

Universita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra Zoologie

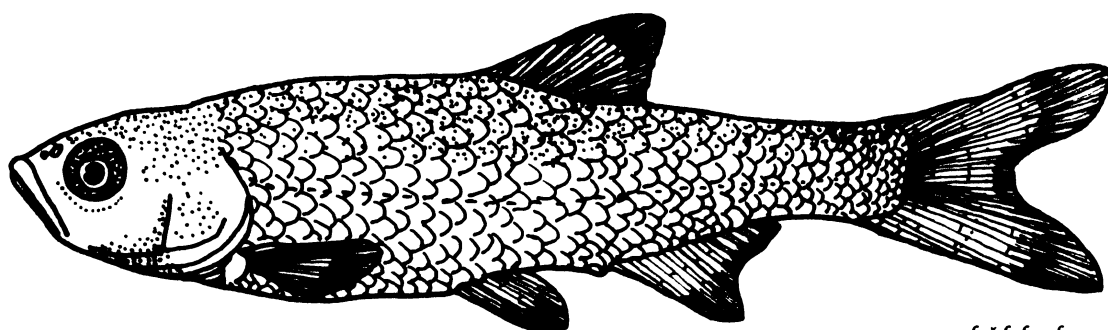
**Vývoj pharyngeální oblasti a  
požerákových zubů u bolena dravého  
(*Aspius aspius*)**

**Bořek Drozd**

Diplomová práce

Vedoucí práce: RNDr. Miroslav Švátora, CSc.  
Konsultanti: Prof. RNDr. Ivan Horáček, DrSc.  
Mgr. Robert Černý, Ph.D.

Praha 2006



bořek drozd

*„...V podobě dobrosrdečné ryby skrývá bolen zákeřnického ducha, a mimo to, že obyčejnou stravu kaprů požívá, osměluje se chytati i malé rybky, na př. řízky neb oukleje, kteréžto poslední mu zvláště milé jsou...“*

Dr. Antonín Frič (1908)

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně, s použitím citovaných literálních pramenů.

V Praze dne 4. září 2006

A handwritten signature in black ink, reading "Bořek Drozd". The signature is written in a cursive style with a prominent loop at the end of the last name.

Bořek Drozd

## Obsah

Obsah .....	3
Poděkování .....	7
1. Úvod: Rozvrh projektu.....	8
2. Problematika .....	11
2.1. Pharyngeální dentice paprskoploutvých ryb .....	11
2.1.1. Kostra žaberních oblouků .....	11
2.1.2. Pharyngeální zuby a jejich připojení na kost .....	13
2.1.3. Taxonomická distribuce pharyngeální dentice .....	14
2.1.3.1. Perciformní dentice .....	14
2.1.3.2. Cypriniformní dentice .....	15
2.2. Specifika podřádu Cyprinoidei .....	16
2.2.1. Charakteristika taxonu .....	16
2.2.2. Pharyngeální aparát Cyprinoidei.....	17
2.2.2.1. Požeráková kost .....	17
2.2.2.2. Spodní kost týlní .....	18
2.2.2.3. Terminologie jednotlivých částí požerákových kostí .....	18
2.2.2.4. Klasifikace tvarů požerákových zubů .....	19
2.2.3. Ontogeneze pharyngeálního aparátu .....	19
2.2.3.1. Výměna požerákových zubů .....	19
2.2.3.2. Vývoj a osifikace jednotlivých částí pharyngeálního aparátu .....	20
2.3. Bolen dravý ( <i>Aspius aspius</i> ) jako modelový objekt.....	22
2.3.1. Charakteristika taxonu .....	22
2.3.2. Charakteristika požerákových kostí a zubů u dospělců .....	23

---

3. Materiál a metodika .....	25
3.1. Sběr materiálu .....	25
3.1.1. Popis lokality odlovu generačních ryb.....	25
3.1.2. Odlov, výtěr generačních ryb a oplození jiker .....	25
3.1.3. Inkubace jiker, odchov plůdku a jejich odběr .....	26
3.1.4. Sběry z volné přírody .....	28
3.2. Metodika zpracování materiálu.....	29
3.2.1. Měření a determinace jednotlivých vývojových stadií .....	29
3.2.2. Metodiky barvení chrupavky, kosti a projasňování celých jedinců.....	31
3.2.3. Metodiky zhotovení a barvení histologických řezů .....	32
3.2.4. Optická analýza totálních preparátů a histologických řezů .....	32
3.2.5. Morfometrická analýza požerákových kostí .....	35
3.3. Klasifikační aparát deskriptivní analýzy .....	36
3.3.1. Stadiální ontogenetického vývoje .....	36
3.3.2. Tvary požerákových zubů.....	37
4. Výsledky .....	39
4.1. Vývoj lebky a vybraných tělních kosterních segmentů .....	39
4.2. Vývoj žaberních oblouků: Ontogeneze chondrifikace a osifikace skeletálních segmentů žaberních oblouků.....	40
4.3. Vývoj dentice a postup chondrifikace, osifikace <i>ceratobranchiale</i> 5.....	42
4.3.1. Prelarvální perioda .....	42
4.3.2. Larvální perioda .....	43
4.3.3. Přechodná (transientní) perioda .....	50
4.3.4. Juvenilní perioda .....	55

4.3.5. Adultní perioda .....	61
4.3.6. Raná odontogeneze bolena: Závěrečný shrnující přehled.....	63
4.4. Biometrika změn proporcí a tvaru požerákové kosti během rané odontogeneze .....	66
4.5. Raný ontogenetický vývoj bolena: Charakterisace kritické periody odontogeneze z hlediska časového vymezení a determinace kritického vývojového stadia .....	67
5. Diskuse.....	68
5.1. Vývoj lebky kaprovitých ryb: Ontogeneze chondrifikace a osifikace skeletálních segmentů <i>crania</i> ryb.....	68
5.1.1. Osifikace důležitých částí <i>neurocrania</i> , struny hřbetní, žaberního víčka a pletence lopatkového s přihlédnutím též k pletenci pánevnímu .....	68
5.1.2. Vývoj žaberních oblouků: Ontogeneze chondrifikace a osifikace skeletálních segmentů žaberních oblouků.....	70
5.1.3. Vývoj <i>ceratobranchiale</i> 5 během ontogeneze ve vztahu ke stavu požerákové dentice .....	73
5.2. Vývoj pharyngeální dentice během rané odontogeneze.....	76
5.3. Charakterisace změn proporcí a tvaru požerákové kosti během rané odontogeneze .....	81
5.4. Raný ontogenetický vývoj bolena: Charakterisace kritické periody odontogeneze z hlediska časového vymezení a determinace kritického vývojového stadia .....	83
6. Závěr .....	85
7. Seznam použité literatury.....	88
Přílohy I: Protokoly o použitých metodikách barvení chrupavky, kosti a projasňování celých jedinců .....	A – I

Přílohy II: Protokoly o použitých metodikách řezání a barvení histologických  
řezů.....i - vi

Přílohy III: Obrázky, tabulky, grafy.....I - LXIII

**PODĚKOVÁNÍ**

V úvodu mojí diplomové práce bych rád vyslovil díky všem, kteří se jakýmkoliv způsobem podíleli na jejím vzniku.

Mé speciální díky patří mému školiteli panu doktoru Miroslavu Švátorovi, nejen za věnovaný čas, poskytnutí cenných rad, připomínek a nápadů k vlastní práci, ale především za to, že mi dal mnoho inspirativních podnětů a rad, jak se neztratit v životě a to nejen profesním.

Velice rád bych chtěl poděkovat i oběma konsultantům, panu profesoru Ivanu Horáčkovi a doktoru Robertu Černému nejen za udílení rad, kritických připomínek, ale především za vedení mnoha diskusí na téma původu rybí dentice. Robertovi stejně tak i Oldovi Zahradníčkovi také za pomoc při zaučování do tajů barvení a krájení nebohých rybiček.

Velmi děkuji panu Romanu Pfauovi zastupujícímu firmu Perca a.s. nejen za poskytnutí materiálu pro tuto studii, ale také mnoha rad a pomoci při odchovu bolínek. Dále chci poděkovat panu doktoru Vladimíru Vohralíkovi za udílení cenných rad kde a jak správně hledat nedostupnou literaturu a dále pak za propůjčení jeho milých chovanců, brouků kožojedů, jež očistili nejednu požerákovou kost.

Velké díky patří také panu doktoru Davidu Královi za poskytnutí klíčů a technického vybavení pro analýzu projasněného a nabarveného materiálu.

Mé velké díky bych chtěl věnovat slečně Petře Kulíškové, která mě vždy jako správná kamarádka obohacovala novými myšlenkami, nápady, úvahami, dokázala rozpustit všechny mé chmury a svými nebetyčnými kritikami mě dokázala vždy usadit z nebeských výšin zpět, na naši matičku zem. Děkuji, Petro!

Poděkování patří také našim milým laborantům, panu Milanu Kaftanovi a paní Ivaně Rašplíčkové za udržování stabilně dobré nálady. Chtěl bych též poděkovat svým kolegům, kamarádům a známým za příjemně prožité chvíle na naší milé katedře.

Nejvíce bych však chtěl poděkovat **svým milovaným prarodičům a rodičům**, pro které nebylo zcela jednoduché akceptovat mou životní touhu a volbu stát se vědcem, především pak za umožnění studia, shovívavost, pomoc, trpělivost, lásku a všestrannou podporu na cestě životem.

Závěrem bych rád poprosil ty, jejichž jméno jsem v předchozích řádcích neuvedl, aby se na mě pro toto opomenutí příliš nezlobili.

Tato diplomová práce vznikla za finanční podpory grantu COST B023 (hlavní řešitel: Prof. I. Horáček).



## 1. ÚVOD: ROZVRH PROJEKTU

Požerákové zuby kaprovitých ryb představují svou rozmanitostí a organizační komplexitou jeden z vrcholů dentální evoluce obratlovců. Požerákové zuby patří k nejdůležitějším znakům celé skupiny a doznávají mimořádného významu v souvislostech taxonomických, fylogenetických, funkčně morfologických i ekologických. Z těchto hledisek byla tato struktura tradičně studována a v podobných souvislostech jsem se problematikou požerákových zubů zabýval ve sděleních předcházejících tomuto diplomovému projektu (Drozd 2001, 2004). Podobně jako v jiných srovnávacích studiích požerákových zubů (kupř. Chu, 1935, Ramaswami, 1955, Urbanowicz, 1960, Eastman & Underhill, 1973, Eastman, 1977) se nicméně ukázalo, že srovnávací analýza založená výlučně na adultním materiálu je v jistém směru značně nedostatečná. Neskýtá informace o vývojovém pozadí tohoto znakového systému a tedy ani spolehlivou oporu pro vzájemnou homologisaci jednotlivých struktur a jejich modifikací u srovnávaných taxonů. Stručně řečeno, zásadním momentem ovlivňujícím faktickou výpovědní hodnotu tohoto znakového systému jsou informace o jeho ontogenesi a vývojové dynamice jednotlivých dílčích struktur.

Požadavek souběžného hodnocení vývojových a evolučních faktorů zaznívá dnes v řadě oborů biologie a analýza evoluční dynamiky vývojových faktorů různých orgánových soustav, nazývaná dnes evo-devo, se tak stává jedním z nejaktuálnějších směrů současné biologie. Shodou okolností jedním z vůdčích modelových taxonů, na němž je studována tato problematika, je kaprovitá ryba - danio pruhované (*Danio rerio*). Celkový počet prací analyzujících různé vývojové mechanismy u tohoto druhu přesahuje 8 000, z toho nejméně 80 je věnováno vývoji dentice (srv. např. Kimmel, Ballard et al., 1995, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Metscher & Ahlberg, 1999, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001, Huysseune, 2001, Kimmel, Miller, Moens, 2001, Huysseune, Van der heyden, et al., 2002 a další).

Již z tohoto důvodu představují poznatky o odontogenesi u dania nejucelenější soubor u nesavčího modelu; jsou explikovány do nejširších taxonových okruhů a nejednou vykládány jako obraz typického stavu u kaprovitých ryb i Actinopterygii vůbec (Huysseune, 2000, Vandewalle, Huysseune et al., 1994). V této souvislosti je však třeba zdůraznit, že tytéž vlastnosti, které z dania činí ideální objekt experimentálních manipulací (rychlá ontogenese, přehledná organizace), současně znemožňují zachycení mnoha ontogenetických procesů v jejich faktické členitosti. V případě dentice tu navíc přistupuje ta skutečnost, že dentice dania představuje v rámci

řádu stav značně odvozený a v některých ohledech druhotně zjednodušený. Pro využití v praxi fylogenetické analýzy a jako souřadný systém pro homologisaci poměrů u různých taxonů jde tedy o model krajně nevhodný.

Vstupním úkolem diplomové práce proto bylo nalézt vhodnější model pro studium odontogenese kaprovitých ryb, než druh s extrémně odvozeným typem požerákové dentice a s extrémně rychle probíhající ontogenesí, jakým je danio pruhované. Na základě předchozích šetření a údajů z dostupné literatury o průběhu a délce ontogenetického vývoje se jevil jako mimořádně atraktivní modelový druh bolen dravý, taxon jehož odontogenese představuje navíc problém zajímavý i v souvislostech ekologických, neboť patří mezi jedny z mála druhů dravých kaprovitých ryb. Z našich ryb je to vůbec jediná dravá kaprovitá ryba. Pro živočicha, jenž nedisponuje denticí na čelistech, tak jako právě bolen, představuje piscivorie netriviální způsob příjmu potravy, který je velice náročný na stavbu aparátu umožňujícího současné zachycení, imobilizaci a zpracování potravy. Protože však bolen není dravcem od samého počátku svého ontogenetického vývoje, bylo by velice zajímavé a užitečné vědět k jakým změnám vedoucím až k piscivornímu způsobu života dochází během raných ontogenetických stadií ve stavbě a uspořádání pharyngeální dentice a s ní spojených proporčních změn požerákových kostí. Vývoj požerákových zubů je velice těsně spojen s vývojem branchiálních žaberních oblouků, zvláště pak s pátým branchiálním žaberním obloukem, z něhož se zachovává a dále se vyvíjí pouze *ceratobranchiale* 5. Protože však poznatky o vývoji žaberních oblouků a obecně celého krania u bolena dravého v dostupné literatuře dosud chybí a mechanismus odontogenetických změn probíhajících během rané ontogeneze bolena je zahalen rouškou neznalosti, zvolil jsem si za cíle mojí diplomové práce:

1. Rámcově popsat vývoj krania a vybraných tělních kosterních elementů.
2. Popsat vývoj žaberních oblouků z hlediska chondrifikace a osifikace jednotlivých skeletálních elementů žaberních oblouků.
3. Popsat vývoj pharyngeální dentice a postup chondrifikace, osifikace *ceratobranchiale*-5 během rané ontogeneze.
4. Charakterisovat tvarové změny proporcí požerákové kosti během rané ontogeneze.

Prvním krokem projektu bylo tedy vypracovat pilotní studii pro zamýšlené další využití druhu jako modelu pro návazná speciální sledování. Jejím základním úkolem bylo (1) vypracovat detailní deskripci jednotlivých fází ontogeneze, (2) zmapovat

charakteristické momenty jednotlivých kroků odontogenese a jejich časové a kontextuální vymezení a (3) vypracovat obecně použitelné postupy sběru materiálu pro ontogenetické studia a technik jeho zpracování. Tento úkol byl vyřešen a příslušné informace tvoří hlavní náplně předloženého diplomové práce.

Vedle toho sledoval projekt rovněž bezprostřední vědecké cíle, v této fázi motivované především potřebami návazných srovnávacích a taxonomických analýz. Některé z nich jsou stručně zohledněny již v rámci této práce. Jmenovitě šlo o (a) zevrubnou identifikaci embryonální historie branchiálního aparátu a specifík *ceratobranchiale 5*, (b) objasnění morfogenetické a mineralizační dynamiky této oblasti, (c) upřesnění vztahu odontogenese a morfogenese branchiálního skeletu a zejména pak (d) identifikaci vývojové historie jednotlivých zubů a procesu utváření adultní dentice a (e) vývojovou homologisaci jednotlivých prvků dentice.

## 2. PROBLEMATIKA

Ryby jako celek jsou živočichové s polyfyodontní, často také heterodontní denticí (Urbanowicz, 1960, Horoszewicz, 1960, Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001) Většina u nás žijících ryb patří do jedné z druhově nejbohatších skupin ryb světa, a to do podřádu *Cyprinoidei*, jehož nejvýznamnější charakteristikou je absence zubů na čelistech. Místo nich v hltanu vyrůstají na požerákových kostech dolních, vývojově přeměněného pátého branchiálního oblouku, požerákové zuby. Tyto zuby spolupracují s rohovitou třecí ploškou na výběžku spodní kosti týlní. Vedle kaprovitých ryb mají požerákové zuby také zástupci čeledi *Cichlidae*, u nichž je však rohovitá destička nahrazena požerákovými kostmi horními. Požerákové kosti i zuby mohou v souvislosti s druhem přijímané potravy nabývat různých velikostí a tvarů. Právě vysoká tvarová a funkční variabilita celého požerákového ústrojí dovoluje zástupcům podřádu *Cyprinoidei* přirozeně obývat sladké vody všech světadílů mimo Austrálie a Madagaskaru a stejně tak podmiňuje extrémní druhovou diversitu u č. *Cichlidae* (Huysseune, 1990, 2000, Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Huysseune & Sire, 1995, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000). Počet a uspořádání požerákových zubů patří mezi velmi důležité meristické znaky používané při popisu jednotlivých taxonů. Samotný tvar požerákových kostí a zubů považují mnozí autoři za druhově specifický znak, podle kterého lze určovat jednotlivé druhy ryb. Topograficky je fungující dentice součástí žaberního aparátu a je funkčně vázána na jeho specifické přestavby (Gegenbauer, 1898, Shepherd, 1912, Liem & Greenwood, 1981, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001, Huysseune, Van der heyden, et al., 2002).

### 2. 1. PHARYNGEÁLNÍ DENTICE PAPRSKOPLOUTVÝCH RYB

#### 2. 1. 1. KOSTRA ŽABERNÍCH OBLOUKŮ

Většina paprskoploutvých ryb má vytvořeno pět branchiálních žaberních oblouků (viscerální oblouky 3 – 7, pharyngeální oblouky 3 – 7), které se svou velikostí kaudálním směrem zmenšují. První tři oblouky jsou složeny ze čtyřech segmentů - *hypobranchiale*, *ceratobranchiale*, *epibranchiale*, *pharyngobranchiale*. U čtvrtého oblouku neosifikuje *pharyngobranchiale* a *hypobranchiale* chybí. Jednotlivé oblouky jsou mezi sebou spojeny pomocí dvou *basibranchialii* (*basibranchiale* 2 - 3), napojeny jsou na hyoidní žaberní oblouk přes *basibranchiale* 1. *Basibranchialia* 1 – 3 později zosifikují v jedinou kost *copula* 1, narozdíl od *basibranchiale* 4, které zůstává po celý

život pouze ve stadiu chrupavky. Nazývá se *copula 2* a spojuje první čtyři branchiální oblouky s pátým branchiálním obloukem. (Urbanowicz, 1956, Baruš, Oliva et al., 1995, Cubbage & Mebee, 1996).

První čtyři branchiální oblouky nesou na svém povrchu žaberní plátky a slouží tedy u většiny ryb především k dýchání. Dále pak nalézáme na těchto obloucích žaberní tyčinky, které vytvářejí více či méně funkční žaberní aparát plnicí funkci zachycování a shromažďování potravních partikulí během procesu příjmu potravy (Gegenbauer, 1898, Urbanowicz, 1956, 1960, Howes, 1981, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000).

Dýchací funkce 5. branchiálního oblouku u ryb ze skupiny Actinopterygii je přinejmenším velice rozporuplná. I když Gegenbauer (1898) prokázal přítomnost několika párů žaberních tyčinek u placek rodu *Alosa* (ř. Clupeiformes), ale u paprskoploutvých ryb neslouží tento oblouk zcela určitě k dýchání. Pátý posthyoidní oblouk, ze kterého se postupnou redukcí během vývoje ryb zachovává pouze jeho ventrální část (*ceratobranchiale*) nese na svém povrchu četné zuby, a to i v případě, že zuby chybí na jiných žaberních elementech či dokonce i na čelistech, jak je známo u kaprovitých ryb. Původní dýchací funkce je nahrazena funkcí potravu mělnicí, drtící (Gegenbauer, 1898, Sibbing, 1982, Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Huysseune, 2000, Kimmel, Ballard et al., 1995) U jeseterů (ř. Acipenseriformes) dochází ke zpracování potravy jen za pomoci tlaku vzájemně proti sobě stojících a pracujících dolních požerákových kostí (cb5) se zuby (Gegenbauer, 1898), podobně tak jak je tomu i např. u měsíčníků (č. *Molidae*, ř. Tetraodontiformes) (Frasser-Brunner, 1951), ale s tím rozdílem, že u jeseterů se jedná o dolní požerákovou kost, u měsíčníků o horní požerákovou kost, tzn. stejnou funkci vykonávají podobně vypadající, avšak z hlediska původu a biomechaniky zcela odlišné požerákové čelisti.

U kaprovitých ryb (myšleno u celého podřádu *Cyprinoidei*) vyrůstají zuby jen na požerákových kostech dolních (*ossa pharyngea inferiora*) - tj. z redukovaného 5. branchiálního oblouku, tzn. 7. žaberního oblouku, z kterého zůstává pouze *ceratobranchiale*. U čeledi *Cichlidae* se vyskytují navíc ještě požerákové kosti horní (*os pharyngeum superior*, pl. *ossa pharyngea superiora*) vznikající redukcí horních částí 2. až 4. branchiálního oblouku, tzn. 4. - 6. žaberního oblouku (Gegenbauer, 1898, Chu, 1935, Urbanowicz, 1956, Nikolski, 1957, Horoszewicz, 1960, Rolik, Rembiszewski, 1987, Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Baruš, Oliva et al., 1995).

## 2. 1. 2. PHARYNGEÁLNÍ ZUBY A JEJICH PŘIPOJENÍ NA KOST

Ačkoliv jsou požerákové zuby ryb pevně připojeny k požerákové kosti a vypadají jako jedny z částí požerákové kosti, jde o strukturu odlišného původu a mají jinou morfologii než samotná kost. Podle tradičního pojetí vznikají požerákové zuby a zuby obecně vzájemnou interakcí mezi ektodermem a mesenchymem buněk neurální lišty, tzn. původ zubů lze z hlediska diferenciací zárodečných listů během embryogeneze odvodit z ektodermu (Huyseune, Sire, Meunier, 1994, Huyseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huyseune, Van der heyden, et al., 2002 a další). Jejich velikost a tvar jsou taxonově specifické a v některých případech mohou být modifikovány efektem měnících se vnějších podmínek prostředí (Huyseune, 1990, 2000, Huyseune, Sire, Meunier, 1994, Huyseune & Sire, 1995, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000).

Růst zubu a zrání zubní matrix je obecně doprovázeno vytvořením tzv. připojovací kosti (angl. bone of attachment) cylindrického tvaru, která za pomoci svých vláken spojuje vznikající zub s podkladovou (nebo též zubonosnou) kostí. Toto elastické spojení zubu s kostí umožňuje značnou pohyblivost zubu, aniž by hrozilo nebezpečí fraktury zubu či dokonce odlomení zubu od kosti během procesu zaujímání definitivní polohy. Vláknité kolagenní fibrily však postupně kalcifikují a vytvářejí pevné rigidní spojení mezi zubem a zubonosnou kostí, tzv. ankylosu. Naopak proces uvolnění a následného vypadnutí zubu je řízen iniciací tzv. velkých granulárních fagocytujících buněk, jež postupně odbourávají celou matrix připojovací kosti včetně pojících fibril a části báze uvolňovaného zubu variabilní velikosti. Podle Kerra (1958) však u bichirů rodu *Polypterus* (ř. Polypteriformes) není vytvořena připojovací kost jasného tvaru či struktury a proto jak se zdá, vlastní připojovací kost se vytváří až v rámci paprskoploutvých ryb (sk. Actinopterygii). Podle Finka (1981) je připojovací kost vytvořena i u bichirů, ale svým tvarem, stavbou či chemickým složením se nikterak neliší od zubonosné kosti. Zub přirůstá celým svým povrchem k připojovací kosti a spoj mezi nimi zcela kalcifikuje. Proto nelze najít jasně definovanou hranici mezi zubem – připojovací kostí a připojovací kostí – zubonosnou kostí. Tento způsob připojení zubu k připojovací kosti je nazván jako způsob připojení 1 (nebo též stephanodontní) a je považován za nejprimitivnější způsob připojení zubu v rámci všech skupin ryb. V rámci paprskoploutvých ryb lze způsob připojení 1, kdy je zub pevně a značně nepohyblivě připojen k zubonosné kosti, nalézt právě u ryb z řádu Cypriniformes. Fink (1981) rozlišuje ještě další tři způsoby připojení zubu k připojovací kosti, které jsou odvozeny

od stephanodontního způsobu připojení zubu postupným zablokováním kalcifikace kolagenních struktur, tzn. dochází k postupné pedomorfisaci připojení zubu k zubonosné kosti.

### 2. 1. 3. TAXONOMICKÁ DISTRIBUCE PHARYNGEÁLNÍ DENTICE

V dnešní době je známo podle Hanela (1998a), Kottelata (1997) přibližně 28 540 druhů paprskoploutvých ryb (tř. Actinopterygii), které svým počtem tvoří zhruba 96% všech popsanych druhů ryb. Pharyngeální dentice je známa asi u 2900 z celkových 9300 druhů ryb řazených do řádu Perciformes, t.j. přibližně u jedné třetiny všech ostnoploutvých ryb, dále pak u všech zástupců řádů Cypriniformes (máloostní) (cca 2670 druhů), Cyprinodontiformes (halančíkovci) (807 druhů) a čeledi *Molidae* (4 druhy měsíčníků) (ř. Tetraodontiformes - čtverzubci). Celkem disponuje pharyngeální denticí tedy přibližně 6400 druhů ryb, t.j. více jak jedna pětina (~22 %) všech popsanych druhů paprskoploutvých ryb.

Podle prací Sibbing (1982), Liem & Greenwood (1981), Huysseune, Sire, Meunier (1994), Huysseune (2000) a dalších lze v rámci paprskoploutvých ryb (sk. Teleostei) rozlišit dva základní funkční typy tzv. pharyngeální dentice:

#### 2. 1. 3. 1. PERCIFORMNÍ DENTICE

Jako „perciformní“ pharyngeální nebo také „pharyngognátní“ dentici označujeme situaci, kdy spolu artikulují dolní požerákové kosti, t.j. *ceratobranchialia* pátého branchiálního oblouku, jež srůstají v jeden kostěnný element nazvaný dolní požeráková čelist, s horními požerákovými čelistmi (*ossa pharyngea superiora*) vznikajícími přeměnou a srůstem (*infra*)-*pharyngobranchialii* druhého, třetího a čtvrtého branchiálního oblouku. Zkus tedy vzniká vzájemnou oklusií obou horních požerákových čelistí a zároveň horních požerákových čelistí proti dolní požerákové čelisti (versus „cypriniformní“ dentice). Tento typ pharyngeální dentice nalézáme u zástupců řádu Perciformes (ostnoploutví), kdy čeledi *Cichlidae* (vrubozubcovití), *Embiotocidae* (příbojovkovití), *Labridae* (pyskounovití), *Odacidae* (pyskounovcovití) a *Scaridae* (ploskozubcovití) tvoří z hlediska uspořádání požerákového aparátu včetně úpravy branchiálních svalů monofilní seskupení blízce příbuzných taxonů. Dalšími čeleděmi ostnoploutvých ryb, u kterých je znám tento typ ozubení hltanu, avšak s odlišným uspořádáním pharyngeálního aparátu, jsou *Sciaenidae* (smuhovití – r. *Pogonias*), *Kyphosidae* (tloušťovkovití), *Anabantidae* (lezounovití) či *Pomacentridae*

(sapínovití). Podobné uspořádání pharyngeální dentice mají i zástupci z řádu Cyprinodontiformes (halančíkovci) a měsíčníci (č. *Molidae*, ř. Tetraodontiformes – čtverzubci) (Gegenbauer, 1898, Eastman, 1977, Huysseune, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000, Van der heyden, et al., 2002, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998).

### 2. 1. 3. 2. CYPRINIFORMNÍ DENTICE

Tzv. „cypriniformní“ pharyngeální dentice je charakterisována přítomností dolních požerákových kostí (*ossa pharyngea inferiora*) nesoucí zuby (*dentes pharyngei*), které vznikají postupnou redukcí a přeměnou pátých branchialních oblouků, z nichž se zachovávají pouze *ceratobranchialia* (cb5). Tyto požerákové kosti však nikdy nesrůstají v jeden rigidní kostěnný element a proto vždy zůstávají vzájemně pohyblivé. Ozubené horní požerákové čelisti „perciformní“ pharyngeální dentice jsou nahrazeny rohovitou třecí destičkou umístěnou na *os basioccipitale*. Na zkusu se podílí vzájemná okluse obou dolních požerákových kostí a hlavně pak okluse těchto kostí (nebo též dolních požerákových čelistí) proti rohovité destičce na spodní kosti týlní (versus „perciformní“ pharyngeální dentice). Tento typ dentice nalézáme u ryb patřících do řádu Cypriniformes (máloostní), zvláště pak u čeledi *Cyprinidae* (kaprovití). Podstatné změny doznává tento typ požerákové dentice u sekavcovitých ryb (č. *Cobitidae*) a mřenkovitých (č. *Balitoridae*) a dále pak u jihovýchodoasijských a severoamerických kaprovitých ryb řazených do čeledi *Catostomidae* (pakaprovcovití), kteří až na výjimky (z r. *Moxostoma* – *M. carinatum* a *M. hubbsi*) nemají vytvořenou rohovitou třecí destičku na *os basioccipitale*. Anteroventrální část pharyngeálního výběžku spodní kosti týlní poskytuje patřičnou kostěnnou podporu pro tzv. palatální orgán, který vytváří strop dutiny hltanu a uplatňuje se na rozdíl od požerákových kostí se zuby spíše při procesu zachycení než vlastního zpracování potravy. Posteriovní část tohoto výběžku není na rozdíl od předešlé části tolik perforována a místo rohovité třecí destičky typické pro vlastní kaprovité ryby z čeledi *Cyprinidae* nese na svém povrchu plošku, která slouží jako úponová plocha retrakčních svalů požerákových kostí (Eastman, 1977, Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000).



## 2. 2. SPECIFIKA PODŘÁDU CYPRINOIDEI

### 2. 2. 1. CHARAKTERISTIKA TAXONU

Podřád Cyprinoidei (Eventognathi) patří podle Nikolského (1957), Baruše, Olivy et al. (1995), Hanela (2001) a dalších do třídy Osteichthyes, nadřádu Teleostei, řádu Cypriniformes (máloostní). Berg (1948-1949), Nikolski (1957), Nelson (1994), Kottelat (1997) a Hanel (2001) dělí dále řád Cypriniformes (máloostní) na 5 - 6 čeledí:

1.: Čeleď *Catostomidae* (pakaprovcovití) je známa od eocénu z Mongolska. Dnes se zástupci této čeledi můžeme setkat ve vodách severovýchodní Sibiře, jihovýchodní Asie a především pak Severní Ameriky.

2.: Čeleď *Cyprinidae* (kaprovití) je široce rozšířená a druhově nejbohatší čeledí máloostných ryb, jejíž zástupci se přirozeně vyskytují na všech kontinentech - v Evropě, Asii (až po Wallaceovu linii ležící mezi ostrovy Lombok a Bali), Africe, Severní Americe. Zástupce této čeledi nenacházíme v Jižní Americe, Austrálii a na Madagaskaru. Čeleď *Cyprinidae* je dále dělena různými autory na různý počet podčeledí. Chu (1935) rozeznává tyto podčeledi: *Leuciscinae*, *Chondrostominae*, *Abramidinae*, *Acheilognathinae*, *Gobioninae*, *Cyprininae*, *Hypophthalmichthyinae*, *Schizothoracinae*. Nikolski (1957) dělí č. *Cyprinidae* na tyto podčeledi: *Leuciscinae*, *Chondrostominae*, *Barbinae*, *Gobioninae*, *Schizothoracinae*, *Cultrinae*, *Rhodeinae*, *Hypophthalmichthyinae*, *Cyprininae*. Nelson (1994) však upozorňuje na nedostatečnost kritérií pro ustanovení jednotlivých podčeledí, neboť vzájemné mezirodové vztahy nejsou doposud dostatečně známy, a proto používání názvů taxonů na úrovni podčeledi u kaprovitých ryb není zcela vhodné.

3.: Ryby patřící do čeledi *Cobitidae* (sekavcovití) nalézáme ve vodách Evropy, Afriky a Asie včetně Velkých Sund a Japonska.

4.: Zástupci čeledi *Gyrinocheilidae* (přísavkovití) žijí na Borneu a v Thajsku.

5.: Sladké vody Evropy, Blízkého Východu a dále pak Indie, Indočíny, jižní Číny a Taiwanu obývají zástupci čeledi *Balitoridae* (mřenkovití).

6.: Druhy patřící do čeledi *Psilorhynchidae* žijí v Indii, Nepálu a Barmě. Tato čeleď je někdy přiřazována k čeledi *Cyprinidae*.

Převážná většina zástupců podřádu Cyprinoidei žije v tropických a subtropických sladkých vodách, jen některé druhy mohou žít v brakických vodách severní části Kaspického moře. V severních oblastech jsou kaprovité ryby nahrazovány lososovitými rybami. Směrem k severu se počet druhů i různotvárnost forem

kaprovitých zmenšuje (Nikolski, 1957, Oliva, 1957). První zástupci podřádu Cyprinoidei jsou známi ze zkamenělin pocházejících z eocénu (Zittel, 1902).

### 2. 2. 2. PHARYNGEÁLNÍ APARÁT CYPRINOIDEI

Nepřítomnost zubů na čelistech kompensována více či méně vyvinutými zuby na požerákových kostech je základním znakem podřádu Cyprinoidei (Chu, 1935, Nikolski, 1957, Horoszewicz 1960, Lusk, Baruš, Vostradovský, 1983, Baruš, Oliva et al., 1995, Hanela, 2001 a další). Na základě fosilního materiálu lze říci, že ke ztrátě zubů na čelistech došlo u kaprovitých ryb před více jak 50 miliony lety (Cavender, 1991). Způsob ozubení požerákových kostí, tvar a velikost zubů je důležitým systematickým znakem pro klasifikaci kaprovitých ryb (Geyer, 1937, Belogurov, 1940, Baruš, Oliva et al., 1995 a další).

Požerákové zuby pomáhají lisovat přijatou potravu, drtit hrubší sousta, zbavovat je přebytečné vody a nevhodných přídatných součástí, které ryba vyplivuje (Oliva, 1957, Egert, Hartman, Štědranský, 1984). Požerákové kosti jsou půlměsíčitého tvaru. Jejich anteroventrální okraje se setkávají ve střední partii hltanu a jsou navzájem spojeny pomocí ligamentu (vazu) (Cubbage, Mabee, 1996). Požerákové zuby okludují s mastikační ploškou na kosti *os basioccipitale* (Grote, Vogt, Hofer, 1909, Chu, 1935, Urbanowicz, 1956, Horoszewicz, 1960, Howes, 1981, Rolik & Rembiszewski, 1987, Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Baruš, Oliva et al., 1995a a další).

#### 2. 2. 2. 1. POŽERÁKOVÁ KOST

Z pátého žaberního oblouku se zachovává u podřádu Cyprinoidei pouze *ceratobranchiale* (cb5), které osifikuje v požerákovou kost (*os pharyngeum inferius*). (Chu, 1935, Horoszewicz, 1960, Cubbage, Mabee, 1996, Urbanowicz, 1956, Baruš, Oliva et al., 1995 a další). Cubbage & Mabee (1996) však uvádí ještě *epibranchiale* 5, které však neosifikuje a zachovává se jen jako výběžek chrupavčitého spoje mezi *ceratobranchiale* 4 a *epibranchiale* 4.

Označení zosifikovaného *ceratobranchiale* 5 se u mnoha autorů liší. Chu (1935) používá pojem pharyngeal - tzn. požerák, Horoszewicz (1960) požeráková kost dolní, Cubbage, Mabee (1996) *ceratobranchiale* 5 (cb 5), Baruš, Oliva et al. (1995) spodní požeráková kost. Na části požerákové kosti nazvané *facies medialis* vyrůstají požerákové zuby (*dentes pharyngei*) (Horoszewicz, 1960).

Požeráková kost (*os pharyngeum inferius*) stejně tak jako ostatní kosterní elementy žaberních oblouků, představuje na podkladu chrupavky perichondrálně osifikující kost. Původ chrupavek žaberních oblouků je odvozen z mesenchymu buněk neurální lišty. (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Cubbage, Mabee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998 a další).

Ohromný rozvoj požeráků u podřádu *Cyprinoidei* je nepochybně spojen nejen se zvětšením požerákových zubů, ale také příslušných žaberních svalů, kdy těmito procesy dochází ke kompensaci ztráty zubů na čelistech. U požerákových kostí dochází ke změnám pozic jednotlivých ploch oproti původnímu stavu u *ceratobranchiale* a to díky disproportční expansi vnitřní laterální plochy, která je podstatně rozšířená a to tak, aby poskytovala dostatečný prostor pro připojení zubů a svalů. Z důvodu ventrálního stočení zaujímá ventrolaterální polohu. Dřívější ventrální plocha, ve které se nacházely nervy a cévy, nyní zaujímá vnější laterální posici. Předchozí vnější laterální plocha, na které zůstává řada rudimentálních žaberních tyčinek, se posouvá do posice ventrální a splývá s dřívější ventrální plochou, jejíž posice se nemění (Chu, 1935).

#### 2. 2. 2. 2. SPODNÍ KOST TÝLNÍ

Týlní (occipitální) oblast osteocrania se skládá ze tří kostí, *basioccipitale*, *supraoccipitale* a párových *exooccipitale* (Cubbage & Mabee, 1996). Požerákové zuby kaprovitých ryb spolupracují s posteroventrálním výběžkem *os basioccipitale* (obr.5, 6), tzv. pharyngeálním výběžkem, na jehož anteroventrální části označené jako mastikační ploška (masticatory plate) se nalézá rohovitá třecí, žvýkácká destička vznikající keratinizací sliznice dorsální části hltanu. Tvar a velikost rohovité třecí destičky na *basioccipitale* u ryb z čeledi *Cyprinidae* je velice variabilní a do značné míry je spojen s tvarem a typem požerákové dentice. O tuto destičku požeráky drtí potravu. Tuto destičku nemají ryby s perciformní pharyngeální denticí a dále pak vybrané skupiny ryb s cypriniformní pharyngeální denticí (č. *Cobitidae*, *Balitoridae* a *Catostomidae*) (Grote, Vogt, Hofer, 1909, Chu, 1935, Urbanowicz, 1956, Nikolski, 1957, Horoszewicz, 1960, Gasowska, 1980, Howes, 1981, Rolik & Rembiszewski, 1987, Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Baruš, Oliva et al., 1995a).

#### 2. 2. 2. 3. TERMINOLOGIE JEDNOTLIVÝCH ČÁSTÍ POŽERÁKOVÝCH KOSTÍ

Terminologie jednotlivých částí požerákových kostí (*ceratobranchiale* 5) a útvarů nacházejících se na těchto kostech je velmi složitá a nejednoznačná. Nejvíce

zdařilou terminologií vytvořili Chu (1935) a Horoszewicz (1960). Spojením přístupů obou autorů vzniká tzv. Chu - Horoszewiczová klasifikace (viz. podkapitola 3.2.5. MORFOMETRICKÁ ANALÝZA POŽERÁKOVÝCH KOSTÍ). Ta představuje komplexní deskriptivní aparát umožňující přesnou lokalizaci a identifikaci jakéhokoliv útvaru nalézajícího se na těchto kostech.

#### 2. 2. 2. 4. KLASIFIKACE TVARŮ POŽERÁKOVÝCH ZUBŮ

V dnešní době jsou požerákové zuby klasifikovány podle Berga (1912) takto:

1. *dentes excavati*, tj. vyhloubené - buď lžičkovité (např. u parmy), nebo lopatkovité (např. u rodu *Varicorhinus*, *Capoeta*, které u nás nežijí)
2. *dentes masticatorii*, tj. žvýkáci - tento typ zubů dále dělíme:
  - a) stoličkovité - připomínající tvarem savčí stoličky - např. u kapra
  - b) dlátovité - např. u karase
  - c) silně z boků smáčklé až nožovité - např. u ostroretky, hořavky
3. *dentes uncinato - submolares*, tj. kónické až háčkovité, se žvýkacími ploškami:
  - a) válcovité nahoru se rozšiřující - např. u lína
  - b) bez rozšíření s úzkou žvýkací ploškou - např. u plotice, cejna
  - c) s ploškou protaženou v háček - např. u cejnka
4. *dentes uncinato - subconici*, tj. kónické až háčkovité, bez žvýkací plošky:
  - a) s korunkou zubu protaženou do silně vytvořeného háčku - např. u jelce, střevle, ostruchy, oukleje, perlína, bolena, hrouzka
  - b) s korunkou zubu protaženou do slabého háčku - např. u r.*Chela*, který však u nás nežije.

#### 2. 2. 3. ONTOGENESE PHARYNGEÁLNÍHO APARÁTU

##### 2. 2. 3. 1. VÝMĚNA POŽERÁKOVÝCH ZUBŮ

Zuby kaprovitých se vyvíjí v epitelu hltanu, v oblasti vnitřní laterální plochy požeráku a později přirůstají k požerákové kosti. Kromě funkčních zubů, které jsou pevně přirostlé k požerákové kosti, nalézáme v sliznici hltanu mnoho zubních základů v různém stupni vývoje, které jsou určeny k nahrazení starých zubů po jejich uvolnění z požeráku (Chu, 1935, Geyer, 1937, Mišík, 1958, Rutte, 1962, Baruš, Oliva et al., 1995).

Proces výměny požerákových zubů probíhá v průběhu života během celého roku (Geyer, 1937, Urbanowicz, 1960). Požerákové zuby předcházejících generací jsou

postupně vyměňovány a to nejen v závislosti na stupni jejich opotřebení během procesu zpracování potravy, ale také v závislosti na typu přijímané potravy, která koreluje s dosaženým stupněm ontogenetického vývoje (Chu, 1935, Geyer, 1937, Rutte, 1962, Baruš, Oliva et al., 1995, Belogurov, 1940, Mišík, 1958).

Právě v závislosti na dosaženém stupni ontogenetického stadia rozlišuje Nakajima (1984) tři základní typy pharyngeální dentice:

I. U **larvální dentice** nepředchází proces vypadnutí zubu předešlé generace procesu připojení zubu následující generace na cb5. Zub následující generace se připojuje na cb5 vždy ventro-mediálně od zubu předešlé generace, aniž by tento zub před tím vypadl. Po určitou dobu tedy vedle sebe persistují dva funkční zuby odlišných generací na identické zubní pozici na cb5. Zuby náležící do jedné generace se připojují na cb5 ve vertikálních řadách ve ventro-kraniálním směru a to vždy mediálně od zubů předešlých generací. Podléhají jedné společné vlně výměny zubu (z angl. replacement wave). K jejich výměně tedy dochází najednou, tzn. že v jeden okamžik zpravidla vypadne celá řada zubů.

II. U **juvenilní (adultní) dentice** předchází procesu připojení zubu následující generace na cb5 proces vypadnutí zubu předešlé generace. Proto není možné na požerákové kosti nalézt současně vedle sebe dva připojené zuby na identické zubní pozici. Proces výměny zubů na určité zubní pozici podléhá jedinečné a na ostatních zubních pozicích nezávislé vlně výměny zubu.

III. Časový úsek zahájený erupcí prvního zubu budoucí 1. řady juvenilní (adultní) dentice během něhož dochází k postupné ztrátě a výměně zubů larvální dentice za zuby budoucí adultní dentice je perioda existence tzv. **dočasně (transientní) dentice**.

## 2. 2. 3. 2. VÝVOJ A OSIFIKACE JEDNOTLIVÝCH ČÁSTÍ PHARYNGEÁLNÍHO APARÁTU

Balon (1958 a 1959) zjistil začátek osifikace požerákových kostí u kapra obecného a cejna siného (*Abramis ballerus*) v první polovině 1. etapy protopterygiolarvální fáze ( $L_1^1$ ), Černý (1975) u perlína ostrobřichého (*Scardinius erythrophthalmus*) koncem 1. etapy protopterygiolarvální fáze ( $L_1^1$ ), tzn. v době kdy ryby přechází na exogenní způsob výživy, zatímco Malenínský (1988) zjistil začátek osifikace těchto kostí u kříženců perlína ostrobřichého (♂) a cejna velkého (♀) až na počátku 2. etapy protopterygiolarvální fáze ( $L_2^1$ ), tzn. v době, kdy protopterygiolarvy stráví poslední zbytek žloutkového vřáčku a přechází na výlučně exogenní způsob výživy. Plně zosifikovanou požerákovou kost popisuje Balon (1959) u *A. ballerus* až

v 1. etapě pterygiolarvální fáze ( $L^{\text{II}}_1$ ). Požeráková kost začíná osifikovat podle Malenínského (1988) jako šestá až devátá hlavová kost spolu s *mandibulare*, *articulare* a *suboperculare*. Podle Nakajimy (1984), Cubbage, Mabee (1996), Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) je však *ceratobranchiale* 5 (cb5) první osifikující kraniální kostí. Chrupavčité základy cb5, jež se dále diferencují v chrupavčité elementy tyčkovitého tvaru, se objevují podle Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) u dania pruhovaného (*Danio rerio*) v průběhu druhého dne po oplození (2 d PF). Již během třetího dne po oplození (3d PF) začíná perichondrální osifikace cb5. Vlastní požerákovou kost od pozdních larválních stadií tvoří především tento kostěný límec kolem chrupavky cb5. Vlastní chrupavka cb5 se začíná postupně resorbovat během 10d PF a to bez jakékoliv patrné endchodrální osifikace, tzn. na stavbě vlastních požerákových kostí se tato chrupavka u adultních stadií nikterak nepodílí.

Korunky zubů se podle Cubbage, Mabee (1996) u *Danio rerio* vytváří dříve než začne osifikace samotného cb 5 (NL = 3 mm) a připojují se na tento kosterní segment ještě před jeho viditelnou osifikací prokázanou pomocí barvení alizarinovou červení. Nakajima (1984) zjistil u japonských kaprovitých ryb, že cb5 začíná osifikovat teprve v okamžiku připojení prvního nebo dokonce až třetího požerákového zubu. Podle Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) první dva zubní zárodky se u dania objevují během 2. dne po oplození (po 48 hPF), t.j. v době hromadného líhnutí, postero-mediálně od kondensujících chrupavek cb5 a připojují se k nim v průběhu 3. dne po oplození. Tyto první zubní zárodky lze objevit jen velice ztěží, protože epitel hltanu je velmi složitě uspořádán.

Pozn. NL je tzv. notochord length, nebo-li vzdálenost mezi předním koncem horní čelisti a zadním koncem struny hřbetní. Tento rozměr se používá u larev ryb, které ještě nemají zakřivenou zadní část chordy, tzn. u jedinců do velikosti přibližně kolem 5,5 mm. Jedinci se zakřivenou zadní částí chordy, tzn. jedinci od cca 5,6 mm a delší, jsou měřeny od předního konce horní čelisti k zadnímu konci hypuralií, tzn. je u nich zjišťována délka těla (SL) (Cubbage, Mabee, 1996).

*Os basioccipitale* začíná osifikovat podle Balona (1959) u cejna siného v průběhu 1. etapy protopterygiolarvální fáze ( $L^{\text{I}}_1$ ). Ke stejnému závěru došel i Černý (1975) u perlína ostrobřichého. Zatímco Malenínský (1988) popisuje začátek osifikace této kosti u kříženců perlína a cejna až během 2. etapy protopterygiolarvální fáze ( $L^{\text{I}}_2$ ). Plně zosifikuje *os basioccipitale* až v 1. etapě pterygiolarvální fáze ( $L^{\text{II}}_1$ ), kdy se přední komora plynového měchýře plní vzduchem (Balon, 1959). Podle Prokeše, Peňáze (1980) začíná osifikace požerákových kostí i *os basioccipitale* na konci poslední etapy

embryonální fáze. Požeráková kost začíná osifikovat podle Malenínského (1988) jako šestá až devátá hlavová kost spolu s *angulare*, *praeoperculare* a *interoperculare*, ale Cubbage, Mabee (1996) prokázali osifikaci *basioccipitale* u dania pruhovaného již u jedinců s NL = 4,3 mm. U všech jedinců osifikovala tato kost při SL = 5,7 mm po *os dentale* jako jedenáctá kraniální kost. *Os basioccipitale* se zprvu jeví jako dvě malé kostěné destičky, které vybíhají směrem ventrolaterálním vně od předního konce perichordální osifikace chordy (při NL = 4,3 mm). Zadní pár anteroventrálně namířených výběžků tvoří začátek posteriorního výběžku *os basioccipitale* (NL = 5,6 mm). Dvě malé kostěné destičky se setkávají a ve střední rovině se připojují k chordě (SL = 6,1 mm). Osifikace *basioccipitale* pokračující i nadále ventrálním a posteriorním směrem vytváří zadní myodom a zbytek posteriorního výběžku *os basioccipitale* (SL = 12,7 mm). U dospělých jedinců má posteriorní výběžek tvar lopatky s četnými otvory, obklopuje hřbetní aortu a vybíhá posteroventrálně až na úroveň těla druhého obratle. *Os basioccipitale* vytváří směrem nazad tzv. occipitální kondyl, pomocí něhož je artikulována s tělem prvního obratle (Cubbage, Mabee, 1996).

Rozdíly v údajích o počátcích osifikace jednotlivých elementů žaberního aparátu během ontogeneze kaprovitých ryb jsou pravděpodobně způsobeny nejen odlišnými experimentálními podmínkami udržovanými během ontogenetického vývoje, ale hlavně odlišným definováním, chápáním obsahu jednotlivých vývojových etap a fází a také nejasným určením přesných hranic mezi jednotlivými etapami.

## 2. 3. BOLEN DRAVÝ (*ASPIUS ASPIUS*) JAKO MODELOVÝ OBJEKT

### 2. 3. 1. CHARAKTERISTIKA TAXONU

Bolen dravý, *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) je typickým představitelem čeledi *Cyprinidae* (řád *Cypriniformes*). Obývá sladké a brakické tekoucí i stojaté vody Evropy a Z Asie. Západní hranicí rozšíření bolena tvoří povodí řeky Rýnu, východní a jihovýchodní hranice zahrnuje povodí řek ústících do Kaspického moře a Aralského jezera. Z jihu je výskyt ohraničen povodím řeky Dunaje včetně řek Bulharska a severní hranice prochází jižní částí Švédska, Finska a Norska (východně od Osla). V Sýrii na horním toku řeky Eufrat a v Turecku v řekách Tigris a Eufrat žije příbuzný druh *Aspius vorax* (Heckel, 1841) (Baruš, Oliva et al., 1995b, Terofal, 1997, Kottelat, 1997, Gerstmayer & Romig, 2003).

Samice dospívají v 4. – 6. roce života, samci dospívají zpravidla o jeden rok dříve. Ke tření ve volných vodách dochází v druhé polovině měsíce dubna až první

polovině měsíce června (Tanasijčuk, 1952, Vostradovský, 1974, Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva, 1975). Podle Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva (1975) začíná líhnutí jiker bolena v přírodních podmínkách (řeka Ural) při teplotě vody 14 - 15°C za 8 dní po oplození. V experimentálních podmínkách při teplotě vody 15 - 22°C ( $\bar{t}_{H_2O} = 18,1^\circ\text{C}$ ) se tato doba zkracuje a k líhnutí dochází již v průběhu 5. dne od oplození jiker.

Plůdek bolena se živí zooplanktonem do průměru 0,3 – 0,5 mm, především pak naupliovými stadii r. *Daphnia*, *Cyclops* a larvami pakomárů (č. *Chironomidae*). Náletový hmyz z řádu Diptera začíná bolen přijímat po dosažení velikosti těla 15 mm (Tanasijčuk, 1952, Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva, 1975). Saduakasova (1970) uvádí v potravě bolena ve stadiu J<sub>1</sub> od dosažení délky těla 30 mm i plůdek ostatních kaprovitých ryb. Podle Nagy (1974) dochází ke specializaci na lov ryb od velikosti těla 10 – 15 cm.

### 2. 3. 2. CHARAKTERISTIKA POŽERÁKOVÝCH KOSTÍ A ZUBŮ U DOSPĚLCŮ

Podle Chu (1935) jsou požeráky dospělců poměrně úzké, značně protáhlého tvaru. Hodnota  $K_{RW}$  (koeficient relativní šířky požeráku) se pohybuje kolem 7. Dolní část požeráku (*pars ventralis*) je mnohem delší než horní část požeráku (*pars dorsalis*). *Facies lateralis* je značně zúžená s řadou malých foveol. Její část ležící ventrálně od dolního úhlu, tzn. část zasahující do neozubeného segmentu je velmi redukována a představuje jen velmi úzkou rýhu. Dolní úhel požeráku (*angulus arcis ventralis*) je tupý a nalézá se těsně za posicí druhého zubu hlavní řady. Horní úhel požeráku (*angulus arcis ventralis*) je jen slabě vyvinut. Neozubený segment (*segmentum adentale*) je úzký, stejně dlouhý nebo podstatně delší než *facies medialis*. Horní segment (*segmentum superior*) je značně zploštělý, zužující se (až zašpičatělý) a podstatně kratší než neozubený segment.

Požerákové zuby jsou připojeny ve dvou řadách (Chu, 1935, Fitzinger, 1873, Nikolski, 1957, Baruš, Oliva et al., 1995). Uspořádání na požerákové kosti lze popsat pomocí zubního vzorce: 2 nebo 3, 4 nebo 5 / 4 nebo 5, 2 nebo 3 (Chu, 1935, Fitzinger, 1873, Grote, Vogt, Hofer, 1909, Baruš, Oliva et al., 1995). Stańczyk, Urbanowicz (1958), Lusk, Baruš, Vostradovský (1983) i Rolik, Rembiszewski (1987) považují za nejčastěji se vyskytující vzorec 3,5 / 5,3. V ojedinělých případech se vyskytují vzorce 3,4 / 5,3; 4,5 / 5,4; 3,5 / 5,2 (Rolik, Rembiszewski, 1987, Hanel, 2001). Hrabě, Oliva, Opatrný (1973) přidávají ještě vzorec 2,5 / 5,3.



Zuby jsou podle Chu (1935) lehce laterálně zploštělé, s korunkami zakončenými nazpět zahnutým háčkem. Mělníčí ploška zubu je kosá a extrémně úzká. Podle Fitzingera (1873), Grote, Vogt, Hofer (1909), Nikolski (1957) jsou požerákové zuby chytacího, lapacího až trhacího typu, s kuželovitou (kónickou) korunkou, bez jakýkoliv rýh na svém povrchu, zakončenou silným háčkem. Berg (1912) klasifikoval požerákové zuby dospělců bolena dravého jako kónické až háčkovité zuby (*dentis uncinato - subconici*), bez žvýkací plošky a s korunkou zubu protaženou do silně vytvořeného háčku. Podle Horoszewicz (1960) jsou zuby bolena kónické, kuželovité se zúženou, nepatrně laterálně zploštělou korunkou s háčkem na vrcholku a hladkou mělníčí ploškou.

Podle počtu řad zubů na požerákové kosti patří bolen s dvouřadými požeráky mezi středně odvozené druhy kaprovitých ryb. Právě vysoká hodnota koeficientu relativní šířky požerákové kosti  $K_{RW}$  ( $K_{RW}$  větší jak 5) a tvar požerákových zubů řadí bolena mezi karnivorní kaprovité ryby s výraznou preferencí na piscivorní způsob života. Masožravé dravé kaprovité ryby, jakými jsou asijské kaprovité ryby z rodu *Opsariichthys*, *Ochetobius*, *Culter* a z našich ryb právě rod *Aspius* (bolen), mají požerákové zuby mírně laterálně stlačené. Zuby levého požeráku přesně zapadají mezi zuby pravého požeráku. Tvar mají jako špičáky savců. Jsou celkově velmi dlouhé, kdy délka zubu převyšuje více jak čtyřikrát šířku zubu. Korunky vybíhají v silný háček, který je nazpět zahnutý. Rohovitá třecí ploška je úzká, šikmá a vydutá, přizpůsobená hornímu okraji zubu ležícímu na opačné straně hltanu naproti této plošce. Toto uspořádání požerákového aparátu umožňuje proniknutí zubů z obou stran do těla kořisti a jejich nazpět orientované háčky jí znemožní jakýkoliv pokus o únik ze sevření. Doslova mohou potravu spíše trhat, než jí žvýkat (Chu, 1935).

Fungování požerákových zubů uzpůsobených dravému způsobu života se projevuje především schopností posunout dozadu celý pátý žaberní oblouk, což zaručí, aby se kořist zároveň posouvala do dalších partií trávící trubice (Chu, 1935, Vladykov, 1934, Urbanowicz, 1958). Informace o ontogenezi žaberního aparátu a pharyngeální dentice v literatuře dosud chybí.

### 3. MATERIÁL A METODIKA

#### 3. 1. SBĚR MATERIÁLU

Veškerý materiál použitý v mé diplomové práci pochází z umělého výtěru generačních ryb bolena dravého pocházejících z ÚN Švihov (řeka Želivka) a následného odchovu jiker a larválních stádií v umělých podmínkách během roku 2004 a 2005 na líhni a rybochovném zařízení firmy Perca a.s. v Zahrádce u Ledče nad Sázavou. Později byla larvální a juvenilní stádia převezena z líhně do chovných nádrží katedry zoologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze. Pro srovnání juvenilní a adultní dentice bylo použito 7 uhynulých dospělců pocházejících z ÚN Švihov.

##### 3. 1. 1. POPIS LOKALITY ODLOVU GENERAČNÍCH RYB

Řeka Želivka pramení v nadmořské výšce 631 m. n. m. v Želivské pahorkatině a to 1,5 km jižně od obce Vlášence - Drbohlavy. Patří mezi levostranné přítoky řeky Sázavy, do níž ústí severně od Soutic (v nadmořské výšce 631 m. n. m.), plochou povodí 1188,6 km<sup>2</sup>, délkou toku 99,2 km a s průměrným průtokem u ústí 7,2 m<sup>3</sup>/s. Z vodohospodářského hlediska jde o významný tok, na kterém se nacházejí vodní nádrže Sedlice a Švihov (vodárenská nádrž). Celé povodí řeky Želivky je ve vodárenském ochranném pásmu s čistotou vody II. třídy.

Z hlediska ochrany přírody patří VD Švihov spolu s horním tokem řeky Želivky mezi dvě lokality v ČR, které jsou zahrnuty do programu NATURA 2000 za účelem druhové ochrany původních (autochtonních), geneticky čistých linií populací bolena dravého. (Vlček et al., 1984)

##### 3. 1. 2. ODLOV, VÝTĚR GENERAČNÍCH RYB A OPLOZENÍ JIKER

Generační ryby bolena dravého byly odlovovány benzínovým elektrickým agregátem (el. agregát Honda o výkonu 2,2 kW) během jarní třetí migrace z údolní nádrže Švihov na trdliště nacházející se na horním toku řeky Želivky a to konkrétně na lokalitě pod jezem u bývalého Bělského mlýna (15° 16' v.d.; 49° 35' s.š.; 8 km Z - ZV od Humpolce) (obr.2). Odlovy se konaly 5.4.2004 a 10.4.2005. Dospělci dosahovali průměrné délky těla (SL) 60 cm (rozmezí hodnot SL: 55 - 65 cm) u samic a 50 cm (rozmezí hodnot SL: 45 - 55 cm) u samců. Podle práce Vostradovského (1974) se tedy jednalo o 10 - 11 leté samce a 11 - 12 leté samice. Nalovené ryby byly umístěny do přípravných nádrží na rybí líhni firmy Perca a.s. po dobu 48 až 72 hodin, aby dosáhly přirozenou cestou potřebného stupně zralosti pohlavních produktů pro následný výtěr.

Vlastní výtěr generačních ryb a následné oplození jiker probíhalo umělým způsobem bez použití prostředků stimulujících funkci samčích i samičích gonád tzv. suchou metodou oplození jiker (viz. Krupauer, Jirásek, Kálal, 1980). Pro každý výtěr byla použita vajíčka získaná ze 3 samic a spermie z 1 samce. V roce 2004 došlo k oplození jiker 7.4. v 15:30 hod. a 9.4. v 15:00 hod., následující rok pak 13.4. 2005 v 9:00 hod. a 14.4. 2005 v 14:30 hod.

### 3. 1. 3. INKUBACE JIKER, ODCHOV PLŮDKU A JEJICH ODBĚR

Oplozené jikry a vylíhlá embrya bolena do pátého dne od okamžiku vykolení první poloviny zárodků z jikerných obalů byla inkubována v líhni firmy Perca a.s. v tzv. Zugských (Weissových) lahvích o objemu 8 litrů a průtokem vody  $0,1 \text{ dm}^3 \text{ H}_2\text{O/s}$ . Aparáty k inkubaci jiker a odchovu plůdku byly zásobovány vodou z ÚN Švihov čerpanou potrubím z hloubky 1,5 m pod hladinou nádrže. Během roku 2004 bez možnosti ohřívání čerpané vody či její zpětné recirkulace. Proto teplota vody byla během počáteční fáze inkubace

(0 až 5 dPF) nízká, pohybovala se mezi 7 až  $10,5^\circ\text{C}$ . V dalších fázích teplota vody pohybovala již mezi 13 až  $14,5^\circ\text{C}$  (s  $\bar{\theta} t_{\text{H}_2\text{O}} = 13,1^\circ\text{C}$ ). V roce 2005 docházelo k ohřevu čerpané vody za pomoci elektrických průtokových ohříváčů vody a teplota vody po celou dobu inkubace oscillovala mezi 12,5 až  $14,5^\circ\text{C}$  (s  $\bar{\theta} t_{\text{H}_2\text{O}} = 13,2^\circ\text{C}$ ). Teploty vody byly měřeny dvakrát denně pomocí digitálního teploměru Gryf 413 (s přesností na  $0,1^\circ\text{C}$ ).

Jikry byly odebírány od momentu oplození do doby vykolení plůdku a následně pak i vykolená embrya do stádia začátku stádia rozplavávání za pomoci skleněné pipety

( $V = 50 \text{ ml}$ ) a hadičky z PVC do skleněné kádinky s vodou dvakrát denně po 12 hodinách. Při jednom odběru bylo odebráno cca 50 jiker či embryí, které byly poté anestetikovány a usmrceny pomocí hřebíčkové oleje přidaného po kapkách do kádinky s odebraným živým materiálem. Jikry a jedinci zbavení života byly zafixovány a skladovány do okamžiku dalšího zpracování v 4 % vodném roztoku formaldehydu v případě odběrů z roku 2004. V následujícím roce 2005 byl jako fixáž použit 4% vodný roztok paraformaldehydu pufrovaný 0,1M roztokem PBS a dále pak i Bouinův roztok. Všechny uskutečněné odběry jsou tzv. směsnými odběry, tzn. že každý odběr v sobě zahrnuje různé procento jedinců odebraných v jeden okamžik z více inkubačních lahví obsahující jikry či embrya stejného stáří od okamžiku oplození.

Pozn.: Nepufrovaný 4 % roztok formaldehydu není dobrým konzervačním roztokem, neboť larvální stádia nasbíraná v roce 2004, jež byla použita v naší práci, jevila známky částečné dekalifikace – zřejmě vlivem kyseliny mravenčí obsažené v použité konzervačním roztoku. Vzniku této kyseliny nezabránila ani přítomnost práškového  $\text{CaCO}_3$  v koncentrovaném (36 – 38 %) roztoku formaldehydu. Proto se jeví toto konzervační činidlo krajně nevhodné k odběru materiálu pro studium osifikace ryb. Jeho použití má za následek umělé zkreslení výsledků osteologických prací založených na barvení a projasňování celých jedinců. Toto zkreslení se projevuje posunem počátku zjištěné osifikace až o 2 - 3 dny.

Pátý den od okamžiku vykolení první poloviny zárodků z jikerných obalů (21d PF) bylo odebráno v roce 2004 celkem 1000 živých larev bolena, jež byly převezeni z areálu líhně v Zahrádce v Zahrádce u Ledče nad Sázavou do chovných nádrží na Přírodovědecké fakultě UK v Praze, kde byly chovány od 21d PF do okamžiku ukončení odběrů, tzn. do 187d PF. Důvodem ukončení odbírání materiálu bylo dosažení juvenilního stupně vývoje, tzn. stádia, kdy už z hlediska odontogeneze a vývoje kosterních elementů nedochází k dramatickým změnám a všechny zkoumané elementy již osifikují. Metodika odběru materiálu i měření teploty bylo identické s metodikou odběru na rybí líhni, avšak s tím rozdílem, že nebylo odebíráno 50, ale pouze 5 – 7 jedinců během 1 odběru. Periody jednotlivých odběrů byly následující: 30.4. až 3.5. – 1x za 6 hodin, 4.5. až 5.5. – 1x za 12 hodin, 6.5 až 20.5. – 1x za 24 hodin, 26.5. až 1.7. – 1x za 48 hodin, 1.7 až 13.7. – 1x za 72 hodin, 13.7. až 18.8. – 1x za 5 dní. Dále byly uskutečněny 3 odběry ve dnech – 30.8., 13.9. a 13.10.2004.

Vlastní odchov probíhal v období 30.4. až 13.10.2004 v šesti předem připravených nádržích, s týden odstátou vodovodní vodou, natantními vodními rostlinami a vzduchováním, o objemu 40 l (4 nádrže), 100 l a 120 l, do nichž bylo 30.4.2004 vysazeno vždy 250 larev bolena na 100 l vody. Do každé nádrže bylo ještě přidáno asi 5 jedinců plže plovatky bahenní (*Limnaea stagnalis*) za účelem zbavování nádrže nárostů řas a rybami nespoteřované potravou. Teplota vody v akváriích v 1. patře se pohybovala v rozmezí hodnot 17,5 – 25,1°C (s  $\varnothing$  t  $\text{H}_2\text{O}$  = 21,7°C), v 1. suterénu v rozmezí hodnot 13,5 – 22,9°C (s  $\varnothing$  t  $\text{H}_2\text{O}$  = 16,8°C), tzn. že teplota vody v akváriích v 1. patře dosahovala v průměru o 4°C vyšších hodnot než teplota ve stovcetitrovém akváriu nalézající se v 1. suterénu. Tato skutečnost měla za následek zrychlený ontogenetický vývoj u jedinců chovaných v akváriích v 1. patře oproti jedincům z 1. suterénu. (Pozn.: Teploty naměřené v akváriu v 1. suterénu se více podobají hodnotám vyskytující se v této době v přírodních podmínkách, proto lze brát vývoj u bolenu chovaných v 1. patře za zrychlený a ne naopak, tzn. za zpomalený u bolenu chovaných v 1. suterénu). Plůdek byl krměn „ad libitum“ během prvního týdne pobytu v chovné

nádrži dvakrát denně, později jedenkrát denně. Typ a velikost potravy jsem volil v závislosti na velikosti ryby a dosaženém stupni vývoje. V období 30.4.- 2.5. byly larvy krmeny kulturou trepky (r. *Paramecium*), od 3.5. do 21.5., tzn. okamžikem dosažení pterygiolarvální fáze, naupliovými stádii žábřonožky solné (*Artemia salina*) a od 21.5., kdy boleni dosahují celkové velikosti cca 16 mm, byli krmeni živými nítěnkami (r. *Tubifex*) a příkrmování rozmělněnou směsí Tetraminu, neboť se stávají v této době velice žravými, čemuž nasvědčuje i skutečnost, že od 13.5. (tzn. od stáří cca 34d PF) lze běžně nalézt v zažívadlech bolenu i vajíčka plovatky bahenní (*Limnaea stagnalis*).

Proces odchovu v chovných nádržích na Přf UK nebyl nutný v případě odběrů z roku 2005, neboť předešlého roku bylo odebráno dostatečné množství materiálu pro zpracování pozdních larválních a juvenilních stádií. Bylo však zcela nezbytné vývojovou řadu ještě obohatit o dostatek embryonálních a časně larválních stádií, neboť zakládání prvních požerákových zubů a počátek chondrifikace a posléze osifikace prvních hlavových elementů jsem předpokládal právě u výše zmiňovaných stádií a to na základě prací studující vývoj požerákových zubů vztaženého k vývoji různých kosterních elementů u modelového organismu, dania pruhovaného (*Danio rerio*) (Kimmel, Ballard et al., 1995, Cubbage & Mebee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001).

V průběhu roku 2004 bylo uskutečněno celkem 99 a v průběhu roku 2005 dohromady 51 odběrů materiálu, tzn. souhrně proběhlo 150 odběrů během obou sezon, v průběhu nichž bylo nasbíráno cca 3000 oplozených jiker, embryí, larev a juvenilů v různých stádiích vývoje bolena dravého. Celkový počet nasbíraného materiálu dosáhl tohoto relativně vysokého čísla, neboť ke tření bolena dochází pouze jedenkrát ročně a to časně zjara, tzn. v průběhu jedné sezony lze získat a odchovat plůdek pouze jednou. Na rozdíl od dania, u něhož lze získat potomstvo několikrát za rok pomocí hormonálně indukovaného výtěru.

### 3. 1. 4. SBĚRY Z VOLNÉ PŘÍRODY

Za účelem porovnání proporčních změn požeráků u juvenilů se situací u dospělců jsem použil 7 adultních jedinců pocházejících z řeky Želivky, jež uhynuly v roce 2004 během procesu umělého výtěru jiker a mlíčí. TL a SL dospělců byla zjištěna pomocí milimetrového posuvného měřítka s přesností na 0,5 mm. Požerákové kosti se zuby byly vyjmuty, očištěny a dále zpracovány podle metodiky Drozda, 2001.

Proporce požerákové kosti dospělců jsou charakterisované pomocí 14 měřených rozměrů a koeficientu  $K_{RW}$ . Tyto údaje jsou standartně definovány, měřeny a analysovány stejnými přístroji, programy a metodou, jaká byla použita i v případě uměle odchovaných jedinců (viz. podkapitola 3.2.5. MORFOMETRICKÁ ANALÝZA POŽERÁKOVÝCH KOSTÍ).

### 3. 2. METODIKA ZPRACOVÁNÍ MATERIÁLU

#### 3. 2. 1. MĚŘENÍ A DETERMINACE JEDNOTLIVÝCH VÝVOJOVÝCH STADIÍ

Jedinci, jež se nacházeli ještě v jikře, byli ještě před vlastním započítáním procesu projasnění a barvení celých jedinců histologickými diferenciálními barvivy či procesu řezání a barvení histologických řezů (viz. metodiky barvení, projasňování celých jedinců a řezání, barvení histologických řezů), vyjmuti z jikerných obalů za pomoci preparačních jehel pod stereoskopickým mikroskopem MBS-10-56. Dále byli všichni použítí jedinci změřeni. Pomocí stereoskopického mikroskopu MBS-10-56, MBS-10-100 a Olympus BX 41 byla zjištěna jejich celková délka těla (TL) a délka těla (SL) s přesností na 0,1 mm podle Baruše, Olivy et al. (1995a). TL (*longitudo totalis*) je vzdálenost od nejzažšího okraje rypce po konec nejdelšího paprsku ocasní ploutve (u embryí a larev po nejzažší okraj ploutevního lemu). SL (*longitudo corporis*) je vzdálenost od nejzažšího okraje rypce po konec ošupení ocasního násadce (u embryí a larev po konec struny hřbetní nebo po konec hypurálie).

Dále byla určena přibližná ontogenetická stádia použitých jedinců na základě vnějších morfologických znaků podle studie Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva, 1975 podávající však jen velice zevrubný a místy nepřesný pohled na ontogenezi bolena. Proto jsem musel dále použít klasifikaci jednotlivých vývojových stádií vytvořenou Vasněcovem (1948) a Kryžanovským (1949) upravenou pracemi Balona (1958, 1959) modifikovanou Černým (1975, 1977) Prokešem & Peňázem (1980), Peňázem, Prokešem et al. (1983), Krupkou (1988), Malenínským (1988). Pro jemnější dělení embryonální fáze vývoje jsem využil práci Kimmel, Ballard et al. (1995).

Pozn.: Protože mým úkolem nebyl popis přesné stadiality ontogenetického vývoje bolena, nýbrž deskripce několika důležitých, tzv. kritických stádií bolena z hlediska rozvoje požerákového aparátu a dentice a dále pak popis přibližné posloupnosti chondrifikace a osifikace vybraných kosterních elementů, sloužila mi zvolená klasifikace jen jako jedno ze tří kritérií, mimo délky a stáří ryby, jak zhodnotit vývoj bolena z hlediska odontogeneze, chondrifikace a osifikace. Právě při detailnější

deskripci kritických stádií umožňuje klasifikace Balona (1958, 1959) upravená podle Černého (1975, 1977) tyto významná stádia popsat nejen z hlediska dosažené délky a stáří, ale také za pomoci morfologických diferenčních znaků, a tím nám dovoluje spojit ichtyologický přístup s přístupem vývojové biologie.

Zjednodušenou klasifikaci podle Černého (1975, 1977) uvádím pro snadnější orientaci v problematice hodnocení ontogeneze ryb. Ontogenetický vývoj každé ryby je rozdělen do pěti period – embryonální, larvální, juvenilní, adultní a senektivní. Věk každého jedince se určuje pomocí počtu dnů (d PF = angl. days post - fertilisation) a hodin (h PF = hours post - fertilisation) uplynulých od okamžiku oplození jikry.

I. Embryonální perioda: od oplození jikry do přechodu na exogenní způsob výživy

A. Ovulární fáze: od oplození po diferenciaci zárodečných listů.

1. etapa ( $O_1$ ) – koncentrace plazmy na animálním pólu – tvorba blastodisku
2. etapa ( $O_2$ ) – rýhování blastodisku – vznik moruly
3. etapa ( $O_3$ ) – tvorba vnější zárodečné vrstvy – blastulace
4. etapa ( $O_4$ ) – tvorba zárodečných listů – gastrulace

B. Embryonální fáze: od počátků organogeneze do opuštění jikerných obalů (vykulení).

1. etapa ( $E_1$ ) – od počátků organogeneze po okamžik, kdy se ocasní partie těla začíná oddělovat od kulovitého žloutkového váčku
2. etapa ( $E_2$ ) – končí vytvořením čočky a základu čichového váčku
3. etapa ( $E_3$ ) – končí opuštěním jikerných obalů, tzv. líhnutím

C. Eleuteroembryonální fáze: od vylíhnutí do přechodu na exogenní způsob výživy.

1. etapa ( $F_1$ ) – začíná líhnutím, končí tvorbou žaberních arterií
2. etapa ( $F_2$ ) – začíná objevením melanoforů v oku, končí okamžikem, kdy redukované Cuvierovy vývody nevedou přes žloutkový váček
3. etapa ( $F_3$ ) – začíná objevením tří pásů melanoforů na těle, končí přechodem na exogenní způsob výživy

II. Larvální perioda: od přechodu na exogenní způsob výživy do počátku osifikace šupin.

A. Protopterygiolarvální fáze: od přechodu na exogenní potravu do počátku osifikace prvních hypurálií ocasní ploutve

1. etapa ( $L_1^1$ ) – končí totální resorbí zbytků žloutkového váčku
2. etapa ( $L_2^1$ ) – končí zahájením osifikace lepidotrichií v ocasní ploutvi

3. etapa ( $L_3^I$ ) – končí osifikací prvních hypurálií ocasní ploutve

B. Pterygolarvální fáze: od počátku osifikace prvních hypurálií ocasní ploutve do počátku osifikace prvních šupin

1. etapa ( $L_1^{II}$ ) – končí zahájením osifikace lepidotrichií dorsální ploutve

2. etapa ( $L_2^{II}$ ) – končí okamžikem, kdy ventrální ploutve přerůstají polovinu preanálního ploutevního lemu

3. etapa ( $L_3^{II}$ ) – končí úplnou resorbci dorsální části ploutevního lemu

4. etapa ( $L_4^{II}$ ) – končí zahájením osifikace prvních šupin

III. Juvenilní perioda: od zahájení osifikace prvních šupin do zahájení prvního tření.

1. etapa ( $J_1$ ) – končí v okamžiku vytvoření ošupení po celém povrchu těla

IV. Adultní perioda: od zahájení prvního tření po konec posledního tření.

V. Senektivní perioda: od ukončení posledního tření po konec života.

Ryby chovávané v nádržích a později použité v mojí diplomové práci, mimo několika dospělců získaných za účelem srovnání požeráků juvenilních a adultních ryb (viz. tato kapitola níže), dosahují nejvýše třetí vývojové periody.

### 3. 2. 2. METODIKY BARVENÍ CHRUPAVKY, KOSTI A PROJASŇOVÁNÍ CELÝCH JEDINCŮ

Podrobný přehled protokolů jednotlivých používaných technik pro *in toto* barvení a projasňování celých jedinců včetně nově vypracovaných modifikací byl a komentářů přesunut do Příloh I. Do diplomové práce bylo použito celkem 295 jedinců za účelem *in toto* diferenciálního barvení celých jedinců pomocí alizarinové červeně, alciánové modři a projasnění pomocí enzymu/roztoku KOH následovaného prosvětlení v glycerolu. Tímto téměř neinvazivním způsobem můžeme pozorovat topografické souvislosti mezi chrupavčitými a kostěnými strukturami a posléze hodnotit stupeň a posloupnost chondrifikace, osifikace v těle ryb, počet a připojení požerákových zubů na *cb5*. Za tímto účelem bylo použito celkem šest metodik, pomocí nichž se mi podařilo úspěšně obarvit a projasnit 150 jedinců. Všechny použité metodické postupy vycházely ze dvou základních metodik, a to podle Taylora (1967) a Dingerkuse & Uhlera (1977) jež byly modifikovány pro použití na rybách např. prací Song & Parenti (1995). Technika diferenciální barvení je založeno na odlišném barvení chrupavky a kosti. Alciánová modř (použita byla Alcian blue 8 GX od fy Sigma) má afinitu ke kyselým polysacharidům, jedné z komponent extracelulární matrix chrupavek, a barví chrupavčité struktury modře. Naopak alizarinová červeně (použita byla Alizarin red S od fy Sigma) se váže na vápenaté ionty v extracelulární matrix a obarví kosti i zuby na



červeno. Následný proces macerace vodným roztokem KOH a projasňování pomocí enzymu (tento krok není vždy nezbytně nutný) a převedení až do čistého glycerolu, má za následek úplné zprůhlednění všech neobarvených struktur, tzn. dojde k zesklivatění okolních neobarvených tělních tkání. Kostěnné a chrupavčité struktury se tímto způsobem stanou snadno pozorovatelnými.

### 3. 2. 3. METODIKY ŘEZÁNÍ A BARVENÍ HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ

Metodou barvení a projasňování celých jedinců jsme schopni prokázat osifikaci až u takových jedinců, jejichž kostní matrix je alespoň minimálně kalcifikována, a zachytíme tedy poměrně pozdní stadium vývoje kosti. V případě zubu platí obdobná situace, neboť alizarinem se barví až kalcifikované vývojové stádium zubu, tzn. takto lze potvrdit přítomnost zubu až od druhé poloviny jeho vývoje. Proto jsem se pokusil důležitá ontogenetická stádia z hlediska odontogeneze, která jsem přibližně určil pomocí předcházejících metodik barvení a projasňování celých jedinců, prostudovat pomocí histologických řezů vedených hlavou a oblastí hltnu v horisontální nebo transversální rovině těla. Byly použity celkem dva odlišné typy zalévacích médií pro přípravu histologických řezů: a) parplast (pro 20 jedinců) (**A. PARPLASTOVÉ HISTOLOGICKÉ ŘEZY**), b) plast JB-4 (pro 10 jedinců) (**B. PLASTOVÉ JB-4 HISTOLOGICKÉ ŘEZY**). Přehled protokolů použitých metodických postupů přípravy a barvení histologických řezů je zahrnut do Příloh II.

### 3. 2. 4. OPTICKÁ ANALÝZA TOTÁLNÍCH PREPARÁTŮ A HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ

Diferenciálně (separátně) nabarvené, projasněné a mechanicky očištěné totální preparáty celých jedinců byly dále za účelem získání dat o postupu chondrifikace, osifikace, změn proporcí požeráku a požerákové dentici studovány pomocí stereoskopického mikroskopu MBS-10-56, MBS-10-100, Olympus BX 41, Olympus BX 40 + Olympus SZX 9 s kompaktním digitálním fotoaparátem Olympus C-5060 a Panasonic Lumix DMC-FZ5. Veškerá data včetně pořízených fotografií byla zpracována a analysována pomocí softwaru: Quick Photo Micro 2.0 (v tomto programu byly pořízeny nejen fotografie, ale i měřeny níže definované rozměry na cb5), Helicon Focus, Adobe Photoshop 7.0 CE, balíkem programů Windows Office XP Professional. Základní statistická zhodnocení naměřených dat byla provedena v programu Statistica.

Obdobně byly zpracovány histologické řezy pomocí stereoskopického mikroskopu Olympus BX 51 s digitální kamerou SPOT Cam a softwarem Spot

Advanced. Získaná data zahrnující i fotografie byla dále zpracována stejnými programy jako projasnění jedinci (viz. výše).

Údaje o jednotlivých proporčních rozměrech na požerákové kosti dospělců, stav jejich dentice byly standartně definovány, měřeny a analysovány stejnými přístroji, programy a stejnou metodou, jaká byla použita i v případě nabarvených a projasněných uměle odchovaných jedinců. Názvosloví jednotlivých kosterních elementů bylo přejato z prací Urbanowicz (1960), Baruš, Oliva et al. (1995a), Cabbage & Mebee (1996).

### 3. 2. 5. MORFOMETRICKÁ ANALÝZA POŽERÁKOVÝCH KOSTÍ

K charakterisaci růstu požerákových kostí (cb5) a k zjištění proporčních změn cb5 během ontogenetického vývoje bylo definováno celkem 15 rozměrů, z toho 12 délkových měřených rozměrů, 2 měřené úhly, 1 počítaný koeficient. Použitá terminologie útvarů definovaných na požerákových kostech vznikla spojením terminologie podle Chu (1935), Horoszewicz (1960) a Pekaře (1965) v tzv. Chu-Horoszewicz klasifikaci. Pro přesné pochopení jednotlivých pojmů na cb5 je nutné horisontální rovinu rozdělit středy dvou na sebe navzájem kolmých linií na čtyři čtvrtiny a obě požerákové kosti umístit tak, že horní konec požerákové kosti (*extremitas superior*) leží na překřížení těchto linií, zatímco dolní konec (*extremitas inferior*) leží na vertikální linii dělící dolní čtvrtiny.

#### 1. Délka požeráku - ozn.: L (obr.8)

- podélná vzdálenost mezi horním koncem požeráku (*extremitas superior*) a dolním koncem požeráku (*extremitas inferior*) této kosti orientované ploškou s foveolami (*facies lateralis*) směrem k podložce a zubonosnou ploškou (*facies medialis*) směrem od podložky.

#### 2. Šířka požeráku - ozn.: W (obr.8)

- největší šířka oblouku požerákové kosti, tzn. vzdálenost mezi nejzevnějším okrajem *pars dorsalis* (horní části požeráku) a přímkou procházející body, které určují délku požeráku L.

#### 3. Ploška s foveolami (s otvory, dutinami) (*facies lateralis*) - ozn.: flt (obr.7, obr.8)

- zaujímá vnější laterální posici; je lehko rozeznatelná díky přítomnosti mnoha kostěných přepážek, foveol a malých dutin (procházejí tudy cévy a nervy).

#### 4. Dorsální plocha (z angl. dorsal surface) - ozn.: D (obr.8)

- ploška táhnoucí se podél vnitřního okraje (*margo internis*) laterálního segmentu (*segmentum laterale*) horní části požeráku (*pars dorsalis*) a vnitřního okraje dolní části požeráku (*pars ventralis*).

5. Postranní lamela (*lamina lateralis*) - ozn.: lmlt (obr.7, obr.8)

- se táhne podél vnějšího okraje (*margo externis*) horní a dolní části požerákové kosti (*pars dorsalis et ventralis*).

6. Zubonosná ploška (*facies medialis*) - ozn.: fmd (obr.8)

- plocha, na niž se připojují zuby, t.j. plocha cb5 nesoucí zuby.

7. Horní část požeráku (*pars dorsalis*) - ozn.: pds (obr.7, obr.8)

- svislá (vertikální) část požeráku; tvoří vchod do jícnu.

-dále je členěna na dvě následující části: *segmentum laterale* (bod 8.) a *segmentum superior* (bod 9.) s *extremitas superior* (bod 10.)

8. Laterální segment (*segmentum laterale*) - ozn.: slat (obr.7)

- dolní část *pars dorsalis*.

- na tomto segmentu dále rozlišujeme: vnitřní okraj, hranu (*margo internis*) (obr.1) a vnější okraj, hranu (*margo externis*) (obr.1).

9. Horní segment (*segmentum superior*) - ozn.: ssup (obr.7, obr.8 – plocha mezi body 3-4)

- horní část *pars dorsalis*.

10. Konec horní části požeráku (*extremitas superior*) - ozn.: exs (obr.7, obr.8)

11. Délka horního segmentu - ozn.:  $L_{ssup}$  (obr.8)

- vzdálenost od horní báze *facies medialis* po konec horní části požeráku (*extremitas superior*).

12. Délka horní části požeráku - ozn.:  $L_{pds}$  (obr.8)

- vzdálenost mezi koncem horní části požeráku (*extremitas superior*) a horním úhlem (*angulus arcis dorsalis*)

13. Dolní část požeráku (*pars ventralis*) - ozn.: pvnt (obr.7, obr.8)

- podélná (horizontální) část požeráku; tvoří dno pharyngeální dutiny a strop perikardiální dutiny.

14. Neozubený segment (*segmentum adentale*) - ozn.: sad (obr.7, obr.8)

- distální neozubená část *pars ventralis*.

15. Konec dolní části požeráku (*extremitas inferior*) - ozn.: exi (obr.7, obr.8)

16. Délka neozubeného segmentu - ozn.:  $L_{sad}$  (obr.7, obr.8)

- vzdálenost od báze prvního zubu první (hlavní) řady po konec dolní části požeráku (*extremitas inferior*).

17. Délka dolní části požeráku - ozn.:  $L_{pvnt}$  (obr.8)

- vzdálenost mezi koncem dolní části požeráku (*extremitas inferior*) a dolním úhlem (*angulus arcu ventralis*).

18. Horní úhel (*angulus arcu dorsalis*) - ozn.: aad (obr.7, obr.8)

- úhel, jež svírá *segmentum superior* se *segmentum laterale* nebo je to také místo zakřivení horní části požeráku (*pars dorsalis*).

19. Dolní úhel (*angulus arcu ventralis*) - ozn.: aav (obr.8)

- úhel, který svírá *pars ventralis* s *pars dorsalis*.

- slouží jako snadno rozlišitelná hranice mezi horní a dolní částí požeráku

Pro zjištění měřených rozměrů, jež jsou popsány níže, bylo nejprve nezbytné přesně stanovit důležité body pro naši studii nalézající se na cb5:

- a) bod 1 - konec dolní části požeráku (viz. bod 15 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9, obr.10)
- b) bod 2 – báze prvního zubu připojeného na cb5 (obr.10)
- c) bod 3 – místo ohybu požerákové kosti (při ventrálním pohledu) (obr.10)
- d) bod 4 - báze posledního zubu připojeného na cb5 (obr.10)
- e) bod 5 - konec horní části požeráku (viz. bod 10 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)
- f) bod 6 – okrajový výběžek postranní lamely (viz. bod 5 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)
- g) bod 7 – místo zakřivení horní části požeráku; bod styku mezi *segmentum superior* a *segmentum laterale* (viz. bod 7 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)
- h) bod 8 – bod ležící na průniku spojnice mezi *extremitas inferior* a *extremitas superior* s kolmicí na tuto spojnici vedenou bodem 6 (obr.9)

Měřenými a počítanými veličinami použitými v naší studii jsou tyto rozměry a koeficienty:

1. rozměr I: vzdálenost mezi body 1 – 5, t. j. délka požeráku (L) (viz. bod 1 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

2. rozměr II: vzdálenost mezi body 1 – 6, t. j. délka dolní části požeráku ( $L_{pvnt}$ ) (viz. bod 17 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

3. rozměr III: vzdálenost mezi body 1 – 7 (obr.9)

4. rozměr IV: vzdálenost mezi body 5 – 6, t. j. délka horní části požeráku ( $L_{pds}$ ) (viz. bod 12 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

5. rozměr V: vzdálenost mezi body 5 – 7, t.j. délka horního segmentu (viz. bod 9 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

6. rozměr VI: vzdálenost mezi body 6 – 7, t.j. délka laterárního segmentu (viz. bod 8 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

7. rozměr VII: vzdálenost mezi body 6 – 8, t.j. šířka požeráku ( $W$ ) (viz. bod 2 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

8. rozměr VIII: vzdálenost mezi body 1 – 2, t.j. délka neozubeného segmentu ( $L_{sad}$ ) (viz. bod 16 Chu -Horoszewicz klasifikace, obr.10)

9. rozměr IX: vzdálenost mezi body 1 – 3 (obr.10)

10. rozměr X: vzdálenost mezi body 2 – 3 (obr.10)

11. rozměr XI: vzdálenost mezi body 2 – 4, t.j. délka zubonosné plošky (viz. bod 6 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.10)

12. rozměr XII: maximální šířka požerákové kosti (š.k.) (obr.10)

13. úhel  $\alpha$ : úhel mezi body 1 – 6 – 5, t.j. velikost dolního úhlu požeráku (viz. bod 20 Chu-Horoszewicz klasifikace, obr.9)

14. úhel  $\beta$ : úhel mezi body 1 – 7 – 5 (obr.9)

15. Na základě zjištěných hodnot délky a šířky požeráku byl spočten koeficient  $K_{RW}$  (koeficient relativní šířky požeráku) popsany v práci Chu (1935) jako hodnota vyjadřující poměr mezi délkou a šířkou požeráku. Lze ho vyjádřit pomocí vzorce  $K_{RW} = L / W$ . Hodnota tohoto koeficientu ukazuje jakou potravní strategii daný druh ryby uplatňuje. Proto druhy ryb žijící podobným způsobem mají nejen podobné proporce těla, ale i podobnou hodnotu  $K_{RW}$ , a tedy zachované i podobné poměrové proporce požerákové kosti.

### 3. 3. KLASIFIKAČNÍ APARÁT DESKRIPTIVNÍ ANALÝZY

#### 3. 3. 1. STADIALITA ONTOGENETICKÉHO VÝVOJE

Pro potřeby souhrných srovnávacích analýz byl celý materiál rozčleněn do pěti základních vývojových period:

Prelarvální perioda (4.3.1.),

Larvální perioda (4.3.2.),

Přechodná (transientní) perioda (4.3.3.),

Juvenilní perioda (4.3.4.),

### Adultní perioda (4.3.5.).

Názvy jednotlivých period se částečně kryjí s názvy period standartně používané klasifikace ontogenetického vývoje ryb; pro účel mé diplomové práce byla vybrána metodika podle Černého (1975). Svým rozsahem a obsahem však této metodice neodpovídají zcela, neboť nevychází z morfologických znaků běžně používaných pro charakterisaci ontogeneze ryb. Vztah klasifikace ontogenetického vývoje bolena z hlediska odontogeneze a standartně používané metodiky ontogeneze ryb je vždy uveden v rámci popisu jednotlivých vývojových period, z nichž každá je charakterisována vždy jedním, popř. dvěma důležitými vývojovými stádii. Důležitost jednotlivých stádií jsem určil na základě významné události z hlediska požerákové dentice, k níž u daného stádia dochází. Pomocné měřítko důležitosti stádia v ontogenezi bolena byla posloupnost chondrifikace, osifikace jednotlivých kosterních elementů, zvláště pak žaberních oblouků. Z důvodu zachování kontinuálního popisu vývoje požerákové dentice včetně identity zubů a procesu jejich nahrazení na jednotlivých zubních pozicích byla v rámci každé periody vývoje kromě významného stádia popsána ještě tzv. vedlejší vývojová stádia, jež jsou charakterisována především z hlediska vývoje dentice.

### 3. 3. 2. TVARY POŽERÁKOVÝCH ZUBŮ

Pro potřeby jednotlivých odontologických srovnání shrnutých v následující kapitole, jsem veškerý dentální materiál shromážděný v této práci zhodnotil rovněž z hlediska tvarových charakteristik. Celkem jsem rozlišil šest základních tvarů zubů požerákové dentice bolena dravého, jež jsou dále uvedeny jako typ zubu 0 až 5. Útvary definované na požerákových zubech (viz. níže) jsou schematicky zachyceny a popsány na obr. 17.

Popsané tvary zubů:

**1) Typ 0: špičatý zub kuželovitého tvaru; mírně laterálně zploštělý** (viz. obr. 18, 24a).

**2) Typ 1: zub kuželovitého tvaru s háčkem na konci** (nazpět ohnutý apex špičky zubu); mírně laterálně zploštělý; **s mediální a laterální mělnicí ploškou; s vnitřní a vnější podélnou hladkou, celokrajnou lištou** (viz. obr. 19, 24b).

**3) Typ 2:** zub kuželovitého tvaru s háčkem na konci (nazpět ohnutý apex špičky zubu); mírně laterálně zploštělý; s mediální a laterální mělnicí ploškou; s vnitřní podélnou hladkou, celokrajnou lištou a s vnější podélnou lištou **s jedním sekundárním laterálním zoubkem** – s jedním jednoduchým, dále nečleněným hrotem (označený jako první laterální sekundární zoubek ) (viz. obr. 20, 24c).

**4) Typ 3:** zub kuželovitého tvaru s háčkem na konci (nazpět ohnutý apex špičky zubu); mírně laterálně zploštělý; s mediální a laterální mělnicí ploškou; s vnitřní podélnou hladkou, celokrajnou lištou a s vnější podélnou lištou **se dvěma sekundárními laterálními zoubky** – každý s jedním jednoduchým, dále nečleněným hrotem (označeny jako první a druhý laterální sekundární zoubek) (viz. obr. 21, 24d).

**5) Typ 4:** zub kuželovitého tvaru s háčkem na konci (nazpět ohnutý apex špičky zubu); mírně laterálně zploštělý; s mediální a laterální mělnicí ploškou; s vnitřní podélnou hladkou, celokrajnou lištou a s vnější podélnou lištou **se třemi sekundárními laterálními zoubky** – každý s jedním jednoduchým, dále nečleněným hrotem (označeny jako první, druhý a třetí laterální sekundární zoubek) (viz. obr. 22, 24e).

**6) Typ 5:** zub kuželovitého tvaru s háčkem na konci (nazpět ohnutý apex špičky zubu); mírně laterálně zploštělý; s mediální a laterální mělnicí ploškou; s vnitřní podélnou hladkou, celokrajnou lištou a s vnější podélnou lištou, se třemi laterálními sekundárními zoubky (označeny jako první, druhý a třetí laterální sekundární zoubek) – **první a druhý laterální sekundární zoubek s jedním složeným hrotem, dále členěným na 3 sekundární hroty** x třetí laterální sekundární zoubek s jedním jednoduchým, dále nečleněným hrotem; všechny tři laterální sekundární zoubky se se svými hroty společně podílí na vytvoření **pilovitého okraje první čtvrtiny vnější podélné lišty** (viz. obr. 23, 24f).

## 4. VÝSLEDKY

### 4. 1. VÝVOJ LEBKY A VYBRANÝCH TĚLNÍCH KOSTERNÍCH SEGMENTŮ

Posloupnost chondrifikace a osifikace 91 hlavových a vybraných kosterních segmentů je zachycena v tabulce 1, z níž vychází graf 1 představující grafické znázornění postupu osifikace těchto elementů. Proto nepovažuji za zcela nezbytné tuto posloupnost popisovat pomocí textu. Zde se zaměřím pouze na některé zajímavé momenty procesů chondrifikace a osifikace ostatních kosterních elementů mimo vlastní žaberní oblouky, které budou podrobně popsány v následující kapitole (4.2.).

Za velmi důležitý okamžik považuji počátek osifikace týlní kosti (viz. obr. 74a, tab.1, graf 1) skládající se ze tří samostatně vznikajících kostí, neboť jedna z jejích částí, *os basioccipitale*, se podílí na tvorbě požerákového aparátu kaprovitých ryb. *Os basioccipitale* začíná osifikovat v průběhu protopterygiolarvální fáze larvální periody, nedlouho po osifikaci *ceratobranchiale* 5, jako devátý až desátý kosterní element (viz. graf 1). Druhou osifikující kostí occipitální oblasti je *exooccipitale* (viz. tab.1, graf 1) a naposled osifikuje *supraoccipitale* (viz. tab.1, graf 1). Dříve než *os basioccipitale* začíná osifikovat pouze *parasphenoideum* (viz. obr.71a, tab.1, graf 1), *operculum* (viz. obr.71a, tab.1, graf 1) (během 3. etapy eleuteroembryonální fáze embryonální periody), *chorda dorsalis* (viz. obr.71a, tab.1, graf 1) (během 1. etapy protopterygiolarvální fáze larvální periody). Jako první segment celé kosterní soustavy bolena osifikuje (spolu s *ceratobranchiale* 5 – viz. obr. 70d, tab. 1, graf 1, 2) *cleithrum* (viz. obr.71a, tab.1, graf 1), a to během 3. etapy eleuteroembryonální fáze embryonální periody. Hned poté osifikuje *postcleithrum* (viz. tab.1, graf 1) a to během 3. etapy eleuteroembryonální fáze embryonální periody.

K velice zajímavému zjištění docházíme při srovnání vývoje lopatkového a pánevního pletence (*basipterygium*) (viz. tab.1, graf 1). Počátky chondrifikace obou pletenců dělí více jak 29 dní vývoje, během nichž chondrifikovaly všechny ostatní hlavové a tělní kosterní segmenty (viz. tab.1). Vlastní osifikace puboischiadické destičky (*basipterygium*) začíná až během první etapy juvenilní periody, kdy jsou osifikovány téměř všechny ostatní hlavové a tělní kosterní segmenty (viz. tab.1., graf 1) mimo podpurných radialií břišní ploutve, *infraorbitale* II, III (viz. tab.1., graf 1) a chrupavek sklerotikálního prstence, které osifikují jako poslední segmenty lebky a kostry vůbec (viz. tab.1., graf 1).



#### 4. 2. VÝVOJ ŽABERNÍCH OBLOUKŮ: ONTOGENEZE CHONDRIFIKACE A OSIFIKACE SKELETÁLNÍCH SEGMENTŮ ŽABERNÍCH OBLOUKŮ

Vývoj žaberních oblouků je obecně charakterisován kranio-kaudálním postupem chondrifikace. V rámci vlastních branchiálních žaberních oblouků (3. – 6. žaberní oblouk), které se podílejí na vytváření žaberního aparátu ryb a mají dýchací funkci, jsem pozoroval posloupnost chondrifikace jednotlivých segmentů, z nichž jsou tyto oblouky složené (viz. tab.1) takto: Nejprve chondrifikuje *ceratobranchiale*, potom *basibranchiale*, následně *hypobranchiale*, poté *epibranchiale* a nakonec *pharyngobranchiale*. Ze zajímavých momentů chondrifikace bych rád zmínil skutečnost, že *epihyale* se nezakládá, nechondrifikuje, neosifikuje samostatně, ale jako nerozlišitelná součást *ceratohyale* (viz. tab. 1, graf 1, graf 2, obr. 72a, 73a). Zajímavé je i prokázání chondrifikace *hypobranchiale* 4 (viz. tab.1, graf 2, obr. 72b, 73b, 75d) – viz. kapitola 5.2. Důležité je také to, že *pharyngobranchiale* 2 a 3 se zakládají a chondrifikují jako dva samostatné útvary. Nejdůležitějším zjištěním bylo objevení neznámého, dosud v literatuře nepopsaného a nepojmenovaného segmentu pátého branchiálního žaberního oblouku u stadia IV, které je více popsáno v kapitole 4.3. Protože jsem tento segment homologizoval s *basibranchialiemi* prvních čtyřech branchiálních žaberních oblouků, nazval jsem jej *basibranchiale* 5 (viz. tab. 1, graf2, obr. 72b, 75d). *Basibranchiale* 5 dále neosifikuje, pouze se spojuje s chrupavkou *basibranchiale* 4 v jeden chondrifikovaný element nazvaný *copula* 2 (viz. obr. 76b, 76c) (stadium P5 – blíže popsáno v kapitole 4.3.).

Osifikace má podobný průběh jako chondrifikace (viz. tab.1, graf 1, graf 2), nicméně existuje zde jedna výjimka z pravidla postupu osifikace. Jako první osifikující segment nejen celé žaberní oblasti, ale celé kosterní soustavy, je vedle *cleitra* také *ceratobranchiale* 5. Posloupnost chondrifikace, osifikace tohoto segmentu včetně vztahu k vývoji požerákové dentice bude popsána v následující kapitole (4.3.). Protože posloupnost osifikace této oblasti je podobná, jak uvádí dostupná literatura (viz. např. Cabbage & Mebee, 1996), zaměřil jsem se pouze na zajímavé momenty osifikace branchiálních oblouků bolena. Nedlouho po začátku osifikace *ceratobranchiale* 5 osifikuje *maxillare* (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 2), poté *dentale* (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 2), *praemaxillare* (tab. 1, graf 2). *Retroarticulare* osifikuje jako dvanáctý až čtrnáctý segment žaberních oblouků (tab. 1, graf 2). Zbývající čelistní segment, *angulare*, až jako třicátý druhý až třicátý osmý segment (tab. 1, graf 2). V průběhu stadia V (blíže popsáno v kapitole 4.3.) osifikují chrupavky *pharyngobranchiale* 2 a 3 v jeden segment

(tab. 1, graf 2) a osifikuje také *pharyngobranchiale* 4 (tab. 1, graf 2). *Hypobranchiale* 4 osifikuje během stadia P5 (blíže popsané v kapitole 4.3.) (tab. 1, graf 2).

### 4. 3. VÝVOJ DENTICE A POSTUP CHONDRIFIKACE, OSIFIKACE *CERATOBANCHIALE* 5

**POZN:** části následujícího textu psané **tučně** značí důležité informace z hlediska ontogeneze.

#### **4. 3. 1. Prelarvální perioda**

**Délka trvání:** 0 – 18d PF

TL < 7,8 mm, SL < 7,6 mm

**Stadialita podle Černého (1975):** O<sub>1</sub> – E<sub>3</sub>

**Počet popsaných stadií:** do této periody bylo zahrnuto pouze jediné stadium, které lze považovat současně za významné stadium (Stadium I).

**Průběh periody z hlediska odontogeneze:**

##### **4.3.1.1.:** významné stadium: **Stadium I**

**Obecná charakteristika:** TL = 4,2 – 4,5 mm, SL = 4,0 – 4,3 mm, stáří: 13d 17h – 15d PF, stadium podle Černého (1975): E3.

**Dentice** (viz. tab. 2, obr. 26): přítomen je 1 připojený zub (**I**) na levém i pravém cb5 (obr. 69C), který se připojuje v 1. řadě larvální dentice (**1ř**) na zubní posici Ce0. Zub I lze považovat za první připojený zub, ale nelze s jistotou konstatovat, že tento zub je prvním vzniklým zubem.

**Tvar zubu: I** - typ 1 (obr. 19, 24) - **počátek existence tzv. larvální dentice.**

**Abstrakt:** Připojením a následnou erupcí prvního zubu, zubu I, vzniká řada zubů nazvaná 1ř. Tuto řadu považují za první vzniklou řadu zubů během ontogeneze kaprovitých ryb. 1ř je součástí tzv. larvální dentice, t.j. ozubení požerákových kostí během konce embryonální a v průběhu larvální periody ontogeneze ryb.

**Chondrifikace, osifikace** (viz. tab. 1): chondrifikovaná jsou pouze pátá *ceratobranchialia* (cb5) (= *os pharyngeum inferior*, pl. *ossa pharyngea inferiora*) nabývající tyčkovitý tvar (obr. 69A, 69B); osifikace nebyla pozorována u žádného kosterního elementu (ani cb5 neosifikují).

**Popis stádia I na základě ostatních pozorovaných důležitých morfologických znaků** (viz. obr. 11): Stadium vyvíjející se uvnitř jikerných obalů. Tělo je nepigmentované podkovovitého tvaru s relativně krátkou ocasní částí těla a hlavou přitíštěnou ke stěně žloutkového váčku, ke kterému je připojena pomocí tenké blány. Žloutkový váček je velký, kolíbkovitého tvaru, s přední částí kulovitého tvaru. Oko je slabě pigmentované melanofory vyskytujícími se pouze po obvodu oční bulvy. Dále je vytvořené srdce, čichové váčky a otická kapsula, zatím bez otolitů, za níž se zakládá nad žloutkovým váčkem prsní ploutev v podobě vertikálního kožního záhybu. Ústa se zakládají na

ventrální straně těla v podobě příčné rýhy komunikující se stěnou žloutkového vaku. Ploutvový lem je úzký, nediferencovaný a bez zářezu v oblasti análního otvoru.

#### **4. 3. 2. Larvální perioda**

**Délka trvání:** 17 - 43d PF

**TL** = 7,5 – 15,8 mm, **SL** = 7,3 – 13,7 mm

**Stadialita podle Černého (1975):** F<sub>3</sub> – L<sub>2</sub><sup>II</sup>

**Počet popsáných stadií:** do této periody bylo zahrnuto celkem 16 stadií, z toho dvě stadia byla klasifikována jako významná stadia (Stadium II, Stadium III) a 14 jako vedlejší vývojová stadia (stadium L1 až L14)

**Průběh periody z hlediska odontogeneze:**

**4.3.2.1:** vedlejší vývojové stadium **L1** (TL = 9,45 mm, SL = 8,95 mm, stáří: 20d 19h PF)

**Dentice** (viz. obr. 27): přítomny celkem 2 zuby na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (**I**) v 1. řadě larvální dentice: zub **I** na posici Ce0;

1 nepřipojený zub (**II**) v 2. řadě larvální dentice (= zakládá se nová řada (**2ř**)): zub **II** na posici An1.

**Tvar zubů: I, II** - typ 1 (obr. 19, 24)

#### **4.3.2.2:** významné stadium: **Stadium II**

**Obecná charakteristika:** TL = 8,55 – 9,45 mm, SL = 8,35 – 8,95 mm, stáří: 20d 17h – 22d PF, stadium podle Černého (1975): F<sub>3</sub>.

**Dentice** (viz. tab. 2, obr. 28, obr. 70B, D): přítomny celkem 3 zuby na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (**I**) v 1. řadě larvální dentice: zub **I** na posici Ce0;

2 nepřipojené zuby (**II, III**) v 2. řadě larvální dentice: zub **II** na posici An1, zub **III** na posici Po1.

**Tvar zubů: I, II, III** - typ 1 (obr. 19, 24)

**Chondrifikace, osifikace** (viz. tab. 1, obr. 70A, C, D): **cb5:**

Chondrifikace cb5 postupuje kraniálním směrem; dorsální (kaudální) část cb5 je slabě až středně silně chondrifikovaná, ventrální (kraniální) část cb5 ještě nechondrifikovaná. Cb5 osifikuje perichondrálně na podkladě blanité lamely věčitého tvaru; osifikace začíná od místa připojení prvního zubu (**I**) na posici Ce0 (primární osifikační centrum) a šíří se radiálně po zubonosné plošce cb5 (*facies medialis*). Hlavní proud osifikace

směřuje po dorsální (kaudální) části cb5 směrem k dorsálnímu apexu cb5 (k *extremitas superior*).

**Ostatní důležité osifikující elementy:** *parasphenoideum*, *dentale*, *operculum*, *cleithrum*

**Popis stádia II na základě ostatních pozorovaných důležitých morfologických znaků** (viz. obr. 12): Vykulené stadium. Tělo je pigmentované s třemi pásy tělních melanoforů – dorsální, laterální a ventrální pás melanoforů (melanofory i na ocase) - napřímeného tvaru s relativně dlouhou ocasní částí těla. Hlava je volná, pomalu se napřimující a není připojena k žlutkovému váčku pomocí tenké blány. Žlutkový váček se zmenšuje, nabývá hruškovitého tvaru a jeho přední část se dorsoventrálně zplošťuje. Oko je silně pigmentované. V otické kapsle lze pozorovat polokružné chodby a 2 otolity (malý a velký otolit). Základ prsní ploutve se zvětšuje. Ústa se nacházejí na spodní straně hlavy blízko žlutkového váčku, ale již s jeho stěnou nekomunikují. Ploutvový lem se rozšiřuje zvláště v ocasní oblasti a anální oblasti, kde se vytváří charakteristický zářez. Začíná se plnit zadní oddíl plynového měchýře (s melanofory). Střevo je trubicovité, přímé.

**4.3.2.3:** vedlejší vývojové stadium L2 (TL = 9,25 mm, SL = 8,9 mm, stáří: 22d 21h PF)

**Dentice** (viz. obr. 29): přítomny celkem 3 zuby na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (I) v 1. řadě larvální dentice: zub I na posici Ce0;

1 připojený zub (II) a 1 nepřipojený zub (III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1.

**Tvar zubů: I, II, III** - typ 1 (obr. 19, 24)

**Chondrifikace, osifikace cb5:** cb5 celé chondrifikuje včetně obou koncových partií, ventrálního apexu (*extremitas inferior*) a dorsálního apexu (*extremitas superior*); cb5 osifikuje v celé střední části (*facies medialis*) v podobě **lamelárního kostěného prstence** kolem chrupavky cb5.

**4.3.2.4:** vedlejší vývojové stadium L3 (TL = 9,25 mm, SL = 8,9 mm, stáří: 22d 18h PF)

**Dentice** (viz. obr. 30): přítomny celkem 4 zuby na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (I) v 1. řadě larvální dentice: zub I na posici Ce0;

1 připojený zub (II) a 1 nepřipojený zub (III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1;

1 nepřipojený zub (IV) v 3. řadě larvální dentice (= zakládá se nová řada (3ř)): zub IV na posici Ce0 - nahradí zub I (první připojený zub).

**Tvar zubů: I, II, III** - typ 1 (obr. 19, 24), IV – typ 2 (obr. 20, 24)

**4.3.2.5:** vedlejší vývojové stadium L4 (TL = 9,5 mm, SL = 9,35 mm, stáří: 24d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 31): přítomny celkem 4 zuby na levém i pravém cb5 (viz. obr. 71D):

1 připojený zub (I) v 1. řadě larvální dentice: zub I na posici Ce0;

2 připojené zuby (II, III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1;

1 nepřipojený zub (IV) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0.

**Tvar zubů: I, II, III** - typ 1 (obr. 19, 24), IV – typ 2 (obr. 20, 24)

**Chondrifikace, osifikace cb5 (viz. obr. 71A, B, D):** cb5 kompletně osifikuje mimo dorsální a ventrální vrcholovou část, t.j. není osifikované *extremitas inferior* a *extremitas superior*.

**4.3.2.6:** vedlejší vývojové stadium L5 (TL = 9,55 – 9,85 mm, SL = 9,25 – 9,5 mm, stáří: 23d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 32): přítomno celkem 5 zubů na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (I) v 1. řadě larvální dentice: zub I na posici Ce0;

2 připojené zuby (II, III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1;

2 nepřipojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0 (viz. obr. 71E), zub i na posici An2.

**Tvar zubů: I, II, III, i** - typ 1 (obr. 19, 24), IV – typ 2 (obr. 20, 24)

**4.3.2.7:** významné stadium: **Stadium III**

**Obecná charakteristika:** TL = 9,45 – 9,75 mm, SL = 9,25 – 9,55 mm, stáří: 23d – 25d PF, stadium podle Černého (1975): L<sub>2</sub><sup>1</sup>

**Dentice** (viz. tab. 2, obr. 33, obr. 72C, D): přítomny celkem 4 zuby na levém i pravém cb5:

0 zubů v 1. řadě larvální dentice: **zub I právě opustil posici Ce0 a vypadl = mizí 1.**

**řada larvální dentice;**

2 připojené zuby (II, III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1;

2 připojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: **zub IV právě nahradil svou funkcí zub I na posici Ce0;**

1 nepřipojený zub (V) v 4. larvální řadě (= zakládá se nová řada (4ř)): zub V později nahradí zub II na posici An1.

**Tvar zubů: II, III, i - typ 1 (obr. 19, 24), IV, V – typ 2 (obr. 20, 24)**

**Chondrifikace, osifikace** (viz. tab. 1, obr. 72A, B): **cb5** kompletně zosifikovalo mimo dorsální a ventrální vrcholovou část, t.j. není osifikované *extremitas inferior* a *extremitas superior* – zůstává chrupavčité.

**Ostatní důležité osifikující elementy:** *basioccipitale*, *praemaxillare*, *postcleithrum*

**Chondrifikuje *basibranchiale 4* a *basibranchiale 5*: prokázaná artikulace chrupavek bb4 s hb4 a bb5 s cb5 (obr. 72B).**

**Popis stádia III na základě ostatních pozorovaných důležitých morfologických a ekologických znaků** (viz. obr. 13): hlava je volná, napřímená, silně pigmentovaná (počet melanoforů hvězdicovitého tvaru na dorsální části hlavy se rapidně zvětšil). Žlutkový váček se právě plně resorboval. Základ prsní ploutve se i nadále zvětšuje. Ústa mají spodní postavení. Ploutvový lem se stále rozšiřuje a začíná se z něho diferencovat ocasní ploutev, na jejímž okraji lze pozorovat nepatrný zářez, jež je základem vykrojení laloků ocasní ploutve. Silně pigmentovaný zadní oddíl plynového měchýře je již skoro naplněn, přední oddíl plynového měchýře se začíná právě plnit. Střevo je plné již výlučně exogenně přijímané potravy včetně vajíček plovatky bahenní (*Lymnaea stagnalis*). Vytváří se lepidotrichia v ocasní ploutvi a chondrifikují první tři segmenty série hypurálií (hyp1, hyp2, phyp) ocasní ploutve. Osifikuje prvních 8 páteřních obratlů. Žaberní blána překrývá všechny branchiální žaberní oblouky, ale *operculum* pouze první tři oblouky.

**4.3.2.8:** vedlejší vývojové stadium L6 (TL = 10,05 mm, SL = 9,8 mm, stáří: 28d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 34): přítomno celkem 6 zubů na levém i pravém cb5:

2 připojené zuby (II, III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1;

2 připojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0, zub i na posici An2;

1 připojený zub (V) a 1 nepřipojený zub (VI) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI později nahradí zub III na posici Po1.

**Tvar zubů: II, III, i - typ 1 (obr. 19, 24), IV, V, VI – typ 2 (obr. 20, 24)**

**4.3.2.9:** vedlejší vývojové stadium **L7** (TL = 10,65 mm, SL = 10,25 mm, stáří: 28d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 35): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

2 připojené zuby (II, III) v 2. řadě larvální dentice: zub II na posici An1, zub III na posici Po1;

2 připojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0, zub i na posici An2;

2 připojené zuby (V, VI) a 1 nepřipojený zub (ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI později nahradí zub III na posici Po1, zub ii na posici An3.

**Tvar zubů:** II, III, i, ii - **typ 1** (obr. 19, 24), IV, V, VI – **typ 2** (obr. 20, 24)

**4.3.2.10:** vedlejší vývojové stadium **L8** (TL = 10,5 mm, SL = 10,05 mm, stáří: 29d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 36, obr. 73A,B): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (III) v 2. řadě larvální dentice: zub III na posici Po1, zub II právě opouští zubní posici An1, kde ho funkčně nahradil zub V;

2 připojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0, zub i na posici An2;

3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V právě nahradil zub II na posici An1, zub VI později nahradí zub III na posici Po1, zub ii na posici An3;

1 nepřipojený zub (VII) v 5. řadě larvální dentice (= zakládá se nová řada (**5ř**)): zub VII později nahradí zub IV na posici Ce0.

**Tvar zubů:** III, i, ii - **typ 1** (obr. 19, 24), IV, V, VI – **typ 2** (obr. 20, 24), VII – **typ 4** (obr. 22, 24)

**4.3.2.11:** vedlejší vývojové stadium **L9** (TL = 10,9 mm, SL = 10,4 mm, stáří: 29d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 37): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

0 zubů v 2. řadě larvální dentice – během tohoto stádia vypadávají oba zuby (II, III) tvořící tuto larvální řadu = **mizí 2. řada larvální dentice** - zub II je nahrazen zubem V na posici An1, zub III zubem VI na posici Po1;

2 připojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0, zub i na posici An2;



3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V právě nahradil zub II na posici An1, zub VI právě nahradil zub III na posici Po1, zub ii na posici An3;

1 připojený zub (VII) a 1 nepřipojený zub (iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII později nahradí zub IV na posici Ce0, zub iii později nahradí zub i na posici An2.

**Tvar zubů: i, ii** - typ 1 (obr. 19, 24), **IV, V, VI, iii** – typ 2 (obr. 20, 24), **VII** – typ 4 (obr. 22, 24)

**4.3.2.12:** vedlejší vývojové stadium **L10** (TL = 10,05 – 11,0 mm, SL = 9,85 – 10,5 mm, stáří: 28d – 32d PF)

**Dentice** (viz. obr. 38): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

2 připojené zuby (IV, i) v 3. řadě larvální dentice: zub IV na posici Ce0, zub i na posici An2;

3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI na posici Po1, zub ii na posici An3;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII později nahradí zub IV na posici Ce0, zub iii později nahradí zub i na posici An2;

**Tvar zubů: i, ii** - typ 1 (obr. 19, 24), **IV, V, VI, iii** – typ 2 (obr. 20, 24), **VII** – typ 4 (obr. 22, 24, 73C)

**4.3.2.13:** vedlejší vývojové stadium **L11** (TL = 10,5 – 10,6 mm, SL = 10,05 – 10,1 mm, stáří: 30d - 33d PF)

**Dentice** (viz. obr. 39): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (i) v 3. řadě larvální dentice: zub i na posici An2, během tohoto stádia vypadáva zub IV, jehož nahradil zub VII na posici Ce0;

3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI na posici Po1, zub ii na posici An3;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII právě nahradil zub IV na posici Ce0, zub iii později nahradí zub i na posici An2;

1 nepřipojený zub (**VIII**) v 6. řadě larvální dentice (= zakládá se nová řada (**6ř**)): zub **VIII** později nahradí zub V na posici An1.

**Tvar zubů: i, ii** - typ 1 (obr. 19, 24), **V, VI, iii** – typ 2 (obr. 20, 24), **VII, VIII** – typ 4 (obr. 22, 24)

**4.3.2.14:** vedlejší vývojové stadium L12 (TL = 11,1 – 11,2 mm, SL = 10,60 – 10,65 mm, stáří: 31d 3h PF)

**Dentice** (viz. obr. 40): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

0 zubů v 3. řadě larvální dentice – během tohoto stádia vypadávají oba zuby (IV, i) tvořící tuto larvální řadu = **mizí 3. řada larvální dentice** - zub IV je nahrazen zubem VII na posici Ce0, zub i zubem iii na posici An2;

3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI na posici Po1, zub ii na posici An3;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII právě nahradil IV na posici Ce0, zub iii právě nahradil zub i na posici An2;

2 nepřipojené zuby (VIII, IX) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII později nahradí zub V na posici An1 a zub IX později nahradí zub VI na posici Po1.

**Tvar zubů:** ii - typ 1 (obr. 19, 24), V, VI, iii – typ 2 (obr. 20, 24), VII, VIII, IX – typ 4 (obr. 22, 24)

**4.3.2.15:** vedlejší vývojové stadium L13 (TL = 11,95 – 11,45 mm, SL = 11,3 – 11,8 mm, stáří: 32d – 33d PF)

**Dentice** (viz. obr. 41): přítomno celkem 8 zubů na levém i pravém cb5:

3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI na posici Po1, zub ii na posici An3;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII na posici Ce0, zub iii na posici An2;

3 nepřipojené zuby (VIII, IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII později nahradí zub V na posici An1, zub IX později nahradí zub VI na posici Po1, zub iv později nahradí ii na posici An 3.

**Tvar zubů:** ii - typ 1 (obr. 19, 24), V, VI, iii – typ 2 (obr. 20, 24), VII, VIII, IX, iv – typ 4 (obr. 22, 24)

**4.3.2.16:** vedlejší vývojové stadium L14 (TL = 12,55 – 14,2 mm, SL = 11,35 – 12,65 mm, stáří: 35d – 39d PF)

**Dentice** (viz. obr. 42, 74D, E): přítomno celkem 8 zubů na levém i pravém cb5:

3 připojené zuby (V, VI, ii) v 4. řadě larvální dentice: zub V na posici An1, zub VI na posici Po1, zub ii na posici An3;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII na posici Ce0, zub iii na posici An2;

1 připojený zub (VIII) a 2 nepřipojené zuby (IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII později nahradí zub V na posici An1, zub IX později nahradí zub VI na posici Po1, zub iv později nahradí ii na posici An3.

**Tvar zubů:** ii - typ 1 (obr. 19, 24), V, VI, iii – typ 2 (obr. 20, 24), VII, VIII, IX, iv – typ 4 (obr. 22, 24)

#### **4.3.3. Přejídná (transientní) perioda**

**Délka trvání:** 41d – 82d PF

TL = 14,9 – 27,0 mm, SL = 13,0 – 22,3 mm

**Stadialita podle Černého (1975):** L<sub>2</sub><sup>II</sup> – J<sub>1</sub>

**Počet popsáných stadií:** do této periody bylo zahrnuto celkem 8 stadií, z toho jedno stadium bylo klasifikováno jako významné stadium (Stadium IV) a 7 jako vedlejší vývojová stadia (stadium P1 až P7).

**Průběh periody z hlediska odontogeneze:**

##### **4.3.3.1.: významné stadium: Stadium IV**

**Obecná charakteristika:** TL = 14,9 – 16,0 mm, SL = 13,0 – 13,6 mm, stáří: 41d – 43d PF, stadium podle Černého (1975): L<sub>2</sub><sup>II</sup>.

**Dentice** (viz. tab. 2, obr. 43): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (ii) v 4. řadě larvální dentice: zub ii na posici An3, během tohoto stádia vypadává zub V, jehož nahradil zub VIII na posici An1 a zub VI, jehož nahradil zub IX na posici Po1;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII na posici Ce0, zub iii na posici An2;

2 připojené zuby (VIII, IX) a 1 nepřipojený zub (iv) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII právě nahradil zub V na posici An1, zub IX právě nahradil VI na posici Po1, zub iv později nahradí ii na posici An3;

1 nepřipojený zub (X) v 7. řadě, t.j. zakládá se nová řada (7ř): zub X později nahradí zub VII na posici Ce0.

**Tvar zubů:** ii - typ 1 (obr. 19, 24), iii – typ 2 (obr. 20, 24), VII, VIII, IX, iv – typ 4 (obr. 22, 24), X – typ 5 (obr. 23, 24).

**Abstrakt:** řadu zubů 7ř považují již za první (nebo též hlavní) řadu zubů juvenilní (adultní) dentice. Proto je zub X chápán jako první eruptovaný zub budoucí hlavní řady

juvenilní dentice. Období erupce a následného připojení zubu X pokládám za počátek existence tzv. dočasné (transientní) dentice, t.j. typu ozubení požerákových kostí, které se vyznačuje tím, že na cb5 vedle sebe stojí zuby larvální a budoucí juvenilní (adultní) dentice.

**Chondrifikace, osifikace** (viz. tab. 1, obr. 75C): **cb5**: kompletně zosifikovalo mimo dorsální a ventrální vrcholovou část, t.j. není osifikované *extremitas inferior* a *extremitas superior* – zůstává stále chrupavčité.

**Dále osifikují:** zbývající elementy hyoidního oblouku mimo *interhyale* (*hyomandibulare*, *urohyale*, *ceratohyale*, *hypohyale ventralis*, *hypohyale dorsalis*, *symplecticum*, *basihyale*), *epibranchialium* 2 – 4, *ceratobranchialium* 1 a 2, *basibranchialium* 1 – 3 zosifikují v *copula* I.

**Popis stádia IV na základě ostatních pozorovaných důležitých morfologických a ekologických znaků** (viz. obr. 14): pigmentace hlavy a těla melanofory hvězdčovitého tvaru stále vzrůstá. Ústa mají koncové postavení a zasahují pod přední okraj oka. Ploutvový lem se dále diferencuje ve hřbetní a řitní ploutev, v nichž jsou již patrná lepidotrichia. Dále se vytváří základ břišní ploutve v podobě drobného záhybu ploutevního lemu, tzn. že všechny ploutve jsou již minimálně založeny. Úseky ploutvového lemu mezi diferencujícími se ploutvemi se zužují, resorbují se. Osifikují všechny segmenty série hypurálií (hemální trny 2. a 3. obratle před *hypuraliem* 1, *praehypuralium*, *hypuralium* 1 – 5) ocasní ploutve. V ocasní ploutvi je vytvořena řada větvených lepidotrichií. Okraj této ploutve je vydutého tvaru a drobně zoubkovaný. Přední i zadní silně pigmentovaný oddíl plynového měchýře je naplněn. *Operculum* překrývá všechny branchiální žaberní oblouky.

**4.3.3.2.:** vedlejší vývojové stadium **P1** (TL = 16,6 – 16,8 mm, SL = 14,4 – 14,5 mm, stáří: 42d – 44d PF)

**Dentice** (obr. 44, 57): přítomno celkem 9 zubů na levém i pravém cb5:

1 připojený zub (ii) v 4. řadě larvální dentice: zub ii na posici An3, během tohoto stádia vypadává zub V, jehož nahradil zub VIII na posici An1 a zub VI, jehož nahradil zub IX na posici Po1;

2 připojené zuby (VII, iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII na posici Ce0, zub iii na posici An2;

3 připojené zuby (VIII, IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII nahradil zub V na posici An1, zub IX nahradil zub VI na posici Po1, zub iv později nahradí ii na posici An3;

2 nepřipojené zuby (X, v) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice): zub X později nahradí zub VII na posici Ce 1, zub v později nahradí zub iii na posici An2;

1 připojený zub ( $\alpha$ ) v 8. řadě, t.j. vzniká nová řada (**8ř**): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1;

**Tvar zubů:**  $\alpha$  – typ 0 (obr. 18, 24), ii - typ 1 (obr. 19, 24), iii – typ 2 (obr. 20, 24), VII, VIII, IX, iv, v – typ 4 (obr. 22, 24), X – typ 5 (obr. 23, 24).

**Abstrakt:** nově vzniklou řadu zubů 8ř považují za budoucí druhou (nebo také vedlejší) řadu zubů juvenilní (adultní) dentice. Zuby patřící do této řady se vždy připojují mediálně od zubů hlavní řady. Proto je zub  $\alpha$  chápán jako první erupovaný a připojený zub budoucí vedlejší řady juvenilní dentice.

#### **4.3.3.3.:** vedlejší vývojové stadium P2 (TL = 17,6 mm, SL = 14,6 mm, stáří: 47d PF)

**Dentice** (obr. 45, 57): přítomno celkem 7 zubů na levém i pravém cb5:

0 zubů v 4. řadě larvální dentice – během tohoto stádia vypadávají všechny 3 zuby (V, VI, ii) tvořící tuto larvální řadu = **mizí 4. řada larvální dentice**: zub V je nahrazen zubem VIII na posici An1, zub VI zubem IX na posici Po1 a zub ii zubem iv na posici An3;

1 připojený zub (iii) v 5. řadě larvální dentice: zub VII právě vypadává a je nahrazen zubem X na posici Ce0, zub iii na posici An2;

3 připojené zuby (VIII, IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII nahradil zub V na posici An1, zub IX nahradil zub VI na posici Po1, zub iv právě nahradil zub ii na posici An3;

1 připojený zub (X) a 1 nepřipojený zub (v) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice): zub X právě nahradil zub VII na posici Ce 1, zub v později nahradí zub iii na posici An2;

1 připojený zub ( $\alpha$ ) v 8. řadě (ve vedlejší řadě budoucí juvenilní dentice): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1.

**Tvar zubů:**  $\alpha$  – typ 0 (obr. 18, 24), iii – typ 2 (obr. 20, 24), VIII, IX, iv, v – typ 4 (obr. 22, 24), X – typ 5 (obr. 23, 24).

**Chondrifikace, osifikace:** cb5 je velice silně osifikováno a to včetně *extremitas inferior* a *extremitas superior*, osifikace dorsální části (*pars dorsalis*) přesahuje délku

původní chrupavky cb5, osifikace ventrální části cb5 (*pars ventralis*) dosahuje po ventrální apex původní chrupavky cb5; chrupavka cb5 je postupně resorbována.

**4.3.3.4.:** vedlejší vývojové stadium P3 (TL = 18,6 mm, SL = 15,7 mm, stáří: 49d PF)

**Dentice** (obr. 46, 58): přítomno celkem 8 zubů na levém i pravém cb5:

0 zubů v 5. řadě larvální dentice – během tohoto stádia vypadává zub iii, t.j. poslední zástupce páté larvální řady a proto **mizí 5. řada larvální dentice**: zub iii je právě nahrazen zubem v na posici An2;

3 připojené zuby (VIII, IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub VIII na posici An1, zub IX na posici Po1, zub iv na posici An3;

2 připojené zuby (X, v) a 1 nepřipojený zub (XI) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice): zub X na posici Ce 1, zub v právě nahradil zub iii na posici An2, zub XI později nahradí zub VIII na posici An1;

2 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) v 8. řadě (ve vedlejší řadě budoucí juvenilní dentice): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub  $\beta$  se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$  – typ 0 (obr. 18, 24), VIII, IX, iv, v – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI – typ 5 (obr. 23, 24).

**Chondrifikace, osifikace cb5:** je kompletně velice silně osifikováno - osifikace dorsální (*pars dorsalis*) i ventrální části cb5 (*pars ventralis*) přesahuje délku (apex) původní chrupavky cb5; chrupavka cb5 se postupně resorbuje na rozdíl od kosti, která rychle zvětšuje svou délku, šířku i mocnost.

**4.3.3.5.:** vedlejší vývojové stadium P4 (TL = 20 mm, SL = 16,7 mm, stáří: 51d PF)

**Dentice** (obr. 47, 58): přítomno celkem 8 zubů na levém i pravém cb5:

2 připojené zuby (IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub IX na posici Po1, zub iv na posici An3, právě vypadává zub VIII, kterého nahrazuje zub XI na posici An1;

3 připojené zuby (X, v, XI) a 1 nepřipojený zub (vi) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice): zub X na posici Ce 1, zub v na posici An2, zub XI právě nahradil zub VIII na posici An1, zub vi později nahradí zub iv na posici An3;

2 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) v 8. řadě (ve vedlejší řadě budoucí juvenilní dentice): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub  $\beta$  se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$  – typ 0 (obr. 18, 24), IX, iv, v, vi – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI – typ 5 (obr. 23, 24).

**4.3.3.6.:** vedlejší vývojové stadium P5 (TL = 19,5 – 21,6 mm, SL = 16,1 – 17,9 mm, stáří: 55d PF)

**Dentice** (obr. 48, 58): přítomno celkem 9 zubů na levém i pravém cb5:

2 připojené zuby (IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub IX na posici Po1, zub iv na posici An3;

3 připojené zuby (X, v, XI) a 2 nepřipojené zuby (vi, XII) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice): zub X na posici Ce 1, zub v na posici An2, zub XI na posici An1, zub vi později nahradí zub iv na posici An3, zub XII později nahradí zub IX na posici Po1;

2 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) v 8. řadě (ve vedlejší řadě budoucí juvenilní dentice): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub  $\beta$  se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$  – typ 0 (obr. 18, 24), IX, iv, v, vi – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI, XII – typ 5 (obr. 23, 24).

**Chondrifikace, osifikace cb5** (viz. obr. 76 B, C): velice silná osifikace ve všech částech cb5, původní chrupavka cb5 kompletně vymizela v dorsální části požeráku, přesto je ještě zachována v podobě malého rudimentu ve ventrální části požeráku při artikulaci cb5 s *copula* 2 (bb4 + bb5).

**4.3.3.7.:** vedlejší vývojové stadium P6 (TL = 24,8 mm, SL = 20,2 mm, stáří: 65d PF)

**Dentice** (obr. 49, 58): přítomno celkem 10 zubů na levém i pravém cb5:

2 připojené zuby (IX, iv) v 6. řadě larvální dentice: zub IX na posici Po1, zub iv na posici An3;

3 připojené zuby (X, v, XI) a 2 nepřipojené zuby (vi, XII) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice) + 1 nepřipojený zub ( $v_1$ ) v 7'. řadě (v první pomocné řadě), t.j. vytváří se **nová řada (7'ř)**: zub X na posici Ce 1, zub v na posici An2, zub XI na posici An1, zub vi později nahradí zub iv na posici An3, zub XII později nahradí zub IX na posici Po1, zub  $v_1$  později nahradí zub v na posici An2;

2 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) v 8. řadě (ve vedlejší řadě budoucí juvenilní dentice): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub  $\beta$  se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$  – typ 0 (obr. 18, 24), IX, iv, v, vi – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI, XII,  $v_1$  – typ 5 (obr. 23, 24).

**Abstrakt:** Připojením zubu  $v_1$  na požerákovou kost vzniká nová řada zubů 7ř (první pomocná řada). Zástupci této řady postupně nahrazují zuby patřící do první generace zubů formující se hlavní řady juvenilní (adultní) dentice (označena 7ř). Připojením na  $cb_5$  se posunou z pomocné řady 7ř do hlavní řady 7ř. Každá zubní pozice podléhá své vlastní, jedinečné vlně výměny (náhrady) zubu (angl. replacement wave).

**4.3.3.8.:** vedlejší vývojové stadium P7 (TL = 26,7 mm, SL = 22 mm, stáří: 76d PF)

**Dentice** (obr. 50, 58): přítomno celkem 10 zubů na levém i pravém  $cb_5$ :

1 připojený zub (IX) v 6. řadě larvální dentice: zub IX na posici Po1, zub iv vypadává a je nahrazen zubem vi na posici An3;

3 připojené zuby (X, XI, vi) a 2 nepřipojené zuby (XII,  $v_1$ ) v 7. řadě (v hlavní řadě budoucí juvenilní dentice) + 1 nepřipojený zub ( $X_1$ ) v 7'. řadě (v první pomocné řadě): zub v vypadává a je právě nahrazován zubem  $v_1$  na posici An2, zub X na posici Ce0, zub XI na posici An1, zub vi právě nahradil zub iv na posici An3, zub XII později nahradí zub IX na posici Po1, zub  $X_1$  později nahradí zub X na posici Ce0;

2 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) v 8. řadě (ve vedlejší řadě budoucí juvenilní dentice): zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub  $\beta$  se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$  – typ 0 (obr. 18, 24), IX, vi – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI, XII,  $v_1$ ,  $X_1$  – typ 5 (obr. 23, 24).

#### **4. 3. 4. Juvenilní perioda**

**Délka trvání:** 81 - 150d PF

TL = 27,0 – 43 mm, SL = 22,7 – 35,5 mm

**Stadialita podle Černého (1975):** J<sub>1</sub>

**Počet popsáných stadií:** do této periody bylo zahrnuto celkem 7 stadií, z toho jedno stadium bylo klasifikováno jako významné stadium (Stadium V) a 6 jako vedlejší vývojová stadia (stadium J1 až J6)

**Průběh periody z hlediska odontogeneze:**

**4.3.4.1.:** významné stadium: Stadium VI

**Obecná charakteristika:** TL = 27,0 – 28,0 mm, SL = 22,55 – 22,7 mm, stáří: 83d PF, stadium podle Černého (1975): J<sub>1</sub>



**Dentice** (viz. tab. 2, obr. 51, 59): přítomno celkem 10 zubů na levém i pravém cb5:

0 zubů v 6. řadě larvální dentice: v průběhu tohoto stádia vypadává zub IX, t.j. poslední zástupce šesté larvální řady, t.j. **mizí 6. řada larvální dentice**: zub IX je nahrazen zubem XII na posici Po1. Protože zub IX byl současně i posledním zubem původní larvální dentice, okamžikem jeho uvolnění končí existence tzv. dočasné (transientní) dentice a začíná tak perioda juvenilní dentice. Tento typ dentice se vyznačuje uspořádáním zubů do dvou vertikálních řad: hlavní (první) řady, která do této doby byla označena jako 7. vývojová řada (7ř), a dále pak druhé (vedlejší) řady, jenž byla popisována do tohoto okamžiku jako 8. vývojová řada (8ř);

5 připojených zubů (X, XI, vi, v<sub>1</sub>, XII) v 7. řadě (hlavní řada juvenilní dentice) v jedné vertikální řadě + 2 nepřipojené zuby (X<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>) v 7'. řadě (první pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice): zub X na posici Ce0, zub XI na posici An1, zub vi na posici An3, zub v<sub>1</sub> na posici An2, zub XII právě nahradil zub IX na posici Po1, zub X<sub>1</sub> později nahradí zub X na posici Ce0, zub vi<sub>1</sub> později nahradí zub vi na posici An3;

3 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) v 8. řadě: zub  $\alpha$  se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub  $\beta$  se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0, zub  $\gamma$  se připojuje mediálně od zubu IX na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  – typ 0 (obr. 18, 24), vi – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI, XII, v<sub>1</sub>, X<sub>1</sub>, vi – typ 5 (obr. 23, 24, 77). Uspořádání zubů na cb5 lze popsat pomocí **vzorce požerákových zubů: 3,5 – 5,3**, t.j. takovým vzorcem, který se nejčastěji vyskytuje u dospělců bolena dravého.

**Chondrifikace, osifikace** (viz. tab. 1): **cb5** je kompletně zosifikováno, mizí poslední rudiment původní chrupavky cb5.

**Další významé osifikace:** zosifikují podpurná radialia prsní ploutve, *frontale*, *parietale* a zbývající elementy žaberního aparátu mimo *epibranchiale* 5, *basibranchiale* 4 – 5, která zůstávají po celý život pouze chondrifikovaná.

**Popis stádia V na základě ostatních pozorovaných důležitých morfologických a ekologických znaků** (viz. obr. 15): hřbetní strana hlavy a těla je kompletně pigmentována melanofory hvězdicovitého tvaru. Ústa mají koncové postavení s tendencí k hornímu postavení a zasahují pod přední polovinu oka. Ploutvový lem je téměř plně resorbovaný, pouze v preanální oblasti je zachován úzký proužek sahající k bázi břišních ploutví. Ve hřbetní, ocasní, řitní a břišní ploutvi se nachází větvená a segmentovaná lepidotrichia. Osifikují první šupiny na ocasním násadci – ve směru

kaudo-kraniálním. Nozdry jsou rozděleny tenkou blanou na inhalační a exhalační otvor. Ocasní ploutev je rozdělena na dva stejně velké laloky.

**4.3.4.2.:** vedlejší vývojové stadium **J1** (TL = 26,7 – 29,8 mm, SL = 22,0 – 24,2 mm, stáří: 81d – 89d PF)

**Dentice** (obr. 52, 59): přítomno celkem 11 zubů na levém i pravém cb5:

5 připojených zubů (X, XI, vi, v<sub>1</sub>, XII) v 7. řadě (hlavní řada juvenilní dentice) v jedné vertikální řadě + 3 nepřipojené zuby (X<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>, XI<sub>1</sub>) v 7'. řadě (první pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice): zub X na posici Ce0, zub XI na posici An1, zub vi na posici An3, zub v<sub>1</sub> na posici An2, zub XII právě nahradil zub IX na posici Po1, zub X<sub>1</sub> později nahradí zub X na posici Ce0, zub vi<sub>1</sub> později nahradí zub vi na posici An3, zub XI<sub>1</sub> později nahradí XI na posici An1;

3 připojené zuby (α, β, γ) v 8. řadě: zub α se připojuje mediálně od zubu VIII na posici An1, zub β se připojuje mediálně od zubu X na posici Ce0, zub γ se připojuje mediálně od zubu IX na posici Po1.

**Tvar zubů:** α, β, γ – typ 0 (obr. 18, 24), vi – typ 4 (obr. 22, 24), X, XI, XII, v<sub>1</sub>, X<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>, XI<sub>1</sub> - typ 5 (obr. 23, 24, 77); vzorec požerákových zubů: 3,5 – 5,3.

**4.3.4.3.:** vedlejší vývojové stadium **J2** (TL = 32,6 mm, SL = 26,3 mm, stáří: 95d PF)

**Dentice** (obr. 53, 60): přítomno celkem: na pravé požerákové kosti (Ppož) 11 zubů, na levé požerákové kosti (Lpož) 13 zubů - situace v hlavní řadě na Lpož ≠ Ppož – liší se na levé a pravé straně).

**Ppož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů (X<sub>1</sub>, XI<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>, v<sub>1</sub>, XII) v 7. řadě + 1 nepřipojený zub (XII<sub>1</sub>) v 7'. řadě (1. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice) + 1 nepřipojený zub (v<sub>2</sub>) v 7''. řadě (= vzniká nová řada zubů nazvaná 2. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice). **Zub vi<sub>1</sub> právě nahradil zub vi na posici An3**, zub X<sub>1</sub> právě nahradil zub X na posici Ce0, zub XI<sub>1</sub> právě nahradil zub XI na posici An1, zub XII<sub>1</sub> později nahradí XII na posici Po1, zub v<sub>2</sub> později nahradí v<sub>1</sub> na posici An1;

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby (α, β, γ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub (α<sub>1</sub>) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub α<sub>1</sub> později nahradí α na posici An1.

**Tvar zubů:** α, β, γ – typ 0 (obr. 18, 24), α<sub>1</sub> – typ 1 (obr. 19, 24), XII, v<sub>1</sub>, X<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>, XI<sub>1</sub>, v<sub>2</sub>, XII<sub>1</sub> - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**Lpož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů (X, XI, XII,  $v_1$ ,  $vi_1$ ) v 7. řadě + 3 nepřipojené zuby ( $X_1$ ,  $XI_1$ ,  $XII_1$ ) v 7'. řadě (1. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice) + 1 nepřipojený zub ( $v_2$ ) v 7". řadě (2. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice).

**Zub  $vi_1$  nahradil  $vi$  na posici An3,**  $X_1$  později nahradí X na posici Ce0, zub  $XI_1$  později nahradí XI na posici An1, zub  $XII_1$  později nahradí XII na posici Po1, zub  $v_2$  později nahradí  $v_1$  na posici An1;

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub ( $\beta_1$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\beta_1$  později nahradí  $\beta$  na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  – typ 0 (obr. 18, 24),  $\beta_1$  – typ 1 (obr. 19, 24), X, XI, XII,  $v_1$ ,  $vi_1$ ,  $X_1$ ,  $XI_1$ ,  $XII_1$ ,  $v_2$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**Abstrakt:** během tohoto stadia se dokončuje kompletní výměna typů zubů na všech pozicích hlavní řady na typ 5 (posledním připojeným zubem typu 4 byl zub  $vi$ ), jež je konečným a nejdvozenějším typem zubu u bolena dravého (s leuciscoidním typem dentice), tzn. nejen uspořádání zubů v hlavní řadě do jedné vertikální řady, ale nyní i typ všech připojených zubů v hlavní řadě odpovídá situaci nacházející se u dospělých jedinců.

**4.3.4.4.:** vedlejší vývojové stadium J3 (TL = 34,0 mm, SL = 27,5 mm, stáří: 100d PF)

**Dentice** (obr. 54, 61): přítomno celkem: na pravé požerákové kosti (Ppož) 11 zubů, na levé požerákové kosti (Lpož) 12 zubů (situace v hlavní řadě na Lpož  $\neq$  Ppož – liší se na levé a pravé straně).

**Ppož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů ( $X_1$ ,  $XI_1$ ,  $vi_1$ ,  $v_1$ , XII) v 7. řadě + 1 nepřipojený zub ( $XII_1$ ) v 7'. řadě (1. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice) + 1 nepřipojený zub ( $v_2$ ) v 7". řadě (2. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice);

zub  $XII_1$  později nahradí XII na posici Po1, zub  $v_2$  později nahradí  $v_1$  na posici An2;

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_2$ ,  $\beta_1$ ,  $\gamma_1$ ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub ( $\beta_2$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\alpha_1$  nahradil  $\alpha$  na posici An1, zub  $\alpha_2$  nahradil  $\alpha_1$  na posici An1, zub  $\beta_1$  nahradil  $\beta$  na posici Ce0, zub  $\beta_2$  později nahradí  $\beta_1$  na posici Ce0, zub  $\gamma_1$  nahradil  $\gamma$  na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\beta_1, \gamma_1$  – typ 1 (obr. 19, 24),  $\alpha_2, \beta_2$  – typ 2 (obr. 20, 24), XII,  $v_1, X_1, vi_1, XI_1, v_2, XII_1$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77)

**Lpož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů (X, XI, XII,  $v_1, vi_1$ ) v 7. řadě + 1 nepřipojený zub ( $XII_1$ ) v 7'. řadě (1. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice) + 2 nepřipojené zuby ( $v_2, vi_2$ ) v 7". řadě (2. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice);

zub  $XII_1$  později nahradí XII na posici Po1, zub  $v_2$  později nahradí  $v_1$  na posici An2, zub  $vi_2$  později nahradí  $vi_1$  na posici An3

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_1, \beta_2, \gamma_1$ ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub ( $\alpha_2$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\alpha_1$  nahradil  $\alpha$  na posici An1, zub  $\alpha_2$  později nahradí  $\alpha_1$  na posici An1, zub  $\beta_1$  nahradil  $\beta$  na posici Ce0, zub  $\beta_2$  nahradil  $\beta_1$  na posici Ce0, zub  $\gamma_1$  nahradil  $\gamma$  na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\alpha_1, \gamma_1$  – typ 1 (obr. 19, 24),  $\alpha_2, \beta_2$  - typ 2 (obr. 20, 24), X, XI, XII,  $v_1, vi_1, XII_1, v_2, vi_2$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**4.3.4.5.:** vedlejší vývojové stadium J4 (TL = 36,6 mm, SL = 30,4 mm, stáří: 105d PF)

**Dentice** (obr. 54, 62): situace v hlavní řadě na Lpož  $\neq$  Ppož – liší se na levé a pravé straně

- počet zubů hlavní řady juvenilní dentice, jejich identita a uspořádání na požerákové kosti je stejné jako u stádia 91/2; rozdíl však lze nalézt v dentici vedlejší řady juvenilní dentice:

**Ppož:** 2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_2, \beta_2, \gamma_1$ ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub ( $\gamma_2$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\beta_2$  nahradil  $\beta_1$  na posici Ce0, zub  $\gamma_2$  později nahradí  $\gamma_1$  na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\gamma_1$  – typ 1 (obr. 19, 24),  $\alpha_2, \beta_2, \gamma_2$  – typ 2 (obr. 20, 24), XII,  $v_1, X_1, vi_1, XI_1, v_2, XII_1$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77)

**Lpož:** 2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_2, \beta_2, \gamma_1$ ) v 8. řadě + 2 nepřipojené zuby ( $\alpha_3, \gamma_2$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\alpha_2$  nahradil  $\alpha_1$  na posici An1, zub  $\alpha_3$  později nahradí  $\alpha_2$  na posici An1, zub  $\gamma_2$  později nahradí  $\gamma_1$  na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\gamma_1$  – typ 1 (obr. 19, 24),  $\alpha_2, \beta_2, \gamma_2$  - typ 2 (obr. 20, 24),  $\alpha_3$  - typ 3 (obr. 21, 24), X, XI, XII,  $v_1, vi_1, XII_1, v_2, vi_2$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**4.3.4.6.:** vedlejší vývojové stadium **J5** (TL = 36,5 mm, SL = 29,8 mm, stáří: 114d PF)

**Dentice** (obr. 54, 63): situace v hlavní řadě na Lpož  $\neq$  Ppož – liší se na levé a pravé straně

- počet zubů hlavní řady juvenilní dentice, jejich identita a uspořádání na požerákové kosti je stejné jako u stádia 91/2; rozdíl však lze nalézt v dentici vedlejší řady juvenilní dentice:

**Ppož:** 2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_2$ ,  $\beta_2$ ,  $\gamma_2$ ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub ( $\alpha_3$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\gamma_2$  nahradil  $\gamma_1$  na posici Po1, zub  $\alpha_3$  později nahradí  $\alpha_2$  na posici An1.

**Tvar zubů:**  $\alpha_2$ ,  $\beta_2$ ,  $\gamma_2$  – typ 2 (obr. 20, 24),  $\alpha_3$  - typ 3 (obr. 21, 24), XII,  $v_1$ , X<sub>1</sub>,  $vi_1$ , XI<sub>1</sub>,  $v_2$ , XII<sub>1</sub> - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**Lpož:** 2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_3$ ,  $\beta_2$ ,  $\gamma_2$ ) v 8. řadě + 2 nepřipojené zuby ( $\beta_3$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\alpha_3$  nahradil  $\alpha_2$  na posici An1, zub  $\gamma_2$  nahradil  $\gamma_1$  na posici Po1, zub  $\beta_3$  později nahradí  $\beta_2$  na posici Ce0.

**Tvar zubů:**  $\beta_2$ ,  $\gamma_2$  - typ 2 (obr. 20, 24),  $\alpha_3$ ,  $\beta_3$  - typ 3 (obr. 21, 24), X, XI, XII,  $v_1$ ,  $vi_1$ , XII<sub>1</sub>,  $v_2$ ,  $vi_2$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**4.3.4.7.:** vedlejší vývojové stadium **J6** (TL = 39,9 mm, SL = 32,6 mm, stáří: 125d PF)

**Dentice** (obr. 54, 64): situace v hlavní řadě na Lpož  $\neq$  Ppož – liší se na levé a pravé straně

- počet zubů hlavní řady juvenilní dentice, jejich identita a uspořádání na požerákové kosti je stejné jako u stádia 91/2; rozdíl však lze nalézt v dentici vedlejší řady juvenilní dentice:

**Ppož:** 2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_3$ ,  $\beta_2$ ,  $\gamma_2$ ) v 8. řadě + 2 nepřipojené zuby ( $\beta_3$ ,  $\gamma_3$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\alpha_3$  nahradil  $\alpha_2$  na posici An1; zub  $\beta_3$  později nahradí  $\beta_2$  na posici Ce0, zub  $\gamma_3$  později nahradí  $\gamma_2$  na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\beta_2$ ,  $\gamma_2$  – typ 2 (obr. 20, 24),  $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$  - typ 3 (obr. 21, 24), XII,  $v_1$ , X<sub>1</sub>,  $vi_1$ , XI<sub>1</sub>,  $v_2$ , XII<sub>1</sub> - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**Lpož:** 2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_2$ ) v 8. řadě + 1 nepřipojený zub ( $\gamma_3$ ) v 8'. řadě (1. pomocná řada vedlejší řady juvenilní dentice), zub  $\beta_3$  nahradil  $\beta_2$  na posici Ce0, zub  $\gamma_3$  později nahradí  $\gamma_2$  na posici Po1.

**Tvar zubů:**  $\gamma_2$  - typ 2 (obr. 20, 24),  $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$  - typ 3 (obr. 21, 24), **X, XI, XII**,  $v_1$ ,  $vi_1$ , **XII<sub>1</sub>**,  $v_2$ ,  $vi_2$  - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

**Abstrakt:** v průběhu tohoto stadia se objevují zuby  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$ , t.j. zuby vedlejší řady, které až zaujmou příslušnou zubní posici a připojí se na  $cb_5$ , způsobí, že se stane juvenilní dentice identická s denticí popisovanou u dospělců a to ve všech popisovaných znacích – počtu, tvaru a uspořádání zubů na požerákových kostech.

#### **4.3.5. Adultní perioda**

**Délka trvání:** od 148d PF

**TL** od 45 mm, **SL** od 35 mm

**Stadialita podle Černého (1975):** pokročilá stadia  $J_1$

**Počet popsáných stadií:** do této periody byly zahrnuty celkem 2 stadia, z toho jedno stadium bylo klasifikováno jako významné stadium (Stadium VI) a 1 jako vedlejší vývojové stadium (stadium A1).

**Průběh periody z hlediska odontogeneze:**

##### **4.3.5.1.: významné stadium: Stadium VI**

**Obecná charakteristika:** TL = 44,2 – 45,3 mm, SL = 35,0 - 37,7 mm, stáří: 148 - 158d PF, stadium podle Černého (1975): pokročilé  $J_1$ .

**Dentice** (viz. tab. 2, obr. 55, 65): přítomno celkem 10 zubů na levé (Lpož) i pravé (Ppož) požerákové kosti:

**Ppož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů ( $X_1$ ,  $XI_1$ ,  $vi_1$ ,  $v_2$ ,  $XII_1$ ) v 7. řadě + 2 nepřipojené zuby ( $X_2$ ,  $vi_2$ ) v 7". řadě (2. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice).

**Zub  $XII_1$  nahradil  $XII$  na posici  $Po1$ , zub  $v_2$  nahradil  $v_1$  na posici  $An2$ , zub  $X_2$  později nahradí  $X_1$  na posici  $Ce0$ , zub  $vi_2$  později nahradí  $vi_1$  na posici  $An3$ ;**

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby ( $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$ ) v 8. řadě, zub  $\beta_3$  nahradil  $\beta_2$  na posici  $Ce0$ , zub  $\gamma_3$  později nahradil  $\gamma_2$  na posici  $Po1$ .

**Tvar zubů:**  **$X_1$ ,  $XI_1$ ,  $vi_1$ ,  $v_2$ ,  $XII_1$ ,  $X_2$ ,  $vi_2$  – typ 5,**

**Tvar zubů:**  $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$  - typ 3 (obr. 21, 24),  **$X_1$ ,  $XI_1$ ,  $vi_1$ ,  $v_2$ ,  $XII_1$ ,  $X_2$ ,  $vi_2$  - typ 5** (obr. 23, 24, 77).

**Lpož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů ( $X_1$ ,  $XI_1$ ,  $vi_1$ ,  $v_2$ ,  $XII_1$ ) v 7. řadě + 2 nepřipojené zuby ( $X_2$ ,  $vi_2$ ) v 7". řadě (2. pomocná řada hlavní řady juvenilní dentice).

Zub XII<sub>1</sub> nahradil XII na posici Po1, zub v<sub>2</sub> nahradil v<sub>1</sub> na posici An2, zub vi<sub>2</sub> později nahradí vi<sub>1</sub> na posici An3;

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice - 3 připojené zuby ( $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$ ) v 8. řadě, zub  $\gamma_3$  nahradil  $\gamma_2$  na posici Po1.

**Tvar zubů:** X<sub>1</sub>, XI<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>, v<sub>2</sub>, XII<sub>1</sub>, X<sub>2</sub>, vi<sub>2</sub> – typ 5,

**Tvar zubů:**  $\alpha_3$ ,  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$  - typ 3 (obr. 21, 24), X<sub>1</sub>, XI<sub>1</sub>, vi<sub>1</sub>, v<sub>2</sub>, XII<sub>1</sub>, X<sub>2</sub>, vi<sub>2</sub> - typ 5 (obr. 23, 24, 77).

Situace v hlavní i vedlejší řadě je identická na levé i pravé požerákové kosti.

**Vzorec požerákových zubů:** 3,5 – 5,3.

**Ozubení požerákových kostí je identické s denticí popisovanou u dospělců a to ve všech znacích – počtu, tvaru a uspořádání zubů na požerákových kostech - mimo hodnotu koeficientu relativní šířky požeráku ( $K_{RW}$ ).**

**Chondrifikace, osifikace** (viz. tab. 1): cb5 je kompletně zosifikováno.

**Další významé osifikace:** zosifikovala celá lebka včetně sa, sp (chrupavek sklerotikálního prstence).

**Popis stádia VI na základě ostatních pozorovaných důležitých morfologických a ekologických znaků** (viz. obr. 16): Jedná se o plně vyvinutého juvenila s tělem zcela pokrytým šupinami. Ústa mají horní postavení a zasahují pod střed oka. Ploutvový lem je zcela resorbovaný. Kanálek postranní smyslové čáry je uzavřen. Hřbetní strana těla je tmavě zbarvená, břišní strana těla je stříbřitě lesklá.

**4.3.5.2.:** vedlejší vývojové stadium A1 (TL = 47,4 mm, SL = 40,6 mm, stáří: 187d 0h PF)

**Dentice** (obr. 55, 65): přítomno celkem 10 zubů na levé (Lpož) i pravé požerákové (Ppož) kosti:

**Ppož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů (v 7. řadě) + 3 nepřipojené zuby v 7'. řadě na posici An3, An1, Po1;

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby (v 8. řadě) + 1 nepřipojený zub v 8'. řadě na posici Ce0.

**Tvar zubů:** zuby 1. (hlavní) řady – typ 5 (obr. 23, 24), zuby 2. (vedlejší) řady - typ 3 (obr. 21, 24)

**Lpož:** 1. (hlavní) řada juvenilní (adultní) dentice: 5 připojených zubů (v 7. řadě) + 2 nepřipojené zuby v 7'. řadě na posici An1, Po1;

2. (vedlejší) řada juvenilní (adultní) dentice: 3 připojené zuby (v 8. řadě).

**Tvar zubů:** zuby 1. (hlavní) řady – typ 5 (obr. 23, 24), zuby 2. (vedlejší) řady - typ 3 (obr. 21, 24)

**Vzorec požerákových zubů: 3,5 – 5,3**

#### **4. 3. 6. Raná odontogeneze bolena dravého: Závěrečný shrnující přehled**

Na základě informací o pharyngeální dentici bolena, jež jsem získal a popsal v předcházejících kapitolách (4.3.1. – 4.3.5.), chci nyní tyto důležité informace shrnout do několika závěrečných formulací. Pořadí založení jednotlivých požerákových zubů, posloupnost jejich připojení na určitou zubní posici na požerákové kosti (*ceratobranchiale* 5), později i náhrada zubů má jasná pravidla. Následující text je deskriptivně zachycen pomocí obr. 67, 68 (viz. PŘÍLOHY III) a numericky tab.2.

Pozn.: Na obr. 68 je nutné sledovat směr plných šipek, neboť jejich pořadí v jakém jsou kladeny v tomto obrázku schematicky vyjadřuje posloupnost (mechanismus) vzniku a připojení zubů včetně příslušnosti k jednotlivým vývojovým řadám (osa x) a zubním posicím (osa y).

První zubem který se připojuje na *ceratobranchiale* 5 (během třináctého dne po oplození) je zub I na zubní posici Ce 0 (viz. obr. 26, 67, 68). Tato posice odpovídá zubní posici 4 (číslováno antero-posteriorně) juvenilní (adultní) dentice, t.j. posici, na které je připojen čtvrtý zub první (hlavní) řady juvenilní (adultní) dentice. Připojením a erupcí zubu I vzniká základ první (vývojové) řady (1ř) tzv. larvální dentice (obr. 26 – 42). V případě bolena se jedná z vývojového hlediska o ozubení požerákových kostí v průběhu konce embryonální a během první poloviny larvální periody ontogeneze ryb (E3 - L<sub>2</sub><sup>II</sup>) (obr. 12), tzn. z vývojového hlediska předchází vznik larvální dentice samotnému vstupu jedince do larvální periody ontogenetického vývoje.

Zuby larvální dentice neopouští své posice sukcesivním způsobem, t.j. mechanismem postupné náhrady zubu předešlé generace za zub následné generace. Vzniká tak i čtyřřadá dentice. Každá řada larvální dentice mizí téměř naráz, většinou pak ve dvou až třech krocích.

Zub který se připojuje na danou zubní posici jako první, nebo-li je iniciálním zubem pro danou zubní posici, má vždy stejný tvar. Typ zubu 1 (viz. obr.19, 24b) je iniciálním typem zubu pro budoucí hlavní řadu zubů adultní dentice, typ zubu 0 (viz. obr. 18, 24a) je iniciálním zubem pro budoucí vedlejší (laterální) řadu zubů adultní dentice. Výměna tvarů zubů za následující zubní typ (vždy o jeden stupeň vyšší) začíná na posici Ce0 (posice prvně připojeného zubu) (viz. obr. 33 – stadium III) a pokračuje v takovém pořadí, v jakém se zuby až do této doby připojovaly.



Na základě mechanismu posloupnosti připojení zubů na jednotlivé zubní posice byla larvální dentice determinována jako modifikovaný A-typ larvální dentice (na základě práce Nakajimy, 1984). Rozdíl proti mechanismu vzniku a připojování zubů na požerákovou kost podle klasického modelu A-typu larvální dentice spočívá v obrácené posloupnosti připojení zubů na zubních posicích An1 a Po1.

Připojením zubu X (stadium IV – obr. 43, posice Ce0) do sedmé vývojové řady, který nabývá tvar zubu typu 1, začíná perioda tzv. dočasné dentice (obr. 43 – 50, 57, 58). Během období dočasné (transientní) dentice dochází k postupnému zaujímání definitivních zubních posic zuby první (hlavní) řady adultní dentice. Zuby budoucí 1. řady adultní dentice se ze svého původně „cik-cak“ uspořádání na *ceratobranchiale* 5 postupně rovnají do jedné souvislé vertikální řady.

Během první poloviny periody dočasné dentice dochází také k erupci zubu  $\alpha$ , prvního zubu budoucí 2. řady juvenilní (adultní) dentice na posici An 1 (viz. obr. 57).

Nejdůležitější změnou, ke které během existence dočasné dentice dochází, je změna způsobu průběhu vln výměny (náhrady) zubů (angl. tooth replacement wave) a příslušnosti zubů k jednotlivým takovými vlnám, jež ovlivňují proces náhrady zubu na cb5. Mechanismus výměny zubů pomocí simultánního vypadnutí několika zubů v jedné vývojové řadě je postupně nahrazován mechanismem připojení založeného na výměně zubu až po uvolnění příslušné posice jeho předchůdcem, tzn. dochází vždy k výměně zubu za zub, nikoliv celé řady zubů. Postupně se také snižuje počet řad simultánně připojených zubů náležejících k řadám zubů původní larvální dentice. Zajímavým momentem je objevení se zubu  $v_1$  v 7'. řadě (viz. obr. 49) (zástupci této řady postupně nahrazují zuby řazené k první vzniklé generaci zubů formující se hlavní řady juvenilní dentice) ještě před vypadnutím zubu IX, posledního zástupce zaniklé larvální dentice.

Uspořádání požerákových zubů do dvou rovných vertikálních řad na požerákové kosti, které je typickým znakem adultní dentice, se vytváří na začátku juvenilní periody odontogeneze (viz. obr. 51 – 54, 59 – 64) okamžikem uvolnění a následného vypadnutí zubu IX. Z morfologického deskriptivního hlediska dochází ke srovnání jednotlivých zubních posic do dvou navzájem rovnoběžných linií, tzv. hlavní a vedlejší (laterální) řady zubů. Uspořádání zubů na požerákové kosti lze popsat pomocí vzorce požerákových zubů (3,5 – 5,3), který se nejčastěji vyskytuje u dospělců bolena dravého. Proto lze usuzovat, že definitivní uspořádání zubů a s ním spojený i zubní vzorec se vytváří právě na začátku juvenilní periody odontogenetického vývoje.

Výměna tvarů zubů na všech zubních pozicích hlavní řady juvenilní dentice na tvar zub typu 5 (viz. obr. 23, 24e), který je na základě mojí práce konečným a nejodvozenějším popsáním typem zubu hlavní řady dentice bolena dravého, se dokončuje v průběhu vývojového stadia J2 (viz. obr. 53). Nyní nejen uspořádání zubů na požerákových v hlavní řadě do jedné souvislé vertikální řady, ale nyní i typ všech připojených zubů v hlavní řadě jsou v souladu se situací nalézanou u dospělých jedinců.

Nejzajímavějším momentem odontogeneze ve vztahu k průběhu samotného ontogenetického vývoje patří připojení zubů  $\beta_3$ ,  $\gamma_3$  nabývající tvar zubu typu 3, který je na základě mojí práce konečným a nejodvozenějším popsáním typem zubu vedlejší řady dentice bolena dravého. Připojením těchto zubů na požerákovou kost do vedlejší řady juvenilní dentice (stadium VI – obr. 65) dojde k vytvoření dentice jakou nalézáme u adultních ryb. Dochází tak k transformaci juvenilní dentice v tzv. adultní dentici (obr. 55, 56, 65, 66) ve všech důležitých znacích, t.j. v počtu, tvaru a uspořádání zubů na požerákových kostech, již během první juvenilní fáze (podle tradiční klasifikace ontogenetického vývoje ryb, např. Černý, 1975). Z toho plyne, že vznik adultního typu dentice předchází vlastnímu vstupu jedince do adultní periody ontogenetického vývoje. Dále se bude měnit pouze tvar a velikost požerákové kosti a velikost zubů tak, až dosáhne konečného stavu nalézajícího u dospělých ryb (podle tradiční klasifikace ontogenetického vývoje ryb, např. Černý, 1975) (viz. obr. 25, 77 b, c, tab. 6).

#### 4. 4. BIOMETRIKA ZMĚN PROPORCÍ A TVARU POŽERÁKOVÉ KOSTI BĚHEM RANÉ ONTOGENEZE

Pro popsání a pochopení změn proporcí a tvarů požerákové kosti během ontogenese jsem použil několik statistických metod, které mi umožnily přesnější charakterisaci těchto procesů. Hypotézu o anisometrii růstu mezi levou a pravou požerákovou kostí jsem nepotvrdil v žádném z celkově 14 měřených rozměrů (Wilcoxonův párový test;  $p = 0,05$  - viz. tab. 5). Vývoj pravé a levé části probíhá v dokonalé korelaci. Dále komentované výsledky korelační analýzy platí tedy stejnou měrou pro pravé i levé elementy. Výsledky korelační analýzy jednotlivých metrických komponent fenotypu (Spearmanův koeficient pořadové korelace na hladině  $p = 0,001$ ) jsou shrnuty v tab. 3a, b, která rovněž přináší hodnoty parametrů příslušných regresních vztahů (vzorec, hodnoty a, b, S.E. pro a, S.E. pro B jsou uvedeny v tab. 4a, b). Z nich stojí za pozornost zejména vysoká úroveň lineární závislosti mezi celkovou délkou ryby (TL) (popř. délkou těla ryby - SL) a délkou resp. šířkou požerákové kosti. Neméně důležitá je lineární závislost mezi délkou a šířkou požerákové kosti. Další významná lineární závislost byla popsána mezi TL (popř. SL) a délkou zubonosné plošky (*facies medialis*) požerákové kosti. Tyto důležité vztahy jsou tučně zvýrazněny v tab. 4a, b a zachyceny pomocí grafů 3 až 14. Důležitá je pak i přítomnost negativní korelace mezi TL (SL) a úhly  $\alpha$ ,  $\beta$  (viz. tab. 3b).

Hodnota koeficientu relativní šířky požeráku  $K_{RW}$  počítaného na základě poměru délky a šířky požerákové kosti (viz. tab. 2) se v průběhu sledovaného časového úseku (0 – 187d PF) pohybovala u larválních a časně juvenilních stadií pro levou požerákovou kost mezi hodnotami 2,07 – 3,14 (s průměrnou hodnotou = 2,53), pro pravou požerákovou kost mezi hodnotami 2,26 – 3,26 (s průměrnou hodnotou = 2,59). Nebyl však potvrzen stoupající či klesající trend tohoto koeficientu během sledované periody. U dospělců nabýval koeficient  $K_{RW}$  hodnot 1,56 - 1,69 (s průměrnou hodnotou = 1,64).

Z uvedených dat je zřejmé, že proporce požerákových kostí se v larvální fázi a počátkem juvenilní fáze nemění a rovněž jejich růstová dynamika odpovídá růstové dynamice celého těla.

#### **4. 5. RANÝ ONTOGENETICKÝ VÝVOJ BOLENA: CHARAKTERISACE KRITICKÉ PERIODY ODONTOGENEZE Z HLEDISKA ČASOVÉHO VYMEZENÍ A DETERMINACE KRITICKÉHO VÝVOJOVÉHO STADIA**

Pro časnou odontogenezi, charakterisovanou vznikem a připojením prvních zubů, je důležitá druhá polovina embryonální a první polovina larvální periody ontogenetického vývoje (srv. např. Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998). Tyto dvě ontogenetické periody od sebe odděluje začátek líhnutí jiker. Boleni se začali líhnout v roce 2004 patnáctý den a v roce 2005 čtrnáctý den po oplození jiker. Na základě zjištěných údajů popisující období líhnutí plůdku (viz. tab. 7) byla spočítána jedna ze základních standartně v ichtyologii používaných charakteristik ontogenetického vývoje ryb, tzv. počet denních stupňů. Ten vyjadřuje závislost rychlost vývoje na 2 proměnných, čase a teplotě vody během inkubace jiker (viz. tab. 7). Nejdůležitějším údajem je doba maximálního kulení, t.j. perioda líhnutí 70 – 90% jiker, z něhož vypočítanou hodnotu počtu denních stupňů můžeme brát jako druhově charakteristický údaj pro bolena. V roce 2004 činila hodnota tohoto indexu 213, v následujícím roce 235 denních stupňů.

Boleni se líhnuli z hlediska ontogenetického vývoje ve druhé polovině periody stádia F<sub>2</sub> (2. etapa eleuteroembryonální fáze embryonální periody) a v první polovině periody stádia F<sub>3</sub> (3. etapa eleuteroembryonální fáze embryonální periody) (Obr. 12) se stráveným žloutkovým váčkem z jedné poloviny až dvou třetin. Do 15 až 25 hodin po vykulení začali přijímat potravu také z okolního prostředí, živí se tedy endo-exogenním způsobem. Na výlučně exogenní způsob příjmu potravy přecházejí larvy po uplynutí dalších 40 až 48 hodin (cca 20 – 21d PF). Dvacátý druhý den po oplození (22d PF) již všichni vykulení jedinci bez výjimky přijímali pouze potravu z vnějšího prostředí, neboť již měli z 95 – 98% strávený žloutkový váček. Srovnání údajů doby trvání inkubace jiker, průběhu líhnutí a dosaženém ontogenetickém stadiu v době líhnutí u dalších druhů kaprovitých ryb jsem provedl na základě údajů z literatury v kapitole 5.5.

## 5. DISKUSE

### 5. 1. VÝVOJ LEBKY KAPROVITÝCH RYB: ONTOGENEZE CHONDRIFIKACE A OSIFIKACE SKELETÁLNÍCH SEGMENTŮ CRANIA RYB

Jak se zdá, posloupnost chondrifikace, osifikace hlavových a kosterních elementů během ontogeneze bolena dravého (*Aspius aspius*) (viz. tab. 1, 2, graf 1, 2), stejně jako u ostatních paprskoploutvých ryb, se odvíjí v souladu s nároky na přežití, a je tedy selekčně kontrolována respirací a přijímání potravy (Vandewalle, Focant, et al., 1992, Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Vandewalle, Laleye, Focant, 1995, Vandewalle, Gluckmann, et al., 1997, Gluckmann, Huriaux, et al., 1999, Vandewalle, Chikou et al., 1999, Wagemans & Vandewalle, 2001 a další). Proto se v další diskusi budu věnovat chondrifikaci a osifikaci vybraných kosterních segmentů, které jsou zvláště důležité z hlediska utváření pharyngeálního žaberního aparátu či souvisejí s příjmem a zpracováním potravy .

#### 5. 1. 1. OSIFIKACE DŮLEŽITÝCH ČÁSTÍ NEUROCRANIA, STRUNY HŘBETNÍ, ŽABERNÍHO VÍČKA A PLETENCE LOPATKOVÉHO S PŘIHLÉDNUTÍM TÉŽ K PLETENCI PÁNEVNÍMU

Na základě zjištěné posloupnosti osifikace kosterních elementů u bolena (viz. tab. 1, 2, graf 1, 2) jakožto představitele živočichů, kteří v průběhu evoluce ztratili možnost zpracovávat potravu pomocí orální dentice (Ramaswami, 1955, Howes, 1981, Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000), je tedy patrné, jak je důležité a naprosto zásadní disponovat funkčním pharyngeálním aparátem již v průběhu časně ontogeneze (Vandewalle, Laleye, Focant, 1995, Smith & Coates, 1997, Wagemans, Focant, Vandewalle, 1998). *Os basioccipitale*, která se přímo podílí na tvorbě pharyngeálního aparátu, osifikuje dokonce mnohem dříve než jednotlivé komponenty prvních čtyř branchiálních žaberních oblouků, i když se tyto oblouky zakládají a chondrifikují v průběhu ontogeneze mnohem dříve (tab. 1, graf 1). Počátek osifikace *os basioccipitale* u bolena zaznamenaný v průběhu protopterygiolarvální fáze larvální periody je v souladu s výsledky dosaženými Balonem (1959) u cejna siného (*Abramis ballerus*) nebo Černým (1975) u jelce tlouště (*Leuciscus cephalus*) a perlína ostrobřichého (*Scardinius erythrophthalmus*).

*Parasphenoideum* osifikuje ještě před *basioccipitale* (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 1) a lze tento segment považovat na základě mých výsledků stejně jako prací Vandewalle, Focant, et al. (1992), Vandewalle, Laleye, Focant (1995), Cubbage &

Mabee (1996), Vandewalle, Gluckmann, et al. (1997), Wagemans, Focant, Vandewalle (1998), Gluckmann, Huriaux, et al. (1999), Wagemans & Vandewalle (2001), Vandewalle, Germeau et al. (2005) za první osifikující nepárový segment *neurocrania* v rámci celé skupiny Teleostei. Posloupnost osifikace jednotlivých segmentů včetně osifikace struny hřbetní jaké jsem pozoroval u bolena (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 1) v pořadí *chorda dorsalis*, *os basioccipitale*, *exooccipitale*, *supraoccipitale* potvrzuje také práce Vandewalle, Germeau et al. (2005) u *Brycon moorei*, na rozdíl od prací Cubbage & Mabee (1996) u *Danio rerio*, Vandewalle, Focant, et al. (1992) u parmy *Barbus barbus*, Langille, Hall (1987) u *Oryzias latipes* či Mabee, Trendler (1996) u *Betta splendens*, kde před vlastní *os basioccipitale* osifikuje *os exooccipitale*. *Parasphenoideum* a anteriorní část struny hřbetní tak začínají vytvářet osifikující strop žaberní oblasti (viz. obr. 71a, 71c), který představuje důležitou oporu pro *os basioccipitale* při mastikačním procesu proti působení *ceratobranchiale 5* (Sibbing, 1982, Vandewalle, Huysseune et al., 1994).

Pharyngeální aparát paprskoploutvých ryb je tvořen nejen kostmi, ale důležité jsou také svaly, které se uplaňují během procesu zpracování potravy (Sibbing, 1982, Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000). Potřeba existence úponové plochy pro tyto svaly a současně příslušnost k *dermatocraniu* představují hlavní důvody, proč jako první kost celé opěrné soustavy bolena vedle *ceratobranchiale 5* osifikuje *cleithrum* (viz. obr. 70c, 71a, tab. 1, graf 1), následně pak i *postcleithrum* (viz. tab. 1, graf 1) stejně tak jako u dania pruhovaného (Cubbage & Mabee, 1996) nebo parmy obecné (*Barbus barbus*) (Vandewalle, Focant, et al., 1992). Na rozdíl od kostí báze lebky, na něž se upínají mastikační svaly jedním ze svých konců a to již ve stadiu chrupavky, nevzniká při procesu osifikace *cleithra* a *postcleithra* stadium chrupavky, a přesto musí existovat úponové plochy pro tyto svaly také mimo oblast *neurocrania* (Langille, Hall, 1987, Vandewalle, Laleye, Focant, 1995, Mabee, Trendler, 1996, Gluckmann, Huriaux, et al., 1999, Vandewalle, Germeau et al., 2005).

Časnou osifikaci žaberního víčka (*operculum*) jako sedmého osifikujícího segmentu hlavy (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 1) lze vysvětlit na základě potřeby chránit branchiální žaberní oblouky s dýchací funkcí před nepříznivými vlivy okolního prostředí (Vandewalle, Focant, et al., 1992, Vandewalle, Laleye, Focant, 1995, Mabee, Trendler, 1996, Vandewalle, Gluckmann, et al., 1997, Vandewalle, Germeau et al., 2005).

Zatímco jednotlivé segmenty pletence lopatkového chondrifikují a osifikují během časných fází ontogenetického vývoje bolena, tak elementy pletence pánevního se u bolena vyvíjejí velice pozdě (tab. 1, graf 1), podobně u dania (Cubbage & Mabee, 1996) nebo parmy obecné (*Barbus barbuis*). Tato skutečnost dobře koreluje s posloupností zakládání a následnou diferenciací ploutví bolena: prsní ploutve se zakládají v podobě vertikálního kožního záhybu již během konce embryonální periody ontogeneze (viz. obr. 11 - stadium I) ještě před počátkem osifikace *cleithra*, na rozdíl od břišních ploutví, jejichž základ v podobě drobného záhybu preanální části ploutevního lemu lze pozorovat teprve během první poloviny doby trvání larvální periody (viz. obr. 14 - stadium IV) a osifikaci dokonce až v průběhu juvenilní periody ontogenetického vývoje. Prsní ploutve se proto zakládají jako první, naproti tomu břišní ploutve jako poslední ploutve, jak popisuje také práce Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva (1975) u bolena, u dalších druhů ryb potom Vasněcov (1948), Kryžanovskij (1949), Balon (1958, 1959), Peňáz (1973), Černý (1975), Prokeš & Peňáz (1980), Krupka (1988).

#### 5. 1. 2. VÝVOJ ŽABERNÍCH OBLOUKŮ: ONTOGENEZE CHONDRIFIKACE A OSIFIKACE SKELETÁLNÍCH SEGMENTŮ ŽABERNÍCH OBLOUKŮ

Vývoj žaberních oblouků bolena dravého, stejně tak jako naprosté většiny druhů paprskoploutvých ryb, je charakterisován kranio-kaudálním postupem chondrifikace (Langille, Hall, 1987, Vandewalle, Focant, et al., 1992, Vandewalle, Mabee, Trendler, 1996, Wagemans, Focant, Vandewalle, 1998, Gluckmann, Huriaux, et al., 1999, Wagemans & Vandewalle, 1999, Vandewalle, Germeau et al., 2005).

V rámci každého ze čtyř branchiálních žaberních oblouků (3. – 6. žaberní oblouk), (vývoj *ceratobranchiale* 7. žaberního oblouku, t.j. *ceratobranchiale* 5 je diskutován v následující kapitole 5.1.3.) jsem pozoroval podobnou posloupnost chondrifikace jednotlivých segmentů tvořících každý žaberní oblouk (viz. tab. 1) jako Cubbage & Mabee (1996) u dania pruhovaného (*Danio rerio*), Vandewalle, Focant, et al. (1992) u parmy obecné (*B. barbuis*) nebo Vandewalle, Germeau et al., 2005 u tetry *Brycon moorei*.

Ze zajímavých momentů chondrifikace bych rád zmínil skutečnost, že *epihyale* se u bolena zakládá, chondrifikuje a osifikuje jako distální část *ceratohyale* (viz. tab. 1, graf 1, graf 2, obr. 72a, 73a), stejně jako u *Brycon moorei* (Vandewalle, Germeau et al., 2005), *Dicentrarchus labrax* (Gluckmann, Huriaux, et al., 1999), ale na rozdíl od dania pruhovaného (Cubbage & Mabee, 1996). Zajímavé je i prokázání chondrifikace a

osifikace *hypobranchiale* 4 u bolena (viz. tab.1, graf 2, obr. 72b, 73b, 75d), neboť jedinou prací, která prokazuje existenci tohoto segmentu je Vandewalle, Germeau et al. (2005) u *B. moorei*. U dania tento segment zcela určitě není přítomen (Cubbage & Mabee, 1996) Důležité je také to, že *pharyngobranchiale* 2 a 3 se zakládají, chondrifikují jako dva samostatné útvary (viz. obr. 75e, tab. 1), ale zosifikují v jeden segment *pharyngobranchiale* 2+3 (viz. tab. 1, graf 2) stejně jak to potvrzuje Cubbage & Mabee (1996) u dania. Naproti tomu popisují Wagemans & Vandewalle (1999), Vandewalle, Germeau et al. (2005) osifikaci a vzájemné splynutí *pharyngobranchiale* 3+4.

Jak se ukázalo, i v rámci lebky tak známé a relativně prozkoumané skupiny ryb jakou je právě čeleď *Cyprinidae* (kaprovité ryby), lze docílit objevení a prokázání nového, v literatuře dosud nepopsaného segmentu pro celou skupinu paprskoploutvých ryb. Z pátého branchiálního, celkově sedmého žaberního oblouku se totiž nezachovává pouze *ceratobranchiale* (viz. kapitola 5.1.3.) a rudiment *epibranchiale* (viz. obr. 75e), který se později spojí s posteriorní částí *epibranchiale* 4 (eb4) a nabývá podobu výběžku eb4 háčkovitého tvaru (Langille, Hall, 1987, Vandewalle, Focant, et al., 1992, Vandewalle, Laleye, Focant, 1995, Mabee, Trendler, 1996, Cubbage & Mabee, 1996 a další). Já jsem na tomto žaberním oblouku potvrdil existenci homologon basibranchiálií prvních čtyř branchiálních žaberních oblouků (bb1 – bb4) a proto jsem jej nazval ***basibranchiale* 5** (viz. tab. 1, graf 2, obr. 72b, 75d). *Basibranchiale* 5 pouze chondrifikuje, dále neosifikuje. Spolu s chrupavkou *basibranchiale* 4 se spojuje v jeden chondrifikovaný element nazvaný *copula* 2 (viz. obr. 76b, 76c), který spojuje první čtyři branchiální žaberní oblouky s dýchací funkcí s pátým, který v rámci kaprovitých ryb nese požerákové zuby a slouží ke zpracování potravy (Gegenbauer, 1898, Ramaswami, 1955, Urbanowicz, 1956, Sibbing, 1982, Vandewalle, Huysseune et al., 1994 a další). *Basibranchiale* 4 a 5 lze snadno od sebe vzájemně rozlišit i během juvenilní periody ontogenetického vývoje.

Osifikace žaberních oblouků u bolena má podobný průběh jako posloupnost chondrifikace (viz. tab.1, graf 1, graf 2). Vyjimku z pravidla kranio-kaudálního postupu osifikace tvoří *ceratobranchiale* 5 (viz. kapitola 5.1.3.). Tento trend lze obecně vysledovat v rámci většiny známých ryb ze skupiny Teleostei (Langille, Hall, 1987, Vandewalle, Focant, et al., 1992, Vandewalle, Laleye, Focant, 1995, Mabee, Trendler, 1996, Vandewalle, Gluckmann, et al., 1997, Wagemans, Focant, Vandewalle, 1998,



Gluckmann, Huriaux, et al., 1999, Wagemans & Vandewalle, 2001, Vandewalle, Germeau et al., 2005).

Srovnáme-li posloupnost osifikace kostí podílející se na vytvoření čelistí u paprskoploutvých ryb se situací popsanou u bolena, u něhož nedlouho po začátku osifikace *ceratobranchiale* 5 jako další segment celé oblasti žaberních oblouků osifikuje *maxillare* (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 2), dále pak osifikuje *dentale* (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 2), následuje *praemaxillare* (tab. 1, graf 2), *retroarticulare* (tab. 1, graf 2) a jako poslední čelistní segment osifikuje *angulare* (tab. 1, graf 2), zjistíme, že postup osifikace čelistních segmentů je nejvíce podobný situaci popsané u dania (Cubbage & Mabee, 1996). Obecně lze vysledovat z literatury dvě základní difference v pořadí osifikace segmentů čelistí v rámci skupiny Teleostei. U bolena (viz. tab 1, graf 2), podobně jako u dania (Cubbage & Mabee, 1996), nebo parmy obecné (*B. barbatus*) (Vandewalle, Focant, et al., 1992) tzn. zástupců ryb s cypriniformním typem pharyngeální dentice, osifikuje nejprve *maxillare* a v průběhu ontogeneze postupně i *praemaxillare*. V rámci perciformní linie pharyngeální dentice je tomu přesně naopak, jak popisuje Vandewalle, Germeau et al. (2005) u *Brycon moorei*, Langille & Hall (1987) u *Oryzias latipes* a Mabee & Trendler (1996) u *Betta splendens*.

Rád bych ještě v souvislosti s příjmem potravy uvedl, že dalšími elementy, které osifikují v těsné časové návaznosti na *praemaxillare* jsou u larev bolena dravého žaberní tyčinky (*spinae branchiales*) na prvním až pátém branchiálním žaberním oblouku (konkrétně na *ceratobranchiale* 1 – 5) (viz. tab.1, obr. 76a, graf 2). Jejich počet se v průběhu ontogeneze bolena zvyšuje až do okamžiku dosažení jejich konečného počtu (viz. tab. 1) (na cb1 - cb4 je to 6 tyčinek, na cb5 se jedná o 5 tyčinek). Velikost a počet žaberních tyčinek vytvářející žaberní aparát k filtraci potravy z okolního prostředí je v rámci skupiny Teleostei značně variabilní a záleží nejen na potravní specializaci daného druhu, ale i na dosaženém ontogenetickém stadiu (Langille, Hall, 1987, Vandewalle, Focant, et al., 1992, Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Mabee, Trendler, 1996, Vandewalle, Gluckmann, et al., 1997, Gluckmann, Huriaux, et al., 1999, Wagemans & Vandewalle, 1999, Wagemans & Vandewalle, 2001).

### 5. 1. 3. VÝVOJ *CERATOBANCHIALE* 5 BĚHEM ONTOGENEZE VE VZTAHU KE STAVU POŽERÁKOVÉ DENTICE

Požeráková kost (*os pharyngeum inferior*), vývojově přeměněné páte *ceratobranchiale* (cb5) nesoucí na svém povrchu požerákové zuby (*dentis pharyngei*) svým vývojem tvoří u bolena dravého (viz. tab. 1, graf 1 a 2), stejně tak jako u ostatních paprskoploutvých ryb, důležitou výjimku v pravidle kranio-kaudálního postupu osifikace žaberních oblouků (Cubbage & Mebee, 1996, Mabee, Trendler, 1996, Wagemans, Focant, Vandewalle, 1998, Gluckmann, Huriaux, et al., 1999, Vandewalle, Chikou et al., 1999, Wagemans & Vandewalle, 1999, Wagemans & Vandewalle, 2001, Vandewalle, Germeau et al., 2005). *Ceratobranchiale* 5 začíná u bolena osifikovat (viz. obr. 70d, tab. 2, graf 2) nejen jako první kost lebky, ale současně s *cleithrem* (viz. obr. 70c, tab. 1, graf 1) i jako první segment celé opěrné soustavy. Toto zjištění je v souladu s pracemi Vandewalle, Focant, et al. (1992), Cubbage & Mebee (1996), Huysseune, Van der heyden, Sire (1998), Vandewalle, Germeau et al. (2005) a obecnou situací nalézanou u řádu Cypriniformes (máloostní), jejíž zástupci disponují cypriniformní pharyngeální denticí (Vandewalle, Huysseune et al., 1994, Mabee & Trendler, 1996, Smith & Coates, 1997, Wagemans, Focant, Vandewalle, 1998, Vandewalle, Parmentier, Chardon, 2000, Vandewalle, Germeau et al., 2005).

Osifikace *ceratobranchiale* 5 na základě barvení alizarinovou červení začíná být patrná u bolena dravého momentem kalcifikace základu třetího zubu (viz. obr. 70b, 70d, tab. 1, graf 2) (20d PF). Ke stejnému výsledku došel i Nakajima (1991) u karase stříbřitého (*Carassius auratus*) a Nakajima (1984) u larválních stadií jedenácti druhů japonských kaprovitých ryb včetně druhů *Tribolodon hakonensis*, *Zacco platypus*, kteří patří stejně jako bolen k několika málo druhům piscivorních kaprovitých ryb. Naproti tomu Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) uvádí počátek osifikace cb5 u dania pruhovaného (*Danio rerio*) již v průběhu třetího dne po oplození, kdy se zakládá v epitelu hltanu druhý zub.

Před vlastní perichondrální osifikací *ceratobranchiale* 5 (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Cubbage & Mebee, 1996, Kimmel, Miller, Moens, 2001) jsem u bolena potvrdil připojení vždy jen jediného zubu na levém i pravém *ceratobranchiale* 5 (obr. 69c, tab. 2) podobně jako Nakajima (1984, 1991) u *Zacco platypus* a Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) u dania. *Ceratobranchiale* 5 se u bolena (obr. 69c, tab. 1) během této periody nachází ve stadiu

chrupavky nabývající tyčkovitý tvar podobně tak, jak uvádí práce Huysseune, Van der heyden, Sire (1998), Cubbage & Mebee (1996) u dania nebo Nakajimy (1984) u druhů *Cyprinus carpio*, *Pseudorasbora parva*, *Pungitia herzi* a dalších druhů kaprovitých ryb Japonska. Z hlediska stadiality ontogenetického vývoje začíná *ceratobranchiale 5* bolena osifikovat během stadia E<sub>3</sub> (3. etapa embryonální fáze embryonální periody podle klasifikace ontogeneze ryb dle Černého, 1975), stejně tak jako u dania pruhovaného (Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Cubbage & Mebee, 1996). Naproti tomu Balon (1958, 1959) potvrdil osifikaci u kapra obecného (*Cyprinus carpio*) a cejna siného (*Abramis ballerus*), Černý (1975, 1977) u perlína ostrobřichého (*Scardinius erythrophthalmus*) až ve stadiu L<sub>1</sub><sup>1</sup> (1. protopterygiolarvální fáze larvální periody) a Malenínský (1988) u perlína a cejna velkého (*Abramis brama*) dokonce až ve stadiu L<sub>2</sub><sup>1</sup> (2. protopterygiolarvální fáze larvální periody).

*Ceratobranchiale 5* začíná osifikovat stejně jako ostatní *ceratobranchialia* perichondrálním způsobem na podkladu blanité lamely věnčitého tvaru (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Cubbage & Mebee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Smith & Coates, 1997, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001), jak je vidět na obr. 70b, 70d. Osifikace cb5 u bolena začíná od místa připojení prvního zubu (I) na pozici Ce0 (primární osifikační centrum), stejně jak potvrzuje u dania Huysseune, Sire, Meunier (1994), Cubbage & Mebee (1996), Huysseune, Van der heyden, Sire (1998), a šíří se radiálně po zubonosné plošce cb5 (*facies medialis*) (Nakajima 1984, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huysseune, 2000, Kimmel, Miller, Moens, 2001). Hlavní proud osifikace směřuje po dorsální části cb5 směrem k dorsálnímu apexu cb5 (k *extremitas superior*) podobně jako u dania (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Cubbage & Mebee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998). Chondrifikace cb5 postupuje kraniálním směrem, kdy dorsální část cb5 je slabě až středně silně chondrifikovaná, ventrální část je ještě nechondrifikovaná, jak zjišťuje take Cubbage & Mebee (1996), Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) u dania ve stáří tří dnů od oplození. Právě během tohoto stadia se vytváří za současné rané osifikace kostí *os basioccipitale*, *cleithrum*, *parasphenoideum*, osifikací anteriorní části struny hřbetní, ve spojení s osifikací *ceratobranchiale 5* komplex kostí lebky, který vyniká nejen brzkou osifikací, ale především svým významem v kontextu zpracování potravy před ostatními oblastmi opěrné soustavy a to nejen krania, ale obecně celé kostry (viz. obr. 71a, tab. 1, graf 1 a 2).

Ve stáří 22d PF (SL = 8,9 mm), v době kdy se připojuje druhý zub (viz. obr.29), celé *ceratobranchiale* 5 chondrifikuje včetně obou koncových partií (viz. obr. 70), ventrálního apexu (*extremitas inferior*) a dorsálního apexu (*extremitas superior*) a osifikuje v celé střední části (*facies medialis*) v podobě lamelárního kostěného prstence kolem chrupavky cb5 podobně, jak ukazuje práce Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) u dania ve stáří 4d PF.

V době kdy se objevuje kalcifikovaný základ čtvrtého zubu (viz. obr. 31), to je ve stáří přibližně 24d PF (SL = 9,35 mm), *ceratobranchiale* 5 kompletně osifikuje (viz. obr. 71b, d) mimo dorsální a ventrální vrcholovou část, t.j. není osifikované *extremitas inferior* a *extremitas superior*, podobně jako u dania ve stáří 6d PF, jak zjistili Huysseune, Van der heyden, Sire (1998).

Obecně pomalejší ontogenetický vývoj bolena oproti daniu pruhovanému (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Cabbage & Mebee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998) je stále zřetelnější, neboť právě když mizí poslední zub čtvrté larvální vývojové řady (viz. obr. 45) během 47d PF (SL = 14,6 mm) a na *ceratobranchiale* 5 je přítomno 7 zubů (viz. tab. 2) dochází ke kompletní osifikaci *ceratobranchiale* 5 a to včetně *extremitas inferior* a *extremitas superior*. Osifikace *pars dorsalis* dokonce přesahuje délku původní chrupavky cb5 a osifikace *pars ventralis* dosahuje po ventrální apex původní chrupavky cb5. Současně se začíná chrupavka cb5 postupně resorbovat. Stejně stadium popisuje Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) u dania ve stáří 10d PF.

Perichondrálně vznikající požeráková kost (*os pharyngea inferior*) u jedince ve stáří 55d PF (SL = 16,1 mm) (viz. obr. 76 B, C) i nadále zvětšuje svou velikost, na rozdíl od vlastní chrupavky *ceratobranchiale* 5, která již kompletně vymizela v dorsální části požeráku, přesto však je ještě zachována v podobě malého rudimentu ve ventrální části požeráku při artikulaci cb5 s *copula* 2 (viz. obr. 76 B, C). Chrupavka *ceratobranchiale* 5 se zcela resorbuje během juvenilní periody ontogenetického vývoje, v době kdy dochází současně k vypadnutí posledního zubu larvální dentice a transformaci v juvenilní dentici (viz. obr. 55), kdy například podle Kujawy, Mamcarze, Kucharczyka (1998) dochází k založení gonád. Údaje pro srovnání situace o postupu osifikace kosti a redukce chrupavky *ceratobranchiale* 5 během těchto popsaných stadií existence bolena u jiných rybích druhů v literatuře stále chybí.

## 5. 2. VÝVOJ PHARYNGEÁLNÍ DENTICE BĚHEM RANÉ ODONTOGENEZE

Vývoj dentice bolena dravého během rané ontogeneze, jednoho z mála dravých zástupců kaprovitých ryb (Chu, 1935, Tanasijčuk, 1952, Nikolski, 1957, Saduakasova, 1970, Lange, Dmitriyeva, Islamgazyjeva, 1975, Rolik & Rembiszewski, 1987, Kujawa, Mamcarz, Kucharczyk, 1998), je stejně jako u ostatních paprskoploutvých ryb komplexním a velice složitým mechanismem (Nakajima, 1984, 1991, Huysseune, Van der heyden, et al., 2002, Huysseune, & Witten, 2006, Kimmel, Miller, Moens, 2001, Smith & Coates, 1997, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001), který je předmětem stálého výzkumu typicky na modelovém druhu - *Danio rerio* (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Cubbage & Mebee, 1996, Frasser-Brunner, 1951, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huysseune, 2000, Huysseune, 2001, Huysseune, Van der heyden, et al., 2002, Kimmel, Miller, Moens, 2001, Smith & Coates, 1997, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001).

Pořadí založení jednotlivých požerákových zubů, posloupnost jejich připojení na určitou zubní posici na požerákové kosti (*ceratobranchiale* 5), později i náhrada požerákových zubů u bolena dravého (viz. obr. 26 - 68, tab.2) má svá pravidla podobně jako zjistil Nakajima (1984, 1994) u několika druhů japonských kaprovitých druhů ryb, Nakajimou (1987) u *Misgurnus anguillicaudatus* a *Cobitis biwae*, která jsou však stále obestřena mnoha nejistotami (Huysseune, Sire, Meunier, 1994, Cubbage & Mebee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huysseune, 2000, Huysseune, Van der heyden, et al., 2002, Huysseune, & Witten, 2006, Kimmel, Miller, Moens, 2001, Smith & Coates, 1997, Van der heyden, Wautier, Huysseune, 2001).

Během ontogeneze bolena dravého jsem rozlišil čtyři základní typy dentice (viz. obr. 67, 68) podobně tak jako Nakajima (1984), ve své studii ontogeneze larev a juvenilů několika japonských druhů kaprovitých ryb.

Larvální dentice u bolena vzniká připojením prvního zubu na zubní posici Ce 0 (viz. obr. 26, 67, 68) stejně jako zjistil Nakajima (1984, 1987, 1994) u *Zacco platypus*, *Cyprinus carpio*, *Misgurnus anguillicaudatus*, *Cobitis biwae*, dále pak Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) u dania pruhovaného. Tento zub se připojuje u bolena (viz. obr. 26), stejně tak u dania pruhovaného (Cubbage & Mebee, 1996, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998), *Cyprinus carpio*, *Pseudogobio esocinus* či *Carassius auratus* (Nakajima, 1984, 1991) na *ceratobranchiale* 5 ještě před začátkem jeho osifikace.

Zuby larvální dentice bolena se připojují na *ceratobranchiale* 5 mediálně od zubů předešlé generace (viz. obr. 27 – 42), vytváří tak další řadu, tzn. po určitou dobu vedle sebe persistují na identické zubní posici zuby více generací. V důsledku tohoto mechanismu připojování zubů dochází u larev bolena ke vzniku až čtyřřadé dentice. Víceřadost dentice u larev kaprovitých ryb popsal i Nakajima (1987, 1991), stejně tak Huysseune, Van der heyden, Sire (1998), Van der heyden & Huysseune (2000) u dania. (viz. obr. 27 – 42). K náhradě zubů dochází podle Nakajimy (1984) naráz, já jsem však u bolena pozoroval náhradu celé řady ve dvou až třech krocích (viz. obr. 27 – 42).

Zub který se připojuje na danou zubní posici jako první, nebo-li je iniciálním zubem pro danou zubní posici, má v rámci všech zubních posic požerákové kosti bolena vždy stejný tvar. Tuto skutečnost popisuje také Van der heyden & Huysseune (2000) u dania, Huysseune, Van der heyden, et al. (2002) obecně pro paprskoploutvé ryby. Typ zuby 1 (viz. obr. 19, 24b) je iniciálním typem zuby pro budoucí hlavní řadu zubů adultní dentice, typ zuby 0 (viz. obr. 18, 24a) je iniciálním zubem pro budoucí vedlejší (laterální) řadu zubů adultní dentice. Výměna tvarů zubů za následující zubní typ (vždy o jeden stupeň vyšší) začíná na posici Ce0 (posice prvně připojeného zuby) (viz. obr. 33 – stadium III), kterou ve své práci uvádí také Nakajima (1984, 1987) a Van der heyden & Huysseune, (2000) u dania. V souladu s poznatky Nakajimy (1987) pokračuje výměna typů zubů u bolena v takovém pořadí, v jakém se zuby až do této doby připojovali (viz. obr. 67, 68).

Na základě mechanismu posloupnosti připojení zubů na jednotlivé zubní posice byla larvální dentice bolena determinována jako modifikovaný A-typ larvální dentice (viz. obr. 67, 68), který popisuje ve své práci Nakajima (1984) u *Gnathopodon caeruleus* a *Pseudogobio esocinus*. Rozdíl proti mechanismu vzniku a připojování zubů u larev bolena na požerákovou kost podle klasického modelu A-typu larvální dentice spočívá v obrácené posloupnosti připojení zubů na zubních posicích An1 a Po1.

Zásadní přínos své práce spatřuji v detailním prozkoumání transformace larvální na juvenilní dentici během periodu tzv. dočasné (transientní) dentice (obr. 43 – 50, 67, 68). Na existenci a specifika této periody upozorňuje sice již Nakajima (1984), ale více se tímto problémem nezabývá. Upozorňuje nicméně, že jde o úsek složitých změn, během něhož dochází k postupnému zaujímání definitivních zubních posic zuby první (hlavní) řady adultní dentice. Zuby budoucí 1. řady adultní dentice se ze svého původně „cik-cak“ uspořádání na *ceratobranchiale* 5 postupně rovnají do jedné souvislé vertikální řady

Dalším významným momentem během první poloviny periody dočasné dentice je erupce zubu  $\alpha$ , prvního zubu budoucí 2. řady juvenilní (adultní) dentice na pozici An 1 (viz. obr. 57). Všechny dosud publikované práce se zabývají pouze mechanismy týkající se vzniku a připojení zubů budoucí hlavní řady (Huyseune, Sire, Meunier, 1994, Cabbage & Mebee, 1996, Frasser-Brunner, 1951, Huyseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huyseune, 2000, Huyseune, 2001, Huyseune, Van der heyden, et al., 2002, Kimmel, Miller, Moens, 2001, Smith & Coates, 1997, Van der heyden, Wautier, Huyseune, 2001 a další), ale zuby budoucí vedlejší juvenilní dentice se žádná z dosud publikovaných prací nezabývá.

Nejdůležitější změnou deskriptivně popsanou pomocí obr. 67 - 68, ke které během existence dočasné dentice u bolena dochází, je změna způsobu průběhu vln výměny (náhrady) zubů (angl. tooth replacement wave) a příslušnosti zubů k jednotlivým takovýmito vlnám, jež ovlivňují proces náhrady zubu na cb5. Mechanismus výměny zubů pomocí simultánního vypadnutí několika zubů v jedné vývojové řadě popisovaný také Nakajimou (1984), je postupně nahrazován obecně známým mechanismem připojení založeného na výměně zubu až po uvolnění příslušné pozice jeho předchůdcem (Huyseune, Sire, Meunier, 1994, Frasser-Brunner, 1951, Huyseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huyseune, 2000, Van der heyden & Huyseune, (2000) , Huyseune, 2001, Huyseune, Van der heyden, et al., 2002, Smith & Coates, 1997, Van der heyden, Wautier, Huyseune, 2001)

Zajímavým momentem, o kterém dostupná literatura zatím mlčí, je náhrada zubů formující se budoucí hlavní řady juvenilní dentice ještě před definitivním zánikem původní larvální dentice zuby formující se v první pomocné řady zubů (7'. řada) (viz. obr. 49).

Postupně se během periody existence dočasné dentice také snižuje počet řad simultánně připojených zubů (viz. obr. 67, 68). Nesouhlasím však s tvrzením Nakajimy (1984), že se původní víceřadá larvální dentice postupně transformuje ve výslednou dvouřadou juvenilní (adultní) dentici. Na základě výsledků sumarizující má pozorování (viz. obr. 67 – 68) mohu vyslovit mnohem přesnější závěrečnou tezi o transformaci larvální v juvenilní dentici. „ Víceřadá larvální dentice je tvořena zuby, jež dávají z vývojového hlediska vzniknout pouze zubům první (hlavní) řady juvenilní (adultní) dentice, a proto dochází k postupné transformaci v jednořadou dentici, k níž se mediálně přidává během ontogeneze další řada (viz. obr. 57 – 66), která je tvořena zuby

budoucí 2. řady adultní dentice. Její zástupci nejsou svým původem v žádném případě odvozeni od předcházejících generací zubů larvální dentice. Vzniká tedy jakýsi kompromis jednak mezi potřebou vlastnit velké, funkční zuby 1. řady uplatňující se během zpracování potravy (srv. Geyer, 1937, Nakajima, 1984, Sibbing, 1982, Vandewalle, Huysseune et al., 1994), dále pak relativním nedostatkem prostoru pro připojení většího počtu těchto zubů na *facies medialis* (viz. kapitola následující kapitola 5.3., Nakajima, 1984) a potom také potřebou nalézt dostatek prostoru pro připojení zubů vedlejší řady juvenilní dentice (viz. obr. 57 – 66).“

Zajímavým momentem vývoje dentice, který opět není popsán v dostupné literatuře, je transformace uspořádání zubů na požerákové kosti u paprskoploutvých ryb z juvenilního na adultní stav. Dvouřadost požerákových zubů, která je typická pro dospělé bolena (Chu, 1935, Rolik & Rembiszewski, 1987, Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva, 1975) se vytváří na začátku juvenilní periody odontogeneze (viz. obr. 51 – 54, 59 – 64). Z morfologického deskriptivního hlediska dochází ke srovnání jednotlivých zubních pozic do dvou navzájem rovnoběžných linií, tzv. hlavní a vedlejší (laterální) řady zubů. Uspořádání zubů na požerákové kosti lze popsat pomocí vzorce požerákových zubů (3,5 – 5,3), který se nejčastěji vyskytuje u dospělců bolena dravého (Berg, 1948 – 1949, Chu, 1935, Rolik & Rembiszewski, 1987, Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva, 1975). Proto lze usuzovat, že definitivní uspořádání zubů a s ním spojený i zubní vzorec se vytváří právě na začátku juvenilní periody odontogenetického vývoje.

Nejzajímavějším momentem odontogeneze bolena, který doposud není znám z literatury ani u dania pruhovaného, ve vztahu k průběhu samotného ontogenetického vývoje patří transformace juvenilní dentice v tzv. adultní dentici (obr. 55, 56, 65, 66) ve všech důležitých znacích, t.j. v počtu, tvaru a uspořádání zubů na požerákových kostech, k níž dochází u bolena již během první juvenilní fáze (podle tradiční klasifikace ontogenetického vývoje ryb, např. Černý, 1975). Právě jedincům řazeným do první fáze juvenilní periody (podle standartně užívané klasifikace) slouží jako potrava vedle jiných potravních komponent i plůdek kaprovitých ryb (Saduakasova, 1970). Proto lze považovat požerákový aparát z hlediska jeho morfologie, uspořádání zubů a proporčních poměrů za plně vyvinutý od dosažení odontogenetického stadia VI. (viz. obr. 16) (TL = 45 mm). Jediné co se bude spolu s růstem těla ryby stále měnit (na základě kapitoly 5.3.), je velikost požerákových kostí a zubů tak, aby velikost jednotlivých komponent požerákového aparátu (včetně zubů) odpovídala velikosti ryby



a s tím spojené velikosti přijímané potravy. Nemyslím si však, že by samotná změna v uspořádání požerákové dentice či proporcí požerákové kosti vedla k přechodu na výhradně piscivorní způsob života. Důležité je také dosažení dostatečné velikosti těla, neboť velikost přijímané potravy je přímo úměrná délce ryby (Saduakasova, 1970, Vostradovský, 1974, Nagy, 1974).

Obecně lze říci, že průběh odontogeneze bolena vždy předchází vlastní ontogenezi, jak u larválních stadií dania popisuje Van der heyden & Huysseune (2000) a Nakajima (1984) potom u dvanácti druhů kaprovitých ryb Japonska. U juvenilní a adultní periody nám tyto údaje mimo poznatků získaných o bolenovi dravém v rámci méj diplomové práce zcela v literatuře chybějí.

Na základě výše uvedených skutečností lze konstatovat, že po dosažení vhodného vzrůstu těla v poměru ku velikosti nabízených ryb (které budou bolenovi sloužit jako potrava), bolenovi z hlediska uspořádání žaberního aparátu, speciálně pak požerákového aparátu, již nic nebrání v tom, aby přešel na výhradně piscivorní způsob života. A proto lze považovat za plně vyvinutého bolena z hlediska chondrifikace, osifikace a způsobilosti k dravému způsobu života (mimo pohlavní zralosti) již juvenila, který dosáhl stáří zhruba půl roku.

### 5. 3. CHARAKTERISACE ZMĚN PROPORCÍ A TVARU POŽERÁKOVÉ KOSTI BĚHEM RANÉ ONTOGENEZE

Jak se ukázalo, zásadním vztahem pro vývoj požerákové dentice včetně uspořádání zubů na kosti, mechanismus výměny zubů či průběhu vln náhrady zubu na požerákové kosti je vztah mezi celkovou délkou ryby (délkou těla ryby) (viz. tab. 2) a délkou zubonosné plošky (*facies medialis*) (viz. tab. 2) požerákové kosti. S tvrzením Nakajimy (1984), který tvrdí, že hlavním důvodem změny počtu připojených zubů, mechanismu jejich připojení, počtu řad, způsob průběhu vln výměny zubů larvální versus juvenilní dentice je nejen zvětšení velikosti zubů, ale také snížení rychlosti růstu *facies medialis*, mohu jen částečně souhlasit. Zuby se v průběhu ontogeneze zvětšují, ale právě růstová dynamika zubonosné plošky, jak ukazují má data (tab. 2, graf 13, 14) se nemění. Tento vztah lze u bolena popsat pomocí lineární regrese (graf 13, 14, tab. 4a) a v žádném případě nedochází k exponenciálnímu růstu této plošky ve vztahu k délce požeráku během embryonální, larvální periody a následnému dramatickému poklesu rychlosti růstu tak jak tvrdí Nakajima (1984).

Dalším zajímavým zjištěním byla relativní neměnnost hodnoty koeficientu relativní šířky požeráku  $K_{RW}$  v průběhu larvální a časně juvenilní periody ontogenetického vývoje (klasifikace podle Černého, 1975). Pohybuje se kolem hodnoty 2,55 (viz. tab. 2). Porovnáme-li však hodnotu  $K_{RW}$  larválních stadií a adultních stadií, u nichž hodnota  $K_{RW}$  nabývá hodnot okolo 1,65 (viz. tab. 2), dojdeme k překvapujícímu zjištění. Oproti očekávanému obecnému trendu závislosti hodnot  $K_{RW}$  na způsobu příjmu potravy, který definoval Chu (1935) v rámci kaprovitých ryb, založeného na zvyšování hodnot  $K_{RW}$  se stoupající preferencí daného taxonu k predatornímu způsobu života, dochází naopak u bolena dravého v průběhu ontogenetického vývoje ke snížení hodnot  $K_{RW}$ . Z dostupné literatury je však známo, že larvy bolena jsou planktonofágní a detritofágní (Tanasijčuk, 1952, Vostradovský, 1974, Lange, Dmitriyeva, Islamgazyeva, 1975), juvenilové mohou přijímat jako potravu také plůdek kaprovitých ryb (Saduakasova, 1970), ale dospělci jsou výhradními piscivory (Saduakasova, 1970, Vostradovský, 1974). Proto obecnou tezi, jež vyslovil Chu (1935), považuji za velmi zdařilou, ale platící pouze při mezidruhovém srovnání adultních, nikoliv larválních nebo raně juvenilních stadií kaprovitých ryb.

Zjištěné lineární závislosti délky či šířky požerákových kostí na délce těla ryby (celkové délce) u larválních a juvenilních stadiích bolena jsou v souladu s prací Pekaře (1965) provedené na plůdku kaprovitých ryb vodní nádrže Lipno. Celkový tvar

požerákové kosti neprodělavá během larvální a časně juvenilní periody podstatnou změnu, neboť dochází současně k rovnoměrnému poklesu obou měřených úhlů ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) (viz. tab. 2) společně s isometrickým růstem jednotlivých proporcí požerákové kosti (viz. tab. 2). Současný pokles hodnot úhlů  $\alpha$ ,  $\beta$  a snižující se rychlosti růstu distální části *pars dorsalis* i *pars ventralis* během dalších etap ontogenetického vývoje (viz. tab. 2) vede k celkovému sevření tvaru požerákové kosti (*pars ventralis* a *pars dorsalis* se k sobě přibližují). Tento proces má za následek pokles hodnoty relativní šířky požerákové kosti (viz. tab. 2) a to vede právě již k výše zmiňovanému poklesu hodnoty koeficientu  $K_{RW}$  u adultních stadií bolena dravého (viz. tab. 2, 3). Proto kriticky hodnotím tvrzení Horoszewicz (1960) o ustálení tvaru požerákových kostí u ryb s celkovou délkou těla okolo 2 cm, neboť mnou studovaná stadia ještě neměla vytvořený definitivní tvar požerákové kosti ani po dosažení délky těla 45 mm.

#### 5. 4. RANÝ ONTOGENETICKÝ VÝVOJ BOLENA: CHARAKTERISACE KRITICKÉ PERIODY ODONTOGENEZE Z HLEDISKA ČASOVÉHO VYMEZENÍ A DETERMINACE KRITICKÉHO VÝVOJOVÉHO STADIA

Pro charakterisaci a výzkum odontogeneze je velice důležité nalézt během ontogenetického vývoje ryb takovou periodu, během které se zakládají a následně pak i připojují první zuby (Huysseune & Sire, 1995, Huysseune, Van der heyden, Sire, 1998, Huysseune, 2001, Kimmel, Miller, Moens, 2001, Huysseune, & Witten, 2006). Podle Kimmela, Ballarda et al. (1995), Huysseune, Van der heyden, Sire (1998) připadá toto kritické odontogenetické období na druhou polovinu embryonální a první polovinu larvální periody ontogenetického vývoje. Tyto dvě ontogenetické periody od sebe odděluje začátek líhnutí jiker (Balon, 1958, 1959, Černý, 1977, Krupka, 1988, Kimmel, Ballard et al., 1995 a další). Na základě získaných dat o době líhnutí jiker (viz. tab. 7 – kapitola 4.5.), dosaženém ontogenetickém stupni během líhnutí a následným hodnocením rychlosti ontogenetického vývoje bolena v průběhu larvální a rané juvenilní periody (viz. tab. 1) jsem zjistil, že mnou zjištěná hodnota indexu počtu denních stupňů i ontogenetické stadium během kulení plůdku bolena dravého, tzn. 213, respektive 235 denních stupňů a stadium  $F_2 - F_3$ , se shodují s prací Vostradovského & Váhy (1981). Tyto údaje však neodpovídají hodnotám uváděným v práci Lange, Dmitriyeva, Islamgazyjeva (1975), kteří udávají období masivního kulení plůdku při teplotě vody 15 - 22°C ( $\bar{t}_{H_2O} = 18,1^\circ\text{C}$ ) již v průběhu 5. dne od oplození (t.j. 90,5 denních stupňů) a celková doba kulení trvala pouze 1,5 hodiny. V mém případě toto období trvalo 2 dny. Protože však v práci Lange, Dmitriyeva, Islamgazyjeva (1975) nebyly dodrženy zásady kultivace jiker v prostředí s konstantní teplotou vody, nepovažuji závěry této práce za důvěryhodné, neboť jak prokázal např. Peňáz (1973) u pamy obecné, zvýšení hodnot o čtyři stupně měl za následek zkrácení doby inkubace téměř na polovinu.

Porovnáme-li raný ontogenetický vývoj bolena na základě hodnot počtu denních stupňů a dosaženého stadia během líhnutí, které uvádím ve své diplomové práci, s ostatními druhy kaprovitých ryb na základě údajů z literatury, zjistíme, že bolen dravý má výrazně delší raný ontogenetický vývoj. Proti jelci tloušti (*Leuciscus cephalus*), který je považován za nejbližšího u nás žijícího příbuzného bolena dravého (Kottelat, 1997) a to nejen typem dentice (Berg, 1948 – 1949), má bolen více jak dvojnásobnou hodnotu počtu denních stupňů (Prokeš & Peňáz, 1980), podobně jako proti parmě obecné (*Barbus barbus*) (Peňáz, 1973, Krupka, 1988), oproti kapru

obecnému (*Cyprinus carpio*) dokonce trojnásobně vyšší hodnotu počtu denních stupňů (Balon, 1958). Cejn siný (*Abramis ballerus*) je charakterisován podle práce Balona (1958) hodnotou 58 denních stupňů. Stejný údaj platí i v případě dania pruhovaného (*Danio rerio*) na základě prací Kimmela, Ballarda et al. (1995), Huysseune, Van der heyden, Sire (1998), kdy doba inkubace jiker při teplotě vody 28°C trvala 48 hodin. Z toho plyne, že délka inkubace jiker bolena, stejně tak i následný raný ontogenetický vývoj, trvá téměř čtyřnásobnou dobu než u dania pruhovaného, modelového organismu pro všechny recentní odontogenetické studie kaprovitých ryb. Tento údaj však musíme snížit o hodnotu, která činí rozdíl v době inkubace na základě dosaženého stupně ontogenetického vývoje během líhnutí, kdy bolen se líhne ve stadiu F<sub>2</sub> (viz. kapitola 4.5.) a danio ve stadiu E<sub>3</sub> (viz. výše citované práce). Na základě této korekce nám vyjde, že bolen má oproti daniu více jak dvojnásobnou délku doby inkubace jiker. Ty se vyvíjejí za mnohem nižších teplot vody než jikry dania. Proto se stává vývoj bolena na základě prostého počtu dní potřebných k vykulení jiker ještě delší, téměř více jak osminásobný proti ranému vývoji dania. Tato skutečnost nám nabízí mnohem snažší možnost nalezení, zachycení a popsání hledaných kritických odontogenetických stadií, která mohou být různě definována v závislosti na typu zamýšleného výzkumu, oproti současnému modelovému organismu, daniu pruhovanému.

## 6. ZÁVĚR

Moje diplomová práce představuje pilotní studii pro využití bolena dravého jako modelového druhu pro studium časně ontogenese kraniálních a dentálních struktur paprskoploutvých ryb. Na rozsáhlém experimentálním souboru jednotlivých vývojových stadií (celkem nasbíraných 3000 jedinců) jiker, embryí, larev a juvenilních ryb (do stadia 187 d PF) byly vypracovány optimální techniky experimentálního chovu, sběru a technického zpracování embryonálního materiálu. Souběžně byly vyzkoušeny a podstatným způsobem modifikovány různé postupy histologické analýzy, barvení a projasňování totálních preparátů a vypracována metodika barvení a řezání organismů s velkým žloutkovým váčkem. Na základě materiálu připraveného těmito postupy (295 totálních preparátů a 30 jedinců zpracovaných technikou seriálních histologických řezů), dále byl sestaven podrobný aparát morfometrických a deskriptivních postupů umožňujících charakterisovat postup ontogenetických transformací kraniálních, branchiálních a dentálních struktur, včetně popisu jednotlivých typů zubů a sestavení aparátu jejich tvarové klasifikace.

Pomocí tohoto aparátu byly sestaveny detailní charakteristiky jednotlivých stadií ontogenese se zvláštním zřetelem k vývoji (a) *crania*, (b) žaberních elementů, postupu jejich chondrifikace a osifikace a zejména pak (c) pharyngeální dentice, chondrifikačním, osifikačním a proporčním charakteristikám *ceratobranchiale 5* během rané ontogenese. Tímto postupem byly současně zmapovány charakteristické momenty ontogenetické dynamiky příslušných struktur a mimo jiné ukázáno, že:

(1) V průběhu ontogenese dochází k radikální změně způsobu výměny zubů resp. průběhu vln zubní výměny (angl. tooth replacement wave) a příslušnosti zubů k jednotlivým takovým vlnám, jež ovlivňují proces náhrady zubu na *cb5*. Mechanismus simultánní výměny celé řady zubů ve dvou až třech krocích je postupně nahrazován mechanismem připojení založeného na připojení zubu až po uvolnění příslušné zubní pozice jeho předchůdcem. K této přestavbě dochází na přelomu larvální a juvenilní periody ontogenetického vývoje a u zkoumaného druhu představuje dobře odlišitelné časové období označené jako perioda dočasné (transientní) dentice.

(2) Během této periody existence dočasné dentice se snižuje počet řad simultánně připojených zubů. Oproti stávajícím názorům ukazují mé výsledky, že (2.1) víceřadá larvální dentice je tvořena zuby, jež dávají z vývojového hlediska vzniknout pouze zubům první (hlavní) řady juvenilní (adultní) dentice, a proto dochází k postupné

transformaci v jednořadou dentici. (2.2) Zuby budoucí 2. řady adultní dentice se přidávají k první juvenilní řadě mediálně. Její zástupci nejsou svým původem v žádném případě odvozeni od předcházejících generací zubů larvální dentice. (2.3) Uvedený mechanismus je interpretován jako kompromisní ontogenetické řešení funkčních tlaků na maximalisaci velikosti funkčních zubů 1. řady, uplatňující se během zpracování potravy, a relativního nedostatku prostoru pro připojení většího počtu těchto zubů na *facies medialis*, ale také potřeby nalézt dostatek prostoru pro připojení zubů vedlejší řady juvenilní dentice.

(3) Transformace uspořádání zubů na požerákové kosti z juvenilního na adultní stav zahrnuje (3.1) přeformování dvouřadého uspořádání na začátku juvenilní periody odontogeneze, (3.2) srovnání jednotlivých zubních posic do dvou navzájem rovnoběžných linií, tzv. hlavní a vedlejší (laterální) řady zubů.

(4) Uspořádání zubů na požerákové kosti lze od popsat u raně juvenilních stadií pomocí vzorce požerákových zubů (3,5 – 5,3) a lze usuzovat, že definitivní uspořádání zubů a s ním spojený i zubní vzorec se vytváří právě na začátku juvenilní periody ontogenetického vývoje.

(5) Obecně lze říci, že průběh odontogeneze bolena vždy předchází vlastní ontogenezi. Tato skutečnost byla popsána u larválních stadií dania a u dvanácti druhů japonských kaprovitých ryb. Na základě poznatků získaných o bolenovi dravém lze analogické trendy vysledovat i během juvenilní a adultní periody ontogeneze.

(6) Odontogeneze pharyngeální dentice probíhá současně s morfologickými přestavbami *ceratobranchiale* 5, které však představuje strukturu, vykazující z hlediska ontogeneze řadu specifik.

(7) *Ceratobranchiale* 5 začíná u bolena osifikovat nejen jako první kost lebky, ale současně s *cleithrem* i jako první segment celé opěrné soustavy. V tomto směru představuje důležitou výjimku v pravidle kranio-kaudálního postupu osifikace žaberních oblouků. Dále lze konstatovat, že (7.1.) osifikace cb5 u bolena začíná podobně jako u dania pruhovaného od místa připojení prvního zubu (I) na posici Ce0 (primární osifikační centrum) a šíří se radiálně po zubonosné plošce cb5 (*facies medialis*). (7.2) Hlavní proud osifikace směřuje po dorsální části cb5 směrem k dorsálnímu apexu cb5 (k *extremitas superior*), přičemž chondrifikace cb5 postupuje kranialním směrem, kdy dorsální část cb5 je slabě až středně silně chondrifikovaná, ventrální část je ještě nechondrifikovaná. Během tohoto stadia se vytváří za současné rané osifikace kostí *os basioccipitale*, *cleithrum*, *parasphenoideum*, perichondrální

osifikací anteriorní části struny hřbetní, ve spojení s osifikací *ceratobranchiale* 5, komplex kostí lebky, který vyniká nejen brzkou osifikací, ale především svým významem v kontextu zpracování potravy před ostatními oblastmi opěrné soustavy a to nejen krania, ale obecně celé kostry. (7.4) Ve stáří 22d PF (SL = 8,9 mm), v době kdy se připojuje druhý zub, celé *ceratobranchiale* 5 chondrifikuje včetně obou koncových partií, ventrálního apexu (*extremitas inferior*) a dorsálního apexu (*extremitas superior*) a osifikuje v celé střední části (*facies medialis*) v podobě lamelárního kostěného prstence kolem chrupavky cb5. Toto stadium odpovídá situaci u dania ve stáří 4d PF. (7.5) V době kdy se objevuje kalcifikovaný základ čtvrtého zubu, to je ve stáří přibližně 24d PF (SL = 9,35 mm), *ceratobranchiale* 5 kompletně osifikuje mimo dorsální a ventrální vrcholovou část (t.j. *extremitas inferior* a *extremitas superior* dosud bez osifikace), podobně jako u dania ve stáří 6d PF. (7.6) Obecně pomalejší ontogenetický vývoj bolena oproti daniu je stále zřetelnější, neboť ke kompletní osifikaci *ceratobranchiale* 5 a to včetně *extremitas inferior* a *extremitas superior* dochází teprve, když mizí poslední zub čtvrté larvální vývojové řady během 47d PF (SL = 14,6 mm) a na *ceratobranchiale* 5 je přítomno 7 zubů. (7.7) Perichondrálně vznikající požeráková kost (*os pharyngea inferior*) u jedince ve stáří 55d PF (SL = 16,1 mm) i nadále zvětšuje svou velikost, na rozdíl od vlastní chrupavky *ceratobranchiale* 5, která již kompletně vymizela v dorsální části požeráku, přesto však je ještě zachována v podobě malého rudimentu ve ventrální části požeráku při artikulaci cb5 s *copula* 2. Chrupavka *ceratobranchiale* 5 se zcela resorbuje během juvenilní periody ontogenetického vývoje, v době kdy dochází současně k vypadnutí posledního zubu larvální dentice a transformaci v juvenilní dentici.

(8) Přítomnost nepárového ventrálního elementu *basibranchiale* 5, který je posléze integrován s chrupavkou *basibranchiale* 4 v chondrifikovaný segment *copula* 2, představuje další důležité zjištění, které dokládá dosud nepopsaný segment 5. branchiálního žaberního oblouku.

Celkově lze konstatovat, že ve srovnání s universálním modelovým objektem - daniem pruhovaným, charakterisuje bolena dravého výrazně pomalejší ontogenetický vývoj, jenž umožňuje sledovat jednotlivé fáze morfogenese žaberního aparátu a pharyngeální dentice včetně dosud nepopsaných detailů transformační dynamiky těchto struktur.



## 7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Balon, E., K. (1958): Vývoj dunajského kapra (*Cyprinus carpio* L.) v priebehu predlarvalnej fázy a larválnej periódy. Biologické Práce, 4(6): 5 – 54.
- Balon, E., K. (1959): Die embryonale und larvale Entwicklung der Donauzope (*Abramis ballerus* subs.). Biologické Práce, 5(6): 5 – 76.
- Baruš, V., Oliva, O. et al. (1995a): Mihulovci (*Petromyzontes*) a Ryby (*Osteichthyes*) (1). Fauna ČR a SR. ACADEMIA, nakladatelství AVČR, 1. vydání, 623 pp., Praha.
- Baruš, V., Oliva, O. et al. (1995b): Mihulovci (*Petromyzontes*) a Ryby (*Osteichthyes*) (2). Fauna ČR a SR. ACADEMIA, nakladatelství AVČR, 1. vydání, 693 pp., Praha.
- Belogurov, A. (1940): Succession of pharyngeal teeth in the wild carp, *Cyprinus carpio* (L.). Comptes rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'URSS, 29 (2): 155 – 159.
- Berg, L., S. (1948-1949): Ryby presnych vod SSSR i sopredel'nyh stran. Izd. AN SSSR, Č.1, 1948, 466 pp., Č.2, 1949, pp. 469 - 925, Č.3, 1949, pp. 929 – 1381. Moskva.
- Cavender, T., M. (1991): The fossil record of the Cyprinidae. In: Winfield, I., J., Nelson, J., S., eds.: Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and Exploitation. Chapman & Hall. New York. 34 - 54.
- Chu, Y., T. (1935): Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution. Biological Bulletin of St. John's University, 2: 1 – 225.
- Cubbage, C., C., Mebee, P., M. (1996): Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, *Cyprinidae*). Journal of Morphology, 229: 121 – 160.
- Černý, K. (1977): Vývoj plotice, tloušťě a perlína s ekologickými poznámkami o ranných vývojových stádiích plotice a okouna. Kandidátská disertační práce, katedra zoologie Přf UK v Praze, 450 pp., Praha
- Černý, K. (1977): The early development of chub – *Leuciscus cephalus* (L., 1758), rudd – *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) and roach – *Rutilus rutilus* (L., 1758). Acta Universitatis Carolinae – Biologica, 3: 1 – 149.

- Demska-Zakes, K., Kujawa, R., Hliva, P., Mamcarz, A., Kucharczyk, D., Buczkowska, E. (1998): Sex differentiation of asp (*Aspius aspius* L.). C. J. Anim. Sci., 43 (9): 439 - 440.
- Dingerkus, G., Uhler, L., D. (1977): Enzyme clearing and alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technol., 52: 229-232.
- Drozd, B. (2001): Požerákové zuby kaprovitých ryb – *Abramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Gobio gobio*, *Leuciscus cephalus*, *Alburnus alburnus* a *Rutilus rutilus*. Práce SOČ, Gymnázium Vlašim, 68 pp., Vlašim. (nepubl.)
- Drozd, B. (2004): Požerákové kosti a zuby našich ryb. Seminární práce, katedra zoologie PřF UK v Praze, 75 pp., Praha. (nepubl.)
- Eastman, J., T. (1977): The pharyngeal bones and teeth of catostomid fishes. The American Midland Naturalist, 97 (1): 68 – 88.
- Eastman, J., T., Underhill, J., C. (1973): Intraspecific variation in the pharyngeal tooth formulae of some cyprinid fishes.
- Fink, W., L. (1981): Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in Actinopterygian fishes. Journal of Morphology, 167: 167 – 184.
- Fraser-Brunner, A. (1951): The ocean sunfishes (family Molidae). Bulletin of the British Museum – Natural History (Zoology Series), 1: 87 – 121.
- Frič, A. (1908): České ryby a jich cizopasníci. 2. vydání. 78pp., Praha.
- Gasowska, M. (1980): Osteological and morphological evidence for lack of close affinity between the genera *Abramis* Cuv. and *Notemigonus* Raf. (Pisces, *Cyprinidae*). Annales zoologici, 35 (12): 193 - 203, Polska Akademia Nauk, Warszawa.
- Gegenbauer, C. (1898): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wibellosen. Verlag von Wilhelm Engelmann, 1. vydání, 978 pp., Leipzig.
- Gerstmayer, R., Romig, T. (2003): Sladkovodní ryby Evropy. Víkend, 366 pp., Praha, přeložil: Peňáz, M., z něm. originálu: Die Süßwasserfische Europas. Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co, Stuttgart, 1998.
- Geyer, E. (1937): Der zeitliche Ablauf der Bezahnung und des Zahnwechsels bei *Cyprinus carpio* L., unter besonderer Berücksichtigung des einsommrigen Karpfens, Inaugural-Dissertation genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der Philosophischen Fakultät der Universität Leipzig, Morphologisches Jahrbuch (80): 280 - 354, 18 obr., Leipzig.

- Gluckmann, I., Huriaux, F., Focant, B., Vandewalle, P. (1999): Postembryonic development of the cephalic skeleton in *Dicentrarchus labrax* (Pisces, Perciformes, *Serranidae*). *Bulletin of Marine Science*, 65 (1): 11 – 36.
- Grote, W., Vogt, C., Hofer, B. (1909): Die Süßwasserfische von Mittel-Europa, 1. vydání, Commissions Verlag von Wilhelm Engelmann, 558 pp., Lipsko.
- Hanel, L. (1998a): Svět zvířat VIII. Ryby (1). Albatros, 1. vydání, 150pp., Praha.
- Hanel, L. (2001): Naše ryby a rybaření, nakl. Brázda, 1. vydání, 288 pp., Praha.
- Horoszewicz, L. (1960): Wartość kości gardłowych dolnych (*ossa pharyngea inferiora*) jako kryteriów gatunkowego oznaczania ryb karpíowatych (*Cyprinidae*). *Roczniki nauk rolniczych*, 75 (2): 237 – 258.
- Howes, G. (1981): Anatomy and phylogeny of the Chinese major carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr., 1860. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 41(1): 1 – 52.
- Huyseune, A., Sire, J.-Y., Meunier, F., J. (1994): Comparative study of the lower pharyngeal jaw structure in two phenotypes of *Astatoreochromis alluaudi* (Teleostei: *Cichlidae*). *Journal of Morphology*, 221: 25- 43.
- Huyseune, A., Sire, J. – Y. (1995): Pharyngeal tooth development and replacement in relation to dietary changes in cichlid fishes. *Connective Tissue Research*, 33: 554.
- Huyseune, A., Sire, J.-Y. (1998): Evolution of patterns and processes in teeth and tooth-related tissues in non-mammalian vertebrates. *Eur. J. Oral. Sci.*, 106 (suppl. 1): 437 – 481.
- Huyseune, A., Van der heyden, C., Sire, J.-Y. (1998): Early development of the zebrafish (*Danio rerio*) pharyngeal dentition (Teleostei, *Cyprinidae*). *Anat. Embryol.*, 198: 285 - 305.
- Huyseune, A. (2000): Developmental plasticity in the dentition of a heterodont polyphyodont fish species. In: Teaford, M., F., Smith, M., M., Ferguson, M., W., eds: *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge University Press. Cambridge. 231 – 242.
- Huyseune, A. (2001): Eruption of zebrafish teeth: the role of pharyngeal mucosa. *Journal of Morphology*, 248: 244.
- Huyseune, A., Van der heyden, C., Verreijdt, L. Wautier, K., Van Damme, N. (2002): Fish dentitions as paradigms for odontogenetic questions. *Connective Tissue Research*, 43: 98 – 102.

- Huysseune, A., Witten, E. (2006): Developmental mechanisms underlying tooth patterning in continuously replacing osteichthyan dentitions. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)*, 306 (Serie B): 204 – 215.
- Kerr, T. (1958): Development and structure of some Actinopterygian and Urodele teeth. *Proc. Soc. Lond.*, 133: 401 – 422.
- Kimmel, Ch., B., Ballard, W., W., Kimmel, S., R., Ullmann, B., Schilling, T., F. (1995): Stages of embryonic development of the zebrafish. *Developmental Dynamics*, 203(3): 253 – 310.
- Kimmel, Ch., B., Miller, C., T., Moens, C., B. (2001): Specification and Morphogenesis of the zebrafish larval head skeleton. *Developmental Biology*, 233: 239 - 257.
- Kottelat, M. (1997): European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non – systematists and comments on nomenclature and conservation. *Biologia*, 52 (Suplement 5): 1 – 272.
- Krupka, I. (1988): Early development of the barbel (*Barbus barbus* (L., 1758)). *Práce Ústavu Rybářstva a Hydrobiologie*, 6: 115 – 138.
- Kryžanovskij, S., G. (1949): Ekologo-morfologičeskije zakonomernosti razvitiya karpovyh, vjunovyh i somovyh ryb (Cyprinoidei i Siluroidei). *Tr. Inst. morf. živ. AN SSSR*, 1: 5 – 332.
- Krupauer, V., Jirásek, J., Kálal, L. (1980): *Cvičení z rybářství*. Vysoká škola zemědělská v Praze, 1. vydání, 163 pp., Praha.
- Kujawa, R., Mamcarz, A., Kucharczyk, D. (1998): Biotechnology of reproduction and breeding of asp (*Aspius aspius* L.). *C. J. Anim. Sci.*, (43) 9: 396.
- Lange, N., O., Dmitriyeva, E., N., Islamgazyeva, R., B. (1975): Osobennosti razvitiya zhrecha *Aspius aspius* L. nižnego tečeniya r. Ural. In: Disher, N., N., eds.: *Features in the developing of fish under various natural and experimental conditions*. Nauka. Moscow. 3 – 33.
- Langille, R., M., Hall, B., K. (1987): Development of the head skeleton of the Japanese Medaka, *Oryzias latipes* (Teleostei). *Journal of Morphology*, 193: 135 – 158.
- Liem, K., F., Greenwood, P., H. (1981): A functional approach to the phylogeny of the pharyngognath teleosts. *American Zoologist*, 21: 83 – 101.
- Mabee, P., M., Trendler, T., A. (1996): Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleostei: Percomorpha): Intraspecific variation and interspecific comparisons. *Journal of Morphology*, 227: 249 – 287.

- Mabee, P., M., Aldridge, E., Warren, E., Helenurm, K. (1998): Effect of clearing and staining on the fish lenght. *Copeia*, 2: 346 – 353.
- Malenínský, M. (1988): Časná stádia ontogenetického vývoje kříženců cejna velkého s perlínem ostrobřichým (*Abramis brama* x *Scardinius erythrophthalmus*) a jeho srovnání s vývojem rodičovských druhů. Diplomová práce, katedra zoologie Přf UK v Praze, 88 pp., Praha.
- Metscher, B., D., Ahlberg, P., E. (1999): Zebrafish in Context: Uses of a laboratory model in comparative studies. *Developmental Biology*, 210: 1 – 14.
- Nagy, Š. (1974): Potrava a potravné vztáhy ryb dunajského ramena Žofin. Závěrečná zpráva Laboratoria rybářstva a hydrobiologie, Bratislava (nepubl.).
- Nakajima, T. (1987): Development of pharyngeal dentition in cobitid fishes, *Misgurnus anguilicaudatus* and *Cobitis biwae*, with consideration of evolution of cypriniform dentitions. *Copeia*, 1:208 – 213.
- Nakajima, T. (1991): The appearance pattern of tooth germs in the round crucian carp (*Carassius auratus grandoculis*). *Japanese Journal of Ichthyology*, 38 (2):219 – 225.
- Nakajima, T. (1984): Larval versus adult pharyngeal dentition in some japanese cyprinid fishes. *Journal of Dental Research*, 63 (9): 1140 – 1146.
- Nelson, J., S. (1994): Fishes of the world. John Wiley & Sons, 3.vydání, 345 pp., New York.
- Nikolski, G., W. (1957): Spezielle Fischkunde. Veb Deutscher Verlag der Wissenschaften, 632 pp, Berlin, přeložil: Hentschel, F., J., z rus.originálu: Г. В. Никольский (1954): Частная ихтиология, Государственное издательство, Советская наука, Москва , 1954.
- Pekař, Č. (1965): Příspěvek k rozlišení plůdku kaprovitých ryb (*Cyprinide*) z údolní nádrže Lipno, práce VÚRH Vodňany, 5: 171 – 213.
- Peňáz, M. (1973): Embryonic development of the barb, *Barbus barb* (Linnaeus, 1758). *Zoologické Listy*, 22 (4): 363 – 374.
- Prokeš, M., Peňáz, M. (1980): Early development of the chub, *Leuciscus cephalus*. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovacae Brno*, 14 (7): 1 – 40.
- Ramaswami, L., S. (1955): Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies: 7. The apparatus of *Cyprininae* (*Cyprinidae*). *Acta Zoologica*, 36: 190 – 240.

- Rolik, H., Rembiszewski, J., M. (1987): Ryby i kragłouste. Polskie Towarzystwo Hydrobiologiczne, Warszawa, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 316 pp., Warszawa.
- Saduakasova, R., E. (1970): Pitanie molodi sudaka i žerecha v nizoviyach reki Ural. Sb. Rybnyie resursy vodoemov Kazachstana i nich ispolzovanie, vyp. b. Alma – Ata, Izd. Nauka. Kaz. SSSR.
- Shepherd, C., E. (1912): The pharyngeal teeth of fishes. *The Zoologist*, 16 (IV. serie): 201 – 209.
- Sibbing, F., A. (1982): Pharyngeal mastication and food transport in the carp (*Cyprinus carpio* L.): A cineradiographic and electromyographic study. *Journal of Morphology*, 172: 223 – 258.
- Smith, M., M., Coates, M., I. (1997): Evolutionary origins of teeth and jaws: developmental models and phylogenetic patterns. In: Teaford, M., F., Smith, M., M., Ferguson, M., W., eds.: *Teeth: Development, function and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Smith, M., M., Coates, M., I. (1998): Evolutionary origins of vertebrate teeth: phylogenetic patterns and developmental evolution. *Eur. J. Oral. Sci.*, 106 (suppl. 1): 483 - 501.
- Song, J., Parenti, L., R. (1995): Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage and nerves. *Copeia*, 1: 114 – 118.
- Tanasijčuk, V., S. (1952): Nerest ryb v reke Ural. *Trudy Kasp. bass. filiala UNIRO*, t. 12, Astrachaň.
- Taylor, W., R. (1967): An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 122 (3396): 1 – 17.
- Terofal, F. (1997): Sladkovodní ryby. Ikar, 287 pp., Praha, přeložil: Kůs, E., z něm. originálu: *Süßwasserfische*. Mosaik Verlag GmbH, München, 1984.
- Urbanowicz, K. (1956): *Osteologia karpia*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1. vydání, 96 pp., Warszawa.
- Urbanowicz, K. (1960): Wymiana zębów gardłowych u *Leucaspis delineatus* (Heckel), *Zeszyty naukowe Uniwersytetu Łódzkiego, Seria II*, 7: 55 – 67.
- Van der heyden, C., Wautier, K., Huysseune, A. (2001): Toth succession in the zebrafish (*Danio rerio*). *Archives of Oral Biology*, 46: 1051 – 1058.

- Vandewalle, P., Focant, B., Huriaux, F., Chardon, M. (1992): Early development of cephalic skeleton of *Barbus barbus* (Teleostei, Cyprinidae). J. Fish Biol., 41: 43 – 62.
- Vandewalle, P., Huysseune, A., Aerts, P., Verraes, W. (1994): The pharyngeal apparatus in teleost feeding. In: Bels, V., Chardon, M., Vandewalle, P., eds.: Advances in comparative and environmental physiology. Springer Verlag. Berlin. 59 - 89.
- Vandewalle, P., Laleye, P., Focant, B. (1995): Early development of cephalic bony elements in *Chrysichthys auratus* (Geoffroy Saint Hilaire, 1808) (Pisces, Siluriformes, *Claroteidae*). Belg. J. Zool., 125 (2): 329 – 347.
- Vandewalle, P., Gluckmann, I., Baras, E., Huriaux, F., Focant, B., (1997): Postembryonic development of the cephalic region in *Heterobranchus longifilis*. J. Fish Biol., 50: 227 – 253.
- Vandewalle, P., Gluckmann, I., Wagemans, F. (1998): A critical assessment of the alcian blue/alizarine double staining in fish larvae and fry. Belg. J. Zool., 128 (1): 93 – 95.
- Vandewalle, P., Chikou, A., Laléyé, P., Parmentier, E., Huriaux, F., Focant, B., (1999): Early development of the chondrocranium in *Chrysichthys auratus*. J. Fish Biol., 55: 795 – 808.
- Vandewalle, P., Parmentier, E., Chardon, M. (2000): The branchial basket in teleost feeding. Cybium, 24(4): 319 – 342.
- Vandewalle, P., Germeau, G., Besancenet, P., Parmentier, E., Baras, E. (2005): Early development of the head skeleton in *Brycon moorei* (Pisces, Ostariophysi, *Characidae*). J. Fish Biol., 66: 996 – 1024.
- Van der heyden, C., Huysseune, A. (2000): Dynamics of tooth formation and replacement in the zebrafish (*Danio rerio*) (Teleostei, *Cyprinidae*). Developmental Dynamics, 219: 486 – 496.
- Vasněcov, V., V. (1948): Etapy razvitija sistemy organov svjazannyh s pitaniem u lešča, vobly i sazana. In: Lange, N., O., Vasněcov, V., V., Kryžanovskij, S., G., eds.: Sb. Morf. osob. opred. pitanije lešča, vobly i sazana na vseh stadijach razvitija. AN SSSR, Moskva – Leningrad: 233 – 253.
- Vlček, V. et al. (1984): Zeměpisný lexikon ČSR – Vodní toky a nádrže. Academia, nakladatelství ČSAV, 1. vydání, 316 pp., Praha.

- Vostradovský, J. (1974): K biologii bolena (*Aspius aspius* L.) ve vodárenské údolní nádrži Švihov (Želivka). C. J. Anim. Sci., (19) 9: 683 – 688.
- Vostradovský, J., Váša, J. (1981): Bolen dravý (*Aspius aspius* L.) – nový objekt umělého odchovu. Buletin VÚRH Vodňany, 17 (3): 133 - 141.
- Wagemans, F., Focant, B., Vandewalle, P. (1998): Early development of the cephalic skeleton in the turbot. J. Fish. Biol., 52: 166 – 204.
- Wagemans, F., Vandewalle, P. (1999): Development of the cartilagenous skull in *Solea solea*: trends in Pleuronectiformes. Annales des Sciences Naturelles, 1: 39 – 52.
- Wagemans, F., Vandewalle, P. (2001): Development of the bony skull in common sole: brief survey of morpho-functional aspects of ossification sequence. J. Fish. Biol., 59: 1350 - 1369.



# **PŘÍLOHY I**

**Protokoly o použitých metodikách barvení chrupavky, kosti a  
projasňování celých jedinců**

## **METODIKY BARVENÍ CHRUPAVKY, KOSTI A PROJASŇOVÁNÍ CELÝCH JEDINCŮ**

Ve všech použitých a dále popsanych metodikách je vynechán krok odbarvování roztokem peroxidu vodíku, neboť žádné ze zkoumaných stádií nedosáhlo takového stupně pigmentace těla, jež by znemožňovalo pozdější analýzu osifikace, chondrifikace u projasněných jedinců. Navíc malé množství pigmentu bylo odstraněno již působením vodného roztoku KOH. Zařazením kroku odbarvování peroxidem vodíku u larválních a raně juvenilních stádií riskujeme vždy nebezpečí celkové destrukce probarveného vzorku.

Pozn.2: Eviscerační krok, který předchází všem krokům v procesu barvení a projasňování celých jedinců, jsem použil jen u jedinců s TL větší než 21 mm (tzn. od 80d PF). Eviscerace zahrnuje odstranění očních bulv, kůže se šupinami a vnitřností z břišní dutiny.

Použité roztoky histologických barviv:

<b>1) pracovní roztok aciánové modři</b>	<b>2) zásobní roztok alizarinové červeně</b>
20 mg alcian blue 8 GX (fa Sigma)	0,7 g práškového alizarinu Red S (fa Sigma)
70 ml 96% ethanolu	380 ml 96% ethanolu
30 ml 100% kyseliny octové (fa Sigma)	

### **POUŽITÉ METODIKY**

Pro nabarvení a projasnění celých jedinců jsem použil celkově šest metodických postupů, které jsou dále označovány jako Metodika I až Metodika VI

#### **Metodika I.: Diferenciální barvení a projasňování chrupavky a kosti**

**(bez použití enzymu)**

1. Omytí zafixovaného jedince uloženého v 4% vodném roztoku PFA (nebo 4% vodném roztoku formalínu) v destilované vodě (DW) přes noc.
2. Barvení chrupavky v pracovním roztoku alcianové modři po dobu, jež závisí na dosažené celkové délce ryby:
  - TL do 10 mm : 30 minut
  - TL od 11 mm do 25 mm: 60 minut
  - TL nad 25 mm: 90 minut

pozn.: na 1 jedince bylo použito 10 ml barvicího roztoku alcian blue

3. Promytí vzorku v 96% ethanolu z důvodu zbavení a vyplavení přebytečné alcianové modři z okolních tkání přes noc.

4. Převedení vzorku sestupnou alkoholovou řadou z prostředí 96% ethanolu až do destilované vody:

a) 75% ethanol - 10 hodin

b) 50% ethanol - 10 hodin

c) 25% ethanol - 10 hodin

d) 10% ethanol - 10 hodin

e) destilovaná voda - přes noc

5. Barvení kostěnných struktur v pracovním roztoku alizarinové červeně vzniklého smísením zásobního roztoku alizarinové červeně s vodným roztokem hydroxidu draselného v následujícím poměru:

- pro jedince s TL < 10 mm: 4 ml zásobního roztoku alizarinové červeně + 100 ml 0,25% vodného roztoku KOH

- pro jedince s TL = 10 - 20 mm: 6 ml zásobního roztoku alizarinové červeně + 100 ml 0,5% vodného roztoku KOH

- pro jedince s TL = 21 - 30 mm: 8 ml zásobního roztoku alizarinové červeně + 100 ml 0,8% vodného roztoku KOH

- pro jedince s TL > 30 mm: 10 ml zásobního roztoku alizarinové červeně + 100 ml 1% vodného roztoku KOH

a po dobu:

- pro jedince s TL < 20 mm: 24 hodin

- pro jedince s TL = 20 - 30 mm: 48 hodin

- pro jedince s TL > 30 mm: 70 hodin

pozn.: na 1 jedince bylo použito 15 ml barvicího roztoku alizarin Red S

6. Promytí vzorku ve vodném roztoku KOH z důvodu vyplavení přebytečné alizarinové červeně z okolních tkání. Koncentrace tohoto roztoku a doba pobytu vzorku v něm závisí na dosažené TL:

- pro jedince s TL < 10 mm je doporučena lázeň v 0,5% vodném roztoku KOH po dobu 1 hodiny

- pro jedince s TL = 10 - 20 mm je doporučena lázeň v 0,5% vodném roztoku KOH po dobu 24 hodin

- pro jedince s TL > 20 mm je doporučena lázeň v 1% vodném roztoku KOH po dobu 48 hodin

7. Macerace, prosvětlení tělních tkání a převedení vzorku přes vzestupnou řadu glycerinů smíšených s 1% vodným roztokem KOH (25%, 50% a 75% roztok glycerinu) až do 100% glycerinu. Doba pobytu vzorku v těchto roztocích závisí na dosažené TL:

- pro jedince s TL < 10 mm:

25% roztok glycerinu po dobu 30 dní

50% roztok glycerinu po dobu 5 dní

75% roztok glycerinu po dobu 5 dní - po té do 100% glycerinu

- pro jedince s TL = 10 - 25 mm:

25% roztok glycerinu po dobu 60 dní

50% roztok glycerinu po dobu 10 dní

75% roztok glycerinu po dobu 5 dní - po té do 100% glycerinu

- pro jedince s TL > 25 mm:

25% roztok glycerinu po dobu 90 dní

50% roztok glycerinu po dobu 20 dní

75% roztok glycerinu po dobu 10 dní - po té do 100% glycerinu

8. Pobyt vzorku v 100% glycerinu s 1 zrnkem thymolu do doby, než dojde úplnému prosvětlení a následné analýze chondrifikace, osifikace jednotlivých kosterních elementů. Tato doba závisí na dosažené TL a pohybuje se od 1 týdne (TL < 10 mm) do 3 měsíců (TL > 25 mm).

9. Po dosažení "skelného" stádia projasnění se musí vzorek uchovat v temném prostředí.

Pozn.: Úspěšné nabarvení a následně projasnění vzorku dle výše popsaného postupu je podmíněno: a) přístupem nepřímého denního světla během celého procesu, tzn. prostor v němž probíhá barvení a projasňování vzorků nesmí být ve tmě a současně musí být chráněn před účinky přímých slunečních paprsků

b) teplotou v laboratoři stále udržovanou v rozmezí hodnot 20 - 22°C.

Pozn.: Bod 2. - barvicí roztok alcianové modři lze s úspěchem použít i při následném barvení dalších devíti vzorků

- delší expozice barveného vzorku v pracovním roztoku alcianové modři než jakou doporučuji já ve výše popsané metodice vede:

1) k trvalému, nevratnému přebarvení nejen chrupavek, ale i okolních tkání, jež nelze účinně vydiferencovat ani pozdější lázní v 100% ethanolu, na rozdíl od alizarinové červeně. Neboť účinky delšího pobytu v této lázni vedoucí k přebarvení kostí a obarvení okolních tělních tkání alizarinem lze efektivně inhibovat prodloužením periody strávené v 0,5 - 1% vodném roztoku KOH.

2) k dekalifikaci vzorku, tzn. pozdější barvení kosti alizarinovou červení není účinné. Takto ztratíme veškeré informace o osifikaci vzorku.

Bod 4. - nedodržení postupu výše popsané sestupné ethanolové řady, tzn. zkrácení pobytů v jednotlivých lázních či dokonce jejich vynechání, vede k popraskání cytoplasmatických membrán, k nevratným deformacím jednotlivých tkání a zničení vzorku.

Bod 7 - doby jednotlivých kroků v glycerinové řadě mohou být modifikovány v závislosti na teplotě v laboratoři a přístupu světla ke vzorkům, proto je třeba neustále vzorky kontrolovat.

### **Metodika II.: Separátní barvení a projasňování kostí (bez použití enzymu)**

Tato metodika je analogická s předešlým metodickým postupem (Metodika I.). Liší se od něho jen vynecháním bodů 2., 3., 4., tzn. nedochází k probarvení chrupavek. Barví se jen osifikované struktury vlivem alizarinové červení.

### **Metodika III.: Separátní barvení a projasňování chrupavky (bez použití enzymu)**

Tento metodický postup je analogický s Metodikou I. Rozdíl lze nalézt jen u bodu 5., jenž je vynechán, a bodu 6., který je nutné zařadit z důvodu změny vodného prostředí za prostředí hydroxidu draselného, nikoliv za účelem vyplavení přebytečného množství alizarinové červeně. Tímto postupem dochází k probarvení a zvýraznění jen chrupavčitých, nikoliv kostěných struktur.

**Metodika IV.: Diferenciální barvení a projasňování chrupavky a kosti****(za současného použití enzymu)**

1. Omytí zafixovaného jedince uloženého v 4% vodném roztoku PFA (nebo 4% vodném roztoku formalínu) v destilované vodě (DW) přes noc.

2. Barvení chrupavky v pracovním roztoku alcianové modři po dobu, jež závisí na dosažené celkové délce ryby:

- TL do 10 mm : 30 minut

- TL od 11 mm do 25 mm: 60 minut

- TL nad 25 mm: 90 minut

pozn.: na 1 jedince bylo použito 10 ml barvicího roztoku alcian blue

3. Promytí vzorku v 96% ethanolu z důvodu zbavení a vyplavení přebytečné alcianové modři z okolních tkání přes noc.

4. Převedení vzorku sestupnou alkoholovou řadou z prostředí 96% ethanolu až do destilované vody:

a) 75% ethanol - 10 hodin

b) 50% ethanol - 10 hodin

c) 25% ethanol - 10 hodin

d) 10% ethanol - 10 hodin

e) destilovaná voda - přes noc

5. Omytí vzorku v nasyceném roztoku boraxu ( $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \times 10 \text{H}_2\text{O}$ ) přes noc.

6. Prosvětlení tkání pomocí projasňovacího vodného roztoku trávicích enzymů připraveného smícháním: 14 ml nasyceného vodného roztoku boraxu + 33 ml destilované vody + 1 tableta Pancreolanu (fa Zentiva a.s., obsah trávicího enzymu Pancreatinu: 220 mg/ 1 tbl) rozdrčená na prášek. Doba pobytu vzorku v tomto roztoku, jehož musí být použito minimálně dvacetinásobné množství než je objem vzorku, závisí na dosažené TL a teplotě. Při teplotě 20 - 21°C platí tyto doby:

- 70 hodin pro jedince s TL < 10 mm

- 90 hodin pro jedince s TL = 10 - 20 mm

- 110 hodin pro jedince s TL > 20 mm

pozn.: při teplotě 25°C se čas u jedinců s TL = 10 - 20 mm zkracuje na 27 hodin, při teplotě 30°C na 6 hodin.

7. Omývání vzorků po dobu 1 hodiny v destilované vodě z důvodu zastavení dalšího procesu projasňování (přerušování trávicích reakcí).

8. Barvení kostěných struktur v pracovním roztoku alizarinové červeně vzniklého smísením 8 ml zásobního roztoku alizarinové červeně se 100 ml 0,5% vodného roztoku KOH po dobu 24 hodin.

pozn.: na 1 jedince bylo použito 15 ml barvicího roztoku alizarin Red S

9. Promytí vzorku v 0,5% vodném roztoku KOH z důvodu vyplavení přebytečné alizarinové červeně z okolních tkání po dobu 5 hodin.

10. Další projasnění tělních tkání a převedení vzorku přes vzestupnou řadu glycerinů smísených s 0,5% vodným roztokem KOH (25%, 50% a 75% roztok glycerinu) až do 100% glycerinu. Doba pobytu vzorku v těchto roztocích závisí na dosažené TL:

- pro jedince s TL < 10 mm:

25% roztok glycerinu po dobu 4 dnů

50% roztok glycerinu po dobu 2 dnů

75% roztok glycerinu po dobu 1 dne - po té do 100% glycerinu

- pro jedince s TL = 10 - 25 mm:

25% roztok glycerinu po dobu 8 dnů

50% roztok glycerinu po dobu 4 dnů

75% roztok glycerinu po dobu 2 dnů - po té do 100% glycerinu

- pro jedince s TL > 25 mm:

25% roztok glycerinu po dobu 15 dnů

50% roztok glycerinu po dobu 8 dnů

75% roztok glycerinu po dobu 3 dnů - po té do 100% glycerinu

11. Pobyt vzorku v 100% glycerinu s 1 zrnkem thymolu do doby, než dojde úplnému prosvětlení a následné analýze chondrifikace, osifikace jednotlivých kosterních elementů. Tato doba závisí na dosažené TL a pohybuje se od 1 dne (TL < 10 mm) do 1 týdne (TL > 25 mm).

12. Po dosažení "skelného" stádia projasnění se musí vzorek uchovat v temném prostředí.

**Metodika V.: Separátní barvení a projasňování kosti (za současného použití enzymu)**

Tato metodika je analogií předešlého metodického postupu (Metodika IV.), od kterého se liší pouze vynecháním bodů 2 - 4. Nedochozí tedy k nabarvení chrupavek. Probarví se jen osifikované struktury vlivem působení alizarinové červeně.

**Metodika VI.: Separátní barvení a projasňování chrupavky  
(za současného použití enzymu)**

Tento metodický postup je analogický s Metodikou IV. Rozdíl lze nalézt jen u bodů 5 a 9 jenž jsou vynechány. Tímto postupem dochází k nabarvení a zvýraznění pouze chrupavčitých, nikoliv kostěnných struktur.

**ZHODNOCENÍ JEDNOTLIVÝCH POUŽITÝCH METODIK PRO BARVENÍ A PROJASŇOVÁNÍ CELÝCH JEDINCŮ**

Tuto kapitolu zařazuji do své diplomové práce z důvodu posouzení objektivního přínosu jednotlivých metodických postupů barvení a projasňování celých jedinců pro další kolegy, jenž se budou zabývat osteologií ryb na základě prosvětlených celých jedinců, tzn. aby byli schopni zvolit vhodnou metodiku pro svůj materiál i předpokládané výsledky.

Metodika I. se ukázala jako vhodný metodický postup, jenž dovoluje diferenciální nabarvení, projasnění celých jedinců a poskytuje nám možnost detailního popisu konstrukce chondro- i osteo-skeletu, artikulace jednotlivých segmentů mezi sebou, odlišení chrupavčité od kostěnné části na jednom určitém kosterním elementu, či počet a posici zubů na požerákové kosti. Nevýhodou této metodiky je kromě relativní zdlouhavosti oproti Metodice IV., také poměrně velká nehodnověrnost dosažených výsledků u jedinců do stáří 50d PF (zhruba poslední stádium larvální periody). Přítomná kost či zub se barví buď méně intenzivně, tzn. stává se transparentní s nápadným červeným obrysem, nebo se dokonce nenabarví vůbec. Proto nejsme schopni u daného jedince objektivně popsat skutečný stav dentice a osifikace skeletu. Dochází tak k artificiálnímu posunu v prokázání osifikace až o 7-8 dní, což potvrzují i výsledky práce Wagemans, Focant, Vandewalle (1998) popisující osifikaci hlavových elementů u pakambaly r. *Scophthalmus*, nebo Vandewalle, Gluckmann, Wagemans (1998) u morčáka evropského (*Dicentrarchus labrax*). Příčinou neobarvení kostěnné struktury je nemožnost navázání molekul alizarinové červeně na vápenaté ionty,



neboť působením kyseliny octové, která je součástí barvicího roztoku alcianové modři, dochází k dekalifikaci kosterních elementů embryonálních a larválních stádií ryb, jež nejsou dostatečně kalcifikovány. Další nevýhodu, kterou uvádí ve své práci Mabee, Aldridge et al. (1998) je smrštění těla ryby (zkrácení TL) v důsledku diferenciálního barvení a projasňování celých jedinců, kterou však nepovažuji za důležitou, neboť dojde ke zkrácení těla ryby jen o 3 – 6% oproti nenabarvenému stavu. Míra smrštění závisí velikosti ryby, typu a koncentraci použité fixáže, délce pobytu v ní a teplotě.

Porovnáme-li Metodiku II. s Metodikou V., tzn. metodické postupy vedoucí k projasnění celých jedinců a nabarvení zosifikovaných kosterních elementů, vychází nám, že pomocí obou výše popsaných metodik jsme schopni velice přesně popsat posloupnost osifikace jednotlivých kosterních struktur i stav dentice. Rozdíl mezi nimi je v časové náročnosti, neboť nabarvení a projasnění vzorku pomocí Metodiky II. trvá mnohem delší dobu.

Metodika III. se jeví jako velice dobrá metoda k barvení a projasňování celých jedinců za účelem popsaní jednotlivých chrupavčitých komponent skeletu. Oproti Metodice VI. je sice nepoměrně časově náročnější, ale poskytuje mnohem lepší výsledky než tato metodika. U projasněných jedinců (včetně embryonálních stádií) lze velice dobře a přesně interpretovat posloupnost chondrifikace. Toto není možné u jedinců mladších 50d PF projasněných podle Metodiky VI. za pomoci enzymatického roztoku, neboť tyto jedinci mají buď jen velice slabě, nebo vůbec nemají, nabarvené chrupavčité struktury. Důvodem je nedostatečné množství kyselých polysacharidů v extracelulární matrix chrupavek (agens na něž se váže alcianová modř), neboť právě tyto polysacharidy jsou spolu s ostatními tělními tkáněmi tráveny, destruovány enzymy v projasňovacím roztoku.

Metodika IV., pomocí níž diferenciálně nabarvíme a projasníme celé jedince za relativně kratší dobu než pomocí Metodiky I., ovšem dosáhneme nepoměrně horších výsledků u jedinců mladších 50d PF než v případě Metodiky I. Tento metodický postup má stejnou nevýhodu v případě barvení kosti jako Metodika I., tzn. vlivem působení kyseliny octové dochází k dekalifikaci kostí a zubů vedoucí k nenavázání nebo k špatnému navázání alizarinové červeně na kosti (zub) a následně pak k neprokázání již osifikovaného

elementu (či kalcifikovaného zubu). Navíc tak jako v případě Metodiky VI., ztrácíme vlivem působení enzymatického roztoku na extracelulární matrix chrupavky informaci o chondrifikaci jednotlivých kosterních elementů díky destrukci polysacharidů a následného nenavázání alcianové modři na chrupavku.

Proto doporučuji preferovat pro další osteologické studie prováděné na rybách Metodiku IV. před Metodikou I. a to pro jedince starší 50d PF (juvenilní stádia), u nichž si můžeme být jisti, že kosti jsou již natolik kalcifikovány a ECM chrupavek obsahuje takové množství kyselých polysacharidů, že námi touto metodou dosažené výsledky budou již plně reprezentativní a budou vypovídat o skutečném stavu chondrifikace a osifikace u zkoumaného jedince. To samé platí i v případě prací zkoumající stav požerákové dentice.

Pro jedince mladší 50d PF (embryonální a larvální stádia) bych doporučil pro zjištění skutečného stavu osifikace (včetně popisu dentice) a chondrifikace Metodiku III. (separátní barvení chrupavek) a Metodiku V. (či Metodiku II.) (separátní barvení kostí a zubů). Ovšem velice důležitý je i současný detailní popis postavení jednotlivých komponent konstrukce chrupavčitých vůči kostěným strukturám skeletu. Proto musíme použít kromě separátních typů barvení chrupavky a kosti také diferenciální barvení a projasňování celých jedinců (Metodika IV.).

## **PŘÍLOHY II**

**Protokoly o použitých metodikách řezání a barvení histologických řezů**

## **METODIKY ŘEZÁNÍ A BARVENÍ HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ**

Byly použity celkem dva odlišné typy zalévacích médií pro přípravu histologických řezů: a) paraplast (pro 20 jedinců) (**A. PARAPLASTOVÉ HISTOLOGICKÉ ŘEZY**), b) plast JB-4 (pro 10 jedinců) (**B. PLASTOVÉ JB-4 HISTOLOGICKÉ ŘEZY**).

### **A. PARAPLASTOVÉ HISTOLOGICKÉ ŘEZY**

#### **METODIKA PŘÍPRAVY, ŘEZÁNÍ PARAPLASTOVÝCH HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ**

1. Omytí zafixovaného jedince uloženého v 4% vodném roztoku PFA (nebo 4% vodném roztoku formalínu) v destilované vodě (DW) přes noc.
2. Převedení vzorku vzestupnou alkoholovou řadou z prostředí destilované vody až do 100% ethanolu:
  - a) 10% ethanol - 2 hodiny
  - b) 25% ethanol - 2 hodiny
  - c) 50% ethanol - 2 hodiny
  - d) 70% ethanol - 12 hodin (přes noc)
  - e) 80% ethanol - 2 hodiny
  - f) 90% ethanol - 2 hodiny
  - g) 96% ethanol (I) - 1 hodina
  - h) 96% ethanol (II) - 1 hodina
  - ch) 100% ethanol (I) - 30 minut
  - i) 100% ethanol (II) - 1 hodina
3. Oddělení hlavové části od trupu transversálním řezem vedeným asi 5 mm za skřelemi; vyjmutí očních bulv (od stáří 40d PF)
4. Převedení vzorku (hlavy) z prostředí ethanolu přes methyl-benzoát a benzén, jež vede k totálnímu odvodnění tkání, do paraplastu
  - a) methyl-benzoát (I) - 2 hodiny
  - b) methyl-benzoát (II) - 12 hodin (přes noc)
  - c) benzén (I) - 30 sekund
  - d) benzén (II) - 60 sekund
  - e) paraplast (I) - 2 hodiny
  - f) paraplast (II) - 3 hodiny

g) paraplast (III) - 4 hodiny

5. Lití vzorků do paraplastových bločků

6. Krájení parafinových bločků na mikrotomu Leica RM 2155 - v horizontální a vertikální rovině

- sklon nože: 6 - 8, síla řezu: 5, 6, 8  $\mu\text{m}$ )

- řezy kladeny na kapičku vody na podložním skle, na němž byla předem rozetřena mikrokapička směsi vaječného bílku s glycerinem

7. Sušení řezů na plotně (plotýnka určená pro sušení histologických řezů) při teplotě 35 - 40°C po dobu 10 hodin.

#### **METODIKA BARVENÍ, MONTOVÁNÍ PARAPLASTOVÝCH HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ**

Použitá histologická barviva:

1) **Mayerův haematoxylin**

1000 ml destilované vody

1 g haematoxylinu (fa Sigma)

50 g kamence draselného

0,2 g jodičnanu sodného

1 g kyseliny citronové

50 g chloralhydrátu

2) **Barvicí roztok eosinu**

0,5 g eosinu

100 ml destilované vody

3) **Barvicí roztok alcianová modři**

1000 ml 3%vodného roztoku ledové kyseliny octové

10 g alcian blue 8 GX (fa Sigma)

Usušené histologické řezy byly barveny v barvicí kyvetě podle následujícího postupu:

1. Kyvetu s řezy vložit do xylenu (I) na 10 minut - odparafinování řezů.

2. Kyvetu s řezy vložit do xylenu (II) na 10 minut - odparafinování řezů.

3. Kyvetu s řezy vložit do 96% ethanolu (I) na 10 minut - odxylenování řezů.

4. Kyvetu s řezy vložit do 96% ethanolu (II) na 10 minut - odxylenování řezů.

5. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 5 krát, 3 minut), okapat, třepáním osušit.

6. Kyvetu s řezy vložit do barvicího roztoku alcianové modři na 10 minut.

7. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit.

8. Kyvetu s řezy vložit do barvicího roztoku Mayerova haematoxylinu na 3,5 minuty.

9. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit
  10. Kyvetu s řezy vložit do 2% vodného roztoku NaHCO<sub>3</sub> na 40 sekund.
  11. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit.
  12. Kyvetu s řezy vložit do barvicího roztoku eosinu na 2,5 minuty.
  13. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit.
  14. Kyvetu s řezy vložit do 96% ethanolu (III) na 30 sekund - odvodnění, diferencování řezů.
  15. Kyvetu s řezy vložit do 96% ethanolu (IV) na 30 sekund - odvodnění, diferencování řezů.
  16. Okapat, třepáním osušit řezy ve vaničce.
  17. Kyvetu s řezy vložit do karboxylenu na 5 minut.
  18. Řádně okapat, třepáním osušit řezy ve vaničce na filtračním papíru.
  19. Kyvetu s řezy vložit do xylenu (III) na 5 minut - poté okapat.
  20. Kyvetu s řezy vložit do xylenu (IV) na 5 minut - poté okapat.
  21. Kyvetu s řezy vložit do xylenu (V) na 5 minut - poté okapat, třepáním osušit řezy ve vaničce na filtračním papíru.
  22. Zamontovat řezy pod krycí sklo pomocí kapky DPX (DPX, mountain for histology, fa Sigma).
  23. Hotový preparát nechat sušit po dobu 24 hodin v sušárně při teplotě 35 - 40°C.
- Pozn.: Metoda přípravy, řezání a barvení parafinových řezů je vhodná pro studium osifikace, chondrifikace či vývoje zubů ryb až od stáří 25d PF, tzn. zhruba od dosažení celkové délky 8,5 mm. Příčinou proč tato metoda není vhodná pro mladší vývojová stádia, t.j. stádia embryonální a časně eleuteroembryonální fáze embryonální periody ontogenetického vývoje, je přítomnost velikého, kulovitého, nestráveného žloutkového váčku u těchto stádií. Ten způsobuje při řezání a barvení paraplastových řezů velké problémy, projevující se drolením samotného žloutkového váčku, pomačkáním okolních tkání, kroucením, odlepováním a celkovou destrukcí připravovaných řezů. Protože právě oblast hlitanu je během tohoto stupně ontogenetického vývoje hluboko zanořena v mase

žloutkového váčku, je tento způsob přípravy histologických řezů krajně nevhodný pro studium vývoje hlitanu, žaberních oblouků i požerákové dentice.

## **B. PLASTOVÉ JB-4 HISTOLOGICKÉ ŘEZY**

### **METODIKA PŘÍPRAVY, ŘEZÁNÍ PLASTOVÝCH JB-4 HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ**

- pro tuto metodiku byl použit JB-4 Embedding Kit (fa Polysciences, Inc.) složený ze 3 složek: A, B, C (viz. níže)

1. Oddělení hlavové části od trupové části transversálním řezem v oblasti 5. trupového myotomu.
2. Omytí zafixovaného jedince uloženého v 4% roztoku PFA (4% vodném roztoku formalínu, Bouin roztoku) v destilované vodě (DW) po dobu 12 hodin (přes noc).
3. Převedení vzorku vzestupnou alkoholovou řadou z prostředí destilované vody až do 100% ethanolu:
  - a) 15% ethanol – 30 minut
  - b) 25% ethanol – 30 minut
  - c) 50% ethanol – 30 minut
  - d) 75% ethanol – 12 hodin (přes noc)
  - e) 100% ethanol – 10 minut
  - f) 100% ethanol – 10 minut
4. Omytí vzorku roztokem AC připraveného smísením 20 ml složky A s 0,25 g složky C po dobu 12 hodin (přes noc).
5. Zalití embrya ve vaničce zalévacího plata roztokem ABC připraveného smísením 1 ml roztoku AC s 1 kapkou složky B a za nepřístupu vzduchu nechat po dobu 12 hodin (přes noc) vytvrdnout v tuhý bloček.
6. Upravení bločku se vzorkem za pomoci pilky, pilníku, žiletky, skalpelu tak, aby mohl být vzorek po opětovném zalití ve vaničce roztokem ABC zorientován do své definitivní polohy.
7. Zalití embrya ve vaničce zalévacího plata roztokem ABC připraveného smísením 1 ml roztoku AC s 1 kapkou složky B, překrytí zátkou a za nepřístupu vzduchu nechat po dobu 12 hodin (přes noc) vytvrdnout v tuhý bloček.

8. Upravení hran plastové zátky a bločku se vzorkem pomocí pilky, pilníku, žiletky, skalpelu z důvodu vhodné orientace bločku v mikrotomu.
9. Krájení JB-4 bločků na mikrotomu Leica RM 2155 - v horizontální a vertikální rovině
  - sklon nože: 10, síla řezu: 10  $\mu\text{m}$ )
  - řezy kladeny na kapičku vody na poly-L-lysinovaném podložní sklu
10. Sušení řezů na plotně (plotýnka určená pro sušení histologických řezů) při teplotě 28 - 31°C po dobu 12 hodin.

#### **METODIKA BARVENÍ, MONTOVÁNÍ PLASTOVÝCH JB-4 HISTOLOGICKÝCH ŘEZŮ**

Použitá histologická barviva:

<b>1) Mayerův haematoxylin</b>	<b>2) Barvicí roztok eosinu</b>
1000 ml destilované vody	0,5 g eosinu
1 g haematoxylinu (fa Sigma)	100 ml destilované vody
50 g kamence draselného	
0,2 g jodičnanu sodného	<b>3) Barvicí roztok alcianová modři</b>
1 g kyseliny citronové	1000 ml 3%vodného roztoku ledové kyseliny octové
50 g chloralhydrátu	10 g alcian blue 8 GX (fa Sigma)

Usušené histologické řezy byly barveny buď v barvicí kyvetě, nebo tzv. kapkovou metodou podle následujícího postupu:

1. Kyvetu s řezy vložit do barvicího roztoku alcianové modři na 10 minut.
2. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit.
3. Kyvetu s řezy vložit do barvicího roztoku Mayerova haematoxylinu na 3,5 minuty.
4. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit
5. Kyvetu s řezy vložit do 2% vodného roztoku  $\text{NaHCO}_3$  na 40 sekund.
6. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit.
7. Kyvetu s řezy vložit do barvicího roztoku eosinu na 2,5 minuty.



8. Vyprat řezy ve vaničce s vodovodní vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit.
9. Kyvetu s řezy vložit do 96% ethanolu (I) na 30 sekund - odvodnění, diferencování řezů.
10. Kyvetu s řezy vložit do 96% ethanolu (II) na 30 sekund - odvodnění, diferencování řezů.
11. Vyprat řezy ve vaničce s destilovanou vodou (cca 10 krát, 5 minut), okapat, třepáním osušit a dát sušit řezy ve vodorovné poloze do sušárny na dobu 24 hodin při teplotě 35 - 40°C.
12. Zamontovat řezy pod krycí sklo pomocí kapky DPX (DPX, mountain for histology, fa Sigma).
13. Hotový preparát nechat sušit po dobu 48 hodin v bezprašném prostředí při teplotě 25 - 30°C.

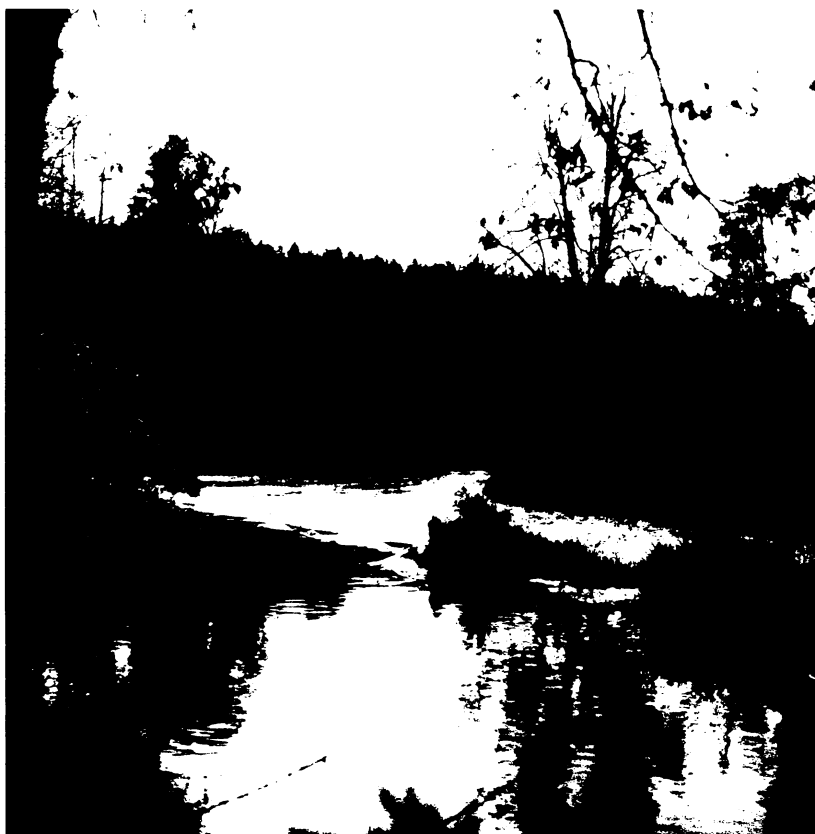
Pozn.: K tomuto metodickému postupu bylo nutné přistoupit z důvodu nefunkčnosti metodiky paraplastových řezů u embryonálních a raně larválních stádií bolena, které mají velký, kulovitý, na paraplastových řezech lehce drolitelný žloutkový váček. Metodika JB-4 řezů, jež je vhodná právě pro výše zmiňovaná vývojová stádia, však nebyla v mé diplomové práci široce použita z důvodu jejího pozdního vyzkoušení a následné časové tísně.

# **PŘÍLOHY III**

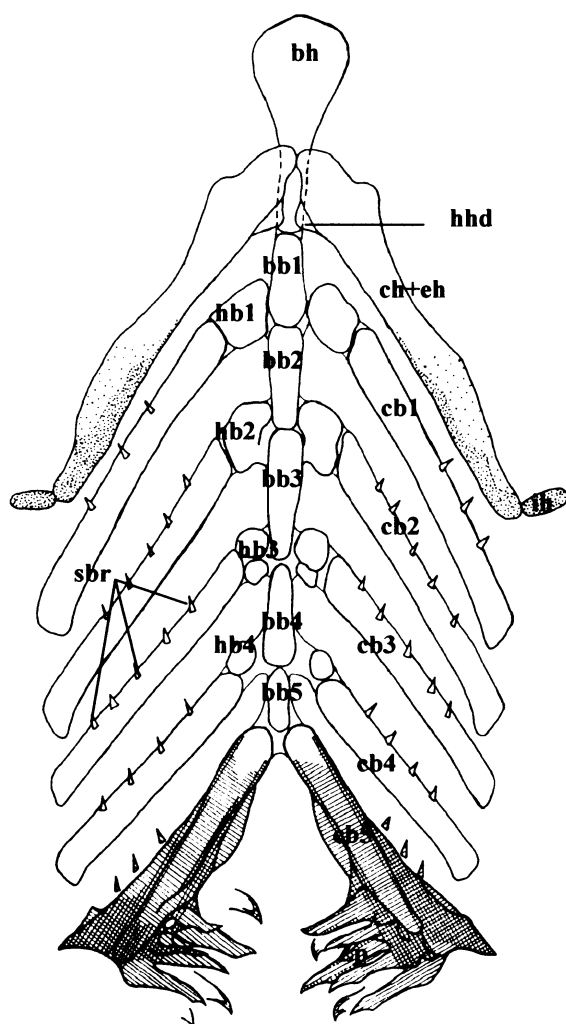
**Obrázky, tabulky, grafy**



Obr. 1: Bolen dravý, *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) (foto Dr. M.Young)

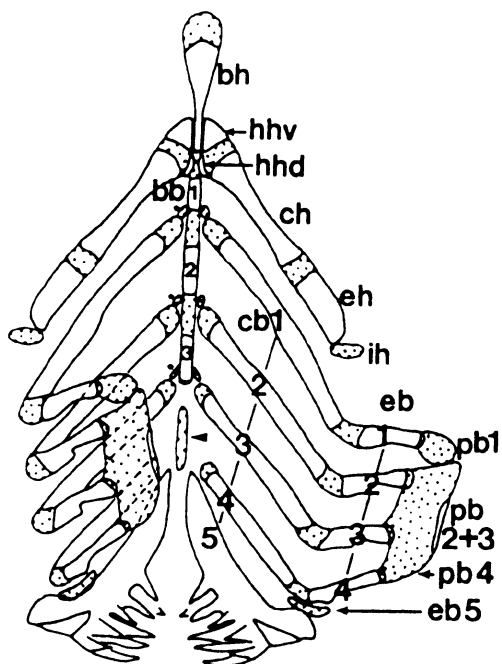


Obr. 2: Lokalita odlovu generačních ryb – ř. Želivka – jez u Bělského mlýna (foto RNDr. J. Křížek)



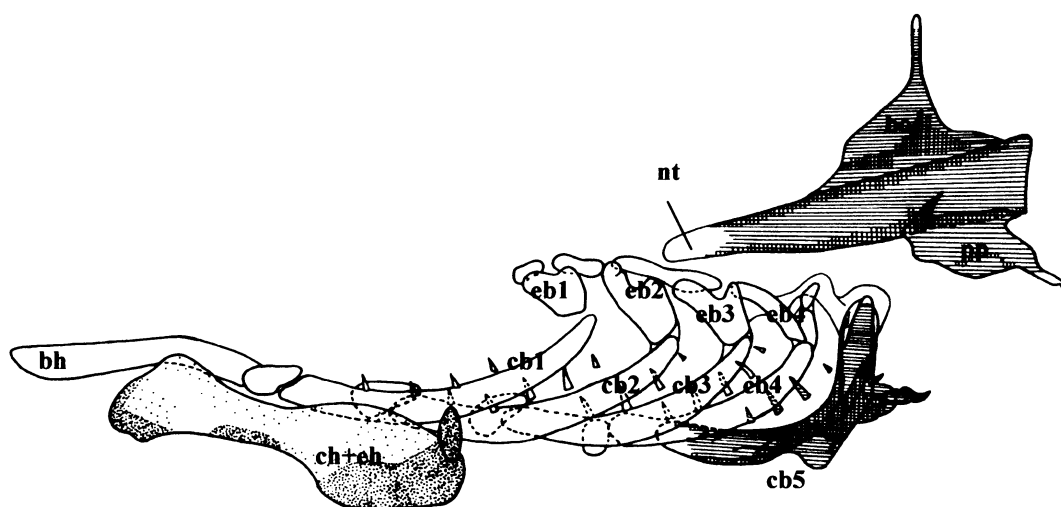
Obr. 3: Hyoidní oblouk a branchiální žaberní oblouky (dorsální pohled) – podle Cabbage & Mabee (1996) (dolní obrázek)

bh: *basihyale*, bb1 – bb3: *basibranchiale* 1 – 3, hhv: *hypohyale ventralis*, hhd – *hypohyale dorsalis*, ch: *ceratohyale*, eh: *epihyale*, ih: *interhyale*, cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5, eb1 – eb5: *epibranchiale* 1 – 5, pb1 – pb4: *pharyngobranchiale* 1 – 4, šipka označuje *copula* 2, hvězdičky označují *hypobranchiale* 1 – 3



Obr. 4: Hyoidní oblouk a branchiální žaberní oblouky (ventrální pohled) – odstraněna *epibranchialia* 1 – 5, *pharyngobranchialia* 1 – 4

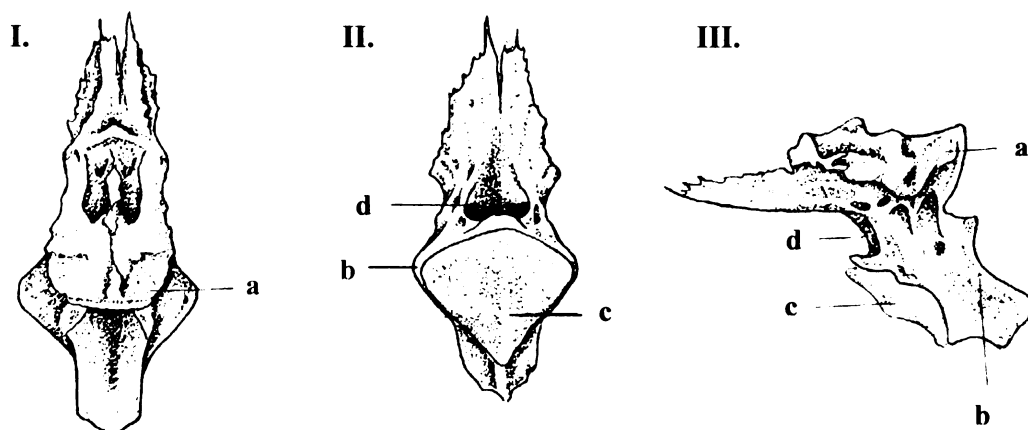
bh: *basihyale*, bb1 – bb5: *basibranchiale* 1 – 5, hhd – *hypohyale dorsalis*, ch+eh: *ceratohyale* srostlé s *epihyale*, ih: *interhyale*, cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5, hb1 – 4: *hypobranchiale* 1 – 4, Zp: požerákové zuby, sbr: žaberní tyčinky (*spinae branchiales*)



Obr. 5: Hyoidní oblouk, branchiální žaberní oblouky a *os basioccipitale* (laterální pohled) – popis stejný jako u předchozího obrázku – zdůrazněny pouze hlavní elementy hyoidního ŽO a branchiálních ŽO (pro snazší orientaci) a výše nepopsané pojmy na *os basioccipitale*.

*epibranchialia* 1 – 5, *pharyngobranchialia* 1 – 4,

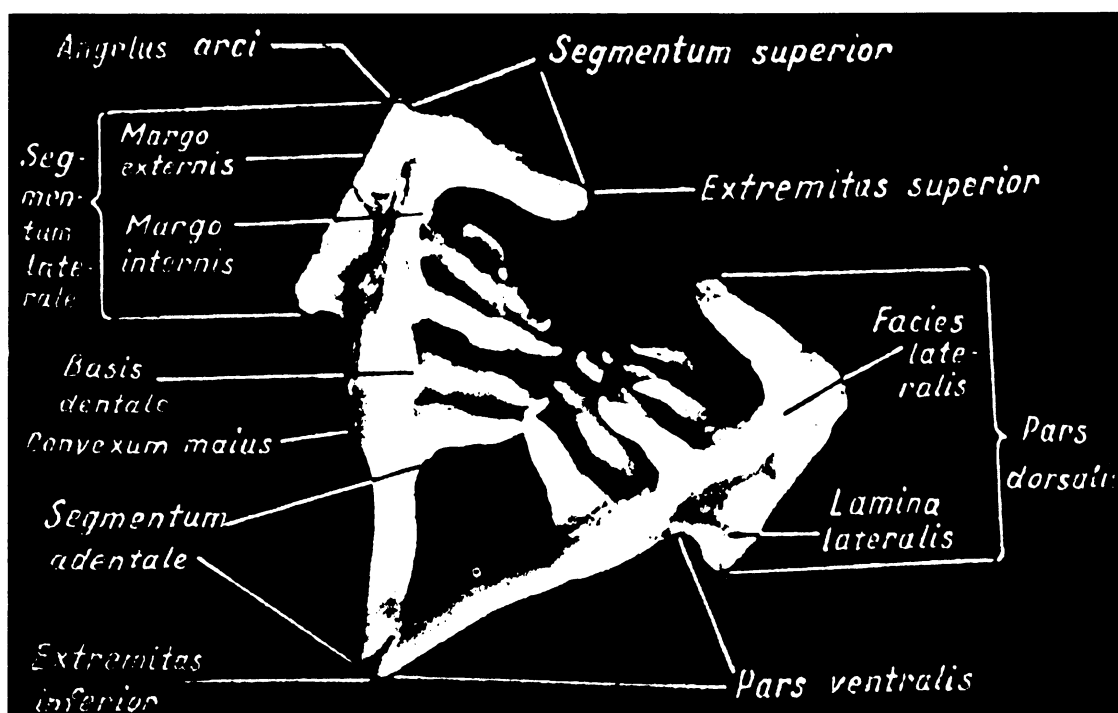
bh: *basihyale*, ch+eh: *ceratohyale* srostlé s *epihyale*, ih: *interhyale*, eb1 – eb4: *epibranchiale* 1 – 5, cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5, nt: struna hřbetní, boc: *os basioccipitale*, pp: pharyngeální výběžek *os basioccipitale* s rohovitou třecí ploškou.



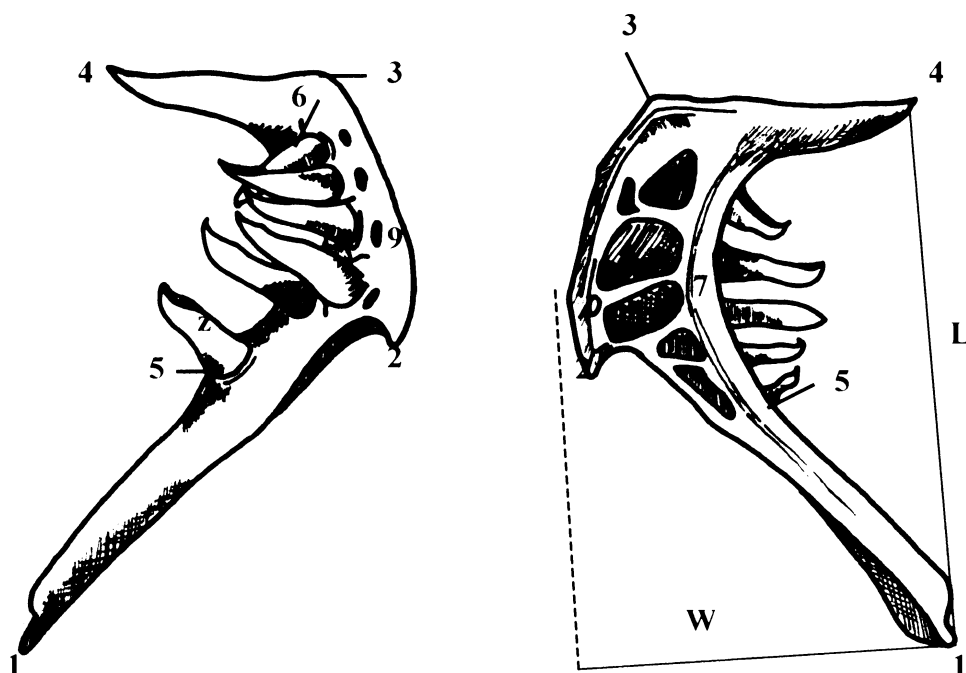
Obr. 6: *Os basioccipitale* s rohovitou (třecí) ploškou u kapra obecného, *Cyprinus carpio* L., 1758 - podle Urbanowicz (1956).

I. dorsální pohled, II. ventrální pohled, III. laterální pohled

a: tělo *os basioccipitale*, b: pharyngeální výběžek, c: rohovitá (třecí) ploška, d: otvor pro hřbetní aortu

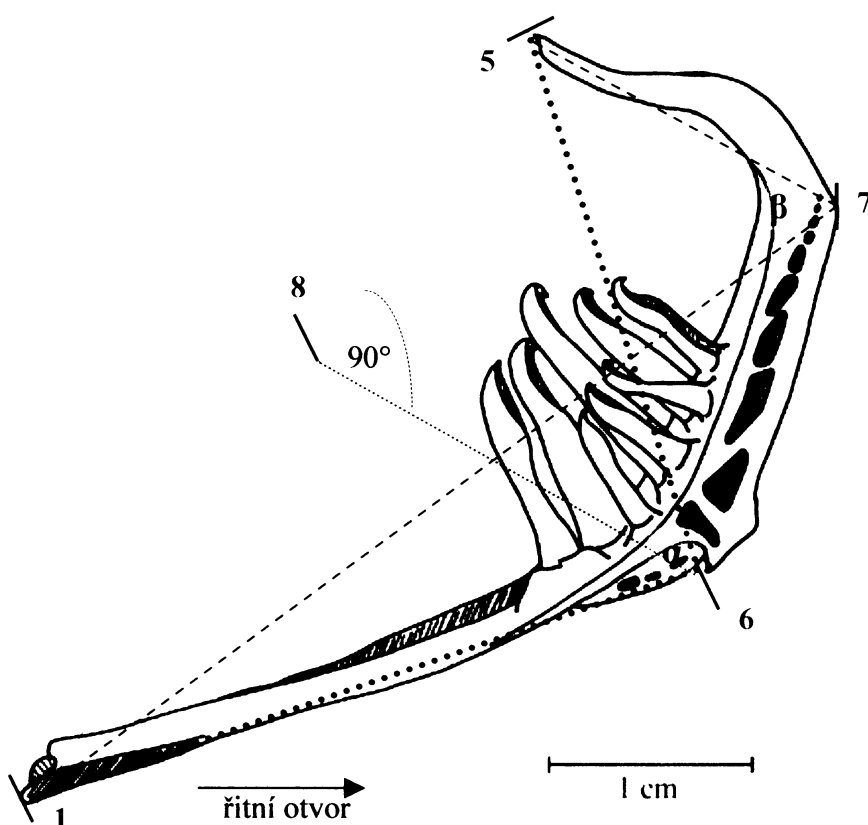


Obr. 7: Požerákové kosti dolní (*ossa pharyngea inferiora*) s útvary na těchto kostech definovanými podle Horoszewicz (1960) (kranio-kaudální pohled)

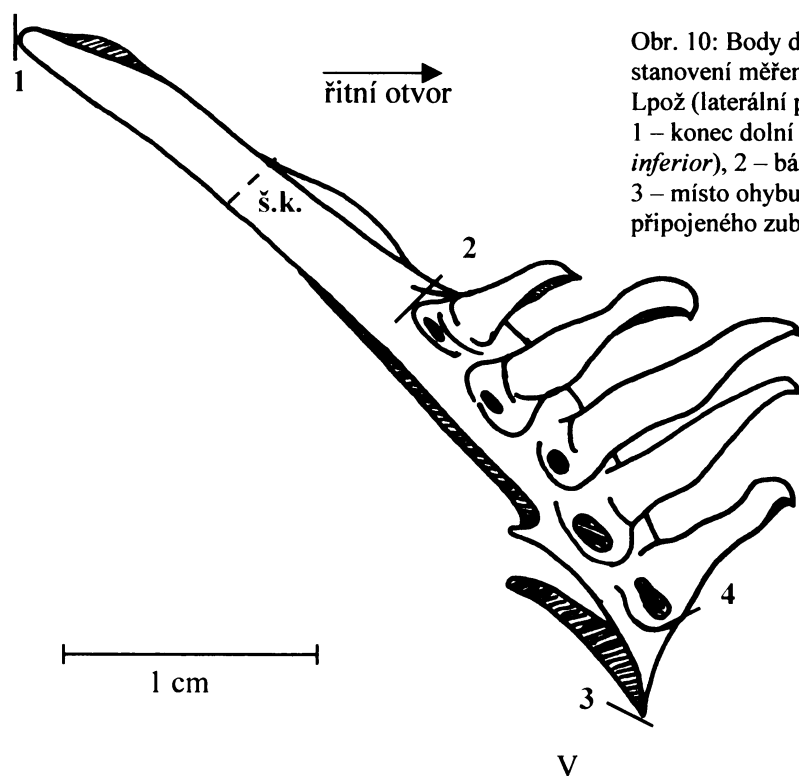


Obr. 8: Požerákové kosti s pojmy definovanými podle Chu – Horoszewicz klasifikace útvarů na cb5 (kaudo-kraniální a laterální pohled)

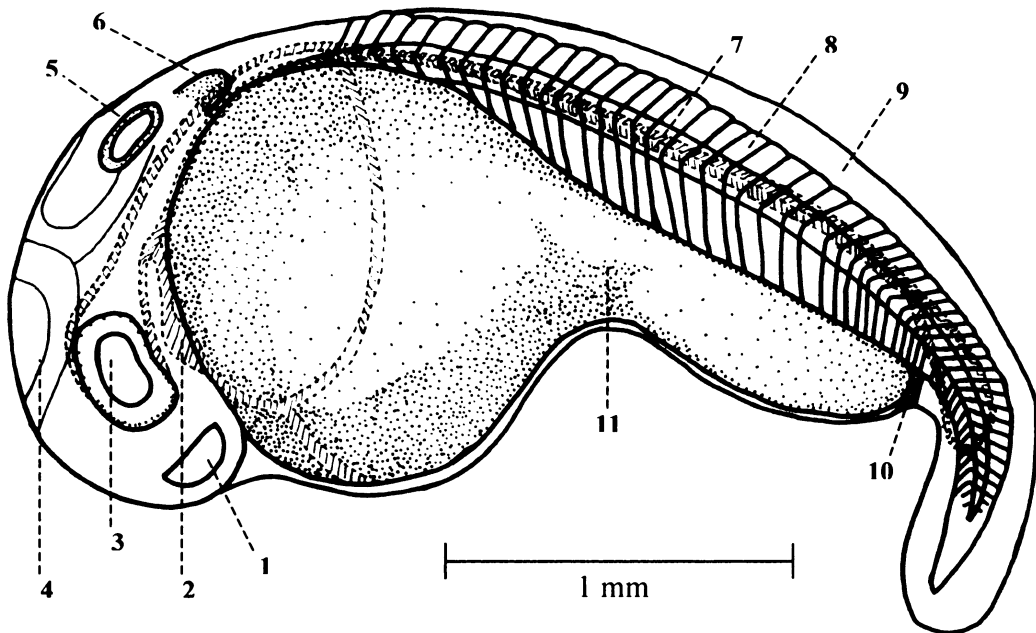
1 – konec dolní části požeráku, 2 – dolní úhel, 3 – horní úhel, 4 – konec horní části požeráku, 7 – dorsální plocha, 8 – ploška s foveolami, 9 – postranní lamela, 1-2 – délka dolní části požeráku, 2-4 – délka horní části požeráku, 1-5 – délka dolního neozubeného segmentu, 4-6 – délka horního neozubeného segmentu, 5-6 – zubonosná ploška, L – délka požeráku, W – šířka požeráku, z – požerákový zub



Obr. 9: Body definované na cb5 pro stanovení měřených rozměrů (I – VII) – Lpož (laterální pohled)  
 1 – konec dolní části požeráku (*extremitas inferior*), 5 – konec horní části požeráku (*extremitas superior*),  
 6 – okrajový výběžek postranní lamely, 7 – místo zařívění horní části požeráku; bod styku mezi *segmentum superior* a *segmentum laterale*, 8 – bod na průniku spojnice mezi *extremitas superior* a *extremitas inferior* s kolmicí vedené z bodu 6,  $\alpha$  – úhel mezi body 1-6-5,  $\beta$  – úhel mezi body 1-7-5

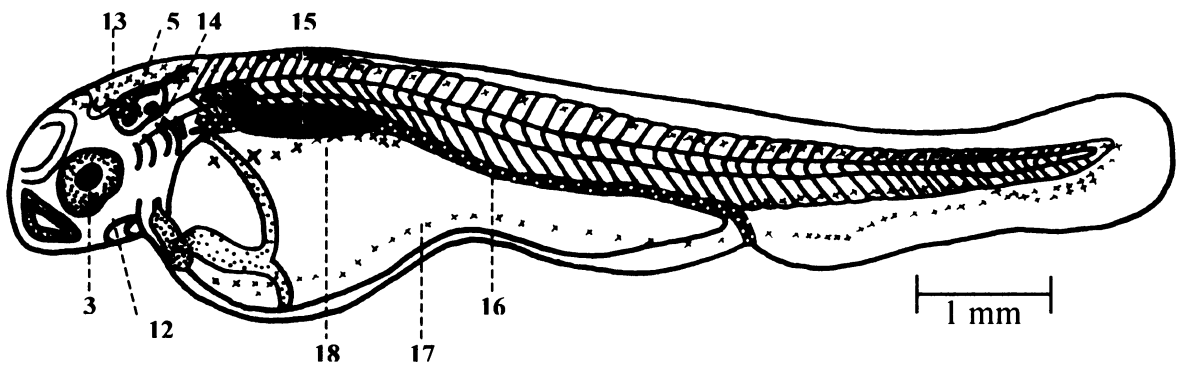


Obr. 10: Body definované na cb5 pro stanovení měřených rozměrů (VIII - XII)  
 Lpož (laterální pohled)  
 1 – konec dolní části požeráku (*extremitas inferior*), 2 – báze prvního připojeného zubu,  
 3 – místo ohybu cb5, 4 – báze posledního připojeného zubu, š.k. – šířka požerákové kosti



Obr. 11: Stadium I – laterální pohled.

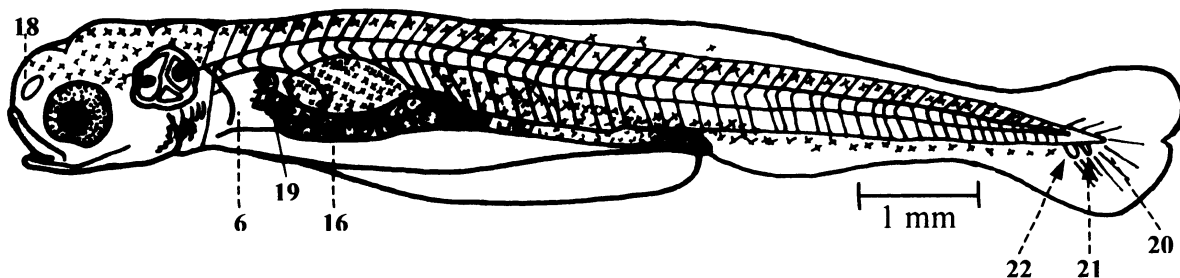
1 – čichový váček, 2 – srdce, 3 – slabě pigmentované oko, 4 – základ mozku, 5 – otická kapsula, 6 – základ prsní ploutve, 7 – struna hřbetní, 8 – myotom, 9 – ploutevní lem, 10 – anální otvor, 11 – žlutkový váček, šrafované – cévní soustava



Obr. 12: Stadium II – laterální pohled

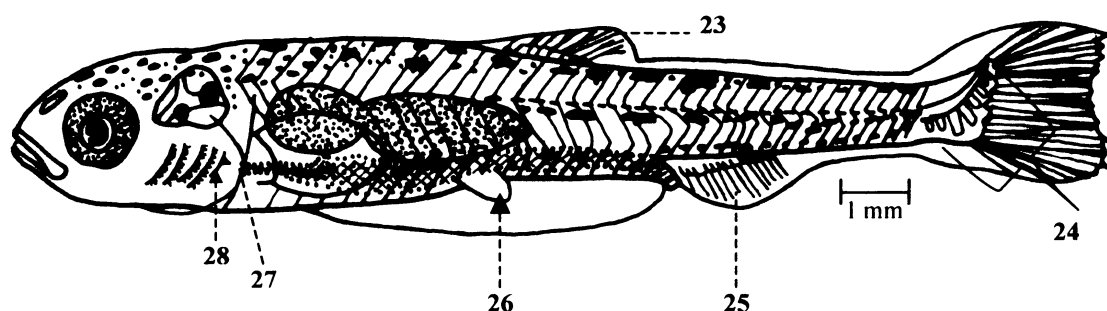
popis – viz. předchozí stadium, navíc: 3 – silně pigmentované oko, 5 - otická kapsule s vyvinutými polokružnými chodbami a 2 otolity, 12 – ústa, 13 – dorsální pás tělních melanoforů, 14 – branchiální žaberní oblouky, 15 – zadní oddíl plynového měchýře, 16 – trávicí trubice, 17 – ventrální pás tělních melanoforů, 18 – laterální pás melanoforů





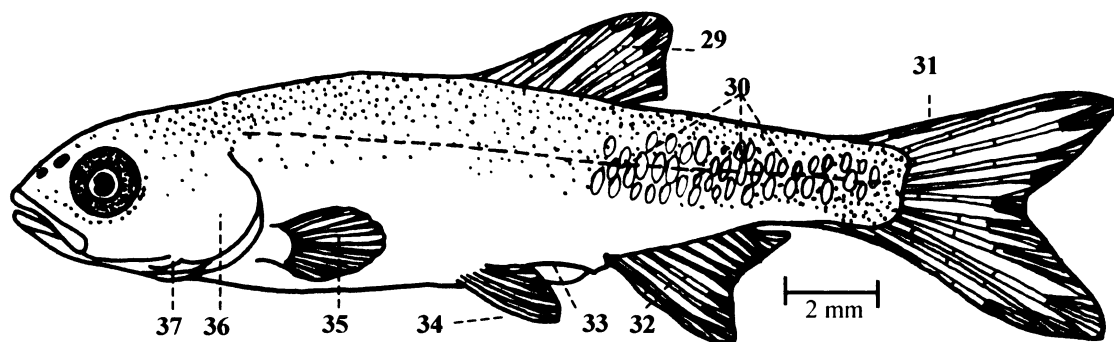
Obr. 13: Stadium III – laterální pohled

popis – viz. předchozí stadium, navíc: 6 – prsní ploutev, 16 – trávicí trubice naplněná potravou, 18 – nozdra, 19 – základ předního oddílu plynového měchýře, 20 – lepidotrichia ocasní ploutve, 21, 22 – první dvě hypuralia (hyp1, hyp2) ocasní plouve



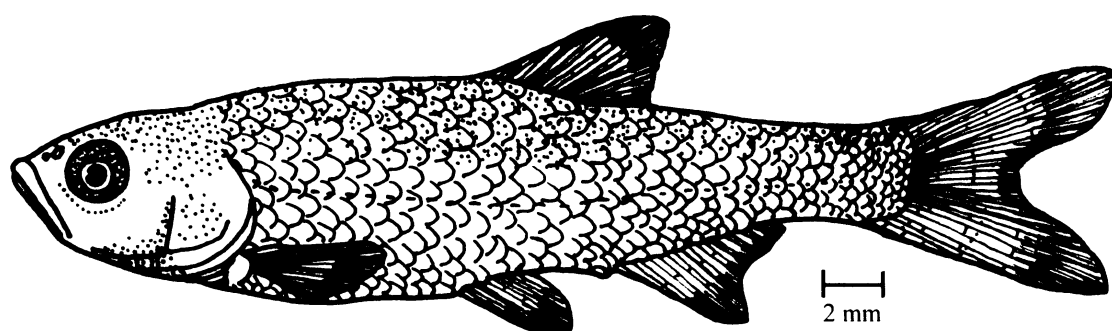
Obr. 14: Stadium IV – laterální pohled

popis – viz. předchozí stadium, přerušovaná čára označuje průběh páteře, ocasní násadec s odpreparovanou svalovinou, navíc: 23 – vytvořená hřbetní ploutev s lepidotrichii, 24 – série hypuralií (phyp, hspu2, hspu3, hyp1 – hyp5) ocasní ploutve, 25 – řitní ploutev s lepidotrichii, 26 – základ břišní ploutve, 27 – žaberní blána, 28 – cb5 (požeráková kost)



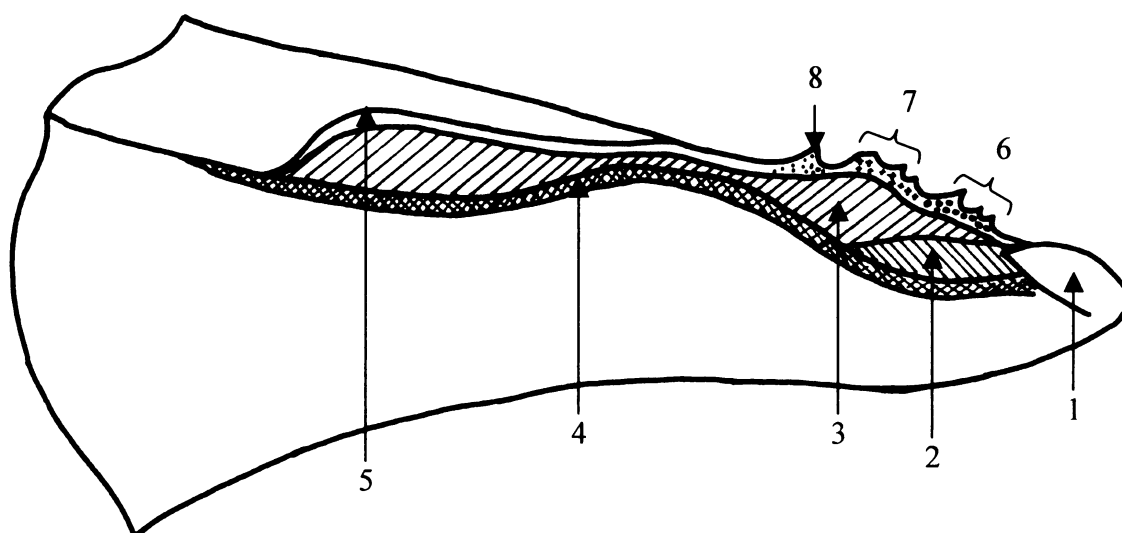
Obr. 15: Stadium V – laterální pohled

popis – viz. předchozí stadium, přerušovaná čára označuje průběh páteře, navíc: 29 – plně vyvinutá hřbetní ploutev se segmentovanými lepidotrichii, 30 – osifikující šupiny, 31 – plně vyvinutá ocasní ploutev se segmentovanými lepidotrichii, 32 – plně vyvinutá řitní ploutev se segmentovanými lepidotrichii, 33 – rudiment preanální části ploutevního lemu, 34 – plně vyvinutá břišní ploutev, 35 – plně vyvinutá prsní ploutev, 36 – žaberní víčko, 37 – paprsky branchiostegální membrány



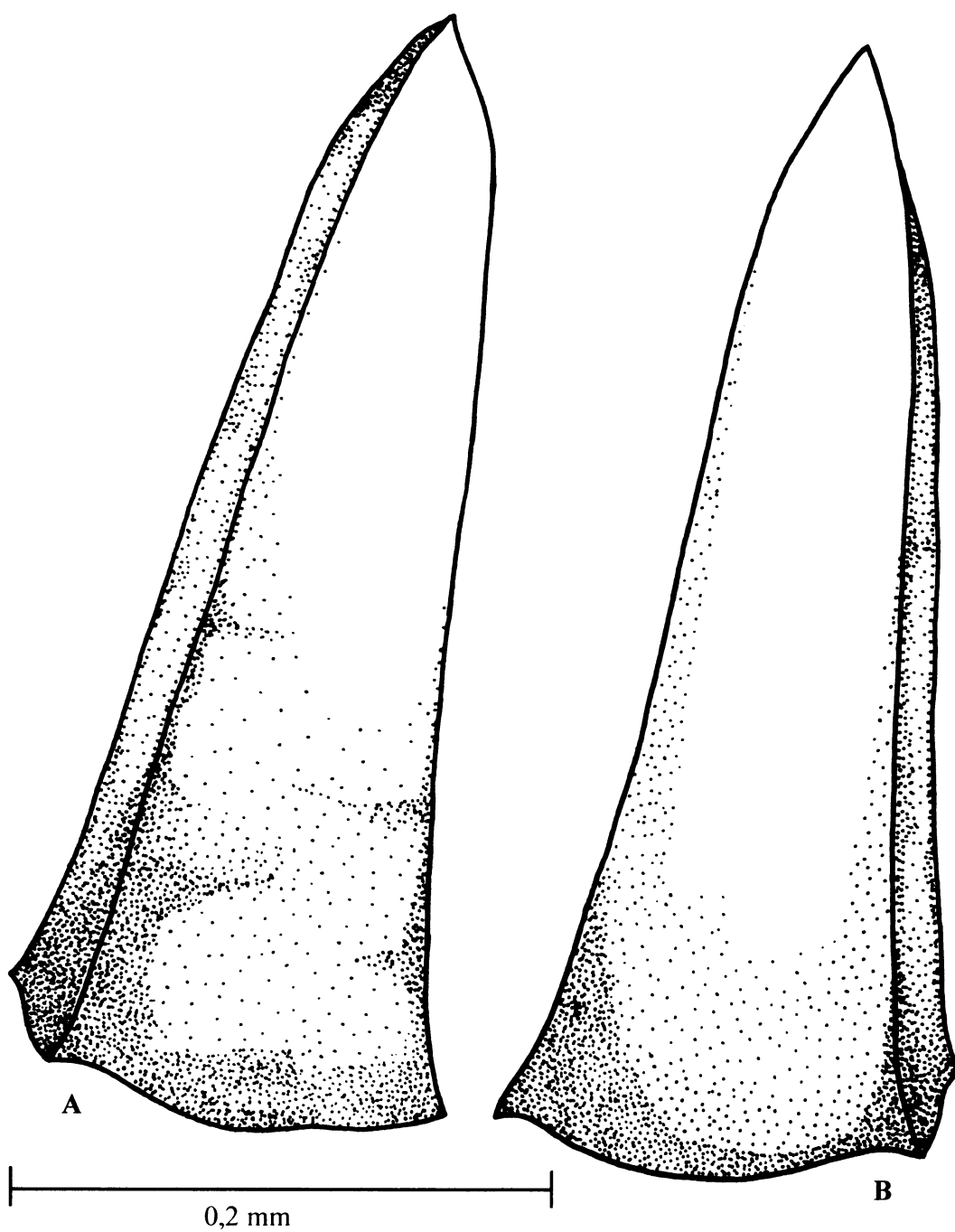
Obr. 16: Stadium VI – laterální pohled

popis – viz. předchozí stadium, navíc: kompletně ošupené tělo, přerušovaná čára označuje průběh postranní smyslové čáry

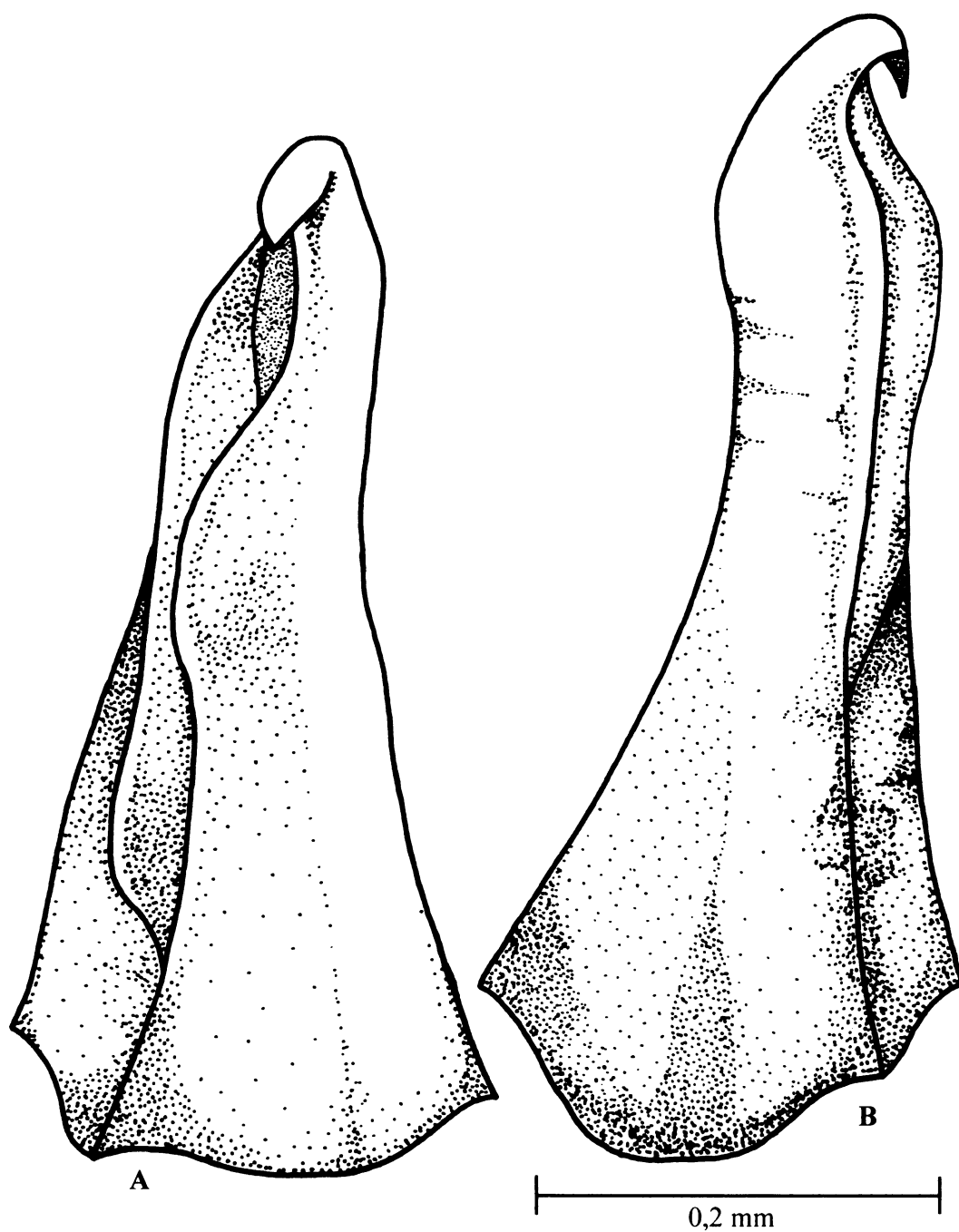


Obr. 17: Technické schéma požerákového zubu typu 5 (dorsoventrální pohled)

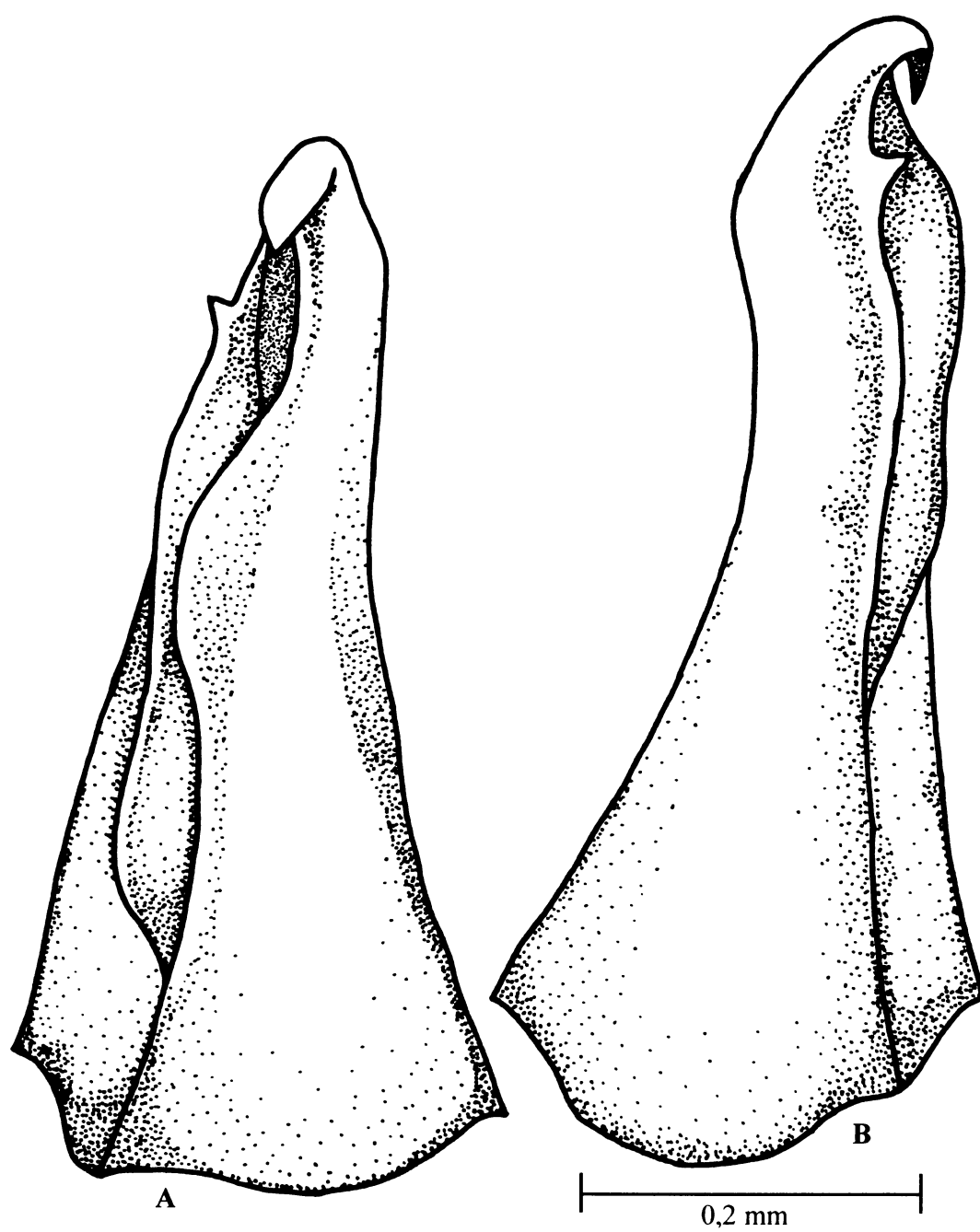
1- nazpět ohnutý apex špičky korunky zubu (= háček), 2 - mediální mělnicí ploška, 3 - laterální mělnicí ploška, 4 - vnitřní podélná lišta, 5 - vnější podélná lišta s laterálními sekundárními zoubky, 6 - první laterální sekundární zoubek, 7 - druhý laterální sekundární zoubek, 8 - třetí laterální sekundární zoubek



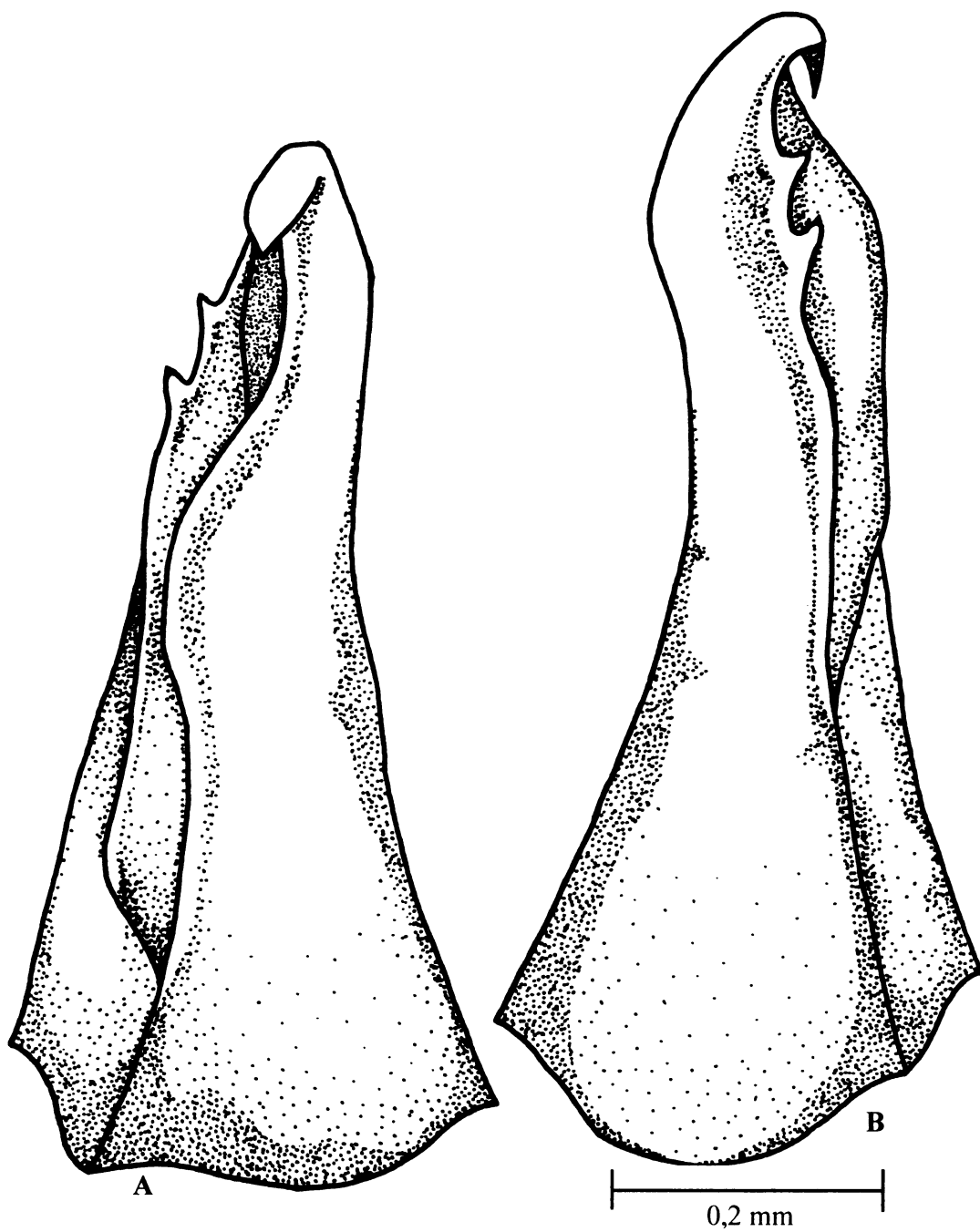
Obr. 18: Požerákový zub bolena dravého – tvar zubu: **typ 0** (A – dorsoventrální pohled, B – distálně-mesiální pohled)



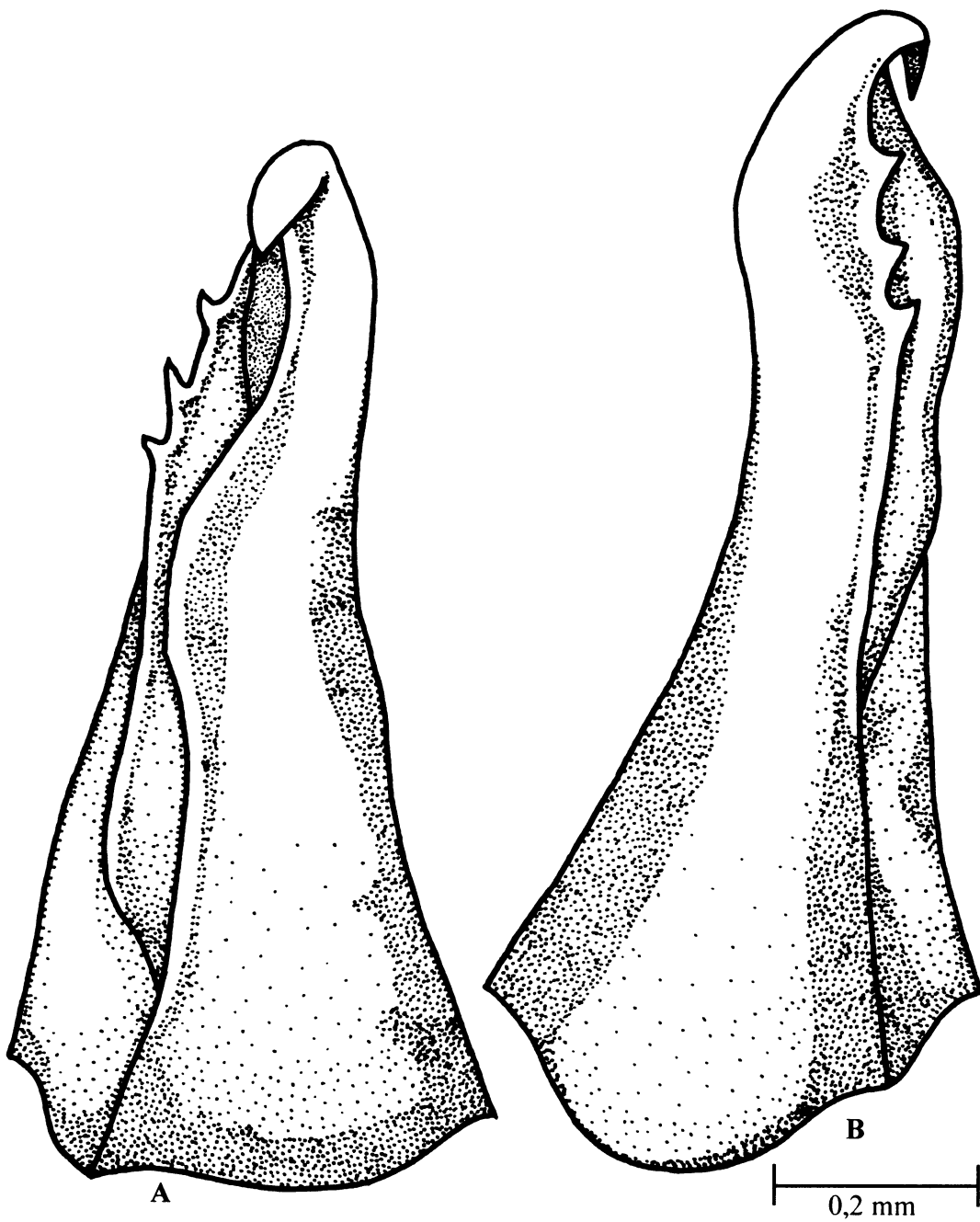
Obr. 19: Požerákový zub bolena dravého – tvar zubu: **typ 1** (A – dorsoventrální pohled, B – distálně-mesiální pohled)



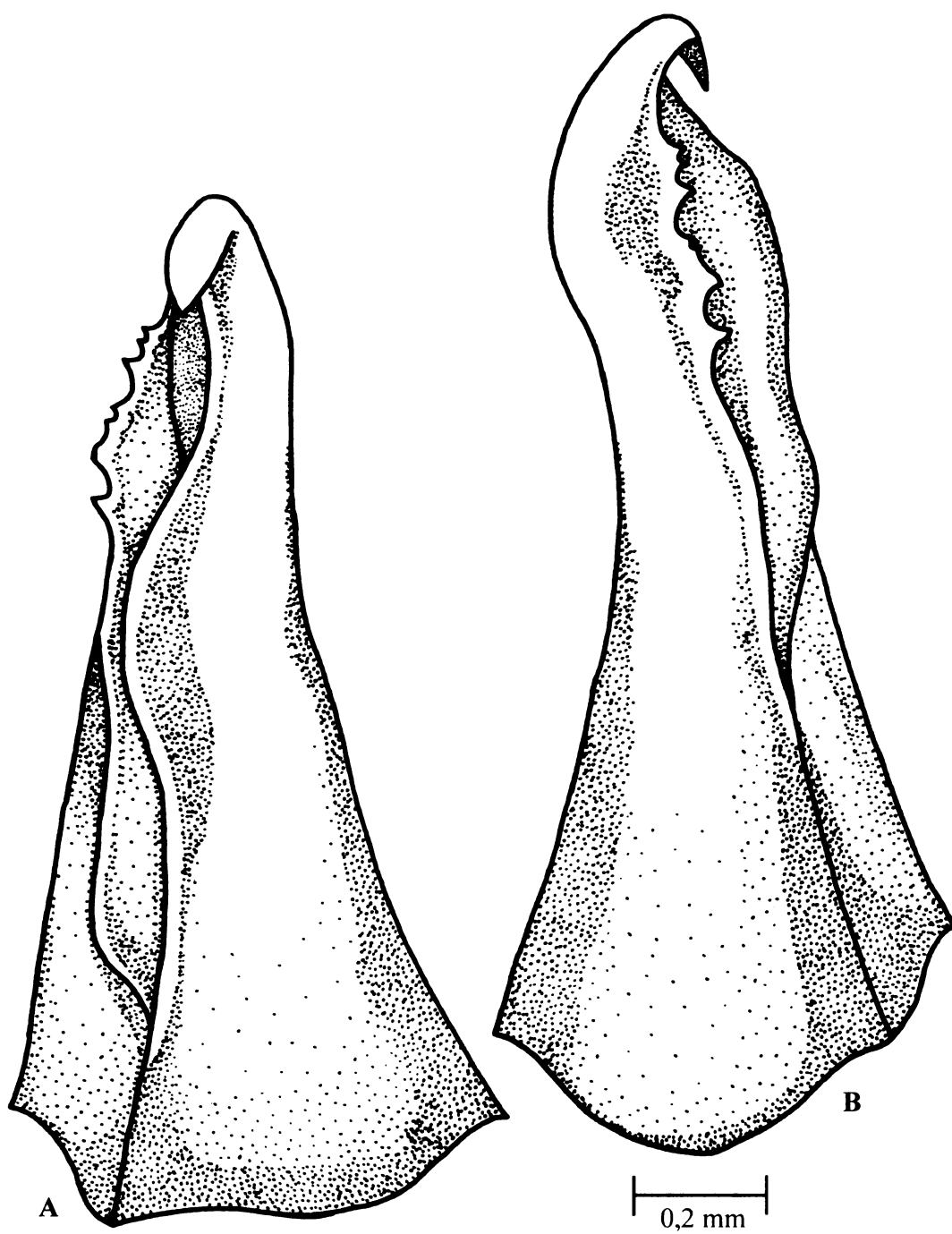
Obr. 20: Požerákový zub bolena dravého – tvar zubu: **typ 2** (A – dorsoventrální pohled, B – distálně-mesiální pohled)



Obr. 21: Požerákový zub bolena dravého – tvar zubu: **typ 3** (A – dorsoventrální pohled, B – distálně-mesiální pohled)

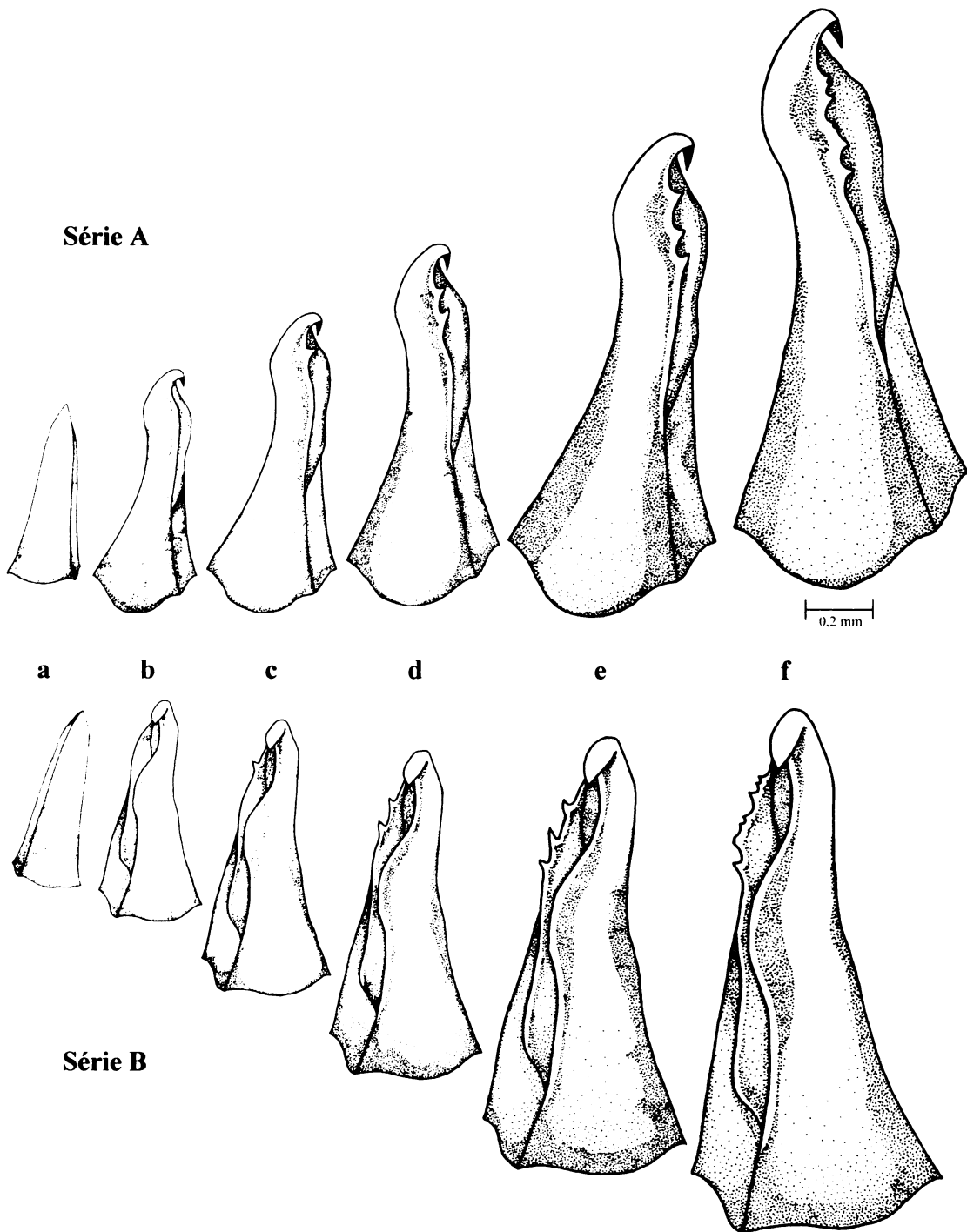


Obr. 22: Požerákový zub bolena dravého – tvar zubu: **typ 4** (A – dorsoventrální pohled, B – distálně-mesiální pohled)

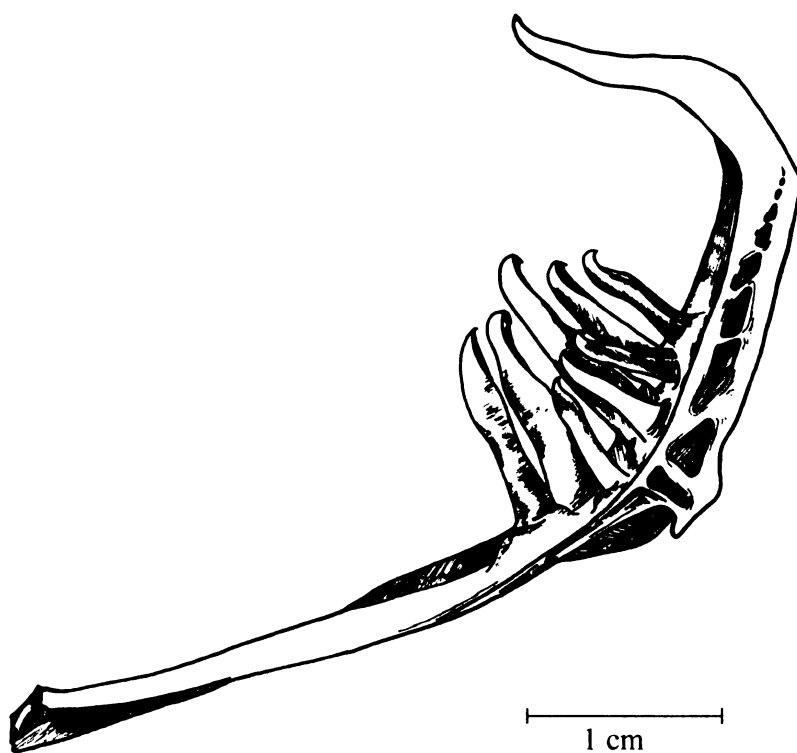


Obr. 23: Požerákový zub bolena dravého – tvar zubu: typ 5 (A – dorsoventrální pohled, B – distálně-mesiální pohled)





Obr. 24: Vývojová řada tvarů požerákových zubů bolena dravého během ontogeneze  
 Série A – distálně-mesiální pohled, Série B – dorsoventrální pohled ; a – zub typu 0, b – zub typu 1, c – zub typu 2, d – zub typu 3, e – zub typu 4, f – zub typu 5



Obr. 25: Adultní jedinec – levá požeráková kost se zuby uspořádanými ve dvou řadách (laterální pohled)

**Vysvětlivky k obr. 26 – obr. 66 (terminologie podle Nakajimy, 1984):**

1ř – 6ř: 1. až 6. vývojová řada zubů larvální dentice

7ř, 7ř', 7''ř,.... : 7. vývojová řada zubů (= 1. řada zubů juvenilní (adultní) dentice) a následující vlny výměny (náhrady) zubů na jednotlivých zubních pozicích

8ř, 8ř', 8''ř,.... : 8. vývojová řada zubů (= 2. řada zubů juvenilní (adultní) dentice) a následující vlny výměny (náhrady) zubů na jednotlivých zubních pozicích

Ce 0: označení pozice vzniku a připojení 1.eruptovaného zubu

An 1 – An 3: označení zubní pozice anteriorních zubů (zuby připojující se na zubní pozice nalézající se posteriorně od pozice prvního připojeného zubu)

Po 1 – Po 2: označení zubní pozice posteriorních zubů (zuby připojující se na zubní pozice nalézající se anteriorně od pozice prvního připojeného zubu)

- velkými římskými čísly jsou označeny zuby připojující se na ozubenou část požerákové kosti nazvané *segmentum laterale*

- malými římskými čísly jsou označeny zuby připojující se na ozubenou část požerákové kosti nazvané *pars ventralis*



- kalcifikovaný, nepřipojený zub larvální dentice



- kalcifikovaný, připojený zub larvální dentice



- vypadlý zub larvální dentice



- kalcifikovaný, nepřipojený zub 1. řady (hlavní řady) juvenilní (adultní) dentice



- kalcifikovaný, připojený zub 1. řady (hlavní řady) juvenilní (adultní) dentice



- vypadlý zub 1. řady (hlavní řady) juvenilní (adultní) dentice



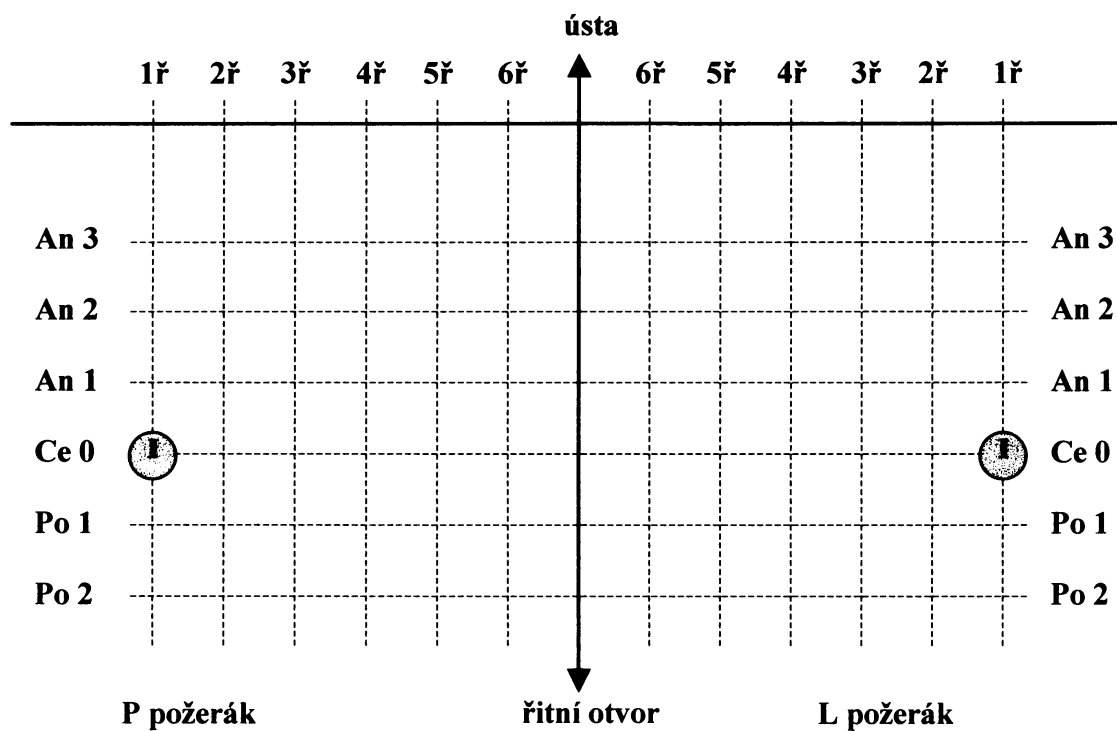
- kalcifikovaný, nepřipojený zub 2. řady (vedlejší řady) juvenilní (adultní) dentice



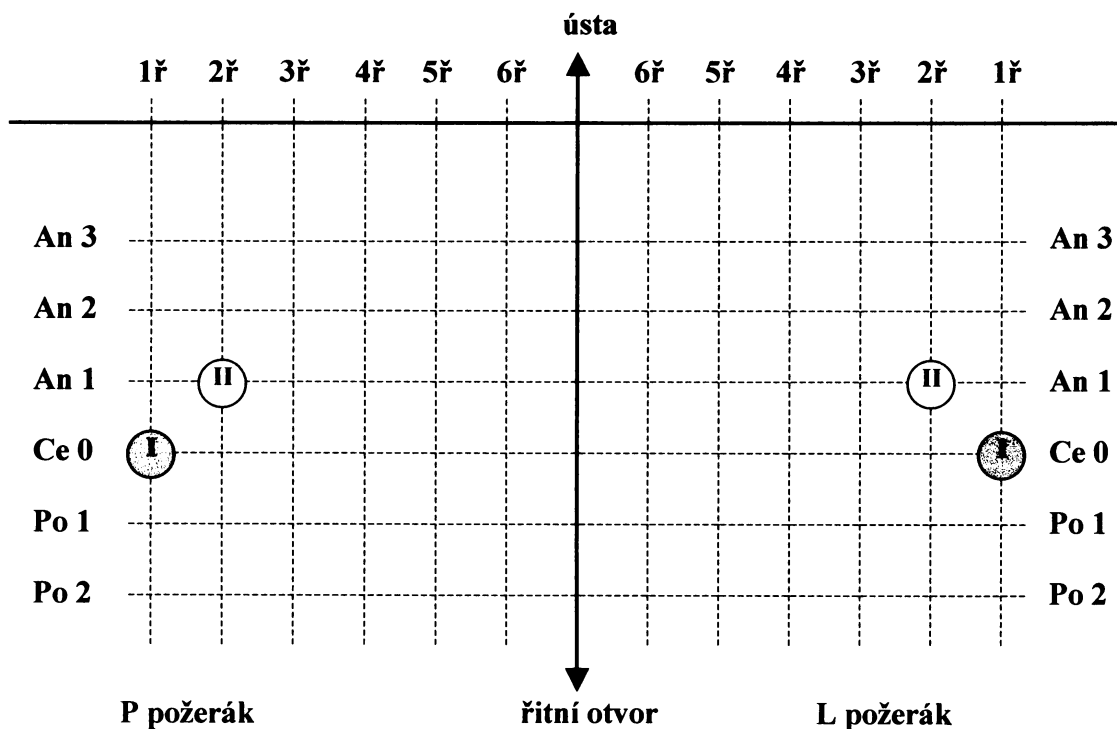
- kalcifikovaný, připojený zub 2. řady (vedlejší řady) juvenilní (adultní) dentice



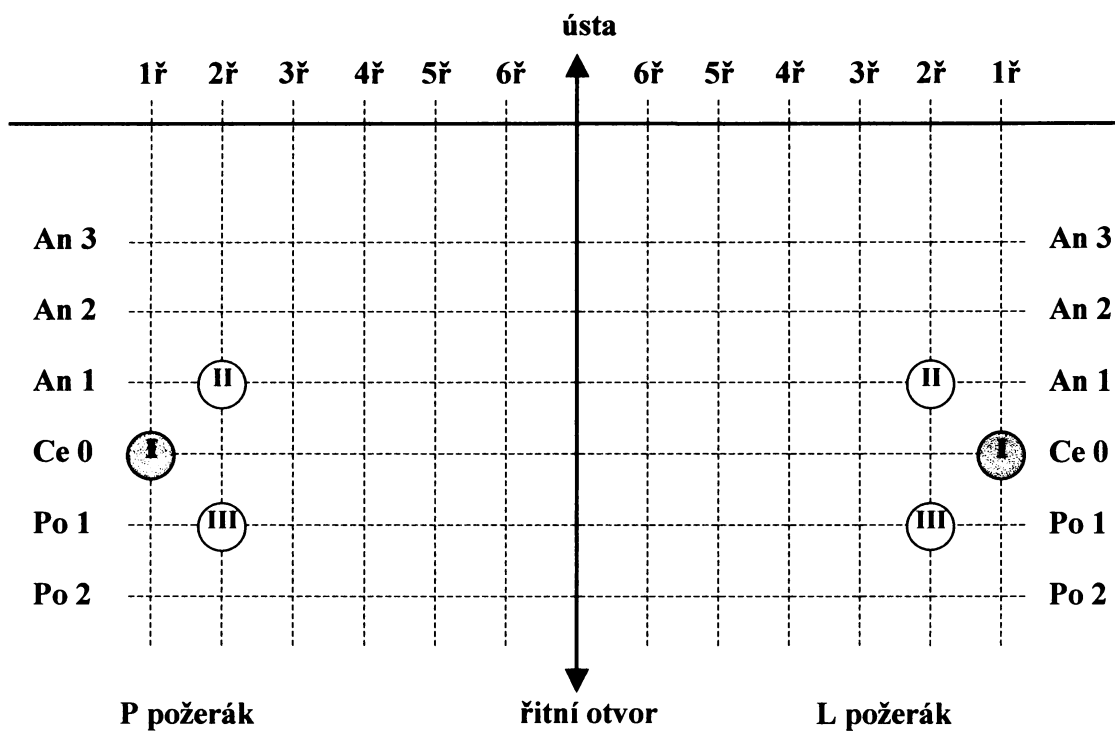
- vypadlý zub 2. řady (vedlejší řady) juvenilní (adultní) dentice



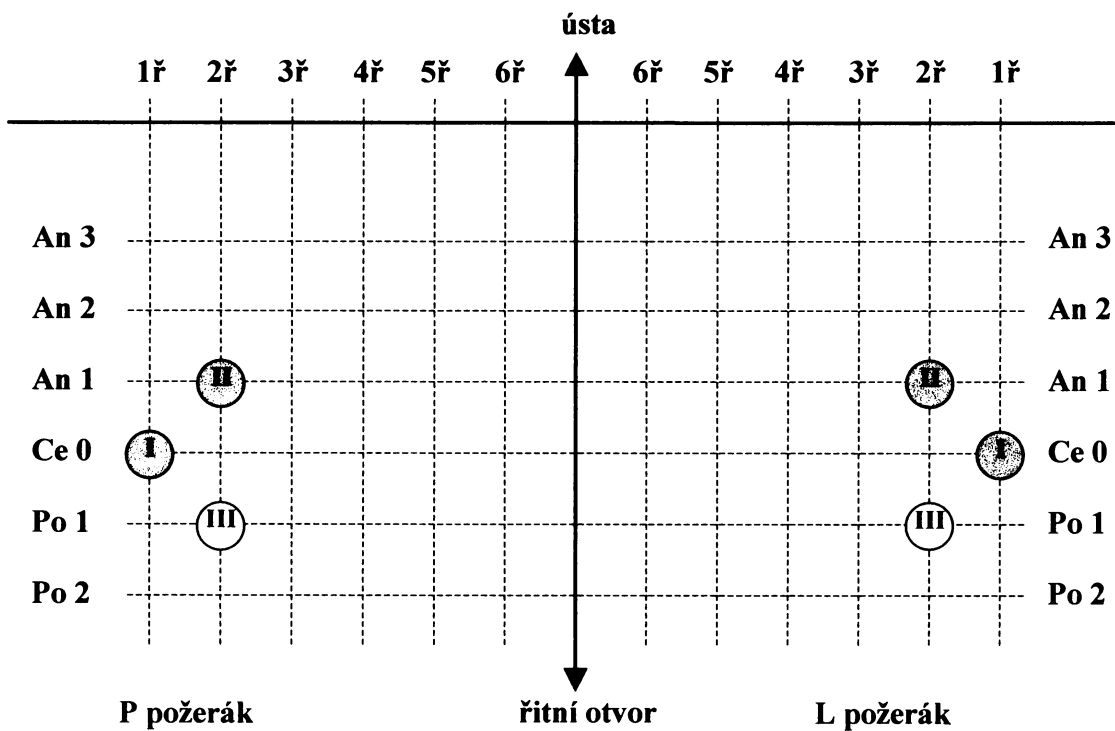
Obr. 26: Schéma zubního vzorce - stadium I (ventrální pohled)



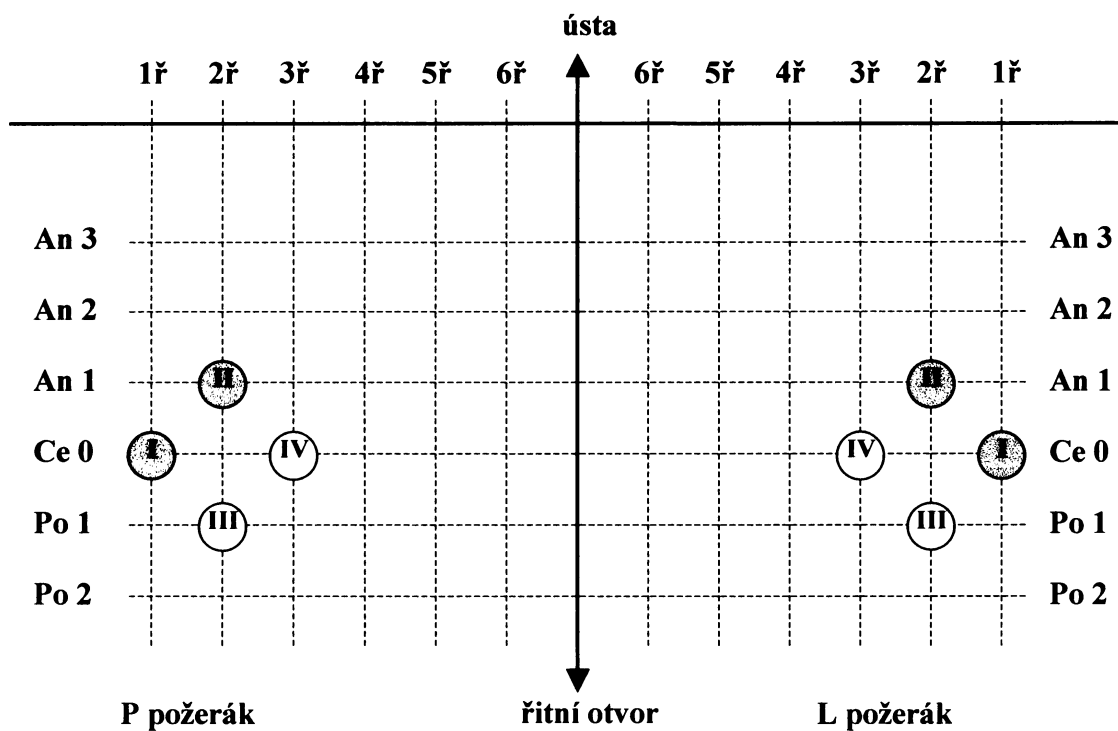
Obr. 27: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L1 (ventrální pohled)



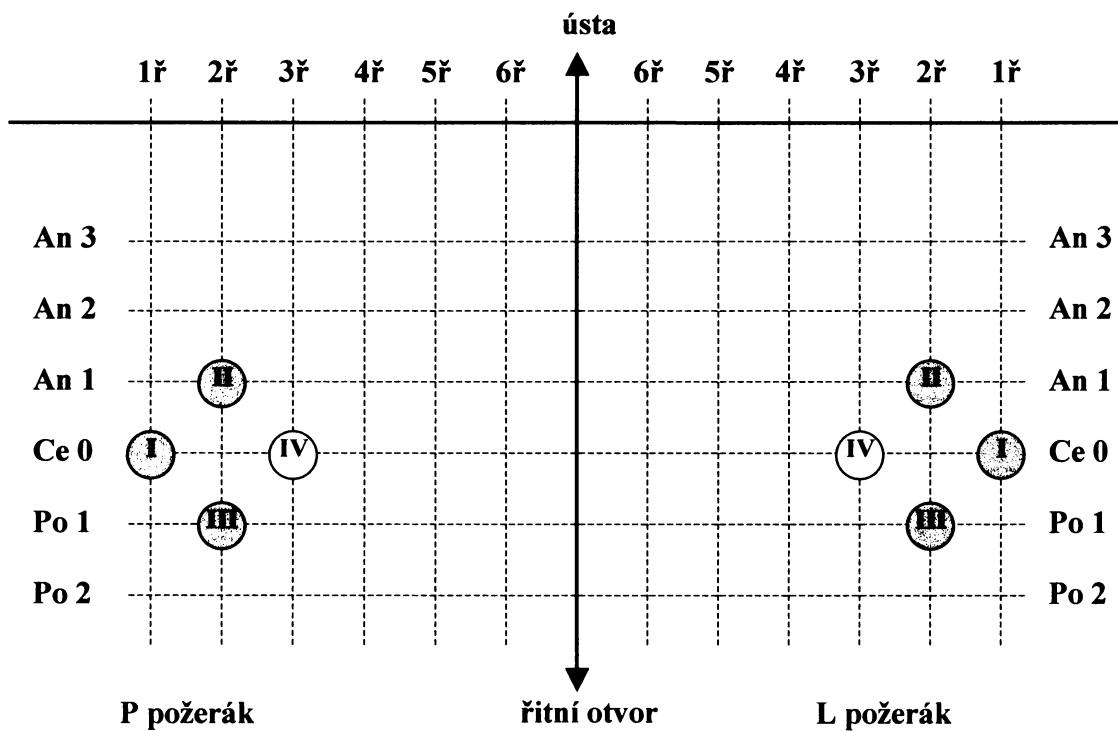
Obr. 28: Schéma zubního vzorce - stadium II (ventrální pohled)



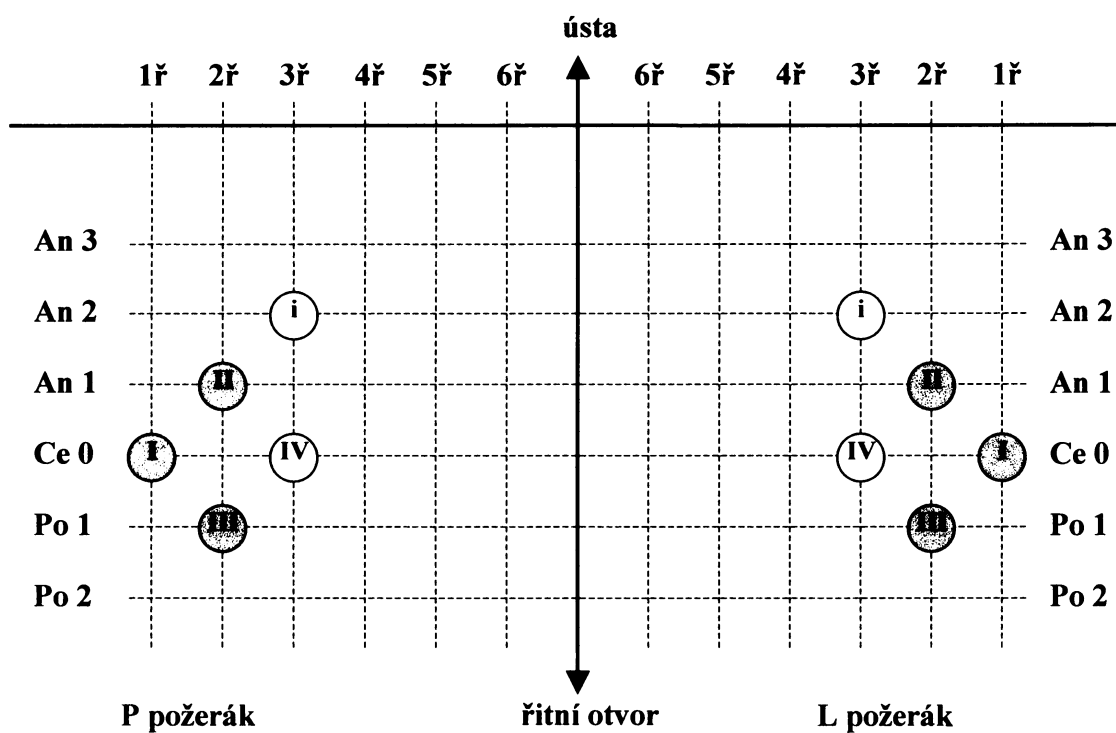
Obr. 29: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L2 (ventrální pohled)



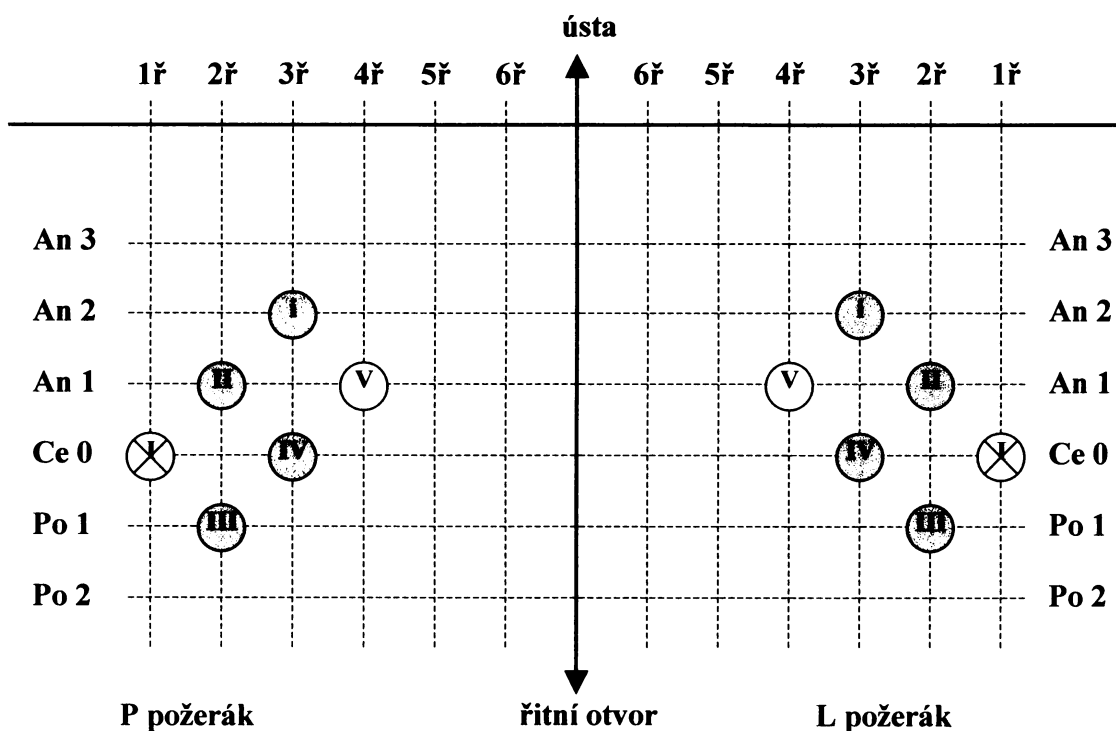
Obr. 30: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L3 (ventrální pohled)



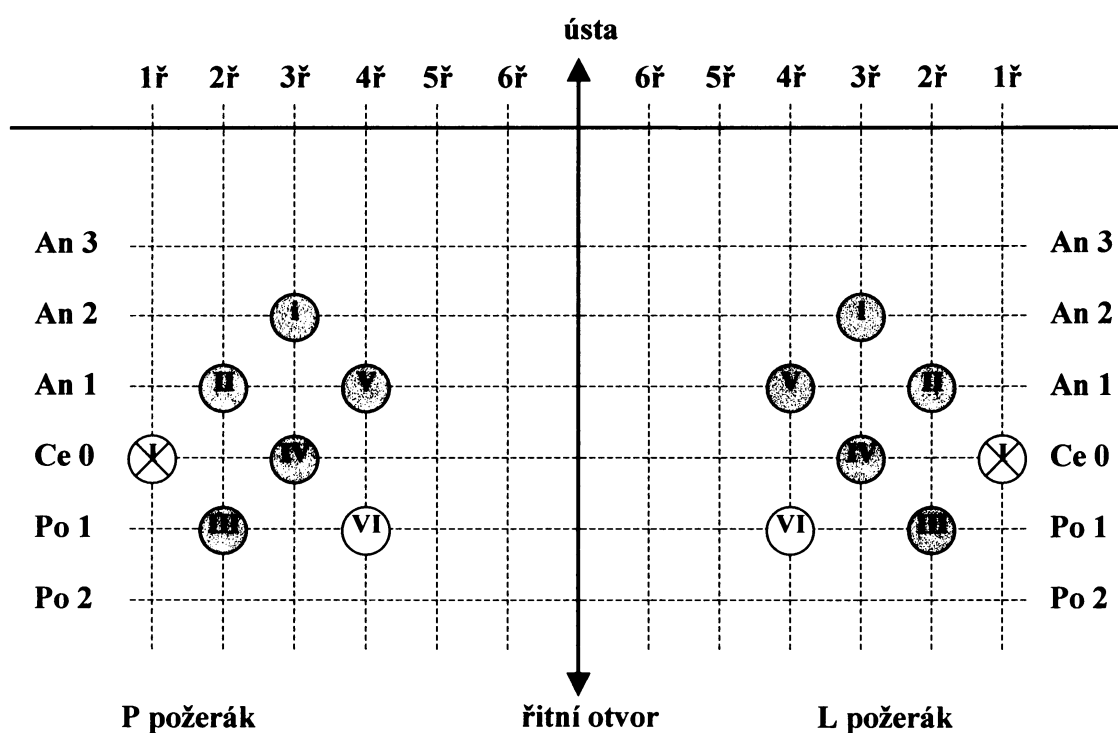
Obr. 31: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L4 (ventrální pohled)



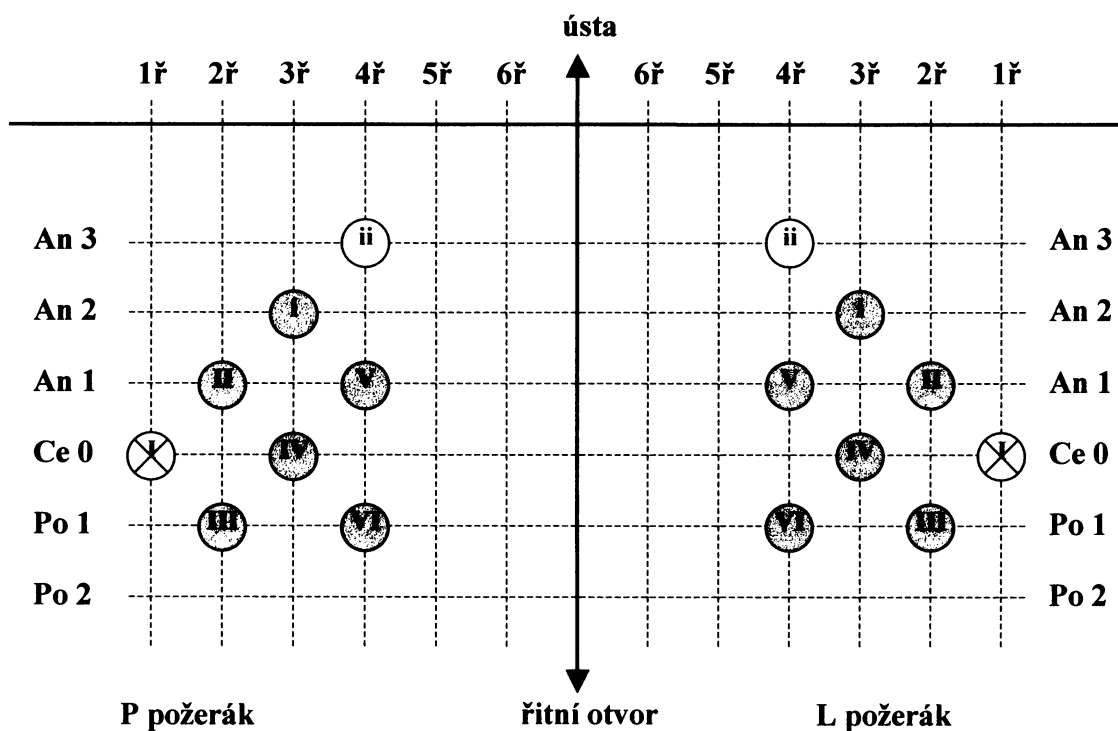
Obr. 32: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L5 (ventrální pohled)



Obr. 33: Schéma zubního vzorce - stadium III (ventrální pohled)

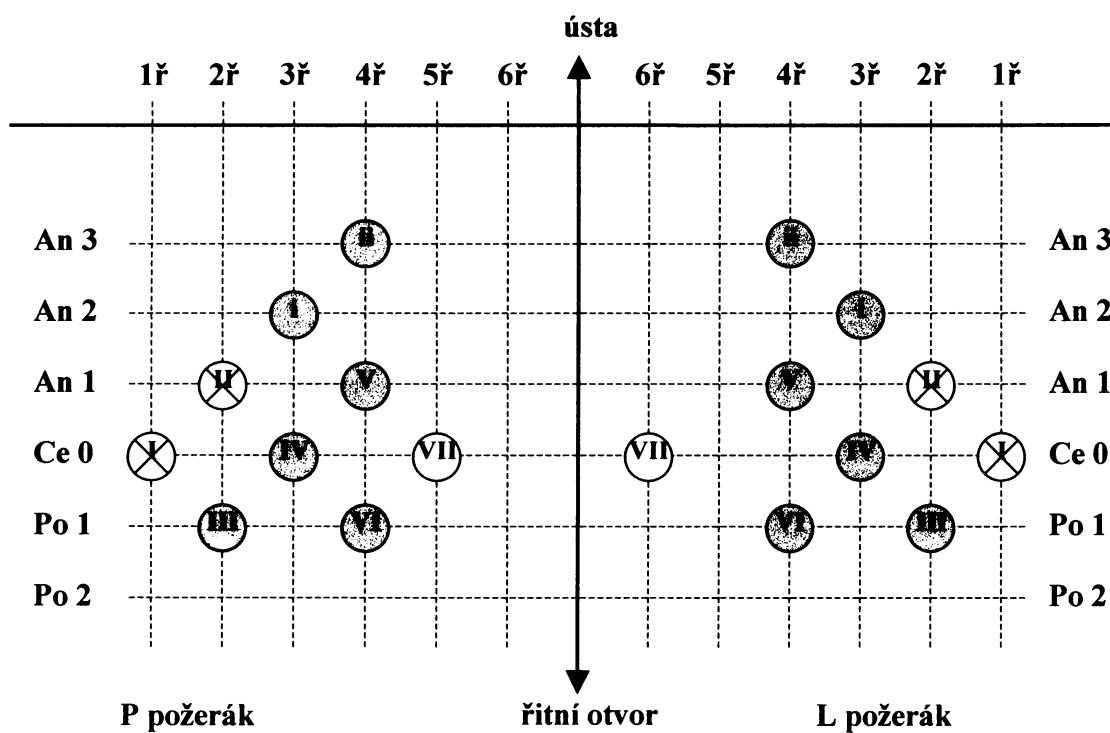


Obr. 34: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L6 (ventrální pohled)

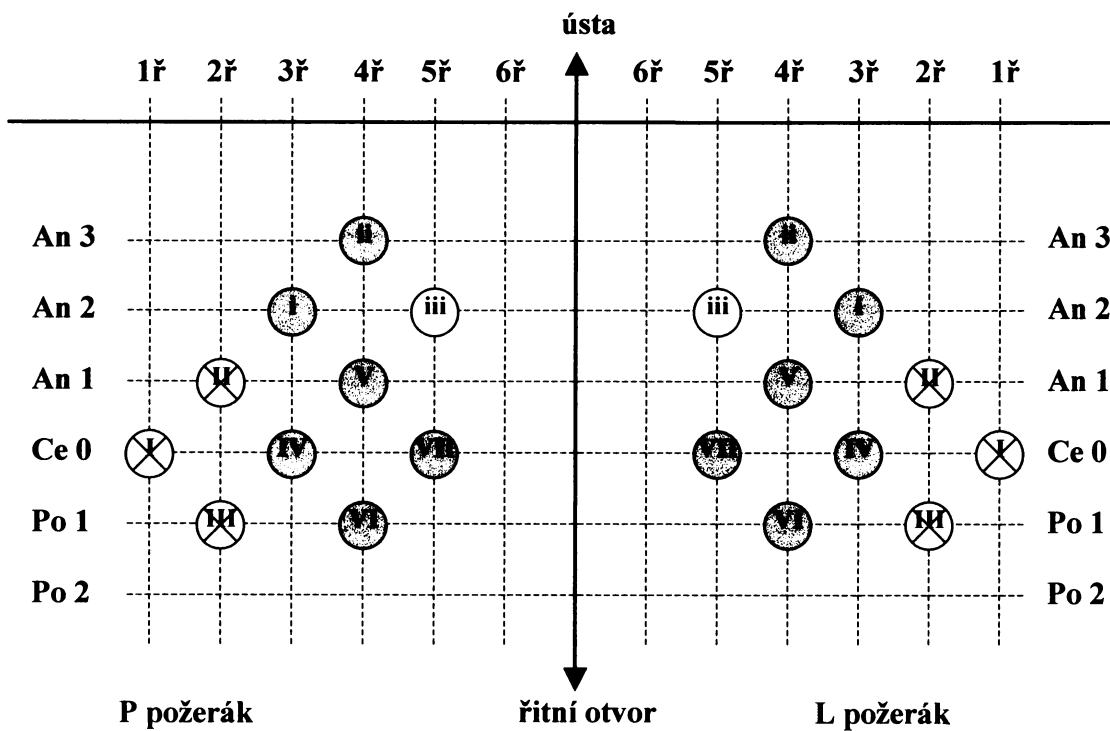


Obr. 35: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L7 (ventrální pohled)

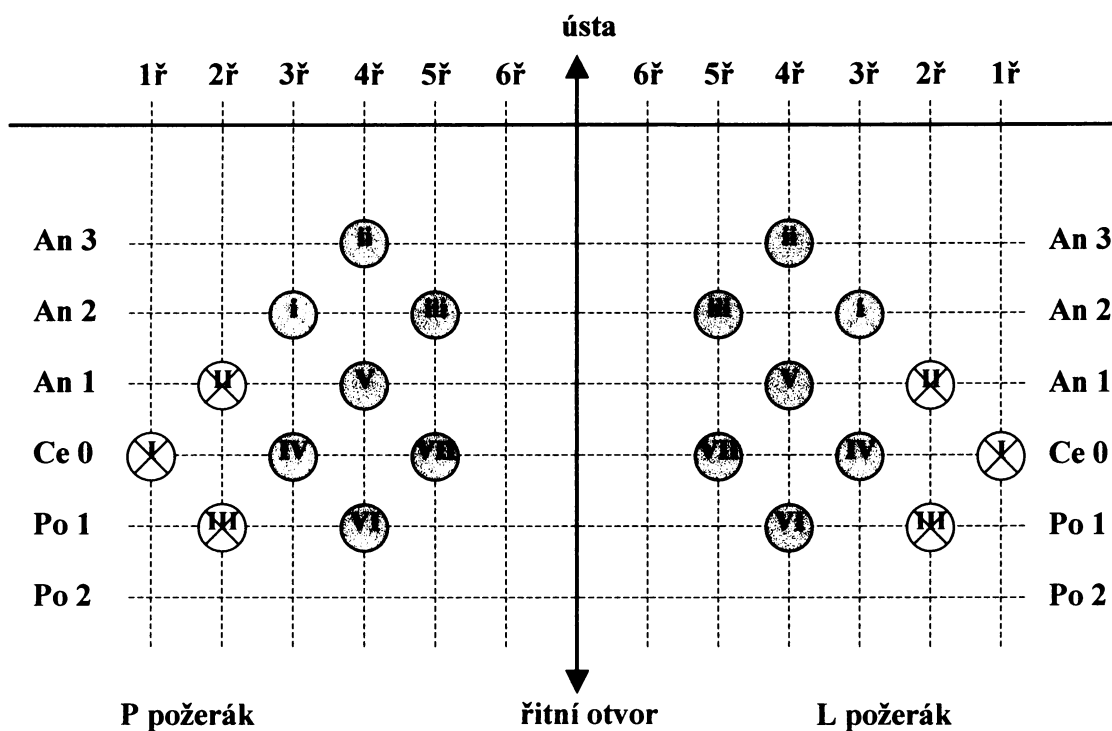




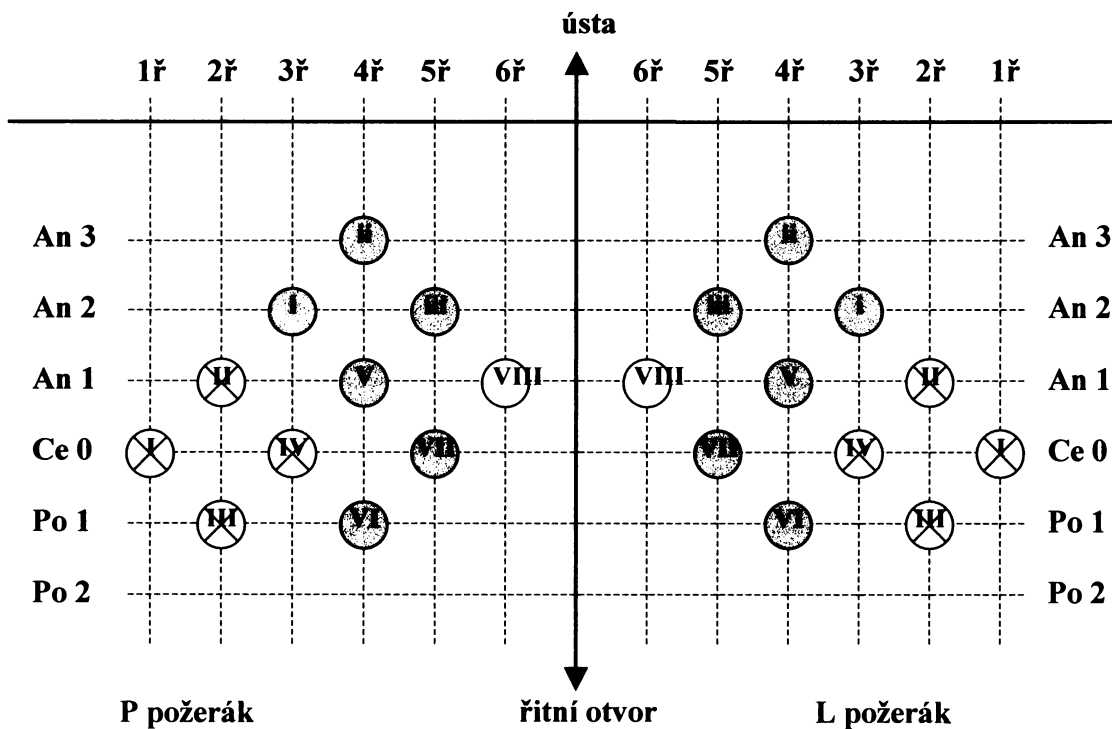
Obr. 36: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L8 (ventrální pohled)



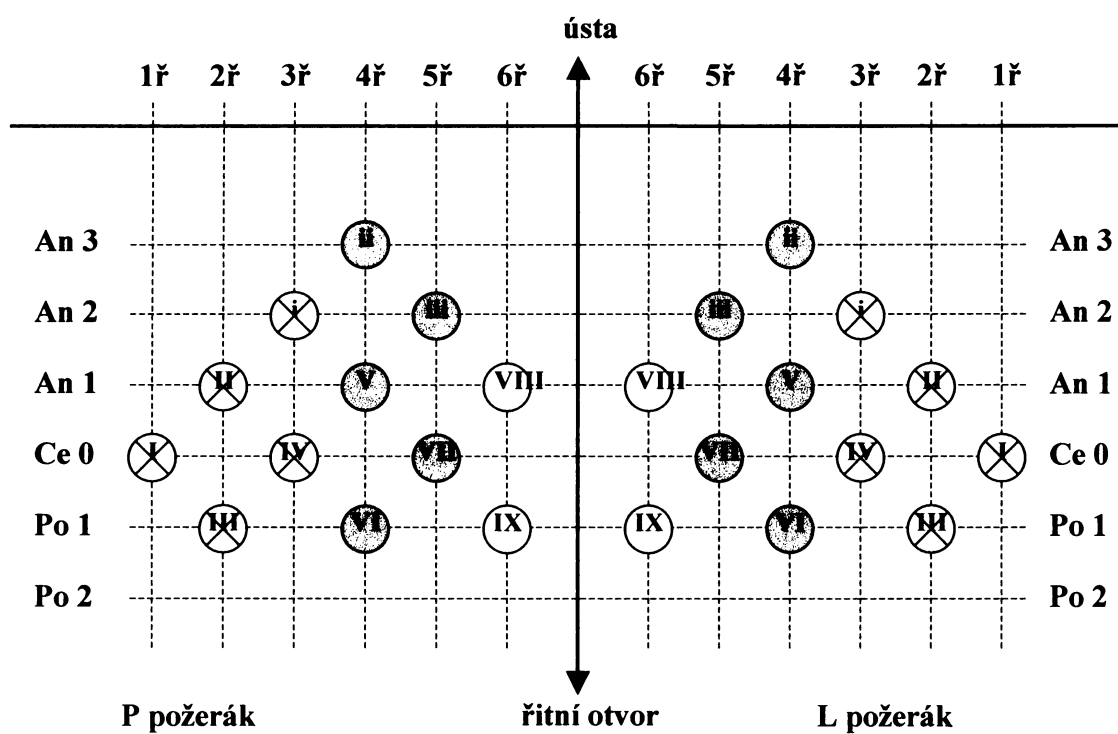
Obr. 37: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L9 (ventrální pohled)



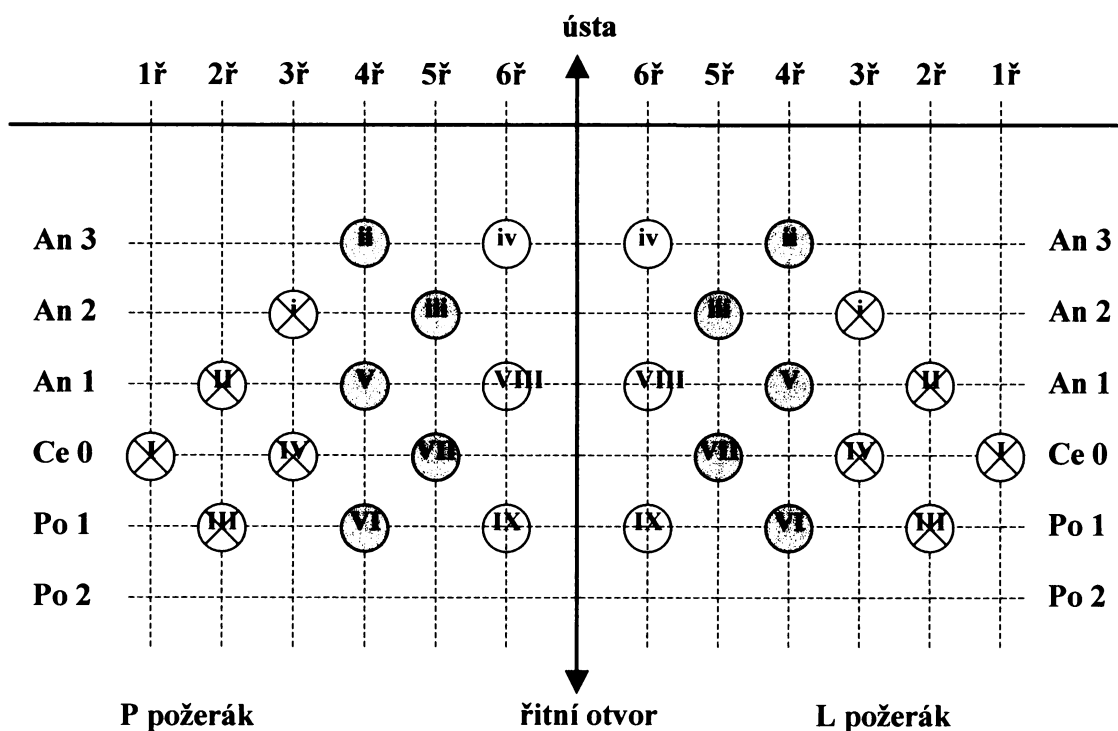
Obr. 38: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L10 (ventrální pohled)



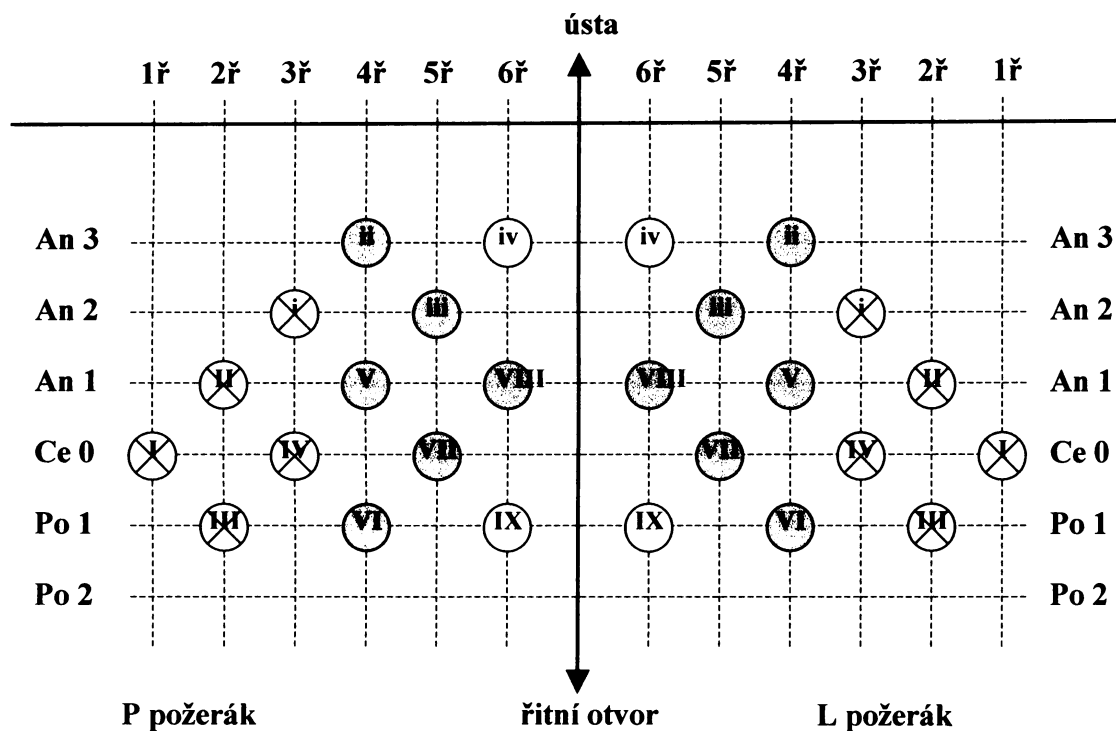
Obr. 39: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L11 (ventrální pohled)



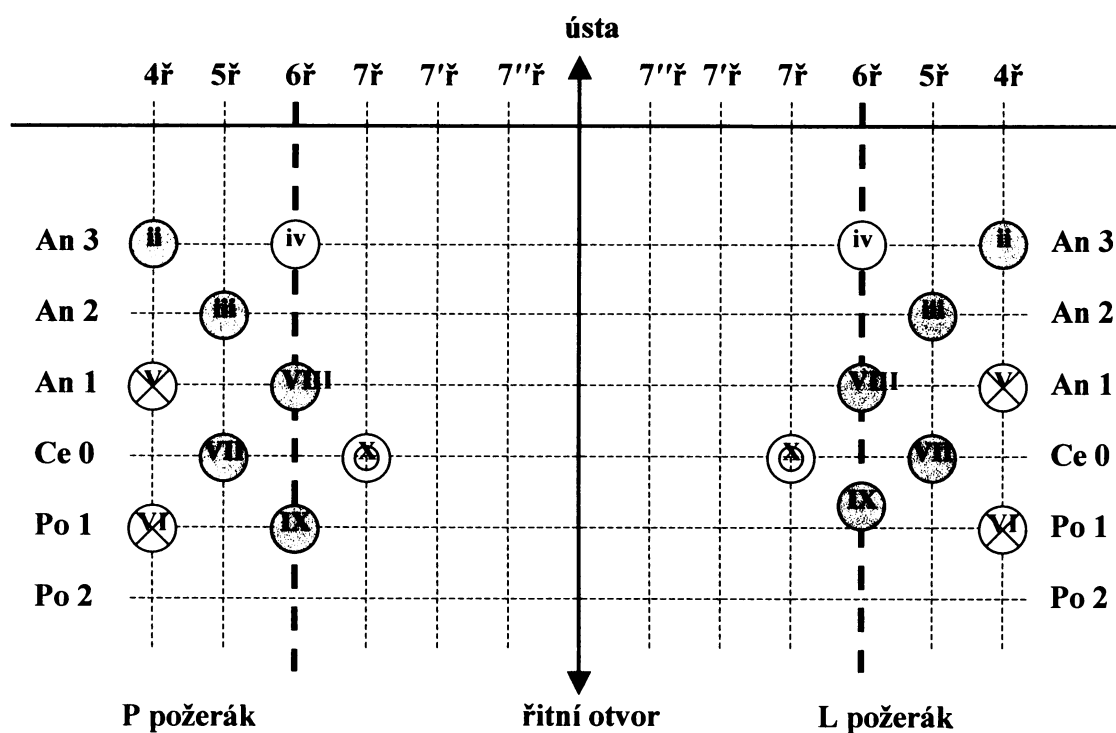
Obr. 40: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L12 (ventrální pohled)



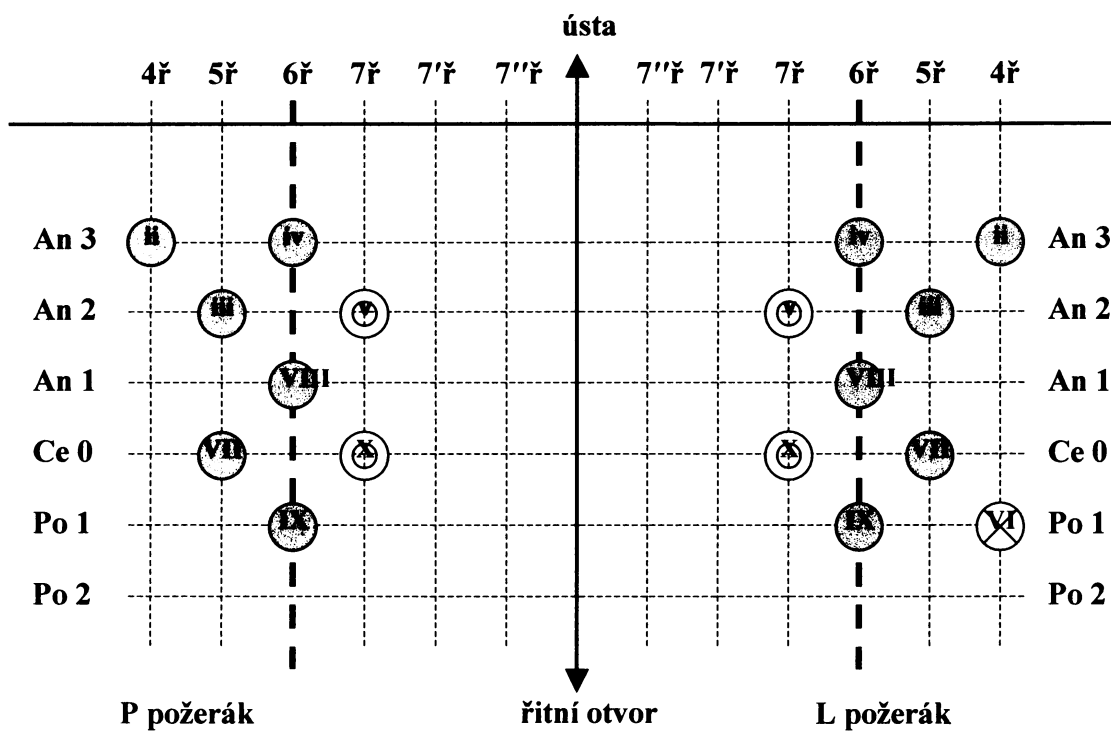
Obr. 41: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L13 (ventrální pohled)



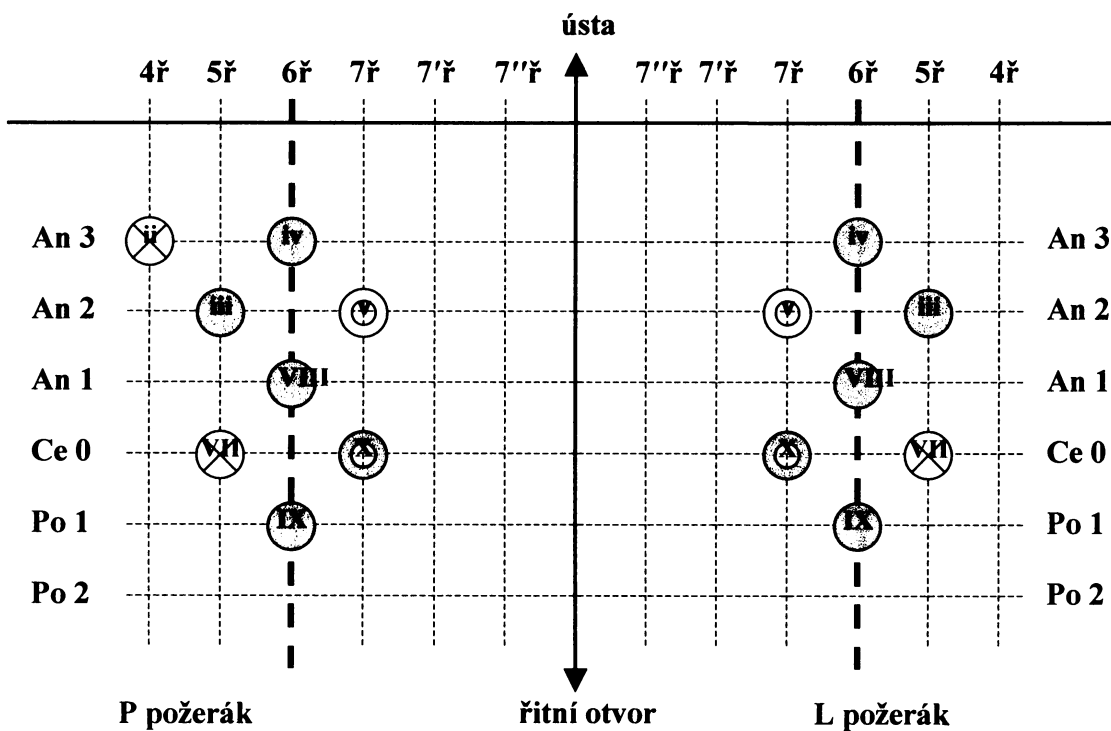
Obr. 42: Schéma zubního vzorce - vedlejší vývojové stadium L14 (ventrální pohled)



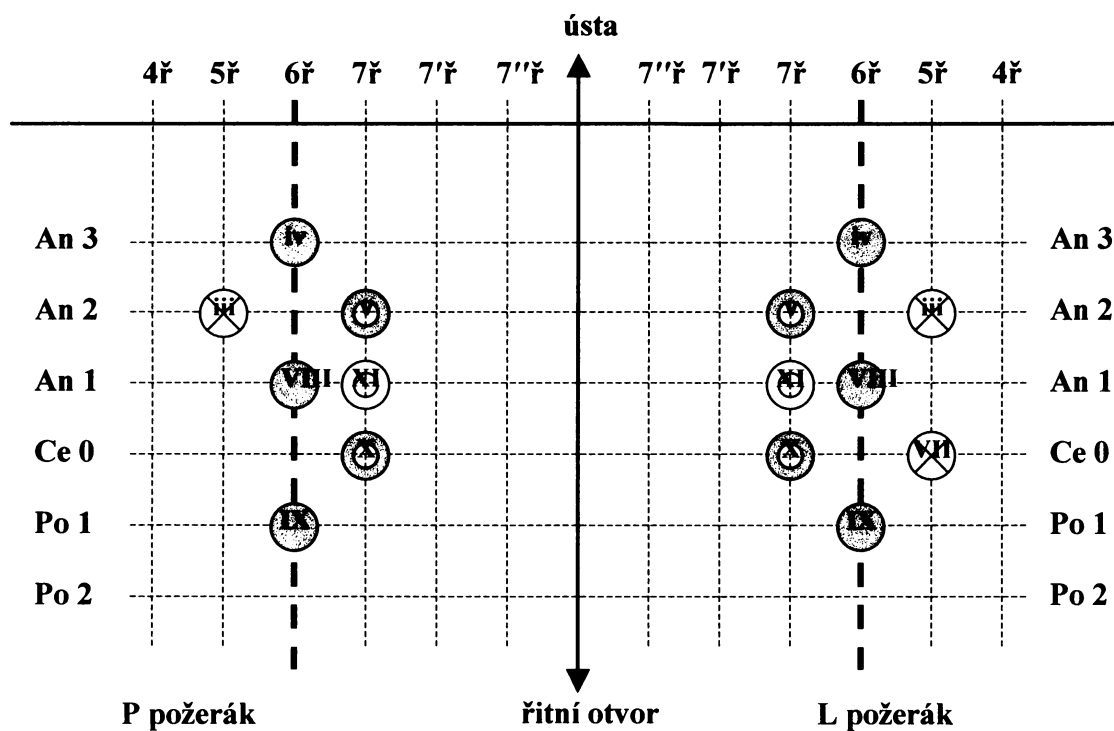
Obr. 43: Schéma zubního vzorce - stadium IV (ventrální pohled)



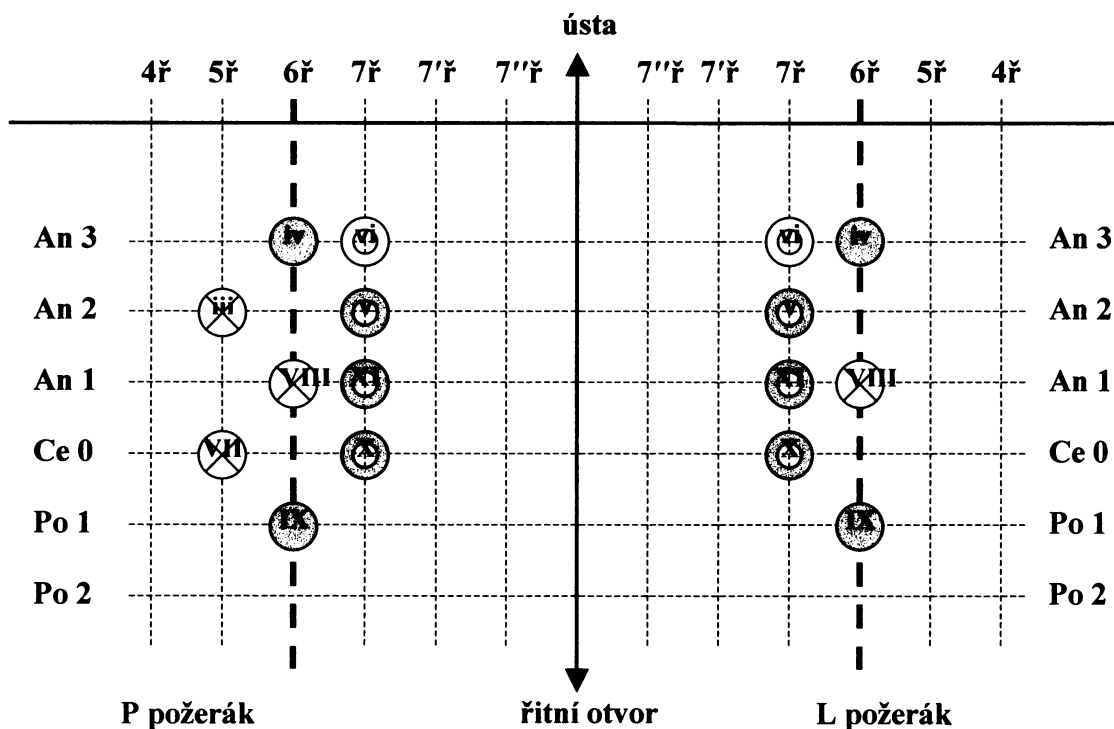
Obr. 44: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P1 (ventrální pohled)



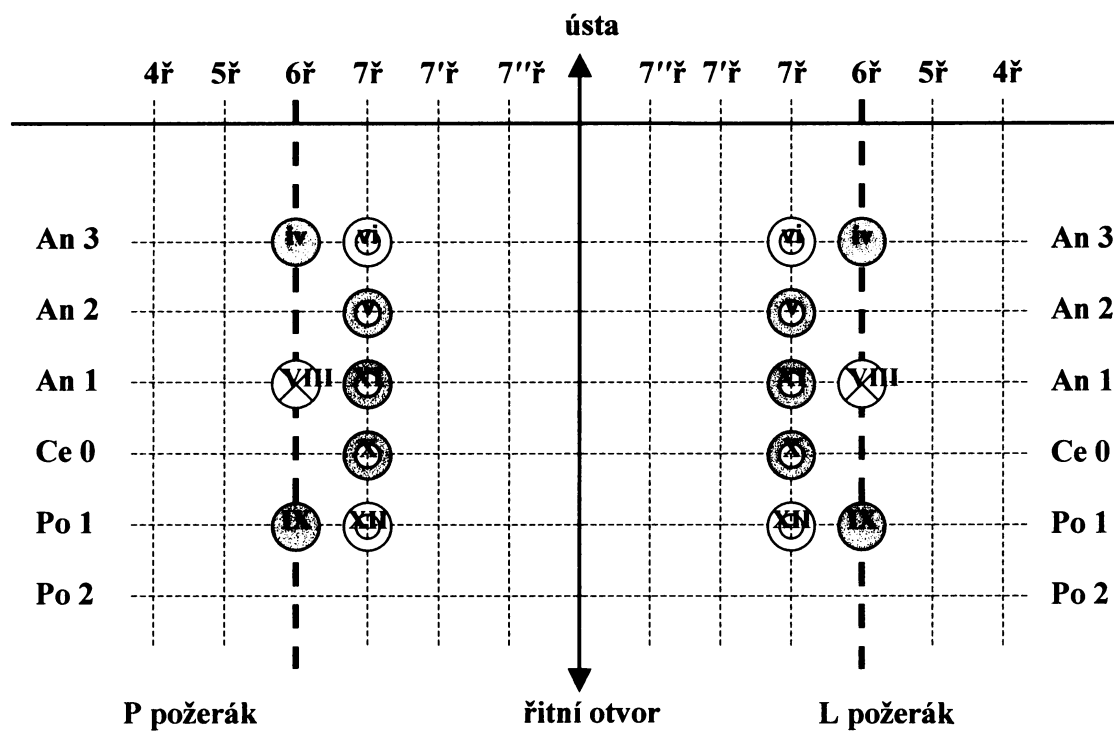
Obr. 45: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P2 (ventrální pohled)



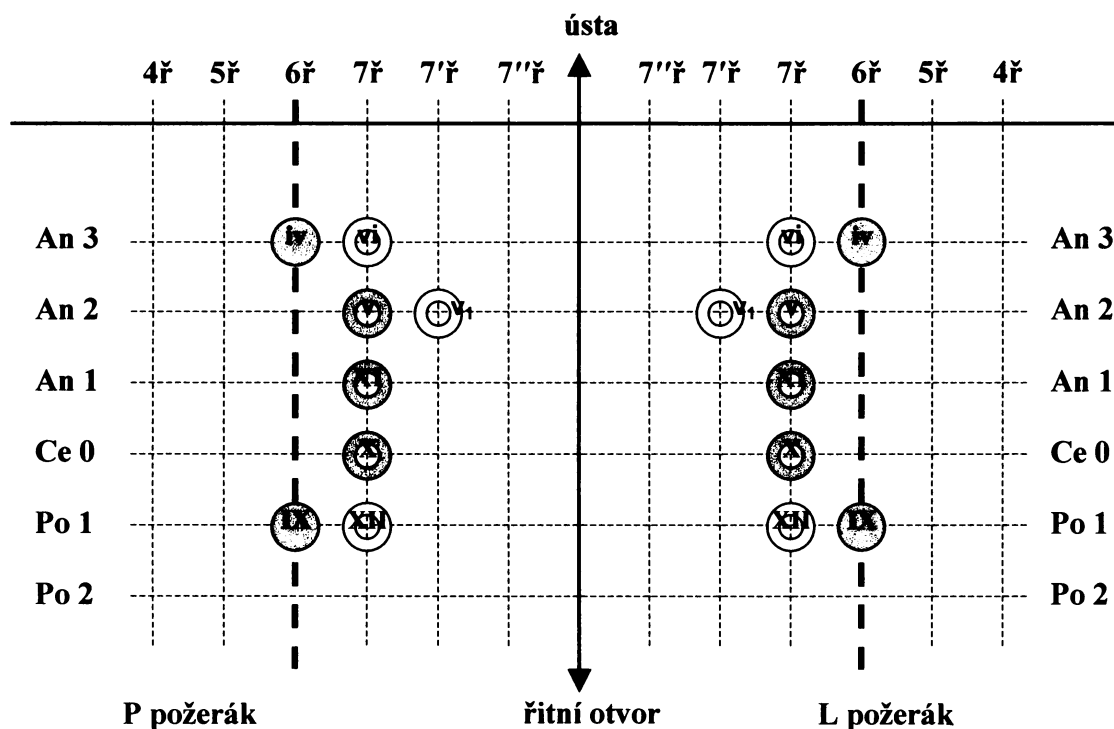
Obr. 46: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P3 (ventrální pohled)



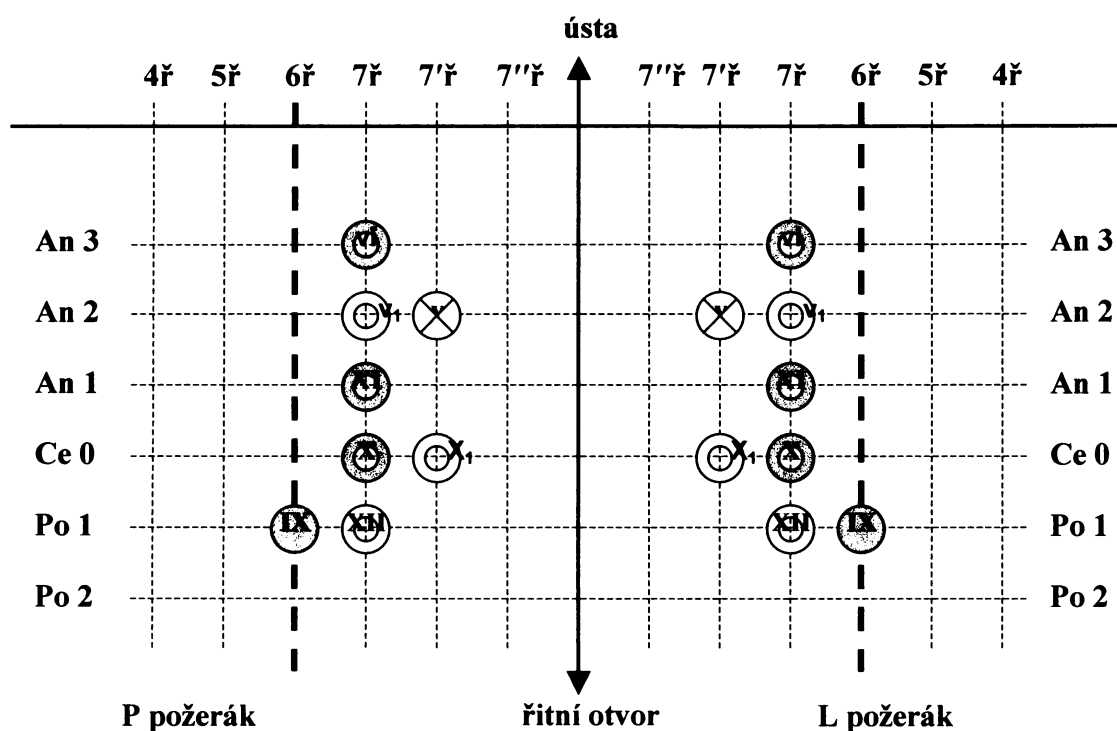
Obr. 47: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P4 (ventrální pohled)



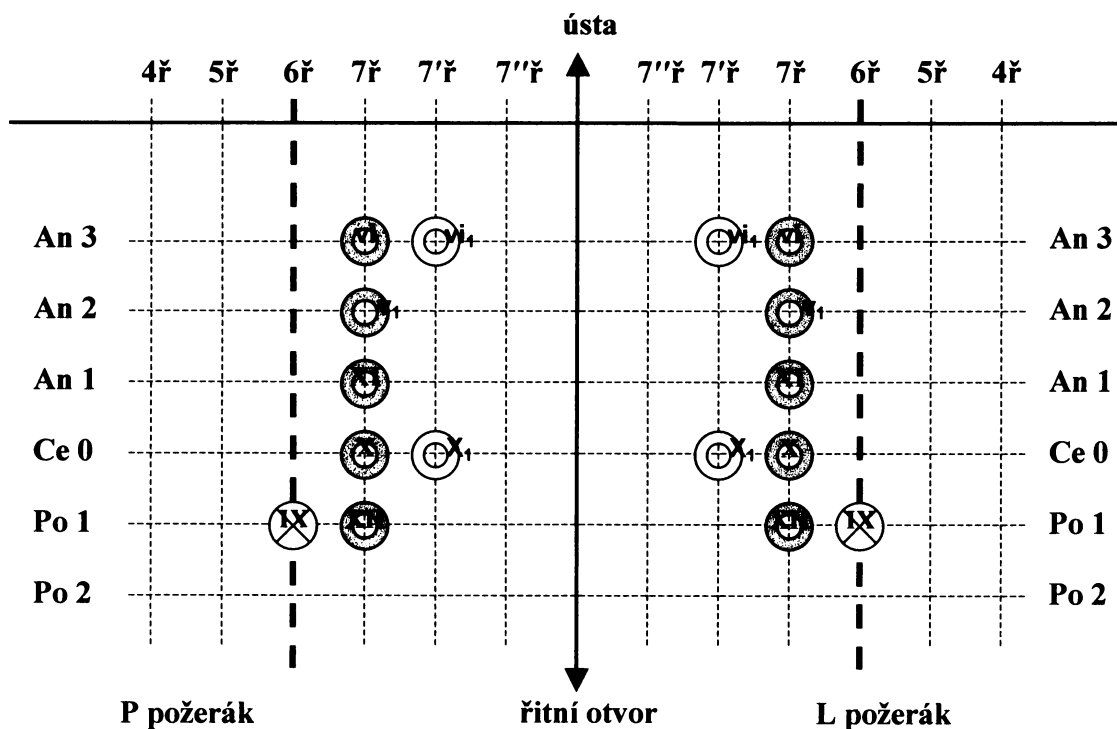
Obr. 48: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P5 (ventrální pohled)



Obr. 49: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P6 (ventrální pohled)

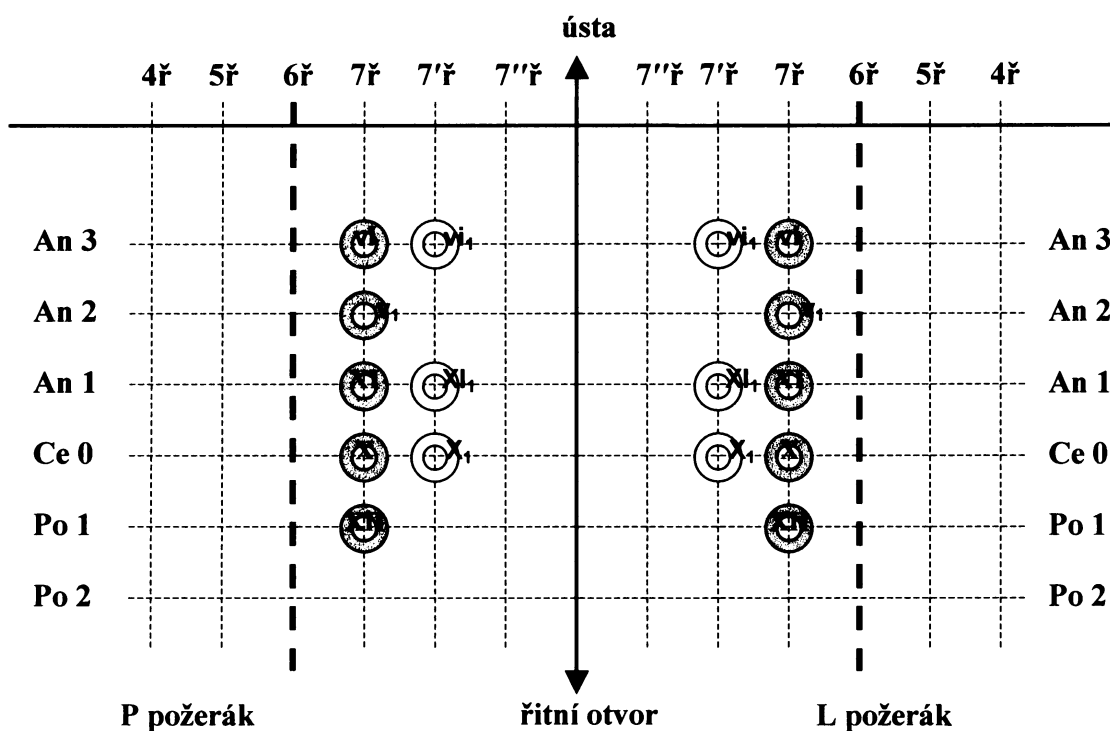


Obr. 50: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P7 (ventrální pohled)

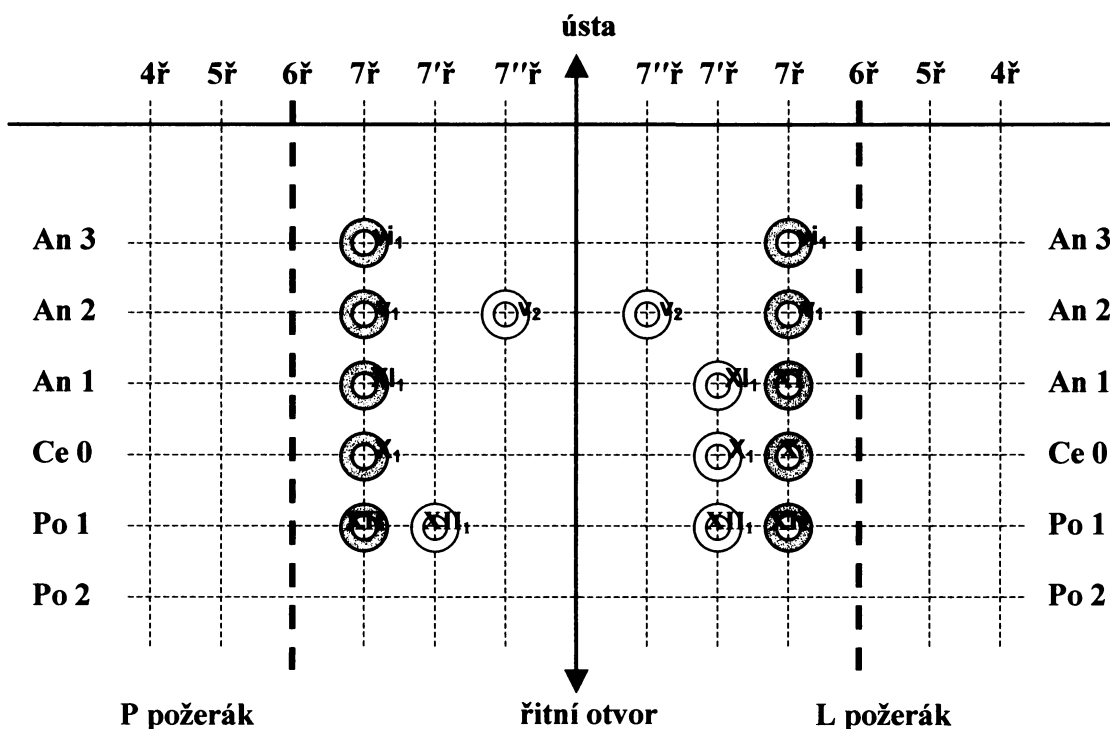


Obr. 51: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 1. řady adultní dentice) – Stadium V (ventrální pohled)

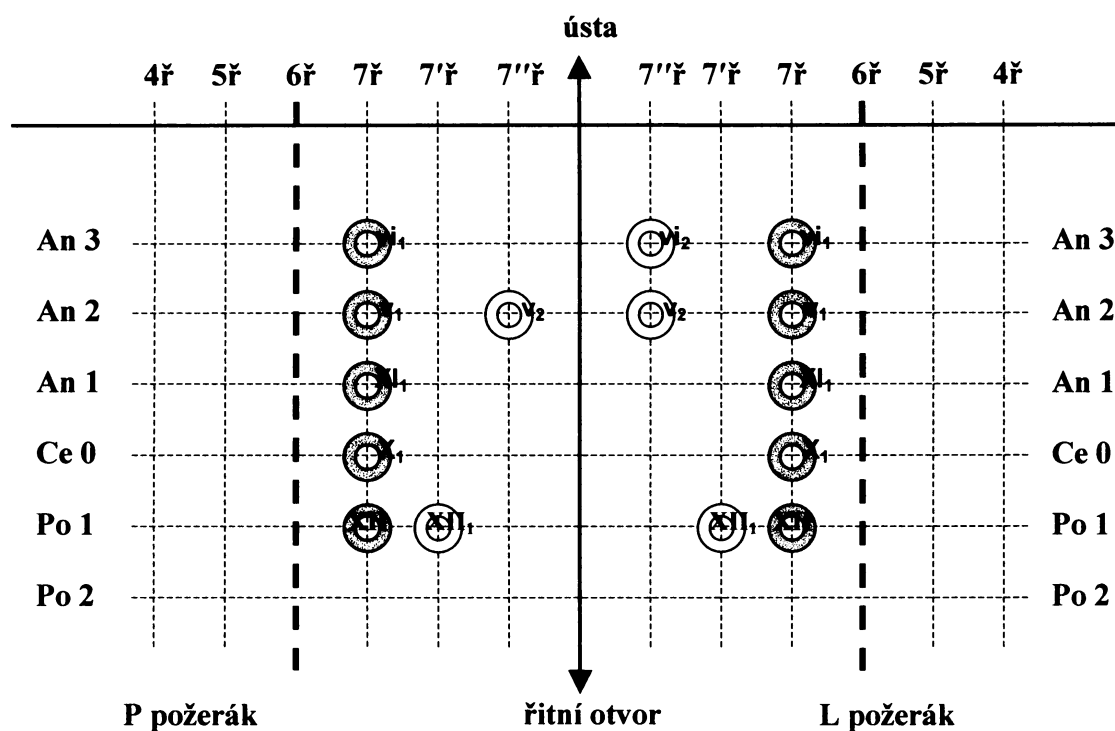




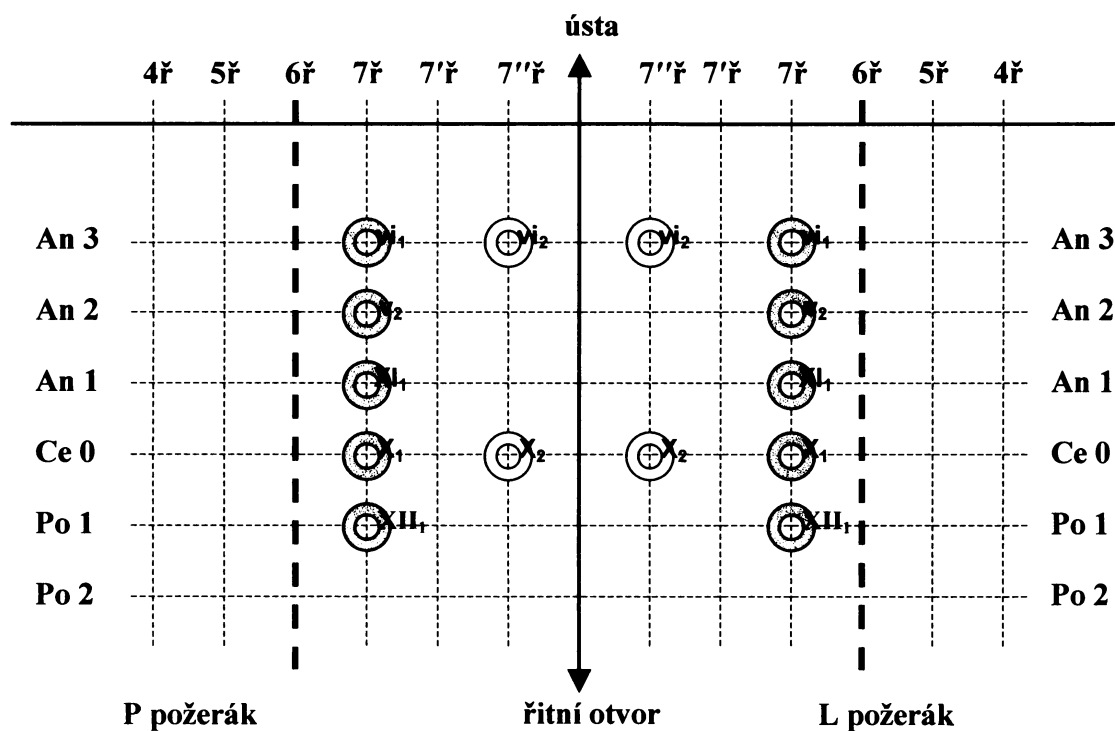
Obr. 52: Schéma zubního vzorce (zuby 1. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J1 (ventrální pohled)



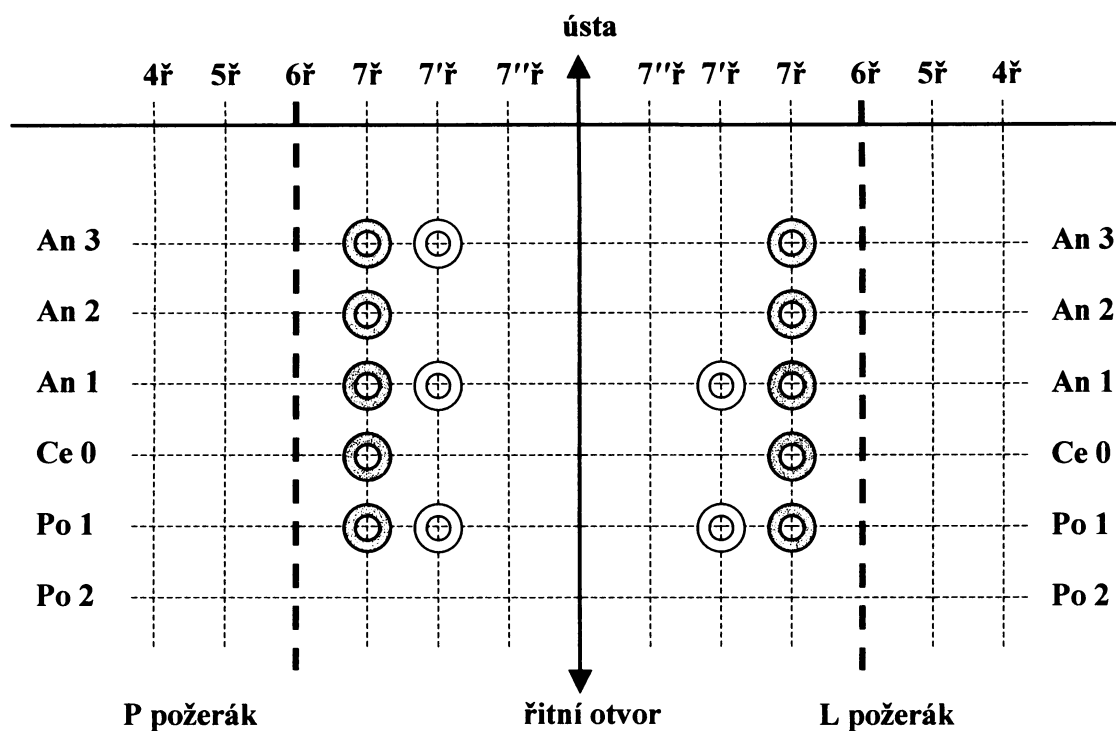
Obr. 53: Schéma zubního vzorce (zuby 1. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J2 (ventrální pohled)



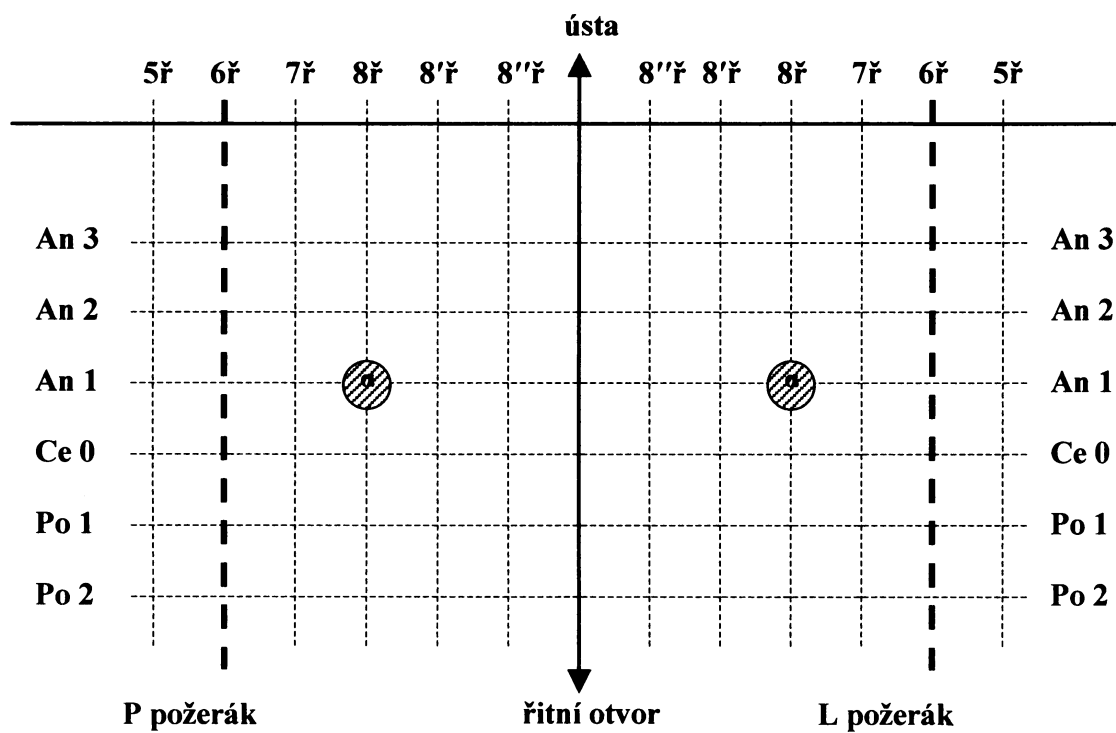
Obr. 54: Schéma zubního vzorce (zuby 1. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stádium J3, J4, J5, J6 (ventrální pohled)



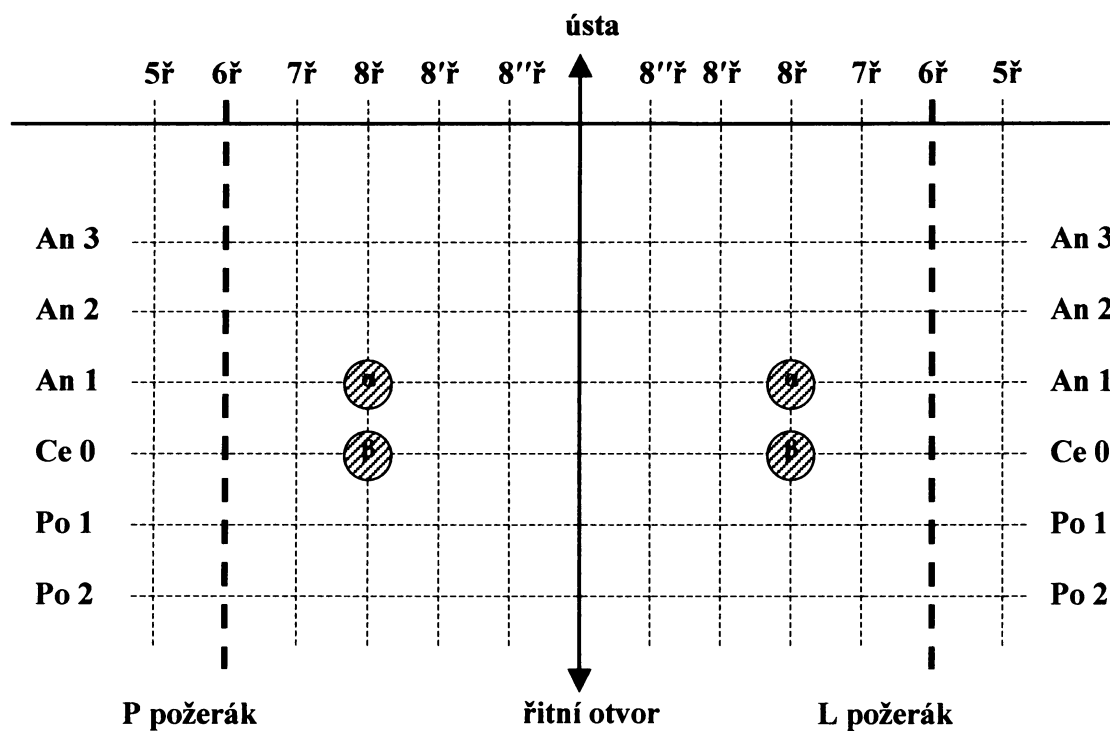
Obr. 55: Schéma zubního vzorce (zuby 1. řady adultní dentice) – Stadium VI (ventrální pohled)



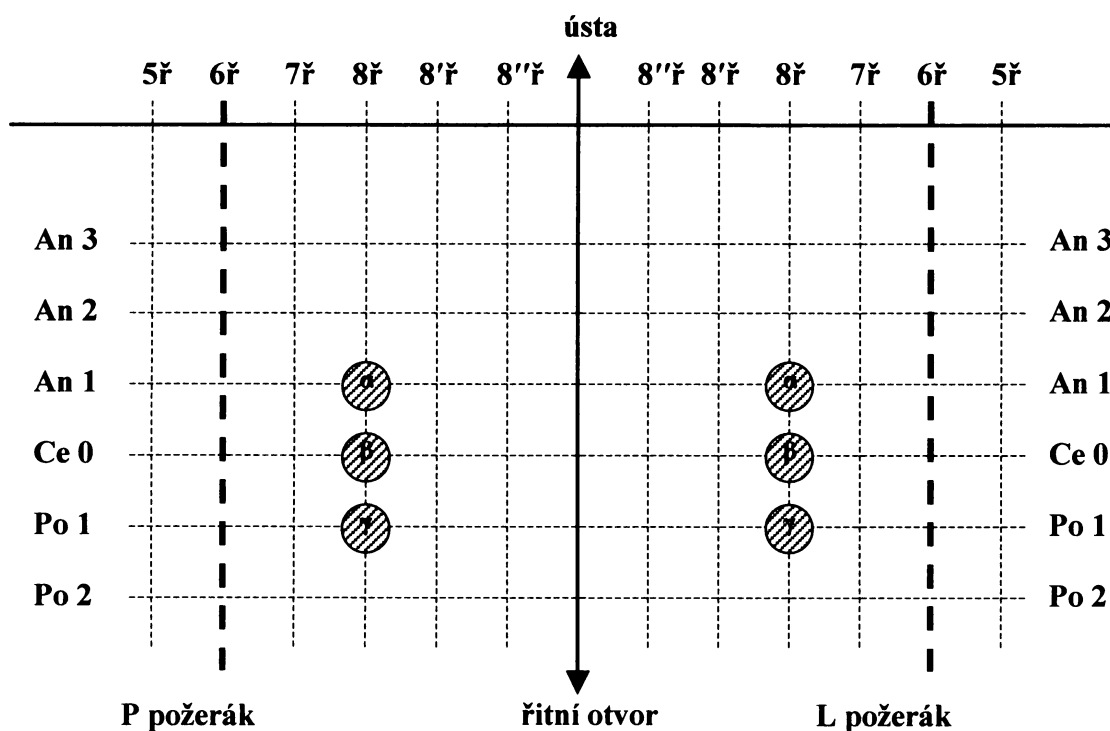
Obr. 56: Schéma zubního vzorce (zuby 1. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium A1 (ventrální pohled)



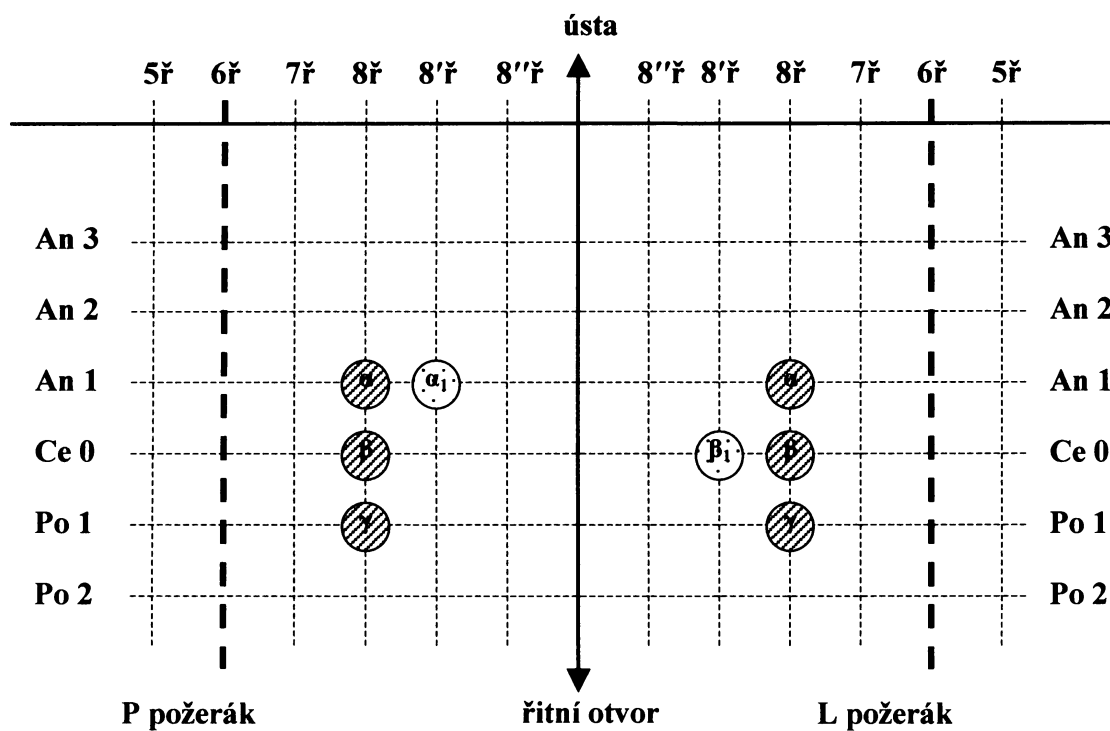
Obr. 57: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 2. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stadium P1, P2 (ventrální pohled)



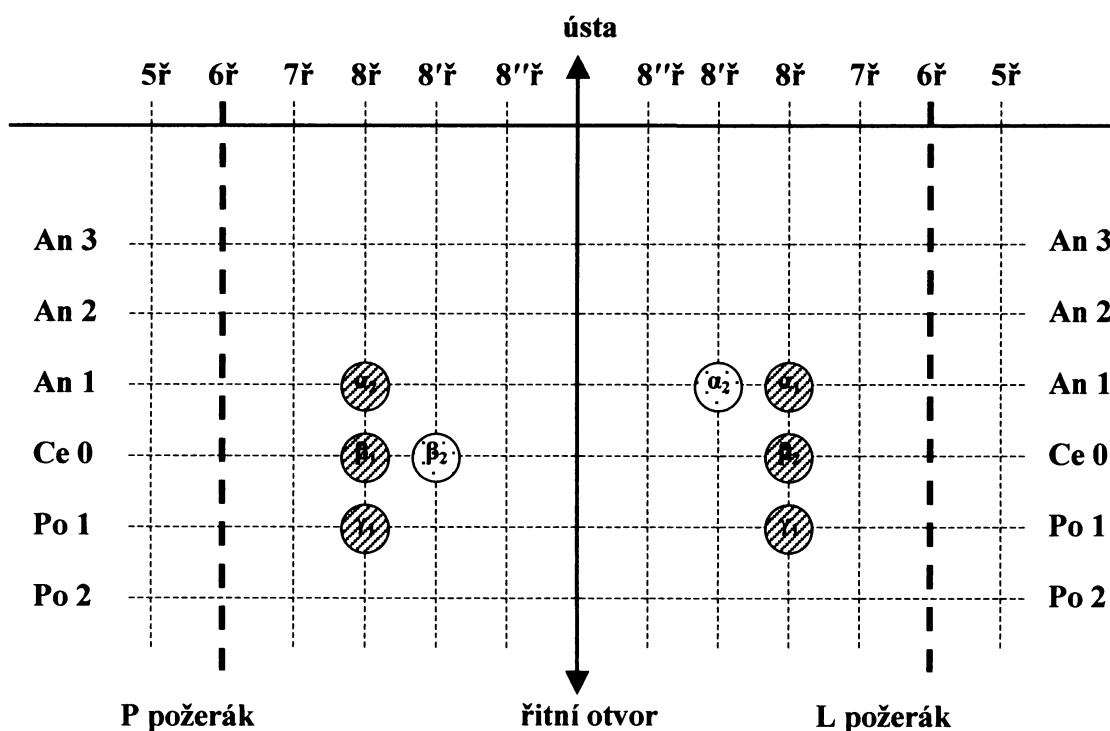
Obr. 58: Schéma zubního vzorce (zuby budoucí 2. řady adultní dentice) - vedlejší vývojové stádium P3, P4, P5, P6, P7 (ventrální pohled)



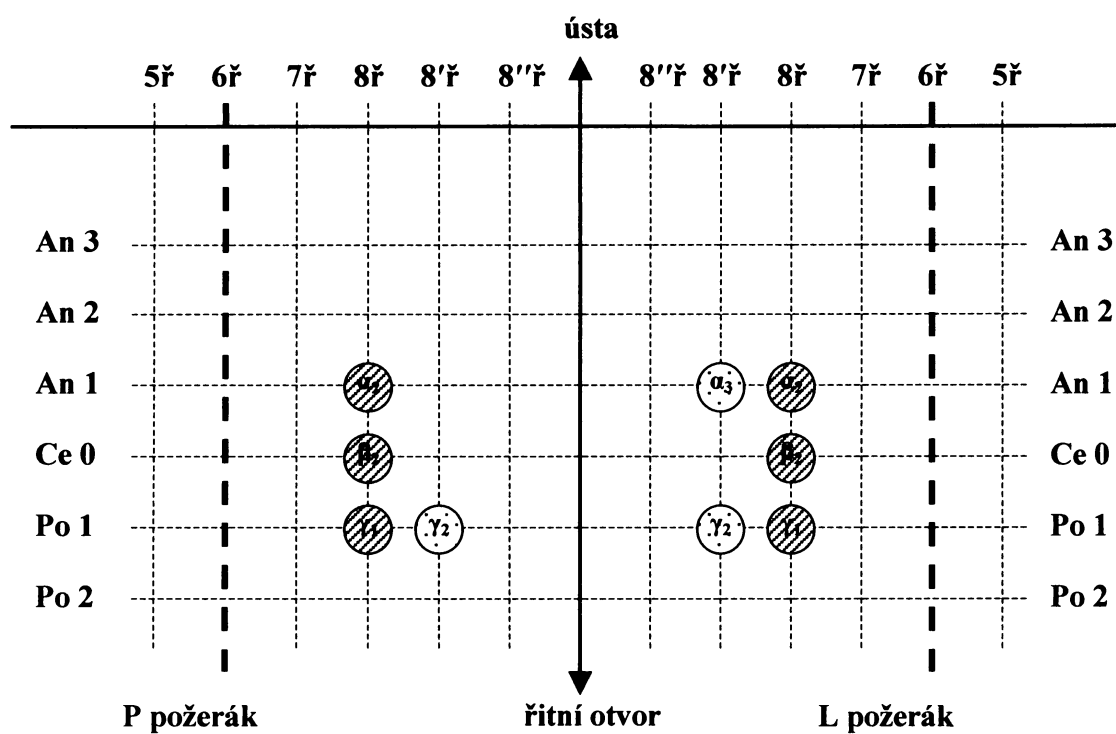
Obr. 59: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – Stadium V, vedlejší vývojové stádium J1 (ventrální pohled)



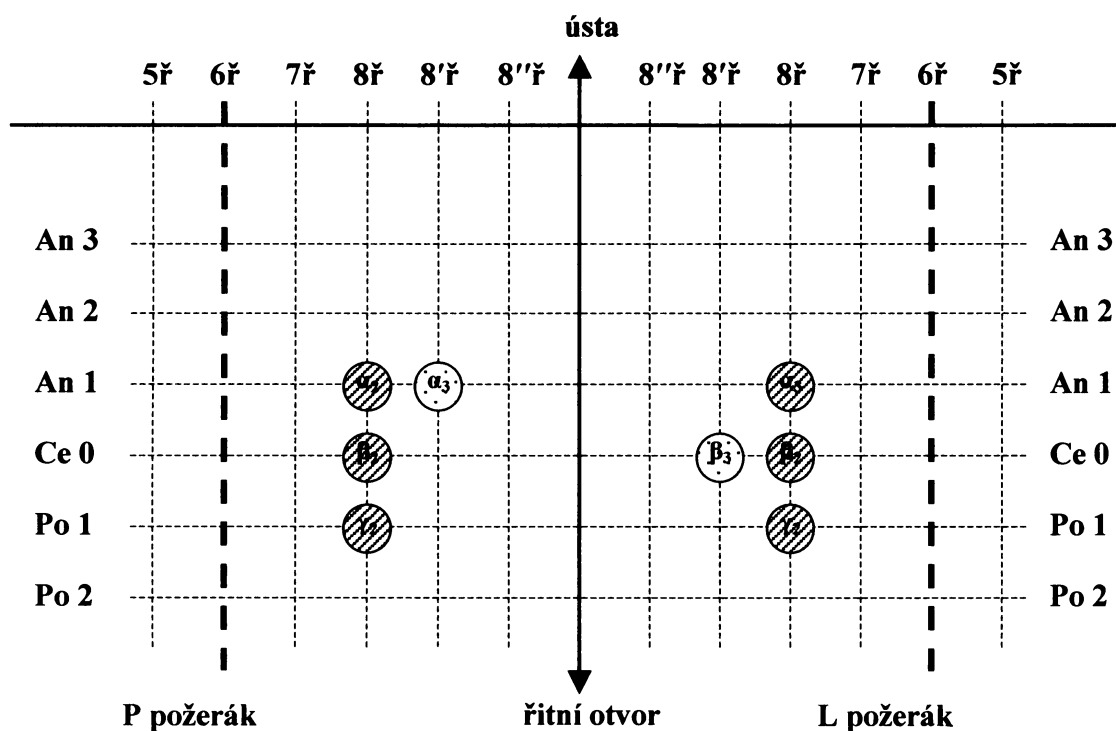
Obr. 60: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J2 (ventrální pohled)



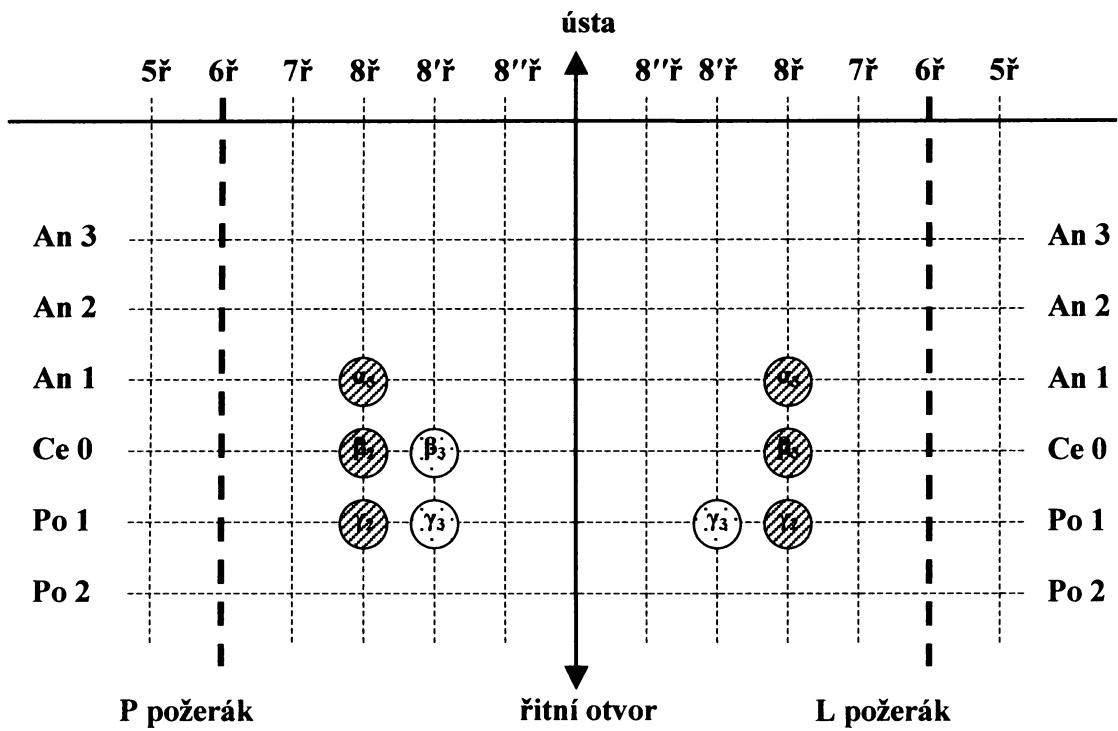
Obr. 61: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J3 (ventrální pohled)



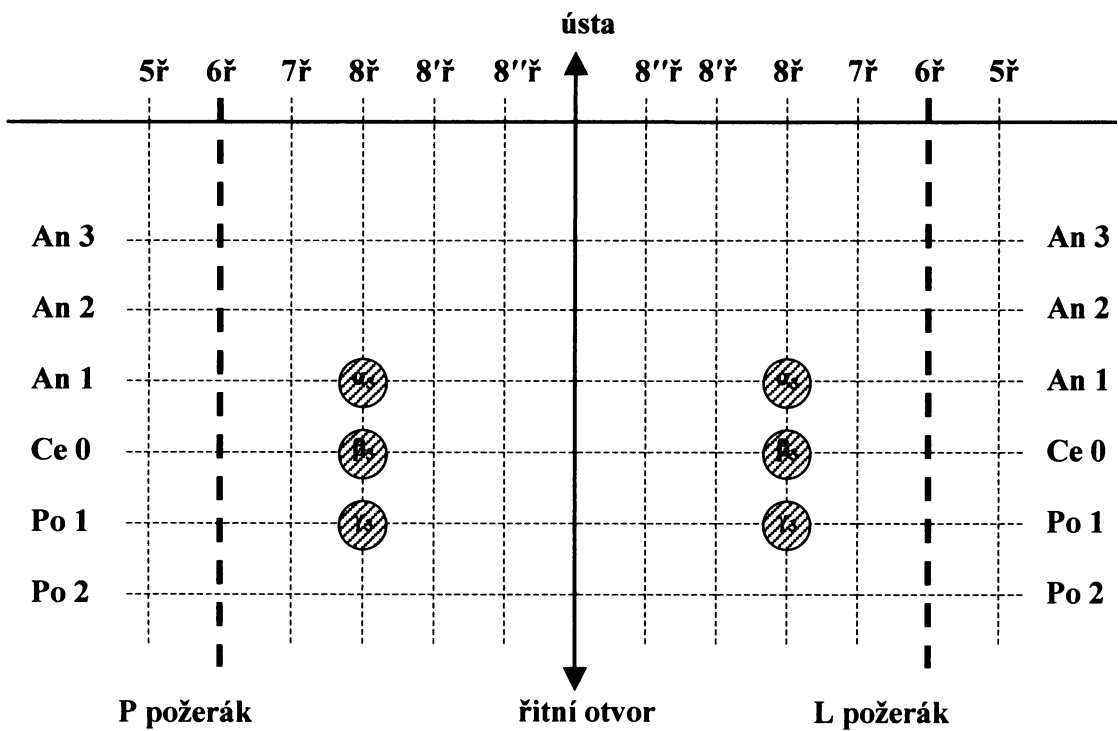
Obr. 62: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J4 (ventrální pohled)



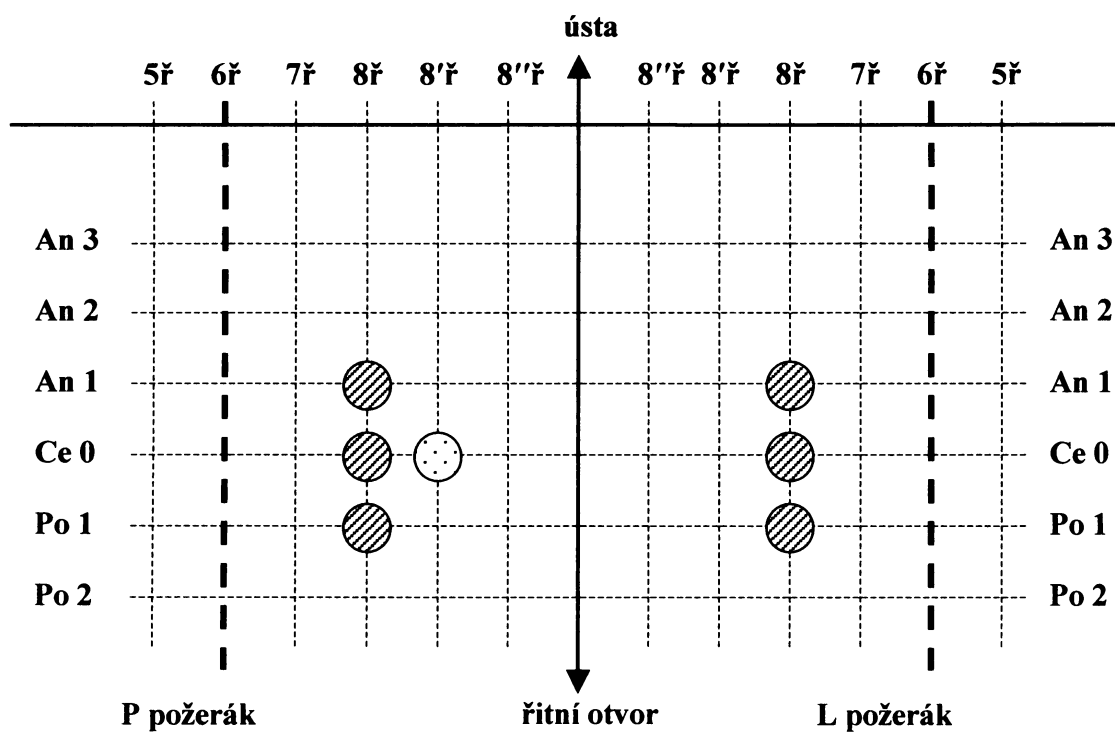
Obr. 63: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J5 (ventrální pohled)



Obr. 64: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium J6 (ventrální pohled)



Obr. 65: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – Stadium VI (ventrální pohled)



Obr. 66: Schéma zubního vzorce (zuby 2. řady adultní dentice) – vedlejší vývojové stadium A1 (ventrální pohled)



**Vysvětlivky k obr. 67 – obr. 68 (terminologie podle Nakajimy, 1984):**

1ř – 6ř: 1. až 6. řada zubů larvální dentice

1jř – 1. řada juvenilní dentice

2jř – 2. řada juvenilní dentice

1ař – hlavní řada (1.řada) adultní dentice

2ař - vedlejší řada (2.řada) adultní dentice

1, 2, ..., 5 – posice zubů hlavní řady adultní dentice

$\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  – posice zubů vedlejší řady adultní dentice

Ce 0: označení posice vzniku a připojení 1.eruptovaného zubu

An 1 – An 3: označení zubní posice anteriorních zubů (zuby připojující se na zubní posice nalézající se posteriorně od posice prvního připojeného zubu)

Po 1 – Po 2: označení zubní posice posteriorních zubů (zuby připojující se na zubní posice nalézající se anteriorně od posice prvního připojeného zubu)

- velkými římskými čísly jsou označeny zuby připojující se na ozubenou část požerákové kosti nazvané *segmentum laterale*
- malými římskými čísly jsou označeny zuby připojující se na ozubenou část požerákové kosti nazvané *pars ventralis*
- plné šipky označují **posloupnost** vzniku a erupce jednotlivých zubů v průběhu ontogenetického vývoje
- přerušované šipky označují transformaci juvenilní dentice (přes mezistádium dočasné dentice) na juvenilní dentici (včetně příslušnosti zubů k jednotlivým zubním posicím adultní dentice)



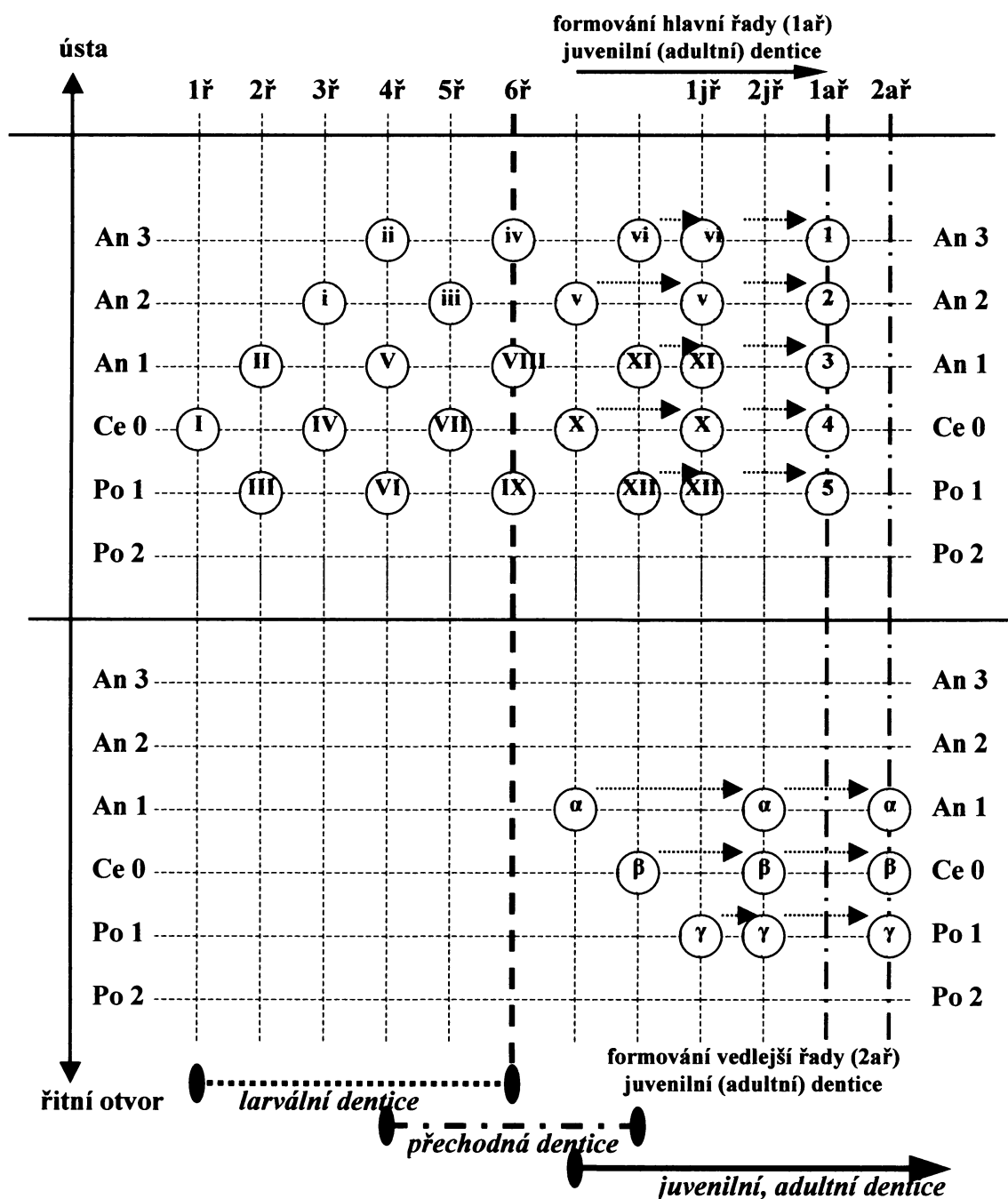
- zub larvální dentice

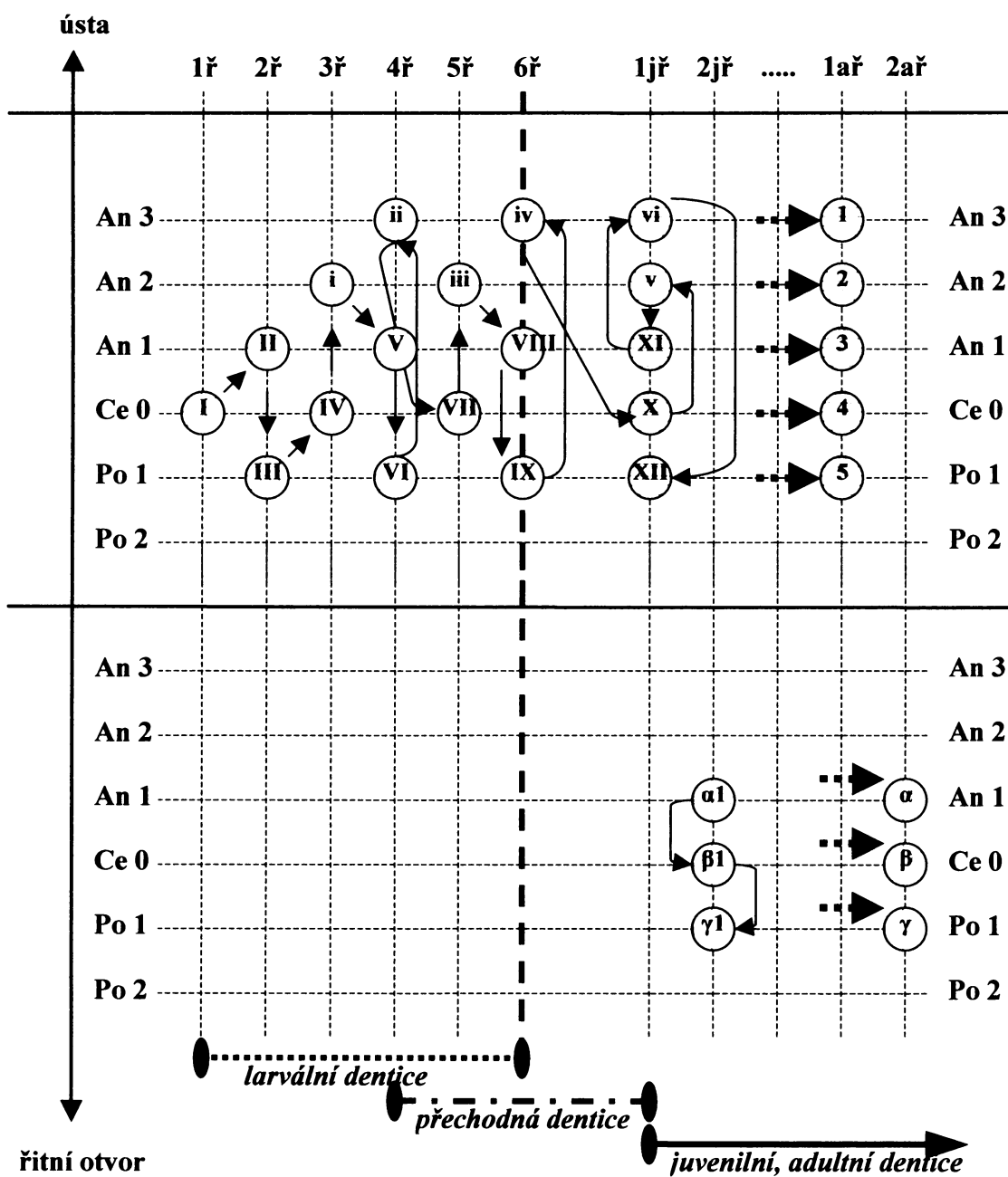


- zub 1. řady (hlavní řady) juvenilní (adultní) dentice

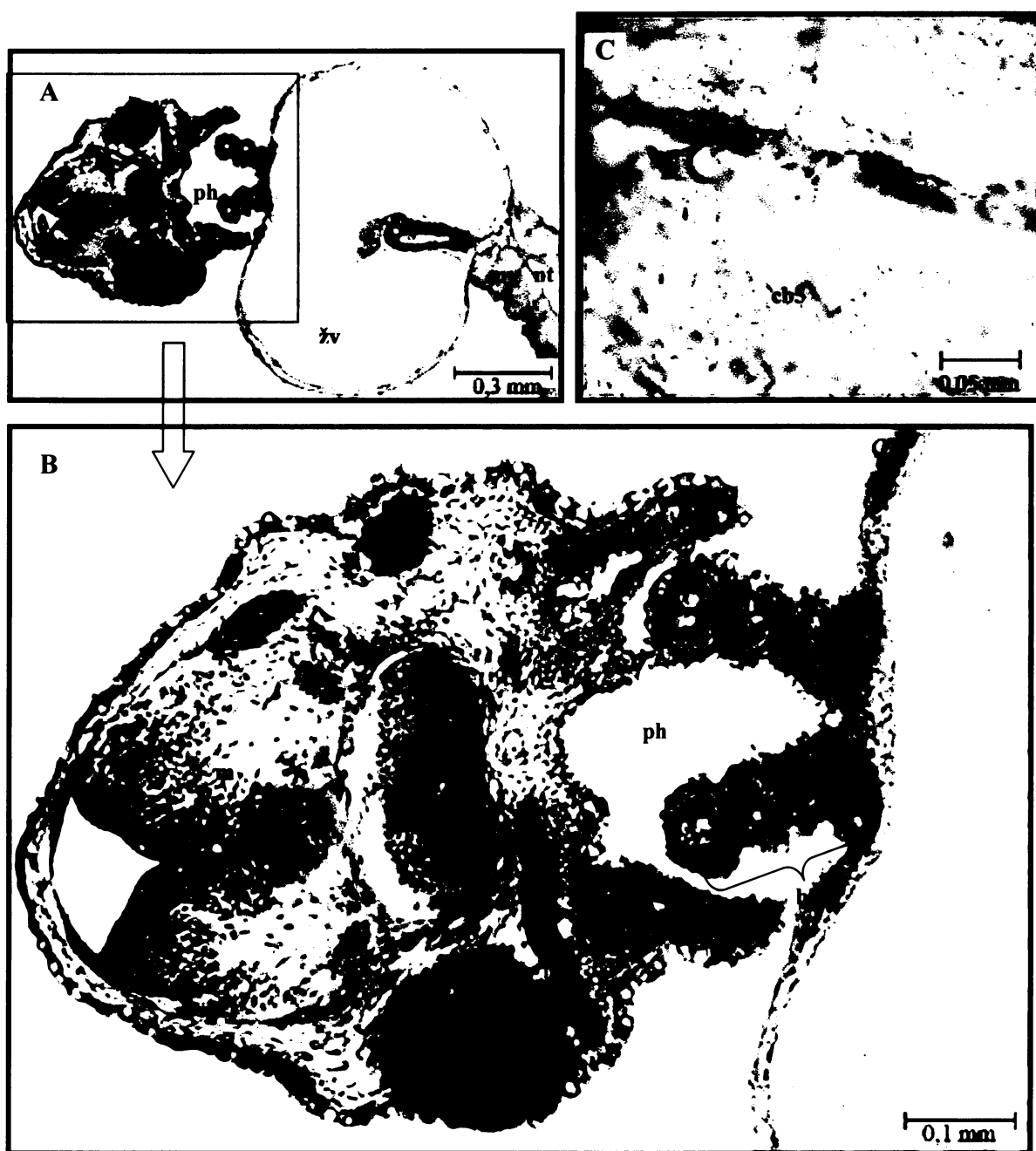


- zub 2. řady (vedlejší řady) juvenilní (adultní) dentice

Obr. 67: Schéma vytváření zubního vzorce během ontogeneze (*P<sub>pozerák</sub>*) (ventrální pohled)



Obr. 68: Schéma **poslovnosti** vzniku a erupce jednotlivých zubů budoucí hlavní (1ař) a vedlejší (2ař) řady juvenilní (adultní) dentice v průběhu ontogenetického vývoje (*P<sub>požerák</sub>*) (ventrální pohled)



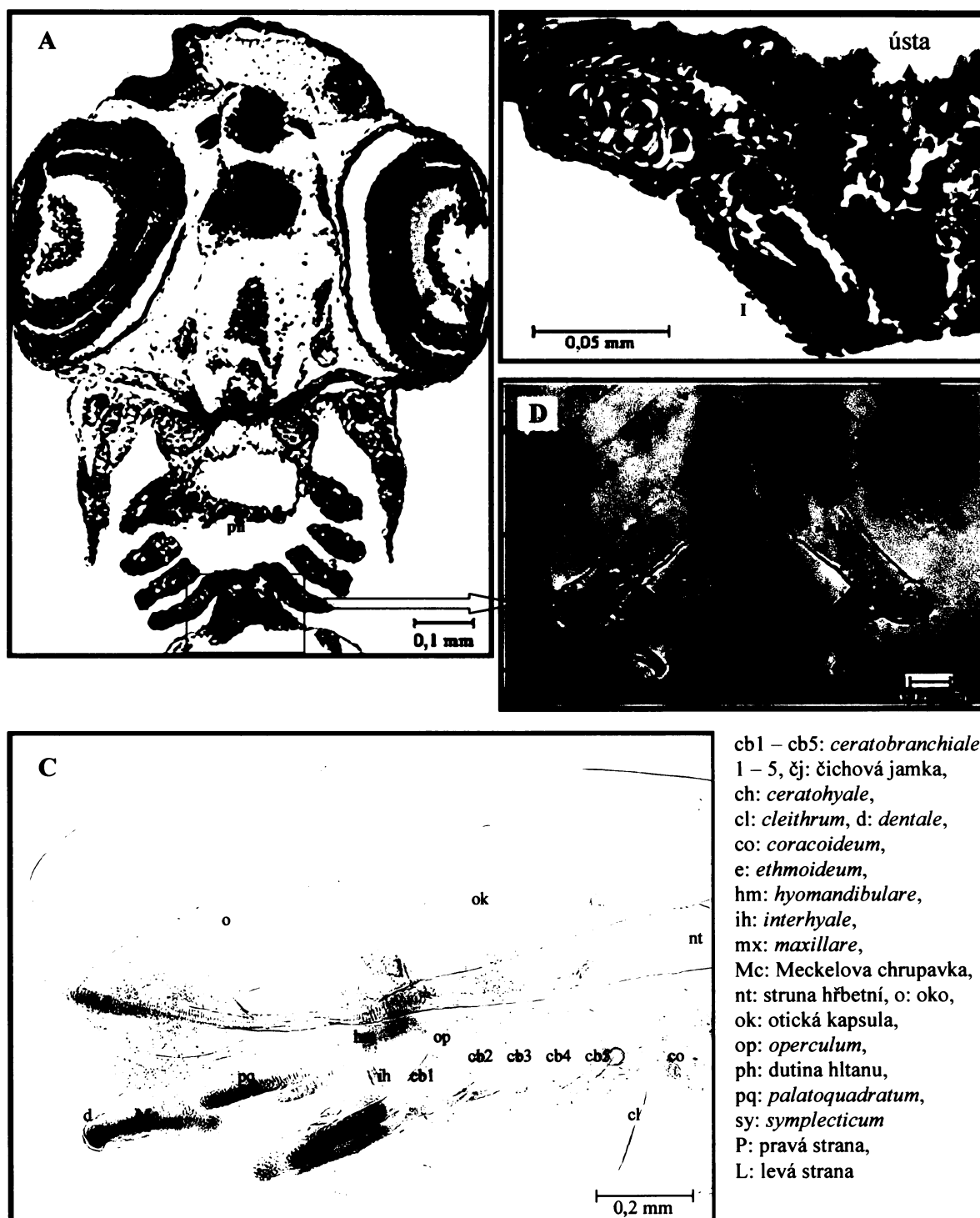
Obr. 69: Stadium I

A – Celkový pohled na oblast hlavy a přední části trupu (řez v horizontální rovině)

B – Pohled na řez hlavou včetně žaberní oblasti (řez v horizontální rovině)

C – Laterální pohled na *ceratobranchiale* 5 s připojeným prvním zubem I (nabarvený a projasněný jedinec)

bŽO: branchiální žaberní oblouky, cb5: *ceratobranchiale* 5, hm: *hyomandibulare*, m: mozek, my: myotom, nt: struna hřbetní, o: oko, ph: dutina hltanu, s: střevo, z: požerákový zub, žl: žloutkový váček

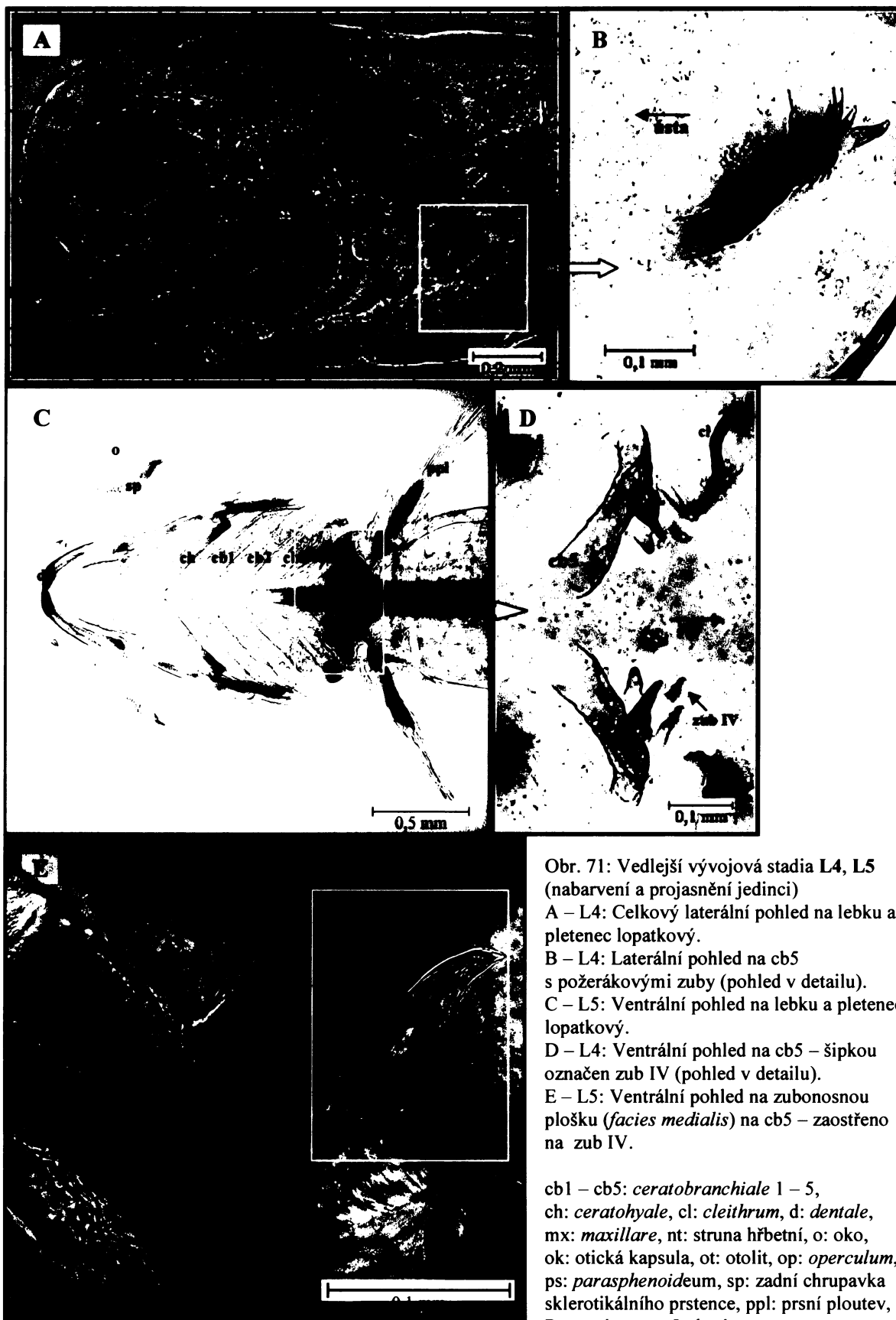
**Obr. 70: Stadium II**

**A** – Celkový pohled na hlavu včetně oblasti dutiny hltanu s branchiálními oblouky (řez v horizontální rovině)

**B** – Ventrální (detailní) pohled na cb5 s jedním připojeným zubem (I) a jedním nepřipojeným zubem (II) (řez v horizontální rovině hltanu) (šipkami jsou označeny zuby I, II)

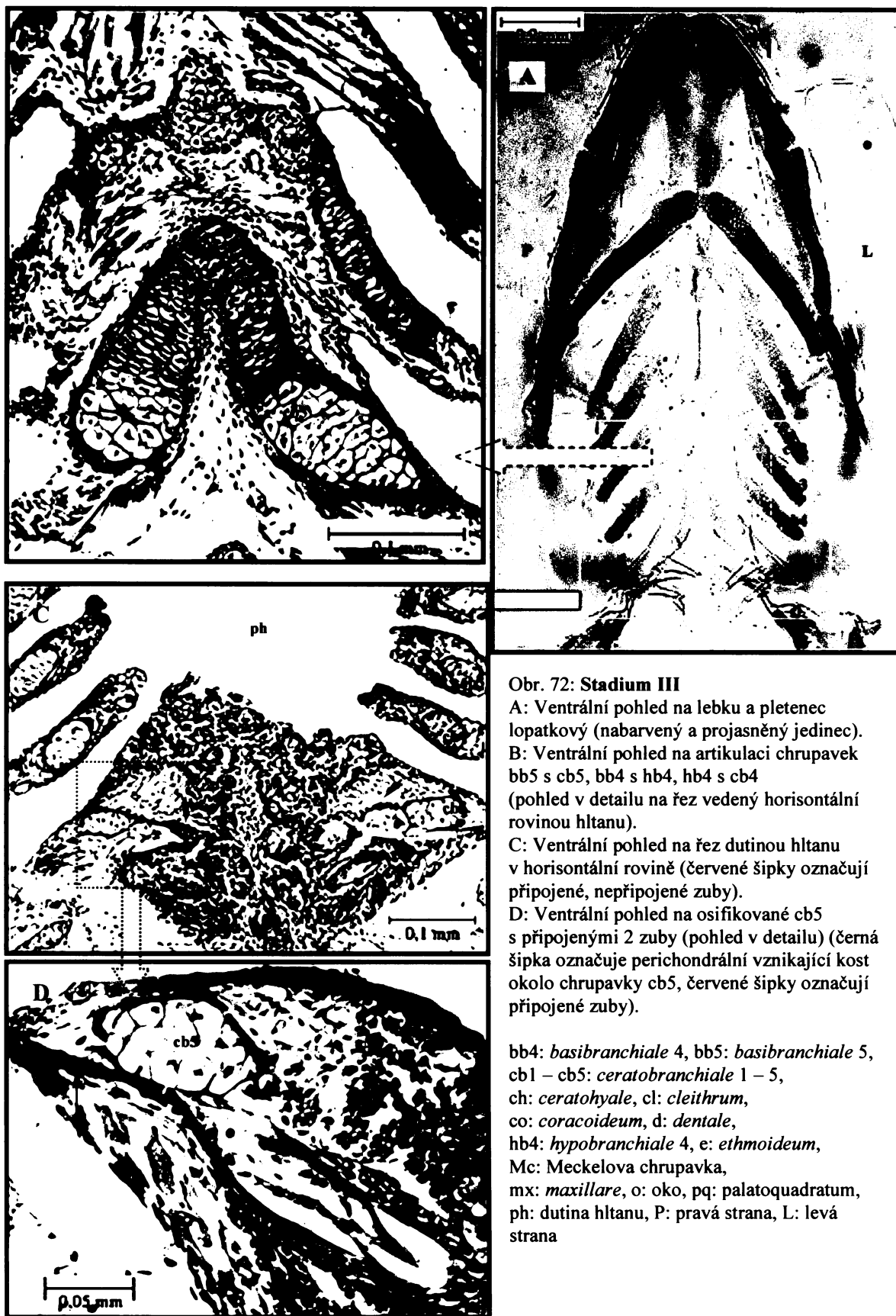
**C** – Laterální pohled na lebku a pletenec lopatkový (nabarvený a projasněný jedinec)

**D** – Ventrální pohled na *ceratobranchiale* 5 s jedním připojeným zubem (I) a dvěma nepřipojenými zuby (II, III) (nabarvený a projasněný jedinec)



Obr. 71: Vedlejší vývojová stadia L4, L5 (nabarvení a projasnění jedinci)  
 A – L4: Celkový laterální pohled na lebku a pletenec lopatkový.  
 B – L4: Laterální pohled na cb5 s požerákovými zuby (pohled v detailu).  
 C – L5: Ventrální pohled na lebku a pletenec lopatkový.  
 D – L4: Ventrální pohled na cb5 – šipkou označen zub IV (pohled v detailu).  
 E – L5: Ventrální pohled na zubonosnou plošku (*facies medialis*) na cb5 – zaostřeno na zub IV.

cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5,  
 ch: *ceratohyale*, cl: *cleithrum*, d: *dentale*,  
 mx: *maxillare*, nt: struna hřbetní, o: oko,  
 ok: otická kapsula, ot: otolit, op: *operculum*,  
 ps: *parasphenoideum*, sp: zadní chrupavka  
 sklerotikálního prstence, ppl: prsní ploutev,  
 P: pravá strana, L: levá strana



Obr. 72: Stadium III

A: Ventrální pohled na lebku a pletenec lopatkový (nabarvený a projasněný jedinec).

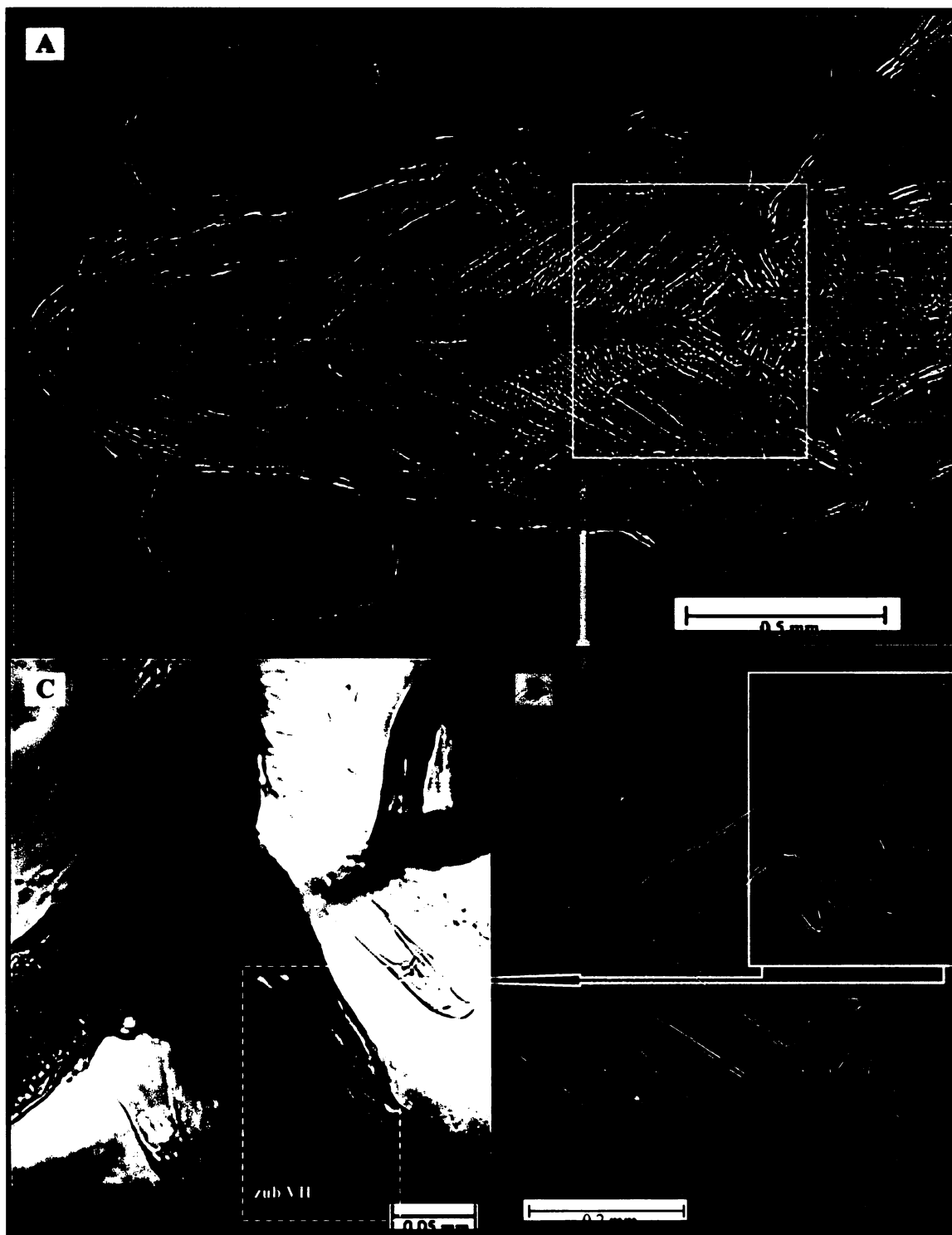
B: Ventrální pohled na artikulaci chrupavek bb5 s cb5, bb4 s hb4, hb4 s cb4

(pohled v detailu na řez vedený horisontální rovinou hltanu).

C: Ventrální pohled na řez dutinou hltanu v horisontální rovině (červené šipky označují připojené, nepřipojené zuby).

D: Ventrální pohled na osifikované cb5 s připojenými 2 zuby (pohled v detailu) (černá šipka označuje perichondrální vznikající kost okolo chrupavky cb5, červené šipky označují připojené zuby).

bb4: *basibranchiale* 4, bb5: *basibranchiale* 5,  
 cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5,  
 ch: *ceratohyale*, cl: *cleithrum*,  
 co: *coracoideum*, d: *dentale*,  
 hb4: *hypobranchiale* 4, e: *ethmoideum*,  
 Mc: Meckelova chrupavka,  
 mx: *maxillare*, o: oko, pq: *palatoquadratum*,  
 ph: dutina hltanu, P: pravá strana, L: levá strana

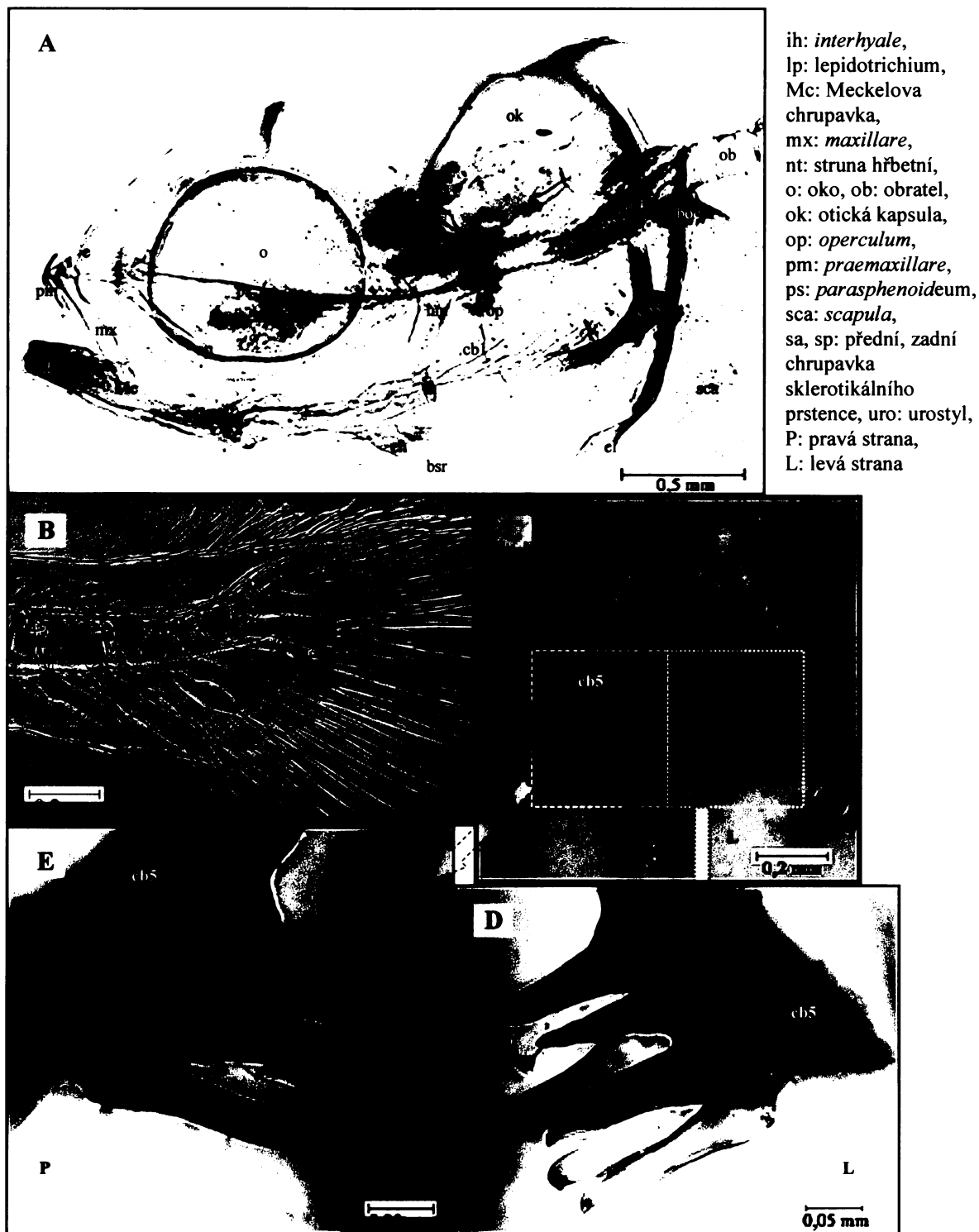


Obr. 73: Vedlejší vývojová stadia L8, L10 (nabarvení a projasnění jedinci)

A – L8: Chondrifikace, osifikace lebky a pletence lopatkového (ventrální pohled). B – L8: Ventrální pohled na cb5. C – L10: Detailní pohled na levý požerák (ventrální pohled) – bílým přerušovaným rámečkem je vyznačen zub VII – typ 4.

bh: *basihyale*, cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5, ch: *ceratohyale*, cl: *cleithrum*, co: *coracoideum*, d: *dentale*, e: *ethmoideum*, mx: *maxillare*, nt: struna hřbetní, o: oko, ok: otická kapsula, ot: otolit, op: *operculum*, ps: *parasphenoideum*, sca: *scapula*, sp: zadní chrupavka sklerotikálního prstence, ppl: prsní ploutev, \*: označuje sérii basibranchialii - *basibranchiale* 1 – 4, °: označuje sérii hypobranchialii – *hypobranchiale* 1 – 4, \*: označuje *hypohyale ventralis*, P: pravá strana, L: levá strana





Obr. 74: Vedlejší vývojové stadium L14 (nabarvení a projasnění jedinci)

A: Chondrifikace, osifikace lebky a pletence lopatkového (laterální pohled). B: Chondrifikace ocasní části těla (laterální pohled). C: Ventrální pohled na „požerákový aparát“ - cb5 a *basioccipitale*. D: Dentice na levém cb5 (ventrální pohled). E: Dentice na pravém cb5 (ventrální pohled).

boc: *basioccipitale*, bsr: *radii branchiostegii*, cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5, ch: *ceratohyale*, cl: *cleithrum*, d: *dentale*, e: *ethmoideum*, hm: *hyomandibulare*, hspu2, 3: hemální trn 2., 3. obratle před hyp1, hyp1 – hyp5: *hypuralium* 1 – 5,



Obr. 75: Stadium IV

A: Celkový pohled na řez hlavou a dutinu hltanu vedený horizontální rovinou hltanu.

B: Pohled na řez dutinou hltanu v oblasti cb5 vedený v horizontální rovině (šipky označují zuby na cb5).

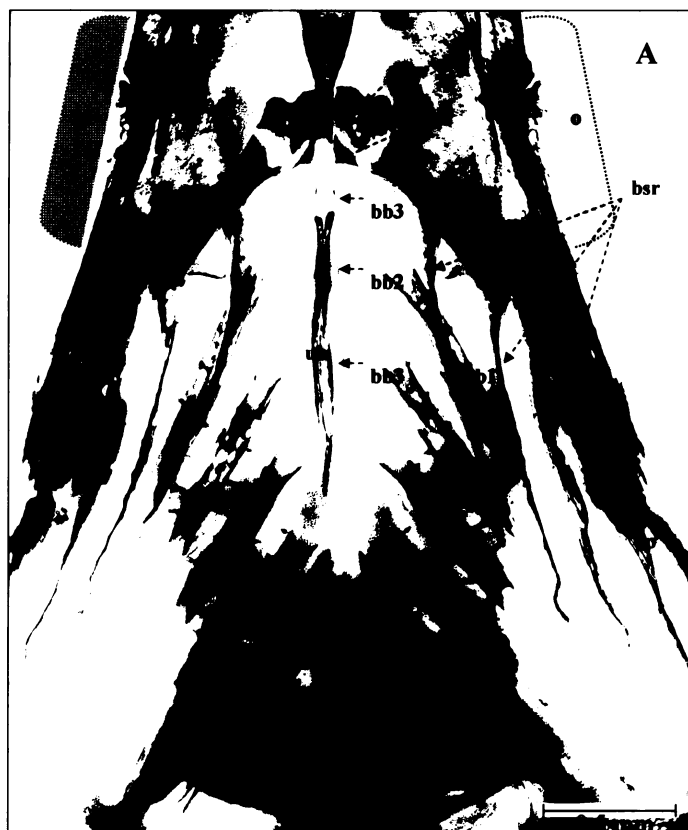
C: Pohled na požerákovou kost tvořenou chrupavkou cb5 a perichondrální kostí (horizontální řez) (šipky = zuby)

D: Detailní ventrální pohled na chrupavky *basibranchiale* 4, *basibranchiale* 5 a *hypobranchiale* 4 (nabarvený a projasněný jedinec).

E: Detailní laterální pohled na *epibranchiale* 1 – 5, *pharyngobranchiale* 1 – 4 (nabarvený a projasněný jedinec).

bb4 – bb5: *basibranchiale* 4 – 5, cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5, hb4 – hb5: *hypobranchiale* 4 – 5, hm:

*hyomandibulare*, o: oko, op: *operculum*, ph: dutina hltanu, ppl: prsní ploutev, ps: *parasphenoideum*, sbr: žaberní tyčinky, žp: žaberní plátky, 1 – 4: označuje cb1 – cb4, P: pravá strana, L: levá strana

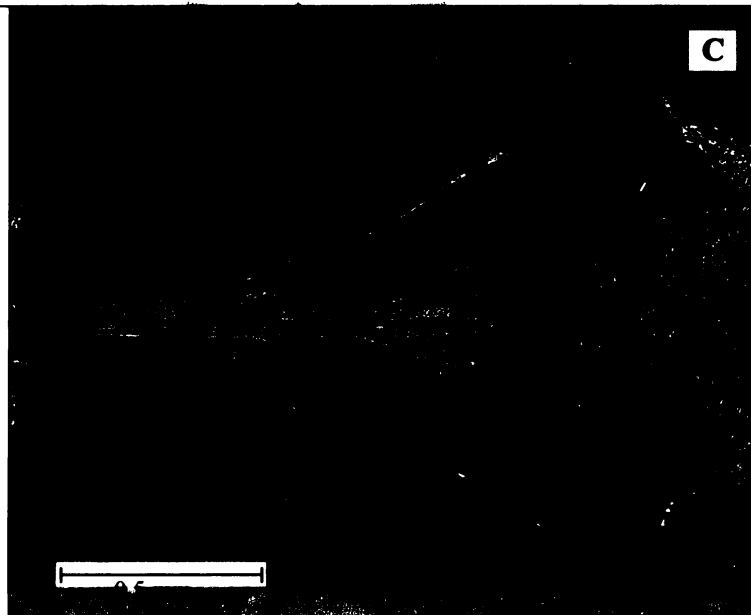
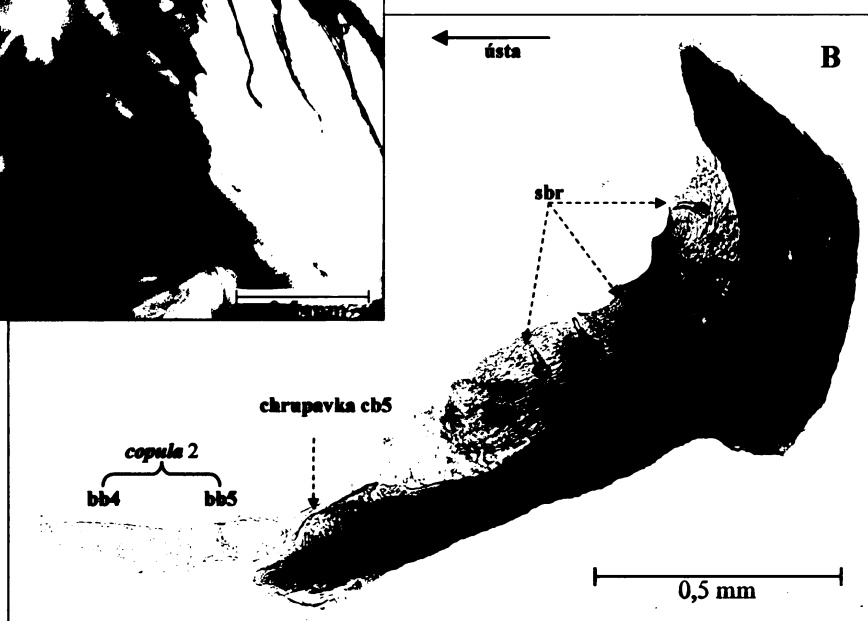


Obr. 76: Vedlejší vývojové stadium P5 (nabarvení a projasnění jedinci)

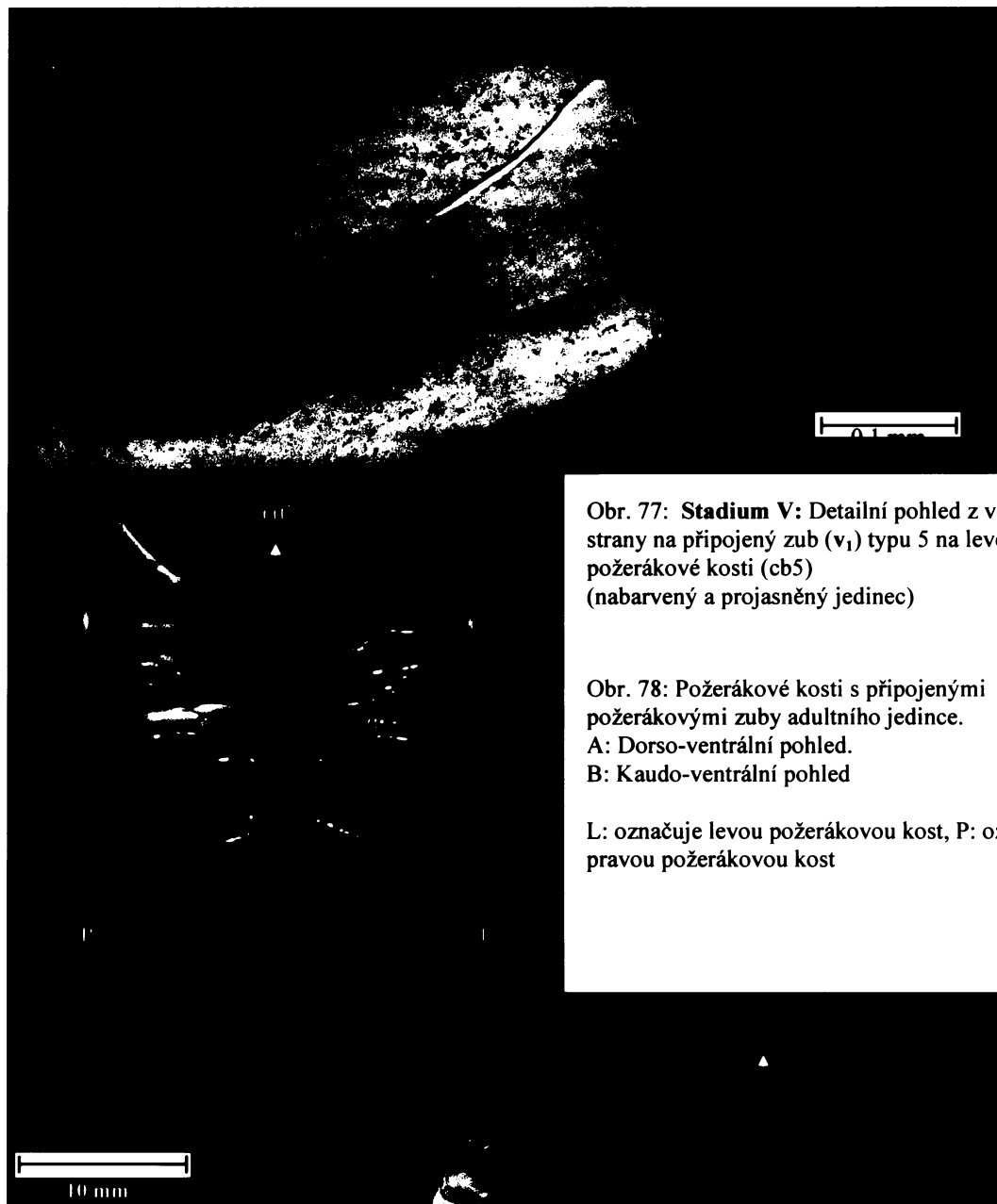
A: Osifikace hyoidního oblouku a branchiálních žaberních oblouků (ventrální pohled).

B: Vypreparovaná levá požeráková kost artikulující s *copulae* 2 (bb4 + bb5) (laterální pohled).

C: Vypreparované požerákové kosti – rámeček zvýrazňuje artikulaci chrupavky cb5 s *copulae* 2 (bb4 + bb5) (ventrální pohled).



bb1 – bb5: *basibranchiale* 1 – 5,  
 bh: *basihyale*,  
 bsr: *radii branchiostegii*,  
 cb1 – cb5: *ceratobranchiale* 1 – 5,  
 ch: *ceratohyale*, d: *dentale*,  
 hhd: *hypohyale dorsalis*,  
 hhv: *hypohyale ventralis*,  
 o: oko, op: *operculum*,  
 sbr: žaberní tyčinky,  
 uh: *urohyale*, L: levá strana,  
 P: pravá strana, z: zub



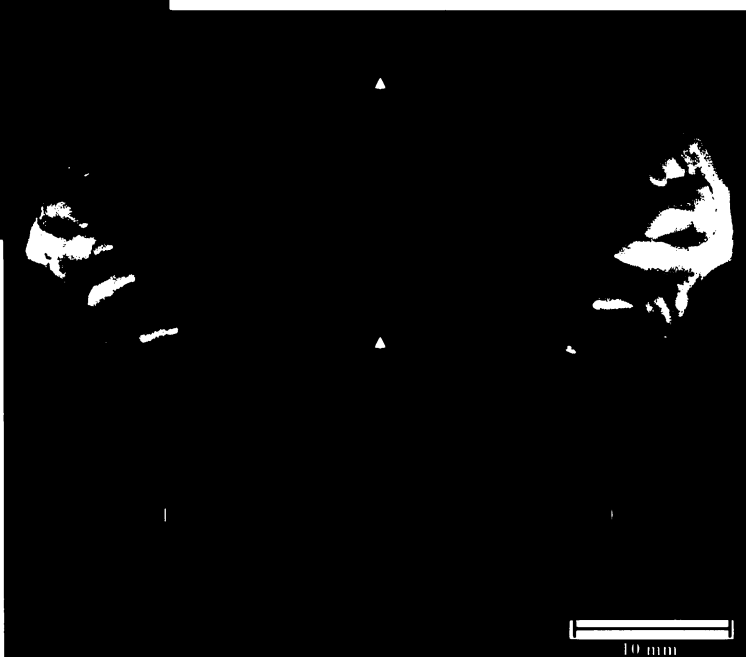
Obr. 77: **Stadium V**: Detailní pohled z ventrální strany na připojený zub ( $v_1$ ) typu 5 na levé požerákové kosti (cb5) (nabarvený a projasněný jedinec)

Obr. 78: Požerákové kosti s připojenými požerákovými zuby adultního jedince.

A: Dorso-ventrální pohled.

B: Kaudo-ventrální pohled

L: označuje levou požerákovou kost, P: označuje pravou požerákovou kost



## Vysvětlivky k tab.1 a tab.2

Stáří (d PF h PF)	stáří jedince vyjádřené pomocí počtu dní a hodin od okamžiku oplození
DS	diferenciální barvení kosti pomocí alcianové modři a alizarinové červeně (z angl. double staining)
AL	separátní barvení kostí pomocí alizarinové červeně
AB	separátní barvení chrupavek pomocí alcianové modři
- buňka nevyplněna:	element není přítomen (nelze pozorovat chondrifikaci či osifikaci)
m	mesenchymové stadium osifikace kosti
ch	lze pozorovat chondrifikaci
o	lze pozorovat osifikaci
np	nelze potvrdit chondrifikaci či osifikaci (z důvodu nevhodného barvení pro daný typ pojivové struktury)
(Mc) <sup>†</sup>	Mc jako celek nikdy neosifikuje v kost, osifikuje pouze <i>retroarticulare</i>
(pq) <sup>††</sup>	pq jako celek neosifikuje, diferencují se z něj 3 kosti - <i>palatinum, quadratum, metapterygoid</i>
název kosti bez *	endochondrálně osifikující kost
název kosti s *	dermální kost , endesmálně osifikující kost
název kosti s **	membranosní kost
název kosti s ***	perichondrálně osifikující kost
název kosti s ■	dohromady tvoří jednu kost - <i>copula 1</i>
název kosti s ▲	dohromady tvoří jednu kost - <i>scapulocoracoid</i>
název kosti s ▼	dohromady tvoří tzv. sklerotikální prstenec
název kosti s ▣	angl. coronomeckelian (sesamoid articular) - sesamská kost
název kosti s ♥	čes. spodní požeráková kost
název kosti s ♠	zachovávají se jako tyčkovitá chrupavka spojující eb 4 a cb 5 s cb4 a eb4
název kosti s ♣	zůstávají chrupavčité
ch ♦	element neosifikuje, pouze chondrifikuje - vytváří chrupavku <i>copula 2</i> (splynutím bb4 a bb5)
ch ~	element nechondrifikuje samostatně, chondrifikuje jako součást palatoquadrata
ch °	element chondrifikuje jako součást <i>ceratohyale</i>
o °	element osifikuje jako součást <i>ceratohyale</i>
ch ^	element chondrifikuje jako součást <i>hyomandibulare</i>
o ~	osifikace nt po úroveň cl
ch•	<i>pharyngobranchiale 2+3</i> (pb 2+3) - chondrifikují jako 2 zcela oddělené párové elementy - pb2 a pb3
x	řada zubů není vytvořena v době trvání larvální dentice





Tab.3a: Hodnoty Spearmanova koeficientu pořadové korelace – 1. část

Spearman rank order correlation	N	Spearmanův R	hodnota p	korelace
TL & rozměr I (Lpož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr I (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr I (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr I (Ppož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr II (Lpož)	36	0,996	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr II (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr II (Ppož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr II (Ppož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr III (Lpož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr III (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr III (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr III (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr IV (Lpož)	36	0,996	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr IV (Lpož)	36	0,995	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr IV (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr IV (Ppož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr V (Lpož)	36	0,995	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr V (Lpož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr V (Ppož)	36	0,992	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr V (Ppož)	36	0,991	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr VI (Lpož)	36	0,991	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr VI (Lpož)	36	0,990	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr VI (Ppož)	36	0,988	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr VI (Ppož)	36	0,990	0,001	ano, pozitivní



Tab.3b: Hodnoty Spearmanova koeficientu pořadové korelace – 2. část

Spearman rank order correlation	N	Spearmanův R	hodnota p	korelace
TL & rozměr VII (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr VII (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr VII (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr VII (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr VIII (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr VIII (Lpož)	36	0,995	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr VIII (Ppož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr VIII (Ppož)	36	0,995	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr IX (Lpož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr IX (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr IX (Ppož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr IX (Ppož)	36	0,996	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr X (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr X (Lpož)	36	0,998	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr X (Ppož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr X (Ppož)	36	0,993	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr XI (Lpož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr XI (Lpož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr XI (Ppož)	36	0,992	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr XI (Ppož)	36	0,992	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr XII (Lpož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr XII (Lpož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
TL & rozměr XII (Ppož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
SL & rozměr XII (Ppož)	36	0,994	0,001	ano, pozitivní
TL & $\alpha$ (Lpož)	36	-0,782	0,001	ano, negativní
SL & $\alpha$ (Lpož)	36	-0,785	0,001	ano, negativní
TL & $\alpha$ (Ppož)	36	-0,762	0,001	ano, negativní
SL & $\alpha$ (Ppož)	36	-0,759	0,001	ano, negativní
TL & $\beta$ (Lpož)	36	-0,610	0,001	ano, negativní
SL & $\beta$ (Lpož)	36	-0,613	0,001	ano, negativní
TL & $\beta$ (Ppož)	36	-0,687	0,001	ano, negativní
SL & $\beta$ (Ppož)	36	-0,685	0,001	ano, negativní
rozměr I & rozměr VII (Lpož)	36	0,997	0,001	ano, pozitivní
rozměr I & rozměr VII (Ppož)	36	0,996	0,001	ano, pozitivní
rozměr XI (Lp) & rozměr I (Lp)	36	0,996	0,001	ano, pozitivní
rozměr XI (Pp) & rozměr I (Pp)	36	0,996	0,001	ano, pozitivní

Tab.4a: Parametry lineární regrese fenotypových charakteristik – 1. část

vztah popisující korelaci mezi proměnnými x (x) a y (y)	$y = a+bx$	S.E. pro a	S.E. pro b	typ závislosti
TL (proměnná x)				
rozměr I (Lpož) (y)	$y = -0,398+0,078*x$	0,0218	0,0009	lineární
rozměr I (Ppož) (y)	$y = -0,4078+0,079*x$	0,0204	0,0008	lineární
rozměr II (Lpož) (y)	$y = -0,218+0,0477*x$	0,0202	0,0008	lineární
rozměr II (Ppož) (y)	$y = -0,2264+0,0484*x$	0,0208	0,0009	lineární
rozměr III (Lpož) (y)	$y = -0,5108+0,078*x$	0,0272	0,0011	lineární
rozměr III (Ppož) (y)	$y = -0,5104+0,0782*x$	0,0248	0,0010	lineární
rozměr IV (Lpož) (y)	$y = -0,1729+0,0455*x$	0,0217	0,0009	lineární
rozměr IV (Ppož) (y)	$y = -0,1828+0,0464*x$	0,0204	0,0008	lineární
rozměr VI (Lpož) (y)	$y = -0,3219+0,0366*x$	0,0266	0,0011	lineární
rozměr VI (Ppož) (y)	$y = -0,3191+0,0369*x$	0,0241	0,0010	lineární
rozměr VII (Lpož) (y)	$y = -0,1613+0,0308*x$	0,0162	0,0007	lineární
rozměr VII (Ppož) (y)	$y = -0,1626+0,0310*x$	0,0146	0,0006	lineární
rozměr VIII (Lpož) (y)	$y = -0,1058+0,0356*x$	0,0189	0,0008	lineární
rozměr VIII (Ppož) (y)	$y = -0,1121+0,0358*x$	0,0204	0,0008	lineární
rozměr IX (Lpož) (y)	$y = -0,3551+0,0747*x$	0,0257	0,0011	lineární
rozměr IX (Ppož) (y)	$y = -0,3519+0,0749*x$	0,0261	0,0011	lineární
rozměr X (Lpož) (y)	$y = -0,2604+0,0440*x$	0,0154	0,0006	lineární
rozměr X (Ppož) (y)	$y = -0,2683+0,0448*x$	0,0194	0,0008	lineární
rozměr XI (Lpož) (y)	$y = -0,2269+0,0364*x$	0,0144	0,0006	lineární
rozměr XI (Ppož) (y)	$y = -0,2342+0,0368*x$	0,0145	0,0006	lineární
rozměr XII (Lpož) (y)	$y = 0,0160+0,0063*x$	0,0044	0,0002	lineární
rozměr XII (Ppož) (y)	$y = 0,0160+0,0063*x$	0,0044	0,0002	lineární
rozměr I (Lpož) (x)	$y = -0,0036+0,3938x$	0,0126	0,0080	lineární
rozměr VII (Lpož) (y)				
rozměr I (Ppož) (x)	$y = -0,0016+0,3923x$	0,0116	0,0073	lineární
rozměr VII (Ppož) (y)				
rozměr I (Lpož) (x)	$y = -0,0406+0,4657*x$	0,0104	0,0066	lineární
rozměr XI (Lpož) (y)				
rozměr I (Ppož) (x)	$y = -0,0434+0,4653*x$	0,0110	0,0069	lineární
rozměr XI (Ppož) (y)				

- tučně vyznačené vztahy korelace představují zvlášť důležité vztahy

Tab.4b: Parametry lineární regrese fenotypových charakteristik – 2. část

vztah popisující korelaci mezi proměnnými x (x) a y (y)	$y = a+bx$	S.E. pro a	S.E. pro b	typ závislosti
délka těla SL (x)				
rozměr I (Lpož) (y)	$y = -0,5260+0,0988*x$	0,0390	0,0019	lineární
rozměr I (Ppož) (y)	$y = -0,5381+0,1002*x$	0,0373	0,0018	lineární
rozměr II (Lpož) (y)	$y = -0,2952+0,0604*x$	0,0303	0,0015	lineární
rozměr II (Ppož) (y)	$y = -0,3042+0,0613*x$	0,0317	0,0016	lineární
rozměr III (Lpož) (y)	$y = -0,6430+0,0991*x$	0,0356	0,0017	lineární
rozměr III (Ppož) (y)	$y = -0,6434+0,0993*x$	0,0326	0,0016	lineární
rozměr IV (Lpož) (y)	$y = -0,2467+0,0576*x$	0,0305	0,0015	lineární
rozměr IV (Ppož) (y)	$y = -0,2578+0,0587*x$	0,0301	0,0015	lineární
rozměr VI (Lpož) (y)	$y = -0,3905+0,0469*x$	0,0221	0,0011	lineární
rozměr VI (Ppož) (y)	$y = -0,3873+0,0472*x$	0,0199	0,0010	lineární
rozměr VII (Lpož) (y)	$y = -0,2107+0,0389*x$	0,0224	0,0011	lineární
rozměr VII (Ppož) (y)	$y = -0,2125+0,0393*x$	0,0212	0,0010	lineární
rozměr VIII (Lpož) (y)	$y = -0,1681+0,0453*x$	0,0192	0,0009	lineární
rozměr VIII (Ppož) (y)	$y = -0,1748+0,0456*x$	0,0209	0,0010	lineární
rozměr IX (Lpož) (y)	$y = -0,4823+0,0950*x$	0,0328	0,0016	lineární
rozměr IX (Ppož) (y)	$y = -0,4792+0,0951*x$	0,0335	0,0016	lineární
rozměr X (Lpož) (y)	$y = -0,3338+0,0559*x$	0,0223	0,0011	lineární
rozměr X (Ppož) (y)	$y = -0,3423+0,0569*x$	0,0267	0,0013	lineární
rozměr XI (Lpož) (y)	$y = -0,2860+0,0461*x$	0,0221	0,0011	lineární
rozměr XI (Ppož) (y)	$y = -0,2933+0,0466*x$	0,0231	0,0011	lineární
rozměr XII (Lpož) (y)	$y = -0,0055+0,0080*x$	0,0053	0,0003	lineární
rozměr XII (Ppož) (y)	$y = -0,0055+0,0080*x$	0,0053	0,0003	lineární

- tučně vyznačené vztahy korelace představují zvlášť důležité vztahy diskutované v textu

Tab.5: Tabulka statisticky průkazných diferencí mezi pravou a levou požerákovou kostí zjištěných pomocí Wilcoxonova párového testu pro měřené rozměry I – XII

Wilcoxon matched pairs test	N	T	p	statisticky průkazný rozdíl (p=0,05)
rozměr I (Lpož) & rozměr I (Ppož)	36	186,5	0,121	ne
rozměr II (Lpož) & rozměr II (Ppož)	36	216,5	0,067	ne
rozměr III (Lpož) & rozměr III (Ppož)	36	230,0	0,367	ne
rozměr IV (Lpož) & rozměr IV (Ppož)	36	177,0	0,239	ne
rozměr V (Lpož) & rozměr V (Ppož)	36	218,0	0,071	ne
rozměr VI (Lpož) & rozměr VI (Ppož)	36	122,5	0,036	ne
rozměr VII (Lpož) & rozměr VII (Ppož)	36	254,0	0,215	ne
rozměr VIII (Lpož) & rozměr VIII (Ppož)	36	294,5	0,959	ne
rozměr IX (Lpož) & rozměr IX (Ppož)	36	192,0	0,405	ne
rozměr X (Lpož) & rozměr X (Ppož)	36	187,0	0,232	ne
rozměr XI (Lpož) & rozměr XI (Ppož)	36	269,5	0,456	ne
rozměr XII (Lpož) & rozměr XII (Ppož)	36			identické hodnoty na Lpož i Ppož

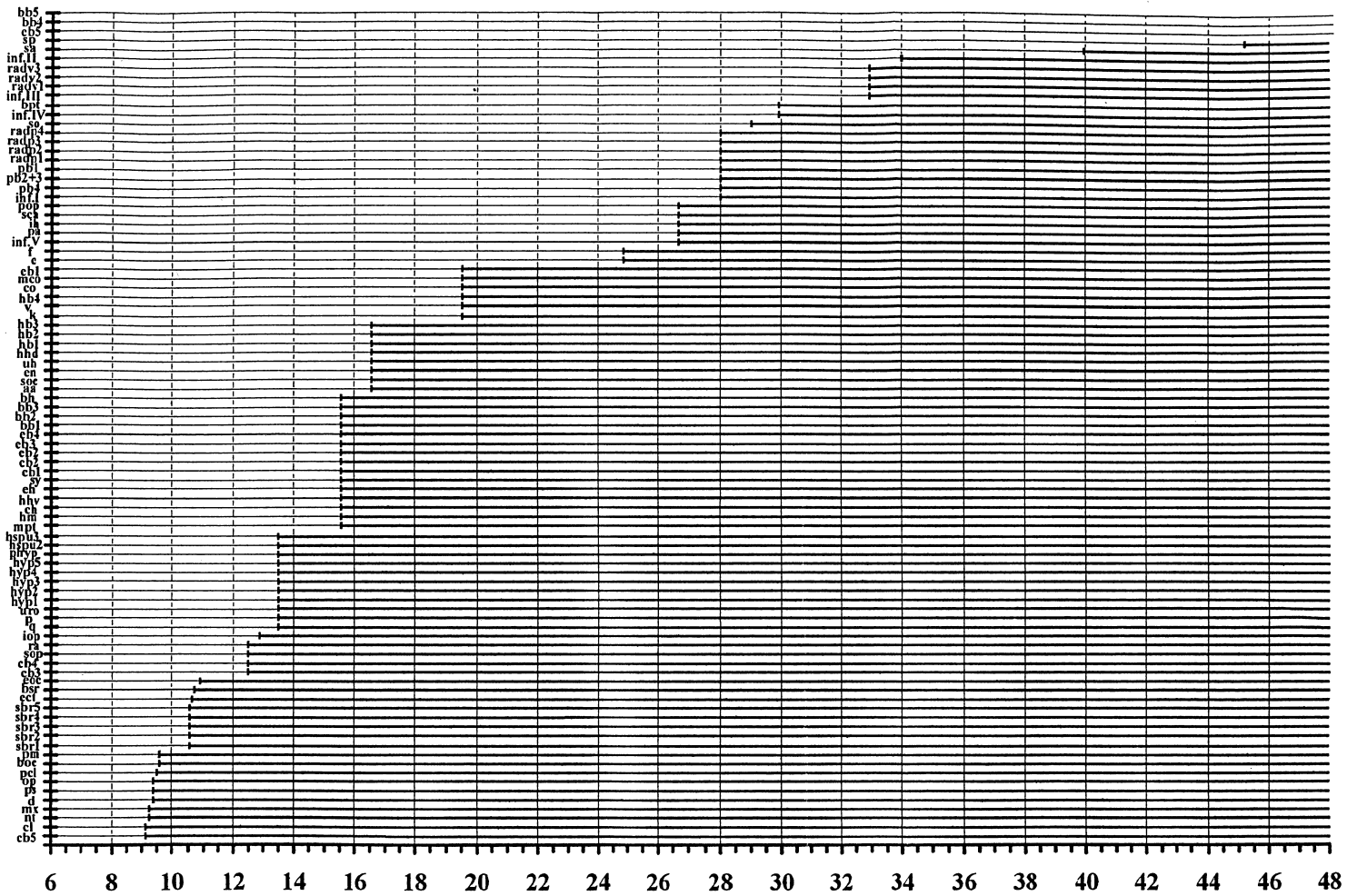
Tab.6: Charakteristika požeráků dospělců bolena dravého

označení jedince	Bol 8	Bol 6	Bol 5	Bol 4	Bol 7	Bol 1	Bol 2	Bol 3
TL (mm)	105,80	486,00	503,10	505,20	518,00	554,50	578,20	644,50
SL (mm)	88,30	403,70	419,40	421,00	432,90	466,30	487,30	551,00
rozměr I (mm)	26,80	30,70	31,80	31,80	32,60	34,00	36,30	42,80
rozměr II (mm)	23,20	27,80	28,10	28,00	28,30	32,10	33,40	37,90
rozměr III (mm)	31,50	36,80	37,40	37,60	38,00	40,10	43,60	51,40
rozměr IV (mm)	18,30	21,40	22,10	22,00	22,10	25,60	26,20	29,70
rozměr V (mm)	11,00	12,30	13,10	13,00	12,90	15,10	15,90	18,40
rozměr VI (mm)	13,00	14,80	16,00	15,90	16,20	16,90	18,70	21,60
rozměr VII (mm)	15,60	18,20	18,90	19,30	19,60	21,70	23,20	25,50
rozměr VIII (mm)	16,80	19,70	20,60	20,80	20,60	24,90	25,50	27,90
rozměr IX (mm)	35,00	39,10	40,00	40,20	40,60	43,60	45,40	52,70
rozměr X (mm)	19,70	20,10	21,60	21,50	21,60	22,50	23,60	26,30
rozměr XI (mm)	13,30	15,90	16,40	16,50	16,70	16,90	17,40	18,50
rozměr XII (mm)	3,50	3,80	4,00	4,20	4,30	4,70	4,90	5,70
úhel $\alpha$ (st. °)	82,30	80,70	78,00	80,10	80,60	79,70	79,20	79,50
úhel $\beta$ (st. °)	62,30	58,40	58,00	57,00	55,50	54,40	52,60	53,10
Zp (Lpož/Ppož)	2,5-5,3	3,5-5,3	3,5-5,3	3,5-5,3	3,5-5,3	<b>4,5-5,3</b>	3,5-5,2	2,5-5,3
K <sub>RW</sub>	1,72	1,69	1,68	1,65	1,66	1,57	1,56	1,68

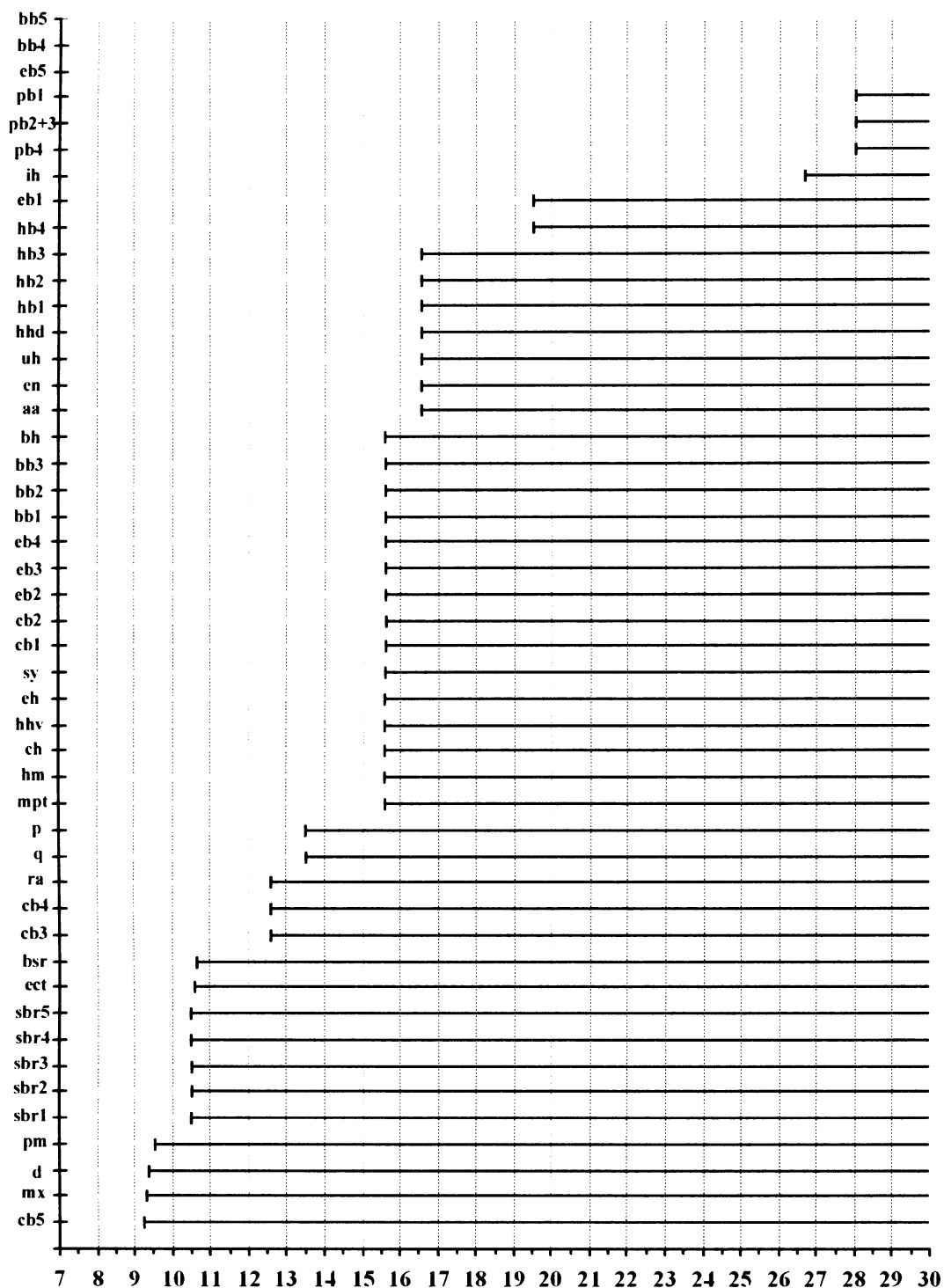
- tučně vyznačen vzácně se vyskytující vzorec požerákových zubů Zp

Tab. 7: Parametry charakterisující líhnutí plůdku bolena v roce 2004, 2005 (časové údaje jsou uvedeny v dnech a hodinách po oplození – d PF a h PF)

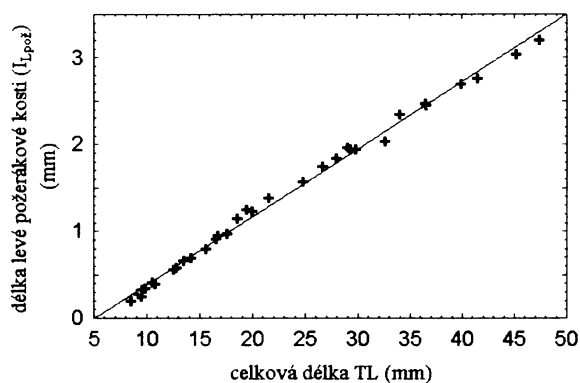
	Ø t H <sub>2</sub> O	počátek kulení	masivní kulení	konec kulení
rok 2004	13,1°C	15d 2 h PF	16d 6h PF	17d 10 h PF
N <sub>denních stupňů</sub>		198	213	229
rok 2006	13,2°C	14d 17h PF	17d 20h PF	18 d 14h PF
N <sub>denních stupňů</sub>		194	235	245



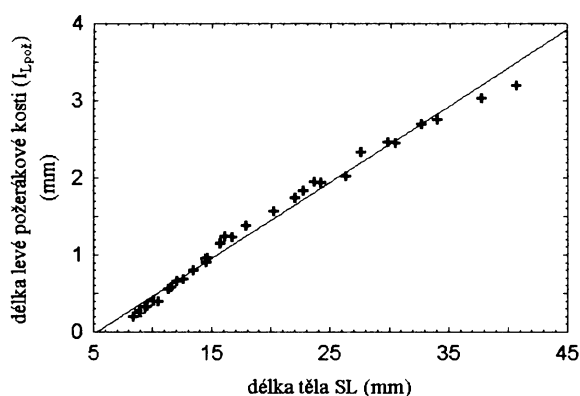
Graf 1: Grafické znázornění posloupnosti osifikace kraniálních a vybraných tělních kosterních elementů  
 osa x – TL (mm), osa y – kosterní element (počátek polopřímky značí počátek osifikace u jedince  
 s nejmenší zjištěnou TL) (eb5, bb4, bb5 – neosifikují)



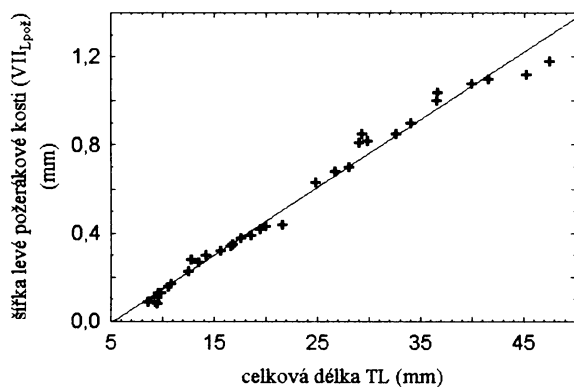
Graf 2: Grafické znázornění posloupnosti osifikace kosterních elementů jednotlivých žaberních oblouků - mandibulární, hyoidní, první až pátý posthyoidní (branchiální) žaberní oblouk. osa x – TL (mm), osa y – kosterní element (počátek polopřímky značí počátek osifikace u jedince s nejmenší zjištěnou TL) (eb5, bb4, bb5 – neosifikují – viz. text)



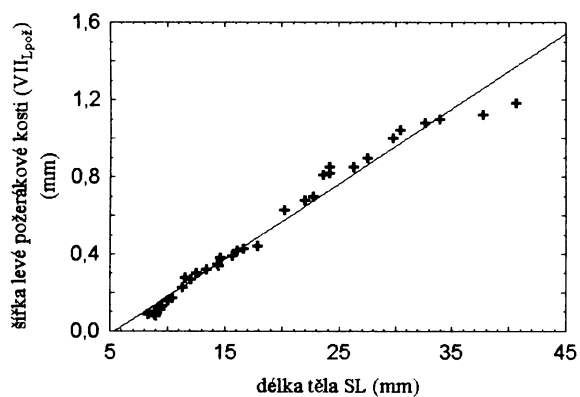
Graf 3: Závislost délky levé požerákové kosti ( $I_{L_{pož}}$ ) na celkové délce ryby (TL) (lineární regrese)



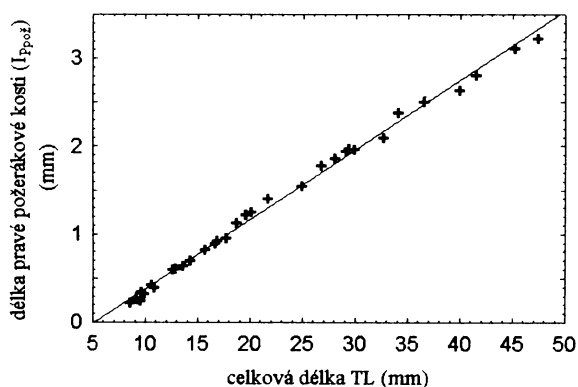
Graf 4: Závislost délky levé požerákové kosti ( $I_{L_{pož}}$ ) na délce těla ryby (SL) (lineární regrese)



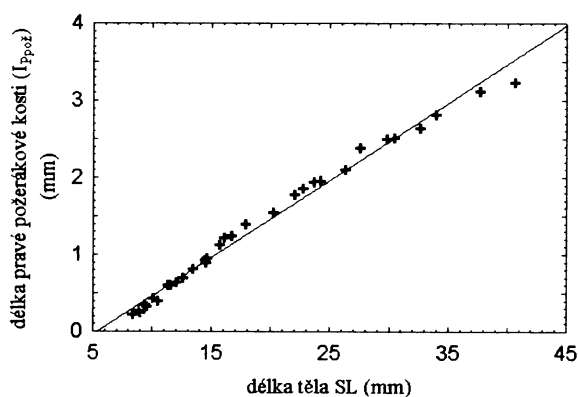
Graf 5: Závislost šířky levé požerákové kosti ( $VII_{L_{pož}}$ ) na celkové délce ryby (TL) (lineární regrese)



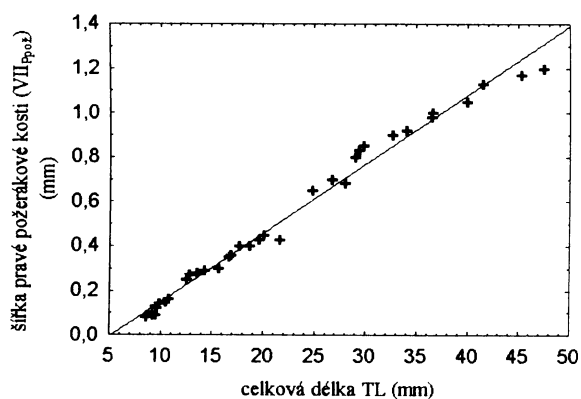
Graf 6: Závislost šířky levé požerákové kosti ( $VII_{L_{pož}}$ ) na délce těla ryby (SL) (lineární regrese)



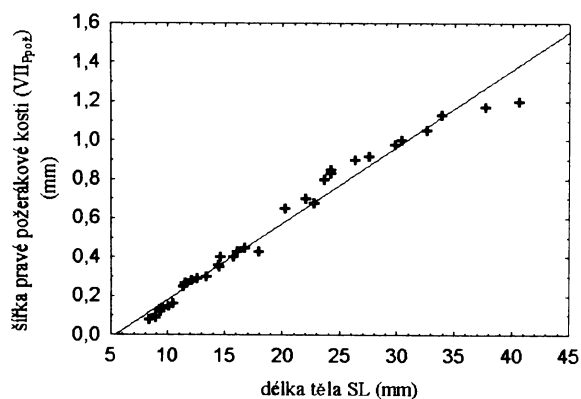
Graf 7: Závislost délky pravé požerákové kosti ( $I_{P_{poz}}$ ) na celkové délce ryby (TL) (lineární regrese)



Graf 8: Závislost délky pravé požerákové kosti ( $I_{P_{poz}}$ ) na délce těla ryby (SL) (lineární regrese)

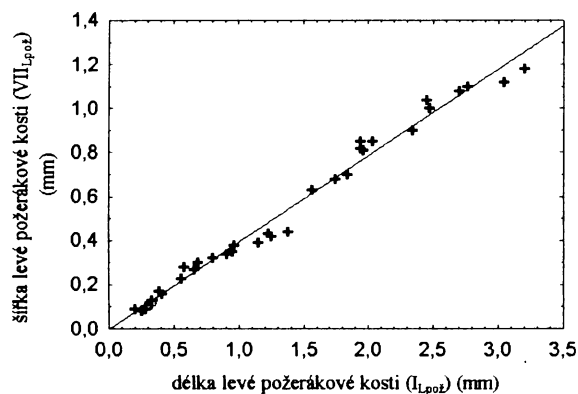


Graf 9: Závislost šířky pravé požerákové kosti ( $VII_{P_{poz}}$ ) na celkové délce ryby (TL) (lineární regrese)

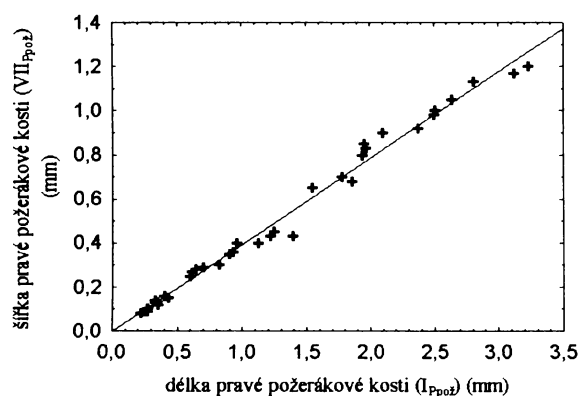


Graf 10: Závislost šířky pravé požerákové kosti ( $VII_{P_{poz}}$ ) na délce těla ryby (SL) (lineární regrese)

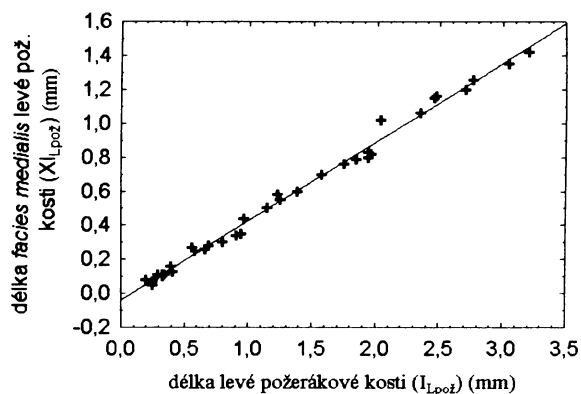




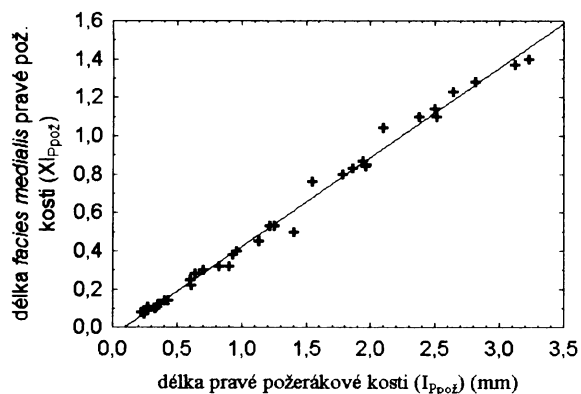
Graf 11: Závislost šířky levé požerákové kosti ( $VII_{Lpož}$ ) na délce levé požerákové kosti ( $I_{Lpož}$ ) (lineární regrese)



Graf 12: Závislost šířky pravé požerákové kosti ( $VII_{Ppož}$ ) na délce pravé požerákové kosti ( $I_{Ppož}$ ) (lineární regrese)



Graf 13: Závislost délky zubonosné plošky (*facies medialis*) levé požerákové kosti ( $XI_{Lpož}$ ) na délce levé požerákové kosti ( $I_{Lpož}$ ) (lineární regrese)



Graf 14: Závislost délky zubonosné plošky (*facies medialis*) pravé požerákové kosti ( $XI_{Ppož}$ ) na délce pravé požerákové kosti ( $I_{Ppož}$ ) (lineární regrese)

## Seznam použitých zkratk (1. část):

r.I: rozměr I	Lpož: levá požeráková kost (levý požerák)
r.II: rozměr II	Ppož - pravá požeráková kost (pravý požerák)
r.III: rozměr III	ŽO – žaberní oblouk
r.IV: rozměr IV	TL: celková délka (mm)
r.V: rozměr V	SL: délka těla
r.VI: rozměr VI	Zp: vzorec požerákových zubů
r.VII: rozměr VII	K <sub>RW</sub> : koeficient relativní šířky požeráku
r.VIII: rozměr VIII	α: úhel α
r.IX: rozměr IX	β: úhel β
r.X: rozměr X	r.XI: rozměr XI
aa - <i>angulare</i>	r.XII: rozměr XII
bb1 - <i>basibranchiale</i> 1	inf.IV - <i>infraorbitale</i> IV
bb2 - <i>basibranchiale</i> 2	inf.V - <i>infraorbitale</i> V
bb3 - <i>basibranchiale</i> 3	iop - <i>interoperculum</i>
bb4 - <i>basibranchiale</i> 4	k - <i>kinethmoideum</i>
bb5 - <i>basibranchiale</i> 5	Mc - Meckelova chrupavka
bh - <i>basihyale</i>	mco - <i>mesocoracoideum</i>
boc - <i>basioccipitale</i>	mpt - <i>metapterygoideum</i>
bpt - <i>basipterygium</i>	mx - <i>maxillare</i>
bsr - <i>radii branchiostegii</i>	nt - <i>chorda dorsalis</i>
cb5 - <i>ceratobranchiale</i> 5	op - <i>operculum</i>
cb 4 - <i>ceratobranchiale</i> 4	q - <i>quadratum</i>
cb3 - <i>ceratobranchiale</i> 3	p - <i>palatinum</i>
cb2 - <i>ceratobranchiale</i> 2	pa - <i>parietale</i>
cb1 - <i>ceratobranchiale</i> 1	pb1 - <i>pharyngobranchiale</i> 1
ch - <i>ceratohyale</i>	pb2 - <i>pharyngobranchiale</i> 2
cl - <i>cleithrum</i>	pb3 - <i>pharyngobranchiale</i> 3
co - <i>coracoideum</i>	pb2+3 - <i>pharyngobranchiale</i> 2+3
d - <i>dentale</i>	pb4 - <i>pharyngobranchiale</i> 4
e - <i>ethmoideum</i>	pcl - <i>postcleithrum</i>
eb1 - <i>epibranchiale</i> 1	phyp - <i>praehypuralium</i>
eb2 - <i>epibranchiale</i> 2	pm - <i>praemaxillare</i>
eb3 - <i>epibranchiale</i> 3	pop - <i>praeperculum</i>
eb4 - <i>epibranchiale</i> 4	pq - <i>palatoquadratum</i>

## Seznam použitých zkratk (2. část):

eb5 - <i>epibranchiale</i> 5	ps - <i>parasphenoideum</i>
ect - <i>ectopterygoideum</i>	ra - <i>retroarticulare</i>
eh - <i>epihyale</i>	radp 1 - 1. podpůrné radialium I. řádu P pl
en - <i>entopterygoideum</i>	radp 2 - 2. podpůrné radialium I. řádu P pl
eoc - <i>exoocipitale</i>	radp 3 - 3. podpůrné radialium I. řádu P pl
f - <i>frontale</i>	radp 4 - 4. podpůrné radialium I. řádu P pl
hb1 - <i>hypobranchiale</i> 1	radv 1 - 1. podpůrné radialium I. řádu V pl
hb2 - <i>hypobranchiale</i> 2	radv 2 - 2. podpůrné radialium I. řádu V pl
hb3 - <i>hypobranchiale</i> 3	radv 3 - 3. podpůrné radialium I. řádu V pl
hb4 - <i>hypobranchiale</i> 4	sa - přední kost sklerotikálního prstence
hhd - <i>hypohyale dorsalis</i>	sbr1 - <i>spinae branchiales</i> na 3. ŽO
hhv - <i>hypohyale ventralis</i>	sbr2 - <i>spinae branchiales</i> na 4. ŽO
hm - <i>hyomandibulare</i>	sbr3 - <i>spinae branchiales</i> na 5. ŽO
hspu 2 - hemál. trn 1. obratle před phyp	sbr4 - <i>spinae branchiales</i> na 6. ŽO
hspu 3 - hemál. trn 2. obratle před phyp	sbr5 - <i>spinae branchiales</i> na 7. ŽO
hyp1 - <i>hypuralium</i> 1	sca - <i>scapula</i>
hyp2 - <i>hypuralium</i> 2	so - <i>supraorbitale</i>
hyp3 - <i>hypuralium</i> 3	soc - <i>supraoccipitale</i>
hyp4 - <i>hypuralium</i> 4	sop - <i>suboperculum</i>
hyp5 - <i>hypuralium</i> 5	sp - zadní kost sklerotikálního prstence
ih - <i>interhyale</i>	sy - <i>symplecticum</i>
inf.I - <i>infraorbitale</i> I (= <i>lacrimale</i> )	uh - <i>urohyale</i>
inf.II - <i>infraorbitale</i> II	uro - <i>urostyl</i>
inf.III - <i>infraorbitale</i> III	v - <i>vomer</i>