

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program:
Ekologická a evoluční biologie



Tereza Kněžů

Fylogeografie hlubokomořských ryb na globální škále
Global phylogeography of the deep sea fishes

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel:

Mgr. Zuzana Musilová, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení:

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

V Praze, 29.04.2024

Podpis:

Tereza Knězů

Poděkování

Ráda bych poděkovala Mgr. Zuzaně Musilové, Ph. D., vedoucí mé bakalářské práce, za trpělivost, pomoc a podporu při zpracování tématu. Dále děkuji své rodině a blízkým za neustálou podporu.

Abstrakt

Fylogeografie hlubokomořských ryb je málo prozkoumaná, a to převážně kvůli extrémním podmínkám, ve kterých tyto živočichové žijí, a obtížné logistice sběru vzorků pro jejich výzkum. Cílem této práce je shrnout informace o fylogeografii hlubokomořských ryb, identifikovat faktory ovlivňující rozšíření populací a porovnat situaci napříč fylogenezí paprskoploutvých ryb. Rozšíření/oddělení jednotlivých populací hlubokomořských ryb je ovlivněno fyzikálními, topografickými a hydrografickými faktory. Jejich propojení je způsobeno migračními schopnostmi ryb a využitím mořských proudů pro jejich disperzi. Naprostá většina hlubokomořských ryb podstupuje nějakou formu migrace, minimálně během ontogenetického vývoje. Migrace může být vertikální nebo horizontální a nejčastější je diurnální vertikální migrace, kdy se ryby pravidelně v noci přesouvají do nižších hloubek kvůli potravě. Pro výzkum fylogeografie se využívají molekulární metody, převážně markery mitochondriální DNA, za účelem vytvoření či rekonstrukce fylogenetického stromu druhů. Výsledky naznačují, že topografie mořského dna je jen v malém množství případů bariérou pro tok genetické informace. Dále výsledky často vyvrací hypotézu o izolaci způsobené vzdáleností mezi populacemi, protože hlubokomořské ryby často vykazují poměrně vysokou míru panmixie. Pokud u konkrétních druhů dochází ke speciaci jedná se o sympatrickou, nebo parapatrickou.

Klíčová slova

Fylogeografie, hlubokomořské ryby, genetická diverzita, rozložení populací, mtDNA, migrace, disperze

Abstract

Phylogeography of deep-sea fish remains poorly explored, largely due to the extreme conditions in which these organisms live and limited technological capabilities for researching these species. The aim of this thesis is to summarize the information known about the phylogeography of deep-sea fish, identify factors influencing population distributions, and connect them on a global scale. The distribution of deep-sea fish populations is influenced by physical, topographic, and hydrographic factors. Their connectivity is driven by the migratory abilities of fish and the utilization of marine currents for their dispersion. Migration is divided into vertical and horizontal. The vast majority of deep sea fish undergo some form of migration, at least during ontogenetic development. The most common is diurnal vertical migration, where fish regularly move to shallower depths at night for feeding. Molecular methods, mainly mitochondrial DNA markers, were used for research to determine the phylogenetic tree of species. The results suggest that the topography of the seafloor is rarely a barrier to the flow of genetic information. Furthermore, the results often refute the hypothesis of isolation caused by the distance between populations. They often exhibit a relatively high rate of panmixia. When speciation occurs, it is sympatric or parapatric.

Key words

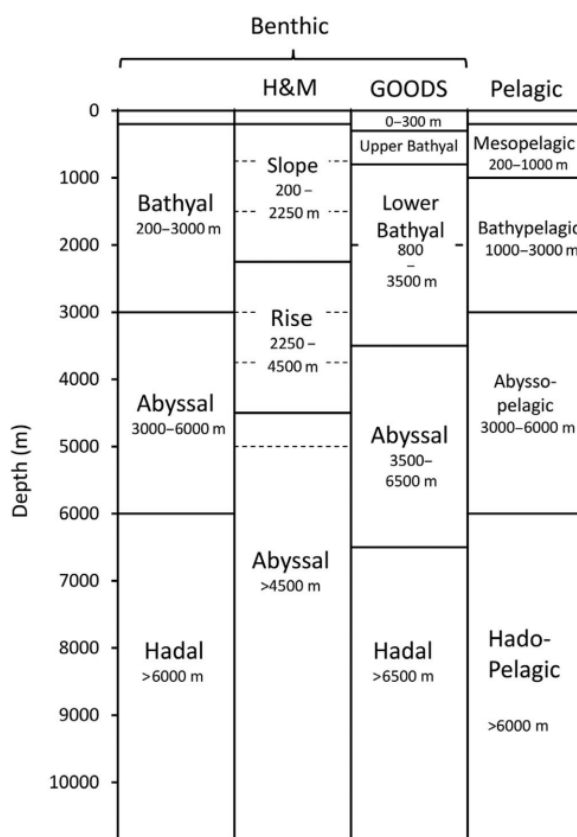
Phylogeography, deep-sea fish, genetic diversity, population distribution, mtDNA, migration, dispersion

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Faktory ovlivňující rozšíření populací	2
2.1 Fyzikální faktory	2
2.2 Topografické a hydrografické faktory.....	3
2.2.1 Atlantský oceán	3
2.2.2 Indický oceán	5
2.2.3 Tichý oceán	7
2.2.4 Severní ledový oceán a Jižní oceán	8
3 Migrace.....	9
3.1 Vertikální migrace.....	10
3.2 Horizontální migrace.....	11
4 Propojení mezi oceány	11
5 Souhrn druhů, jejichž fylogeografie byla studována	12
5.1 Využité metody a zdroje.....	12
5.1.1 Mitochondriální DNA	12
5.1.2 Analýza otolitů	12
5.1.3 Geografické rozložení	13
5.2 Myctophiformes	13
5.3 <i>Maurolicus</i>	15
5.4 <i>Bothrocara hollandi</i>	17
5.5 <i>Aphanopus carbo</i>	18
5.6 <i>Lepidion lepidion</i>	19
5.7 Shrnující tabulka druhů	21
6 Závěr.....	22
Seznam použité literatury.....	23

1 Úvod

Tato bakalářská práce se zabývá fylogeografií hlubokomořských ryb. Jedná se o vědní obor, který studuje geografické a historické vzorce rozšíření genetických linií organismů. Za hlubokomořské organismy se obecně označují ty, které se vyskytují v hloubce >200 m, tzv. afotické zóně. Mořská vrstva do 200 m se označuje jako tzv. fotická zóna neboli zóna, kam zasahuje denní světlo. Ta představuje pouhých 10 % obyvatelného prostoru v oceánu a žije v ní 71,5 % všech mořských ryb. Dalších 22,2 % je možné nalézt ve fotické i afotické zóně a čistě hlubokomořských ryb je pouhých 6,5 % (Miller *et al.*, 2022). Mořské druhy je možné rozdělit na pelagické, které se pohybují ve vodním sloupci, a demersální, které obývají dno nebo žijí v jeho blízkosti. Demersální druhy se dále klasifikují jako bentické, které žijí přímo na dně, a bentopelagické, které se vyskytují v jeho blízkosti. Přístup k teoretickému zónování mořského sloupce podle hloubky pro bentické organismy je nesourodý. U jednotlivých autorů se liší dle použití fyziografických či ekologických principů pro určení jejich hranic (Priede, 2017). Tato práce bude využívat strukturu uvedenou v prvním a posledním sloupečku viz Obr. 1.



Obr. 1.: Rozdílná kategorizace mořských zón (Priede, 2017)

2 Faktory ovlivňující rozšíření populací

Rozšíření populací hlubokomořských ryb závisí na fyzikálních, topografických a hydrografických faktorech. Do fyzikálních faktorů spadají zejména tlak, salinita, koncentrace kyslíku a teplota vody (Jamieson, 2015). Topografické faktory představují např. mořské hřbety, pánve, příkopy a koryta. Všechny mohou působit jako bariéra (např. reprodukční, migrační...), nebo naopak poskytovat životní prostor pro ryby či jiné organismy. Dalším faktorem jsou mořské proudy (hydrografie), neboť mají obrovský vliv na většinu mořských organismů (Merino and Monreal-Gómez, 2009). Konkrétně hlubokomořské ryby je využívají při pasivní migraci, ale v některých případech působí i jako překážka např. kvůli mixování mořských termálních vrstev (Gordeeva, 2014). Všechny tyto faktory se vzájemně ovlivňují, mořské proudy mají vliv na salinitu, koncentraci kyslíku a teplotu vody (Priede, 2017), ale jejich působení je samo o sobě dále ovlivňováno topografickými faktory (Jamieson, 2015).

2.1 Fyzikální faktory

Fyzikální faktory ovlivňující rozšíření populací jsou tlak, teplota, salinita, koncentrace kyslíku a tok organických částic uhlíku (Particulate Organic Carbon flux – dále zmiňováno jako POC flux). Hlubokomořské organismy musí čelit extrémním hodnotám těchto faktorů, kupříkladu hodnota tlaku narůstá o 1 atmosféru každých 10 m, což znamená, že hlubokomořské organismy jsou v nejhlubších oblastech vystaveny tlaku až 1000 atm. Studie populační struktury demersálních ryb ve středním a západním Tichém oceánu ukázala, že nejvyšší abundance hlubokomořských ryb koreluje s hodnotou těchto fyzikálních faktorů. Se zvyšující se salinitou a POC fluxem se zvyšovala i abundance ryb (Jamieson, 2015; Selig *et al.*, 2023). Salinita je ovlivněna mořským prouděním a cirkulací vody. Při špatné cirkulaci může rozdílná salinita a teplota vytvořit rozdílné hustoty vody a tvořit tak bariéru pro migrující organismy (White, Stamford and Rus Hoelzel, 2010).

Množství kyslíku ovlivňuje abundanci ryb, přičemž její nejvyšší hodnota byla naměřena při koncentraci 1,5–3,5 mg/L (Selig *et al.*, 2023). Kyslík dále ovlivňuje i jikry po vytření a larvy hlubokomořských ryb. Jejich vývoj probíhá v mělčích hloubkách, které jsou bohatší na kyslík (Gordeeva, 2014). Dále existují zóny se sníženou koncentrací kyslíku (Oxygen Minimum Zones – dále zmiňováno jako OMZ), které mají klíčový vliv na distribuci některých organismů a jsou silnou fyzikální bariérou, která v historii vedla k alopatrické speciaci (Rogers, 2000). Největší vliv na rozložení populací má hloubka, se kterou souvisí i změny teploty a tlaku. Se zvyšující se hloubkou totiž dochází ke stabilizaci fyzikálních podmínek prostředí (Selig *et al.*, 2023). Teplota dále ovlivňuje i jikry po vytření (Bradbury *et al.*, 2008).

2.2 Topografické a hydrografické faktory

Hlubokomořské topografické útvary vznikají pohybem litosférických desek, který je doprovázený vulkanickou činností a zemětřeseními. Na hranici těchto desek vznikají středoocéánské hřbety, hlubokomořské příkopy, transformní zlomy, podmořské hory a pásmová pohoří (Smith and Demopoulos, 2003). Ty vytvářejí bariéry a zároveň poskytují prostory pro rozmnožování a další organismy. Topografické faktory hrají roli zejména pro rozšíření hlubokomořských ryb vázaných na dno (tzv. bentických).

Nejhlubší místa na naší planetě jsou mořské příkopy s hloubkou 6000–11000 m. Největší hloubka, ve které se mohou vyskytovat obratlovci, je okolo 8400 m, a to kvůli limitům biochemické tolerance jejich tkání (Laurent *et al.*, 2022). Nejběžnější obratlovci žijící v těchto podmínkách jsou ryby z čeledi terčovkovitých (Liparidae), která byla objevena již v sedmi příkopech (Wang *et al.*, 2019). Ryby zde musí čelit hypoxii (Jamieson, 2015), kompletní tmě, vysokému tlaku a velmi limitovaným zdrojům potravy (Wang *et al.*, 2019).

Mořské proudy vedou k přesunům jedinců mezi populacemi, což je nejspíše hlavním důvodem toho, proč se jejich populace často promíchávají a vykazují panmixii. Většina ryb migruje minimálně během metamorfózy, jejich larvy jsou přesouvány proudy a pasivně migrují do jiných částí oceánů (Gordeeva, 2014). Zároveň mohou proudy vytvářet bariéru pro konkrétní organismy, které jsou zmíněny níže. Hlubokomořské proudy jsou primárně ovlivněny dvěma jevy – termohalinní cirkulací a slapovou silou (Tyler, 1988).

2.2.1 Atlantský oceán

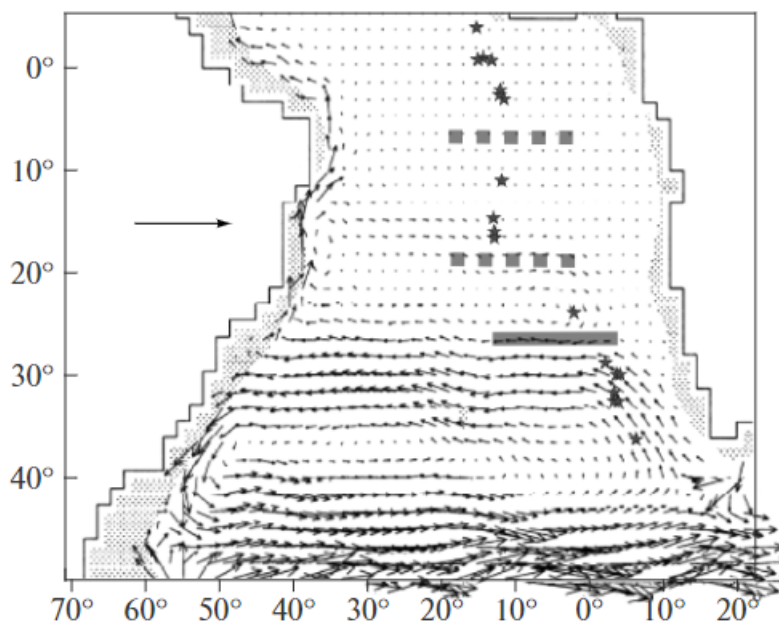
V Atlantském oceánu se nachází několik významných topografických struktur. Nejvýznamnější z nich je Středoatlantský hřbet (Mid-Atlantic Ridge – dále zmiňováno jako MAR). Jedná se o topografickou vyvýšeninu, na jejímž povrchu se nachází několik hydrotermálních vývěřů, které vznikly pohybem tektonických desek. V severní části spojuje Eurasijskou a Severoamerickou tektonickou desku a v jižní Africkou a Jihoamerickou. Jeho výška se pohybuje 1–3 km nad okolním dnem a v některých oblastech vystupuje i nad hladinu (např. Azorské ostrovy) (Searle, 2013). MAR má obrovský vliv na cirkulaci vody ve svém okolí, jelikož přes něj proudí mořské proudy (Jamieson, 2015). Zároveň ovlivňuje i distribuci organismů v Atlantském oceánu. V jeho severní části bylo zjištěno, že v okolí MAR je největší množství organismů v hloubce 1500–2300 m. Tyto výsledky jsou v rozporu s tzv. „open ocean“ paradigmatem, které tvrdí, že množství biomasy se exponenciálně s hloubkou snižuje. Abundance organismů se s hloubkou snižovala zhruba do 1500 m, kde se následně zvýšila až o polovinu, než opět začala klesat ve 2300 m (Sutton *et al.*, 2008).

Transformní zlomy se nacházejí po celé délce MAR. Jedná se o linie, které vznikly jako kompenzace změny relativní rychlosti pohybu litosférických desek (Searle, 2013). Nejnápadnější transformní zlom je Charlie-Gibbs Fracture Zone (dále zmiňováno jako CGFZ), jedná se o systém dvou paralelních zlomů, které se nacházejí mezi Islandem a Azorskými ostrovy a jsou nejdelší v severním Atlantiku (Olivet *et al.*, 1974). Byla studována hypotéza, že dochází k rozdělení populací ryb u CGFZ, které vede k divergenci u druhu *Coryphaenoides rupestris*. Za použití 16 hypoteticky neutrálních mikrosatelitů bylo zjištěno, že se v oblasti CGFZ nejspíše nachází bariéra pro efektivní přenos genů mezi populacemi. CGFZ je nejhlubší oblast, kde dochází ke křížení MAR s polární frontou (subpolar front). To vede ke špatné cirkulaci, míchání různých teplot a salinit vody, což způsobuje rozdílnou hustotu, která vytváří vrstevní bariéry zamezující jedincům v migraci (White, Stamford and Rus Hoelzel, 2010).

MAR představuje bariéru pro cirkulaci mořské vody v Atlantském oceánu. Tento jev byl zkoumán v severním Atlantiku a bylo zjištěno, že západně od MAR se nachází oblast s rychlejším a na východě pomalejším tempem vývoje organismů. V západní oblasti je to způsobeno recirkulací vody, která vzniká spojením mělkého, studeného Labradorského proudu a teplého Severoatlantského proudu a jejich následným rozvětvením. Do východní oblasti proudí voda z hlubší vrstvy termokliny oddělená ze Severoatlantského proudu. Do této oblasti zároveň proudí voda ze Středozemního moře, která je chudá na koncentraci kyslíku (Fock, Pusch and Ehrich, 2004), který negativně ovlivňuje výskyt larev (John, Mohrholz and Lutjeharms, 2001). Metamorfóza většiny hlubokomořských ryb probíhá ve vyšších, na kyslík bohatších vrstvách oceánu (Gordeeva, 2014). Množství kyslíku, salinita a teplota vody jsou přímo ovlivněny mořskými proudy a správnou cirkulací vody.

Během sledování čtyř čeledí ryb vyskytujících se v jižním Atlantském oceánu došlo k rozdělení druhů do dvou skupin – migrantů a rezidentů. U migrantů byla pozorována vysoká hladina genetické homogenity, která odpovídá panmixii. Do skupiny migrantů spadají druhy *Bolinichtys indicus*, *Sigmops elongatus*, *Lampadena chavesi*, *Valenciennellus tripunctulatus*, *Vinciguerria nimbaria*, *Bethosema suborbitale* a *Diaphus mollis*. Druhá skupina tzv. rezidentů se jednoznačně rozděluje na různé haplotypy, což vede k závěru, že nedochází k dostatečné výměně genetické informace a jejich populace jsou oddělené. V této skupině jsou *Argyropelecus hemigimnus*, *Diogenichthys atlanticus*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Sternoptyx diaphana* a *Notoscopelus resplendens*. Populace druhů *Ceratoscopelus warmingii* a *Notoscopelus resplendens* čelí stejné hydrografické bariéře v hloubce zhruba 400 m mezi tzv. equatorial waters (masa vody, která se nachází mezi severním a jižním proudovým systémem Atlantského oceánu) a subtropickým gyrem. Tato zábrana zamezuje efektivní pasivní migraci výše zmíněných druhů, a tudíž nedochází ke genovému toku mezi jednotlivými populacemi. Stejný jev se nejspíše vyskytuje i u druhů *Diogenichthys atlanticus* a *Argyropelecus hemigimnus*.

Zdá se, že populace *Sternoptyx diaphana* je „uvězněna“ v hlubších proudech. V místě jejího výskytu totiž působí silné západní proudění v konvergentní zóně společně s proudy ve větší hloubce. Populace tohoto druhu se nachází mezi 30° až 33°S (Obr. 2) a důkazem jejího „uvěznění“ může být podobnost haplotypů z jihozápadního gyru s haplotypy z subantarktické části Indického oceánu (Gordeeva, 2014).



Obr. 2: Hvězdičkou jsou označeny vzorkovací stanice pro *Sternoptyx diaphana*. Dále jsou zde vyznačeny proudy v této oblasti (Gordeeva, 2014).

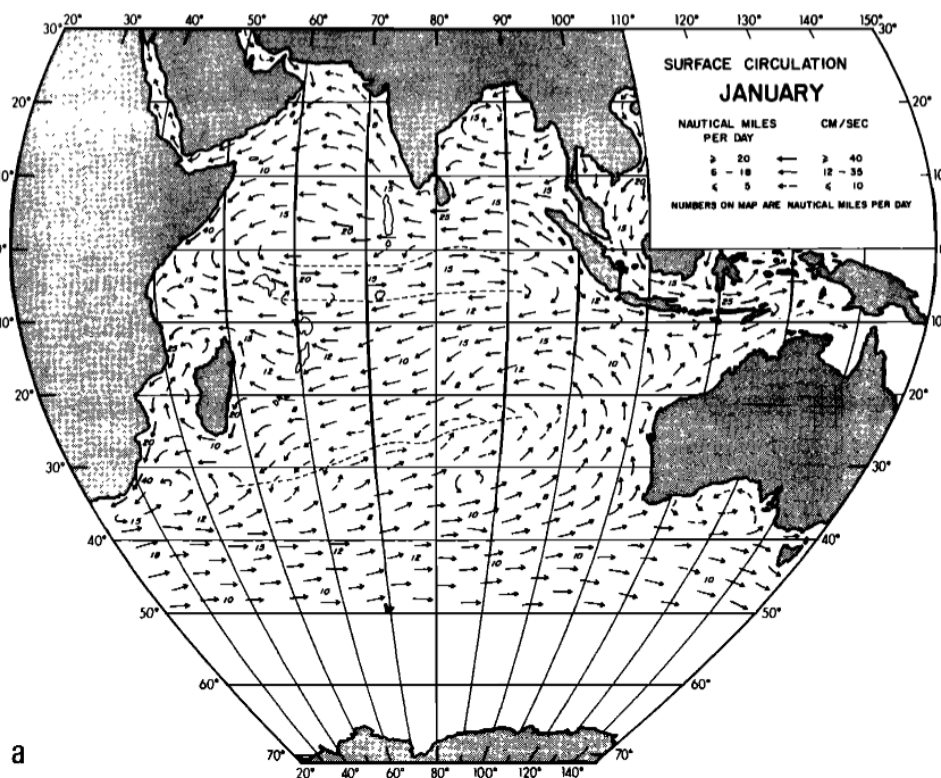
Důležitý typ proudění je hlubokomořský ekvatoriální proud (Equatorial Deep Jet – EDJ). V Atlantském oceánu se nachází v hloubce 500–2000 m v okolí rovníku. Jeho činnost údajně velmi ovlivňuje počasí. Přenáší kyslík do hlubších oblastí, na kterém jsou závislé hlubokomořské organismy. EDJ je několik proudů proudících okolo rovníku, které jsou uspořádány vertikálně na sobě a postupně klesají hlouběji. Jejich směr se periodicky mění (Bastin *et al.*, 2020).

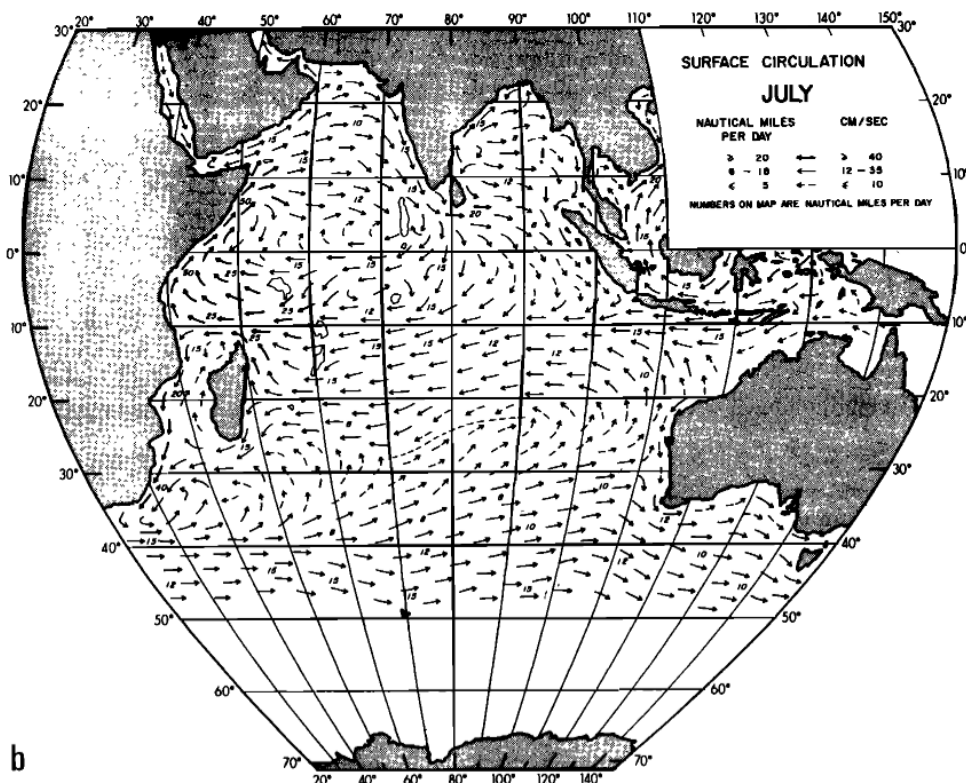
2.2.2 Indický oceán

Indický oceán je ze světových oceánů nejméně prozkoumaný (Stefanoudis *et al.*, 2020). Ve středu Indického oceánu se nachází Středoindický hřbet, který pokračuje do Jihozápadního a Jihovýchodního hřbetu. Na hřbetech se vyskytují hydrotermální průduchy. V Indickém oceánu jich bylo zatím nalezeno 5 (Nakamura and Takai, 2015). Nejvýznamnější hlubokomořský příkop je Jávský. Jeho hloubka je 7187 ± 13 m (Bongiovanni, Stewart and Jamieson, 2022). Podle výzkumu od (Jamieson *et al.*, 2022) bylo zjištěno, že salinita v tomto příkopě se držela na stálé hodnotě 34,7‰. Teplota v nejhlubším místě byla 1,54 °C, což je lehce vyšší hodnota než v 4250 m, kde byla naměřena nejnižší teplota 1,18 °C. Tento jev je důsledkem adiabatického ohřevu, tedy přeměnou energie na teplo kvůli vysokému tlaku. Dominantní čeledí v této oblasti jsou hrujovití (Ophidiadae), konkrétně druhy

Bassozetus sp., *Bathyonus pectoralis*. Dále zde byl pozorován druh z podčeledi Neobythitinae, *Ateleopus sp.* z čeledi měkkorypounovitých (Ateleopodidae) a nový druh z čeledi terčovkovitých (Liparidae) (Jamieson et al., 2021).

Indický oceán je oproti ostatním oceánům poměrně uzavřený. Je velmi ovlivněn sezónními monzunami, které obrací směr proudů na jižní polokouli, a zároveň je blokován Jižním rovníkovým proudem (Tyler, 2003). Proudů v Indickém oceánu jsou rozděleny na dvě sezóny podle monzunu. Jihozápadní (letní) (Obr. 3b), který je charakterizován silným větrem z jihozápadu. Klasický model vlivu letního monzunu na oceány je obrácení Somálského proudu a roztočení (spin up) hlubokomořského rovníkového proudu – EDJ (Longhurst, 2010). Během severovýchodního monzunu (zimní) dochází ke slabému proudění západním směrem (Obr. 3a). Tento proud je patrný v celém oceánu, včetně Afrického pobřeží, kde dochází k proudění z jihu. Pouze v Arabském moři a Bengálském zálivu dochází k cyklonickému proudění. Jihozápadní monzun situaci obrací. V Arabském moři a Bengálském zálivu dochází k anticyklonovému proudění, což v oceánu vytváří rychlý hlubokomořský proud, který proudí severozápadně podél somálského a arabského pobřeží (Longhurst, 2010). Existuje teorie, že si některé hlubokomořské ryby, jako například hlubinovky (Myctophidae) vytvořily adaptivní systém chování, aby se vyrovnaly s těmito dramatickými změnami. Také se spekuluje o potenciálním spojení mezi hlubinovkami a OMZ, které tyto zóny během vertikální migrace využívají jako úkryt před predátory (Hood, Beckley and Wiggert, 2017).





Obr. 3: a) Znárodnění proudění způsobené Severovýchodním monzunem; b) Znárodnění proudění způsobené Jihozápadním monzunem (Woodberry, Luther and O'Brien, 1989)

2.2.3 Tichý oceán

Tichý oceán je považován za ideální místo pro zkoumání fylogeografie hlubokomořských ryb. Nachází se zde většina mořských příkopů. Jedním z nich je Mariánský příkop v severozápadním Pacifiku. Mariánský příkop je nejhlubší místo na Zemi a má hloubku 10920 ± 5 m (Nakanishi and Hashimoto, 2011). V této oblasti byla nalezena a teprve nedávno popsána ryba *Pseudoliparis swirei* (Wang *et al.*, 2019). Tento druh se nachází v hloubce 6898–7966 m. Nejspíše se jedná o endemita Mariánského příkopu (Gerringer *et al.*, 2017).

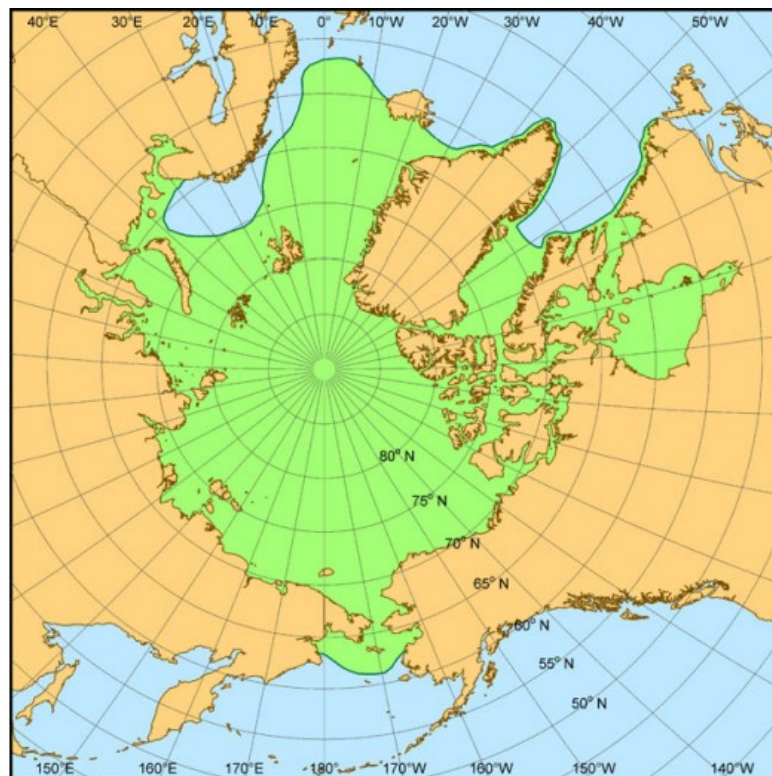
Jednotlivé topografické struktury v Tichém oceánu vytvářejí specifické podmínky pro mořské organismy. Jejich distribuce byla obecně nejvíce ovlivněna hloubkou (společně s teplotou a tlakem), která způsobuje homogenizaci prostředí. Izolace byla pozorována pouze u některých souostroví, jejichž topografie zamezuje volnému pohybu. Například pobřežní ryby Havajských ostrovů mají hodnotu endemismu 30 %.

Další rozdíly v rozšíření populací byly pozorovány v rovníkové oblasti Liniových ostrovů a souostroví Tokelau. Hlubokomořské ryby se v tomto regionu vyskytují v mělčích oblastech, konkrétně 250–1000 m, protože se zde nachází tzv. Equatorial upwelling zone. Jedná se o oblast, kde vystupuje studená voda bohatá na živiny z hloubky na povrch. Toto proudění je způsobeno sezónními změnami

v teplotě a koncentraci kyslíku povrchové vody vlivem povětrnostních podmínek (El Niño). Tyto změny mohou také v těchto oblastech vytvářet fyziologické bariéry (Carlisle *et al.*, 2017; Selig *et al.*, 2023).

2.2.4 Severní ledový oceán a Jižní oceán

Hladina Severního ledového oceánu je z většiny pokryta ledem. Většinu roku zde nedochází k vertikální migraci Deep Scattering Layer kvůli absenci denního světelného kolísání. Deep Scattering Layer (DSL) je falešná vrstva, způsobena detekcí velkého množství organismů sonarem. Ti se zdržují ve společné hloubce a někdy je jejich odražený akustický signál natolik silný, že napodobuje mořské dno (Ritchie, 1953). V Severním ledovém oceánu se nachází v hloubce 100–500 m a překvapivě se v ní vyskytuje pouze malé množství hlubinovek Myctophidae (Snoeijs-Leijonmalm *et al.*, 2022), které jsou typické organismy pro DSL (Barham, 1966). Arktická oblast přijatelná pro mořské organismy (Obr. 4) zasahuje i do Atlantského oceánu, a to až ke Cape Charles v Labradorském moři na severní hranici průlivu Belle Isle. Atlantský oceán je oddělen od Severního ledového oceánu mořskými hřbety a hloubkou nižší než 630 m (Mecklenburg, Møller and Steinke, 2011). Hranice fyzikálních faktorů přijatelných pro arktické organismy se podle Briggs, J. C. (1974) nachází na východní straně v Beringově moři v okolí Oljutorského mysu a na západě v okolí ostrova Nunivak.

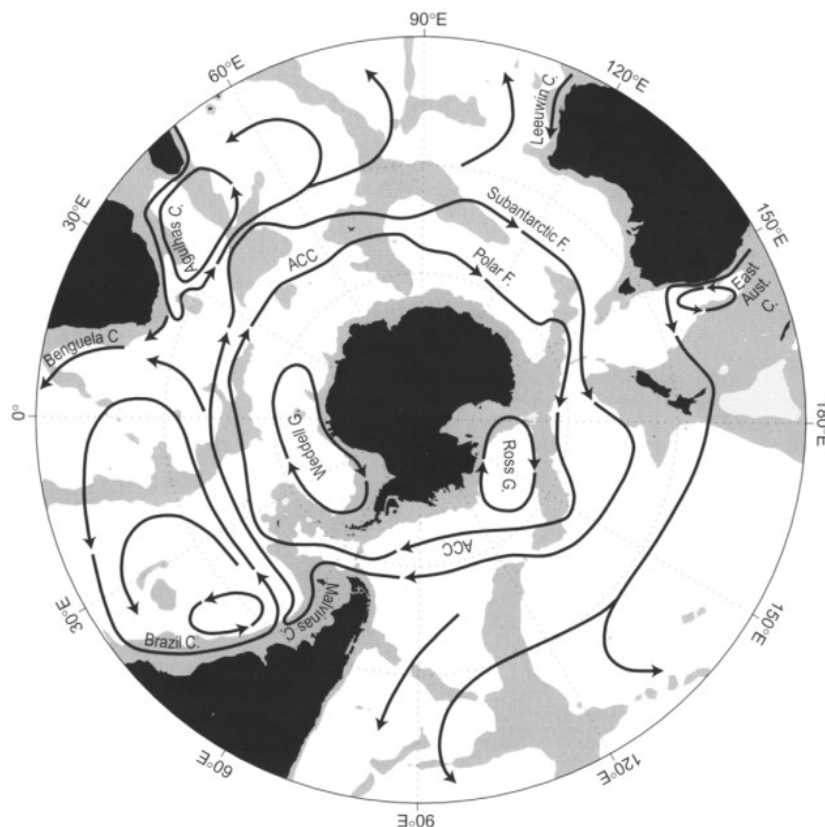


Obr. 4: Znárodnění oblasti fyzikálními faktory vhodné pro arktické organismy (Mecklenburg, Møller and Steinke, 2011)

Jižní oceán je velmi jedinečný tím, že nemá žádné známé kontinentální bariéry. Jedinou bariérou je Drakeův průliv, který vytváří zúžení pro mořské proudy. Antarktický cirkumpolární proud (Antarctic circumpolar current – dále zmiňovaný jako ACC) (Obr. 5) je poháněn velmi silnými a stabilními větry.

Východní tok ACC je pevně držen mělkou topografií a při stáčení proudu k jižnímu pólu vede skrz mezeru v Jihozápadním hřbetu v Indickém oceánu a dále přes transformní zlomy Pacifik-Antarctického hřbetu. V oblasti moře Scotia se proud stáčí na sever a proudí zde pomaleji (Longhurst, 2010).

Jižní oceán je považován za evoluční hotspot, kvůli jeho izolaci před zhruba 24–25 milióny lety (Christiansen *et al.*, 2018). Ta byla způsobena právě ACC, který vytváří bariéru/hranici mezi ostatními oceány (Rintoul, Hughes and Olbers, 2001). Pro mořské organismy je zde míra endemismu 88 % (Eastman, 2005).



Obr. 5: Znárodnění Antarktického cirkumpolárního proudu (ACC), Subpolárního proudu, Polárního proudu a topografických struktur (Rintoul, Hughes and Olbers, 2001)

I přes tuto bariéru bylo při studiu fylogeografie lampovnkovitých (Myctophidae) zjištno, že ti, kteří se zde nachází, pocházejí minimálně ze tří různých a vzdálených podčeledí. Z toho vyplývá, že ke kolonizaci docházelo opakovaně (Christiansen *et al.*, 2018).

3 Migrace

Migrace je pravidelný přesun organismů z jedné oblasti do druhé za potravou, lepšími podmínkami nebo pářením (Wootton, 2012; Hendry, 2017). U velkého množství ryb je do určité míry

migrace sledována. Dělí se na vertikální, kdy dochází k přesunu do nižší hloubky, nejčastěji za potravou, či lepšími podmínkami pro vývoj larev, a horizontální, při které ryby táhnou často na velké vzdálenosti opět za potravou nebo za účelem rozmnožování (Wootton, 2012). Migrace hlubokomořských ryb jsou stěžejní pro genový tok a propojení populací. Ty bývají často velmi vzdálené. Obecná teorie je, že vzdálené populace jsou vzájemně izolované, tzv. hypotéza isolation by distance (Gordeeva, 2014). I přes to populace hlubokomořských ryb zpravidla vykazují známky panmixie. Ta je zřejmě důsledkem horizontální migrace a pasivní migrace/disperze. Příkladem může být tkaničnice tmavá (*Aphanopus carbo*) viz fylogeografie jednotlivých druhů (Longmore *et al.*, 2014; HilãRio *et al.*, 2015). Hlavní hypotézou u vertikální migrace je, že vytváří možnost pro jikry, larvy, nebo juvenilny, aby byly sebrány proudem a pasivně dispergovali (Cowen *et al.*, 2000).

3.1 Vertikální migrace

Vertikální migrace hlubokomořských ryb se dělí na ontogenetickou (Gordeeva, 2014), diurnální a sezónní (Afonso *et al.*, 2014). Během ontogenetické migrace žije organismus v rozdílných hloubkách během jednotlivých vývojových fází (Stein, 1980). Toto je pozorováno u velkého počtu druhů. Jikry po výtěru stoupají do oblasti bohaté na kyslík a během metamorfózy s každou fází klesají hlouběji (Gordeeva, 2014). Například většina dospělců z čeledi *Macrouridae* se nachází v hloubce 200–2000 m. K rozmnožování dochází u dna a jejich vajíčka následně stoupají do nižších hloubek. Během samotného vývoje postupně klesají hlouběji larvy a juvenilové (Lin *et al.*, 2012).

Diurnální migrace probíhá s denní periodou. Na základě pozorování z roku 2014 dochází k vertikální migraci u hlubokomořských ryb za účelem potravy, ve 24hodinném cyklu (diurnální, tidal) a má na ni velký vliv poloha měsíce. Obecně většina mezopelagických a bathypelagických ryb v noci migruje do hloubky až 200 m a ve dne klesají zpět ke dnu (Gordeeva, 2014; Brodeur and Pakhomov, 2019). Za zmínku stojí i zajímavost, že tento pohyb koreluje s pohybem DSL (Deep Scattering Layer)(Afonso *et al.*, 2014). Za jedny z hlavních organismů, které vytvářejí tuto vrstvu je považována čeleď z řádu hlubinovek Myctophidae (Barham, 1966). Je velice významná, hlavně kvůli jejímu kosmopolitnímu rozšíření (Eduardo *et al.*, 2021). Minimálně 76 % druhů patřících do této čeledi migruje do nižší hloubky v noci za účelem potravy (Eduardo *et al.*, 2021). Při pozorování diurnální vertikální migrace, došlo k rozdělení jednotlivých druhů do čtyř skupin – migranti, semi-migranti, pasivní migranti a non-migranti. U migrantů jsou pozorovány jasné hloubkové rozdíly během dne a noci (např.: *Symbolophorus californiensis*). Na rozdíl od semi-migrantů, u nichž část populace zůstává na noc v denní hloubce (např.: *Stenobranchius leucopsarus*). U pasivních migrantů není pozorován konkrétní a opakovaný rozdíl v hloubce ve dne a v noci, ale během dne se přesouvají do mělčích oblastí, nejspíš kvůli lovu potravy (např.: *Lampanyctus jordani*). U non-migrantů nedochází k žádné výrazné vertikální migraci (např.: *Stenobranchius nannochir*)(Christiansen *et al.*, 2018).

U sezónní vertikální migrace dochází k sezónním změnám hloubky pravidelné diurnální migrace. U druhu *Pagellus bogaraveo* bylo zjištěno, že se jejich průměrná a maximální hloubka zvyšovala v období směrem k létu, a naopak snižovala postupem k zimě (Afonso *et al.*, 2014).

3.2 Horizontální migrace

Horizontální migrace je proces, při kterém se organismy přesouvají na horizontální linii na jiná místa za účelem potravy nebo rozmnožování (Longmore *et al.*, 2014). Významnou roli hrají mořské proudy. Ty jsou často využívány množstvím organismů a jedná se tedy o tzv. pasivní migraci (Gordeeva, 2014).

Například tkaničnice tmavá (*Aphanopus carbo*) migruje během svého života do severnějších oblastí v Atlantském oceánu. S využitím analýzy otolitů a stabilních izotopů s mikrosatelitními daty byla zjištěna migrační trasa tohoto druhu. Oblast tření se nachází v okolí Madeiry, Portugalska (Figueiredo *et al.*, 2003), Azorských a Kanárských ostrovů (Longmore *et al.*, 2014). V těchto oblastech se vyskytují všechny vývojové fáze *A. carbo*. To vede k závěru, že pouze někteří jedinci migrují. Na jedincích z Madeiry a Azorů byla zjištěna nízká míra genetické diferenciacie ($F_{ST} = 0,0017$), což přivádí autory studie k tvrzení, že se nachází ještě více menších oblastí tření (aggregations) dále od Madeiry. Z této teplé oblasti následně migrují jedinci, před dosažením reprodukční dospělosti, do severní části Atlantského oceánu, konkrétně do oblasti Rockfall, za potravou. Zároveň dochází k množení s jedinci, kteří se vrací z těchto severních oblastí s těmi, co se nachází v teplých oblastech Madeiry. Díky těmto migracím ve velkém měřítku a mezigeneračnímu mixování genů je populace tohoto druhu téměř panmiktická (Longmore *et al.*, 2014).

4 Propojení mezi oceány

U většiny mořských organismů se předpokládá, že propojení mezi jejich populacemi je zajištěno díky schopnosti disperze realizované pomocí mořských proudů nebo přesunem jejich pelagických larválních stádií. Několik studií dokázalo, že populace mořských ryb jsou homogenní na velkém území. Předpokládá se, že stejné fenomény platí i u hlubokomořských ryb (Cowen *et al.*, 2000).

Typ jiker po vytření má velký vliv na schopnost disperze ryb. Rozdíl jiker byl zkoumán u demersálních a pelagických druhů. Schopnost disperze se obecně zvyšuje směrem od rovníku k pólům, dále také se zvětšující se velikostí těla a hloubkou. Bylo zjištěno, že u jiker po vytření demersálních ryb je doba trvání planktonního larválního stádia kratší, což vede ke sníženému potenciálu disperze (low dispersal potencial). Tato hypotéza byla statistickou analýzou potvrzena. Naopak u pelagických druhů vede delší trvání larválního stádia k vyššímu potenciálu disperze. Obecně delší

planktonní larvální stádium je spojeno se zvyšující se vzdáleností od rovníku a zvyšující se hloubkou. Dále bylo zjištěno, že toto planktonní larvální období je pravděpodobně závislé na teplotě (Bradbury *et al.*, 2008).

Bohužel několik dalších proměnných (např. mortalita larev) poukazuje na fakt, že se jedná o zjednodušenou představu, která v mnoha případech nefunguje (na velké škále). Na druhou stranu byly pozorovány skupiny larev, které se zdržují u původní populace a zároveň další, které se přesouvají, aby bylo zamezeno úmrtí všech jedinců (Bradbury *et al.*, 2008; Cowen *et al.*, 2000).

5 Souhrn druhů, jejichž fylogeografie byla studována

5.1 Využité metody a zdroje

Fylogeografie je multidisciplinární věda, při které se nejčastěji analyzují úseky DNA, například mtDNA u zvířat, nebo cpDNA u rostlin. Cílem je vytvořit fylogenetický strom a zjistit distribuci organismů, v rámci jejich geografického rozšíření (Emerson and Hewitt, 2005).

5.1.1 Mitochondriální DNA

Analýza mitochondriální DNA je nejčastěji využívanou metodou při zkoumání živočišné fylogeografie. Mitochondriální genom je vysoce kompaktní. Jde o cirkulární molekulu, která neobsahuje introny, spacers ani další nekódující sekvence typické např. pro nukleární genom. Je v ní pouze pár nekódujících bází, které zajišťují replikaci a transkripci. V mitochondriální matrix se nachází desítky kopií mtDNA. Dobře se s ní pracuje, je malá, velmi rychle se replikuje, má vysokou rychlost mutace a nerekombinuje. Využívají se genetické markery mtDNA (mitochondriální DNA) nebo cpDNA (chloroplast DNA). Díky této metodě je možné zjistit příbuznost mezi jedinci na konkrétním území, což vede k možnosti odpovídat na teorie o migracích, disperzích atd.

5.1.2 Analýza otolitů

Otolity jsou párové struktury ve vnitřním uchu ryb, vytvořené z uhličitanu vápenatého, které fungují jako rovnovážný orgán. Během života ryb rostou a zaznamenávají průběh vývoje jedince a environmentální podmínky, ve kterých žije (Morales *et al.*, 2023). Například u *Spicomacrurus kuronumai* bylo díky viditelným hranicím na otolitu možné určit, že jeho larva je pelagická a dospělec bentický (Lin *et al.*, 2012).

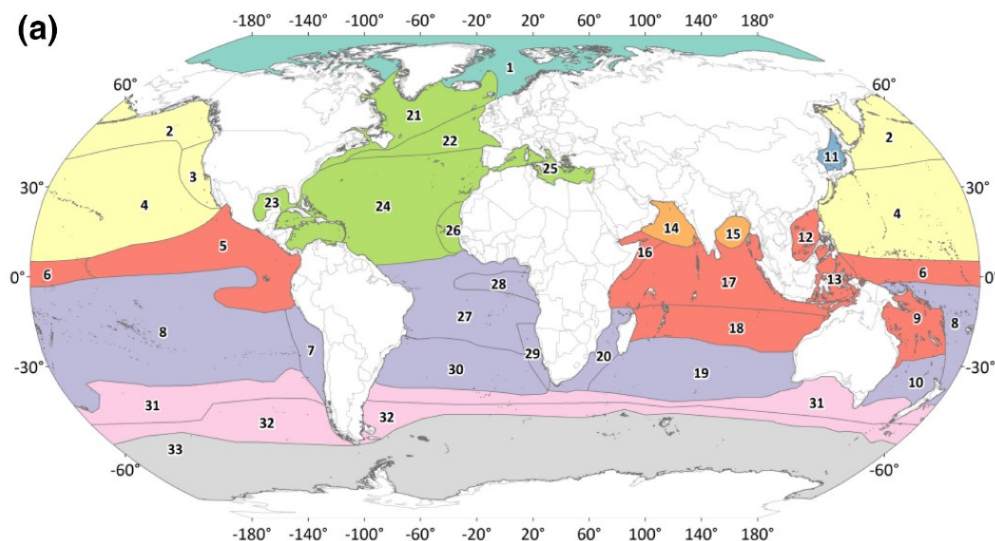
5.1.3 Geografické rozložení

Geografické rozložení populací je zjišťováno především ze záznamů o pozorování jedinců, dostupných v různých databázích, nebo muzeích. Dále pomocí modelování distribuce druhu (species distribution modeling), které využívá geografické záznamy s environmentálními daty pro predikci výskytu druhu/jedince (Amboni and Laffan, 2012).

Nejčastěji jsou v této práci zahrnuty studie, jejichž náplní je modelování ekologických nik. Toto modelování se primárně zaměřuje na určení všech faktorů ekologického prostoru, než na vliv populačních procesů (Peterson and Soberón, 2012).

5.2 Myctophiformes

Nejprozkoumanější skupina hlubokomořských ryb je čeleď lampovníkovití (Myctophidae). Jedná se o kosmopolitně rozšířenou čeleď. Díky kombinaci několika metod jako je modelování ekologických nik, mapování laterálních fotoforů, fylogenetické analýzy a statistické analýzy bylo zjištěno, že se lampovníkovití dělí do 9 širokých ekoregionů (Obr. 6), založených na klimatických a topografických podmínkách s tím, že druhy, u kterých došlo k divergenci v nedávné době, mají větší geografický a ekologický překryv. Toto ukazuje, že mezi druhy dochází k sympatrické nebo parapatrické speciaci, která není způsobena geografickou izolací.



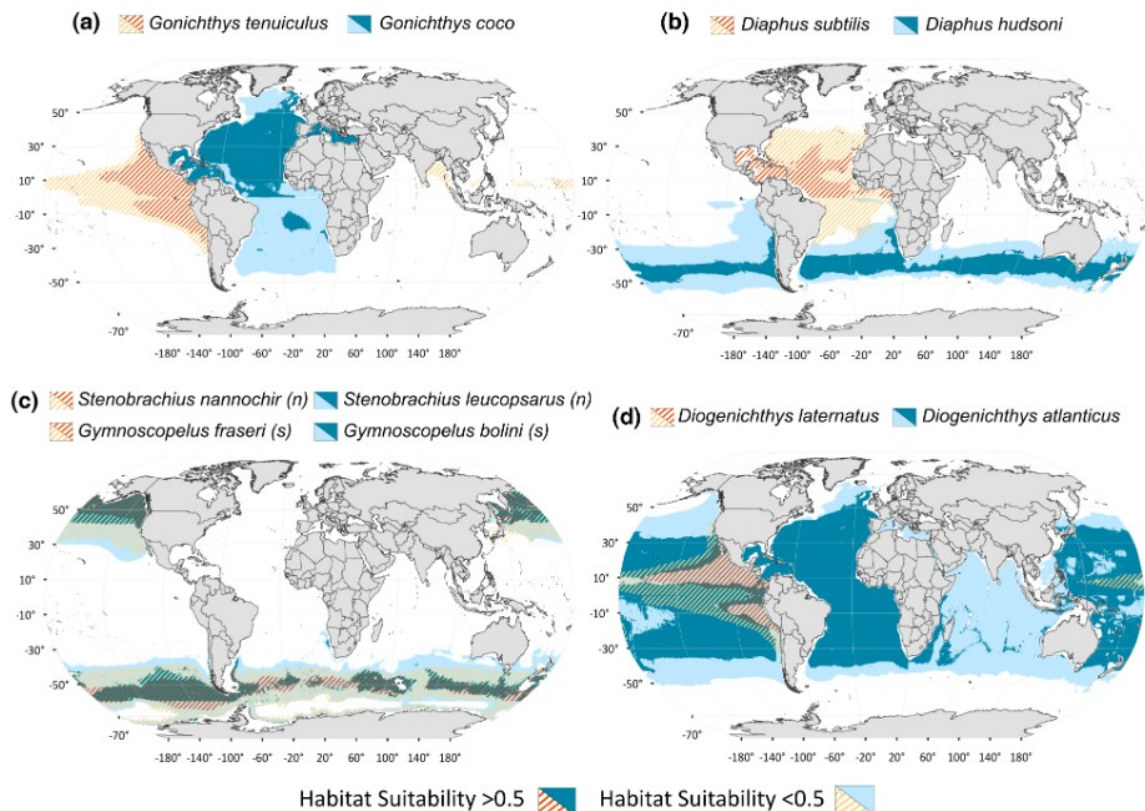
Obr. 6: Barevné zobrazení 9 ekoregionů (Freer *et al.*, 2022) na modelování ekologických nik mezopelagické zóny od (Sutton *et al.*, 2017)

Pro modelování ekologických nik bylo získáno 167 druhů a 62 590 záznamů výskytu. Jako prediktivní proměnné byly vybrány teplota, salinita a rozpuštěný kyslík. Dále byla přidána bathymetrie kvůli zahrnutí topografických preferencí, společně s proměnnými pro oceány a hemisféry, aby byly predikce co nejpřesnější.

Pro mapování laterálních fotoforů bylo sesbíráno 266 taxonomických kreseb a 229 nalovených jedinců. Dále byly identifikovány a poté porovnány tři důležité znaky. Konkrétně ocas, pozice skřele a přední část hřbetní ploutve. Následně byly tyto znaky z různých stran zmapovány a využívány za účelem zjištění podobnosti.

Pro vytvoření fylogenetického stromu bylo využito 7 genetických markerů, a to histone H3, glycosyltransferase, cytochrome c oxidase subunit 1, myosin heavy polypeptide 6, bone morphogenetic protein 4, zinc finger protein ZIC 1, T-box brain 1 transcription factor.

Dále byla testována korelace Age-overlap neboli korelace mezi relativním věkem druhu a množstvím překryvu v určitém znaku (geografickém (Obr. 7), ekologickém, hloubkovém a fotoforovém). Ohledně geografického překryvu byla hodnota empirického sklonu signifikantně vyšší než očekávaná, což naznačuje, že úroveň geografického překryvu u druhů, které se rozdělily nedávno je větší, než by se očekávalo u nulového modelu. Poté bylo zjištěno, že existuje větší ekologický překryv mezi blízkce si příbuznými druhy, než se očekávalo. U překryvu hloubky nebylo nalezeno nic, takže neexistuje asociace mezi příbuzností a vertikálním rozložením. Analýza korelace mezi relativní a fotoforovou disimilitudou ukázala, že vzory fotoforů jsou více podobné mezi nedávno divergovanými druhy než mezi vzdáleně příbuznými.

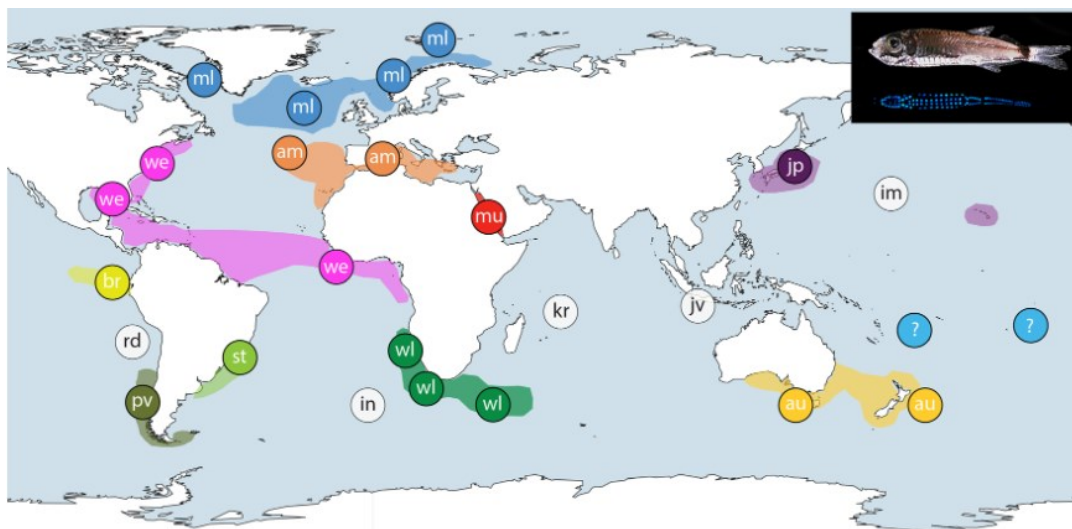


Obr. 7: Zóny geografického překryvu u sesterských druhů a) v rozdílných oceánech, b) ve stejných oceánech, ale s rozdílnou oblastí výskytu, c) ve stejném oceánu a stejné oblasti, d) v sousedních oblastech, překryv na okrajích (Freer *et al.*, 2022)

Většina druhů je rozšířena přes několik ekoregionů. Dále bylo zjištěno u mnoha druhů, u kterých bylo předpokládáno kosmopolitní rozšíření (např. *Myctophum selenops*, *Diaphus effulgens* a *Lampanyctus festivus*), že v Tichém a Indickém oceánu se nenachází v oblastech polárních a OMZ. Tato místa jsou většinou obydleny druhy, které jsou specializované na tamní podmínky jako *Lampanyctus parvicauda*, *Electrona antarctica* a *Nannobranchium idostigma*. Oblasti, které mají nejvyšší diverzitu druhů jsou spojovány s mořskými proudy, které mohou vytvářet hranice mezi ekoregiony a zároveň fungovat jako ekotony, například Bengálský, Humboldtův a Agulhasův proud (Freer *et al.*, 2022).

5.3 *Maurolicus*

Rod *Maurolicus*, z čeledi stříbrnáčovité Sternoptychidae, je významný rod kosmopolitně rozšířených ryb. Jedná se o ryby žijící v mezopelagické zóně v hloubce 200–1000 m. Byly nasbírány vzorky z celého světa pro porozumění genetické diverzity tohoto druhu (Obr. 8). Finální dataset, který byl výsledkem analýzy genů cytochrome oxidase subunit 1 (COI), obsahoval 198 taxonů s 51 haplotypy. Po začlenění internal transcribed spacer 2 (ITS-2) a úpravách datasetu bylo identifikováno 38 jedinečných haplotypů v COI a 20 v regionu ITS-2.



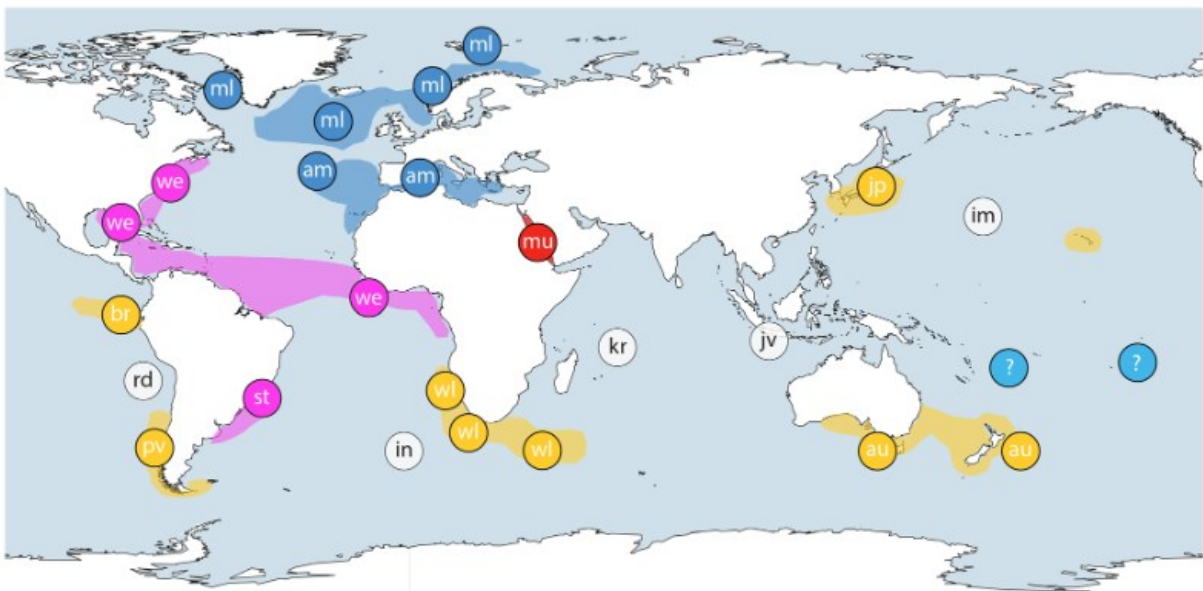
Obr. 8: Mapa výskytu druhů z rodu *Maurolicus* a lokality vzorkování. Barevné značky se zkratkami popisují jména jednotlivých druhů: *M. muelleri* (ml), *M. amethystinopunctatus* (am), *M. mucronatus* (mu), *M. weitzmani* (we), *M. stehmani* (st), *M. walvisensis* (wl), *M. australis* (au), *M. japonicus* (jp), *M. parvipinnis* (pv), *M. breviculus* (br). Bílé značky označují druhy nevzorkovaných druhů v jejich typické oblasti rozšíření: *M. rudjakovi* (rd), *M. invetionis* (in), *M. kornilovororum* (kr), *M. javanicus* (jv), *M. imperatorius* (im) (Rees *et al.*, 2020).

Během fylogenetické analýzy došlo k rozdělení jedinců do 4 odlišných skupin. Tyto skupiny mají jasné geografické rozdělení. Skupina 1 se nachází v Rudém moři, skupina 2 v okolí Fidži a Francouzské Polynésie, skupina 3 v severozápadním Atlantiku a skupina 4 ve Středozemním moři, Atlantském, Tichém a Indickém oceánu. Skupina 4 musela být dále rozdělena do dvou podskupin podle

hemisfér kvůli malé genetické diverzitě mezi severoatlantskou + středozevní skupinou 4A a kosmopolitní jižní skupinou 4B.

Bylo zjištěno, že populace nejsou alopatricky rozděleny, ale jedná se o kosmopolitní mezopelagické taxony. Studie tedy navrhuje nové rozdělení konkrétních druhů (Obr.9). Skupina 1 obsahuje druh *M. mucronatus*, který má vysokou hodnotu divergence a je považován za samostatný druh. Vysokou hodnotu divergence má také nově objevený druh, který se nachází ve středu jižního Pacifiku. Ve skupině 3 se nachází *M. weitzmani* ze severozápadního Atlantiku a také druh *M. stehmanni* z jihozápadního Atlantiku. Předpokládá se však, že jde o jediný druh. U skupiny 4 navrhují autoři sjednotit původně dva druhy ze skupiny 4A pod názvem *M. muelleri* a pět druhů ze skupiny 4B spojit do *M. australis*. Mezi jednotlivými druhy ve skupinách byl velice malý morfologický i genetický rozdíl. Také byly některé druhy popsány lokálně u konkrétních topografických struktur. Například *M. inventionis* a *M. rudjakovi* jsou druhy z jižního Atlantiku, které by spadaly do skupiny 4B. Jejich distribuce byla popsána pouze u tzv. Discovery Seamounts a Seamounts of Nazca Ridge a nalezení byli pouze juvenilové (Rees *et al.*, 2020).

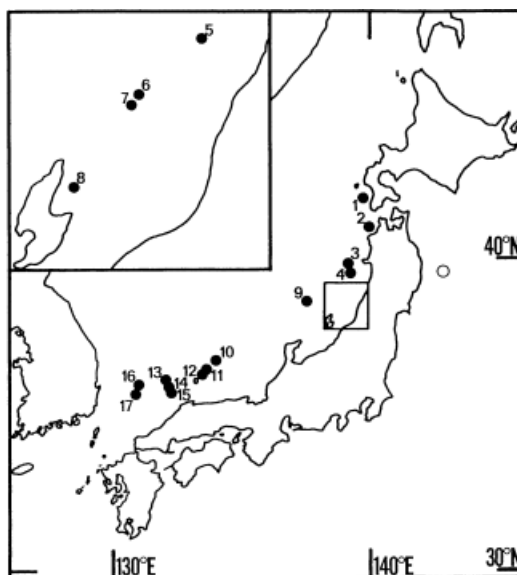
Tento návrh podporuje fylogeografická studie na *M. japonicus*, pro kterou bylo nashromážděno 113 jedinců z Japonského moře a 73 jedinců ze severního Pacifiku. Za využití COI a 16S rRNA bylo zjištěno, že tento druh spadá do tzv. Southern clade. Tato skupina je velmi podobná jako skupina 4B zmiňovaná výše. Patří sem druhy *M. walvisensis* z jihozápadního Pacifiku a *M. australis* jižního Pacifiku. I tato studie navrhuje spojení těchto tří druhů v jeden a to *M. australis* (Terada *et al.*, 2018).



Obr. 9: Upravená mapa rozšíření druhů. Barevně spojené oblasti tak, aby ukazovaly nově navržené uspořádání druhů a seskupení haplotypů podle COI: *M. muelleri* (ml), *M. amethystinopunctatus* (am), *M. mucronatus* (mu), *M. weitzmani* (we), *M. stehmanni* (st), *M. walvisensis* (wl), *M. australis* (au), *M. japonicus* (jp), *M. parvipinnis* (pv), *M. breviculus* (br) (Rees *et al.*, 2020).

5.4 *Bothrocara hollandi*

Studium hlubokomořské ryby *Bothrocara hollandi* z čeledi slimulovití Zoarcidae se uskutečnilo v Japonském moři, kde bylo odchyceno 296 jedinců. Jedná se o demersální rybu, dominantní a nejspíše endemickou v této oblasti, která se nachází v hloubce 200–1980 m. V hloubce větší než 800 m se nachází dva morfotypy tohoto druhu. Větší světlejší typ, který se nachází v mělčích oblastech, a poté menší tmavší, který se vyskytuje v hlubších oblastech (Kojima *et al.*, 2001). Po osekvenování všech 296 jedinců, bylo nalezeno 17 polymorfních míst, z toho 2 nukleotidové delece, nebo inserce a 15 substitucí. Dohromady bylo nalezeno 32 haplotypů. Dále nebyla zjištěna žádná genetická diferenciace mezi dvěma morfotypy (Kojima *et al.*, 2001). Jedná se o rybu, která během ontogeneze vertikálně nemigruje (Terada *et al.*, 2018) cit. Jordan & Hubbs, 1925).



Obr. 10: Mapa vzorkovacích lokací *B. hollandi* (Kojima *et al.*, 2001).

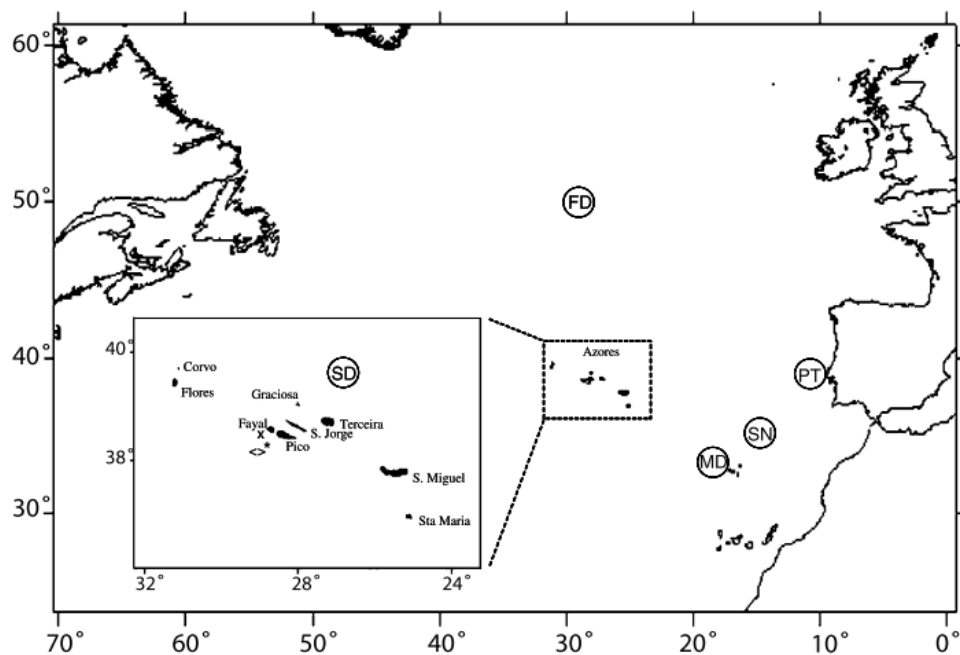
Jedinci byli shromážděni ze 17 lokací z hloubek 375–1677 m (Obr. 10). Za využití mitochondriálního markeru pro control region v mtDNA byl vytvořen fylogenetický strom a došlo k rozdělení druhu do monofyletické (níže nazývaná Skupina A) a parafyletické skupiny (níže nazývaná Skupina B). Skupina A obývala západní oblasti Japonského moře pouze do hloubky 1100 m a má větší genetickou diverzitu. Jedinci ze skupiny B se vyskytovali ve všech částech Japonského moře. Divergence mezi těmito haplotypy byla odhadnuta na začátek poslední doby ledové, zhruba před 34 000 lety. Podmínky v Japonském moři během poslední doby ledové byly velmi nehostinné (Kojima *et al.*, 2001). Došlo k vymření velkého množství hlubokomořských organismů (Itaki *et al.*, 2004). Z důvodu snížení hladiny moře a následnému zvýšení nerovnováhy mezi srážkami a evaporací vody došlo ke vzniku anoxického prostředí a poklesu salinity svrchní vrstvy moře (Gorbarenko and Southon, 2000). Dnešní distribuci jedinců ze skupiny A je možné vysvětlit hypotézou, podle které se populace této skupiny nacházela během poslední doby ledové v nejzápadnější oblasti Japonského moře (Kojima *et al.*,

2001). Tato oblast nebyla anoxická díky konstantnímu přísunu mořské vody z průlivu Cusima (Gorbarenko and Southon, 2000). Dále je možné, že kvůli extrémním podmínkám došlo ke snížení genetické diverzity skupiny B na rozdíl od skupiny A, která si díky jedincům přežívajícím v západní oblasti a následnému zpětnému rozšíření/migraci, svojí genetickou diverzitu zachovala.

Bylo zjištěno, že distribuce populace *Bothrocara hollandi* je určena spíše hloubkou nežli vzdáleností. Dále bylo primárně u skupiny A pozorováno snižování genetické diverzity se zvyšující se hloubkou. U skupiny B toto zaznamenáno nebylo (Kojima *et al.*, 2001).

5.5 *Aphanopus carbo*

Tkaničnice tmavá neboli *Aphanopus carbo*, je hlubokomořská ryba z čeledi tkaničnicovití (Trichiuridae). Jedná se o kosmopolitně rozšířenou rybu žijící v hloubce 200–1800 m (Dw, 1956), která prochází silnou horizontální migrací (viz 3.2 Horizontální migrace). Studie byla vytvořena v oblasti severního Atlantiku a pro její účely bylo uloveno 204 jedinců. 103 z nich bylo využito na sekvenování cytochrom b genu (*cytb*) a 101 na mitochondriální marker pro control region v mtDNA (CR).



Obr. 11: Mapa vzorkovacích lokací *A. carbo* (Stefanni and Knutsen, 2007).

Z mtDNA kontrolního regionu bylo nalezeno 49 polymorfních míst a 58 haplotypů. Na *cytb* bylo nalezeno 12 polymorfních míst a 11 haplotypů z celkových 101 jedinců. Při vytváření fylogenetického stromu došlo k rozdělení jedinců do dvou monofyletických skupin. Skupina 1 je tvořena 39 haplotypy a jedinci byli nachytáni z oblastí podmořského vrcholu Faraday, z Portugalska a Madeiry. Do skupiny 2 spadali jedinci z ostrova Pico. Ve zbylých oblastech se nacházeli jedinci z obou skupin. Hodnota divergence mezi nimi byla pro kontrolní region určena na 39,82 % a pro *cytb* 5,08 %.

Tato hodnota je velmi vysoká a byla určena pomocí *cytb* na období před 400 tisíci lety. Toto období koresponduje s geologickými událostmi, které mohly vytvořit bariéru, která vedla k vikariaci mezi dvěma populacemi. V tomto období došlo ke vzniku nejmladších ostrovů v oblasti severního Atlantiku. Dále byla kvůli střídání dob ledových a meziledových neobvykle vysoká hladina a teplota moře. Nejspíše kvůli těmto podmínkám v oblasti Azorských ostrovů došlo k zesílení fyzikální bariéry mezi populacemi. Po zklidnění klimatických podmínek se diferencované populace opět setkaly, ale toto rozdělení ponechalo genetické rozdíly v mtDNA.

Divergence byla za pomoci CR kontrolní skupiny datována do období před 1 milión let. Jedná se o období na začátku Pleistocénu, které je typické dobou meziledovou s vysokými teplotami.

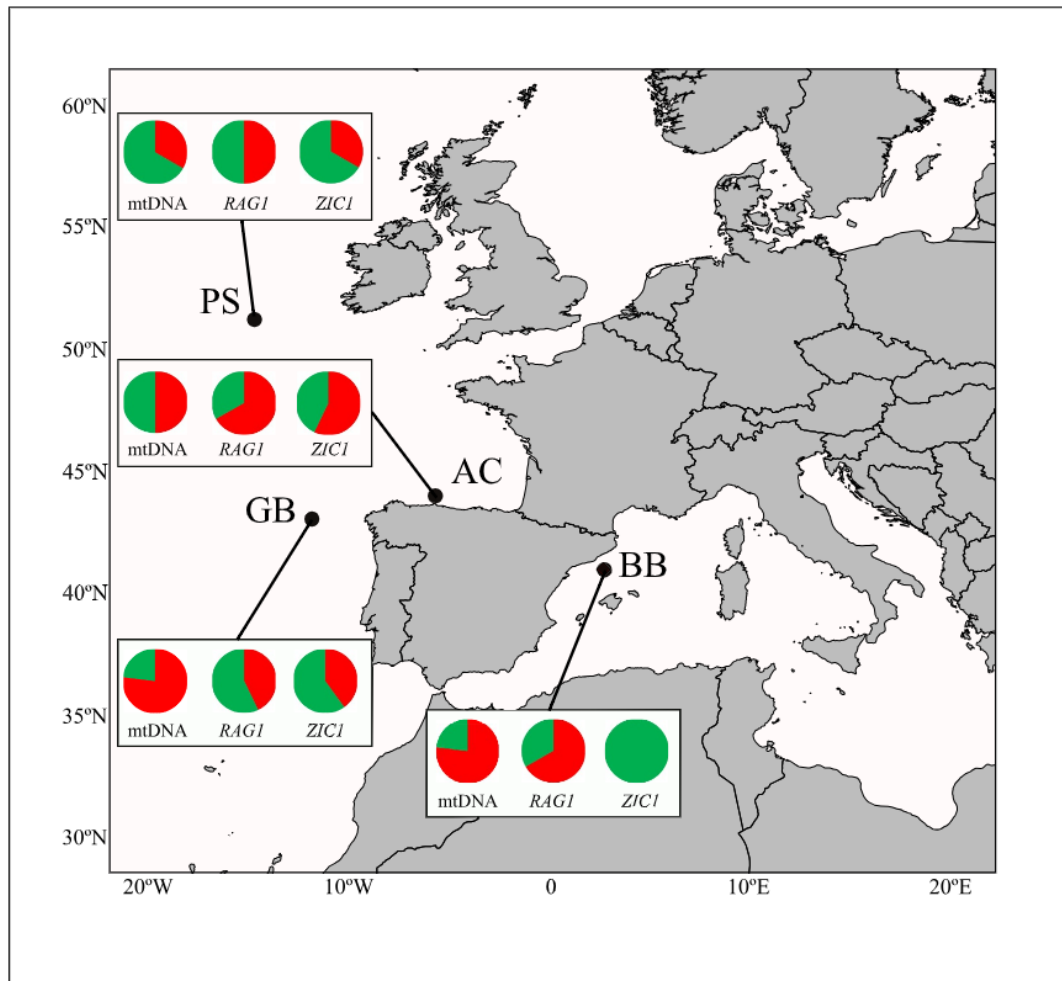
Další možnou hypotézou je, že se jedná o kompletně rozdílné druhy. Druhým druhem by mohl být *A. intermedius*, který byl objeven nedávno. Po osekvenování stejného control region mtDNA, výsledky byly velmi podobné jedincům ze skupiny 2. Hodnota divergence dále potvrzuje teorii, že kvůli geologickým událostem došlo k alopatrické speciaci (Stefanni and Knutsen, 2007).

5.6 *Lepidion lepidion*

Lepidion lepidion je hlubokomořská ryba z čeledi Moridae. Jedná se o bentopelagickou rybu, která se nachází v hloubce 500–2230 m (Cohen *et al.*, 1990). Pro zkoumání jeho fylogeografie bylo využito 5 molekulárních markerů, 3 mitochondriální a 2 jaderné. Mitochondriální geny byly konkrétněji COI, 16S rRNA a NADH dehydrogenase 2 gene (ND2) a jaderné Zic family member 1 (ZIC1) a recombination activating gene 1 (RAG1).

V této studii je zmiňováno, že další druhy *Lepidion eques* a *Lepidion lepidion* patří ve skutečnosti do jednoho druhu a byly chybně popsány. Mezi těmito druhy je velký překryv v hodnotách, které je mají rozdělovat a nadále přibývá publikovaných studií, které potvrzují jejich jednotnost (Barros-Garcia *et al.*, 2016). Dalším důkazem bylo objevení latitudinálního gradientu v morfologii u *L. lepidion*.

Analýza proběhla na 69 vzorcích ze 4 lokalit (Obr.12) a 18 morfologických znacích. Bylo zjištěno, že v Atlantském oceánu a ve Středozezemním moři se nachází dvě rozdílné genetické linie, což naznačuje, že v minulosti došlo k izolaci populací a následně k opětovnému kontaktu. Nejspíše se tak stalo v období doby ledové v Pleistocénu před 110–12 tisíci lety. Dále nebyla zjištěna žádná genetická diferenciace mezi těmito mořskými celky, což potvrzuje, že mělký Gibraltarský průplav nepůsobí jako bariéra mezi populacemi, jelikož ho jsou jejich pelagická larvální stádia schopna překonat.



Obr. 12: Mapa ukazuje vzorkovací lokality a grafy zobrazují procentuální přítomnost unikátních (červená) nebo sdílených (zelená) haplotypů/alel (Barros-García *et al.*, 2020).

V oblasti Avilského kaňonu byla pozorována mírná diferenciace jaderného F_{ST} oproti ostatním oblastem. Také je zde největší počet unikátních alel pro oba jaderné markery. Důvodem je nejspíše asymetrická migrace. Většina migrace do Avilského kaňonu byla pozorována z oblasti Galicia Bank, která má nižší genetickou diverzitu. Toto je možné vysvětlit tím, že v oblasti Avilského kaňonu může kvůli specifickým oceánografickým podmínkám docházet k uvěznění druhů, což by vedlo ke zvýšení genetické diverzity.

Pomocí mitochondriální DNA nebyla nalezena žádná genetická diferenciace mezi Atlantským oceánem a Středozemním mořem, zatímco na základě jaderné DNA se ukazují dvě různé genetické linie. Tyto protichůdné výsledky mohou být vysvětleny větším počtem samic. Zvětšení poměrného počtu samic v populaci naznačuje evoluční selekci, která upřednostňuje investici do vajíček. Pokud mají obě pohlaví stejné disperzní vlastnosti, je možné, že dochází k silnější konektivě mezi mitochondriální DNA, než mezi jadernou, protože mtDNA je děděna po matce (Barros-García *et al.*, 2020).

5.7 Shrnující tabulka druhů

Název ryb	Čeleď	Migrace	Zóna	Rozšíření	Zdroj
<i>Pseudoliparis belyaevi</i>	Liparidae	?	Bathydemersální	Sever Japonského příkopu	(Gerringer <i>et al.</i> , 2017)
<i>Pseudoliparis amblystomopsis</i>	Liparidae	?	Bathydemersální	Kuril-Kamchatka, Japonské příkopy	(Gerringer <i>et al.</i> , 2017)
<i>Pseudoliparis swirei</i>	Liparidae	?	Bathydemersální	?	(Gerringer <i>et al.</i> , 2017)
<i>Careproctus sp.</i>	Liparidae	Nemigruje ontogeneticky	Bentický a bentopelagický	Globální bez Severního ledového oceánu	(Kido, 1985)
<i>Diaphus sp.</i>	Myctophidae	?	Bathypelagická	Globální	(Sassa <i>et al.</i> , 2007)
<i>Bolinichthys indicus</i>	Myctophidae	?	Bathypelagická	Globální kromě Pacifiku	(Sassa <i>et al.</i> , 2007)
<i>Benthoosema suborbitale</i>	Myctophidae	Migrant	Mesopelagická	Globální bez Jižního a Severního ledového	(Sassa <i>et al.</i> , 2007)
<i>Bolinichthys indicus</i>	Myctophidae	Migrant	Mesopelagická	Atlantik a Indický	(Gordeeva, 2014)
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	Myctophidae	Nemigruje	Mesopelagická	Globální	(Sassa <i>et al.</i> , 2007)
<i>Diaphus mollis</i>	Myctophidae	Migrant	Mesopelagická	Globální bez Jižního a Severního ledového	(Gordeeva, 2014)
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	Myctophidae	Nemigruje	Mesopelagická	Globální	(Gordeeva, 2014)
<i>Lampadena chavesi</i>	Myctophidae	Migrant	Mesopelagická	Globální bez Jižního a Severního ledového	(Gordeeva, 2014)
<i>Notoscopelus resplendens</i>	Myctophidae	Nemigruje	Mesopelagická	Globální	(Sassa <i>et al.</i> , 2007)
<i>Symbolophorus californiensis</i>	Myctophidae	?	Mesopelagická	Pacifik	(Christiansen <i>et al.</i> , 2018)
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	Myctophidae	?	Mesopelagická	Pacifik	(Christiansen <i>et al.</i> , 2018)
<i>Lampanyctus jordani</i>	Myctophidae	?	Mesopelagická	Pacifik	(Christiansen <i>et al.</i> , 2018)
<i>Stenobrachius nannochir</i>	Myctophidae	?	Mesopelagická	Pacifik	(Christiansen <i>et al.</i> , 2018)
<i>Argyroleucus hemigimus</i>	Sternoptychidae	Nemigruje	Bathypelagická	Globální	(Gordeeva, 2014)
<i>Sternopyx diaphana</i>	Sternoptychidae	Nemigruje	Bathypelagická	Globální	(Gordeeva, 2014)
<i>Valenciennellus tripunctulatus</i>	Sternoptychidae	Migrant	Bathypelagická	Globální	(Gordeeva, 2014)
<i>Maurolucus sp.</i>	Sternoptychidae	Migrant	?	Globální	(Rees <i>et al.</i> , 2020)
<i>Coryphaenoides armatus</i>	Macrouridae	?	Bathypelagická	Globální	(Wilson and Waples, 1983)
<i>Coryphaenoides yaquinae</i>	Macrouridae	?	Bathydemersální	Atlantik	(Wilson and Waples, 1983)
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	Macrouridae	?	Bathypelagická	Severní Atlantik	(White, Stamford and Rus Hoelzel, 2010)
<i>Bassozetus sp.</i>	Ophiidae	?	?	Atlantik, Indický a Tichý oceán	(Jamieson <i>et al.</i> , 2021)
<i>Bathonus pectoralis</i>	Ophiidae	?	Bathydemersální	Atlantský oceán	(Jamieson <i>et al.</i> , 2021)
<i>Holcomycteronus profundissimus</i>	Ophiidae	?	Bathydemersální	?	(Jamieson <i>et al.</i> , 2021)
<i>Vinciguerrria nimbata</i>	Phosichthyidae	Migrant	Bathypelagická	Atlantik a Pacifik	(Linley <i>et al.</i> , 2016)
<i>Sigmops elongatus</i>	Gonostomatidae	Migrant	Bathypelagická	Globální	(Gordeeva, 2014)
<i>Aphanopus carbo</i>	Trichiuridae	Migrant	Pelagická	Atlantik	(Dw, 1956),
<i>Bothrocara hollandi</i>	Zoaridae	Nemigruje ontogeneticky	Demersální	Japonské moře	(Kojima <i>et al.</i> , 2001)
<i>Lepidion lepidion</i>	Moridae	Migrant	Benthopelagický	Atlantik	(Cohen <i>et al.</i> , 1990)

Tab. 1: Shrnující tabulka druhů: Tato tabulka obsahuje druhy, které byly zkoumány v rámci studií přispívajících k této práci. Poskytuje základní informace o každém druhu, doplněné o další detaily z fishbase.org (*Fishbase*).

6 Závěr

Fylogeografie hlubokomořských ryb je stále poměrně málo prozkoumaná oblast, zejména mimo Atlantský oceán. Dostupné výzkumy však ukazují několik důležitých poznatků. Rozšíření populací je ovlivněno fyzikálními faktory, především hloubkou, jejíž nárůst vede k homogenizaci prostředí. Tento faktor je doprovázen teplotou a koncentrací kyslíku ve vodě. Teplota je důležitá při vývoji ryb a jejich jikry po vytržení jsou nejspíše teplotně závislé. Koncentrace kyslíku vytváří jednu z hlavních bariér, která je nejsilnější v zónách s omezeným množstvím kyslíku (oxygen minimum zones). Jsou druhy, které tyto zóny využívají a vytvořili si adaptace, které jim zde umožňují život. Salinita je dalším faktorem, který ovlivňuje distribuci populací. Vyšší koncentrace soli může vytvářet zóny s větší hustotou, které mohou bránit migraci/disperzi.

Další důležitou roli hrají topografické a hydrografické faktory, které se vzájemně ovlivňují. Mořské hřbety, kotliny, koryta, pánve a příkopy vytváří prostory pro hlubokomořské ryby a další organismy, ale mohou společně s mořskými proudy vytvářet bariéry, které je těžké překonat. Proudů jsou hlubokomořskými rybami často využívány pro migraci a disperzi.

Naprostá většina ryb během života migruje. Nejběžnější formou migrace je vertikální diurnální migrace, která byla pozorována u většiny studovaných hlubokomořských ryb. Tu využívají k získání potravy, kdy v noci stoupají do hloubky zhruba 200 m. U konkrétních druhů byla sledována i horizontální migrace, která probíhá za účelem rozmnožování nebo potravy.

Výsledky studií často vyvracejí hypotézu o izolaci populací způsobené geografickou vzdáleností. Míra panmixie je u mnoha druhů poměrně vysoká. To je přisuzováno zejména schopnosti ryb využívat mořské proudy k disperzi, hlavně pak během ontogenetického vývoje, kdy jikry po vytržení a larvy stoupají do vyšších vrstev vodního sloupce, které jsou bohatší na živiny a koncentraci kyslíku. Typ jiker má nejspíše vliv na schopnost disperze. Jikry demersálních ryb mají kratší dobu planktonního larválního stádia, což snižuje potenciál disperze. U pelagických druhů je tomu naopak.

Fylogenetický výzkum často vykazuje speciace u různých druhů. Běžněji se setkáváme se sympatrickou nebo parapatrickou speciací, což je v kontrastu s původním předpokladem, že nejběžnější je alopatrická speciace. Toto ukazuje, že pro hlubokomořské ryby nemusí být topografické struktury bariérou a ke speciaci dochází v rámci populace.

Výzkum je silně limitován extrémními podmínkami, ve kterých hlubokomořské ryby žijí a omezenými technologickými možnostmi pro jejich studium. Je možné vidět, že strategie druhů jsou velmi unikátní a rozlišují se i na úrovni čeledí. Jedná se tedy o poměrně neprobádanou oblast, která zasluhuje další výzkum.

Seznam použité literatury

Afonso, P., Mcginty, N., Graça, G., Fontes, J., Inácio, M., Totland, A. and Menezes, G. (2014) 'Vertical Migrations of a Deep-Sea Fish and Its Prey', *PLoS ONE*, 9(5), pp. e97884.

Amboni, M. P. M. and Laffan, S. W. (2012) 'The effect of species geographical distribution estimation methods on richness and phylogenetic diversity estimates', *International Journal of Geographical Information Science*, 26(11), pp. 2097-2109.

Barham, E. G. (1966) 'Deep Scattering Layer Migration and Composition: Observations from a Diving Saucer', *Science*, 151(3716), pp. 1399-1403.

Barros-Garcia, D., Bañón, R., Arronte, J. and de Carlos Villamarín, A. (2016) 'New data reinforcing the taxonomic status of *Lepidion eques* as synonym of *Lepidion lepidion* (Teleostei, Gadiformes)', *Biochemical Systematics and Ecology*, 68, pp. 6-10.

Barros-García, D., Froufe, E., Bañón, R., Arronte, J. C., Baldó, F. and De Carlos, A. (2020) 'Phylogeography highlights two different Atlantic/Mediterranean lineages and a phenotypic latitudinal gradient for the deep-sea morid codling *Lepidion lepidion* (Gadiformes: Moridae)', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 157, pp. 103212.

Bastin, S., Claus, M., Brandt, P. and Greatbatch, R. J. (2020) 'Equatorial Deep Jets and Their Influence on the Mean Equatorial Circulation in an Idealized Ocean Model Forced by Intraseasonal Momentum Flux Convergence', *Geophysical Research Letters*, 47(10).

Bongiovanni, C., Stewart, H. A. and Jamieson, A. J. 2022. High-resolution multibeam sonar bathymetry of the deepest place in each ocean. Wiley Online Library.

Bradbury, I. R., Laurel, B., Snelgrove, P. V. R., Bentzen, P. and Campana, S. E. (2008) 'Global patterns in marine dispersal estimates: the influence of geography, taxonomic category and life history', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1644), pp. 1803-1809.

Briggs, J. C. (1974) 'Marine Zoogeography McGraw-Hill Book Company', *New York*, 475pp.

Brodeur, R. D. and Pakhomov, E. A. (2019) 'Nekton☆', in Cochran, J.K., Bokuniewicz, H.J. and Yager, P.L. (eds.) *Encyclopedia of Ocean Sciences (Third Edition)*. Oxford: Academic Press, pp. 582-587.

Carlisle, A. B., Kochevar, R. E., Arostegui, M. C., Ganong, J. E., Castleton, M., Schratwieser, J. and Block, B. A. (2017) 'Influence of temperature and oxygen on the distribution of blue marlin (*Makaira nigricans*) in the Central Pacific', *Fisheries Oceanography*, 26(1), pp. 34-48.

Christiansen, H., Dettai, A., Heindler, F. M., Collins, M. A., Duhamel, G., Hautecoeur, M., Steinke, D., Volckaert, F. A. M. and Van De Putte, A. P. (2018) 'Diversity of Mesopelagic Fishes in the Southern Ocean - A Phylogeographic Perspective Using DNA Barcoding', *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6.

Cohen, D. M., Inada, T., Iwamoto, T. and Scialabba, N. (1990) 'FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). Annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date'.

Cowen, R., Lwiza, K., Sponaugle, S. and Olson, D. (2000) 'Connectivity of Marine Populations: Open or Closed?', *Science (New York, N.Y.)*, 287, pp. 857-9.

- Dw, T. (1956) 'Studies on trichiuroid fishes. 3. A preliminary revision of the family Trichiuridae', *Bull Br Mus Nat Hist Zool*, 4, pp. 73-130.
- Eastman, J. T. (2005) 'The nature of the diversity of Antarctic fishes', *Polar Biology*, 28(2), pp. 93-107.
- Eduardo, L. N., Bertrand, A., Mincarone, M. M., Martins, J. R., Frédou, T., Assunção, R. V., Lima, R. S., Ménard, F., Le Loc'h, F. and Lucena-Frédou, F. (2021) 'Distribution, vertical migration, and trophic ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Southwestern Tropical Atlantic', *Progress in Oceanography*, 199, pp. 102695.
- Emerson, B. C. and Hewitt, G. M. (2005) 'Phylogeography', *Current biology*, 15(10), pp. R367-R371.
- Figueiredo, I., Bordalo-Machado, P., Reis, S., Sena-Carvalho, D., Blasdale, T., Newton, A. and Gordo, L. S. (2003) 'Observations on the reproductive cycle of the black scabbardfish (*Aphanopus carbo* Lowe, 1839) in the NE Atlantic', *ICES Journal of Marine Science*, 60(4), pp. 774-779.
- Fishbase*. World Wide Web electronic publication. Available at: www.fishbase.org (Accessed: 02 2024).
- Fock, H. O., Pusch, C. and Ehrich, S. (2004) 'Structure of deep-sea pelagic fish assemblages in relation to the Mid-Atlantic Ridge (45°–50°N)', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(7), pp. 953-978.
- Freer, J. J., Collins, R. A., Tarling, G. A., Collins, M. A., Partridge, J. C. and Genner, M. J. (2022) 'Global phylogeography of hyperdiverse lanternfishes indicates sympatric speciation in the deep sea', *Global Ecology and Biogeography*, 31(11), pp. 2353-2367.
- Gerringer, M. E., Linley, T. D., Jamieson, A. J., Goetze, E. and Drazen, J. C. (2017) 'Pseudoliparis swirei sp. nov.: A newly-discovered hadal snailfish (Scorpaeniformes: Liparidae) from the Mariana Trench', *Zootaxa*, 4358(1), pp. 161.
- Gorbarenko, S. A. and Southon, J. R. (2000) 'Detailed Japan Sea paleoceanography during the last 25 kyr: constraints from AMS dating and $\delta^{18}\text{O}$ of planktonic foraminifera', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 156(3), pp. 177-193.
- Gordeeva, N. V. (2014) 'Phylogeography, genetic isolation, and migration of deep-sea fishes in the South Atlantic', *Journal of Ichthyology*, 54(9), pp. 642-659.
- Hendry, A. P. (2017) *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton university press.
- HilãjRio, A., Metaxas, A., Gaudron, S. M., Howell, K. L., Mercier, A., Mestre, N. L. C., Ross, R. E., Thurnherr, A. M. and Young, C. (2015) 'Estimating dispersal distance in the deep sea: challenges and applications to marine reserves', *Frontiers in Marine Science*, 2.
- Hood, R. R., Beckley, L. E. and Wiggert, J. D. (2017) 'Biogeochemical and ecological impacts of boundary currents in the Indian Ocean', *Progress in Oceanography*, 156, pp. 290-325.
- Itaki, T., Ikehara, K., Motoyama, I. and Hasegawa, S. (2004) 'Abrupt ventilation changes in the Japan Sea over the last 30 ky: evidence from deep-dwelling radiolarians', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 208(3), pp. 263-278.
- Jamieson, A. (2015) *The hadal zone: life in the deepest oceans*. Cambridge University Press.

- Jamieson, A. J., Linley, T. D., Eigler, S. and Macdonald, T. (2021) 'A global assessment of fishes at lower abyssal and upper hadal depths (5000 to 8000 m)', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 178, pp. 103642.
- Jamieson, A. J., Stewart, H. A., Weston, J. N. J., Lahey, P. and Vescovo, V. L. (2022) 'Hadal Biodiversity, Habitats and Potential Chemosynthesis in the Java Trench, Eastern Indian Ocean', *Frontiers in Marine Science*, 9.
- John, H. C., Mohrholz, V. and Lutjeharms, J. R. E. (2001) 'Cross-front hydrography and fish larval distribution at the Angola–Benguela Frontal Zone', *Journal of Marine Systems*, 28(1-2), pp. 91-111.
- Kido, K. (1985) 'New and rare species of the genus *Careproctus* (Liparididae) from the Bering Sea', *Japanese Journal of Ichthyology*, 32(1), pp. 6-17.
- Kojima, S., Segawa, R., Hayashi, I. and Okiyama, M. (2001) 'Phylogeography of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*, in the Japan Sea', *Marine Ecology Progress Series*, 217, pp. 135-143.
- Laurent, H., Youngs, T. G. A., Headen, T. F., Soper, A. K. and Dougan, L. (2022) 'The ability of trimethylamine N-oxide to resist pressure induced perturbations to water structure', *Communications Chemistry*, 5(1), pp. 116.
- Lin, H.-Y., Shiao, J.-C., Chen, Y.-G. and Iizuka, Y. (2012) 'Ontogenetic vertical migration of grenadiers revealed by otolith microstructures and stable isotopic composition', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 61, pp. 123-130.
- Linley, T. D., Geringer, M. E., Yancey, P. H., Drazen, J. C., Weinstock, C. L. and Jamieson, A. J. (2016) 'Fishes of the hadal zone including new species, in situ observations and depth records of Liparidae', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 114, pp. 99-110.
- Longhurst, A. R. (2010) *Ecological geography of the sea*. Elsevier.
- Longmore, C., Trueman, C. N., Neat, F., Jorde, P. E., Knutsen, H., Stefanni, S., Catarino, D., Milton, J. A. and Mariani, S. (2014) 'Ocean-scale connectivity and life cycle reconstruction in a deep-sea fish', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(9), pp. 1312-1323.
- Mecklenburg, C. W., Møller, P. R. and Steinke, D. (2011) 'Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography', *Marine Biodiversity*, 41(1), pp. 109-140.
- Merino, M. and Monreal-Gómez, M. A. (2009) 'Ocean currents and their impact on marine life', *Marine ecology*, 1, pp. 47-52.
- Miller, E. C., Martinez, C. M., Friedman, S. T., Wainwright, P. C., Price, S. A. and Tornabene, L. (2022) 'Alternating regimes of shallow and deep-sea diversification explain a species-richness paradox in marine fishes', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(43).
- Morales, C. J. C., Barnuevo, K. D. E., Delloro, E. S., Cabebe-Barnuevo, R. A., Calizo, J. K. S., Lumayno, S. D. P. and Babaran, R. P. (2023) 'Otolith Morphometric and Shape Distinction of Three Redfin Species under the Genus *Decapterus* (Teleostei: Carangidae) from Sulu Sea, Philippines', *Fishes*, 8(2). DOI: 10.3390/fishes8020095.
- Nakamura, K. and Takai, K. (2015) 'Indian Ocean Hydrothermal Systems: Seafloor Hydrothermal Activities, Physical and Chemical Characteristics of Hydrothermal Fluids, and Vent-Associated

- Biological Communities', in Ishibashi, J.-i., Okino, K. and Sunamura, M. (eds.) *Subseafloor Biosphere Linked to Hydrothermal Systems: TAIGA Concept*. Tokyo: Springer Japan, pp. 147-161.
- Nakanishi, M. and Hashimoto, J. (2011) 'A precise bathymetric map of the world's deepest seafloor, Challenger Deep in the Mariana Trench', *Marine Geophysical Research*, 32(4), pp. 455-463.
- Olivet, J. L., Le Pichon, X., Monti, S. and Sichler, B. (1974) 'Charlie-Gibbs fracture zone', *Journal of Geophysical Research*, 79(14), pp. 2059-2072.
- Peterson, A. T. and Soberón, J. (2012) 'Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right', *Natureza & Conservação*, 10(2), pp. 102-107.
- Priede, I. G. (2017) *Deep-sea fishes: biology, diversity, ecology and fisheries*. Cambridge University Press.
- Rees, D. J., Poulsen, J. Y., Sutton, T. T., Costa, P. A. S. and Landaeta, M. F. (2020) 'Global phylogeography suggests extensive eucosmopolitanism in Mesopelagic Fishes (Maurollicus: Sternoptychidae)', *Scientific Reports*, 10(1).
- Rintoul, S. R., Hughes, C. W. and Olbers, D. (2001) 'The Antarctic circumpolar current system', *International geophysics*: Elsevier, pp. 271-XXXVI.
- Ritchie, G. S. (1953) 'The Deep Scattering Layer', *Journal of Navigation*, 6(4), pp. 395-402.
- Rogers, A. D. (2000) 'The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea', *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(1), pp. 119-148.
- Sassa, C., Kawaguchi, K., Hirota, Y. and Ishida, M. (2007) 'Distribution depth of the transforming stage larvae of myctophid fishes in the subtropical–tropical waters of the western North Pacific', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(12), pp. 2181-2193.
- Searle, R. (2013) *Mid-ocean ridges*. Cambridge University Press.
- Selig, G. M., Drazen, J. C., Auster, P. J., Mundy, B. C. and Kelley, C. D. (2023) 'Distribution and structure of deep-sea demersal fish assemblages across the central and western Pacific Ocean using data from undersea imagery', *Frontiers in Marine Science*, 10.
- Smith, C. R. and Demopoulos, A. W. J. (2003) 'The deep Pacific ocean floor', *Ecosystems of the World*, pp. 179-218.
- Snøeijls-Leijonmalm, P., Flores, H., Sakinan, S., Hildebrandt, N., Svenson, A., Castellani, G., Vane, K., Mark, F. C., Heuzé, C., Tippenhauer, S., Niehoff, B., Hjelm, J., Hentati Sundberg, J., Schaafsma, F. L. and Engelmann, R. (2022) 'Unexpected fish and squid in the central Arctic deep scattering layer', *Science Advances*, 8(7).
- Stefanni, S. and Knutsen, H. (2007) 'Phylogeography and demographic history of the deep-sea fish *Aphanopus carbo* (Lowe, 1839) in the NE Atlantic: Vicariance followed by secondary contact or speciation?', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(1), pp. 38-46.
- Stefanoudis, P., Talma, S., Samimi-Namin, K. and Woodall, L. (2020) 'Deep reef ecosystems of the Western Indian Ocean: addressing the great unknown', *Research Ideas and Outcomes*, 6.

Stein, D. L. (1980) 'Description and occurrence of macrourid larvae and juveniles in the northeast Pacific Ocean off Oregon, U.S.A', *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 27(11), pp. 889-900.

Sutton, T. T., Clark, M. R., Dunn, D. C., Halpin, P. N., Rogers, A. D., Guinotte, J., Bograd, S. J., Angel, M. V., Perez, J. A. A., Wishner, K., Haedrich, R. L., Lindsay, D. J., Drazen, J. C., Vereshchaka, A., Piatkowski, U., Morato, T., Błachowiak-Samołyk, K., Robison, B. H., Gjerde, K. M., Pierrot-Bults, A., Bernal, P., Reygondeau, G. and Heino, M. (2017) 'A global biogeographic classification of the mesopelagic zone', *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 126, pp. 85-102.

Sutton, T. T., Porteiro, F. M., Heino, M., Byrkjedal, I., Langhelle, G., Anderson, C. I. H., Horne, J., Sjøiland, H., Falkenhaus, T., Godø, O. R. and Bergstad, O. A. (2008) 'Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system', *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(1), pp. 161-184.

Terada, R., Takano, T., Sakuma, K., Narimatsu, Y. and Kojima, S. (2018) 'Phylogeography of the North Pacific lightfish *Maurollicus japonicus*', *Plankton and Benthos Research*, 13(4), pp. 180-184.

Tyler, P. A. (1988) 'Seasonality in the deep sea', *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 26, pp. 227-258.

Tyler, P. A. (2003) *Ecosystems of the deep oceans*. Elsevier.

Wang, K., Shen, Y., Yang, Y., Gan, X., Liu, G., Hu, K., Li, Y., Gao, Z., Zhu, L., Yan, G., He, L., Shan, X., Yang, L., Lu, S., Zeng, H., Pan, X., Liu, C., Yuan, Y., Feng, C., Xu, W., Zhu, C., Xiao, W., Dong, Y., Wang, W., Qiu, Q. and He, S. (2019) 'Morphology and genome of a snailfish from the Mariana Trench provide insights into deep-sea adaptation', *Nature Ecology & Evolution*, 3(5), pp. 823-833.

White, T. A., Stamford, J. and Rus Hoelzel, A. (2010) 'Local selection and population structure in a deep-sea fish, the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*)', *Molecular Ecology*, 19(2), pp. 216-226.

Wilson, R. R. and Waples, R. S. (1983) 'Distribution, morphology, and biochemical genetics of *Coryphaenoides armatus* and *C. yaquinae* (Pisces:Macrouridae) in the central and eastern North Pacific', *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 30(11), pp. 1127-1145.

Woodberry, K. E., Luther, M. E. and O'Brien, J. J. (1989) 'The wind-driven seasonal circulation in the southern tropical Indian Ocean', *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 94(C12), pp. 17985-18002.

Wootton, R. J. (2012) *Ecology of teleost fishes*. Springer Science & Business Media.