

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Etologie bolena dravého (*Leuciscus aspius*) během reprodukce

Ethology of asp (*Leuciscus aspius*) during reproduction

Jan Augustynek

Bakalářská práce

předložená na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Bc. v oboru
Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: RNDr. Marek Šmejkal, Ph.D.

Olomouc 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením RNDr. Marka Šmejkal, Ph.D., a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci

.....

Jan Augustynek

Bibliografická identifikace:

Augustynek J. 2021. Etologie bolena dravého (*Leuciscus aspius*) během reprodukce. Bakalářská práce. Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci. 48 pp.

Abstrakt

Etologie živočichů v průběhu reprodukce je důležitá k pochopení rozmnožovacích taktik, návyků a preferencí jednotlivých druhů. Jedním z méně prozkoumaných rybích druhů České republiky z hlediska chování v průběhu reprodukce je bolen dravý (*Leuciscus aspius*). Cílem této práce bylo doplnit znalosti o etologii bolena dravého v průběhu reprodukce. Po dobu dvou reprodukčních sezón jsem pozoroval třetí hejno bolena dravého na vodní nádrži Švihov, kde se nachází největší populace bolena dravého v České republice. Při výzkumu jsem využil pasivní telemetrii, která detekovala očiipované jedince na trdlišti, a také vizuální pozorování k pochopení samotné etologie při rozmnožování. Sestavený etologický vzorec rozmnožování bolena dravého se skládá ze čtyř fází: I. předreprodukčního dozrávání na odpočívadle do 2 km od trdliště, II. tahu na trdliště, III. samčího souboje na trdlišti/samičího čekání v proudu na námluvy, IV. třetího aktu. Detailní poznatky, které popisují v práci, mohou napomoci ke zlepšení ochrany bolena dravého jako druhu chráněného v rámci soustavy NATURA 2000.

Klíčová slova: bolen dravý (*Leuciscus aspius*), etologie, etogram, reprodukce, reprodukční gildy, pasivní telemetrie

Bibliographical identification:

Augustynek J. 2021. Ethology of asp (*Leuciscus aspius*) during reproduction. Bachelor thesis. Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University in Olomouc. 48 pp.

Abstract

The ethology of animals during reproduction is important for understanding reproductive tactics, habits, and preferences of individual species. One of the less explored fish species in the Czech Republic in terms of behavior during reproduction is an asp (*Leuciscus aspius*). During the two reproduction seasons, spawning of asps was observed at Švihov Reservoir, where the largest population of asps in the Czech Republic is located. The constructed ethological pattern of asp's reproduction consists of four phases: I. pre-reproductive maturation on a staging ground up to 2 km from the spawning ground, II. migration to the spawning ground, III. male fights in the spawning ground/females waiting in the current for courtship and IV. the reproductive act itself. The aim of the work was to better understand the ethology of asps during natural reproduction and to compile an ethological formula. In the research passive telemetry, which detected tagged individuals in the spawning area, as well as visual observation to understand the ethology itself during reproduction, were used. The detailed findings, which are described in the thesis, can help to improve the protection of asps as a species protected within the NATURA 2000 network.

Key words: asp (*Leuciscus aspius*), ethology, ethogram, reproduction, reproductive guilds, passive telemetry

Obsah

Seznam obrázků	vii
Seznam tabulek	viii
Seznam příloh.....	ix
Poděkování	x
1 Úvod.....	11
1.1 Etologie.....	11
1.2 Reprodukce ryb.....	11
1.3 Reprodukční gildy	12
1.3.1 Ryby, které své jikry aktivně nehlídají (Nonguarders)	13
1.3.2 Ryby, které své jikry aktivně hlídají (Guarders).....	14
1.3.3 Ryby, které své jikry nosí (Brooders)	17
1.4 Zařazení bolena dravého dle reprodukčního chování.....	18
2 Cíle	19
3 Materiál a metody.....	20
3.1 Bolen dravý.....	20
3.1.1 Charakteristika	20
3.1.2 Výskyt.....	20
3.1.3 Rozmnožování a zařazení do reprodukční gildy.....	21
3.2 Popis studované lokality	22
3.3 Sběr dat, pozorování	23
4 Výsledky.....	28
4.1 Výsledky vizuálního pozorování z roku 2020 a jejich porovnání s telemetrickými daty	28
4.2 Výsledky vizuálního pozorování 2021	32
4.3 Etogram chování bolena dravého během reprodukce.....	35
5 Diskuse	37
6 Závěr.....	40
7 Seznam literatury.....	41
8 Seznam příloh.....	46

Seznam obrázků

Obr. 1: Čtyři zvolené úseky v roce 2020, kdy byl na lokalitě nízký stav vody	24
Obr. 2: Dva zvolené úseky v roce 2021, kdy byl na lokalitě vysoký stav vody	25
Obr. 3: Telemetrická anténa napříč korytem řeky Želivky (oddělující úseky 2 a 3 z výzkumu roku 2020)	26
Obr. 4: Telemetrická anténa napříč rychlým korytem řeky Želivky (tj. úsek 1 z výzkumu roku 2021).....	26
Obr. 5: Schéma postupu čipování bolena dravého	27
Obr. 6: Graf znázorňující počty bolenů na úsecích zvolených v roce 2020 v dopoledních hodinách, dopolední hodnoty dne 6. 4. 2020 nebyly napočítány.	28
Obr. 7: Graf znázorňující počty bolenů na úsecích zvolených v roce 2020 ve večerních hodinách	29
Obr. 8: Krabicový graf znázorňující celkový počet bolenů v dopoledních a večerních hodinách. Horizontální čára vyjadřuje medián, křížek průměr, prostřední část je zespona ohraničena kvartilem Q1 a shora kvartilem Q3, tzv. vousy vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.	30
Obr. 9: Vývoj počtu jedinců zachycený anténami pasivní telemetrie v období od 12. 3. 2020 do 27. 4. 2020. Z toho vizuální pozorování probíhalo od 6. 4. do 14. 4. 2020, kdy došlo k výraznému poklesu v počtu rozmnožujících se bolenů na trdlišti.	32
Obr. 10: Graf znázorňující počty bolenů na úsecích zvolených v roce 2021 v dopoledních hodinách	33
Obr. 11: Graf znázorňující počty bolenů na úsecích zvolených v roce 2021 ve večerních hodinách	33
Obr. 12: Krabicový graf celkového počtu bolenů v dopoledních a večerních hodinách. Horizontální čára vyjadřuje medián, křížek průměr, prostřední část je zespona ohraničena kvartilem Q1 a shora kvartilem Q3, tzv. vousy vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Bod nad modrou částí grafu označuje odlehlou hodnotu.	34
Obr. 13a: Postavení jedinců na trdlišti	36
Obr. 13b: Přiblížení samce a samice před vlastním výtěrem	36
Obr. 13c: Výtěr následovaný ustrnutím páru v oblouku (u samce je ustrnutí výraznější)	36

Seznam tabulek

Tab. 1: Celkový počet bolenů v jednotlivých dnech prvního výzkumu z vizuálního pozorování (počet ryb ve dne + počet ryb v noci) a z telemetrických dat (počet samců + počet samic). Dopolední hodnoty dne 6. 4. 2020 nebyly napočítány.....	31
--	----

Seznam příloh

Příloha 1: Samec bolena dravého	46
Příloha 2: Samice bolena dravého	46
Příloha 3: Odstřihnutí části hřbetní ploutve pro identifikaci očipovaného jedince.....	47
Příloha 4: Naříznutí břišní dutiny za účelem vložení čipu	47
Příloha 5: Třecí hejno bolena dravého při denním výtěru v tišině	48
Příloha 6: Prohnutí těla samce po výtěru.....	48

Poděkování

Tímto bych chtěl poděkovat vedoucímu bakalářské práce RNDr. Marku Šmejkalovi, Ph.D., za vstřícný a velmi profesionální přístup, poskytnutí telemetrických dat, mnoha rad a informací a za jeho čas. Dále bych chtěl poděkovat své přítelkyni Kláře a rodičům za podporu.

1 Úvod

1.1 Etologie

Reprodukční chování je mnohdy zajímavé z hlediska etogramu neboli etologického vzorce a jeho odlišnosti mezi jednotlivými jedinci. Kromě samotného aktu páření jsou sledovány také projevy týkající se námluv, sociálního postavení či starosti o potomstvo (Veselovský, 2005). Pro pochopení chování druhů a interakcí mezi nimi jsou důležité poznatky z evoluční ekologie. V rámci interakcí mezi jedinci se u některých druhů vyvinuly alternativní způsoby chování jako teritorialita, dimorfismus velikosti nebo konkurenční boj (Taborsky et al., 2008).

Konkurenční boj je u ryb jedna z nejdůležitějších proměnných z hlediska přežití druhu. Juvenilové (jedinci, kteří nedosáhli pohlavní zralosti) investují veškerou energii do růstu a shánění potravy, na rozdíl od pohlavně vyzrálých jedinců, dospělců. U spousty druhů se při přechodu do pohlavní zralosti, do níž investují dospělci mnoho energie, může zpomalit, nebo úplně zastavit růst. U iteroparních ryb je tato náročná energetická investice do rozmnožování jasně patrná. Obecně u ryb bývá vložená energie samce do tvorby mlíčí nižší než u samic při tvorbě jiker. Samci jsou proto na trdlištích většinou daleko dříve než samice a mají více energie, kterou následně využijí při náročných námluvách. Samice na trdliště přijíždějí později, v době, kdy už je na něm dostatečné množství zdatných samců (Šmejkal, 2018).

1.2 Reprodukce ryb

Reprodukci ryb se rozumí schopnost určitého rybího druhu rozmnožovat se. Důležitými proměnnými u reprodukce ryb jsou fitness (Helfman et al., 2009) a počet možných rozmnožení určitého druhu za život. Nejdůležitějšími faktory fitness je kvalita gamet, přežití jiker, larev a juvenilů. Fitness neboli reprodukční zdatnost může být negativně ovlivněna hypoxií (Wu, 2009) a stresem. Stres může negativně ovlivnit například vývoj gamet u pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*), naopak pozitivní vliv na fitness má kvalitní a dostatečný přísun potravy (Schreck et al., 2001).

Z hlediska počtu rozmnožení za život se ryby dělí na dvě základní skupiny – semelparní a iteroparní (Helfman et al., 2009; Segner, 2011). Semelparní organismy jsou často pod tlakem vnějšího prostředí (ve smyslu nevhodných podmínek k rozmnožování), proto více energie investují do reprodukce, která probíhá ve velké intenzitě (Collatz, 2003). Do semelparních se řadí druhy ryb, které jsou schopny rozmnožování pouze jednou za život a následně hynou. Do této skupiny patří například úhoř říční (*Anquilla anguilla*) nebo losos obecný (*Salmo salar*) (Yokouchi et al., 2018).

Iteroparní organismy mají možnost rozmnožení každou třetí sezonu, a tak investují více energie do péče o sebe nebo do shánění potravy, nikoli do rozmnožování. Iteroparní organismy žijí mnohonásobně déle než semelparní organismy (Collatz, 2003). Do skupiny iteroparní spadají druhy ryb, které se mohou rozmnožit vícekrát za svůj život. Tato skupina se následně dělí na ryby, které mají jednu prodlouženou sezónu tření v rámci jednoho roku – halančíkovci (*Aplocheilidae*), a na ryby, které mají období tření každý rok – příčnoústí (*Elasmobranchii*), dvojdyšní (*Dipnoi*), ostnoploutví (*Perciformes*) (Helfman et al., 2009).

Dalším dělením z hlediska reprodukce ryb je systém páření. Z tohoto hlediska dělíme ryby na tři základní skupiny – promiskuitní, polygamní a monogamní (Helfman et al., 2009). U promiskuitních ryb dochází k páření mezi mnoha jedinci obou pohlaví (Godin & Auld, 2013). Do této skupiny patří například sledi nebo koljušky (Helfman et al., 2009). U polygamních ryb má vždy samec nebo samice více partnerů k páření, což se vyskytuje ve formě polygynie (samec má k páření více samic) nebo polyandrie (samice má pro páření k dispozici více samců) (Tsuboi & Sakai, 2016). Třetí skupinou jsou ryby monogamní, které mají k rozmnožení pouze jednoho partnera, s nímž se mohou rozmnožovat i následné rozmnožovací sezóny (Lehtonen & Lindström, 2008). Do monogamních ryb se řadí například cichlidy nebo mořští koníci (Helfman et al., 2009).

1.3 Reprodukční gildy

Ekologická gilda je jakákoli skupina druhů, které využívají stejné zdroje nebo využívají různé zdroje souvisejícími způsoby. Není nutné, aby druhy v gildě zaujímaly stejné nebo podobné ekologické niky (Simberloff & Dayan, 1991). Gildy ryb byly často vymezovány pouze na základě podobných potravních strategií. Naproti tomu reprodukční gildy jsou skupiny ryb s podobnými reprodukčními strategiemi, časnými vývojovými stádii jedinců a s podobnými preferovanými místy ke tření a kladení jiker. Eugene Balon zavádí třicet dva reprodukčních gild, které mají zahrnovat asi dvacet tisíc druhů žijících ryb (Balon, 1975). V dnešní době jich je 30 tisíc (Helfman et al., 2009). Tato klasifikace je založena na tom, zda a jak rodiče pečují o vejce po jejich vypuštění. Třemi základními gildami označujeme skupiny ryb, které své jikry nehlídají (Nonguarders), ryby pečující o své jikry a aktivně se podílející na jejich hlídání (Guarders) a nosiče jiker (Brooders). Dle místa, kam jsou jikry nakladeny a kde se dále vyvíjí, se tyto tři základní gildy dělí na další dílčí gildy (Balon, 1975).

1.3.1 Ryby, které své jikry aktivně nehlídají (Nonguarders)

Druhy ryb z této reprodukční gildy své jikry po vytření nechraňují. Skupina ryb, co své jikry nehlídá, se dále dělí na dvě podskupiny na základě typu prostředí, kam jsou nakladeny jikry, a dle možného ukrytí jiker před predátory – na ryby, jež umísťují jikry na otevřený substrát (Open substrate spawners), a na ryby, které své jikry ukrývají (Brood hiders) (Balon, 1975).

Ryby z první jmenované podskupiny svá vajíčka rozptylují do prostředí a jedinci se rodí bez složitých rituálů a námluv. Tato podskupina obsahuje dalších šest reprodukčních gild podle konkrétního třetího substrátu (Balon, 1975).

Pelagofilní (pelagophils) – vypouští jikry volně do vodního sloupce, ty jsou následně unášeny proudem (Balon, 1975). Jikry pelagofilů mají zvýšený obsah vody, jsou proto schopny vznášet se ve vodním sloupci. Proces, kdy se dostává zvýšený obsah vody do jikry, probíhá před ovulací a nazývá se hydratace oocytů (Ganias et al., 2015).

Lito-pelagofilní (litho-pelagophils) – své jikry kladou na tvrdý substrát, ale zároveň jsou tyto jikry velmi lehké, což může vést k unášení vodními proudy (Balon, 1975).

Litofilní (lithophils) – kladou své jikry na tvrdý skalnatý nebo šterkový substrát, kde se dále jikry vyvíjí. Embrya jsou vysoce fotofóbní, což jim pomáhá ukryt se ve skulinách před predátory (Balon, 1975). Šterkový substrát je vhodný například pro rozmnožování parmy obecné (*Barbus barbus*; Policar et al., 2010).

Fyto-litofilní (Phyto-lithophils) – tyto ryby své jikry kladou na ponořené rostliny ve vodním prostředí nebo také na pevný čistý substrát (Balon, 1975). Do této gildy například patří cejn velký (*Abramis brama*), který se vytírá v hejnech začátkem měsíce června při teplotě vody 15 °C – 18 °C v mělkých zatrávněných partiích vod (Hanel & Lusk, 2005; Winkler & Herzig, 1986).

Fytofilní (phytophils) – své jikry kladou na ponořené nebo na čerstvě zaplavené vodní rostliny. Jejich jikry jsou vysoce lepkavé a dobře se tak na tyto povrchy přichytí (Balon, 1975). Zaplavené makrofyty používají k rozmnožování například štika obecná (*Esox lucius*) nebo kapr obecný (*Carpio carpio*) (Langler & Smith, 2001).

Psammofilní (psammophils) – své jikry kladou pouze na písčiny substrát nebo na kořeny obalené písčným substrátem (Balon, 1975).

Druhou podskupinou ryb nehlídajících své jikry jsou druhy, jež svá vajíčka skrývají do substrátu před predátory. Mezi takovéto druhy ryb patří například pstruzi nebo lososi (Scott et

al., 2005). Tato reprodukční gilda se podle typu substrátu, kam ryby svá vejce ukrývají, dělí na pět dílčích gild (Helfman et al., 2009).

Litofilní (lithophils) – pečlivě si vybírají místa, kam nakladou jikry. Typickým substrátem pro zahrabávání jiker je štěrka (Balon, 1975). Samice lososa obecného (*Salmo salar*) buduje svou ocasní ploutví v substrátu prohlubeň, do níž uloží jikry, které zároveň oplodní samec. Prohlubeň poté opět zakryje substrátem (Scott et al., 2005).

Speleofilní (speleophils) – kladou své jikry na skalnatý povrch s póry, do kterých se mohou jikry snadno schovat (Balon, 1975).

Ostrakofilní (ostracophils) – využívají hostitele k vývoji svých jiker. Takovým hostitelem mohou být mušle nebo krabi, hostitele vybírá vždy sameček (Balon, 1975). Například hořavky (*Rhodeus*) kladou své jikry pomocí dlouhého ovipozitoru do žaber sladkovodních škeblí (Mills & Reynolds, 2002; Reichard et al., 2004).

Aero-psamofilní (aero-psammophils) – zahrabávají své jikry při vysokém přílivu na mořských plážích. Jikry jsou inkubovány ve vlhkém písku a následně jsou odplaveny zpět do moře (Balon, 1975).

Xerofilní (xerophils) – ryby z této skupiny jsou přizpůsobeny životu v mělkých vysychajících lagunách, izolovaných močálech nebo bazénech. Jikry jsou uloženy v pískovém nebo bahnitém substrátu, kde přežívají dlouhé období sucha do následného zaplavení vodou (Balon, 1975). Jikry druhu *Nothobranchius furzeri* (Nothobranchiidae) jsou kladeny na substrát, kde zůstanou i po vyschnutí laguny. Embrya zde přežívají formou diapauzy až do příštího období dešťů (Reichard et al., 2009).

1.3.2 Ryby, které své jikry aktivně hlídají (Guarders)

Druhy ryb z této reprodukční gildy své jikry po vytření aktivně chrání. Tato rodičovská péče zvyšuje šanci, že potomstvo přežije ve vyšším počtu. Mívají méně větších jiker než ryby, které své jikry nehlídají. Ryby, jež své jikry aktivně hlídají, vsázejí spíše na méně jiker s vyšší pravděpodobností přežití (K strategie), na rozdíl od ryb, které nedisponují rodičovskou péčí – ty často kladou tisíce až miliony jiker s velmi nízkou pravděpodobností přežití (R strategie). Naopak druhy s rodičovskou péčí produkují často jen stovky jiker (Helfman et al., 2009). Rodičovská péče může mít u ryb mnoho podob, například stavba hnízd, péče o jikry, ovívání jiker pomocí ploutví, přesun jiker, zakrývání jiker, vybírání neoplodněných jiker z hnízda, vyhánění potencionálních dravců z hnízda, kteří by mohli ohrozit potomstvo, poskytování více kyslíku jikrám za pomoci úst, poskytování ochrany malému rybímu plůdku nebo pomoc při shánění obživy (Neff, 2003).

Nejčastěji poskytuje rodičovskou péči samec nebo samec v kombinaci se samicí. Tento fakt se vyskytuje přibližně u 80 % druhů ryb, které se nějakým způsobem starají o potomstvo (Mank et al., 2005). Samčí rodičovská péče je pravděpodobně výsledkem evoluce vnějšího oplození, kdy se samec potřebuje ujistit, že oplodňuje konkrétní správnou dávku jiker (Ah-King et al., 2005). Aby bylo dosaženo co nejlepšího výsledku při vnějším oplození jiker, úlohou samce je také zajistit kvalitní a vhodné místo pro uložení samičích jiker a hlídání své konkrétní snůšky jiker tak, aby je kupříkladu jiný samec nemohl oplodnit (Helfman et al., 2009).

U některých druhů se vyskytuje takzvaná alopARENTNÍ péče. To znamená, že samec napadne hnízdo s jikrami jiného samce a následně je uloží do svého hnízda. Samec také může vyhnat jiného samce z jeho hnízda a pak střežit a hlídat nově získané hnízdo s jikrami (Josi et al., 2019). Souvisejícím jevem je mezidruhový plodový parazitismus, kdy se nový druh rozmnoží na hnízdě střeženém jiným rybím druhem (Helfman et al., 2009).

Rodičovská péče je velmi náročná, a tak s ní souvisí několik kompromisů (Lindström, 1998). Ryby starající se o potomstvo mohou ztratit až deset procent své tělesné hmotnosti (Neff, 2003). Rodič, který hlídá snůšku jiker, má často omezenou možnost potravy (Lindström, 1998), což se může odrazit kupříkladu na pozdější produkci gamet (např. u lososa obecného), menším vzrůstem nebo narušením imunitní funkce jedince (Helfman et al., 2009). Omezený příjem potravy může vést v krajních případech až k vysoké mortalitě určitých jedinců, jako tomu často bývá u samců okounka černého (*Micropterus dolomieu*) (Gillooly & Baylis, 1999), nebo k rozhodnutí samce hnízdo opustit (podle toho, jak velkou šanci přežít bez ochrany mají jikry) (Sargent & Gross, 1986). Rodičovská péče s sebou rovněž nese rizika predace. Ochrana potomků může snížit riziko predace, ale současně zvyšuje riziko poškození nebo zabití rodiče jiným predátorem (Helfman et al., 2009).

První podskupinou reprodukční gildy hlídající své jikry jsou druhy, které hlídají prostředí, kam nakladly své jikry. Dílčí gildy Balon opět rozlišuje dle typu substrátu.

Litofilní (lithophils) – kladou své jikry na skalnatý povrch. Jikry jsou často cylindrického tvaru a disponují tenkými vlákny, která napomáhají lepšímu uchycení na skalnatý povrch (Balon, 1975).

Fytofilní (phytophils) – kladou své jikry do vegetace ponořené pod vodou, kde je pak nejčastěji samec chrání a dodává jim potřebný kyslík ovíváním (Balon, 1975). Do této skupiny patří sumec velký (*Silurus glanis*), který se vytírá v zatopené vegetaci nebo

ponořených kmenech v měsíci červnu, kdy teplota vody dosahuje přibližně 18 °C (Ulikowski, 2004).

Aerofilní (aerophils) – do této skupiny zatím spadá pouze jediný druh *Copeina arnoldi* (Lebiasinidae) – své jikry ukládá na spodní straně listů nebo skal těsně nad vodou (Balon, 1975). Páry při rozmnožování vyskočí na krátký čas nad vodní hladinu, aby se jikry mohly přilepit na spodní stranu vegetace nad vodní hladinou. Samečci se pak o jikry starají tak, že na ně šplíchají v pravidelných intervalech vodu (Martin et al., 2004).

Pelagofilní (pelagophils) – do této skupiny patří dva rybí kmény *Ophiocephalus spp.* a *Anabas spp.* Jikry těchto ryb se vznášejí u vodní hladiny mezi shluky vodní vegetace (Balon, 1975).

Druhou skupinou spadající pod gildu ryb hlídajících své jikry jsou rybí druhy, které aktivně staví hnízda, do nichž poté nakladou jikry. Hnízda chrání před predátory a okolními vlivy. Tato reprodukční gilda je členěna na dalších osm gild na základě typu substrátu.

Litofilní (lithophils) – jikry této skupiny jsou uloženy v jedné nebo více vrstvách v předem vykopaných prohlubních (Balon, 1975).

Fytofilní (phytophils) – své jikry kladou na vodní rostlinstvo nebo do mělkého jemného bahna, ale s tím rozdílem, že si předem připraví hnízdo z těchto suplementů (Balon, 1975). Například samci kaprouna obecného (*Amia calva*, Amiiformes) staví z vegetace kruhovitá hnízda o průměru 40 cm a více (Katula & Page, 1998).

Psamofilní (psammophils) – kladou své jikry do předem připravených hnízd ve velmi mělké vodě do 40 cm (Balon, 1975).

Aphrofilní (aphrophils) – do této skupiny patří druh africké tetry *Hepsetus odoe* (Characiformes). Tento druh ryby si vytváří plovoucí hnízda z pěny, do kterých následně kladou jikry (Balon, 1975). Nově vylíhnutá embrya zůstávají v blízkosti místa tření, dokud nedosáhnou relativně pokročilého stupně svého vývoje (Merron et al., 1990).

Speleofilní (speleophils) – tato skupina ryb si nejprve vyčistí dutiny a skuliny ve skalním podloží, do kterých následně naklade své jikry, jež hlídá (Balon, 1975). Do této gildy lze zařadit například hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*), jehož samci hlídají jikry nakladené do drobného substrátu jako je štěrč (Miano et al., 2019).

Polyfilní (polyphils) – rybí skupina, která si pečlivě vybírá materiál na stavbu svých hnízd. Většinou staví hnízda na pevném skalnatém, štěrkovém nebo písčitém podkladu. Materiálem pro stavbu hnízd jsou vodní rostliny, řasy, větve či kameny. Do těchto předem připravených hnízd, která se nacházejí v mělkých partiích vod, pak kladou své jikry (Balon, 1975).

Slunečnice pestrá (*Lepomis gibbosus*) preferuje substráty jako písek a štěrky, méně hnízd pak staví na organických substrátech a kamenech (Studenkov et al., 2014).

Ariadnofilní (ariadnophils) – samci z této rybí skupiny mají schopnost produkovat prostřednictvím ledvin tenkou viskózní nit, se kterou následně pomocí různých materiálů svážou hnízdo dohromady (Balon, 1975). Do této skupiny patří koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*, Gasterosteiformes), která je schopna se rozmnožit během období tření (tři měsíce) až dvacetkrát (Wootton, 2009).

Actinariofilní (actinariophils) – tyto ryby hnízdí uvnitř chapadel živých mořských sasanek (Balon, 1975). Do této skupiny patří klaun očkátý (*Amphiprion ocellaris*, Perciformes), který disponuje protandrónní hermafrodíí, a tak je schopen změnit v dospělosti pohlaví ze samce na samici (Khoo et al., 2018).

1.3.3 Ryby, které své jikry nosí (Brooders)

Druhy ryb z této skupiny nosí oplodněné jikry buď uvnitř či vně svého těla (External bearers a Internal bearers). Ryby nesoucí oplodněné jikry externě Balon dělí na šest dílčích gild.

Přenašeči jiker (transfer brooders) – do této podskupiny spadají ryby, které po určitou dobu nesou svá vejce, než je uloží do košíku vytvořeného ventrální ploutví (Balon, 1975).

Přenašeči jiker na čele (forehead brooders) – nesou své jikry na speciálně vytvarovaném čele. Tělo těchto ryb disponuje speciálním hákem, pod který si samci ukryjí jikry (Balon, 1975). Příkladem je druh *Kurtus gulliveri* (Kurtidae), jehož samci nesou oplodněné jikry na kostnatém výběžku vyčnívajícím z jejich čela (Berra & Neira, 2003).

Přenašeči jiker v ústech (mouth brooders) – vývoj jiker u této podskupiny probíhá ve speciální dutině v ústech samce (Balon, 1975). Bezpečným místem pro inkubaci jiker je bukální dutina, v níž své jikry nosí někteří zástupci čeledi vrubozubcovití (Cichlidae) (Taborsky & Foerster, 2004).

Přenašeči jiker v žábrech (gill-chamber brooders) – jikry u této podskupiny se vyvíjí v žaberních dutinách samice. Tato gilda zahrnuje jen některé druhy Severoamerických jeskynních rybích druhů (Balon, 1975).

Přenašeči jiker na kůži (skin brooders) – jikry se po oplození vyvíjejí na kůži svých rodičů (Balon, 1975).

Přenašeči jiker ve váčcích (pouch brooders) – jikry se vyvíjejí ve speciálně vyvinutých strukturách na kůži rodiče (Balon, 1975). Příkladem je jehla černopruhá (*Syngnathus abaster*, Syngnathiformes). Samci tohoto druhu mají umístěný plodový vak

ventrálně na ocasu. Vak se skládá ze dvou kožních záhybů, které se dotýkají (Silva et al., 2007).

Druhá reprodukční gilda spadající pod nosiče oplodňuje své jikry vnitřně, vývoj oplodněných jiker probíhá uvnitř těla samice. Tato reprodukční gilda zastřešuje tři dílčí gildy.

Ovi-ovoviviparní (ovi-ovoviviparous) – u této rybí skupiny dochází k vývoji i oplození jiker uvnitř těla samice (Balon, 1975). U samců tetry velkoploutvé (*Corynopoma riisei*, Characiformes) chybí vnější gonopodie, a tak je pro úspěšné vnitřní oplodnění nezbytná těsná vzdálenost, aby proběhl úspěšný přenos spermií (Amcoff & Kolm, 2013).

Ovoviviparní (ovoviviparous) – jikry se vyvíjejí uvnitř tělní dutiny rodiče s využitím žloutkového váčku. Oplození je usnadněné za pomoci intromitentních orgánů (Balon, 1975).

Viviparní (viviparous) – produkují embrya, kterým dodává samice výživu pomocí speciálních absorpčních orgánů (Balon, 1975).

1.4 Zařazení bolena dravého dle reprodukčního chování

Bolen dravý (*Leuciscus aspius*) (Linnaeus, 1758) je řazen do skupiny iteroparní s rozmnožením převážně každý rok (Hanel & Lusk, 2005), i když můžeme pozorovat vynechání třecí sezóny u některých jedinců (Šmejkal, ústní sdělení). Bolen patří mezi druhy ryb, co své jikry aktivně nehlídají a mezi ryby, jež umisťují své jikry na otevřený substrát. Z hlediska reprodukční gildy se bolen řadí mezi ryby litofilní, které kladou své jikry na tvrdý skalnatý nebo šterkový substrát, kde se dále jikry vyvíjí. Embrya jsou vysoce fotofóbní, což jim pomáhá ukrýt se ve skulinách před predátory (Balon, 1975).

2 Cíle

V teoretické části bakalářské práce popisuji za využití odborné literatury základní taktiky reprodukce ryb a klasifikaci rybích druhů dle reprodukčních gild. Cílem praktické části práce je prostřednictvím pozorování sestavit etologický vzorec bolena dravého během reprodukce a zjistit početnost bolena dravého v hlavním třecím období na vodní nádrži Švihov ve dne a v noci. Zaměřím se na rozmnožovací a migrační návyky bolena dravého, na stav bolena v jednotlivých úsecích pozorované lokality, na početní zastoupení samců a samic a na dynamiku počtu bolena v jednotlivých částech dne. Prostřednictvím nasbíraných dat vizuálním pozorováním potvrdím či vyvrátím hypotézu, že tření probíhá převážně ve večerních hodinách.

3 Materiál a metody

3.1 Bolen dravý

3.1.1 Charakteristika

Bolen dravý je středněvěká ryba dožívající se věku přes 10 let (Kottelat & Freyhof, 2007). Tato ryba protáhlého, po bocích mírně zploštělého tvaru dorůstá celkové délky 80 cm a výjimečně délky až 100 cm (Hanel & Lusk, 2005). Bolen je kaprovitou rybou, které jsou zpravidla omnivorní. Bolen se ale živí dravým způsobem (Kottelat & Freyhof, 2007), (Haghparast et al., 2016), nejčastější kořistí odrostlého bolena dravého je ouklej obecná (*Alburnus alburnus*). Vztah predátor-kořist se však může převrátit – tzn. oukleje se v období tření bolenů živí jejich jikrami, které jsou schopny pozřít před tím, než se jikry přilepí na povrch (Šmejkal et al., 2017a). Bolení juvenilové se živí převážně suchozemskými nebo vodními bezobratlými, kteří mohou být podstatnou součástí potravy i dospělých jedinců (Vašek et al., 2018). Ačkoli se bolen živí převážně dravým způsobem, zajímavostí je, že v jeho ústech, která jsou široce rozklenutá, sahající až po úroveň očí, nejsou žádné zuby (Hanel & Lusk, 2005). Bolen tak polyká svou kořist v celku, ale jako všechny kaprovité ryby má požerákové zuby, kterými je schopen svou kořist nadrtit (Sibbing, 1991).

Přírodním habitatem bolena dravého jsou velké otevřené vodní plochy či velké evropské pomalu tekoucí řeky. Rád se zdržuje poblíž vodní vegetace, kterou využívá jako úkryt (Kottelat & Freyhof, 2007). Společným rysem mnoha druhů ryb je sezónní migrace uskutečňovaná za účelem přesunu do oblastí, které poskytují vhodná stanoviště a zdroje pro základní životní etapy cyklu (Kärgerberg et al., 2020). Jezerní populace bolenů migrují za výtěrem do přítoků (Kottelat & Freyhof, 2007).

3.1.2 Výskyt

Bolen dravý je reofilní rybí druh (Fredrich, 2003), který žil v České republice, ale i v Evropě původně ve velkých mimopstruhových řekách (Hanel & Lusk, 2005). Původním prostředím bolena jsou nížinné řeky, ale vyskytuje se i v mnohých z našich přehradních nádrží, které pro něj představují ideální prostředí pro shánění potravy (Šmejkal, 2018). Původními evropskými místy výskytu byly velké řeky ústící do Severního moře jako například Labe, řeky v jižním Norsku, Švédsku nebo Finsku, řeky v okolí Černého moře jako je Dunaj nebo v okolí Kaspického moře, například Volha (Kottelat & Freyhof, 2007). Východní hranice rozšíření bolena dravého jsou ohraničeny řekami Ural, Emba, Sagiz a Malý Uzeň (Korzelecka-Orkisz et al., 2013). Vyskytuje se v dolních tocích velkých řek (Korzelecka-Orkisz et al., 2013),

vlivem člověka, činností rybářů, ale také přirozenou migrací se dostal do mnoha stojatých vod jak umělých, tak přírodních. V dnešní době bolena najdeme ve velkém počtu v údolních nádržích, kde je vysazován. Tato ryba je specifická tím, že je za velmi unikátních podmínek schopna rozmnožování v přítocích řek údolních nádrží (Hanel & Lusk, 2005). Bolen dravý se opakovaně vrací ke svému trdlišti v proudné tekoucí vodě (Šmejkal et al., 2021).

Jednou z údolních nádrží, kde je tento rybí druh schopný přirozené reprodukce, je vodní nádrž Švihov (Vašek et al., 2017), vodárenská nádrž, která slouží jako zdroj pitné vody pro Středočeský kraj a Prahu. Nádrž je při své rozloze 1602 ha (Povodí Vltavy, 2012) největší vodárenskou nádrží v České republice. Výzkum přirozené reprodukce bolena dravého na této údolní nádrži probíhá každoročně od roku 2013 (Šmejkal, 2018).

3.1.3 Rozmnožování a zařazení do reprodukční gildy

Bolen dravý pohlavně dospívá ve věku 4–6 let. Ke tření bolen dravý vyžaduje proudící vodu s kamenito-šterkovitým substrátem, a tak na jaře migruje z přehrad do jejich přítoků, kde se rozmnožuje. Tah začíná brzy na jaře při teplotě vody blížící se 6 °C a tření končí obvykle po měsíci trvání, kdy se teplota pohybuje mezi 9 až 12 °C (Šmejkal, 2018). Pouze za těchto úzce specifických podmínek je tato ryba schopna přirozené reprodukce (Hanel & Lusk, 2005). Během rozmnožování boleni nepřijímají potravu, a tak veškerou energii musí nasbírat a uložit do svých zásob již dávno předtím (Šmejkal, 2018).

Samci tráví na trdlišti deset dní oproti pouhým třem dnům, po které v průměru zůstávají na trdlišti samice (Šmejkal et al., 2017b). Pobyť v proudu je však příliš vyčerpávající, a tak se bolen po rozmnožení vrací několikrát za den rychle zpět do nádrže, kde odpočívá (Šmejkal et al., 2021, 2017b). Samci se snaží připlout na trdlišť v průměru dříve než samice, aby si zajistili dostatek možností k setkání. Průměrně boleni na trdlišti zůstávají šest hodin denně bez ohledu na pohlaví. Rozmnožování probíhá ve dne i v noci, přičemž rozmnožování v noci tyto ryby preferují kvůli ochraně jiker před ouklejemi (Šmejkal et al., 2018). Vrchol tření nastává v nočních hodinách a zejména u samců se dělí na dva výrazné vrcholy okolo soumraku a svítání. Samci se v rámci dne opět objevují na trdlišti dříve než samice (Šmejkal et al., 2017b). Bolen dravý se po rozmnožení vrací zpět do svých hlavních potravních habitatů, které jsou obvykle položeny v pomaleji proudící, případně stojaté vodě (Šmejkal et al., 2017b).

Samice bolena dravého při rozmnožování vypouští okolo 27 500 – 58 500 kusů jiker na kilogram tělesné hmotnosti (Targońska et al., 2008). Absolutní plodnost tohoto druhu se

pohybuje od 80 000 do 400 000 vajec (Kompowski, Neja, 2004). Bolen dravý vypouští své jikry do vodního sloupce mělké a rychle tekoucí vody (Bartoň et al., 2021), jikry jsou několik metrů unášeny proudem, teprve poté se přichytí na pevný substrát podobně jako u jelce proudníka *Leuciscus leuciscus* (Mills, 1981). Jikry se vyvíjejí přibližně dvacet dnů při průměrné jarní teplotě kolem 10 °C (Kujawa et al., 1997). Nejkratší doba líhnutí je sedm dní při teplotě vody 17 °C (Kujawa et al., 1997). Čerstvě vykulené plůdky migrují do pomalu tekoucích nebo stojatých vod a po dosažení čtvrtého až šestého roku života se vrací zpět do přítoku za účelem reprodukce (Šmejkal et al., 2018).

V období rozmnožování mizí samcům z povrchu těla ochranná slizová vrstva a tvoří se třecí vyrážka, díky níž je možné vizuální odlišení samců od samic, na jejichž tělech sliz zůstává. Absence slizu, který je významnou ochrannou vrstvou povrchu těla, může vést k náchylnosti na plísňová onemocnění a k celkovému oslabení organismu (Šmejkal, 2018).

Bolen dravý spadá svým chováním během reprodukce do reprodukční gildy litofilních ryb, přičemž rodiče své jikry aktivně nehlídají ani neukrývají před predátory a neposkytují žádnou rodičovskou péči (Šmejkal et al., 2017). Připojení k substrátu umožňuje lepkavý povrch jiker (Kujawa et al., 2008), které se následně vyvíjejí v larvy. Embryogeneze trvá přibližně dvacet dní (Korzelecka-Orkisz et al., 2013).

3.2 Popis studované lokality

Místo studie se nachází na řece Želivka, hlavním přítoku největší vodárenské nádrže v Evropě Želivky (39 km dlouhá, 1602 ha), (49° 34'42"N, 15° 15'14"E) v České republice (Šmejkal et al., 2017). Migrace bolena dravého bývá silně ovlivněna hydromorfologickými změnami, jako jsou úpravy koryta, omezení propojitelnosti, změny v aktuální rychlosti toku, změně hloubky, příčnými vodními objekty jako jsou přehrady, jezy, hráze (Kärgenberg et al., 2020). Migrace proti proudu od třetího místa je na přehradě Želivka omezena betonovým jezem. Tento jez uměle upravuje třecí prostor na zhruba 100 m dlouhý a 22 m široký úsek (Šmejkal, 2018). Na přítoku se vytírá více než 2000 dospělých bolenu dravých, kteří migrují z nádrže za účelem reprodukce brzy na jaře (Šmejkal et al., 2017).

Dno přechodové zóny mezi tekoucí a stojatou vodou je tvořeno z jílovitých usazenin, které nejsou vhodné pro výtěr bolenu ani následný vývoj jiker (Šmejkal et al., 2017). Bolen preferuje k rozmnožování úseky s tvrdým dnem a mírně tekoucí vodou (Šmejkal et al., 2017).

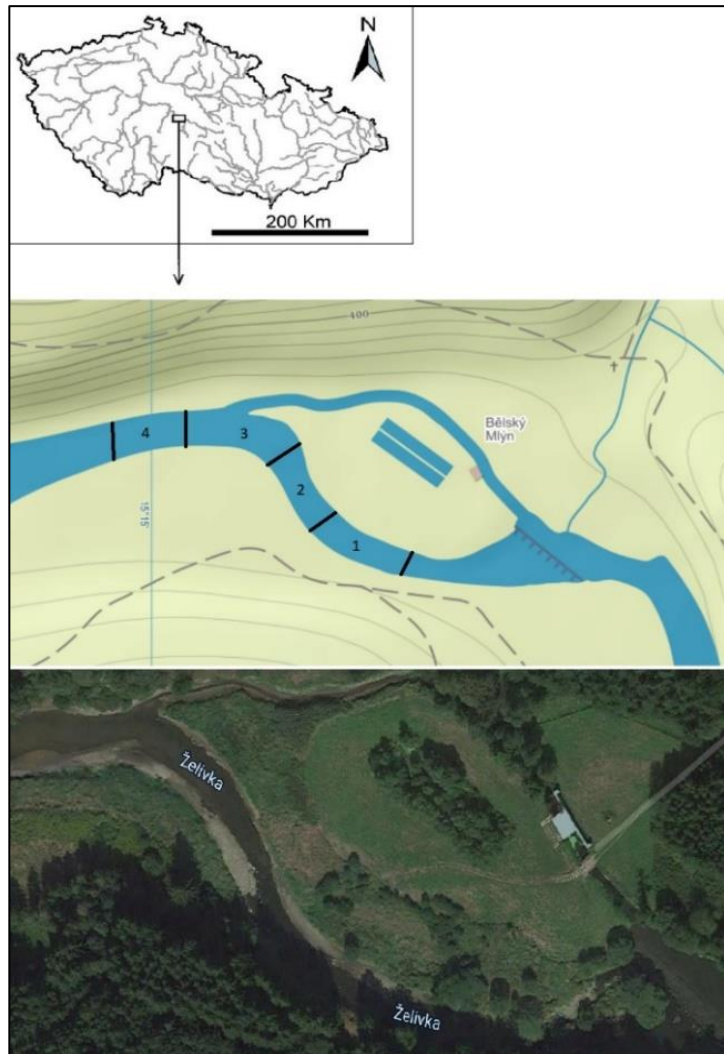
3.3 Sběr dat, pozorování

Pozorování probíhalo za účelem získání informací potřebných k sestavení etogramu bolena dravého během reprodukce ve dvou termínech, 6. až 14. dubna 2020 a 3. až 13. dubna 2021 ve spolupráci s Biologickým Centrem Akademie věd České republiky. Tento časový úsek byl zvolen, jelikož hlavní třetí období bolena dravého začíná koncem měsíce března a pokračuje až do druhé poloviny měsíce dubna. Největší intenzita v počtu rozmnožujících se bolenů však zpravidla bývá, jakmile voda dosáhne teploty 5–14 °C (Šmejkal et al., 2018).

Výzkum byl v obou termínech proveden na hlavním přítoku přehrady Želivky (Švihov), kde boleni nacházejí ideální útočiště k rozmnožování. Řeka Želivka, hlavní přítok a zdroj vody pro přehradu, zde má přirozený divoký rychlý spád, který boleni využívají k rozmnožení (Šmejkal et al., 2017b). Kameny v mělkém korytu řeky vytvářejí mírné peřeje a tišiny za kameny, jež ryby využívají jako místo k odpočinku v průběhu rozmnožování.

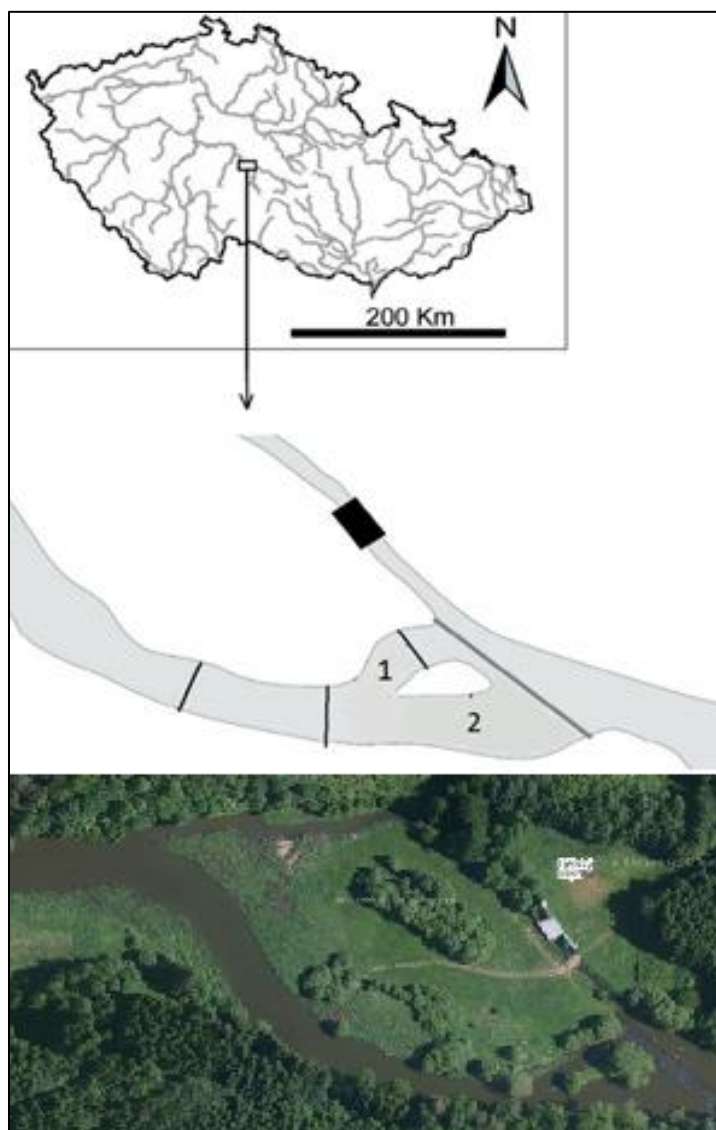
V letech 2020 i 2021 bylo cílem vizuálního pozorování získat informace o chování bolenů během reprodukce, o průběhu samotného aktu páření a o interakcích mezi jednotlivými jedinci. Každý den v 9 hodin ráno a ve 21 hodin večer jsem po dobu přibližně dvou hodin počítal jedince přítomné v hlavním proudu řeky a jejich počet zaznamenával do tabulky v terénním protokolu. Zapisoval jsem si taktéž poznámky o výskytu a chování samců, samic a boleních juvenilů.

V roce 2020 označovaly čtyři hlavní sloupce této tabulky čtyři úseky řeky (Obr.1), na nichž byl stav bolenů počítán. Třetí a čtvrtý úsek byly dále rozděleny na části „peřeje“ a „tišina“. Každý z těchto úseků byl cca 100 m dlouhý a opatřený telemetrickou anténou, která zaznamenávala pohyb jedinců. Úseky byly zvoleny na základě předpokladů, že jejich charakteristika a podmínky v nich budou vhodné pro úspěšnou reprodukci bolenů. První úsek byl charakteristický mělkou rychlou proudnou vodou s malou hloubkou. Druhý úsek byl zvolen v meandrující části řeky s hlubší mělkou vodou. Na třetím úseku byla hloubka 0,5–1 m, jeho začátek tvořily peřeje postupně přecházející v tišiny. Nejhlubší byl čtvrtý úsek (1–2 m), na němž opět peřeje přecházely v tišiny.



Obr. 1: Čtyři zvolené úseky v roce 2020, kdy byl na lokalitě nízký stav vody. Zdroj: Šmejkal, 2021, google.cz/maps

V roce 2021 jsem zvolil k vizuálnímu pozorování pouze dvě ramena pod splavem (Obr. 2), kde probíhalo rozmnožování v největší intenzitě. Také zde byl rychlý proud a nízká hladina vody, a tak šlo ryby dobře pozorovat. Ostatní úseky byly díky vyšší hladině vody nevhodné k vizuálnímu pozorování a taktéž na těchto úsecích nebyly vhodné podmínky k rozmnožení (příliš pomalý proud, v němž docházelo k sedimentaci částic). Rameno řeky, které jsem označil číslem 1, bylo charakteristické mělkou rychlou vodou s většími kameny v korytě. Rameno řeky s hloubkou 40–50 cm, které jsem označil číslem 2, bylo širší než rameno 1, proud zde byl o něco klidnější a hloubka vody cca o 0,2 m hlubší.



Obr. 2: Dva zvolené úseky v roce 2021, kdy byl na lokalitě vysoký stav vody. Zdroj: Šmejkal, 2021, mapy.cz

Informace získané vizuálním pozorováním během výzkumu v roce 2020 byly následně porovnány s údaji z telemetrických dat získaných rovněž na vodní nádrži Švihov. Telemetrická data jsou zachycována pomocí antén rozmístěných napříč sledovaným tokem v určitých vzdálenostech (Obr. 3, Obr. 4). Následně pak ryby, které mají implantovaný čip, anténa zachytí pomocí magnetického pole, které nabije čip a zaznamená unikátní kód jedince a datum a čas, ve kterém projela ryba skrz anténu (Šmejkal, 2018).

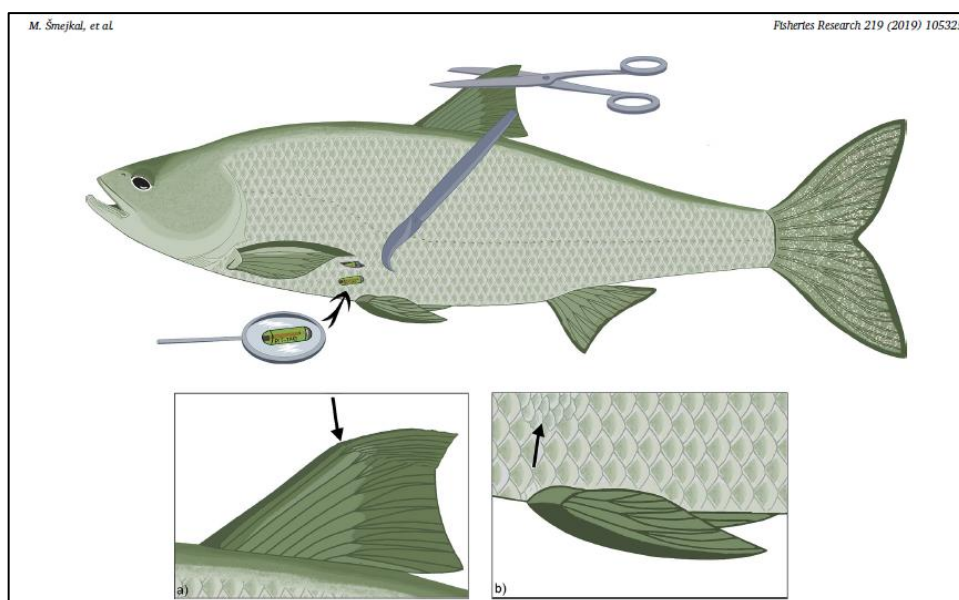


Obr. 3: Telemetrická anténa napříč korytem řeky Želivky (oddělující úseky 2 a 3 z výzkumu roku 2020)



Obr. 4: Telemetrická anténa napříč rychlým korytem řeky Želivky (tj. úsek 1 z výzkumu roku 2021)

Čipování ryb začíná odlovem jedinců za pomoci elektrického zařízení umístěného na lodi, a to poblíž místa, kde se boleni vytírají. Následně jsou ryby uspány v roztoku z hřebíčkového oleje, který na ně působí jako anestetikum. Hřebíčkový olej se nakape do kádě s vodou, v níž jsou mohou být uspáni 2–3 jedinci. Následně je bolenovi odstraněno malé množství šupin v oblasti tělní dutiny, která se mírně nařízne a je do ní vložen čip (PIT tag – passive integrated transponder tag). Rozměr čipů určených pro velké jedince je 32 mm (Šmejkal, 2018). Ke snadnému rozlišení očipovaných jedinců a případného vyhodnocení ztrátovosti čipů se zastříhává kousek jejich hřbetní ploutve (Obr. 5). Údaje o každém jedinci jsou zapisovány do záznamového archu. Nakonec se boleni nechají odpočinout ve studené prokysličené vodě a jsou vypuštěni zpět do přehrady.

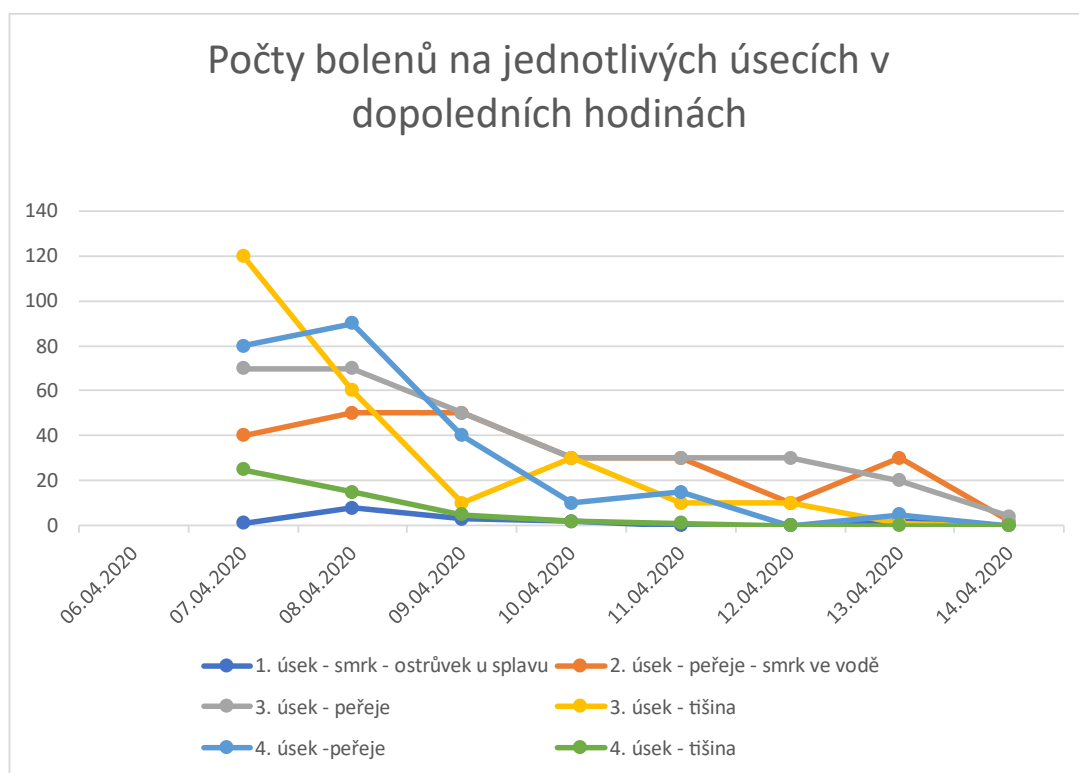


Obr. 5: Schéma postupu čipování bolena dravého. Zdroj: Šmejkal, 2019

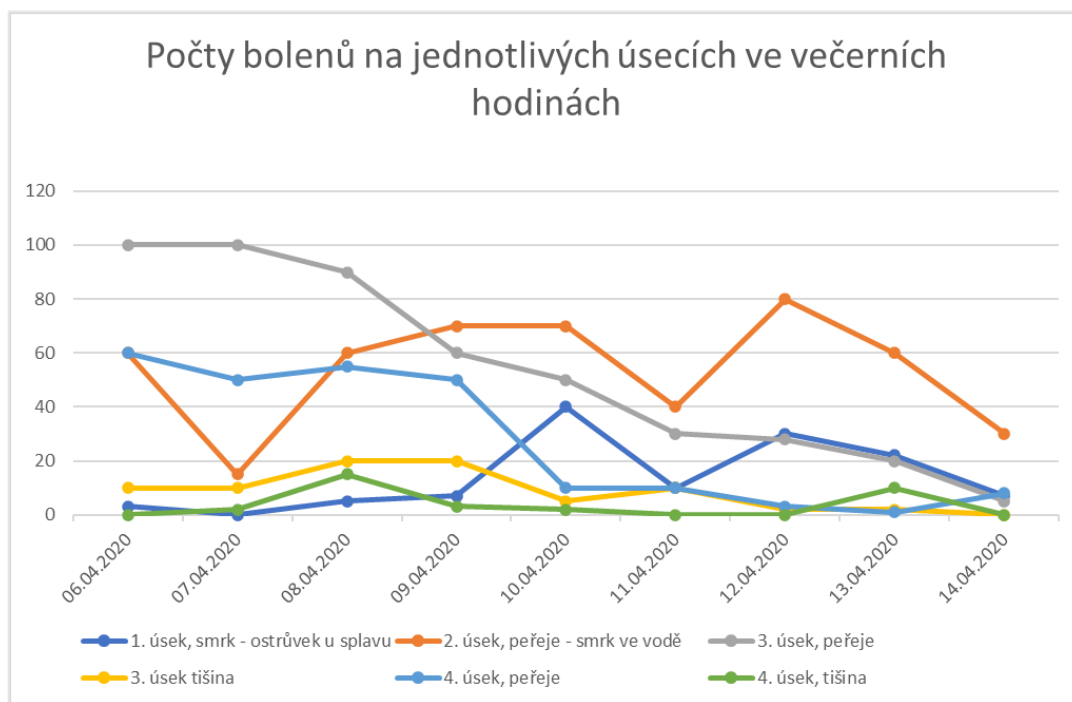
4 Výsledky

4.1 Výsledky vizuálního pozorování z roku 2020 a jejich porovnání s telemetrickými daty

Během pozorování v roce 2020 jsem denně zaznamenal průměrně 281 jedinců na trdlišti s $SD = \pm 150$, nejvíce jedinců se na trdlišti jsem napočítal 7. dubna (celkem 531) a 8. dubna (528). Následující dny bylo v korytě řeky i nadále mnoho jedinců, ale už jen v počtu desítek kusů. Po celou dobu výzkumu bylo nezvykle teplé počasí s dostatkem slunečního svitu, díky čemuž byla voda dostatečně prohřátá. Poslední den výzkumu (14. 4.) se však prudce ochladilo a začalo sněžit. Tato změna počasí ovlivnila aktivitu rozmnožujících se bolenů, jejichž počet se snížil na minimum, což odpovídalo pouze desítkám kusů bolenů na trdlišti dopoledne i večer (Obr. 6, Obr. 7).



Obr. 6: Graf znázorňující počty bolenů na úsecích zvolených v roce 2020 v dopoledních hodinách, dopolední hodnoty dne 6. 4. 2020 nebyly napočítány.



Obr. 7: Graf znázorňující počty bolenů na úsecích zvolených v roce 2020 ve večerních hodinách

V největším počtu byli při výtěru zastoupeni samci s celkovou délkou těla 40–70 cm. Samice měřily 60–80 cm. Tyto hodnoty uvádím na základě měření jedinců odchycených k očištění. Výjimečně se v korytě vyskytovaly i kusy větší. Ve studované lokalitě byli přítomni rovněž bolení juvenilové, kteří samotnému výtěru spíše přihlíželi. Shromažďovali se ve více kusech převážně v klidnějších partiích řeky v dostatečné vzdálenosti od dospělých samců.

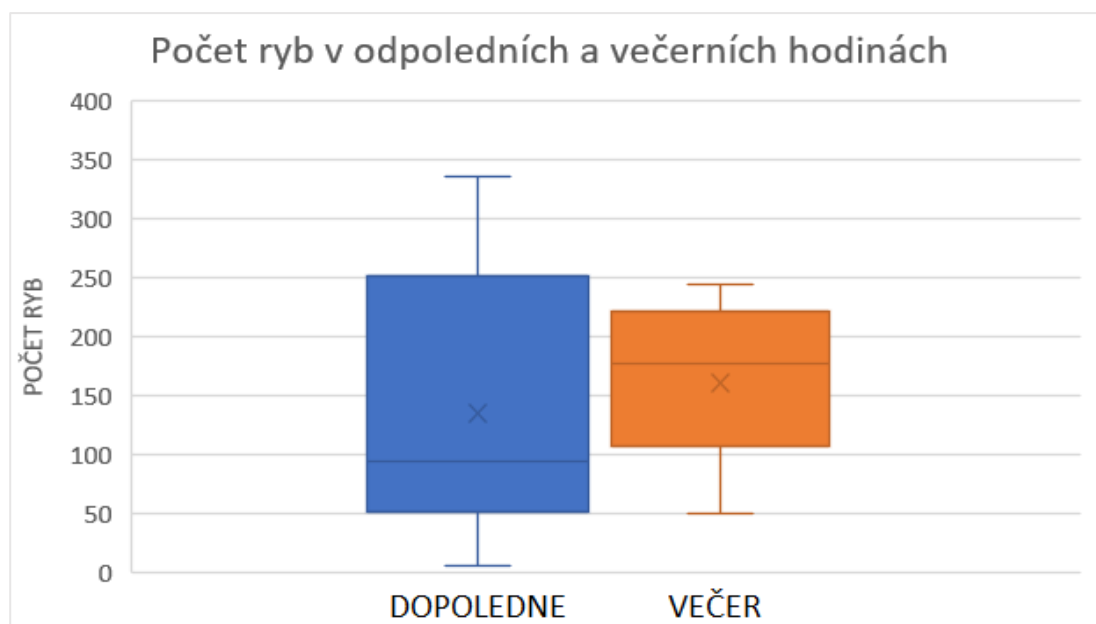
Z důvodu nižšího stavu vody ryby netáhly ve velké míře až pod betonový splav, který tvoří jedinou překážku bránící rozsáhlejší migraci bolenů při výtěru. Ryby se tudíž zdržovaly nejčastěji ve střední části přítoku, kde byla největší intenzita síly proudu a hloubka vodního sloupce se pohybovala okolo 50 cm. Ve večerních i denních hodinách výtěr v největší míře probíhal v peřejnatých úsecích 2, 3 a 4. Naopak v době odpočinku se ryby nejvíce zdržovaly v tišinách úseku 3 a 4 níže po proudu toku, kde má voda hloubku přes jeden metr a proud řeky je zde minimální.

Z vizuálního pozorování bylo patrné, že především samci byli v přítoku přehrady připraveni k rozmnožení daleko dříve než samice. Samci stáli v pravidelných rozestupech, hlavou směrem proti proudu, a čekali, až do přítoku k rozmnožení natáhnou i samice. Ty

většinou natáhly do přítoku se soumrakem a následný den kolem poledne se opět odebraly zpět do přehrady.

Přirozená reprodukce probíhala ve velké intenzitě ve večerních i denních hodinách. S rostoucí teplotou vody ve večerních a nočních hodinách se boleni přesouvali ke tření do úseků 1 a 2 s nejmělkčí vodou. Naopak při denním výtěru se ryby poměrně stabilně zdržovaly v okolí úseků 3 a 4, které disponovaly jak peřejemi, tak klidnou vodou.

Tyto poznatky prokázal rovněž t-test, vypočtený ze zjištěných stavů bolena dopoledne a večer, který vyvrátil stanovenou hypotézu, podle níž tření probíhá převážně ve večerních hodinách. Hodnoty párového t-testu vyšly následovně: $t(8) = 0,1195$, $p = 0,5736$. Jako hladina významnosti byla zvolena hodnota 0,05, hodnota p byla vyšší, a tak byla stanovená hypotéza zamítnuta (Obr. 8).



Obr. 8: Krabicový graf znázorňující celkový počet bolenů v dopoledních a večerních hodinách. Horizontální čára vyjadřuje medián, křížek průměr, prostřední část je zespona ohraničena kvartilem Q1 a shora kvartilem Q3, tzv. vousy vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem.

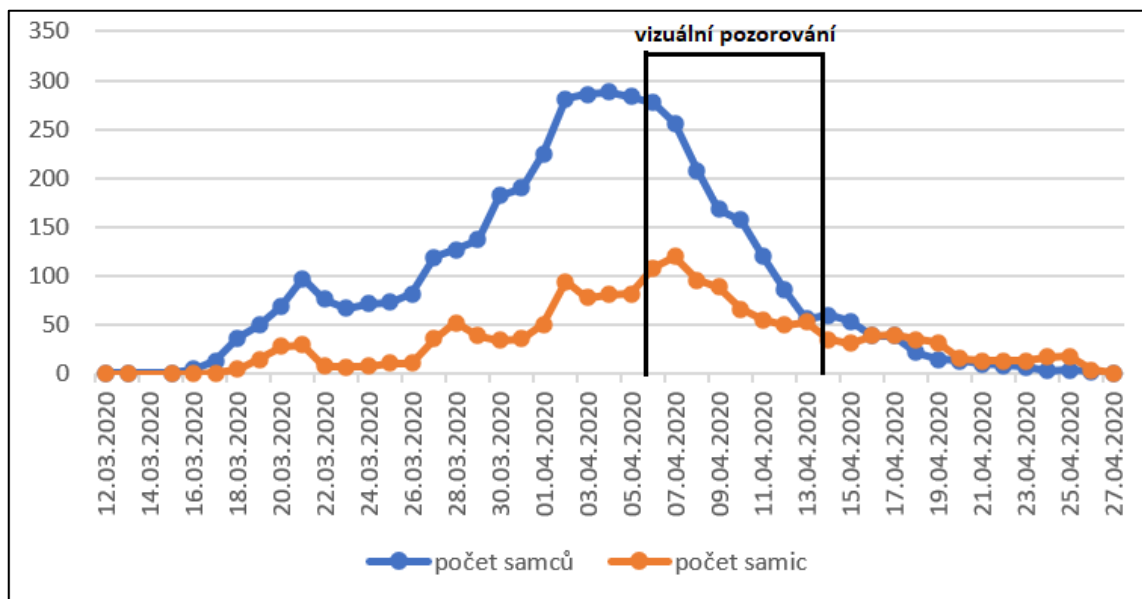
Jedinci samčího pohlaví udržovali v řece mezi sebou rozestupy v rozmezí 50–100 cm. Jakmile se některý samec přiblížil na vzdálenost menší, okamžitě byl z tohoto prostoru vyhnán. Odehnání probíhalo tak, že samec do jiného samce záměrně narazil a tím ho vytlačil nebo se pouze ohnal ocasní ploutví.

Vizuálně pozorovatelné bylo rovněž chování boleních juvenilů, kteří se snažili získat zkušenosti k vlastnímu rozmnožení v pohlavní dospělosti. Skupiny juvenilů v počtu tří až pěti jedinců se v některých případech snažily za účelem rozmnožení přiblížit k vysílené samici, o níž v tu chvíli nejevil zájem žádný z pohlavně vyspělých samců. Následně bolení juvenilů častokrát od samice odehnal starší větší samec, který měl vyšší předpoklady se se samicí úspěšně rozmnožit.

Počet bolenů zjištěný v jednotlivých dnech výzkumu jsem porovnal s počtem bolenů zaznamenaným anténami pasivní telemetrie. Vizuálním pozorováním jsem zachytil více ryb, než zaznamenaly telemetrické antény (Tab. 1), které jsou schopny zachytit pouze očipované jedince (přibližně 1/5) z bolení populace. Pasivní telemetrie však dokáže podle dříve zaznamenaného pohlaví při čipování ryby rozlišit samce a samice (Obr. 9). To je při vizuálním pozorování obtížné, při počítání jedinců jsem tedy pohlaví bolenů nerozlišoval a soustředil se pouze na celkový počet jedinců na úsecích a na etologii ryb při rozmnožování.

Tab. 1: Celkový počet bolenů v jednotlivých dnech prvního výzkumu z vizuálního pozorování (počet ryb ve dne + počet ryb v noci) a z telemetrických dat (počet samců + počet samic). Dopolední hodnoty dne 6. 4. 2020 nebyly napočítány.

datum	data z vizuálního pozorování			telemetrická data		
	počet ve dne	počet v noci	celkem	samci	samice	celkem
06.04.2020	-	233	233	277	108	385
07.04.2020	336	177	513	256	120	376
08.04.2020	283	245	528	208	96	304
09.04.2020	158	210	368	168	89	257
10.04.2020	104	177	281	157	66	223
11.04.2020	86	100	186	121	55	176
12.04.2020	50	143	193	86	50	136
13.04.2020	58	115	173	56	53	109
14.04.2020	6	50	56	60	35	95



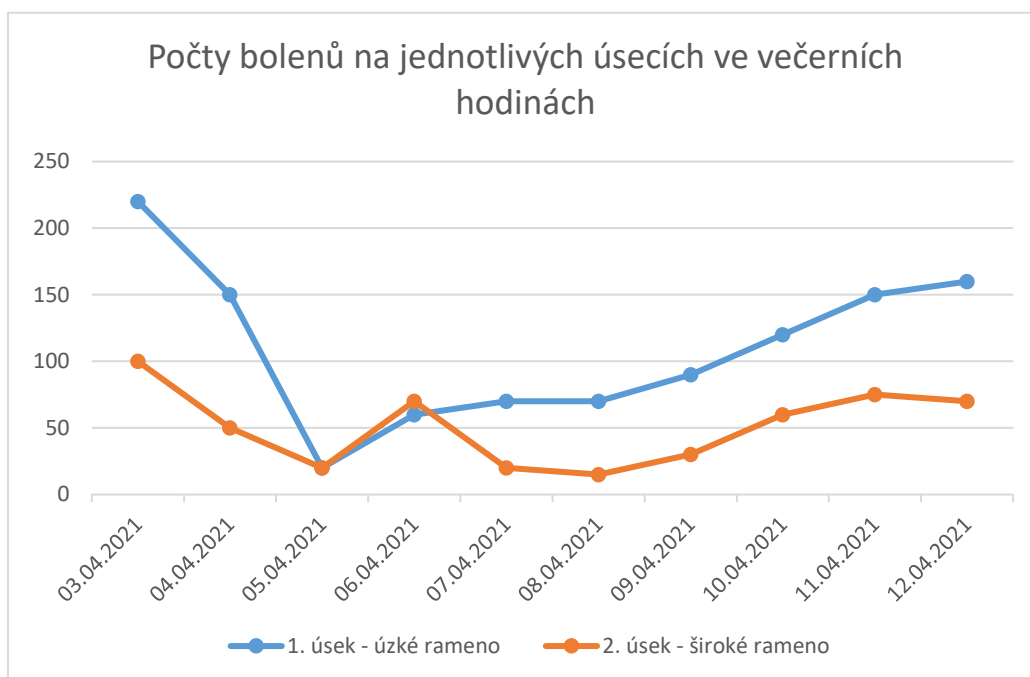
Obr. 9: Vývoj počtu jedinců zachycený anténami pasivní telemetrie v období od 12. 3. 2020 do 27. 4. 2020. Z toho vizuální pozorování probíhalo od 6. 4. do 14. 4. 2020, kdy došlo k výraznému poklesu v počtu rozmnožujících se bolenuů na trdlišti.

4.2 Výsledky vizuálního pozorování 2021

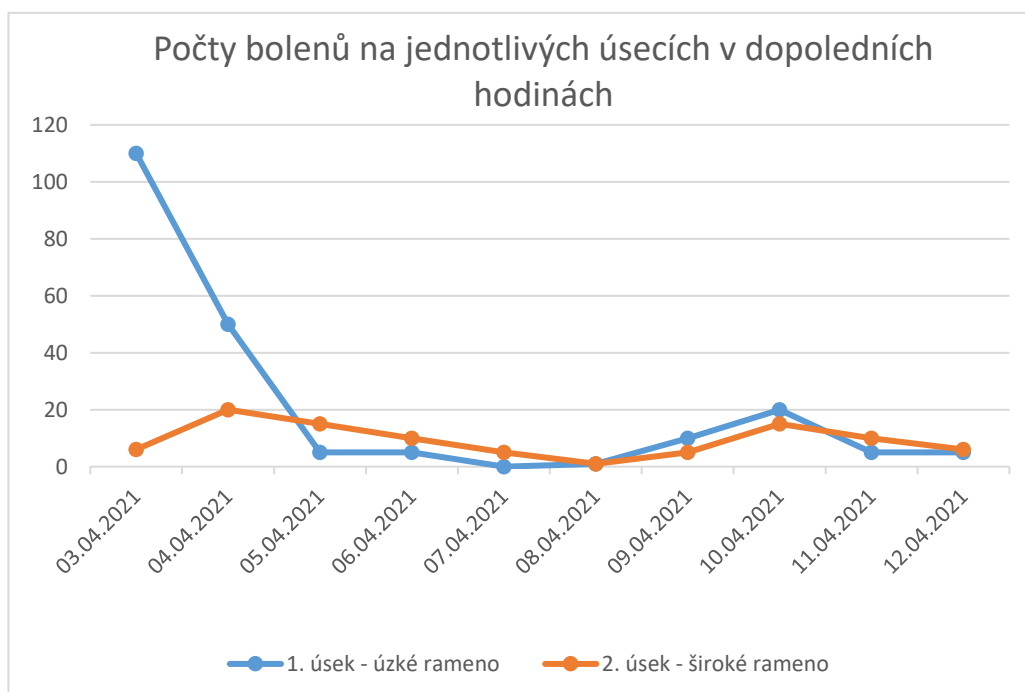
Při výzkumu v roce 2021 byly zcela odlišné meteorologické podmínky. V krátkých intervalech se střídalo teplé, a naopak velmi chladné počasí. Výjimkou nebyly ani časté sněhové přeháňky v průběhu dne a noční teploty pod nulou. Proměnlivé počasí se negativně podepsalo na celkovém počtu dnů vhodných k rozmnožování.

Díky na srážky bohatému předchozímu období byl v nádrži dostatek vody – hladina se oproti roku 2020 zvýšila cca o 2 m. To způsobilo, že boleni vytahovali v rámci tření až k betonovému splavu, který tvoří příčnou překážku na přítoku přehrady Želivka. Nejrychlejší proud a zároveň nejmělkčí hladina vody byla pod splavem, kam se soustředila veškerá třecí aktivita bolenuů pro toto rozmnožovací období.

Výtěr probíhal převážně ve večerních hodinách (Obr. 10), počet bolenuů rozmnožujících se v dopoledních hodinách byl naopak oproti roku 2020 výrazně nižší (Obr. 11). Ryby se nejvíce zdržovaly v mělké, rychle proudící vodě menšího ramene řeky (úseku 1) těsně pod betonovým splavem. Počet ryb, které se třely v hlubším, méně proudném úseku 2 byl znatelně menší. Tato rozdíly jsou jasně patrné z grafů, které jsem vytvořil na základě vizuálního pozorování v roce 2021.



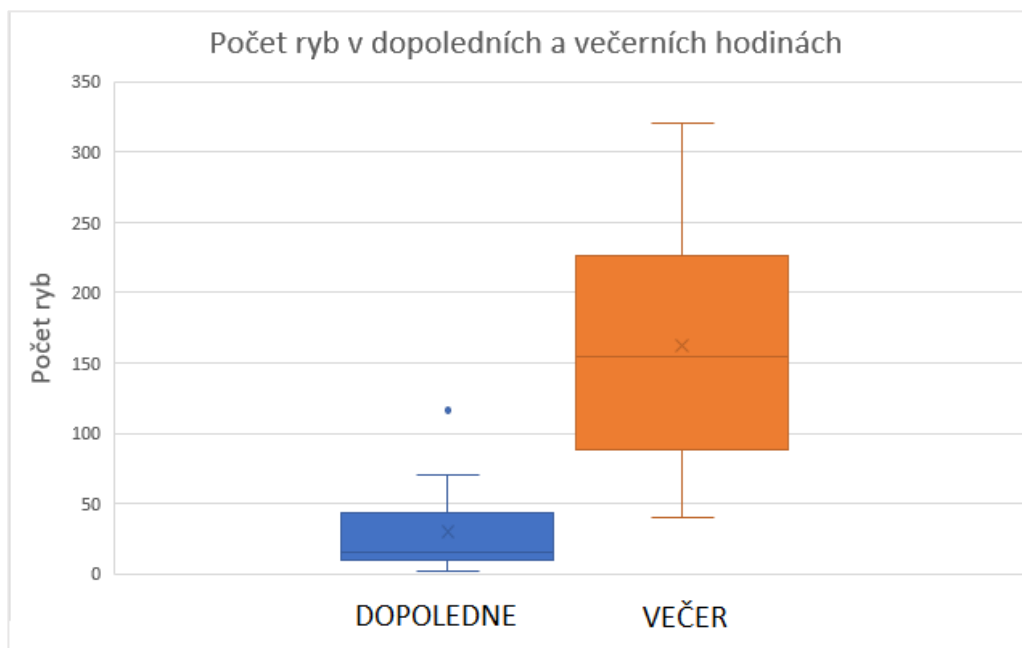
Obr. 10: Graf znázorňující počty bolení na úsecích zvolených v roce 2021 ve večerních hodinách



Obr. 11: Graf znázorňující počty bolení na úsecích zvolených v roce 2021 v dopoledních hodinách

Z obrázku číslo 11 je patrné, že dopoledne bylo na trdlišti minimální množství ryb v jednotkách kusů jak v rameni (úseku) číslo 1, tak v rameni (úseku) číslo 2. Naopak ve večerních hodinách (Obr. 10) se početnost kusů pohybovala v obou ramenech v desítkách až stovkách kusů. Nejvíce kusů na trdlišti jsem zaznamenal při nočním pozorování 3. 4. 2021. Následně jsem zaznamenal velký pokles kusu jedinců na trdlišti 5. 4. 2021, pravděpodobně z důvodu velmi špatného počasí a výrazného poklesu teploty vody a vzduchu. Při pozorování v následujících dnech se při nočním pozorování počty bolenů zvedaly postupně po desítkách kusů. Naopak denní počty bolenů na trdlišti v následujících dnech zůstaly velice nízké v jednotkách kusů.

Na trdlišti jsem dopoledne průměrně napočítal 135 jedinců s $SD = \pm 110$ a večer průměrně 161 jedinců s $SD = \pm 61$. Vyšší počet jedinců na trdlišti ve večerních hodinách (tj. stanovená hypotéza) se v tomto případě potvrdil provedeným t-testem vypočteným ze zjištěných stavů bolena dopoledne a večer. Hodnoty párového t-testu vyšly následovně: $t(9) = 0,0177$, $p = 0,00025$ (Obr. 12)..



Obr. 12: Krabicový graf celkového počtu bolenů v dopoledních a večerních hodinách. Horizontální čára vyjadřuje medián, křížek průměr, prostřední část je zespoda ohraničena kvartilem Q1 a shora kvartilem Q3, tzv. vousy vyjadřují variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvartilem. Bod nad modrou částí grafu označuje odlehlou hodnotu.

I při tomto výzkumu byli ve sledované části řeky přítomni bolení juvenilové. Oproti roku 2020 měli díky absenci větších dominantních jedinců na trdlišti šanci rozmnožit se

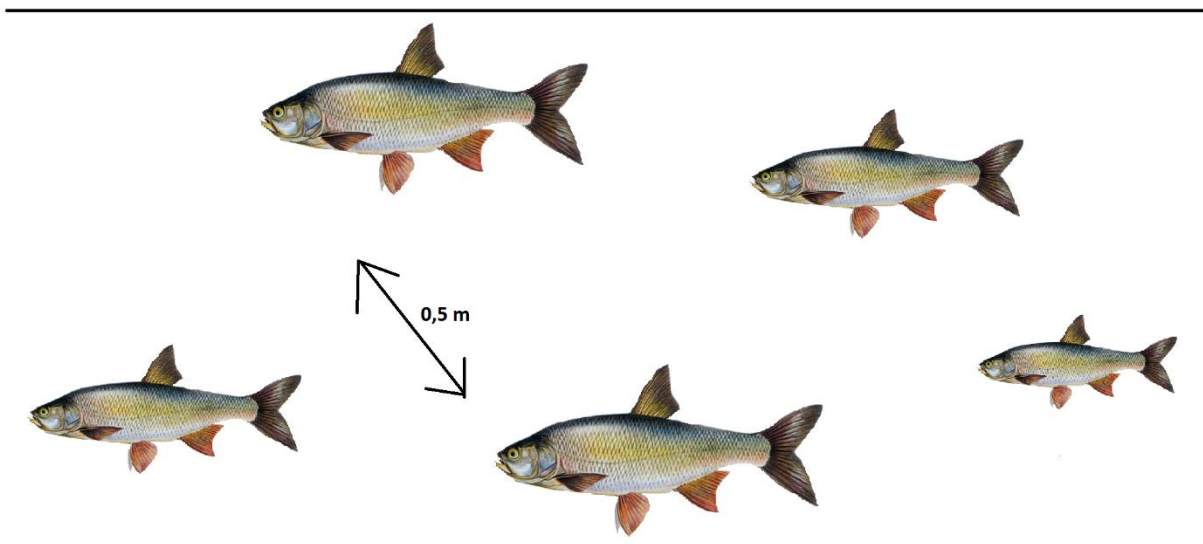
s výrazně většími samicemi. Při těchto prvních pokusech o rozmnožení se k samici přiblížili mladí samci v minimálním počtu tří kusů a došlo k možná již úspěšnému oplodnění. Jedinci s délkou přesahující 70 cm se objevovali v jednotkách kusů v širším a klidnějším úseku pod splavem.

4.3 Etogram chování bolena dravého během reprodukce

Samotný akt oplodnění probíhal v největším proudu řeky. Již z vizuálního pozorování byla patrná jasná převaha samců nad samicemi z hlediska počtu kusů. To znamenalo, že jedna samice byla oplodněna i více než jedním samcem. Oplodnění probíhalo tak, že se samec začal pomalu přibližovat k samici a teprve v dostatečně blízké vzdálenosti proběhl samotný akt rozmnožení.

Obě ryby spolu zrychlily proti proudu a samec se několikrát otřel o samici, čímž se navzájem stimulovali. Obě ryby se pak následně zvedly k hladině a samec ustrnul v mírném oblouku. Ryby byly ve strnulé poloze zhruba 3–5 vteřin unášeny proudem, poté se odebraly do klidnějších partií řeky. Samice vypustila jikry a samec mlíčí. Oblak jiker a mlíčí byl unášen proudem zhruba osm metrů, než se všechny jikry usadily na kamenité dno. Boleni na trdliště přijížděli z klidnějších částí přehrady v největším počtu ve večerních hodinách, kdy bylo také rozmnožování nejintenzivnější.

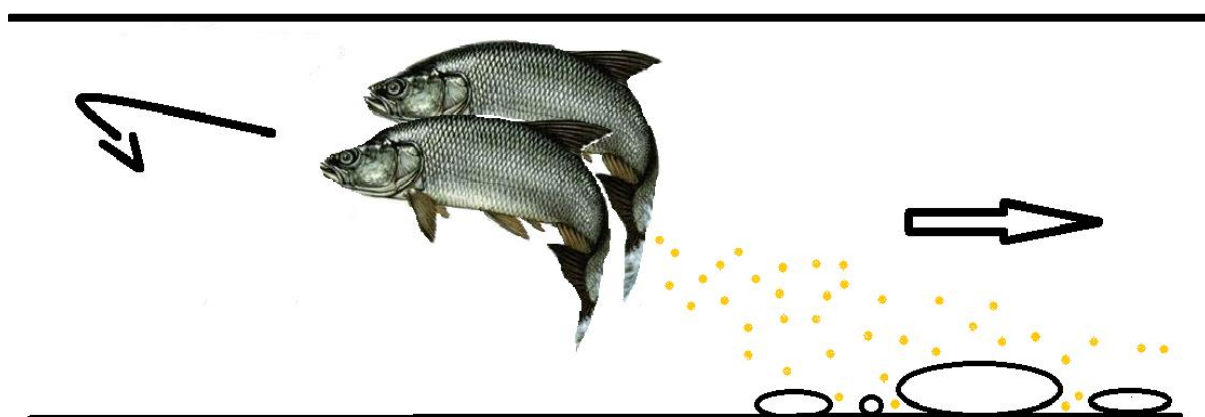
Ryby, které nebyly aktivní na trdlišti, odpočívaly a získávaly energii v hlubších partiích přítoku. Mnoho jedinců taktéž odpočívalo přibližně dva kilometry od ústí přítoku do přehrady. Tato skutečnost se prokázala díky odlovu pomocí elektrického zařízení z lodě za účelem ulovení nových jedinců k následnému značení.



Obr. 13a: Postavení jedinců na trdlišti



Obr. 13b: Přiblížení samce a samice před vlastním výtěrem



Obr. 13c: Výtěr následovaný ustrnutím páru v oblouku (u samce je ustrnutí výraznější)

5 Diskuse

Úspěšné rozmnožování je důležité k zachování každého živočišného druhu. Pokud se organismus dokáže úspěšně a pravidelně rozmnožovat, zajistí tím předání genetické informace nezbytné k přežití vlastního druhu, který může být úzce vázán na specifické životní podmínky (Booy et al., 2000; Hughes et al., 2008). U většiny ryb je zajištění úspěšného rozmnožení svého druhu prostřednictvím řady různých reprodukčních taktik prioritním životním cílem (Taborsky et al., 2008). Není tomu jinak ani u bolena dravého, který je schopen přirozené reprodukce na mnoha místech v České republice (Pfauserová et al., 2019).

Během dvou let výzkumu, který jsem provedl v letech 2020 a 2021, jsem pozoroval stovky jedinců bolena dravého samčího i samičího pohlaví během přirozené reprodukce na přítoku přehrady Želivky. Dle zjištěných výsledků lze říct, že k rozmnožování bolenu dravých zde dochází v nejsilnějším proudu řeky, v úseku, který je zároveň poměrně mělký. Přirozené rozmnožování bolena dravého popisuje Bartoň et al., (2021). Preference mělkého proudného trdliště je dána především tím, že bolen dravý je původně reofilním rybím druhem (Fredrich, 2003). Zároveň by měl výtěr v mělké rychle proudící vodě zajistit ochranu jiker před rybími predátory, jako jsou cejni velcí nebo oukleje obecné (Šmejkal et al., 2017a). Oblak jiker bolena dravého se postupně usazuje za kameny v mělké vodě na pevném substrátu, kde jsou jikry chráněny před predátory a mají vhodné podmínky k úspěšnému vývoji, což dokazuje také studie Bartoň et al., (2021). Naopak v bahnitém substrátu mohou jikry lehce zaplísnit a uhynout (Šmejkal, 2021).

Boleni mohou při migraci ze zimoviště na trdliště nacházející se v přítoku přehrady urazit poměrně velké vzdálenosti, což dokazuje studie Pfauserová et al., (2019). Na trdlišti bývají za účelem maximalizace šance na reprodukci dříve samci než samice (Šmejkal, 2018). Samice se také v době výzkumu vyskytovaly na přítoku v menších počtech. V některých dnech nebyla většina samic přítomna vůbec, patrně se zdržovaly v hlubší části přítoku, který je díky pomalejšímu proudění vody méně náročný na spotřebu energie. Několikadenní absence samic potvrzuje například studie Šmejkal et al., (2021).

V české i světové literatuře je uváděna délka bolena včetně ocasu přibližně 80 cm (Hanel & Lusk, 2005; Kottelat & Freyhof, 2007; Krpo-Četković et al., 2010). Při mém výzkumu, zejména v roce 2020, však byly spatřeny i větší kusy. Pokud má jedinec, především samice, vhodné životní podmínky, je překonání délky 80 cm možné. Bohužel se takto velké jedince během výzkumu nepodařilo odlovit.

Rozmnožování v silném proudu řeky je fyzicky velice náročné a pro boleny, kteří v průběhu několikadenního rozmnožování nepřijímají potravu (nebo jen minimálně), je nutný odpočinek v klidových partiích řeky. Odpočinek byl patrný především v denních hodinách v brzkém odpolední, kdy byl zároveň pozorován nejnižší počet rozmnožovacích aktů. Bylo také pozorováno, že v klidnějších částech řeky mezi sebou samci neudrží tak pravidelné rozestupy jako v silném proudu, protože nemají důvod soutěžit o nejvhodnější pozici, jako je tomu na trdlišti.

K úspěšnému rozmnožení docházelo u dominantnějších a více energií zásobených jedinců. Ryby, které působily unaveným a apatičtější dojem, se k rozmnožení dostávaly méně často (Duman & Gül, 2013). Slabší jedince dominantnější ryby mnohdy nepouštěly do nejlepších úseků řeky s nejsilnějším proudem – to mohlo vést k výtěru slabých jedinců mimo hlavní proud, kde je pravděpodobné zapadnutí jiker do nevhodného bahnitého substrátu.

Při výzkumu migrace pomocí pasivní telemetrie jsem kladně hodnotil fakt, že tento výzkum lze provádět s maximální šetrností k rybám a s minimální mortalitou jedinců, kteří jsou opatřeni čipy PIT tag s neomezenou životností (Šmejkal et al., 2021). Tyto čipy zaznamenávají velice důležité informace o jednotlivých jedincích, kteří mohou být zkoumáni po velice dlouhý časový úsek, někdy až do konce života, pokud nedojde ke ztrátě čipu (Šmejkal et al., 2020, 2019). Tato metoda výzkumu by mohla být více používána při sledování dalších druhů ohrožených ryb nebo obojživelníků v České republice, jako tomu bylo například při výzkumu čolka velkého na lokalitě Tověř (Weber et al., 2019).

K úspěšné přirozené reprodukci bolena je také zapotřebí řada faktorů z vnějšího prostředí: správná teplota vody, stálý nekolísající proud vody, nízká početnost predátorů konzumujících jikry a správný kamenitý substrát k vývoji jiker (Šmejkal et al., 2018, 2017b). K výtěru bolena dravého dochází především v noci, kdy se v okolí třetího místa neshromažďují oukleje obecné, které mohou požírat čerstvě vytřené bolení jikry, a teplota vody přesáhne 6 °C (Šmejkal et al., 2018). Při výrazně vyšších denních i nočních teplotách vody a vzduchu se mohou intenzity denního a nočního výtěru vyrovnat (Šmejkal, ústní sdělení, 2021). Toto zjištění potvrdil výzkum v roce 2020, kdy se noční i denní třecí aktivita při vysokých teplotách vzduchu a vody vyrovnávala.

Lze tedy předpokládat, že na denní dobu výtěru mají podstatný vliv meteorologické podmínky a vlivy vnějšího prostředí. Vlivy meteorologických poměrů na reprodukci bolena dravého by mohly být v budoucnu podrobněji zkoumány. V dlouhodobějším časovém měřítku

by bylo možné výzkum doplnit rovněž o možné důsledky změny klimatu, jež by mohly ovlivnit budoucí schopnost reprodukce a růstové schopnosti tohoto druhu.

6 Závěr

V bakalářské práci jsem popsal etologii bolena dravého v průběhu přirozené reprodukce na přítoku přehrady Želivka. V teoretické části práce jsem se zaměřil na reprodukční chování ryb a na zařazení druhů do reprodukčních gild na základě rodičovské péče a preferovaného typu substrátu ke kladení jiker. Do popsaných kategorií ryb dle jejich způsobu rozmnožování jsem zařadil předmět výzkumu – bolena dravého, jehož charakteristice, výskytu a rozmnožovacím návykům jsem se dále věnoval ve výzkumné části. Pozorování etologie bolena dravého během reprodukce probíhalo v letech 2020 a 2021 na vybraných úsecích studované lokality, tj. na přítoku přehrady Želivky, ve které se nachází největší sledované třetí hejno bolenů v České republice. Zvolenými metodami pro výzkum reprodukce bolena dravého byly vizuální pozorování a v prvním roce výzkumu také pasivní telemetrie. Na základě výsledků jsem sestavil etogram bolena dravého v průběhu reprodukce, doplněný o schéma aktu oplodnění. Tření předchází udržování pravidelných rozestupů mezi samci i samice na trdlišti, až po přiblížení páru do dostatečné vzdálenosti nastává samotný akt oplodnění, po němž těla obou partnerů na několik vteřin ustrnou (u samce je však ustrnutí těla zřetelnější). Již z vizuálního pozorování bylo patrné, že jsou na trdlišti více zastoupeni samci než samice, tento fakt potvrdila rovněž data zachycená anténami pasivní telemetrie umístěnými napříč korytem řeky Želivky, jež snímají očiřované ryby. Zjištěna byla rovněž přítomnost juvenilů – pohlavně nedospělých jedinců, kteří na trdlišti získávají zkušenosti pro pozdější vlastní reprodukci, v některých případech se dokonce sami pokouší o rozmnožení. V cílech práce jsem stanovil hypotézu, podle níž mělo tření bolena probíhat převážně ve večerních hodinách. Pro data získaná při prvním výzkumu byla tato hypotéza zamítnuta – počet rozmnožujících se jedinců byl v dopoledních a večerních hodinách, pravděpodobně kvůli teplému počasí a vysoké teplotě vody, velmi podobný. Data z výzkumu v roce 2021, kdy bylo počasí velmi chladné, však tuto hypotézu potvrdila – boleni byli na trdlišti přítomni výrazně čteněji ve večerních hodinách. V budoucnu by bylo zajímavé věnovat se vlivu teploty na chování a načasování reprodukce bolena dravého.

7 Seznam literatury

- Ah-King, M., Kvarnemo, C., Tullberg, B.S., 2005. The influence of territoriality and mating system on the evolution of male care: A phylogenetic study on fish. *J. Evol. Biol.* 18, 371–382. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00823.x>
- Amcoff, M., Kolm, N., 2013. Does female feeding motivation affect the response to a food-mimicking male ornament in the swordtail characin *Corynopoma riisei*? *J. Fish Biol.* 83, 343–354. <https://doi.org/10.1111/jfb.12175>
- Balon, E.K., 1975. Reproductive Guilds of Fishes : A Proposal and Definition. *J. Fish. Res. Board Canada* 32, 821–864.
- Bartoň, D., Bretón, F., Blabolil, P., Souza, A.T., Vejřík, L., Sajdlová, Z., Kolařík, T., Kubečka, J., Šmejkal, M., 2021. Effects of hydropeaking on the attached eggs of a rheophilic cyprinid species. *Ecohydrology*. <https://doi.org/10.1002/eco.2280>
- Berra, T.M., Neira, F.J., 2003. Early life history of the nurseryfish, *Kurtus gulliveri* (Perciformes: Kurtidae), from northern Australia. *Copeia* 2003, 384–390. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2003\)003\[0384:ELHOTN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2003)003[0384:ELHOTN]2.0.CO;2)
- Booy, G., Hendriks, R.J.J., Smulders, M.J.M., Van Groenendael, J.M., Vosman, B., 2000. Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biol.* 2, 379–395. <https://doi.org/10.1055/s-2000-5958>
- Collatz, K.-G., 2003. Aging and Environmental Conditions in Insects. *Aging Org.* 99–123. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0671-1_5
- Duman, E., Gül, M.R., 2013. Age, growth, fecundity and mortality of *Aspius vorax* (Heckel, 1843) in Karakaya Reservoir (in Euphrates River), Turkey. *Ege J. Fish. Aquat. Sci.* 30, 155–159. <https://doi.org/10.12714/egejfas.2013.30.4.02>
- Fredrich, F., 2003. Long-term investigations of migratory behaviour of asp (*Aspius aspius* L.) in the middle part of the Elbe River, Germany. *J. Appl. Ichthyol.* 19, 294–302. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00504.x>
- Ganias, K., Rakka, M., Mantzouki, E., Vavalidis, T., Tsinganis, M., Nunes, C., 2015. Maternal versus environmental constraints on the oocyte size of a marine pelagophil fish. *Mar. Biol.* 162, 1879–1888. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2719-4>
- Gillooly, J.F., Baylis, J.R., 1999. Reproductive success and the energetic cost of parental care in male smallmouth bass. *J. Fish Biol.* 54, 573–584. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1998.0888>
- Godin, J.G.J., Auld, H.L., 2013. Covariation and repeatability of male mating effort and mating preferences in a promiscuous fish. *Ecol. Evol.* 3, 2020–2029. <https://doi.org/10.1002/ece3.607>
- Haghparsat, P., Falahatkar, B., Khoshkholgh, M.R., Meknatkhah, B., 2016. Influence of dietary protein/lipid ratio on growth performance and body composition of *Aspius aspius*, a new hybrid of *Leuciscus aspius* × *Rutilus frisii* (Teleostei: Cyprinidae). *Iran. J. Ichthyol.* 3, 304–315. <https://doi.org/10.22034/iji.v3i4.146>
- Hanel, L., Lusk, S., 2005. Ryby a Mihule České republiky. Český svaz ochránců přírody Vlašim.
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E., Bowen, B.W., 2009. THE DIVERSITY OF FISHES, Second Edi. ed. Wiley-Blackwell.
- Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N., Vellend, M., 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol. Lett.* 11, 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>
- Josi, D., Taborsky, M., Frommen, J.G., 2019. First field evidence for alloparental egg care in

- cooperatively breeding fish. *Ethology* 125, 164–169. <https://doi.org/10.1111/eth.12838>
- Kärgerberg, E., Økland, F., Thalfeldt, M., Thorstad, E.B., Sandlund, O.T., Tambets, M., 2020. Migration patterns of a potamodromous piscivore, asp (*Leuciscus aspius*), in a river–lake system. *J. Fish Biol.* 97, 996–1008. <https://doi.org/10.1111/jfb.14454>
- Katula, R.S., Page, L.M., 1998. Nest Association between a Large Predator , the Bowfin (*Amia calva*), and Its Prey , the Golden Shiner (*Notemigonus crysoleucas*). *Copeia* 1998, 220–221.
- Khoo, M.L., Das, S.K., Ghaffar, M.A., 2018. Growth pattern, diet and reproductive biology of the clownfish *Amphiprion ocellaris* in waters of Pulau Tioman, Malaysia. *Egypt. J. Aquat. Res.* 44, 233–239. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2018.07.003>
- Kompowski, A., Neja, Z., 2004. Fecundity of asp *Aspius aspius* (L., 1758) from Międzyodrze waters. *Bull. Sea Fish. Inst.* 3, 23–30.
- Korzelecka-Orkisz, A., Bonisławska, M., Tański, A., Smaruj, I., Szulc, J., Formicki, K., 2013. EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *ASPIUS ASPIUS* L. (ACTINOPTERYGII: CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE). *Electron. J. Polish Agric. Univ.* 16.
- Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Published by Authors.
- Krpo-Ćetković, J., Hegediš, A., Lenhardt, M., 2010. Diet and growth of asp, *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), In the Danube River near the confluence with the Sava River (Serbia). *J. Appl. Ichthyol.* 26, 513–521. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01456.x>
- Kujawa, R., Mamcarz, A., Kucharczyk, D., 2008. Boleń (*Aspius aspius*, 1758) – monograf. Mercurius Kaczmarek Andrzej, Olsztyn. <https://doi.org/10.13140/2.1.2048.5927>
- Kujawa, R., Mamcarz, A., Kucharczyk, D., 1997. Effect of temperature on embryonic development of asp (*Aspius aspius* L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 44, 139–143.
- Langler, G.J., Smith, C., 2001. Effects of habitat enhancement on 0-group fishes in a lowland river. *River Res. Appl.* 17, 677–686. <https://doi.org/10.1002/rrr.627>
- Lehtonen, T.K., Lindström, K., 2008. Density-dependent sexual selection in the monogamous fish *Archocentrus nigrofasciatus*. *Oikos* 117, 867–874. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16677.x>
- Lindström, K., 1998. Energetic constraints on mating performance in the sand goby. *Behav. Ecol.* 9, 297–300. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.3.297>
- Mank, J.E., Promislow, D.E.L., Avise, J.C., 2005. Phylogenetic perspectives on the evolution of parental care in fishes. *Evolution* (N. Y). 59, 1570–1578.
- Martin, K.L.M., Van Winkle, R.C., Draais, J.E., Lakisic, H., 2004. Beach-Spawning Fishes, Terrestrial Eggs, and Air Breathing. *Source Physiol. Zool.* 77, 750–759.
- Merron, G.S., Holden, K.K., Bruton, M.N., 1990. The reproductive biology and early development of the African pike, *Hepsetus odoe*, in the Okavango Delta, Botswana. *Environ. Biol. Fishes* 28, 215–235. <https://doi.org/10.1007/BF00751036>
- Miano, A.J., Leblanc, J.P., Farrell, J.M., 2019. Laboratory evaluation of spawning substrate type on potential egg predation by round goby (*Neogobius melanostomus*). *J. Great Lakes Res.* 45, 390–393. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2019.02.002>
- Mills, C.A., 1981. The attachment of dace, *Leuciscus leuciscus* L., eggs to the spawning substratum and the influence of changes in water current on their survival. *J. Fish Biol.* 19, 129–134. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05817.x>
- Mills, S.C., Reynolds, J.D., 2002. Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus*, spawning

- in freshwater mussels and consequences for offspring survival. *Anim. Behav.* 63, 1029–1036. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1988>
- Neff, B.D., 2003. Decisions about parental care in response to perceived paternity. *Nature* 422, 716–719. <https://doi.org/10.1038/nature01528>
- Pfauserová, N., Slavík, O., Horký, P., Kolářjová, J., Randák, T., 2019. Migration of non-native predator Asp (*Leuciscus aspius*) from a reservoir poses a potential threat to native species in tributaries. *Water (Switzerland)* 11. <https://doi.org/10.3390/w11061306>
- Polícar, T., Podhorec, P., Stejskal, V., Hamackova, J., Alavi, S.M.H., 2010. Fertilization and hatching rates and larval performance in captive common barbel (*Barbus barbus L.*) throughout the spawning season. *J. Appl. Ichthyol.* 26, 812–815. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01564.x>
- Povodí Vltavy, 2012. VD Želivka – Švihov [WWW Document]. URL <http://www.pvl.cz/files/download/vodohospodarske-informace/vodni-dila-a-nadrze/svihov.pdf>
- Reichard, M., Jurajda, P., Smith, C., 2004. Male-male interference competition decreases spawning rate in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 34–41. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0760-2>
- Reichard, M., Polačik, M., Sedláček, O., 2009. Distribution, colour polymorphism and habitat use of the African killifish *Nothobranchius furzeri*, the vertebrate with the shortest life span. *J. Fish Biol.* 74, 198–212. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02129.x>
- Sargent, R.C., Gross, M.R., 1986. Williams' Principle: An Explanation of Parental Care in Teleost Fishes. *Behav. Teleost Fishes* 275–293. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_11
- Schreck, C.B., Contreras-Sanchez, W., Fitzpatrick, M.S., 2001. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny, First Edit. ed, *Reproductive Biotechnology in Finfish Aquaculture*. Woodhead Publishing Limited. <https://doi.org/10.1016/b978-0-444-50913-0.50005-9>
- Scott, R.J., Kosick, R., Clement, M., Noakes, D.L.G., Beamish, F.W.H., 2005. Nest site selection and spawning by captive bred Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a natural stream. *Environ. Biol. Fishes* 74, 309–321. <https://doi.org/10.1007/s10641-005-1330-9>
- Segner, H., 2011. *Reproductive and Developmental Toxicity in Fishes, Reproductive and Developmental Toxicology*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-382032-7.10086-4>
- Sibbing, F.A., 1991. Food capture and oral processing. *Cyprinid Fishes* 377–412. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_13
- Silva, K., Vieira, M.N., Almada, V.C., Monteiro, N.M., 2007. The effect of temperature on mate preferences and female-female interactions in *Syngnathus abaster*. *Anim. Behav.* 74, 1525–1533. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.008>
- Simberloff, D., Dayan, T., 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 115–143.
- Šmejkal, L., González-Hernández, R., Jungwirth, T., Sinova, J., 2020. Crystal time-reversal symmetry breaking and spontaneous Hall effect in collinear antiferromagnets. *Sci. Adv.* 6. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz8809>
- Šmejkal, M., 2018. Nesnadná úloha samců v živočišné říši, *Strategie*. ed. Středisko společných činností AV ČR, v.v.i., pro Kancelář Akademie věd ČR, Praha.
- 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. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07339-w>

- Šmejkal, M., Bartoň, D., Brabec, M., Sajdlová, Z., Souza, A.T., Moraes, K.R., Soukalová, K., Blabolil, P., Vejřík, L., Kubečka, J., 2021. Climbing up the ladder: male reproductive behaviour changes with age in a long-lived fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 75. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02961-7>
- Šmejkal, M., Blabolil, P., Bartoň, D., Duras, J., Vejřík, L., Sajdlová, Z., Kočvara, L., Kubečka, J., 2019. Sex-specific probability of PIT tag retention in a cyprinid fish. *Fish. Res.* 219. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105325>
- Šmejkal, Marek. Lokalizace Želivky na mapě ČR [Obr. 1, Obr. 2]. In: Šmejkal, M., Bartoň, D., Brabec, M., Sajdlová, Z., Souza, A.T., Moraes, K.R., Soukalová, K., Blabolil, P., Vejřík, L., Kubečka, J., 2021. Climbing up the ladder: male reproductive behaviour changes with age in a long-lived fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 75. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02961-7>
- 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.* 7, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04827-x>
- Šmejkal, Marek. Schéma postupu čipování bolena dravého [Obr. 5]. In: Šmejkal, M., Blabolil, P., Bartoň, D., Duras, J., Vejřík, L., Sajdlová, Z., Kočvara, L., Kubečka, J., 2019. Sex-specific probability of PIT tag retention in a cyprinid fish. *Fish. Res.* 219. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.105325>
- Šmejkal, M., Souza, A.T., Blabolil, P., Bartoň, D., Sajdlová, Z., Vejřík, L., Kubečka, J., 2018. Nocturnal spawning as a way to avoid egg exposure to diurnal predators. *Sci. Rep.* 8, 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33615-4>
- Studenkov, S., Petrova Uzunova, E., Simeonovska-Nikolova, D., 2014. A field study on using artificial substrate for nesting of introduced pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758). *Anim. Biol.* 64, 115–124. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002433>
- Taborsky, B., Foerster, K., 2004. Female mouthbrooders adjust incubation duration to perceived risk of predation. *Anim. Behav.* 68, 1275–1281. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.03.005>
- Taborsky, M., Oliveira, R.F., Brockmann, H.J., 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: Concepts and questions. *Altern. Reprod. Tactics An Integr. Approach* 1–22. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542602.002>
- Targońska, K., Źarski, D., Kucharczyk, D., 2008. A review of the artificial reproduction of asp, *Aspius aspius* (L.), and nase, *Chondrostoma nasus* (L.). *Arch. Polish Fish.* 16, 341–354. <https://doi.org/10.2478/s10086-008-0022-4>
- Tsuboi, M., Sakai, Y., 2016. Polygamous mating system and protogynous sex change in the gobiid fish *Fusigobius neophytus*. *J. Ethol.* 34, 263–275. <https://doi.org/10.1007/s10164-016-0472-x>
- Ulikowski, D., 2004. European Catfish (*Silurus Glanis* L.) Reproduction Outside of the Spawning Season. *Arch. Polish Fish.* 12, 121–131.
- Vašek, M., Eloranta, A.P., Vejříková, I., Blabolil, P., Říha, M., Jůza, T., Šmejkal, M., Matěna, J., Kubečka, J., Peterka, J., 2018. Stable isotopes and gut contents indicate differential resource use by coexisting asp (*Leuciscus aspius*) and pikeperch (*Sander lucioperca*). *Ecol. Freshw. Fish* 27, 1054–1065. <https://doi.org/10.1111/eff.12414>
- Vašek, M., Vejřík, L., Vejříková, I., Šmejkal, M., Baran, R., Muška, M., Kubečka, J., Peterka, J., 2017. Development of non-lethal monitoring of stable isotopes in asp (*Leuciscus aspius*): a comparison of muscle, fin and scale tissues. *Hydrobiologia* 785, 327–335. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2940-2>
- Veselovský, Z., 2005. *Etologie: Biologie chování zvířat*. Academia, Praha.

- Weber, L., Šmejkal, M., Bartoň, D., Rulík, M., 2019. Testing the applicability of tagging the Great crested newt (*Triturus cristatus*) using passive integrated transponders. PLoS One 14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219069>
- Winkler, H., Herzig, A., 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Virnba virnba*. J. Fish Biol 171–181.
- Wootton, R.J., 2009. The inter-spawning interval of the female Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. J. Zool. 172, 331–342. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1974.tb04109.x>
- Wu, R.S.S., 2009. Chapter 3 Effects of Hypoxia on Fish Reproduction and Development, 1. ed, Fish Physiology. Elsevier Inc. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)00003-4](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)00003-4)
- Yokouchi, K., Daverat, F., Miller, M.J., Fukuda, N., Sudo, R., Tsukamoto, K., Elie, P., Russell Poole, W., 2018. Growth potential can affect timing of maturity in a long-lived semelparous fish. Biol. Lett. 14, 9–12. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0269>

8 Seznam příloh



Příloha 1: Samec bolena dravého



Příloha 2: Samice bolena dravého



Příloha 3: Odstřihnutí části hřbetní ploutve pro identifikaci očipovaného jedince



Příloha 4: Nařiznutí břišní dutiny za účelem vložení čipu



Příloha 5: Třecí hejno bolena dravého při denním výtěru v tišině



Příloha 6: Prohnutí těla samce po výtěru