Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie obratlovců

Bc. Jakub Žák

Sexuální segregace ryb čeledi Cyprinidae ve vodní nádrži Římov

The sexual segregation of fish from family Cyprinidae in the Římov reservoir

Diplomová práce

Školitelka: RNDr. Marie Prchalová, PhD.

Konzultant: RNDr. Miroslav Švátora, CSc.

Praha 2017

Prohlášení

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

V Praze dne 12.8. 2017

Jakub Žák

Poděkování

Na tomto místě bych měl především poděkovat mé školitelce RNDr. Marii Prchalové, PhD., která mě po celou dobu zpracování této diplomové práce trpělivě vedla. Dále bych chtěl poděkovat Mgr. Pavlu Němcovi, PhD. a RNDr. Miroslavu Švátorovi, CSc., že mi poskytli pomůcky a prostory k provedení analýz potravy v laboratořích katedry Zoologie při PřF UK. Dále bych chtěl poděkovat všem členům Hydrobiologického ústavu AV ČR v Českých Budějovicích, kteří se účastnili terénního sběru dat nebo mi poskytli data, která byla zpracována v laboratořích HBÚ. Chtěl bych poděkovat RNDr. Ivaně Vaníčkové, PhD. za zasvěcení do nelehké determinace potravy v trávicích traktech ryb. Chtěl bych poděkovat i Vilému Dědovi, za pomoc s přípravou dat a doc. Tomáši Mrkvičkovi, Ph.D za kontrolu statistického zpracování. Poděkování patří i Mgr. Milanu Vrtílkovi, PhD. za užitečné připomínky k pracovní verzi textu. Poděkování patří i Grantové agentuře České republiky, která finančně zajistila projekt ke studiu sexuální segregace ryb (P505-12-P647, hlavní řešitelka byla školitelka této práce RNDr. Marie Prchalová, PhD.) V rámci tohoto projektu jsem se zúčastnil sběru vzorků v terénu a jejich následné analýze. Děkuji i své rodině a přátelům za dlouhodobou podporu v mé činnosti, která mohla vyústit i v tuto diplomovou práci.

Abstrakt

Sexuální segregace, tedy odlišné využívání prostoru každého z pohlaví je rozšířený fenomén živočišné říše. V důsledku segregace dochází k odlišení potravy, habitatu či rizika predace mezi pohlavími. Mimo mořské prostředí není u ryb téměř vůbec prostudována a to ani u druhů s tak širokým areálem rozšíření jako jsou cejn velký (*Abramis brama*), ouklej obecná (*Alburnus alburnus*) a plotice obecná (*Rutilus rutilus*). Tato práce zkoumala sexuální segregaci u zmiňovaných třech druhů ryb a to jak na úrovni předpokladů pro sexuální segregaci jako je odlišná velikost pohlaví a věková struktura, tak i samotnou sexuální segregaci na úrovni potravních rozdílů mezi pohlavími či odlišným využíváním habitatů v prostoru VN Římov. K tomu bylo využito tenatních odlovů v epilimnionu na čtyřech lokalitách v podélném gradientu nádrže. Vzorkování proběhlo vždy v srpnu mezi lety 2009 – 2016. Bylo potvrzeno, že z hlediska životních historií se samice oukleje obecné a plotice obecné dožívají vyššího průměrného věku a jsou větší než samci. U cejna velkého nebyl prokázán věkový rozdíl mezi pohlavími, ale velikostní pohlavní dimorfismus směrem k větším samicím byl splněn. Analýza potravy naznačila, že samci cejna velkého by mohli mít odlišnou potravní niku než samice, jelikož je v jejich potravě vyšší zastoupení detritu, malých planktonních organismů (Copepoda, *Daphnia* spp.) a nižší zastoupení larev pakomárů. Odlišnosti v potravě mezi pohlavími cejna velkého mohou být dány odlišnou rychlostí růstu každého z pohlaví a je diskutována i případná odlišnost struktury filtračního aparátu. Prostorová sexuální segregace nebyla prokázána u cejna velkého ani u oukleje obecné. Co se týká prostorové distribuce plotice obecné, tak samice obývají ve větší míře pelagický habitat než samci. Tato prostorová segregace bude pravděpodobně ovlivněna dvěma hlavními faktory a to potravní nabídkou v pelagickém habitatu a odlišným rizikem predace v pelagickém habitatu ovlivněné velikostním dimorfismem u plotice obecné. Větší velikost samic jim umožňuje ve větší míře obývat na plankton bohatý pelagiál ve srovnání se samci. Tato práce jako první popsala sexuální segregaci plotice obecné mezi habitaty kaňonovité vodní nádrže. Doplňuje tak málo prostudovanou oblast ekologie sladkovodních ryb.

Klíčová slova: ekologie, distribuce, cejn, plotice, ouklej, pohlaví, segregace

Abstract

The sexual segregation, defined as different use of space by sexes is widespread phenomenon in the animal tree of life. As a result of segregation there is a different use of resources such as habitat, prey items or different threat by predation. Nevertheless it is not well studied in fish taxa except in marine environment. The common and widespread freshwater species such as a bream (*Abramis brama*), a bleak (*Alburnus alburnus*) and a roach (*Rutilus rutilus*) so far have not never been studied from the perspective of sexual segregation too. This thesis aims to examine the sexual segregation of these species and to test premises of sexual segregation such as sexual size dimorphism, age composition and differences in food. Afterwards the different space use of sexes in the Římov reservoir was tested. The gillnet sampling was used to collect data. Gillnets were installed to four localities in longitudinal gradient of reservoir in epilimnion where is the highest abundance of fish. Sampling was performed in August from 2009 to 2016. Results of this thesis show that females and males have different life histories and that bleak and roach are significantly bigger and older than males. The size dimorphism in bream was confirmed but not age difference between sexes. Sexes of bream had different diet. Males preferred more Copepoda and *Daphnia* spp. than females did and females preferred Chironomid larvae. These differences can be related to dissimilar growth pattern of sexes and the possible differences in branchial sieve apparatus which can cause different composition of diet are discussed too. The sexual segregation of bream and bleak has not been confirmed by this thesis. Females of roach preferred pelagic habitat more than males. This spatial sexual segregation could be caused by a combination of two main factors which are the food supply in food rich pelagic habitat and the different predation risk by fish piscivores in pelagic habitat caused by sexual dimorphism in size. Differences in body size between sexes probably allow to females inhabit pelagic habitat in higher extent in comparison to males. This thesis described as a first, the spatial sexual segregation of roach between pelagic and littoral habitat in canyon shaped reservoir. This thesis added a new piece to the mosaic of less studied part of freshwater fish ecology.

Key words: ecology, distribution, bream, roach, bleak, sex, segregation

1. Úvod 1

2. Sexuální segregace 3

2.1. Prostorová segregace 4

2.2. Sociální segregace 8

2.3. Habitatová segregace 9

3. Zkoumané druhy ryb 11

3.1. Cejn velký (Abramis brama) 11

3.1.1. Potrava cejna velkého 12

3.2. Ouklej obecná (Alburnus alburnus) 13

3.2.1. Potrava oukleje obecné 14

3.3. Plotice obecná (Rutilus rutilus) 14

3.3.1. Potrava plotice obecné 15

4. Materiál a metodika 15

4.1. Vodní nádrž Římov 15

4.2. Odlov ryb a odběr vzorků 16

4.2.1. Věková struktura a určení pohlaví 17

4.2.2. Potravní nabídka 17

4.2.3. Analýza potravy 18

4.3. Statistická analýza dat 19

5. Výsledky 23

5.1. Věková struktura 23

5.2. Velikostní pohlavní dimorfismus 24

5.3. Analýza potravy 27

5.3.1. Naplněnost trávicího traktu potravou 27

5.3.2. Diverzita potravy 29

5.3.3. Analýza dominujících složek potravy 30

5.3.4. Délka trávicího traktu v závislosti na pohlaví 34

5.4. Prostorová sexuální segregace ve VN Římov 34

6. Diskuze 37

7. Seznam citované literatury 45

Seznam zkratek 55

8. Přílohy 56

1. Úvod

Jedním z důsledků pohlavního rozmnožování je diferenciace pohlaví na samce a samice (Darwin, 1859), což vedlo ke vzniku odlišných pohlavně specifických znaků a strategií. Samice jsou obvykle tím pohlavím, které má významně vyšší investice do produkce potomstva než samci (Arnquist and Rowe, 2005). Samice produkují energeticky násobně náročnější gamety a u ovoviviparních a viviparních druhů se mláďata vyvíjí v těle matky až do narození. To vše zvyšuje energetické náklady samice na rozmnožování (Flegr, 2007; Trivers, 1972). Odlišné rodičovské investice do potomstva a vůbec samotná existence dvou pohlaví s sebou nevyhnutelně nese odlišné behaviorální projevy specifické pro každé z nich (Magurran and Maciás Garcia, 2000). Vytváří se předpoklady pro možnou sexuální segregaci a to tak, že druhy budou specificky optimalizovat reakce (maximalizace růstu, redukce mortality) na faktory prostředí dle pohlaví. Významnou roli v rozdílných projevech pohlaví sehrává i pohlavní výběr na určité prvky chování (Magurran and Maciás Garcia, 2000). Mezipohlavní rozdíly například v morfologii či v aktivitě mohou vést k odlišnému využívání dostupných zdrojů a v důsledku může dojít až k úplnému prostorovému oddělení obou pohlaví (Wearmouth and Sims, 2008). V krajním případě se samci a samice společně potkají pouze během krátkého období rozmnožování. Oddělení členů jednoho druhu tak, že každé pohlaví žije samostatně ať již samotářsky či ve stejnopohlavních skupinách, se nazývá sexuální segregace (Wearmouth and Sims, 2008).

Sexuální segregace byla popsána u poměrně široké škály obratlovců: u kopytníků (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000), letounů (Senior et al., 2005), kytovců (Martin and da Silva, 2004), vačnatců (MacFarlane and Coulson, 2006), ptáků (Mariano-Jelicich et al., 2008), plazů (Shine et al., 2000), ryb (Croft et al., 2006), paryb (Mucientes et al., 2009) ale vyskytuje se i u bezobratlých jako jsou korýši (Schabetsberger and Jersabek, 2004) či hmyz (Romey and Galbraith, 2007).

Z doposud uvedeného je zřejmé, že jde o rozšířený fenomén. Navzdory tomu jsou faktory na pozadí tohoto jevu u řady živočišných druhů jen málo prozkoumané (Wearmouth and Sims, 2008). Za účelem nalézt mechanismy řídící sexuální segregaci byla vytvořena a testována řada hypotéz. Většina z těchto hypotéz byla vytvořena na základě sledování kopytníků (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000) a tak neposkytuje zcela

spolehlivé predikce pro jiné taxony. U kopytníků je široce rozšířený pohlavní dimorfismus ať již v podobě větší velikosti samců či existence pohlavně specifických struktur symbolizující kvalitu genů jedince (Ruckstuhl and Neuhaus, 2000). Testování těchto hypotéz na druzích, které nemají velikostní pohlavní dimorfismus nebo vykazují opačný trend v tělesné velikosti obou pohlaví, může činit problémy. Pravděpodobně proto je studium sexuální segregace u takových druhů poměrně opomíjeno a nenalezneme v současné literatuře mnoho prací (Griffiths et al., 2014). Takovými druhy, které na první pohled nevykazují mezipohlavní rozdíly, jsou tři nejběžnější druhy kaprovitých ryb Evropy: plotice obecná (*Rutilis rutilus*), cejn velký (*Abramis brama*) a ouklej obecná (*Alburnus alburnus*). Při důkladnějším zkoumání literatury si lze povšimnout, že samice těchto druhů bývají o něco větší a dospívají později (Rinchard and Kestemont, 1996; Závěta, 1986). I přes tyto odlišnosti a navzdory četnému výzkumu i dobré dostupnosti těchto druhů ryb, je v ichtyologických pracích role mezipohlavních rozdílů velice málo studována (Hanson et al., 2008). V případě, že je zkoumána odlišná role pohlaví, tak v drtivé většině případů je tento výzkum prováděn v období rozmnožování a je tak opomíjeno období mimo reprodukci (Hanson et al., 2008).

Tato práce si klade za cíl u uvedených třech druhů kaprovitých ryb otestovat jejich mezipohlavní rozdíly v průměrné délce života, ve velikosti těla v závislosti na věku, odlišnosti potravní ekologie, a využívání habitatů jako ukazatele sexuální segregace. Po prokázání či vyvrácení zmíněných předpokladů se tato práce pokusí rozklíčovat, zda u našich kaprovitých ryb dochází k prostorové a potravní sexuální segregaci v období mimo rozmnožování. K analýze jsem použil údaje z VN Římov, která představuje jednu z nejlépe prozkoumaných vodních ploch minimálně ve střední Evropě (Randák et al., 2015).

2. Sexuální segregace

Sexuální segregace představuje vzor chování ovlivňovaný jak sociálními, tak ekologickými faktory (Wearmouth and Sims, 2008). Nabývá široké palety různých podob, kdy dochází k vytváření stejnopohlavních skupin, smíšených skupin s převahou jednoho pohlaví, či k osamostatnění jedinců jednoho pohlaví (Griffiths et al., 2014; Senior et al., 2005).

Příčin sexuální segregace je celá řada. Některé vycházejí z odlišného anatomického či fyziologického nastavení každého z pohlaví a jiné z odlišných behaviorálních projevů (Alonso et al., 2015; Magurran and Maciás Garcia, 2000; Wearmouth and Sims, 2008). Pohlavní dimorfismus je častým předpokladem pro vznik sexuální segregace jelikož odráží odlišné role pohlaví v reprodukci (MacFarlane and Coulson, 2006; Ruckstuhl and Clutton-Brock, 2005). Často lze sexuální segregaci nejlépe vysvětlit právě pouze odlišnou velikostí jedinců každého z pohlaví a nemusí tak jít o odlišný efekt pohlaví ale pouze o odlišné ekologické požadavky velkého těla (Alonso et al., 2015). Typickými zástupci živočišné říše, u nichž jsou samice tělesně větším pohlavím jsou sladkovodní ryby (Bisazza and Pilastro, 1997; Horppila et al., 2011; Stejskal et al., 2009). Větší samice produkují větší množství oocytů a tím mají vyšší fitness než malé samice (Oliveira, 1999; Vrtílek and Reichard, 2014). Naopak i malí samci produkují dostatečné množství spermatu k oplození oocytů mnoha samic a jejich fitnes je spíše determinována množstvím oocytů, které dokáží oplodnit, než množstvím produkovaných spermií (Oliveira, 1999; Trivers, 1972). Ryby jsou heterogametičtí gonochoristé a tvorba pohlavních buněk samců a samic se významně liší v jejich energetické náročnosti při jejich tvorbě (Trivers, 1972). Zatímco spermatické buňky samců ryb zřídka přesahují délku 100 µm, tak oocyty samic mají obvykle více než 1 mm v průměru a jsou tak řádově větší. Je tedy významný rozdíl ve velikosti energetické investice při vytváření gamet, kdy samice mají s produkcí gamet spojeny daleko větší náklady než samci (Wedekind, 1996). Vyšší energetické investice samic do rozmnožování jsou patrné i na pozdějším dospívání samic a násobně většími gonádami i gametami samic ve vrcholné době rozmnožování v porovnání se samci (Mann, 1973; Tarkan, 2006). Vysoké investice samic do rozmnožování vedly k tomu, že u ryb s rodičovskou péčí o potomstvo se vyskytuje téměř výhradně paternální, tedy otcovská péče (Gross and Sargent, 1985). Každá investice do reprodukce navíc by se samicím promítla i do další reprodukční sezóny, zatímco samci

investují méně a jsou tak lépe schopni kompenzovat dočasnou energetickou ztrátu (více kap. 2.1.).

Mezi další příčiny sexuální segregace lze zařadit odlišnou mezipohlavní pohybovou aktivitu každého pohlaví (Marentette et al., 2011), vyhýbání se predátorům (Croft et al., 2006), rozdílné potravní požadavky či kompetice o potravu (Scharnweber et al., 2011), sociální preference (Griffiths et al., 2014), eliminace harasmentu (Darden and Croft, 2008) vyhýbání se riziku infanticidy (Steyaert et al., 2013) nebo citlivost k povětrnostním vlivům (Alonso et al., 2015). Z představeného výčtu je zřejmé, že některé prvky zodpovědné za vznik segregace nejsou permanentní a mají pouze dočasný charakter. Proto sexuální segregace nemusí mít setrvalý charakter a může být uskutečňována třeba jen po určitý čas (Steyaert et al., 2013).

I přes širokou škálu příčin, rozdělujeme sexuální segregaci do třech základních typů, které se však často navzájem překrývají. Těmi jsou: prostorová segregace, sociální segregace a segregace habitatů (Alonso et al., 2015; Wearmouth and Sims, 2008). Liší se tím, zda obě pohlaví využívají stejný habitat (sociální, prostorová) nebo zda využívají odlišný mikrohabitat či habitat – segregace habitatová. V následujících řádcích budou podrobněji představeny jednotlivé typy pohlavních segregací a jejich příčiny se zvláštním důrazem na ryby.

2.1. Prostorová segregace

Jak již bylo zmíněno, tak jedna z definic sexuální segregace hovoří o alespoň dočasném prostorovém oddělení jedinců určitého pohlaví (Wearmouth and Sims, 2008). Pohlaví tvořící samostatné skupiny stojí před „trade-off“ mezi vyhýbání se druhému pohlaví a nezbytností reprodukce. Z toho vyplývá, že prostorová segregace zásadním způsobem ovlivňuje populační dynamiku druhu, a tak má svá prostorová i časová omezení. Příliš vzdálené skupiny samců a samic, či příliš omezená doba kontaktu mezi těmito skupinami, by vedla ke snížení genetického toku a v důsledku by mohlo dojít ke snížení životaschopnosti populace (Perrin and Mazalov, 2000). Prostorová sexuální segregace bývá často důsledkem odlišného využívání určitých zdrojů či jako důsledek odlišného chování jednoho z pohlaví (Magurran and Maciás Garcia, 2000; Wearmouth and Sims, 2008).

Příkladem prostorové segregace je odlišné načasování migrace každého z pohlaví. Intersexuální kompetice o limitující zdroje v průběhu migrace je jednou z příčin anachronní migrace u ptáků (Moore et al., 2003). Obvykle totiž migruje vyšší

počet jedinců najednou a na odpočinkových místech v průběhu migrace dochází rychle k vyčerpání limitujících zdrojů (např. potrava či úkryty před povětrnostními vlivy a predátory). V takové chvíli jsou favorizovaní dominantní jedinci a subordinátní jedinci si musí najít méně výhodné habitaty, které mohou být riskantnější z hlediska predace nebo nepokryjí potravní či jiné požadavky. To může v důsledku vést až k totálnímu vyčerpání jedince při tahu. Samice bývají u tažných ptáků méně agresivní něž samci, a tak by byly při společném tahu výrazně znevýhodněni. Proto tuto situaci řeší odlišným načasováním migrace (Moore et al., 2003).

Další z důvodů odlišného načasování migrace je obsazování nejlepších teritorií sloužících k rozmnožování (Myers, 1981; Šmejkal et al., 2017b). K prostorovému oddělení každého z pohlaví tak dojde nedlouho před započetím reprodukce. Zástupci jedno z pohlaví (obvykle samci) vybírají a následně obhajují ta nejlepší místa k reprodukci. Tato role má z hlediska evoluce a zachování druhu nezastupitelný význam, a tak jsou pod větším selekčním tlakem na to, aby byli v oblasti s nejlepšími reprodukčními teritorii dříve než konkurenti (Myers, 1981). S tímto jevem se setkáváme u tažných ptáků (Myers, 1981) bezocasých obojživelníků (Zwach, 2013) i u ryb a kruhoústých (Applegate, 1950; Šmejkal et al., 2017b). U ryb je tento fenomén poměrně rozšířen, a to jak u anadromních tak potamodromních ryb (např. síh Wartmanův - *Coregonus wartmani,* koruška mořská - *Osmerus eperlanus* (Kottelat and Freyhof, 2007); parma obecná - *Barbus barbus* (Lucas et al., 1996); pstruh potoční - *Salmo trutta trutta* (Aldvén, 2016); bolen dravý - *Leuciscus aspius* (Šmejkal et al., 2017b)).

Jak již bylo zmíněno, tak samice mají obvykle vyšší náklady na reprodukci než samci (Arnquist and Rowe, 2005). Jedna z příčin prostorového oddělení pohlaví je výběr prostředí samicemi s predikovatelným základním množstvím potravy či prostředí, které je schopno naplnit požadavky pro produkci potomstva a jeho následné přežití (Kjesbu, 1994; Main et al., 1996). Takovými požadavky mohou být odlišné teplotní preference v průběhu zrání pohlavních produktů v těle ryby (Kjesbu, 1994). Lze předpokládat, že pro každé z pohlaví existuje jiná optimální teplota (Kjesbu, 1994; Sandheinrich and Hubert, 1984). Proto jednotlivá pohlaví preferují ty teploty v habitatu, které maximalizují jejich plodnost. Na rozdílné teplotní preference v závislosti na pohlaví poukázali již Sandheinrich a Hubert (1984) u severoamerického okouna žlutého (*Perca flavescens*), kdy samice obývaly větší rozsah teplot než samci. Z výsledků studie Robichauda a Rose (2003) vyplývá, že samice tresky obecné (*Gadus*

morhua) plavou v předvýtěrovém období do teplejších vod, kde jsou lepší podmínky k dozrávání oocytů, a poté se vrací do trdlišť. Naopak samci tresky se po celou dobu zdržují v místě trdliště (Robichaud and Rose, 2003).

S výrazným prostorovým oddělením každého z pohlaví v mimoreprodukčním období se setkáváme u úhořů obývající po většinu života temperátní klimatické oblasti Úhoři říční (*Anguilla anguilla*) se poté, co jako leptocephalové larvy připlují ze Sargasového moře k pobřeží Evropy, rozdělí na dvě skupiny. První zůstává v oblasti ústí řek, aby se z nich stali samci, a druhá skupina migruje proti proudu řek, a z té se stanou samice (Cullen and McCarthy, 2007; Peňáz and Prášil, 1987). Zde se teprve vlivem abiotických faktorů, jako je salinita vody, determinuje pohlaví malých úhořů (Peňáz and Prášil, 1987). Jedinci ve sladkých vodách dospívají o několik let později než ti, kteří zůstanou v brakických vodách (Oliveira, 1999). Tato prostorová segregace je dána odlišnými životními historiemi každého z pohlaví (Oliveira, 1999). Samci se snaží dosáhnout minimální potřebné velikosti k tomu, aby přežili reprodukční migraci a mohli podniknout cestu do míst reprodukce (Oliveira, 1999). Samčí fitness je totiž limitována pouze schopností dorazit na místo kde probíhá reprodukce (Oliveira, 1999). Naopak samice se snaží maximalizovat svoji velikost, jelikož je jejich fitness závislá na množství produkovaných oocytů (Oliveira, 1999).

Další z faktorů zodpovědných za prostorové oddělení samců a samic je rozdílná pohybová aktivita. Tato teorie se opírá o předpoklad, že velikostní dimorfismus vede k rozdílným energetickým nárokům, rozdílné efektivitě trávení a z těchto důvodů i k rozdílné pohybové aktivitě mezi pohlavími (Wearmouth and Sims, 2008). Následkem tohoto je vytváření samostatných stejnopohlavních skupin. Tato hypotéza byla kritizována pro značnou flexibilitu tohoto faktoru, a také proto, že nejde o fundamentální znak jako je velikost těla či reprodukční strategie (Mooring and Rominger, 2004). Nicméně bylo prokázáno, že u okouna říčního je významný rozdíl v pohybové aktivitě samců a samic v závislosti na průhlednosti vody (Horppila et al., 2011). Výsledky ukázaly, že aktivita spojená s příjmem potravy je v čisté vodě u samic vyšší než u samců. Důvodem tohoto faktu je snížení aktivity samců jakožto menšího pohlaví v prostředí, kde je predátor může snáze identifikovat (Horppila et al., 2011). Odlišná pohybová aktivita v závislosti na pohlaví byla sledována i u dalších druhů ryb (např. gambusie komáří - *Gambusia affinis* (Leris et al., 2013); hlaváče čenoústého- *Neogobius melanostomus* (Marentette et al., 2011); dania pruhovaného - *Danio rerio* (Srean et al., 2016)).

Další hypotéza vysvětlující rozdíly v obývaném prostoru samci a samicemi sleduje rozdíl v ohrožení predací mezi pohlavími (Wearmouth and Sims, 2008). Ta se opírá o fakt, že samice, jako větší jedinci, by měly být méně ohrožovány predátory (Croft et al., 2006). Samice tak mohou využívat i ty habitaty, kde se i přes značné predační riziko vyskytuje dostatek potravy. Naopak samci se budou těmto potravně bohatším habitatům vyhýbat, aby redukovali svoji mortalitu způsobovanou predací. Tento jev byl zjištěn u živorodky duhové (*Poecilia reticulata*) (Croft et al., 2006, 2004). Croft et al (2004) zjistili, že samci v porovnání se samicemi obývají bezpečnější habitaty s nižším rizikem predace nežli samice. Avšak při nízkém riziku predace se tento jev, u *in situ* zkoumaných populací, neobjevoval. Z výsledků práce Horppila et al., (2011) vyplývá, že samice se nevyhýbají konzumaci potravy i v čisté vodě, zatímco samci významně zredukovali svoji potravní aktivitu. To naznačuje, že by mohlo v nádržích, které mají vytvořený gradient průhlednosti vody (jako např. (Vašek et al., 2015)) docházet u okouna říčního k oddělení samců a samic v prostoru. Samci by mohli obsadit zakalené oblasti a samice by se vyskytovaly i v čistších vodách.

Odlišné využívání prostoru v rámci pohlaví je neodmyslitelně spojeno s druhy, které mají určitou formu uniparentální rodičovské péče, kdy je jeden z rodičů místně spjat se snůškou či s mláďaty a nepečující pohlaví není tímto místně omezeno. Krom notoricky známých ptáků se s uniparentální péčí setkáme i u plazů. Například samice řady druhů hadů čeledi Boidae zůstává po nakladení s vejci i několik dní, obtočí je svým tělem a kontrakcemi svaloviny je zahřívá (Vinegar et al., 1970). Samice větších druhů krokodýlů, např. krokodýl nilský (*Crocodylus niloticus*), hlídají nakladené vejce a matka setrvává v blízkosti hnízda až do vylíhnutí potomstva (Gans, 1996).

Uniparentální péče je rozšířená i mezi rybami (Gross and Sargent, 1985). Po dobu rodičovské péče využívá pečující a nepečující rodič naprosto jiný prostor z důvodu místní limitace na okolí snůšky. Ve srovnání s plazy, ptáky a savci je u ryb s vnějším oplozením otcovská péče daleko rozšířenější než péče mateřská a to zejména u teritoriálních druhů (Gross and Sargent, 1985). Existence reprodukčního teritoria totiž snižuje náklady teritoriálního samce na reprodukci, jelikož nemusí samice nikam pronásledovat a veškerá tření probíhají s připluvšími samicemi v rámci jeho teritoria (Gross and Sargent, 1985). Navíc není paternální péče pro samce spojena s takovými ztrátami v plodnosti jako pro samice (Gross and Sargent, 1985). Rodičovská péče totiž s sebou nutně nese nutriční deprivaci a tvorba spermií není tak energeticky náročná jako tvorba oocytů (Orians, 1969). Tato nutriční deprivace by se negativně promítla do příští

reprodukční sezony samice, ale jelikož má samec nižší nutriční nároky, tak se může další sezonu opět množit bez následků (Gross and Sargent, 1985). Naproti tomu je počet oocytů významně ovlivněn velikostí samice, která si nemůže dovolit zpomalovat svůj růst více, než je nezbytně nutné, jinak si tím sama snižuje plodnost *ergo* fitness (Trivers, 1972). Proto samice koljušky devítiostné (*Pungitius pungitius*) nedlouho po nakladení oocytů do samcem připraveného hnízda, odplouvají do příbřežních oblastí bohatých na potravu (Sokolowska and Skóra, 2002). Samci naopak obývají hlubší a na potravu chudší vrstvy, kde na malém prostoru opatrují potomstvo (Sokolowska and Skóra, 2002).

S paternální rodičovskou péčí se u ryb v naší přírodě setkáváme u sumce velkého (*Silurus glanis;* Copp et al., 2009), candáta obecného (*Sander luciperca*; Lappalainen et al., 2003), vranky obecné (*Cottus gobio*; Bisazza and Marconato, 1988), slunečnice pestré (*Lepomis gibosus*; Miller, 1963), koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus;*. Baruš and Oliva, 1995a) či slunky obecné (*Leucaspius delineatus*; Gozlan et al., 2007). Nicméně parentální péče se vyskytuje u řady dalších druhů ryb.

2.2. Sociální segregace

Sociální segregace vyplývá z inter-sexuální averze, intra-sexuální afinity či rozdílné tělesné velikosti každého z pohlaví (Griffiths et al., 2014; Webb and Hawkins, 1989). Tyto mechanismy vedou k vytváření samostatných skupin složených pouze z jednoho pohlaví. Inter-sexuální averze má často ochrannou funkci, aby zbytečně nedocházelo ke zranění opačným pohlavím při pokusech o páření, nebo při ochraně potomstva, kdy se samci snaží usmrtit mládě a tak samici přimět k opětovnému zabřeznutí (Darden and Croft, 2008; Steyaert et al., 2013). U druhů s výraznými rozdíly ve velikosti těla mezi pohlavími vznikají stejnopohlavní skupiny proto, že skupiny složené z velikostně heterogenních jedinců nedrží tolik pohromadě a častěji se rozdělují (Bon and Campan, 1996). Navíc je tvorba heterogenních skupin nevýhodná pro menší jedince, jelikož v případě ohrožení predátory jsou pomalejší a zranitelnější kořistí (Pitcher and Parrish, 1993).

Vyloučení samců ze skupiny samic jako preventivní opatření proti nevyžádaným pokusům o páření je popsán u ryb, u kterých dochází k tzv „coercive mating“ neboli k vynucenému páření (Darden and Croft, 2008). Při tomto způsobu páření samice při samotném aktu nijak nespolupracuje a samec se nijak nedvoří. Naopak se samec snaží nepozorovaně dostat k samici a oplodnit ji pomocí gonopodia

(Bisazza and Pilastro, 1997). Takovému nechtěnému páření se snaží živorodka duhová (*Poecilia reticulata*) vyhýbat tím, že využívá prostor s vyšším rizikem predace, kam se samci neodváží (Darden and Croft, 2008).

Sociální segregace samců byla popsána u střevle potoční (*Phoxinus phoxinus*) u které samci tvoří významně častěji samostatné stejnopohlavní skupiny, než samice (Griffiths et al., 2014). Stejně tak tvoří stejnopohlavní skupiny v rámci stejného habitatu platýs limanda (*Limanda limanda*) (Temming and Hammer, 1994). Proč k tomuto dochází, není snadné interpretovat, ale pravděpodobně může jít o seskupování známých jedinců, což přispívá k nižší agresivitě, lepší kooperaci při vyhledávání potravy, a tak ke snížení kompetice (Utne-Palm and Hart, 2000).

2.3. Habitatová segregace

Sexuální segregace nemusí být chápána pouze z pohledu prostorové segregace, ale může být chápána i jako pohlavně specifické využívání určitých zdrojů v rámci stejného prostoru. Podstatou habitatová segregace jsou rozdílné reakce pohlaví jednoho druhu na lokální vnější faktory, jako jsou např. dostupnost zdrojů či predace (Wearmouth and Sims, 2008). Habitatová segregace je podobná segregaci prostorové, avšak rozdíl je v prostorovém měřítku.

Často popisovanými rozdíly mezi pohlavími bývá odlišná potrava, což je často důsledkem odlišného využívání potravních zdrojů v rámci habitatu z důvodů odlišných požadavků na výživu (Nagy, 1987; Rodriguez-Cabello et al., 2007; Sano, 1993; Všetičková et al., 2014). Ty jsou ovlivněné zejména odlišnou investicí do rozmnožování nebo velikostním dimorfismem a tím pádem i rozdílnými metabolickými požadavky mezi pohlavími (Ruckstuhl and Clutton-Brock, 2005; Všetičková et al., 2014). Samice si tak vybírají habitaty, kde dokážou co nejlépe pokrýt metabolické požadavky (Nagy, 1987; Rodriguez-Cabello et al., 2007). Například potrava samců a samic jesetera malého (*Acipenser ruthenus*) se liší v míře zastoupení máloštětinatců v potravě, jež jsou daleko více preferováni samicemi. To je dáno tím, že samice vyhledává potravu v méně energeticky náročných úsecích toku než samci, kteří konzumují bentické organismy typické pro rychleji proudící úseky toku (Nagy, 1987)

Za platnosti hypotézy o mezisexuální potravní výběrovosti se dá předpokládat, že budou existovat sexuálně specifické morfologické adaptace ke zvýšení efektivity příjmu potravy. Kupříkladu samice carouna jehlicového (*Diademichthys lineatus*) mají větší rypec nežli samci, což vede k mezipohlavním rozdílům ve skladbě potravy

(Magurran and Maciás Garcia, 2000). Samice platýse limandy mají vyšší hmotnost žaludku a střev v prázdném stavu, což zefektivňuje vstřebávání živin (Temming and Hammer, 1994). Samice zlaka nachového (*Coryphaena hippurus*) jsou schopny dosáhnout vyšší rychlosti plavání, a tak ulovit rychlejší kořist v porovnání se samci (Oxenford and Hunte, 1999).

Nicméně morfologické odlišnosti nejsou vždy předpokladem pro odlišné složení potravy. Samice koljušky devítiostné se aktivně krmí poblíž břehu, což je prostředí velice bohaté na potravu. Samci naopak obývají hlubší a na potravu chudší vrstvy, kde na malém prostoru opatrují potomstvo (Sokolowska and Skóra, 2002). Samice hlavačky mramorované (*Proterorhinus semilunaris*) mají na jaře, v předvýtěrovém období plnější zažívací trakt než samci (Všetičková et al., 2014). Samice mořského písečníka ocasoskvrného (*Parapercis polyophtalma*) stráví 3× více času sbíráním potravy než samci (Sano, 1993). Plnější trávicí trakt a déletrvající sběr potravy lze vysvětlit maximalizací energetických zásob pro produkci oocytů samicemi (Všetičková et al., 2014). Podobně u samic žraloka máčky skvrnité (*Sciliorhinus canicula*) po dosažení pohlavní dospělosti samic vzroste jejich potravní aktivita a to z důvodu investice do vajec a jejich žloutkových rezerv (Rodriguez-Cabello et al., 2007).

Svou roli v odlišnosti potravy zde sehrává i riziko predace, kdy jedno pohlaví, obvykle to menší, je více náchylné k predaci. Samičky živorodky duhové obývají potravně bohaté habitaty i přes zvýšené riziko predace (Croft et al., 2006). To samé platí pro samice okouna říčního, které v čistší vodě mají vyšší potravní aktivitu než samci. Samci se nevydávají do rizikových prostředí, aby snížili pravděpodobnost střetu s predátorem (Croft et al., 2006; Horppila et al., 2011). Hlavním motivačním faktorem samice je tedy výběr prostředí s dostatečným množstvím potravy. Naopak samci nepotřebují v takové míře vyhledávat potravně bohaté habitaty, jelikož mají nižší metabolické nároky (Abrahams and Dill, 1989). Rozdíly mezi pohlavími však nenalezneme jen ve vyhýbání se rizikovému prostředí, ale i v akutní reakci při útoku predátora. Samice koljušky tříostné jsou více ostražité a mají větší únikovou reakci při útoku ptačího i rybího predátora v porovnání se samci (Giles and Huntingford, 1984). Juvenilní samci pstruha potočního (*Salmo trutta trutta*) reagují na simulovanou hrozbu predace mírněji než juvenilní samice, čímž zvyšují své riziko ulovení predátorem (Johnsson et al., 2001).

3. Zkoumané druhy ryb

V této sekci budou představeny biologické charakteristiky zkoumaných druhů ryb se zvláštním důrazem na jejich mezipohlavní rozdíly ať již fyziologické či behaviorální, které by mohly přispívat k sexuální segregaci. Další zřetel bude brán i k potravní specializaci zkoumaných druhů.

Zkoumané druhy jsou typickými zástupci ichthyofauny stabilní kaprovité sukcesní fáze. Ta přichází u dlouhodobě napuštěných nádrží, po tzv. okounové fázi (Říha et al., 2009). Všechny tři zkoumané druhy patří do čeledi kaprovitých ryb (Cyprinidae) a jsou schopny se mezi sebou křížit (Backiel and Zawisza, 1968; Baruš and Oliva, 1995a; Závěta, 1986). Kaprovité ryby tvoří co do počtu druhů nejdiverzifikovanější skupinu ryb ve vodách střední Evropy (Kottelat and Freyhof, 2007). Společnou charakteristikou kaprovitých ryb patřících do řádu máloostných (Cypriniformes) je tzv. Weberův aparát, který pomáhá k přenosu zvukových vibrací z plynového měchýře k perilymfě zvukového labyrintu (Baruš and Oliva, 1995a). Weberův aparát vzniká přeměnou několika prvních obratlů ležících hned za hlavou (Baruš and Oliva, 1995b). Dalším společným anatomickým znakem je tzv. mízní srdce. Jde o váčkovitý pulzující orgán s chlopněmi ležící v ocasní části, který pomáhá rozvádět lymfatickou tekutinu po těle (Závěta, 1986).

Zkoumané druhy ryb můžeme označit jako monomorfní ve smyslu pohlavní dvojtvárnosti, a to z toho důvodu, že je téměř nemožné odlišit od sebe obě pohlaví vyjma období rozmnožování (Baruš and Oliva, 1995a). V reprodukčním období vzniká na těle ryb třecí vyrážka, což jsou kuželovité výrůstky, které jsou tvořeny keratinizovanými buňkami. U samců je tato vyrážka daleko výraznější než u samic a může hrát roli v pohlavním výběru (Wedekind, 1992). Všechny tři zkoumané druhy ryb se zdržují v hejnech. Toto chování hraje významnou roli jako antipredační strategie (Pitcher and Parrish, 1993).

3.1. Cejn velký (*Abramis brama*)

Cejn velký tvoří dominantní složku biomasy člověkem vytvořených nádrží v Evropě (Říha et al., 2009). Má vysoké, výrazně ze stran zploštělé tělo pokryté cykloidními šupinami. Požerákové zuby jsou jednořadé na každé straně obvykle s pěti zuby (Baruš and Oliva, 1995a). Ty slouží k drcení potravy.

Cejn velký je středněvěká ryba v průměru se dožívající 6 – 10 let života (Závěta, 1986). S rostoucím věkem cejna zpravidla roste poměr pohlaví populace ve prospěch

samic (Závěta, 1986). To je dáno horším přežíváním samců než samic. Naopak vytírající se hejna mají výraznou dominanci samců (Závěta, 1986). To je způsobeno jednak delším pobytem samců na trdlišti a navíc se samice neúčastní tření každý rok (Baruš and Oliva, 1995a).

Obě pohlaví lze od sebe spolehlivě odlišit pouze v období tření, a to jak podle objemné dutiny břišní u samic, tak podle charakteru třecí vyrážky, kdy samci mají třecí vyrážku více výraznou a ve větším rozsahu (Wedekind, 1992). Pohlavní dospělosti dosahuje cejn velký ve 3.- 4. roce života v závislosti na podmínkách prostředí. Samci zpravidla dospívají o rok dříve než samice (Závěta, 1986). Velikost oocytu cejna se pohybuje kolem 1 mm. S rostoucí velikostí samice se však zvětšuje až na průměr 1,4 mm (Závěta, 1986). Nejen že velké samice produkují oocyty větší velikosti, ale produkují jich i relativně větší množství než by odpovídalo čistému nárůstu hmotnosti těla. Závěta (1986) uvádí, že samice o hmotnosti 800 g produkovala 7-10 % tělesné hmotnosti oocytů zatímco samice o tělesné hmotnosti 5000 g je schopná produkovat oocyty o hmotnosti 20 – 25 % své tělesné hmotnosti. Velikost spermií je 0,01 až 0,02 mm (Závěta, 1986). V průběhu tření připlouvají samci na trdliště o něco dříve než samice, a také se zde zdržují delší dobu po vytření. To je způsobeno tím, že samec je schopen produkovat sperma i několik dní, zatímco samice veškeré oocyty vytře během několika hodin (Závěta, 1986). Rozmnožování cejna velkého může za vhodných podmínek probíhat i několikrát v průběhu vegetační sezóny (Nunn et al., 2007). To lze i pozorovat na vaječnících samic, které mají ve vrcholném období výtěru dvě až tři velikostní frakce oocytů (Backiel and Zawisza, 1968).

3.1.1. Potrava cejna velkého

Cejn velký je omnivorní druh jehož potrava silně závisí na potravní nabídce (Hoogenboezem, 2000). V jeho zažívadlech se tak lze setkat s výhradně bentickou potravou, ale nezřídka kdy má trávicí aparát naplněný výhradně zooplanktonem (Vašek et al., 2003). V případě nedostatku jednoho zdroje potravy se může plasticky přeorientovat na jiný netypický, aktuálně hojný zdroj potravy, jako jsou tohoroční ryby (Vejřík et al., 2016). Při dostatku bentické i planktonní potravy nalézáme převahu planktonu v potravě typicky u jedinců větších 15 cm, zatímco bentická strava se vyskytuje u všech velikostních kohort (Hoogenboezem, 2000). Cejnovi se vyplatí filtrovat plankton až po dosažení dostatečné tělesné velikosti, kdy bukální dutina již zaujímá dostatečný prostor pro přefiltrování většího množství vody (Hoogenboezem,

2000). Proto k tomuto typu potravy přechází až větší jedinci. Planktivorie je však závislá na dostupnosti planktonu (Vašek et al., 2003). V případě jeho nedostatku dává cejn přednost získávání potravy ze dna (Hoogenboezem, 2000). Avšak římovská nádrž má kaňonovitý tvar se strmými břehy, a tak v letních měsících při stratifikaci nádrže, leží značná část dna v hypolimnionu s nízkou koncentrací kyslíku. To má za následek, že většina dna leží v hypoxické vrstvě mimo dosah ryb. Zároveň zpravidla strmé kamenité břehy poskytují pouze omezené možnosti pro litorální potravní stanoviště. To vede k silné potravní orientaci na planktonní organismy (Vašek et al., 2003).

Při hledání bentické potravy cejnovi velice dobře slouží protraktilní rypec, kterým intenzivně ryje ve dně a to do hloubky 5 – 15 cm v závislosti na velikosti ryby a typu substrátu (Závěta, 1986). Hlavní potravní aktivita cejna je v dopoledních hodinách a navečer za soumraku (Vašek and Kubečka, 2004; Závěta, 1986).

3.2. Ouklej obecná (*Alburnus alburnus*)

Ouklej obecná je menší ryba s protáhlým tělem, která se zdržuje při hladině. K tomu má uzpůsobený tvar těla i úst. Tělo je ze stran zploštělé a má téměř rovný hřbet a vyklenutou břišní část těla (Lusk et al., 1983). Ústa mají horní postavení a jsou mírně namířena nahoru. Ouklej obecná se vyskytuje v jezerech, přehradních nádržích a v tocích od parmového pásma až po brakické delty řek Evropy (Kottelat and Freyhof, 2007). Požerákové zuby jsou dvouřadé nejčastěji podle vzorce 2.5-5.2 (Baruš and Oliva, 1995a). Ouklej obecná má v ekosystémech značný význam jako potravní druh pro predátory (Hanel and Lusk, 2005). Hejna ouklejí můžeme často spatřit blízko u hladiny.

Jedná se o krátkověkou rybu dožívající se 3 – 6 let (Lusk et al., 1983). Samci se nedožívají tak vysokého věku jako samice a mortalita je nejvýraznější bezprostředně po období tření (Mackay and Mann, 1969).

Samci se od samic liší delšími prsními ploutvemi, kdy u samců dosahuje délka prsní ploutve v průměru 93 % vzdálenosti mezi bází prsních a břišních ploutví. U samic délka prsních ploutví činí v průměru 82 % této vzdálenosti (Baruš and Oliva, 1995a)
Pohlavní dospělost nastává ve třech letech v závislosti na podmínkách prostředí (Lusk et al., 1983). Gonado-somatický index samic dosahuje hodnot až 17 % v období tření a velikost oocytů dosahuje 0,8 – 1,1 mm (Rinchard and Kestemont, 1996). Tření oukleje obecné probíhá několikrát v průběhu vegetační sezóny (Nunn et al., 2007) a ve VN

Římov oukleje hojně migrují do přítokových oblastí, kde probíhá vlastní výtěr (Hladík and Kubečka, 2004).

3.2.1. Potrava oukleje obecné

Potravu oukleje tvoří v převážné míře zooplankton a hmyz spadený na vodní hladinu (Hanel and Lusk, 2005). Nezřídka kdy vyskakuje nad hladinu a zmocňuje se nízko letícího hmyzu (Baruš and Oliva, 1995a). V období tření jiných druhů se může živit i oocyty a plůdkem těchto ryb (Baruš and Oliva, 1995a; Šmejkal et al., 2017a). Přehradní nádrže mají pro oukleje lepší potravní nabídku než tekoucí vody. To má za následek jejich rychlejší růst ve srovnání s tekoucími vodami (Baruš and Oliva, 1995a).

3.3. Plotice obecná (*Rutilus rutilus*)

Plotice obecná je jedním z nejrozšířenějších a nejpočetnějších druhů, které tvoří jednu z dominantních složek biomasy vodních nádrží Evropy (Říha et al., 2009). Jde o eurytopní druh vyskytující se téměř ve všech typech vod a to od pstruhového pásma ležícího do 800 m.n.m. až po delty řek (Hanel and Lusk, 2005). Plotice obecná má jednořadé požerákové zuby s 5 až 6 zuby na každé straně (Baruš and Oliva, 1995a).

Odlišení samců od samic je možné pouze v období tření, kdy samci mají na těle výraznější třecí vyrážku (Wedekind, 1992). Samice ji mají také, ale méně výraznou a v daleko menším rozsahu (Baruš and Oliva, 1995a). Pohlavní dospělost nastává u samců ve druhém roce života a u samic o rok později (Vollestad and L'Abée-Lund, 1987). Mezisezóně mají samci významně nižší pravděpodobnost přežití nežli samice (Vollestad and L'Abée-Lund, 1987). Za to je pravděpodobně zodpovědná vyšší povýtěrová mortalita samců či imunosupresivní vliv androgenu (Hillgard and Wingfield, 1997; Mackay and Mann, 1969). Proto se samice dožívají většího věku než samci. Gonado-somatický index samic může v průběhu tření dosahovat více než 17,6 - 20,0 % (Jamet and Desmolles, 1994; Rinchard and Kestemont, 1996). Oocyt plotice obecné má velikost 0,8 – 1,3 mm (Rinchard and Kestemont, 1996). Testes samců dosahují v období před třením relativní hmotnosti k tělu 7,9 – 12 % (Jamet and Desmolles, 1994; Mann, 1973) což je poloviční hodnota ve srovnání s velikosti vaječníků samic a odráží odlišné investice obou pohlaví do reprodukce. Odlišné investice do rozmnožování lze odvodit i z toho, že samice si vybírají samce, kterým dovolí oplodnit oocyty, zatímco samci si partnerku nevybírají (Wedekind, 1996).

3.3.1. Potrava plotice obecné

Plotice obecná je potravní generalista, který se živí planktonem, bentosem a je schopen konzumovat a trávit i vodní makrofyta (Hanel and Lusk, 2005). Již Josef Šusta, (1938) řadí plotici k druhům *„zelené pastvy milovné“*. Význam makrofyt u plotice roste s její velikostí. U mladších jedinců do 10 cm převládá v potravě zooplankton, zatímco u větších velikostních kohort roste zastoupení vodní vegetace v potravě (Linfield, 1980). Konzumace zooplanktonu ve volné vodě je spojena se sinusoidálním plaváním, kdy ryba plave ve vodním sloupci nahoru a dolů, a tím lépe rozeznává zooplankton, který se jeví jako světlé body proti dnu, či jako tmavé stíny proti hladině (Jarolím et al., 2010).

4. Materiál a metodika

4.1. Vodní nádrž Římov

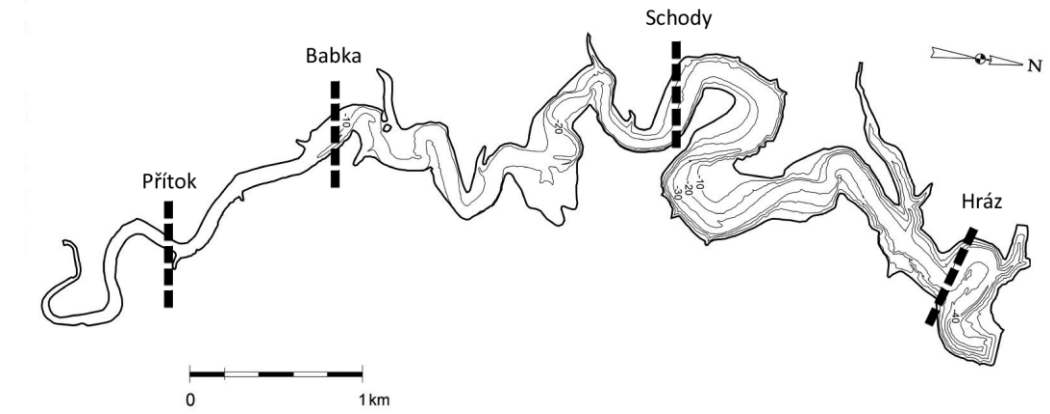
Vodní nádrž Římov se nachází v jižních Čechách necelých 20 km od města České Budějovice (48°50‘ SŠ; 14°30‘VD) v nadmořské výšce 473 m.n.m.. Tato nádrž zásobuje Českobudějovicko pitnou vodou a není součástí rybářského obhospodařování. Management nádrže zajišťuje Povodí Vltavy s.p.. Nádrž Římov byla postavena v roce 1978 přehrazením hlubokého údolí řeky Malše, a tak je nádrž kaňonovitého typu. Nádrž je dlouhá 12 km, maximální rozloha nádrže činí 210 ha a dosahuje maximální hloubky 45 m. Průměrná hloubka nádrže je 16 m, což je hloubka umožňující vytvoření teplotní a kyslíkové stratifikace v průběhu letních měsíců. Průměrná doba zdržení přitékající vody je 92 dní.

Rybí obsádka je pravidelně doplňována o dravé druhy ryb jejich vysazováním za účelem biomanipulace (Seda and Kubečka, 1997). Ta by měla mít za následek snížení predačního tlaku planktonožravých druhů ryb na zooplankton filtrující vodní řasy a tím zajištění uspokojivé kvality vody (Seda and Kubečka, 1997). Z hlediska trofie jde o nádrž mezotrofní až eutrofní (Seda and Devetter, 2000). Nejvyšší úživnost má voda v přítokové části nádrže a klesající gradient množství živin, planktonu i ryb postupuje až k hrázové oblasti (Prchalová et al., 2008; Seda and Devetter, 2000; Seďa et al., 2007). Vytvořený gradient poskytuje mimořádnou příležitost ke sledování odpovědi rybích společenstev na odlišné abiotické podmínky v rámci jediné nádrže. Římovská nádrž je v současné době ve stabilní kaprovité sukcesní fázi a tak její dominantní složku

ichtyofauny tvoří kaprovité ryby jako cejn velký, plotice obecná a ouklej obecná (Říha et al., 2009).

4.2. Odlov ryb a odběr vzorků

Sběr dat byl prováděn vždy v první polovině srpna mezi lety 2009 – 2016. Průzkum byl naplánován právě na první polovinu srpna z toho důvodu, aby většina druhů ryb měla již skončené období rozmnožování, které by zásadním způsobem ovlivnilo distribuci ryb (Kubečka et al., 2010). K odlovu ryb bylo využito tenatních sítí podle české normy ČSN 75 7708 z roku 2005, která je implementací evropské normy „Water quality – Sampling of fish with multimesh gillnets„ EN14 757, (2005). Tenata jsou pasivně lovící sítě, do kterých se ryba při kontaktu zamotá. Jejich výhodou je jejich schopnost prolovit všechny dostupné hloubky nádrže a zachycení širokého spektra druhů ryb. Tenato bylo složeno z 2,5m širokých panelů sítí s 12 velikostmi oček uspořádaných v geometrické řadě a to 5 mm, 6,25 mm, 8 mm, 10 mm, 12,5 mm, 15,5 mm, 19,5 mm, 24 mm 29 mm, 35 mm, 43 mm a 55 mm. Síť byla zhotovena z monofilamentu a jednotlivé panely oček o jedné velikosti byly uspořádány



Obrázek 1. Místa instalace tenat do VN Římov.

v náhodném pořadí. Toto pořadí bylo zachováno u všech sítí. Velikostní řada oček umožňuje spolehlivé a kompletní ovzorkování všech velikostních skupin ulovitelných druhů ryb vyskytujících se v nádrži (Kurkilahti, 1999).

Tenata byla instalována do čtyř míst v podélném gradientu nádrže (Prchalová et al., 2008; Obr. 1). Pro tuto studii byly použity úlovky pouze z epilimnionu nádrže a to do hloubky 6 m. Je to proto, že ve vrchních 6 m se nachází největší biomasa ryb a pod skočnou vrstvou se již téměř ryby nevyskytují (Prchalová et al., 2008; Vašek et al., 2004). Do každého habitatu byly instalovány tři panely tenat. Z důvodu nezávislosti

vzorků byly panely spojeny 30m provazem. K průzkumu bylo využito bentických tenat a epipelagických tenat. Bentická tenata jsou vyvážena tak, aby spodní žíň ležela na dně a horní plováková žíň vypínala síť směrem k hladině. Bentická tenata jsou vysoká 1,5 m, dlouhá 30 m a jejich plocha činí 45 m^2. Bentická tenata vzorkují bentické a litorální habitaty. Epipelagická tenata jsou instalována přímo na hladinu nádrže a spodní potápivá zátěžová žíň vypíná síť do svislé polohy. Epipelagická tenata mají výšku 4,5 m, délku 30 m a plochu 135 m^2.

Instalace tenat byla prováděna 2-3 hodiny před západem slunce a jejich vytažení probíhalo 2-3 po východu slunce. Toto časové rozložení pokrývá jak večerní, tak ranní vrchol aktivity ryb a zajišťuje tak dostatečné vzorkování společenstva ryb (Prchalová et al., 2010). Ulovené ryby byly po odebrání vzorků odvezeny do Zoo Hluboká nad Vltavou, kde posloužily jako krmivo.

4.2.1. Věková struktura a určení pohlaví

Každá ryba byla po vybrání z tenata změřena s přesností 5 mm a zvážena s přesností na 1 g. Poté byly odebrány struktury pro pozdější určení věku v laboratoři. Pro zjištění věku ulovených ryb byly odebírány šupiny z levého boku ryby v úrovni břišních ploutví (Holčík and Hensel, 1972). Pokaždé bylo odebráno cca 10 šupin, aby bylo možné spolehlivě určit věk ryby. Velice časté jsou totiž šupinné regeneráty, které jsou pro určení věku ryby bezcenné. U větších jedinců, u kterých byl předpoklad, že by mohly dosahovat vyššího věku než 5 let, byly odebírány otolity (sagitta) pro potvrzení jejich věku. Odebrané šupiny a otolity byly skladovány v papírových sáčcích a poté zpracovány školeným odborníkem v laboratoři Hydrobiologického ústavu BC AV ČR v Českých Budějovicích.

Pohlaví ryb bylo určováno pitevně v terénu bezprostředně po změření a zvážení ryb z tenat na základě morfologie gonád. Rozlišení ovarií od testes bylo učiněno vizuálně, jelikož ovaria mají oproti hladkým testes granulózní tkáň. Jedinci, u kterých nebylo pohlaví jednoznačně určeno, nebyly zařazeny do této práce.

4.2.2. Potravní nabídka

Během let 2012 – 2014 byly odebírány vzorky pro zjištění potravní nabídky v místech instalace tenat. Samotné vzorkování probíhalo v den instalace tenat. Pro získání vzorku bentické potravní nabídky bylo využito drapáku vzorkujícího plochu 225 cm^2. Vzorkování drapákem bylo provedeno na každé lokalitě a hloubce dvakrát. Odebraný vzorek byl přímo na místě promyt přes sítko o velikosti ok 0,7 mm a následně

za živa flotován v cukerném roztoku. Poté byly vzorky fixovány ve 4% formaldehydu. Vzorky byly odbírány z hloubky 1 m, 2 m, 3 m, 4 m a 5 m. Výsledné hodnoty skupin bentických organismů byly uváděny jako počet jedinců na m^2. Údaje pro analýzy byly zprůměrovány pro celou hloubkovou vrstvu, kterou tenato prolovovalo. Například, když bylo bentické tenato instalováno do hloubky 0 – 3 m, tak byl vytvořen průměr ze vzorků z hloubky 1 m, 2 m a 3 m. Ve dni instalace tenat byly prováděny i odběry planktonu z míst, kde byla instalována tenata. K tomu bylo využito 5m tahů planktonní síťkou a sběrače o objemu 30 l. Byly vždy vzorkovány vrstvy 1 m, 2m, 3m, 4m a 5 m. Poté byly jednotlivé planktonní organismy přepočítaný na počet kusů na jeden litr.

4.2.3. Analýza potravy

V letech 2012 – 2014 byly sbírány informace o potravě cejna velkého, oukleje obecné a plotice obecné. Trávicí aparáty ryb pro analýzu potravy byly v terénu fixovány v lihu pro účely další analýzy (vzorky z let 2012 a 2013 v laboratoři HBÚ BC AV ČR v Českých Budějovicích a vzorky z r 2014 v laboratoři na PřF UK v Praze). Analýzu vzorků z roku 2014 provedl po důkladném zaškolení a přeškolení autor předkládané práce.

Trávicí trakt od požerákových zubů po řitní otvor byl vyjmut po určení pohlaví. Při analýze potravy byl trávicí trakt rozdělen do třech oddílů. Dělící hranici oddílů tvořila střevní klička. Ty mají zkoumané druhy ryb dvě (Baruš and Oliva, 1995b). Každý z oddílů střeva byl analyzován zvlášť. První oddíl střeva poskytnul informace o tom, zda ryba přijímala potravu v habitatu, ve kterém byla ulovena. Podle toho byl určen význam habitatu pro příjem potravy. Další dva segmenty střeva dohromady s prvním poskytly informace o potravě, kterou ryba konzumovala.

Byl zaznamenáván index naplněnosti, který byl vytvořen na základě vizuálního hodnocení naplnění segmentu střeva. Byla tak vytvořena ordinální škála od 0 do 5 (0 – prázdné střevo, 0,5 - velmi málo; 1 do 25 %; 1,5: 25 %; 2: 26-50 %; 2,5: 50 %; 3: 51-75 %; 3,5: 75 %; 4: 75-100 %; 4,5: 100% a 5: extrémní roztažení střeva potravou). S těmito daty byla provedena mezipohlavní srovnání v naplněnosti prvního segmentu střeva a i průměrné naplněnosti celého střeva. Dalším zaznamenávaným údajem byla diverzita potravy v zažívadle, a to jako počet různých typů potravy. Ta poté byla porovnána mezipohlavně. U každého typu potravy byl zaznamenán relativní procentuální podíl k celkové biomase potravy. Tento procentuální podíl byl potom

vážený naplněností a nejvyšší hodnota představovala dominantní složku potravy. Ta byla poté mezipohlavně porovnávána.

4.3. Statistická analýza dat

Věková struktura ryb a její mezipohlavní porovnání bylo provedeno pomocí druhově specifických analýz. K té bylo využito lineární regrese a data s přesným určením věku (roky 2012 – 2014). Testovanou proměnnou byl věk ryb, který byl pro zlepšení normality a rozptylu dat transformován pomocí vzorce $log(x)+1$ kde x je věk jedince. Do modelu byly zahrnuty kovariáty (lokalita, habitat, a rok) a to kvůli ošetření jejich případného vlivu na mezipohlavní rozdíly. Tyto kovariáty byly v modelu ponechány i v případě jejich nevýznamnosti. Grafické zobrazení a prezentované průměry vychází ze skutečných pozorovaných dat bez transformace a predikce výsledných dat modelem. Nepřímé zjištění zvyšující se mortality samců s věkem bylo otestováno na základě změny poměru pohlaví v rámci věkových kohort. To bylo provedeno pomocí kontingenční tabulky složené z pohlaví a věkových kategorií 2+ až 5+ a pomocí χ^2 testu dobré shody.

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla byl porovnán pomocí lineární regrese. Byla využita data z let 2012 – 2014, pro která byly dostupné přesné údaje o věku ulovených ryb. Jako testovaná proměnná byla standardní délka (SL) a do analýzy byly přidány kovriáty (věková kategorie, lokalita, habitat a rok vzorkování), aby odstranily případný mezipohlavní rozdíl v kterékoliv z kovariát a zjistili jsme tak čistý efekt pohlaví. Kovariáty byly v modelu ponechány i v případě jejich nevýznamnosti.

Krom mezipohlavního rozdílu v SL byl otestován rozdíl ve velikosti ryb v závislosti na pohlaví a habitatu pomocí Tukeyho vícenásobného porovnání s interakcí. To bylo použito po sestavení modelu, který byl identický s předchozím až na absenci kovariáty věku a interakci mezi pohlavím a habitatem. Kovariáta věk nemá v této analýze opodstatnění, jelikož byly testovány pouze velikostní rozdíly bez vlivu věku. Cílem této analýzy bylo porovnat pouze velikostní strukturu v závislosti na obývaném habitatu.

Analýza naplněnosti střev byla provedena pomocí permutačního testu z balíčku lmPerm (Wheeler and Torchiano, 2016). Naplněnost byla zaznamenávána jako ordinální veličina nabývajících hodnot 0 – 5 (0 – prázdný trakt, 5 – 100% plný zažívací trakt) a to v závislosti na procentuálním naplnění střeva potravou a tak bylo použití permutačního testu oprávněné. Kromě již zmiňovaných kovariát (lokalita, habitat, rok

odlovu ryb) byla do modelu přidána SL jelikož i ta může mít vliv na naplněnost zažívadel (Temming and Hammer, 1994). Kovariáty byly ponechány i v případě jejich nevýznamnosti. Pro *post hoc* porovnání bylo využito Dunnettova testu.

Pomocí χ^2 testu dobré shody byly otestovány mezipohlavní rozdíly v množství zcela prázdných zažívacích traktů, plných zažívacích traktů a traktů s nenulovým množstvím potravy.

Mezipohlavní rozdíl v diverzitě potravy byl analyzován pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s poissonovým rozdělením. K použití této analýzy nás vedl fakt, že byl zaznamenáván počet odlišných potravních skupin, které byly nalezeny v zažívacím traktu ryby. Kovariáty (lokalita, habitat a rok odlovu ryb) byly v modelu ponechány i v případě jejich nevýznamnosti.

Analýza dominantních složek potravy byla provedena pomocí multinomincké regrese z balíčku nnet (Venables and Ripley, 2002). Jako testovaná proměnná byla dominantní složka potravy, která byla určena jako potrava, která zaujímala ve střevu největší biomasu. Do této analýzy byla zahrnuta pouze zažívadla, která obsahovala alespoň nějakou potravu a to z toho důvodu, že u prázdných zažívacích traktů nelze jednoznačně identifikovat dominantní složku potravy. Jako kovariáty byly do analýzy zahrnuty lokalita v podélném gradientu nádrže, habitat a rok odlovu ryb. Ty byly v analýze ponechány i v případě jejich nevýznamnosti.

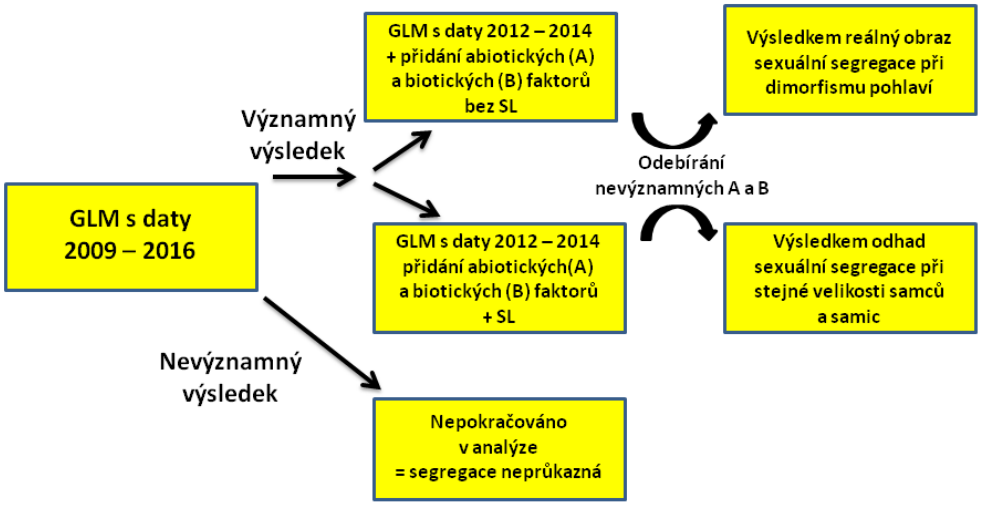
Porovnání délky střeva v závislosti na pohlaví proběhlo pomocí lineární regrese. Střeva byla měřena u vzorků z roku 2014. Jako testovaná proměnná, byla použita celková délka střeva. Jako kovariáty byly přidány SL, lokalita a habitat. SL byla do modelu přidána z důvodu ošetření na rozdílnou velikost samců a samic. Kovariáty byly v modelu ponechány i v případě jejich nevýznamnosti. Rozptyl a normalita reziduí byly testovány pomocí diagnostických grafů. Graficky zobrazené hodnoty jsou jak pro originální data, tak i pro data predikovaná z výsledného modelu.

Prostorová segregace v římovské nádrži byla testována pomocí generalizovaného lineárního modelu (GLM) s binomickým rozložením. Byly provedeny druhově specifické analýzy a jako testovaná proměnná byl poměr pohlaví. Data k analýze obsahovala individuální údaje o pohlaví, které nabývaly dvou hodnot (samec/samice) a z těch binomický GLM porovnává poměr pohlaví v závislosti na vysvětlujících proměnných. Tam kde se významně lišil poměr pohlaví mezi habitaty nebo lokalitami, tam byla prokázána segregace pohlaví. Pro otestování sexuální segregace byly vytvořeny následující modely. Nejprve analýza s úlovky v letech 2009 –

2016 s kovariátami lokality, habitatu, panelu tenata a roku odlovu. V předchozím testování již byl prokázán velikostní dimorfismus mezi pohlavími a tak nebyla SL zahrnuta do zmíněného modelu. V případě nevýznamného výsledku nesměřující k sexuální segregaci z datasetu 2009- 2016 nebyla sexuální segregace u studovaného druhu prokázána. V případě nalezení významné sexuální segregace s daty 2009 - 2016 byl dále vytvořen model s daty z let 2012-2014 pro které byly dostupné údaje o biotických a abiotických faktorech. Biotické a abiotické faktory byly nejprve otestovány na multikolinearitu pomocí „vif" z balíčku faraway (Faraway, 2016). Vyřazené proměnné, kvůli multikolinearitě byly: koncentrace kyslíku ($mg \times l^{-1}$), souhrnná biomasa planktonu ($ind \times l^{-1}$) a máloštětinatci (Oligochaeta) ($ind \times m^2$). Proměnné, které nevykazovaly multikolinearitu (tj. VIF<10) byly přidány do analýzy. Těmi byly abundance predátorů (abundance CPUE), teplota vody (°C), průhlednost vody (m) a potravní nabídka zastoupená jepicemi (Ephemeroptera) ($ind \times m^2$), klanonožci (Copepoda) ($ind \times l^{-1}$), perloočkami (Cladocera) ($ind \times l^{-1}$), chrostíky (Trichoptera) ($ind \times m^2$), souhrnnou biomasou bentických organismů ($g \times m^2$) a dvoukřídlými (Diptera) ($ind \times m^2$). Jako predátoři byly uvažovány ryby větší 150 mm SL těchto druhů: okoun říční, štika obecná, candát obecný, bolen dravý a sumec velký. Z nich byla spočtena souhrnná abundance přepočtená na CPUE. Hranice 150 mm SL byla zvolena proto, aby piscivorní druhy představovaly alespoň minimální hrozbu pro dospělé kaprovité ryby. V případě nevýznamnosti výše zmíněných přidaných biotických a abiotických proměnných, byly z modelu odstraněny, aby se snížila komplexita modelu.

Dalším modelem byl otestován význam velikostního dimorfismu mezi pohlavími pro vytvoření sexuální segregace. Byl velice podobný jako předchozí model (2012 – 2014, biotické a abiotické faktory) jen navíc obsahoval kovariátu SL. Výsledky tohoto modelu ukazují predikci segregace v případě shodné velikosti jedinců obou pohlaví. Proces modelování je naznačen v Obr. 2. Modely s SL a bez SL byly porovnány pomocí Akaikeho informačního kritéria. To prokázalo, že model s SL významně lépe prokládá data než model bez SL. Jak bylo zmíněno, tak každý z modelů byl sestavován pro jiný účel a má jinou biologickou interpretaci a oba modely jsou důležité pro interpretaci segregace. Velikosti testovaného vzorku k otestování sexuální segregace jsou součástí Přílohy 3.

Ke statistické analýze bylo využito programu R ve verzi 3.2.2. (R Core Team, 2016). Hladina významnosti α byla stanovena na 5%. Výsledky jsou prezentovány alfabeticky bez ohledu na statistickou významnost.

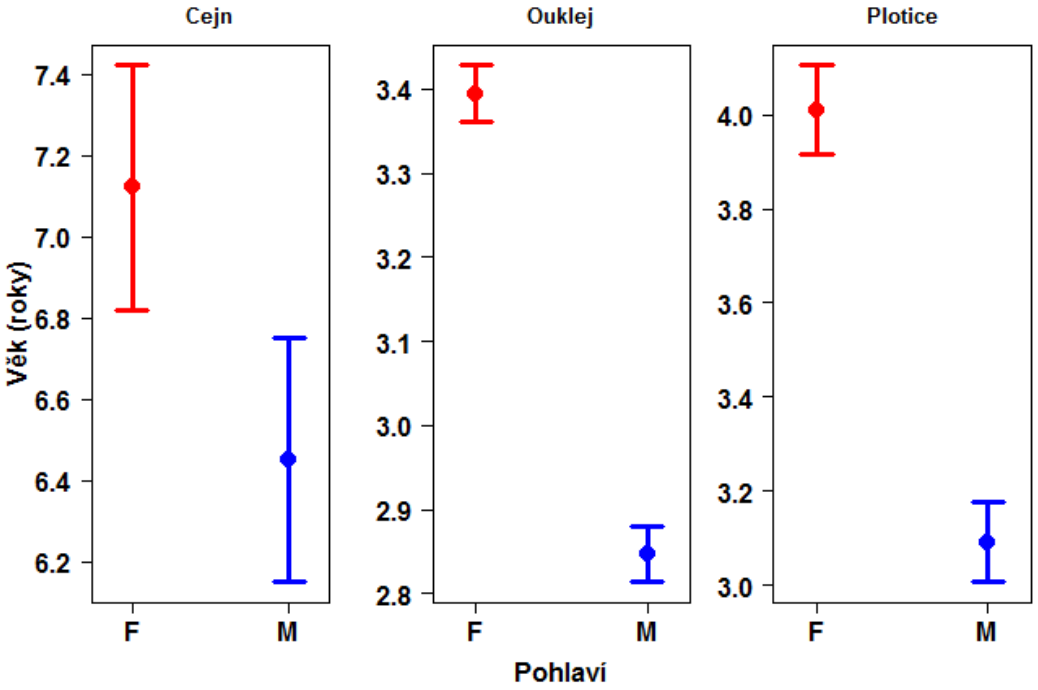


Obrázek 2. Postup při statistické analýze sexuální segregace ryb ve VN Římov.

5. Výsledky

5.1. Věková struktura

Údaje o individuálním věku ulovených jedinců z let 2012, 2013 a 2014 byly dostupné pro 1575 ryb. Z toho 137/87 (samice/samci) cejnů velkých, 387/223 ouklejí obecných a 442/299 ploticí obecných.



Obrázek 3. Rozdíly v průměrném dosaženém věku mezi pohlavími ulovených kaprovitých ryb z římovské nádrže v letech 2012 až 2014. Chybové úsečky představují SE.

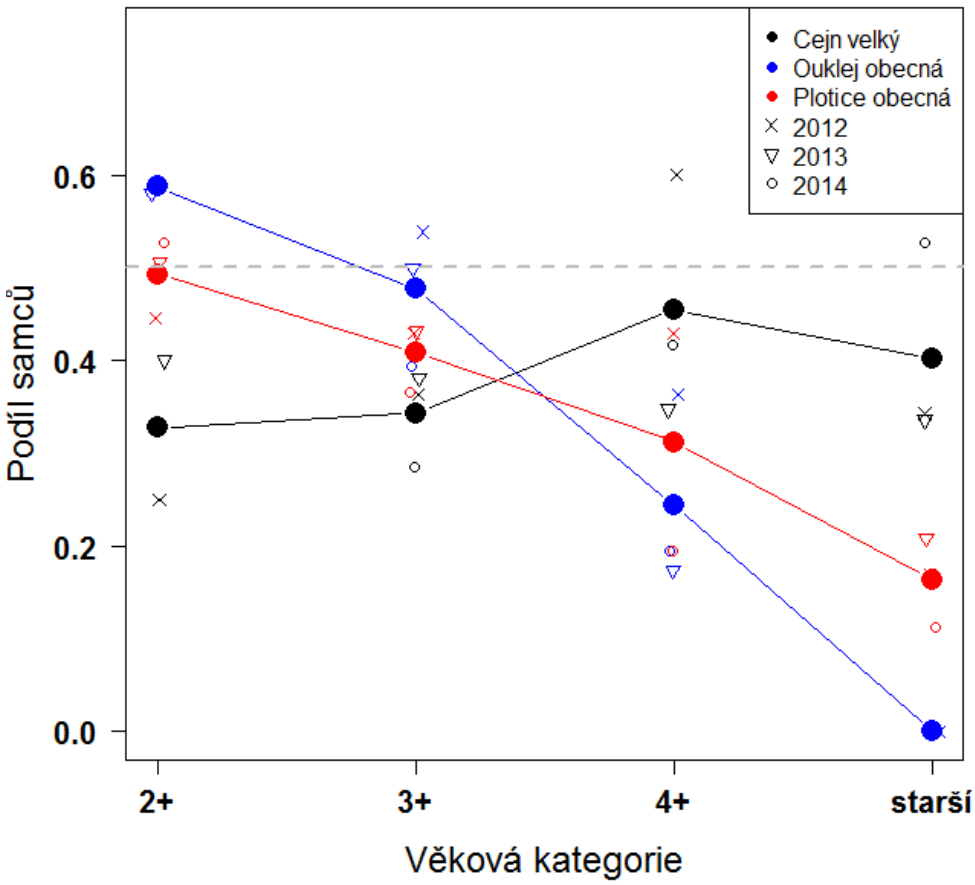
U cejna velkého nebyl prokázán významný rozdíl ve věkové struktuře mezi pohlavími (LM, P=0,24). Průměrný věk uloveného samce cejna činil 6,5 ± 4,0 (průměr ± SD) let a průměrný věk samice byl 7,1 ± 4,7 let. Nejstarší ulovený jedinec byla samice, které byl z otolitu determinován věk 25 let. Nicméně z Obrázku 3 je patrné, že je u cejna velkého podobná tendence ke starším samicím než samcům podobně jako u plotice obecné a oukleje obecné.

Samice oukleje obecné mají významně vyšší průměrný věk než samci (Obr. 3; LM, P<0,001). Průměrný věk samice oukleje činil 3,4 ± 1,0 (průměr ± SD) let a průměrný věk samce byl 2,8 ± 0,8. Nejstarší zaznamenaný jedinec oukleje byla samice ve věku 6 let.

Samci plotice obecné se nedožívají tak vysokého věku jako samice a při mezipohlavním porovnání dosahují samice v průměru vyššího věku (LM; P<0,001).

Průměrný věk samice činí 3,5 ± 2,0 a průměrný věk samce je 2,8 ± 1,5 let. Nejstarší jedinec, u kterého byl zjištěn věk, je samec ve věku 19 let.

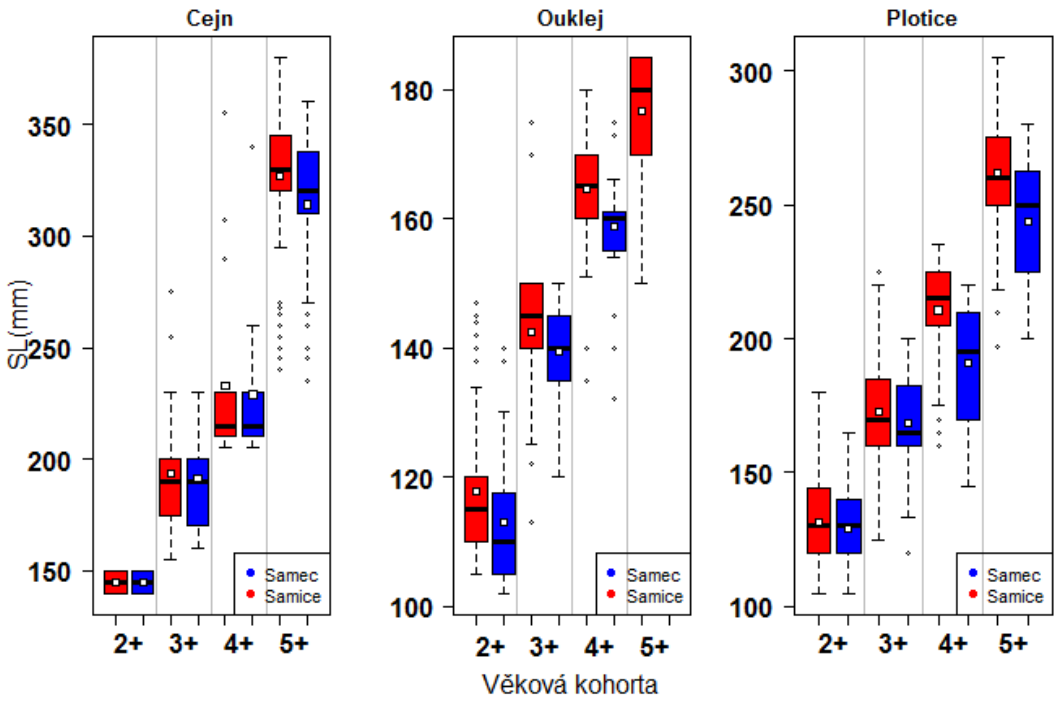
S rostoucím věkem se neměnil poměr pohlaví u cejna velkého (χ^2; P=0,71). Opačný trend byl u plotice obecné (χ^2; P<0,001) i u oukleje obecné (χ^2; P<0,001), u kterých s postupujícím věkem ubývalo samců (Obr. 4).



Obrázek 4. Poměr pohlaví v závislosti na věku u studovaných druhů ryb ve VN Římov. Velké tečky znázorňují průměrný podíl samců v úlovku za tři sledované sezony (2012 – 2014). Symboly bez spojnice jsou hodnoty za každou sezonu zvlášť a jeho barva odpovídá druhu ryby. Šedivá přerušovaná čára znázorňuje vyrovnaný poměr pohlaví.

5.2. Velikostní pohlavní dimorfismus

Pro otestování předpokladu velikostního dimorfismu mezi pohlavími bylo analyzováno celkem 1575 jedinců třech druhů ryb. Z toho bylo 137/87 (samice/samci) cejnů velkých, 387/223 ouklejí obecných a 442/299 plotic obecných.



Obrázek 5. Graf velikostí (SL) v rámci pohlaví a věkových kategorií 2+ až 5+ u třech zkoumaných druhů. Kategorie 5+ obsahuje všechny jedince věku 5 let a starší. Zobrazení pomocí Tukeyho boxplotů, vodorovná čára znázorňuje medián, bílý čtverec znázorňuje průměr, boxy představují interkvartilové rozpětí, čerchované úsečky jsou maximálně 1,5 násobek interkvartilového rozpětí.

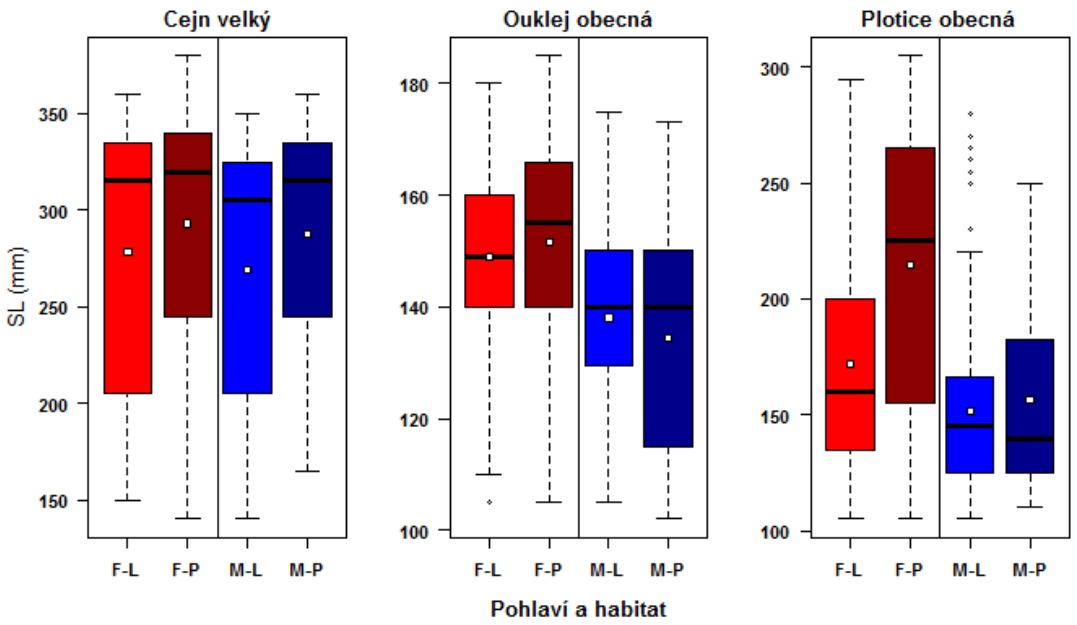
Cejn velký má prokazatelný pohlavní dimorfismus v tělesné velikosti při ošetření modelu na věk jedince (LM; *P*=0,049, Obr. 5). Průměrná SL samice za všechny věkové kohorty činila 285 ± 66 mm (průměr ± SD) a průměrná SL samce byla 279 ± 62 mm. Pelagické habitaty obývali podobně velcí jedinci cejna velkého (LM; *P*=0,053). V podélném gradientu nádrže se lišila velikostní struktura cejnů velkých bez rozlišení pohlaví (LM; P=0,004) a to tak, že u Přítoku byly největší jedinci o průměrné SL 227 ± 45 mm a ti se významně lišili pouze od průměrně nejmenších ryb (LM; *P*=0,004), které byly uloveny v horní části nádrže (lokalita Babka) a měli průměrnou SL 210 ± 39 mm (Průměrné velikosti pro data 2009-2016 jsou součástí Přílohy 1). Největší změřený jedinec cejna velkého, u kterého byl zjištěný věk mezi lety 2012-2014 byla samice o standardní délce 380 mm. Největší samec byl o 20 mm menší. Za celé sledované období (2009 - 2016) byl uloven největší cejn velký o velikosti 485 mm a byla jím samice. Největší samec měřil 435 mm. Tyto ryby nebyly uloveny v období 2012 – 2014, a tak nebyl znám jejich přesný věk. Proto nebyly zahrnuty do analýzy velikostních rozdílů.

U oukleje obecné byl prokázán významný pohlavní dimorfismus ve velikosti těla mezi samci a samicemi (LM; $P<0,001$). Samci byli v průměru menší než samice (Obr. 5). Průměrná standardní délka samice za všechny věkové kategorie byla 151 ± 19 mm a průměrná standardní délka samce byla 136 ± 18 mm. Pelagické i litorální habitaty obývaly podobně velké ryby (LM; $P=0,46$). Byl významný rozdíl ve velikosti ouklejí obecných (bez rozlišení pohlaví) v podélném gradientu nádrže (LM; $P=0,004$). Nejmenší ryby byly uloveny v hrázové oblasti (SL, 146 ± 11 mm) a ve srovnání s nimi byly oukleje ve středu nádrže (SL, 150 ± 11 mm) a oukleje v horní části nádrže (lokalita Babka, 149 ± 13 mm) významně větší (LM; $P=0,006$ respektive $P=0,03$). Největší změřená ouklej obecná, u které byl zaznamenaný věk mezi lety 2012-2014, byla samice a měřila 185 mm. Největší ulovená ouklej za celé období 2009 – 2016 byla samice, která měřila 195 mm. Největší samec byl o 10 mm kratší. Tyto ryby však byly uloveny mimo rozmezí let 2012 – 2014 a tak pro ně není znám přesný věk.

Plotice obecná má významný pohlavní dimorfismus ve velikosti těla ve prospěch samic (LM; $P<0,001$, Obr. 5). Průměrná standardní délka samic byla 177 ± 49 mm a ulovení samci v průměru dosahovali délky 152 ± 34 mm. Největší změřený jedinec plotice obecné, u kterého byl zjištěný věk, byla samice o standardní délce 305 mm. Největší plotice obecná ulovená v období 2009 – 2016 byla samice o SL 390 mm. Největší samec měřil 305 mm. Tyto ryby nebyly uloveny v období 2012 – 2014, a tak nebyl znám jejich přesný věk a nebyly zahrnuty do analýzy velikostních rozdílů. V případě plotice obecné stojí za zmínku, že pelagický habitat obývaly významně větší ryby než litorální habitat (LM; $P=0,002$). Proto bylo zvlášť provedeno porovnání bez kovariáty věkové kategorie a s interakcí mezi pohlavím a habitatem.

U plotice obecné byla interakce významná (LM; $P=0,003$). Větší samci obývali pelagický habitat (Tukey; $P<0,001$, Obr. 6). To samé platilo pro samice (Tukey; $P<0,001$). Při porovnání pelagických samců s pelagickými samicemi bylo prokázáno, že jsou samice významně větší než samci (Tukey; $P<0,001$). Samice, které obývaly litorál, byly shodné velikosti jako pelagičtí samci (Tukey; $P=0,90$).

U cejna velkého nebyla interakce mezi pohlavím a habitatem významná (LM; $P=0,77$), a tak lze usuzovat, že se velikost samců a samic neliší v závislosti na habitatu. Ouklej obecná má odlišnou velikostní strukturu samic a samců mezi habitaty (LM; $P=0,02$). Samice obývající litorál byly stejně velké jako samice pelagické (Tukey, $P=1$), ale pelagické samice byly významně větší než pelagičtí samci (Tukey, $P<0,001$). Větší samci obývali litorál (Tukey,$P=0,05$) zatímco menší byli v pelagiálu.



Obrázek 6. Graf délky těla bez ocasu (mm) v závislosti na pohlaví a habitatu u sledovaných druhů kaprovitých ryb. Zobrazení pomocí Tukeyho boxplotů, vodorovná čára znázorňuje medián, bílý čtverec znázorňuje průměr, boxy představují interkvartilové rozpětí, čerchované úsečky jsou maximálně 1,5 násobek interkvartilového rozpětí.(F/M = samice/samec, L/P= litorál/pelagiál)

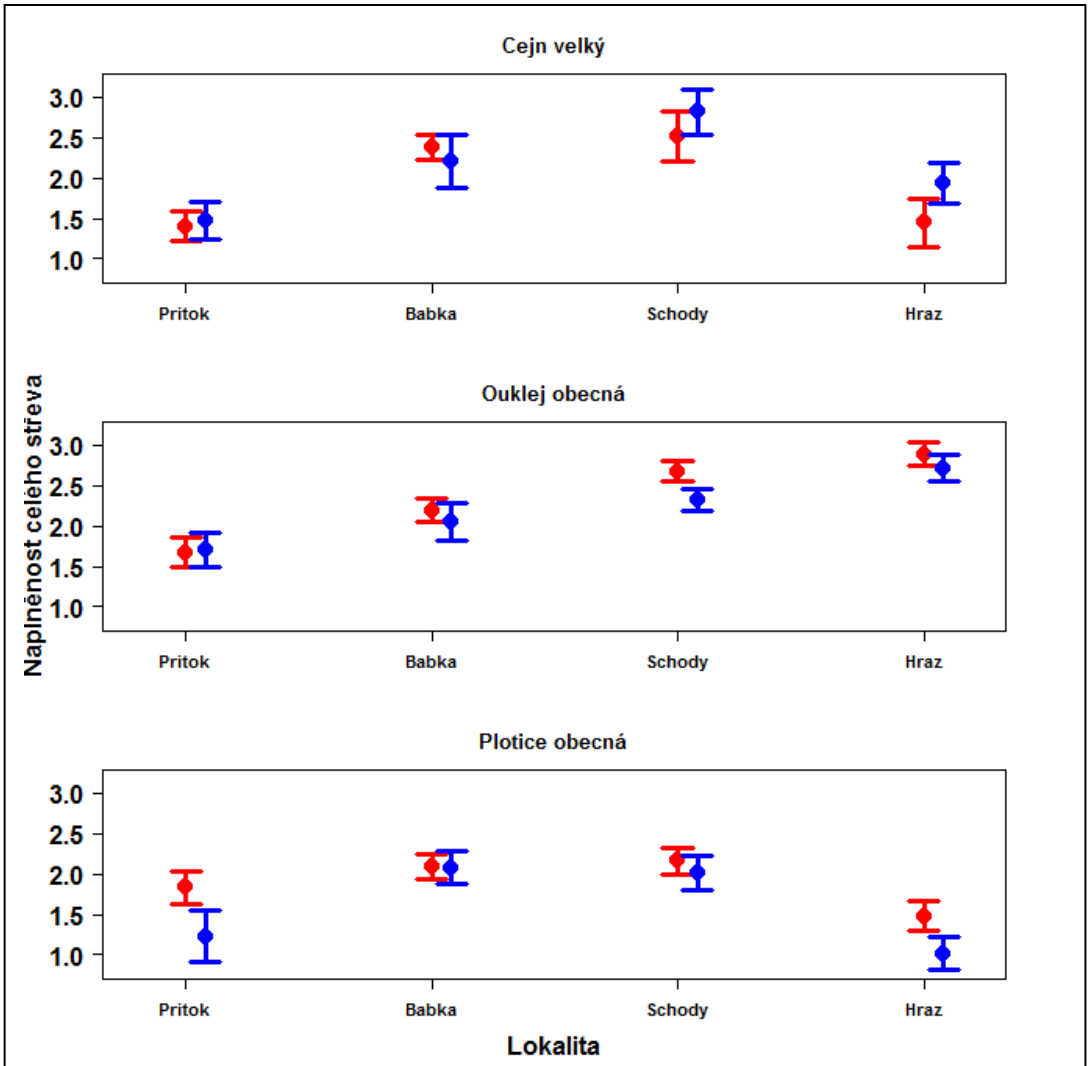
5.3. Analýza potravy

5.3.1. Naplněnost trávicího traktu potravou

Analýza naplněnosti střev byla provedena celkem u 928 jedinců, třech druhů ryb. Cejnů velkých bylo analyzováno 116/64 (samic/samců), ouklejí obecných 243/163 a plotic obecných 218/124. Data pochází z let 2012 – 2014.

U cejna velkého nebyl prokázán mezipohlavní rozdíl v naplněnosti prvního segmentu střev (LMP P=1,00) a to ani při existenci rozdílů v naplněnosti mezi lokalitami v podélném gradientu římovské nádrže (LMP; P=0,001). Z hlediska průměrné naplněnosti celé délky střeva znovu nebyl prokázán mezipohlavní rozdíl (LMP; P=0,28, Obr. 7). Nejvíce naplněné celé střevo měli cejni uprostřed podélného gradientu nádrže (lokalita Schody). Naplněnost střeva na této lokalitě byla významně vyšší pouze ve srovnání s přítokovou lokalitou (Dunnett, P=0,002) a od ostatních lokalit se lokalita Schody nelišila (Dunnet, vždy P> 0,05). Byl prokázán významný rozdíl v naplněnosti střeva u cejnů velkých z litorálního a pelagického habitatu (LMP, P= 0,02). Jedinci ulovení v pelagickém habitatu měli plnější zažívací trakt než jedinci v litorálu. Výskyt prázdných zažívacích traktů, zcela naplněných zažívacích traktů a zažívadel s alespoň nějakou potravou byl podobný u obou pohlaví (χ^2; P=0,41).

Samice měly v 13 % případů prázdný zažívací trakt a samci v 10 % případů. Zcela naplněný trakt měly samice v 16 % případů a samci v 11 % případů.



Obrázek 7. Naplněnost celého střeva v závislosti na lokalitě v podélném gradientu nádrže a pohlaví. Modře jsou zobrazeni samci, červeně samice. Zobrazení průměru a chybové úsečky jsou SE.

U oukleje obecné nebyl prokázán rozdíl mezi pohlavími v naplněnosti prvního segmentu střeva (LMP; P=0,93). Celé střevo je podobně naplněno u samic i samců (LMP; P=0,38, Obr. 7). Významný rozdíl v naplněnosti celého střeva byl u tohoto druhu (bez rozlišení pohlaví) zaznamenán pouze mezi lokalitami v podélném gradientu nádrže (LMP; P<0,001). Nejvíce plné střevo měly oukleje v hrázové části nádrže (Obr.7). Podobně plné celé střevo měly oukleje obecné pouze na lokalitě Schody (Dunnett; P=0,71) a prázdnější zažívací trakt měly oukleje obecné u přítoku (Dunnett; P<0,001) a v horní části nádrže (lokalita Babka, Dunnett; P=0,001). Nebyl nalezen rozdíl mezi pohlavími oukleje obecné v zastoupení zažívacích traktů s alespoň minimálním množstvím potravy, prázdných či zcela plných zažívacích traktů (χ^2;

P= 0,99). 4 % samic a 3 % samců měli zcela prázdný trakt a 13 % samic a 16 % samců jej měla zcela plný. Zbytek byly trakty s alespoň minimálním množstvím potravy.

Plotice obecná nemá rozdílnou naplněnost prvního segmentu střeva v závislosti na pohlaví (LMP; *P*= 1,00). Naopak je prokazatelný vliv SL na naplněnost střeva, kdy větší ryby mají plnější zažívací trakt (LMP; P=0,004). U tohoto druhu (bez odlišení pohlaví) se významně liší naplněnost prvního segmentu mezi lokalitami v podélném gradientu nádrže (LMP; P=0,02, Obr. 7). Naplněnost celého střeva se neliší mezi samci a samicemi (LMP; *P*= 0,53). Stejně jako u prvního segmentu tak i u analýzy naplněnosti po celé délce střeva roste naplněnost střeva s velikostí jedince (LMP; *P*<0,001). Navíc je významný rozdíl v naplněnosti mezi lokalitami římovské nádrže (LMP; *P*=0,003, Obr. 5). Nejprázdnější zažívací trakt měly plotice obecné u hráze a to významně prázdnější než plotice ulovené ve středu podélného gradientu nádže (Babka, Dunnett;*P*=0,02, Schody, Dunnett; *P*<0,001), kde naopak měly plotice nejplnější zažívadla. Ryby v pelagickém i litorálním habitatu měly podobně naplněný zažívací trakt (LMP;*P*=0,054). Samci i samice měly podobný poměr prázdných zažívacích traktů i zcela naplněných traktů (χ^2;*P*=1,00). Samice a samci měli shodných 12 % prázdných zažívadel. Samice měli 17 % zcela naplněných zažívadel a samci 16 %.

5.3.2. Diverzita potravy

Počet odlišných potravních složek neboli diverzita potravy byly zaznamenány celkem u 892 jedinců ryb. Cejnů velkých bylo 116/64 (samic/samců), ouklejí obecných bylo analyzováno 235/163 kusů a plotic obecných 196/118 kusů.

U cejna velkého se neliší diverzita potravy mezi pohlavími (GLM; *P*=0,83). Žádný jiný z relevantních testovaných faktorů (lokalita, GLM; *P*=0,35, habitat, GLM; *P*=0,25) neměl na diverzitu potravy významný vliv.

Podobně jako u cejna, tak ani u oukleje obecné se neliší diverzita přijímané potravy mezi pohlavími (GLM; *P*=0,51). Diverzita potravy se u oukleje obecné lišila v podélném gradientu nádrže (GLM; *P*=0,046). Jedinci ulovení v hrázové části nádrže měli nejnižší diverzitu potravy a v porovnání s rybami ulovenými ve středu podélného gradientu nádrže (lokalita Schody) byl tento rozdíl statisticky významný (GLM; *P*= 0,002).

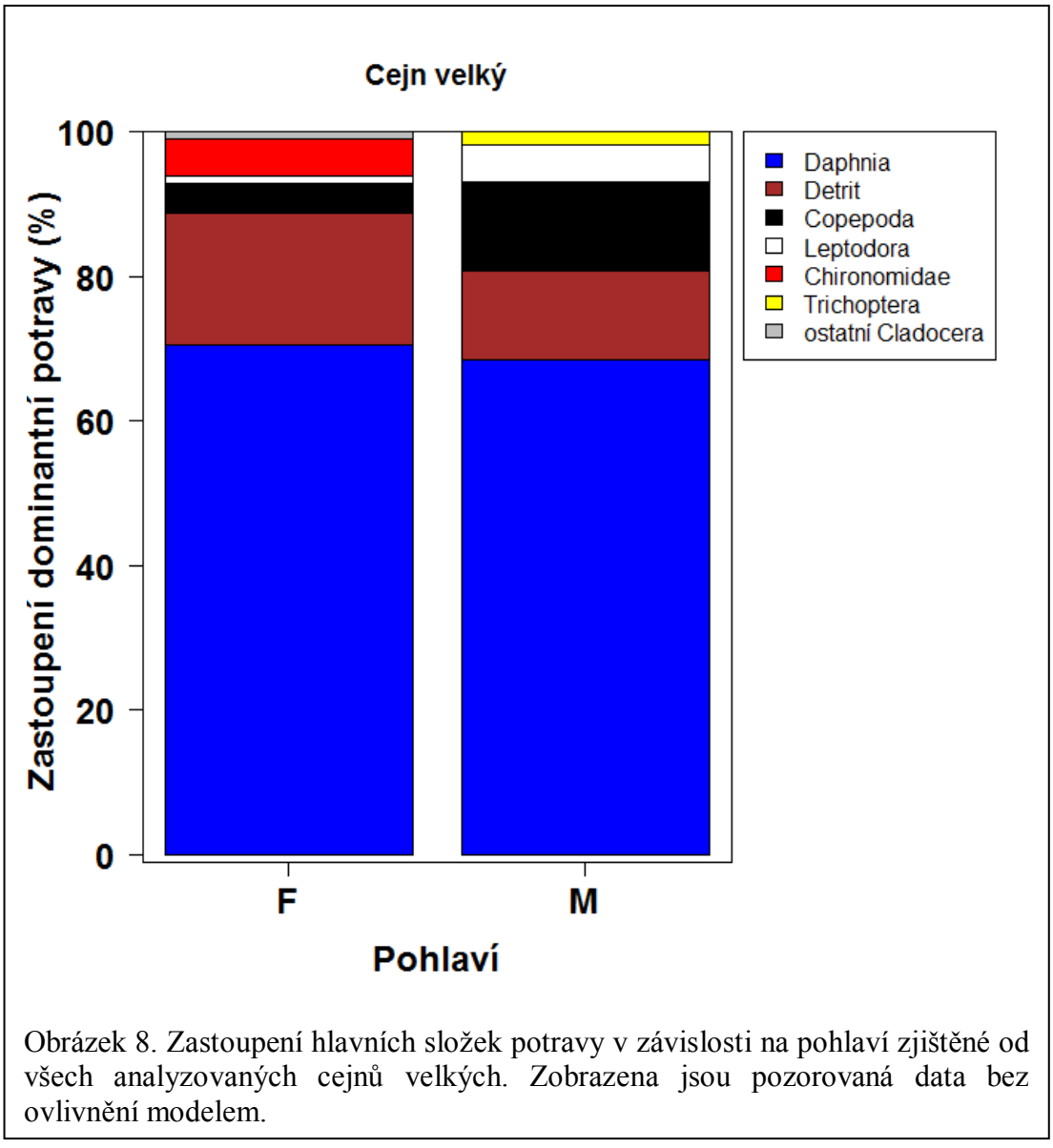
Stejná situace byla i u plotice obecné (GLM; *P*=0,39). Zde se však významně lišila diverzita potravy plotic (za obě pohlaví dohromady) mezi lokalitami v podélném gradientu nádrže (GLM; *P*=0,005) a i mezi pelagickým a litorálním habitatem (GLM;

P<0,001). Plotice obecné ulovené na lokalitě Babka konzumovali významně méně různých potravních typů ve srovnání s jedinci ulovenými na lokalitě Schody (GLM; *P*=0,005) Ostatní lokality se od sebe významně nelišily. Jedinci, kteří byli uloveni v pelagickém habitatu, měli méně diverzifikovanou potravu.

5.3.3. Analýza dominujících složek potravy

Celkem bylo do analýzy zahrnuto 805 ks ryb. Z toho bylo 98/57 (samic/samců) cejna velkého, 224/158 ouklejí obecných a 167/101 plotic obecných.

Hlavní složky potravy cejna seřazeny dle významnosti (Obr. 8) byly perloočky (*Daphnia* spp.), detrit, klanonožci (Copepoda), *Leptodora* spp., larvy pakomárů (Chironomidae), larvy chrostíků (Trichoptera) a ostatní perloočky (Cladocera).

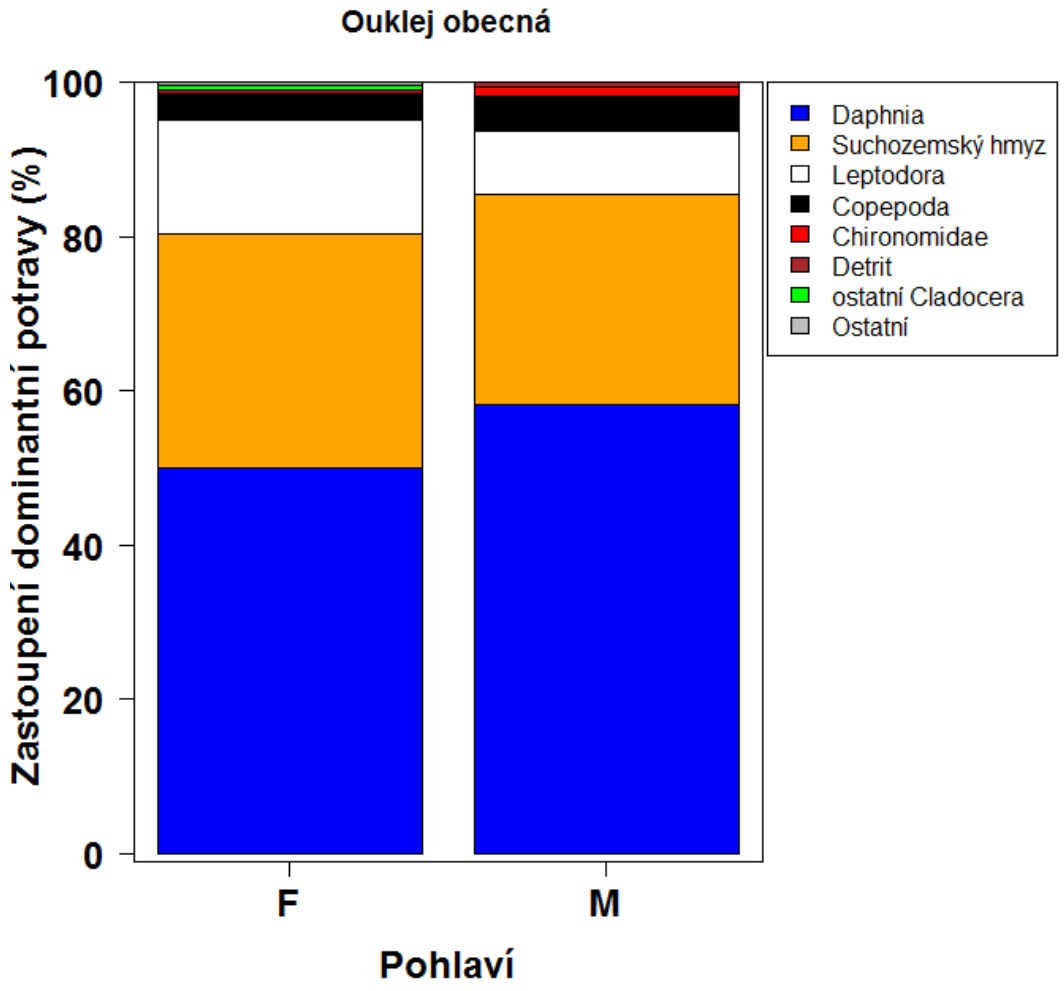


Obrázek 8. Zastoupení hlavních složek potravy v závislosti na pohlaví zjištěné od všech analyzovaných cejnů velkých. Zobrazena jsou pozorovaná data bez ovlivnění modelem.

Multinomická analýza prokázala významný rozdíl ve složení potravy mezi samci a samicemi cejna velkého (MM; P=0,02). Samci měli v potravě více zastoupeny klanonožce (Tukey; P<0,001),perloočky (P=0,04) a detrit (P= 0,05), zatímco samice preferovaly larvy pakomárů (P= 0,009). Leptodor a ostatních Cladocer (bez rodu *Daphnia* a *Leptodora*) konzumovala obě pohlaví podobné množství (Tukey;P=0,08 respektive P=0,31). Pro rok 2014 byly dostupné údaje pro konkrétní konzumovaný detrit a to zda šlo o minerální detrit nebo rostlinný detrit. Mezipohlavní porovnání dvou typů detritu neprokázalo, že by se lišila konzumace minerálního detritu (MM; P=0,23) či rostlinného detritu (MM; P=0,61).

U cejna velkého byl mezi lety 2012 – 2014 významný rozdíl ve skladbě potravy v podélném gradientu nádrže i mezi habitaty (MM;P<0,001 respektive P<0,001). V zastoupení pakomárů, Cladocer (bez *Daphnia* spp. a *Leptodora* spp). a chrostíků v trávicím traktu nebyl mezi lokalitami významný rozdíl (Tukey; P>0,05). Naopak v zastoupení klanonožců, perlooček a detritu byly významné rozdíly mezi lokalitami. Klanonožci byly loveny rybami v přítokové části nádrže a jinde se téměř nevyskytovali. Největší zastoupení perlooček v potravě cejna velkého bylo na lokalitách Babka a Hráz. Ty se lišily (Tukey; P= 0,001 respektive P=0,005) v porovnání s přítokovou oblastí, kde se perloočky v potravě cejna velkého téměř nevyskytovaly. V potravě cejna velkého byl nacházen detrit nejvíce v přítokové části nádrže a v hrázové velmi zřídka (Tukey; P<0,001*)*. Pakomáři a detrit byly významně častěji nalézány u cejnů ulovených v litorálu (Tukey; P=0,004 respektive P=0,004). Copepoda byla častěji nalézána v traktu jedinců z pelagického habitatu (Tukey; P<0,001). Ostatní dominantní složky potravy (*Daphnia* spp., Trichoptera, ostatní Cladocera a *Leptodora* spp.) se mezi habitaty nelišily.

Hlavních složek potravy oukleje bylo osm a po seřazení podle významnosti to byly *Daphnia* spp., hmyz spadaný na hladinu, *Leptodora* spp., Copepoda, Chironomidae, ostatní Cladocera, detrit a ostatní - blíže neidentifikovaná složka potravy (Obr. 9.). Mezi pohlavími nebyl prokázán žádný významný rozdíl v dominujících složkách potravy (MM; P=0,65). Skladba potravy oukleje obecné se nelišila mezi habitaty (MM; P=0,76). Významný rozdíl byl zaznamenán mezi lokalitami v podélném gradientu nádrže (MM; P<0,001). Copepoda dominovala v přítokové oblasti a ve zbytku nádrže se v potravě oukleje obecné vyskytovala jen zřídka (Tukey; vždy P<0,05). Perloočky byly konzumovány rybami nejméně v přítokové oblasti, a tak se

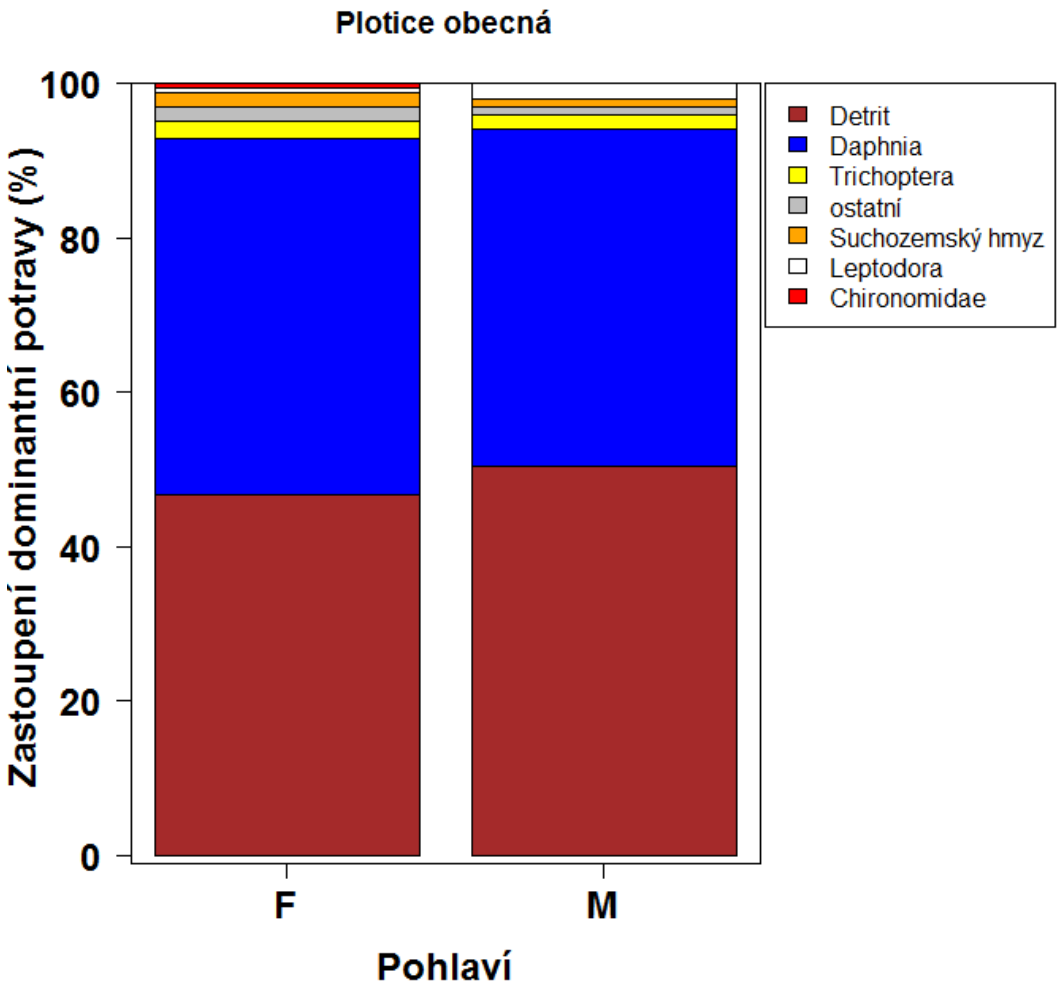


Obrázek 9. Zastoupení hlavních složek potravy v závislosti na pohlaví zjištěné od všech analyzovaných ouklejí obecných. Zobrazena jsou pozorovaná data bez ovlivnění modelem.

přítoková oblast v podílu perlooček v potravě oukleje významně lišila od ostatních lokalit (Tukey; Babka P=0,01, Schody P=0,001, Hráz P<0,001). Podíl perlooček v potravě ryb se nelišil mezi hrázovou oblastí a středem nádrže (lokalita Schody; Tukey; P=0,57). Leptodory byly nejvíce konzumovány v horní části nádrže na lokalitě Babka, a tak se významně lišil podíl v potravě oukleje ve srovnání s ostatními lokalitami (Tukey; Hráz P<0,001; Schody P=0,002; Přítok P<0,001). V zastoupení detritu, ostatních Cladocer, pakomárů a dalších blíže neidentifikovaných složkách potravy nebyl nalezen v podélném gradientu nádrže významný rozdíl.

Plotice obecná měla sedm dominantních složek potravy, kterými po seřazení dle významnosti byly: detrit, *Daphnia* spp., Trichoptera, *Leptodora* spp., hmyz spadaný na hladinu, ostatní – blíže neidentifikovaná složka potravy a Chironomidae (Obr. 10).

Mezi pohlavími nebyl identifikován významný rozdíl (MM; P=0,53). Pro rok 2014 byly dostupné údaje o konkrétním typu konzumovaného detritu a to minerální detrit a rostlinný detrit. Mezi pohlavími nebyl prokázán rozdíl v konzumaci rostlinného detritu (MM; P=0,30) ani v konzumaci minerálního detritu (MM; P=0,09). Skladba dominantních složek potravy se významně lišila jak mezi pelagickým a litorálním habitatem (MM; P<0,001) tak v podélném gradientu nádrže (MM; P<0,001). V pelagiálu plotice konzumovaly více suchozemského hmyzu (MM; P=0,02) a perlooček (MM; P<0,001). V litorálu zase konzumovaly významně více chrostíků (MM; P=0,02) a detritu (MM; P<0,001). V dalších dominantních složkách potravy nebyl mezi habitaty významný rozdíl. V podélném gradientu nádrže se lišila konzumace perlooček, a detritu ploticemi. Ostatní složky potravy byly ploticemi konzumovány



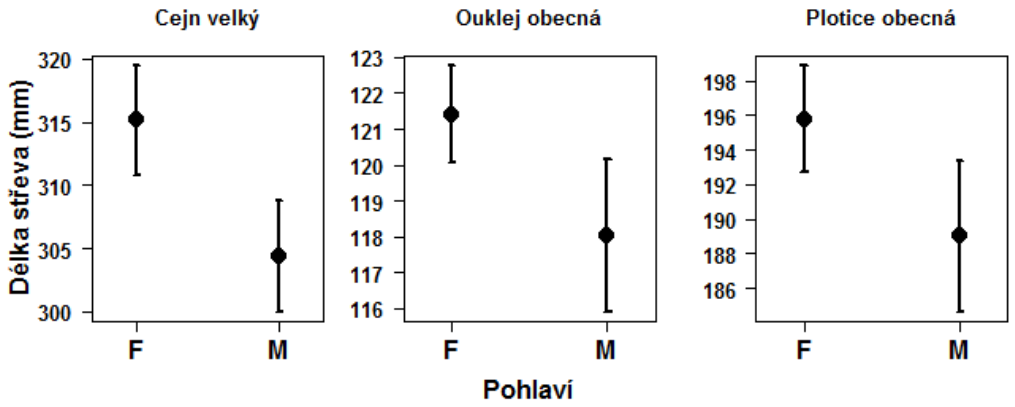
Obrázek 10. Zastoupení hlavních složek potravy v závislosti na pohlaví zjištěné od všech analyzovaných plotic obecných. Zobrazena jsou pozorovaná data bez ovlivnění modelem.

stejně. Nejvíce perlooček konzumovaly plotice v hrázové oblasti a nejméně u přítoku. Jediné dvě lokality, které se nelišily v zastoupení perlooček v zažívadlech plotic byla hrázová oblast a Schody (Tukey, P=0,81). Nejvyšší zastoupení detritu v trávicím traktu plotic bylo u přítokové části nádrže a nejmenší zastoupení bylo v horní části nádrže na lokalitě Babka. Tyto dvě lokality se od sebe významně lišily právě v zastoupení detritu (Tukey, P<0,001). Ostatní lokality se od sebe nelišily v zastoupení detritu.

5.3.4. Délka trávicího traktu v závislosti na pohlaví

V roce 2014 byla měřena délka střeva pro otestování mezipohlavních rozdílů. Pro tuto analýzu bylo změřeno 30/28 (samic/samců) střev cejna velkého, 106/50 střev oukleje obecné a 70/33 střev plotice obecné.

U žádného druhu nebyl prokázán mezipohlavní rozdíl v celkové délce střeva (cejn velký, LM; P=0,09, ouklej obecná, LM; P=0,20, plotice obecná, LM; P=0,22; Obr. 11). Největší podíl variability vysvětlila SL, to znamená, že na délku střeva má zásadní vliv délka jedince a ne jeho pohlaví.



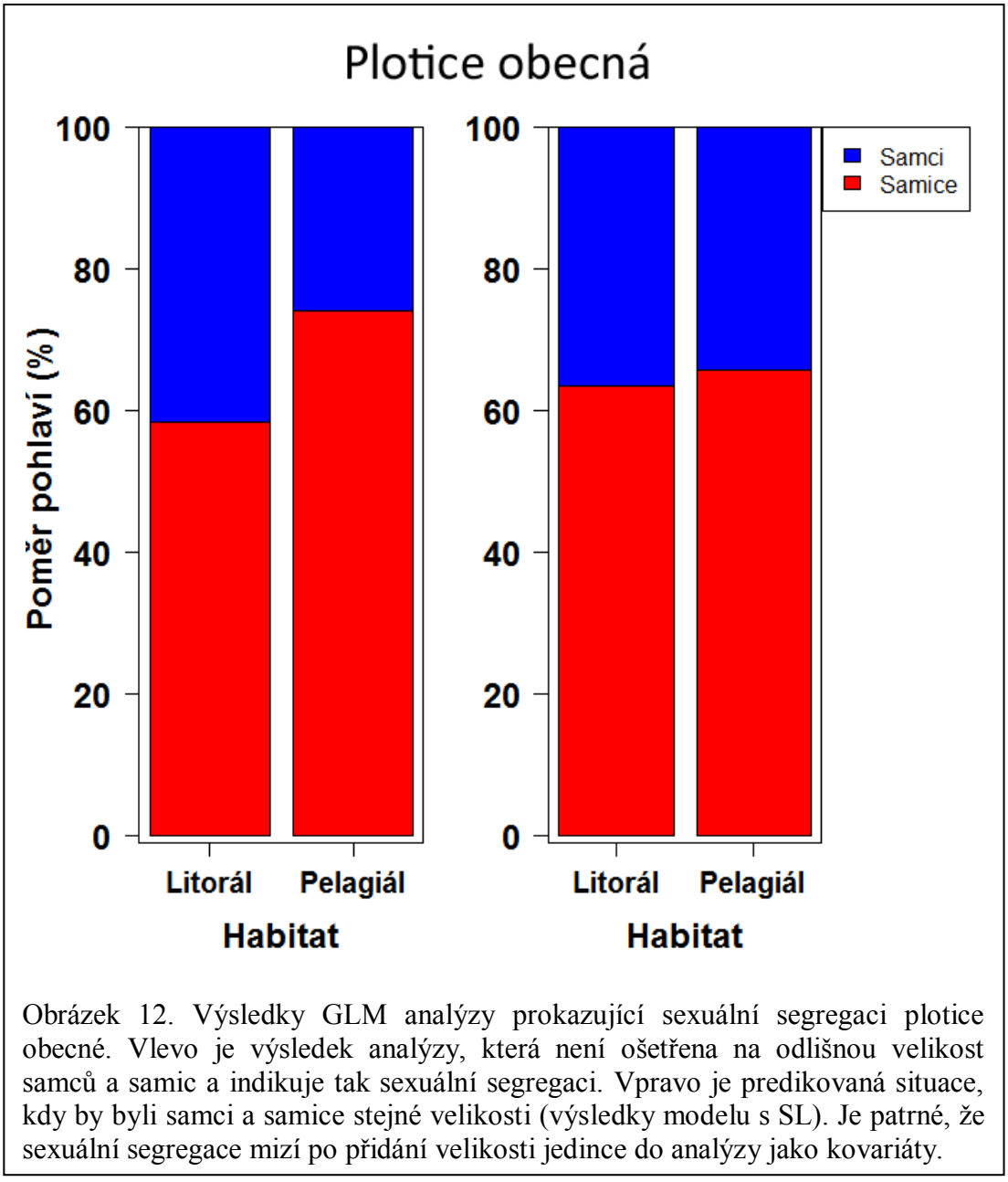
Obrázek 11. Celková délka střeva v závislosti na pohlaví ryby u třech studovaných druhů. Grafy představují hodnoty ošetřené na kovariátu SL. Zobrazené hodnoty jsou průměr ± SE.

5.4. Prostorová sexuální segregace ve VN Římov

Na základě otestování předpokladů, které mohou být zodpovědné za sexuální segregaci, vidíme, že byly nalezeny mezipohlavní rozdíly, které by mohly vést až k prostorovému oddělení obou pohlaví. Tento předpoklad byl otestován na 4830 jedincích třech druhů ryb. Z toho bylo 444/309 (samic/samců) cejnů velkých, 1265/915 jedinců oukleje obecné a 1200/706 plotic obecných (bližší počty velikosti vzorků viz Příloha 3). Data o úlovcích byla dostupná z let 2009 – 2016.

U cejna velkého nebyl v datech z let 2009 – 2016 nalezen průkazný rozdíl ve využívání habitatů římovské nádrže mezi samci a samicemi a to ani v podélném gradientu nádrže (GLM; P=0,43) ani mezi pelagickým a litorálním habitatem (GLM;P=0,38). U cejna velkého se tedy neliší využívání prostoru římovské nádrže v závislosti na pohlaví.

Samci i samice oukleje obecné využívají prostor římovské nádrže opět podobně. Výskyt samců a samic se nelišil jak v podélném gradientu nádrže (GLM; P=0,63), tak ani mezi pelagiálem a litorálem (GLM; P=0,11).



Obrázek 12. Výsledky GLM analýzy prokazující sexuální segregaci plotice obecné. Vlevo je výsledek analýzy, která není ošetřena na odlišnou velikost samců a samic a indikuje tak sexuální segregaci. Vpravo je predikovaná situace, kdy by byli samci a samice stejné velikosti (výsledky modelu s SL). Je patrné, že sexuální segregace mizí po přidání velikosti jedince do analýzy jako kovariáty.

Každé z pohlaví plotice obecné využívá významně odlišně prostor římovské nádrže. Více samic se vyskytuje v pelagickém habitatu než v litorálním (GLM; $P<0,001$). V podélném gradientu nádrže se nijak neprojevuje sexuální segregace (GLM; P=0,72). Žádný ze sledovaných abiotických (kyslík, teplota, průhlednost vody) či biotických faktorů (přítomnost predátorů, potravní nabídka) nemá na sexuální segregaci průkazný vliv (GLM; vždy $P>0,05$). Jako významný efekt ovlivňující sexuální segregaci se ukazuje velikost ryby. Model sestavený i s kovariátou SL, která testovala vliv pohlavního dimorfismu na sexuální segregaci prokázal, že v případě, kdy by byly za stanovených podmínek samci i samice podobné velikosti, tak by k sexuální segregaci nedošlo. Po přidání velikosti jedince jako kovariáty do analýzy zmizí rozdíly v poměru pohlaví mezi habitaty (GLM; $P=0,66$; Obr. 12). Znamená to tedy, že pohlavní dimorfismus plotice obecné.(viz kap 5.2) má zásadní vliv na vytvoření sexuální segregace.

6. Diskuze

Výsledky této práce prokázaly, že existují významné rozdíly ve věkové struktuře i velikosti mezi samci a samicemi u třech druhů našich široce rozšířených kaprovitých ryb. U cejna velkého byl prokázán mezipohlavní rozdíl ve složkách potravy, které tvořily největší zastoupení v trávicím traktu. Všechny tyto předpoklady odráží odlišné životní historie každého z pohlaví a mohou v důsledku způsobit, že dojde k sexuální segregaci (Ruckstuhl and Clutton-Brock, 2005; Wearmouth and Sims, 2008; Winemiller and Rose, 1992). Tato práce prokázala prostorovou sexuální segregaci u plotice obecné (přehled výsledků viz Příloha 2).

U oukleje obecné a plotice obecné se podařilo prokázat odlišný průměrný věk v závislosti na pohlaví (Obr. 3). U cejna velkého nebyl tento jev potvrzen, nicméně podobná tendence ke starším samicím byla patrná. Příčin proč se samice dožívají vyššího věku, je hned několik. Jednak za to může být zodpovědná vyšší hladina androgenů u samců, protože ty působí jako imunosupresor a samci jsou tak náchylnější k patogenům (Hillgard and Wingfield, 1997). Hladina testosteronu navíc ovlivňuje i behaviorální projevy jedinců. Vyšší hladina androgenů může mít za následek sníženou reakci na akutní ohrožení predátorem (Giles and Huntingford, 1984; Johnsson et al., 2001). Další z faktorů ovlivňující délku života je rychlost dospívání. Jedinci, kteří dospívají dříve, mají zpravidla kratší život (Winemiller and Rose, 1992). Samice dospívají o sezónu později, a tak by měly mít i delší dobu dožití (Vollestad and L'Abée-Lund, 1987; Winemiller and Rose, 1992; Závěta, 1986). Oddálení dospívání využívají samice k dosažení co největší tělesné velikosti před růstovou plató fází, která přichází po nástupu dospělosti. Větší tělesná velikost jim zaručí větší plodnost (Oliveira, 1999; Winemiller and Rose, 1992; Závěta, 1986). V neposlední řadě zde svou roli sehrává fakt, že samci jsou u kaprovitých ryb v průběhu tření náchylnější k mortalitám než samice, jelikož stráví více času na trdlišti, a tím se více vyčerpávají (Mackay and Mann, 1969; Vollestad and L'Abée-Lund, 1987). Jamet and Desmolles, (1994) diskutují i možnost, že délka života samců a samic může být geneticky podmíněná. Horší přežívání samců ze sezóny na sezónu má za následek vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic a to zejména u starších věkových kohort (Baruš and Oliva, 1995b; Mann, 1973; Reichard et al., 2014). To se potvrdilo i v případě této práce, jelikož poměr pohlaví úlovku byl významně vychýlen ve prospěch samic a to zejména u starších věkových kategorií (Obr. 4). Poměr pohlaví v neprospěch samců je kompenzován jejich

dřívějším dospíváním a také tím, že se samice zpravidla netře každý rok, a proto může být poměr pohlaví na trdlišti blízký jedné (Baruš and Oliva, 1995a; Goldspink, 1979).

Je však nutné poznamenat, že k odlovu ryb bylo použito tenat, jakožto pasivní lovné metody. Ta má určitá úskalí. Aktivnější ryby se do tenat loví s vyšší pravděpodobností (Hansson and Rudstam, 1995). Takže v případě, že by samice měly vyšší motorickou aktivitu než samci, tak by se lovilo více samic. Stejně tak je odlov tenaty velikostně selektivní a větší ryby se loví častěji (Finstad et al., 2000; Prchalová et al., 2009). Z výsledků této práce vyplývá větší velikost samic než samců, a tak by samice mohly mít vyšší pravděpodobnost ulovení. Vzhledem k tomu, že výsledný poměr pohlaví je vychýlený i u prací, které používaly aktivní lovné metody (zátahová síť - Mackay and Mann, 1969; elektrolov - Mann, 1973), tak lze konstatovat, že populace kaprovitých ryb je ve VN Římov opravdu vychýlená v poměru pohlaví ve prospěch samic a nedošlo k zásadnímu zkreslení získaných dat použitou metodou.

Tato práce prokázala, že samice cejna velkého, oukleje obecné a plotice obecné jsou větší než samci a to jak absolutně, tak i v rámci věkových kategorií, což potvrzuje, že samice mají rychlejší růst než samci (Obr. 5). Tato zjištění jsou v souladu s již dříve publikovanými pracemi (Jamet and Desmolles, 1994; Mann, 1973; Stejskal et al., 2009). Samice se snaží dosáhnout maximální velikosti, aby maximalizovaly svou investici do potomstva (Oliveira, 1999; Vrtílek and Reichard, 2014). Vztah plodnosti samice a její tělesné velikosti je exponenciální a více zakřiven než u samců (Mann, 1973; Papageorgiou, 1979; Závěta, 1986). Mezipohlavní rozdíly ve velikosti lze sledovat v prostředí, které je bohaté na potravu a naplňuje všechny požadavky druhu (Leonardos et al., 2005). V případě, že druh obývá méně optimální prostředí, tak mezipohlavní rozdíly ve velikosti těla nemusí být detekovatelné (Leonardos et al., 2005). Z toho plyne, že VN Římov má relativně uspokojivé podmínky pro růst zkoumaných třech druhů. Jeden z faktorů, který může být zodpovědný za velikostní rozrůznění samců a samic je odlišná délka hladovění v průběhu reprodukce. V průběhu tření nedochází k příjmu potravy (Všetičková et al., 2014; Závěta, 1986). Je známo, že u kaprovitých ryb samci stráví více času v místě trdliště než samice (Šmejkal et al., 2017b), a tak jsou samci po delší dobu potravně deprivovaní a následně mohou růst pomaleji (Všetičková et al., 2014; Závěta, 1986). Svoji roli v odlišné rychlosti růstu může sehrát i odlišná efektivita trávení. U živorodky duhové bylo prokázáno, že se liší aktivita trávicích enzymů mezi pohlavími (Thongprajukaew and Kovitvadhi, 2013). U platýze limandy mají samice těžší zažívací trakt (Temming and Hammer, 1994). Tyto

práce ukazují, že by samice mohly být schopny přijímanou potravu inkorporovat efektivněji než samci.

Velikostní struktura se u cejna velkého nelišila mezi habitaty ani v rámci pohlaví. Naopak u plotice a u oukleje se významně lišila velikostní struktura jedinců v rámci pohlaví mezi habitaty (Obr. 6). Průměrná velikost plotic obecných byla největší u pelagických samic následované litorálními samicemi a až poté byli pelagičtí samci, kteří byli významně větší než litorální samci. Pelagičtí samci měli podobnou velikost jako litorální samice. Za platnosti hypotézy, že v případě alespoň malého rizika predace pelagiál obývají větší jedinci (Brabrand and Faafeng, 1993), je zajímavé pozorovat samce o velikosti litorálních samic v pelagiálu. Naznačuje to tedy, že by mohl existovat mezipohlavní rozdíl v reakci na riziko predace, kdy samci mají snížený práh rizika ve srovnání se samicemi. To podporují i studie provedené na pstruzích potočních (Johnsson et al., 2001) nebo na koljuškách tříostných (Giles and Huntingford, 1984). Samci se vystavují riskantnějšímu prostředí již v menších velikostech než samice a to může být jeden z důvodů odlišné věkové struktury v závislosti na pohlaví (diskutováno výše).

Samci i samice měli u všech třech zkoumaných druhů shodně naplněné střevo (Obr. 7). Tím se nepotvrdil předpoklad, že by samice měly mít více naplněný trávicí trakt, aby mohly více investovat do svého potomstva případně do růstu (např. Rodriguez-Cabello et al., 2007; Sano, 1993). Absence rozdílů může být způsobena mimo jiné i tím, že společenstva byla vzorkována pouze v druhé polovině dne (soumrak,noc a úsvit). Ryby ve stojatých vodách podnikají diurnální migrace (Vašek et al., 2009), jejichž následkem je významný rozdíl v typu přijímané potravy (Haertel and Eckmann, 2002),a tak vzorkování pouze jednou za den může vést ke zkreslení zjištěných výsledků o potravě ryb (Haertel and Eckmann, 2002). Dalším faktem je, že ryba může být ulovena do tenata již večer a než dojde k vytáhnutí tenata druhý den ráno, tak může dojít k vyprázdnění alespoň části střeva. To vše jsou faktory, které vnáší do analýzy určitou míru nejistoty.

Diverzita potravy, tedy množství odlišných typů potravy v trávicím traktu, se mezi samci a samicemi nelišila u žádného ze zkoumaných druhů. Podobně tak Sano, (1993) uvádí shodnou potravu u samců a samic mořského písečníka ocasoskvrnného. Nicméně ten samý autor nalezl významný rozdíl mezi pohlavími v množství přijímané potravy, což se v této práci neprokázalo. Kromě možnosti, že se v potravě samci a samice významně neliší a za odlišný růst jsou odpovědné jiné faktory, tak podobně jako

u naplněnosti střeva může být důvodem nenalezení mezipohlavního rozdílu to, že sběr dat pro analýzy proběhl od západu slunce do úsvitu (Haertel and Eckmann, 2002). Za zmínku stojí, že u plotice obecné byl prokázaný významný rozdíl v diverzitě potravy mezi pelagickým a litorálním habitatem (bez rozdílu pohlaví). Jedinci, kteří byli uloveni v pelagiálu, měli méně diversifikovanou potravu. To může být způsobeno tím, že v litorálu se plotice orientují na jiný typ potravy než v pelagiálu, jak uvádí již dříve publikované práce (Haertel and Eckmann, 2002; Vašek et al., 2003). Přechod na jiný typ potravy může být výhodný z hlediska zisku energie pro rozmnožování. Titova (1965) uvádí, že samice v lokalitě, ve které konzumovaly více planktonu, měly vyšší plodnost v porovnání s jinou lokalitou, kde konzumovaly více detritu (Titova, 1965, podle Mackay and Mann, 1969).

Na rozdíl od diverzity potravy, analýza dominujících složek potravy odhalila významný rozdíl mezi samci a samicemi cejna velkého (Obr. 8). U zbylých dvou druhů měli samci i samice podobné dominantní složky potravy (Obr. 9 a 10). Odlišné dominantní složky potravy naznačují, že potravní nika samců a samic by mohla být rozdělená. Samci se lišili zejména ve větším obsahu planktonu v zažívadlech (Copepoda, *Daphnia* spp.) a také vyšším podílem detritu v trávicím taktu než samice. Samice konzumovaly více, nepochybně výživnějších (Wissing and Hasler, 1971), pakomárů než samci. Naznačuje to tedy, že samci preferují více planktonickou potravu navíc složenou z významně více malých druhů planktonu než samice (Copepoda a *Daphnia* spp.). *Daphnia* spp. je zde uváděna jako malý druh planktonu, jelikož velcí jedinci větší než 0,71 mm netvoří více než 10 % populace v římovské nádrži (Seda and Kubečka, 1997). V průběhu analýzy potravy nebyli jedinci perlooček měřeni, ale jejich malá velikost byla zjevná v průběhu determinace potravy vzorků z roku 2014, kdy jsem tuto činnost prováděl osobně. Vyšší podíl detritu v zažívadlech samců je pravděpodobně způsoben méně efektivním odfiltrováním bentických organismů od detritu. Můžeme se tedy domnívat, že samci cejna velkého jsou oproti samicím ve výběru potravy méně selektivní.

Skutečnost, že samci cejna velkého konzumují více drobného planktonu a mají v trávicí soustavě více detritu, naznačuje, že by mohli mít významně hustší žaberní aparát než samice. Další alternativou je častější vědomé nastavení žaberního aparátu samců k filtraci jemnějších částic (Hoogenboezem et al., 1991), což by vysvětlovalo vyšší zastoupení malých planktonických organismů, ale už by méně vysvětloval vyšší

podíl detritu v trávicí soustavě. Na analýze žaberních aparátů se v současné době pracuje (D. Bartoň, v přípravě na HBÚ BC AV ČR).

Tato práce prokázala, že délka střeva je u zkoumaných druhů stejná u obou pohlaví (Obr. 11). Neprokázal se tedy předpoklad o rozrůzněnosti délky střeva, která by vypovídala o efektivnějším využití potravy jednoho z pohlaví (Temming and Hammer, 1994). Nicméně je nutné poznamenat, že ve srovnání s ostatními analýzami této práce, bylo testování délky střeva provedeno na relativně malém vzorku ryb (58 cejnů velkých 156 ouklejí obecných a 103 ploticí obecných). Tyto údaje byly odebírány jen z roku 2014 a poškozená střeva při vyjmutí z těla ryby nebo zpracování potravy nebyla zahrnuta do analýzy. Proto by bylo vhodné pro prokázání či vyvrácení tohoto rozdílu pokračovat v dalším sběru dat.

V prostoru VN Římov byla prokázána prostorová sexuální segregace mezi samci a samicemi plotice obecné (Obr. 12). Příčin sexuální segregace u plotice obecné bude pravděpodobně několik. Jednou z nich bude motivace obývat pelagický habitat jako potravně výhodné prostředí. Svou roli v obývání pelagického habitatu sehrává riziko predace, jelikož pelagiál je méně komplexní prostředí ve srovnání s litorálem a roste tak riziko spatření predátorem (Brabrand and Faafeng, 1993; Holker et al., 2002; Lammens et al., 1992). Na to ryby reagují tak, že se většina ryb odváží do pelagiálu až za snížených světelných podmínek, kdy nejsou tak snadno detekovatelné (Vašek et al., 2009). Navíc větší jedinci mají vyšší tendenci obývat toto rizikovější prostředí (Brabrand and Faafeng, 1993; Vašek et al., 2008) a to zejména pokud přesáhnou určitou limitní velikost, která sníží jejich ohrožení predátory (Lammens et al., 1992). Tato práce prokázala, že samice jsou u zkoumaných druhů větší a mají rychlejší růst než samci a to pravděpodobně z důvodu vyšších investic do reprodukce. Tato větší tělesná velikost samic plotice obecné může mít jako vedlejší efekt to, že se mohou častěji vydávat do pelagického habitatu (Lammens et al., 1992). To naznačuje i analýza provedená v této práci, kdy v modelu kontrolujícím na odlišnou velikost samců a samic zmizí rozdíl v poměru pohlaví mezi habitaty (Obr 12 v pravo). Tato sexuální segregace je tedy vytvořena na základě odlišné velikosti a nesouvisí přímo s pohlavím. Sexuální segregace jejíž příčinou je odlišná velikost byla již popsána u dropa velkého (*Otis tarda*), kdy samci jakožto tělesně velcí jedinci mají jiné termoregulační požadavky než samice (Alonso et al., 2015). Ty vedou k odlišnému využívání prostoru mezi pohlavími. Sexuální dimorfismus je i nutnou podmínkou pro sexuální segregaci u vačnatců (MacFarlane and Coulson, 2006).

Vašek et al.,(2009) zjistili, že se v římovské nádrži přes den vyskytují v pelagickém habitatu větší jedinci plotice obecné a s klesající intenzitou světla roste v pelagiálu zastoupení menších plotic. Pokud vezmeme v potaz výsledky této práce, tak se lze domnívat, že by sexuální segregace byla ještě výraznější přes den, kdy jsou v pelagiálu největší jedinci (Vašek et al., 2009), právě kvůli tomu, že největšími pelagickými jedinci plotice byly převážně samice. Samci by tak pravděpodobně připlouvali do pelagiálu v pozdějších hodinách, jelikož jsou menší. Mohlo by tedy docházet k podobnému schématu sexuální segregace jako u živorodky duhové. U té bylo prokázáno, že samice obývají ve větší míře potravně bohatší habitaty v porovnání se samci a to i přes riziko predace (Croft et al., 2006). Nicméně dalším faktorem, který žene samice živorodky duhové do riskantních habitatů je přílišná dotěrnost samců (Croft et al., 2006; Darden and Croft, 2008) a tu můžeme u plotice obecné v období mimo rozmnožování vyloučit.

Je nutné poznamenat, že přítomnost predátorů ani potravní nabídka neměli na sexuální segregaci významný vliv. To může být způsobeno tím, že vzorek rybího společenstva použitý pro tuto práci obsahoval pouze 13 jedinců rybích predátorů větších než 50 cm (tři candáti obecní, šest sumců velkých a čtyři jedinci štiky obecné), což je velikost, kdy představují riziko pro většinu dospělých kaprovitých ryb. To jsou nízké hodnoty pro zjišťování statisticky významných vlivů. Navíc jsou odhady množství velkých jedinců dravých ryb podhodnocené, jelikož zvolená metodika tenatních odlovů nezachycuje reprezentativně jedince teritoriálních druhů jako je štika obecná (Holmgren, 1999) a velkých ryb obecně (Šmejkal et al., 2015). Nízký počet velkých dravců ve VN Římov může být mimo jiné zapříčiněn i pytláctvím, kdy je lov cíleně zaměřen na velké dravé ryby (Vašek et al., 2013).

Žádný druh potravní nabídky neměl na sexuální segregaci významný vliv. To je v souladu se zjištěním, že se dominantní složky potravy mezi pohlavími plotice obecné nelišily. Nicméně potravní nabídka nebude jediný mechanismus zodpovědný za sexuální segregaci. Její vliv nemusel být prokázán i z toho důvodu, že data o potravní nabídce byla dostupná jen za tři sezóny, kdy byla potravní nabídka sledována. Navíc není výjimkou, že na distribuci ryb nemá potravní nabídka významný vliv (Lewin et al., 2004).

Teplota vody neměla významný vliv na sexuální segregaci plotic. Teplota vody významně ovlivňuje efektivitu trávení a rychlost růstu ryb (Hardewig and Van Dijk, 2003) a tak by se dalo předpokládat, že samice, jakožto rychleji rostoucí jedinci, by

mohly preferovat vyšší teploty než samci. Dále má teplota zásadní roli v předreprodukčním období k dozrávání gamet (Gvoždík, 2005; Kjesbu, 1994). Nevýznamný efekt teploty na sexuální segregaci však může být dán i tím,, že v průběhu sledovaného období byly zaznamenány teploty v poměrně úzkém rozmezí a to mezi 17,1 – 22,9 °C.

U oukleje obecné nebyla prokázána sexuální segregace. To může být dáno tím, že jde o malý a krátkověký druh v porovnání s ploticí obecnou či cejnem velkým. Pravděpodobně proto nemá sexuální segregace pro tento druh význam. To je ovšem v rozporu s prací, která zkoumala sexuální segregaci u jiného krátkověkého druhu a to u střevle potoční (Griffiths et al., 2014). Autoři sice zjistili, že samci tvoří častěji stejnopohlavní hejna než samice, ale nedokázali přesněji vysvětlit, proč k tomuto jevu dochází. Navíc použili čipované jedince, v polopřirozených podmínkách, což je významněji citlivější metoda k nalezení rozdílů, než studium přirozených populací pomocí pasivního lovného prostředku. Svoji roli může sehrát i odlišná ekologiestřevle potoční od oukleje obecné. Tato práce tedy nenaznačuje, že by ouklej obecná byla sexuálně segregovaná.

Cejn velký není pohlavně segregovaným druhem. V rámci VN Římov je populace cejna tvořena hlavně velkými jedinci (Šmejkal et al., 2015), kteří již nejsou z hlediska predace rybími predátory tolik zranitelní (Lammens et al., 1992). Tato práce nepřímo prokázala, že mortalita samců a samic cejna velkého je s rostoucím věkem podobná. Pravděpodobně i proto mají obě pohlaví v pelagiálu i v litorálu podobně velké jedince v rámci jednoho pohlaví, jelikož nedochází k vyšší mortalitě velkých samců, jako tomu je u plotice či oukleje (Obr. 4). Riziko predace tedy není nijak limitujícím faktorem ani pro jedno z pohlaví, a tak může cejn velký obývat pelagický habitat i za dobrých světelných podmínek, což prokázala dříve publikovaná práce (Vašek et al., 2009). Ta potvrdila, že cejn velký nepodniká diurnální horizontální migrace mezi pelagiálem a litorálem jako ouklej obecná nebo plotice obecná (Vašek et al., 2009). Navíc cejn velký dospívá ve velikostech obvykle kolem 15 – 20 cm (Backiel and Zawisza, 1968), což je již blízko hranice, kdy by neměl být tolik ohrožen bolenem, okounem, candátem i štikou (Lammens et al., 1992).

Znalosti získané studiem sexuální segregace mají praktický význam např. pro úspěšné zvládnutí ochranářského managementu (Mucientes et al., 2009; Paxton and Fletcher, 1999). V praxi by se tyto znalosti mohly uplatnit pro vytvoření

chráněných rybích oblastí, kde by byl znemožněn rybolov. Nicméně tato práce studovala tři běžné druhy ryb, a tak není třeba pro ně v současných podmínkách České republiky vytvářet záchranný management. Naopak tato znalost může pomoci pro zefektivnění managementu biomanipulačních opatření ve vodárenských nádržích založených na odlovu planktonofágních druhů ryb. Odlov by se mohl provádět v místech s vyšším podílem samic, a tak účinněji snižovat rybí obsádku „nežádoucích" planktonofágních druhů.

Rozlišování pohlaví a mezipohlavní rozdíly bývají často v ichtyologických pracech zanedbávány a pokud je jim věnována pozornost tak především v reprodukčním období (Hanson et al., 2008).Tato práce prokázala, že je třeba zahrnout do popisu rybích společenstev i vliv pohlaví, což vede k detailnějšímu poznání ekologie rybích společenstev.

7. Seznam citované literatury

Abrahams, M. V., Dill, L.M., 1989. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. Ecology 70, 999–1007.

Aldvén, D., 2016. Migration in anadromous Brown trout. Department of Bilogical and Environmental Sciences, University of Gothenburg.

Alonso, J.C., Salgado, I., Palacín, C., 2015. Behavioral thermal tolerance may cause sexual segregation in sexually dimorphic species living in hot environments. Behav. Ecol. 00, 1–8.

Applegate, V.C., 1950. Natural history of the Sea lamprey, Petromyzon marinus, in Michigan. Contrib. from Inst. Fish. Res. Michigan Dep. Conserv. Spec. Sci. Rep. - Fish. 55 252.

Arnquist, G., Rowe, L., 2005. Sexual conflict. Princeton University Press.

Backiel, T., Zawisza, J., 1968. Synopsis of biological data on the bream Abramis brama (Linnaeus, 1758). FAO Fish. Synopsis No. 36 121 pp.

Baruš, V., Oliva, O. (Eds.), 1995a. Fauna ČR a SR/ Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes) (2), 1st ed. ed. Academia, Praha.

Baruš, V., Oliva, O. (Eds.), 1995b. Fauna ČR a SR/Mihulovci a Ryby (1). Academia, Praha.

Bisazza, A., Marconato, A., 1988. Female mate choice, male-male competition and parental care in the river bullhead, Cottus gobio L. (Pisces, Cottidae). Anim. Behav. 36, 1352–1360.

Bisazza, A., Pilastro, A., 1997. Small male mating advantage and reversed size dimorphism in poeciliid fishes. J. Fish Biol. 50, 397–406.

Bon, R., Campan, R., 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: A defense of an ontogenetic approach. Behav. Processes 38, 131–154.

Brabrand, Å., Faafeng, B., 1993. Habitat shift in roach (Rutilus rutilus) induced by pikeperch (Stizostedion lucioperca) introduction: Predation risk versus pelagic behaviour. Oecologia 95, 38–46.

Copp, G.H., Britton, R.J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E., Stakenas, S., 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish silurus glanis in its native and introduced ranges. Fish Fish. 10, 252–282.

Croft, D.P., Botham, M.C., Krause, J., 2004. Is sexual segregation in the guppy, Poecilia reticulata, consistentwith the predation risk hypothesis? Environ. Biol. Fishes 71, 127–133.

Croft, D.P., Morrell, L.J., Wade, A.S., Piyapong, C., Ioannou, C.C., Dyer, J.R.G., Chapman, B.B., Wong, Y., Krause, J., 2006. Predation risk as a driving force for sexual segregation: a cross-population comparison. Am. Nat. 167, 867–78.

Cullen, P., McCarthy, T.K., 2007. Eels (Anguilla anguilla (L.)) of the lower River Shannon, with particular reference to seasonality in their activity and feeding ecology. Biol. Environ. 107, 87–94.

Darden, S.K., Croft, D.P., 2008. Male harassment drives females to alter habitat use and leads to segregation of the sexes. Biol. Lett. 4, 449–451.

Darwin, C., 1859. The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favored races in the struggle for life.

EN14757, 2005. Water quality - Sampling of fish with multi-mesh gillnets.

Faraway, J., 2016. faraway: Functions and Datasets for Books. R Packag. version 1.0.7.

Finstad, A.G., Jansen, P.A., Langeland, A., 2000. Gillnet selectivity and size and age structure of an alpine Arctic char (Salvelinus alpinus) population. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57, 1718–1727.

Flegr, J., 2007. Úvod do evoluční biologie. Academia, Praha.

Gans, C., 1996. An overview of parental care among the Reptilia. Adv. Study Behav. 25, 145–157.

Giles, N., Huntingford, F., 1984. Predation risk and inter-population variation in antipredator behaviour in the three-spined stickleback, Gasterosteus aculeatus L. Anim. Behav. 32, 264–275.

Goldspink, C.R., 1979. The population density, growth rate and production of roach Rutilus rutilus (L.) in Tjeukemeer, The Netherlands. J. Fish Biol. 473–498.

Gozlan, R.E., Flower, C.J., Pinder, A.C., 2007. Reproductive success in male sunbleak, a recent invasive fish species in the U .K . J. Fish Biol. 62, 131–143.

Griffiths, S.W., Orpwood, J.E., Ojanguren, A.F., Armstrong, J.D., Magurran, A.E., 2014. Sexual segregation in monomorphic minnows. Anim. Behav. 88, 7–12.

Gross, M.R., Sargent, R.C., 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. Am. Zool. 25, 807–822.

Gvoždík, L., 2005. Does reproduction influence temperature preferences in newts? Can. J. Zool. 83, 1038–1044. doi:10.1139/z05-096

Haertel, S.S., Eckmann, R., 2002. Diel diet shift of roach and its implications for the estimation of daily rations. J. Fish Biol. 60, 876–892.

Hanel, L., Lusk, S., 2005. Ryby a mihule České republiky. Rozšíření a ochrana. ČSOP, Vlašim.

Hanson, K.C., Gravel, M.A., Graham, A., Shoji, A., Cooke, S.J., 2008. Sexual Variation in Fisheries Research and Management: When Does Sex Matter? Rev. Fish. Sci. 16, 421–436.

Hansson, S., Rudstam, L.G., 1995. Gillnet catches as an estimate of fish abundance: a comparison between vertical gillnet catches and hydroacoustic abundances of Baltic Sea herring (Clupea harengus) and sprat (Sprattus sprattus). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 83, 75–83.

Hardewig, I., Van Dijk, P.L.M., 2003. Is digestive capacity limiting growth at low temperatures in roach? J. Fish Biol. 62, 358–374.

Hillgard, N., Wingfield, J., 1997. Testosteron and Immunosuppresion in Vertebrates: Implications in Parasite-Mediated Sexual Selection, in: Beckage, N.E. (Ed.), Parasites and Pathogens. Springer, pp. 143–155.

Hladík, M., Kubečka, J., 2004. The effect of water level fluctuation on tributary spawning migration of reservoir fish. Ecohydrol. Hydrobiol. 4, 449–457.

Holčík, J., Hensel, K., 1972. Ichtyologická príručka. Vydavaťelstvo Obzor, Bratislava.

Holker, F., Haertel, S.S., Steiner, S., Mehner, T., 2002. Effects of piscivore-mediated habitat use on growth, diet and zooplankton consumption of roach: An individual-based modelling approach. Freshw. Biol. 47, 2345–2358.

Holmgren, K., 1999. Between-year variation in community structure and biomass-size distributions of benthic lake fish communities. J. Fish Biol. 55, 535–552.

Hoogenboezem, W., 2000. On the feeding biology of bream (Abramis brama). Netherlands J. Zool. 50, 225–232.

Hoogenboezem, W., van den Boogard, J.G.M., Sibbing, F.A., Lammers, E.H.R.R., Terlouw, A., Osse, J.W.M., 1991. A new model of particele retention and branchial sieve adjustment in filter-feeding bream (Abramis brama, Cyprinidae). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48, 7–18.

Horppila, J., Estlander, S., Olin, M., Pihlajamäki, J., Vinni, M., Nurminen, L., 2011. Gender-dependent effects of water quality and conspecific density on the feeding rate of fish - factors behind sexual growth dimorphism. Oikos 120, 855–861.

Jamet, J.L., Desmolles, F., 1994. Growth, reproduction and condition of roach (Rutilus rutilus (L.)), perch (Perca fluviatilis, L.) and ruffe (Gymnocephalus cernuus (L.)) in eutrophic lake Aydat (france). Int. Rev. Hydrobiol. 79, 305–322.

Jarolím, O., Kubečka, J., Čech, M., Vašek, M., Peterka, J., Matěna, J., 2010. Sinusoidal swimming in fishes: The role of season, density of large zooplankton, fish length,

time of the day, weather condition and solar radiation. Hydrobiologia 654, 253–265.

Johnsson, J.I., Sernland, E., Blixt, M., 2001. Sex-specificc aggression and antipredator behaviour in young brown trout. Ethology 107, 587–599.

Kjesbu, O.S., 1994. Time of start of spawning in Atlantic cod (Gadus morhua L) females in relation to vitellogenic oocyte diameter, temperature, fish length and condition. J. Fish Biol. 45, 719–735.

Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.

Kubečka, J., Frouzová, J., Jůza, T., Kratochvíl, M., Prchalová, M., Říha, M., 2010. Metodika monitorování rybích společenstev nádrží a jezer. Biologické centrum AV ČR, v.v.i., České Budějovice.

Kurkilahti, M., 1999. Nordic multimesh gillnets - robust gear for sampling fish populations. University of Turuku, Helsinki.

Lammens, E.H.R.R., Frank-Landman, A., McGillavry, P.J., Vlink, B., 1992. The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. Environ. Biol. Fishes 33, 195–205.

Lappalainen, J., Dörner, H., Wysujack, K., 2003. Reproduction biology of pikeperch (Sander lucioperca (L .)) – a review. Ecol. Freshw. Fish 12, 95–106.

Leonardos, I.D., Kagalou, I., Triantafyllidis, A., Sinis, A., 2005. Life history traits of Ylikiensis roach (Rutilus ylikiensis) in two Greek lakes of different trophic state. J. Freshw. Ecol. 20, 715–722.

Leris, I., Sfakianakis, D.G., Kentouri, M., 2013. Are zebrafish Danio rerio males better swimmers than females ? J. Fish Biol. 83, 1381–1386.

Lewin, W., Okun, N., Mehner, T., 2004. Determinants of the distribution of juvenile sh in the littoral area of a shallow lake. Freshw. Biol. 49, 410–424.

Linfield, R.S.J., 1980. Ecological changes in a lake fishery and their effects on a stunted roach Rutilus rutilus population. J. Fish Biol. 16, 123–144.

Lucas, M.C., Batley, E., Lucas, C., 1996. Seasonal movements and behaviour of adult barbel Barbus barbus, a riverine cyprinid fish: implications for a river management. J. Appl. Ecol. 33, 1345–1358.

Lusk, S., Baruš, V., Vostradovský, J., 1983. Ryby v našich vodách [Fishes in Czech waterbodies], 1st ed. ed. Academia, Praha.

MacFarlane, A.M., Coulson, G., 2006. Sexual segregation in Australian marsupials, in: Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P. (Eds.), Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes. CAMBRIDGE University Press, pp. 254–278.

Mackay, I., Mann, K.H., 1969. Fecundity of two cyprinid fishes in the River Thames, Reading, England. J. Fish. Res. Board Canada 26, 2795–2805.

Magurran, A.E., Maciás Garcia, C., 2000. Sex differences in behaviour as an indirect consequence of mating system. J. Fish Biol. 57, 839–857.

Main, M.B., Weckerly, F.W., Bleich, V.C., 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. J. Mammal. 77, 449 – 461.

Mann, R.H.K., 1973. Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach Rutilus rutilus (L.) in two rivers in southern England. J. Fish Biol. 5, 707–736.

Marentette, J.R., Wang, G., Tong, S., Sopinka, N.M., Taves, M.D., Koops, M.A., Balshine, S., 2011. Laboratory and field evidence of sex biased movement in the invasive round goby. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 2239–2249.

Mariano-Jelicich, R., Botto, F., Martinetto, P., Iribarne, O., Favero, M., 2008. Trophic segregation between sexes in the Black Skimmer revealed through the analysis of stable isotopes. Mar. Biol. 155, 443–450.

Martin, A.R., da Silva, V.M.F., 2004. River dolphins and flooded forest: seasonal habitat use and sexual segregation of botos (Inia geoffrensis) in an extreme cetacean environment. J. Zool. Soc. London 263, 295–305.

Miller, H.C., 1963. The behavior of the Pumpkinseed Sunfish, Lepomis gibbosus (Linneaus), with notes on the behavior of other species of Lepomis and the Pigmy Sunfish, Elassoma evergladei. Behaviour 22, 88–150.

Moore, F., Mabey, S., Woodrey, M., 2003. Priority acess to food in migratory birds: Age, sex and motivational asymmetries, in: Berthold, P., Gwinner, E., Sonnenschein, E. (Eds.), Avian Migration. Springer, Berlin, pp. 281–292.

Mooring, M.S., Rominger, E.M., 2004. Reply: Is the activity budget hypothesis the holy grail of Sexual segregation? Behaviour 141, 521–530.

Mucientes, G.R., Queiroz, N., Sousa, L.L., Tarroso, P., Sims, D.W., 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. Biol. Lett. 5, 156–159.

Myers, J.P., 1981. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. Can. J. Zool. 59, 1527–1534.

Nagy, Š., 1987. The food of Sterlet (Acipenser ruthenus) in the Czechoslovak - Hungarian section of the Danube. Folia Zool. 36, 281–287.

Nunn, A.D., Harvey, J.P., Cowx, I.G., 2007. Variations in the spawning periodicity of eight fish species in three English lowland rivers over a 6 year period, inferred from 0+ year fish length distributions. J. Fish Biol. 70, 1254–1267.

Oliveira, K., 1999. Life history characteristics and strategies of the American eel, Anguilla rostrata. Can. J. Fish. Aquat. 56, 795–802.

Orians, G.H., 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am. Nat. 103, 589–603.

Oxenford, H., Hunte, W., 1999. Feeding habits of the dolphinfish (Coryphaena hippurus) in the eastern Caribbean. Sci. Mar. 63, 303–315.

Papageorgiou, N.K., 1979. The length weight relationship, age, growth and reproduction of the roach Rutilus rutilus (L.) in Lake Volvi. J. Fish Biol. 14, 529–538.

Paxton, C.G.M., Fletcher, J.M., 1999. Sex ratio changes in the long-term Windermere pike and perch sampling program. Ecol. Freshw. Fish 8, 78–84.

Peňáz, M., Prášil, O., 1987. Úhoř říční. ČRS, Praha.

Perrin, N., Mazalov, V., 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of Sex-biased dispersal. Am. Nat. 155, 116–127.

Pitcher, T.J., Parrish, J.K., 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts, in: Behaviour of Teleost Fishes. Chapman and Hall, pp. 363–439.

Prchalová, M., Kubečka, J., Čech, M., Frouzová, J., Draštík, V., Hohausová, E., Jůza, T., Kratochvíl, M., Matěna, J., Peterka, J., Říha, M., Tušer, M., Vašek, M., 2009. The effect of depth, distance from dam and habitat on spatial distribution of fish in an artificial reservoir. Ecol. Freshw. Fish 18, 247–260.

Prchalová, M., Kubečka, J., Vašek, M., Peterka, J., Seďa, J., Jůza, T., Říha, M., Jarolím, O., Tušer, M., Kratochvíl, M., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Hohausová, E., 2008. Distribution patterns of fishes in a canyon-shaped reservoir. J. Fish Biol. 73, 54–78.

Prchalová, M., Mrkvička, T., Kubečka, J., Peterka, J., Čech, M., Muška, M., Kratochvíl, M., Vašek, M., 2010. Fish activity as determined by gillnet catch: A comparison of two reservoirs of different turbidity. Fish. Res. 102, 291–296.

R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Found. Stat. Comput.

Randák, T., Slavík, O., Kubečka, J., Adámek, Z., Horký, P., Turek, J., Vostradovský, J., Hladík, M., Peterka, J., Musil, J., Prchalová, M., Jůza, T., Kratochvíl, M., Boukal, D., Vašek, M., Andreji, J., Dvořák, P., Just, T., Blabolil, P., Říha, M., 2015. Rybářství volných vod, 2 nd. ed. Vodňany : Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, České Budějovice.

Reichard, M., Polačik, M., Blažek, R., Vrtílek, M., 2014. Female bias in the adult sex ratio of African annual fishes: interspecific differences, seasonal trends and environmental predictors. Evol. Ecol. 28, 1105–1120.

Rinchard, J., Kestemont, P., 1996. Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. J. Fish Biol. 49, 883–894.

Robichaud, D., Rose, G.A., 2003. Sex differences in cod residency on a spawning ground. Fish. Res. 60, 33–43.

Rodriguez-Cabello, C., Sánchez, F., Olaso, I., 2007. Distribution patterns and sexual segregations of Scyliorhinus canicula (L .) in the Cantabrian Sea. J. Fish Biol. 70, 1568–1586.

Romey, W.L., Galbraith, E., 2007. Optimal group positioning after a predator attack: the influence of speed, sex, and satiation within mobile whirligig swarms. Behav. Ecol. 19, 338–343.

Ruckstuhl, K.E., Clutton-Brock, T.H., 2005. Sexual segregation and the ecology of the two sexes., Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes. Cambridge University Press.

Ruckstuhl, K.E., Neuhaus, P., 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. Behaviour 137, 361–377.

Říha, M., Kubečka, J., Vašek, M., Seďa, J., Mrkvička, T., Prchalová, M., Matěna, J., Hladík, M., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Hohausová, E., Jarolím, O., Jůza, T., Kratochvíl, M., Peterka, J., Tušer, M., 2009. Long-term development of fish populations in the Římov Reservoir. Fish. Manag. Ecol. 16, 121–129.

Sandheinrich, M.B., Hubert, W.A., 1984. Intraspecific resource partitioning by Yellow Perch (Perca flavescens) in a stratified lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41, 1745–1752.

Sano, M., 1993. Foraging activities and diets of males and females in a haremic sandperch (Pisces: Pinguipedidae). Mar. Ecol. Prog. Ser. 98, 55–59.

Seda, J., Devetter, M., 2000. Zooplankton community structure along a trophic gradient in a canyon-shaped dam reservoir. J. Plankton Res. 22, 1829–1840.

Seda, J., Kubečka, J., 1997. Long-term biomanipulation of Rimov Reservoir (Czech republic). Hydrobiologia 345, 95–108.

Seďa, J., Petrusek, A., Macháček, J., Šmilauer, P., 2007. Spatial distribution of the Daphnia longispina species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. J. Plankton Res. 29, 619–628.

Senior, P., Butlin, R.K., Altringham, J.D., 2005. Sex and segregation in temperate bats. Proc. Biol. Sci. 272, 2467–73.

Shine, R., O'Connor, D., Mason, R.T., 2000. Sexual conflict in the snake den. Behav. Ecol. Sociobiol. 48, 392–401.

Schabetsberger, R., Jersabek, C.D., 2004. Shallow males , deep females : sex-biased differences in habitat distribution of the freshwater calanoid copepod Arctodiaptomus alpinus. Ecography (Cop.). 27, 506–520.

Scharnweber, K., Plath, M., Tobler, M., 2011. Trophic niche segregation between the sexes in two species of livebearing fishes (Poeciliidae). Bull. Fish Biol. 13, 11–20.

Sokolowska, E., Skóra, K.E., 2002. Reproductive cycle and the related spatial and temporal distribution of the ninespine stickleback (Pungitius pungitius L.) in Puck Bay. Oceanologia 44, 475–490.

Srean, P., Almeida, D., Rubio-Gracia, F., Luo, Y., Garcia-Berthou, E., 2016. Effects of size and sex on swimming performance and metabolism of invasive mosquitofish Gambusia holbrooki. Ecol. Freshw. Fish 424–433.

Stejskal, V., Kouřil, J., Musil, J., Hamáčková, J., Policar, T., 2009. Growth pattern of all-female perch (Perca fluviatilis L .) juveniles – is monosex perch culture beneficial? J. Appl. Ichthyol. 25, 432–437.

Steyaert, S.M.J.G., Kindberg, J., Swenson, J.E., Zedrosser, A., 2013. Male reproductive strategy explains spatiotemporal segregation in brown bears. J. Anim. Ecol. 82, 836–845.

Šmejkal, M., Baran, R., Blabolil, P., Vejřík, L., Prchalová, M., Bartoň, D., Mrkvička, T., Kubečka, J., 2017a. Early life-history predator-prey reversal in two cyprinid fishes. Sci. Rep. 7, 1–8. doi:10.1038/s41598-017-07339-w

Šmejkal, M., Ricard, D., Prchalová, M., Říha, M., Muška, M., Blabolil, P., Čech, M., Vašek, M., Jůza, T., Monteoliva Herreras, A., Encina, L., Peterka, J., Kubečka, J., 2015. Biomass and abundance biases in European standard gillnet sampling. PLoS One 10, e0122437.

Šmejkal, M., Ricard, D., Vejřík, L., Mrkvička, T., Vebrová, L., Baran, R., Blabolil, P., Sajdlová, Z., Vejříková, I., Prchalová, M., Kubečka, J., 2017b. Seasonal and daily protandry in a cyprinid fish. Sci. Rep. 1–9.

Šusta, J., 1938. Výživa kapra a jeho družiny rybničné, 2nd ed. ed. Nakladatelsví Československé akademie zemědělské, Praha.

Tarkan, A.S., 2006. Reproductive ecology of two cyprinid fishes in an oligotrophic lake near the southern limits of their distribution range. Ecol. Freshw. Fish 15, 131–138.

Temming, A., Hammer, C., 1994. Sex pecific food consumption of dab (Limanda limanda L.) based on 24h fishery. Arch. Fish. Mar. Res. 42, 123–136.

Thongprajukaew, K., Kovitvadhi, U., 2013. Effects of sex on characteristics and expression levels of digestive enzymes in the adult guppy Poecilia reticulata. Zool. Stud. 52, 1–8.

Titova, K.N., 1965. Contributions to the biology of roach (Rulilus. rutilus (L)). of southern and northern U.S.S.R. Nauchn. Dokl. Vyshej. Sk. Biol. Nauk. 27–31 (in Russian).

Trivers, R.L.L., 1972. Parental investment and sexual selection, in: Sexual Selection and the Descent of Man. pp. 136–179.

Utne-Palm, A.C., Hart, P.J.B., 2000. The effects of familiarity on competitive interactions between threespined sticklebacks. Oikos 91, 225–232.

Vašek, M., Jarolím, O., Čech, M., Kubečka, J., Peterka, J., Prchalová, M., 2008. The use of pelagic habitat by cyprinids in a deep riverine impoundment: Rímov Reservoir, Czech Republic. Folia Zool. 57, 324–336.

Vašek, M., Kubečka, J., 2004. In situ diel patterns of zooplankton consumption by subadult/adult roach Rutilus rutilus, bream Abramis brama, and bleak Alburnus alburnus. Folia Zool. 53, 203–214.

Vašek, M., Kubečka, J., Čech, M., Draštík, V., Matěna, J., Mrkvička, T., Peterka, J., Prchalová, M., 2009. Diel variation in gillnet catches and vertical distribution of pelagic fishes in a stratified European reservoir. Fish. Res. 96, 64–69.

Vašek, M., Kubečka, J., Peterka, J., Čech, M., Draštík, V., Hladík, M., Prchalová, M., Frouzová, J., 2004. Longitudinal and vertical spatial gradients in the distribution of fish within a canyon-shaped reservoir. Int. Rev. Hydrobiol. 89, 352–362.

Vašek, M., Kubečka, J., Sed'a, J., 2003. Cyprinid predation on zooplankton along the longitudinal profile of a canyon-shaped reservoir. Arch. Fur Hydrobiol. 156, 535–550.

Vašek, M., Prchalová, M., Peterka, J., Ketelaars, H.M., Wagenvoort, A.J., Čech, M., Draštík, V., Říha, M., Jůza, T., Kratochvíl, M., Mrkvička, T., Blabolil, P., Boukal, D., Duras, J., Kubečka, J., 2013. The utility of predatory fish in biomanipulation of deep reservoirs. Ecol. Eng. 52, 104–111.

Vašek, M., Prchalová, M., Říha, M., Blabolil, P., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Jůza, T., Kratochvíl, M., Muška, M., 2015. Fish community response to the longitudinal environmental gradient in Czech deep-valley reservoirs : Implications for ecological monitoring and management. Ecol. Indic. 63, 219–230.

Vejřík, L., Matějíčková, I., Sed'a, J., Blabolil, P., Jůza, T., Vašek, M., Ricard, D., Matěna, J., Frouzová, J., Kubečka, J., Říha, M., Čech, M., 2016. Who is who: An anomalous predator-prey role exchange between cyprinids and perch. PLoS One 11, 1–16.

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Modern Applied Statistics with S., Fourth edi. ed. Springer, New York.

Vinegar, A., Hutchison, V.H., Dowling, H.G., 1970. Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus Python (Reptilia, Boidae). Zoologica 55, 19–48, 2 plates.

Vollestad, L.A., L'Abée-Lund, J.H., 1987. Reproductive biology of stream-spawning roach, Rutilus rutilus. Environ. Biol. Fishes 18, 219–227.

Vrtílek, M., Reichard, M., 2014. Highly plastic resource allocation to growth and reproduction in females of an African annual fish. Ecol. Freshw. Fish 1–13.

Všetičková, L., Janáč, M., Vašek, M., Roche, K., Jurajda, P., 2014. Non-native western tubenose gobies Proterorhinus semilunaris show distinct site, sex and age-related differences in diet. Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. 414, 1–19.

Wearmouth, V.J., Sims, D.W., 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. Adv. Mar. Biol. 54, 107–170.

Webb, J., Hawkins, A.D., 1989. Movements and spawning behaviour of adult salmon in the Girnock burn, a tributary of the Aberdeenshire Dee, 1986. Scottish Fish. Res. Rep. 1–42.

Wedekind, C., 1996. Lek-Like spawning behaviour and different female mate preferences in Roach (Rutilus rutilus). Behaviour 133, 681–695.

Wedekind, C., 1992. Detailed information about parasites revealed by sexual ornamentation. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 247, 169–174.

Wheeler, B., Torchiano, M., 2016. lmPerm: Permutational Tests for Linear Models. R Packag. version 2.1.0.

Winemiller, K.O., Rose, K.A., 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. Can. J. Fish. Aquat. 49, 2196–2218.

Wissing, T.E., Hasler, A.D., 1971. Intraseasonal change in caloric content of some freshwater invertebrates. Ecology 52, 371–373.

Závěta, J., 1986. Cejn velký. Český rybářský svaz, Praha.

Zwach, I., 2013. Obojživelníci a plazi České republiky. GRADA Publishng, Praha.

Seznam zkratek

BC AV ČR – Biologické centrum Akademie věd České republiky v.v.i.

ČSN – česká norma

ČR – Česká republika

Dom. - dominantní

EN – evropská norma

F – („female“) – samice

F-L – samice v litorálním habitatu

F-P – samice v pelagickém habitatu

GLM – generalizovaný lineární model

HBÚ – Hydrobiologický ústav Akademie věd Čr

kap. - kapitola

ks - kusů

LM – lineární regrese (lineární model)

LMP – permutační test pro lineární modely

M – („male“) samec

Max. - maximum

M-L – samci v litorálním habitatu

M-P- samci v pelagickém habitatu

MM – multinomická regrese

m.n.m – metrů nad mořem.

Obr. – obrázek

Prům. - průměr

PřF UK – Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy

SD – („standard deviation“) směrodatná odchylka

SE – („standard erorr of mean“) střední chyba průměru

SL – („standard length“) délka těla bez ocasní ploutve

VN – vodní nádrž

8. Přílohy

Příloha 1. Tabulka vybraných popisných statistik studovaných druhů ve VN Římov. Data z let 2009 – 2016 není-li vedeno jinak.

Druh	♀Max. věk (2012-2014)	♂Max. věk (2012-2014)	♀ Prům. SL (SD) mm	♀Max. SL mm	♂Prům. SL (SD) mm	♂Max. SL mm	Průměrná SL (mm) samice (SD) | samec (SD) Hráz	Schody	Babka	Přítok
Cejn velký	25	24	291 (65)	485	279(63)	435	300(63)|280(56)	318(59)|311(69)	269(71)|262(65)	297(57)|281(60)
Ouklej obecná	6	5	147 (19)	195	135(18)	185	145(22)|133(19)	145(19)|135(18)	150(19)|136(18)	148(17)|136(19)
Plotice obecná	15	19	200 (52)	390	165(41)	305	191(56)|153(41)	196(51)|160(39)	198(49)|170(39)	216(54)|172(47)

Příloha 2. Tabulka prokázaných a neprokázaných rozdílů mezi pohlavími. Prokázaný rozdíl „**X**“; Prázdné políčko znamená neprokázaný rozdíl.

Druh	Průměrný věk	Velikost	Naplněnost střeva	Diverzita potravy	Dominantní složky potravy	Délka střeva	Sexuální segregace
Cejn velký		**X**			**X**		
Ouklej obecná	**X**	**X**					
Plotice obecná	**X**	**X**					**X**

Příloha 3. Velikosti vzorků pro statistickou analýzu sexuální segregace						
	Lokalita v podélném gradientu nádrže				Habitat	
Druh	Hráz samice|samci	Schody samice|samci	Babka samice|samci	Přítok samice|samci	Litorální samice|samci	Pelagický samice|samci
Cejn velký	30| 26	56| 33	145| 87	213|163	197|122	247|187
Ouklej obecná	210|159	344|264	371|261	340|231	109| 57	1156|858
Plotice obecná	158| 93	344|224	488|277	210|112	841|580	359|126