

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Viktor Bečvář**

**Potravní kompetice mezi vodními ptáky a rybami**

Food competition between waterbirds and fish

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha, 2022

## **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 3. 5. 2022

Viktor Bečvář

## **Poděkování**

Děkuji svému školiteli doc. RNDr. Davidovi Hořákovi, Ph.D. za užitečné rady i cenné připomínky a za čas, který mi věnoval. Dále děkuji rodině i přátelům za jejich laskavou podporu.

## **Abstrakt**

Potravní kompetice mezi vodními ptáky a rybami může být důležitým faktorem v dnešních mokřadních ekosystémech. V některých situacích tento vztah určuje, zda je konkrétní stanoviště ještě pro ptáky vhodné či nikoliv. Sdílenou potravní složkou jsou často velcí vodní bezobratlí živočichové. Situace, kdy konkrétní druhy vodních ptáků a ryb soupeří právě o tento potravní zdroj, jsou zdokumentovány z mnoha různých sladkovodních habitatů. Ryby jsou ve využívání potravních zdrojů často efektivnější až do té míry, kdy lze tento vztah nazývat kompeticí asymetrickou. Úroveň kompetice může být zároveň ovlivňována různými okolními vlivy prostředí nebo vlastnostmi přítomných rybích a ptačích populací. Poznatky získané při studiu tohoto vztahu mohou být následně využity při péči o chráněná území i komerčně využívané vodní plochy.

**Klíčová slova:** potravní kompetice, vodní ptáci, ryby, potravní překryv, sladkovodní ekosystémy

## **Abstract**

Food competition between waterbirds and fish can be a crucial factor in today's wetland ecosystems. In certain situations it can be decisive if a specific site is still suitable for waterbirds or not. Large aquatic invertebrates are often shared food resources. Situations where specific waterbirds and fish compete for this resource were described in many wetland habitats. Fish are often much more effective in acquiring food to the point when this relationship can be described as asymmetrical competition. The level of competition can be also influenced by various environmental factors or different attributes of waterbird and fish populations. The knowledge obtained by studying this relationship can be then used in management of protected areas and commercially used waterbodies.

**Keywords:** food competition, waterbirds, fish, diet overlap, freshwater ecosystems

## Obsah

1	Úvod .....	1
2	Vymezení potravní kompetice .....	3
2.1	Potravní překryv .....	3
2.2	Limitovanost potravních zdrojů .....	6
3	Asymetrie v kompetici .....	7
4	Faktory ovlivňující kompetici .....	8
4.1	Parametry rybí populace .....	8
4.1.1	Hustota a velikost jedinců .....	8
4.1.2	Druhová skladba .....	8
4.2	Parametry ptačí populace .....	10
4.2.1	Různé strategie získávání potravy .....	10
4.2.2	Potravní nároky různých životních stádií vodních ptáků .....	10
4.2.2.1	Ptačí mláďata .....	10
4.2.2.2	Hnízdící samice .....	11
4.2.2.3	Zimující ptáci .....	12
4.2.2.4	Přepeřující se ptáci .....	12
4.3	Vlastnosti prostředí .....	12
4.3.1	pH .....	12
4.3.2	Rozdíly v ročních obdobích .....	13
4.3.3	Hnojení a příkrmování .....	14
5	Následky kompetice .....	16
5.1	Ovlivnění reprodukce ptáků .....	16
5.2	Kompetiční vyloučení .....	16
6	Ochranářské implikace .....	18
7	Závěr .....	20
8	Seznam literatury .....	22

# 1 Úvod

Dnešní mokřadní ekosystémy často nenabízí ideální podmínky pro výskyt vodních ptáků. Nezodpovědné hospodaření na komerčně využívaných vodních plochách a další negativní vlivy prostředí vedou k tomu, že ptákům často nezbývá nic jiného než využívat stanoviště, kde jsou negativně ovlivňováni různými mezidruhovými interakcemi. Důležitým aktérem v produkci těchto negativních vlivů jsou ryby a jedním z mechanismů je právě potravní kompetice (Bouffard a Hanson 1997).

Kompetice samotná je specifický ekologický vztah, kdy mezi sebou organismy soupeří o sdílený zdroj a jejím výsledkem je potlačení přežívání, růstu nebo rozmnožování u alespoň jednoho ze zúčastněných (Begon a Townsend 2021). Kompetici můžeme dělit podle toho, zda zúčastněné organismy jsou stejného nebo odlišného taxonomického původu na intraspecifickou a interspecifickou (Begon a Townsend 2021). Zároveň podle toho, jestli následky kompetice jsou způsobeny přímo nedostatkem sdílených zdrojů nebo pouze negativním vlivem při jejich získávání na exploatační a interferenční (Le Bourlot et al. 2014). Kompetice mezi vodními ptáky a rybami jakožto interspecifický vztah je převážně řízena skrze nedostatek sdílených potravních zdrojů, tudíž se zároveň jedná o kompetici exploatační (Eadie a Keast 1982).

Exploatační kompetice, v této situaci potravní kompetice, nastává, když organismy využívají stejný potravní zdroj, kterého však není dostatek, aby ho mohli oba účastníci využívat bez omezení (Shorrocks 2001). Zúčastněné organismy se například ani nemusí setkat a stejně jsou spolu v kompetičním vztahu (Jensen 1987). Tento typ kompetice také často zvýhodňuje toho aktéra, který se dokáže k potravnímu zdroji dostat rychleji, nebo je efektivnější v jeho využívání (Shorrocks 2001).

Debata ohledně interspecifické kompetice jakožto vztahu určujícím podobu společenstev v ekosystému probíhala historicky po dlouhou dobu (Connell 1983). Většina příkladů však byla popsána na organismech sobě velmi příbuzných. Vliv kompetice mezi organismy sobě taxonomicky vzdálenějšími, jako jsou vodní ptáci a ryby, byl probádán méně (Schoener 1983). Studium komplikuje fakt, že vodní ptáci jsou vysoce mobilní organismy a mohou kdykoliv experimentální plochy opustit (Haas et al. 2007). I tak však vznikla řada studií, které dokazují existenci negativního vlivu ryb na vodní ptáky, a dokonce i přítomnost kompetice (Giles 1994; Eadie a Keast 1982; Winfield a Winfield 1994; Pehrsson 1984; Haas et al. 2007).

Práce si dává za cíl co nejlépe shrnout dosavadní poznatky o potravní kompetici mezi vodními ptáky a rybami ve sladkých a stojatých vodách. Popsat konkrétní faktory, které tento vztah mohou ovlivňovat a na závěr uvést některá opatření, kterými by bylo možné zlepšit podmínky pro vodní ptáky v dnešních mokřadních ekosystémech.

## 2 Vymezení potravní kompetice

Potravní kompetice může být jedním z mnoha mechanismů, kterými ryby negativně ovlivňují vodní ptáky (Bouffard a Hanson 1997). Při jejím zkoumání je nutné znát principy, kterými lze odlišit efekt samotné kompetice od těch ostatních. Z literatury vyplývá, že kompetice se lépe zkoumá na strukturně jednodušších systémech, kde je menší výskyt rostlin. To mohou být severská oligotrofní jezera v minulosti ovlivněná okyselováním (Nummi et al. 2012). Na těchto stanovištích je negativní vliv na ptáky způsoben přímým potlačením populace vodních bezobratlých rybami. V eutrofních vodách také, ale může více záležet na celkové struktuře systému (Diehl 1992). Potlačení vodních rostlin a zvýšení turbidity způsobené rybami jsou důležité faktory negativně ovlivňující ptačí populace. Ty mohou efekt samotné kompetice zastínit, ale zároveň se mohou projevit až později v sezóně (Haas et al. 2007). Do té doby je tedy možné i zde považovat negativní efekt ryb na vodní ptáky za produkt potravní kompetice (Kloskowski et al. 2010).

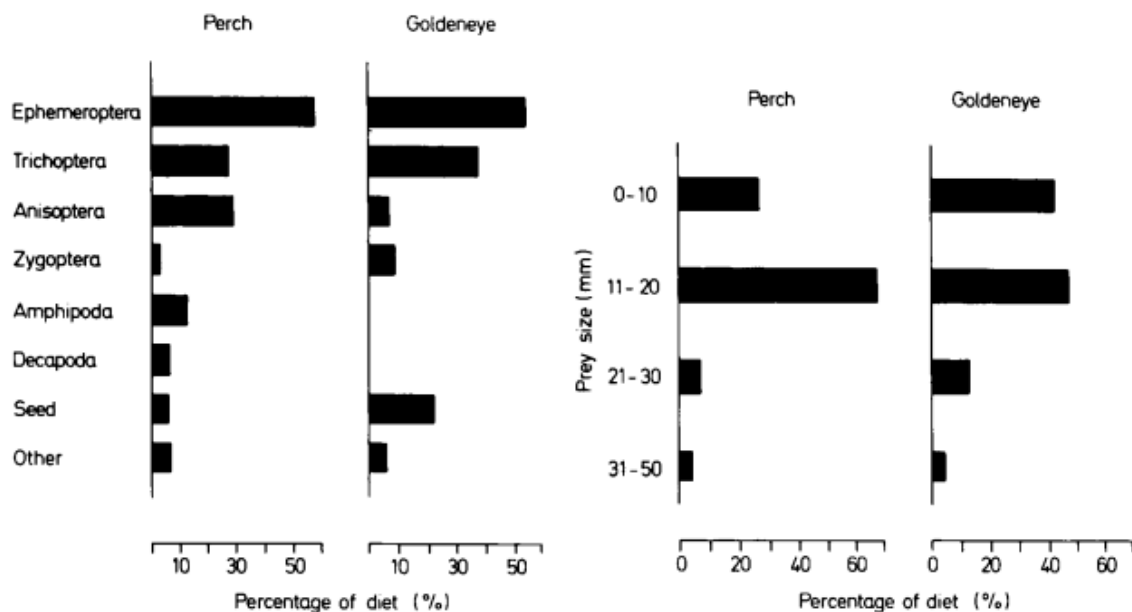
### 2.1 Potravní překryv

Základním předpokladem potravní kompetice je potravní překryv mezi zúčastněnými organismy (Nummi et al. 2016). Míra potravního překryvu určuje, jestli potravní kompetice vznikne a pokud ano, tak jaké bude mít kompetice výsledné dopady (Schoener 1983). Potravní překryv mezi vodními ptáky a rybami může být vysoký, a to i v rozměrech samotné potravy (Eadie a Keast 1982). Nejvýznamnějším potravním zdrojem, u kterého ke kompetici dochází, jsou vodní bezobratlí (Bouffard a Hanson 1997), ale případy, kdy jsou sdíleným potravním zdrojem malé ryby, byly také dokumentovány (Woollhead 1994). I přesto, že velké množství kachen se živí rostlinnou potravou, tak studie zkoumající potravní překryv a kompetici o rostlinnou potravu nebyly zatím provedeny (Nummi et al. 2016). Potravní překryv byl experimentálně dokázán v mnoha různých sladkovodních habitatech. Vždy byly porovnávány konkrétní složky potravy zkoumaných druhů a jejich následný překryv. V některých případech byla dokonce změřena jeho procentuální míra.

Například (Winfield a Winfield 1994), studovali potravní překryv na jezeře Lough Neagh v Severním Irsku, konkrétně mezi polákem chocholačkou (*Aythya fuligula*) a různými druhy ryb. Procentuální míra potravního překryvu byla určena z hodnot četnosti výskytu konkrétní kořisti a hodnot její váhy podle metody popsané v (Tokeshi 1986). S ploticí

obecnou (*Rutilus rutilus*) byl potravní překryv 59 %, s okounem říčním (*Perca fluviatilis*) 45 %, se síhem irským (*Coregonus autumnalis pollan*) 42 % a s úhořem říčním (*Anguilla Anguilla*) 57 %. Zde byly sdíleným potravním zdrojem hlavně larvy pakomárů (*Chironomidae*) a někteří měkkýši (Winfield a Winfield 1994). Ve skotském jezeře Loch Leven byla popsána podobná situace. Larvy pakomárů zde byly sdíleným potravním zdrojem poláka chocholačky, okouna říčního a pstruha obecného (*Salmo trutta*) (Laughlin 1974).

Procentuálně byl potravní překryv zmapován i u hohola severního (*Bucephala clangula*) a okouna žlutého (*Perca flavescens*) v Ontarijském jezeře, a to i překryv ve velikosti kořisti (Obrázek 1) (Eadie a Keast 1982). Zkoumání velikosti sdílené kořisti může být pro popsání potravního překryvu důležité. Některé druhy mohou využívat stejný typ kořisti, ale preference na její velikost se mohou lišit (Schoener 1974). Tím pádem by nedocházelo k využívání těch samých zdrojů a nebyly by splněny podmínky pro kompetici. To zde však prokázáno nebylo. Naopak bylo zjištěno, že potravní překryv byl 71 % a překryv ve velikosti kořisti byl 80 %. Sdílenou potravní složku zde tvořily hlavně nymfy jepic (*Ephemeroptera*) a larvy chrostíků (*Trichoptera*) (Eadie a Keast 1982). Ve skandinávských jezerech byl také studován potravní překryv hohola severního a tamějších ryb. V jezerech bylo dominantní zastoupení plotice obecné a okouna říčního. Sdílenou potravou byly převážně larvy vážek, potápníkovití brouci *Dytiscidae*, larvy jepic, larvy hmyzu z čeledi *Chaoboridae* a někteří zástupci polokřídých (*Hemiptera*) (Eriksson 1979).



**Obrázek 1.** Různé typy kořisti okouna a hohola a jejich procentuální zastoupení (vlevo). Různé velikosti kořisti (mm) okouna a hohola a jejich procentuální zastoupení (vpravo). Grafy ukazují vysokou míru potravního přeryvu a překryvu ve velikosti kořisti.

Převzato z (Eadie a Keast 1982)

Na jezerech Twin Lakes v Jižní Dakotě, které při jarní migraci využívá polák vlnkovaný (*Aythya affinis*), byl zkoumán potravní překryv mezi ním a zdejšími rybami (Strand et al. 2008). Nejvýznamnější potravní překryv byl vyhodnocen se sumečkem černým (*Ameiurus melas*) 94 % a okounem žlutým 92 %. Jednalo se převážně o zástupce pakomárovitých a různonožců (*Amphipoda*) (Strand et al. 2008). Zároveň bylo popsáno, že potrava, kterou konzumovaly ryby byla výrazně větší než ta, co konzumovali ptáci (Strand et al. 2008). To však není vysvětlováno preferencí ptáků lovit menší kořist nýbrž faktem, že ryby primárně loví velké vodní bezobratlé, což má za následek zmenšení průměrné velikosti těla v celé populaci (Hayne a Ball 1956). Studie z jezera Ruby v Nevadě ukázala, že okounek pstruhový (*Micropterus salmoides*) má potravní překryv s polákem dlouhozobým (*Aythya valisineria*) a polákem americkým (*Aythya americana*) hlavně v larvách vážek a pakomárů. Tyto ptačí druhy mají zároveň ještě vyšší míru potravního překryvu s pstruhem duhovým (*Onchorhynchus mykiss*), a to v larvách vážek (*Odontoda*), larvách pakomárů a některých plžích (*Gastropoda*) (Carmichael 1983 ex. Bouffard a Hanson 1997). Potravní překryv byl také zdokumentován u kachňat kachny tmavé (*Anas rubripes*) a sivena amerického (*Salvelinus fontinalis*) (Hunter et al. 1986; DesGranges a Rodrigue 1987). Experiment byl proveden na vodních plochách ve státě

Maine (Hunter et al. 1986) a v provincii Québec (DesGranges a Rodrigue 1987). Bylo prokázáno, že potravní překryv může být vysoký. Dva ze tří použitých indexů pro určení potravního překryvu ukázaly na fakt, že kachňata na vodních plochách s rybami mají podobnější stravu jako ryby, než jako kachňata na vodních plochách bez ryb (Hunter et al. 1986). Sdíleným potravním zdrojem byli zástupci dvoukřídlého hmyzu a vážek (Hunter et al. 1986). Jeden z mála popsáných potravních překryvů, kdy jsou sdílenou potravou ryby, byl studován v Nizozemí na jezeře Usselmeer. Zde spolu soupeří potápka roháč (*Podiceps cristatus*) a okoun říční o malé ryby z čeledi koruskovité (*Osmeridae*) (van Eerden et al. 1993). Okouni konzumovali v průměru menší ryby než potápky, ale v kombinaci s rychlostí, s kterou byli schopni sdílenou potravu lovit, byla situace vyhodnocena jako přímá potravní kompetice (van Eerden et al. 1993).

Jedním z významných rybích druhů, který se dnes vyskytuje v mnoha různých vodních biotopech, je kapr obecný (*Cyprinus carpio*). Jeho vliv na populace vodních ptáků může být znatelný, a to částečně i z důvodu přímé kompetice o potravu. V některých případech je dokonce potravní kompetice s kaprem považována za hlavní mechanismus negativního vlivu na vodní ptáky (Kloskowski et al. 2010). Vodní ptáci a kapři primárně kompetují o vodní bezobratlé žijící v bentosu. Nejčastěji jsou zmiňovány larvy dvoukřídlého hmyzu, konkrétně bentické larvy a kukly pakomárů. Tito bezobratlí mohou zároveň tvořit dominantní složku potravy kaprů (Kloskowski 2011). Jeden z popsáných případů, kdy dochází k potravnímu překryvu s kaprem je ze Španělska, a to s populací ohrožené kachnice bělohlavé (*Oxyura leucocephala*) (Almaraz 2001). Další lze uvést potravní překryv s kachňaty poláka chocholačky v zatopených šterkovnách ve Velké Británii. Zde podléhali kompetici i zástupci některých měkkýšů (Giles 1994).

## **2.2 Limitovanost potravních zdrojů**

Samotný potravní překryv není jedinou podmínkou pro vznik potravní kompetice. Aby se opravdu jednalo o kompetici, tak sdílený potravní zdroj musí být zároveň limitujícím pro vodní ptáky i ryby (Winfield a Winfield 1994). To lze dokázat zkoumáním sdíleného potravního zdroje na společných stanovištích (Hunter et al. 1986). Během těchto experimentů může docházet k manipulaci s rybí obsádkou a zkoumání následných efektů na populaci vodních ptáků a vodních bezobratlých (Giles 1994). Důkazem o nedostatku potravních zdrojů může být i samotný negativní vliv na populaci vodních ptáků (Haas et al. 2007).

### 3 Asymetrie v kompetici

Z dosavadních poznatků vyplývá, že ryby mají v potravní kompetici převahu nad vodními ptáky, a vzniká tak kompetice asymetrická (Nummi et al. 2016). To je kompetice, při které je efekt jednoho ze zúčastněných na druhého mnohokrát větší než opačně (Shorrocks 2001). V extrémních případech asymetrické kompetice, kdy jeden ze zúčastněných je ovlivňován negativně a u druhého nedochází ke změně, lze mluvit o takzvaném amensalismu (Shorrocks 2001). Ryby jsou efektivnější ve využívání potravních zdrojů, jako jsou vodní bezobratlí nebo malé ryby. Může to být z části způsobeno energetickou výhodou ryb nad vodními ptáky (Bouffard a Hanson 1997). Dravé ryby jsou schopné konzumovat malé ryby desetkrát rychleji, než rybožraví vodní ptáci (van Eerden et al. 1993). Ryby mají menší energetické náklady na pohyb než vodní ptáci (Schmidt-Nielsen 1972). Zároveň jsou jejich potravní nároky flexibilnější a lépe zvládají období s nedostatkem potravy. V těchto situacích jsou například okouni říční schopni zpomalit svůj růst (Alm 1946) nebo změnit svou potravní preferenci z vodních bezobratlých na malé ryby (Horppila et al. 2000). Naopak pokud se populace vodních ptáků vyskytne na stanovišti s nedostatkem potravních zdrojů, tak stanoviště opouští a hledá nové (Mallory et al. 1993). Jako důkaz pro asymetrii v kompetici může sloužit i fakt, že vodní ptáci pravděpodobně nejsou schopni zredukovat potravní zdroje na stanovišti bez ryb stejně, jako ryby na stanovišti bez ptáků (Haas et al. 2007).

## **4 Faktory ovlivňující kompetici**

### **4.1 Parametry rybí populace**

Jaká rybí populace se na konkrétním stanovišti vyskytuje, je kriticky důležitým faktorem nejen při zkoumání potravní kompetice s vodními ptáky. Zároveň se jedná o faktor, který může být uměle ovlivněn lidmi. Vysazování nepůvodních druhů ryb, nebo příliš vysokého množství ryb je problém, který silně ovlivňuje nejen populace vodních ptáků (Bouffard a Hanson 1997).

#### **4.1.1 Hustota a velikost jedinců**

Hustota rybí populace je jedním z klíčových faktorů hrajících roli při vzniku a průběhu kompetice. Míra efektu kompetice je závislá na dané hustotě rybí populace (Haas et al. 2007). Vysoká hustota rybí populace na stanovišti negativně koreluje s výskytem velkých vodních bezobratlých a přítomností konkrétních druhů vodních ptáků (Nummi et al. 2012). Efekt vlivu hustoty na potravní kompetici je možné zkoumat na experimentálních vodních plochách s různou hustotou rybí obsádky a hodnotit využívání těchto ploch vodními ptáky (Haas et al. 2007). Ve vztahu k hustotě byl zároveň popsán fenomén potenciálně ovlivňující kompetici, kdy nižší hustota rybí obsádky způsobí rozšíření bezobratlých živočichů i do otevřeného vodního sloupce, kde jsou lépe přístupní pro potápivé kachny, ale hůře pro plovavé. Naopak za stavu s vysokou hustotou rybí obsádky se bezobratlí stahují do litorálních částí vodních ploch a vyhledávají úkryty v okolí rostlin. Zde jsou lépe chráněni před predací ryb, ale jsou stále přístupní pro plovavé kachny (Eriksson 1983).

Některé studie ukazují, že důležitější, než samotná hustota populace je velikost a věk jedinců v konkrétní populaci ryb. Množství společné potravy s ptáky klesá s věkem jedinců rybí populace a zároveň klesá hustota ptačí populace na sdílených vodních plochách (Kloskowski et al. 2010).

#### **4.1.2 Druhová skladba**

Druhová skladba rybí populace hraje významnou roli v dnešních vodních ekosystémech a její vliv na potravní kompetici s vodními ptáky může být značný (Epnors et al. 2010). Když bereme v úvahu, že hlavním potravním zdrojem, u kterého dochází ke kompetici jsou, vodní bezobratlí (Bouffard a Hanson 1997), tak vodní plochy s odlišným složením rybí obsádky budou mít z důvodu různých potravních specializací ryb i jinou druhovou skladbu vodních bezobratlých (McNicol a Wayland 1992). Některé ryby se mohou

primárně žít pouze ve vodním sloupci a méně ovlivňovat bentické organismy. Jiné mohou být naopak specializované na získávání potravy na dně a mohou s vodními ptáky soupeřit o potravu ve formě bentických bezobratlých živočichů (Haas et al. 2007). Zajímavý rozdíl byl popsán i mezi populacemi bezobratlých ve vodách s výskytem okouna žlutého a vodách s malými kaprovitými rybami. Okoun dokáže redukovat populace nektonické i bentické, ale malé kaprovité ryby převážně redukují ty nektonické. Stanoviště s výskytem pouze malých kaprovitých ryb mají tedy bohatší populace bentických bezobratlých, a jsou pro vodní ptáky přívětivější než ty s přítomností okouna žlutého (McNicol a Wayland 1992). U okouna byl také popsán efekt ve vztahu k rybožravým ptákům. Okoun jakožto dravá ryba může přímo soupeřit s vodními ptáky o malé ryby, ale zároveň jeho přítomností jsou tyto ryby vytlačovány k hladině, kde mohou být lépe dostupné vodním ptákům (van Eerden et al. 1993).

Velkou roli hraje i maximální velikost vzrůstu a s tím související velikost úst. Malé ryby tedy nemohou konzumovat stejně velké bezobratlé jako ryby větší (Keast a Webb 1966). To ale neznamená, že malé ryby nemají schopnost v některých situacích zredukovat množství sdílené potravy s vodními ptáky. Studie ze severoamerických mělkých eutrofních jezer ukázaly, že malé ryby jako jeleček velkohlavý (*Pimephales promelas*) nebo *Culaea inconstans* jsou schopné výrazně omezit množství vodních bezobratlých (Zimmer et al. 2002), a tak ovlivnit potravní návyky vodních ptáků (McParland a Paszkowski 2006).

Malé ryby mohou být zároveň ovlivněny přítomností větších rybožravých ryb (Robinson a Tonn 1989), jako je štika obecná (*Exos lucius*). Výskyt štiky může mít na přítomnou populaci vodních ptáků a samotnou kompetici různé efekty. Je prokázáno, že štiky a konkrétně mladé štiky přímo loví mláďata vodních ptáků, ale zároveň štiky všech velikostí loví ryby, a tím potenciálně snižují míru kompetice o potravu mezi vodními ptáky a rybami (Giles 1994). Přítomnost štiky může také vést k vyřazení okouna z pozice vrcholového predátora a k navýšení množství vodních bezobratlých, které mohou následně využívat vodní ptáci (Nummi et al. 2016). U štiky je ale zaznamenáno i chování, kdy přímo loví velké vodní bezobratlé (Venturelli a Tonn 2005), tudíž i ona se v některých situacích může stát přímým soupeřem o potravu s vodními ptáky (Epnors et al. 2010).

## **4.2 Parametry ptačí populace**

### **4.2.1 Různé strategie získávání potravy**

Vodní ptáci získávají potravu různými způsoby, a tím pádem může docházet ke kompetici u některých ptáků více či méně. Potápivé kachny jako hohol severní získávají potravu přímo ve vodním sloupci, jsou tedy více ovlivněny kompeticí než například čírka obecná (*Anas crecca*) (Nummi et al. 2016). Kachna divoká (*Anas platyrhynchos*), která vyhledává potravu na okrajích vodních ploch, je ovlivňována ještě méně (Nummi et al. 2016). Rozdíl v míře kompetice mezi druhy s podobnou strategií získávání potravy jako je kachna divoká a čírka obecná může být dán konkrétními prvky na stanovišti. Kachna divoká, na rozdíl od čírky, vyhledává potravu primárně v místech s vysokou koncentrací rostlin, kde je méně ryb (Väänänen et al. 2012).

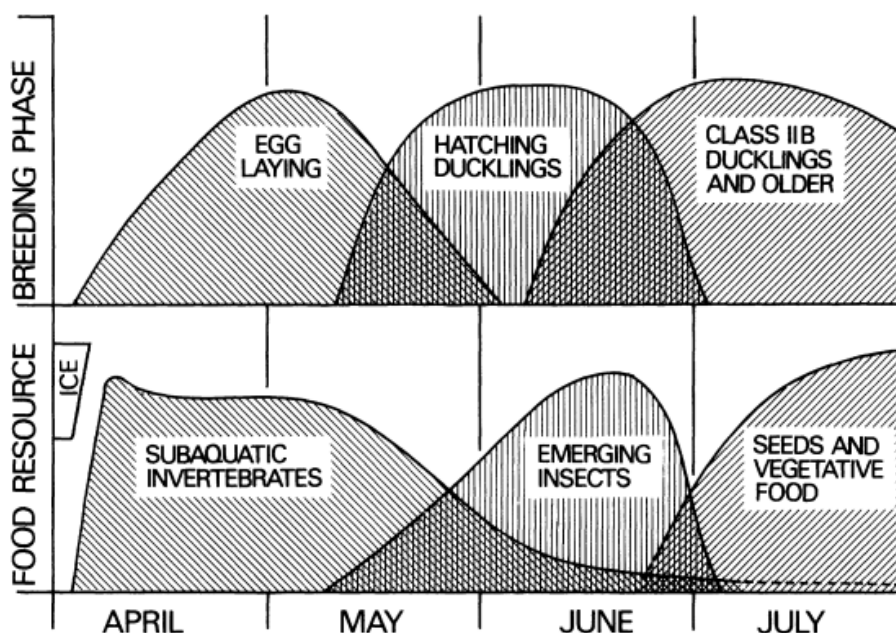
### **4.2.2 Potravní nároky různých životních stádií vodních ptáků**

Vodním ptákům se během jejich života mohou měnit jejich potravní nároky a od toho se odvíjí i případná potravní kompetice s rybami. Míra zastoupení vodních bezobratlých v jejich potravě je důležitý faktor, který tuto kompetici určuje (Epnors et al. 2010). Nedostatek této potravy v kritických obdobích, kdy potřebují vysoký příjem živin, jako je hnízdění, přepeřování (Thompson a Drobney 1996) nebo stádium mláďete (Krapu a Swanson 1977), může mít negativní následky na jejich přežívání. Mnoho druhů vodních ptáků v těchto stádiích života využívá stejné potravní zdroje jako ryby na s nimi sdílených stanovištích (Winfield a Winfield 1994; Eadie a Keast 1982). Tudíž kompetice vzniká nejčastěji právě v těchto obdobích ptačího vývoje (Epnors et al. 2010).

#### **4.2.2.1 Ptačí mláďata**

Mláďata vodních ptáků jsou velice citlivá na nedostatek potravy, a to hlavně v prvních dvou týdnech od vylíhnutí (Giles 1994). Hlavní složkou potravy v této době jsou vodní bezobratlí, kteří jsou bohatí na proteiny, což umožňuje jejich rychlý růst (Krapu a Swanson 1977). U kachny divoké a poláka chocholačky se jedná hlavně o larvy a líhnoucí se dospělce pakomárů, ale u poláka to jsou i někteří plži (Giles 1994). Tito bezobratlí jsou často i hlavní potravní složkou ryb, tudíž kompetice o potravu může vznikat a na mláďatech se mohou začít projevovat její negativní efekty. Jsou ale popsány případy, kdy je kompetice omezena, protože některá kachňata vyhledávají potravu primárně na okrajích vodních ploch, kde je voda mělčí a ryby se tam vyskytují méně (Hill et al. 1987). Zároveň se ale částečně živí potravou vyvrženou na břeh, která pochází z hlubších oblastí, kde se ryby vyskytují, tudíž je kompetice omezena jen částečně (Hill et al. 1987).

S dospíváním mláďata kachen čím dál více obohacují svou potravu o rostlinnou složku, jako jsou semena nebo další části rostlin (Obrázek 2) (Pehrsson 1984). S touto proměnou může souviset i přemístění na jiné stanoviště (Ringelman a Longcore 1982).



**Obrázek 2.** Různá stadia ptačího vývoje (nahore) a různé potravní zdroje během sezóny (dole). Obrázek popisuje vztah jednotlivých stádií kachen a potravních zdrojů během sezóny na oligotrofním jezeře ve Švédsku.

Převzato z (Pehrsson 1984)

#### 4.2.2.2 Hnízdící samice

Hnízdící ptáci, a konkrétně samice, jsou v době hnízdění a snášení vajec kriticky závislé na živočišné potravě. To platí i pro vodní ptáky, u kterých mimo hnízdní sezónu tvoří významnou část potravy rostliny (Pehrsson 1984). Vodní bezobratlí živočichové jsou pro ně důležitým zdrojem proteinů a lipidů (Krapu a Swanson 1977; Pehrsson 1984). Tyto živiny jsou důležité pro správný vývoj vajec a nastrádání živin pro následnou inkubaci (Pehrsson 1984). Nároky na přísun živin předcházející kladení vajec jsou tedy vysoké (Thompson a Ankney 2002) a tím se zvyšuje pravděpodobnost pro vznik potravní kompetice s rybami (Winfield a Winfield 1994). To může celý proces rozmnožování negativně ovlivnit. I během inkubace vajec je žádoucí, aby v blízkosti hnízda byl přístupný potravní zdroj ve formě vodních bezobratlých (Pehrsson 1984). V oligotrofních jezerech s přítomností okouna je negativní efekt kompetice popsán na hnízdění tamějších vodních ptáků (DesGranges a Rodrigue 1987). Další studie ukazují že například hohol

severní před obdobím hnízdění vyhledává vodní plochy s malou nebo žádnou rybí obsádkou (Mallory et al. 1993).

#### **4.2.2.3 Zimující ptáci**

Vodní bezobratlí jsou také důležitou potravní složkou pro ptáky na jejich zimovištích (Rogers a Korschgen 1966). Dostupnost potravy je dokonce rozhodující parametr při výběru stanoviště na přezimování (Musilová et al. 2021). Jejich dostupnost může být negativně ovlivněna přítomností rybí obsádky (Bouffard a Hanson 1997). Experimentálně byl tento efekt prokázán na jezeře Loug Neagh v Severním Irsku, kde hustota zimující populace poláka chocholačky pozitivně korelovala s dostupností bentických bezobratlých, kteří tam jsou zároveň pod predačním tlakem plotice (Winfield a Winfield 1994). Také experimentální odstranění rybí populace ze zatopených štěrkoven v Anglii mělo za efekt zvýšené využívání tohoto stanoviště pro zimování mnoha druhů vodních ptáků (Giles 1994).

#### **4.2.2.4 Přepeřující se ptáci**

Během procesu přepeřování potřebují vodní ptáci zvýšený příjem živin, aby byly naplněny nároky na správné vytvoření nového peří (Thompson a Drobney 1996). Hlavním potravním zdrojem jsou tedy vodní bezobratlí (Thompson a Drobney 1997) a jejich nedostatek by pro vodní ptáky mohl být v této době problematický. Tuto situaci může zhoršit fakt, že když dochází k výměně peří na křídlech, tak ptáci nejsou schopni efektivně vyhledávat potravu na delší vzdálenosti. Tento proces může trvat týdny a pokud se nachází na stanovišti, kde dochází k fluktuaci v potravních zdrojích z důvodu kompetice s rybami, tak nemají možnost toto stanoviště opustit (Haas et al. 2007).

### **4.3 Vlastnosti prostředí**

#### **4.3.1 pH**

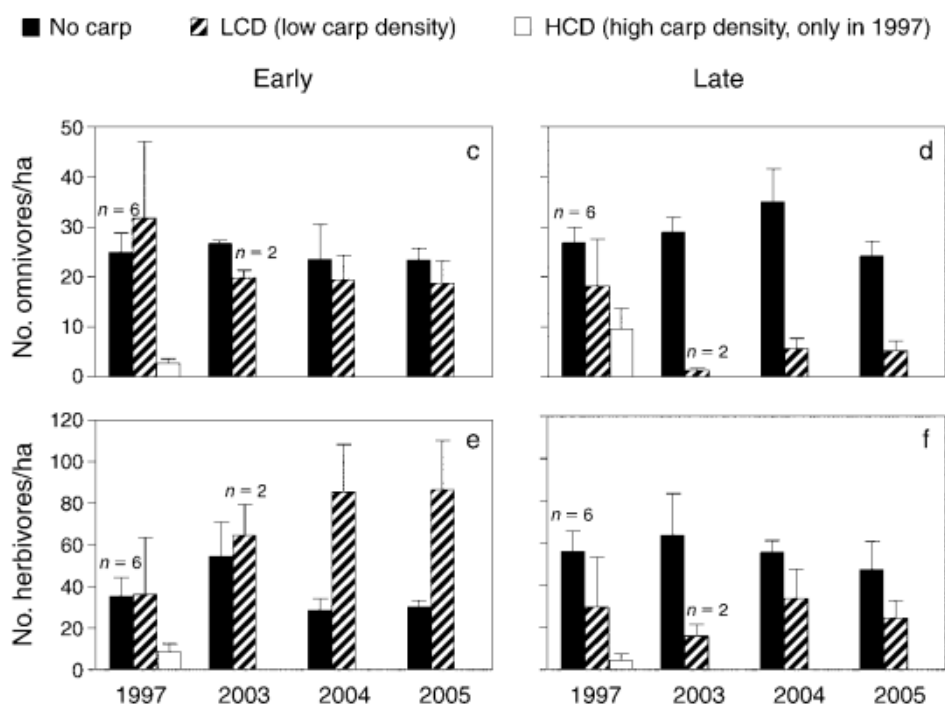
Nízké pH ve sladkovodních habitatech způsobuje významné změny v celkovém fungování vodního ekosystému. Může docházet k omezení rozmnožovacích schopností některých ryb (Haines 1981). V minulosti kvůli znečištění vzduchu opravdu rybí populace z některých jezer úplně vymizely (Pehrsson 1984). Jedním z rybích druhů, který nezvládá podmínky s nízkým pH, je například plotice (Rask et al. 1995). Změny redukující některé prvky systému však nabízí lepší možnost studia ekologických interakcí, jako jsou kompetice či predace na strukturně zjednodušeném systému. Důležitý je i nízký výskyt vodních rostlin, který studium potravní kompetice komplikuje (Nummi

et al. 2012). Vliv na vodní bezobratlé je také značný, ale při podmínkách, kdy je pH vyšší než 5,0 dochází pouze k výměně mezi druhy, které nesnášejí nízké pH za ty, co tyto podmínky zvládají. Tudíž k celkovému poklesu biomasy bezobratlých nedojde (Parker et al. 1992). Důležité z hlediska vodních ptáků je, že tyto podmínky nemusejí dovolovat výskyt některým bezobratlým, jako jsou měkkýši a korýši, kteří jsou jinak jejich hlavním zdrojem vápníku (Scheuhammer 1991). V některých situacích však může nastat pokles populace vodních bezobratlých z důvodu příliš nízkého pH (Hobaek a Raddum 1980) až do té míry, že pro ryby a vodní ptáky není dostatek potravy, tudíž dochází ke vzniku potravní kompetice (DesGranges a Rodrigue 1987). V opačných případech, kdy je vodní plocha zásaditého charakteru, tak je vývoj některých zástupců hmyzu úspěšnější (Bell 1971), tudíž populace velkých bezobratlých sloužících jako potrava pro vodní ptáky a ryby je i přes jejich predační tlaky na dobré úrovni a ke kompetici docházet nemusí (DesGranges a Rodrigue 1987). Vliv pH na potravní kompetici byl zkoumán v několika studiích, ale s částečně rozporuplnými výsledky. Pozitivní vliv byl popsán na mláďatech kachny tmavé. Bylo pozorováno, že kachňata na vodních plochách s nižším pH strávila méně času hledáním potravy a více času krmením a odpočíváním než kachňata na vodní ploše s neutrálním pH. Na těchto vodních plochách byla zároveň populace sivena amerického (*Salvelinus fontinalis*), který má významný potravní překryv s kachňaty. Tyto výsledky nasvědčují, že za určitých podmínek může být potravní kompetice skrze negativní efekt nízkého pH na ryby pozitivně ovlivněna pro ptáky (Hunter et al. 1986). To může vysvětlovat fakt, že některé druhy vodních ptáků cíleně vybírají pro hnízdění stanoviště s nízkým pH (DesGranges a Darveau 1985). Další studie ale ukázala, že nízké pH může umocňovat negativní efekt potravní kompetice. Mláďata kachny tmavé měly nejpomalejší růst právě na stanovištích, kde bylo nízké pH a zároveň stálá rybí obsádka (DesGranges a Rodrigue 1987). Většina autorů se však shoduje, že potravní kompetice je nejdůležitější na vodních plochách se středními hodnotami pH (Parker et al. 1992).

#### **4.3.2 Rozdíly v ročních obdobích**

Míra potravní kompetice mezi vodními ptáky a rybami se během probíhající sezóny může měnit. Jedním z důvodů je, že negativní vliv ryb na populaci velkých vodních bezobratlých může být menší na začátku sezóny a velký k jejímu konci (Obrázek 3) (Haas et al. 2007). Například kapři jsou na jaře méně aktivní, a to hlavně z důvodu nižších teplot vody (Penttinen a Holopainen 1992). To, že potravní kompetice někdy nastává až později v sezóně, může u ptáků vést k výběru neideálního stanoviště. Hlavně při výběru vodní

plochy pro přepeřování, kdy vodní ptáci nejsou schopni letu a zůstávají na vodní hladině, aby omezili riziko predace (Haas et al. 2007). Časné hnízdění ale nemusí být díky zpožděné aktivitě ryb negativně ovlivněno kompeticí (Kloskowski et al. 2010) Některé studie uvádějí, že i když jsou rozdíly mezi vodními plochami bez ryb a s rybami na začátku sezóny malé, tak i přesto byla zaznamenána vyšší úspěšnost získávání potravy vodními ptáky na stanovištích bez ryb (Pehrsson 1984).



**Obrázek 3.** Abundance vodních ptáků na rybnících s různou hustotou rybí obsádky. Zároveň porovnání množství brzy v sezóně (červen až srpen) a později (srpen až září).

Převzato a upraveno z (Haas et al. 2007)

### 4.3.3 Hnojení a příkrmování

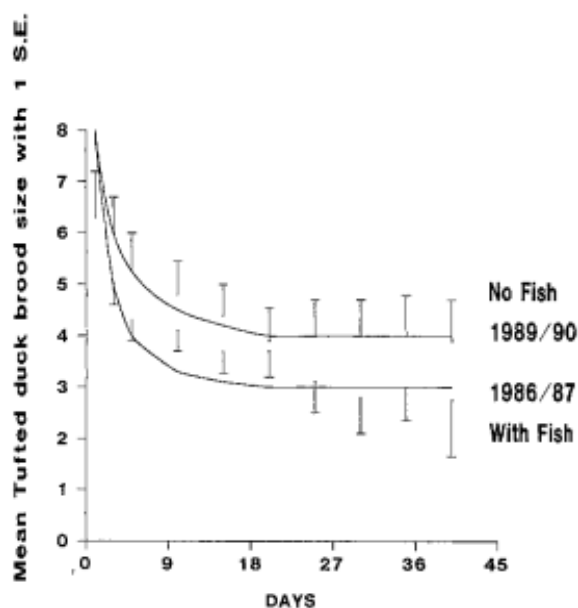
Na vodních tělesech, kde se chovají ryby, se někdy provádí hnojení a umělé příkrmování. To vždy s cílem zvýšit množství potravy pro tamější rybí obsádku (Brunson et al. 1999). V některých situacích opravdu dochází k výraznému navýšení celkové biomasy rybí populace (Broyer a Calenge 2009). Tyto metody mohou mít však vliv i na populace vodních ptáků, které tato stanoviště v dnešní době hojně využívají. Konkrétně vliv na potravní kompetici mezi vodními ptáky a rybami byl také popsán (Broyer a Calenge 2009). Rybí krmivo může vodním ptákům sloužit jako alternativní potravní zdroj, ale záleží, jaká metoda je pro příkrmování použita. Konkrétní metody určují míru, jakou jsou pro vodní ptáky využitelné. Příklady metod mohou být: mouka plovoucí na hladině nebo

ovesné vločky vhozené do hlubší vody. Zároveň ale záleží, zda je krmení opakované, nebo jednorázové (Broyer a Calenge 2009). Tím, že ryby anebo ryby a vodní ptáci mohou alespoň částečně využívat tento potravní zdroj, tak pravděpodobně nedochází ke kritickému potlačení populace vodních bezobratlých a kompetice o potravu je redukována (Broyer a Calenge 2009). Experimentální důkazy o pozitivním vlivu příkrmování na populace vodních ptáků jsou také z doby, kdy bylo příkrmování ryb v Bělorusku omezeno a populace poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky klesly o 55 % a 73 % (Kozulin et al. 2001 ex. Broyer a Calenge 2009). Za předpokladu, že není ovlivněna přítomnost vodních rostlin, tak i hnojení může mít pozitivní efekt na vodní ptáky (Broyer a Calenge 2009). Při hnojení dochází k importu živin do systému, a to vede k namnožení planktonních společenstev. Ty se po většinu sezóny stávají potravou pro ryb, a až v pozdním létě dochází k využívání potravních zdrojů v bentosu. Tím pádem je pro vodní ptáky lovicí bentické bezobratlé kompetice omezena (Broyer a Calenge 2009). Hnojení a příkrmování však může mít komplexní dopady na celý ekosystém. Zvýšením množství živin v systému dochází k přeměně skladby rostlinných společenstev tak, že makroskopické rostliny jsou nahrazeny fytoplanktonem (van Donk et al. 1993) a celé společenstvo se přesune do eutrofního stavu (Bouffard a Hanson 1997).

## 5 Následky kompetice

### 5.1 Ovlivnění reprodukce ptáků

Negativní dopady způsobené potravní kompeticí s rybami se na reprodukci vodních ptáků projevují mnoha způsoby. Kvůli nedostatku proteinů a lipidů běžně získávaných z vodních bezobratlých může docházet k ovlivnění produkce vajec (Krapu a Swanson 1977). Ptáci na stanovištích s výskytem ryb pak mají menší snůšky vajíček (Mallory et al. 1994) a i menší velikost a hmotnost samotných vajíček, než ptáci na stanovištích bez ryb (Pehrsson 1991). Mláďata vystavená kompetici mají zároveň vyšší mortalitu (Obrázek 4) (Giles 1994), pomalejší růst (Hill et al. 1987), tráví více času hledáním potravy a méně času odpočinkem (Hunter et al. 1986). Růst kachňat byl studován ve vztahu k hustotě rybí obsádky a bylo zjištěno, že kachňata kachny tmavé trávila více času hledáním potravy, ale zároveň přibírala méně váhy než na stanovištích s menším množstvím ryb (DesGranges a Rodrigue 1987). Stejného výsledku bylo dosaženo při zkoumání kachňat kachny divoké na štěrkovnách v Anglii (Hill et al. 1987)



**Obrázek 4.** Průměrné množství mláďat poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) v čase (dny). Graf popisuje rozdíl v mortalitě kachňat na stanovišti s výskytem ryb a bez.

Převzato z (Giles 1994)

### 5.2 Kompetiční vyloučení

Jak již bylo zmíněno, tak v potravní kompetici mají ryby rozhodující výhody, a to může vést až k úplnému kompetičnímu vyloučení vodních ptáků (Bouffard a Hanson 1997). Narozdíl od ryb ptáci reagují na situace s nedostatkem potravy odlišně. V těchto situacích

se přesouvají na jiná stanoviště, jinak by například hrozilo uhynutí jejich mlád'at (Gunnarsson et al. 2004). U těchto přesunů záleží, zda je v jejich okolí stanoviště, které by odpovídalo jejich aktuálním potravním nárokům. Pokud ano, tak u mlád'at ani nemusí dojít k zvýšení mortality (Wayland a McNicol 1994). Toto je tedy jeden ze způsobů, jakým vodní ptáci zmírňují negativní následky kompetice (Nummi et al. 2016). Opouštění tradičních stanovišť vodních ptáků, z důvodu potravní kompetice bylo zdokumentováno, na mnoha místech (Winfield a Winfield 1994). Ptáci poté hledají stanoviště s nižší hustotou rybí obsádky nebo bez ní, kde je kompetice menší (Broyer a Calenge 2009).

## 6 Ochránářské implikace

Existenci kompetice je často složité jednoznačně prokázat (Schoener 1983), a tím spíše u dlouhověkých a vysoce mobilních druhů jakou jsou ryby a ptáci. Pokud se ale výskyt takového vztahu na stanovišti potvrdí, je pravděpodobné, že bude mít významné dopady na fungování celého tamějšího společenstva a je nutné ho brát v potaz při zavádění nových ochránářských opatření (Bouffard a Hanson 1997). Z dosavadního poznání o problematice potravní kompetice mezi vodními ptáky a rybami lze některá taková opatření vyvodit. Tato opatření často cílí nejen na problematiku kompetice, ale i další negativní vlivy ryb.

Jedním z celosvětových trendů v posledních letech ve vztahu k péči o vodní plochy je introdukce rybích obsádek do dříve bezrybných stanovišť (Denoel et al. 2005; Pister 2001). To má významný efekt na organismy zde žijící a vztahy mezi nimi. Jevům jako kompetice či predace se zde prohlubuje význam (Nummi et al. 2016). Proto je omezení těchto praktik klíčové pro zachování dobrých podmínek pro vodní ptáky na jejich tradičních stanovištích (Bouffard a Hanson 1997). Dalším problémem je výskyt nepůvodních druhů ryb na stanovištích sdílených s ptáky. Tento proces vede k silnému narušení celého ekosystému nejen z hlediska potravní kompetice. Je tedy důležité, aby už k dalším vysazováním nepůvodních druhů nedocházelo (Bouffard a Hanson 1997), nebo aby se legislativa v této oblasti zpřísnila (Courtenay a Moyle 1992). Přílišné zvyšování hustoty rybí obsádky by mělo být omezeno pouze na případy, kde se jedná o znovunavrácení vzácných druhů do přírody, nebo doplnění potravních zdrojů pro rybožravé ptáky (Bouffard a Hanson 1997). Doporučená ideální hustota rybí populace pro rozmnožující se vodní ptáky může být stanovena na maximum 400 kg/ha (Musil 2006). Uvádí se, že ideální stanoviště pro největší diverzitu vodních ptáků je velká vodní plocha se silným zastoupením rostlin a s populací pouze malých (mladých) ryb (Elmberg et al. 1994), které by sloužily jako potrava pro rybožravé ptáky, anebo úplně bez ryb (Giles 1994). I vodní plochy s výskytem velkých ryb mohou být sdíleny s vysokým počtem druhů vodních ptáků, ale nesmí být narušena přirozeně se vyskytující vegetace (Kloskowski et al. 2010). Přítomnost malé rybí populace na mělkých vysoce produktivních stanovištích je žádoucí i z hlediska redukce úplného zarůstání biotopu, které je pro ptáky nežádoucí (Haas et al. 2007). Zároveň je doporučováno, aby v soustavě rybníků byl jeden ponechán pouze s čerstvě vylíhnutými rybami, který tím pádem bude obsahovat dostatek vodních bezobratlých a kompetice tu bude menší (Pykal a Janda

1994). Díky rybníkům s různě starými populacemi ryb je možné cílit na přítomnost konkrétních ptačích druhů, a takto omezovat ekonomické dopady způsobené vodními ptáky a zároveň přispívat k ochraně biodiverzity (Kloskowski et al. 2010). Nedostatek sdílené potravy lze na některých stanovištích doplnit umělým dokrmováním či hnojením a tím snížit potravní kompetici, ale jen do té míry, kdy to neovlivňuje přítomnost vegetace (Broyer a Calenge 2009). Pokud je rybí obsádka tvořena převážně jedním druhem, tak by měla být nahrazena obsádkou druhově bohatší a měla by obsahovat některé dravé druhy, které by kompetici redukovaly, jako je štika nebo okoun (Musil 2006).

Řada autorů se shoduje, že snížení nebo úplné odstranění rybí populace ze stanovišť, která jsou sdílená s vodními ptáky, je žádoucí (Giles 1994; Eriksson 1979; Bouffard a Hanson 1997). Experimenty dokázaly, že po odebrání ryb z vodní plochy se zvýšilo množství vodních bezobratlých a využívání těchto stanovišť vodními ptáky (Giles 1994). To může být z důvodu potlačení kompetice, ale také snížením kalnosti vody a podpoře růstu vegetace (Henrikson et al. 1980). Rybí populace může být odebrána různými způsoby. Piscicidy jako je Rotenon nepůsobí pouze na ryby, ale i další organismy mohou být zasaženy (Henrikson et al. 1980). Někteří autoři tedy doporučují výlov sítěmi. Tím lze docílit, že malé ryby jsou ponechány na stanovišti a tento proces se dá cyklicky opakovat. Zároveň velké ryby mohou být prodány za účelem zisku, který může být směřován na další ochranné účely. Na stanovišti tedy zůstanou malé ryby jako potravní zdroj pro rybožravé ptáky, a také lze očekávat navýšení množství vodních bezobratlých (Giles 1994; Phillips 1992).

## 7 Závěr

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o problematice potravní kompetice mezi vodními ptáky a rybami ve sladkých stojatých vodách. Sdílenou potravou jsou nejčastěji vodní bezobratlí (Bouffard a Hanson 1997), ale případy, kdy se jedná o malé ryby, jsou také zdokumentovány (van Eerden et al. 1993). Z provedených studií vyplývá, že ryby jsou v kompetici úspěšnější a vzniká tak kompetice asymetrická (Nummi et al. 2016). To je odůvodňováno některými fyziologickými vlastnostmi ryb (Bouffard a Hanson 1997). Negativní vliv na ptačí populace se projevuje produkcí menších vajec (Pehrsson 1984), vyšší mortalitou mláďat (Hill et al. 1987) a dalšími jevy. Může docházet i k úplnému potlačení ptačí populace (Eriksson 1979). Řada faktorů také kompetici ovlivňuje. Vlastnosti konkrétní populace ptáků a ryb, které spolu soupeří, ale i vlastnosti okolního prostředí mohou mít na kompetici zesilující či zeslabující efekt.

Podrobné studium kompetice není jednoduchou záležitostí. Celosystémové experimenty, kdy zkoumanými organismy jsou vysoce mobilní dlouhověká zvířata, mohou být náročné na provedení (Haas et al. 2007). Při standartních experimentech dokazujících přítomnost interspecifické kompetice by bylo uměle manipulováno s oběma zúčastněnými organismy (Goldberg a Werner 1983). Však vzhledem ke schopnosti ptáků kdykoliv opustit experimentální plochy je, při pokusech manipulováno pouze s rybí obsádkou. Výhodou těchto rozsáhlých experimentů je, že při nich nemusí docházet pouze ke zkoumání kompetice, ale lze studovat problematiku negativního vlivu ryb na vodní ptáky komplexněji (Haas et al. 2007).

Kvůli náročnosti a nákladnosti samotných experimentů zůstává pravděpodobně ještě značná část podrobností o tomto vztahu neprozkoumaná. Přestože se velké množství vodních ptáků a ryb živí rostlinnou potravou, tak nebyly nalezeny práce, které by kompetici z tohoto hlediska popisovaly. Také kompetice mezi dravými rybami a rybožravými ptáky je téma, které je v literatuře zmiňováno méně. Velké množství prací na tuto tematiku vzniklo na jezerech v severních regionech (Nummi et al. 2016) nebo v mírném pásu (Haas et al. 2007; Broyer a Calenge 2009; Kloskowski et al. 2010; Winfield a Winfield 1994; Giles 1994; van Eerden et al. 1993). Žádoucí ale je, aby kompetice byla zkoumána na co nejvíce druhích stanovištích ve všech podnebních pásmech. Například v tropických oblastech je tento fenomén zkoumán minimálně.

Ze získaných poznatků o kompetici lze zároveň vyvozovat některá ochranná doporučení. Tato opatření často necílí pouze na potlačení kompetice, ale na celkové zlepšení podmínek pro ptáky na jejich stanovištích. Snížení hustoty nebo úplné odstranění ryb má prokazatelné pozitivní efekty na vodní ptáky (Giles 1994). Také doplnění rybí obsádky o některé dravé druhy může kompetici redukovat (Musil 2006). Naopak vysazování nepůvodních druhů nebo i původních druhů na místa, kde se ryby přirozeně nevyskytují, by mělo být co nejvíce omezeno, aby se nenarušovaly přirozené podmínky bezrybných stanovišť, která jsou často pro vodní ptáky velmi důležitá (Bouffard a Hanson 1997).

Poznatky získané studiem kompetice mezi vodními ptáky a rybami mohou být do budoucna důležitým faktorem při péči o chráněná území, ale i komerčně vyžívané vodní plochy.

## 8 Seznam literatury

ALM, G., 1946. Reasons for occurrence of stunted fish populations with special regard to the perch / by Gunnar Alm.

ALMARAZ, P., 2001. Competition with carp may limit White-headed Duck populations in Spain. *TWSG News*. (13), 31–32.

BEGON, M. a C. R. TOWNSEND, 2021. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 5th edition. Hoboken, NJ: Wiley.

BOUFFARD, S. H. a M. A. HANSON, 1997. Fish in Waterfowl Marshes: Waterfowl Managers' Perspective. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*. **25**(1), 146–157.

BROYER, J. a C. CALENGE, 2009. Influence of fish-farming management on duck breeding in French fish pond systems. *Hydrobiologia*. **637**(1), 173.

BRUNSON, M. W., N. STONE a J. HARGREAVES, 1999. Fertilization of Fish Ponds. (471).

\* CARMICHAEL, R. W., 1983. Feeding ecology and aspects of the biology of largemouth bass, rainbow trout, brown trout, and relict dace and the dietary overlap of largemouth bass and rainbow trout with canvasback and redhead ducks at Ruby Marsh, Nevada. M.S. Thesis, Oregon State Univ., Corvalli.

CONNELL, J. H., 1983. On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments. *The American Naturalist*. **122**(5), 661–696.

COURTENAY, W.R. a P. MOYLE, 1992. Crimes against biodiversity: The lasting legacy of fish introductions. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*. **57**, 365–372.

DENOEL, M., G. DZUKIC a M. L. KALEZIC, 2005. Effects of Widespread Fish Introductions on Paedomorphic Newts in Europe. *Conservation Biology*. **19**(1), 162–170.

DESGRANGES, J. L. a M. DARVEAU, 1985. Effect of lake acidity and morphometry on the distribution of aquatic birds in southern Quebec. *Ecography*. **8**(3), 181–190.

DESGRANGES, J. L. a J. RODRIGUE, 1987. Influence of Acidity and Competition with Fish on the Development of Ducklings in Quebec. *Acidic Precipitation*. 743–750.

DIEHL, S., 1992. Fish Predation and Benthic Community Structure: The Role of Omnivory and Habitat Complexity. *Ecology*. **73**(5), 1646–1661.

EADIE, J. M. a A. KEAST, 1982. Do Goldeneye and Perch Compete for Food? *Oecologia*. **55**(2), 225–230.

ELMBERG, J., P. NUMMI, H. POYSA a K. SJOBERG, 1994. Relationships Between Species Number, Lake Size and Resource Diversity in Assemblages of Breeding Waterfowl. *Journal of Biogeography*. **21**(1), 75–84.

- EPNERS, C. A., S. E. BAYLEY, J. E. THOMPSON a W. M. TONN, 2010. Influence of fish assemblage and shallow lake productivity on waterfowl communities in the Boreal Transition Zone of western Canada. *Freshwater Biology*. **55**(11), 2265–2280.
- ERIKSSON, M. O. G., 1979. Competition between Freshwater Fish and Goldeneyes *Bucephala clangula* (L.) for Common Prey. *Oecologia*. **41**(1), 99–107.
- ERIKSSON, M. O. G., 1983. The role of fish in the selection of lakes by nonpiscivorous ducks: Mallard, Teal and Goldeneye. *Wildfowl*. **34**(34), 27–32.
- GILES, N., 1994. Tufted Duck (*Aythya fuligula*) habitat use and brood survival increases after fish removal from gravel pit lakes. *Hydrobiologia*. **279**(1), 387–392.
- GOLDBERG, D. E. a P. A. WERNER, 1983. Equivalence of Competitors in Plant Communities: A Null Hypothesis and a Field Experimental Approach. *American Journal of Botany*. **70**(7), 1098–1104.
- GUNNARSSON, G., J. ELMBERG, K. SJÖBERG, H. PÖYSÄ a P. NUMMI, 2004. Why are there so many empty lakes? Food limits survival of mallard ducklings. *Canadian Journal of Zoology*. **82**(11), 1698–1703.
- HAAS, K., U. KÖHLER, S. DIEHL, P. KÖHLER, S. DIETRICH, S. HOLLER, A. JAENSCH, M. NIDERMAIER a J. VILSMEIER, 2007. Influence of Fish on Habitat Choice of Water Birds: A Whole System Experiment. *Ecology*. **88**(11), 2915–2925.
- HAINES, T. A., 1981. Acidic Precipitation and Its Consequences for Aquatic Ecosystems: A Review. *Transactions of the American Fisheries Society*. **110**(6), 669–707.
- HAYNE, D. W. a R. C. BALL, 1956. Benthic Productivity as Influenced by Fish Predation\*. *Limnology and Oceanography*. **1**(3), 162–175.
- HENRIKSON, L., H. G. NYMAN, H. G. OSCARSON a J. A. E. STENSON, 1980. Trophic changes, without changes in the external nutrient loading. *Hydrobiologia*. **68**(3), 257–263.
- HILL, D., R. WRIGHT a M. STREET, 1987. Survival of Mallard ducklings *Anas platyrhynchos* and competition with fish for invertebrates on a flooded gravel quarry in England. *Ibis*. **129**(S1), 159–167.
- HOBÆK, A. a G. G. RADDUM, 1980. Zooplankton communities in acidified lakes in South Norway.
- HORPPILA, J., J. RUUHIJÄRVI, M. RASK, C. KARPPINEN, K. NYBERG a M. OLIN, 2000. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *Journal of Fish Biology*. **56**(1), 51–72.
- HUNTER, M. L., J. J. JONES, K. E. GIBBS a J. R. MORING, 1986. Duckling Responses to Lake Acidification: Do Black Ducks and Fish Compete? *Oikos*. **47**(1), 26–32.
- JENSEN, A. L., 1987. Simple models for exploitative and interference competition. *Ecological Modelling*. **35**(1), 113–121.

KEAST, A. a D. WEBB, 1966. Mouth and Body Form Relative to Feeding Ecology in the Fish Fauna of a Small Lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **23**(12), 1845–1874.

KLOSKOWSKI, J., 2011. Differential effects of age-structured common carp (*Cyprinus carpio*) stocks on pond invertebrate communities: implications for recreational and wildlife use of farm ponds. *Aquaculture International*. **19**(6), 1151.

KLOSKOWSKI, J., M. NIEOCZYM, M. POLAK a P. PITUCHA, 2010. Habitat selection by breeding waterbirds at ponds with size-structured fish populations. *Naturwissenschaften*. **97**(7), 673–682.

\* KOZULIN, A., S. SCHOKALO, V. NATYKANETS, O. OSTROVSKY a O. SIDORENKO, 2001. Numbers and Distribution of Wintering Waterfowl in Belarus. *Acta Zoologica Lituanica*. **11**, 260–265.

KRAPU, G. a G. A. SWANSON, 1977. Foods of Juvenile, Brood Hen, and Post-Breeding Pintails in North Dakota. *The Condor*. **79**(4), 504–507.

LAUGHLIN, K. F., 1974. Bioenergetics of tufted duck (*Aythya fuligula*) at Loch Leven, Kinross. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B: Biology*. **74**, 383–389.

LE BOURLLOT, V., T. TULLY a D. CLAESSEN, 2014. Interference versus Exploitative Competition in the Regulation of Size-Structured Populations. *The American Naturalist*. **184**(5), 609–623.

MALLORY, M. L., P. J. BLANCHER, P. J. WEATHERHEAD a D. K. MCNICOL, 1994. Presence or absence of fish as a cue to macroinvertebrate abundance in boreal wetlands. *Hydrobiologia*. **279**(1), 345–351.

MALLORY, M. L., P. J. WEATHERHEAD, D. K. MCNICOL a M. E. WAYLAND, 1993. Nest Site Selection by Common Goldeneyes in Response to Habitat Features Influenced by Acid Precipitation. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*. **24**(1), 59–64.

MCNICOL, D. K. a M. WAYLAND, 1992. Distribution of Waterfowl Broods in Sudbury Area Lakes in Relation to Fish, Macroinvertebrates, and Water Chemistry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **49**(S1), 122–133.

MCPARLAND, C. E. a C. A. PASZKOWSKI, 2006. Effects of small-bodied fish on invertebrate prey and foraging patterns of waterbirds in Aspen Parkland wetlands. In: *Limnology and Aquatic Birds: Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas Internationalis Limnologiae*. s. 43–55.

MUSIL, P., 2006. Effect of intensive fish production on waterbird breeding population: Review of current knowledge. *Waterbirds around the world*. 520–521.

MUSILOVÁ, Z., P. MUSIL, J. ZOUHAR, A. SENKYROVA, D. PAVÓN-JORDÁN a P. NUMMI, 2021. Changes in wetland habitat use by waterbirds wintering in Czechia are related to diet and distribution changes. *Freshwater Biology*. 1–16.

- NUMMI, P., V. VÄÄNÄNEN, S. HOLOPAINEN a H. PÖYSÄ, 2016. Duck–fish competition in boreal lakes – a review. *Ornis Fennica*. 10.
- NUMMI, P., V. VÄÄNÄNEN, M. RASK, K. NYBERG a K. TASKINEN, 2012. Competitive effects of fish in structurally simple habitats: perch, invertebrates, and goldeneye in small boreal lakes. *Aquatic Sciences*. **74**(2), 343–350.
- PARKER, G. R., M. J. PETRIE a D. T. SEARS, 1992. Waterfowl Distribution Relative to Wetland Acidity. *The Journal of Wildlife Management*. **56**(2), 268–274.
- PEHRSSON, O., 1984. Relationships of Food to Spatial and Temporal Breeding Strategies of Mallards in Sweden. *The Journal of Wildlife Management*. **48**(2), 322–339.
- PEHRSSON, O., 1991. Egg and clutch size in the mallard as related to food quality. *Canadian Journal of Zoology*. **69**(1), 156–162.
- PENTTINEN, O. a I. J. HOLOPAINEN, 1992. Seasonal feeding activity and ontogenetic dietary shifts in crucian carp, *Carassius carassius*. In: *Environmental biology of European cyprinids: Papers from the workshop on ‘The Environmental Biology of Cyprinids’ held at the University of Salzburg, Austria, in September 1989*. s. 215–222.
- PHILLIPS, V. E., 1992. Variation in winter wildfowl numbers on gravel pit lakes at Great Linford, Buckinghamshire, 1974–79 and 1984–91, with particular reference to the effects of fish removal. *Bird Study*. **39**(3), 177–185.
- PISTER, E. P., 2001. Wilderness Fish Stocking: History and Perspective. *Ecosystems*. **4**(4), 279–286.
- PYKAL, J. a J. JANDA, 1994. Početnost vodních ptáků na jihočeských rybnících ve vztahu k rybničnímu hospodaření. *Sylvia*. (30), 3–11.
- RASK, M., J. MANNIO, M. FORSIUS, M. POSCH a P. J. VUORINEN, 1995. How many fish populations in Finland are affected by acid precipitation? *Environmental Biology of Fishes*. **42**(1), 51–63.
- RINGELMAN, J. K. a J. R. LONGCORE, 1982. Movements and Wetland Selection by Brood-Rearing Black Ducks. *The Journal of Wildlife Management*. **46**(3), 615–621.
- ROBINSON, C. L. K. a W. M. TONN, 1989. Influence of Environmental Factors and Piscivory in Structuring Fish Assemblages of Small Alberta Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **46**(1), 81–89.
- ROGERS, J. P. a L. J. KORSCHGEN, 1966. Foods of Lesser Scaups on Breeding, Migration, and Wintering Areas. *The Journal of Wildlife Management*. **30**(2), 258–264.
- SHORROCKS, B., 2001. Competition, Interspecific. In: *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Waltham: Academic Press, s. 177–191.
- SCHEUHAMMER, A. M., 1991. Effects of acidification on the availability of toxic metals and calcium to wild birds and mammals. *Environmental Pollution*. **71**(2), *Environmental Acidification and Metals*, 329–375.

- SCHMIDT-NIELSEN, K., 1972. Locomotion: Energy Cost of Swimming, Flying, and Running. *Science*. **177**(4045), 222–228.
- SCHOENER, T. W., 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*. **185**(4145), 27–39.
- SCHOENER, T. W., 1983. Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Naturalist*. **122**(2), 240–285.
- STRAND, K., S. CHIPPS, S. KAHARA, K. HIGGINS a S. VAA, 2008. Patterns of prey use by Lesser Scaup *Aythya affinis* (Aves) and diet overlap with fishes during spring migration. *Hydrobiologia*. **598**, 389–398.
- THOMPSON, J. E. a C. D. ANKNEY, 2002. Role of Food in Territoriality and Egg Production of Buffleheads (*Bucephala Albeola*) and Barrow's Goldeneyes (*Bucephala Islandica*). *The Auk*. **119**(4), 1075–1090.
- THOMPSON, J. E. a R. D. DROBNEY, 1996. Nutritional Implications of Molt in Male Canvasbacks: Variation in Nutrient Reserves and Digestive Tract Morphology. *The Condor*. **98**(3), 512–526. ISSN 0010-5422.
- THOMPSON, J. E. a R. D. DROBNEY, 1997. Diet and Nutrition of Male Canvasbacks during Postreproductive Molts. *The Journal of Wildlife Management*. **61**(2), 426–434.
- TOKESHI, M., 1986. Resource Utilization, Overlap and Temporal Community Dynamics: A Null Model Analysis of an Epiphytic Chironomid Community. *Journal of Animal Ecology* [online]. **55**(2), 491–506. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/4733
- VÄÄNÄNEN, V., P. NUMMI, H. PÖYSÄ, M. RASK a K. NYBERG, 2012. Fish–duck interactions in boreal lakes in Finland as reflected by abundance correlations. *Hydrobiologia*. **697**(1), 85–93.
- VAN EERDEN, M. R., T. PIERSMA a R. LINDEBOOM, 1993. Competitive Food Exploitation of Smelt *Osmerus eperlanus* by Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* and Perch *Perca fluviatilis* at Lake IJsselmeer, the Netherlands. *Oecologia*. **93**(4), 463–474.
- VENTURELLI, P. A. a W. M. TONN, 2005. Invertivory by northern pike (*Esox lucius*) structures communities of littoral macroinvertebrates in small boreal lakes. *Journal of the North American Benthological Society*. **24**(4), 904–918.
- WAYLAND, M. a D. K. MCNICOL, 1994. Movements and survival of Common Goldeneye broods near Sudbury, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*. **72**(7), 1252–1259.
- WINFIELD, D. K. a I. J. WINFIELD, 1994. Possible competitive interactions between overwintering tufted duck (*Aythya fuligula* (L.)) and fish populations of Lough Neagh, Northern Ireland: evidence from diet studies. In: *Aquatic Birds in the Trophic Web of Lakes*. s. 377–386.
- WOOLLHEAD, J., 1994. Birds in the trophic web of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia*. **279**(1), 29–38.

ZIMMER, K. D., M. A. HANSON a M. G. BUTLER, 2002. Effects of fathead minnows and restoration on prairie wetland ecosystems. *Freshwater Biology*. **47**(11), 2071–2086.

\* = Takto jsou označeny sekundární citace