

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Existují pohlavní rozdíly v žaberních aparátech
našich kaprovitých ryb?**

Bakalářská práce

Daniel Bartoň

Školitelka: RNDr. Marie Prchalová, Ph.D.

České Budějovice 2015

Bartoň, D., 2015: Existují pohlavní rozdíly v žaberních aparátech našich kaprovitých ryb? [Are there sexual differences in branchial sieves in Czech cyprinids? Bc. Thesis, in Czech.] – 26 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The main objective of presented review is to describe filter-feeding adjustments in common Czech cyprinid fish (common bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and bleak *Alburnus alburnus*) in the context of inter-sex differences. Branchial sieve used for filtering small particles is formed by branchial arches and connected branchial rakers. Shape, structure, size and number of branchial rakers are crucial for efficiency of filter-feeding. These parameters differ between species as well as between populations within individual species. Target cyprinid species have been described to have size sexual dimorphism with females being bigger due to fecundity increasing with size. Differing energy investments to gonads may result in habitat segregation of sexes and potential adjustments of branchial sieves in sexes according to habitat-specific prey availability.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným stanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s pozorováním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 24. 4. 2015

.....

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat své školitelce Marii Prchalové za vedení práce. Hlavně si vážím jejích cenných rad, ale také trpělivosti při kontrole textu. Mé díky patří také mé rodině a mé přítelkyni za jejich podporu.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíl práce.....	3
3. Pohlavní dimorfismus a sexuální segregace	4
3.1. Velikostní pohlavní dimorfismus.....	4
3.2. Sexuální segregace.....	5
4. Způsoby příjmu potravy.....	8
4.1. Příjem jednotlivé potravy.....	8
4.2. Filtrování.....	8
5. Vybrané druhy a jejich žaberní aparáty	10
5.1. Cejn velký	10
5.2. Plotice obecná	16
5.3. Ouklej obecná	18
5.4. Mezidruhové rozdíly.....	19
6. Závěr	21
7. Seznam literatury	22

1. Úvod

Velikostní pohlavní dimorfismus je definován jako rozdíl ve velikosti těl samců a samic. Sladkovodní ryby jsou typickým příkladem skupiny živočichů s pohlavním dimorfismem ve velikosti těla ve prospěch samic (Magurran a Garcia 2000). Evoluční tlak působil na větší velikost těla samic z toho důvodu, že samičí pohlavní buňky (velikost buněk 1 – 15 mm podle druhu) jsou mnohem větší než pohlavní buňky samců (velikost buněk okolo 15 – 20 μm) (Baruš a kol. 1995a). Proto je z důvodu plodnosti výhodné větší tělo, které může mít větší množství jiker (samičích pohlavních buněk, vajíček). S rostoucí velikostí těla samice roste její plodnost, ale u samců je dostačující plodnosti dosaženo již s menší velikostí těla. Z toho může plynout segregace zástupců pohlaví do různých stanovišť, kde přijímají různou potravu: samice obývají prostředí hojná na výživnou potravu, samci se vyskytují v prostředích chudších na potravu, ale bezpečnějších co se predace týče (Wearmouth a Sims 2008). Různé potravní zdroje mívají za následek morfologické změny a rozdíly ve strukturách a orgánech spojených s příjmem potravy (Begon a kol. 1997).

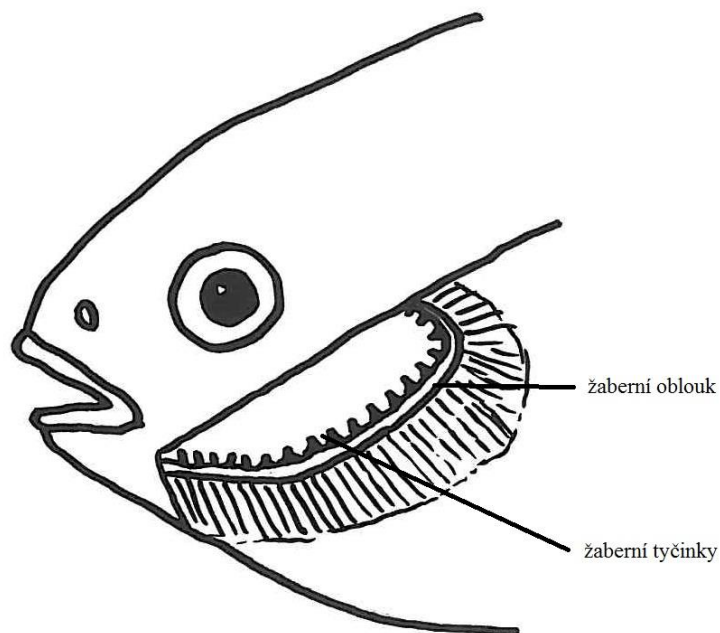
Filtrování zooplanktonu je rozšířený způsob příjmu potravy široké škály ryb (Baruš a kol. 1995a). Pro kaprovité ryby je to dokonce typické (Winfield a Nelson 1992). K zachycení drobné potravy žaberním aparátem jsou klíčové žaberní tyčinky, malé kostěné výrůstky umístěné na žaberních obloucích směrem dovnitř (uvnitř tlamy; Obr. 1). Celý systém na zachycení drobné potravy se dá označit jako žaberní síto.

Žaberní síto je velice variabilní mezi různými druhy ryb, ale i mezi populacemi uvnitř druhu (Van den Berg a kol. 1992). Žaberní síta kaprovitých ryb se liší počtem a délkou žaberních tyčinek, velikostmi štěrbin mezi žaberními oblouky, velikostmi mezer mezi žaberními tyčinkami i jinými aspekty, jako je tvar žaberních tyčinek a podobně (Van den Berg a kol. 1992, Hoogenboezem a kol. 1991). Žaberní oblouky nejsou homogenní a počet žaberních tyčinek od prvního směrem dozadu klesá (Van den Berg a kol. 1992).

U rozdílů mezi populacemi záleží na druhu vody, kterou obývají a místních potravních podmínkách (Van den Berg a kol. 1992). Ryby žijící ve vodách s dostatečným množstvím větší potravy upřednostňují příjem této potravy oproti filtrování drobného zooplanktonu (Hoogenboezem a kol. 1992).

Ve vodách s nedostatkem jiné potravy se tyto ryby živí převážně zooplanktonem (Vašek a kol. 2003). Žaberní síta u populací živících se zooplanktonem mívají větší počet žaberních tyčinek a obecně jsou lépe přizpůsobena filtrování (Van den Berg a kol. 1992). Roli hraje také velikost zooplanktonu nejčastěji se vyskytujícím v daném prostředí (Van den Berg a kol. 1992). Změna druhu či dostupnost potravy má dopad na počet žaberních tyčinek již po několika generacích (Van den Berg a kol. 1992) Pokud by se u takových druhů ryb potvrdil výskyt sexuální segregace, jejím projevem by mohly být rozdíly v žaberních sítích samců a samic.

Druhy, kterými se budu zabývat, je cejn velký *Abramis brama*, plotice obecná *Rutilus rutilus* a ouklej obecná *Alburnus alburnus*. Tyto druhy mají společné mimo jiné to, že dokáží pomocí žaberního aparátu filtrovat drobné částičky potravy, ale zároveň to není jejich jediný způsob příjmu potravy (Baruš a kol. 1995b). Navíc jsou tyto ryby tím příkladem, kde je tlak na větší velikost samic kvůli plodnosti (Winfield a Nelson 1991). Nicméně velikostní pohlavní dimorfismus těchto druhů často není výrazný (Baruš a kol. 1995b).



Obr. 1: Nákres rybí hlavy a odhaleného žaberního oblouku, na kterém jsou naznačeny žaberní tyčinky.

2. Cíl práce

Cílem práce je shromáždit informace o žaberních aparátech se zaměřením na možný pohlavní dimorfismus těchto orgánů. Formou rešerše se zaměřím na tři druhy z našich nejběžnějších kaprovitých ryb. U nich se soustředím na způsoby příjmu potravy, hlavně na příjem potravy pomocí filtrování. V rámci této práce prozkoumám filtrování zooplanktonu žaberním aparátem jako způsob příjmu potravy, anatomické uzpůsobení i rozdíly u jednotlivých druhů. Na tuto rešerši bude navazovat diplomová práce, kde se bude provádět analýza žaberních aparátů samců a samic cílových druhů ryb za účelem potvrzení nebo vyvrácení hypotézy o pohlavním dimorfismu žaberních aparátů samců a samic z různých stanovišť.

3. Pohlavní dimorfismus a sexuální segregace

Pohlavní dimorfismus je jev vyskytující se napříč živočišnou říší (včetně člověka) a znamená to, že samci a samice stejného druhu jsou od sebe odlišní (Flegr 2005). Rozdíl se nacházejí nejen v primárních pohlavních znacích (rozdílné pohlavní orgány), ale i v sekundárních pohlavních znacích, kterými mohou být rozdílné zbarvení, tvar těla, či velikost. Vznik a vývoj pohlavního dimorfismu má na svědomí pohlavní výběr (Flegr 2005). S pohlavním dimorfismem souvisí i výskyt sexuální segregace, kdy samci a samice jednoho druhu obývají různá ekologická prostředí (Wearmouth a Sims 2008).

3.1. Pohlavní velikostní dimorfismus

Na pohlavním dimorfismu ve velikosti těla se projevuje způsob života a rozmnožování daného druhu (Andersson 1994). U některých druhů je kladen větší důraz na větší velikost těla (a s ní související sílu) samce (Parker 1992). Tito samci musí například bránit teritorium, bojovat s jinými samci, pečovat o potomstvo, nebo jsou nuceni produkovat enormní množství pohlavních buněk kvůli silné konkurenci spermií (Parker 1992). Příkladem druhu, kdy si samci brání teritorium a bojují mezi sebou je bojovnice pestrá *Betta splendens* (Jaroensutasinee a Jaroensutasinee 2001). Samci větší než samice se často vyskytují také u cichlid, například u kančíka příčnopruhého *Cichlasoma nigrofasciatum* si samice vybírají větší samce a společně chrání potomstvo (Noonan 1983). Mník jednovousý *Lota lota* je příkladem ryby s velkou konkurencí spermií a samci proto mají větší pohlavní orgány než samice (Cott a kol. 2013). Jindy se rozdíly ve velikosti těla vyvíjely na základě plodnosti, kdy výběr způsobil větší těla samic za účelem pojmout větší počet vajíček (Parker 1992). Tento případ je u sladkovodních ryb častější (Winfield a Nelson 1991; Baruš a kol. 1995a,b).

Pohlavní velikostní dimorfismus může souviset také s rozdílnými potravními návyky samců a samic nebo využíváním rozdílných ekologických nik. V některých případech není jisté, zda jsou tyto rozdíly příčinou, nebo následkem pohlavního velikostního dimorfismu (Andersson 1994). Tyto ekologické rozdíly samců a samic můžeme nazývat sexuální segregací.

3.2. Sexuální segregace

U mnohých zvířat je známo, že samci a samice nežijí stále spolu na stejném místě, ale naopak příslušníky jednotlivých pohlaví najdeme víceméně rozdělené a v různých prostředích (Wearmouth a Sims 2008). Tento jev se nazývá sexuální segregace, nebo chceme-li pohlavní oddělení a můžeme se s ním setkat u široké škály druhů v různých skupinách napříč takřka celou živočišnou říší. Sexuální segregace se vyskytuje v různých mírách, někdy jsou samci a samice odděleny jen částečně a málokdy, někdy více a častěji (Wearmouth a Sims 2008). Mezi tyto taxony živočichů patří savci (Ruckstuhl a Neuhaus 2000), ptáci (Mariano-Jelicich a kol. 2008), plazi (Shine a kol. 1998), paryby (Mucientes a kol. 2009), ryby (Griffiths a kol. 2014), korýši (Schabetsberger a Jersabek 2004) i hmyz (Romey a Galbraith 2008). Ve všech zmíněných skupinách byly popsány druhy, kde příslušníci jednoho pohlaví obývají jiná místa, nebo využívají jiné zdroje. U vodních druhů obratlovců jsou příčiny sexuální segregace popsány mnohem méně než u suchozemských, například u kopytníků, kterými se zabývalo relativně hodně vědeckých výzkumů.

Sexuální segregace vzniká na základě ekologických a sociálních vlivů (Wearmouth a Sims 2008). V podstatě jde o to, že jedno pohlaví se fyzicky vyskytuje jinde než druhé kvůli rozdílné dostupnosti, kvalitě, či druhu zdroje, nebo kvůli nestejně kvalitě prostředí (Main a kol. 1996). Sexuální segregace se rozlišuje na sociální a prostorovou (Wearmouth a Sims 2008). Při sociální segregaci se vytvářejí skupiny se zástupci jen jednoho pohlaví kvůli sociálnímu tlaku, pramenícímu například v nesnášenlivosti k druhému pohlaví (Wearmouth a Sims 2008). Takovou nesnášenlivostí můžeme například chápat sexuálně dotěrné samce, kteří obtěžují samice a ty se jim snaží vyhnout (popsáno u živorodky duhové *Poecilia reticulata*) (Darden a Croft 2008). V druhém případě jedinci jednoho pohlaví využívají rozdílné habitaty, nebo i zcela jiné prostory, či území (Wearmouth a Sims 2008). V rámci velikosti prostoru můžeme ještě oddělit sexuální segregaci habitatovou a prostorovou, kdy v prostorové se jedná o větší měřítko (Wearmouth a Sims 2008). Důvodem může být také predace, kdy více zranitelné pohlaví (zpravidla to menší) obývá bezpečnější místa (Wearmouth a Sims 2008).

V této rešerši se zaměřím na tři druhy sladkovodních ryb. Tyto ryby patří mezi ty živočichy, kde se většinou setkáváme s tím, že samice jsou obecně o trochu větší než samci (Baruš a kol. 1995a,b). Samice těchto druhů také většinou dosahují pohlavní dospělosti o rok později a ve větší velikosti těla než samci (Winfield a Nelson 1991). Je zde proto evidentní tlak na větší růst a celkovou větší velikost samice než samce v rámci jednoho druhu, což by mohlo být důvodem využívání různých potravních zdrojů a případné sexuální segregace. U jiných druhů sladkovodních ryb sexuální segregace popsána byla.

Asi nejvíce zkoumanou sladkovodní rybou z hlediska sexuální segregace je živorodka duhová *Poecilia reticulata* (Croft a kol. 2004 a 2006). Samice tohoto druhu jsou z důvodu zvýšení plodnosti tím větším pohlavím, které také obývá na potravu bohatší prostředí. Byla zde testována hypotéza predačního risku, ve které se předpokládá, že to menší pohlaví (v případě živorodky duhové jsou to samci), nebo i menší mladí jedinci daného druhu si primárně vybírají prostředí s menším predačním tlakem na úkor bohatosti potravy. Tento jev je dán tím, že menší jedinci jsou obecně snadnější kořistí pro predátora. Bylo zjištěno, že samice, jakožto zástupce většího pohlaví, naopak upřednostňuje prostředí s větším predačním riskem, pokud je toto prostředí výhodnější z hlediska množství nebo kvality potravy. U živorodky duhové bylo skutečně pozorováno, že samci obývali bezpečnější prostory než samice, co se predace týče a při simulaci v akváriích po odstranění predátora po nějakém čase již toto chování nebylo zaznamenáno (Croft a kol. 2004 a 2006). Důvodem této sexuální segregace se také může být sexuální obtěžování ze strany samců, kvůli kterému pak samice využívají jiná prostředí, kam je samci z důvodu predačního tlaku nemůžou následovat (Darden a Croft 2008).

Sexuální segregace byla zaznamenána rovněž u střevele potoční *Phoxinus phoxinus* (Griffiths a kol. 2014). Tato ryba, stejně jako mnou vybrané druhy, patří do čeledi kaprovitých. V tomto případě byla potvrzena sexuální segregace i u druhu, kde není žádný pohlavní dimorfismus ve velikosti či tvaru těla (nebo jen minimální). Při pozorování v akvariálních nádržích bylo zjištěno, že samci a samice využívají různé habitaty v proudu. Samci se spíše zdržují v blízkosti dalších samců a jsou aktivnější než samice. Autoři této studie mluví o sexuální segregaci jako o často se vyskytujícím jevu, který ani nemusí být vázán jen na druhy s výrazným pohlavním dimorfismem nebo na druhy, u

kterých se rozmnožovací strategie liší v rámci pohlaví. Důvodem této segregace mohou být rozdílné nároky na optimální teplotu vody z důvody vytváření rozdílných pohlavních buněk nebo společenská organizace druhu (Griffiths a kol. 2014).

Další hypotézou příčiny sexuálního segregování jsou rozdílné metabolické nároky samic a samců (Wearmouth a Sims 2008). Toto bylo zkoumáno u úhoře říčního *Anguilla anguilla* a úhoře amerického *Anguilla rostrata* (Yokouchi a kol. 2009). Tyto nároky mohou být důvodem, proč samice těchto druhů migrují do horních toků, kde vyhledávají potravu a rostou, zatímco samci zůstávají ve spodních úsecích řek, kde je méně potravy, ale bezpečnější prostředí (Yokouchi a kol. 2009).

Příjem různé potravy, nebo rozdíly v jejím příjmu se projevují i v morfologii ústrojí s příjmem potravy spojeného, jako je tomu například u carouna *Diademichthys lineatus* (Magurran & Garcia 2000). Samice tohoto druhu má větší tlamu, a proto je schopná přijmout za potravu krevetí vajíčka či mlže častěji než samci téhož druhu (Magurran & Garcia 2000). Samice přijímající více výživné potravy snáze pokryjí výdej energie spojený s produkcí potomstva.

4. Způsoby příjmu potravy

U cílových druhů ryb rozlišujeme dva způsoby příjmu potravy. Těmito způsoby je příjem jednotlivé potravy (particulate feeding), což je termín, který označuje příjem viditelné, aktivně vyhledané potravy nasátím a druhým způsobem je filtrace, při které dochází k filtrování planktonu pomocí žaberního síta.

4.1. Příjem jednotlivé potravy

Při tomto způsobu příjmu potravy je kořist prvně zjištěna a poté cíleně nasáta (Densen 1985). Ryba musí svou kořist vidět, a proto je tento způsob závislý na světelných podmínkách prostředí (Densen 1985). Cílové druhy ryb při příjmu jednotlivé potravy používají zrak (Hoogenboezem a kol. 1992).

Příjem jednotlivé potravy lze rozlišit na dva způsoby (Winfield a Nelson 1991). Prvním z nich je tzv. darting, při kterém ryba využívá sílu proudu, kterým potravu nasává a může tím zamezit úniku kořisti, jedná-li se o kořist aktivně se pohybující (Winfield a Nelson 1991). Druhým způsobem je takzvaný gulping, který lze označit za přechod mezi příjmem jednotlivé potravy a filtrováním (Wooton 1998). Při gulpingu ryba vidí kořist, ale jedná se o menší kořist, například shluky zooplanktonu a ryba v této oblasti pomalu plave s otevřenými ústy a nasává kořist pomalejším proudem vody, ale z širší oblasti (Wooton 1998).

K přepínání mezi příjmem jednotlivé potravy a filtrováním dochází na základě viditelnosti (Winfield a Nelson 1991) a také na základě velikosti a množství potravy ve vodě (Hoogenboezem a kol. 1992).

4.2. Filtrování

Ryby využívající filtraci k příjmu potravy tak činí pomocí žaberního síta (Hoogenboezem a kol. 1991). Plavou s otevřenou tlamou, nebo můžou i stát a sát vodu do ústní dutiny a z ní pomocí žaberního síta vyfiltrují drobnou potravu (Winfield a Nelson 1991). K tomuto procesu ryba nevyužívá svůj zrak nýbrž chuť, fungující hlavně v hltanu při polknutí sousta (Winfield a Nelson 1991). Filtrace není závislá na světle a lze jí proto efektivně provádět i v noci (Winfield a Nelson 1991). Tento druh příjmu potravy je u kaprovitých ryb běžný, ale

vyskytuje se i u mnoha dalších skupin ryb (Winfield a Nelson 1991). K zachycení drobného zooplanktonu a jeho oddělení od vody, používají ryby síto tvořené žaberními oblouky, které jsou lemovány tyčinkami (Van den Berg a kol. 1992). Při získávání potravy pomocí filtrování jsou zásadní dvě věci: schopnost zadržení (čím je lepší, tím menší potravu je ryba schopná zachytit) a kapacita (množství vody, kterou je ryba schopná přefiltrovat za jednotku času) (Van den Berg a kol. 1992).

Dříve se mělo za to, že skrz žaberní síto přímo prochází filtrovaný materiál a toto síto funguje jako cedník, nicméně je pravděpodobnější, že proces oddělení potravy je podobnější takzvané cross-flow filtraci (Sanderson a kol. 2001). Přefiltrovaný materiál neulpívá na samotném filtru (tam se potrava nenašla), jak by tomu bylo u klasické takzvané dead-end filtraci. Filtrovaný materiál postupuje s proudem podél síta, a jak voda odtéká skrze síto, materiál se koncentruje. Hustá kaše zooplanktonu, co nejvíce zbavená vody, je poté spolknuta z horní zadní části ústní dutiny. (Sanderson a kol. 2001).

U některých ryb, jako například u cejna, zřejmě také hraje velkou roli hlen (Hoogenboezem a Van den Boogaart 1993). Tento hlen zřejmě pomáhá zachycení potravy a hlavně transportu z úst do hltanu. Hlen je důležitý hlavně při filtrování, ale pomáhá i při polykání soust při příjmu jednotlivé potravy. Hlen izolovaný z ústní dutiny cejnů obsahoval až 900 kusů zooplanktonu a byl složen z různých typů hlenových buněk. Množství hlenu se směrem od začátku rypce do zadních částí ústní dutiny zvětšuje. Malé částice potravy jsou zachyceny žaberním sítem, obaleny hlenem (což usnadňuje jejich další transport) a pokračují ústní dutinou dále směrem k ústí do hltanu, odkud po několika cyklech, když je potravy víc a je nahuštěna, dojde ke spolknutí zooplanktonu, který spolu s hlenem vytvořil v tlamce ryby hustou kaši (Hoogenboezem a Van den Boogaart 1993). Žaberní síta filtrátorů silně využívajících sliz se někdy nazývají lepivými síty (například plotice lepivé síto nemá) (Van den Berg a kol. 1992).

5. Vybrané druhy a jejich žaberní aparáty

Pro práci byli vybrány tři druhy našich nejběžnějších kaprovitých ryb: cejn velký *Abramis brama*, plotice obecná *Rutilus rutilus* a ouklej obecná *Alburnus alburnus*. Tyto ryby jsou hojní obyvatelé přehradních nádrží (Baruš a kol. 1995b), kde je často jejich hlavním zdrojem potravy zooplankton (Vašek a kol. 2003).

5.1. Cejn velký

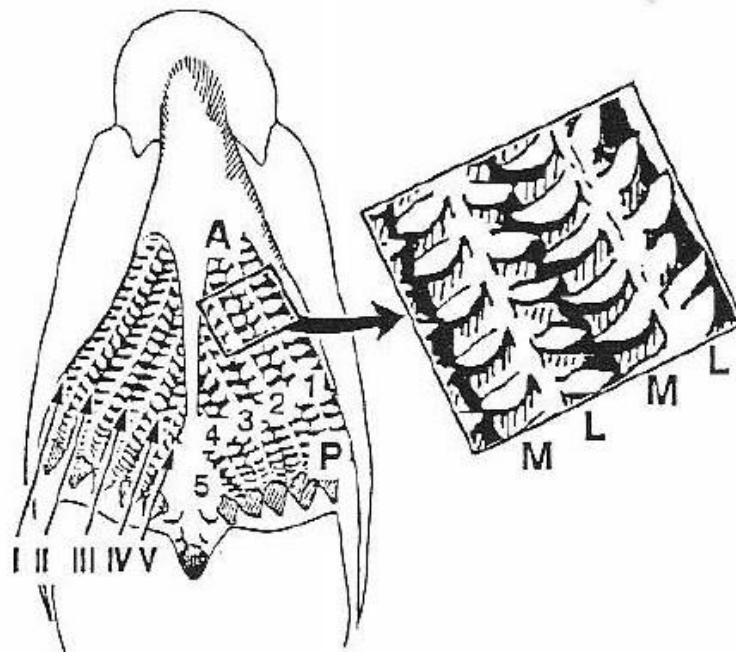
Cejn velký patří mezi běžné kaprovité ryby Evropy (Lusk a kol. 1992). Vyskytuje se po celé Evropě, kromě severních částí Skandinávie a Skotska, také chybí ve vodách jižního a jihozápadního okraje Evropy (Lusk a kol. 1992). V našich vodách je to velmi hojná ryba (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b). Dolní části našich větších řek jsou původním a typickým domovem cejna, tyto úseky jsou také pojmenovány jako cejnové pásmo (Lusk a kol. 1992). Běžný je také v různých typech stojatých vod jako jsou tůně, slepá ramena řek, umělá jezera a rybníky (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b). Přehradní nádrže poskytují cejnovi také vhodné prostředí, kde se někdy stává dominantní rybou (Lusk a kol. 1992). Cejn je obecně považován za pelagickou rybu (Lusk a kol. 1992), což ale neplatí pro všechny typy vod (Baruš a kol. 1995b). Cejní se shlukují do hejn, která se v průběhu dne pohybují za potravou (Lusk a kol. 1992).

Tělo cejna velkého je charakteristicky vysoké, z boku stlačené a s krátkou hlavou (Baruš a kol. 1995b). Ústa jsou vysunovatelná se spodním postavením, umožňující sběr ze dna (Lusk a kol. 1992). Obvykle dorůstá do velikosti 30 – 50 cm a 1-2 kg hmotnosti, vzácně i více (Baruš a kol. 1995b). Cejn se dožívá věku až 15 let (Lusk a kol. 1992).

Nejvýznamnější složkou cejní potravy je zoobentos, který ale není schopen přijímat ve svých nejranějších vývojových stádiích (Baruš a kol. 1995b). Ve všech stádiích života je cejn schopen konzumovat zooplankton (Hoogenboezem a kol. 1992), který není nouzovou, ale důležitou doplňující součástí potravy (Baruš a kol. 1995b). Ve vodách s nedostatkem zoobentosu a

jiné potraviny, typicky v přehradách, se cejni živí zooplanktonem takřka výhradně (Vašek a kol. 2003)

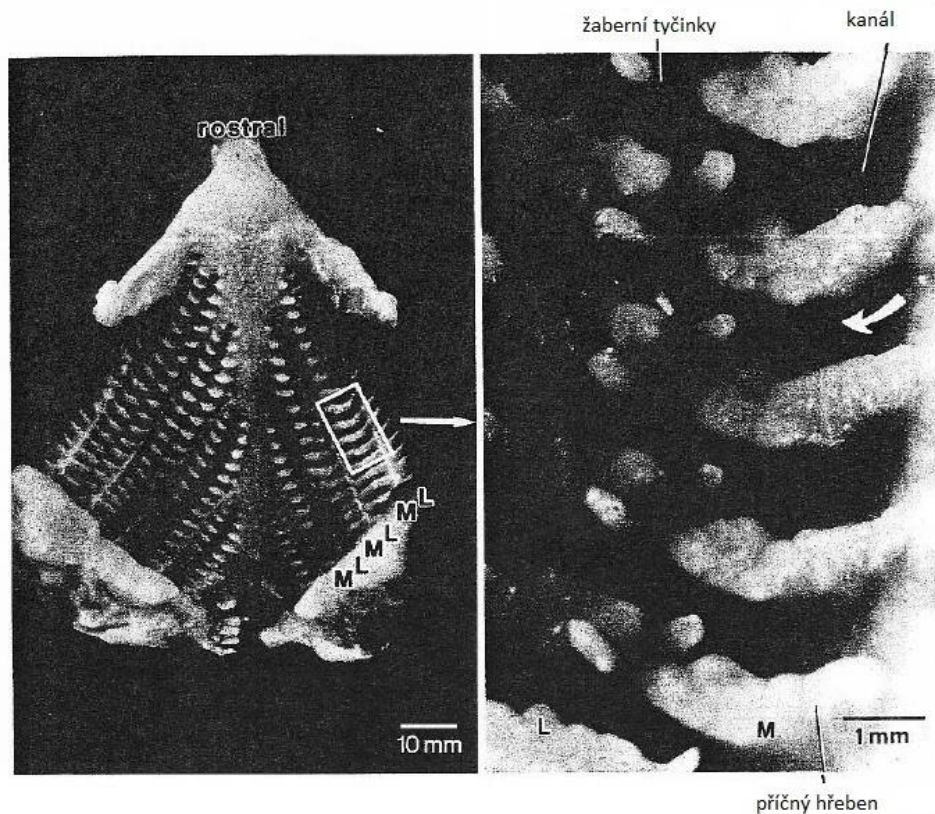
Žaberní síto cejna je tvořeno čtyřmi páry žaberních oblouků, každý nese dvě řady žaberních tyčinek (laterální a mediální řadu; Obr. 2 a 3) (Hoogenboezem a kol. 1991). Pátý pár žaberních oblouků tvoří pro kaprovité ryby charakteristické požerákové zuby a nese pouze krátkou přední řadu žaberních tyčinek. První dva páry žaberních oblouků tvoří více než 75 % celkového povrchu žaberního síta ryby (Hoogenboezem a kol. 1991). Počty žaberních tyčinek cejnů z různých lokalit se pohybují v rozmezí od 13 do 29 na jednom oblouku a jsou vyneseny v tabulce (*Tab. I*).



Obr. 2: Ilustrace žaberního síta cejna velkého. Čísly 1-5 jsou označeny žaberní oblouky, čísla I –V jsou označeny žaberní štěrbiny. (A - přední část, P - zadní část, L – laterální žaberní tyčinky, M – mediální žaberní tyčinky) (Van den Berg a kol. 1994).

Van den Berg (1992) porovnává své měření s měřením Zandera (1906, jak uvedeno v Van den Berg a kol. 1992). Obě měření byla prováděna na rybách z eutrofizovaných vod bohatých na zooplankton, nicméně v případě Van den Berga (1992), kde jsou počty zřetelně nižší, byla voda eutrofizována jen zhruba 20 let před měřením. Nižší počet žaberních tyčinek indikuje nedostatečné

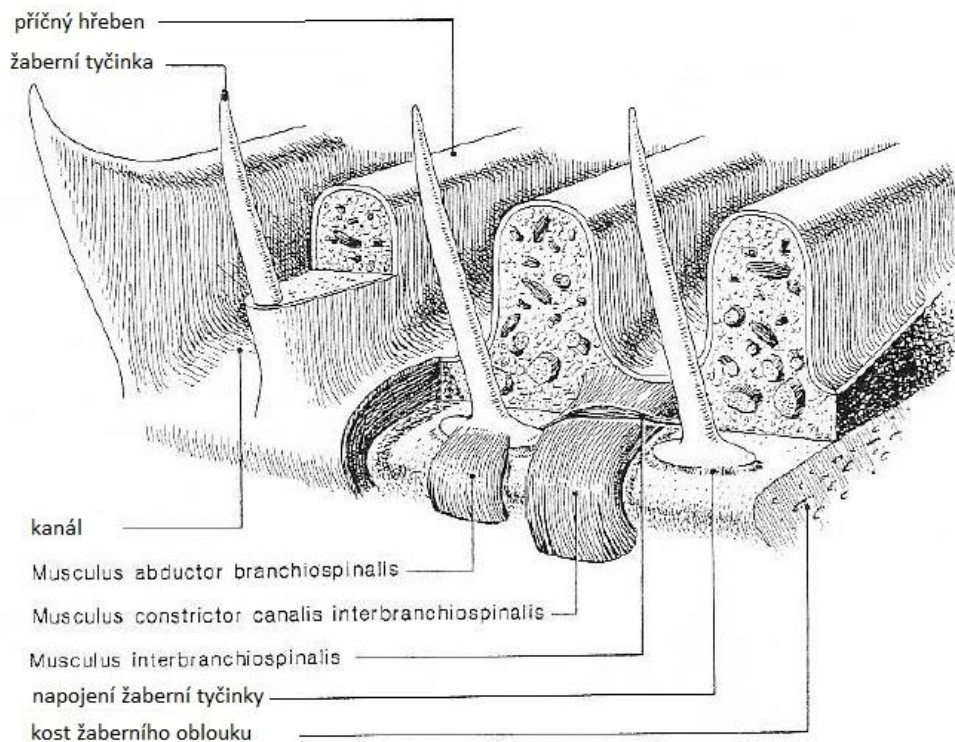
přizpůsobení na přechod k filtrování zooplanktonu jako hlavního zdroje potravy. Lze očekávat, že počet žaberních tyčinek poroste. I v jiných případech bylo pozorováno, že cejni živící se výhradně zooplanktonem mají větší počet žaberních tyčinek, než cejni z vod bohatých na jiné zdroje potravy například zoobentos (Van den Berg a kol. 1992).



Obr. 3: Snímek žaberního síta cejna s detailem na žaberní tyčinky, kanály a příčné hřebeny (L – laterální žaberní tyčinky, M - mediální žaberní tyčinky (Hoogenboezem a kol. 1991).

Na horní straně žaberních oblouků jsou polštářkovité příčné hřebeny, mezi těmito hřebeny jsou prohlubně - kanály (Hoogenboezem a kol. 1991). U cejna o velikosti 25 cm jsou tyto kanály průměrně 1 mm široké a 2-3 mm dlouhé. Příčné hřebeny jsou tvořeny masitými spoji mezi střední částí žaberního oblouku a kostěnými částmi žaberních tyčinek (Obr. 2, 3 a 4). Jednotlivé žaberní oblouky do sebe zapadají. Tyčinky a hřebeny jednoho oblouku zapadnou do prohlubně mezi hřebeny dalšího oblouku a tím se formují kanály filtračního síta. Na laterálním okraji žaberních oblouků jsou připojeny svaly indikující mobilitu kostěných částí žaberních tyčinek. Tyto svaly umožňují upravit velikost kanálů oddálením nebo přiblížením žaberních

oblouků a tím se hřebeny zasunou do sebe, nebo naopak od sebe odsunou. Podle dostupné velikosti planktonu v prostředí se uzpůsobí nastavení žaberního síta. Na prvním žaberním oblouku nejsou všechny kanály stejně dlouhé. Ty, které směřují k dalšímu žabernímu oblouku, jsou až o 70 % delší (s nimi i tyčinky a hřebeny, které je tvoří). Na druhém žaberním oblouku jsou tyto rozdíly v délce kanálů menší a na třetím a čtvrtém jsou už všechny kanály stejně dlouhé. Na pátém oblouku, v místě požerákových zubů, nejsou kanály, ani příčné hřebeny pořádně vyvinuty (Hoogenboezem a kol. 1991).



Obr. 4: Model detailu filtračního aparátu cejna (Hoogenboezem a kol. 1991).

Již předchozí studie pohybu žaberních oblouků a celé ústní dutiny během dýchání a během krmení vedla k myšlence kanálového modelu (Hoogenboezem a kol. 1990). Pomocí rentgenu bylo pozorováno, že při expanzi úst za účelem nasátí vody se velikosti štěrbin mezi žaberními oblouky příliš neměnily (Hoogenboezem a kol. 1990). Bylo pozorováno, že první dvě štěrbin jsou výrazně větší než ostatní štěrbin (Hoogenboezem a kol. 1990). Samotné velikosti štěrbin, zvláště té první, tedy opět neodpovídaly jednoduchému dvoudimenzionálnímu modelu, což vedlo k vytvoření nového třídimenzionálního kanálového modelu (Hoogenboezem a kol. 1990). U cejna

nasátá voda s potravou teče podél žaberních oblouků a poté zatačí o 90° do kanálů, zakřivení kanálů na prvním žaberním oblouku je nejvýraznější a postupně na dalších obloucích je méně a méně znatelné (Van den Berg a kol. 1992). Zahnutí kanálů u cejna může pomáhat směřování vody protékající kanály (Van den Berg a kol. 1992). Zakřivení kanálů je znatelné až u větších ryb. U ryb do velikosti 6 cm jsou kanály rovné a až později se začínají stáčet (Van den Berg a kol. 1992). S tímto souvisí i zrychlení růstu kanálů do délky a žaberních hřebenů vůči růstu těla (Van den Berg a kol. 1992). Žaberní tyčinky směřují ven od osy, kterou tvoří žaberní oblouk (Van den Berg a kol. 1992). Mají tvar jehly a celá horní třetina této kosti je kryta pouze tenkou vrstvou tkáně (Van den Berg a kol. 1992).

Při krmení se zooplanktonem je cejn schopen přepínat mezi filtrováním žaberním aparátem a příjmem jednotlivé potravy (Hoogenboezem a kol. 1992). O tom, jaký způsob příjmu potravy bude zvolen, rozhoduje především velikost ryby, rychlost jejího pohybu a velikost a početnost zooplanktonu (Hoogenboezem a kol. 1992). Byl vytvořen model a bylo pozorováno, že menší cejni s menší kapacitou úst mohou začít potravu filtrovat až při větším množství zooplanktonu na litr než větší cejni s větší velikostí ústní dutiny, kteří mají při jednom náhodném nasátí vody větší šanci nasát kořist z vody, kde je hustota zooplanktonu poměrně malá (Hoogenboezem a kol. 1992). Předpokládá se tedy, že pokud cejn není schopen na jedno náhodné nasátí vody nasát aspoň nějakou kořist, nebude vodu filtrovat, ale bude potravu aktivně vyhledávat (použije takzvaný příjem jednotlivé potravy) (Hoogenboezem a kol. 1992). Obecně se dá předpokládat, že kořist, která je větší, je také hodnotnější a výživnější. Pokud je ve vodě dostatek většího zooplanktonu, cejní síto je nastaveno tak, že příliš malý zooplankton nezachytí (Hoogenboezem a kol. 1991). Nicméně pokud je hustota zooplanktonu malá, nebo se v daném místě vykytuje zooplankton převážně menších velikostí, cejní svá síta nastaví na filtrování i menší kořisti (Hoogenboezem a kol. 1991). V pokusu bylo zjištěno, že ve vodě velmi bohaté na plankton cejn zachycovali žaberním sítem zooplankton o velikosti 0,9 mm a větší, ale ve vodě s menším počtem zooplanktonu dokázali vyfiltrovat potravu o i velikosti 0,5 mm a větší (Hoogenboezem a kol. 1991).

Tab. I: Naměřené počty žaberních tyčinek cejna velkého.

počet žaberních tyčinek	lokalita	zdroj
minimálně 17, průměrně 19,8	Dunaj	Popova 1954 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
maximálně 29	neuveđeno	Skóra (uvedeno v Baruš a kol. 1995b):
20-26	neuveđeno	Markum 1929, Žukov 1958, Gaumiga-Sneidere 1961 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
průměrně 20,35	Dunaj	Jankovičová 1967 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
průměrně 25,17	Volha	Šapošnikov (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
průměrně 24,45	Ubinské jezero	Volgin 1964 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
mezi průměry 22,33-22,36	přehrada Mostišťe	Gajdůšek 1980 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
mezi průměry 22,33-22,36	různé vody Holandska	Van den Berg 1948-1949 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
mezi průměry 22,33-22,36	různé vody Polska	Gasowská 1968
průměrně 16,1 na prvním páru žaberního oblouku, 15,5 na druhém, 14,2 na třetím a 13,3 na třetím	jezero Tjeukemeer	Van den Berg a kol. 1992
průměrně 22 na prvním páru žaberního oblouku, 21 na druhém, 20 na třetím a 14 na třetím	neuveđeno	Zander 1906 (uvedeno v Van den Berg a kol. 1992)

Pokud není specifikováno jinak, počtem žaberních tyčinek se obecně předpokládá počet žaberních tyčinek prvního žaberního oblouku.

5.2. Plotice obecná

Plotice obecná je běžnou rybou, rozšířenou ve vodách celé Evropy, kromě nejnižnějších částí (Lusk a kol. 1992). Původním životním prostředím plotice byli pomalu tekoucí spodní úseky řek a stojaté vody jako například slepá ramena. Dnes je však již rozšířena téměř ve všech našich vodách s výjimkou rychle tekoucích horských potoků (Lusk a kol. 1992). Plotice dobře snáší i eutrofizované vody s organickým znečištěním (Lusk a kol. 1992). Plotice žijí v hejnech (Lusk a kol. 1992). V průběhu prvního roku života je možné mladé plotice pozorovat na mělčinách, dospělci však upřednostňují hlubší vody (Baruš a kol. 1995b).

Tělo plotice je protáhlé s hlavou s koncovými ústy (Baruš a kol. 1995b). Plotice je považována za typického představitele kaprovitých ryb (Lusk a kol. 1992). Plotice nejčastěji dorůstá do délky 30 cm a nabývá hmotnosti kolem 250-300 g. Velikost kolem 40 cm a hmotnost až 1 kg však není zcela raritní (Baruš a kol. 1995b). Plotice se dožívá zhruba věku 10 let (Lusk a kol. 1992).

V raných stádiích je hlavní složkou potravy plotic zooplankton, poté se začínají krmít i rostlinnou potravou, detritem nebo využívají i jiné zdroje (Lusk a kol. 1992). Plotice využívá široké spektrum potravních složek (Baruš a kol. 1995b). V přehradách s absencí jiné potravy se plotice živí hlavně zooplanktonem a to i v dospělosti (Vašek a kol. 2003).

Než byl vytvořen výše popsáný model s kanály a možností zmenšení štěrbin v žaberním sítě, předpokládalo se, že samotná naměřená velikost štěrbin je přímo rovná velikosti nejmenší možné potravy, kterou je ryba schopná zachytit (Van den Berg a kol. 1992). Plotice nepatří mezi ryby, na které by byl aplikovatelný kanálový model, protože otvory v jejím žaberním sítě nejsou nastavitelné (Van den Berg a kol. 1992). Sval, který umožňuje nastavitelnost síta je plotice přítomen pouze na prvním žaberním oblouku (Van den Berg a kol. 1994). Experimentální data se u plotice přiklánějí k staršímu a jednoduššímu modelu, kdy velikost štěrbin mezi žaberními oblouky, respektive

žaberními tyčinkami, je i přímou velikostí ok síta použitého na filtrování zooplanktonu (Van den Berg a kol. 1992).

Žaberní tyčinky plotic jsou tupé, nikoliv ostré jako u cejna, a tedy nejsou stavěné pro zasunování do protilehlého kanálu (Van den Berg a kol. 1992). Špičky kostí tvořící tyčinky jsou skoro celé obalené tlustou vrstvou polštářovité tkáně, stejně jako příčné hřebeny. Polštářovité tkáně příčných hřebenů se vyvíjejí pomaleji než žaberní tyčinky. Kostěné tyčinky byly nalezeny plně vyvinuty už u ryby dlouhé 4 cm, ale polštářovité obaly chyběly. U ryby velikosti 8 cm již žaberní hřebeny vypadaly jako u dospělé ryby. Kanály, jakožto prostory mezi jednotlivými žaberními hřebeny a tyčinkami jsou rovné a směřují kolmo s osou žaberního oblouku (jako i u cejna před zatočením) (Van den Berg a kol. 1992).

Plotice mají podle měření na různých lokalitách počty žaberních tyčinek v rozmezí mezi 8 a 18 tyčinkami na jednom žaberním oblouku. Počty tyčinek jsou vyneseny do tabulky (*Tab. II*). Průměrné počty tyčinek z různých lokalit se liší.

Tab. II: Počty žaberních tyčinek plotice obecné.

počet žaberních tyčinek	lokalita	zdroj
10-15, nejčastěji 12-13	různé vody České republiky	Baruš a kol. 1995b
10-11	různé vody Rumunska	Banarescu 1964 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)
průměrně 12,8 na prvním žaberním oblouku, 12,8 na druhém, 11,8 na třetím, 9,2 na čtvrtém	jezera Frisian	Van den Berg a kol. 1992
průměrně 13 na prvním žaberním oblouku, 14 na druhém, 14 na třetím, 8 na čtvrtém	neuveďeno	Zander 1906 (uvedeno v Van den Berg a kol. 1992)
8-18	jezero Haukvatn	Langeland a Nøst 1995
11-16	jezero Aursunden	Langeland a Nøst 1995

Pokud není specifikováno jinak, počtem žaberních tyčinek se obecně předpokládá počet žaberních tyčinek prvního žaberního oblouku.

5.3. Ouklej obecná

Ouklej obecná *Alburnus alburnus* je opět jedna z nejběžnějších kaprovitých ryb v našich vodách, na některých místech dokonce dominuje (Lusk a kol. 1992). Rozšířena je téměř po celé Evropě, kromě jižních poloostrovů, severní části Skandinávie, Skotska a Irska. V našich vodách se s ní nejčastěji potkáme v dolních a částečně i středních úsecích větších řek a ve většině přehradních nádrží. Nalezneme ji také v jezerech vzniklých těžbou, ve větších nádržích a v jiných stojatých vodách (Lusk a kol. 1992). Tento druh se často zdržuje v hejnech při vodní hladině v pomalu tekoucích a stojatých vodách (Winfield a Nelson 1991). V zimních měsících hejna ouklejí migrují do větších hloubek (Winfield a Nelson 1991).

Ouklej je drobná rybka se štíhlým protáhlým tělem a téměř rovným hřbetem (Lusk a kol. 1992). Dorůstá do velikosti maximálně dvaceti centimetrů (Lusk a kol. 1992). Hlava je drobná s ústy vrchního postavení (Baruš a kol. 1995b). Ze stran je tělo zploštělé a mezi břišními ploutvemi a řití se nachází ostrý kýl (Lusk a kol. 1992). V průměru se tyto ryby dožívají tří až šesti let (Lusk a kol. 1992).

Za potravu ryba kromě zooplanktonu přijímá často larvy i dospělé vodního i suchozemského hmyzu (Lusk a kol. 1992). Požírají hmyz spadlý na hladinu, ale jsou někdy schopny ulovit i hmyz letící nízko nad vodou (Baruš a kol. 1995b). U ouklejí žijících v přehradách, kde není dostatek jiné potravy, byl v útrokách nalezen převážně zooplankton (Vašek a kol. 2003).

Žaberní síto oukleje nebylo zdaleka tak dobře studováno jako u předchozích dvou druhů. Nicméně strukturálně je podobné jako u jiných kaprovitých filtrátorů (Langeland a Nøst 1995). Na každém žaberním oblouku (kromě pátého) jsou opět dvě řady žaberních tyčinek. Bylo pozorováno, že tyčinky na vnější straně jsou mnohem kratší než ty na vnitřní straně (aspoň na prvním žaberním oblouku). U třiceti dvou měřených ouklejí ve velikosti od 10 do 18 cm byla v jedné srovnávací studii naměřena průměrná délka žaberních tyčinek 1,94 mm (měřeny byly tyčinky vnitřní řady, tzn. ty delší). Počty tyčinek

z tohoto měření i z jiné lokality jsou uvedeny v tabulce (Tab. III). Velikost štěrbin v žaberním síti oukleje odpovídá velikosti nejmenší možné zachycené potravy (Langeland a Nøst 1995), což naznačuje, že ouklej nepatří mezi ryby, na které by šel aplikovat kanálový model.

Tab. III: Počet žaberních tyčinek oukleje obecné.

počet žaberních tyčinek	lokality	zdroj
18-23	jezero Tunevatn	Langeland a Nøst 1995
16-24	různé vody Polska	Gasowska 1974 (uvedeno v Baruš a kol. 1995b)

Počtem žaberních tyčinek v tabulce se předpokládá počet žaberních tyčinek prvního žaberního oblouku.

5.4. Mezidruhové rozdíly

Zásadním rozdílem kanálového modelu (cejn) proti jednoduchému modelu (plotice, ouklej) je možnost pohybu žaberních oblouků, respektive možnost redukování kanálů (Van den Berg a kol. 1994). Pohyb je zajištěn svalet *musculus abductor branchiospinalis* umístěným na žaberních tyčinkách (Van den Berg a kol. 1994) (Obr. 4). Tento sval musí mít každá žaberní tyčinka k předpokládanému správnému fungování kanálového modelu. Cejn má tento sval vyvinut na boční straně všech čtyř žaberních oblouků (stejně tak i kapr obecný *Cyprinus carpio*), ale například u plotice je sval přítomen pouze na prvním žaberním oblouku. Přítomnost tohoto svalu na všech žaberních obloucích může být považována za jakýsi indikátor způsobu filtrace žaberním aparátem a de facto i indikátorem efektivnosti filtrátora (Van den Berg a kol. 1994).

Cejn má proti plotici mnohem lepší schopnost zadržení potravy v žaberním síti (Van den Berg a kol. 1992). V hlavě cejna zabírá žaberní síť také více prostoru. Z toho také vyplývá, že cejn je lépe adaptován na příjem potravy filtrováním než plotice. V trávicím traktu jim těsně po odchycení byly nalezeny menší částičky potravy než u stejně velkých ryb druhých dvou druhů. Délka i počet jeho žaberních tyčinek jsou větší při stejné velikosti ryby. Stejně

tak ale i naměřená vzdálenost mezi hroty žaberních tyčinek a šířka kanálů narůstají rychleji s rostoucí délkou ryby (Van den Berg a kol. 1992).

Výše zmíněný alometrický růst žaberních tyčinek vůči růstu těla platí jak u plotice, tak u cejna (Van den Berg a kol. 1992). U cejna bylo pozorováno zrychlení růstu tyčinek v období po nejranějších životních stádiích, u plotice růst mírně zpomaluje. Při velikosti ryb 7-9 cm mají obě ryby přibližně stejnou délku žaberních tyčinek, ale ve velikosti například 25 cm se velikosti žaberních tyčinek už jednoznačně liší. Poměr vzdáleností mezi žaberními oblouky cejna a plotice je 1 ku 0,6. Pokud by byl na oba druhy aplikován jednoduchý model žaberního síta, kdy velikost otvorů mezi žaberními oblouky je přímou velikostí nejmenší možné zachycené potravy, tak by plotice byla lepší filtrátor než cejn, což je jednoznačně experimentálně vyvráceno. Pokud se u cejna porovná šířka kanálů se skutečnou velikostí zachycené kořisti, zjistíme, že zachycený zooplankton je až třikrát menší než šířka kanálů. Plotice má šířku kanálů srovnatelnou s nejmenší možnou zachycenou potravou. Toto vysvětluje větší úspěšnost cejna ve vodách bohatých na zooplankton díky efektivitě jeho žaberního síta. Ať už ve schopnosti pojmout větší množství vody k přefiltrování za jednotku času, tak i v dovednosti zachycení potravy menších rozměrů, cejn plotici (ale i jiné druhy ryb například cejnka malého *Blicca bjoerkna*) překonává (Van den Berg a kol. 1992).

Ve studii, která srovnávala řadu zooplankton filtrujících ryb skandinávských jezer, byly zkoumány a porovnávány i plotice a oukleje (Langeland a Nøst 1995). Ve výsledku byla ouklej zařazena jako lepší a efektivnější filtrátor na základě porovnání počtu žaberních tyčinek a velikostí štěrbin žaberního síta. Také délka žaberních tyčinek ouklejí je větší než u plotic podobných velikostí (Langeland a Nøst 1995).

6. Závěr

Pohlavním dimorfismem žaberních aparátů vybraných druhů se zatím nikdo nezabýval, dokonce ani u jiných druhů ryb. Různé studie se domnívají, že sexuální segregace je u ryb velmi hojná, jenom doposud není pořádně probádána. Sexuální segregace jako forma ekologické divergence samců a samic se vyskytuje u ryb s výrazným pohlavním dimorfismem (ve velikosti i tvaru) i u ryb, kde jsou obě pohlaví stejně velká a bez viditelných sekundárních pohlavních znaků.

V práci jsem se pokusil shrnout fakta, která víme o žaberních sítích vybraných kaprovitých ryb. Je jasné, že například samotný počet žaberních tyčinek hraje důležitou roli v příjmu drobného zooplanktonu užitím filtrování. Kromě počtu hraje roli například i délka a tvar a všechny tyto faktory jsou obrazem toho, v jakém prostředí ryba žije a čím se živí.

Vybrané druhy ryb, když mají na výběr, preferují větší a výživnější viditelnou potravu nad zooplanktonem, který musí filtrovat. Samci těchto druhů bývají menší než samice a menší jedinci jsou snadnější kořistí pro predátory. Pokud se vyplní předpoklad, že samci a samice žijí částečně odděleně a vyskytují se u nich rozdíly v přijímané potravě (samci jsou odkázáni na prostředí s menší koncentrací potravy, či s menší velikostí zooplanktonu) je možné, že v navazující studii zjistíme, že žaberní aparáty samců jsou lépe uzpůsobené k filtrování zooplanktonu. Bude zkoumán počet tyčinek, jejich délka a velikosti štěrbin. Je nutné počítat s tím, že žaberní síta cejnů jsou nastavitelná podle velikosti přítomného zooplanktonu. Tento fakt může zastřít případné rozdíly ve velikostech štěrbin samců a samic, nicméně počet žaberních tyčinek by měl odpovídat převažujícímu zdroji potravy.

7. Seznam literatury:

Andersson M., 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Baruš V., Oliva O. a kol., 1995a. Fauna ČR a SR, Mihulovci a ryby (1). Academia, Praha, ČR.

Baruš V., Oliva O. a kol., 1995b. Fauna ČR a SR, Mihulovci a ryby (2). Academia, Praha, ČR.

Begon M., Harper L. H., Townsend C. R., 1997. Ekologie, jedinci, populace a společenstva, Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, Česká republika.

Croft D. P., Botham M. S., Krause J., 2004. Is sexual segregation in the guppy, *Poecilia reticulata*, consistent with the predation risk hypothesis? *Environmental Biology of Fishes* 71, 127-133.

Croft D. P., Morrell L. J., Wade A. S., Piyong C., Ioannou C. C., Dyer J. R. G., Chapman B. B., Wong Y., Krause J., 2006. Predation risk as a driving force for sexual segregation: a cross-population comparison. *The American Naturalist* 167, 867-878.

Cott P. A., Johnston T. A., Gunn J. M., 2013. Sexual dimorphism in an under-ice spawning fish: the burbot (*Lota lota*). *Canadian Journal of Zoology* 91, 732-740.

Darden S. K., Croft D. P., 2008. Male harassment drives females to alter habitat use and leads to segregation of the sexes. *Biology Letters* 4, 449-451.

Densen W. L. T., 1985. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Journal of Applied Ichthyology* 2, 49-70.

Flegr J., 2005. Evoluční biologie. Academia, Praha, ČR.

Griffiths S., Orpwood J., Ojanguren A., Armstrong J., Magurran A., 2014. Sexual segregation in monomorphic minnows. *Animal Behaviour* 88, 7-12.

Hoogenboezem W, Lammens E. H. R. R., Macgillavry P. J., Sibbing F. A., 1993. Prey retention and sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*) (*Cyprinidae*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 465-471.

Hoogenboezem W, Sibbing F. A., Osse J. W. M., Van Den Boogaart J. G. M., Lammens E. H. R. R., Terlouw A., 1990. X-ray measurements of gillarch movements in filter-feeding bream, *Abramis brama* (*Cyprinidae*). *Journal of Fish Biology* 36, 47-58.

Hoogenboezem W., Van den Boogaart J. G. M., 1993. Importance of mucus in filter-feeding of bream (*Abramis brama*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 472-479.

Hoogenboezem W., Lammens E. H. R. R., van Vugt Y., Osse J. W. M., 1992. A model for switching between particulate-feeding and filter-feeding in the common bream, *Abramis brama*. *Environmental Biology of Fishes* 33, 13-21.

Hoogenboezem W., Van den Boogaart J. G. M., Sibbing F. A., Lammens E. H. R. R., Terlouw A., Osse J. W. M., 1991. A new model of particle retention and branchial sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*, *Cyprinidae*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 7-18.

Jaroensutasinee M., Jaroensutasinee K., 2001. Sexual size dimorphism and male contest in wild Siamese fighting fish. *Journal of Fish Biology* 59, 1614-1621.

Langeland A., Nøst T., 1995. Gill raker structure and selective predation on zoo-plankton by particulate feeding fish. *Journal of Fish Biology* 47, 719-732.

Lusk S., Baruš V., Vostradovský J., 1992. Ryby v našich vodách. Academia, Praha, ČR.

Magurran A. E., Garcia C. M., 2000. Sex differences in behaviour as an indirect consequence of mating system. *Journal of Fish Biology* 57, 839-857.

Main M. B., Weckerly F. W., Bleich F. C., 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy* 77, 449-461.

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

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

Noonan K. C., 1983. Female mate choice in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Animal Behaviour* 31, 1005-1010.

Parker G. A., 1992. The evolution of sexual size dimorphism in fish. *Journal of Fish Biology* 41, 1-20.

Romey W. L., Galbraith E., 2008. Optimal group positioning after a predator attack: the influence of speed, sex, and satiation within mobile whirligig swarms. *Behavioral Ecology* 19, 338-343.

Ruckstuhl K. E., Neuhaus P., 2000. Sexual segregation in ungulates: A new approach. *Behaviour* 137, 361-377.

Sanderson S. L., Cheer A. Y., Goodrich J. S., Graziano J. D., Callan W. T., 2001. Crossflow filtration in suspension-feeding fishes. *Nature* 412, 439-441.

Shine R., Harlow P. S., Keogh J. S., Boeadi, 1998. The influence of sex and body size on food habits of a tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology* 12, 248-58.

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

Van den Berg C., van Snik G. J. M., van den Boogaart J. G. M., Sibbing F. A. and Osse J. W. M., 1994. Comparative microanatomy of the branchial sieve in three sympatric cyprinid species, related to filter-feeding mechanisms. *Journal of Morphology* 219, 73-87.

Van den Berg C., Sibbing F. A., Osse, J. W. M., Hoogenboezem W., 1992. Structure, development and function of the branchial sieve of the common bream, *Abramis brama*, white bream, *Blicca bjoerkna* and roach, *Rutilus rutilus*. *Environmental Biology of Fishes* 33, 105-124.

Vašek M., Kubečka J., Sed'a J., 2003. Cyprinid predation on zooplankton along the longitudinal profile of a canyon-shaped reservoir. *Archiv fur Hydrobiologie* 156, 535-550.

Wearmouth V. J., Sims D. W., 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in Marine Biology* 54, 107-170.

Winfield I. J., Nelson J. S., 1991. *Cyprinid fishes, Systematics, biology and exploitation*. Chapman and Hall, 2-6 Boundary Row, London, UK.

Wootton R. J., 1998. *Ecology of teleost fishes, second edition*, Institute of Biological Sciences, the University of Wales, Aberystwyth, UK.

Yokouchi K., Aoyama J., Miller M. J., McCarthy T. K., Tsukamoto K., 2009. Depth distribution and biological characteristics of the European eel *Anguilla anguilla* in Lough Ennell, Ireland. *Journal of Fish Biology* 74, 857-871.