

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Behaviorální ekologie lipana podhorního *Thymallus thymallus*

Bakalářská práce

Autor práce: Filip Wachtel

Akvakultura a péče o vodní ekosystémy

Vedoucí práce: prof. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci Behaviorální ekologie lipana podhorního *Thymallus thymallus* jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval prof. Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D. za vedení a pomoc při zpracovávání této práce a také za velice hodnotnou příležitost se zúčastnit značení lipanů na řece Řasnici a Studené Vltavě. Dále bych také rád poděkoval své rodině za podporu a důvěru během mého studia.

Behaviorální ekologie lipana podhorního *Thymallus thymallus*

Souhrn

Předkládaná literární rešerše shrnuje hlavní rysy chování lipana podhorního *Thymallus thymallus* (Linnaeus 1758) ve volné přírodě, ale také přibližuje změny jeho chování vlivem lidské činnosti. Samotná behaviorální ekologie je vědou studující ekologické a evoluční strategie v určitých situacích. Důsledkem zejména lidské činnosti se ocitly populace lipanů zvláště ve střední Evropě na kritické úrovni a známky změny negativního vývoje nejsou stěle viditelné. Hlavní roli v úbytku lipanů hraje fragmentace říčních sítí a nadměrný rybolov. Především při použití moderních technologií se ukázalo, že tento rybí druh je schopný podnikat migrace i na delší vzdálenosti a zásahy do jeho přirozeného prostředí v podobě migračních bariér mu mnohdy znemožňují naplno využívat toto prostředí. Migrační bariéry představují v některých případech neprostupnou překážku a lipan je tak nucen se rozmnožovat nad substrátem, který nevyhovuje vývoji jiker. Příčné překážky dále omezují larvální stadia lipanů při kolonizaci nového prostředí a šíření obecně. Je tedy nezbytné zprůchodňovat migrační bariéry funkčními rybími přechody.

V mnoha zemích jsou strádající divoké populace podporovány umělým vysazováním. Vysazování jedinců z líhní však představuje pro divoké populace riziko např. v podobě ztráty lokálních adaptací nebo vnášení geneticky vzdálených linií. Prostředí líhní se dramaticky liší od volného a následně ryby disponují nevhodným chováním. Za typ nevhodného chování lze vnímat např. zvýšenou pohyblivost v říčním prostředí, nižší agresivitu, odlišné stravovací návyky nebo nízkou úroveň strachu z predátorů. Podle mnoha autorů stačí k projevu změn v chování jedna generace lipanů v chovných podmínkách. Vliv chovu v líhních se také podepisuje na nízké plodnosti, nižším fitness nebo na vysoké mortalitě. Je tedy důležité soustředit pozornost na divoké, volně se rozmnožující populace lipanů a chránit jejich přirozené prostředí.

Klíčová slova: lososovité ryby, migrace, pohybová aktivita, preference prostředí, reprodukce, predační riziko

Behavioral ecology of European grayling *Thymallus thymallus*

Summary

This bachelor's thesis is a review of behaviour of the European grayling (*Thymallus thymallus*, Linnaeus 1758) in the wild, but also presents the changes in behaviour due to human activities. Behavioural ecology itself is a science that studies ecological and evolutionary strategies in certain situations. As a consequence of human activity in particular, grayling populations in Central Europe are at a critical level and there are no signs of full recovery. Fragmentation of river systems and overfishing play a major role in the decline of the grayling populations. The advent of modern technology has shown that this fish species is able to migrate over longer distances and interference with its natural habitat in the form of migration barriers often prevents it from fully exploiting this habitat. In some cases, migration barriers are an insurmountable obstacle and grayling are forced to spawn on substrate that is not suitable for egg development. In addition, transverse barriers can pose a constraint to larval stages of grayling by limiting colonisation and dispersal, which is extremely important for other riverine fish species. It is therefore necessary to improve migration barriers with functional fish passes.

In many countries, declining wild populations are supported by artificial introductions. However, the introduction of hatchery-reared individuals poses a risk to wild populations, for example through the loss of local adaptations or the introduction of genetically distant lineages. The hatchery environment differs dramatically from the wild and the subsequent fish exhibit inappropriate behaviour. The type of inappropriate behaviour can be perceived as e.g. increased mobility in the river environment, lower aggressiveness, different eating habits or low level of antipredator behaviour. According to many authors, it only takes one generation of hatchery grayling to show behavioural changes. The effect of hatchery rearing is also reflected in low fecundity, lower fitness or high mortality. It is therefore important to focus attention on wild, free-ranging populations of European grayling and to protect their natural habitat.

Keywords: salmonids, migration, movement activity, environmental preferences, reproduction, predation risk

Obsah

1 Úvod.....	- 8 -
2 Cíl práce.....	- 9 -
3 Literární rešerše	- 10 -
3.1 Systematické zařazení	- 10 -
3.2 Morfologie	- 10 -
3.2.1. Popis.....	- 10 -
3.2.2. Zbarvení	- 10 -
3.2.3. Pohlavní dimorfismus	- 11 -
3.3. Růst	- 11 -
3.3.1. Věk	- 12 -
3.4. Období rozmnožování.....	- 12 -
3.4.1. Poměr pohlaví	- 13 -
4 Restrikce rybářských organizací	- 13 -
4.1 Vliv restrikcí na populace lipana	- 13 -
5 Chování během rozmnožování	- 14 -
6 Ontogenetický posun	- 15 -
6.1 Změna stanoviště během driftu.....	- 15 -
6.2 Potravně motivovaná změna stanoviště.....	- 16 -
7 Pohybová aktivita	- 16 -
7.1 Pohybová aktivita a prostorová distribuce v jezeře	- 16 -
7.2 Domácí okrsek	- 17 -
7.2.1 Velikost domácího okrsku.....	- 17 -
8 Migrace	- 17 -
8.1. Reprodukční migrace v říčním prostředí	- 18 -
8.2 Reprodukční migrace lipanů z jezer	- 18 -

8.3 Postreprodukční migrace	- 18 -
8.4 Úkrytové migrace	- 18 -
9 Sociální chování.....	- 19 -
9.1 Vliv známosti.....	- 19 -
9.2 Sociální chování ovlivněné různou intenzitou proudění	- 19 -
9.3 Vliv vnitro-a mezidruhové konkurence na růst lipana	- 20 -
10 Rybí přechody.....	- 20 -
10.1 Překonávání příčných překážek	- 20 -
10.1.1 Vliv teploty na překonávání příčných překážek	- 21 -
10.1.2 Vliv průtoku na překonávání příčných překážek	- 21 -
11 Vliv průtoku na výběr stanoviště v regulovaných tocích	- 22 -
11.1 Vliv řízeného vypouštění vody na lipany	- 22 -
12 Chování divokých a uměle odchovaných lipanů	- 22 -
12.1 Pohybová aktivita divokých a uměle odchovaných lipanů v říčním prostředí-	23 -
12.2 Míra agrese lipanů odlišného původu.....	- 23 -
12.3 Schopnost přežití a růst uměle odchovaných lipanů.....	- 24 -
12.4 Genetická divergence.....	- 24 -
13 Závěr	- 25 -
14 Doporučení pro management.....	- 26 -
15 Literatura.....	- 28 -

1 Úvod

Populace lipana podhorního významně klesají od poloviny osmdesátých let minulého století, avšak ani v současné době nic nenaznačuje jejich zotavení a zvyšování početnosti. Zejména neohleduplné hospodaření člověka s vodními toky se podepsalo na současném stavu populací (Gum et al. 2008). Degradace životního prostředí jakožto fragmentace říčních sítí a snižování kvality vod s jistotou nenapomáhají k regeneraci populací lipana. Izolování jednotlivých populací příčnými překážkami mnohdy vede ke snížení genetické variability. V některých případech může vést až ke křížení příbuzenských linií, které prokazatelně snižují fitness jedince (Madsen et al. 2003). Bezpochyby dalším faktorem podílejícím se na oslabení populací lipana je nadměrný rybolov. Lipan podhorní je velice hodnotným a rybáři často vyhledávaným rybím druhem. I z tohoto hlediska mnoho rybářských organizací podporuje strádající divoké populace umělým vysazováním (Lyach & Remr 2020). Zdánlivě kladná myšlenka posílení divokých populací umělou reprodukcí, však často vede ke vnášení geneticky velice vzdálených linií, které mohou oslabit lokální adaptace nebo snížit fitness (Weiss et al. 2013). Za snížení populací lipana podhorního nesou svůj díl také rybožraví ptáci a savci jako např. kormorán velký, *Phalacrocorax carbo* nebo vydra říční, *Lutra lutra* (Lyach & Remr 2020). Škody způsobené rybožravými predátory jsou však spíše záležitostí konkrétních oblastí a nelze je tedy vnímat jako primární faktor úbytku populací lipana.

Z ekologického hlediska je nesmírně důležité hodnocení přirozené reprodukce pro následné určení udržitelnosti rybích populací. V důsledku vysokých ekologických nároků, je lipan vnímán jako indikátor funkčních ekosystémů (Blabolil et al. 2017), a proto je nutné věnovat stejné úsilí na jeho ochranu jako u ostatních salmonidů (Madsen et al. 2003).

2 Cíl práce

Lipan podhorní je ohroženým rybím druhem, jehož populace stále klesají vlivem nadměrného rybolovu a změnami v jeho přirozeném habitatu. Cílem této práce byla rešerše údajů získaných z moderních výzkumů o chování a ekologii lipana podhorního, které ve starší literatuře chybí. Porozuměním chování a způsobu života je vhodným prvkem pro následné zvolení postupu při ochraně a managementu tohoto rybiho druhu.

3 Literární rešerše

3.1 Systematické zařazení

Třída *Osteichthyes* - ryby

Nadřád *Teleostei* – celokostní (kostnatí)

Řád *Salmoniformes* - lososotvární

Podřád *Salmonoidei* - lososovci

Čeleď *Thymallidae* - lipanovití

Rod *Thymallus* Cuvier, 1829 – lipan

Druh *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) – lipan podhorní

Systematické zařazení podle Baruš et al. (1995).

3.2 Morfologie

3.2.1. Popis

Lipan podhorní je druh obsazující prostředí s vyššími rychlostmi proudění, kterému odpovídá i tvar těla. Baruš et al. (1995) uvádějí následující popis. Velikost lipanů se nejčastěji pohybuje v rozmezí 35-50 cm s hmotností do 1 kg. Ve střední Evropě se ojediněle mohou vyskytovat jedinci dosahující až 60 cm a váhou do 2,5 kg. Tělo je štíhlé a protáhlé (autoři zmiňují podobnost se síhem). Na celkové velikosti a výšce těla se podílejí především faktory vnějšího prostředí jako např. velikost toku nebo množství potravy. Hlava je relativně malá s velkýma očima. Uvnitř malých úst se spodním postavením se nacházejí na čelistech, radličné kosti a na kostech patrových, drobné štětinkovité zoubky. Na povrchu těla dominují středně velké šupiny, pouze hrudní a přední část břicha je kryta velmi malými šupinami. Nápadným znakem je velká, pestře zbarvená hřbetní ploutev. Mezi hřbetní a vidlicovitě vykrojenou ocasní ploutví je přítomna tuková ploutev (charakteristický znak pro podřád *Salmonoidei*-lososovci). Postavení prsních a břišních ploutví se shoduje se zbytkem lososovitých ryb.

Odlišná morfologie lososovitých populací se obvykle připisuje lokální adaptaci, a tudíž lze očekávat rozdíly ve stavbě těla ryb obývajících jezerní a říční prostředí (Salonen 2005). Podle Salonen (2005) měli lipani ve finských řekách (Lieksanjoki, Iijoki) štíhlejší tělo než ti v jezerech, kdy tato adaptace napomáhá snížit odpor vody. Dalším nápadným znakem lipanů obývajících řeky byl hlouběji vykrojený ocasní násadec, který usnadňuje plavání při zvýšeném průtoku.

3.2.2. Zbarvení

Pro juvenilní jedince je typické stříbřité zbarvení s šedostříbřítým hřbetem, boky mají světlejší odstín a břicho je bílé (Baruš et al. 1995). Ingram et al. (1999) popisují zbarvení juvenilních lipanů jako stříbřité/světle zelené s namodralými skvrnami podél boků. Na rozdíl od dospělců, mají mladí jedinci šedou hřbetní ploutev s hnědými až tmavými skvrnami. Ostatní ploutve mají světle šedé až nažloutlé zbarvení. Zbarvení hřbetu pohlavně dospělých jedinců je šedozelené, někdy může přecházet až do modra. Intenzita zbarvení na bocích ubývá. Oblast břišní části je stříbřitě šedá (zelená) a samotné břicho nabývá bílé až nažloutlé barvy. Skřelové

kosti mají nafialovělý odstín. Na hřbetu a bocích jsou individuálně rozmístěné černé skvrny různých ostrých tvarů. Pestrá hřbetní ploutev je tvořena řadami menších oddílů, ve kterých se střídá černá nebo červená, purpurově červená barva. „Tuková ploutev je červenofialová, ocasní ploutev většinou hnědavě červená”. Barevnost prsních ploutví může být narůžovělá až červená. Zbylé ploutve jsou většinou žlutošedé. Vrstva slizu pokrývající celé tělo a ploutve, se podílí na proměnlivém duhovém lesku. Vlastní zbarvení lipanů se může lišit v závislosti na charakteru řek. Stříbřítí lipani s fialovým leskem na bocích a šedozeleným hřbetem jsou charakterističtí pro zelenavé karpatské řeky, autoři Baruš et al. (1995) zmiňují např. řeku Morávku nebo Oravu. Opakem jsou řeky s hnědavým odstínem (Vltava, Otava), kde je zbarvení lipanů spíše tmavé (viz. Obrázek I). Hřbet je olivově hnědý, boky bronzové s tmavým odstínem fialové. Břicho je většinou bělavé nebo naředlé. Dále se tyto lipani odlišují menším počtem skvrn (Baruš et al. 1995). Zbarvení blízkého příbuzného lipana polárního (*Thymallus arcticus*, řeka Mackenzie, Kanada) je podle Stewart et al. (2007) sytě modré.

Obrázek I



Popis: Příklad zbarvení lipana z řeky s hnědavým odstínem (Teplá Vltava, Šumava).

3.2.3. Pohlavní dimorfismus

Definice pohlavního dimorfismu podle Mori et al. (2017) je komplex rozdílů ve velikosti těla, tvaru, barvě a parazitární zátěži mezi samci a samicemi. Samci lipanů mají oproti samicím delší postorbitální část hlavy a delší břišní ploutve. Typický druhotný pohlavní znak samců je vyšší a celkově plošnější hřbetní ploutev s větší základnou. Poslední měkké paprsky hřbetní ploutve jsou protáhlé do špičky oproti samicím s kratšími paprsky a zaokrouhlenou zadní částí. Hřbetní ploutev samců je i mnohem pestřeji zbarvená a společně se zbytkem těla se v době tření zbarvení zvýrazní (platí pro pohlavně dospělé jedince) (Baruš et al. 1995). U samic je patrná větší vzdálenost mezi jednotlivými ploutvemi a vyšší řitní ploutev (Englmaier et al. 2022). Bærum et al. (2011) zjistili pohlavní dvojtvárnost u lipanů z norského jezera Lesjaskogvatnet. U samců byl přítomný nápadný hrb, strměji skloněná čelistní kost a delší proximální konec hřbetní ploutve. U samic bylo nápadné zduřelé břicho což se vzhledem k jejich velkým vaječnům při tření očekává.

3.3. Růst

Rychlost růstu ryb je ovlivněna mnoha faktory. Mezi významné patří například teplota vody, množství rozpuštěného kyslíku, věk, intenzita světla nebo dostatek potravy (Baruš et al. 1995). Northcote (1995) zmiňuje, že rychlost růstu mladých lipanů podhorních ve francouzských řekách byla vyšší při letních teplotách vody do 17 °C (růst se naopak zpomalil

při přesáhnutí této hodnoty). K většině růstu u lipanů dochází zpravidla od jara do podzimu, v zimních měsících je růst pomalejší (Northcote 1995). Baruš et al. (1995) doplňují o informaci rychlejšího růstu ve větších vodách, kdy rozdíl ve velikosti vůči věku byl značně odlišný. Na růst ryb má vliv i hodnota rozpuštěného kyslíku. Při nevyhovujícím obsahu kyslíku se některé druhy ryb snaží aktivně vyhledávat místa s příznivějšími hodnotami, aby si zajistili vhodné metabolické procesy. Zpomalení růstu nastává po dosažení pohlavní dospělosti v důsledku zvýšeného výdaje energie na tvorbu pohlavních žláz. Nárůst též ovlivňuje světlo, které působí na hormonální sekreci (Baruš et al. 1995).

3.3.1. Věk

Baruš et al. (1995) považují lipana za krátkověký druh, jelikož průměrný věk populací v našich podmínkách se pohybuje v rozmezí 3-5 let. Hlavní příčina krátkověkosti je přisuzována úmrtí dospělých lipanů po reprodukci. Krátkověkost lipanů však neplatí obecně. Například v Norsku a v Rusku (poloostrov Kola) se vyskytují jedinci i 11 let staří. K určení věku lipana podhorního *T. thymallus* lze využít šupiny. Výzkum, který probíhal na řece Wylve (jihozápadní Anglie) v letech 1999-2007 ukázal, že určování věku z šupin je vhodnou metodou pro určení věku krátkověkých populací (Horká et al. 2010). Přesnost určování stáří byla nejvyšší u lipanů starých 1 a 2 roky. U jedinců starších 4 let docházelo k podhodnocování věku až o 3 roky. Podhodnocení se projevilo při srovnání šupin s jedinci označených značkami, pasivními integrátory (dále jen PIT) během zpětných odlovů (Horká et al. 2010). Horká et al. (2010) dále zmiňují nevhodné použití šupin k určení věku u příbuzného lipana polárního, *Thymallus arcticus*, u kterého se skutečný věk podhodnocoval až o 20 let. Maximální věk lipana polárního se pohybuje od 10 do 29 let, v závislosti na lokalitě a na zvolené metodě determinace věku (Stewart et al. 2007). Další metodou, jak zjistit stáří jsou otolity, jejichž struktura je stále rozeznatelná, zatímco letokruhy šupin se s věkem zhušťují a rozdíly mezi sezónami růstu nejsou patrné (Horká et al. 2010). Nevýhodou určení věku pomocí otolitů je nutnost usmrcení ryby.

3.4. Období rozmnožování

V podmínkách střední Evropy dospívají lipani v průběhu 2. až 4. roku života. Dosažení pohlavní dospělosti je u obou pohlaví rozdílné. Samice dospívají od 3. roku naopak u samců přichází dospělost z větší části o rok dříve. Jak uvádí Baruš et al. (1995), tření lipanů probíhá v délce zhruba 1 měsíce v rozmezí od druhé poloviny dubna do první poloviny května. K reprodukci může ojedinele dojít i koncem března nebo naopak v druhé polovině května. Podíl na tom mají faktory ovlivňující dobu tření, mezi které patří teplota vody ovlivněná nadmořskou výškou nebo průběh počasí (sněhové jarní vody, sluneční svit). Dostatečná teplota vody pro tření lipanů v podhůřích je 7 °C, avšak v nižších polohách je stimulujícím činitelem teplota vody až po dosažení 8-10 °C. Obvyklá rychlost vody na trdlištích je 0,3-0,7 m·s⁻¹.

Severské oblasti jsou známé krátkým třecím obdobím (van Leeuwen et al. 2017). Tření obvykle probíhá koncem května nebo začátkem června (Nygård 2012). Gönczi (1989) doplňuje, že lipani ve Švédsku se třou v období od poloviny dubna do první poloviny června. Obvyklá teplota vody se v této době pohybuje kolem 4-8 °C (Nygård 2012).

Lipana podhorního *T. thymallus* řadíme do reprodukční skupiny tzv. litofilních druhů. Pro tyto druhy je typické ukládání jiker do šterku (Baruš et al. 1995). Podle Northcote (1995)

lipani ze švédských potoků využívají štěrku o velikosti hrášku, zato ve větších tocích využívají plochy s širším rozsahem velikostí částic (10-20 % písku, 50-70 % štěrku < 2 cm, 20-30 % kameny o velikosti 2-10 cm a několik >10 cm).

3.4.1. Poměr pohlaví

Kvarnemo & Ahnesjö (1996) uvádí, že u pohlavně se rozmnožujících živočichů může docházet ke kompetici jedinců stejného pohlaví o přístup k opačnému pohlaví během reprodukce. Přírodní faktory mohou určit pohlaví nebo ovlivňovat pohlavní diferenciaci, kdy zejména teplota a chemismus vody mají největší vliv na determinaci pohlaví (Baroiller et al. 2009; Wedekind et al. 2013). V případě Wedekind et al. (2013) a Pompini et al. (2013) však teplota neovlivnila pohlavní determinaci lipanů. Pro mnoho sladkovodních i mořských druhů ryb, může změna teploty o 1-2 °C značně změnit poměr pohlaví v dané populaci (Ospina-Alvarez & Piferrer 2008). Změna rovnováhy v poměru může vést k intenzivnější kompetici převládajícího pohlaví (Kvarnemo & Ahnesjö 1996).

Zastoupení obou pohlaví lipana v našich vodách je vyrovnané (1:1). Poměr se nemění ani v jednotlivých věkových skupinách (od nejmladších po nejstarší). Nereprezentativní početnost hodnocené části populace má většinou za následek odchylky u jednotlivých ročníků ve prospěch jednoho z pohlaví. Zásadní rozdíl v zastoupení pohlaví v třecím hejnu byl zjištěn na řece Hnilec, kde na 70 samic připadalo 18 samců. Na poměru pohlaví se podílejí opakované odlovy (popř. způsob odlovu) matečných ryb z přirozeného prostředí (Baruš et al. 1995). Sprem et al. (2005) uvádějí poměr zastoupeného pohlaví v chorvatské řece Kupa 37:31 ve prospěch samic. Uiblein et al. (2005) předpokládali vyrovnaný poměr pohlaví v řekách Lammer III a Möll (Rakousko), avšak skutečný poměr byl silně ve prospěch samců (Lammer III-27:7; Möll-17:4). Naproti tomu v řece Lammer I připadlo na 5 samců, 12 samic. U norského jezera Aursjøen byla pokaždé zjištěna dominance samic, a to v poměru 3:1 (Haugen & Rygg 2005).

4 Restrikce rybářských organizací

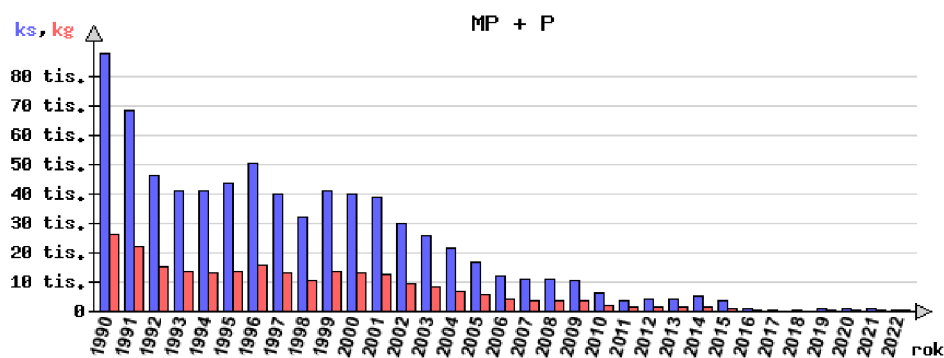
V České republice je rekreační rybolov zaštiťován Českým rybářským svazem (Lyach & Remr 2020). Příslušné orgány (v každé zemi odlišné) udávají restrikce v podobě např. velikostních limitů, množství ponechaných úlovků za blíže specifikované období, povolených metod lovu nebo v sezónních uzavření oblasti (Radomski et al. 2001; Bartholomew & Bohnsack 2005).

4.1 Vliv restrikcí na populaci lipana

Lipan podhorní je z rybářského hlediska velice cenným úlovkem (Lyach & Remr 2020). Podle mnoha studií je právě rekreační rybolov jedním z hlavních faktorů ovlivňujících populaci lipanů (Naslund et al. 2005; Duftner et al. 2005; Lyach & Remr 2020). Počty rekreačními rybáři ulovených a ponechaných si lipanů v České republice trvale klesají (viz Tabulka 1), avšak podle Lyach & Remr (2019) jsou hlavním důvodem poklesu slábnoucí populace lipanů. Autoři dále zmiňují důvod menšího počtu ponechaných lipanů v podobě stoupající popularity metody „chyt' a pust'“ (catch and release; C&R) nebo informovaností rybářů o ochraně lipanů. Dále se autoři domnívají, že restrikce v podobě zvýšení minimální velikosti úlovku (z 30 cm na

40 cm), který si lze ponechat, měla negativní efekt na největší jedince, kdy největší jedinci bývají zejména samice s největší plodností. Bylo také zjištěno, že vyšší intenzita vysazování nevedla k většímu počtu ponechaných úlovků, což mohlo být následkem vysoké mortality, běžné u vysazovaných salmonidů. Nízká míra vysazování lipana v České republice je také způsobena malým počtem matečných ryb pro umělou reprodukci. Chov lipana je také méně profitabilní v porovnání s kaprem obecným, *Cyprinus carpio* nebo pstruhem duhovým, *Oncorhynchus mykiss* (Lyach & Remr 2020). Naopak Naslund et al. (2005) zjistili pozitivní výsledek v ústí jezera Idsjön a řeky Gimån (Švédsko), při zavedení restrikcí v podobě povolené rybolovné metody muškařením (ostatní rybolovné metody jako přívlač nebo lov na živou nástrahu byly zakázány) a metody „chyt’ a pust’“. Výsledkem byl nárůst populace a velikosti jedinců, avšak v roce 2001 se trend zvyšování počtu středně velkých úlovků (30-39 cm) za den snížil na stejnou úroveň jako v polovině studie. Konečný účinek zavedených restrikcí však podle autorů lze pozorovat až po deseti a více letech. S metodou C&R se však pojí etická otázka a při nesprávném praktikování také vysoká mortalita (Bartholomew & Bohnsack 2005; Naslund et al. 2005). Potencionálními faktory pro nízkou mortalitu lipanů při C&R jsou podle Turunen & Suuronen (1996) drobné háčky s jedním hrotem (bez tzv. protihrotu), minimalizování doby souboje společně s vystavením jedince vzduchu a šetrným zacházením.

Tab. 1 Trend poklesu přisvojených úlovků lipana podhorního na mimopstruhových (MP) a pstruhových revírech (P) České republiky (Český rybářský svaz).



Lyach & Remr (2020) upozorňují, že využití dat z rybářských povolenek je nutno interpretovat s opatrností (data jsou sbírána neodbornou rybářskou veřejností, nikoliv vědci).

5 Chování během rozmnožování

Velikost domácího okrsku lipanů není velká, např. Ovidio et al. (2004) uvádějí rozměry v podélném profilu v období před třením od 10 do 950 m. Lipani v tomto období trávili většinu času v sekvenci tůň, kde byli odchyceni a odkud podnikali drobné pohyby v rámci tůň. Na delší vzdálenosti se vydávali v případě stoupající hladiny. Autoři dále uvádějí, že na trdliště připlouvají dříve samci, kteří brání svá teritoria, avšak v některých případech připlouvají dříve samice. Samci lipana místo toho, aby chránili přístup k samici, zakládají a udržují třetí území o průměrné rozloze 2,6 m², což se odlišuje od chování ostatních lososovitých ryb. Samci aktivně brání svá třetí území před predátory, konkurenty stejného pohlaví, ale i před samicemi, které nejsou připravené se třit. Jak uvádí Northcote (1995), strukturální složitost toku (kameny, dřeviny) napomáhají vizuální izolaci, která omezuje agresivitu. Velikost teritoria závisí na míře vizuální izolace, přičemž nízká vizuální izolace vede k velké velikosti teritoria. Samice

zůstávají v hlubších tůních, odkud na malou chvíli vyplouvají na mělčiny, kde se nacházejí teritoria samců.

Vztyčení a velikost hřbetní a břišní ploutve je nedílným prvkem chování projevovaného během soutěže o teritoria a přístupu k partnerům (Englmaier et al. 2022). Poncin (1996) uvádí, že výrazně vyšší míra agresivity byla pozorována u samce, který držel centrální pozici. Centrální poloha trdliště představuje charakteristiky stanoviště, které by mohly být spojeny s vyšší úspěšností líhnutí než v okrajových zónách, a tedy i s vyšší zdatností dominantního samce. Přítomnost dominantního (v této studii největšího) samce neovlivnila reprodukční úspěch ostatních samců, tedy rozdíl v počtu tření každého menšího jedince se nelišil v porovnání s dominantním. Poncin (1996) doplňuje, že stejná třecí úspěšnost byla zaznamenána za podmínek nízké hustoty (maximálně osm samců na trdlišti) a ke tření se někdy připojovali i malí dospělí lipani, kteří neobhájovali teritoria.

Jak podobně popisuje většina autorů, samotný průběh reprodukce začíná přiblížením samice připravené ke tření k samci hájícímu třecí okrasek (Northcote 1995; Baruš et al. 1995; Poncin 1996). Je zde patrné chvění obou pohlaví, následně samec sevře samici hřbetní ploutví (velikost a výška hřbetní ploutve zajišťuje lepší obchvat a přidržení samice ke dnu). Následuje překřížení ocasních ploutví v postoji, kdy hlava směřuje mírně vzhůru a ocas dolů. Za intenzivního třesení dochází k samotnému uvolnění jiker a mlíčí. Samice se třou se stejným nebo jiným samcem až do vyčerpání svých tělesných zásob. V některých případech může před třením dojít ke vzniku mělkých jam na dně toku, přestože samice na rozdíl od mnoha jiných lososovitých ryb, které se třou v tocích, nestaví ani nezakrývá trdliště. Těžké, mírně adhezivní jikry jsou kladeny 2-3 cm hluboko do substrátu dna (Northcote 1995; Poncin 1996; Baruš et al. 1995).

Většina jedinců se vracela z trdlišť do oblasti pobytu, kde byli odchyceni před třením, během jednoho až tří dnů. Důvodem mohla být známost prostředí, které tak lze optimálně využít. Vzdálenost mezi těmito dvěma body se lišila v závislosti na roce. V roce 1998 urazili lipani v průměru nejdelší vzdálenost (248 m). Následující dva roky byla průměrná vzdálenost 151 m a 219 m (Ovidio et al. 2004).

6 Ontogenetický posun

Ontogenetický posun je ekologický jev, který popisuje změnu stanoviště (Ontogenetic niche shifts-ONS) nebo druh přijímané potravy (Ontogenetic dietary shifts-ODSs) v průběhu ontogenetického vývoje organismu (Takimoto 2003; Sánchez-Hernández et al. 2019). Během larválního vývoje lipani splouvají s proudem vody. Tento tzv. drift larev je velice důležitým životním krokem mnoha druhů říčních ryb, protože ovlivňuje jejich šíření a kolonizaci (Nagel et al. 2021).

6.1 Změna stanoviště během driftu

Jak uvádí Northcote (1995), líhnutí nastává po 3-4 týdnech což odpovídá 180-200 dennímstupňům (délka trvání se může odlišovat v závislosti na populaci, van Leeuwen et al. 2017). Podle Bardonnnet & Gaudin (2006) se vynoření ze šterku a následné přemístění larev po proudu dělilo na dvě fáze. V první fázi došlo k vylíhnutí ze šterku, které se především odehrává

za svítání, protože světelné podmínky by měly poskytnout lepší vizuální kontakt s okolním prostředím a snížit tak riziko náhodného unášení. Na tomto místě larvy setrvaly až do soumraku, kdy se teprve začaly přemísťovat po proudu. Podle autorů, nastal důležitý bod přemísťování během prvních 3 hodin tmy. Slabší světelné podmínky tak snižují riziko kontaktu s predátory. Autoři dále zmiňují nižší rychlosti proudění v experimentálním místě tření (10 cm s^{-1}) oproti běžně pozorovaným v přírodních podmínkách (50 cm s^{-1}). Proto může dojít při vyšších rychlostech proudění k okamžitému přemístění po proudu. Další faktor, který může ovlivnit posun po proudu je tzv. hydropeaking, neboli řízené vypouštění vody z vodních elektráren. Podle Auer et al. (2022) rozhodovala teplota vody o intenzitě driftu juvenilního stadia lipana. Během poklesu teploty došlo k výrazně častějšímu driftu, nežli tomu bylo při vyšších teplotách.

6.2 Potravně motivovaná změna stanoviště

Potravní specializace juvenilních lipanů se různí v závislosti na lokalitě a podmínkách. Ve švédských tocích se živí převážně larvami pakomárů, pošvatek a později nymfami jepic, kdežto ve stojatých vodách jsou primární potravou perloočky (Cladocera), klanonožci (Copepoda) a vířníci (Rotifera) (Northcote 1995). Dominantní složkou potravy juvenilních lipanů z vedlejšího kanálu řeky Ansjöån (Švédsko) byly především dospělci pakomárů a larvy chrostíků (Degerman et al. 2003). Podle Bakrač et al. (2008) tvořili hlavní složku potravy lipanů v řece Krušnica (Chorvatsko) různonožci a jepice. V případě anglické řeky Frome byli pozorováni jedinci, kteří začali přijímat potravu i přesto, že žlutkový váček nebyl plně vstřebán. Přijímání potravy je silně ovlivněno denní dobou s vrcholy za svítání a za soumraku. Důvodem je pravděpodobně množství unášených bezobratlých v závislosti na jejich viditelnosti. Lipaní potěr v řece Dee (Wales) měnil své potravní preference s přibývajícím věkem od larev pakomárů přes náletový hmyz až po bentické organismy (Northcote 1995). Dospělci mají větší potravní flexibilitu, protože přijímají více terestrického hmyzu, mlžů a drobných ryb, avšak ve stravě stále dominují bentické organismy (Northcote 1995).

7 Pohybová aktivita

7.1 Pohybová aktivita a prostorová distribuce v jezeře

Lipan podhorní se obvykle vyskytuje v tekoucích vodách, avšak i jezerní formy (viz. Obrázek II) jsou poměrně časté (Koskinen et al. 2000). V jezerech se lipaní často vyskytují v litorální zóně, kde se živí zoobentosem, přičemž je známo, že potravu příležitostně přijímají i v pelagické zóně. Lipaní mohou vykazovat složité denní a sezónní vzorce pohybu a šíření, protože prostředí jezer může být ve vodním sloupci velmi heterogenní, trojrozměrná a dynamicky se měnit. Podle Bass et al. (2014) se podílejí na výběru vertikálního stanoviště lipanů tři hypotézy. Hypotéza potravních příležitostí (přístup k potravě), hypotéza vyhýbání se predátorů a bioenergetická hypotéza (regulace metabolismu a snížení energetických ztrát). Jedním z klíčových faktorů stojatých vod je termoklina, též známá jako tzv. *metalimnion*. Jedná se o vrstvu vody s rychlým spádem teploty, která nastává během letní stratifikace a nachází se

mezi teplejší horní vrstvou (tzv. *epilimnion*) a chladnější spodní vrstvou vody (tzv. *hypolimnion*). Tato zóna se zřídka vyskytuje v říčním prostředí a nabízí širokou škálu teplot, zdrojů potravy a chemického složení vody. Bass et al. (2014) poskytli bližší informace o prostorové distribuci lipana podhorního v norském jezeře Lesjaskogsvatnet. V období červenec-srpen, bylo možno v jezeře odhadnout střed termokliny a ukázalo se, že většina jedinců se pohybovala poblíž této vrstvy. Na začátku léta, brzy po označení, lipani obvykle zaujímaly maximální hloubku. Několik jedinců se během léta a na podzim postupně přesouvalo blíže k hladině. Po vytvoření ledu byli zaznamenáni čtyři jedinci pouhé 2 m pod hladinou. Vertikální pohyb během dne se lišil mezi jedinci, ale i individuálně během celého sledovacího období. Například jedinec označení číslem 1 se během denního světla pohyboval do hloubky 2 m a během tmy se držel v hloubce 4-6 m. Lipan č. 37 vykazoval prakticky opačný vzorec a během tmy se držel u hladiny. Ostatní střídali hloubky v průběhu dne. Autoři se domnívají, že rozdílné vzorce pohybu by mohly být spojené s individuální potravní specializací.

Obrázek II



Popis: Exemplář dospělého jedince lipana ze švédského jezera.

7.2 Domácí okrsek

Domácí okrsek je definován jako opakované využívání určité plochy, kde jedinec vykonává své aktivity během 24 hodin (Kramer & Chapman 1999).

7.2.1 Velikost domácího okrsku

Ryby obývající jezerní prostředí vytvářejí větší domácí okrsky nežli ryby z řek a potoků, protože zdroje jsou v jezerech rozptýlenější a ryby je musí aktivně vyhledávat (Minns 1995). Zároveň velikost jedince pozitivně koreluje s velikostí domácího okrsku. Tento vztah může být důsledkem zvětšení plochy potřebné k zajištění zdrojů pro větší jedince. Zdá se, že pohlaví ani různé prostředí narození nemají vliv na následnou velikost domácího okrsku (Minns 1995; Bass et al. 2014). U lipanů z finské řeky Kuusinkijoki se velikost domácího okrsku podstatně zvětšila v období podzimu z průměrných 75 m (pozdní léto) na 99 m (Nykanen et al. 2004).

8 Migrace

Migrace lze hodnotit podle motivace ryb, které je vykonávají, např. reprodukční, potravní, úkrytové a kompenzační (Baras & Lucas 2001). Během sezónních období se lipani aktivně pohybují v podélném profilu toku a tyto migrace lze přiřadit k různým ekologicky motivovaným cílům.

8.1. Reprodukční migrace v říčním prostředí

Větší pohyblivost byla pozorována u lipanů z řeky Aisne (Belgie) v době třecí migrace (převážně proti proudu do vzdálenosti 4980 m). Třecí migrace obvykle započaly za podmínek zvyšující se teploty vody a klesající hladiny (podmínky po povodni). Parkinson et al. (2005) doplňují, že intenzivnější migrace nastaly během slunečných dnů a vyšší průhlednosti vody. Vymývání říčního substrátu zimními povodněmi před třením může být zvláště přínosné pro následný vývoj embryí (Ovidio et al. 2004). V německé řece Ilmenau započaly třecí migrace před první polovinou března při teplotě vody vyšší jak 8 °C (Ovidio et al. 2004). V případě norské řeky Glommy začali lipani migrovat proti proudu během května při teplotě vody 5-6 °C (Linlokken 1993). Třecí migrace bývají konstantní, přičemž lipani využívají stejná trdliště po několik let (Ovidio et al. 2004).

8.2 Reprodukční migrace lipanů z jezer

V období jarního tření vplouvají lipani z jezer do přítoků, avšak v některých případech se mohou třít i na šterkových okrajích jezer (Amundsen et al. 2010; Bass et al. 2014). Teplota a velikost přítoků jezera Lesjaskovatnet ovlivnila velikost a následnou rychlost vývoje v embryonálním a larválním stádiu. Jedinci, kteří se vytřeli v menších a teplejších přítocích měli větší jikry s menším obsahem žloutku a následný vývoj byl pomalejší oproti lipanům, kteří se vytřeli ve větších, chladnějších přítocích (Junge et al. 2011).

8.3 Postreprodukční migrace

Postreprodukční migrace lipanů započaly na řece Aisne (Belgie) za snižující ho se průtoku při denních teplotách 7-11°C. Návrat na zimní stanoviště uskutečnila většina lipanů během 24 hodin, kde vykazovali podobné chování jako před reprodukcí (Ovidio et al. 2004).

8.4 Úkrytové migrace

Nykanen et al. (2004) uvádějí následující bližší informace o migracích lipana ve finské řece Kuusinkijoki, které pobíhaly od poloviny srpna do poloviny prosince. V období pozdního léta se lipani drželi v místě odchyty po dobu 7-41 dní. Většina se držela do 50 m od místa vypuštění s výjimkou tří lipanů. Během tohoto období byl společně s limitovaným domácím okrskem zjištěn malý denní pohyb (průměrně 18 m). Nízká letní pohyblivost byla také zaznamenána ve dvou norských řekách (Glomma, Gudbrandalslågen), kdy nadpoloviční většina sledovaných lipanů neurazila více jak 40 m za den (Nygård 2012). Na podzim opustila většina lipanů (17 z 22) své letní lokality a přesunuli se po proudu do pomaleji tekoucích částí řeky (do 2 km od místa vypuštění). Většina migrovala přímo do nových lokalit, avšak někteří se zastavili do přechodných tůní, kde setrvali až po dobu 6 dnů, než opět pokračovali v migraci. V tomto období se podstatně zvětšila velikost domácího okrsku na průměrných 99 m, avšak denní pohyb byl podobný jako v letním období. Koncem podzimu opustilo osm lipanů svá podzimní stanoviště a vydali se směrem po proudu. Vzdálenost mezi podzimním a zimním stanovištěm činila 400-1610 m. K migraci došlo za podmínek vysokého povodňového stavu vody a většina označených ryby se pohybovala při teplotě vody 0 °C, kdy se na hladině začal

tvorit led. Podle Riley et al. (2006) se lipani dělili do dvou skupin v závislosti na výběru prostředí během dne a noci v období podzimu a zimy. První skupina preferovala ve dne hlubší vodu a v noci zejména v zimě mělčí vodu s nižšími rychlostmi proudění. Druhá skupina upřednostňovala hlubší vody během noci na podzim i v zimě. Riley et al. (2006) doplňují, že lipani všech věkových skupin se zdržovali v místech s tvrdým šterkovým podložím ve dne i v noci během sledovaného období.

9 Sociální chování

Pro sociální druhy zvířat je důležité rozpoznávat a rozlišovat konkrétní jedince stejného druhu. U lososovitých druhů ryb tak může hrát klíčovou roli v přežití nebo v úrovni fitness (Watz et al. 2020).

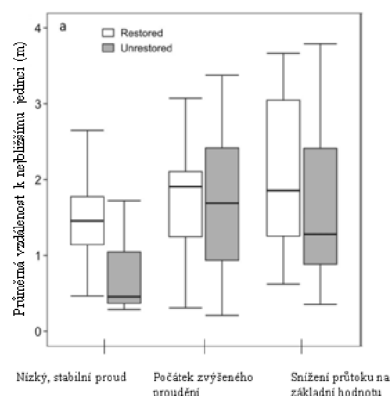
9.1 Vliv známosti

Podle Ward & Hart (2003) jsou ryby schopné rozeznat příbuzné nebo známé jedince a této znalosti případně i využít např. v podobě zvýšení fitness, snížení konkurence nebo ke zlepšení chování. Během pokusu o vlivu známosti u lipanů vplula polovina párů, které se navzájem znaly do druhé (nové) sekce již v první polovině pokusu. Naopak u dvojic, které se neznaly, vplulo do druhé části akvária v první polovině pokusu pouze šest lipanů, přičemž osm jedinců neopustilo první sekci. Všechny skupiny byly motivovány potravou vhažovanou na konci proti proudu. Dále experiment ukázal, že k rozeznání známého jedince byl důležitější pach než zrak (Hart et al. 2014).

9.2 Sociální chování ovlivněné různou intenzitou proudění

O sociálním chování juvenilních lipanů rozhodovala intenzita průtoku. Před maximálním průtokem se lipani drželi blíže u sebe, nežli tomu bylo při nárůstu průtoku a po maximálním průtoku (viz Tabulka 2), což naznačuje, že hydropeaking má vliv na sociabilitu v podobě narušování hejna, které je často vnímáno jako projev antipredatorního chování (Watz et al. 2020).

Tab.2 Průměrná vzdálenost k nejbližšímu jedinci v upraveném (Restored) a v neupraveném (Unrestored) korytě při odlišném průtoku; upraveno podle Watz et al. (2020).



9.3 Vliv vnitro-a mezidruhové konkurence na růst lipana

Vnitrodruhová a mezidruhová konkurence má velký vliv na růst lipanů, zejména v určitých stádiích vývoje (Marsh et al. 2022). Jak autoři zjistili, početnost skupin juvenilních lipanů v řece Wylye (Anglie) měla pouze slabý vliv. Tento slabý vliv lze také vnímat jako ontogenetické změny v chování, kdy pro juvenilní lipany je typické tvořit hejna, která poskytují lepší ochranu proti predátorům nebo mohou být výhodná při hledání potravy (Hart et al. 2014; Watz et al. 2020; Marsh et al. 2022). Dále bylo zjištěno, že růst juvenilních lipanů, byl negativně ovlivněn přítomností většího množství juvenilních pstruhů (pravděpodobně soupeři o zdroje), avšak vliv mezidruhové soutěže na růst adultních lipanů byl malý. Kompetice mezi lipany a pstruhy slábne s přibývajícím věkem jednotlivců, kdy dochází ke stanovištní segregaci (Degerman et al. 2003; Marsh et al. 2022). Podle Hagelin & Bergman (2020) docházelo při soužití juvenilních lipanů s juvenilními pstruhy *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) a lososy *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) k vyšší míře agresivity ze strany lipanů vůči oběma druhům. Dále lipan vykazoval vyšší pohybovou aktivitu, avšak ve srovnání se zbylými dvěma druhy, přijímal nejméně potravy (Hagelin & Bergman 2020). Z těchto výsledků lze usoudit, že přítomnost pstruha a lososa měla negativní vliv na růst lipana (vysoký výdaj energie, avšak minimální příjem potravy).

10 Rybí přechody

Za pomoci rybích přechodů (viz. Obrázek III), se obnovují propojení mezi kritickými stanovišti a tím zmírňují dopady blokování migračních tras (zejména rybových obratlovců) příčnými překážkami (Agostinho et al. 2007; Silva et al. 2012). Vybudováním rybích přechodů se také snižují negativní genetické účinky způsobené fyzickou izolací (Gum et al. 2008). Funkční rybí přechod by měl umožnit migraci alespoň 70 % označených ryb a zároveň by neměl být druhově ani velikostně selektivní, avšak účinnost RP bývala v minulosti zpětně testována jen výjimečně (Slavík et al. 2012).

Obrázek III



Popis: Příklad balvanitého bazénového rybího přechodu na Teplé Vltavě u obce Zátoň.

10.1 Překonávání příčných překážek

U diadromních a potamodromních druhů ryb, byly zjištěny prodlevy v migracích způsobené přehradami (Koed & Aarestrup 2004; Noonan et al. 2012). Podle Slavíka et al. (2012) dochází při dlouhodobé izolaci ryb v prostředí k vyhasínání migračního instinktu. V porovnání se pstruhem obecným, jsou migrace lipanů méně variabilní a trvají kratší dobu,

proto jsou náchylnější na průchodnost fyzických překážek, které lze překonat pouze za určitých podmínek (Ovidio et al. 2004, 2007; Parkinson et al. 2005). Van Leeuwen et al. (2016) zjistili, že pozdní otevření rybích přechodů na norských řekách Lågen a Glomma ovlivnilo načasování migrací, avšak nemělo vliv na počet proplouvajících jedinců (rybí přechody na těchto řekách nejsou otevřené po celý rok, otevírají se po jarních povodních a zavírají dlouho před zimou). Pozdní otevření rybích přechodů nutí lipana migrovat proti proudu během zvýšeného průtoku způsobeného jarním táním sněhu, čímž způsobuje vyšší výdaj energie na plavání (Linlokken 1993; van Leeuwen et al. 2016). Na řekách Aisne, Néblon a Lhomme (Belgie) bylo zjištěno, že lipani byli schopni překonat překážky s podélným sklonem 12 % a délkou více než 6 m. Dospělí lipani byli také schopni překonat překážku s výškou pádu 0,66 m, což naznačuje, že tento druh může za určitých podmínek skákat (Ovidio et al. 2007).

10.1.1 Vliv teploty na překonávání příčných překážek

Teplota vody hraje důležitou roli v efektivitě svalového úsilí (viz Tabulka 3; Guderley 2004). Na výše zmíněných třech belgických řekách bylo zjištěno, že lipani a pstruzi byli schopni překonat překážky mezi teplotami vody 4,6 a 19,5 °C, avšak pstruzi preferovali vyšší rozsah teplot (10-14 °C) oproti lipanům (6-10 °C) (Ovidio et al. 2007). Vyšší schopnost plavání pstruhů při vyšších teplotách (5,5 a 10 °C) byla také pozorována v uměle vytvořených podmínkách, avšak plavecké schopnosti při teplotě 1,7 °C byli u pstruhů a lipanů srovnatelné (Taugbøl et al. 2018).

Tab. 3 Průměrné rychlosti plavání ryb při teplotě 10-15°C; upraveno podle Slavíka et al. (2012).

Velikost ryb	rychlost plavání ryb (m/s)			
	rychlost	pstruh	lipan	proudník
5 cm	cestovní	0,42	0,35	0,49
	skoková	0,57	0,99	0,91
10 cm	cestovní	0,79	0,41	0,52
	skoková	1,04	1,32	1,21
20 cm	cestovní	1,37	0,53	0,71
	skoková	1,52	1,66	1,51

cestovní rychlost-Ustálená rychlost, kterou jsou ryby schopné udržovat v závislosti na teplotě po dobu více než 200 minut.

skoková rychlost-Maximální rychlost, kterou je ryba schopna vyvinout, než je stržena proudem (obvykle měřena po dobu 20 sekund).

10.1.2 Vliv průtoku na překonávání příčných překážek

Stejně jako teplota, tak i intenzita průtoku je nedílným faktorem ovlivňujícím průchodnost překážek (Ovidio & Philippart 2002; García-Vega et al. 2023). Když ryby doplují až k úpatí překážky, okamžitě se jí snaží překonat, avšak pokud se jim to nepodaří, vydávají se až stovky metrů po proudu, kde vyčkávají na vhodnější podmínky (zvýšení hladiny nebo změna teploty) pro překonání (Ovidio & Philippart 2002). O zdolání překážky též rozhodují fyziologické předpoklady jednotlivých rybích druhů (Beach 1984; Noonan et al. 2012; Wolter & Schomaker 2019), proto by se měly při testování funkčnosti rybích přechodů v tocích se zastoupením lososovitých ryb, použít druhy ryb s odlišnou morfologií jako např. lipan podhorní, jelec proudník *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) a mník jednovousý *Lota lota*; (Linnaeus, 1758) (Slavík et al. 2012). Avšak i druhy schopné překonávat překážky skokem

potřebují určité parametry prostředí ke zdolání, jako například hloubka pod překážkou, výška vody na překážce nebo sklon (Jean-Marc et al. 2015).

Tab. 4 Nejnižší doporučené parametry pro navržení balvanitého bazénového typu přechodu (viz Obrázek III) pro odlišné druhy ryb; upraveno podle Slavíka et al. (2012).

rybí druh	bazén (m)			mezera (m)	
	délka	šířka	hloubka	šířka	hloubka
pstruh	1,8	1,0	0,3	0,2-0,4	0,2
lipan, tloušť, plotice	2,0	1,4	0,4	0,4-0,6	0,3
losos, hlavatka, parma	3,0	1,8	0,5	0,6	0,4

11 Vliv průtoku na výběr stanoviště v regulovaných tocích

Na většině evropských řek se podepsal vliv lidské v podobě regulování vodních toků přehradami, jezy nebo vodními elektrárnami, které mají nepopíratelný vliv na rybí společenstva (Hendry et al. 2003; Mallet et al. 2005; Riley et al. 2009).

11.1 Vliv řízeného vypouštění vody na lipany

Řízené změny v průtoku jsou jedním z hlavních stresorů pro říční biotu zejména v alpských řekách (Halleraker et al. 2022), které závisí především se změnou hydrologických a fyzikálních podmínek stanoviště (Auer et al. 2022). Na řece Lhomme (Belgie) bylo zjištěno snížení biomasy lipana po stanovení minimálního průtoku vodní elektrárnou, který způsobil ztrátu hlubokých pasáží, které tento druh preferuje (Ovidio et al. 2008). Hayes et al. (2021) uvádí dokonce až 8× větší biomasu lipana v tocích, které nebyly ovlivněny řízeným vypouštěním vody z hydroelektráren. Bylo zjištěno, že teplota měla zásadní vliv na rozmístění lipanů. Zejména fáze řízeného vypouštění vody s poklesem teploty, měla za následek rozmístění lipanů po proudy nebo ke břehům, kde byla teplota vody vyšší (Auer et al. 2022). S přibývajícím velikostí lipanů se také snižoval pohyb po proudu nebo možnost uvíznutí ovlivněná povrchem a sklonem břehů nebo průtokem (Tuhtan et al. 2012; Auer et al. 2022). Zejména u juvenilních stádií ryb je největší pravděpodobnost uvíznutí (způsobené rapidní změnou průtoku) na substrátu nebo v drobných vodních kapsách mimo proudící vodu, kde nejčastěji čelí nedostatku kyslíku (hypoxii), vysušení, teplotnímu stresu nebo se stanou snadnou kořistí predátorů (Cech & Thompson 2011).

Na potoce Brandy (přítok řeky Itchen, Anglie) bylo zjištěno, že lipani během normálního průtoku preferovali v noci relativně rychlou a hlubokou vodu a mělkou vodu přes den (Riley et al. 2009). Oproti tomu při nízkém průtoku (způsobeného letními teplotami a zdymadly) upřednostňovali lipani všech věkových kategorií mělkou vodu během dne i noci a zvýšili využívání šterkového podloží oproti bahnitému.

12 Chování divokých a uměle odchovaných lipanů

Se stále zvyšujícím se tlakem na divoké populace ryb (nadměrný rybolov, regulace průtoku, eutrofizace), regionální management většinově využívá pro podporu divokých populací jedince odchované v zajetí (Thorfve & Carlstein 1998; Brown & Lala 2005). Chov

ryb v akvakultuře a podmínky v ní ovlivňují chování ryb následně vysazených do volného prostředí (Fleming 1994; Araki et al. 2008; Johnsson et al. 2014). Mezi hlavní následky patří nižší plodnost a schopnost přežít, rozdílné stravovací návyky, nižší míra agresivity nebo pomalejší růst. Ukázalo se, že nedostatek předchozí zkušenosti vedl k nevhodnému typu chování (Turek et al. 2012; Horká et al. 2015; Kodela et al. 2023).

12.1 Pohybová aktivita divokých a uměle odchovaných lipanů v říčním prostředí

V projektech sledující vliv vývoje v zajetí na pozdější chování ve volných vodách byli uměle odchovaní a divocí jedinci vystaveni stejným přírodním podmínkám, avšak reakce na různé faktory byly odlišné (Horká et al. 2015). U volně žijících lipanů byly pozorovány reakce na podněty od nebo do určité úrovně (Horká et al. 2015). Jak autoři dále uvádějí, následné zvýšení, popřípadě snížení pozorované proměnné nemělo další efekt a chování se ustálilo. Oproti tomu jedinci z chovných zařízení reagovali neustálým zvyšováním intenzity sledovaného chování. Obě skupiny lipanů rozdílných původů reagovali zvýšením denních pohybů a velikostí domácího okrsku v závislosti na stoupání intenzity světla, průhlednosti vody (zákalu), rychlosti průtoku a teplotě vody. Podstatně nižší pohybová aktivita byla pozorována v noci u lipanů z chovných zařízení, avšak rozdíl v denní aktivitě nebyl významný. Tento aktivitní rozdíl mohl být způsoben návykem na příjem potravy během dne a nedostatkem zkušeností s říčním prostředím u uměle odchovaných ryb. Vyšší noční aktivita je dále spojována se sezónní změnou v chování během podzimního a zimního období, která je často pozorována i u ostatních salmonidů. Vyšší noční aktivita také napomáhá snížit riziko kontaktu s predátory. U divokých ryb byla zaznamenána vyšší pravděpodobnost pohybu proti proudu, zatímco pravděpodobnost pohybu po proudu se nelišila. Uměle odchovaní lipani vykazovali celkově větší pohyblivost v rámci říčního prostředí, způsobenou zejména migrací po proudu bezprostředně po vypuštění. Thorfve & Carlstein (1998) zjistili, že většina lipanů vysazených do řeky Jugån (Švédsko), opustila místo vysazení do 24 h, avšak většina jedinců byla odchycena do 2 hodin v pasti situované zhruba 100 m po proudu od místa vypuštění (celková délka experimentální oblasti činila 200 m). Thorfve (2002) nezjistil významný vliv aklimatizace lipanů umístěných do přechovovací ohrádky na rozptýlení po proudu. Pro aklimatizaci bylo doporučeno využití uzavřených klecí, které by snížily riziko vniknutí rybožravých predátorů. Lipani reagují na nebezpečí jako jsou predátoři nebo elektrický proud, snahou o únik z oblasti, oproti pstruhům, kteří se snaží skrýt (Thorfve & Carlstein 1998). Takový trénink je sice vhodnou metodou pro zvýšení ostražitosti v zajetí odchovaných jedinců, nelze ho však provádět plošně.

12.2 Míra agresivity lipanů odlišného původu

K zjištění míry agresivity Salonen & Peuhkuri (2004) použili dvě skupiny lipanů. První skupinu tvořili jedinci, kteří byli potomky ryb chovaných v líhňových zařízeních po jednu generaci (druhá generace lipanů z líhně) a druhou skupinu tvořili jedinci, kteří byli potomky jedinců odchycených ve volné přírodě. Výrazně vyšší agresivita byla zjištěna u lipanů, kteří pocházeli z divoké linie (Salonen & Peuhkuri 2004). Autoři se proto domnívají, že ke změně agresivního chování může dojít již po jedné generaci v líhni.

12.3 Schopnost přežití a růst uměle odchovaných lipanů

Jedním z důležitých faktorů pro následné chování a přežití, je technika chovu (Carlstein 2003). Czerniawski et al. (2015) zjistili během zpětných odlovů, vyšší průměrnou míru přežití u lipanů krmených přírodní potravou (živé hrotnatky a larvy pakomárů) oproti lipanům krmených peletami. Autoři dále zjistili rychlejší růst lipanů krmených přírodní potravou ve volné přírodě, avšak peletami krmení lipani rychleji rostli v chovných zařízeních. Větší rychlost růstu a schopnost přežití ve volném prostředí (lipani byli následně vysazeni do jezera) byla také zjištěna u jedinců odchovaných ve venkovních nádržích závislých výhradně na přirozené potravě nebo na peletách oproti jedincům chovaným ve vnitřních nádržích (Carlstein 2003). Následné vysazení lipanů do jezera mohlo přispět ke snazší adaptaci jedinců, protože prostředí venkovních nádrží a jezera si jsou v porovnání s říčním prostředím velice blízké (podobné hydrologické podmínky), avšak Turek et al. (2010) nezjistili významné rozdíly u lipanů z líhni a z venkovních nádrží následně vysazených do řeky Blanice.

12.4 Genetická divergence

Uměle odchované ryby jsou vystaveny rozdílným selekčním tlakům, kdy znaky specifické pro úspěch v líhňovém prostředí mají genetickou složku, která je následně vnesena mezi divoce žijící populace (Howe et al. 2024). Mezi hlavní negativní dopady umělých odchovů jsou uváděny např. omezení genetické rozmanitosti nebo oslabování lokálních adaptací (Koskinen et al. 2001; Bernáš et al. 2020). Prostředí líhňových zařízení má vliv na morfologii odchovaných jedinců, tedy variabilita fenotypu populace je ovlivněna jak genetickou variabilitou, tak různorodostí faktorů prostředí, které jsou zodpovědné za fenotypovou plasticitu (Vehanen & Huusko 2011). Pomocí mikrosatelitních alel byla zjištěna ve finském jezeře Saimaa nízká genetická rozmanitost lipana v porovnání s ostatními sladkovodními druhy (Koskinen et al. 2001). Autoři se domnívají, že omezená genetická rozmanitost lipana podhorního by mohla být způsobena nízkou dlouhodobou efektivní velikostí populace, která by mohla být způsobena nízkým disperzním chováním druhu, nebo vysokou úrovní reprodukce. Dlouhodobá efektivní velikost populace měří míru genetického driftu a příbuzenského křížení a následně ovlivňuje účinnost mutací, selekcí a migrací (Wang et al. 2016). Vlivem vydatného zarybňování horního toku rakouské řeky Drávy, bylo způsobeno narušení původní genetické struktury vnesením vysoce vzdálené dunajské linie lipana (Duftner et al. 2005). Nízká genetická variabilita byla také zjištěna v severním Bavorsku (povodí Labe a Rýna) v porovnání s povodím Dunaje v jižním Bavorsku (Gum et al. 2003). Pro budoucí genetickou diverzitu a udržitelnost původních populací lipana, je důležité při vysazování uměle odchovaných jedinců brát v úvahu původ reprodukčního materiálu (Koskinen et al. 2001; Susnik Bajec et al. 2004; Duftner et al. 2005; Gum et al. 2008). Nízká genetická rozmanitost není vždy způsobena pouze vlivem umělého vysazování. Madsen et al. (2003) zjistili známky genetické změny lipana v přítocích řeky Skjern (Vorgod a Holtum, Dánsko), kdy příčinou mohly být jezy, které umožňovaly ontogenetický drift po proudu, avšak znemožňovaly následný postup proti proudu.

Diskuze a souhrn

Na rozdíl od většiny ostatních salmonidů se lipan podhorní rozmnožuje v jarním období, kdy hlavní roli v regulaci možnosti úspěšné reprodukce hraje teplota vody a průtok. Z tohoto důvodu je období tření rozdílné v souvislosti se zeměpisnou šířkou, kdy více na sever Evropy se lipani rozmnožují později. Jarní období je také vhodnou dobou pro reprodukci z důvodu jarních povodní, které promývají říční substrát a vytváří tak vhodné podmínky nejen pro reprodukci, ale i pro následný vývoj jiker. Rozdílný je i samotný průběh chování před třením. Samci lipanů nesoupeří o přístup k samici na rozdíl od např. pstruhů a lososů. Místo toho brání teritorium pro tření před všemi narušiteli včetně samic, které nejsou připravené k reprodukci. V některých případech nezakládají menší samci třecí území a snaží se o zapojení do reprodukce. Samice lipanů nezakrývají jikry substrátem ani nestaví hnízda jako to dělají samice např. pstruhů. Vynoření larev lipana ze šterku nejčastěji začíná za úsvitu a následný drift po proudu je uskutečněn až za soumraku, kdy tento vzorec pohybu larev je srovnatelný s lososem obecným (Northcote 1995).

Na zahájení migrace lipanů se podílí zejména teplota vody a průtok, proto se načasování liší v závislosti na lokalitě. Postreprodukční migrace byly obvykle uskutečněny během 24 hodin, kdy se lipani vraceli na svá zimní stanoviště (Ovidio et al. 2004). V případě lipanů obývajících jezerní prostředí, se reprodukce uskutečňují v přítocích, avšak v některých případech se mohou třít i na šterkových lavicích na okrajích jezer (Bass et al. 2014).

Podobně jako pro ostatní sociální druhy zvířat, tak i pro lipany je důležitá schopnost rozeznávat a rozlišovat konkrétní jedince stejného druhu, kdy tato schopnost může hrát klíčovou roli v přežití a úrovni fitness. Tvoření hejna, jakožto projev sociálního chování zejména juvenilních lipanů však může být narušeno řízeným vypouštěním vody (hydropeaking), čímž vystavuje jedince potencionálnímu vyššímu predačnímu tlaku (Watz et al. 2020).

Areály výskytu lipanů a pstruhů se částečně nebo zcela překrývají a vzájemně si tak konkurují. Zvláště větší množství juvenilních pstruhů mělo negativní dopad na růst juvenil. lipanů pravděpodobně z důvodu soupeření o potravní zdroje (Marsh et al. 2022). Negativní vliv na růst juvenilních lipanů byl také zjištěn při soužití s juvenil. pstruhy a lososy, vůči kterým lipani vykazovali vyšší míru agresivity (Hagelin & Bergman 2020).

Jednou z hlavních příčin úbytku populací lipana je fragmentace říční sítě, která v mnoha případech znemožňovala plné využití prostředí, avšak pomocí rybních přechodů se daří propojovat kritická stanoviště a tím zmírnit negativní dopady blokování migrační tras (Agostinho et al. 2007). Migrace lipanů jsou v porovnání se pstruhem méně variabilní a trvají kratší dobu, proto jsou náchylnější na průchodnost fyzických překážek, které lze překonat pouze za určitých podmínek (Ovidio et al. 2004). O schopnosti překonání migrační bariéry též rozhoduje teplota vody a průtok, které se liší v závislosti na velikosti a rybím druhu. Z tohoto důvodu je důležité, aby rybí přechody nebyly velikostně a druhově selektivní a svou funkci plnily i za nepříznivých klimatických podmínek (Slavík et al. 2012).

Podpora divokých populací lipana umělou reprodukcí je v současnosti běžnou praxí. Prostředí líhní se však dramaticky liší od toho přirozeného a ryby z umělého výtěru tak disponují nevhodnými vlastnostmi pro přírodní prostředí. Horká et al. (2015) zjistila u lipanů z umělé reprodukce tendenci zvyšovat intenzitu sledovaného chování (pohyb, velikost

domáciho okrsku) při změně podmínek (teplota, průtok, zákal, světelná intenzita), avšak u divokých jedinců vystavených stejným podmínkám se chování ustálilo. V zajetí odchovaní a do volné přírody vysazení lipani vykazovali vyšší celkovou pohyblivost, nikoli však během noci. Autoři se domnívají, že vyšší noční aktivita divokých lipanů je spojena s krmením a s vyhýbáním se predátorům. Toto chování je pravděpodobně omezeno u jedinců z líhni v důsledku nedostatečných zkušeností s říčním prostředím (absence predátorů; homogenní teplota, průtok, zákal) a společně s vyšší celkovou pohyblivostí tak pravděpodobně vede ke sníženému fitness a následně vyšší mortalitě.

S umělým vysazováním se také pojí snižování genetické rozmanitosti, kdy znaky specificky výhodné pro líhňové prostředí jsou vnášeny mezi divoké populace, čímž oslabují lokální adaptace. Lokální adaptace nebo genetická struktura, mohou být také narušeny vnesením geneticky vzdálených linií, a proto je důležité zohlednit původ reprodukčního materiálu (Koskinen et al. 2001; Johnsson et al. 2014). Člověk v žádném případě nemůže plnohodnotně nahradit přírodu. Je tedy zapotřebí zvýšit úsilí na ochranu divokých, volně se rozmnožujících populací lipana a minimalizovat škody způsobené v jeho přirozeném habitatu.

Doporučení pro management

Pro zlepšení stavu stávajících populací lipana podhorního je nezbytná změna celkové strategie managementu. Hlavním metodickým nástrojem managementu pro podporu divokých populací lipana je v současnosti vysazování jedinců odchovaných v zajetí. Z dostupných údajů je zřejmé, že odchov v zajetí u lipanů např. snižuje schopnost uniknout predátorům a snižuje jejich agresivitu. To má za následek vysokou mortalitu, než se naučí mít strach před predátory, což je velmi riskantní proces na principu „pokus a omyl“. Ztráta přirozené agresivity zase v zajetí odchované a do volné přírody vysazené jedince omezuje při konkurenčních vztazích při obhajování potravy, prostoru a partnerů. Tento přístup má proto mnohdy opačný výsledek a vysazování v zajetí odchovaných jedinců do volné přírody divokým populacím spíše škodí.

Ačkoliv je vysazování v zajetí odchovaných lipanů do volné přírody nevhodnou metodou i při tomto způsobu lze doporučit určitá zlepšení. Při umělém chovu je důležité dbát na původ reprodukčního materiálu a přizpůsobit líhňová zařízení, aby se co nejvíce podobala přirozenému prostředí (např. otevřené nádrže s možností výskytu přirozené potravy, přírodní substrát dna). Jedince lze v zajetí také trénovat na výskyt predátorů formou maket. Avšak zásadním nástrojem managementu by měla být účinnější ochrana dospělých jedinců během rekreačního rybolovu. Samotné rybářské vybavení je v dnešní době na tak vysoké úrovni, že rybám prakticky nedává šanci rozeznat nástrahu od přirozené potravy. Snížení kvót pro počet usmrcení ulovených ryb (např. jen několik málo kusů za sezónu), zvýšení minimální míry pro usmrcení (např. nad 45 cm pro ochranu gravidních samic) a především metoda chyt' a pusť by měla být hlavním nástrojem ochrany. Lze také přijmout opatření v podobě sezónního uzavření revíru, avšak tato opatření se často míjejí účinkem z důvodu migrací. Dále by měli rybáři zcela omezit cílený lov lipanů v době hájení, a to v úsecích, kde lze v tomto období podle rybářského řádu rybařit.

Další alternativou chovu lipanů v zajetí a jejich vysazování do volné přírody může být také využití inkubátorů s oplozenými jikrami, které se umístí do přirozeného toku. Larvy lipanů se

tak již líhnou v původním prostředí, na které se tak lépe adaptují. Jako zdroj lipanů pro umělou reprodukci by se měly používat výhradně místní nebo nejbližší možné populace.

Požadavek na obnovu původního prostředí lipanů a ryb obecně je samozřejmě nezbytnou součástí managementu. Jak hlavní faktory lze jmenovat obnovu migračních možností v podélném profilu odstraněním nebo zprůchodněním příčných překážek, snížení vlivu špičkování elektráren, zvýšení čistoty vody, obnova původních reprodukčních ploch a kontrola přítomnosti a případná eradikace nepůvodních druhů ryb.

Literatura

- Agostinho A, Marques E, Agostinho C, Almeida D, José de Oliveira R, Melo J. 2007. Fish ladder of Lajeado Dam: Migrations on one-way routes? *Neotropical Ichthyology – Neotrop ichthyol* **5**.
- Amundsen P-A, Knudsen R, Bryhni H. 2010. Niche use and resource partitioning of Arctic charr, European whitefish and grayling in a subarctic lake. *Hydrobiologia* **650**:3–14.
- Araki H, Berejikian B, Ford M, Blouin M. 2008. SYNTHESIS: fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evolutionary Applications* **1**:342–355.
- Auer S, Hayes D, Führer S, Zeiringer B, Schmutz S. 2022. Effects of cold and warm thermopeaking on drift and stranding of juvenile European grayling (*Thymallus thymallus*) **39**:401–411.
- Bakrač A, Ivanc A, Piria M, Dekić R. 2008. Food composition of grayling *Thymallus thymallus* L., from the river Krušnica. *Ribarstvo* **66**:105–118.
- Baras E, Lucas M. 2001. Impacts of man's modifications of river hydrology on the migration of freshwater fishes: A mechanistic perspective. *Ecohydrology and Hydrobiology* **1**:291–304.
- Bardonnnet A, Gaudin P. 2006. Diel pattern of first downstream post-emergence displacement in grayling, *Thymallus thymallus* (L., 1758). *Journal of Fish Biology* **37**:623–627.
- Baroiller J-F, D'Cotta H, Saillant E. 2009. Environmental Effects on Fish Sex Determination and Differentiation. *Sexual development: genetics, molecular biology, evolution, endocrinology, embryology, and pathology of sex determination and differentiation* **3**:118–35.
- Bartholomew A, Bohnsack J. 2005. A Review of Catch-and-Release Angling Mortality with Implications for No-take Reserves. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **15**:129–154.
- Baruš V a Oliva O et al. 1995. Fauna ČR a SR. Mihulovci *Petromyzontes* a ryby *Osteichthyes*. Academia, Praha.
- Bass A, Haugen T, Vøllestad L. 2014. Distribution and movement of European grayling in a subarctic lake revealed by acoustic telemetry. *Ecology of Freshwater Fish* **23**.
- Beach M. 1984. Fish Pass Design – Criteria for the Design and Approval of Fish Passes and Other Structures to Facilitate the Passage of Migratory Fish in Rivers. MAFF Fisheries Research Technical Report **78**.
- Bernaś R, Poćwierz-Kotus A, Árnýasi M, Kent M, Lien S, Roman W. 2020. Genetic Differentiation in Hatchery and Stocked Populations of Sea Trout in the Southern Baltic: Selection Evidence at SNP Loci. *Genes* **11**:2–16.
- Blabolil P et al. 2017. A simple fish-based approach to assess the ecological quality of freshwater reservoirs in Central Europe. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* **2017**:53.
- Brown C, Lala K. 2005. Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *Journal of Fish Biology* **59**:471–493.
- Bærum K, Haugen T, Vøllestad L. 2011. Morphological Divergence Among Sympatric Demes of European Grayling.

- Carlstein M. 2003. Effects of rearing technique and fish size on post-stocking feeding, growth and survival of European grayling, *Thymallus thymallus* (L.). *Fisheries Management and Ecology* **4**:391–404.
- Cech J, Thompson L. 2011. Hydropower-related pulsed-flow impacts on stream fishes: A brief review, conceptual model, knowledge gaps, and research needs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries – Rev fish biol fisheries* **21**.
- Czerniawski R, Domagala J, Krepski T, Pilecka-Rapacz M. 2015. The Effect of the Live Diet Given to Hatchery-Reared Fry of the European Grayling (*Thymallus thymallus*) on Their Survival and Growth in the Wild. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **15**.
- Český rybářský svaz, z. s. 2022. Statistika úlovků. Český rybářský svaz. Available from rybsvaz.cz/beta/index.php/reviry/statistiky-ulovku (accessed April 2024).
- Degerman E, Naslund I, Sers B. 2003. Stream habitat use and diet of juvenile (0+) brown trout and grayling in sympatry. *Ecology of Freshwater Fish* **9**:191–201.
- Duftner N, Koblmüller S, Weiss S, Medgyesy N, Sturmbauer C. 2005. The impact of stocking on the genetic structure of European grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in two alpine rivers. *Hydrobiologia* **542**:121–129.
- Englmaier GK, Antonov A, Weiss S. 2022. General patterns of sexual dimorphism in graylings (*Thymallus*), with a comparison to other salmonid species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **32**.
- Fleming I. 1994. Captive Breeding and the Conservation of Wild Salmon Populations. *Conservation biology* **8**:886–888. Blackwell Science Inc, Cambridge.
- García-Vega A, Ruiz-Legazpi J, Fuentes J, Bravo Córdoba F, Sanz-Ronda F. 2023. Effect of thermo-velocity barriers on fish: Influence of water temperature, flow velocity and body size on the volitional swimming capacity of Northern straight-mouth nase (*Pseudochondrostoma duriense*). *Journal of fish biology* **102**.
- Gönczi A. 1989. A study of physical parameters at the spawning sites of the European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Regulated Rivers-research & Management – Regul river* **3**:221–224.
- Guderley H. 2004. Locomotor performance and muscle metabolic capacities: Impact of temperature and energetic status. *Comparative biochemistry and physiology. Part B, Biochemistry & molecular biology* **139**:371–82.
- Gum B, Gross R, Geist J. 2008. Conservation genetics and management implications for European grayling, *Thymallus thymallus*: Synthesis of phylogeography and population genetics. *Fisheries Management and Ecology* **16**:37–51.
- Gum B, Gross R, Rottmann O, Schröder W, Kuehn R. 2003. Microsatellite variation in Bavarian populations of European grayling (. *Conservation Genetics* **4**:659–672.
- Hagelin A, Bergman E. 2020. Competition among juvenile brown trout, grayling and landlocked Atlantic salmon in flumes - predicting effects of interspecific interactions on salmon reintroduction success. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **78**.

- Halleraker J, Kenawi M, L'Abée-Lund J, Bakken T, Alfredsen K. 2022. Assessment of flow ramping in water bodies impacted by hydropower operation in Norway – Is hydropower with environmental restrictions more sustainable? *Science of The Total Environment* **832**:154776.
- Hart P et al. 2014. Familiarity with a partner facilitates the movement of drift foraging juvenile grayling (*Thymallus thymallus*) into a new habitat area. *Environmental Biology of Fishes* **97**.
- Haugen T, Rygg T. 2005. Intra- and interspecific life history differences in sympatric grayling and brown trout in a Norwegian reservoir. *Journal of Fish Biology* **48**:964–978.
- Hendry K, Cragg-Hine D, O'Grady M, Sambrook H, Stephen A. 2003. Management of Habitat for Rehabilitation and Enhancement of Salmonid Stocks. *Fisheries Research* **62**:171–192.
- Horká P, Horký P, Randak T, Turek J, Rylková K, Slavík O. 2015. Radio-telemetry shows differences in the behaviour of wild and hatchery-reared European grayling *Thymallus thymallus* in response to environmental variables. *Journal of fish biology* **86**.
- Horká P, Ibbotson A, Jones J, Cove R, Scott L. 2010. Validation of scale-age determination in European grayling *Thymallus thymallus* using tag-recapture analysis. *Journal of fish biology* **77**:153–61.
- Howe N, Hale M, Waters C, Schaal S, Shedd K, Larson W. 2024. Genomic evidence for domestication selection in three hatchery populations of Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Evolutionary Applications* **17**.
- Ingram A, Ibbotson A, Gallagher M. 1999. The Ecology and management of European Grayling [*Thymallus thymallus* (Linnaeus)] Interim Report. Institute of Freshwater Ecology, United Kingdom. Available from <https://core.ac.uk/download/pdf/11022784.pdf> (accessed October 2023).
- Jean-Marc B, Vincent B, Chanseau M, Larinier M, Ovidio M, William S, Pierre S, Voegtli B. 2015. Assessing the passage of obstacles by fish. Concepts, design and application.
- Johnsson J, Brockmark S, Näslund J. 2014. Environmental effects on behavioural development: consequences for fitness of captive-reared fishes in the wild. *Journal of Fish Biology* **85**:1946–1971.
- Junge C, Vøllestad L, Barson N, Haugen T, Otero J, Sætre G-P, Leder E, Primmer C. 2011. Strong gene flow and lack of stable population structure in the face of rapid adaptation to local temperature in a spring-spawning salmonid, the European grayling (*Thymallus thymallus*). *Heredity* 106: 460-471. *Heredity* **106**:460–71.
- Kodela T, Jesenšek D, Susnik Bajec S. 2023. Reproduction parameters of hatchery reared grayling (*Thymallus thymallus*) females. *Animal Reproduction Science* **249**:107196.
- Koed A, Aarestrup K. 2004. Factors influencing the spawning migration of female anadromous brown trout. *Journal of Fish Biology* **64**:528–540.
- Koskinen M, Piironen J, Primmer C. 2001. Interpopulation genetic divergence in European grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) at a microgeographic scale: Implications for conservation. *Conservation Genetics* **2**:133–143.

- Koskinen M, Ranta E, Piironen J, Veselov A, Titov S. F, Haugen T, Nilsson J, Carlstein M, Primmer C. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses. *Molecular ecology* **9**:1609–24.
- Kramer D, Chapman M. 1999. Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes* **55**:65–79.
- Kvarnemo C, Ahnesjö I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in ecology & evolution* **11**:404–8.
- Linlokken A. 1993. Efficiency of fishways and impact of dams on the migration of Grayling and Brown trout in the Glomma River system, South-eastern Norway. *Regulated Rivers: Research & Management* **8**:145–153.
- Lyach R, Remr J. 2019. The effect of a large-scale fishing restriction on angling harvest: a case study of grayling *Thymallus thymallus* in Czechia. *Aquatic Living Resources* DOI: 10.1051/alr/2019010.
- Lyach R, Remr J. 2020. Does harvest of the European grayling, *Thymallus thymallus* (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae), change over time with different intensity of fish stocking and fishing effort? *Acta Ichthyologica et Piscatoria* **50**:53–62.
- Madsen TM, Nielsen E, Loeschcke V. 2003. Fragmentation by weirs in a riverine system: A study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system. *Conservation Genetics* **4**:735–747.
- Mallet J-P, Lamouroux N, Sagnes P, Persat H. 2005. Habitat preferences of European grayling in a medium size stream, the Ain River, France. *Journal of Fish Biology* **56**:1312–1326.
- Marsh J, Cove R, Britton R, Wellard R, Bašić T, Gregory S. 2022. Density-dependence and environmental variability have stage-specific influences on European grayling growth. *Oecologia* **199**.
- Minns C. 1995. Allometry of home range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences - CAN J FISHERIES AQUAT SCI* **52**:1499–1508.
- Mori E, Mazza G, Lovari S. 2017. Sexual Dimorphism. Pages 1–7 in Vonk J, Shackelford T, editors. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer International Publishing, Cham. Available from https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_433-1 (accessed September 20, 2023).
- Nagel C, Mueller M, Pander J, Stoeckle BC, Kuehn R, Geist J. 2021. Going with the flow: Spatio-temporal drift patterns of larval fish in a large alpine river. *Freshwater Biology* **66**:1765–1781. Wiley.
- Naslund I, Nordwall F, Eriksson T, Hannersjö D, Eriksson L-O. 2005. Long-term responses of a stream-dwelling grayling population to restrictive fishing regulations. *Fisheries Research* **72**:323–332.
- Noonan M, Grant J, Jackson C. 2012. A Quantitative Assessment of Fish Passage Efficiency. *Fish and Fisheries* **13**.

- Northcote T. 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, Thymallus). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **5**:141–194.
- Nygård K. 2012. Movement and growth of European grayling *Thymallus thymallus* in two Norwegian rivers (MSc. Thesis). Norwegian University of Science and Technology, Trondheim, Norway.
- Nykanen M, Huusko A, Lahti M. 2004. Changes in movement, range and habitat preferences of adult grayling from late summer to early winter. *Journal of Fish Biology* **64**:1386–1398.
- Ospina-Alvarez N, Piferrer F. 2008. Temperature-Dependent Sex Determination in Fish Revisited: Prevalence, a Single Sex Ratio Response Pattern, and Possible Effects of Climate Change. *PLoS one* **3**:e2837.
- Ovidio M, Capra H, Philippart J. 2007. Field protocol for assessing small obstacles to migration of brown trout *Salmo trutta*, and European grayling *Thymallus thymallus*: A contribution to the management of free movement in rivers. *Fisheries Management and Ecology* **14**:41–50.
- Ovidio M, Capra H, Philippart J. 2008. Regulated Discharge Produces Substantial Demographic Changes on Four Typical Fish Species of a Small Salmonid Stream. *Hydrobiologia* **609**:59–70.
- Ovidio M, Parkinson D, Sonny D, Philippart J. 2004. Spawning movements of European grayling *Thymallus thymallus* in the River Aisne (Belgium). *Folia Zoologica -Praha-* **53**.
- Ovidio M, Philippart J. 2002. The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. Synthesis of a 5-year telemetry study in the River Meuse Basin. *Hydrobiologia* **483**:55–69.
- Parkinson D, Philippart J, Baras E.M. 2005. A preliminary investigation of spawning migration of grayling in a small stream determined by radio-tracking. *Journal of Fish Biology* **55**:172–182.
- Pompini M, Buser A, Thali M, Siebenthal B, Nusslé S, Guduff S, Wedekind C. 2013. Temperature-induced sex reversal is not responsible for sex-ratio distortions in grayling *Thymallus thymallus* or brown trout *Salmo trutta*. *Journal of fish biology* **83**:404–11.
- Poncin P. 1996. A field observation on the influence of aggressive behaviour on mating success in the European grayling. *Journal of Fish Biology - J FISH BIOL* **48**:802–804.
- Radomski P, Grant G, Jacobson P, Cook M. 2001. Visions for Recreational Fishing Regulations. *Fisheries* **26**:7–18.
- Riley W, Ives M, PAWSON M, Maxwell D. 2006. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream. *Fisheries Management and Ecology* **13**:221–236.
- Riley W, Maxwell D, PAWSON M, Ives M. 2009. The Effects of Low Summer Flow on Wild Salmon (*Salmo salar*), Trout (*Salmo trutta*) and Grayling (*Thymallus thymallus*) in a Small Stream. *Freshwater Biology* **54**:2581–2599.

- Salonen A. 2005. Behavioural and Morphological Variation in European Grayling, *Thymallus thymallus*, Populations.
- Salonen A, Peuhkuri N. 2004. A short hatchery history: Does it make a difference to aggressiveness in European grayling? *Journal of Fish Biology - J FISH BIOL* **65**:231–239.
- Sánchez-Hernández J, Nunn AD, Adams CE, Amundsen P-A. 2019. Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biological Reviews* **94**:539–554.
- Silva L, Nogueira L, Maia B, Resende L. 2012. Fish passage post-construction issues: Analysis of distribution, attraction and passage efficiency metrics at the Baguari dam fish ladder to approach the problem. *Neotropical Ichthyology* **10**:751–762.
- Slavík O. et al. 2012. MIGRACE RYB, RYBÍ PŘECHODY A ZPŮSOB JEJICH TESTOVÁNÍ. Metodický postup pro návrh, realizaci a možnosti testování funkce rybích přechodů pro žadatele OPŽP. Ministerstvo životního prostředí, Praha. Available from [https://www.mzp.cz/C1257458002F0DC7/cz/priroda_blizka_opatreni/\\$FILE/OOV_12_1130_Migrace.pdf](https://www.mzp.cz/C1257458002F0DC7/cz/priroda_blizka_opatreni/$FILE/OOV_12_1130_Migrace.pdf) (accessed April 2024).
- Sprem N, Tomljanović T, Piria M, Treer T, Safner R, Aničić I. 2005. Condition and CPUE of European grayling (*Thymallus thymallus* L.) population in the Croatian Kupa river. *Journal of Central European Agriculture* **6**:569–576.
- Stewart DB, Mochnacz N, Reist J, Carmichael T, Sawatzky C. 2007. Fish life history and habitat use in the Northwest Territories: Arctic grayling (*Thymallus arcticus*).
- Susnik Bajec S, Berrebi P, Hansen M, Snoj A. 2004. Genetic introgression between wild and stocked salmonids and the prospects for using molecular markers in population rehabilitation: The of the Adriatic grayling (*Thymallus thymallus* L. 1785). *Heredity* **93**:273–82.
- Takimoto G. 2003. Adaptive Plasticity in Ontogenetic Niche Shifts Stabilizes Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist* **162**:93–109. The University of Chicago Press.
- Taugbøl A, Olstad K, Bærum K, Museth J. 2018. Swimming performance of brown trout and grayling show species-specific responses to changes in temperature. *Ecology of Freshwater Fish* **28**.
- Thorfve, Carlstein. 1998. Post-stocking behaviour of hatchery-reared European grayling, *Thymallus thymallus* (L.), and brown trout, *Salmo trutta* L., in a semi-natural stream. *Fisheries Management & Ecology* **5**.
- Thorfve S. 2002. Impacts of in-stream acclimatization in post-stocking behaviour of European grayling in a Swedish stream. *Fisheries Management and Ecology* **9**:253–260.
- Tuhtan J, Noack M, Wieprecht S. 2012. Estimating Stranding Risk due to Hydropeaking for Juvenile European Grayling Considering River Morphology. *KSCE Journal of Civil Engineering* **16**.
- Turek J, Horký P, Žlábek V, Velisek J, Slavík O, Randak T. 2012. Recapture and condition of pond-reared, and hatchery-reared 1 + European grayling stocked in addition to wild

- conspecifics in a small river. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **405**:10.
- Turek J, Randak T, Horký P, Zlábek V, Velisek J, Slavík O, Hanák R. 2010. Post-release growth and dispersal of pond and hatchery-reared European grayling *Thymallus thymallus* compared with their wild conspecifics in a small stream. *Journal of fish biology* **76**:684–93.
- Turunen T, Suuronen P. 1996. Hooking mortality of small brown trout and grayling in Finnish rivers catch and release fisheries. *Boreal Environment Research* **1**:59–64.
- Uiblein F, Jagsch A, Honsig-Erlenburg W, Weiss S. 2005. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters. *Journal of Fish Biology* **59**:223–247.
- Ward A, Hart P. 2003. Kin and familiarity effects on the interactions between fish. *Fish and Fisheries* **4**:348–358.
- van Leeuwen C, Dokk T, Haugen T, Kiffney P, Museth J. 2017. Small larvae in large rivers: Observations on downstream movement of European grayling *Thymallus thymallus* during early life stages. *Journal of Fish Biology* **90**.
- van Leeuwen C, Museth J, Sandlund O, Qvenild T, Vøllestad L. 2016. Mismatch between fishway operation and timing of fish movements: A risk for cascading effects in partial migration systems. *Ecology and Evolution* **6**:n/a-n/a.
- Vehanen T, Huusko A. 2011. Brown trout *Salmo trutta* express different morphometrics due to divergence in the rearing environment. *Journal of fish biology* **79**:1167–81.
- Wang J, Santiago E, Caballero A. 2016. Prediction and estimation of effective population size. *Heredity* **117**.
- Watz J, Aldvén D, Carlsson N, Karathanou E, Lund Bjørnås K, Lundqvist G, Österling M, Piccolo J, Brouziotis A, Calles O. 2020. Social behaviour of European grayling before and after flow peaks in restored and unrestored habitats. *River Research and Applications* **36**:1–10.
- Wedekind C, Evanno G, Székely T, Pompini M, Darbellay O, Guthruf J. 2013. Persistent Unequal Sex Ratio in a Population of Grayling (*Salmonidae*) and Possible Role of Temperature Increase. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* **27**:229–234.
- Weiss S, Kopun T, Susnik Bajec S. 2013. Assessing natural and disturbed population structure in European grayling *Thymallus thymallus*: Melding phylogeographic, population genetic and jurisdictional perspectives for conservation planning. *Journal of fish biology* **82**:505–21.
- Wolter C, Schomaker C. 2019. Fish passes design discharge requirements for successful operation: Fish passes design discharge. *River Research and Applications* **35**.