organs of *Goodea atripinnis* and *Characodon lateralis* (Atheriniformes: Cyprinodontoidei), and *G. atripinnis* Courtship. *Copeia* 1975, 475–482.
- Nelson JS. 1984. *Fishes of the world*. New York: John Wiley & Sons Inc.
- Nelson JS. 2006. *Fishes of the world*. New York: John Wiley & Sons Inc.
- Nelson CE, Morgan BA, Burke AC, Laufer E, DiMambro E, Murtaugh LC, Gonzales E, Tessarollo L, Parada LF, Tabin C. 1996. Analysis of Hox gene expression in the chick limb bud. *Development* 122:1449–1466.
- Nielsen, R. (2005). Molecular Signatures of Natural Selection. *Annu. Rev. Genet.* 39, 197–218.
- Nichols, John Treadwell, and C. M. J. Breder. "An annotated list of the Synentognathi with remarks on their development and relationships." *Zoologica (NY)* 8 (1928): 423-448.
- Okada, N., Tanaka, M., and Tagawa, M. (2003). Histological study of deformity in eye location in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fish. Sci.* 69, 777–784.

- Oliver, G., Wright, C.V., Hardwicke, J., and De Robertis, E.M. (1988). Differential antero-posterior expression of two proteins encoded by a homeobox gene in *Xenopus* and mouse embryos. *EMBO J.* 7, 3199–3209.
- Oliver, G., De Robertis, E.M., Wolpert, L., and Tickle, C. (1990). Expression of a homeobox gene in the chick wing bud following application of retinoic acid and grafts of polarizing region tissue. *EMBO J.* 9, 3093–3099.
- Ostlund-Nilsson, S., Mayer, I., and Huntingford, F.A. (2006). *Biology of the Three-Spined Stickleback* (CRC Press).
- Oulion, S., Borday-Birraux, V., Debiais-Thibaud, M., Mazan, S., Laurenti, P., and Casane, D. (2011). Evolution of repeated structures along the body axis of jawed vertebrates, insights from the *Scyliorhinus canicula* Hox code. *Evol. Dev.* 13, 247–259.
- Parsons, K.J., and Albertson, R.C. (2009). Roles for Bmp4 and CaM1 in Shaping the Jaw: Evo-Devo and Beyond. *Annu. Rev. Genet.* 43, 369–388.
- Pearson, W.H., Miller, S.E., and Olla, B.L. (1980). Chemoreception in the food-searching and feeding behavior of the red hake, *Urophycis chuss* (Walbaum). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 48, 139–150.
- Polly, P. David, Jason J. Head, and Martin J. Cohn. "Testing modularity and dissociation: the evolution of regional proportions in snakes." *Beyond heterochrony: the evolution of development*. Wiley-Liss, Inc., New York, NY(2001): 305-335.
- Pope, E.C., Hays, G.C., Thys, T.M., Doyle, T.K., Sims, D.W., Queiroz, N., Hobson, V.J., Kubicek, L., and Houghton, J.D.R. (2010). The biology and ecology of the ocean sunfish *Mola mola*: a review of current knowledge and future research perspectives. *Rev. Fish Biol. Fish.* 20, 471–487.
- Potthoff T, Kelley S, Saksena V, Moe M, Young F. 1987. Description of larval and juvenile yellowtail damselfish, *Microspathodon chrysurus*, Pomacentridae, and their osteological development. *Bull Mar Sci* 40:330–375.
- Potthoff T, Kelley S, Javech J. 1986. Cartilage and bone development in scombroid fishes. *US Nat Mar Fish Serv Fish Bull* 84:647–678.
- Potthoff T, Kelley S, Moe M, Young F. 1984. Description of porkfish larvae (*Anisotremus virginicus*, Haemulidae) and their osteological development. *Bull Mar Sci* 34:21–59.
- Potthoff T, Richards WJ, Ueyanagi S. 1980. Development of *Scombrobrax heterolepis* (Pisces, Scombrobracidae) and comments on familial relationships. *Bull Mar Sci* 30:329– 357.
- Potthoff T, Tellock JA. 1993. Osteological development of the snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). *Bull Mar Sci* 52:669–716.
- Potthoff T, Kelley S. 1982. Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays and squamation in the swordfish, *Xiphias gladius*. *US Nat Mar Fish Serv Fish Bull* 80:161–186.
- Potthoff T. 1980. Development and structure of fins and fin supports in dolphin fishes *Coryphaena hippurus* and *Coryphaena equiselis* (Coryphaenidae). *US Nat Mar Fish Serv Fish Bull* 78:277–312.
- Prince, V.E., Price, A.L., and Ho, R.K. Hox gene expression reveals regionalization along the anteroposterior axis of the zebrafish notochord. *Dev. Genes Evol.* 208, 517–522.
- Raff, E.C., and Raff, R.A. (2000). Dissociability, modularity, evolvability. *Evol. Dev.* 2, 235–237.
- Rancourt, D.E., Tsuzuki, T., and Capecchi, M.R. (1995). Genetic interaction between *hoxb-5* and *hoxb-6* is revealed by nonallelic noncomplementation. *Genes Dev.* 9, 108–122.

- Reimchen, T.E. (1980). Spine deficiency and polymorphism in a population of *Gasterosteus aculeatus*: an adaptation to predators? *Can. J. Zool.* 58, 1232–1244.
- Reist, J.D. (1980). Predation upon pelvic phenotypes of brook stickleback, *Culaea inconstans*, by selected invertebrates. *Can. J. Zool.* 58, 1253–1258.
- Sallan, L.C. (2012). Tetrapod-like axial regionalization in an early ray-finned fish. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 279, 3264–3271.
- Santini, F., and Tyler, J.C. (2003). A phylogeny of the families of fossil and extant tetraodontiform fishes (Acanthomorpha, Tetraodontiformes), Upper Cretaceous to Recent. *Zool. J. Linn. Soc.* 139, 565–617.
- Schlosser, G., and Thieffry, D. (2000). Modularity in development and evolution. *BioEssays* 22, 1043–1045.
- Schreiber, A.M. (2006). Asymmetric craniofacial remodeling and lateralized behavior in larval flatfish. *J. Exp. Biol.* 209, 610–621.
- Seshappa, G., and Bhimachar, B.S. (1955). Studies on the fishery and biology of the Malabar sole, *Cynoglossus semifasciatus* Day. *Indian J. Fish.* 2, 180–230.
- Sfakiotakis, M., Lane, D.M., and Davies, J.B.C. (1999). Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. *IEEE J. Ocean. Eng.* 24, 237–252.
- Shapiro, M.D., Marks, M.E., Peichel, C.L., Blackman, B.K., Nereng, K.S., Jónsson, B., Schluter, D., and Kingsley, D.M. (2004). Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in threespine sticklebacks. *Nature* 428, 717–723.
- Shapiro, M.D., Bell, M.A., and Kingsley, D.M. (2006). Parallel genetic origins of pelvic reduction in vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 13753–13758.
- Smith, K.K. (2001). Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biol. J. Linn. Soc.* 73, 169–186.
- Standen, E.M. (2008). Pelvic fin locomotor function in fishes: three-dimensional kinematics in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Exp. Biol.* 211, 2931–2942.
- Suzuki, T., Washio, Y., Aritaki, M., Fujinami, Y., Shimizu, D., Uji, S., and Hashimoto, H. (2009). Metamorphic *pitx2* expression in the left habenula correlated with lateralization of eye-sidedness in flounder. *Dev. Growth Differ.* 51, 797–808.
- Tabin, C.J., Carroll, S.B., and Panganiban, G. (1999). Out on a Limb Parallels in Vertebrate and Invertebrate Limb Patterning and the Origin of Appendages. *Am. Zool.* 39, 650–663.
- Tagawa, M., and Aritaki, M. (2005). Production of symmetrical flatfish by controlling the timing of thyroid hormone treatment in spotted halibut *Verasper variegatus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 141, 184–189.
- Taki Y, Kohno H, Hara S. 1986. Early development of finsupports and fin-rays in the Milkfish *Chanos chanos*. *Jpn J Ich* 32:413–420.
- Traquair, R.H. (1881). III.—Report on Fossil Fishes collected by the Geological Survey of Scotland in Eskdale and Liddesdale. Part I.—Ganoidei. *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.* 30, 15–71.
- Turner, C.L. (1941a). Morphogenesis of the gonopodium in *Gambusia affinis affinis*. *J. Morphol.* 69, 161–185.
- Turner, C.L. (1941b). Regeneration of the gonopodium of *Gambusia* during morphogenesis. *J. Exp. Zool.* 87, 181–209.
- Turner, C.L. (1950). The skeletal structure of the gonopodium and gonopodial suspensorium of *Anableps anableps*. *J. Morphol.* 86, 329–365.

Turner, C. L., G. Mendoza, and R. Reiter. "Development and comparative morphology of the gonopodium of goodeid fishes." *Iowa Acad. Sci* 69 (1962): 571-586.

Tyler, J.C. (1980). Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) /.

Wake, David B. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. Vol. 4. Southern California Academy of Sciences, 1966.

Ward, A.B., and Brainerd, E.L. (2007). Evolution of axial patterning in elongate fishes. *Biol. J. Linn. Soc.* 90, 97–116.

Ward, A.B., and Mehta, R.S. (2010). Axial Elongation in Fishes: Using Morphological Approaches to Elucidate Developmental Mechanisms in Studying Body Shape. *Integr. Comp. Biol.* 50, 1106–1119.

Watanabe, Y., and Sato, K. (2008). Functional Dorsoventral Symmetry in Relation to Lift-Based Swimming in the Ocean Sunfish *Mola mola*. *PLOS ONE* 3, e3446.

Weisel GF. 1967. Early ossification in the skeleton of the sucker (*Catostomus macrocheilus*) and the guppy (*Poecilia reticulata*). *J Morphol* 121:1–18.

Wiebe, J.P. (1968). The reproductive cycle of the viviparous seaperch, *Cymatogaster aggregata* Gibbons. *Can. J. Zool.* 46, 1221–1234.

Wiens, J.J., Brandley, M.C., and Reeder, T.W. (2006). Why Does a Trait Evolve Multiple Times Within a Clade? Repeated Evolution of Snake-like Body Form in Squamate Reptiles. *Evolution* 60, 123–141.

Winterbottom, R. (1974). The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii : Pisces) as evidenced by their comparative myology. *Smithson Contrib Zool* 155, 1–201.

*sekundární citace

Internetové zdroje:

https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Danio_rerio#/media/File:Zebrafisch.jpg

Příloha

Celkový soubor skupin s elongovaným tělem

Prodloužení břišní části:

Polypteriformes, Acipenseriformes, Lepidosteiformes, Amiidae, z Gonorhynchiformes pouze u Gonorhynchidae a u Phractolaemidae, z Osmeriformes pouze Osmeridae – Salangini; Esociformes – Esocidae; Stomiidae – Stomiinae; Aulipiformes – Alepisauridae, Paralepididae; Lampriformes. Lophotidae, Radiicephalidae, Regaliciidae; Beloniformes - Hemiranphidae, Belonidae, Scomberesocidae; Stephanoberyciformes – Cetommimidae, Mirapinnidae, Megalomycetidae; Gastroteiformes – Hypoptychidae, Gasterosteidae, Syngnathidae, Aulostomidae, Fistulariidae, Centriscidae; Synbranchiformes, Perciformes – Alabes, Sphyraenidae, Gempylidae, Trichiuridae, Tetraodontiformes.

Prodloužení ocasní části:

Osteoglossiformes, Albuliformes – Halosauridae, Notacanthidae; Anguilliformes, Saccopharyngiformes, Siluriformes, Gymnotiformes, Ateleopodiformes – Ateleopodidae; Gadiformes - kromě Moridae, která ocasní část prodlouženou nemá a subfamily Gadinae; Ophidiiformes, Batrachoidiformes, Gastroteiformes – Indostomidae; Scopaeiformes – Hoplichthyidae, Cottidae, Comephoridae, Abyssocottidae, Agonidae, Liparidae; Perciformes (tendence u všech, u uvedených výrazná) – subfamily Congrogadinae, family Notograptidae, Opisthognathidae, Cepolidae, Zoarcidae, Stichaeidae, Scytalinidae, Creedidae, Leptoscopidae, Trachinidae, Tripterygiidae, Dactyloscopidae, Clinidae, Isosteidae, Callionymidae, Microdesmidae, Kurtidae, Acanthuridae (někdy uváděno jako Acanthuriformes), Stromateidae, Osphronemidae, Channidae; Pleuronectiformes.

Dvě hřbetní ploutve:

Atheriniformes, Aulopiformes, Batrachoidiformes, Beryciformes, Gadiformes, Gasterosteiformes, Characiformes, Lophiiformes, Mugiliformes, Myctophiformes, Perciformes, (Salmoniformes), Scopaeiformes, Siluriformes, Zeiformes

Ostny:

Albuliformes, Atheriniformes, Beryciformes, Gadiformes, Gasterosteiformes, Lophiiformes, Perciformes, Scopaeiformes, Synbranchiformes, Zeiformes