

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ochrana životního prostředí



Jiří Štefko

Ekologie rybích společenstev v okolí přehradních nádrží: struktura habitatů, migrace
a potravní vztahy

Ecology of fish communities around the dam reservoirs: habitat structure, migration,
and trophic relationships

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: RNDr. Petra Horká, Ph.D.

Praha, 2025

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou 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, 30. dubna 2025

Poděkování

Děkuji za pomoc školitelce paní RNDr. Petře Horké, Ph.D., za cenné rady, komentáře, kontrolu této bakalářské práce a čas, který mi věnovala. Děkuji také své rodině, která mi byla oporou a motivovala mě ve psaní této práce.

Abstrakt

Přehradní nádrže značně zasahují do přírodních ekosystémů a celkově mění charakter toků. Ovlivňují nejen fyzikální a chemické vlastnosti vodních toků, ale i strukturu a složení společenstev ryb a bezobratlých živočichů. Cílem práce bylo popsat vliv přehradních nádrží na společenstva ryb v tocích, s důrazem na přítoky přehradních nádrží, a to jak z hlediska habitatových změn, tak i ekologických vztahů ve společenstvech. Nepůvodní druhy využívají habitaty přehradní nádrže a v době třecích či potravních migrací obsazují přilehlé toky, čímž dochází k prostorové i potravní konkurenci s původními druhy.

Konkurence mezi reofilními a eurytopními narušuje stabilitu průvodních rybích společenstev v přítocích, což přispívá k dlouhodobému poklesu biodiverzity a funkční integrity těchto ekosystémů. Mezi nejběžnější druhy migrující z přítoku do nádrží, a tedy i druhy s největším potenciálem ohrožovat původní populace druhů ryb v přítocích patří zástupci čeledi kaprovitých ryb. Jedná se například o plotici obecnou, ouklej obecnou nebo jelce proudníka jež mohou svým potravním oportunistem nebo podobnými potravními nároky ohrožovat původní druhy, zejména pstruha obecného a lipana podhorního. V tomto ohledu je významným dluhem i bolen dravý, který hojně využívá přítoky ke tření a sběru potravy, a může ohrožovat původní druhy zejména vlivem predace. Přestože existují dostupné údaje o prostorových nárocích a migracích těchto druhů do přítoků, jejich dopady na trofickou strukturu společenstev nebyly dosud uspokojivě řešeny a vyžadují další pozornost. Ta by měla být věnována také způsobům, jak zlepšit, nebo alespoň udržet stabilní populace reofilních druhů v těchto antropogenně zasažených habitatech.

Klíčová slova: přehradní nádrže, řeky, sladkovodní ryby, přehrady, stabilní izotopy, potravní sítě

Abstract

Dams significantly disrupt natural river ecosystems and change the character of streams. They affect not only the physical and chemical properties of watercourses, but also the structure and composition of fish and invertebrate communities. The aim of the thesis was to describe the impact of dams on fish communities in streams, both in terms of habitat changes and ecological relationships in communities.

Non-native species occupy reservoir habitats and migrate into adjacent streams during spawning or feeding migrations, resulting in spatial and feeding competition with native riverine fish. Competition between rheophilic and eurytopic species disrupts the stability of fish communities in tributaries, contributing to the long-term decline in biodiversity and the functional integrity of these ecosystems. Among the most common migrants from tributaries to reservoirs, and therefore the species with the greatest potential to threaten native populations, are cyprinids. These include species such as the common roach, bleak, and dace, which pose a risk to native species, especially brown trout and European grayling through their trophic opportunism or overlapping dietary requirements. In this regard, the predatory cyprinid *asp* widely uses tributaries for both spawning and foraging, and can threaten native fish species mainly due to predation.

Although the data on the spatial requirements and migratory behavior of these species are available, their impacts on the trophic dynamics of stream communities have not yet been satisfactorily addressed and require further attention. This should also be devoted to ways to improve, or at least maintain stable populations of rheophilic species in the anthropogenically affected habitats.

Keywords: dam reservoirs, rivers, freshwater fish, dams, stable isotopes, food webs

Obsah

1 Úvod	7
2 Struktura habitatů	9
2.1 Změny říčních habitatů	9
2.2 Vliv eutrofizace	11
2.3 Vliv přehradních nádrží na společenstva ryb a vodních bezobratlých	15
3 Migrace ryb	18
4 Potravní vztahy	27
4.1 Využití potravy	27
4.2 Potravní nabídka a její využití ve fragmentovaných úsecích toku	27
4.3 Potravní ekologie ryb	29
4.4 Využití izotopů v potravní ekologii ryb	31
5 Přehled nejvýznamnějších druhů ryb a jejich ekologických nároků	38
6 Závěr	41
7 Seznam literatury	43

1 Úvod

Sladkovodní ekosystémy patří mezi nejvíce pozměněné ekosystémy na Zemi. Mezi nejzásadnější vlivy patří zejména znečištění, zatížení živinami a toxickými látkami, výstavba přehrad a s nimi spojené regulace toků a klimatické změny (Carpenter et al., 2011; Freeman et al., 2003; Aarts et al., 2004; Dudgeon et al., 2006). V důsledku těchto změn došlo zejména v rozvinutých regionech ke změně struktury společenstev ryb a ostatních vodních živočichů a ke značné ztrátě biodiverzity sladkovodních ekosystémů (Xie 2003; Dudgeon et al., 2006).

Z hlediska rozsahu a dopadu vedla výstavba přehrad spolu s regulací toků k nevýraznějším zásahům do struktury a funkce říčních ekosystémů (Freeman et al., 2003; Aarts et al., 2004; Dudgeon et al., 2006). Dnes se předpokládá, že celosvětově je přehradami a regulovanými toky ovlivněna více než polovina řek (Nilsson et al., 2005), což vedlo k vymizení či snížení početnosti mnoha druhů ryb, a celkovým změnám struktury společenstev ryb. K nejzásadnějším příčinám patří nejen samotné přerušení migračních cest ryb, ale i dopady související se strukturálními změnami habitatů (Aarts et al., 2004; Musil et al., 2012; Duncan and Lockwood, 2001).

V případě populací sladkovodních ryb patří degradace stanovišť, technické úpravy koryta a změny režimu proudění mezi nejvýraznější změny vedoucí k narušení struktury rybích společenstev a úbytku nebo vyhynutí původních druhů říčních ryb v regulovaných řekách (Ward and Stanford, 1995; Duncan and Lockwood, 2001; Chamapagne et al., 2022). Populace druhů, které se v takto narušených ekosystémech udržely jsou následně ohrožovány populacemi druhů, které se nově ustanovily jako součást lentického společenstva přilehlých nádrží. Tyto druhy, které nově osidlují přehradní nádrže obvykle těží ze strukturálně nových stanovišť a často dále přispívají k neschopnosti rezidentních (v řece původních) druhů ryb udržet životaschopné populace prostřednictvím kompetice o potravu a prostor nebo prostřednictvím predace (Moyle and Light, 1996; Beaty et al., 2009). to ve výsledku snižuje početnost původních druhů a druhovou diverzitu ve společenstvech. V současné době lze předpokládat, že počet přehrad a jiných systémů vedoucích k zadržení vody se v budoucnu zvýší v důsledku změn klimatu a zvýšených požadavků na vodu (Freeman et al., 2003). Proto je velmi důležité zkoumat ekologické procesy probíhající v takto změněném říčním prostředí.

Vodní nádrž je uměle vytvořený prostor na vodním toku, který vzniká jeho přehrazením. Vodní nádrže jsou stavěny z důvodu zadržení vody při povodních, slouží jako zásobárna pitné vody, k výrobě elektrické energie, vyrovnávání průtoku vody v toku, zavlažování a často slouží také

k rekreačním účelům. Přehrazení toků mění abiotické i biotické podmínky, fyzikální parametry a dynamiku řeky i charakter přilehlých biotopů. Úpravy toku související se vznikem přehradní nádrže zcela zásadně zasahují do režimu vodního toku, dochází k sekundárnímu vytvoření podmínek stojatých vod v tekoucích vodách, zmírnění rychlosti proudění vody, změnám splaveninového a tepelného režimu a dalším následkům. Tyto změny ve vysoké míře ovlivňují také biotu v původním toku, v případě rybích společenstev mají nejzásadnější dopady související se samotným přerušением migračních cest (Musil et al., 2012), ale zásadní jsou i tyto sekundární změny habitatů.

Cílem mé bakalářské práce je popsat vliv přehradních nádrží na společenstva ryb v tocích s důrazem na zdrojové toky nad přehradními nádržemi. Kromě samotného přehledu změn habitatů jsem se zaměřil na interakce, které probíhají ve společenstvech ryb v souvislosti s přítomností přehradních nádrží, a to zejména, k jakým interakcím dochází tam kde se setkávají populace původních říčních ryb s populacemi ryb žijících v nádrži. Hlavním cílem práce bylo popsat současné znalosti o těchto procesech a jejich pozadí, zejména na českých přehradních nádržích a popsat aspekty narušení těchto ekosystémů v širších souvislostech, jako je prostorová a potravní kompetice různých druhů ryb, ovlivnění potravních sítí a migračního chování ryb. Součástí práce je popis využití stabilních izotopů v potravní ekologii ryb, jelikož tyto metody jsou v současnosti nejběžněji používanými při hodnocení trofických změn ve společenstvech a dále s nimi chci pracovat v navazující diplomové práci.

2 Struktura habitatů

2.1 Změny říčních habitatů

V posledních desetiletích se chemická kvalita vody ve velkých evropských řekách výrazně zlepšila. Obnova rybí fauny však nepostupuje odpovídajícím způsobem. To je způsobeno především ztrátou stanovišť jak v hlavních říčních korytech, tak v jejich nivách a sníženou hydrologickou konektivitou mezi nimi. Na tento problém se zaměřila studie Aarts et al. (2004), která zkoumala, jak regulace řek ovlivňuje strukturu rybího společenstva v Evropských tocích: Rhône, Dunaj, Rýn a Mába. Druhy ryb byly klasifikovány na základě preference habitatů v tocích, způsobu reprodukce, využívané potravy a zařazení do národních červených seznamů. V silně regulovaných řekách lze stále rozeznat sukcesní gradient ve struktuře rybího společenstva navazující na příčné překážky, který má určitou podobnost s gradientem vyskytujícím se v přirozených řekách. Aarts et al. (2004) zjistili, že antropogenní vlivy působí na různé druhy ryb nerovnoměrně, mnohem více klesl počet druhů adaptovaných na specifické říční podmínky (reofilní ryby) než počty druhů s širšími ekologickými nároky (generalisté, eurytopní druhy). Reofilní druhy ryb se staly vzácnými, protože jejich lotická reprodukční stanoviště jsou vážně poškozena, fragmentována výstavbou jezů a přehradních nádrží nebo jsou pro tyto druhy ryb nedosažitelná. Někdy tato stanoviště zcela chybí. Vzácnými se staly i limnofilní druhy ryb, hlavně v důsledku eutrofizace. Eurytopní druhy ryb se naopak staly dominantními ve všech zkoumaných tocích. Bohatství a rozmanitost druhů tak celkově klesá se snižující se hydrologickou konektivitou v záplavových říčních územích.

Aarts et al. (2003) předložily ekologickou charakteristiku rybích zón a rybích společenstev na řekách Doubs, Rýn a Mába. Ryby z této studie byly klasifikovány podle životních strategií národních červených seznamů ohrožených druhů, analýz citlivosti druhů ryb na degradaci prostředí a indexu pro eurytopii. Zjistili, že v těchto řekách se po proudu snižuje podíl reofilních druhů ve společenstvech a zvyšuje se počet limnofilních a eurytopních druhů ryb. Na dolním toku se také snižuje podíl zoobentivorních a perifytiovorních druhů ryb a zvyšuje se podíl zooplanktivorních a býložravých druhů ryb. V silně ovlivněných řekách, jako je například Rýn, jsou původní rybí zonace prakticky nerozeznatelné v důsledku přemnožení eurytopních druhů, které se dokáží adaptovat na pozměněné podmínky antropogenně degradovaných řek. Tyto řeky tak nesplňují kritéria ekologické integrity, tj. stav, kdy je v ekosystému udržováno složení a funkční vztahy odpovídající přírodní biodiverzitě. Druhová rozmanitost ve zmíněných řekách se zvyšuje po proudu od pstruhové zóny, kde řeky mají menší průtok a vysokou rychlost proudění, přes lipanové a parmové pásmo až po pásmo cejnové, kde řeky mají značný průtok a pomalé rychlostní proudění. Dále po proudu v plátýsovém pásmu, blízko vyústění do moře, druhová rozmanitost ryb klesá. Nejvíce druhů

ryb, které jsou v červených seznamech se vyskytovalo ve pstruhovém pásmu, naopak nejméně jich bylo v pásmu cejnovém.

Vytvořením přehradní nádrže se mění rychlost proudění a procesy sedimentace. Více se usazuje organická hmota, živiny a detrit, to má vliv na růst bentických bezobratlých a dostupnost potravy v substrátu. Stojatá voda v přehradních nádržích vytváří lepší podmínky pro rozvoj řas, což vede ke zvýšené produkci planktonu, který je základem potravního řetězce pro lentická rybí společenstva. Přehradní nádrž z hlediska potravy lze rozdělit na litorální zónu, která je obohacena o suchozemský organický materiál a pelagickou zónu, která je na potravu chudší (Scmutz et al., 2001; Tognetti et al., 2012; Van Deurs et al., 2013).

S antropogenními změnami říčních habitatů souvisí také změny v ukládání sedimentu. V tocích nad nádrží dochází ke vzduť vody, které ovlivňuje rychlost proudění zvyšuje sedimentaci a snižuje přísun organického materiálu. Tím dochází k poklesu diverzity bentických organismů a ke změně poměru autochtonních a alochtonních zdrojů materiálu (Nakano et al., 2001; Hayden et al., 2015). Rybí společenstva směřují ke generalističtějším trofickým strategiím, nebo se snaží čerpat potravu z autochtonní produkce (Jardine et al., 2005; Kiljunen et al., 2006). V rychle tekoucích vodách se vyskytují reofilní druhy ryb jako je lipan nebo vranka, které díky vzduť vody ustupují rybám tolerantním k pomalejšímu proudění (Aarts et al., 2004; Musil et al., 2012).

Zvýšený přísun jemných částic sedimentu ze suchozemských a vodních zdrojů ovlivněných lidskou činností má negativní dopad na vodní ekosystémy i rybí společenstva (Kemp et al., 2011). Zvýšené ukládání sedimentu působí negativně zejména na larvální a juvenilní stádia ryb. Zanášení jemným sedimentem způsobuje zamezení přístupu kyslíku k vyvíjejícím se jikrám a larválním stádiím, na což jsou obzvláště citlivé hlavně lososovité ryby. Sekundárně dochází také k zaplísnění jiker vlivem nedostatku kyslíku a zvýšení toxických látek nesených sedimentem. Z hlediska juvenilních, ale i adultních stádií ryb má zvýšené množství sedimentu vliv také na základ potravní nabídky v tocích, kdy nedostatek kyslíku související s rozkladem látek v sedimentech ohrožuje rozvoj společenstev bentických bezobratlých. Převládají tak druhy lépe adaptované na nedostatek kyslíku (larvy pakomárů, máloštetinací) a celková potravní nabídka je ochuzena jak druhově, tak i z hlediska abundance (Kemp et al., 2011).

Studie Musila et al. (2012) zkoumala kvantitativní a kvalitativní vztahy mezi příčnými překážkami, tj. jezy, přehradami a dalšími stavbami, které způsobují narušení konektivity toku a strukturou společenstev ryb v tekoucích vodách na území České republiky. Výzkum byl prováděn na 54 místech 33 řek různé velikosti povodí Labe, Dunaje a Odry od lokalit téměř

nedotčených člověkem po silně ovlivněné. Celkem bylo uloveno 27596 jedinců juvenilních ryb 35 druhů. Nejpočetnějšími reofilními druhy ryb napříč těmito systémy byly například jelec tloušť (*Squalius cephalus*), hrouzek obecný (*Gobio gobio*), parma obecná (*Barbus barbus*), ostroretka stěhovavá (*Chondrostoma nasus*), bolen dravý (*Leuciscus aspius*), a jelec jesen (*Leuciscus idus*). Nejčastějšími eurytopními druhy byly ouklej obecná (*Alburnus alburnus*), plotice obecná (*Rutilus rutilus*), okoun říční (*Perca fluviatilis*), střevlička východní (*Pseudorasbora parva*) a cejn velký (*Abramis brama*). Limnofilní druhy byly zaznamenány pouze příležitostně například perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*), lín obecný (*Tinca tinca*) a karas obecný (*Carassius carssius*) (Musil et al., 2012). Příčné překážky, kam patří i přehradní nádrže jsou nejrelevantnějším ukazatelem meziroční přeměny struktury populace druhů ryb. Bylo také zjištěno, že s rostoucím počtem překážek a se zkracující se vzdáleností mezi nimi, se snižuje množství reofilních druhů ryb. To dokládá zcela zásadní význam příčných překážek na tocích na strukturu a početnost populací ryb v tekoucích vodách.

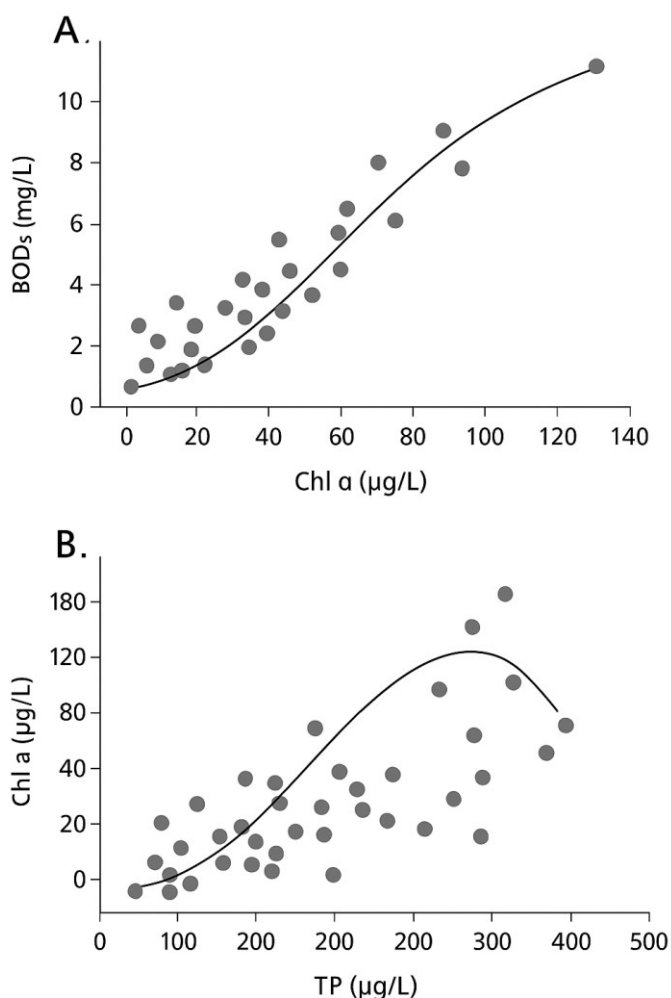
Cílem studie Horkého et al. (2013) bylo otestovat použitelnost společenstev generačních tříd juvenilních a adultních ryb pro hodnocení ekologické kvality na základě vzorků z celé České republiky. Studie zjistila, že hodnoty Evropského rybího indexu mladých a dospělých jedinců byly pozitivně vzájemně souvislé, což naznačuje, že vzorkování stejně starých jedinců je indexem záložným na dospělých srovnatelné. Mladí jedinci zatěžují hodnoty Evropského rybího indexu méně, ale i dospělí jedinci vedou v některých případech k nižším hodnotám Evropského rybího indexu, což naznačuje značnou narušenost celého říčního systému. Relativní rozdíly mezi hodnotami Evropského rybího indexu generačních tříd mladých jedinců a hodnoty Evropského rybího indexu dospělých jedinců vykazují normální rozdělení a naznačují, že neexistují žádná zjiřitelná systematická zkreslení způsobená podmínkami prostředí nebo intenzitou odběru vzorků. Na Labi byly naměřeny nižší hodnoty Evropského rybího indexu generačních tříd mladých ryb. Bylo zjiřtĚno, že v delřím časovĚm období byly pozorovány zjevnĚ zmĚny ve spoleĚenstvech dospĚlých ryb. Toto naznaćuje, že se ryby v Labi dořívají vysokĚho vĚku nebo jsou zde pravidelnĚ vysazovány, což je pravdopodobnĚjší.

2.2 Vliv eutrofizace

Toky jsou ćasto zasařeny eutrofizací, jejíž dopad závisí na konkrĚtním říćním systĚmu (Smith et al., 1999; Dodds, 2006.; Dodds, 2007; Dodds et al., 2007). Typickým dĚsledkem eutrofizace je vysoká rychlost respirace a s ní související vĚkyvy v množství rozpuřtĚného kyslíku. ZvĚšená produktivita vede k nárĚstu řasovĚho spolećenstva, mikroorganismĚ a metabolické aktivity celĚho spolećenstva autotrofnĚ i heterotrofnĚ organismĚ (Heiskary et al., 2015). NĚkterĚ živiny, jako napřĚklad dusićnany nebo amoniak vykazují přĚmou toxicitu (Miltner et al., 1998),

nicméně i zvýšené ukládání sedimentu má zásadní dopad na ryby, jelikož má výrazný vliv na přežívání jiker a vývoj juvenilních stádií ryb (Kemp et al., 2011).

Eutrofizace je také úzce spojena se zákalem a stíněním, ovlivňuje kvalitu vody a celkový biologický stav ekosystému. Heiskary et al. (2015) zjistily, že u řek, v jejichž okolí dominují lesy a mokřady, má přebytek živin nižší dopady na ekosystémy. To je způsobeno tím, že lesy a mokřady fungují jako filtry, které zachycují přebytek živin dříve, než vstoupí do vodních ekosystémů a snižují tak negativní dopady eutrofizace. Jak je vidět na Obr. 1, s množstvím koncentrace chlorofylu-a narůstá biochemická spotřeba kyslíku (BOD_5). Koncentrace celkového fosforu (TP – Total Phosphorus) má do určitých hodnot koncentrace pozitivní vliv na rozvoj řasového společenstva, jak naznačují hodnoty chlorofylu-a, nicméně nad určitou hodnotu (300 $\mu\text{g/L}$) se tento jev projevuje spíše negativně, kdy další zvyšování koncentrace fosforu způsobují pokles koncentrace chlorofylu-a.



Obrázek 1 (převzato z Heiskary et al., 2015, upraveno)

Obrázek 1 znázorňuje v grafu A porovnání koncentrací chlorofylu-a (Chl a) v $\mu\text{g/L}$ a pětidenní biologickou spotřebu kyslíku (BOD_5) v mg/L . V grafu B znázorňuje porovnání koncentrací chlorofylu-a (Chl a) v $\mu\text{g/L}$ a celkového fosforu (TP) v $\mu\text{g/L}$. Z obrázku 1 lze vyčíst, že čím vyšší je koncentrace chlorofylu-a tím vyšší je biochemická spotřeba kyslíku. Koncentrace chlorofylu-a v závislosti na fosforu byla nejvyšší, když fosforu bylo $300 \mu\text{g/L}$ (Heiskary et al., 2015).

V rámci ČR se zabýval vlivem eutrofizace na říční systémy Langhammer (2010). Cílem studie bylo popsat kvalitu vody a určit kritické oblasti v povodí řeky Labe, od které by bylo možno stanovovat zlepšování kvality povrchových vod (referenční monitoring). Byly vybrány tři parametry popisující znečištění: biologická spotřeba kyslíku, chemická spotřeba kyslíku a dusičnany. Výzkum zjistil výrazný pokles znečištěných toků v povodí Labe. Toků zařazených do nejlepších tříd jakosti vody rychle přibývá, ale jejich podíl je stále malý. Bylo také zjištěno, že v tocích s nízkým průtokem vody nebylo dosaženo zvýšení kvality vody, a to zejména v důsledku zemědělské činnosti.

Nádrže, na tocích obvykle přispívají ke zhoršení eutrofizace vod. Studie Vaška et al. (2023) ověřila vhodnost šupin plotice obecné jako potenciálních indikátorů znečištění živinami v nádržích a ukázala, že měření ^{15}N v šupinách ryb může být citlivým bioindikátorem antropogenních vstupů dusíku z povodí do vodních ekosystémů. V rámci studie byly analyzovány hodnoty stabilních izotopů dusíku a uhlíku (izotopy ^{15}N a izotopy ^{13}C). Plotice obecná (*Rutilus rutilus*) je druh ryby, který se běžně vyskytoval ve všech 22 zkoumaných nádržích po celé České republice, v popisované studii byl mezi nimi i Orlík, Lipno a Švihov. Pro každou nádrž byly vypočítány průměrné hodnoty $\text{NO}_3\text{-N}$, celkového fosforu a chlorofylu zprůměrováním sezónních vzorků. Tato data byla použita v následných analýzách. Plotice jsou všežravci, kteří mají relativně malý domácí okrsek (Baade et al., 1998) a využívají širokou škálu potravních zdrojů, jako je zooplankton, korýši, larvy hmyzu, měkkýši, makrofyta, řasy a detritus.

Hodnoty izotopů ^{15}N u plotic se mezi nádržemi lišily až o 15 ‰ a byly pozitivně korelovány s procentem zemědělské půdy v povodích nádrží. Výsledky regresní analýzy ukázaly, že mezi využíváním zemědělské půdy a hodnotami izotopů ^{15}N u plotic existuje významný vztah. Tento vztah naznačuje, že plotice v nádržích s povodím neovlivněným zemědělstvím by měly střední hodnotu izotopů ^{15}N 5,2 ‰. Předpokládalo se, že plotice se zcela živí rostlinnou potravou (tj. shání potravu na druhé trofické úrovni). Naopak hodnoty izotopů ^{13}C se mezi studovanými nádržemi lišily o 8 ‰ a nesouvisely s proměnnými využití území povodí ani s primární produkcí v nádržích, měřenou hladinami chlorofylu-a. Absence vztahů mezi hodnotami izotopů ^{13}C a proměnnými byla vysvětlena rozdíly ve strategiích shánění

potravy plotic (litorální versus pelagické) mezi nádržemi, nebo rozdílnými vlivy autotrofních a heterotrofních procesů souvisejících s eutrofizací na výchozí hodnoty izotopů ^{13}C . Studie prokázala potenciál rybích šupin poskytovat informace o integrovaných vlivech člověka na krajinu. Výchozí hodnoty izotopů ^{15}N ukázaly, že průměrné hodnoty izotopů ^{15}N anorganického dusíku v nádržích neovlivněných zemědělstvím by se měly pohybovat v rozmezí $-0,1$ až $+3,1$ ‰. Protože jsou plotice všežravci může se jejich trofická pozice ve studovaných nádržích lišit, o necelou jednu trofickou úroveň, v závislosti na podílu rostlin a bezobratlých v jejich potravě (Vašek et al., 2023).

Biologické procesy spojené s eutrofizací, jako je zvýšený růst řas a produkce metanu, mohou mít kontrastní účinky na hodnoty izotopů ^{13}C konzumentů. To může vysvětlovat, proč nebyl nalezen žádný průkazný vztah mezi proměnnými využití půdy nebo hodnotami chlorofylu-a v nádrži a hodnotami izotopů ^{13}C (Vašek et al., 2023).

Kromě toho nelze vyloučit, že by variabilita potravní strategie plotice mezi různými nádržemi mohla maskovat potenciální účinek zvýšené primární produkce na hodnoty izotopů ^{13}C . Hodnoty izotopů ^{13}C rybích šupin tedy nemusí být vhodnými indikátory pro mezisystémová porovnání úrovní primární produkce a dopadů eutrofizace mezi jednotlivými systémy (Vašek et al., 2023).

Studie Roussel et al. (2014) hodnotila antropogenní vstupy dusíku do dvou různých říčních ekosystémů pomocí hodnocení izotopů ^{13}C a ^{15}N v šupinách juvenilních lososů obecných (*Salmo salar*). Výzkum probíhal na řece Teno ve Finsku a řece Scorff ve Francii. Výsledky měření ukázaly, že během 40 let se na řece Teno množství rozpuštěného anorganického dusíku nezvýšilo. Naopak, na řece Scorff se množství rozpuštěného anorganického dusíku zvýšilo za stejnou dobu čtyřnásobně. Na řece Scorff byla zjištěna korelace hodnoty izotopů ^{13}C a rozpuštěného anorganického dusíku, ale na řece Teno nebyly ve vzájemném vztahu. Takové výsledky naznačují, že eutrofizace vodního prostředí vede ke změně primární produkce tohoto ekosystému, který se projevil i u ryb.

Podobná studie proběhla i na Labi a Vltavě Semerád et al. (2021). Zaměřená byla na polyfluorované alkylové látky (PFAS), které trvale ohrožují životní prostředí a na vztahy mezi koncentracemi PFAS ve svalové tkáni ryb a poměry izotopů ^{15}N a ^{13}C . Zjistilo se, že koncentrace PSFAF se pozitivně zvyšovala po proudu řek a pozitivně korelovala s izotopy ^{15}N . Naopak s izotopy ^{13}C korelovala negativně. I tato studie naznačila, že chemické vlastnosti znečišťujících látek a jejich interakce s trofickými vztahy mohou ovlivnit celá rybí společenstva.

Přestože se trofické interakce ve společenstvech používají již dlouhou dobu, stále existují mezery v našem chápání vlivů antropogenních faktorů prostředí a eutrofizace na trofické

interakce ve společenstvech říčních ryb a hodnocení jejich vlivů je stále nedostatečné. Horká et al. (2023) zkoumali poměr stabilních izotopů uhlíku ^{13}C a dusíku ^{15}N u eurytopních a reofilních druhů ryb k hodnocení celkové trofické niky, trofické pozice druhů a ke zjištění, jak variabilita prostředí spojená se zatížením živinami ovlivňuje individuální niky ryb a celkovou trofickou strukturu společenstev. Podle této studie, která hodnotila trofické charakteristiky rybích společenstev na řece Vltavě a Labi, odráží trofická struktura společenstev degradaci biotopů a znečištění způsobené antropogenní činností. Velikosti potravních nik byly výrazně vyšší pro eurytopní druhy ryb než pro ryby reofilní, což lze předpokládat vzhledem k nižším nárokům těchto ryb na prostředí ale i potravní nabídku. Reofilní druhy ryb zabíraly vyšší trofické pozice, navzdory užšímu izotopickému prostoru, což ukazuje, že reofilní druhy ryb využívají zdroje, které jsou obohaceny o izotopy ^{15}N , jako jsou například suchozemští bezobratlí (náletový hmyz). Velikost izotopových nik jednotlivých druhů vrůstá s množstvím celkového fosforu, ale je negativně ovlivněna koncentracemi dusičnanů a amoniaku. Byla také nalezena negativní souvislost mezi spotřebou kyslíku a mírou trofické diverzity, a také mezi spotřebou kyslíku a ukazatelem hustoty a shlukování druhů. To značí, že spotřeba kyslíku je významným faktorem, který ovlivňuje trofickou strukturu společenstev ryb, pravděpodobně v souvislosti s dopadem nepříznivých koncentrací kyslíku, amoniaku a dusičnanů na potravní nabídku bezobratlých živočichů v těchto říčních systémech. Množství živin a trofické zatížení výrazně ovlivňuje trofické niky druhů, což naznačuje, že eutrofizace má zcela zásadní dopad nejen na jednotlivé druhy, ale i celkovou trofickou strukturu společenstev.

2.3 Vliv přehradních nádrží na společenstva ryb a vodních bezobratlých

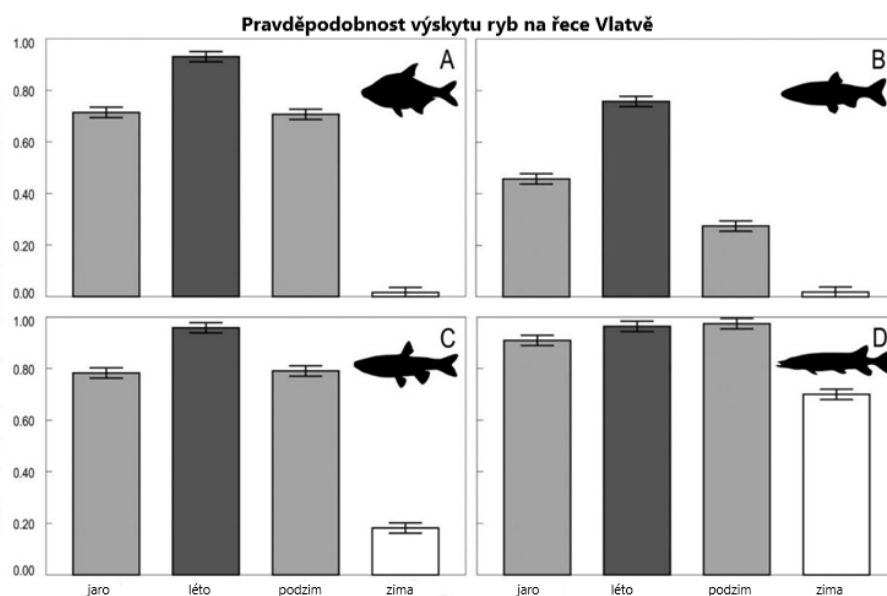
Přehradní nádrže v České republice byly nejvíce budovány ve 20. století. V České republice je nejvíce přehrazená řeka Vltava. Této soustavě přehrad se říká Vltavská kaskáda. První přehradou Vltavské kaskády je přehrada Lipno nacházející se v horském prostředí Šumavy. Lipenská přehrada je unikátní hlavně svojí rozlohou, která je největší nejen na Vltavě, ale i v celé České republice. Přehradní nádrže na Vltavě v minulosti vedly k extinkci některých druhů ryb, jako je např. losos obecný (*Salmo salar*) a placka pomořanská (*Alosa alosa*).

Vlivem přehradních nádrží na společenstva ryb ve zdrojových tocích se v České republice zabývaly zejména studie Hladík et al., 2003, Hladík et al., 2008, Pfauserová et al., 2019, Pfauserová et al., 2021, Pfauserová et al., 2022, Vašek et al., 2016, Slavík et al., 2023.

Přehradní nádrže mají odlišný teplotní a průtokový režim než řeky, což vede ke změnám početnosti a druhového složení společenstev, úbytku původních druhů ryb (Belmar et al., 2010; Meador et al., 2012; Feng et al., 2018) a také ke změně v chování ryb (Brink et al., 2018).

K odlišnostem dochází i při migraci a tření ryb. To je obvykle ovlivněno zejména průtokem, ale i teplotou vody a délkou světelného dne (Kennard et al., 2007; Musil et al., 2012; Mims et al., 2013; Vander Zanden et al., 2016). Průtokový a teplotní režim tak může mít značný vliv na společenstva ryb zejména v době potravních nebo rozmnožovacích migrací, kdy může docházet k zesílení potravní konkurence nebo predace (Cucherousset et al., 2007; Závorka et al., 2017). K nejvýraznějším migracím ryb z přehrad do přítoků dochází v létě, zatímco v zimě se některé druhy ryb vracejí do přehrad, kde přezimují. Obvykle se jedná o nepůvodní druhy ryb, které za příznivých podmínek migrují do přítoků, aby využily místní zdroje potravy (Pfauserová et al., 2019; Pfauserová et al., 2021).

V přehradních nádržích se často stává dominantní rybou kapr obecný (*Cyprinus carpio*), což souvisí s migrací těchto ryb proti proudu (Vostradovský, 1974; Hladík et al., 2003; Šmejkal et al., 2017; Riley et al., 2018; Pfauserová et al., 2019). Příkladem druhu, který je vytlačován nepůvodními druhy z prostředí přilehlých přehradních nádrží je například pstruh obecný (*Salmo trutta*) (Öhlund et al., 2008, Pfauserová et al., 2021).



Obrázek 2 (převzato z Pfauserová et al., 2021, upraveno)

Obrázek 2 porovnává pravděpodobnost výskytu cejna velkého (A), jelce jesena (B), jelce tlouště (C) a štiky obecné (D) v řece Vltavě nad přehradní nádrží Lipno podle ročních období. Obrázek 2 ukazuje, že celkově nejmenší pravděpodobnost výskytu měl jelec jesen, pouze u štiky obecné byla pravděpodobnost výskytu celoročně vysoká. U cejna velkého, jelce jesena i jelce tlouště byla v zimě pravděpodobnost výskytu téměř nulová na opak v létě byla pravděpodobnost výskytu vysoká u všech čtyřech druhů ryb.

Studie Penczak et al. (1998), probíhající v letech 1985 až 1995 se zabývala rybími populacemi na řece Vartě v Polsku a na její přehradní nádrži Jeziorsko, která byla zprovozněna v roce 1986. První lokalita byla před přehradní nádrží, tedy proti proudu řeky. Druhá a třetí se nacházely za přehradou, tedy po proudu řeky. Lov ryb byl prováděn za pomoci eletrolovu z lodi. Mezi ulovené druhy patřily druhy litofilní: mihule potoční (*Lampetra planeri*), jelec tloušť (*Squalius cephalus*), bolen dravý (*Leuciscus aspius*), ouklejka pruhovaná (*Alburnides bipunctatus*), parma obecná (*Barbus Barbus*), druhy litofytofilní: jelec proudník (*Leuciscus leuciscus*), jelec jesen (*Leuciscus idus*), cejnek malý (*Blicca bjoerkna*), okoun říční (*Perca fluviatilis*), ježdík obecný (*Gymnocephalus cernuus*), druhy fytofilní: štika obecná (*Esox lucius*), plotice obecná (*Rutilus rutilus*), perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*), slunka obecná (*Leucaspis delineatus*), lín obecný (*Tinca tinca*), ouklej obecná (*Alburnus alburnus*), cejn velký (*Abramis brama*), karas obecný (*Carassius carssius*), karas zlatý (*Carassius auratus*), kapr obecný (*Cyprinus carpio*), piskoř pruhovaný (*Misgurnus fossilis*), sekavec písečný (*Cobitis taenia*), sumec velký (*Silurus glanis*), koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*), koljuška devítiostrná (*Pungitius pungitius*), candát obecný (*Sander ucioperca*), druhy psamofilní: hrouzek obecný (*Gobio gobio*), mřenka mramorovaná (*Neomacheilus barbalutus*), druh ostrakofilní: hořavka duhová (*Rhodeus sericeus*), pelagofilní druh: mník jednovousý (*Lota lota*), a do zvláštní skupiny byl zařazen úhoř říční (*Anguilla Anguilla*).

Penczak et al. (1998), zjistili že největší změna v zastoupení druhů, a to až u 19 druhů, byla zaznamenána na místě pod přehradní nádrží. Litofilní druhy se vždy vyskytovaly v místě řeky před nádrží. Za přehradní nádrží však po roce 1989 téměř vymizely. Množství litofilní druhů a pelagofilních druhů se za celých 10 let nezměnilo. Tyto druhy byly však v místech měření po celou dobu vzácné. Podoustev říční (*Vimba vimba*), která byla v těchto lokalitách dříve velmi hojná, vymizela úplně nejen z řeky Varty, ale také v z Visly a Dyje (Backiel. 1985). V oblasti přehradní nádrže Jeziorsko prakticky vyhynula i ostroretka stěhovavá (*Chondrostoma nasus*) (Penczak. 1969). Úhoř říční byl naposledy chycen v roce 1991 a mník jednovousý v roce 1994. K prvním migracím druhů z přehradní nádrže do přítoků došlo na jaře roku 1992. Na jaře 1995 se tato migrace ještě zvětšila. Této migrace se účastnili především plotice obecná (*Rutilus rutilus*), okoun říční (*Perca fluviatilis*) a cejn velký (*Abramis brama*).

Studie Lenhardta et al. (2009) sledovala změny biotické integrity celého rybího společenstva od roku 1955 do roku 2000 na přehradní nádrži Medjuvsje v Srbsku. Vzorky z ryb k posouzení změn v přehradě byly odebrány v letech 1955, 1984, 1991 a 2000. Ryby byly rozděleny podle zdroje potravy, místa rozmnožování, místa stanoviště, jestli jsou původní nebo nepůvodní a z hlediska jejich tolerance k prostředí. V roce 2000 se v přehradní nádrži vyskytovaly ryby, které se zde v roce 1955 nevyskytovaly – jedná se o sumečka amerického (*Ameiurus*

nebulosus), slunečnici pestrou (*Lepomis gibbosus*), karase obecného (*Carassius carssius*), karase stříbřitého (*Carassius auratus gibelio*), střevličku východní (*Pseudorasbora parva*) a amura bílého (*Ctenopharyngodon idella*). Tyto ryby se řadí mezi tolerantní, bentické a všežravé druhy. Dařilo se eurytopním rybám jako je plotice obecná. Převládaly litofilní ryby, kam se řadí cejn siný (*Ballerus ballerus*). Naopak ubyly reofilní ryby jako je drsek větší (*Zingel zingel*), rybožravé ryby jako je štika obecná. Tím bylo zjištěno, že úbytek reofilních, fytofilních a piscivorních druhů ryb nesouvisel jen s výstavbou přehradní nádrže ale i s jejím stářím (Lenhardt et al., 2009).

Ve studii Johnson et al. (2008) kvantitativně testovali hypotézu, že přehradní nádrže usnadňují šíření invazních vodních druhů v oblasti Velkých jezer. Ukázalo se, že u přehradních nádrží je větší pravděpodobnost invazních druhů než u přírodních jezer, přičemž přehradní nádrže podporují více invazních druhů současně. Odhalili také, že přehradní nádrže zvyšují riziko invaze do přírodních jezer, protože zmenšují vzdálenost mezi vodní plochou, kde už invaze proběhla a vodní plochou kde invaze ještě neproběhla. Jedním z dalších důvodů šíření je vysazování nepůvodních druhů do přehradních nádrží za účelem rybolovu (Brito et al., 2020).

3 Migrace ryb

Migrace ryb jsou pravidelně opakující se přesuny mezi různými prostředími (Lucas et al., 2001; Dugatkin, 2018;). Sezónní migrace ryb jsou nejčastěji spojené s hledáním vhodných míst ke tření, ale také s vyhledáním potravy (L'Abée-Lund et al., 1987; Brönmark et al., 2014; Mouchlianitis et al., 2021).

Hladík et al. (2003) prováděli během jarního a letního období let 2000 až 2002 výzkum migrace ryb mezi vodní nádrží Římov a jejím jediným přítokem, kterým je řeka Malše. V rámci výzkumu byly nainstalovány dvě sítě k odchytu ryb jedna chytající ryby plující po proudu a druhá plující proti proudu. Ve studii byly odloveny ryby 26 druhů z čeledí lososovitých (Salmonidae), kaprovitých (Cyprinidae), okounovitých (Percidae) a další druhy jako je štika obecná (*Esox lucius*), úhoř říční (*Anguilla Anguilla*), sumec velký (*Silurus glanis*) a sumeček americký (*Ameiurus nebulosus*). Přítokovou zónu preferovaly ryby jako je ouklej obecná (*Alburnus alburnus*), okoun říční (*Perca fluviatilis*), úhoř říční (*Anguilla Anguilla*) nebo jelec tloušť (*Squalius cephalus*). Ostatní druhy jako plotice obecná (*Rutilus rutilus*), ježdík obecný (*Gymnocephalus cernuus*) nebo candát obecný (*Sander ucioperca*) preferovaly otevřenou vodní nádrž. Zástupci lososovitých ryb, kteří byli pozorováni v přítokové části nádrže jako je pstruh obecný (*Salmo trutta*), pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*) a lipan podhorní (*Thymallus thymallus*) jsou pravidelně vysazováni rybáři do úseků Malše nad nádrží Římov.

Hladík et al. (2003) zjistili, že nejhojnější čeledí ryb migrujících z vodní nádrže do přítokové zóny byli kaprovití. Fenologicky první migrující rybou byl ve všech letech měření bolen dravý (*Leuciscus aspius*). Další takto migrující rybou byla plotice obecná (*Rutilus rutilus*). Migrace okounů nastala od dubna. Jelec tloušť (*Squalius cephalus*) migroval každoročně nejčastěji na přelomu dubna a května.

Během jarního tření může docházet k potravní konkurenci mezi generalisty žijícími v nádrži a reofilními rybami obývajícími toky. Například Hladík et al. (2004) zjistili, že kaprovité ryby, jako je například cejn velký (*Abramis brama*), kladou enormní množství jiker do přítoků nádrže a tím mohou juvenilní jedinci zásadně konkurovat původním reofilním druhům ryb jako je pstruh obecný. Tato studie zkoumala rybí společenstva na přehradní nádrži Římov a jejím přítoku řece Malší v letech 2000 až 2003. Bylo zjištěno, že na jaře kaprovité ryby migrují z důvodu tření do Malše. Ve sledovaném období se zvýšila migrace do řeky u cejnka malého (*Blicca bjoerkna*) a u cejna velkého (*Abramis brama*). U plotice obecné (*Rutilus rutilus*) a oukleje obecné (*Alburnus alburnus*) byla migrace z přehradní nádrže do řeky nižší z důvodu malého počtu dospělých ryb v nádrži. Juvenilní stádia generalistů pak využívala shodné zdroje potravy jako reofilní ryby (Specziár et al., 2009), kterým konkurovala. Mezi nádrží a jejím přítokem migruje z důvodu tření také bolen dravý (*Leuciscus aspius*), jehož migraci ovlivňuje výška vodní hladiny v nádrži (Horký et al., 2017). I tento druh může potlačovat původní druhy ryb jako je pstruh obecný (*Salmo trutta*). Generalisté využívají potravu na vyšších i nižších trofických úrovních a prostorově odlišných stanovištích, čímž se stávají zdatnými potravními konkurenty (Polis et al., 1997). Mohou také významně ovlivnit početnost a složení organismů, které slouží jako potrava ryb, a tudíž i strukturu a stabilitu potravních sítí (Schindler et al., 2002).

Studie Pfauserové et al. (2022) zkoumala rozdíly v chování nepůvodních druhů ryb, tj. druhů ryb, které se zde začaly vyskytovat až po vybudování přehradní nádrže, ev. Byly vysazeny rybáři jako např. bolen dravý a původních druhů ryb. Ve své práci analyzovala vztahy mezi jejich migrací a variabilitou fyzikálních podmínek prostředí přehradní nádrže Lipno a jejím hlavním přítoku řece Vltavě. Sledování proběhlo u tří druhů ryb jejichž výskyt byl zaznamenán až po vybudování přehradní nádrže: bolen dravý (*Leuciscus aspius*), jelec jesen (*Leuciscus idus*) a cejn velký (*Abramis brama*) a dvou původních druhů: jelec tloušť (*Squalius cephalus*) a štika obecná (*Esox lucius*). Pozice ryb byly sledovány pomocí globálního pozičního systému (GPS) a radiovými vysílačkami v rybách.

Jak původní, tak nepůvodní druhy reagovaly na změny fyzikálních podmínek migrací mezi nádrží a jejím přítokem. U jednoho z původních druhů, kterým je jelec tloušť (*Squalius cephalus*), byla zaznamenána reakce na všechny sledované parametry, kterými byly délka

denního světla, výška vodní hladiny v přehradní nádrži a rozdíl teplot mezi přehradní nádrží a řekou. Naopak u štiky obecné (*Esox lucius*) nebyl zjištěn žádný vliv pozorovaných parametrů na její migraci, přestože tento druh migruje mezi říčními a přehradními stanovišti (Sandlund et al., 2016). Jedním z možných důvodů je dostatečná dostupnost zdrojů pro štika obecnou, jako jsou habitaty pro reprodukci, zdroje potravy, jak v nádržích, tak v přítokových biotopech. To způsobuje, že pohyb tohoto druhu mezi těmito dvěma biotopy je spíše náhodný (Pfauserová et al., 2022).

Výsledky studie celkově naznačují, že migrace ryb z nádrže byla primárně ovlivněna změnami v délce denního světla, zatímco reakce na další parametry byly specifické pro jednotlivé druhy, to znamená, že byla zaznamenána významná individuální variabilita v rámci druhů. Závěry uvedené ve studii Pfauserové et al. (2022) z přehradní nádrže Lipno odpovídají chování ryb v dalších typech prostředí.

Prodloužená fotoperioda byla nejčastějším faktorem ovlivňujícím migraci z nádrže do přítoku u všech sledovaných druhů kromě štiky. Synchronizace fyziologie a chování podle délky dne je obecným prediktorem migrace sladkovodních ryb bez ohledu na typ prostředí (Lucas et al., 2001). Prodloužená fotoperioda signalizuje nadcházející reprodukci u druhů, které se třou na jaře a začátkem léta (Maitland et al., 1992; Kottelat et al., 2007). Například migrace jelce tlouště (*Squalius cephalus*) přes rybí přechody významně souvisela s prodlouženou fotoperiodou, což ukazuje na zvýšené úsilí dosáhnout míst tření (Lucas et al., 1998, Lucas et al., 2000).

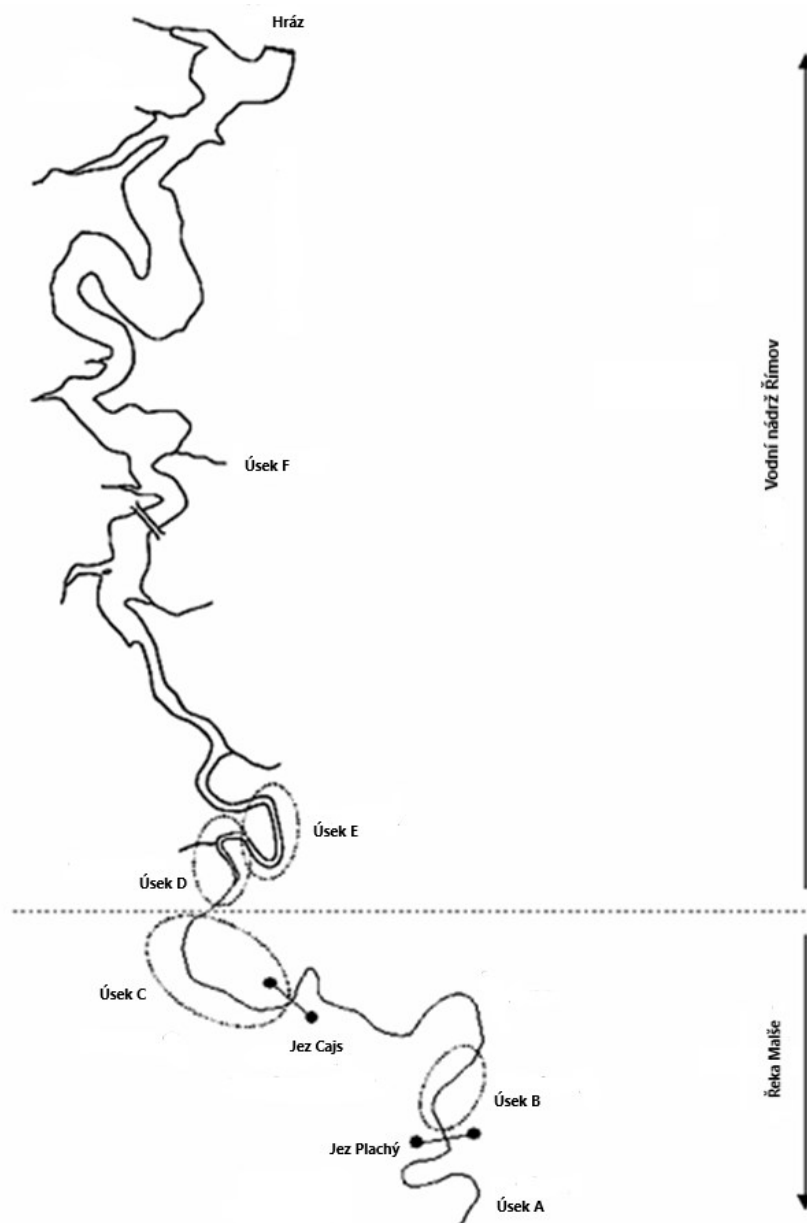
U nepůvodních druhů ryb, to znamená ryb nově žijících v nádrži, byly změny parametrů v nádrži spojeny s migrací do přítoku; dva nepůvodní druhy bolen dravý (*Leuciscus aspius*) a jelec jesen (*Leuciscus idus*) reagovaly na změnu výšky hladiny, zatímco cejn velký (*Abramis brama*) reagoval na teplotu. Výsledky naznačují, že migrace ryb z nádrže do přítoků byla vysoce druhově specifická a že změny environmentálních parametrů v nádrži hrály klíčovou roli v motivaci ryb k migraci. Naproti tomu migrace v řece a její délka jsou určeny vnitřními podmínkami, jako je průtok (Pfauserová et al., 2021). Bolen dravý (*Leuciscus aspius*) a plotice obecná (*Rutilus rutilus*) ovlivňují společenstva v řekách nad nádržemi do kterých migrují (L'Abée-Lund et al., 1987; Hladík et al., 2003; Hladík et al., 2008).

Pfauserová et al. (2019) zkoumali periodickou migraci ryb mezi nádrží a přítokem. Bolen je rybožravá kaprovitá ryba, která byla do Lipna uměle vysazena rybáři. V této studii bylo po dobu pěti let zkoumáno 25 jedinců bolena dravého, kteří byli radiolokačně označeni. Tato studie probíhala na horním toku řeky Vltavy, vlévající se na okraji Národního parku Šumava

do přehradní nádrže Lipno. Studijní oblast zahrnovala 30 km říčního toku Vltavy a 15 km Lipenské přehrady. Oblast byla sledována lodí v průměru jednou za 14 dní.

Z označených 25 jedinců bolena dravého jich 9 nebylo po označení nalezeno. Zbýlých 16 ryb bylo dále analyzováno. Bylo zjištěno, že bolen migruje do Vltavy primárně kvůli tření v jarních měsících. V létě a na podzim se ryby zdržují na rozhraní řeky a nádrže a všechny se vrací do Lipenské přehradní nádrže k přezimování z důvodu poklesu teploty vody ve Vltavě. (Pfauserová et al., 2019). Tato studie ukazuje, že nepůvodní predátoři využívají nádrže k zimování, ale krmí se a třou se v přítocích.

Studie Hladíka et al. (2008) zkoumala rybí společenstva ve vodní nádrži Římov, která leží na Řece Malši v Jižních Čechách. Odběr vzorků pro studii začal v roce 2000 a byly porovnány se studií Vostradovské et al. (1983), která zkoumala řeku Malši ještě před výstavbou vodní nádrže a se studií Kubečky et al. (1990). Výzkum byl proveden na třech úsecích řeky z šesti míst označených na obrázku 3. První úsek značen jako A byl přehradní nádrží nezasažený úsek řeky Malše nad jezem Plachý, v této části studie neprobíhala. Úsek B je část řeky Malše mezi jezy Plachý a Cajs, ani v této části nebyly vzorky pro tuto studii odebrány. Úsek C byla řeka Malše nad vodní nádrží, zde už výzkum probíhal. Dalším zkoumaným úsekem, značeným jako D, byla horní část vodní nádrže a posledním zkoumaným úsekem, značeným jako F, byla dolní část nádrže (Obrázek 3). Ryby byly rozděleny do dvou skupin, lotické a lentické druhy. Složení druhů ryb bylo porovnáváno mezi obdobími i mezi zkoumanými říčními úseky.



Obrázek 3 (převzato z Hladík et al., 2008, upraveno)

Výsledky Vostradovské et al. (1983) hodnotící společenstva ryb v letech 1976 až 1978 ukázaly, že v řece měly převahu tyto druhy ryb: jelec tloušť (*Squalius cephalus*), jelec proudník (*Leuciscus leuciscus*), pstruh obecný (*Salmo trutta*), parma obecná (*Barbus Barbus*). Druhové složení ryb se změnilo brzy po napuštění vodní nádrže a měnilo se i v průběhu let (Hladík et al., 2008).

V letech 1984 až 1986 převažoval okoun říční (*Perca fluviatilis*). Dalšími hojnými druhy byly: plotice obecná (*Rutilus rutilus*) a jelec tloušť (*Squalius cephalus*), který zde jako jediný druh vytrval. Zatímco okoun početně dominoval v horní části vodní nádrže a v řece nad vodní nádrží, plotice početně dominovala v dolní části vodní nádrže (Hladík et al., 2008).

V roce 2000 dominovaly ve vodní nádrži kaprovité druhy ryb, především plotice obecná, cejn velký (*Abramis brama*) a ouklej obecná (*Alburnus alburnus*). Okoun říční již nebyl dominantní rybou ani v nádrži, ani v přítoku do přehrady. Dominantní rybou se i v přítoku stala plotice. Některé lotické druhy ryb například střeve potoční (*Phoxinus phoxinus*) zcela vymizely (Hladík et al., 2008).

Ve studii Vaška et al. (2016) byly zkoumány vodní nádrže Římov, Želivka, Vír a Vranovská přehrada. Na každé nádrži byl odběr proveden na třech až čtyřech lokalitách podél toku proti proudu. Nejnižší odběrné místo se nacházelo v blízkosti hráze, poslední a nejvyšší zkoumané místo bylo na přechodu do přehradní nádrže. Lov ryb v každé hloubce a na každém místě odběru probíhal pomocí tří bentických a tří pelagických sítí na nádržích od odpoledních hodin do rána. Úlovky byly identifikovány podle druhů, spočítány a změřeny.

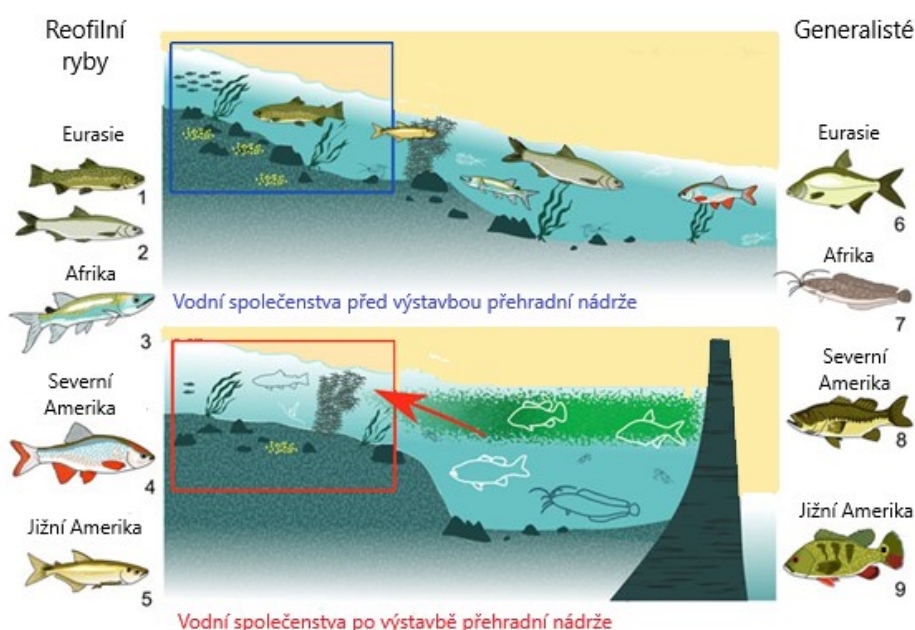
Studie Vaška et al. (2016) zjistila, že ve všech čtyřech nádržích byly dominantní ryby z čeledi kaprovitých a okounovitých. Nejvíce rozšířenými druhy byly například cejn velký, ouklej obecná (*Alburnus alburnus*), plotice obecná (*Rutilus rutilus*), okoun říční (*Perca fluviatilis*) a candát obecný (*Sander lucioperca*). Původní reofilní druhy ryb jako jelec proudník (*Leuciscus leuciscus*), jelec tloušť (*Squalius cephalus*) a podoustev říční (*Vimba vimba*) tvořily pouze zanedbatelnou část úlovku. Největší objem biomasy ryb byl v místech, kde se řeky vlévaly do nádrží a snižoval se po proudu až k hrázi, kde byl objem biomasy ryb nejnižší. Biomasa v pelagických sítích klesala směrem k hrázi, zatím co bentická biomasa narůstala. To dokazuje, že větší objem biomasy ryb byl zachycen v pelagických sítích. Se snižováním biomasy klesalo množství cejna velkého, ale naopak vzrostlo množství biomasy okouna říčního. Biomasa plotice obecné v pelagických sítích klesala po proudu směrem k hrázi, zatím co v bentických sítích se objem biomasy plotice obecné nezměnil. Ježdík obecný byl zachycen v bentických sítích a jeho biomasa výrazně klesala směrem k hrázi.

Brönmark et al. (2014) tvrdí, že kaprovité ryby migrují s cílem snížit riziko predace nebo kvůli shánění potravy. Brodersen et al. (2008) tvrdí, že kaprovité ryby migrují z důvodu nižšího výskytu predátorů a dostupnosti potravy z nádrží do řek na podzim. Běžný kaprovitý druh, jako je plotice obecná (*Rutilus rutilus*), vykazuje větší sklon k této migraci.

Studie Slavíka et al. (2023) porovnávala tělesnou teplotu ryb v přehradní nádrži Lipno a v jejím hlavním přítoku řece Vltavě, dále zkoumala vztah mezi tělesnou teplotou cejna velkého a jeho migraci. V době měření od května 2014 do září 2015 bylo pozorováno, že 28 jedinců migruje mezi řekou a přehradní nádrží, 13 cejnů migrovalo pouze v řece a jeden zůstal celý výzkum v přehradní nádrži. Bylo zjištěno, že jedinci v přehradní nádrži dosáhli nejvyšší tělesné teploty v červnu, zatímco ryby migrující v rámci řeky měly nejvyšší tělesnou teplotu v srpnu.

V zimních měsících měly ryby v přehradní nádrži mírně nižší tělesnou teplotu oproti rybám v přítoku. Studie zjistila, že cejn velký migruje na vzdálenosti přibližně 30 km. Odhalila, že čím nižší byla tělesná teplota zkoumaných ryb, tím kratší byla vzdálenost migrace proti proudu. Tělesná teplota ryb však neměla žádný významný vliv na migraci po proudu.

Přehled Šmejkal et al. (2023) se zabýval lentickými druhy ryb, které jsou dominantní v přehradních nádržích a jejich konkurenčním nebo predačním vlivem na společenstva reofilních druhů ryb. Shrnuje současný stav ryb v přehradních nádržích, který je často řízen úmyslným či neúmyslným transportem ryb a migrací dominantních ryb z přehradních nádržích do přítoků.



Obrázek 4 (převzato z Šmejkal et al., 2023, ilustrace Z. Sajdllová, upraveno)

Přehradní nádrže tvoří stojatá nebo pomalu tekoucí vodní prostředí, jsou také hlubší než původní koryta řek. Na obrázku 4 jsou v modrém obdélníku znázorněny společenstva ryb před výstavbou přehradní nádrže a v červeném obdélníku společenstva ryb po výstavbě přehradní nádrže. Tyto obdélníky označují úsek řeky, který není přímo ovlivněn zvýšením hladiny vody, přesto se společenstvo mění v důsledku výstavby přehradní nádrže. Dále jsou na něm znázorněny vlivy životního prostředí na druhy ryb. Zelené tečkování naznačuje posun od litorální primární produkce, k produkci pelagické. Na obrázku 4 je také vidět změna druhů bezobratlých živočichů, kteří jsou potravou pro všežravé druhy ryb. Byly prozkoumány tyto druhy ryb: 1 pstruh obecný (*Salmo trutta*), 2 bolen dravý (*Leuciscus aspius*), 3 štička africká (*Hepsetus odoe*), 4 jelčik červenavý (*Cyprinella lutrensis*), 5 tetralka argentinská (*Oligosarcus*

hepsetus), 6 cejn velký (*Abramis brama*), 7 sumec rodu *Clarias*, 8 okounek pstruhový (*Micropterus salmoides*), 9 cichlida ocasooká (*Cichla ocellaris*) (Šmejkal et al., 2023). Další zdrojem jejich potravy je suchozemský hmyz (Mehner et al., 2005; Vašek et al., 2008).

Baumgartner et al. (2020) zkoumali ekologické účinky přehradních nádrží na stabilitu a druhové interakce rybích společenstev vlivem kolísání vodní hladiny. Přehradní nádrže byly rozděleny na zásobní nádrže, které akumulují hodně vody a průtokové nádrže. Předpokládal, že průtokové nádrže budou mít menší dopad na společenstva ryb než zásobní nádrže. Zjistili však, že rybí společenstva v průtokových nádržích jsou méně stabilní než v zásobních nádržích. To naznačuje, že absence variability ve výšce vodní hladiny negativně působí na migraci ryb, jejich reprodukci a přísun živin, které vyplývají z časově proměnlivé enviromentální heterogenity.

Říha et al. (2015) zkoumali stanoviště ryb v litorálních a pelagických vodách přehradní nádrže Římov. Analyzovali vliv přítomnosti predátorů a posun stanovišť u dominantních druhů jako je cejn velký, plotice obecná nebo ouklej obecná různých věkových skupin. Zjistili, že subadultní ryby preferovaly litorální zónu v noci, kde byla jejich abundance vyšší než během dne, v pelagické zóně se během dne téměř nevyskytovaly, ale v noci se jejich počet v pelagické zóně zvýšil, i když byl jejich počet stále menší než v zóně litorální. Dospělé ryby preferovaly pelagickou zónu během dne. Částečně pak migrovaly do litorální zóny během noci. Tyto migrace mezi těmito zónami byly ovlivněny faktory jako je přítomnost predátorů a dostupnost potravy.

Slavík et al. (2007) pozorovali na řece Labi migraci kaprovitých ryb ve vztahu k jejich množství. Ryby byly sledovány vysílačkami v období květen až červenec roku 2000. Bylo zkoumáno celkem 20 jedinců čtyř druhů kaprovitých ryb: jelec tloušť (*Squalius cephalus*), cejn velký (*Abramis brama*), cejnek malý (*Blicca bjoerkna*) a karas stříbřitý (*Carassius auratus gibelio*). Bylo zjištěno, že kaprovité ryby jsou aktivní v průběhu celého dne, pouze karas stříbřitý byl nejvíce aktivní v noci. Na začátku pozorování byly všechny ryby v místě ulovení, v červnu se v těchto místech vyskytoval pouze jelec tloušť a v červenci tuto oblast opustily všechny označené ryby.

Studie Slavíka et al. (2004) sledovala 55 jedinců karase stříbrného (*Carassius auratus gibelio*) podél horního toku řeky Labe po dobu 15 měsíců. Studie pozorovala denní pohyby ve třech různých typech stanovišť: hlavní kanál, plavební kanál a záplavové oblasti. Studie zjistila, že po proudu ryby migrovaly po celý rok, nejvíce na jaře. Migrace se zastavila, když sledované ryby narazily na záplavovou oblast, kde se usadily. V místech, kde voda v korytě řeky stagnovala, migrovaly ryby oběma směry. Migrace proti proudu jsou vzácné. Karas

stříbřitý (*Carassius auratus gibelio*) se vyznačuje takzvanou monosexuální populací a gynogenezí. To znamená, že se samice vytírají se samci jiných kaprovitých ryb, nevznikají však žádní kříženci pouze karasi stříbřití. Původním domovem karase stříbřitého bylo povodí řeky Dunaj (Vodinský et al., 1989).

Baade et al. (1998) zkoumali migraci dospělých jedinců plotice obecné (*Rutilus rutilus*). Jejich studie probíhala na řece Sprévě v Německu v letech 1994 a 1995. Bylo zjištěno, že plotice během dne zdolaly větší vzdálenost proti proudu a zdržovaly se u břehů. V noci se naopak pohybovaly směrem po proudu a zdržovaly se v místech se stojatou vodou.

4 Potravní vztahy

4.1 Využití potravy

Populace nepůvodních druhů, které se nově usadily v přehradních nádržích, jako je například cejn velký, plotice obecná, jelec proudník nebo ouklej obecná a jejich migrace do řek za potravou může vést k vytlačování původních druhů jako je pstruh obecný nebo lipan podhorní do malých potoků, jak ukázala studie Pfauserová et al. (2021). Pro reofilní druhy ryb jsou primární složkou potravy bentičtí bezobratlí a řasy (Vannote et al., 1980; Aarts et al., 2003; Bešta et al., 2015). V přehradních nádržích jsou však tyto zdroje potravy omezené, protože bentos je také zdrojem potravy všežravců (Agostinho et al., 1999; Moraes et al., 2021; Schleuter et al., 2008). Významným zdrojem potravy u reofilních ryb je také suchozemský hmyz (Mehner et al., 2005; Vašek et al., 2008). Reofilní druhy nejsou adaptovány na využití potravy v prostředí nádrže (Šmejkal et al., 2023), výskyt nepůvodních druhů v přítocích přehradních nádrží tak může ohrožovat potravní konkurencí původní druhy.

4.2 Potravní nabídka a její využití ve fragmentovaných úsecích toku

Rasmussen et al. (2009) zkoumal pomocí izotopů ^{13}C potravní migraci mladých lososů obecných (*Salmo salar*), žijících ve volném toku a žijících v části toku omezeného bariérami v řece Sainte-Marguerite v Quebecu. Hodnoceny byly izotopové odezvy vzorků ocasních ploutví juvenilních lososů, bezobratlých živočichů, nárostů (řasy), ale i obsah žaludků ryb. Zjistil, že mladí lososi se živí převážně bezobratlými živočichy jako jsou jepice nebo chrostíci. Studie zjistila, že v podélném gradientu říčního toku se zvyšovaly hodnoty izotopů ^{13}C u všech zkoumaných organismů. U mladých lososů byl tento nárůst menší oproti bezobratlým živočichům. Bezobratlí živočichové měli hodnoty izotopů ^{13}C stejné jako epilittické řasy. To dokazuje, že mladí lososi neloví bezobratlé živočichy jen na jednom místě, ale za svou kořistí migrují. Studie také zjistila, že mladí lososi, kteří nežijí v blízkosti překážek na toku více migrují za potravu oproti lososům žijícím v blízkosti bariér.

Potravní zdroje v tocích jsou značně variabilní a tomu se přizpůsobuje i využití potravního složení u ryb. Potrava ryb v potocích je obvykle řízena dostupností potravních zdrojů. Například Nakano et al. (2001) sledovali využití potravních zdrojů na potoce Horonai na ostrově Hokaido v Japonsku. U čtyř druhů lososovitých ryb: pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*), siven světloskvrný (*Salvevinus leucomaenis*), siven malma (*Salvelinus malma*) a losos masu (*Oncorhynchus masou*) a druhem vranky, kterou je vranka Nozasowa (*Cottus nozawae*). Na jaře, kdy je nižší dostupnost suchozemských bezobratlých živočichů se ryby zaměřují na vodní bezobratlé, v létě naopak převažují suchozemští bezobratlí živočichové. Rostlinný přísun potravy ryb je vyšší na jaře a na podzim, protože nejsou břehy toků zastíněny.

V důsledku výstavby přehrad na toku dochází k přerušení říčního kontinua. Vzniká umělé regulovaná řeka, kde se střídají úseky tekoucí a stojaté vody, což se projevuje i ve změnách parametrů toku a složením a fungováním říčních společenstev. Koncept diskontinuity (The Seriál discontinuity concept) teoreticky popisuje tyto změny v závislosti na tom, v jaké části řeky je tok přerušen (Stanford et al., 1983) a s nimi souvisí i změny v nabídce potravy a jejím využití.

V přirozených říčních systémech se plankton vyskytuje pouze v dolních tocích. Při přehrazení horního nebo středního toku však dochází nad i pod přehradou k vytvoření umělého lentického ekosystému, a tedy k vytvoření vhodných podmínek pro rozvoj planktonu i v těchto částech toku, což může mít výrazný vliv na ekosystémy (Stanford et al., 1983). Příkladem je ovlivnění složení funkčních potravních skupin společenstev bezobratlých a zvýšené množství planktonu u nádrží s horní výpustí do oblasti pod přehradou, kdy dochází k masivnímu nárůstu populací živočichů živících se planktonem (Ward et al., 1978).

Ward et al. (1978) uvedli, že v přítomnosti přehradních nádrží dochází ke změnám potravní nabídky v porovnání s úseky, které nejsou regulované. Společenstva jepic jsou početně bohatá zejména nad přehradními nádržemi, naopak společenstva chrostíků jsou početně bohatá na toku pod přehradními nádržemi. Pošvatky se v tocích pod přehradními nádržemi vyskytovaly tam, kde docházelo k výkyvům v průtocích při upouštění přehradních nádrží, ale tam kde byl odtok z přehradních nádrží konstantní se pošvatky vůbec nevyskytovaly, ačkoliv v neregulovaných částech toků se vyskytuje obvykle 5 až 10 druhů pošvatek. Skupina Diptera se vyskytovala v tocích pod přehradními nádržemi jak s horní, tak i se spodní výpustí. U nádrží s konstantním odpouštěním docházelo k rozvoji kořenících vodních rostlin, ačkoliv se obvykle na přirozených tocích v důsledku vyšší fluktuace průtoků nevyskytovaly. Vodní rostliny následně ovlivnily rozvoj některých skupin bentických bezobratlých, zejména pošvatek a detritovorních živočichů, kteří se živili rozkládajícími se rostlinami. K absenci pošvatek mohl také přispívat vliv vysokých teplot vody u nádrží s horní výpustí, ke kterému dochází zejména v letním období. U nádrží s konstantním odtokem má naopak vliv konstantní teplota, která tlumí teplotní výkyvy, ty jsou ale podstatné jako signál ke spuštění a dokončení různých vývojových cyklů pošvatek. To se netýkalo pošvatky druhu *Isoperla patricia*, která je predátorem a vyskytovala se v hojném množství.

V tocích pod přehradními nádržemi dochází ke změně teploty vody a ke kolísání průtoku což může ovlivnit fenologii bezobratlých i chování ryb (Feng et al., 2018; Öhlund et al., 2008). Je zde méně terestriálních vstupů (např. opadané listy) (Cucherousset et al., 2007). Ryby žijící v tocích pod přehradními nádržemi ke své potravě využívají perifyton (směs řas a sinic) nebo detrit (Bearhop et al., 2004; Jardine et al., 2017).

Značná část výzkumů sladkovodních potravních sítí se soustředila na jednotlivá společenstva v dobře definovaných stanovištích s malými prostorovými a časovými měřítky. Potravní sítě jsou však zasazeny do komplexních krajin, jakou jsou například říční koridory a mohou být zásadní pro ekologické vzorce a procesy. Při porovnání biotických faktorů jako je například predace a konkurence a fyzických vlastností stanovišť jako je geologie, využívání půdy a fragmentace stanovišť bylo zjištěno, že podél říčního koridoru se mění vnější přísun živin. Množství potravních zdrojů se obvykle odráží od půdních pokryvů v povodí. Změny zemědělské činnosti tak mají důsledky na celou strukturu potravní sítě (Estévez et al., 2019). Při povodních se tyto potravní sítě spojují a přerušují (Woodward et al., 2002).

4.3 Potravní ekologie ryb

Ryby z hlediska potravy, kterou upřednostňují, lze rozdělit do potravních guild. Potravní guilda je skupina organismů, nacházející se na podobné trofické úrovni a využívající podobné potravní zdroje (Aarts et al., 2003).

Rozdělení potravních guild

Název potravní guildy	Potrava
Invertivorní	Bezobratlí živočichové
Piscivorní	Ostatní ryby
Fytofágní	Rostliny
Omnivorní	Všežravci
Deritivorní	Rozkládající se organický materiál
Bentivorní	Bentos u dna
Planktivorní	Zooplankon
Parazitčini	Parazitují na jiných organizmech

Tabulka 1 – čerpáno z Noble et al. (2007)

Z našich druhů ryb patří do bentivorních druhů zejména parma obecná, vranka obecná, ale i pstruh obecný, který může být v určitých fázích života i piscivorní a invertivorní. Mezi detritivorní duhy ryb patří například hrouzek obecný, k planktivorním rybám lze zařadit například cejna velkého, plotici obecnou, jelce jesena a v juvenilních stádiích například i okouna říčního. Mezi piscivorní druhy ryb patří dospělci bolena dravého, sumec velký, a štika obecná. Perlín ostrobřichý, karasi, plotice obecná a lín obecný lze zařadit do fytofágní potravní guildy. Nicméně, toto rozdělení by platilo pro určitá vývojová stádia ryb a s ohledem na převažující potravu, kterou ryby využívají. Potrava ryb je ale hodně určována dostupností potravy, fázi vývoje, habitatu a prostředí, ve kterém se ryby nacházejí. Tyto potravní strategie

jsou tedy velmi proměnlivé a nelze je přesně vymezit (Kulišková et al., 2009; Vejříková et al., 2017; Aarts et al., 2003).

Přítomnost přehradní nádrže ovlivňuje složení a dostupnost potravy (Kaymak et al., 2018). Dochází ke změnám trofických guild v daném společenstvu (Delariva et al., 2013; Delong et al., 2016), k posunu a změně šířek trofických nik přítomných druhů (Cucherousset et al., 2007; Beatty et al., 2009; Horká et al., 2017) a tím se zvyšuje překryv trofických nik (Kaymak et al., 2018). Nejvyšší překryvy jsou pozorovány u trofických guild, jejichž zástupci využívají alochtonní zdroje potravy a bentos. V přehradních nádržích jsou tyto zdroje potravy často nahrazeny autochtonními zdroji potravy jako je například plankton, řasy nebo ryby. Takto ovlivněné ryby pak uplatňují oportunistické strategie a využívají potravu, která je zrovna dostupná (Gerkin, 1994). Na potravní strategie ryb mají vliv i vlastnosti konkurenta. Například, na lokalitách, kde žijí společně populace pstruha obecného a sivena amerického (*Salvelinus fontinalis*) se siven živí převážně suchozemskou složkou potravy, ačkoliv na lokalitách s odděleným výskytem se zaměřuje na bentické složky potravy stejně jako na suchozemské složky potravy (Horká et al. 2017).

K nejméně ovlivněným druhům obvykle patří zástupci piscivorních a detritivorních potravních guild (Novaes et al., 2004; Luz-Agostiniho et al., 2006; Delariva et al., 2013; Lima et al., 2020). Jedná se o specializované druhy s morfologickými adaptacemi, které jim mohou bránit při využívání jiných potravních zdrojů, ev. využívají zdroje, jichž je dostatek. V přehradních nádržích se také mohou objevovat zástupci fytofágních a planktivorních druhů ryb (Delariva et al., 2013). V případě Lipenské přehradní nádrže se jedná např. o plotici obecnou, ouklej obecnou, jelce jesena. Z hlediska změn potravních vztahů bývají původní druhy ryb ovlivněny více než nepůvodní druhy, což může být dáno tím, že úspěšně se šíří zejména omnivorní druhy ryb s širokými ekologickými nároky, které mají vyšší potenciál vytlačovat specializované druhy ryb (Horká et al., 2023; Musil et al., 2012).

Nepůvodní druhy ryb z přehradní nádrže často migrují proti proudu, kde mohou potravně konkurovat původním druhům (Hladík et al., 2008; Pfauserová et al., 2021; Kofentová, 2022). Na horním toku řeky Vltavy se vyskytují reofilní druhy ryb pstruhového a lipanového pásma (Frič, 1872; Vannote et al., 1980). Díky migraci z přehradní nádrže Lipno se zde však vyskytují i jiné nepůvodní druhy ryb z řad kaprovitých jako je například cejn velký, jelec jesen, ouklej obecná nebo bolen dravý. K původním druhům vyskytujícím se na horním toku řeky Vltavy patří zejména pstruh obecný a lipan podhorní, ale i vranka obecná a mník jednovousý (Pfauserová et al., 2021; Kofentová, 2022). Na horním toku řeky Vltavy nad přehradní nádrží Lipno se tedy předpokládá vyšší vliv kaprovitých ryb na šířku trofických nik původních druhů ryb, než konkurence mezi původními druhy (Kofentová, 2022).

Sdílením potravních nik v přítocích nádrže Lipno se zabývala Kofentová (2022). Ve své práci potvrdila předpoklad, že niky kaprovitých a lososovitých ryb se budou překrývat. Na všech zkoumaných lokalitách (řeka Vltava a její přítoky nad Lipnem, Lipno) se vyskytoval jak pstruh obecný, tak jelec proudník, mezi nimiž byl pozorován výrazný překryv trofických nik. To značí že pstruh obecný a jelec proudník si mohou vzájemně potravně konkurovat. Z tohoto důvodu by měla být věnována větší pozornost výskytu jelce proudníka v místech, kde se přirozeně vyskytují pstruh nebo lipan. Zjistila také, že pstruh je výrazným potravním oportunistou, jeho trofické niky byly dokonce širší, než trofické niky kaprovitých druhů jako je jelec proudník, kteří jsou považováni za potravní generalisty. Lipan měl trofické niky podstatně užší než pstruh a celkově je v místech nad nádrží Lipno nejhroženějším druhem. Jelec proudník kromě potravní konkurence ovlivňuje i dostupnost vhodných třecích habitatů pro pstruhy obecné a lipany podhorní. Tyto habitaty pak přispívají k nárůstu jelce proudníka (Cafrey et al., 2007).

4.4 Využití izotopů v potravní ekologii ryb

K aplikaci poměrů stabilních izotopů uhlíku a dusíku v potravních sítích se využívá přirozené variability poměrů stabilních izotopů a popis trofických nik, které tato variabilita odráží (Layman et al., 2007). Postupné obohacování trofickými přenosy ^{15}N jsou účinným nástrojem pro odhad trofické pozice organismů, tj. jejich umístění v potravním řetězci. Poměry izotopů uhlíku ^{13}C vyjadřují zejména změny z hlediska primárních producentů s různými fotosyntetickými cestami a na ně navazujících potravních složek. Příkladem rozdílu jsou C3 a C4 rostliny. Poměry izotopů uhlíku se s trofickými přenosy mění jen velmi málo, proto je lze využívat k určení konečných zdrojů uhlíku v potravě (DeNiro et al., 1981; Peterson et al., 1987; Post., 2002 b; Layman et al., 2007).

Analýzy stabilních izotopů uhlíku a dusíku mohou pomocí různých statistických nástrojů poskytnout náhled na trofické úrovně, délky potravního řetězce, typ biotopu, ze kterého potrava ryby pochází, potravní zdroje a výslednou šířku a velikost nik jednotlivých druhů ryb. Stabilní izotopy uhlíku ^{13}C ve svalové tkáni ryb lze využít k pochopení prostředí, ve kterém ryby získávají potravu, rozlišení zdrojů potravy a způsobu jejího využití (Phillips et al., 2001). Hodnoty izotopů uhlíku ^{13}C , které jsou na bázi potravních sítí, odráží rozdíly mezi různými typy prostředí, jako například pelagickým a přímořským prostředím (Francie, 1995) nebo mezi suchozemským a vodním prostředím (Francie, 1997; Burbank et al., 2022). Například Sinnatmbay et al. (2008) využily stabilní izotopy k hodnocení využití mořských a sladkovodních ekosystémů během různých fází života lososů obecných (*Salmo salar*). Zaměřili se na vývojovou fázi od juvenilních ryb po dospělce, kteří trávili první rok v moři. Při porovnání odezvy izotopů ze svaloviny a šupin zjistili, že pomocí izotopů lze stanovit změny v potravě u lososů žijících v řekách a v moři. Stabilní izotopy dusíku ^{15}N jsou odhadem trofické úrovně

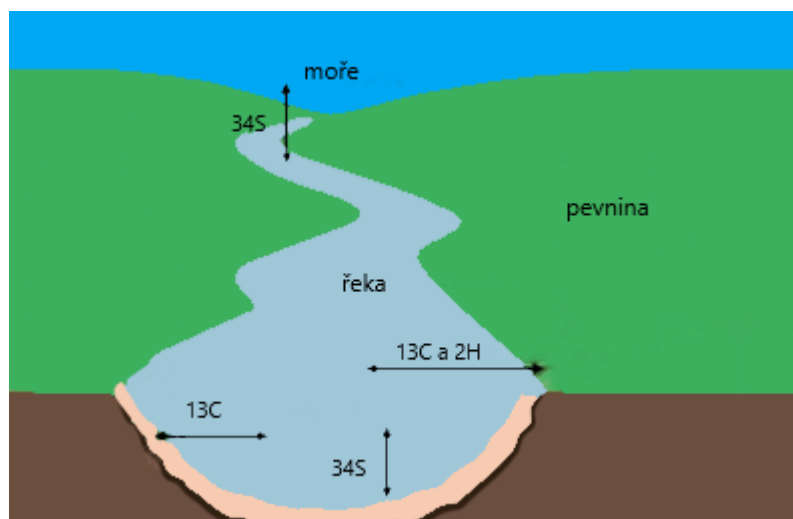
organismu a často se používají pro odhad trofické pozice ryb na základě hodnocení izotopů ^{15}N ve svalové, ale i jiné tkáni ryb (Post 2002; Layman et al., 2007). Například López Rasgado et al. (2016) se zaměřili na hodnocení trofické struktury rybích společenstev pomocí stabilních izotopů uhlíku ^{13}C a dusíku ^{15}N na třech lokalitách mexického poloostrova Kalifornie. Mezi zkoumané ryby patřily *Ctenogobius sagittula*, *Diapterus brevirostris*, *Eucinostomus dowii* a *Mugil curema*. Ukázalo se, že hodnoty izotopů ^{13}C v potravní síti vykazují větší rozdíly mezi lokalitami než mezi porovnáním letního a zimního období. Hodnoty izotopů ^{15}N neovlivnily žádný vztah v potravní síti ani mezi lokalitami ani mezi létem a zimou. Takové výsledky naznačují, že ryby mají na všech lokalitách podobné potravní strategie, nicméně nabídka potravy se na jednotlivých lokalitách liší, jak ukazují odlišné hodnoty izotopů ^{13}C .

Trofickou pozici a složení potravy lze kromě analýzy stabilních izotopů pomocí metody SIA (DeNiro et al., 1981; Post, 2002; Caut et al., 2009; Boecklen et al., 2011; McMahon et al., 2011) analyzovat také dalšími způsoby. Lze využít metody metabarcodingu a metagenomiky (Barnett et al., 2010) nebo analýzu mastných kyselin (Iverson et al., 2004; Xu H et al., 2020). Analýzy mastných kyselin a analýzy stabilních izotopů pomocí metody SIA se někdy navzájem doplňují. Metody SIA mohou být také doplněny zkoumáním konkrétní potravy ryb pomocí tzv. gut content analysis (GCA) – analýza obsahu žaludku, která byla hojně používaná v minulosti k hodnocení potravy ryb. V dnešní době je tento typ analýz většinou nahrazen údaji získanými z literatury, které poskytují pohled na možné potravní zdroje a jejich poměry a využití v potravě. Kompetice mezi druhy je dále sledována pomocí stabilních izotopů, jelikož tato metoda poskytuje při správném vyhodnocení mnohem širší možnosti hodnocení trofických vztahů ve společenstvech.

Při využití stabilních izotopů je možné použít různé typy tkání. Jejich reakce na potravní posun se bude lišit podle rychlosti metabolického obratu tkání a tím i odlišné rychlosti inkorporace (trofická diskriminace apod.) jednotlivých typů stabilních izotopů ve tkáních (Vander Zanden et al., 2015; Tieszen et al., 1983). V různých tkáních se potravní chování projeví v různé míře, proto je ideální pro vyhodnocení využití potravy porovnat vzorky ze stejné tkáně, která byla odebírána v průběhu času (Dalerum et al., 2005; Jardine et al., 2017). Podle časového období, které odráží složení potravy můžeme tkáně, které se používají k izotopové analýze rozdělit na tkáně s dlouhodobou odezvou, kam patří např. kosti, pojivová tkáň a zuby, dále pak střednědobé, kam patří svaly, šupiny a ploutve a nakonec krátkodobé, kam patří např. krev a játra (Tieszen et al., 1983; Madigan et al., 2012; Busst et al., 2015; Vander Zanden et al., 2015). Údaje z krve poskytují nejspolehlivější informace pro aktuální stav ryb. Bílá svalovina, ploutve a šupiny poskytují informace středního odhadu a jsou vhodné pro sledování migrace (Guelinckx et al., 2007; Thomas et al., 2015; Davis et al., 2016). Výsledky studie Jardine et al.

(2005) například ukázaly, že existuje silná korelace mezi tkání ocasních ploutví a bílou svalovinou u izotopů ^{13}C u lososa obecného a sivena amerického, což naznačuje, že pro stanovení potravních vztahů může dobře sloužit i použití části ploutví, jejichž odběr není pro ryby letaglní. Pro stabilní poměry izotopů ^{15}N byla korelace u stejných tkání slabší. Játra byla ochuzena o izotopy ^{13}C oproti bílé svalovině u všech tří druhů ryb kromě samic z čeledi vrankovitých *Cottus cognatus*. Játra byla v porovnání s bílou svalovinou ochuzena o izotopy ^{15}N u všech druhů ryb kromě samců *Cottus cognatus*. Tkáň samčích pohlavních orgánů *Cottus cognatus* vykazovala obohacení o izotopy ^{13}C ale ochuzení o izotopy ^{15}N vzhledem k bílé svalovině. U samicích pohlavních orgánů byly hodnoty izotopů ^{13}C a ^{15}N stejné jako u bílé svaloviny. To naznačuje, že pro porovnání např. meziročních změn, nebo změn ve využití habitatů je vhodnější si vybrat určitou tkáň s dlouhodobější odezvou a pečlivě vybrat vhodnou tkáň ke sledování.

V závislosti na zdrojích potravy a prostředí, odkud potrava pochází, může být zvaženo i použití dalších izotopů, jako například izotopů vodíku ^2H a síry ^{34}S (Burbank et al., 2022). Původní a nepůvodní organizmy mají rozdílné hodnoty izotopů vodíku ^2H (Burrell et al., 2016; Hayden et al., 2021). Izotopy síry ^{34}S pomáhají zjišťovat, zda potravní zdroje pochází ze sladkovodních nebo mořských ekosystémů. Jelikož jsou hodnoty izotopů síry ^{34}S zvýšené v mořských zdrojích potravy, jsou vhodné například pro zkoumání migrace katadromních a anadromních druhů ryb. Izotopy síry ^{34}S lze využít také k rozlišení, zda potrava pocházela z bentického nebo pelagického ekosystému (Carr et al., 2017).



Obrázek 5 (převzato z Burbank et al., 2022, upraveno)

K lepšímu chápaní a rekonstrukci potravy ryb pomocí stabilních izotopů byly vyvinuty různé statistické metody. K základním metodám v současnosti patří různé typy smíšených (mixed) modelů, které zahrnují stabilní izotopy živočichů a jejich potravních zdrojů (Burbank et al.,

2022; Carr et al., 2017), a používají se pro odhad podílu potravy, která pochází různých potravních zdrojů (Phillips, et al., 2001)

Klíčovým nástrojem, který umožňuje rekonstrukci potravy ryb pomocí izotopů jsou modely využívající Bayesovské principy (Parnell et al., 2013). Tyto metody jsou velice důležité, protože vstupní data pro mixed modely jsou často omezena množstvím těchto dat, zejména pokud se jedná například o vzácnější druhy, nebo druhy jejich počet byl na lokalitách přirozeně nízký (Robinson et al., 2018). Bayesovské stabilní modely míchání izotopů, jsou proto velmi často ekology využívány k náhledu využití potravy mnoha druhů ryb a k výzkumu potravy ryb v antropogenně zasaženém prostředí (Alonso et al., 2019; de Carvalho et al., 2019; Woodland et al., 2022; Burbank et al., 2022). Například Burbank et al. (2022) hodnotili dopady urbanizace na populaci sladkovodních ryb analýzou stabilních izotopů SIA ve studích, které se zaměřují na ohrožené druhy, jelikož se jedná o techniku, která není pro jedince letální, což je důležité zejména při použití stabilních izotopů u zranitelných nebo ohrožených druhů (Sanderson et al., 2009; Valladares et al., 2012; Busst et al., 2015).

Bayesovské stabilní modely míchání izotopů lze spustit pomocí balíčků v programu R, jakými jsou např. SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, Parnell et al., 2013) MixSIAR (Moore et al., 2008), Isotope R (Hopkins, 2014), SIAR (Parnell et al., 2013), a simmr (Stock et al., 2016). SIBER se obvykle používá k hodnocení velikosti a překryvu nik, využití Mix SIAR umožňuje také zvažovat fixní a náhodné efekty (Stock et al., 2016; Stock et al., 2018) a využívá se pro hodnocení nik i potravních zdrojů. Izotopový prostor, ve kterém žije mnoho jedinců, ukazuje, jak pestrá je potrava v potravní síti a jaká je zde konkurence o zdroje potravy. Metriky získané vyhodnocením poměrů izotopů mohou poskytnout nový pohled na strukturu, funkci a dynamiku potravních sítí (Layman et al., 2007).

Základní modely popisující využití potravních zdrojů poskytuje balíček SIBER, využívající různé metriky k popisu trofických vztahů ve společenstvu, které odrážejí důležité aspekty trofické struktury. Poskytuje výpočty různých metrik jako například – rozsah izotopů ^{15}N , rozsah izotopů ^{13}C , celková plocha elipsy (TA, SEA, SEAc), střední vzdálenost k těžišti elipsy (SDNND), která je mírou trofické diverzity celého společenstva. Poslední dvě metriky (střední vzdálenost od nejbližší niky MNND – mean nearest neighbour distances a směrodatná odchylka vzdálenosti nejbližší niky SDMNND – standard deviation of nearest neighbour distances) ukazují vzájemnou relativní polohu druhů v rámci nik, tyto metriky lze použít k odhadu trofické pozice jednotlivých druhů (Layman et al., 2007).

Využití Bayesovských principů pro hodnocení trofických nik a využití potravních zdrojů vyžadují obezřetnost s ohledem na data, která mají být shromážděna (Burbank et al., 2022).

Z jednotlivých zkoumaných míst je potřeba reprezentativně odebrat zdroje potravy, od kterých se odvíjí relativní trofické diskriminační faktory. (Post, 2002; Kristensen et al., 2016). Zohledněny by měli být také vzorky s vysokou koncentrací lipidů. Pokud je poměr C:N > 3,5, lze předpokládat, že do výsledků jsou více promítnuty lipidy ovlivňující výsledné hodnoty, které by nemusely být správně interpretovány. Řešením může být matematická korekce, která narovná výslednou hodnotu měřených izotopů (Logan et al., 2008; Sinner et al., 2016). Druhou možností je lipidová extrakce například výplachem 8 ml roztoku chloroformu ku methanolu v poměru 2:1, kterou použili Bligh et al. (1959).

Smíšené modely pro vyhodnocení stabilních izotopů (MixSIAR) jsou stále častěji používaným modelem pro zjištění množství potravy. Pro korektní vyhodnocení izotopových modelů je zásadní, aby byly založeny na správném sběru dat a značná pozornost by měla být věnována také popisu výstupních modelů. Někteří konzumenti se živí rozmanitou potravou, a tudíž stabilní izotopy mohou poskytnout jenom nepřesná data o složení potravy, jelikož dochází ke kombinaci více zdrojů potravy (Philips et al., 2014).

SIAR se nejčastěji používají k vyhodnocení potravních zdrojů konzumentů. Míchání izotopových modelů je zvláště účinné, pokud jsou výsledky potravních studií použity v následných analýzách k otázkám příčin a důsledků různých typů změn prostředí, nebo například jak potrava souvisí s délkou života jednotlivců. Pro správné vyhodnocení mixed modelů je potřeba dobře znát složení potravy jednotlivých druhů živočichů a jejich potravní základnu, protože pouze z odebraných vzorků tkání zvířete nelze na základě mixed modelů spolehlivě určit využití jeho potravy. Informace o zdrojích a využití potravy je potřeba kombinovat se samotným pozorováním jedinců, analýzou obsahu žaludku, rozbořením výkalů nebo zjištěním z literatury. U trofických studií je také zásadní, aby systém vzorkování významně zachycoval časové i prostorové variace v potravních zdrojích a cílových druzích (Planas 2022). Po zjištění typu potravy lze pomocí míchaní izotopových modelů kvantifikovat potravu jednotlivců i populací a mixed modely jsou vhodným nástrojem pro hodnocení společenstev (Philips et al., 2014).

Příkladem využití stabilních izotopů v potravní ekologii ryb může být studie Britton et al. (2010), která sledovala kaprovité ryby v pěti rybnících v Anglii a Walesu. Cílem studie, bylo zjistit, zda je střevočka východní (*Pseudorasbora parva*) potravním konkurentem pro plotici obecnou (*Rutilus rutilus*) a kapra obecného (*Cyprinus carpio*) v rybnících, což bylo dříve popsáno u jezer, kde střevočka východní konkurovala ostatním druhům ryb (Rosecchi et al., 1993; Declercl et al., 2002). Britton et al. (2010) porovnali trofickou ekologii populace druhů v jednotlivých rybnících pomocí stabilních izotopů ^{15}N a ^{13}C u jednotlivých druhů ryb. Vyhodnocení bylo zaměřeno na tyto metriky: trofické niky na základě rozsahu ^{13}C a ^{15}N

(CR – ^{13}C RANGE), trofickou diverzitu (směrodatná odchylka od centroidu CDC) a trofickou rovnost (standardní odchylka střední vzdálenosti od nejbližšího souseda SDMND) dle Jackson et al. (2013). Velikosti nik byly u střevočrva větší než u ostatních kaprovitých ryb ve všech rybnících, což naznačuje, že obsazovaly větší niky a měly pestřejší potravu než původní druhy. Vysoká míra rozsahů CRb a NRb ukázala, že střevočrva východní využívala širokou škálu zdrojů a trofických úrovní. Vyšší SDCDb a hodnoty SDNNDb u střevočrva východní v porovnání se současně existujícími rybími populacemi, které jsou původní, indikovaly větší trofickou diverzitu a rovnoměrnější rozprostření nik v izotopovém prostoru. Rozsah se překrývá s původními druhy ryb, byl mezi 0 % až 92 %. Studie také ukázala, že na některých sledovaných lokalitách ryby využívaly jako potravní zdroj rybářské návnady, konkrétně granulovanou rybí moučku. Typické rybářské návnady ve Velké Británii pro rekreační rybolov kaprovitých ryb jsou buď mořské (granulovaná rybí moučka) nebo suchozemské (rostliny C4), obě návnady mají rozdílné stabilní izotopové odevzy, obvykle se pohybují v rozmezí 24,92‰ a 24,95‰ (Jackson et al., 2013). Ve studii Britton et al. (2011) byly hodnoty přibližně 22 ‰ a proto lze předpokládat, že ryby využívaly tuto složku. Tato studie kromě samotných výsledků dokládá, že izotopy mohou poskytovat nové náhledy na potravní ekologii druhů, které by nemusely být běžnými metodami jako je např. GCA rozpoznány a správně vyhodnoceny.

Studie Bolnick et al. (2003) ukázala, že by nemělo být přehlíženo ani vyhodnocení vnitrodruhových trofických nik. To by umožnilo úplný popis biologického systému, výhodou je zjištění informací o využívání zdrojů různými jedinci, pokud chceme přejít od fenomenologických modelů populační dynamiky k mechanistickým modelům, ve kterých je dynamika populace predikována na základě vlastností jejich složek. Poslední výhodou jsou populační modely, které zahrnují individuální variabilitu, a které mohou vést k zásadně odlišnému dynamickému chování díky přidané schopnosti pro efekty závislé na frekvenci. Vyhodnocení individuální specializace přináší výhody i pro ochranu životního prostředí. V ochraně přírody jsou nevhodnější plány řízení, které se snaží o ochranu zdrojové základny celé populace a co nejmenší dopad na specializované druhy. Měření vnitropopulační variace nik míří na funkční diverzitu, která ve výsledku podporuje stabilitu populace, jelikož populace složené z jednotlivých specialistů jsou stabilnější než populace složené z generalistů a lépe se adaptují na změny prostředí.

Stabilní izotopy se nepoužívají pouze v potravní ekologii ryb. Například studie Vander Zanden et al. (1999) použila stabilní poměry izotopů k dokumentaci důsledků invaze dvou nepůvodních druhů ryb, okounka černého (*Micropterus dolomieu*) a slunečnice červenooké (*Ambloplites rupestris*), do kanadských jezer. Studie zjistila, že jezera, v nichž se tyto ryby

rozšířily, měla nižší diverzitu a množství litorální potravy než jezera, kam se tyto druhy nedostaly. Siveni obrovští (*Salvelinus namaycush*) jezerech s invazivními druhy ryb měli hodnoty izotopů ^{13}C menší o 29,2‰, v jezerech, kde invazivní druhy ryb nebyly byly hodnoty izotopů ^{13}C menší o 27,4‰. Trofické pozice sivena obrovského se v jezerech s invazivními druhy ryb snížily na hodnotu 3,3 oproti trofickým pozicím v jezerech bez invazivních druhů ryb, kde hodnota trofické pozice byla 3,9. Tyto výsledky ukazují rozdíly ve složení potravní sítě ryb. Studie také zjistila, že srovnání složení potravní sítě před invazí a po invazi ukázala, že po invazi okounka černého a slunečnice červenooké se snížilo množství litorální potravy a snížila se také trofická pozice sivenů obrovských. To je způsobeno změnou složení potravy sivenů obrovských, kteří se začali živit zooplanktonem místo lovu pobřežních druhů ryb.

5 Přehled nejvýznamnějších druhů ryb a jejich ekologických nároků

Bolen dravý (*Leuciscus aspius*) je jediná piscivorní kaprovitá ryba na území ČR, která loví svoji kořist u hladiny, často u břehů i v úplných mělčinách. Žije ve velkých řekách i přehradních nádržích (Vodinský et al., 1989). Důkazů o tom, kam až boleni z přehradních nádrží migrují do přítoků je nedostatek (Pfauserová et al., 2019). Boleni jsou známí svou migrací proti proudu z nádrží a využíváním zdrojů přítoků po delší dobu, což přispívá k potlačení původních druhů (Fredrich et al., 2003; Kottelat et al., 2007; Horký et al., 2017; Šmejkal et al., 2017; Pfauserová et al., 2019; Kärgerberg et al., 2020). Pohyb bolena proti proudu je řízen především třecí migrací na preferovaný šterkový substrát, a migrací do potravních míst v řekách, protože tento druh upřednostňuje prostředí tekoucích vod (Balon et al., 1975; Schiemer et al., 1992; Kottelat et al., 2007).

Jelec jesen (*Leuciscus idus*) je hmyzožravý druh kaprovité ryby, jehož domovem jsou řeky, ale obývá i stojaté vody (Vodinský et al., 1989). U tohoto nepůvodního druhu byla migrace z nádrže do přítoku ovlivněna extrémními hladinami vody v nádrži, nízká úroveň hladiny vody vyvolala migraci do přítoku, zatímco při maximálních hladinách vody se migrace snížila (Pfauserová et al., 2022). U tohoto druhu byly pozorovány dlouhé potamodromní migrace (až 130 km) a zcela výjimečná plasticita migračního chování v reakci na změny podmínek prostředí, a to konkrétně poproudová migrace ryb v případě, kdy jedinci nejsou schopni dosáhnout třecích habitů obvyklou migrací po proudu řek (Kulíšková et al., 2009).

Cejn velký (*Abramis brama*) je hmyzožravý kaprovitý druh, žijící v mírně proudících vodách v údolních nádržích, bočních ramenech i jezerech. Potravu shání především u dna. V době tření se cejní shromažďují ve velkých hejnech v mělkých vodách, kde se třou především na ponořené vegetaci. V místech, kde nemají přirozeného predátora se snadno přemnoží (Vodinský et al., 1989). Cejní velcí migrují mezi nádržemi a přítokem při nižších rozdílech teplot jen minimálně, zatímco zvýšení teploty v nádrži je doprovázeno výrazným zvýšením migrace do přítoků a naopak (Pfauserová et al., 2022). Takovéto chování odpovídá tomu, že tento druh intenzivně migruje v podélném profilu hlavních toků řek a vstupuje do přítoků s mělkými a teplejšími vodami (Gardner et al., 2013, Gardner et al., 2015).

Jelec tloušť (*Squalius cephalus*) je všežravá kaprovitá ryba, která patří k nejhojnějším v České republice. Vykazuje vysokou míru plasticity v chování, potravních nárocích i migraci, což mu umožňuje obývat různé typy prostředí od tekoucích až po stojaté vody, jako jsou přehradní nádrže. Tato schopnost adaptace je zjevně klíčová, jelikož v České republice patří ke druhům, s nevýraznějším rozšířením. Jelec tloušť je i potravně velice přizpůsobivý, jelikož

se jedná o všežravý druh ryby. Ve pstruhových pásmech při nedostatku potravy se jeho kořisti mohou stát i drobné lososovité ryby (Vodinský et al., 1989; Horký et al., 2013).

Štika obecná (*Esox lucius*) je dravá ryba, typický *sit and wait predator*. Je velmi žravá, na kilogram přírůstku své hmotnosti potřebuje zkonzumovat až 7 kilogramů jiných ryb. Štika žije ve všech rybích pásmech, ve pstruhovém pásnu je však považována za nežádoucí (Vodinský et al., 1989).

Ouklejš obecná (*Alburnus alburnus*), je drobná kaprovitá ryba preferující především pomalu tekoucí řeky, údolní nádrže nebo zatopené lomy, žije však ve všech pásmech tekoucích vod od pstruhových po cejnová. Primární složkou její potravy je suchozemský hmyz, který loví u hladiny, dále se živí larvami vodního hmyzu nebo planktonem (Vodinský et al., 1989).

Jelec proudník (*Leuciscus leuciscus*) je relativně malá kaprovitá ryba jejímž domovem jsou horské i podhorské řeky a potoky, vyskytuje se ale i v níže položených tocích. Jeho hlavní potravou je suchozemský hmyz, který loví u hladiny nebo larvy vodního hmyzu (Vodinský et al., 1989) V přítocích přehradních nádrží může být hlavním konkurentem pstruhů a lipanů s nimiž sdílí podobné potravní strategie (Horká et al., 2017).

Pstruh obecný (*Salmo trutta*) je druh ryby z čeledi lososovitých obývajících především chladné horské potoky a řeky s bohatým obsahem kyslíku. Živí se především larvami vodního hmyzu, větší pstruzi loví drobné rybky. (Vodinský et al., 1989).

Lipan podhorní (*Thymallus thymallus*) je jediná ryba z podčeledi lipanovitých (*Thymallus*) vyskytující se na území České republiky. Obývá toky s čistou a chladnější vodou. Jeho potravu tvoří především larvy vodního hmyzu a vodní měkkýši, loví ale také suchozemský hmyz létající nad hladinou. V šedesátých letech dvacátého století panovaly obavy, že tento druh na území České republiky zcela vymře, tomu bylo zabráněno díky umělému výtěru (Vodinský et al., 1989). Tento druh patří v České republice k nejohroženějším, především v důsledku ztráty habitatů, klimatickým změnám a vysazování nepůvodních genetických linií rybářskými hospodáři. Tyto nepůvodní linie se v mnoha ohledech nedokážou plně přizpůsobit podmínkám, kam byly vysazeny a zároveň konkurují původním populacím, které se přirozeně vyskytují v lipanovém pásnu (Horká et al., 2015;).

Vranka obecná (*Cottus gobio*) je drobná rybka z čeledi vrankovití (*Cottidae*), obývajících toky pstruhového a lipanového pásma. Obvykle obývá štěrkovité a kamenité dno, kde je dokonale maskovaná a kde shání i drobnou potravu, jako jsou vodní bezobratlí (Vodinský et al., 1989).

Parma obecná (*Barbus barbus*) je ryba z čeledi kaprovitých. Parma žije výhradně v proudivých vodách a preferuje toky s kamenitým dnem, kde shání potravu, kterou tvoří larvy vodního

hmyzu, chrostíků, pošvatek, jepic, ale i měkkýši, případně se živi i detritem (Vodinský et al., 1989). V současné době je ohrožena ztrátou habitatů a zvýšeným množstvím sedimentů v tocích.

6 Závěr

Cílem bakalářské práce bylo popsat vliv přehradních nádrží na společenstva ryb v tekoucích vodách, zejména v přítocích přehradních nádrží. V práci jsou zohledněny změny habitatů, ke kterým dochází v souvislosti s přítomností přehradních nádrží, vliv nádrží na přilehlý ekosystém a jak jsou ovlivněna společenstva původních druhů populacemi ryb, které se druhotně usídlily v prostředí přehradních nádrží. Společenstva ryb nově ustanovená v přehradní nádrži často migrují do přítoků, a to zejména v případě třecích a potravních migrací. Jsou tak často hrozbou pro původní druhy v důsledku predace a potravní konkurence, jelikož tyto druhy často zimují v nádržích, ale třeou a krmí se v přítocích. To se týká zejména druhů, které hojně využívají přítoků nádrže a nejsou těsně vázané na pelagický ekosystém. V našich podmínkách je to například bolen, piscivorní kaprovitá ryba, která využívá nádrže pro přezimování, ale mimo toto období se často vyskytuje v přítocích. Mezi další druhy, které hojně vytahují do přítoků patří například jelec proudník, plotice obecná, ouklej obecná, cejn velký a další druhy kaprovitých ryb, které svou přítomností konkurují původním druhům a v důsledku mohou ohrožovat strukturu a stabilitu potravních sítí.

To koresponduje s poznatkem, že v současnosti jsou v narušených říčních ekosystémech nejúspěšnějšími taxony kaprovité ryby, jejichž populace vzrůstají v důsledku regulace toků, přibývajících příčných překážek a sekundárních lotických úseků na tocích, které vedou ke ztrátě stanovišť vhodných pro reofilní ryby (Penzcak et al., 1998; Horký et al., 2013). Jsou také důsledkem výrazné plasticity životních strategií kaprovitých ryb jako jsou požadavky na migraci a třecí habitaty, potravní oportunistus a schopnost využití různých typů stanovišť, od tekoucích po stojaté vody (Mícha and Borlee 1989; Jurajda 1995; Slavík and Bartoš 2004; Kulíšková et al., 2023). Naproti tomu populace lososovitých ryb a dalších citlivějších reofilních druhů ryb jako jsou například pstruh, mník, vranka, parma, lipan a hrouzek jsou často značně ohroženy v důsledku změny či ztráty stanovišť a jejich populace stále klesají (Duncan and Lockwood, 2001; Musil et al., 2012; Horký et al., 2013).

Přestože existuje mnoho studií, které popisují interakce ryb v prostředí přehradních nádrží a tekoucích vod, poznatků o přechodných habitatech mezi přehradními nádržemi a přítoky je stále nedostatek. Většinou se zabývají migracemi ryb mezi těmito habitaty, nicméně studie, které by přinášely informace o změnách v potravní struktuře společenstev je jen minimum, a to i přesto, že využití potravních zdrojů je klíčovým aspektem života všech druhů ryb a jejich hodnocení je zcela zásadní k pochopení interakcí v těchto ekosystémech.

K hodnocení využití potravních zdrojů, mezidruhové kompetice, ale i celkovým posunům v důsledku habitatových změn by bylo vhodné využít metodu hodnocení pomocí stabilních

izotopů. Stabilní izotopy a z nich vyvozené koncepty potravních sítí umožňují pochopení ekologické struktury a funkce ekosystémů a nabízí zásadní pohled na to, jak se společenstva mění napříč environmentálními gradienty, ale i mezi jednotlivými druhy v závislosti na jejich vlastnostech (Pomeranz et al., 2019). Využití stabilních izotopů je zvláště cenné v případě lokalit a druhů, jež jsou chráněné. Takovým případem může být např. přehradní nádrž Lipno, jejíž přítoky se nacházejí v národním parku a odlov některých druhů ryb není vhodný a ve větším měřítku ani možný. Stabilní izotopy umožňují neletální odběr části tkání, jako jsou u ryb například šupiny, nebo části ploutví, a proto jsou velmi vhodné pro hodnocení potravních vztahů i v chráněných lokalitách. Tyto analýzy by poskytly cenný pohled na potravní konkurenci mezi původními a nepůvodními druhy ryb a jejich dopadu na trofickou strukturu ekosystému.

Poznatky o vlivu přehradních nádrží na společenstva ryb v řekách je potřeba dále analyzovat, a to například i z hlediska důsledků klimatických změn a jejich vlivu na teplotu a průtokový režim v řekách a přehradních nádržích. Zvláštní pozornost by měla být věnována vodohospodářským opatřením a omezení nevhodných vodohospodářských úprav toků, které by vedly k rozvoji, nebo alespoň k podpoře ochrany reofilních druhů ryb.

7 Seznam literatury

- Aarts, B. G. W., Nienhuis, P. H. (2003). Fish zonation and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia*, **500**, 157–178.
doi:10.1023/A:1024638726162.
- Aarts, B. G. W., Van den Brink, F. W. B., Nienhuis, P. H. (2004). Habitat loss as the main cause of the slow recovery of fish faunas of regulated large rivers in Europe: the transversal floodplain gradient. *River Research and Applications*, **20**, 3–23.
- Agostinho, A. A., Miranda, L. E., Bini, L. M., Gomes, L. C., Thomaz, S. M., Suzuki, H. I. (1999). Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: Tundisi, J. G., Straskraba, M. (Eds.), *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications* (p. 585). Leiden: Blackhuys Publisher.
- Alonso, M. B., de Carvalho, D. R., Alves, C. B. M., Moreira, M. Z., Pompeu, P. S. (2019). Changes in trophic characteristics of two fish species of *Astyanax* (Teleostei: Characidae) in response to aquatic pollution. *Zoologia*, **36**, 1–12. doi:10.3897/zoologia.36.e30445.
- Baade, M., Fredrich, F. (1998). Movement and pattern of activity of the roach in the River Spree, Germany. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00963.x.
- Backiel, T. (1985). Fall of migratory fish populations and changes in commercial fisheries in impoundment rivers in Poland. In: Alabaster, J. S. (Ed.), *Habitat Modification and Freshwater Fisheries* (pp. 28–41). London.
- Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**, 821–864.
- Barnett, A., Redd, K. S., Frusher, S. D., Stevens, J. D., Semmens, J. M. (2010). Non-lethal method to obtain stomach samples from a large marine predator and the use of DNA analysis to improve dietary information. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **393**, 188–192. doi: 10.1016/j.jembe.2010.07.022.
- Baumgartner, M. T., Piana, P. A., Baumgartner, G., Gomes, L. C. (2020). Storage or Run-of-river Reservoirs: Exploring the Ecological Effects of Dam Operation on Stability and Species Interactions of Fish Assemblages. *Environmental Management*, **65**, 220–231.
<https://doi.org/10.1007/s00267-019-01243-x>
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1007–1012.
- Beatty, R. J., Rahel, F. J., Hubert, W. A. (2009). Complex influences of low-head dams and artificial wetlands on fishes in a Colorado River tributary system. *Fisheries Management and Ecology* **16**: 457–467.
- Beaty, B. L., Harrison, L. R. (2009). Native fish conservation areas: a vision for large-scale conservation of native fish communities. *Fisheries*, **34**, 217–229.

- Belmar, Ó., Velasco, J., Martínez-Capel, F., Marín, A. A. (2010). Natural flow regime, degree of alteration and environmental flows in the Mula stream (Segura River basin, SE Spain). *Limnetica*, **29**, 353–368.
- Berrebi dit Thomas, R., Belliard, J., Boët, P. (1998). Caractéristiques des peuplements piscicoles sensibles aux altérations du milieu dans les cours d'eau du bassin de la Seine. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* **348**: 47–64.
- Bešta, T., Muška, M., Juggins, S., Těšitel, J. (2015). Comparison of diatom community structure from epilithon and fish guts: Implications for inferring past changes in water quality. *Hydrobiologia*, **742**, 233–248. doi:10.1007/s10750-014-1987-1.
- Bligh, E. G., Dyer, W. J. (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37**(8), 911–917. doi:10.1139/o59-099.
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**, 411–440. doi:10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, **161**, 1–28.
- Brink, K., Gough, P., Royte, J., Schollema, P. P., Wanningen, H. (2018). *From Sea to Source 2.0: Protection and Restoration of Fish Migration in Rivers Worldwide*. World Fish Migration Foundation, Netherlands.
- Brito, M. F. G., Daga, V. S., Vitule, J. R. S. (2020). Fisheries and biotic homogenization of freshwater fish in the Brazilian semiarid region. *Hydrobiologia*, **847**, 3877–3895.
- Britton, J. R., Davies, G. D., Harrod, C. (2010). Trophic interactions and consequent impacts of the invasive fish *Pseudorasbora parva* in a native aquatic food web: A field investigation in the UK. *Biological Invasions*, **12**, 1533–1542.
- Britton, J. R., Pegg, J., Williams, C. (2011). Pathological and ecological host consequences of infection by an introduced fish parasite. *PLOS ONE*, **6**, e26365.
- Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., Skov, C., Brönmark, C. (2008). Condition-dependent individual decision-making determines cyprinid partial migration. *Ecology*, **89**(5), 1195–1200. doi:10.1890/07-1318.1.
- Brönmark, C., Hulthén, K., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L.-A., Brodersen, J., Chapman, B. B. (2014). There and back again: Migration in freshwater fishes. *Canadian Journal of Zoology*, **92**(6), 467–479. doi:10.1139/cjz-2012-0277.
- Burbank, J., Drake, D. A. R., Power, M. (2022). Seasonal consumption of terrestrial prey by a threatened stream fish is influenced by riparian vegetation. *Endangered Species Research*, **47**, 15–27. doi:10.3354/esr01161.
- Burbank, J., Drake, D. A. R., Power, M. (2022). Use of stable isotopes for assessing urbanization impacts on freshwater fishes.

- Burress, E. D., Holcomb, J. M., Armbruster, J. W. (2016). Ecological clustering within a diverse minnow assemblage according to morphological, dietary and isotopic data. *Freshwater Biology*, **61**, 328–339. doi:10.1111/fwb.12710.
- Busst, G., Basic, T., Britton, J. R. (2015). Stable isotope signatures and trophic-step fractionation factors of fish tissues collected as non-lethal surrogates of dorsal muscle. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **29**, 1535–1544. doi:10.1002/rcm.7247.
- Caffrey, J. M., Hayden, B., Walsh, T. (2007). Dace (*Leuciscus leuciscus* L.): an invasive fish species in Ireland. *Irish Freshwater Fisheries, Ecology and Management* **5**: 15 s.
- Caffrey, J. M., Hayden, B., Walsh, T. (2007). Dace (*Leuciscus leuciscus* L.): an invasive fish species in Ireland. *Irish Freshwater Fisheries, Ecology and Management* **5**: 15 s.
- Carpenter, S. R., Stanley, E. H., Vander Zanden, M. J. (2011). State of the world's freshwater ecosystems: Physical, chemical, and biological changes. *Annual Review of Environment and Resources*, **36**, 75–99.
- Carr, M. K., Jardine, T. D., Doig, L. E., Jones, P. D., Bharadwaj, L., Tendler, B., Chételat, J., Cott, P., Lindenschmint, K. H. (2017). Stable sulfur isotopes identify habitat-specific foraging and mercury exposure in a highly mobile fish community. *Science of the Total Environment*, **586**, 338–346. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.02.013.
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 443–453. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x.
- Cucherousset, J., Aymes, J. C., Santoul, F., Céréghino, R. (2007). Stable isotope evidence of trophic interactions between introduced brook trout *Salvelinus fontinalis* and native brown trout *Salmo trutta* in a mountain stream of south-west France. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01675.x.
- Dalerum, F., Angerbjörn, A. (2005). Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, **144**, 647–658. doi:10.1007/s00442-005-0118-0.
- Davis, M., Pineda-Munoz, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution*, **6**, 1883–1897. doi:10.1002/ece3.2054.
- de Carvalho, D. R., Flecker, A. S., Alves, C. B. M., Sparks, J. P., Pompeu, P. S. (2019). Trophic responses to aquatic pollution of native and exotic livebearer fishes. *Science of the Total Environment*, **681**, 503–515. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.05.092.
- Declerck, S., Louette, G., De Bie, T., De Meester, L. (2002). Patterns of diet overlap between populations of non-indigenous and native fishes in shallow ponds. *Journal of Fish Biology*, **61**, 1182–1197.
- Delariva, R. L., Hahn, N. S., Kashiwaqui, E. A. L. (2013). Diet and trophic structure of the fish fauna in a subtropical ecosystem: impoundment effects. *Neotropical Ichthyology* **11**: 891–904.

- DeLong, M. D., Thoms, M. C. (2016). Changes in the trophic status of fish feeding guilds in response to flow modification. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **121**: 949–964.
- DeNiro, M. J., Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**, 341–351. doi:10.1016/0016-7037(81)90244-1.
- Dodds, W. K. (2006). Eutrophication and trophic state in rivers and streams. *Limnology and Oceanography*, **51**, 671–680.
- Dodds, W. K. (2007). Trophic state, eutrophication and nutrient criteria in streams. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 669–676.
- Dodds, W. K., Cole, J. J. (2007). Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs. *Aquatic Sciences: Research Across Boundaries*, **69**, 427–439.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C. (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163–182. doi:10.1017/S1464793105006950.
- Dugatkin, L. A. (2018). *Principles of Animal Behavior* (4th ed.). University of Chicago Press.
- Duncan, J. R., Lockwood, J. L. (2001). Extinction in a field of bullets: A search for causes in the decline of the world's freshwater fishes. *Biological Conservation*, **102**, 97–105.
- Estévez, E., Álvarez-Martínez, J. M., Álvarez-Cabria, M., Robinson, C. T., Battin, T. J., Barquín, J. (2019). Catchment land cover influences macroinvertebrate food-web structure and energy flow pathways in mountain streams.
- Feng, M., Zolezzi, G., Pusch, M. (2018). Effects of thermopeaking on the thermal response of alpine river systems to heatwaves. *Science of the Total Environment*, **612**, 1266–1275. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.042.
- Fredrich, F. (2003). Long-term investigations of migratory behaviour of asp (*Aspius aspius* L.) in the middle part of the Elbe River, Germany. *Journal of Applied Ichthyology*, **19**, 294–302.
- Freeman, M. C., Pringle, C. M., Jackson, C. R. (2003). Hydrologic connectivity and the contribution of stream headwaters to ecological integrity at regional scales. *Journal of the American Water Resources Association*, **39**, 5–10. doi: 10.1111/jawr.2003.39.issue-1.
- Frič, A. (1872). Ryby země České. In: Obratlovci země České. Práce zoologického oddělení přírodovědeckého proskoumání Čech. Praha: Fr. Řivnáč, s. 107–129.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology*. New York: Springer, 308 s. ISBN 978-0-3873-3745-6.
- Gardner, C. J., Deeming, D. C., Eady, P. E. (2013). Seasonal movements with shifts in lateral and longitudinal habitat use by common bream, *Abramis brama*, in a heavily modified lowland river. *Fisheries Management and Ecology*, **20**, 315–325.
- Gardner, C. J., Deeming, D. C., Eady, P. E. (2015). Seasonal water level manipulation for flood risk management influences home-range size of common bream *Abramis brama* L. in a lowland river. *River Research and Applications*, **31**, 165–172.

Gerking, S. D. (1994). Feeding ecology of fish. San Diego: Academic Press, 416 s. ISBN 978-1-4832-8852 9.

Guelinckx, J., Maes, J., Van Den Driessche, P., Geysen, B., Dehairs, F., Ollevier, F. (2007). Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiment. *Marine Ecology Progress Series*, **341**, 205–215. doi:10.3354/meps341205.

Hayden, B., Harrod, C., Sonninen, E., Kahilainen, K. K. (2015). Seasonal depletion of resources intensifies trophic interactions in subarctic freshwater fish communities. *Freshwater Biology*, **60**, 1000–1015.

Hayden, B., Tongnunui, S., Beamish, F. W. H., Nithirojapakdee, P., Soto, D. X., Cunjak, R. A. (2021). Functional and trophic diversity of tropical headwater stream communities inferred from carbon, nitrogen, and hydrogen stable isotope ratios. *Food Webs*, **26**, e00181. doi: 10.1016/j.fooweb.2020.e00181.

Heiskary, S. A., Bouchard, R. W., Jr. (2015). Development of eutrophication criteria for Minnesota streams and rivers using multiple lines of evidence.

Hladík, M., Kubečka, J. (2003). Fish migration between a temperate reservoir and its main tributary. *Hydrobiologia*, **504**, 251–266. doi:10.1023/B: HYDR.0000008525.46939.42.

Hladík, M., Kubečka, J. (2004). The effect of water level fluctuation on tributary spawning migration of reservoir fish. *Ecohydrology & Hydrobiology*, **4**, 449–457.

Hladík, M., Kubečka, J., Mrkvička, T., Čech, M., Draščík, V., Frouzová, J., Hohausová, E., Matěna, J., Matěnová, V., Kratochvíl, M. (2008). Effects of the construction of a reservoir on the fish assemblage in an inflow river. *Czech Journal of Animal Science*, **53**, 537–547.

Hopkins, R. L., Zimmerman, B. (2014). First observation of the eastern Sand darter (*Ammocrypta pellucida*) in Raccoon Creek (Ohio River Basin) in southeastern Ohio in 57 years. *Northeastern Naturalist*, **21**, N13–N17. doi:10.1656/045.021.0116.

Horká, P., Horký, P., Randák, T., Turek, J., Rylková, K., Slavík, O. (2015). Radio-telemetry shows differences in the behaviour of wild and hatchery-reared European grayling *Thymallus thymallus* in response to environmental variables. *Journal of Fish Biology*, **86**(2), 544–557. <https://doi.org/10.1111/jfb.12575>

Horká, P., Musilova, Z., Holubova, K., Jandova, K., Kukla, J., Rutkayova, J., Jones, J. I. (2023). Anthropogenic nutrient loading affects both individual species and the trophic structure of river fish communities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**, Article 1076451. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1076451>

Horká, P., Sychrová, O., Horká, P., Sychrová, O., Horký, P., Slavík, O., Švátora, M., Petrusek, A. (2017). Feeding habits of the alien brook trout *Salvelinus fontinalis* and the native brown trout *Salmo trutta* in Czech mountain streams. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* **418**: 6.

Horký, P., Horká, P., Jurajda, P., Slavík, O. (2013). Young-of-the-year (YOY) assemblage sampling as a tool for assessing the ecological quality of running waters. *Journal of Applied Ichthyology*, **29**, 1040–1049.

- Horký, P., Slavík, O. (2017). Diel and seasonal rhythms of asp *Leuciscus aspius* (L.) in a riverine environment. *Ethology Ecology & Evolution*, **29**, 449–459.
- Champagne, E. J., Guzzo, M. M., Gutgesell, M. K., McCann, K. S (2022). Riparian buffers maintain aquatic trophic structure in agricultural landscapes. *Biol. Lett.* **18**:20210598. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0598>
- Iverson, S. J., Field, C., Bowen, W. D., Blanchard, W. (2004). Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological Monographs*, **74**, 211–235. doi:10.1890/02-4105.
- Jackson, A. L., Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 595–602.
- Jackson, M., Britton, J. (2013). Variation in the trophic overlap of invasive *Pseudorasbora parva* and sympatric cyprinid fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, **22**(4), 654–657.
- Jardine, T. D., Gray, M., McWilliam, S. M., Cunjak, R. A. (2005). Stable isotope variability in tissues of temperate stream fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **134**, 1103–1110.
- Jardine, T. D., Hobson, K. A., Soto, D. X. (2017). Introduction to stable isotopes in food webs. In Carter, J. F., Chesson, L. A. (Eds.), *Food Forensics: Stable Isotopes as a Guide to Authenticity and Origin*. Boca Ratón: CRC Press.
- Johnson, P. T. J., Olden, J. D., Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**, 357–363. doi:10.1890/070156.
- Kärgerberg, E., Økland, F., Thalfeldt, M., Thorstad, E. B., Sandlund, O. T., Tambets, M. (2020). Migration patterns of a potamodromous piscivore, asp (*Leuciscus aspius*), in a river–lake system. *Journal of Fish Biology*, **97**(4), 996–1008. <https://doi.org/10.1111/jfb.14454>
- Kaymak, N., Winemiller, K. O., Akin, S., Altuner, Z., Polat, F., Dal. F. (2018). Spatial and temporal variation in food web structure of an impounded river in Anatolia. *Marine and Freshwater Research* **69**: 1453–1471.
- Kaymak, N., Winemiller, K. O., Akin, S., Altuner, Z., Polat, F., Dal. F. (2018). Spatial and temporal variation in food web structure of an impounded river in Anatolia. *Marine and Freshwater Research* **69**: 1453–1471.
- Kemp, P., Sear, D., Collins, A., Naden, P., Jones, I. (2011). The impacts of fine sediment on riverine fish. *Hydrol. Process.* **25**, 1800–1821. <https://doi.org/10.1002/hyp.7940>
- Kennard, M. J., Olden, J. D., Arthington, A. H., Pusey, B. J., Poff, N. L. (2007). Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 1346–1359. doi:10.1139/F07-108.
- Kiljunen, M., Grey, J., Sinisalo, T., Harrod, C., Immonen, H., Jones, R. I. (2006). A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for

isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology*, **43**(6), 1213–1222. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01224.x.

Kobler, A., Klefoth, T., Arlinghaus, R. (2008). Site fidelity and seasonal changes in activity centre size of female pike *Esox lucius* in a small lake. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01952.x.

Koed, A., Balleby, K., Mejlhede, P., Aarestrup, K. (2006). Annual movement of adult pike (*Esox lucius* L.) in a lowland river. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 191. doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00136.x.

Kofentová, N. (2022). *Trofická struktura společenstva ryb v tocích nad vodní nádrží Lipno*, Praha 2022. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta

Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European freshwater fishes. Copeia*. doi:10.1643/OT-08-098a.1.

Kristensen, P., Riis, T., Dylmer, H. E., Kristensen, E. A., Meerhoff, M., Olesen, B., Teixeira-de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A., Cavalli, G., Jeppesen, E. (2016). Baseline identification in stable-isotope studies of temperate lotic systems and implications for calculated trophic positions. *Freshwater Science*, **35**(3), 1103–1115. <https://doi.org/10.1086/687284>

Kubečka, J., Křivanec, K. (1990). Influence of the Římov Reservoir on the fish stock of upper parts of Malše River. *Ichthyofauna of the Malše River and the Římov Reservoir*, Museum of South Bohemia, České Budějovice, ČR, 134–141.

Kulísková, P., Horký, P., Slavík, O., Jones, J. I. (2009). Factors influencing movement behaviour and home range size in ide *Leuciscus idus*. *Journal of Fish Biology*, **74**(6), 1303–1310. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02210.x>

Kulísková, P., Horký, P., Slavík, O., Jones, J. I. (2009). Factors influencing movement behaviour and home range size in ide *Leuciscus idus*. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1269–1279.

Langhammer, J. (2010). Water quality changes in the Elbe River Basin, Czech Republic, in the context of the post-socialist economic transition. *GeoJournal*, **75**, 185–198. <https://doi.org/10.1007/s10708-009-9292-7>

Layman, C. A., Quattrochi, J. P., Peyer, C. M., Allgeier, J. E. (2007). Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters*, **10**, 937–944.

Lenhardt, M., Markovic, G., Gacic, Z. (2009). Decline in the index of biotic integrity of the fish assemblage as a response to reservoir aging. *Water Resources Management*, **23**, 1713–1723. doi:10.1007/S11269-008-9348-3.

Liew, J. H., Tan, H. H., Yeo, D. C. J. (2016). Dammed rivers: Impoundments facilitate fish invasions. *Freshwater Biology*, **61**, 1421–1429.

Lima, M. A. L., Doria, C. R., Carvalho, A. R., Angelini, R. (2020). Fisheries and trophic structure of a large tropical river under impoundment. *Ecological Indicators* **113**: 106162, 15 s.

Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bunn, S. E., Cunjak, R. A., Lutcavage, M. E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical

extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology*. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x.

López Rasgado, F. J., Lluch-Cota, S. E., Balart, E. F., Herzka, S. Z. (2016). Variation in isotopic trophic structure and fish diversity in mangrove systems subject to different levels of habitat modification in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. doi:10.5343/bms.2015.1100.

Lucas, M. C. (2000). The influence of environmental factors on movements of lowland-river fish in the Yorkshire Ouse system. *Science of the Total Environment*, **251–252**, 223.

Lucas, M. C., Baras, E. (2001). *Migration of Freshwater Fishes*. Blackwell Science.

Lucas, M. C., Mercer, T., Batley, E., Frear, P. A., Peirson, G., Duncan, A., Kubečka, J. (1998). Spatio-temporal variations in the distribution and abundance of fish in the Yorkshire Ouse system. *Science of the Total Environment*, **210–211**, 437–455.
[https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(98\)00037-5](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(98)00037-5)

Luz-Agostinho, K. D. G., Bini, L. M., Fugi, R., Agostinho, A. A., Júlio, H. F. Jr. (2006). Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná river Basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*: **4**: 61–68.

Madigan, D. J., Litvin, S. Y., Popp, B. N., Carlisle, A. B., Farwell, C. J., Block, B. A. (2012). Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *PLOS ONE*, **7**, e49220. doi: 10.1371/journal.pone.0049220.

Maitland, P. S., Campbell, R. N. (1992). *Freshwater Fishes of the British Isles*. HarperCollins Publishers.

McMahon, K. W., Fogel, M. L., Johnson, B. J., Houghton, L. A., Thorrold, S. R. (2011). A new method to reconstruct fish diet and movement patterns from $\delta^{13}\text{C}$ values in otolith amino acids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **68**, 1330–1340.
doi:10.1139/f2011-070.

Meador, M. R., Carlisle, D. M. (2012). Relations between altered streamflow variability and fish assemblages in eastern USA streams. *River Research and Applications*, **28**, 1359–1368.
doi:10.1002/rra.1534.

Mehner, T., Diekmann, M., Brämick, U., Lemcke, R. (2005). Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure, and human-use intensity. *Freshwater Biology*, **50**, 70–85.

Mehner, T., Ihlau, J., Dörner, H., Hölker, F. (2005). Can feeding of fish on terrestrial insects subsidize the nutrient pool of lakes? *Limnology and Oceanography*, **50**, 2022–2031.
doi:10.4319/LO.2005.50.6.2022.

Micha, J.-C., Borlée, M.C. (1989). Recent historical changes on the Belgian Meuse. In G.E. Petts & H. Möller (Eds.), *Historical Changes of Large Alluvial Rivers: Western Europe* (pp. 269–295). John Wiley & Sons, Chichester.

Miltner, R. J., Rankin, E. T. (1998). Primary nutrients and the biotic integrity of rivers and streams. *Freshwater Biology*, **40**, 145–158.

- Mims, M. C., Olden, J. D. (2013). Fish assemblages respond to altered flow regimes via ecological filtering of life history strategies. *Freshwater Biology*, **58**, 50–62. doi:10.1111/fwb.12037.
- Moore, J. W., Semmens, B. X. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, **11**, 470–480. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01163.x.
- Moraes, K., Souza, A. T., Vašek, M., Bartoň, D., Blabolil, P., Čech, M., dos Santos, R. A., Draščík, V., Holubová, M., Jůza, T., Kočvara, L., Kolářová, K., Matěna, J., Peterka, J., Říha, M., Sajdlová, Z., Šmejkal, M., Tsering, L., Kubečka, J. (2021). Openness of fish habitat matters: Lake pelagic fish community starts very close to the shore. *Water*, **13**, Article 3291. <https://doi.org/10.3390/W13223291>
- Mouchlianitis, F. A., Bobori, D., Tsakoumis, E., Sapounidis, A., Kritikaki, E., Ganias, K. (2021). Does fragmented river connectivity alter the reproductive behavior of the potamodromous fish *Alburnus vistoncus*? *Hydrobiologia*, **848**, 4029–4044. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04621-x>
- Moyle, P. B., Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, **78**, 149–161.
- Musil, J., Horký, P., Slavík, O., Zbořil, A., Horká, P. (2012). The response of the young of the year fish to river obstacles: functional and numerical linkages between dams, weirs, fish habitat guilds, and biotic integrity across a large spatial scale. *Ecological Indicators*, **23**, 634–640. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.05.018.
- Nakano, S., Murakami, M. (2001). Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 166–170.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 429–436. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[429:anfie]2.0.co;2.
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M., Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, **308**, 405–408. doi:10.1126/science.1107887.
- Noble, R. A. A., Cowx, I. G., Goffaux, D., Kestemont, P. (2007). Assessing the health of European rivers using functional ecological guilds of fish communities: standardising species classification and approaches to metric selection. *Fisheries Management and Ecology*, **14**, 381–392.
- Novaes, J. L. C., Caramaschi, E. P., Winemiller, K. O. (2004). Feeding of *Cichla monoculus* Spix, 1829 (Teleostei: Cichlidae) during and after reservoir formation in the Tocantins River. *Acta Limnologica Brasiliensia* **16**: 41–49.
- Öhlund, G., Nordwall, F., Degerman, E., Eriksson, T. (2008). Life history and large-scale habitat use of brown trout (*Salmo trutta*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) — implications for species replacement patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 633–644. doi:10.1139/f08-003.

- Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, **24**, 387–399. <https://doi.org/10.1002/env.2221>
- Penczak, T. (1969). The ichthyofauna of the rivers of the Łódź Upland and adjacent areas. Part Ic. The hydrography and fishes of the Warta River basin. *Acta Hydrobiologica*, **11**, 69–118.
- Penczak, T., Głowacki, L., Galicka, W., Koszali, H. (1998). A long-term study (1985–1995) of fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Hydrobiologia*, **368**, 157–173.
- Peterson, B. J., Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 293–320.
- Pfaušerová, N., Brabec, M., Slavík, O., Horký, P., Žlábek, V., Hladík, M. (2022). Effects of physical parameters on fish migration between a reservoir and its tributaries. *Scientific Reports*, **12**. doi:10.1038/s41598-022-12231-3.
- Pfaušerová, N., Slavík, O., Horký, P., Kolářová, J., Randák, T. (2019). Migration of non-native predator asp (*Leuciscus aspius*) from a reservoir poses a potential threat to native species in tributaries. *Water*, **11**, 13. doi:10.3390/w11061306.
- Pfaušerová, N., Slavík, O., Horký, P., Turek, J., Randák, T. (2021). Spatial distribution of native fish species in tributaries is altered by the dispersal of non-native species from reservoirs. *Science of the Total Environment*, **755**, 143108. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.143108.
- Philips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X., Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, **92**, 823–835.
- Phillips, D. L., Gregg, J. W. (2001). Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*, **127**, 171–179. doi:10.1007/s004420000578.
- Planas, M. (2022). Was that my meal? Uncertainty from source sampling period in diet reconstruction based on stable isotopes in a syngnathid fish.
- Polis, G. A., Anderson, W. B., Holt, R. D. (1997). Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 289–316.
- Pomeranz, D., Vila-Belda, J. (2019). Taking State-Capacity Research to the Field: Insights from Collaborations with Tax Authorities. *Annual Review of Economics*, **11**, 755–781. <https://doi.org/10.1146/annurev-economics-080218-030312>
- Post, D. M. (2002a). The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 269–277.
- Post, D. M. (2002b). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, **83**, 703–718.
- Radinger, J., Essl, F., Hölker, F., Horký, P., Slavík, O., Wolter, C. (2017). The future distribution of river fish: The complex interplay of climate and land use changes, species dispersal and movement barriers. *Global Change Biology*, **23**, 4970–4986.

- Rasmussen, J. B., Trudeau, V., Morinville, G. (2009). Estimating the scale of fish feeding movements in rivers using ^{13}C signature gradient. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 674–685.
- Riley, S. C., Binder, T. R., Tucker, T. R., Krueger, C. C. (2018). Evidence of repeated long-distance movements by lake charr *Salvelinus namaycush* in Lake Huron. *Environmental Biology of Fishes*, **101**, 531–545. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0714-6>.
- Robinson, B. G., Franke, A., Derocher, A. E. (2018). Stable isotope mixing models fail to estimate the diet of an avian predator. *Auk*, **135**, 60–70. doi:10.1642/AUK-17-143.1.
- Rosecchi, E., Crivelli, A. J., Catsadorakis, G. (1993). The establishment and impact of *Pseudorasbora parva*, an exotic fish species introduced into Lake Mikri Prespa (North-Western Greece). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **3**, 223–231.
- Roussel, J. M., Perrier, C., Erkinaro, J., Niemelä, E., Cunjak, R. A., Huteau, D., Riera, P. (2014). Stable isotope analyses on archived fish scales reveal the long-term effect of nitrogen loads on carbon cycling in rivers. *Global Change Biology*, **20**, 523–530.
- Říha, M., Ricard, D., Vašek, M., Prchalová, M., Mrkvička, T., Jůza, T., Čech, M., Draštík, V., Muška, M., Kratochvíl, M., Peterka, J., Tušer, M., Sedá, J., Blabolil, P., Bláha, M., Wanzenböck, J., Kubečka, J. (2015). Patterns in diel habitat use of fish covering the littoral and pelagic zones in a reservoir. *Hydrobiologia*, **747**, 111–131. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2124-x>
- Sanderson, B. L., Tran, C. D., Coe, H. J., Pelekis, V., Steel, E. A., Reichert, W. L. (2009). Non-lethal sampling of fish caudal fins yields valuable stable isotope data for threatened and endangered fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **138**, 1166–1177. doi:10.1577/T08-086.1.
- Sandlund, O. T., Museth, J., Øistad, S. (2016). Migration, growth patterns, and diet of pike (*Esox lucius*) in a river reservoir and its inflowing river. *Fisheries Research*, **173**, 53–60.
- Semerád, J., Horká, P., Filipová, A., Kukla, J., Holubová, K., Musilová, Z., Jandová, K., Frouz, J., Cajthaml, T. (2022). The driving factors of per- and polyfluorinated alkyl substance (PFAS) accumulation in selected fish species: The influence of position in river continuum, fish feed composition, and pollutant properties. *Science of The Total Environment*, **816**, 151662. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151662>
- Schiemer, F., Waidbacher, H. (1992). Strategies for conservation of a Danubian fish fauna. *River Conservation and Management*. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)90983-t](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)90983-t).
- Schindler, D. E., Scheuerell, M. D. (2002). Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*, **98**, 177–189.
- Schleuter, D., Eckmann, R. (2008). Generalist versus specialist: The performances of perch and ruffe in a lake of low productivity. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 86–99. doi:10.1111/j.1600-0633.2007.00262.x.
- Schmutz, S., Jungwirth, M. (2001). The impact of hydropower plants on the aquatic food webs and fish communities in Central European rivers. *Journal of Applied Ichthyology*, **17**(1), 66–71.

- Schoeller, D. A., Minagawa, M., Slater, R., Kaplan, J. R. (1986). Stable isotopes of carbon, nitrogen and hydrogen in the contemporary North American human food web. *Ecology of Food and Nutrition*, **18**, 159–170.
- Sinnatamby, R. N., Dempson, J. B., Power, M. (2008). A comparison of muscle- and scale-derived $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ across three life-history stages of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Rapid Communication in Mass Spectrometry*, **22**, 2773–2778.
- Slavík, O., Bartoš, L. (2004). What are the reasons for the Prussian carp expansion in the upper Elbe River, Czech Republic? *Journal of Fish Biology*, **65** (Suppl. A.), 240–253.
- Slavík, O., Bartoš, L., Kolářová, J., Rndak, T. (2007). Behavioural pattern in cyprinid fish below a weir as detected by radio telemetry. *Aquatic Ecology*, **23**, 679–683.
- Slavík, O., Pfauserová, N., Brabec, M., Kolářová, J., Červený, D., Horký, P. (2023). The effect of temperature on the dynamics of common bream (*Abramis brama*) migrations between the reservoir and its tributary. *Ecology of Freshwater Fish*. doi:10.1111/eff.12736.
- Smith, V. H., Tilman, G. D., Nekola, J. C. (1999). Eutrophication: Impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, **100**, 179–196.
- Specziár, A., Rezsű, E. T. (2009). Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: An ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology*, **75**, 247–267. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02283.x.
- Stanford, J.A., Ward, J.V. (1983). Insect Species Diversity as a Function of Environmental Variability and Disturbance in Stream Systems. In: Barnes, J.R., Minshall, G.W. (eds) *Stream Ecology*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3775-1_11
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, **6**, e5096. doi:10.7717/peerj.5096.
- Stock, B. C., Semmens, B. X. (2016). MixSIAR GUI user manual, 1–59. doi:10.5281/zenodo.47719.
- Šantrůček, J., Šantrůčková, H., Kaštovská, E., Květoň, J., Tahovská, K. (2014). *Stabilní izotopy a jejich použití v biologii a ekologii*. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 103 s. ISBN 978-80-7394-481-0.
- Šmejkal, M., Bartoš, D., Duras, J., Horký, P., Muška, M., Kubečka, J., Pfauserová, N., Tesfaye, M., Slavík, O. (2023). Living on the edge: Reservoirs facilitate enhanced interactions among generalist and rheophilic fish species in tributaries. *Frontiers in Environmental Science*, **11**, 1099030. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2023.1099030>
- Šmejkal, M., Ricard, D., Vejřík, L., Mrkvička, T., Vebrová, L., Baran, R., Blabolil, P., Sajdlová, Z., Vejříková, I., Prchalová, M., Kubečka, J. (2017). Seasonal and daily protandry in a cyprinid fish. *Scientific Reports*, **7**, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04827-x>
- Thomas, S. M., Crowther, T. W. (2015). Predicting rates of isotopic turnover across the animal kingdom: A synthesis of existing data. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 861–870. doi:10.1111/1365-2656.12326.

Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, **57**, 32–37. doi:10.1007/BF00379558.

Tognetti, P. M., Gatto, G. M. (2012). Fish community structure and the role of food resources in a regulated river ecosystem. *Fisheries Management and Ecology*, **19**(4), 341–349.

Valladares, S., Planas, M. (2012). Non-lethal dorsal fin sampling for stable isotope analysis in seahorses. *Aquatic Ecology*, **46**, 363–370. doi:10.1007/s10452-012-9407-y.

Van den Brink, F. W. B., Velde, G., Buijse, A. D., Klink, A. G. (1996). Biodiversity in the Lower Rhine and Meuse river-floodplains: Its significance for ecological river management. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **30**: 129–149.

Van Deurs, M., Madsen, H. (2013). Effect of impoundment on food web dynamics and fish growth in a river ecosystem. *Freshwater Biology*, **58**(2), 295–308.

Vander Zanden, M. J., Casselman, J. M., Rasmussen, J. B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, **401**, 464–467.

Vander Zanden, M. J., Clayton, M. K., Moody, E. K., Solomon, C. T., Weidel, B. C. (2015). Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. *PLOS One*, **10**, e0116182. doi: 10.1371/journal.pone.0116182.

Vander Zanden, M. J., Lapointe, N. W. R., Marchetti, M. P. (2016). Non-indigenous fishes and their role in freshwater fish imperilment. In Closs, G. P., Krkosek, M., Olden, J. D. (Eds.), *Conservation of Freshwater Fishes* (pp. 238–269). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139627085.009>.

Vannote, R. L., Wayne Minshall, G., Cummins, K. W., Seddel, J. R., Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130–137. doi:10.1139/f80-017.

Vašek, M., Brabec, M., Blabolil, P., Čech, M., Draštkík, V., Jůza, T., Kubečka, J., Muška, M., Peterka, J., Prchalová, M., Říha, M., Hejzlar, J. (2023). Fish scale stable isotopes as potential indicators of nutrient pollution: Exploring the response of roach (*Rutilus rutilus*) scale $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ to a gradient of land use disturbance.

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

Vašek, M., Prchalová, M., Říha, M., Blabolil, P., Čech, M., Draštkík, V., Frouzová, J., Jůza, T., Kratochvíl, M., Muška, M., Peterka, J., Sajdlová, Z., Šmejkal, M., Tušer, M., Vejřík, L., Znachor, P., Mrkvička, T., Sedá, J., Kubečka, J. (2016). Fish community response to the longitudinal environmental gradient in Czech deep-valley reservoirs: Implications for ecological monitoring and management. *Ecological Indicators*. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.12.034.

Vejříková, I., Elorant, A. P., Vejřík, L., Šmejkal, M., Čech, M., Sajdlová, Z., Frouzová, J., Kiljunen, M., Peterka, J. (2017). Macrophytes shape trophic niche variation among generalist fishes. *PlosONE* **12**(5), e0177114. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177114>

Vodinský, S., Vodinský, M. (1989). *Ryby našich vod*. Albatros, Praha, 377 stran.

- Vostradovská, M., Vostradovský, J. (1983). The Prognosis and actual development of the stocking rate in water reservoirs (Římov and Lučina). *Czech Journal of Animal Science*, **28**, 801–807.
- Vostradovský, J. (1974). On the biology of asp (*Aspius aspius* L.) in the water-supply reservoir Švihov (Želivka). *Animal Husbandry*, **19**.
- Ward, J. V., Stanford, J. A. (1978). The ecology of regulated streams. *Springer-Verlag*, **10**, 159–168. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-6388-9_10
- Ward, J. V., Stanford, J. A. (1995). The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research and Management*, **10**, 159–168. doi:10.1002/rrr.3450100211.
- Woodland, R. J., Harris, L., Reilly, E., Fireman, A., Schott, E., Heyes, A. (2022). Food web restructuring across an urban estuarine gradient. *Ambio*, **51**, 888–900. doi:10.1007/s13280-021-01610-1.
- Woodward, G., Hildrew, A. G. (2002). Food web structure in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, **47**, 777-798. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00908.x>
- Xie, P. (2003). Silver carp and bighead carp: Economy, ecology, and exploitation. *Environmental Reviews*, **11**, 189–207. doi:10.1139/a03-012.
- Xu, H., Turchini, G. M., Francis, D. S., Liang, M., Mock, T. S., Rombenso, A., Ai, Q. (2020). Are fish what they eat? A fatty acid's perspective. *Progress in Lipid Research*, **80**, Article 101064. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2020.101064>
- Závorka, L., Koeck, B., Cucherousset, J., Brijs, J., Näslund, J., Aldvén, D., Höjesjö, J., Fleming, I. A., Johnsson, J. I. (2017). Co-existence with non-native brook trout breaks down the integration of phenotypic traits in brown trout parr. *Functional Ecology*, **31**, 1582–1591. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12862>.