

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: EKOEVOBI



**Vít Kaufman**

Hybridizace evropských kaprovitých ryb  
Hybridization of the European cyprinid fishes

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: Mgr. Zuzana Musilová, Ph.D.

Praha, 2021

### **Poděkování**

Velice rád bych poděkoval mé školitelce Mgr. Zuzaně Musilové, Ph.D. za její nesmírnou ochotu a trpělivost při vypracování této práce, a za její spoluúčast. Také bych rád poděkoval váženému panu RNDr. Miroslavu Švátorovi Csc. za jeho mentorování. Další veliké díky patří mé slečně a rodině, kteří mě vytrvale podporovali.

### **Prohlášení:**

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

V Praze,

Podpis

Hybridizace evropských kaprovitých ryb

Hybridization of the European cyprinid fishes

hybridizace, křížení, genom, genomika, sladkovodní ryby, ryby

hybridization, hybrid, genome, genomics, freshwater, fishes, fish, aquatic

Bakalářská práce je zaměřena na fenomén mezidruhových kříženců mezi kaprovitými rybami podčeledi Leuciscinae v Evropě se zvláštním důrazem na druhy žijící na našem území, u kterých bylo zaznamenáno křížení, tj. zejména druhy plotice obecná, cejn velký, cejnek malý, perlín ostrobřichý, ouklej obecná, bolen dravý, podoustev říční a jelec tloušť. Cílem této práce je vypracovat literární rešerši na přítomnost a míru hybridizace, plodnost a fitness mezidruhových kříženců a shrnout hypotézy o příčinách křížení ve volné přírodě.

The bachelor thesis is focused on the phenomenon of interspecific hybrids between cyprinid fishes of the subfamily Leuciscinae in Europe with special emphasis on species living in our territory, which was monitored crossing namely roach, common bream, silver bream, rudd, bleak, common asp, common nase and chub. Therefore, the aim of this work is to summarize available literature on the presence and degree of hybridization, fertility and fitness of interspecific hybrids and the hypothesis of the cause of crossing in the environment.

## Obsah

Úvod .....	1
Cyprinidae (kaprovití) .....	2
Hybridizace a introgrese .....	4
Definice druhu .....	4
Hybridizace .....	4
Reprodukční bariéry.....	5
Příklady narušení reprodukčních bariér .....	5
Hybridizace a speciace .....	6
Introgrese .....	7
Metodika detekce hybridizace a introgrese.....	8
Hybridizace v čeledi kaprovitých (Cyprinidae) .....	12
Perlín ostrobřichý ( <i>Scardinius erythrophthalmus</i> ).....	12
Plotice obecná ( <i>Rutilus rutilus</i> ) .....	14
Bolen dravý ( <i>Leuciscus aspius</i> ).....	16
Cejn velký ( <i>Abramis brama</i> ) .....	17
Jelec tloušť ( <i>Squalius cephalus</i> ) .....	21
Jelec proudník ( <i>Leuciscus leuciscus</i> ).....	23
Cejnek malý ( <i>Blicca bjoerkna</i> ) .....	24
Závěr .....	27
Bibliografie.....	29

## Úvod

Hybridizace mezi obratlovci je problematika evoluční biologie, která zaslouží mnoho pozornosti. Jedná se o téma zkoumané již od 1. poloviny 20. století. Se stále postupujícím pokrokem, který nám poskytuje nové a nové metody výzkumu, se stává tato problematika probádanější a vliv účastnících se mechanismů je jasnější (Meier *et al.*, 2018). Přestože se hybridizace stává stále probádanějším tématem, poskytuje ještě mnoho prostoru pro budoucí výzkum. Tato práce se zaměřila na křížení jelcovitých ryb z podčeledi Leuciscinae, a to z několika důvodů. Patří do čeledi kaprovitých (Cyprinidae), ve které se nachází nejvíce zaznamenaných hybridních kombinací (Yakovlev *et al.*, 2000). Podčeď Leuciscinae je rozšířena téměř po celé Evropě. Zástupci této podčeledi se v České republice vyskytují také hojně a obývají téměř všechny typy habitatů. Od spodních toků rozlitých řek, přes údolní nádrže až po malé bystřiny a potůčky. Zároveň se jedná o relativně prozkoumanou skupinu, tudíž pro ni existuje mnoho dříve vypracovaných studií a byla publikována řada vhodných metod a markerů pro její zkoumání. Tato práce si dává za cíl vypracovat literární rešerši postihující nejdůležitější aspekty mezidruhového křížení kaprovitých ryb v rámci podčeledi Leuciscinae na území České republiky. Jelikož se jedná o opravdu rozsáhlé téma, nedá se předpokládat, že obsáhne všechny možné pohledy, metody, hypotézy a problémy. Současně se předpokládá pokračování diplomové práce v podobném duchu a tématice. Z tohoto důvodu bude tato rešerše brána i jako základní kámen pro další vědeckou práci a studium. Zásadní důraz práce je kladen na druhy, které se křížení účastní, na jejich vzájemné kombinace, míru křížení a výskyt kříženců v naší republice. Měla by nastínit příčiny a hypotetické předpoklady vzniku takových kříženců. V další části by měla práce obsáhnout ty nejdůležitější přístupy a metody pro identifikaci, výzkum hybridizace a nastínit jejich vhodné kombinace.

## Cyprinidae (kaprovití)

Čeď primárně sladkovodních ryb spadajících do řádu máloostní (Cypriniformes) (Hanel *et al.*, 2011). Máloostní je řád patřící do skupiny Otophysi, jejíž zástupci jsou charakterizováni přítomností Weberova aparátu, který vznikl modifikací obratlů a slouží jako sluchový orgán. Skládá se ze čtyř kostí přeměněných z obratlů a propojují plynový měchýř se středním uchem (Bird a Hernandez, 2007). K divergenci Otophysi došlo v Juře. Přesná doba oddělení od zbytku Otophysi je datován na základě Bayesovské statistické analýzy  $\pm 193$  Mya (Tao *et al.*, 2019). Od této doby došlo k obrovské diversifikaci a v současné době se jedná o nejpočetnější taxon paprskoploutvých ryb s počtem druhů 11 304. Čeď kaprovitých pak čítá 1 760 druhů (Fricke *et al.*, 2010). Celá čeď Cyprinidae zahrnuje velké spektrum různých ekologických forem s mnoha morfologickými adaptacemi. Zahrnuje například dravé boleny rodu *Leuciscus* (dříve *Aspius*), obrovské formy až do dvou metrů velkých mahseerů (*Tor putitora*) z indických řek. Maximálně jeden cm velkých sumaterských rybek druhu (*Paedocypris progenetica*), které obývají kyselé pralesní tůňky a jsou někdy uváděny, jako nejmenší žijící obratlovci (Kottelat *et al.*, 2006). Dále sem patří řada pro člověka důležitých druhů jako například modelový druh danio pruhované (*Danio rerio*), který se hojně využívá v genetice a molekulárních odvětvích. Zahrnuje i druhy, které díky modifikacím sexuálního rozmnožování daly asijským národům kulturu šlechtěných zlatých rybek jako je karas zlatý (*Carrasius auratus*). Pouze pár druhů je výhradně mořských, jde o druhy rodu *Tribolodon* (Family Cyprinidae: Minnows or Carps, 2021).

Morfologie těla kaprovitých bývá spjatá s ekologií a potravní strategií. Dravá forma jako je například bolen dravý (*Leuciscus aspius*) má protáhlé tělo s masivní hlavou a supratherminálními ústy, které slouží k rychlému nasátí kořisti. Naopak parma říční (*Barbus barbus*), druh žijící u proudného dna, filtrující vodní bentos, má hydrodynamické tělo s menší hlavou a subterminálními ústy. V literatuře se můžeme setkat s označením jejich úst jako savé (z angl. sucker-mouth). Jako taková by mohla být adaptací pro sběr potravy ze dna. Její podstatou je kinethmoid, který umožňuje vytažení premaxily. Kinethmoid se upíná muskulaturou na os palatae a os premaxillae. Otočením kinethmoidu o 180° je vytažena premaxila ven. Tato morfologická novinka zřejmě umožnila potravní specializaci na filtraci bentosu (Sibbing *et al.*, 1986; Gidmark *et al.*, 2012). Z analýz fosilních nálezů patřícím vyhynulým druhům rodu †*Chanoides* vychází, že by kinethmoid měl být přítomen již u nich. Rod †*Chanoides* by měl být jeden z přímých předků všech Otophysi (Mayrincik *et al.*, 2014). Tento fakt by mohl naznačovat, že přítomnost kinethmoidu by mohla být jedním z důležitých faktorů stojících za velikou diferenciací čeledi kaprovitých. A to především ve smyslu trofické diferenciaci (Patricia Hernandez *et al.*, 2007).

Jak již bylo řečeno, kaprovití se vyznačují přítomností Weberova aparátu. Další zajímavou charakteristickou strukturou jsou požerákové zuby (viz. Obrázek 1). Jedná se o zubovité útvary vzniklé modifikací páteho páru žaberních oblouků (Pasco-Viel *et al.*, 2010). Zubovité výrůstky drtí potravu proti

základně spodního neurocrania. Jedná se o jeden z velmi důležitých determinačních znaků. Pro každý druh je specifický tvar a způsob uložení požerákových zubů, který se dá charakterizovat vzorcem. Vzorec se skládá z počtu zubů v řadě pro žaberní oblouk. Postupuje se od vnější řady levého oblouku přes vnitřní řady. Na pravém oblouku zase od vnitřní řady k vnější. Vzorec 2,4-4,5 tedy znamená, že ve vnějších řadách je vždy po dvou zubech a ve vnitřních po čtyřech. Počet zubů se může lišit v jednotlivých řadách v rámci dvojice žaberního oblouku. Požerákové zuby mohou nabývat mnoho tvarů. Kapr obecný (*Cyprinus carpio*) má například zuby molariformní, hrouzci rodu *Gobio* mají zase lžičkovité požerákové zuby a perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*) je má pilovité (Pasco-Viel *et al.*, 2010).

Kaprovití mají často vousky, ty mohou také sloužit jako významný identifikační znak. Mohou být posteriorní či anteriorní (rostrální). Ty mohou nést například chuťové pohárky. Jejich přítomnost byla ověřena pomocí skenovacího elektronového mikroskopu (SEM, z angl. Scanning Electron Microscope). Byly zde také vypořádovány různé evoluční trendy, jako zvyšování počtu chuťových pohárků a vystupování chuťových pohárků na externitách vousků (Dimmick, 1988). Zástupci podčeledi Leuciscinae vousky nemají.



Obrázek 1- Požerákové zuby kapra obecného (*C. carpio*) (Zdroj: autor).

## Hybridizace a introgrese

### Definice druhu

Definice druhu je velmi složitou problematikou. Jedním z prvních průkopníků této problematiky byl bezesporu švédský přírodovědec, a nomenklatorik a botanik Carl von Linné. V jeho době byl druh vnímán jako arbitrární jednotka. Druh byl definován hlavně podle společných morfologických znaků. Z toho důvodu se tomuto konceptu říká morfologický koncept. Co je pro tento koncept důležité je, že neuvažuje žádnou dynamiku druhu (Kraichak *et al.*, 2017). Je také problematický, pokud se berou v úvahu druhy kryptické (z angl. cryptic species) a podvojně (z angl. sibling species). Příkladem mohou být dva druhy cichlid rodu *Pundamilia* (Van der Sluijs *et al.*, 2008). Další koncepty, které se dají zmínit jsou zcela jistě genetický, evoluční a ekologický (De Queiroz, 2007). Obecně nejužívanějším konceptem je koncept druhu podle Theodosiuse Dobzhanskeho, který nakonec formuloval společně s Ernstem Mayerem. Druh v jeho pojetí byl souborem jedinců, kteří se mezi sebou můžou úspěšně křížit. V přesném znění: „Druhy jsou skupiny buď potenciálně se rozmnožujících, nebo již se rozmnožujících jedinců a jsou reprodukčně izolované od ostatních takovýchto skupin“ (Mayr, 1999). Samotné křížení pak vnímal jako důležitý hybatel evoluce. Problém však přichází v rozdílu mezi sympatrickými a alopatickými populacemi. Alopatické populace, tedy ty, které jsou od sebe odděleny geograficky, se mezi sebou křížit nemohou, pokud však nebereme v úvahu genetický tok.

### Hybridizace

Tento jev se dá chápat jako stav, kdy jsou porušeny určité mezidruhové bariéry. Jak bylo výše uvedeno tyto bariéry jsou pro druh určující. Větší pravděpodobnost úspěšného křížení nastává u druhů, pro které jsou tyto bariéry porušeny, i když jejich porušení nemusí vždy znamenat vznik kříženců. Tento stav je typický pro čeleď Cyprinidae. Costedoat *et al.* (2007) uvádí, že až 30 % druhů kaprovitých ryb je schopné křížení. U některých druhů čeledi kaprovitých je porušeno těchto bariér více.

V této práci jsou uvedené mezidruhové reprodukční bariéry definované Ernstem Mayerem (Mayr, 1963). Ten bariéry rozdělil do dvou úrovní. Na ty, které účinkují před samotným pářením a ty, které účinkují po páření. Někdy se jedná o čistě behaviorální odlišnosti, které vedou k neschopnosti páření dvou odlišných druhů. Jindy zase může jít například o jinou ploidii těchto konkrétních druhů

## Reprodukční bariéry

### *Bariéry funkční před aktem rozmnožování*

- Geografické izolace
- Odlišná doba páření
- Behaviorální bariéry
- Anatomické a fyziologické bariéry

### *Bariéry funkční po aktu rozmnožování*

- Gametická inkompatibilita
- Mortalita zygot
- Sterilita hybridů
- Podřadnost hybridů

## Příklady narušení reprodukčních bariér

Některé evropské poloostrovy jsou známy svým větším výskytem endemických druhů. Příčinou může být princip alopatrické speciace. Kupříkladu rozsáhlá krasová pole na balkánském poloostrově zřejmě vedla ke vzniku velkého množství endemických druhů (Buj *et al.*, 2019). Ve speciaci komplexu *Squalius cephalus* se na Balkánském ostrově účastnilo hned několik environmentálních mechanismů, které vedly ke speciaci a k následným sekundárním stykům takto vzniklých druhů. Následně nejspíš došlo ke křížení těchto druhů. Sekundární styky pak mohli vést k introgresi a následně k další speciaci nebo alespoň proměně a promísení genetické informace jednotlivých druhů. Jako příklad těchto geologických procesů jsou zde uvedeny konfluence řek, říční pirátství (z angl. river captures), poklesy mořské hladiny a krasové jevy (Durand *et al.*, 1999a; Durand *et al.*, 2000). Tento příklad reprezentuje porušení geografických bariér.

Již z principu nemůže docházet ke křížení dvou druhů, které mají jiné doby páření. Příkladem může být jelce proudník (*Leuciscus leuciscus*). V literatuře se můžeme setkat se začátkem doby páření v únoru (Lobon-Cervia *et al.*, 1996). Jedná se o druh, který žije na našem území sympatricky s mnoha dalšími druhy podčeledi Leuciscinae. Jelikož je doba páření těchto ostatních druhů posunuta více do teplejších měsíců, mohlo by toto načasování fungovat jako mezidruhová bariéra pro druhy podčeledi Leuciscinae. Je však zřejmé, že důležitým faktorem v načasování doby páření je teplota vody. Období páření tedy mohou být odlišné na geografické úrovni (Tarkan, 2006). Jako protiargument může být uveden nezanedbatelný výskyt hybridů s jelcem proudníkem (*L. leuciscus*) (Witkowski *et al.*, 2015; Kammerad a Wüstrmann, 1989; Holčík, 1962). Výskyt těchto hybridů by bylo potřeba více prozkoumat, neboť lze předpokládat interakce doposud nepoznaných mechanismů například na behaviorální úrovni.

Je znám odlišný pářící mód u cejna velkého, oproti většině našich druhů podčeledi Leuciscinae. Jedná se o druh, který vykazuje vysokou teritorialitu při páření. To vede k částečné nepřipuštění jiných druhů do pářícího teritoria. Křížení tedy probíhá většinou jednostranně. Matkou kříženců je téměř

výhradně jedinec cejna velkého. (Pitts *et al.*, 1997; Poncin *et al.*, 1996; Nzau Matondo *et al.*, 2008b). Jedná se o příklad částečně porušené behaviorální bariéry. Viz. kapitola Cejn velký (*Abramis brama*).

### Hybridizace a speciace

S postupným vývojem genomických analýz bylo možné přesněji zkoumat míru hybridizace. Existují důkazy, že by hybridizace mohla mít za následek zvýšení genetické variability. Zvýšení genetické variability je možné vysvětlit odlišnými selekčními tlaky na konkrétní haplotypy zděděné od rodičovských druhů. Příkladem je studie na cichlidách vyskytujících se ve Viktoriině jezeře (Meier *et al.*, 2018). Obecně uznávanou hypotézou je, že hybridizace může ve vzácných případech vést ke vzniku nových druhů (Meier *et al.*, 2018). Často pozorovaným fenoménem u druhů s tímto hypotetickým vznikem je změna v ploidii (Schultz, 1980). Zároveň je polyploidie dávana do vztahu s unisexuálním módem rozmnožování (Goddard a Dawley, 1990; Zhou *et al.*, 2000). Tato kauzalita je velice problematickou záležitostí, na kterou bylo stanoveno několik hypotéz.

Jedna hypotéza praví, že unisexuální mód páření je produktem křížení dvou sexuálně se rozmnožujících druhů. Takto vzniklý hybrid je schopný produkovat neredukovaná vajíčka, která se mohou vyvíjet bez oplození (Schultz, 1969). Další hypotézou je tzv. hypotéza genomové adice (z angl. genome-adittion). Ta uvažuje vznik unisexuálního módu rozmnožování již v hybridním diploidním potomkovi dvou sexuálně se rozmnožujících druhů. Polyploidie je podle této hypotézy pouze druhotný produkt, který nastane až v unisexuální linii. (Schultz, 1969; Vrijenhoek, 1998). Některé studie ukazují, že by hypotéza genomové adice mohla být pravdivá.

Předpokladem pro výhodnost skokového nárůstu ploidie může být mechanismus, kdy toto zvýšení ploidie funguje jako evolučně adaptivní mechanismus. V takovém případě mohou být asexuálně rozmnožující se populace úspěšnější, neboť mohou obsazovat nové niky a mohou se výrazně rychleji množit (Neaves a Baumann, 2011). Zajímavou studii provedl český tým na komplexu sekavců (*Cobitis*). Byly provedeny křížící experimenty, které se snažili objasnit výše zmíněnou kauzalitu. Hlavním zaměřením bylo objasnit, zda mezidruhové křížení indukuje jejich diploidii, triploidii a klonální mód páření. Z výzkumu vychází, že skokové zvýšení ploidie u potomků zpětného křížení může být výsledkem inkorporace haploidního genomu samečka. Inkorporace proběhne ze samečka sexuálně rozmnožující se rodičovské linie. Haploidní genom bude inkorporován do neredukovaného vajíčka (Choleva *et al.*, 2012; Janko *et al.*, 2012). Ve výzkumu nebyli žádní čistí jedinci rozmnožující se klonálně, a naopak žádní kříženci se nerozmnožovali sexuálně. Tímto byla výrazně podpořena hypotéza adice genomu. Ta uvažuje polyploidii jako následek unisexuálního módu rozmnožování.

Polyploidizace spojená s hybridizací nebyla v rámci podčeledě Leuciscinae zaznamenána.

## Introgrese

Tento jev se dá definovat jako „Začlenění cizích genů do nového reprodukčně integrovaného populačního systému“ (Reiseberg a Wendel, 1994). Jedná se o mechanismus nastávající při mezidruhovém křížení. Dříve se mělo za to, že se jedná o jev spíše nahodilý, později se začaly objevovat důkazy častějšího výskytu tohoto jevu u čeledi kaprovitých (Cyprinidae). Pozorován byl například u rodů *Squalius* a *Barbus* (Durand *et al.*, 2000; Tsigenopoulos *et al.*, 2002). Freyhof *et al.* (2005) ve své práci uvádí, že lze očekávat mnohem vyšší výskyt introgresivní hybridizace, než se předpokládalo. Zřejmě to také souvisí s pokrokem genetických, morfologických, morfometrických a molekulárních metod, a to hlavně díky jejich rozlišovací schopnosti.

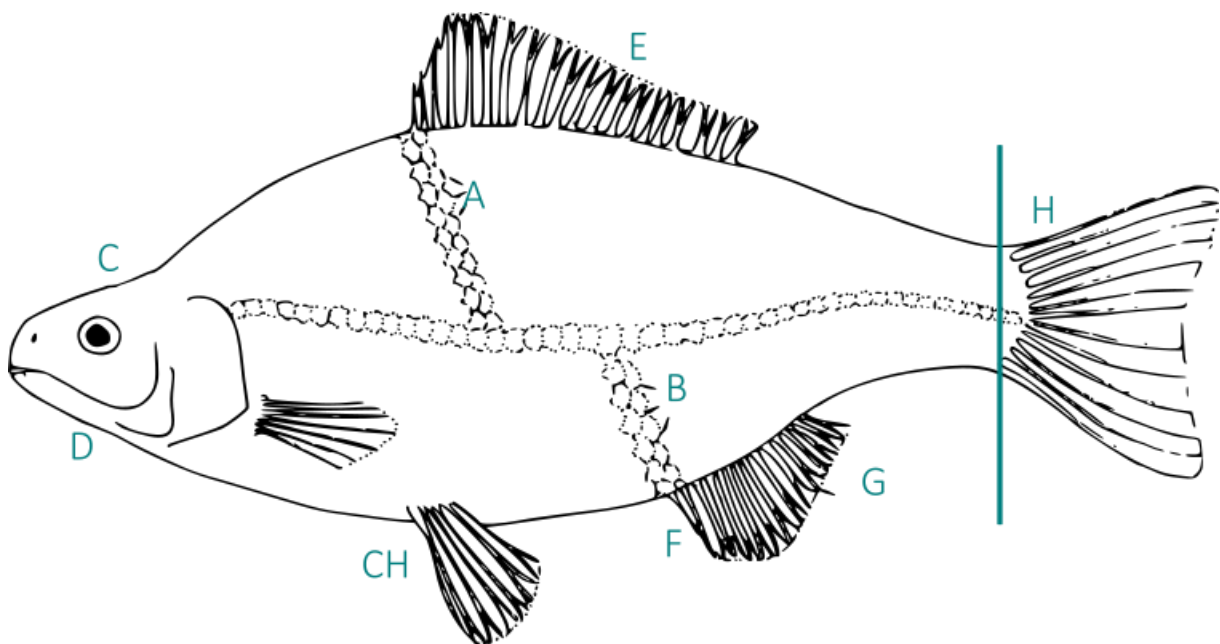
Introgrese může být nerovnoměrná vůči druhům účastnících se hybridizace (Collares-Pereira a Coelho, 1983). Takovýmto způsobem může být například směřovaná. Ve studii ruského týmu zkoumali míru a vliv introgrese na uměle vzniklé křížence. Pokud došlo k introgresi mitochondriální DNA (mtDNA) z plotice obecné do genomu hybridů cejna velkého (♂AbB+♀RR), vajíčka měla poměrně velkou mortalitu. K introgresi docházelo zpětným křížením (Stolbunova *et al.*, 2021). Tento jev vysvětlily autorky faktem, že plotice obecná má variabilnější mitochondriální genom než cejn velký. Z tohoto důvodu docházelo k jaderně cytoplazmatické inkompatibilitě, která způsobovala nefunkčnost některých částí dýchacího řetězce. Tato studie potvrzuje předchozí představy, že by u této hybridní kombinace mohlo docházet k asymetrické hybridizaci (Toscano *et al.*, 2010; Hayden *et al.*, 2010; Konopiński a Amirowicz, 2018). Směřovaná introgrese byla zaznamenaná u endemických ostrorettek Pyrenejského poloostrova. Mezi místními populacemi vzniklo několik hybridních zón s různým charakterem introgrese (Gante *et al.*, 2004; Aboim *et al.*, 2010).

Introgresivní hybridizace může mít také negativní vliv a fungovat jako extinkční faktor. Pokud se jedná o lokální extinkci, nazýváme ji extirpací (Frankham *et al.*, 2011). Nebezpečí hrozí přirozeným druhům po invazi druhem nepůvodním. Pokud jsou mezi těmito druhy potřené reprodukční bariéry může docházet ke křížení. Pokud mezi těmito druhy probíhá křížení, může také docházet k introgresi. Takováto situace nastala s introdukcí dvou pstruhů *Oncorhynchus mykiss* a *Oncorhynchus klarkii* do velkých jezer Spojených států amerických. Pstruh duhový se hojně kříží s přirozenými pstruhy *Oncorhynchus gilae*, *Oncorhynchus apache*. Tato událost výrazně snížila výskyt těchto dvou pstruhů a celkové složení ostatních původních druhů (Dowling a Childs, 1992; Leary *et al.*, 1993). Uvažovanou příčinou takového negativního vlivu je outbrední deprese (z angl. outbreeding depression). To je stav, kdy je vlivem introgrese změněna fitness vzniklých populací. Několik hypotéz se snaží tento stav vysvětlit. Jedna z nich uvažuje reprodukční genetické bariéry jako sekundární produkty genetických adaptací na vnější prostředí. Introgresí jsou takovéto adaptace narušovány, což vede ke změnám ve fitness (Nosil *et al.*, 2009). Druhá, hypotéza uvažuje naopak genetický drift jako mechanismus ustavující

reprodukční bariéry. Genetický drift poté dohromady s přirozeným výběrem vede ke vzniku koadaptivních alelických komplexů. Introgresivní hybridizace může tyto komplexy narušit, čímž se bude měnit fitness vzniklých populací (Wang a Summers, 2010).

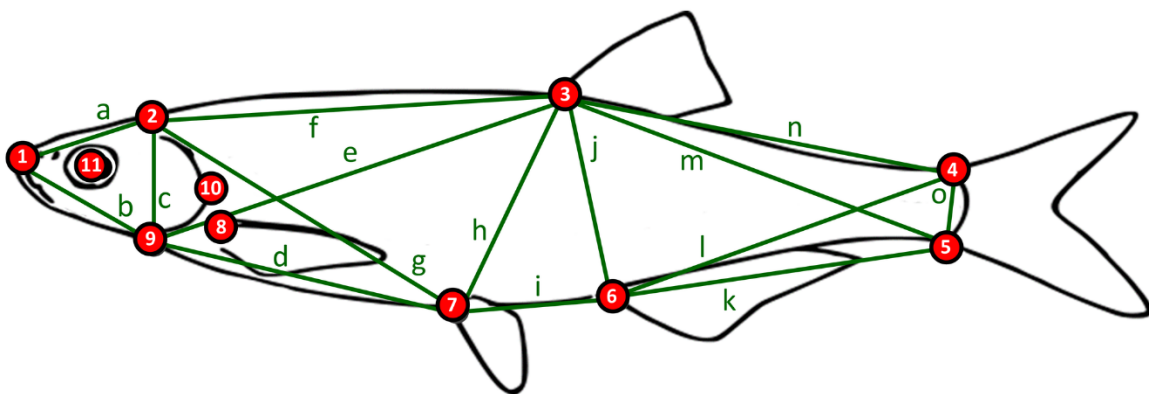
### Metodika detekce hybridizace a introgrese

Jak je zjevné již z předešlého textu, problematika hybridizace může být velice komplikovaná. Proto je důležité pro identifikaci kříženců zvolit vhodnou kombinaci analýz a přístupů, které budou mít dohromady dostatečnou vypovídající hodnotou. Dřívější metody identifikace kříženců byly většinou omezeny na morfologické a morfometrické přístupy. Často měly popisný charakter a samotná identifikace zabírala pravděpodobně hlavně křížence první generace (Holčík, 1962; Kennedy a Fitzmaurice, 1973). Mezi nejdůležitější morfologické znaky patří počet šupin v postranní čáře, tvar anální a dorsální ploutve, počet paprsků v anální a dorsální ploutvi. Jistou identifikační hodnotu může mít i barva ploutví (viz. Obrázek 2). Dále se sem počítá morfologie požerákových zubů, pro kterou je určující hlavně zubní formule a tvar požerákových zubů. Identifikace tímto způsobem je silným nástrojem. Svoji sílu a oprávnění má díky své technické a časové nenáročnosti. Problém může nastávat při identifikaci kříženců dalších generací a zpětných kříženců (Neff a Smith, 1979). Morfologické indicie pro tyto křížence nemusejí být tak zjevné.



Obrázek 2 - Schematické znázornění nejdůležitějších morfologických a morfometrických vlastností; A = počet šupin od báze dorsální ploutve po úroveň postranní čáry, B = počet šupin od báze anální ploutve po úroveň postranní čáry, C = velikost a pozice oka, D = velikost, typ a pozice úst, E = pozice dorsální ploutve, F = pozice anální ploutve, G = počet paprsků anální ploutve, H = výška těla, CH = pozice břišní ploutve (převzato a upraveno dle (Pitts, 1997)).

Vhodnými nástroji pro detekci morfologických a morfometrických rozdílů jsou digitální morfometrické metody. Ty fungují na principu standardizovaného sběru digitálních snímků (Muir *et al.*, 2012). Ty mají pro celou analýzu zásadní význam. Pokud se ve sběru nezohlední faktory jako optická deformace objektivem, nevhodně kontrastní pozadí pro sběr snímků, deformace živého materiálu vlivem manipulace atd., hrozí zkreslení dat či úplná nemožnost dalších analýz. Mezi nejčastěji užívané metody patří: „Truss-network measurements“, analýza hlavních komponent (z angl. principal component analysis, PCA) a analýzy s různou mírou proměnných. V téměř všech metodách se pracuje se souřadnicemi (z angl. landmark), což jsou body na rybím těle, které by měly být standardizované pro danou sledovanou skupinu. Metoda „Truss network measurements“ (viz. Obrázek 3) by měla být vhodným kandidátem pro zjištění tvarových rozdílů v rámci populací (Strauss a Bookstein, 1982). Metoda PCA by mohla mít zase rozlišovací schopnost na úrovni subpopulací (Freyhof *et al.*, 2005). Zde jsou citovány dva články porovnávající jednotlivé aspekty morfometrických metod (Takács *et al.*, 2016; Petrtýl *et al.*, 2014).



Obrázek 3 - Schematické znázornění nejdůležitějších biologických souřadnic (z angl. landmarks) a vzdálenosti užívané v metodě "Truss network measurements"(převzato a upraveno dle (Takács *et al.*, 2016).

S nástupem molekulárních metod přišel způsob užití elektroforetické analýzy na úrovni alozymových či isozymových polymorfismů. Jedná se o metodu, kdy je zkoumána prostupnost molekuly želatinózním elektricky nabitým prostředím. Pro tento typ elektroforézy je jeden z nejpoužívanějších gelů gel na bázi škrobu, acetátu, akrylamidu a agarózy (Bourke *et al.*, 1997). Prostupnost molekuly je v přímé úměře s velikostí a nábojem dané molekuly. Pomocí standardizovaných molekulových markerů tzv. žebříků (z angl. ladder) je možné určit konkrétní velikost zkoumané molekuly. Zásadní nevýhodou této metody je způsob sběru vzorků. Nejčastěji jsou užívané totiž tkáně ze srdce, jater, očních bulvy a svalovina. Takové tkáně vyžadují usmrcení ryby a její následnou pitvu. Jedná se tedy o poměrně invazivní, komplikovaný a časově náročný proces. Další nevýhodou této metody může být její menší rozlišovací schopnost. V některých dřívějších studiích byla alozymová elektroforéza využita pro detekci introgresivní hybridizace (W.Menzel, 1976; Buth, 1979a). Na úrovni populací jednoho druhu může být problém jednotlivé populace rozlišit (Grant, 1984). Tato metoda jistě najde své místo pro

rychlý screening či předběžné analýzy i když dnes je již obecně na ústupu, jelikož byla nahrazena moderními molekulárními přístupy (PCR a sekvenace DNA). Je zjevně dobré tuto metodu podložit dalšími přístupy a analýzami.

Zajímavé období nastalo s vývojem sekvenování, kdy se cenová, časová a technická náročnost rapidně snížila (Wetterstrand, 2020). Díky efektivitě sekvenování nové generace a každoročnímu dvojnásobnému zlepšení výpočetní techniky se dosáhlo relativní dostupnosti těchto metod. Tímto principem je možné sekvenování provádět na denní bázi v téměř každé laboratoři. Tento vývoj šel ruku v ruce s vývojem v oblasti genomiky. Syntéza těchto dvou oborů poskytla přírodním vědám účinný nástroj pro zkoumání druhů, populací a jedinců. Jedná se o metodu příhodně pojmenovanou jako barcoding (Hebert *et al.*, 2003). Nazývána je podle identifikačních čárových kódů na prodejních artiklech. Princip metody lze odvodit již z jejího názvu. Osekvenováním konkrétní sekvence získáme něco na způsob čárového kódu. Jejím porovnáním s dříveji osekvenovanými stejnými úseky je možné určit například příslušnost k druhu nebo populační variabilitu. Data z celogenomových sekvenování se ukládají do veřejně přístupných genových bank, čímž vzniká knihovna sekvencí. Výběr vhodného genetického úseku (markeru) je nezbytný pro kvalitu analýzy. Vhodný marker musí splňovat několik předpokladů. Měl by se vyskytovat ve všech zkoumaných vzorcích, aby byla analýza efektivní. Jeho délka by neměla přesahovat 700 párů bazí, jeho sekvence by měla být stálá napříč generacemi a měla by vykazovat vhodnou variabilitu, aby bylo možné rozeznat druh. Pro ryby a ostatní živočichy se velice často užívá gen pro podjednotku 1 cytochrom oxidázy v mtDNA. Počet dostupných sekvencí pro tento lokus je obrovský, a to je jeden z důvodů jeho atraktivity. Jelikož gen pro cytochromoxidázu se nachází v mtDNA, je děděn po mateřské linii. Proto se dá tento marker použít spíše například k sestavování fylogenetických stromů (Imoto *et al.*, 2013). Pro zkoumání hybridizace může sloužit jako doplňková analýza k morfologickým analýzám při předběžné identifikaci kříženců. Dále je důležité správné navržení primerů pro danou sekvenci. Primery se užívají při metodě využívající polymerázovou řetězcovou reakci (z angl. Polymerase Chain Reaction, PCR), pro nasednutí DNA polymerázy, respektive amplifikaci požadovaného úseku DNA. Zamplifikovaná DNA se pak užije při samotné sekvenaci. Výhodou PCR metody je její nenáročnost na čas, techniku a relativně nízké náklady. Dále pro extrakci DNA není potřeba mnoho genetického materiálu, což z ní činí neinvazivní metodu. Vzorky lze odebírat velice malé a tím pádem i z živých jedinců. Pro extrakci DNA se užívá šupin, krve, kousku ploutvičky (z angl. fin-clip) či stěr z dutiny ústní (Wasko *et al.*, 2003). Jako další markery se u čeledi Cyprinidae používá gen pro cytochrom b (mtDNA), gen pro rhodopsin jaderné DNA či vnitřní transkribovaný mezerník (ITS, z angl. Internal transcribed spacers rRNA) (Zolotova a Kartavtsev, 2018).

Tabulka 1 - Tabulka nejdůležitějších hybridních kombinací druhů podčeledi Leuciscinae vyskytující se na území ČR s přiloženými referenčními zdroji.

	<i>A. brama</i>	<i>A. alburnus</i>	<i>B. bjoerkna</i>	<i>Ch. nasus</i>	<i>L. aspilus</i>	<i>L. idus</i>	<i>L. leuciscus</i>	<i>R. rutilus</i>	<i>S. erythrophthalmus</i>	<i>S. cephalus</i>
<i>S. cephalus</i>		ANO 15,16						ANO 1	ANO 1	
<i>S. erythrophthalmus</i>	ANO 10,11,26	ANO 10	ANO 28					ANO 26		
<i>R. rutilus</i>	ANO 4,6,7,8,9,20,22, 23,24,25,26,27	ANO 2,15	ANO 3,4,23,29	ANO 17						
<i>L. leuciscus</i>		ANO 12,13,14								
<i>L. idus</i>					ANO 18					
<i>L. aspilus</i>										
<i>Ch. nasus</i>										
<i>B. bjoerkna</i>	ANO 3,4,5,19,20,23	ANO 2						Výskyt kříženců v přirozeném prostředí.		
<i>A. alburnus</i>	ANO 1,2							Výskyt kříženců v přirozeném prostředí potvrzený experimentálními studiemi.		
<i>A. brama</i>								Kombinace kříženců indukovaná experimentálními podmínkami.		

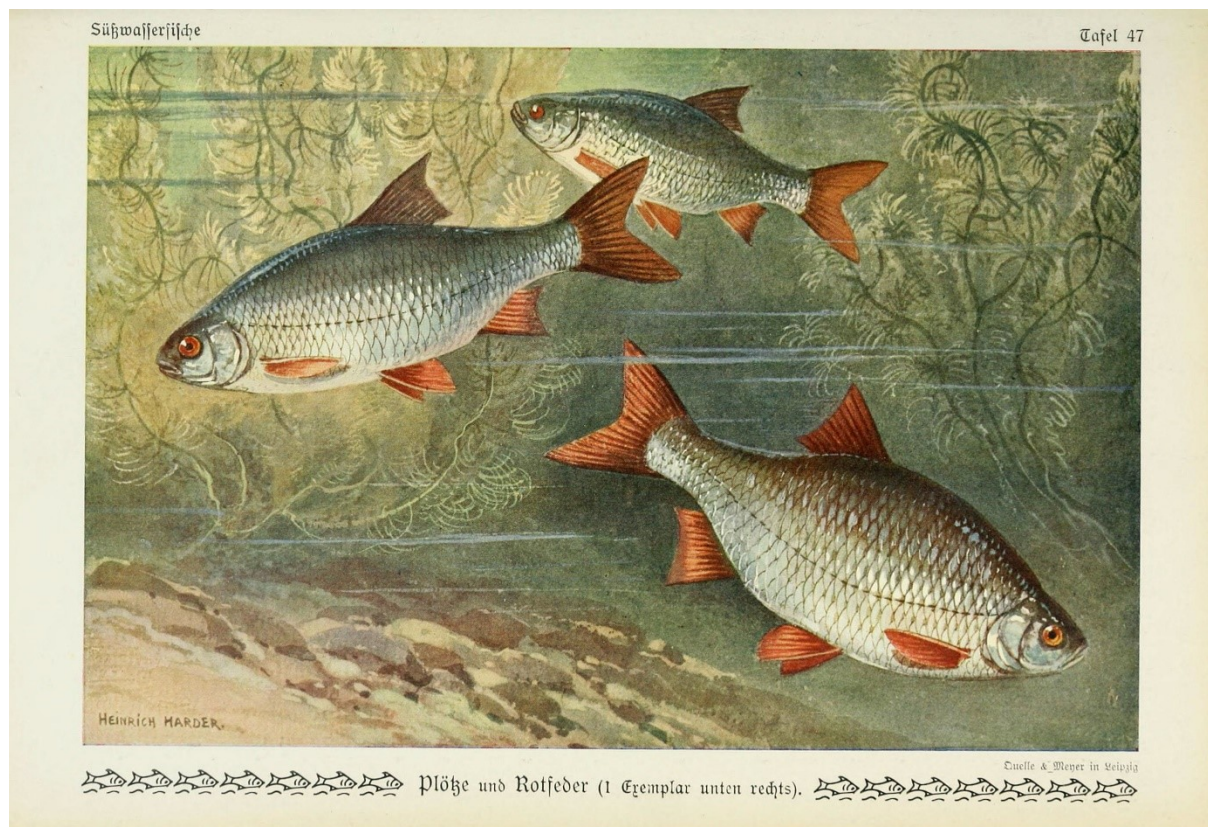
1 = (Wheeler, 1978b), 2 = (Blachuta a Witkowski, 1984), 3 = (Swinney a Colles, 1982), 4 = (Nzau Matondo et al., 2008b), 5 = (Ovidio et al., 2009), 6 = (Mulrooney a Fahy, 1985), 7 = (Wood a Jordan, 1987), 8 = (Adams a Maitland, 1991), 9 = (Nzau Matondo et al., 2010), 10 = (Wheeler a Du Heaume, 1969), 11 = (Solomon, 1977), 12 = (Holčík, 1962), 13 = (Kammerad a Wüstermann, 1989), 14 = (Witkowski et al., 2015), 15 = (Wheeler a Easton, 1978a), 16 = (Kännö, 1968), 17 = (Vetešník et al., 2009), 18 = (Chytrý, 2015), 19 = (Nzau Matondo et al., 2008a), 20 = (Nzau Matondo et al., 2012), 21 = (Nzau Matondo et al., 2011), 22 = (Stolbunova et al., 2021), 23 = (Nzau Matondo et al., 2007), 24 = (Kuparinen et al., 2014), 25 = (Cowx, 1983), 26 = (Wyatt et al., 2006), 27 = (Konopiński a Amirowicz, 2018), 28 = (Nzau Matondo et al., 2013), 29 = (Nzau Matondo et al., 2008c).

## Hybridizace v čeledi kaprovitých (Cyprinidae)

V této práci jsem se zaměřil na hybridizace týkající se podčeledi Leuciscinae, která je na našem území druhově nejbohatší. Celkem jsem v literatuře zaznamenal 16 hybridních kombinací deseti druhů (viz. Tabulka 1, str. 11). Druhem, který se vyskytuje v nejvíce kombinacích (šest) je plotice obecná (*Rutilus rutilus*). V následujících odstavcích jsou potom uvedeny detailnější popisy týkající se jednotlivých kombinací druhů včetně poznámek o reprodukční biologii.

### Perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*)

Perlín je ryba s vyšším tělem a typickými červenými ploutvemi. Většina Evropy tvoří přirozený areál vyjma Pyrenejského a Apeninského poloostrova, většiny severní Skandinávie a části Britských ostrovů. Jak již druhové jméno napovídá na bříše mezi břišními ploutvemi a anální ploutví se nachází výrazný kýl. Konec rypce se nachází mírně nad či v úrovni středu oka. Propojení hřbetu s hlavou je bez hrbu (viz. Obrázek 4). Pharyngeální dentice má nejčastěji vzorec (3,5-5,3), tento stav se však může lišit (Szlachciak a Strakowska, 2010). Jedná se o litorální rybu obývající převážně stojaté vody, jeho přítomnost v tekoucích vodách je poměrně častá (Holčík, 1967; Kennedy a Fitzmaurice, 1974). Páření je závislé hlavně na teplotě. Doba páření začíná, když teplota vody stoupne nad 17 °C, avšak limitní teploty



Obrázek 4 - Perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*) na dobové malbě (Zdroj: (Walter, 1913)).

mohou být i nižší. Období páření je vymezeno mezi květnem a červnem (Domagała *et al.*, 2020; Tarkan, 2006). Jedná se o druh patřící do rozmnožovací guildy fytofilních polygamních druhů, kdy rostlinou potřebnou pro kladení jiker může být například stolístek, či jiná potopená vegetace (Mann, 1996; Copp a Mann, 1993). Samotná trdlišť se pak nacházejí v mělčích hloubkách do dvou metrů (Rheinberger *et al.*, 1987). Při páření nevykazují podobně jako u cejnka malého agresivní chování (Haberlehner, 1988). Zároveň je pářící akt poměrně bouřlivou situací, kdy je podobně jako u některých druhů čeledi ploutvemi vystříkáno sperma a jikry na rostlinný substrát (Nzau Matondo *et al.*, 2013).

Perlín je druh, který se poměrně často kříží s celou paletou druhů z podčeledi Leuciscinae (Swinney a Coles, 1982; Treer a Kolak, 1994). Jednou z častých hybridních kombinací je hybridizace s cejnkem malým (*Blicca bjoerkna*) (Wheeler a Du Heaume, 1969). Belgický tým provedl výzkum na etologii umělých kříženců cejnka malého (*B. bjoerkna*) a perlína ostrobřichého (*S. erythrophthalmus*) za laboratorních podmínek. Kříženci vykazovali stejné vzorce chování jako rodičovské druhy. Jedna samice byla nejčastěji doprovázena třemi samci k třetímu substrátu. Během páření byl veliký poměr námluvních vzorců chování. Zároveň však někteří kříženci byli při páření poměrně agresivní, což nebylo ani u jednoho rodičovského druhu pozorováno. Agrese nebyla nijak selektivní a jedinci vždy napadali všechny ryby v experimentální nádrži nezávisle na druhu či pohlaví (Nzau Matondo *et al.*, 2013). Autoři zároveň toto chování dávají do kontextu s pozorováním Haberlehnerové (1988), kdy jednoletí jedinci perlína ostrobřichého vykazovali agresivní chování za účelem ochrany místa zdroje potravy. Od oplození jiker, F1 hybridní samičky F1 hybridním samečkem, po samotnou ontogenezi byla zaznamenána poměrně malá míra schopnosti přežití (0,5 %) (Nzau Matondo *et al.*, 2013). Tento fakt snižuje pravděpodobnost výskytu F2 kříženců v přirozeném prostředí. Větší pravděpodobnost výskytu F2 hybridů se dá očekávat ve stojatých vodách, které jsou pro vývoj plůdku přívětivější.

## Plotice obecná (*Rutilus rutilus*)

Plotice obecná (*Rutilus rutilus*) je menší stříbřitá ryba. Jméno dostala podle své načervenalé barvy z latinského rutilus. Toto typické červenání se projevuje hlavně na ploutvičkách a oku (viz. Obrázek 5).



Obrázek 5 - Plotice obecná (*R. rutilus*) (Zdroj: (Houghton a Lydon, 1879).

Pohlavní dimorfismus není nijak výrazný. Několik autorů uvádí, že během páření má samec bělejší oko a tvoří se mu, jako většině druhů podčeledi Leuciscinae, třetí vyrážka. Jedná se o druh příležitostně hejnového charakteru (Haberlehner, 1988). Často se přidává k dalším hejnům perlína ostrobřichého, okouna říčního nebo cejna velkého.

Samotné tření je velice chaotické a bouřlivé. Dříve se mělo za to, že se jedná o neteritoriální druh (Holčík a Hruška, 1966; Diamond, 1985). Wedekind *et al.* (1996) však uvádí, že mohou mít teritoriální chování. Toto chování ve studii vykazovali zdatnější samci. Z výzkumu pochází hypotéza, že mají lekové páření, což dává podmínky pro uplatnění několika pářících strategií. Jednotlivci vykazují při páření hned několik strategií najednou. Mezi ty hlavní patří sexuální parazitismus a tzv. „Bourgeoise-males“. Faktory uplatňující se ve výběru partnera jsou podle (Wedekind *et al.*, 1996) tak komplexní, že se nedají příliš zobecňovat. Daná problematika by tedy vyžadovala hlubší zkoumání. Je však možné, že faktory výběru nemusí mít mezi druhy jasné hranice.

Pro kladení jiker preferuje plotice určité typy substrátu. Převážně je plotice litofilní a fytofilní (Holčík a Hruška, 1966). V rámci rostlinného podkladu preferuje například ponořený rákos (Mills, 1981a). Tyto nároky mohou být přizpůsobené vnějším podmínkám. Z výzkumu (Goldspink, 1977) na nizozemských jezerech vychází, že jedinci vykazují paměť k substrátu pro tření. Odchycené a označené ryby se vracely na tatáž místa tření, kde byly samotné zplozeny. Z toho se dá vyvodit, že se přizpůsobení vnějším podmínkám odehrává na úrovni populace a ne jedince. Míra variability a komplexnosti chování je ale přisuzována právě schopnosti učení se a přizpůsobení (Haberlehner, 1988).

Plotice se může křížit hned s několika dalšími druhy. Mezi hlavní příčinou křížení může být již výše zmíněná tendence k hejnovému životu, který nebývá omezen čistě na vlastní druh. Schopnost přizpůsobení se substrátu pro kladení jiker dává příčinu pro překryv trdlišť s jinými druhy. Lze předpokládat, že se situace s křížením na různých lokalitách může lišit.

Přítomnost kříženců plotice s cejnem velkým v přírodě dokládá mnoho nálezových studií. V článku (Kennedy a Fitzmaurice, 1973) je shrnující tabulka nálezů v rámci Irska. Dále například (Scribner *et al.*, 2001), který podává celý přehled případových studií. Scribner *et al.*, (2001) udávají jako příčinu křížení překryv období tření, společné nároky na podkladový substrát a ztrátu třecích míst kvůli antropogenní činnosti. S tím se shoduje s předchozími předpoklady (Diamond, 1985). Z experimentálních umělých křížení vychází, že tato kombinace druhů může tvořit životaschopné F1 hybridy, F2 hybridy, a dokonce i backcross křížence (Nzau Matondo *et al.*, 2007; Wyatt *et al.*, 2006). Obrázek 6 ukazuje podobu potenciálního křížence této kombinace. V přírodě se však v drtivé většině vyskytují F1 kříženci, kdy je matkou cejn velký a otcem plotice obecná. Přítomnost F2 kříženců v přirozeném prostředí není již tak častá, doposud nebyla potvrzena. Backcross kříženci a jejich výskyt v přirozeném prostředí nelze vyloučit (Hayden *et al.*, 2010).

Plotice se dále úspěšně kříží s perlínem ostrobřichým. Frekvence výskytu jejich hybridů je výsledkem kombinace několika faktorů. Mají podobné vzorce chování a ekologické nároky, tím pádem tvoří četná společná hejna. Nároky na třecí substrát a podmínky můžou být pozměněny u obou druhů. Tento faktor se projeví hlavně v habitatech modifikovaných lidmi. Jako podstatný fakt se dá brát v potaz jejich poměrně velká abundance v našich tocích, což přímo úměrně přinese větší četnost jejich kříženců. Více o jejich hybridech v kapitole o perlínu ostrobřichém.



Obrázek 6 - Příklad hybridního jedince vzniklého křížením cejna velkého (*Abramis brama*) a plotice obecné (*R. rutilus*) (Zdroj:(autor)).

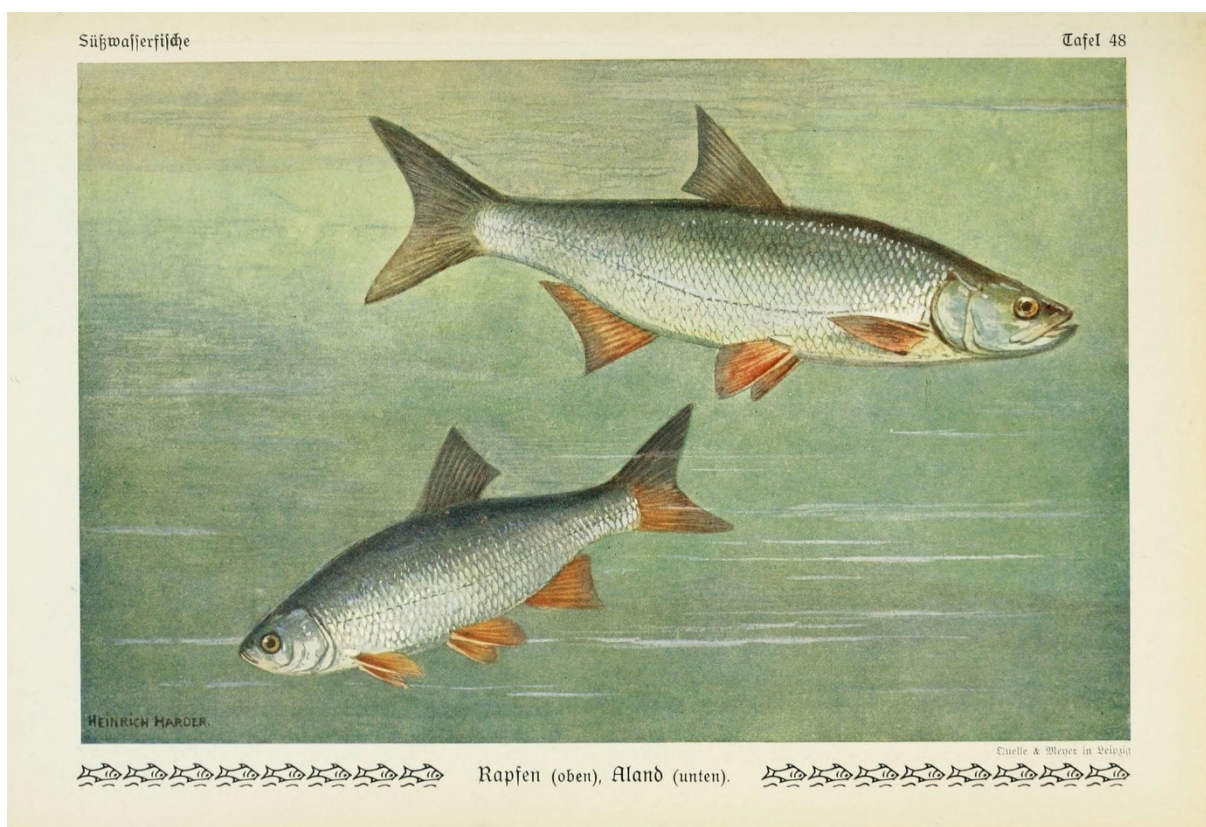
### Bolen dravý (*Leuciscus aspilus*)

Jediná dravá kaprovitá ryba na našem území. Charakteristické znaky tohoto druhu jsou masivní terminální ústa, ostrý kýl mezi břišní a anální ploutví a velikou zadní ploutví. V anální ploutvi se nachází 12-15 měkkých paprsků a v dorsální ploutvi 7-9 měkkých paprsků. Břišní a prsní ploutve bývají načervenalé (viz. Obrázek 7). Oproti jiným běžným druhům podčeledi Leuciscinae má o něco východněji posunut areál výskytu. Nachází se ve velkých evropských řekách Černého, Baltského a Kaspického úmoří. Nepřirozený výskyt má ve Francii na Apeninském poloostrově, Britských ostrovech a ve většině Skandinávie. Jedná se o typický reofilní druh vyskytující se ve velice proudných úsecích. Často je k nalezení i ve stojatých habitatech. Vázaný je na otevřenou vodu. Jak již bylo výše uvedeno, jedná se o piscivora, který potravu loví rychlým nasátím (Day *et al.*, 2015).

Bolen je podle Balonovy klasifikace litofilním druhem, kdy jsou jikry kladeny na štěrkový substrát či veliké kameny (Mann, 1996). Jikry také mohou být kladeny i na rostlinný pokryv dna. Převážně se jedná o proudné úseky potoků či řek. Doba páření je omezena na březen až květen, pokud teplota dosáhne rozmezí 5-14 °C (Riehl *et al.*, 2002). Na místo tření nejdříve migrují samci, kteří jsou následováni samicemi. Představa průběhu páření je taková, že samci připlují a zůstanou na trdlišti. Samičky připlouvají později a jakmile nakladou jikry tak odplouvají (Křížek Vostradovský, 2002).

Zmínka, o křížení bolena dravého s dalšími příslušníky podčeledi Leuciscinae, je poměrně málo. Kottelat a Freyhof (2014) v knize uvádí, že se běžně kříží s jelcem jesenem. Jedná se sice o sekundární zdroj, avšak tato hybridní kombinace se dá očekávat. Celá problematika křížení bolena dravého vyžaduje rozsáhlejší a hlubší výzkum.

Jediné nalezené publikované studie byly provedeny, na křížení bolena dravého (*L. aspius*) s černomořsko-kaspickou ploticí *Rutilus frisii*. Jednalo se o studie za účelem komerčního využití vzniklých hybridních jedinců. Křížení probíhalo mezi samicí bolena dravého a samcem plotice perleťové (♂*R. frisii*+♀*L. aspius*). Bohužel nebyly provedeny žádné morfologické ani morfometrické analýzy (Bagheri *et al.*, 2017; Falahatkar *et al.*, 2019). Plotice perleťová se nevyskytuje na našem území. Jedná se o druh stejného rodu jako plotice perleťová. Plotice obecná i bolen dravý žijí sympatricky a doby páření a nároky na substrát se překrývají. Na základě těchto informací nelze křížení s ploticí obecnou vyloučit.



Obrázek 7 - Bolen dravý (*Leuciscus aspius*) v pravém horním rohu (Zdroj: (Walter, 1913)).

### Cejn velký (*Abramis brama*)

Cejn velký je velká stříbřitá ryba s ústním ústrojím přizpůsobeným pro filtraci bentosu a planktonu. Ústa má tedy spodní. Tento druh je charakterizován 9-10 měkkými paprsky v dorsální ploutvi, 25-30 měkkými paprsky v anální ploutvi se vzorcem 5-5 požerákových zubů. Ústa mohou sloužit jako determinační znak odlišující tento druh od druhů rodu *Ballerus*, *Vimba* a *Blicca* (viz. Obrázek 8).

Tyto druhy mají ústa terminální či subterminální. Jedná se o druh obývající stojaté či mírně tekoucí vody. Stejně jako plotice obecná (*Rutilus rutilus*) je schopný obývat i brakickou vodu. Ve střední Evropě se jedná o druh původní. Introdukován byl například na Pyrenejský poloostrov, či na Britské ostrovy (Hayden *et al.*, 2010).

Jedná se o druh obývající stojaté vody a pomalu tekoucí řeky. Často tvoří hejna, ke kterým se můžou přidávat i cizí druhy. Samotné páření je vymezené na květen a červen. Páření přímo koreluje se stoupající teplotou vody, kdy, zvyšující se teplota indukuje pářící chování a následné prudké zvýšení teploty aktivuje ryby k samotnému páření (Nzau Matondo *et al.*, 2010). Klazení jiker je vázáno přímo na konkrétní vegetaci. Cejn obecný je vázaný na ponořené vrby, olše a jejich kořeny (Diamond, 1985; Poncin *et al.*, 1996). Víceru autorů uvádí, že dalším důležitým faktorem sloužícím pro volbu třecího substrátu je hloubka vodního sloupce v daném místě. Diamond (1985) udává, že hloubka vodního sloupce by neměla přesáhnou hranici 30 cm. Tato hloubka vychází z výzkumu na menším jezeře v severo-západním Walesu nedaleko města Wrexham (Diamond, 1985). Z výzkumu na řece Máze v Belgii vychází, že cejn velký snese hloubku pro trdliště dokonce 50 cm. Zároveň autoři udávají i spodní hranici, která činila 25 cm (Poncin *et al.*, 1996). V aktu páření u cejna velkého se uplatňuje mnoho strategií, které lze obecně nazvat jako lek systémem páření. Na rozdíl od ostatních, v této práci uváděných druhů, však samci vykazují vysokou míru teritoriality. Na výše uvedené řece Máze bylo v letech 1993 prováděno etologické pozorování třecího chování u místní populace cejna velkého

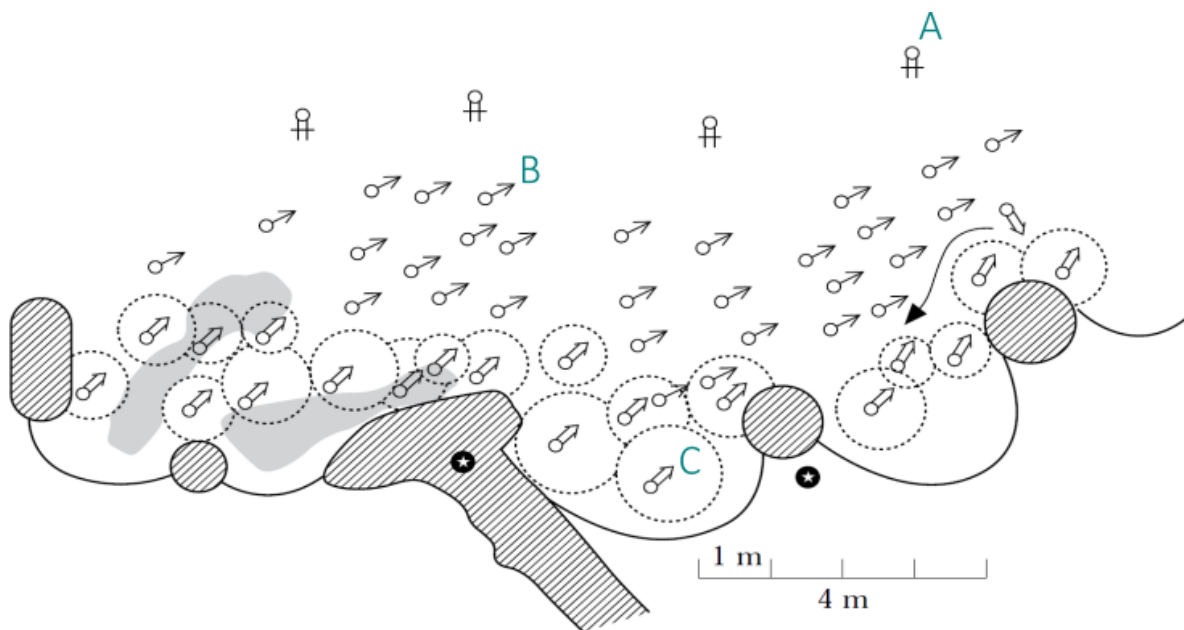


Obrázek 8 - Cejn velký (*A. brama*) (Zdroj: (Houghton a Lydon, 1879)).

(Poncin *et al.*, 1996). Samce bylo možné rozlišit na teritoriální a neteritoriální. Rozdíly byly patrné i na morfologické úrovni, kdy teritoriální samci byli větší, měli výraznou třecí vyrážku a měli bronzový odstín stříbrné. Naopak neteritoriální samci byli menšího vzrůstu s méně výraznou třecí vyrážkou. Teritoriální samci si vybírali své teritorium podle výšky vodního sloupce a podle přítomnosti vhodné rostliny. V tomto faktu se shodoval s předchozím výzkumem (Diamond, 1985). Samice připravené k páření se vytáhly z otevřené vody a byly následovány neteritoriálními samci. Samice kladly jikry ve více teritoriích, čímž se potvrdily předchozí domněnky polygamního stylu páření. Neteritoriální samci uplatňovali tzv. sneaking strategii (Poncin *et al.*, 1996). Sneaking strategii uplatňují menší neteritoriální samci, kteří nenápadně oplodní vajíčka během páření jiného páru (Gross, 1996). Páření je podobně jako u plotice obecné poměrně bouřlivý proces, kdy je mlíčí s jikrami vyhazováno ploutvemi nad okolní hladinu a tím je zaručeno jejich přichycení k ponořeným rostlinám. (Diamond, 1985).

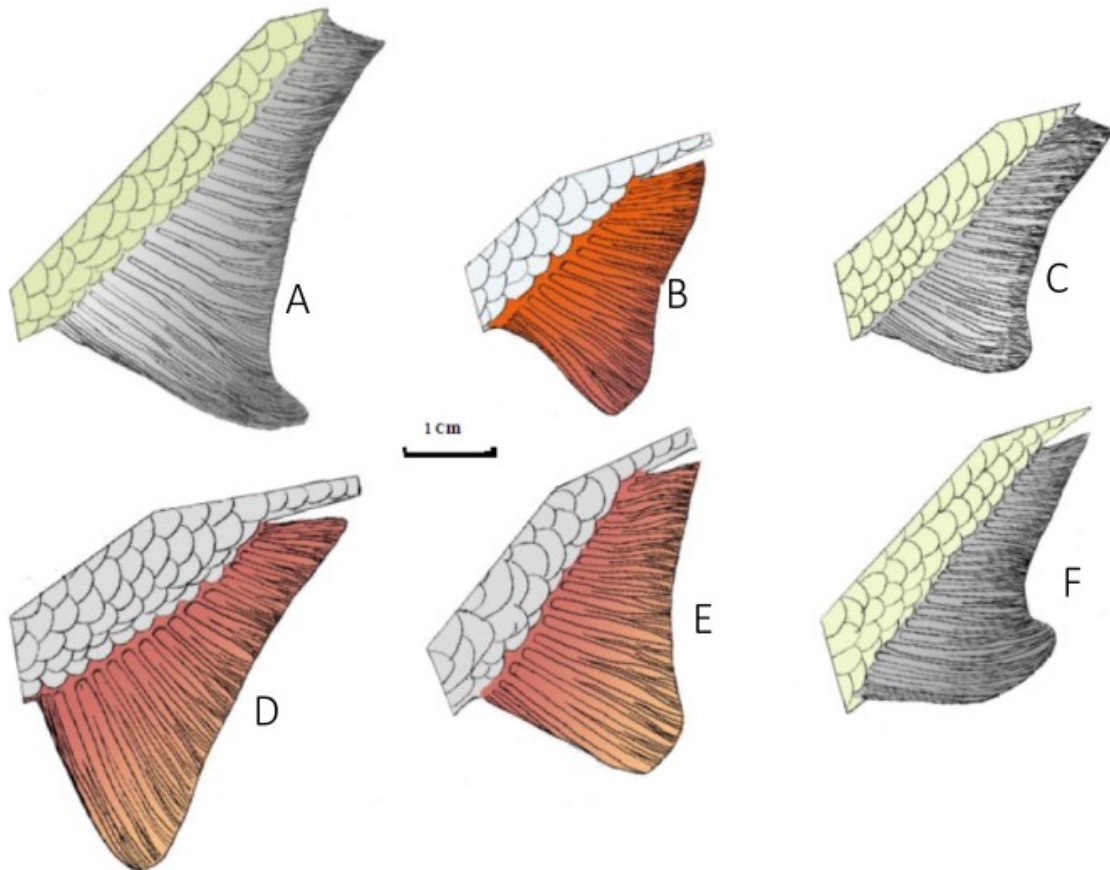
Již výše zmiňovaný překryv období páření, podobnost či stejné nároky na třecí substrát jsou vhodnými podmínkami pro vznik kříženců. Celé situaci může výrazně pomoci fakt, že cejni velcí mají lek systém páření, ve kterém se uplatní mnoho rozmnožovacích strategií. Právě teritorialita samců také může vést k nerovnoměrnému křížení (spolu s molekulární nekompatibilitou mitochondriální a jaderné DNA). Mnoho autorů uvádí, že kříženci cejna velkého ve volné přírodě mají téměř výhradně za matku cejna velkého (Pitts *et al.*, 1997; Konopiński a Amirowicz, 2018; Kuparinen *et al.*, 2014). Tento fakt je podložen i experimentálními studií (Ovidio *et al.*, 2009). Je však možné předpokládat potenciální vznik kříženců s matkou jiného druhu.

Z některých dalších výzkumů je taktéž patrné, že by teritorialita samců mohla být příčinou nerovnoměrného křížení u dalších kombinací hybridů cejnem velkým. Teritoriální samec zřejmě odhání i cizí samice, a tudíž zamezí oplození jiker jiného druhu (viz. Obrázek 9) (Poncin *et al.*, 1996; Nzau Matondo *et al.*, 2010; Ovidio *et al.*, 2009).



Obrázek 9 - Schematické znázornění teritoriálního chování samců cejna velkého (A. brama); A = samice, B = neteritoriální samci, C = Teritoriální samci (Převzato a upraveno dle (Poncin et al., 1996)).

Cejn velký se často kříží s cejnem malým, což dokazuje množství nálezových a experimentálních studií (Swinney a Coles, 1982; Nzau Matondo *et al.*, 2007; Nzau Matondo *et al.*, 2008a; Demandt a Bergek, 2009). K zajímavým výsledkům došli po experimentálním křížení cejna obecného a cejnka malého. Kříženci vykazovali jistou míru průměrnosti v určitých znacích, avšak jejich průměrnost nebyla tak striktní, jako u některých jiných křížení. Jejich kříženci měli poměrně často větší podobnost k jednomu z rodičovských druhů. Nejčastěji byli podobní spíše cejnku malému. Nejproměnlivější byl vzorec pharyngeální dentice. Čistý cejn velký má vzorec 5-5 a čistý cejn malý 2,5-5,2. Kříženci měli ve vnějších řadách 4-6 zubů a ve vnitřních řadách 0-2. Nejčastější formule byla 1,5-5,1. Řitní ploutve vykazovaly průměrnost v jejich tvaru a v počtu měkkých paprsků. Počet měkkých paprsků byl v intervalu od 22-25 (viz. Obrázek 10) (Nzau Matondo *et al.*, 2008b).



Obrázek 10 - Tvary análních ploutví kříženců a čistých druhů v experimentu (Nzau Matondo et al., 2008b); A = Cejn velký (*A. brama*), B = Plotice obecná (*R. rutilus*), C = Cejnek malý (*Blicca bjoerkna*), D = kříženec plotice obecná X cejn velký, E = kříženec plotice obecná X cejnek malý, F = kříženec cejn velký X cejnek malý; (Převzato a upraveno dle (Nzau Matondo et al., 2008b)).

### Jelec tloušť (*Squalius cephalus*)

Druh našeho největšího jelce. Spolehlivý determinační znak je temné ohraničení jednotlivých šupin a vypouklá řitní ploutev. Střední část šupin je bez výrazné pigmentace. Typická je jeho zakulacená hlava s terminálními ústy, které mají masité pysky. Anální a prsní ploutve mývají oranžové zbarvení (viz. Obrázek 11). Pharyngeální dentice má dvě řady požerákových zubů se vzorcem 2,5-5,2 (Wheeler a Easton, 1978a). Počet měkkých paprsků anální ploutve je 7-10 a v dorsální ploutvi bývá 7-9 měkkých paprsků. Přirozený areál je téměř po celé Evropě vyjma Pyrenejského a Apeninského poloostrova, severních oblastí Skandinávie (Banarescu, 1989).

Tento druh jelce je podobně jako u jelce proudníka charakteristickým reofilním druhem. Najít jej však můžeme i ve stojatých vodách údolních nádrží, rybníků a jezer. Podle Balonovy klasifikace se jedná o litofilní druh (Balon, 1975). Období páření probíhá od května do srpna při teplotě nad 14 °C (Kottelat a Freyhof, 2014). V literatuře se můžeme také setkat s obdobím od května do července při teplotě nad 12 °C (Mann, 1996). Jikry jsou kladeny na substrát větší než 0,5 cm, s hloubkou 0,1-0,3 m a do míst s poměrně velikou rychlostí proudu. Nároky na rychlost proudu vody jsou stejné

jako u jelce proudníka. Pohybují se v rozmezí  $0,15 - 0,75 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (Arlinghaus a Wolter, 2003; Mann, 1996; Fredrich *et al.*, 2003). Z výzkumu na Odersko-Havelském kanále v Německu je zřejmé, že může tento druh vykazovat poměrně velikou míru plasticity v nárocích na rozmnožování (Arlinghaus a Wolter, 2003).



Obrázek 11 -10 Jelec tloušť (*S. cephalus*) (Zdroj: (Houghton a Lydon, 1879)).

Wheeler (1978b) uvádí, že kříženci jelce tlouště a oukleje obecné jsou běžnou součástí britských vod. V této práci přezkoumali osm hybridních jedinců z muzejních sbírek a jako referenční vzorky použili několik jedinců rodičovských druhů z některých britských toků. Větší jedinci výrazně připomínali velké oukleje. Jejich těla byla vysoká a z boků zploštělá. Jedinci byli fixováni, tudíž se na to musí brát zřetel při jejich popisu zbarvení. Kaudální a dorsální ploutve byly šedé. Prsní, anální a břišní ploutve byly nažloutlé. Všichni jedinci měli na každé straně dvě řady požerákových zubů, stejně jako tomu je u rodičovských druhů. Z celkového počtu mělo pět jedinců pět zubů ve vnější řadě a dva zuby ve vnitřní řadě (5,2-2,5). Dva kříženci měli čtyři zuby ve vnější řadě a dva ve vnitřní (4,2-2,4). Z morfometrických analýz vychází, že pro determinaci kříženců od rodičovských druhů jsou průkazné tři vlastnosti, mezi něž patří interorbitální šířka, průměr oka a délka základny anální ploutve. Jejich průkaznost spočívá v průměrnosti mezi rodičovskými druhy. Kupříkladu velikost oka vztažená k délce hlavy byla u referenčních ouklejí obecných v průměru 28,7 %, u jelců tloušťů 18,29 % a u hybridních jedinců 22,78 % (Wheeler, 1978b). I když se jedná o velice podrobnou studii,

měla by se brát v potaz její nepodloženost. Tato hybridní kombinace vyžaduje ještě hlubší přezkoumání. Bylo by potřeba hybridní jedince analyzovat kombinací morfologických, morfometrických a molekulárně-genetických metod. Přesto je kombinace jelce tloušť a oukleje obecná pravděpodobná. Obě ryby mají podobná období páření, jikry kladou na podobný substrát ve stejně proudných úsecích (Mann, 1996; Wheeler a Easton, 1978a).

### Jelec proudník (*Leuciscus leuciscus*)

Jeden z našich nejmenších druhů našich jelců. Od ostatních jelců je odlišitelný ústy, která jsou subterminální a vrchol vrchního pysku je v horizontální rovině s okem. Dále kloubní spojení spodní čelisti výrazně zasahuje za úroveň přední části oka. Charakteristické meristické znaky jsou 8-9 měkkých paprsků anální ploutve a 7-9 měkkých paprsků ploutve dorsální. Pharyngeální dentice je typická dvěma řadami zubů. Vzorec pharyngeální dentice je 2,5-5,2. Jedná se o druh typicky reofilní z čehož zřejmě pochází

i jeho české druhové jméno. Nachází se v téměř všech typech toků a nalézt jej můžeme i v údolních nádržích a stojatých vodách. Obývá převážně epipelagiál (Kottelat a Freyhof, 2014).

Páření se odehrává od března do května, při teplotě vody 10-12 °C (Kokurewicz, 1971). V literatuře se dá setkat i s obdobím února do dubna při teplotě 5-12 ° (Mann, 1996). V literatuře je charakterizován jako fytofilní druh, avšak tření bylo pozorováno doposud jen na štěrkovitém podkladu, a to o zrnitosti do 25 mm (Mills, 1981b). V řece Dalua v jižním Irsku bylo tření pozorováno na štěrkovitém substrátu s hloubkou 25-40 cm, jikry byly přilepené ke kamenům na štěrkovitém substrátu (Kennedy, 1969).

V literatuře jsou k nalezení dvě zmínky o výskytu kříženců jelce proudníka (*L. leuciscus*) a oukleje obecné (*Alburnus alburnus*) (Holčík, 1962; Kammerad a Wüstermann, 1989). Podrobnější popis hybridního jedince se povedl na řece Bystrzyca v Polsku (Witkowski *et al.*, 2015). Identifikace této hybridní ryby byla provedena pouze na základě podobnosti s jelcem proudníkem a ouklejí obecnou. Ve tvaru těla se ryba více podobala jelci proudníku, velikost oka vztažená k délce hlavy byla průměrná mezi oběma rodičovskými druhy. Průměrná hodnota průměru oka vztažená k délce hlavy byla pro odlovené oukleje obecné 27,5 %. Stejná hodnota byla v průměru 22,5 % pro odlovené jelce proudníky. Pro hybridy byla tato průměrná hodnota 24,6 %. Hybridní ryba měla stejný vzorec požerákových zubů jako rodičovské druhy. Oba druhy a hybridi měly vzorec 2,5-5,2. Plynový měchýř byl tvarem průměrný, posteriorní komora byla zašpičatělá jako u oukleje obecné. Anteriorní komora více zakulacená podobně jako u jelce proudníka. Z analýz obecně vycházelo, že byl hybridní jedinec o něco podobnější jelci proudníku, což autor přisuzuje efektu matroklinity ( $\text{♂}A. \text{alburnus} + \text{♀}L. \text{leuciscus}$ ) (Witkowski *et al.*, 2015). Oba druhy vykazují poměrně podobné způsoby chování, mají společné ekologické nároky a žijí v sympatrii. Jejich křížení se dá v přírodě předpokládat. Jelikož má ale tato

hybridní kombinace velice málo doložených nálezů bylo by potřeba tuto studii podložit některými molekulárně genetickými analýzami. Zároveň je podstatným argumentem fakt, že doba tření a pro tření vhodná teplota by mohla fungovat jako jistá zábrana před křížením jelce proudníka.

### Cejnek malý (*Blicca bjoerkna*)

Jedná se o druh svým vzhledem velice podobný cejnu velkému. Na rozdíl od cejna velkého má vzhledem ke svému tělu. Další determinačním znakem mohou být ústa, která jsou spíše spodní, ale nejsou protrusibilní (viz. Obrázek 12). Vyznačuje se menším počtem měkkých paprsků v anální a dorsální ploutvi. Počet měkkých paprsků anální ploutve se pohybuje mezi 19-23 a v dorsální ploutvi má nejčastěji osm měkkých paprsků. Vzorec pharyngeální dentice je 2,5-5,2. Z jedné morfologické studie pharyngeální dentice vychází, že se zubní vzorec může lišit a častým jevem je větší počet zubů na pravém oblouku (Uzar *et al.*, 2019).



Obrázek 12 - Cejnek malý (*Blicca bjoerkna*) (Zdroj: (Couch, 1877)).

Cejnek je hejnová ryba, hejna jsou často smíšená a doplněna o plotice, okouny a perlíny. Nejčastěji se zdržuje na otevřené vodě pomalu tekoucích či stojatých vod. Jedinec vejde do pářícího aktu 2–3 X za jednu sezonu. Pářící sezona je vymezena na období květen-červenec. Stejně jako u cejna velkého je jeho páření závislé na teplotě vody. Pro vstup do pářícího období musí teplota stoupnout nad 15 °C.

Tento druh je striktně fytofilní a kladení jiker je vázané na kořeny vrby a potopený rákos (Spivak, 1987). Zároveň je pro výběr třecího místa důležitá výška vodního sloupce, která by neměla přesáhnout 40 cm. Specifita třecích podmínek může být poměrně modifikovaná, a to při jejich absenci či nedostatku. Na řece Sieg v západním Německu bylo například pozorováno v delším časovém úseku tření v proudných úsecích a peřejích. Bylo to však za nižšího a normálního stavu hladiny (Freyhof, 1998). Příčinou této modifikace by mohla být právě absence vhodných podmínek. Autor také udává, že životaschopnost potomstva je výrazně snížena. Příčinou by mohla být například zvýšená predace ryb proudných úseků.

Samotné páření se dá charakterizovat jako polyandrické (Poncin *et al.*, 2010). Samci nevykazují žádné známky teritoriality. V kontrastu s cejnem velkým může být právě hejnové chování velice důležité a může mít stimulační účinky. V experimentální studii belgického týmu vycházela data, která tyto mechanismy potvrzovala. Frekvence úspěšné participace jedince v přímém páření byla závislá na poměru samců na jednu samici. Ve skupinách s větším poměrem samců na samici měli jednotliví samci vyšší frekvence páření než ti ze skupin s menším poměrem (Poncin *et al.*, 2010). Právě tento styl rozmnožování může výrazně přispět ke křížení. Neteritorialita napomůže podílení se jiných druhů na páření. Polyandrické rozmnožování je považováno jako mechanismus zabraňující inbreedingu, podporující genetickou variabilitu (Barbosa a Magurran, 2006; Becher a Magurran, 2004). Polyandrie v kombinaci s podobnými behaviorálními vzorci rozmnožování by pravděpodobně mohla podpořit vznik hybridů. Obzvláště pak v kombinaci s výše zmíněnou nutností dvoření (z angl. courting) a taktálních stimulů, které lze předpokládat i u dalších druhů.

Cejnek se v přirozeném prostředí úspěšně kříží s ploticí obecnou. Tento jev je doložen několika nálezovými a experimentálními studii (Swinney a Coles, 1982; Nzau Matondo *et al.*, 2008b). Jedná se o druhy žijící podobným stylem života a jejich období tření a třecí vzorce chování se poměrně překrývají. Silným faktorem pro porušení mezidruhových bariér by mohla být jejich polygamie. Zajímavou studii provedl opět belgický tým, který zkoumal rozmnožovací chování F1 hybridů plotice a cejnka. F1 potomci vykazovali vysokou míru sexuální aktivity. Hybridní samice obou kombinací byly schopné se úspěšně pářit jak s hybridními jedinci, tak s jedinci z parentální linie. Rozdíl byl pouze ve frekvenci páření dvou typů hybridních samic. Samice s matkou druhu plotice obecné měla dvakrát nižší frekvenci (0,6 páření/hodina) než samice s matkou cejnka malého (1,2 páření/hodina). Hybridní samice obou typů byly schopné se zároveň pářit s více samci různých druhových typů, aniž by vykazovala výraznou selektivitu mezi nimi. V experimentu, kdy byla vždy jedna hybridní samice vystavena vícero různým samcům najednou, vycházely dva výrazné módy pářících skupin. (Pro zjednodušení RR= *R. rutilus*, BB= *B. bjoerkna*) Pro hybridní F1 samici s matkou plotice ( $\sigma^{\text{BB}} + \text{♀RR}$ ) byla nejčastěji se rozmnožující skupina složená z tohoto hybridního typu samice a třech různých samců

(hyb. ♀(♂BB+♀RR) + hyb. ♂ (♂BB+♀ RR); čistý ♂BB; čistý ♂RR). Frekvence páření u této skupiny byla 1,2 X za hodinu. Naopak pro hybridní samici s matkou cejnka (♂RR+♀BB) bylo nejčastěji pářící se složení skupiny následovné: hyb. ♀(♂RR+♀BB) + hyb. ♂(♂RR+♀BB); čistý ♂BB. Frekvence páření tohoto druhého módu byla třikrát za hodinu. Výsledkem obou typů páření byla oplozená životaschopná vajíčka. Výzkum také odhalil výraznou neschopnost páření čistých sameček plotice s hybridními samičkami. Dalo by se předpokládat, že by takovýto mechanismus mohl zabránit vzniku backcross kříženců s paternitou plotice (Nzau Matondo *et al.*, 2008c). V literatuře se můžeme setkat s různými počty paprsků v řitní ploutvi kříženců. Jedná se však o počet paprsků včetně tvrdých paprsků. Wheeler *et al.* (1969) udávají počet 14-16. Swinney a Coles (1982) uvádí 15-17. Tyto počty byly rámcově potvrzeny i experimentální studií belgického týmu, ze kterého vyšel počet v rozmezí 14-16 (Nzau Matondo *et al.*, 2008b). V literatuře jsou k nalezení i jiná morfometrická data, ale nikde nebyla nalezena větší zmínka o počtech paprsků v dorsální ploutvi. Tvar anální ploutve byl také průměrný podobně jako u kříženců cejna a plotice. Kříženci také měli jiný průměr oka vůči délce hlavy, ale nejednalo se o znak průměrný. Velikostně se podobali spíše cejnku malému. Cejneci malí měli v tomto experimentu průměr oka vůči délce hlavy roven 39,7 %, plotice obecné 24 % a kříženci 39,2 % (Nzau Matondo *et al.*, 2008b).

## Závěr

Z této práce vyplývá, že několik druhů podčeledě Leuciscinae vyskytujících se na našem území je v nějaké míře schopno hybridizace. Celkem jsem zaznamenal 16 mezidruhových kombinací 10 druhů podčeledi Leuciscinae a tyto doložené kombinace křížení včetně referencí jsou shrnuty v Tabulce 1 (str. 11). Jedná se tedy o kombinace, které byly zaznamenány buď přímo v České republice nebo na různých místech Evropy a lze je očekávat i na našem území. Poměrně velká část našich limnických ekosystémů je velkou měrou modifikovaná. Téměř všechny druhy zmiňované v této práci žijí sympatricky a leckteré reprodukční bariéry tak mohou být porušeny následkem lidské činnosti. Dalším faktorem může být také vliv hospodaření s vodní ichtyofaunou pro účely rybářství. Poptávka rybářů po konkrétních „hodnotných“ rybách může vést k vysazování některých druhů mimo jejich přirozený výskyt. Tím se zajistí genetický tok podporující hybridizaci a introgresi. Zároveň je samozřejmě možné, že v našich vodních systémech nebudou všechny kombinace.

Zajímavá je očekávaná míra křížení v našich vodách. Velká část kříženců první generace je podle experimentálních studií životaschopná a leckdy vykazuje jinou úroveň fitness. U mnoha druhů se dá očekávat výskyt F1 kříženců, kříženců dalších generací, a dokonce i backcross kříženců. Nedá se vyloučit podobná míra křížení u druhů, u kterých není křížení v této práci tolik rozvedené. Může to být dáno jejich „neatraktivitou“ pro biologický, ekologický a genetický výzkum. Tudíž může být jejich literární stopa výrazně menší a nemusí to být vlivem menší míry hybridizace. Zároveň na tom může mít podíl i nedostatečnost analytických metod. V současné době je identifikace kříženců s kombinací vícero přístupů a metod, velice přesná a v budoucnu tak můžeme očekávat mnohem větší míru poznání.

Větší výskyt hybridů můžeme očekávat v habitatech, ve kterých jsou nebo v nich je zvýšená pravděpodobnost porušení reprodukčních bariér účastnících se druhů. Na porušení se může výrazně podílet lidská manipulace s přirozenými habitaty. Mezi nejdůležitější faktory lidské činnosti patří regulace toků, ztráta přirozených úkrytů a specifického třecího substrátu. Dále také výše zmíněný genetický tok zprostředkovaný lidským hospodařením s rybí ichtyofaunou. Invaze nepůvodních druhů může zcela jistě výskyt hybridizace podpořit. Větší frekvence výskytu hybridů bude ve vodních systémech, kde žijí tyto druhy v sympatrii. Podle výše uvedených faktorů může být větší výskyt kříženců v údolních nádržích s extensivním obhospodařováním a v tocích s vyšší mírou regulace. V systémech s bližší podobou ke své přirozenosti lze očekávat nižší výskyt hybridizace, ale nelze ji zcela vyloučit. Zajímavé by bylo více prozkoumat genetické složení větších populací druhů, které mají paměť na místo výtěru. Takovýto homing by hypoteticky mohl vést k reprodukční segragaci.

Budoucí analýzy a jejich výpovědní hodnota jsou přímo závislé na metodice detekce, identifikace kříženců a určení úrovně hybridizace. Zvolení nevhodných metod může vést ke zkresleným datům a následně zavádějícím výsledkům. Každá metoda má ve výzkumu hybridizace svoje místo a sílu. Je důležité zvolit správnou kombinaci přístupů a metod. Pro primární detekci kříženců podčeledi Leuciscinae se zdá být nejvhodnější metodou čistě morfologická analýza. Již se stalo téměř obecně uznávanou pravdou, že kříženci mívají průměrný charakter některých znaků. Jeví se, že vhodnými znaky pro primární detekci jsou počty měkkých paprsků v anální a dorsální ploutvi, počet šupin postranní čáry, relativní velikost oka a u některých druhů může být vhodným znakem barva ploutví. Nevýhodou takového screeningu je téměř úplná neschopnost určit pokročilé generace hybridů. V každém takovém výzkumu je třeba počítat s jistou mírou variability, tudíž není vhodné některé identifikační klíče brát absolutně. Pro svoji rychlost a technickou nenáročnost se však zdá být vhodnou. Tyto „fyzické“ analýzy je určitě vhodné podložit dalšími metodami z molekulárních, genetických či genomických oborů. Barcoding lze považovat za přijatelnou metodu, neboť se jedná o relativně nenáročnou a rychlou metodu. Důležité je zvolit marker, který bude pro konkrétní výzkum vhodný. S pokrokem výpočetní techniky lze digitální morfometrické analýzy brát za velice účinné, obzvláště v případě potřeby vyzorování vzorců výsledného křížení na morfologické úrovni. V celém výzkumu je nezbytné počítat s určitou mírou proměnlivosti. Některé studie ukazují, že se mnoho výsledků může vykládat hned několika alternativními způsoby, a tudíž je interpretace takových výsledků nelehká je tedy nutno brát na zřetel mnoho faktorů, u kterých je potenciál jejich opomenutí.

Tato rešerše shrnuje řadu experimentálních studií, které potvrdily vznik a životaschopnost kříženců dalších generací a zpětných kříženců. Různé stavy hybridizace by bylo potřeba potvrdit a více prozkoumat v přirozeném prostředí. V budoucnu bude nutné prokázat přítomnost jednotlivých druhových kombinací na našem území. Dále si myslím, že některé determinační znaky používané tradičně v určovacích klíčích by mělo být rozšířeno, jelikož jsem sám narazil na větší variabilitu některých znaků. Při budoucím zaměření na křížence i rodičovské druhy by tak měl být kladen větší důraz na konkrétní morfologické a meristické znaky. Některé studie poukazují na možnost křížení podčeledě Leuciscinae také s jinými druhy čeledě Cyprinidae, takže se dá očekávat jejich budoucí experimentální výzkum.

## Bibliografie

### Reviews označeny (review)

- ABOIM, M. A., J. MAVÁREZ, L. BERNATCHEZ a M. M. COELDHO, 2010. Introgressive hybridization between two Iberian endemic cyprinid fish: a comparison between two independent hybrid zones. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **23**(4), 817-828 [cit. 2021-04-26]. ISSN 1010061X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1420-9101.2010.01953.x
- ADAMS, C. E. a P. S. MAITLAND, 1991. Evidence of further invasions of Loch Lomond by non-native fish species with the discovery of a roach x bream, *Rutilus rutilus* (L.) x *Abramis brama* (L.), hybrid. *Journal of Fish Biology* [online]. **38**(6), 961-963 [cit. 2021-05-04]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1991.tb03637.x
- ARLINGHAUS, R. a C. WOLTER, 2003. Amplitude of ecological potential: chub *Leuciscus cephalus* (L.) spawning in an artificial lowland canal. *Journal of Applied Ichthyology* [online]. **19**(1), 52-54 [cit. 2021-04-13]. ISSN 01758659. Dostupné z: doi:10.1046/j.1439-0426.2003.00343.x
- BAGHERI, Mohaddeseh, Bahram FALAHATKAR a Iraj EFATPANAHI, 2017. Growth Performance and Body Composition of *Aspikutum*: A New Hybrid of *Asp*, *Leuciscus aspius* ♀, x *Caspian Kutum*, *Rutilus frisii* ♂, Cultured under Different Stocking Densities in Circular Concrete Tanks. *Journal of the World Aquaculture Society* [online]. **48**(6), 947-954 [cit. 2021-04-16]. ISSN 08938849. Dostupné z: doi:10.1111/jwas.12383
- BALON, Eugene K., 1975. Reproductive Guilds of Fishes: A Proposal and Definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* [online]. **32**(6), 821-864 [cit. 2021-04-13]. ISSN 0015-296X. Dostupné z: doi:10.1139/f75-110
- BANARESCU, P.M., 1989. Vicariant patterns and dispersal in European freshwater fishes. *Spixiana*. **12**(1), 91-103. ISSN 0341-8391.
- BARBOSA, M. a A. E. MAGURRAN, 2006. Female mating decisions: maximizing fitness?. *Journal of Fish Biology* [online]. **68**(6), 1636-1661 [cit. 2021-04-10]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01133.x
- BECHER, S. A. a A. E. MAGURRAN, 2004. Multiple mating and reproductive skew in Trinidadian guppies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **271**(1543), 1009-1014 [cit. 2021-04-10]. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2004.2701
- BIRD, Nathan C. a L. Patricia HERNANDEZ, 2007. Morphological variation in the Weberian apparatus of Cypriniformes. *Journal of Morphology* [online]. **268**(9), 739-757 [cit. 2021-05-01]. ISSN 03622525. Dostupné z: doi:10.1002/jmor.10550
- BLACHUTA, J. a A. WITKOWSKI, 1984. Natural hybrids *Alburnus alburnus* (L.) x *Rutilus rutilus* (L.), *Alburnus alburnus* (L.) x *Blicca bjoerkna* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) x *Abramis brama* (L.) from the Oder river. *Acta Hydrobiologica. Polsko*, **26**(2), 189-203. ISSN 0065-132X.
- BOURKE, E.A., J. COUGHLAN, H. JANSSON, P. GALVIN a T.F. CROSS, 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish. *ICES Journal of Marine Science* [online]. **54**(6), 974-985 [cit. 2021-04-24]. ISSN 10543139. Dostupné z: doi:10.1016/S1054-3139(97)80002-1
- BUJ, Ivana, Marko ČALET, Zoran MARČIĆ, Radek SANDA, Davor ZANELLA, Sven HORVATIĆ a Perica MUSAFIĆ, 2019. Evolution in the Dinarids: phylogeography, diversity and evolutionary history of the endemic genus *Delminichthys* (Actinopteri; Leuciscidae). *Frontiers in Marine Science* [online]. **6** [cit. 2021-05-01]. ISSN 2296-7745. Dostupné z: doi:10.3389/conf.fmars.2019.07.00063
- BUTH, Donald G., 1979a. Biochemical systematics of the cyprinid genus *Notropis*—I. The subgenus *Luxilus*. *Biochemical Systematics and Ecology* [online]. **7**(1), 69-79 [cit. 2021-04-25]. ISSN 03051978. Dostupné z: doi:10.1016/0305-1978(79)90045-0
- COLLARES-PEREIRA, M. J. a M. M. COELHO, 1983. Biometrical analysis of *Chondrostoma polylepis* x *Rutilus arcasi* natural hybrids (Osteichthyes-Cypriniformes-Cyprinidae). *Journal of Fish Biology* [online]. **23**(5), 495-509 [cit. 2021-04-21]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1983.tb02930.x
- COPP, G. H. a R. H. K. MANN, 1993. Comparative growth and diet of tench *Tinca tinca* (L.) larvae and juveniles from river floodplain biotopes in France and England. *Ecology of Freshwater Fish* [online]. **2**(2), 58-66 [cit. 2021-04-15]. ISSN 0906-6691. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-0633.1993.tb00084.x

- COSTEDOAT, Caroline, Nicolas PECH, Rémi CHAPPAZ, André GILLES a Jean-Nicolas VOLFF, 2007. Novelty in Hybrid Zones: Crossroads between Population Genomic and Ecological Approaches. *PLoS ONE* [online]. **2**(4) [cit. 2021-04-16]. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0000357
- COUCH, Jonathan, 1877. Bream. COUCH, Jonathan. *A history of the fishes of the British Islands* [online]. 4. Londýn: G.Bell, s. 40 [cit. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/52700272#page/65/mode/1up>
- COWX, I. G., 1983. The biology of bream, *Abramis brama* (L), and its natural hybrid with roach, *Rutilus rutilus* (L), in the River Exe. *Journal of Fish Biology* [online]. **22**(6), 631-646 [cit. 2020-12-12]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1983.tb04223.x
- DAY, S. W., T. E. HIGHAM, R. HOLZMAN a S. VAN WASSENBERGH, 2015. Morphology, Kinematics, and Dynamics: The Mechanics of Suction Feeding in Fishes. *Integrative and Comparative Biology* [online]. **55**(1), 21-35 [cit. 2021-04-15]. ISSN 1540-7063. Dostupné z: doi:10.1093/icb/icv032
- DE QUEIROZ, Kevin, 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* [online]. **56**(6), 879-886 [cit. 2021-05-01]. ISSN 1076-836X. Dostupné z: doi:10.1080/10635150701701083
- DEMANDT, M. H. a S. BERGEC, 2009. Identification of cyprinid hybrids by using geometric morphometrics and microsatellites. *Journal of Applied Ichthyology* [online]. **25**(6), 695-701 [cit. 2021-04-06]. ISSN 01758659. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0426.2009.01329.x
- DIAMOND, M., 1985. Some observations of spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream, *Abramis brama* L., and their implications for management. *Aquaculture Research* [online]. **16**(4), 359-367 [cit. 2020-11-29]. ISSN 1355-557X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2109.1985.tb00078.x
- DIMMICK, Walter W., 1988. Ultrastructure of North American Cyprinid Maxillary Barbels. *Copeia* [online]. **1988**(1) [cit. 2020-07-07]. ISSN 00458511. Dostupné z: doi:10.2307/1445924
- DOMAGAŁA, Józef, Lucyna KIRCZUK, Katarzyna DZIEWULSKA a Małgorzata PILECKA-RAPACZ, 2020. The Annual Reproductive Cycle of Rudd, *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae) from the Lower Oder River and Lake Dąbie, (NW Poland). *Folia Biologica* [online]. **68**(1), 23-33 [cit. 2021-04-14]. ISSN 0015-5497. Dostupné z: doi:10.3409/fb\_68-1.04
- DOWLING, Thomas E. a Michael R. CHILDS, 1992. Impact of Hybridization on a Threatened Trout of the Southwestern United States. *Conservation Biology* [online]. **6**(3), 355-364 [cit. 2021-04-25]. ISSN 0888-8892. Dostupné z: doi:10.1046/j.1523-1739.1992.06030355.x
- DURAND, Jean Dominique, Ünlü ERHAN, Ignacio DOADRIO, Samvel PIPOYAN a Alan R. TEMPLETON, 2000. Origin, radiation, dispersion and allopatric hybridization in the chub *Leuciscus cephalus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **267**(1453), 1687-1697 [cit. 2020-03-18]. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2000.1196
- DURAND, Jean Dominique, Alan R. TEMPLETON, Bruno GUINAND, Anastasia IMSIRIDOU a Yvette BOUVET, 1999a. Nested Clade and Phylogeographic Analyses of the Chub, *Leuciscus cephalus* (Teleostei, Cyprinidae), in Greece: Implications for Balkan Peninsula Biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. **13**(3), 566-580 [cit. 2021-04-18]. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1006/mpev.1999.0671
- FALAHATKAR, Bahram, Mohaddeseh BAGHERI a Iraj EFATPANAH, 2019. The effect of stocking densities on growth performance and biochemical indices in new hybrid of *Leuciscus aspius* ♀ × *Rutilus frisii* ♂. *Aquaculture Reports* [online]. **15** [cit. 2021-04-15]. ISSN 23525134. Dostupné z: doi:10.1016/j.aqrep.2019.100207
- Family Cyprinidae: Minnows or Carps, 2021. *FishBase* [online]. [cit. 2021-05-01]. Dostupné z: <https://www.fishbase.se/summary/FamilySummary.php?ID=122>
- FRANKHAM, Richard, Jonathan O. BALLOU, Mark D. B. ELDRIDGE, Robert C. LACY, Katherine RALLS, Michele R. DUDASH a Charles B. FENSTER, 2011. Predicting the Probability of Outbreeding Depression. *Conservation Biology* [online]. **25**(3), 465-475 [cit. 2021-04-25]. ISSN 08888892. Dostupné z: doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01662.x
- FREDRICH, F., S. OHMANN, B. CURIO a F. KIRSCHBAUM, 2003. Spawning migrations of the chub in the River Spree, Germany. *Journal of Fish Biology* [online]. **63**(3), 710-723 [cit. 2021-04-13]. ISSN 00221112. Dostupné z: doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00184.x

- FREYHOF, Jörg, 1998. Riffle spawning white bream *Abramis bjoerkna* (Cyprinidae) in a regulated river—a case of unsuitable habitat choice?. *Italian Journal of Zoology* [online]. **65**(1), 441-444 [cit. 2021-04-05]. ISSN 1125-0003. Dostupné z: doi:10.1080/11250009809386862
- FREYHOF, Jörg, Dietmar LIECKFELDT, Christian PITRA a Arne LUDWIG, 2005. Molecules and morphology: Evidence for introgression of mitochondrial DNA in Dalmatian cyprinids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. **37**(2), 347-354 [cit. 2021-04-21]. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2005.07.018
- FRICKE, R., W.N. ESCHMEYER a R. VAN DER LAAN, 2010. Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, Species, References. *California academy of science* [online]. [cit. 2021-05-04]. Dostupné z: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- GANTE, H.F., M.J. COLLARES-PEREIRA a M.M. COELHO, 2004. Introgressive hybridisation between two Iberian *Chondrostoma* species (Teleostei, Cyprinidae) revisited: new evidence from morphology, mitochondrial DNA, allozymes and NOR-phenotypes. *Folia Zoologica*. **53**(4), 423-432. ISSN 0139-7893.
- GIDMARK, N. J., K. L. STAAB, E. L. BRAINERD a L. P. HERNANDEZ, 2012. Flexibility in starting posture drives flexibility in kinematic behavior of the kinethmoid-mediated premaxillary protrusion mechanism in a cyprinid fish, *Cyprinus carpio*. *Journal of Experimental Biology* [online]. **215**(13), 2262-2272 [cit. 2020-07-06]. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.070516
- GODDARD, Kathryn Ann a Robert M. DAWLEY, 1990. CLONAL INHERITANCE OF A DIPLOID NUCLEAR GENOME BY A HYBRID FRESHWATER MINNOW ( *PHOXINUS EOS-NEOGAEUS*, PISCES: CYPRINIDAE). *Evolution* [online]. **44**(4), 1052-1065 [cit. 2021-04-20]. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.1990.tb03825.x
- GOLDSPINK, C. R., 1977. The return of marked roach (*Rutilus rutilus* L.) to spawning grounds in Tjeukemeer, The Netherlands. *Journal of Fish Biology* [online]. **11**(6), 599-603 [cit. 2020-12-16]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1977.tb05717.x
- GRANT, W. Stewart, 1984. Biochemical Population Genetics of Atlantic Herring, *Clupea harengus*. *Copeia* [online]. **1984**(2) [cit. 2021-04-24]. ISSN 00458511. Dostupné z: doi:10.2307/1445191
- GROSS, Mart R., 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **11**(2), 92-98 [cit. 2021-05-02]. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(96)81050-0;(review)
- HABERLEHNER, Elisabeth, 1988. Comparative Analysis of Feeding and Schooling Behaviour of the Cyprinidae *Alburnus alburnus* (L., 1758), *Rutilus rutilus* (L., 1758), and *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) in a Backwater of the Danube near Vienna. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* [online]. **73**(5), 537-546 [cit. 2020-11-17]. ISSN 00209309. Dostupné z: doi:10.1002/iroh.19880730504
- HANEL, Lubomír, Jiří PLÍŠTIL a Jindřich NOVÁK, 2011. *České názvy živočichů*. Praha: Národní muzeum. ISBN 978-80-7036-317-1.
- HAYDEN, Brian, Domitilla PULCINI, Mary KELLY-QUINN, Martin O'GRADY, Joe CAFFREY, Aisling MCGRATH a Stefano MARIANI, 2010. Hybridisation between two cyprinid fishes in a novel habitat: genetics, morphology and life-history traits. *BMC Evolutionary Biology* [online]. **10**(1) [cit. 2020-12-16]. ISSN 1471-2148. Dostupné z: doi:10.1186/1471-2148-10-169
- HEBERT, Paul D.N., Sujeevan RATNASINGHAM a Jeremy R. DE WAARD, 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **270**(1) [cit. 2021-05-03]. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2003.0025
- HOLČÍK, Juraj, 1962. Occurrence of new natural reciprocal hybrids between *Leuciscus leuciscus* and *Alburnus alburnus*. *Práce Laboratoria Rybarstva*. Bratislava, (1), 63-77.
- HOLČÍK, Juraj, 1967. Life history of the rudd – *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) in the Klicava reservoir. *Věstník Československé společnosti zoologické*. **31**(4), 335-348. ISSN 0042-6595.
- HOLČÍK, Juraj a Václav HRUŠKA, 1966. On the spawning substrate of roach (*Rutilus rutilus* L.) and Bream (*Abramis brama* L.) and notes on the ecological characteristic of some European fishes. *Věstník Československé společnosti zoologické*. Praha, **30**, 22-29. ISSN 0042-6595.
- HOUGHTON, W. a A. F. LYDON, 1879. Roach. *British fresh water fishes* [online]. s. 32 [cit. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/6177618#page/78/mode/1up>(review)

- CHOLEVA, Lukáš, Karel JANKO, Koen DE GELAS, Jörg BOHLEN, Věra ŠLECHTOVÁ, Marie RÁBOVÁ a Petr RÁB, 2012. SYNTHESIS OF CLONALITY AND POLYPLOIDY IN VERTEBRATE ANIMALS BY HYBRIDIZATION BETWEEN TWO SEXUAL SPECIES. *Evolution* [online]. **66**(7), 2191-2203 [cit. 2021-04-21]. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01589.x
- CHYTRÝ, Martin, 2015. Mezirodový hybrid *Aspius aspius* × *Leuciscus idus*. *Biolib* [online]. [cit. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxon/id1159815/>
- IMOTO, Junichi M., Kenji SAITOH, Takeshi SASAKI *et al.*, 2013. Phylogeny and biogeography of highly diverged freshwater fish species (Leuciscinae, Cyprinidae, Teleostei) inferred from mitochondrial genome analysis. *Gene* [online]. **514**(2), 112-124 [cit. 2021-04-22]. ISSN 03781119. Dostupné z: doi:10.1016/j.gene.2012.10.019
- JANKO, Karel, Jan KOTUSZ, Koen DE GELAS *et al.*, 2012. Dynamic Formation of Asexual Diploid and Polyploid Lineages: Multilocus Analysis of *Cobitis* Reveals the Mechanisms Maintaining the Diversity of Clones. *PLoS ONE* [online]. **7**(9) [cit. 2021-04-20]. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0045384
- KAMMERAD, Bernd a Otfried WÜSTERMANN, 1989. Fund einen Hybriden zwischen Hasel (*Leuciscus leuciscus*) und Ukelei (*Alburnus alburnus*) (Teleostei: Cyprinidae). *Zoologisches Anzeiger*. **222**, 170-178. ISSN 0044-5231.
- KÄNNÖ, S., 1968. Two hybrids between *Leuciscus cephalus* and *Alburnus alburnus* from Finland. *Annales Zoologici Fennici*. **5**(1), 324-326. ISSN 0003455X.
- KENNEDY, M. a P. FITZMAURICE, 1974. Biology of the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) in Irish waters. *Proc R Ir Acad B*. **74**(18), 245-303.
- KENNEDY, Michael, 1969. Spawning and Early Development of the Dace *Leuciscus leuciscus* (L.). *Journal of Fish Biology* [online]. **1**(3), 249-259 [cit. 2021-04-12]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1969.tb03857.x
- KENNEDY, Michael a Patrick FITZMAURICE, 1973. Occurrence of Cyprinid Hybrids in Ireland. *The Irish Naturalists' Journal*. **1973**(17), 349-351. **(review)**
- KOKUREWICZ, B., 1971. Thermal conditions for spawning and development for choosen fish species. *Broszura Instytutu Rybactwa*. **47**, 1-18.
- KONOPIŃSKI, M. K. a A. AMIROWICZ, 2018. Genetic composition of a population of natural common bream *Abramis brama* × roach *Rutilus rutilus* hybrids and their morphological characteristics in comparison with parent species. *Journal of Fish Biology* [online]. **92**(2), 365-385 [cit. 2020-04-27]. ISSN 00221112. Dostupné z: doi:10.1111/jfb.13506
- KOTTELAT, Maurice, Ralf BRITZ, Tan Heok HUI a Kai-Erik WITTE, 2006. Paedocypris, a new genus of Southeast Asian cyprinid fish with a remarkable sexual dimorphism, comprises the world's smallest vertebrate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **273**(1589), 895-899 [cit. 2021-05-01]. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2005.3419
- KOTTELAT, Maurice a Jörg FREYHOF, 2014. *Handbook of European freshwater fishes*. Berlin: Jörg Freyhof. ISBN 978-2-8399-0298-4. **(review)**
- KRAICHAK, Ekaphan, Ana CRESPO, Pradeep K. DIVAKAR, Steven D. LEAVITT a H. Thorsten LUMBSCH, 2017. A temporal banding approach for consistent taxonomic ranking above the species level. *Scientific Reports* [online]. **7**(1) [cit. 2021-05-01]. ISSN 2045-2322. Dostupné z: doi:10.1038/s41598-017-02477-7
- KŘÍŽEK, J. a J. VOSTRADOVSKÝ, 2002. Population dynamics of the rapacious carp (*Aspius aspius* L.) in the Želivka reservoir in 1972-1992. *4th International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality Extended Abstracts*. 180-182.
- KUPARINEN, A., M. VINNI, A. G. F. TEACHER, K. KÄHKÖNEN a J. MERILÄ, 2014. Mechanism of hybridization between bream *Abramis brama* and roach *Rutilus rutilus* in their native range. *Journal of Fish Biology* [online]. **84**(1), 237-242 [cit. 2020-12-16]. ISSN 00221112. Dostupné z: doi:10.1111/jfb.12272
- LEARY, Robb F., Fred W. ALLENDORF a Stephen H. FORBES, 1993. Conservation Genetics of Bull Trout in the Columbia and Klamath River Drainages. *Conservation Biology*. Wiley, **7**(4), 856-865. ISSN 08888892.
- LOBON-CERVIA, J., Y. DGEBUADZE, C. G. UTRILLA, P. A. RINCON a C. GRANADO-LORENCIO, 1996. The reproductive tactics of dace in central Siberia: evidence for temperature regulation of the spatio-temporal variability of its life history. *Journal of Fish Biology* [online]. **48**(6), 1074-1087 [cit. 2021-04-17]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01805.x
- MANN, R. H. K., 1996. Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. *Hydrobiologia* [online]. **323**(3), 223-235 [cit. 2021-04-12]. ISSN 0018-8158. Dostupné z: doi:10.1007/BF00007848 **(review)**

- MAYR, Ernst, 1963. *Animal species and evolution*. 1st. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. ISBN 9780674865327.
- MAYR, Ernst, 1999. *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. 1st. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. ISBN 9780674862500.
- MAYRINCK, D., P. M. BRITO a O. OTERO, 2014. Review of the osteology of the fossil fish formerly attributed to the genus + Chanoides and implications for the definition of otophysan bony characters. *Journal of Systematic Palaeontology* [online]. **13**(5), 397-420 [cit. 2020-07-06]. ISSN 1477-2019. Dostupné z: doi:10.1080/14772019.2014.893260
- MEIER, Joana Isabel, David Alexander MARQUES, Catherine Elise WAGNER, Laurent EXCOFFIER, Ole SEEHAUSEN a Deepa AGASHE, 2018. Genomics of Parallel Ecological Speciation in Lake Victoria Cichlids. *Molecular Biology and Evolution* [online]. **35**(6), 1489-1506 [cit. 2021-05-01]. ISSN 0737-4038. Dostupné z: doi:10.1093/molbev/msy051
- MILLS, C. A., 1981a. The Spawning of Roach *Rutilus rutilus* (L.) in a Chalk Stream. *Aquaculture Research* [online]. **12**(2), 49-54 [cit. 2020-12-16]. ISSN 1355-557X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2109.1981.tb00009.x
- MILLS, Chris A., 1981b. Egg population dynamics of naturally spawning dace, *Leuciscus leuciscus* (L.). *Environmental Biology of Fishes* [online]. **6**(2), 151-158 [cit. 2021-04-12]. ISSN 0378-1909. Dostupné z: doi:10.1007/BF00002778
- MUIR, A. M., P. VECSEI a C. C. KRUEGER, 2012. A Perspective on Perspectives: Methods to Reduce Variation in Shape Analysis of Digital Images. *Transactions of the American Fisheries Society* [online]. **141**(4), 1161-1170 [cit. 2021-04-26]. ISSN 0002-8487. Dostupné z: doi:10.1080/00028487.2012.685823
- MULROONEY, M. a E. FAHY, 1985. Hybridisation among Three Cyprinid Species in a Co Dublin Reservoir. *The Irish Naturalists' Journal*. **21**(11), 470-472. ISSN 00211311.
- NEAVES, William B. a Peter BAUMANN, 2011. Unisexual reproduction among vertebrates. *Trends in Genetics* [online]. **27**(3), 81-88 [cit. 2021-04-21]. ISSN 01689525. Dostupné z: doi:10.1016/j.tig.2010.12.002(review)
- NEFF, Nancy A. a Gerald R. SMITH, 1979. Multivariate Analysis of Hybrid Fishes. *Systematic Zoology* [online]. **28**(2), 176-196 [cit. 2021-04-24]. ISSN 00397989. Dostupné z: doi:10.2307/2412521
- NOSIL, Patrik, Luke J. HARMON a Ole SEEHAUSEN, 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **24**(3), 145-156 [cit. 2021-04-25]. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2008.10.011
- NZAU MATONDO, B., A. B. NLEMVO, M. OVIDIO, P. PONCIN a J. C. PHILIPPART, 2007. Fertility in first-generation hybrids of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and silver bream, *Blicca bjoerkna* (L.). *Journal of Applied Ichthyology* [online]. **0**(0), 071003000621008- [cit. 2021-04-06]. ISSN 0175-8659. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0426.2007.00915.x
- NZAU MATONDO, B., M. OVIDIO, J. C. PHILIPPART a P. PONCIN, 2008c. Mating patterns of first-generation hybrids of the roach, *Rutilus rutilus* (L.), and the silver bream, *Blicca bjoerkna* (L.). *Journal of Ethology* [online]. **26**(1), 179-183 [cit. 2021-04-06]. ISSN 0289-0771. Dostupné z: doi:10.1007/s10164-007-0039-y
- NZAU MATONDO, B., M. OVIDIO, J. C. PHILIPPART a P. PONCIN, 2011. Reproductive behaviour and sexual production in the first-generation hybrids of roach *Rutilus rutilus* L. × common bream *Abramis brama* L. *Journal of Applied Ichthyology* [online]. **27**(3), 859-867 [cit. 2021-03-30]. ISSN 01758659. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0426.2010.01603.x
- NZAU MATONDO, Billy, Michaël OVIDIO, Jean Claude PHILIPPART a Pascal PONCIN, 2013. Spawning behaviour and mating success in hybrids of silver bream (*Blicca bjoerkna* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) in an experimental environment. *Animal Biology* [online]. **63**(2), 119-130 [cit. 2021-04-10]. ISSN 1570-7555. Dostupné z: doi:10.1163/15707563-00002399
- NZAU MATONDO, Billy, Michaël OVIDIO, Jean-Claude PHILIPPART a Pascal PONCIN, 2008a. Sexual maturity, reproductive behaviour and fertility in the first-generation hybrids of *Blicca bjoerkna* L. x *Abramis brama* L. *Cybiurn* [online]. Paříž: Soc Francaise D Ichtyologie, **32**(2), 286-289 [cit. 2021-04-08]. ISSN 0399-0974. Dostupné z: http://hdl.handle.net/2268/24960
- NZAU MATONDO, Billy, Michaël OVIDIO, Jean-Claude PHILIPPART a Pascal PONCIN, 2012. A comparative study of sexual product quality in F1 hybrids of the bream *Abramis brama* × the silver bream *Blicca bjoerkna*. *Fisheries Science* [online]. **78**(6), 1173-1178 [cit. 2021-04-06]. ISSN 0919-9268. Dostupné z: doi:10.1007/s12562-012-0564-7
- NZAU MATONDO, Billy, Michaël OVIDIO, Pascal PONCIN, Tampwo Alain KAKESA, Lunkayilakio Soleil WAMUINI a Jean-Claude PHILIPPART, 2007. Hybridization success of three common European cyprinid species, *Rutilus rutilus*, *Blicca bjoerkna* and

- Abramis brama and larval resistance to stress tests. *Fisheries Science* [online]. **73**(5), 1137-1146 [cit. 2020-12-16]. ISSN 0919-9268. Dostupné z: doi:10.1111/j.1444-2906.2007.01445.x
- NZAU MATONDO, Billy, Michaël OVIDIO, Pascal PONCIN a Jean-Claude PHILIPPART, 2010. Eco-ethological characteristics of two natural hybrids of *Abramis brama* (L.) from the River Meuse basin. *Environmental Biotechnology*. Polsko: University of Warmia and Mazury in Olsztyn, **2010**(62), 42-52. ISSN 1734-4964.
- NZAU MATONDO, Billy, Michaël OVIDIO, Pierre VANDEWALLE a Jean-Claude PHILIPPART, 2008b. Morphological recognition of artificial F1 hybrids between three common European cyprinid species: *Rutilus rutilus*, *Blicca bjoerkna* and *Abramis brama*. *Acta Zoologica Sinica* [online]. **54**(1), 144-565 [cit. 2021-04-09]. ISSN 0001-7302. Dostupné z: <https://orbi.uliege.be/handle/2268/34303>
- OVIDIO, Michaël, Jean-Claude PHILIPPART, Billy Nzau MATONDO a Pascal PONCIN, 2009. Hybridization behaviour between two common European cyprinid fish species – silver bream, *Blicca bjoerkna* and common bream, *Abramis brama* – in a controlled environment. *Animal Biology* [online]. **59**(1), 97-108 [cit. 2021-04-07]. ISSN 1570-7555. Dostupné z: doi:10.1163/157075609X417125
- PASCO-VIEL, Emmanuel, Cyril CHARLES, Pascale CHEVRET, Marie SEMON, Paul TAFFOREAU, Laurent VIRIOT, Vincent LAUDET a Johannes JAEGGER, 2010. Evolutionary Trends of the Pharyngeal Dentition in Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysi). *PLoS ONE* [online]. **5**(6) [cit. 2020-07-05]. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0011293
- PATRICIA HERNANDEZ, L., Nathan Craig BIRD a Katie Lynn STAAB, 2007. Using zebrafish to investigate cypriniform evolutionary novelties: functional development and evolutionary diversification of the kinethmoid. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* [online]. **308**(5), 625-641 [cit. 2020-07-07]. ISSN 15525007. Dostupné z: doi:10.1002/jez.b.21166
- PETRTÝL, Miloslav, Lukáš KALOUS a Devrim MEMİŞ, 2014. Comparison of manual measurements and computer-assisted image analysis in fish morphometry. *TURKISH JOURNAL OF VETERINARY AND ANIMAL SCIENCES* [online]. **38**, 88-94 [cit. 2021-04-26]. ISSN 13000128. Dostupné z: doi:10.3906/vet-1209-9
- PITTS, C. S., D. R. JORDAN, I. G. COWX a N. V. JONES, 1997. Controlled breeding studies to verify the identity of roach and common bream hybrids from a natural population. *Journal of Fish Biology* [online]. **51**(4), 686-696 [cit. 2020-12-16]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1997.tb01991.x
- PONCIN, P., J. C. PHILIPPART a J. C. RUWET, 1996. Territorial and non-territorial spawning behaviour in the bream. *Journal of Fish Biology* [online]. **49**(4), 622-626 [cit. 2021-04-07]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00059.x
- PONCIN, Pascal, Christel TERMOL, Billy Nzau MATONDO, Jean-Claude PHILIPPART a Patrick KESTEMONT, 2010. Behavioural Study of Polyandrous Spawning in *Blicca bjoerkna* Under a Controlled Environment. *Folia Zoologica* [online]. **59**(3), 257-266 [cit. 2021-04-06]. ISSN 0139-7893. Dostupné z: doi:10.25225/fozo.v59.i3.a6.2010
- REISEBERG, Loren H. a Jonathan F. WENDEL, 1994. Introgression and Its Consequences in Plants: 0-19-506917-X.
- THOMPSON, John D. *Harrison, R. G. (ed.). Hybrid Zones and the Evolutionary Process* [online]. Vol. 7. 1. Oxford University Press, s. 70-109 [cit. 2021-04-20]. ISBN 1010-061X. ISSN 1010-061X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1420-9101.1994.7050631.x(review)
- RHEINBERGER, Veronika, Rudolf HOFER a Wolfgang WIESER, 1987. Growth and habitat separation in eight cohorts of three species of cyprinids in a subalpine lake. *Environmental Biology of Fishes*. **18**(3), 209-217. ISSN 0378-1909. Dostupné z: doi:10.1007/bf00000360
- RIEHL, Rüdiger, Robert A. PETZNER a Klaus ZANGER, 2002. Die Eier Heimischer fische Rapfen oder Scheid-*Aspius aspius* (Linnaeus,1758)(cyprinidae). *Österreichs Fischerei*. **55**(55), 275-281.
- SCRIBNER, Kim T., Kevin S. PAGE a Meredith L. BARTRON, 2001. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* [online]. **10**(3), 293-323 [cit. 2020-04-13]. ISSN 09603166. Dostupné z: doi:10.1023/A:1016642723238(review)
- SCHULTZ, R. Jack, 1969. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost poeciliopsis (poeciliidae) and other vertebrates. *The American Naturalist*. The University of Chicago press, **103**(934), 605-619. ISSN 00030147.
- SCHULTZ, R. Jack, 1980. Role of Polyploidy in the Evolution of Fishes. LEWIS, Walter H., ed. *Polyploidy* [online]. Boston, MA: Springer US, s. 313-340 [cit. 2021-04-20]. ISBN 978-1-4613-3071-4. Dostupné z: doi:10.1007/978-1-4613-3069-1\_17(review)

- SIBBING, F. A., J. W. M. OSSE a A. TERLOUW, 1986. Food handling in the carp (*Cyprinus carpio*): its movement patterns, mechanisms and limitations. *Journal of Zoology* [online]. **210**(2), 161-203 [cit. 2020-07-06]. ISSN 09528369. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-7998.1986.tb03629.x
- SOLOMON, D. J., 1977. A review of chemical communication in freshwater fish. *Journal of Fish Biology* [online]. **11**(4), 363-376 [cit. 2021-05-04]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1977.tb04130.x
- SPIVAK, E.G., 1987. Peculiarities of reproduction of white bream, *Blicca bjoerkna*, in Bys of Kakhovka Reservoir. *Voprosy Ichtologii*. **1**, 101-105. ISSN 0042-8752.
- STOLBUNOVA, V. V., V. V. PAVLOVA a Y. V. KODUKHOVA, 2021. Asymmetric hybridization of roach *Rutilus rutilus* and common bream *Abramis brama* in controlled backcrosses: Genetic and morphological patterns. *Biosystems Diversity* [online]. **28**(4), 376-383 [cit. 2021-03-30]. ISSN 2520-2529. Dostupné z: doi:10.15421/012048
- STRAUSS, R. E. a F. L. BOOKSTEIN, 1982. The Truss: Body Form Reconstructions in Morphometrics. *Systematic Biology* [online]. **31**(2), 113-135 [cit. 2021-04-26]. ISSN 1063-5157. Dostupné z: doi:10.1093/sysbio/31.2.113
- SWINNEY, G. N. a T. F. COLES, 1982. Description of two hybrids involving silver bream, *Blicca bjoerkna* (L.), from British waters. *Journal of Fish Biology* [online]. **20**(2), 121-129 [cit. 2021-04-08]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1982.tb03913.x
- SZLACHCIAK, Jolanta a Ewa STRAKOWSKA, 2010. Morphological characteristics and variation of rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) from the Łuknajno Lake. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation*. **3**.
- TAKÁCS, Péter, Zoltán VITÁL, Árpád FERINCZ, Ádám STASZNY a Nicholas S FOULKES, 2016. Repeatability, Reproducibility, Separative Power and Subjectivity of Different Fish Morphometric Analysis Methods. *PLOS ONE* [online]. **11**(6) [cit. 2020-11-17]. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0157890
- TAO, Wenjing, Lei YANG, Richard L. MAYDEN a Shunping HE, 2019. Phylogenetic relationships of Cypriniformes and plasticity of pharyngeal teeth in the adaptive radiation of cyprinids. *Science China Life Sciences* [online]. **62**(4), 553-565 [cit. 2020-07-04]. ISSN 1674-7305. Dostupné z: doi:10.1007/s11427-019-9480-3
- TARKAN, A. S., 2006. Reproductive ecology of two cyprinid fishes in an oligotrophic lake near the southern limits of their distribution range. *Ecology of Freshwater Fish* [online]. **15**(2), 131-138 [cit. 2020-11-29]. ISSN 0906-6691. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00133.x
- TOSCANO, Benjamin J., Domitilla PULCINI, Brian HAYDEN, Tommaso RUSSO, Mary KELLY-QUINN a Stefano MARIANI, 2010. An ecomorphological framework for the coexistence of two cyprinid fish and their hybrids in a novel environment. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **99**(4), 768-783 [cit. 2020-12-16]. ISSN 00244066. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8312.2010.01383.x
- TREER, Tomislav a Andrea KOLAK, 1994. The research in fish genetics in Croatia and former Yugoslavia. *Ribarstvo*. **52**(1), 17-31. ISSN 1330\_061X.
- TSIGENOPOULOS, Costa S., Petr KOTLÍK a Patrick BERREBI, 2002. Biogeography and pattern of gene flow among *Barbus* species (Teleostei: Cyprinidae) inhabiting the Italian Peninsula and neighbouring Adriatic drainages as revealed by allozyme and mitochondrial sequence data. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **75**(1), 83-99 [cit. 2021-04-21]. ISSN 00244066. Dostupné z: doi:10.1046/j.1095-8312.2002.00007.x
- UZAR, Tomasz, Wojciech ANDRZEJEWSKI a Jerzy KOZAK, 2019. Morphology of the inferior pharyngeal bones of white bream (*Blicca bjoerkna*) in River Warta. *Anatomia, Histologia, Embryologia* [online]. **48**(2), 142-148 [cit. 2021-04-09]. ISSN 03402096. Dostupné z: doi:10.1111/ahe.12422
- VAN DER SLUIJS, Inke, Tom J.M VAN DOOREN, Kees D HOFKER, Jacques J.M VAN ALPHEN, Rike B STELKENS a Ole SEEHAUSEN, 2008. Female mating preference functions predict sexual selection against hybrids between sibling species of cichlid fish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **363**(1505), 2871-2877 [cit. 2020-07-09]. ISSN 0962-8436. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.2008.0045
- VETEŠNÍK, L., K. HALAČKA, I. PAPOUŠEK, J. MENDEL a A. ŠIMKOVÁ, 2009. The first record of a natural hybrid of the roach *Rutilus rutilus* and nase *Chondrostoma nasus* in the Danube River Basin, Czech Republic: morphological, karyological and molecular characteristics. *Journal of Fish Biology* [online]. **74**(7), 1669-1676 [cit. 2021-05-03]. ISSN 00221112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02220.x

- VRIJENHOEK, Robert C., 1998. Animal Clones and Diversity. *BioScience* [online]. **48**(8), 617-628 [cit. 2021-04-21]. ISSN 00063568. Dostupné z: doi:10.2307/1313421(**review**)
- W.MENZEL, Bruce, 1976. Biochemical systematics and evolutionary genetics of the common shiner species group. *Biochemical Systematics and Ecology* [online]. **4**(4), 281-293 [cit. 2021-04-25]. ISSN 03051978. Dostupné z: doi:10.1016/0305-1978(76)90052-1
- WALTER, Emil, 1913. Unsere Süßwasserfische : eine Übersicht über die heimische Fischfauna nach vorwiegend biologischen und fischereiwirtschaftlichen Gesichtspunkten. In: *Biodiversity Heritage Library* [online]. Leipzig: Quelle & Meyer [cit. 2021-05-03]. Dostupné z: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/10028107>
- WANG, Ian. J. a Kyle SUMMERS, 2010. Genetic structure is correlated with phenotypic divergence rather than geographic isolation in the highly polymorphic strawberry poison-dart frog. *Molecular Ecology* [online]. **19**(3), 447-458 [cit. 2021-04-25]. ISSN 09621083. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04465.x
- WASKO, Adriane P., Cesar MARTINS, Claudio OLIVIERA a Fausto FORESTI, 2003. Non-destructive genetic sampling in fish. An improved method for DNA extraction from fish fins and scales. *Hereditas* [online]. **138**(3), 161-165 [cit. 2021-04-25]. ISSN 0018-0661. Dostupné z: doi:10.1034/j.1601-5223.2003.01503.x
- WEDEKIND, Claus, 1996. Lek-Like Spawning Behaviour and Different Female Mate Preferences in Roach (*Rutilus Rutilus*). *Behaviour* [online]. **133**(9-10), 681-695 [cit. 2020-11-29]. ISSN 0005-7959. Dostupné z: doi:10.1163/156853996X00422
- WETTERSTRAND, Kris A., 2020. DNA Sequencing Costs: Data from the NHGRI Genome Sequencing Program. *National Human Genome Research Institute* [online]. [cit. 2021-04-25]. Dostupné z: [www.genome.gov/sequencingcostsdata](http://www.genome.gov/sequencingcostsdata)
- WHEELER, Alwyne, 1978b. Hybrids of bleak, *Alburnus alburnus*, and chub, *Leuciscus cephalus* in English rivers. *Journal of Fish Biology* [online]. **13**(4), 467-473 [cit. 2021-04-13]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1978.tb03456.x
- WHEELER, Alwyne Cooper a Valerie DU HEAUME, 1969. *Fishes of the British Isles and North-West Europe*. 1. Londýn: Melbourne Macmillan. ISBN 0333059557.
- WHEELER, Alwyne a Keith EASTON, 1978a. Hybrids of chub and roach (*Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*) in English rivers. *Journal of Fish Biology* [online]. **12**(2), 167-171 [cit. 2020-10-29]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1978.tb04161.x
- WITKOWSKI, Andrzej, Jan KOTUSZ, Krzysztof WAWER, Jacek STEFANIAK, Margin POPIOŁEK a Jan BŁACHUTA, 2015. A Natural Hybrid of *Leuciscus leuciscus* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) (Osteichthyes: Cyprinidae) from the Bystrzyca River (Poland). *Annales Zoologici* [online]. **65**(2), 287-293 [cit. 2021-04-08]. ISSN 0003-4541. Dostupné z: doi:10.3161/00034541ANZ2015.65.2.010
- WOOD, A. B. a D. R. JORDAN, 1987. Fertility of roach x bream hybrids, *Rutilus rutilus* (L.) x *Abramis brama* (L.), and their identification. *Journal of Fish Biology* [online]. **30**(3), 249-261 [cit. 2020-12-12]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.1987.tb05750.x
- WYATT, P. M. W., C. S. PITTS a R. K. BUTLIN, 2006. A molecular approach to detect hybridization between bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Journal of Fish Biology* [online]. **69**(1), 52-71 [cit. 2020-04-29]. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01104.x
- YAKOVLEV, V.N., Yu SLYNKO, I.G. GRECHANOV a Eugene KRYSANOV, 2000. Distant hybridization in fish. *Journal of Ichthyology*. **40**, 298-311. ISSN 1555-6425.
- ZHOU, Li, Yang WANG a Jian-Fang GUI, 2000. Genetic Evidence for Gonochoristic Reproduction in Gynogenetic Silver Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as Revealed by RAPD Assays. *Journal of Molecular Evolution* [online]. **51**(5), 498-506 [cit. 2021-04-20]. ISSN 0022-2844. Dostupné z: doi:10.1007/s002390010113
- ZOLOTOVA, Anna O. a Yuri Ph KARTAVTSEV, 2018. Analysis of sequence divergence in redfin (*Cypriniformes*, *Cyprinidae*, *Tribolodon*) based on mtDNA and nDNA markers with inferences in systematics and genetics of speciation. *Mitochondrial DNA Part A* [online]. **29**(7), 975-992 [cit. 2021-04-25]. ISSN 2470-1394. Dostupné z: doi:10.1080/24701394.2017.1404040