

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bc. Monika Vlachová

Vliv turbidity na chování oukleje *Alburnus alburnus*

The effect of turbidity on the behaviour of bleak *Alburnus alburnus*

Diplomová práce

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

Praha, 2023

Poděkování

Tímto děkuji své školitelce, RNDr. Petře Horké, Ph.D., za vedení mé práce a za cenné rady. Dále děkuji Mgr. Aleně Černíkové, Ph.D. za konzultaci a praktické připomínky. V neposlední řadě děkuji své rodině a svým blízkým za podporu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením svého školitele a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2. 5. 2023

Podpis

Abstrakt

U hejnových druhů ryb hrají sociální interakce zásadní roli při vytváření skupiny a schopnosti kolektivního rozhodování. Takové chování má významný vliv na ekologické a evoluční procesy probíhající v populacích ryb žijících ve volné přírodě. Sociální interakce mezi jednotlivci v hejnu jsou řízeny individuálními preferencemi, jsou ale také výrazně ovlivňovány vnějším prostředím. Cílem mé diplomové práce bylo zjistit, jak je sociální struktura hejnových ryb ovlivňována vnějšími faktory prostředí, a to konkrétně zákal, který představuje jeden ze zásadních faktorů ovlivňujících chování ryb v antropogenně narušených ekosystémech tekoucích vod. Jako modelový organismus jsem použila ouklej obecnou (*Alburnus alburnus*), která je hejnovým pelagickým druhem. Cílem mé práce bylo zjistit, jestli má zvýšený zákal vliv na strukturu hejna, konkrétně, jestli dochází při zvýšeném zákalu ke zvýšenému shlukování jedinců v reakci na zhoršené vizuální podmínky prostředí. Za tímto účelem jsem v laboratorním experimentu sledovala 40 jedinců oukleje při třech různých hladinách zákalu (0 NTU, 30 NTU, 60 NTU). Výsledky mé práce ukázaly, že ouklej reaguje na hladiny zákalu zvýšením kompaktnosti hejna, a to již při střední hladině zákalu (30 NTU). Tyto výsledky ukazují na značnou behaviorální plasticitu oukleje, a tudíž i na vysoký potenciál přizpůsobení k antropogenním změnám v prostředí tekoucích vod.

Klíčová slova: zákal, sociální chování, hejno, ouklej obecná, sladkovodní ryby, řeky

Abstract:

In group-living species, social interactions with conspecifics play a crucial role in group formation and the ability to make consensus decisions, which far-reaching consequences for ecological and evolutionary processes in natural populations. Individual recognition and partner preferences based on social familiarity are important mechanisms driving a range of interactions between individual fish as well as social structure in fish populations. However, social interactions of gregarious species are also influenced by the ecological environment experienced by individuals. My thesis aimed to define how the social structure of fish shoals is shaped by environmental based constraints presented by increased turbidity in anthropogenically impacted rivers. A freshwater, shoal-forming, visually orientated pelagic fish – bleak (*Alburnus alburnus*) – was used as a model organism. In the laboratory experiment behaviour of 40 individuals at three different levels of turbidity (0 NTU, 30 NTU, 60 NTU) were observed. My thesis aimed to find out how increased turbidity influences the shoals' structure, specifically if the turbidity reduces between individual distances in response to the deteriorated visual conditions. The results show, that bleaks increase compactness of the shoal even at the medium level of turbidity (30 NTU). Such results indicated high phenotypic plasticity of the bleak and, therefore, a high ability to adapt to anthropogenic changes in riverine environment.

Key words: turbidity, social behaviour, shoal, common bleak, freshwater fish, river

Obsah

Abstrakt	2
Abstract	3
1. Úvod.....	6
1.1 Zákaly (turbidita).....	6
1.2 Vliv zákalu na ryby v říčním prostředí.....	9
1.3 Vliv zákalu na potravní chování ryb.....	11
1.4 Vliv zákalu na vztah mezi predátorem a kořistí.....	14
1.5 Vliv zákalu na pohyb ryb a rychlost plavání.....	17
1.6 Vliv zákalu na chování ryb ve skupině a rozmnožování ryb.....	19
1.7 Struktura rybího hejna.....	20
1.8 Ouklej obecná (<i>Alburnus alburnus</i>)	21
2. Cíle práce.....	24
3. Metodika.....	25
3.1 Lokalita odlovu.....	27
3.2 Způsob odlovu.....	30
3.3 Počet jedinců.....	30
3.4 Popis experimentálního designu.....	30
3.5 Analýza dat.....	34
4. Výsledky.....	36
5. Diskuze.....	41
6. Závěr.....	48
7. Literatura.....	49

1. Úvod

Řeky jsou v současné době degradovány řadou antropogenních faktorů, jako je regulace toků, zvýšený přísun znečišťujících látek a důsledky klimatických změn. Výsledkem je celosvětové snížení ekologické kvality rybích společenstev (Duncan and Lockwood, 2001; Freeman et al., 2003; Aarts and Nienhuis, 2003; Musil et al., 2012) a narušení říčních ekosystémů, které v současné době patří mezi biotopy nejvíce ohrožené ztrátou biodiverzity (Xie, 2003; Dudgeon et al., 2005; Erős et al., 2019). Jedním z antropogenních faktorů, které zásadně ovlivňují společenstva ryb v tekoucích vodách je zvýšený zákal.

Zákal může být důsledkem srážkové události, kdy dochází k resuspenzi dnových sedimentů, ale i vlivem zvýšeného přísunu sedimentů z povodí v důsledku eroze. V eutrofizaci zatížených řekách je obvykle spojován také se zvýšením primární produkce v důsledku nadměrného přísunu živin, zejména dusíku a fosforu, které vede k nadměrné produkci sinic a řas (Kemp et al., 2011). Zákal vody (turbidita) výrazně ovlivňuje společenstva ryb, a ve výsledku může vést k celkové změně struktury společenstev. U mnoha jezer a říčních systémů došlo ke změně druhového složení společenstva od dravých okounovitých ryb ke kaprovitým rybám, a to zejména v důsledku zhoršení vizuálních podmínek ovlivňujících vztah mezi predátorem a kořistí. Docházet k tomu může i díky přítokům, které s sebou nesou řadu proměnlivého zatížení v podobě sedimentů. Tato endogenní produkce může vyvolávat změnu v podobě přeměny oligotrogních jezer, tedy jezer s málo živinami, na jezero eutrofní, s vysokým podílem živin (Schaller et al., 2022). Zákal vody ovlivňuje veškerá životní stádia ryb, od jiker po dospělé. V důsledku snížení vizuální orientace v prostředí má zvýšený zákal vliv zejména na příjem potravy, vztahy mezi predátorem a kořistí, ale i na sociální strukturu hejna a fyziologický stav jedince v důsledku usazování částic na povrchu těla a žaber (Kemp et al., 2011). Ve své práci se zaměřuji na vliv zákalu na chování oukleje obecné (*Alburnus alburnus*), konkrétně na to, jak zákal ovlivňuje strukturu hejna ouklejí.

1.1 Zákal (turbidita)

Zákal (turbidita) je definován jako vizuální vlastnost vody, která způsobuje redukci nebo ztrátu průhlednosti vody. Pochází převážně z částic rozpuštěných ve vodě. Zákal vody je ve vodách

přirozeným jevem, který je způsobený sedimentem, planktonem a organickými látkami. Obvykle se jedná o anorganické částice, ale v eutrofizaci zatížených vodách je zákal i důsledkem nadměrného rozvoje sinic a řas v důsledku nadměrného zatížení ekosystému živinami. Zvýšené ukládání sedimentů, eutrofizace a s nimi spojené zvýšení zákalu vody je v současné době celosvětovým problémem, s výrazným dopadem na vodní ekosystémy (Smith et al., 2006). Zákal zásadně ovlivňuje dostupnost potravy, fyziologii a chování živočichů ve vodním prostředí, v jehož důsledku dochází k rozsáhlým změnám ve struktuře společenstev živočichů ve stojatých i tekoucích vodách (Abrahams and Kattenfeld 1997). Druh a velikost částic usazených na dně nádrže, či vodního toku, mohou díky svému opětovnému promíchání silně ovlivnit kvalitu vody a mít následně vysoký dopad na citlivé druhy ryb v jednotlivých stádiích jejich života i na jejich stanoviště. Například u plůdku lososa (*Oncorhynchus kisutch*) vystaveného zvýšenému zákalu, se postupně zvyšovala i jeho úmrtnost a stres. Dále u larev nelososovitých druhů ryb okounka černého (*Micropterus dolomieu*), okounka pstruhového (*Micropterus salmoides*) a slunečnice velkoploutvé (*Lepomis macrochirus*), měl zákal negativní vliv (Newcombe and Jensen, 1996). Suspendované látky mohou rybám podráždit žábry a celkově znemožnit přijímat vizuální podněty od ostatních jedinců. Navíc snižují postupně s hloubkou dostupnost světla, které potřebuje vodní vegetace k fotosyntéze a vodní vegetaci zase potřebují některé druhy ryb pro svou obživu (Davies-Colley and Smith, 2001).

Zákal vody obvykle měříme turbidimetrem, který poskytuje přesnou hodnotu v jednotkách NTU – (Nephelometric Turbidity Units). Se zákalem souvisí i hodnoty rozpuštěných a nerozpuštěných látek ve vodě, které způsobují zákal. Hodnoty těchto parametrů však nemohou sloužit pro odhad hodnoty zákalu, přestože se jejich, obvykle lineární, vztah mění v souvislosti s původem rozpuštěných a nerozpuštěných látek. Ty mohou tedy sloužit pouze jako přibližný odhad zákalu ve vodním prostředí.

Turbidita se v řekách obvykle zvyšuje s průtokem. Zákal se tak dá do určité míry předpovídat na základě hydrologické a meteorologické předpovědi. U řek s větším povodím a intenzivními prostorově nerovnoměrnými srážkami, dochází obvykle k vyšším hodnotám zákalu. Při vyšších průtocích dochází ke zvýšení zákalu, a to jak v souvislosti se srážkovou událostí, která přináší sediment do toků ale i vlivem uvolnění materiálu ze dna koryta toku.

V současné době jsou zvýšené hodnoty zákalu v tocích spíše než vlivem srážkových událostí důsledkem eutrofizace, splachů ze zemědělské činnosti a dalších aktivit spojených

s lidskou činností (Collins et al., 2009). Míra přísunu sedimentů a živin do vodních toků je určována zejména přísunem látek z bodových a plošných zdrojů znečištění. V případě bodových zdrojů se jedná zejména o vypusti z čistíren odpadních vod a kanalizace, míra znečištění plošnými zdroji souvisí zejména se způsobem obhospodařování půdy v povodí, typem vegetace, mírou zastavěnosti území a klimatickými podmínkami (Sherriff et al., 2015). K intenzivnímu zatížení toků sedimenty dochází také při stavebních činnostech v okolí toku (Skarbovik and Roseth, 2015). Příčinou zatížení řek vysokým množstvím suspendovaných sedimentů, může být i větší přísun biomasy suchozemských organických látek z pobřežních stanovišť. S nízkým průtokem se množství tohoto materiálu v řece může kumulovat. Tím také vstupuje více živin a jiných látek do potravních řetězců (Roach and Winemiller, 2015).

V Evropě jsou v současné době jednou z hlavních příčin zvýšené turbidity toků a ukládání jemného sedimentu především plošné zdroje znečištění původem ze zemědělského obhospodařování krajiny, a to dokonce ve větším měřítku než bodové zdroje znečištění (Kemp et al., 2011). Vlivem intenzivního využívání půdy spojené se zemědělskou činností dochází k degradaci půdy, která je pak náchylná k erozi a pomocí větru nebo splachu unášena do vodních toků, kde může být půda buďto usazována na dno říčního toku do sedimentů, nebo splavována prouděním do nižších částí toku. Nadměrným přísunem půdního materiálu tak dochází k zanášení vodních toků a nádrží, ukládání usazenin a zvýšení zákalu povrchových vod. Přísun sedimentů je závislý na klimatických podmínkách (Sherriff et al., 2015). Během intenzivních dešťů může být během jedné erozní události spláchnuto až několik cm půdy. Půdy ztrácejí sediment zejména při extrémních dešťových srážkách, záleží ale i na způsobu obhospodařování a vzdálenosti využívané zemědělské půdy od vodního zdroje (Bartley et al., 2012) a šíře příbřežní zóny (tzv. *buffer zone*), která není obhospodařovaná a umožňuje částečné zamezení přísunu sedimentů a živin do vodního prostředí (Latli et al., 2018; Champagne et al., 2022).

Složení sedimentů a jejich depozice se může měnit v průběhu let, a to v důsledku morfologických změn řek, ať už přirozených či antropogenních (Baugh et al., 2013). Stupeň zákalu závisí i na velikosti částic a jejich koncentraci. Sedimentující částice ve vodním toku mají odlišnou rychlost sedimentace, záleží na tvaru a hmotnosti. Menší částice suspendovaných sedimentů mají na stupeň zákalu větší vliv než částice s větším průměrem (Sari et al., 2017). Zamezení uvolňování rozptýlených částic do vodního prostředí napomáhá vodní vegetace, která příznivě ovlivňuje čistotu vody, jelikož zpomaluje proudění a podporuje sedimentaci rozptýlených částic (Hestir et

al., 2016). Tato však může být v podmínkách zvýšeného zákalu potlačena, v důsledku nedostatečných světelných podmínek.

Se zatížením sedimenty souvisí i množství živin, které jsou spolu se sedimenty do toku přinášeny. Zejména se jedná o fosfor a dusík, který způsobuje namnožení sinic a řas a ve výsledku zásadně ovlivňuje kvalitu vody. Ke zvýšení zákalu dochází v důsledku rozvoje společenstva řas a sinic zejména v průběhu vegetačního období (Mather and Johnson, 2015). Ke zvýšení množství sedimentu a živin přispívají také zařízení pro umělý odchov ryb (akvakultura), kde se ryby přikrmují organickými hnojivy (Costa et al., 2014). Zvýšené množství živin mění ekosystém s odpovědí ve tvaru zvonu, podobné gausově křivce (jejím integrálem by byla sigmoidální funkce). Živiny mění kvantitu a kvalitu zdrojů a prostřednictvím vlivu na primární producenty (fytoplankton) mění abundanci a druhové složení konzumentů, a dále ovlivňuje vyšší patra trofických úrovní (Heiskary a Bouchard, 2015; Schmutz a Sendzimir, 2018). Přestože mírné zvýšení živin může mít na ekosystém a v něm žijící organismy pozitivní vliv zvýšením množství potravních zdrojů, nadměrné zatížení živinami může vyvolat zhoršení diverzity a množství bazálních zdrojů (Hilton et al., 2006) s následným kaskádovým efektem (Kratina and Winder, 2015; De Castro et al. al., 2016). Ve výsledku tak ovlivňuje strukturu celé potravní sítě (Woodward and Hildrew, 2002; Warry et al., 2016; Horká et al., 2023).

Vyšší zákal způsobuje i sezónní odpouštění vody z přehradních nádrží, který se uskutečňuje jako prevence před povodněmi, či jako způsob snížení množství řas a sinic v nádržích určených pro zásobování pitnou vodou. Zvýšený vegetační zákal, který je zapříčiněn sinicemi, je podpořen zvýšenou teplotou především v podzimním a zimním období v důsledku klimatických změn. Teplý podzim a zima ovlivňují intenzitu růstu sinic v nadcházející sezóně (Anneville et al. 2015).

1.2 Vliv zákalu na ryby v říčním prostředí

Při hodnocení dopadu zatížení živinami se ryby stávají jedním z nejdůležitějších indikátorů reakcí společenstev, protože obvykle obsazují vyšší trofické úrovně a díky své dlouhověkosti odrážejí dlouhodobé změny v ekosystémech (Bierschenk et al., 2019). Zvýšené množství sedimentů a zákalu ve vodním prostředí má zásadní dopad na fungování říčních ekosystémů, v jehož důsledku dochází ke změnám ve struktuře a abundanci rybích společenstev.

Každé rybí společenstvo nachází optimální podmínky v určitém úseku říčního toku, v závislosti na druhu ryby a jejich ekologických požadavcích. Například společenstva, která nacházejí v určitých částech toku, jsou tomuto úseku přizpůsobena tvarem těla i svým stylem života a specifickým způsobem využití potravy. Také jim vyhovuje různý morfologický stav koryta, tedy hloubka, šířka, teplota a rychlost proudění (Vannote et al. 1980). Vlivem antropogenní činnosti dochází k výraznému narušení populací říčních ryb, a to zejména citlivých druhů s nižší ekologickou valencí – specialistů, převážně reofilních ryb (Musil et al., 2012). Následkem je narušení zonace rybích společenstev v říčním prostředí (Aarts and Nienhuis, 2003). V eutrofních vodách, kde dochází ke zhoršení vizuálních podmínek prostředí vlivem nadměrného růstu řas, se mění sociální chování populací. Například ryby využívají při vysoké viditelnosti jiné habitaty než při snížené viditelnosti. Dochází tedy i ke změně rozhodování ryb (Fisher and Frommen, 2012). Lidská činnost umožňuje navíc i šíření invazních druhů, což má neblahý vliv na původní druhy v dané lokalitě. Pokud se k tomu ve vodním prostředí připojí i zákal, ukazuje se, že invazní druhy, které snášejí dobře zakalené prostředí, mohou mít větší výhody než druhy původní, které špatně snášejí zakalené prostředí, například při vyhledávání potravy (Wing et al. 2021).

Reakce společenstev ryb na zvýšený zákal závisí na typu částic a dále v závislosti na druhu a vývojovém stádiu ryb. Jemné sedimenty ovlivňují zejména např. citlivá larvální stadia (Kemp et al., 2011). Zákal může mít na ryby přímý vliv, tj. v případě že přímo ovlivňuje fyziologický stav ryb, nebo nepřímo, pokud se jedná o ovlivnění prostředí, ve kterém ryby žijí, například snížením viditelnosti. Přímým vlivem může být například podráždění žaberního aparátu vlivem usazování částic, nebo ovlivnění vývoje larválních stádií v důsledku sníženého množství kyslíku vlivem usazování sedimentu na jikrách (Gray et al., 2012; Gray et al., 2016). Zákal vody má negativní vliv na líhnutí larev ryb i na larvy samotné. Například bylo ukázáno, že úspěšnost líhnutí larev kostlína skvrnitého *Lepisosteus oculatus* se snižuje, a to dokonce již při zákalu 5 NTU. Rané vývojové fáze jsou z hlediska zákalu jedním z nejcitlivějších období. Zákal tak může být jedním z důvodů ztráty biologické rozmanitosti společenstev (Gray et al., 2012). Podobné poznatky byly popsány i ve studii Engstrom-Ost and Mattila (2008), které ukázala, že vysoký zákal negativně ovlivňuje hmotnost larev štik. Larvy štik měly v zakalené vodě nižší hmotnost ve srovnání s vodou bez zákalu, i když se rychlost jejich růstu nelišila. A to i přesto, že larvy štik využívaly v zakalené vodě širší prostor habitatu.

Co se týče nepřímého vlivu, zákal ovlivňuje ryby zejména změnou optických podmínek prostředí, které ovlivňují chování ryb při vyhledávání potravy, interakci mezi predátorem a kořistí či změnou chování při rozmnožování. Nepřímým důsledkem jsou i změny v dostupnosti potravy. (Redding et al., 1987; Kemp et al., 2011). Biologický účinek, jako například rychlost růstu jedince, velikost populace a stav rybiho stanoviště, závisí zejména na míře zákalu, koncentraci a délce trvání (Newcombe and Jensen, 1996). Odpověď ryb na zákal vodního prostředí záleží také na druhově specifické reakci (Gray et al., 2016). Dlouhodobá studie (18 let) ekosystému Mexického zálivu ukázala, že s přibývajícím zákalem dochází ke snižování druhové diverzity ryb. Bylo zjištěno, že i díky vyššímu zákalu se mnohem lépe daří bentickým druhům, tedy například krabům, kteří zákal mohou využít jako své útočiště (Lunt and Smee, 2020).

1.3 Vliv zákalu na potravní chování ryb

Vliv zákalu na společenstva ryb ve vodách je diskutován zejména v souvislosti se zhoršením vizuálních podmínek, které ovlivňují schopnost ryb vyhledávat a získat/ulovit potravu (Smith et al., 2006). V prostředí, kde jsou zrakové vjemy primárním zdrojem informací mohou zvýšené hodnoty zákalu vést k podstatným změnám v chování ryb až k celkové změně ve složení společenstev (Kulišková et al., 2009; Kemp et al., 2011). Zároveň je schopnost získání potravy ovlivněna i nabídkou potravy, jejíž množství a struktura je také ovlivňována zvýšeným ukládáním sedimentu a zákalem.

V zakaleném prostředí se mění chování ryb v důsledku změny podmínek pro vyhledání potravy. Zákal snižuje viditelnost vlivem snížení množství světla prostupujícího vodním sloupcem a omezuje tak schopnost vidět kořist, zároveň také snižuje reakční vzdálenost mezi predátorem a kořistí (Davies-Colley and Smith, 2001; Kemp et al., 2011). Při poklesu množství světla rozptýleného ve vodním sloupci, nebo zvýšení zákalu, se snižuje ostrost vidění u ryb. I mírný zákal tak může způsobit změny v množství ulovené kořisti. Úspěšnost při hledání potravy se u jednotlivých druhů ryb liší v závislosti na druhu zákalu. Při vyšším zákalu obvykle dochází k nižší spotřebě kořisti, než ve vodě s nižším zákalem (Becker et al. 2016). Vysoký zákal obvykle snižuje účinnost lovu kořisti, proto ryby mění svoji strategii a přecházejí k mnohem vyšší aktivitě při vyhledávání potravy. Vyšší aktivita ale ve výsledku znamená vyšší úsilí a s ním související ztráty

energie, která by mohla být využita např. pro růst. Zákal tak může ve výsledku snížit rychlost růstu ryb (Sweka and Hartman, 2001).

V laboratorní studii sledující chování korálových ryb při bylo vypořádáno, že u ostenců Picassových (*Rhinecanthus aculeatus*) docházelo při zvýšených hladinách zákalu (40–68 NTU) k významnému prodloužení doby a vzdálenosti potřebné pro vyhledání potravy (Newport et al., 2021). Tím se také snížila efektivita vyhledání nabízené potravy. Opačné poznatky byly zjištěny u ryb chovaných v recirkulačních systémech. Při nízkém zákalu, který byl nasimulován v recirkulačních nádržích v akvakultuře, byl u candáta obecného (*Sander lucioperca*) příjem potravy o 25% nižší než u ryb, které byly vystaveny vyššímu zákalu. Navíc tyto ryby, které byly vystaveny nízkému zákalu, vykazovaly delší dobu zdržení na vstupující potravu do nádrže. Vysvětlení tohoto jevu může být v tom, že je candát obecný noční piscivorní predátor, který preferuje lov za šera (Ende et al. 2021).

V pokusu, kde byly koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) vloženy do zakaleného bludiště, bylo možné spatřit hned několik zajímavostí. Ryby se více ostýchaly opustit své stanoviště a pokračovat dále skrze zakalenou vodu za účelem vyhledání potravy. Pokud potravu našly, došlo k pozření menšího množství potravy než v čisté vodě. Další zajímavost u tohoto pokusu naznačuje, že pokud se ryba oddělila od svého hejna, se kterým byla vložena do bludiště, vykazovala tato ryba ztrátu výhod plynoucích z antipredačního chování a kolektivního rozhodování hejna. Rozhodování se tak přesunulo z kolektivu na jedince, což mohlo způsobit zdržení doby rozhodnutí (Chamberlain et al. 2019). U mláďat tresek obecných bylo vypořádáno, že během středního zákalu, byla vynaložena u ryb nižší aktivita, ale za to delší doba při hledání své potravy, než tomu bylo u vyššího zákalu, kde ryby vykazovaly vyšší aktivitu i delší dobu při hledání své potravy. Pokud byl v experimentu použit pach kořisti, ryby vykazovaly při obou typech zákalu vyšší pohybovou aktivitu a spotřebu energie (Meager and Batty, 2007). Uvedené poznatky naznačují, že kromě intenzity zákalu má na chování ryb při zvýšeném zákalu vliv zejména individuální přizpůsobení jednotlivých druhů.

Nieman a Gray (2020) zkoumali vliv typu zákalu na množství spotřebované kořisti. U lesklouna smaragdového (*Notropis atherinoides*), se vlivem zvýšeného zákalu (40 NTU) snížilo množství spotřebované kořisti – perlooček *Dafnia magna*, a to u všech typů zákalu, tj. zákalu způsobeného řasami, sedimentem a jejich kombinací těchto typů zákalů. U středního stupně zákalu (20 NTU), vykazovaly ryby nižší spotřebu perlooček jen v případě zákalu způsobeného řasami.

Tyto výsledky ukazují, že na schopnosti ryb vyhledávat potravu při zvýšeném zákalu působí nejen stupeň zákalu, ale i typ částic, které zákal způsobují (Nieman and Gray, 2020). Podobné poznatky byly zjištěny i u jelečka *Notropis atherinoids* kde bylo zjištěno, že jeleček snížil svou selektivitu kořisti vlivem zvýšeného zákalu. Ukázalo se, že zákal způsobený řasami byl pro ryby více závažný, než zákal sedimentární (Nieman et al. 2019). Zákal způsobený řasami dokonce omezuje zorné pole ryb do takové míry, že ryby poté přestávají upřednostňovat svůj klasický výběr kořisti, který aplikují ve svých vhodných přirozených podmínkách, jako tomu bylo u koljušky tříostné *Gasterosteus aculeatus* (Sohel et al. 2017). Dále bylo prokázáno u tohoto typu zákalu, že je mnohem škodlivější než zákal sedimentární, co se týče vizuálních vlastností, tedy ostrosti vidění u ryb, jak bylo prokázáno na candátovi severoamerickém (*Sander vitreus*) a jelečkovi (*Notropis atherinoides*). Tato studie jasně ukázala, že u obou druhů ryb došlo ke 40% nižší vizuální detekci, než tomu tak bylo u zákalu způsobený sedimenty (Nieman et al. 2018).

K podobným závěrům došli i další autoři, kteří zkoumali denní průměrnou spotřebu kořisti. Při zákalu vyvolaném řasami byl úspěch vyhledání potravy u paokouna amurského (*Siniperca chuatsi*) mnohem nižší než při zákalu vyvolané jílem. Li et al. (2013) ve své práci rozdělil podmínky zákalu také podle světelné intenzity. Ukázalo se, že v případě zákalu způsobeného řasami nevyvolaly rozdílné světelné podmínky u ryb odlišnou reakci. V případě jílu byla úspěšnost ryb při vyhledání potravy vyšší v noci (Li et al., 2013).

Figueiredo et al., (2019) zkoumali vliv zákalu na získání potravy v kombinaci s teplotou vody u perleťovky (*Gymnogeophagus terrapurpura*). Zjistili, že množství potravy ovlivňuje zejména zákal vody a že při vyšším zákalu větší ryby pozřely větší množství potravy než ryby menší. Větší tělesný rozměr, pomáhá jedincům odolávat vlivům zvyšujícího se zákalu a zvýhodňuje tyto ryby při lovu a také jim umožňuje rychlejší nalezení své kořisti (Figueiredo et al., 2019). U mláďat tresek obecných (*Gadus morhua*) bylo vyzorováno, že během středního zákalu, byla vynaložena u ryb nižší aktivita, ale za to delší doba při hledání své potravy, než tomu bylo u vyššího zákalu, kde ryby vykazovaly vyšší aktivitu i delší dobu při hledání své potravy. Pokud byl v experimentu použit pach kořisti, ryby vykazovaly při obou typech zákalu vyšší pohybovou aktivitu a spotřebu energie (Meager and Batty, 2007).

U kaprovité ryby jelce jesena (*Leuciscus idus*), byl vyšší zákal jedním z hlavních faktorů, které ovlivňovaly denní aktivitu a velikost domácího okrsku ryb. Při zvýšeném zákalu v řece docházelo ke zvětšování domácího okrsku ryb, pravděpodobně v důsledku zhoršených vizuálních

podmínek při vyhledání kořisti. Ryby, které svoji kořist vidí na nižší vzdálenost, musí při vyhledání potravy vynaložit více úsilí, které se projeví vyhledáváním kořisti v rozsáhlejším úseku toku (Kulišková et al., 2009).

1.4 Vliv zákalu na vztah mezi predátorem a kořistí

Zákal ovlivňuje také vztah mezi kořistí a predátorem. Jak predátoři, tak jejich kořist ve vodním prostředí získávají informace o okolním prostředí převážně vizuálně a tato jejich schopnost je výrazně ovlivňována zákalem vody, který má určující vliv na optické podmínky ve vodním prostředí (Abrahams and Kattenfeld 1997). Typickým mechanismem, jakým zákal ovlivňuje chování ryb je snížení reakční vzdálenosti mezi predátorem a kořistí (Abrahams and Kattenfeld, 1997). Reakční vzdálenost je taková vzdálenost, kdy predátor za dobré viditelnosti může postřehnout svou kořist a ulovit jí. Zhoršené vizuální podmínky zkracují reakční vzdálenost a zhoršují také ostrost vidění. V případě kořisti může být důsledkem pozdní zaznamenání přítomnosti predátora, v případě predátorů jde zejména o sníženou schopnost vyhledat a ulovit kořist. Snížená viditelnost tak může vést k neočekávanému odhalení mezi kořistí a predátorem. Záleží pak na behaviorálních i fyziologických schopnostech kořisti uniknout při setkání s dravcem. Predátor i kořist využívají různé strategie. Predátoři obvykle využívají taktik přepadávání své kořisti, kořist zase využívá postranní čáry ke zjištění přítomnosti dravce a vyhledání vhodného úkrytu (Savino and Stein, 1989). Světlo a průhlednost vodního sloupce umožňuje predátorovi vyhlédnout si vhodnou kořist a kořist má také větší šanci zareagovat únikem (Higham et al., 2015).

Někteří dravci jsou v podmínkách zvýšeného zákalu zvýhodněny, jelikož mají velmi dobře vyvinuté zrakové orgány, které se přizpůsobí vyššímu zákalu. Příkladem může být okoun říční *Perca fluviatilis* (Jacobsen et al. 2014). Také u dalších druhů dravých ryb s vyvinutými chemosenzorickými schopnostmi může zvýšený zákal působit jako výhoda. Takové druhy pak mohou převažovat a stát se klíčovými druhy potravního řetězce (Lunt and Smee, 2015). Naproti tomu predátoři, kteří nemají vyvinuté chemo-senzorické vnímání a spoléhají se spíše na zrakové vjemy, musí vynaložit úsilí pro vytvoření nových strategií potřebných k ulovení kořisti při intenzivním zákalu, protože jsou jejich schopnosti omezené (Huenemann et al., 2012). S tím může souviset i větší výdej energie na ulovení kořisti, jelikož vyhledávání kořisti v zakalené vodě trvá

mnohem déle (Meager and Batty, 2007). Také u kořisti může docházet ke změně strategií. Kořist snadno rozliší predátora v čisté vodě, ale v podmínkách zvýšeného zákalu se interakce mezi rybami mění. Kořist může pozdě nebo špatně identifikovat predátora a tím ztrácí energii a čas pro únik. Taková situace může ve výsledku vést k ulovení kořisti (Chivers et al., 2013).

U některých druhů ryb, bylo prokázáno, že zákal způsobuje výrazné změny v mortalitě ryb vlivem predátorů. U okounka pstruhového (*Micropterus salmoides*), okounka černého (*Micropterus dolomieu*) a slunečnice zelené (*Lepomis cyanellus*) je zrakový vjem při lovu klíčový. Vlivem zákalu se u těchto ryb zvýšila zranitelnost vůči predátorům o 50 % oproti druhům, které pro vyhledání potravy využívají jiné smysly než zrak, například sumeček plochohlavý (*Pylodictis olivaris*) a sumeček černý (*Ameiurus melas*) (Ward and Vaage, 2019). Především záleží na velikosti oka, které je silným prediktorem pro ostré vidění. Ryby, které jsou přizpůsobené životu v temných a zakalených vodách, mají převážně sníženou ostrost vidění a mají obvykle i menší velikost očí, než ryby z prosvětlených čistých vod (Caves et al., 2017). Při snížené viditelnosti mohou ryby spoléhat i na další sensorické vjemy, jako je čich, nebo vnímání okolního prostředí pomocí postranní čáry. Čichové vjemy mohou poskytovat důležité informace o okolním prostředí (Martin, 2017). Ukazuje se, že ryby se při reakci na přítomnost predátora spoléhají především na chemické signály. Dobré vidění v zakalených vodách umožňuje některým rybám také světločivná vrstva, *tapetum lucidum*, což je nitrooční reflexní struktura, která zvyšuje citlivost ke světlu při nižším osvětlení. Často se tyto ryby, které mají tuto výhodu, dokáží dobře přizpůsobit v těchto zhoršených podmínkách (Arnott et al., 1970). Díky světelné, fluorescenční mikroskopii a spektrofotometrii, bylo zjištěno, že podle *tapetum lucidum* lze rozlišit na dva typy, retinální a choroidní oči. Každý druh ryb, který má k dispozici *tapetum lucidum*, využívá buďto retinální, nebo choroidní či sdružené receptory z morfologického typu tapeta, ke kterému je přizpůsobené celé oko (Somiya, 1980).

Například Ali et al. (1977) porovnávali anatomickou strukturu oka u okounů žlutých *Perca flavescens* a candáta obecného *Stizostedion lucioperca*. Zjistili, že oko okouna postrádá *tapetum lucidum*, zatímco oko candáta má tuto světločivnou vrstvu vyvinutou. To by mohlo vysvětlovat odlišnou aktivitu obou druhů: okouni jsou aktivní během dne a pasivní v noci, zatímco pro candáty je typická nejvyšší aktivita za soumraku a při svítání, eventuálně v noci.

Antipredační chování se snižuje se zvyšujícím se zákalem. Antipredační chování je druh chování, které kořist vynaloží na svou maximální bezpečnost. Pokud se objeví v blízkosti predátor, ryby svoji aktivitu minimalizují (Zabierek and Gabor, 2016). Gambusie (*Gambusia affinis*)

vykazovaly při středním zákalu 20 NTU zvýšené antipredační chování, tedy zvýšenou aktivitu a průzkum svého okolí oproti 0 NTU a 40 NTU. Tento jev byl znatelnější, pokud se ryby cítily ohroženě. Naznačuje to, že problém při zvyšující se turbiditě, není lineární, ale může se objevit například při specifickém zakalení (20 NTU), tedy může tento stupeň zakalení pro kořist představovat největší ohrožení v podobě snížené viditelnosti a včasného odhalení predátora a zmenšení vzdálenosti od něj, ačkoli mohou predátora cítit, a naopak výhodu pro predátora, který na rozdíl od své kořisti ve středním zákalu stále může vyhledávat a detekovat svou kořist (Ehlman et al. 2019).

Ferrari et al. (2010) zkoumal vliv zákalu vody na reakci střevlí (*Pimephales promelas*) na různé druhy predátorů pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*), pstruha obecného potočního (*Salmo trutta morpha fario*) a okouna žlutého (*Perca flavescens*). Zjistili, že střevle při nízkém zákalu dokáže rozpoznat své predátory na základě jejich tvaru a zbarvení, tedy dokáže rozpoznat i druh predátora. To se však neprokázalo při zvyšujícím se zákalu v jejich prostředí, a to pravděpodobně v důsledku nedostatečné schopnosti rozeznat druh predátora při zhoršených vizuálních podmínkách. V důsledku toho eliminují střevle své antipredační chování, uleknutí a rychlé vzdálení, vůči predátorovi, které by za nízkého zakalení bylo vysoké, nebo dokonce vůbec nereagují na svou potenciální hrozbu.

Zvýšený zákal může být kořistí využíván i jako typ úkrytu. Například u korušky severoamerické (*Hypomesus trnspacificus*) bylo pozorováno, že snížení rychlosti větrů v deltách řek vede ke snížení zákalu a ve výsledku to může mít negativní vliv na stanoviště těchto druhů ryb, jelikož jsou více ohroženy predací (Bever et al. 2018). Avšak u některých larev ryb se ukázalo, že vlivem zkrácení zorného pole může vyšší zákal působit jako výhoda před predátorem, jelikož se v něm larvy skryjí (Utne-Palm, 2002; Lehtiniemi et al. 2005). Proto se u ústí řek, kde je obvykle vyšší zákal shromažďuje mnoho mladých ryb a korýšů a to nejen sladkovodních, kteří zde migrují a hledají útočiště před predátory (Maes et al. 1998).

U hejnových ryb, které jsou kořistí predátorů, může mít zákal zásadní vliv na strukturu hejna. Zvýšená soudržnost hejna se projevuje pravděpodobně za účelem snazšího rozpoznání a reakci na přítomnost predátora při zhoršených vizuálních podmínkách. Predátorem ouklejí může být například Okoun říční (*Perca fluviatilis*), Candát obecný (*Stizostedion lucioperca*) či Bolen dravý (*Aspius aspius*). Schopnost těchto predátorů ulovit kořist může ovlivňovat i jejich schopnost vidět v prostředí se zhoršenými vizuálními podmínkami. K takovému prostředí jsou někteří

predátoři dobře přizpůsobeni. Například, při chovu candátů v akvakultuře se zjistilo, že tomuto druhu značně přispěla nízká intenzita světla, prostupující vodním sloupcem. Mladí candáti při nižší intenzitě rostli rychleji, a navíc to pozitivně ovlivnilo i jejich poměr konverze krmiva, tedy spotřeby krmiva na jednotku jejich přírůstku (Kozłowski et al., 2010). To jasně naznačuje, že candáti oplývají velmi dobrou zrakovou citlivostí, která se připisuje jak jejich větší velikostí zornice, tak i reflexní tapety za sítnicí, tedy přítomnosti *tapetum lucidum*, která zvýhodňuje tyto ryby před ostatními, díky dobrému vidění ve snížené viditelnosti ve vodním prostředí (Jokela-Maatta et al., 2018).

1.5 Vliv zákalu na pohyb ryb a rychlost plavání

Zákal může mít vliv i na rychlost plavání ryb. Turbidita pozměňuje kritickou rychlost plavání jelečka zlatého (*Notemigonus crysoleucas*). Pokud je ryba vystavena zvýšenému zákalu, zvyšuje významně svojí kritickou rychlost plavání, tedy teoretickou rychlost, kterou si dokáže ryba udržet, aniž by docházelo k jejímu vyčerpání. Za nejvyššího stupně zakalení, ryby vykázaly nárůst kritické rychlosti plavání až o 56 %, než tomu bylo u vody čisté. Tento jev je pravděpodobně způsoben hydrodynamickým efektem. Suspendované částice snižují třecí odpor a tím mohou pozitivně přispět k laminárnímu proudění, které umožňuje plavání s nižším výdejem energie (Hildebrandt and Parsons, 2016).

Vývojová plasticita v reakci organismů na měnící se životní podmínky ve vodách byla zaznamenána i u pavího očka *Poecilia reticulata*. Bylo zjištěno, že v nasimulovaných podmínkách zakalené vody dochází u ryb k větší aktivitě ryb a častějším přesunům. U samců byla tato aktivita vyšší než u samic. Za přítomnosti predátora se chování ryb změnilo – jak v zakalené, tak i v čiré vodě ryby reagovaly snížením aktivity (Ehlman et al., 2015). U sivena amerického *Salvelinus fontinalis* byla zjištěna nižší reakční vzdálenost při zvyšující se turbiditě v potoce. Také zde se snížila reaktivní vzdálenost mezi kořistí a pstruhem potočním *Salmo trutta*, který dokáže odhalit i v zákalu svoji kořist, která se snaží uniknout (Sweka and Hartman, 2001).

U sapínka mnohotrného (*Acanthochromis polyacanthus*) bylo zjištěno, že ryby snižují svojí pohybovou činnost s rostoucím turbiditou. Při zvyšující se turbiditě, se ryby téměř přestávaly pohybovat a zůstávaly na jednom místě (Leahy et al., 2011).

U ohroženého druhu korusky severoamerické dochází vlivem zvýšeného zákalu k narušení vývoje larev. Vztah mezi zákalem a intenzitou světla během krmení působí na růst a přežití larválních stádií ve volné přírodě (Tigan et al., 2020). Naproti tomu u jelečka montgomerského (*Notropis bifrenatus*) zákal neovlivňuje ani chování, ani rychlost plavání, u které se předpokládalo, že by mohla být snížena (Gray et al., 2014).

Ryby disponují na svém těle postranní čárou, která je umístěna na boční straně trupu (Obr. 2). Pomocí této citlivé čáry, mohou ryby získávat informace ze svého okolí, napomáhá se dobře orientovat ve svém okolí a udržet své místo v hejně.



Obr.2: Oukleň obecná: Postranní čára (bílý proužek, který se line na boku trupu od žábry k ocasu). Postranní čáry se vyskytují na obou stranách trupu těla. (foto: David Perez) <https://commons.wikimedia.org/>

Díky informacím, které ryba získává ze své postranní čáry, může odhadnout rychlost a směr ryb, které plují v její bezprostřední blízkosti (Patridge, 1982). V této postranní čáře jsou umístěné receptové orgány zvané neuromasty. Rozdělují se na povrchové neuromasty, nebo na kanálové neuromasty, které jsou umístěné pod šupinkami. U dánia pruhovaného (*Danio rerio*) se kanálové neuromasty skládají z mnoho buněčných typů například vláskových a senzorických buněk, které umožňují rybám jejich citlivost a tím i vnímání skrze postranní čáru jejich okolí (Laurá et al., 2018). Tyto vláskové buňky jsou téměř stejné jako zvukové receptory, které se nacházejí v uších u suchozemských obratlovců. Aby hejnová ryba dostala kompletní informace o svém okolí, musí si porovnat co vidí s informacemi co jí poskytuje postranní čára na trupu (Patridge, 1982).

Funkci postranní čáry silně ovlivňuje viskozita vody, kterou určuje vnitřní tření kapaliny. Viskozita tedy značně ovlivňuje proudění tekutiny okolo těl ryb při jejich plavání a díky tomu

vytváří tlaky na jejich postranní čáru. Tlaky na postranní čáru mohou buďto rybám napomoci detekovat bariéry, nebo naopak blokovat odhalování signálů z vodního okolí. Ryby mohou tímto i vyhodnotit svou hydrodynamickou schopnost, pomocí hydrodynamických receptorů (neuromastů), které se nacházejí v postranní čáře (Windsor and McHenry, 2009)

1.6 Vliv zákalu na chování ryb ve skupině a rozmnožování ryb

Se změnami podmínek ve vodním prostředí dochází i ke změnám v rozmnožování u ryb (Candolin and Heuschele, 2008). Snížení průhlednosti vody a s ní spojené snížení viditelnosti ve vodním prostředí obvykle ztěžuje výběr vhodného partnera a může tak ovlivnit reprodukční úspěch ryb. To může mít rozhodující roli zejména u ryb, které se při výběru partnera orientují na základě zbarvení jedince (Seehausen *et al.* 1997). Výběr potenciálního partnera mezi rybami je ovlivněn barevnými signály, které přidávají na atraktivnosti protějšku.

Výběr potenciálního partnera mezi rybami je ovlivněn barevnými signály, které přidávají na atraktivnosti protějšku. Kvůli zhoršeným podmínkám vizualizace, se musely některé druhy ryb, jako například *Cyprinella lutrensis*, přizpůsobit a zintenzivnit zbarvení svých signálů na těle, aby byly lépe rozpoznatelné (Dugas and Franssen, 2011). Podobně, u hrouzka došlo ke změnám v pigmentaci těla při zvýšeném zákalu. S rostoucím zákalem vodního prostředí, byly ryby bledší, měly světlejší zbarvení na bázi melaninu (Cote *et al.* 2019). U některých druhů ryb čeledi *Syngnathinae* si samečci vybírají partnerku na základě typu povrchu její kůže a signalizace, ovšem i zde je patrná změna při výběru partnerky v zakalené vodě, kde je potlačen vizuální vjem ozdobení těl partnerů. Samečci z rodu *Nerophis ophidion*, kteří za normálních okolností preferují větší samičky s většími ornamenty na těle, měli v podmínkách zvýšeného zákalu ztížené vizuální vnímání samic. Menší samičky s menšími ornamenty tak měly stejnou šanci jako ty, které by přednostně vybrali samečci při nižším zákalu vody, kdy si mohou samičky dostatečně prohlédnout (Sundin *et al.*, 2016). Podle Engstrom-Ost and Candolin (2007) dochází vlivem zákalu k radikálnímu potlačení vizuálního systému páření. Samičky mají v zakalených vodách nižší aktivitu, nemají zájem o navázání kontaktu se samečkou, a to ani o prohlédnutí vytvořených hnízd. Samečci následně vynakládají na přilákání samičky mnohem větší úsilí, což ve výsledku vede k oslabení populací těchto ryb.

U koljušky tříostné bylo prokázána rychlejší stavba hnízd sloužících pro přilákání samičky (Tuomainen and Candolin, 2013). To naznačuje složitost dopadu eutrofizace a s ní spojeného řasového zákalu na reprodukci a pohlavní výběr ryb. Při nízké turbiditě se samička řídí výběrem na základě velikosti těla samečka, kdy si samičky vybírají větší samečky. V zakalené vodě dochází ke změně preferencí samiček. Samička nemá možnost odhadnout velikost samečka a v důsledku dochází k páření méně vhodných partnerů, ale i snížení intenzity páření (Jarvenpaa and Lindstrom, 2004). Ovšem u čeledi *Gobiidae* byl zjištěn vliv zvýšeného zákalu na prodloužení doby vstupu do blízkosti samiček a jejich obdivování, kde navíc samečci zůstávali častěji ve svých úkrytech. Ovlivnění vizuálního zbarvení samečků, ovlivnilo jejich chování vůči samičkám, a tedy i ztrátu motivace se dvořit (Michelangeli et al., 2015).

U candáta severoamerického (*Sander vitreus*) došlo vlivem změny v zákalu a barvě vody ke změně vnímání barev. Experiment byl prováděn pomocí rybářských návnad, kde bílá návnada měla u tohoto druhu ryb největší úspěšnost v čisté, nezakalené vodě. Žluté návnady zase měly největší úspěšnost v sedimentárním zákalu. To vše naznačuje, že zákal vody u ryb mění vnímání barev pod vodou se zvyšující turbiditou (Nieman et al. 2020).

1.7 Struktura rybího hejna

Hejno ryb se skládá minimálně ze tří ryb a víc, které mezi sebou spolupracují, komunikují a plují pospolu ve skupině. Takovéto kolektivní chování, tj. koordinované chování skupiny organismů obvykle zvyšuje šanci na přežití a fitness jedinců u mnoha živočišných druhů, jako jsou například hejna ryb, hejna ptáků nebo smečky u savců (Brown et al., 2006). Čím vyšší je počet jedinců v hejnu, tím větší má jedinec šanci na přežití, protože predátor nemůže ulovit všechny ryby najednou (Patridge, 1982). Pokud tedy ryby plavou v hejnu, má to pro ně řadu výhod, než kdyby plavaly sami. Plavání s ostatními jedinci, bez ohledu na prostorové uspořádání a tvaru hejna, napomáhá rybám k lepšímu hydrodynamickému efektu, tedy k lepšímu laminárnímu proudění. To je zapříčiněno tím, že ryby plavou přímo za sebou a využívají pohybů hlavy do stran, aby se vyhnuly odporu vody, a naopak využily tento odpor nahnutím hlavy do strany ke svému prospěchu při plavání v před (Hemelrijk et al. 2015). Strukturu a tvar hejna si jedinci upravují podle toho, jak veliké skupiny jedinců se to týká. Pokud se skupina jedinců v hejně zvětšuje, začne se tvar hejna měnit na podlouhlé s největší hustotou jedinců v přední části. To je zapříčiněno kvůli ústupu

některých jedinců do zadní části, aby nedošlo ke sražení s předními jedinci. Jedinci, kteří plují v přední linii hejna, se nemohou orientovat podle jedinců, kteří by pluli před nimi, jako to mají jedinci hned za nimi, a proto spolupracují se sousedními jedinci vedle nich (Hemelrijk and Hildenbrandt, 2008). Pokud se ryby v hejnu cítí ohroženě, tak reagují přiblížením ke svým sousedům a více se semknou. (Obr. 1). Tato reakce může vypovídat o adaptační výhodě (Patridge, 1982).

Některé druhy ryb mají své specifické potřeby a podle toho uzpůsobují tvorbu hejna. Někdy se určitý druh ryb v hejně zdrží pouze na krátkou dobu a poté se již zdržuje již jen izolovaně, a naopak jiný druh ryb může zůstat celý život (Patridge, 1982).



Obr.1: Semknuté hejno: V přítomnosti predátora, či pocitu ohrožení se ryby více přiblíží k sobě.
<https://www.reddit.com/>

1.8 Ouklej obecná (*Alburnus alburnus*)

Ouklej obecná (*Alburnus alburnus*) je pelagická, limnofilní ryba, která obývá evropské vodní toky. Jedná se o menší kaprovitou rybu s velikostí 10 - 20cm, která je důležitým článkem potravního řetězce (Bíró and Muskó, 1995). Ouklej se dožívá přibližně 8 let života a dospělosti dosáhne již během třetího roku. K rozmnožování dochází většinou během května až června. Tato malá kaprovitá ryba z čeledě Máloostní s hmotností přibližně 10-60 g je typická svými svrchními

ústí. Oukleje jsou hejnové ryby, tedy svůj život tráví po boku ostatních jedinců stejného druhu (atlas ryb. Mrk.cz).

Ouklej se živí v řekách převážně zooplanktonem, larvami dvoukřídlého hmyzu, ale i detritem a rostlinným materiálem. Druh a četnost stravy se v průběhu roku proměňuje a záleží i na tom, jestli se ouklej vyskytuje v řece, nebo v nádrži. Například v řece bylo zjištěno, že potrava, která převládá u ouklejí, je převážně složená z rostlinného materiálu a detritem. V nádrži naopak planktonní korýši (Almeida et al., 2017; Latorre et al., 2015). Během zimního období, bez ohledu na to, jestli ryby jsou v nádrži, či v řece, v obou případech mají sladkovodní ryby omezené potravní zdroje a může to značně přispět k vyšší úmrtnosti. (Hurst, 2007). V teplejších oblastech jako například v severním Řecku, byla u ouklejí vyzorována potrava, která obsahovala převážně zooplankton v podobě Copepody a Bosminy. Intenzita ulovené potravy byla závislá na teplotě. Vyšší intenzita a rozmanitost byla zaznamenána v létě a v zimě přišel již pokles (Politou et al., 1993).

Podle stupně ohrožení na červeném seznamu IUCN, který dokumentuje seznam ohrožených živočichů, je ouklej obecná zařazená mezi málo dotčené druhy (Freyhof and Kottelat, 2008). V jiných oblastech svého výskytu, tedy mimo střeoevropské toky, je považována za druh invazní. Například ve Španělsku dochází k hybridizaci oukleje s endemickými druhy této oblasti. Tyto hybridy mají odlišnou velikost než mateřské druhy. Křížení s ouklejí může mít na endemické druhy výrazně negativní důsledky (Almodóvar et al., 2012; Munoz-Mas et al., 2016). Invaze ouklejí ale nezpůsobuje pouze hybridizaci, predaci ale může docházet i k přenosu patogenů na endemické druhy a překrývání trofických nik s dalšími invazními druhy, jako tomu bylo vyzorováno v italské řece Arno (Balzani et al., 2020).

Roli zde může sehrát i zákal. Společenské chování mezi smíšenými druhy bylo v zákalu hojnější. Samečci tedy trávili více času se samičkami jiného druhu v zakalené vodě (Glantzbecker et al., 2015). Oukleje migrují i do oblastí Francie, kde byl zaznamenán silný nárůst této populace na jihu francouzských Alp (Chappaz et al., 1998). Oukleje vykazují vysokou fenotypovou plasticitu, známou jako schopnost genotypu produkovat odlišný fenotyp v reakci na změnu podmínek prostředí, která jim propůjčuje vysoký invazní potenciál. Jsou tedy považovány za druhy, které ohrožují původní populace ryb, a to zejména na Pyrenejském poloostrově. Není výjimkou použití agrese ze strany ouklejí (Masó et al., 2016).

Predátorem ouklejí obecných je candát obecný (*Stizostedion lucioperca*), sumec velký (*Silurus glanis*) či bolen dravý (*Aspius aspius*) (Peltonen et al., 1996), (Krpó-Cetkovic et al., 2010) a (Antognazza et al., 2022).

2. Cíle práce

Jak naznačila úvodní kapitola, skupinové chování je základním prvkem sociálního chování ryb. Cílem diplomové práce je objasnit vliv zákalu na chování pelagických ryb, konkrétně oukleje obecné. Předpokládala jsem, že se při zvýšeném zákalu sníží vzdálenost mezi jedinci ve skupině, protože budou ryby postupně se zvyšujícím zákallem vody ztrácet vizuální informace ze svého okolí a mohou se díky tomu cítit i ohroženě. Za těchto podmínek se ryby v hejně většinou semknou a tvoří kompaktnější hejno (Brown et al., 2006).

Na tvorbu hejna mají výrazný vliv vizuální podmínky, a to zejména u ryb, které se při orientaci v prostoru řídí vizuálními podněty. Mezi takové ryby patří i ouklej obecná (*Alburnus alburnus*). Tuto rybu jsem si vybrala pro svou studii proto, že se jedná o menší rybu, která má v říčním prostředí velmi početné populace, je důležitou součástí potravního řetězce jako kořist predátorů a zároveň je zcela typická tvorbou hejn. V mé práci jsem se zaměřila na to, jak budou jedinci v hejnu reagovat na zhoršené vizuální podmínky. Cílem práce bylo zjistit, jestli různá intenzita zákalu ovlivní skupinové chování ouklejí. Zejména, jestli vlivem zákalu dojde ke změně hejnového chování ryb, konkrétně, jestli dojde při zvýšeném zákalu ke změně vzdáleností mezi jedinci uvnitř hejna.

Konkrétně jsem otestovala následující hypotézy:

H₁: V reakci na zvýšený zákal dojde ke snížení vzdálenosti mezi jedinci.

Turbidita ovlivňuje vizuální vnímání ouklejí, které při vyšších stupních zákalu znesnadňuje vizuální komunikaci mezi jedinci. Ti reagují snížením vzájemné vzdálenosti.

H₂: Rozdílné hladiny zákalu budou mít odlišné behaviorální odezvy – rozdíl mezi nízkou (0 NTU) a střední (30 NTU) turbiditou, se bude lišit od vysoké hladiny zákalu (60 NTU).

Při střední hladině zákalu není vizuální vnímání natolik narušeno, aby vyvolalo změny ve struktuře hejna, naopak vysoký zákal bude mít na chování oukleje prokazatelný vliv, jelikož bude vizuální vnímání zákallem silně narušeno. Střední hladina zákalu (30 NTU) nevyvolá v porovnání se základní hladinou (0 NTU) reakci jedinců, zvýšenou soudržnost hejna vyvolá až nejvyšší stupeň zákalu (60 NTU).

3. Metodika

Cílem diplomové práce bylo popsat chování oukleje ve skupině při různých hladinách zákalu. Hladiny zákalu byly voleny s ohledem na hodnoty zákalu běžně pozorované v řekách, a odstupňovány od nejnižší hodnoty po nejvyšší, tedy 0 NTU, 30 NTU a 60 NTU. Hodnoty zákalu byly stanoveny a měřeny pomocí turbidimetru WTW Turb 355 T (Obr. 3) (<https://www.wtw.com/en/>). Zároveň byla sledována teplota vody (Tab. 1).

Optický přístroj na měření zákalu, nazývaný turbidimetr, funguje na základě poměrového vyhodnocení paprsku světla, který vychází z přístroje a následně prochází skleněnou kyvetou, která je naplněna vzorkem vody, jehož zákal chceme změřit (Obr. 4). Čistá kyveta musí být nejdříve vypláchnuta vzorkem zakalené vody, který chceme měřit a následně tím samým vzorkem vody naplněna a umístěna na horní část přístroje, kde se nachází měřicí čidlo zákaloměru, odkud již vychází paprsek ke změření zákalu. Princip tohoto měření je závislý na paprsku, jestli se od dané částice odrazí, nebo pohltí či projde skrze ní. Konečná intenzita paprsku na konci daného vzorku určuje, jak moc se paprsek absorboval, rozptýlil, nebo prošel. Tuto konečnou intenzitu paprsku přístroj změří a vyhodnotí stupeň zakalení měřeného vzorku. Výsledek na display turbidimetru vyjde v hodnotách – NTU (Nephelometric Turbidity Unit. Po měření musí být opět skleněná kyveta vyprázdněna a důkladně umyta čistou vodou.



Obr. 3: Turbidimetr – Turb 355 T (<https://www.xylemanalytics.com/>)



Obr. 4: Skleněné kyvety naplněné různě zakalenými vodními vzorky (<https://cz.hach.com/>)

Tab. 1: Naměřená teplota v akváriích při různých hladinách zákalu pro jednotlivé skupiny ryb (t – teplota vody v experimentálním akváriu).

Zákal/skupina	A1		B1		C1		D1	
Teplota vody °C	A2	B2	C2	D2				
0 NTU	15.5	15.5	16.5	11.5	13.5	14.5	17	18
30 NTU	16.5	18	17	18	15	16	15	12
60 NTU	12.5	13.5	16.5	15.5	17	17	16.5	14

Tabulka č. 1 ukazuje hodnotu teploty vody naměřené při experimentu. Z tabulky (Tab. 1) vyplývá, že průměrná teplota vody v akváriu během experimentu v turbiditách 0, 30 ,60 NTU byla 15.42° C. Teploty vody při jednotlivých experimentech byly následně použity ve statistickém porovnání jako náhodné faktory, které by mohly ovlivnit výsledek pokusu.



Obr. 5: Experimentální akvária

Obr. 6: Laboratoř ekologie ryb, kde byly umístěna chovná hejna

3.1 Lokalita odlovu

Ouklej obecná (Obr. 7) je běžným druhem obývajícím pelagiál řek a jezer. K experimentu je vhodná zejména pro svůj běžný výskyt, umožňující její získání a menší velikost pro snadné umístění v akváriích. Pro pokusy byly tedy z tohoto důvodu použity volně žijící jedinci oukleje obecné, *Alburnus alburnus*.



Obr. 7: Oukleň obecná (*Alburnus alburnus*), <https://www.rybaribechyne.cz/atlas-ryb/ouklej-obecna/>

Ryby byly odchyceny z volné přírody z řeky Berounky na lokalitě Černošice, které se nacházejí jihozápadním směrem, přibližně 20 km od centra Prahy. Berounka je největším levostranným přítokem Vltavy a často podléhá zvýšenému zákalu při vydatných deštích (Obr. 8). Vzniká v Plzni soutokem Mže a Radbuzy, její délka je 139,1 km, s nejdelší zdrojnicí (Radbuza-Úhlava) 252 km. Povodí má rozlohu 8 855,47 km², z čehož se 35,96 km² (29,23 km² Mže a 6,73 km² Úhlava) nachází na území Bavorska. Prameny zdrojnic se nacházejí v pohořích Český les a Šumava. Ústí do Vltavy na území Prahy u Lahovic (Šmíd, 2010).



Obr. 8: Berounka v roce 2019 při vysokém stupni zákalu (foto: David Štrunc; <https://irybarstvi.cz/>)

3.2 Způsob odlovu

Oukleje byly uloveny klasickým způsobem, tedy rybářským prutem s nástrahou. Po ulovení byly ryby opatrně vloženy do barelu se vzduchováním a převezeny do experimentální laboratoře specializované na chov ryb na Ústavu pro životní prostředí. Ihned po převozu byly ryby umístěny do dvou předem připravených akvárií o objemu 430 l (Obr. 6), kde pro ně byla nachystána čistá odstátá voda. Laboratoř je umístěna v suterénu, kde je chladnější prostředí, které chovu ryb z přírodního prostředí vyhovuje, protože nižší teploty vody udržují v nádržích příznivé teploty vody s dostatkem kyslíku. Zde byly ryby ponechány 4 týdny pro aklimatizaci. Ryby byly během aklimatizace krmeny denně mraženými komářími larvami *ad libitum*. V akváriích bylo 1x týdně prováděno čištění a kompletní výměna vody. V průběhu aklimatizace jsem do připraveného protokolu zaznamenávala teplotu, pH a vodivost vody. Akvária byla vybavena vnějšími filtry (Fluval) se vzduchováním. Teplota vody byla v rozmezí 11,5 - 18 °C. Teplota byla náhodná, nebyla úmyslně nastavována. Teploměry byly umístěny uvnitř, tedy na vnitřních stranách akvárií, osvětlení bylo pomocí přirozeného denního světla.

3.3 Počet jedinců

Ve své studii jsem využila celkem 40 jedinců. Ryby byly dále rozděleny po pěti jedincích do osmi skupin, pro nastavení experimentu byla využita metoda latinských čtverců s proměnlivými kombinacemi sledovaných hejn tak, aby byla zaručena nezávislost měření a zaručena minimalizace počtu pokusných zvířat. Průměrná velikost jedinců byla 13,7 cm SL (SL, standard length) V průběhu pokusu byli jedinci umístěni do experimentálních akvárií (Obr. 5), kde bylo pomocí kamer sledováno jejich chování.

3.4 Popis experimentálního designu

Experimenty byly prováděny ve skleněném obdélníkovém akváriu o rozměru 140 x 60 cm a o objemu 320 l. Přesně na středu akvária byla položena skleněný plát, na který byla pomocí klipsu uchycena kamera (GoPro Hero 10, od firmy GoPro (Obr. 9)). Experimentální akvárium bylo

umístěno odloučeně od akvárií, kde ryby byly ponechány na aklimatizaci před experimentem, aby ryby při pokusu nemohly být rušeny přes skla akvárií ostatními jedinci. Pro účely pokusu byla snížena hladina vody na 11 cm, jelikož při vyšších hladinách by nebylo možné rozeznat od sebe jedince. Experimentální akvárium bylo předem, než se napustilo vodou, rozděleno pomocí černé, nesmazatelné fixy na pravidelnou čtvercovou síť o velikosti 10 x 10 cm. Mřížka byla načrtnuta po celém dně akvária a po stranách se načrtly už jen vertikální přímký po 10 cm, které navazovaly na spodní čtvercovou síť. Pro účely pokusu byly ryby náhodně rozděleny do osmi skupin po pěti jedincích.



Obr. 9: kamera (GoPro Hero 10, od firmy GoPro; <https://gopro.com>)

Každá skupina ryb A, B, C, D, byla v určité turbiditě sledována dvakrát, v podobě podskupiny a1, a2, b1, b2, c1, c2, d1, d2 ve stejné hladině zákalu, ale v nově připraveném experimentálním akváriu nezávisle na přechozích skupinách. Takto se celkem vystřídalo osm skupin ve třech stupních turbidity, tak aby byla zajištěna náhodnost měření. Údaje o teplotě vody a stupni turbidity byly zapsány do protokolu.

Pro každý pokus byla připravena turbidita v požadované hodnotě 0, 30, 60 NTU (Obr. 10). Navržené stupně turbidity vycházely z údajů o kvalitě vody odvozených z dlouhodobého sledování koncentrací živin Českým hydrometeorologickým ústavem ČHMÚ (<http://www.chmi.cz>), který na odběrných místech provádí měsíční monitoring. Vycházela jsem primárně z dat sbíraných na profilech řek Berounka, Sázava, Vltava a Labe. Vycházely jsme také z přirozeně vyskytujících se turbidit v našich řekách, zjištěných během předchozích studií ryb v českých řekách (např. Kulíšková et al., 2009, Horká et al., 2011).

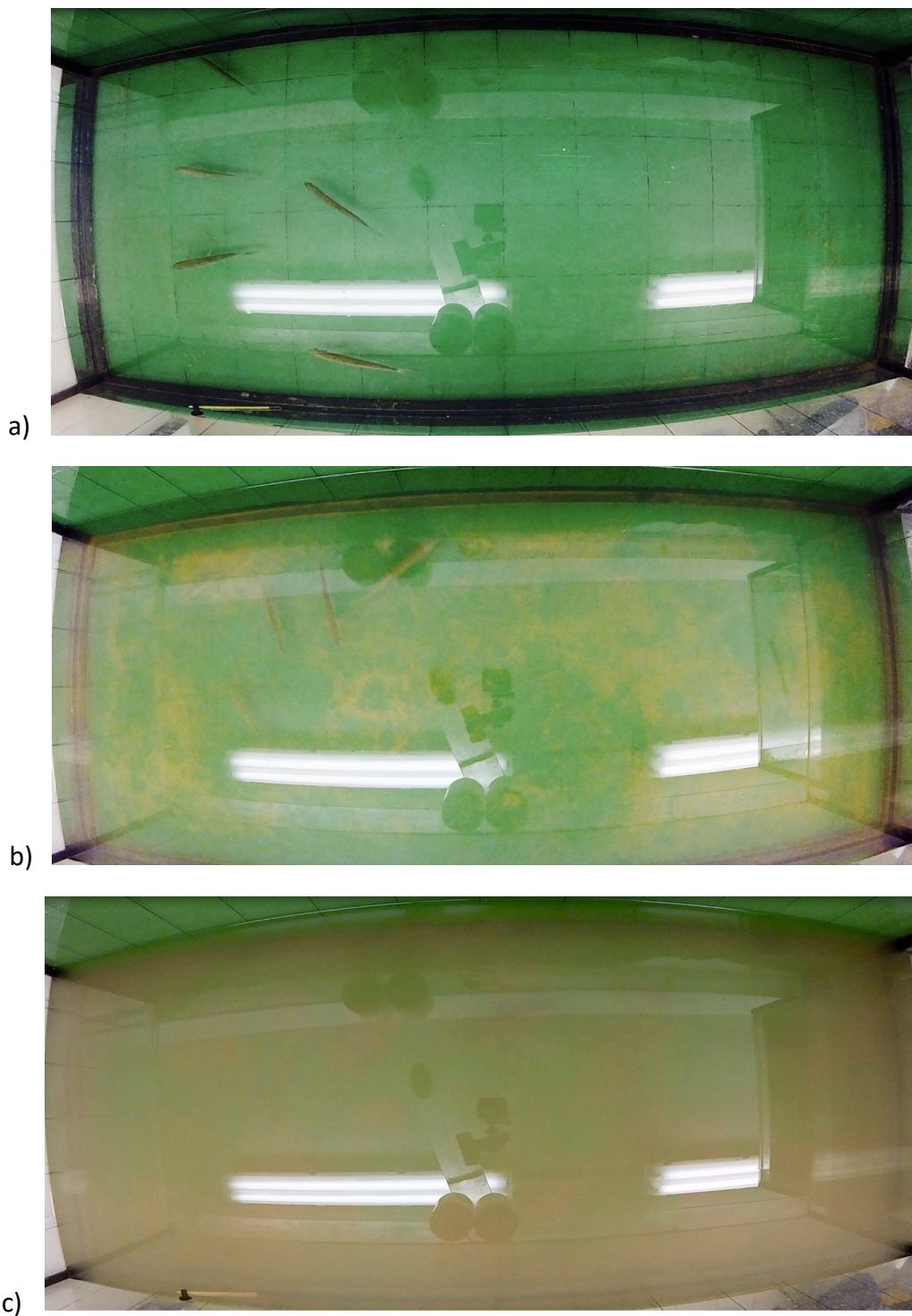
Tab. 2: Naměřená data turbidimetrem v akváriích v určitých stupních zákalu pro jednotlivé podskupiny ryb (kontrola intenzity naměřeného zákalu v různých místech akvária pro každou podskupinu)

Zákal/skupina	A1	A2	B1	B2	C1	C2	D1	D2
0 NTU	1,39	0,7	3,38	0,41	1,12	0,45	0,53	1,19
	2,05	1,11	3,00	0,46	1,27	0,54	0,8	2,1
	2,43	0,53	3,27	0,7	1,14	0,48	0,65	1,43
průměr	1,96	0,78	3,21	0,52	1,17	0,49	0,66	1,57
30 NTU	28,32	30,3	30,84	27,24	28,60	28,53	25,93	27,81
	29,51	26,24	29,45	30,23	30,69	29,89	30,54	29,15
	30,93	27,54	31,20	31,14	31,02	31,90	27,15	27,90
průměr	29,59	28,03	30,50	29,54	30,10	30,11	27,87	28,29
60 NTU	58,35	65,05	62,37	59,11	62,43	65,40	52,52	58,84
	59,33	59,13	61,92	59,44	64,69	58,81	56,80	61,69
	55,65	56,75	58,80	59,65	53,68	61,01	58,40	63,02
průměr	57,78	60,31	61,03	59,40	60,27	61,74	55,91	61,18

Zákal jsme měřily turbidimetrem Turb 355 T (Obr. 3; www.wtw.com). Pro přípravu zakalené vody jsme použily předem připravený jííl, který jsme v akváriu nechaly postupně rozpustit. Následně jsme vodu s rozpuštěným jíílem promíchaly tak, aby v celém akváriu vznikla požadovaná hodnota zákalu, kterou jsme kontrolovaly třemi měřeními v různých místech akvária (Tab. 2). Po namíchání určitého stupně zákalu jsme do experimentálního akvária ihned vpustily sledované jedince. Ryby zde byly ponechány 15 min. pro aklimatizaci, poté jsme kamerou, s rozlišením hlavního objektivu 23 MPx, uchycenou nad středem experimentálního akvária pořídily 16minutový záznam, ze kterého byla následně vystřižena střední část dlouhá 8 minut. Tento design byl zvolen za účelem aklimatizace ryb v experimentálním akváriu po umístění kamery a zamezení vyrušení při sledování chování. Po pořízení záznamu byly ryby vráceny zpět do svého původního chovného akvária, kde se mohly opět aklimatizovat po experimentu. Po uplynutí pokusu jsem akvárium celé vypustila, vymyla čistou vodou a naplnila opět čerstvou vodou. Pokud jsme požadovaly 30 nebo 60 turbiditu, musela se čerstvá voda dále upravovat smícháním s jíílem podle předem připraveného plánu nebo se nechala voda čistá, pokud jsme potřebovaly nulovou turbiditu. V průběhu pokusu byly dodrženy všechny institucionální a národní směrnice pro zacházení s pokusnými zvířaty (Zákon č. 246/1992). Projekt pokusu byl schválen etickoú komisí Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.

Po ukončení experimentu, kdy již nebylo dále nutné ryby chovat ve školní laboratoři, byly

opět opatrně vyjmuty ze svých akvárií a vloženy do barelu se vzduchováním, který byl použit na převoz ryb při odlovu. Poté byly opět převezeny zpět na místo, kde byly původně vyloveny a byly vypuštěny do řeky.



Obr. 10: Experimentální akvárium při různých stupních turbidity – a) 0 NTU, b) 30 NTU, c) 60

NTU (foto: M. Vlachová)

Zpracování videozáznamu

Kamerové snímky každé podskupiny, která měla právě ukončen experiment v dané turbiditě, byly uloženy v počítači do přidělené složky, která patřila pouze této podskupině. Z každého videa byla vystřižena počáteční a konečná část v délce čtyř minut. Takto sestříhaný videozáznam byl použit pro vyhodnocení chování ryb. Hodnocené videozáznamy měly délku 8 min. Z těchto videozáznamů byly vytvořeny snímky (*screenshots*), které po sobě následovaly po jdoucích deseti vteřinách. Snímky byly vyhodnoceny pomocí programu ImageJ 1.52f (<https://imagej.nih.gov/ij/>; (Abramoff et al., 2004)). Pomocí spojovací přímkou byly pro každou sledovanou skupinu změřeny vzájemné vzdálenosti jednotlivých ryb v experimentálním akváriu (vždy 10 hodnot pro každé měření po 10 vteřinách). Vzdálenosti mezi jednotlivci byly měřeny jako přímka od ústního otvoru jedinců. Jelikož kamera umístěná ve středu nad akváriem zkreslovala snímáný obraz, byly vzdálenosti mezi jedinci v použitém programu zkalibrována pomocí čtvercové sítě na dně akvária a po provedené kalibraci teprve měřena spojovací přímkou. Vzdálenosti mezi rybami, které jsem změřila, byly zapisovány do předem připravených tabulek podle turbidity, v programu Microsoft Excel.

3.5 Analýza dat

Údaje o měření byly zapsány do tabulek v programu Microsoft Excel. Data byla pro účely statistické analýzy rozdělena podle jednotlivých typů nadskupin (označení Index, např. A, B) a skupin (Skupina, např. A1, A2) měření, ke kterým byla naměřena vzdálenost jednotlivých ryb, hodnota turbidity a teplota. Ke každé podskupině bylo přiřazeno 10 naměřených vzdáleností pro každý časový krok (10 sec). Tyto údaje byly základním vstupem do statistické analýzy. Ve své práci jsem vyhodnotila celkem 11 600 naměřených hodnot při 3 stupních zákalu. Charakteristiky základního souboru měřených dat jsou uvedeny v (Tab. 3).

Pro vyhodnocení dat jsem jak pro testování rozdílů mezi jednotlivými stupni zákalu použila lineární model, kde byla hodnocena závislost vzdálenosti mezi jedinci na hodnotě turbidity. Vzdálenost mezi jedinci a turbidita byly pevné efekty (*fixed effects*). Skupiny, podskupiny a teplota byly v analýze zahrnuty jako náhodné efekty (*random effects*). Rozdíly mezi stupni zákalu jsem

následně otestovala pomocí analýzu rozptylu (Anova). Předpoklady pro využití lineárního modelu pro výpočet dat jsem ověřovala otestováním splnění normality dat pomocí shapiro testu, zobrazení histogramu residuálů a Q-Q plotu. Vzhledem k tomu, že data nesplňovala předpoklad normálního rozdělení, použili jsme model založený na logaritmech, tj. pro výpočet modelu jsem použila logaritmus vzdálenosti.

Pro výpočet jsem použila následující model:

Logaritmus vzdálenosti \sim (Turbidita) + (1|Skupina/ID) + (1|Index) + (1|Teplota),

kde:

Log vzdálenosti ... logaritmus vzdálenosti mezi jedinci v jednotlivých časových krocích

Turbidita ... naměřená hodnota zákalu

Skupina... jednotlivé skupiny měření (A1, A2 apod.)

ID... označení jednotlivých vzdáleností měření mezi rybami

Index... zařazení do nadskupiny (A–D)

Dále jsem v rámci práce otestovala, jestli se skupiny mezi sebou lišili v rámci jednotlivých stupňů zákalu. Podobně jako u testování rozdílů mezi zákalu jsem využila pro otestování jednoduchý lineární model. Vzhledem k tomu, že data neměla normální rozdělení, použila jsem model založený na logaritmické transformaci dat, konkrétně logaritmické transformaci hodnot vzdálenosti. Pro výpočet rozdílů mezi jednotlivými skupinami u jednotlivých stupňů zákalu (stupně 0 NTU, 30 NTU, 60 NTU) jsem použila následující model. Pro hodnocení rozdílů mezi skupinami jsem následně použila analýzu rozptylu s opakováním (Anova). Předpoklady pro využití lineárního modelu pro výpočet dat jsem ověřovala otestováním splnění normality dat pomocí shapiro testu, zobrazení histogramu residuálů a Q-Q grafu.

Lineární model zahrnoval i vliv zařazení do skupiny jako pevný efekt a teploty naměřené při experimentu v experimentálním akváriu a zařazení do skupiny jako náhodné efekty:

Logaritmus vzdálenosti \sim (Skupina) + (1|Index) + (1|Teplota),

kde:

Logaritmus vzdálenosti ... logaritmus vzdálenosti mezi jedinci v jednotlivých časových krocích

Skupina... jednotlivé skupiny měření (A1, A2 apod.)

Index...zařazení do nadskupiny (A – D)

4. Výsledky

Získané výsledky byly vyhodnoceny pomocí programu R R 4.0.5 (R Core Team, 2021). Pro statistické vyhodnocení byl využit jednoduchý lineární model. Jelikož původní model nesplnil předpoklady normality, použila jsem model s transformací dat, konkrétně s logaritmem vzdálenosti.

Ve své práci jsem vyhodnotila celkem 11 600 naměřených hodnot při 3 stupních zákalu. Charakteristiky základního souboru měřených dat jsou uvedeny v (Tab. 3).

Tab. 3: Základní charakteristiky datového souboru

Turbidita (NTU) / Vzdálenost (cm)	Minimum (cm)	Dolní kvartil (cm)	Medián (cm)	Průměr (cm)	Horní kvartil (cm)	Maximum (cm)
0 NTU	1.194	12.802	18.887	20.726	26.281	101.431
30 NTU	0.597	11.764	17.049	19.367	24.299	108.815
60 NTU	0.192	9.389	14.396	17.008	21.497	105.922

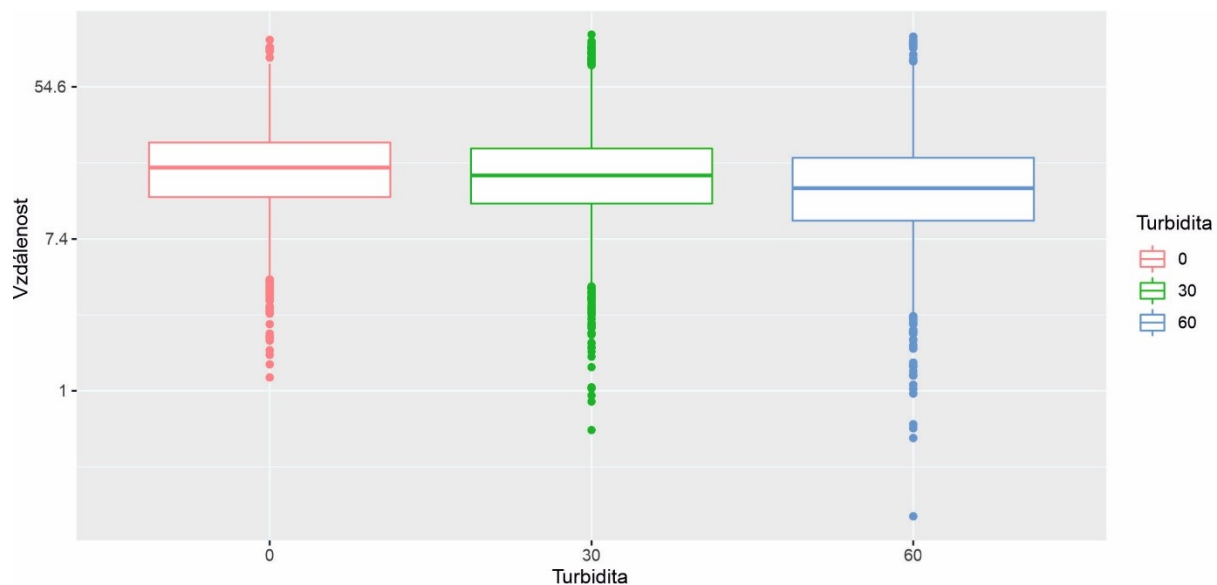
Při zákalu 0 NTU se průměrná vzdálenost jedinců od sebe pohybovala okolo 26,3 cm.

Při zákalu 30 NTU se průměrná vzdálenost mezi jedinci snížila oproti 0 NTU o 2 cm.

Při zákalu 60 NTU se průměrná vzdálenost mezi jedinci snížila oproti 0 NTU o 4,8 cm.

Tab. 4: Výsledky lineárního modelu, který hodnotil rozdíly ve vzdálenosti ryb ve skupině při různých stupních zákalu.

Pevné efekty: Turbidita (NTU) / Vzdálenost (cm)	Odhad	Stř. chyba	t-hodnota	Odmocnina odhadu	p-hodnota
(Intercept)	2.896	0.046	61,895	18.101	
Turbidita 30	-0.106	0.023	-4.627	0.899	<0.001
Turbidita 60	-0.269	0.026	-10.229	0.764	<0.001



Obr. 11: Rozdíly mezi vzdálenostmi ryb (cm) a stupni zákalu – 0 NTU, 30 NTU a 60 NTU (NTU – *nephelometric turbidity units*).

Ve své práci jsem se zaměřila na vyhodnocení hejnového chování ouklejí v odpovědi na abiotické podmínky prostředí, tedy jak se mění vzdálenost ryb od sebe při různých stupních zákalu (0 NTU, 30 NTU, 60 NTU). Testovala jsem následující hypotézy:

H₁: V reakci na zvýšený zákal dojde ke snížení vzdálenosti mezi jedinci.

H₂: Rozdílné hladiny zákalu budou mít odlišné behaviorální odezvy – rozdíl mezi nízkou (0 NTU) a střední (30 NTU) turbiditou, se bude lišit od vysoké hladiny zákalu (60 NTU).

Výsledek modelu ukázal, že vzdálenosti jedinců byly při různých stupních zákalu odlišné (Obr. 11, Tab. 4). Na základě měření jsem zjistila, že hejno ouklejí má při zvyšujících se stupních zákalu kompaktnější strukturu, která se projevuje snížením vzdálenosti mezi jedinci ve skupině. Při zvyšujících se hladinách zákalu se kompaktnost projevovala výrazněji. Tuto změnu jsme zaznamenali již při rozdílu hodnoty zákalu mezi 0 NTU a 30 NTU, a signifikantně vyšší byla i mezi hladinami zákalu 30 NTU a 60 NTU.

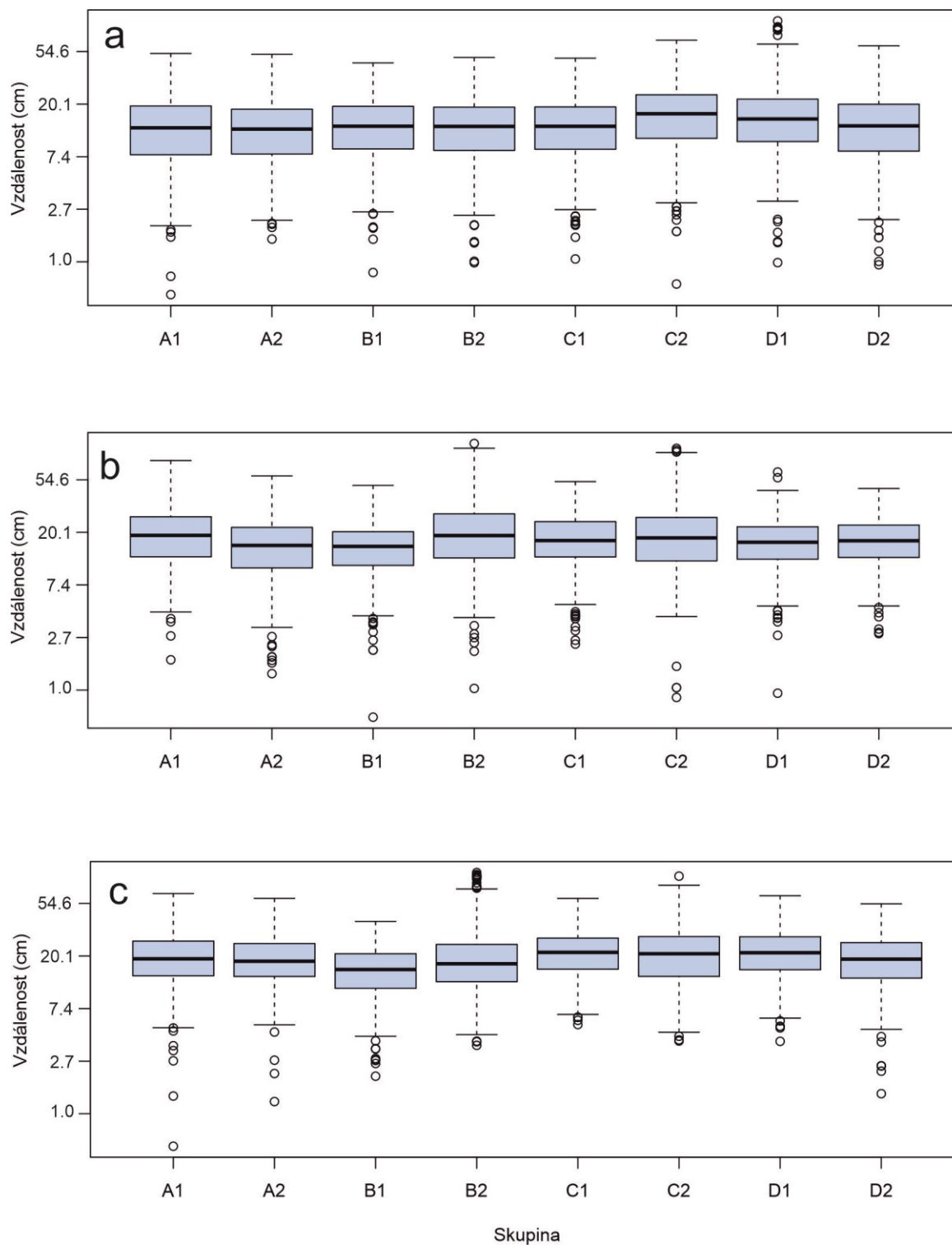
První hypotéza (H_1), že v reakci na zvýšený zákal dojde ke snížení vzdálenosti mezi jedinci se potvrdila. Oukleje na zvýšený zákal reagují snížením vzájemné vzdálenosti mezi jedinci uvnitř hejna, pravděpodobně v důsledku snížené viditelnosti při zvýšených hladinách zákalu.

Druhá testovaná hypotéza (H_2) předpokládala, že při střední hladině zákalu nebude vizuální vnímání natolik narušeno, aby vyvolalo změny ve struktuře hejna, naopak vysoký zákal bude mít na chování oukleje prokazatelný vliv, jelikož bude vizuální vnímání zákalem silně narušeno. Předpokládala jsem, že střední hladina zákalu (30 NTU) nevyvolá v porovnání se základní hladinou (0 NTU) reakci jedinců, a že zvýšenou soudržnost hejna vyvolá až nejvyšší stupeň zákalu (60 NTU). Tuto hypotézu jsem zamítla – jedinci na zvýšenou turbiditu reagovali snížením vzájemné vzdálenosti již při stupni zákalu 30 NTU, jejich vzdálenost se snižovala spolu se zvyšujícím se stupněm testovaného zákalu, kdy při vyšších stupních byla soudržnost hejna vyšší.

Vzhledem k tomu, že se reakce hejna na zvýšený zákal projevila již při hladině zákalu 30 NTU, zajímalo mě, jestli se v reakci na zákal mezi sebou liší také jednotlivé testované skupiny ryb. Dodatečně jsem proto v rámci hodnocení výsledků také ověřila, jestli se vzdálenosti při různých stupních zákalu liší odezva mezi jednotlivými skupinami (Obr. 12). Pro hodnocení jsem využila jednoduchý lineární model. Pro výpočet rozdílů mezi skupinami u jednotlivých stupňů zákalu (stupně 0 NTU, 30 NTU, 60 NTU) jsem použila následující model, který v sobě zahrnoval i vliv zařazení do skupiny a teploty naměřené při experimentu:

$$\text{Logaritmus vzdálenosti} \sim \text{Skupina} + (1|\text{Index}) + (1|\text{Teplota}),$$

Při turbiditě 0 NTU, nebyly rozdíly mezi skupinami statisticky průkazné ($F_{1,7} = 0.302$, $p > 0.05$), podobně, ani u skupiny s turbiditou 60 NTU nebyly nalezeny průkazné rozdíly mezi skupinami: ($F_{1,7} = 1.164$, $p > 0.05$). V rámci testování skupin ve stupni 30 NTU byl prokázán rozdíl ve vzdálenosti mezi skupinami: ($F_{1,7} = 4.15$, $p < 0.001$).



Obr. 12 Porovnání rozdílu mezi skupinami v rámci jednotlivých stupňů zákalu (a – 0 NTU, b – 30 NTU, c – 60 NTU).

5. Diskuse

Ve své diplomové práci jsem testovala hypotézy, které se zakládaly na předpokladu, že za podmínek zvýšené turbidity ztrácí jedinci vizuální kontakt, a proto má hejno kompaktnější strukturu v podmínkách s vyšším zákalem. Za tímto účelem bylo sledováno 40 jedinců oukleje obecné u nichž byla měřena vzdálenost jedinců při zákalu 0 NTU, 30 NTU a 60 NTU v experimentálních podmínkách. Očekávala jsem, že při nízké turbiditě (0 NTU) se budou jedinci od sebe držet na větší vzdálenosti než u středních a nejvyšší hladiny zákalu (30 a 60 NTU), jelikož ryby svým zrakem při 0 NTU dobře vidí své hejno a okolí. Při zvýšeném stupni zákalu jsme předpokládaly potenciální citlivost ryb na zvyšování turbidity ve vodě v důsledku snížené viditelnosti v zakalené vodě.

Na základě měření jsem zjistila, že hejno ouklejí má při zvyšujících se stupních zákalu kompaktnější strukturu, přičemž při zvyšujících se hladinách turbidity se kompaktnost projevovала výrazněji. Kompaktnější struktura hejna se projevila snížením vzdálenosti mezi jedinci. Tuto změnu jsme zaznamenali již při rozdílu turbidity mezi 0 NTU a 30 NTU, a významně vyšší byla i mezi turbiditami 30 NTU a 60 NTU. Z toho vyplývá, že již i relativně nižší odchylka mezi turbiditami 0 NTU a 30 NTU způsobuje výraznou změnu v chování ouklejí a naznačuje, že zákal prostředí má na tyto hejnové ryby velmi výrazný vliv s potenciálem ovlivňovat jejich chování. V případě turbidity 60 NTU byl tento jev ještě výraznější, což potvrzuje domněnku, že vyšší hladiny zákalu mají na ryby výraznější vliv, tedy, že na chování ryb má vliv nejen samotné zvýšení zákalu, ale že se odlišnosti v chování ryb stupňují při vyšších hladinách zákalu. Takováto reakce na zvýšenou hladinu zákalu může mít na pelagické, ve skupinách (hejnech) žijící ryby mnoho vedlejších důsledků, jelikož struktura hejna je pro hejnové ryby klíčová jak z hlediska celkového fitness, tak i růstu a samotného přežívání.

Abrahams and Kattenfeld (1997) popisují, že zákal zásadně ovlivňuje chování živočichů ve vodním prostředí. V jeho důsledku může docházet k rozsáhlým změnám ve struktuře společenstev živočichů ve stojatých i tekoucích vodách. Podle Daviese-Colley and Smith (2001) a Kempa et al. (2011) zvýšené množství sedimentů způsobuje zákal vody a zásadně snižuje viditelnost vlivem snížení množství světla prostupujícího vodním sloupcem. Důsledkem je významné ovlivnění chování ryb. Toto tvrzení jsem otestovala ve své práci na oukleji obecné. Mé výsledky potvrdili,

že zákal může prokazatelně ovlivňovat chování jedinců, konkrétně shlukování jedinců uvnitř hejna. Tato změna chování se u ouklejí projevila snížením vzdálenosti jedinců uvnitř hejna, a to se zvyšující se odezvou na zvýšené hladiny zákalu, tj. odezva má stupňující se charakter.

Takováto změny v chování ryb mohou být způsobeny proximálními faktory, tj. faktory které primárně určují takovéto chování. Tím může být zejména zhoršení ostrosti vidění u ryb, kdy zhoršená ostrost vidění snižuje reakci ryb na své okolí (Nieman et al., 2019). Například, u jelečka aterinovitého (*Notropis atherinoides*) se díky rostoucímu zákalu zhoršuje ostrost vidění, která je důležitou reakcí ryb na predátora, vyhledání kořisti i vztahy mezi jedinci. Při takových podmínkách ryby zmenšují svou vzdálenost tak, aby lépe viděly jedince v hejnu. Je otázkou, jestli se na snížení vzdálenosti jedinců u ouklejí podílejí i další smysly, jako je sensorické vnímání pomocí postranní čáry. Ultimátně může být příčinou takového chování při vysokém zákalu narušená schopnost komunikace mezi jedinci a ochrana před predátory.

Díky nasimulovaným podmínkám, kde jsem manipulovala s různými stupni turbidity se mi v mé práci podařilo potvrdit, že biologický účinek závisí zejména na míře zákalu, jak zmiňuje ve svém experimentu Newcombe and Jensen (1996). Ve své práci dále uvádějí a navíc se tím potvrdily tvrzení Daviese-Colley and Smitha (2001) a Kempa et al., (2011), že optické podmínky prostředí ovlivňují základní chování ryb, včetně hledání potravy, rozmnožování a vztahy mezi predátorem a kořistí, a proto může mít zákal zásadní dopad na populační dynamiku vizuálně se orientujících druhů ryb. Vzhledem k prokazatelnému vlivu zákalu na oukleje již při nižší hladině zákalu je pravděpodobné, že zhoršené optické podmínky mohou mít v tomto smyslu na ryby zásadní vliv. Odlišné výsledky poskytuje studie Gray et al. (2014), kteří zjistili, že chování a citlivost ryb na určitý stupeň turbidity ve vodním prostředí, záleží na druhově specifické reakci a tolerantnosti k zákalu vody. Bylo poukázáno, že některým druhům ryb například jelečkovi montgomerskému (*Notropis bifrenatus*) a jelečkovi tuponosému (*Notropis anogenus*) stačí již nízké zakalení vody <10 NTU, aby se ocitly v ohrožení a díky tomu měnily své hejnové chování a kritickou rychlost plavání. Naopak u některých druhů ryb jako je např. leskovec *Notropis heterolepis*, leskovec černý (*Notropis heterodon*) a leskovec *Notropis volucellus* zákal o intenzitě <10 NTU neovlivňoval jejich chování a ani kritickou rychlost plavání. Naznačuje to tedy, že určité druhy ryb, jsou tolerantnější k určitým stupňům zákalu.

Jedním ze zásadních faktorů, které utvářejí sociální strukturu hejna a chování ryb a jejich hejn je ohrožení ze strany predátorů. Obrana proti predátorům je považována za jednu z

nejvýraznějších výhod shlukování ryb do hejn (Krause & Ruxton, 2002). Ryby, které jsou kořistí obvykle reagují na přítomnost dravců tím, že prodlužují čas strávený v hejnech a kontrolují aktivitu dravce (Botham et al., 2008; Magurran 2005). Vyšší hrozba ze strany predátorů vede k synchronizovanějšímu pohybu skupin, přičemž rychlost a distribuce nejbližších sousedů se stávají kompaktnějšími (Bode et al., 2010). Oukleje se v našem případě začaly shlukovat i bez přítomnosti predátora, pouze v reakci na zákal vody. Takové chování může znamenat, že zákal značně ovlivňuje chování ryb zejména vlivem snížené viditelnosti, a že při odpovědi v chování oukleje sehrávají roli již přímo proximální faktory.

V prostředí, kde jsou zrakové vjemy primárním zdrojem informací mohou zvýšené hodnoty zákalu vést k podstatným změnám v chování ryb až k celkové změně ve složení společenstev (Kulíšková et al., 2009; Kemp et al., 2011). U sledovaných jedinců se změny v chování projevily již při středním stupni zákalu (30 NTU), kdy byly oukleje u sebe více shluknuté. Tato skutečnost může u ryb narušit jejich dosavadní způsob života. Ryby ztrácejí rozpoznávací schopnost pomocí zraku, která jim pomáhá nalézt potravu, ale i rozpoznání a rychlou reakci na predátory. Díky snížené viditelnosti, může docházet i ke změně preference výběru vhodného partnera, kde ryby většinou upřednostňují výběr pomocí svého vidění. Semknuté hejno může na sebe i více upozornit predátory, kteří mohou hejno ryb lépe vyzorovat. Navíc se při zvyšujícím zákalu snižuje i reakční vzdálenost predátora od své kořisti, pokud se řídí pouze vizuálním podnětem. To může významně zvýhodňovat predátora před kořistí (Ranaker et al. 2012). V případě oukleje může dojít k ovlivnění výsledku mezi predátorem a ouklejí jako kořistí. Zhoršením optických podmínek se mění i výběr kořisti u určitých predátorů, kteří se díky snížené viditelnosti mohou dostat i ke kořisti, kterou by za normálních viditelných podmínek neměli ani šanci ulovit, protože by kořist měla možnost odplout na bezpečnou vzdálenost od predátora (Ranaker et al. 2014). To může platit zejména u ryb, které jsou schopné ouklej při zvýšených hladinách zákalu vidět, tj. v situaci, kdy ouklej vlivem zhoršeného vidění predátora nevidí, nebo až na krátkou vzdálenost, zatímco predátor je schopný oukleje spatřit dříve než ony jeho, protože má přizpůsobení k vidění za takto znevýhodněných podmínek. Příkladem predátorů oukleje může být např. sumec velký (*Silurus glanis*), štika obecná (*Esox lucius*), candát obecný (*Stizostedion lucioperca*) a zejména bolen dravý (*Leuciscus aspius*), u kterého se stává ouklej vyloženě preferovanou stravou. Záleží tedy nejen na přizpůsobení vizuálního vnímání oukleje, ale i jejích predátorů (Krpó-Cetkovic et al., 2010; Peltonen et al., 1996; Antognazza et al., 2022).

Caves et al. (2017) zjistili, že při poklesu množství světla rozptýleného ve vodním sloupci, nebo zvýšení zákalu, se snižuje ostrost vidění u ryb a vodních organismů. Především záleží na velikosti oka, které je silným prediktorem pro ostré vidění. Ryby, které jsou přizpůsobené životu v temných a zakalených vodách, mají převážně sníženou ostrost vidění a dominují malými velikosti těl a očí, než ryby z prosvětlených čistých vod (Caves et al., 2017). Oukleje disponují malým vzrůstem, ale velikostí očí k poměru velikosti těla je relativně vysoká, což může usnadňovat adaptaci na zákal prostředí. Zároveň to ale také znamená, že vizuální vjemy jsou pro ouklej zásadní, a proto také může mít zákal na oukleje výrazný vliv, což by odpovídalo zjištěním uváděným v mé práci.

Martin (2017) vypožoroval, že se při snížené viditelnosti začínou ryby se spoléhat i na další senzorické smysly jako je např. čich, který je významnou pomůckou. Ouklej je vizuálně se orientujícím druhem ryby, který jim umožní dobře se zorientovat ve svém okolí a vnímat své hejno, a navíc vycítit přítomnost, či nepřítomnost predátora. Tato vlastnost je v zakalené vodě narušena, a proto ouklej mění své vzorce chování, které se projevily snížením vzdálenosti mezi jedinci. Takové chování může být důsledkem vnímání zákalu i jinými smysly, než je zrak, jako je například postranní čára. Tyto vlastnosti jsem ve své práci netestovala, je ale možné, že by měli na výsledné chování také vliv. Podle Jacobsena et al. (2014) existují druhy ryb, které jsou v podmínkách zvýšeného zákalu zvýhodněny, jelikož mají velmi dobře vyvinuté zrakové orgány, které se přizpůsobí vyššímu zákalu, jako je například okoun říční *Perca fluviatilis*, nebo candát obecný *Stizostedion lucioperca*. Odpověď na zvýšený zákal se u chování ouklejí projevila již při zákalu 30 NTU, což naznačuje, že vizuální vnímání tohoto druhu ryb není uzpůsoben na určitou hranici zákalu vody. Reakce již při střední hladině zákalu může naznačovat vysokou citlivost ryb vůči tomuto typu změny prostředí. Nieman et al. (2019) ve svém experimentu zjistili, že zákal způsobený řasami měl na ryby závažnější dopad než zákal sedimentární. Ve své práci jsem zkoumala pouze zákal sedimentární a už při něm jsem zaznamenala změny v chování. Proto by v budoucí práci připadalo v úvahu prozkoumat u ouklejí i zákal zapříčiněný řasami a sinicemi, které mohou být v současné době v některých řekách, ale zejména vodních nádržích, hlavním zdrojem zákalu.

Biologické invaze způsobují hybridizaci mezi invazními a endemickými druhy vodních živočichů, a to i v důsledku zákalu. Ve Španělsku je ouklej invazní rybou, která ohrožuje

endemické druhy této oblasti křížením (hybridizací) s ostatními druhy a tím ovlivňuje místní vodní ekosystémy. Tito hybridy mají obvykle odlišnou velikost, než původní druhy (Almodóvar et al., 2012). Podobné změny by mohly probíhat i v našich podmínkách, a to zejména v případě, kdy oukleje migrují do horních částí toku řek, kde se nacházejí jiná společenstva, která nemusí být připravená na přítomnost ouklejí, tj. zejména v biotopech kam nezasahovalo původní rozšíření oukleje. Například v horních partiích řeky Cabriel na Pyrenejském poloostrově oukleje ohrožují hlavně endemické druhy (Munoz-Mas et al., 2016). Je velice pravděpodobné, že po přemístění ouklejí do jiných stanovišť, se může zvýšit potravní konkurence mezi ouklejí a původními druhy, což může mít dopad na celé společenstvo ryb. Oukleje migrují i do oblastí Francie, kde byl zaznamenán silný růst této populace v jižních francouzských Alpách (Chappaz et al., 1998). Migraci ouklejí zaznamenali již i v italské řece Arno. Otázkou je, pokud se do této řeky dostane více invazních druhů, jaké si mezi sebou tyto druhy vytvoří trofické interakce. U těchto dvou druhů bylo zaznamenáno překrývání trofických nik, které může způsobit fatální dopad na místní společenstva (Balzani et al., 2020). Tento problém může nastat i v našich vodách, kde se oukleje budou pravděpodobně také přemísťovat za méně zakalenou a kyslíkem bohatší vodou, což může být umocněno změnou klimatických podmínek v důsledku změny klimatu. Takovéto změny podmínek jsou vysoce pravděpodobné například v blízkosti přehradních nádrží, kde může mít ouklej značný vliv na trofické interakce ve společenstvech.

V ruské řece Ob, se oukleje začínají přemísťovat do horních částí toku, kde se nevyskytuje takový zákal (Reshetnikov *et al.*, 2017). To může naznačovat to, že oukleje potřebují jak čistější, tak i více okysličenou vodu, než je tomu u dolních částí řek, které bývají převážně více eutrofizované a znečištěné, tedy i více zakalené.

U oukleje bylo vypořádováno, že tento druh ryby má rozsáhlou trofickou plasticitu, to této rybě může velice usnadnit její migraci do ostatních vodních toků a následné ohrožení ostatních endemických druhů (Almeida et al., 2017), proto by bylo vhodné zavést konkrétní opatření, které by umožňovala snižování zatížení říčních toků sedimenty a živinami. To by vytvořilo přirozeně vhodné prostředí pro troficky podobné druhy (zejména kaprovitých ryb) jako je ouklej (např. jelec proudník *Leuciscus leuciscus*, jelec tloušť *Squalius cephalus*, plotice obecná *Rutilus rutilus*) i v nižších úsecích toku a mohlo by přispět k omezení migrace do jiných (horních) částí říčních toků a tím i snížení potravní konkurence s původními druhy jako je např. lipan podhorní *Thymallus thymallus* nebo pstruh obecný potoční *Salmo trutta m. fario*. Křížením původních populací

s introdukovanými druhy může docházet i k jejich hybridizaci. Tento jev lze již vyzorovat v Portugalsku, kde se ouklej reprodukuje s místním druhem *Squalius alburnoides*, *Squalius pyrenaicus* a *Squalius carolitertii* (Curto et al., 2022).

Změny prostředí vlivem lidské činnosti vyžadují určitý stupeň adaptace na podmínky prostředí. Nejběžnějším mechanismem, jehož prostřednictvím organismy dosahují adaptace je rychlá reakce vysoce plastických vlastností, jako je chování (Sih et al., 2011). Kromě fenotypové plasticity může docházet i k plasticitě vývojové, a to tehdy když genotyp vykazuje různé fenotypy podle podmínek, které se vyskytly v průběhu vývoje jedince. Tato vývojová plasticita se vyskytuje v delším časovém horizontu než plasticita behaviorální (Dukas, 1998; Stamps and Groothuis, 2010). Pokud dochází ke změnám vodního prostředí vlivem lidské činnosti, které do značné míry mění prostředí ryb a dalších vodních živočichů, a to nejen vysokým zakalením, ale i vlivem toxických látek, nepomůže ouklejím ani jejich vysoké přizpůsobení v chování jedinců. V této situaci naopak může docházet i k poškození jejich DNA (Marić et al., 2020). Tento problém se také týká i našich řek a vodních toků, které se vyskytují pod čističkami odpadních vod, nebo pokud se do řek vypouštějí odpadní vody z různých průmyslových oblastí, nebo výroben.

Synchronizace jedinců uvnitř hejna umožňuje rybám efektivněji čelit predátorům a také zvyšuje šanci na nalezení potravy. Tyto výhody pak mají vliv na rozhodnutí jedinců, jestli vstoupí do hejna nebo převáží individuální chování. Ve volné přírodě má jedinec uvnitř hejna výhodu v tom, že hejno jako celek je ostražitější a dojde tedy k rychlejšímu odhalení predátora (Pitcher and Parrish, 1993). Prostřednictvím koordinovaného pohybu hejna jsou jedinci schopni snížit riziko ze strany predátora, známé jako tzv. *oddy effect*, neboli zmatení predátorů, kdy je pro predátory obtížnější zaměřit se na jedince ve skupině než na izolované jedince, kteří se morfologicky nebo jinak odlišují svým chováním od ostatních (Krause a Ruxton 2002). Větší riziko proto vede k vyšší frekvenci přeskupování hejn a kompaktnější struktuře s nízkou vzdáleností nejbližších sousedů (Bode et al., 2010). Zvýšený zákal snižuje vizuální vnímání okolního prostředí a ryby na něj mohou reagovat vyšší soudržností hejna. Například živoročky druhu *Gambusia affinis* vykazovaly nejvyšší stupeň antipredačního chování při středním zákalu vody. Tato studie podobně jako mé výsledky naznačuje, že antropogenní změny prostředí mohou mít výrazný vliv na vzorce chování (Ehlman et al., 2019). To bylo prokázáno i v mé práci, kde jednotlivá hejna ouklejí vytvářela kompaktnější strukturu v důsledku zvýšeného zákalu. Přestože jsem ve své práci reakci na predátora při zvýšených hladinách zákalu netestovala, lze se domnívat, že při zvýšené

kompaktnosti hejna při vyšších hladinách zákalu mohou hrát roli nejen proximální faktory jako je přímá reakce na zákal, ale mohou zde působit i faktory ultimální, jako je výše zmíněná reakce na predátora. V souvislosti se zaměřením mé práce by proto bylo v následujících studiích zajímavé ověřit, jakým způsobem by se jedinci uvnitř hejna chovali při různých hladinách zákalu v přítomnosti predátora a která hladina zákalu je zásadní pro změnu takového chování. Určitou roli v chování ryb by mohla hrát i teplota vody, ve které se ryby pohybují. V mé práci byla teplota využita při statistickém výpočtu jako náhodný efekt, aby byl rozpoznána reakce na turbiditu při zohlednění teploty vody. Podobně by bylo zajímavé zjistit, jestli má zákal vliv na efektivitu získání potravy u oukleje.

6. Závěr

Cílem této diplomové práce bylo zjistit, jestli má zvyšující se zákal vliv strukturu hejn u sladkovodní hejnové ryby oukleje obecné (*Alburnus alburnus*).

Z nasimulovaných podmínek ve třech stupních zákalu 0 NTU, 30 NTU a 60 NTU, jsem otestovala, jak oukleje reagují na konkrétní stupně turbidity, zároveň byl vzat v úvahu i faktor teploty vody. V zákalu 0 NTU, tedy v čisté vodě bez známek zakalení, tvořili oukleje nejméně kompaktní strukturu hejna, s menšími rozestupy mezi jedinci. Při stupni 30 NTU ryb snížili vzdálenost od ostatních jedinců a při 60 NTU, kdy byla voda velmi zakalená, byla struktura hejna ouklejí nejkompaktnější. Podařilo se prokázat, že se zvyšujícím se zákalem je oukleje tvoří kompaktnější strukturu hejna.

Výsledky diplomové práce naznačují, že zvýšený zákal ovlivňuje schopnost vnímání informací ze svého okolí a komunikaci mezi jedinci. Přiměje jedince se díky tomu semknout do kompaktnějšího hejna, pravděpodobně z důvodu zvýšení ochrany před predátory a snazší komunikaci. Takovéto výsledky zároveň potvrzují potřebnost ochranných opatření jako je například revitalizace příbřežních zón, snížení degradace hydromorfologických vlastností toku, které by snížili přísun živin do toků, eventuálně umožnili jejich rychlejšího využití a přeměny.

7. Literatura

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.

Abrahams M. V., Kattenfeld, M. G. (1997): The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 40, 169–174.

Abramoff, M. D., Magalhaes, P. J., Ram, S. J. (2004): Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36-42.

Almeida, D., Fletcher, D. H., Rangel, C., García-Berthou, E., da Silva, E. (2017): Dietary traits of invasive bleak *Alburnus alburnus* (*Actinopterygii*, *Cyprinidae*) between contrasting habitats in Iberian fresh waters. *Hydrobiologia*, 795, 23-33.

Almodóvar, A., Nicola, G. G., Leal, S., Torralva, M., Elvira, B. (2012): Natural hybridization with invasive bleak (*Alburnus alburnus*) threatens the survival of Iberian endemic calandino *Squalius alburnoides* complex and Southern Iberian chub *Squalius pyrenaicus*. *Biological Invasions*, 14, 2237-2242.

Anneville, O., Domaizon, I., Kerimoglu, O., Rimet, F., Jacquet, S. (2015): Blue-Green Algae in a “Greenhouse Century”? New Insights from Field Data on Climate Change Impacts on *Cyanobacteria* Abundance. *Ecosystems*, 18, 441-458.

Antognazza, C. M., Costantini, T., Campagnolo, M., Zaccara, S. (2022): One Year Monitoring of Ecological Interaction of *Silurus glanis* in a Novel Invaded Oligotrophic Deep Lake (Lake Maggiore). *Water (Basel)*. 14, P.105.

Arnott, H. J., Maciolek, N. J., Nicol, J. A. C. (1970): Retinal Tapetum Lucidum: A Novel Reflecting System in the Eye of Teleosts. *Science*, 169, 478-480.

Balzani, P., Gozlan, R. E., Haubrock, P. J. (2020): Overlapping niches between two co-occurring invasive fish: the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* and the common bleak *Alburnus alburnus*. *Journal of Fish Biology*, 97, 1385-1392.

Bartley, R., Speirs, W. J., Ellis, T. W., Waters, D. K. (2012): A review of sediment and nutrient concentration data from Australia for use in catchment water quality models. *Marine Pollution Bulletin*, 65, 101-116.

Baugh, J., Feates, N., Littlewood, M., Spearman, J. (2013): The fine sediment regime of the Thames Estuary - A clearer understanding. *Ocean & Coastal Management*, 79, 10-19.

Becker, A., Holland, M., Smith, J. A., Suthers, I. M. (2016): Fish Movement Through an Estuary Mouth Is Related to Tidal Flow. *Estuaries and Coasts*. 39, 1199-1207.

Bever, A. J., MacWilliams, M. L., Fullerton, D. K. (2018): Influence of an Observed Decadal Decline in Wind Speed on Turbidity in the San Francisco Estuary. *Estuaries and Coasts*. 41, 1943-1967.

- Bierschenk, A. M., Mueller, M., Pander, J., Geist, J. (2019): Impact of catchment land use on fish community composition in the headwater areas of Elbe, Danube and Main. *Science of The Total Environment*. 652, 66-74.
- Bíró, P., Muskó, I. B. (1995): Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia*, 310, 139-149.
- Bode, N. W. F., Faria, J. J., Franks, D. W., Krause, J., Wood, A. J. (2010): How perceived threat increases synchronization in collectively moving animal groups. *Proceedings of the Royal Society*. 277, 3065-3070.
- Botham, M. S., Hayward, R. K., Morrell, L. J., Croft, D. P., Ward, J. R., Ramnarine, I., Krause, J. (2008): Risk-Sensitive Antipredator Behavior in the Trinidadian Guppy, *Poecilia Reticulata*. *Ecology*. 89, 3174-3185.
- Bonner, T. H., Wilde, G. R. (2002): Effects of Turbidity on Prey Consumption by Prairie Stream Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*. 131, 1203-1208.
- Brown C, Laland K, Krause J. 2006. Fish Cognition and Behavior. Blackwell Publishing. Hoboken. 328 p. ISBN-13: 978-14051-3429-3.
- Candolin, U., Heuschele, J. (2008): Is sexual selection beneficial during adaptation to environmental change? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 446-452.
- Caves, E. M., Sutton, T. T., Johnsen, S. (2017): Visual acuity in ray-finned fishes correlates with eye size and habitat. *Journal of Experimental Biology*, 220, 1586-1596.
- Collins, A. L., Anthony, S. G., Hawley, J., Turner, T. (2009): The potential impact of projected change in farming by 2015 on the importance of the agricultural sector as a sediment source in England and Wales. *Catena*, 79, 243-250).
- Costa, S. M., Appel, E., Macedo, C. F., Huszar, V. L. M. (2014): Low water quality in tropical fishponds in southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 86, 1181-1195.
- Cote, J., Pilisi, C., Morisseau, O., Veyssiere, Ch., Perrault, A., Jean, S., Blanchet, S., Jacquin, L. (2019): Water turbidity affects melanin-based coloration in the gudgeon: a reciprocal transplant experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128, 451-459.
- Curto, M., Morgado-Santos, M., Alexandre, C. M., Alves, M. J., Gante, H. F., Gkenas, Ch., Medeiros, J. P., Pinheiro, P. J., Almeida, P. R., Magalhaes, M. F., Ribeiro, F. F. (2022): Wildspread Hybridization between Invasive Bleak (*Alburnus alburnus*) and Iberian Chub (*Squalius* spp.): A Neglected Conservation Threat. *Fishes*. 7, 247.
- Davies-Colley, R. J., Smith, D. G., (2001): Turbidity, suspended sediment, and water clarity: a review. *Journal of the American Water Resources Association*, 37, 1085-1101.
- De Castro, D. M. P., De Carvalho, D. R., Pompeu, P. D. S., Moreira, M. Z., Nardoto, G. B., Callisto, M. (2016): Land Use Influences Niche Size and the Assimilation of Resources by Benthic Macroinvertebrates in Tropical Headwater Streams. *PLoS ONE*, 11(3), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150527>

Dudgeon, D., (2005): River Rehabilitation for Conservation of Fish Biodiversity in Monsoonal Asia. *Ecology and Society*, 10, 20 s.

Dugas, M. B., Franssen, N. R. (2011): Nuptial coloration of red shiners (*Cyprinella lutrensis*) is more intense in turbid habitats. *Naturwissenschaften*, 98, 247-251.

Dukas R. (1998): Evolutionary ecology of learning. In: Dukas R (Ed.), *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago Press, Chicago, pp 129–174.

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. *Biol. Conserv.* 102, 97–105.

Ehlman, S. M., Halpin, R., Jones, C., Munson, A., Pollack, L., Sih, A. (2019): Intermediate turbidity elicits the greatest antipredator response and generates repeatable behaviour in mosquitofish. *Animal Behaviour*, 158, 101-108.

Ehlman, S. M., Sandkam, B. A., Breden, F., Sih, A. (2015): Developmental plasticity in vision and behavior may help guppies overcome increased turbidity. *Journal of Comparative Physiology A*, 201, 1125-1135.

Ende, S. S. W., Larceva, E., Bogner, M., Lugert, V., Slater, M. J., Henjes, J. (2021): Low turbidity in recirculating aquaculture systems (RAS) reduces feeding behavior and increases stress-related physiological parameters in pikeperch (*Sander lucioperca*) during grow-out. *Translational Animal Science*, 5, txab223.

Engstrom-Ost, J., Candolin, U. (2007): Human-induced water turbidity alters selection on sexual displays in sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 18, 393-398.

Engstrom-Ost, J., Mattila, J. (2008): Foraging, growth and habitat choice in turbid water: an experimental study with fish larvae in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 359, 275-281.

Erős, T., Kuehne, L., Dolezsai, A., Sommerwerk, N., Wolter., Ch., 2019. A systematic review of assessment and conservation management in large floodplain rivers – Actions postponed. *Ecol. Indic.* 98, 453-461.

Ferrari, M. C. O., Ranaker, L., Weinersmith, K. L., Young, M. J., Sih, A., Conrad, L. J. (2014): Effects of turbidity and an invasive waterweed on predation by introduced largemouth bass. *Environmental Biology of Fishes*, 97, 79-90.

Ferrari, M. C. O., Lysak, K. R., Chivers, D. P. (2010): Turbidity as an ecological constraint on learned predator recognition and generalization in a prey fish. *Animal Behaviour*, 79, 515-519.

Figueiredo, B. R. S., Calvo, C., Lopez-Rodriguez, A., Mormul, R. P., Teixeira-de Mello, F., Benedito, E., Meerhoff, M. (2019): Short-Term Interactive Effects of Experimental Heat Waves and Turbidity Pulses on the Foraging Success of a Subtropical Invertivorous Fish.. *Water*, 11, 2109).

Fischer, S., Frommen, J. G. (2012): Eutrophication alters social preferences in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 293-299.

Freeman, M.C., Pringle, C.M., Greathouse, E.A., Freeman, B.J., 2003. Ecosystem-level consequences

of migratory faunal depletion caused by dams. *American Fisheries Society Symposium*, 35, 255–266.

Freyhof, J. & M. Kottelat, (2008): *Alburnus alburnus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T789A13079658, [available on <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T789A13079658.en>]. Accessed 16 February 2016.

Glutzbecker, G. J., Ward, J. L., Walters, D. M., Blum, M. J. (2015): Turbidity alters pre-mating social interactions between native and invasive stream fishes. *Freshwater Biology*, 60, 1784-1793.

Gray, S. M., Bieber, F. M. E., McDonnell, L. H., Chapman, L. J., Mandrak, N. E. (2014): Experimental evidence for species-specific response to turbidity in imperilled fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24, 546-560.

Gray, S. M., Chapman L. J., Mandrak N. E. (2012): Turbidity reduces hatching success in threatened Spotted Gar (*Lepisosteus oculatus*). *Environmental Biology of Fishes*, 94, 689-694.

Gray, S. M., McDonnell, L. H., Mandrak, N. E., Chapman, L. J. (2016): Species-specific effects of turbidity on the physiology of imperilled blackline shiners *Notropis* spp. In the Laurentian Great Lakes. *Endangered Species Research*, 31, 271-277.

Heiskary, S. A., Bouchard, R. W. Jr. (2015): Development of eutrophication criteria for Minnesota streams and rivers using multiple lines of evidence. *Freshwater Science*. 34, 574-592.

Hemelrijk, Ch. K., Hildenbrandt, H. (2008): Self-Organized Shape and Frontal Density of Fish Schools. *Ethology*. 114, 245-254.

Hemelrijk, Ch. K., Reid, D. A. P., Hildenbrandt, H., Padding, J. T. (2015): The increased efficiency of fish swimming in a school. *Fish and Fisheries*. 16, 511-521.

Hestir, E. L., Schoellhamer, D. H., Greenberg, J., Morgan-King, T., Ustin, S. L. (2016): The Effect of Submerged Aquatic Vegetation Expansion on a Declining Turbidity Trend in the Sacramento-San Joaquin River Delta. *Estuaries and Coasts*, 39, 1100-1112.

Higham, T. E., Stewart, W. J., Wainwright, P. C. (2015): Turbulence, Temperature, and Turbidity: The Ecomechanics of Predator-Prey Interactions in Fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 55, 6-20.

Hildebrandt, E. K., Parsons G. R. (2016): Effect of Turbidity on the Swimming Performance of the Golden Shiner, *Notemigonus crysoleucas*. *Copeia*, 104, 752-755.

Hilton, J., O'Hare, M., Bowes, M. J., Jones, J. I. (2006): How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of The Total Environment*. 365, 66-83.

Horká, P. (2019): Limnologie, Presentace, Katedra ekologie PřF UK, Praha.

Horká, P., Musilová, Z., Holubová, K., Jandová, K., Kukla, J., Rutkayová, 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*, DOI 10.3389/fevo.2022.1076451

Huenemann, T. W., Dibble, E. D., Fleming, D., Fleming, J. P. (2012): Influence of Turbidity on the Foraging of Largemouth Bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141, 107-111.

- Hurst, T. P. (2007): Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*. 71, 315-345.
- Chamberlain, A. C., Loannou, C. C. (2019): Turbidity increases risk perception but constrains collective behaviour during foraging by fish shoals. *Animal Behaviour*, 156, 129-138.
- Champagne, E. J., Guzzo, M. M., Gutgesell, M. K., McCann, K. S. (2022): Riparian buffers maintain aquatic trophic structure in agricultural landscapes. *Biology Letters*. 18, 20210598.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0598>
- Chappaz, R., Doucende, D., Barthelemy, R. (1998): Patterns of change in zooplankton community structures and the selective feeding of Bleak, *Alburnus alburnus* (L.) in the Serre Poncon dam between 1980 and 1996. *Hydrobiologia*, 391, 127-134.
- Chesney, E. J. (1989): Estimating the food requirements of striped bass larvae *Morone saxatilis*: effects of light, turbidity and turbulence. *Marine Ecology Progress Series*. 53, 191-200.
- Chivers, D. P., Al-Batati, F., Brown, G. E., Ferrari, M. C. O. (2013): The effect of turbidity on recognition and generalization of predators and non-predators in aquatic ecosystems. *Ecology and Evolution*, 3, 268-277.
- Jacobsen, L., Berg, S., Baktoft, H., Nilsson, P. A., Skov, Ch. (2014): The effect of turbidity and prey fish density on consumption rates of piscivorous Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Limnology*, 73, 187-190.
- Jarvenpaa, M., Lindstrom, K. (2004): Water turbidity by algal blooms causes mating system breakdown in a shallow-water fish, the sand goby *Pomatoschistus minutus*. *Proceedings of the Royal Society B*. 271, 2361-2365.
- Jarvenpaa, M., Pauli, B. D., Lindstrom, K. (2019): Water turbidity constrains male mating success in a marine fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, 140.
- Jokela-Maatta, M., Viljanen, M., Nevala, N., Donner, K., Bronmark, Ch. (2019): Photoreceptors and eyes of pikeperch *Sander lucioperca*, pike *Esox lucius*, perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* from a clear and a brown lake. *Journal of Fish Biology*. 95, 200-213.
- Kemp, P., Sear, D., Collins, A., Naden, P., Jones, I. (2011): The impacts of fine sediment on riverine fish. *Hydrological Processes*, 25, 1800-1821.
- Kimbell, H. S., Morrell, L. J. (2015): Turbidity influences individual and group level responses to predation in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 103, 179-185.
- Kimbell, H. S., Morrell, L. J. (2016): Turbidity weakens selection for assortment in body size in groups. *Behavioral Ecology*, 27, 545-552.
- Kozłowski, M., Zakes, Z., Szczepkowski, M., Wunderlich, K., Piotrowska, I., Szczepkowska, B. (2010): Impact of light intensity on the results of rearing juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), in recirculating aquaculture systems. *Archives of Polish Fisheries*. 18, 77-84.

- Kratina, P., Winder, M. (2015): Biotic invasions can alter nutritional composition of zooplankton communities. *Oikos*. 124, 1337–1345.
- Krause, J., Ruxton, G. (2002): *Living in Group*: (Oxford Series in Ecology and Evolution). Oxford University Press: 228 s. ISBN: 9780198508182.
- Krpo-Cetkovic, J., Hegediš, A., Lenhardt, M. (2010): Diet and growth of asp, *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), in the Danube River near the confluence with the Sava River (Serbia). *Journal of Applied Ichthyology*. 26, 513-521.
- Kulišková, P., Horký, P., Slavík, O., Jones, J. I. (2009): Factors influencing movement behaviour and home range size in the *Leuciscus idus*, *Journal of Fish Biology*, 74, 1269-1279.
- Latli, A., Michel, L. N., Lepoint, G., Kestemont, P. (2018): River habitat homogenisation enhances trophic competition and promotes individual specialisation among young of the year fish. *Freshwater Biology*. 64, 520–531.
- Latorre, D., Masó, G., Hinckley, A., Rubio-Gracia, F., Vila-Gispert, A., Almeida, D. (2015): Inter-population plasticity in dietary traits of invasive bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) in Iberian fresh waters. *Journal of Applied Ichthyology*. 32, 1252-1255.
- Laurá, R., Abbate, F., Germaná, G. P., Montalbano, G., Germaná, A., Levanti, M. (2018): Fine structure of the canal neuromasts of the lateral line system in the adult zebrafish. *Anatomia Histologia Embryologia*. 47, 322-329.
- Leahy, S. M., McCormick, M. I., Mitchell, M. D., Ferrari, M. C. O. (2011): To fear or to feed: the effects of turbidity on perception of risk by a marine fish. *Biology Letters*, 7, 811-813.
- Lehtiniemi, M., Engstrom-Ost, J., Viitasalo, M. (2005): Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes*, 73, 1-8.
- Li, W., Zhang, T., Zhang, Ch., Li, Z., Liu, J., Hicks, B. J. (2013): Effects of turbidity and light intensity on foraging success of juvenile mandarin fish *Siniperca chuatsi* (Basilewsky). *Environmental Biology of Fishes*, 96, 995-1002.
- Lunt, J., Smee, D. L. (2015): Turbidity interferes with foraging success of visual but not chemosensory predators. *PeerJ*, 3, e2012.
- Lunt, J., Smee, D. L. (2020): Turbidity alters estuarine biodiversity and species composition. *ICES Journal of Marine Science*, 77, 379-387.
- Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, P. A., Cottenie, K., Ollevier, F. (1998): Seasonal Patterns in the Fish and Crustacean Community of a Turbid Temperate Estuary (Zeeschelde Estuary, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47, 143-151.
- Magurran, A. E. (2005): *Evolutionary Ecology: The Trinidadian Guppy*. Oxford Series in Ecology and Evolution). Oxford University Press. 224 s. ISBN-10: 0198527861
- Martin, Ch. W. (2017): Effects of macrophyte-specific olfactory cues on fish preference patterns. *Aquatic Ecology*, 51, 159-165.

- Masó, G., Latorre, D., Tarkan, A. S., Vila-Gispert, A., Almeida, D. (2016): Inter-population plasticity in growth and reproduction of invasive bleak, *Alburnus alburnus* (Cyprinidae, Actinopterygii), in northeastern Iberian Peninsula. *Folia Zoologica*, 65, 10-14.
- Marić, J. M. J., Kračun-Kolarević, M. J., Kolarević, S. M., Dordević, J. Z., Paunović, M. M., Kostić-Vuković, J. M., Sunjog, K. Z., Smiljanić, P. B., Gačić, Z. M., Vuković-Gačić, B. S. (2020): Sensitivity of Bleak (*Alburnus alburnus*) in Detection of the Wastewater Related Pressure in Large Lowland Rivers. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 105, 224-229.
- Mather, A. L., Johnson, R. L. (2015): Event-based prediction of stream turbidity using a combined cluster analysis and classification tree approach. *Journal of Hydrology*, 530, 751-761.
- Meager, J. J., Batty, R. S. (2007): Effects of turbidity on the spontaneous and prey-searching activity of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 2123-2130.
- Michelangeli, M., Tuomainen, U., Candolin, U., Wong, B. B. M. (2015): Habitat alteration influences male signalling effort in the Australian desert goby. *Behavioral Ecology*, 26, 1164-1169.
- Munoz-Mas, R., Vezza, P., Alcaraz-Hernández, J. D., Martínez-Capel, F. (2016): Risk of invasion predicted with support vector machines: A case study on northern pike (*Esox Lucius*, L.) and bleak (*Alburnus alburnus*, L.). *Ecological Modelling*, 342, 123-134.
- 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 large spatial scale. *Ecological Indicators*, 23, 634-640.
- Newcombe, Ch. P., Jensen, J. O. T. (1996): Channel Suspended Sediment and Fisheries: A Synthesis for Quantitative Assessment of Risk and Impact. *North American Journal of Fisheries Management*, 16, 693-727.
- Newport, C., Padgett, O., Burt de Perera, T. (2021): High turbidity levels alter coral reef fish movement in a foraging task. *Scientific Reports*, 11, 5976.
- Nieman, Ch. L., Gray, S. M. (2020): Elevated algal and sedimentary turbidity alter prey consumption by emerald shiner (*Notropis atherinoides*). *Ecology of Freshwater Fish*, 29, 325-333.
- Nieman, Ch. L., Bruskotter, J. T., Braig, E. C., Gray, S. M. (2020): You can't just use gold: Elevated turbidity alters successful lure color for recreation Walleye fishing. *Journal of Great Lakes Research*, 46, 589-596.
- Nieman, Ch. L., Gray, S. M. (2019): Visual performance impaired by elevated sedimentary and algal turbidity in walleye *Sander vitreus* and emerald shiner *Notropis atherinoides*. *Journal of Fish Biology*, 95, 186-199).
- Nieman, Ch. L., Oppliger, A. L., McElwain, C. C., Gray, S. M. (2018): Visual detection thresholds in two trophically distinct fishes are compromised in algal compared to sedimentary turbidity. *Conservation Physiology*, 6, coy044.

- Patridge, B. L. (1982): The Structure and Function of Fish Schools. *Scientific American*. 246, 114-123.
- Peltonen, H., Rita, H., Ruuhijaervi, J. (1996): Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) (L.) in Lake Vesijaervi analyzed with a logit model. *Annales Zoologici Fennici*. 33, 481-487.
- Pitcher, T. J., Parrish, J. K. (1993): Functions of shoaling behaviour in Teleosts. In: Behaviour of Teleost Fishes (Ed. by T. J. Pitcher), pp. 363e439. London: Chapman & Hall.
- Politou, C.-Y., Economidis, P. S., Sinis, A. I. (1993): Feeding biology of bleak, *Alburnus alburnus*, in Lake Koronia, northern. Greece. *Journal of Fish Biology*. 43, 33-43.
- R Core Team (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ranaker, L., Jonsson, M., Nilsson, A., Bronmark, Ch. (2012): Effects of brown and turbid water on piscivore-prey fish interactions along a visibility gradient. *Freshwater Biology*. 57, 1761-1768.
- Ranaker, L., Persson, J., Jonsson, M., Nilsson, P. A., Bronmark, Ch. (2014): Piscivore-Prey Fish Interactions: Mechanisms behind Diurnal Patterns in Prey Selectivity in Brown and Clear Water, *PLoS One*. 9, e102002.
- Redding, J. M., C. B. Schreck, F. H. Everest. (1987): Physiological Effects on Coho Salmon and Steelhead of Exposure to Suspended Solids. *Transaction of the American Fisheries Society*. 116, 737-744.
- Reshetnikov, A. N., Golubtsov, A. S., Zhuravlev, V. B., Lomakin, S. L., Rezvyi, A. S. (2017): Range Expansion of Rotan *Perccottus glenii*, Sunbleak *Leucaspis delineatus*, and Bleak *Alburnus alburnus* in the Ob River Basin. *Contemporary Problems of Ecology*, 10, 612-620.
- Roach, K. A., Winemiller K. O. (2015): Hydrologic regime and turbidity influence entrance of terrestrial material into river food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72, 1099-1112.
- Sari V., Pereira M. A., Castro N. M. R., Kobiyama M. (2017): Effect of particle size and suspended sediment concentration on turbidity. *Engenharia Sanitaria e Ambiental*, 22, 213-219.
- Savino, J. F., Stein, R. A. (1989): Behavioural Interactions between Fish Predators and their Prey: Effects of Plant Density. *Animal Behav.* 37, 311-321.
- Seehausen, O., Van Alphen, J. J. M., Witte, F. (1997): Cichlid Fish Diversity Threatened by Eutrophication That Curbs Sexual Selection. *Science*. 277, 1808-1811.
- Sherriff, S. C., Rowan, J. S., Melland, A. R., (2015): Investigating suspended sediment dynamics in contrasting agricultural catchments using ex situ turbidity-based suspended sediment monitoring. *Hydrology and Earth System Sciences*, 19, 3349-3363.
- Schaller, S., Bottcher, M. E., Buechi, M. W., Epp, L. S., Fabbri, S. C., Gribenski, N., Harms, U., Krastel, S., Liebezeit, A., Lindhorst, K., Marxen, H., Raschke, U., Schleheck, D., Schmiedinger, I.,

- Schwalb, A., Vogel, H., Wessels, M., Anselmetti, F. S. (2022): Postglacial evolution of Lake Constance: sedimentological and geochemical evidence from a deep-basin sediment core. *Swiss Journal of Geosciences*, 115, 7.
- Schmutz, S., Sendzimir, J. (2018): *Riverine Ecosystem Management: Science for Governing Towards a Sustainable Future* (Aquatic Ecology Series). 1st ed. Springer International Publishing. 571 pages.
- Sih, A., Ferrari, M. C. O., Harris, D. J. (2011): Evolution and behavioral responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4, 367–387.
- Skarbovik, E., Roseth, R. (2015): Use of sensor data for turbidity, pH and conductivity as an alternative to conventional water quality monitoring in four Norwegian case studies. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil and Plant Science*, 65, 63-73.
- Smith, V. H., Joye, S. B., Howarth, R. W. (2006): Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 51, 351-355.
- Sohel, S., Mattila, J., Lindstrom, K. (2017): Effects of turbidity on prey choice of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 566, 159-167.
- Somiya, H. (1980): Fishes with Eye Shine: Functional Morphology of Guanine Type Tapetum Lucidum. *Marine Ecology*, 2, 9-26.
- Stamps, J., Groothuis, T. G. G. (2010): The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85, 301-325.
- Stuart, K., Rotman, F., Drawbridge, M. (2016): Methods of microbial control in marine fish larval rearing: clay-based turbidity and passive larval transfer. *Aquaculture Research*, 47, 2470-2480
- Sundin, J., Aronsen, T., Rosenqvist, G., Berglund, A. (2017): Sex in murky waters: algal-induced turbidity increases sexual selection in pipefish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, UNSP 78.
- Sundin, J., Rosenqvist, G., Myhren, S., Berglund, A. (2016): Algal Turbidity Hampers Ornament Perception, but Not Expression, in a Sex-Role-Reversed Pipefish. *Ethology*, 122, 215-225.
- Sweka, J. A., Hartman, K. J. (2001): Effects of turbidity on prey consumption and growth in brook trout and implications for bioenergetics modeling. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 386-393.
- Sweka, J. A., Hartman, K. J. (2001): Influence of Turbidity on Brook Trout Reactive Distance and Foraging Success. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130, 138-146.
- Sweka, J. A., Hartman, K. J. (2003): Reduction of reactive distance and foraging success in smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, exposed to elevated turbidity levels. *Environmental Biology of Fishes*, 67, 341-347.
- Šmíd, Z. (2010): *Mže/Berounka. Putování po řekách*. Litomyšl a Praha: Paseka, 394 s.

- Tigan, G., Mulvaney, W., Ellison, L., Schultz, A., Hung, T- C. (2020): Effects of light and turbidity on feeding, growth, and survival of larval Delta Smelt (*Hypomesus transpacificus*, Actinopterygii, Osmeridae). *Hydrobiologia*, 847, 2883-2894.
- Tuomainen, U., Candolin, U. (2013): Environmental Change and Extended Phenotypes: Does Eutrophication Influence Nest Building in Sticklebacks? *Ethology*, 119, 503-510.
- Utne-Palm, A. C. (2002): Visual feeding of fish in a turbid environment: Physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35, 111-128.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., Cushing, C. (1980): The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 130-137.
- Ward, D. L., Vaage, B. M. (2019): What Environmental Conditions Reduce Predation Vulnerability for Juvenile Colorado River Native Fishes? *Journal of Fish and Wildlife Management*, 10, 196-205.
- Warry, F. Y., Reich, P., Cook, P. L. M., Nally, R. M., Thomson, J. R., and Woodland, R. J. (2016). Nitrogen loads influence trophic organization of estuarine fish assemblages. *Funct. Ecol.* 30, 1723–1733. doi: 10.1111/1365-2435.12647
- Wing, J. D. B., Champneys, T. S., Loannou, Ch. C. (2021): The impact of turbidity on foraging and risk taking in the invasive Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and a threatened native cichlid (*Oreochromis amphimelas*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 75, 49.
- Woodward, G., and Hildrew, A. G. (2002). Food web structure in riverine landscapes. *Freshw. Biol.* 47, 777–798. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00908.x
- Windsor, S. P., McHenry, M. J. (2009): The influence of viscous hydrodynamic on the fish lateral-line system. *Integrative and Comparative Biology*. 49, 691-701.
- Xie, P., Wu, J., Huang, J., Han, X., 2003. Three-Gorges Dam: risk to ancient fish. *Science* 302, 1149–1151. DOI: 10.1126/science.302.5648.1149b
- Zabierek, K. C., Gabor, C. R. (2016): Multimodal communication, mismatched messages and the effects of turbidity on the antipredator behavior of the Barton Springs salamander, *Eurycea sosorum*. *Behavioural Processes*, 130, 4-10.

https://www.mrk.cz/r/atlas/atlas_ryb/maloostni/kaproviti/ouklej_obecna/

