

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Anna Josefovičová

Potravní migrace kaprovitých ryb

Feeding migration of cyprinid fishes

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petra Horká, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a uvedla jsem veškeré použité prameny a literaturu.

V Praze dne 18. 8. 2016

.....

Děkuji své školitelce Mgr. Petře Horké, Ph.D. za rady, pomoc a trpělivost při zpracování této práce.

Abstrakt

Migrace sladkovodních ryb nejsou ještě zcela probádaným fenoménem. K nejnápadnějším a často také nejlépe popsáním patří migrace ryb v období rozmnožování, nicméně i mimo období rozmnožování lze pozorovat denní a sezónní migrace, které mohou mít pro přežívání jedinců a populací zcela zásadní význam a přesto dosud nejsou dostatečně prozkoumány. Z biotických faktorů k nim patří například nabídka potravních zdrojů, predace či vztahy mezi jedinci. Práce je zaměřena na shrnutí dosavadních poznatků o migraci ryb ve vztahu k potravním zdrojům, a to zejména u sladkovodních kaprovitých ryb.

Z výsledků různých studií lze pozorovat výrazné rozdíly v prostorové a časovém rozložení migrací mezi různými druhy ryb a vývojovými stádii. Zejména u juvenilních ryb je vliv potravních zdrojů a predace obtížné oddělit a výsledná prostorová distribuce ryb je výsledkem interakcí mezi těmito dvěma faktory. Jelikož jsou juvenilní ryby více ohroženy ze strany predátorů, probíhají jejich migrace v řekách i stojatých vodách především v horizontálním směru, juvenilové obvykle obývají litorál během dne a se soumrakem migrují do pelagiálu. U dospělých ryb lze častěji sledovat vertikální migrace a migrace v podélném profilu toků, jejichž denní a sezónní načasování závisí zejména na druhu ryb.

Abstract

Migration of freshwater fishes is not fully understood phenomenon. The most obvious and usually also best known are spawning migration, however also beyond spawning season fish undertake various diel and seasonal movements, which may have crucial effect for fitness and survival of individuals as well as populations, however did not obtained particular attention to date. Among most obvious biotic factors influencing migration are utilisation of food resources, predation and social interactions. The thesis is focused on feeding migration of freshwater fishes, mainly cyprinids. The results of several studies suggests that spatial distribution and movements of fish varies substantially within species and their age classes. For juvenile fishes particularly spatial distribution can be attributed to compromise between food availability and predator avoidance. Many species of juvenile fishes exhibit diel migration between shallow littoral margins of lakes and rivers where they occupy diurnal refuges from predation and move to open water habitats at night. In adults, which are not so endangered by predators, vertical migration in lentic habitats and migration in the longitudinal direction in running waters can be found more frequently. Diel and seasonal extent of such movements in adult fish depends mostly on particular fish species.

Klíčová slova: denní pohyby, diurnální aktivita, sezónní pohyby, kaprovité, potravní migrace, lokální pohyby

Key words: diel movements, diurnal atcivity, seasonal movements, cyprinids, feeding migration, foraging migration, local movements

Obsah:

Úvod	8
1. Migrace ryb	9
1. 1 Třecí migrace	9
1. 2 Úkrytová migrace	10
1. 3 Sezóní migrace	11
1. 4 Denní migrace	11
1. 5 Domácí okrsek	12
2. Faktory ovlivňující migrace	12
2. 1 Abiotické faktory	13
2. 1. 1 Teplota.....	13
2. 1. 2 Světlo.....	14
2. 1. 3 Průtok	15
2. 1. 4 Kvalita vody	15
2. 2 Biotické faktory	16
2. 2. 1 Dostupnost potravy	16
2. 2. 2 Potravní překryv	17
2. 2. 3 Predace	18
3. Potravní migrace	19
3. 1 Stojaté vody	19
3. 1. 1 Juvenilové.....	19
3. 1. 2 Dospělci.....	21
3. 2 Tekoucí vody	23
3. 1. 1 Juvenilové.....	24
3. 1. 2 Dospělci.....	26
Závěr	29
Seznam citované literatury	30

Úvod

Podmínky ve vodním prostředí jsou značně proměnlivé v čase a prostoru a fitness a přežívání jedinců a populací závisí na neustálém vyhledávání optimálních podmínek pro růst a vývoj. Jedním ze základních způsobů, jak se ryby vyrovnávají se změnami prostředí jsou prostorové přesuny a migrace (Lucas & Baras, 2001).

Původně převládal názor, že sladkovodní ryby jsou spíše residenty, trvale obývající určitý úsek toku (Gerking, 1953). Výjimkou byly lososovité ryby, jejichž rozmnožovací migrace jsou velmi nápadné a na něž byla po dlouhou dobu zaměřena pozornost ichtyologů zkoumajících migrační chování sladkovodních ryb. Dodnes platí, že migrace lososovitých ryb patří mezi ty, o nichž máme největší množství dostupných informací, k čemuž bezesporu přispěl i velký hospodářský význam losovitých ryb (Chapman et al., 2012). S rozvojem a zpřesňováním metod umožňujících sledování ryb, jako je například telemetrie, došlo k výraznému rozvoji poznatků o pohybovém chování a migracích ryb také u ostatních druhů ryb, na jejichž základě je tento pohled považován za překonaný (Gowan et al., 1994). Jeden z prvních jasně průkazných příkladů, že pravidelně migrují i kaprovité ryby, byl dodán Lelkem a Libosvářským (1960) z rybiho přechodu na řece Dyji u Břeclavi, kde autoři sledovali třecí migraci kaprovitých ryb.

Přestože jsou migrace ryb v období rozmnožování nejvýraznější a také nejlépe zdokumentované, i mimo reprodukční období lze pozorovat výrazné denní a sezónní prostorové přesuny a migrace ryb, které souvisí s dalšími biotickými a abiotickými faktory, jejichž vliv na migrační chování mnohdy nejsou doposud dostatečně objasněny. Z biotických faktorů se jedná například o využití potravních zdrojů, predace nebo interakce mezi jedinci ve společenstvu (Vollestad, 1985). I když se v rámci sladkovodních ekosystémů jedná o přesuny v řádu jednotek či desítek kilometrů nebo i jen stovek metrů, pro ryby mohou být podmínkou pro přežití či úspěšné rozmnožení a tudíž mohou mít stejně významný vliv na fitness jako migrace na vzdálenost stovek či tisíců kilometrů (Northcote 1978, 1998; Jordan & Wortley, 1985).

Jak už jsem zmínila, jedním z důležitých faktorů ovlivňujících migrace ryb je nabídka potravy. U mořských ryb jsou například pozorovány periodické migrace obrovských hejn do míst s dostatkem potravy (Nottestad et al., 1999), u sladkovodních ryb tyto migrace nejsou tak výrazné, co se týče jejich prostorovému rozsahu a množství jedinců, nicméně i ve sladkovodních ekosystémech jsou zdokumentovány migrace ryb do míst s bohatou potravní nabídkou. Cílem mé práce je syntéza dosavadních znalostí o potravních migracích sladkovodních ryb, a to zejména kaprovitých. Na základě dostupných studií bych chtěla zodpovědět, jakou roli hraje nabídka potravních zdrojů v diurnálních a sezónních migracích kaprovitých ryb, jestli se časový a prostový

rozsah migrací liší mezi stojatými a tekoucími vodami, případně jaké další faktory ovlivňují rozsah těchto migrací.

1. Migrace ryb

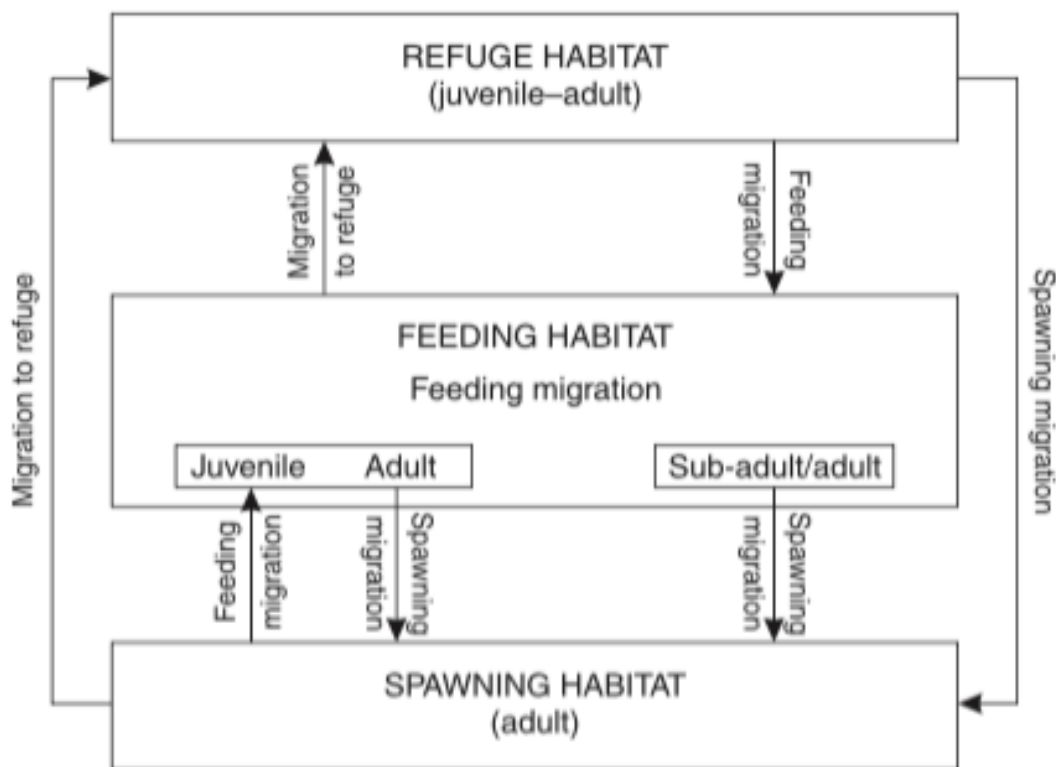
Migraci lze považovat za adaptivní strategii, kdy se část nebo celá populace přesouvá v čase i prostoru, je to pohyb mezi dvěma nebo více body mnohorozměrného spektra biotických i abiotických faktorů a obvykle toto chování zahrnuje jistou předpověditelnost a/nebo synchronizovanost. Zároveň by takovéto prostorové přesuny měly mít pro jedince zásadní význam (Lucas & Baras, 2001).

Na migraci lze pohlížet z mnoha různých prostorových a časových hledisek, případně podle jejich účelu. Migrace ryb mohou probíhat pouze v rámci mořských vod, pak jsou označovány jako *oceanodromní*, v rámci sladkovodního prostředí, s možným přesahem do brakických vod (potamodromní) a diadromní, pokud dochází k přesunům ryb mezi mořským a sladkovodním prostředím. V rámci diadromní skupiny označujeme migrace jako katadromní, které charakterizují druhy, které podstupují migrace ke tření do mořského prostředí (např. úhoř říční *Anquilla anquilla*) a anadromní, kdy ryby migrují ke tření do sladkých vod (např. losos obecný *Salmo salar*) (Bond, 1966).

Z hlediska časového rozsahu lze migrace rozdělit na sezónní a denní, podle jejich biologického účelu lze rozlišit migrace potravní, rozmnožovací a úkrytové (Heape, 1931; Northcote, 1978). Jedná se samozřejmě o pomocný rámeček a ne všechno migrační chování ryb se dá osvětlit těmito třemi důvody.

1. 1. Třecí migrace

Je to u ryb asi ten nejzjevnější typ migrace, vzhledem k tomu že v relativně krátkém časovém úseku se většina populace přemísťuje na vhodné třecí plochy. Taková migrace se typicky odehrává v řece jako migrace proti proudu (Koed et al., 2000) či do slepých ramen řek, nebo jako migrace z jezera/nádrže do řeky (Říha et al., 2013). Taková migrace má adaptivní charakter: jde o snahu jedince nalézt prostředí, které bude po dobu vývoje nové generace natolik příznivé, že zajistí maximální úspěšnost přežívání jiker i juvenilních ryb. Po vylíhnutí z jikry je larva odnášena proudem (Houde, 1969) a proto je potřeba aby její rodiče před vytřením odmigrovali buď dále po proudu nebo do klidných vod zátok nebo slepých ramen (L'Abée-Lund & Volestad, 1987).



Obr. 1 Schematické znázornění provázanosti různých typů migrací Northcote (1978)

1. 2 Úkrytová migrace

Úkrytová migrace je strategie jak minimalizovat ztrátu fitness během stresujícího období kratšího než jedna generace, zahrnujícího jak sezónní změny, tak nečekané události. Jako úkrytovou migraci (*refugee migration*) lze označit denní migrace do oblastí, kde jsou ryby lépe chráněny před predátory (obvykle litorál – pelagiál, nebo hlubší voda – hladina), lze sem zahrnout ale i sezónní přezimovací migrace do klidnějších vod v chladné části roku, nebo jinými nepříznivými podmínkami (povodně).

V měřítku sezónním i životním řada úkrytových/přezimovacích migrací ve sladkovodním prostředí probíhá za účelem úniku před nevhodnými podmínkami. V případě výrazného zhoršení podmínek se jim ryby buď přizpůsobují, nebo se přesouvají do jiných oblastí. Takový přesun znamená zvýšení šance pro přežití, konzervaci somatických energetických rezerv, zrychlení růstu, případně přípravu na reprodukci ve vhodnějších podmínkách.

1. 3 Sezóní migrace

Sezóní migrace mohou v zásadě probíhat u všech ryb mezi všemi třemi habitaty (třecím, potravním, úkrytem), to co se u různých druhů ryb může značně lišit, je, jak moc jsou tyto habitaty oddělené a jak moc mezi nimi ryby migrují. Migrace ryb mírného pásu jsou korigovány sezónními optimy pro růst, reprodukci a přežití, které se mění v průběhu ontogenetického vývoje (Lucas & Baras, 2001). Z pohledu především abiotických faktorů je migrace řešením toho, že klíčové zdroje jsou odděleny jak v prostoru, tak v čase, což se zásadně týká mírného pásu, kde jsou podmínky dané jasnou sezónností fotoperiody a teplot, což způsobuje sezónní změny v primární produkci (Lucas & Baras, 2001).

Pro některé druhy ryb (například lososovitě), je třecí a potravní habitat zcela geograficky oddělen, ale potravní je většinou totožný s habitatem pro úkryt. Naopak řada evropských reofilních kaprovitých ryb (jako parma obecná *Barbus barbus*, jelec proudník *Leuciscus leuciscus* a jelec tloušť *Leuciscus cephalus*) využívají stejnou část řeky pro tření a krmení v letním období, ale při nepříznivých zimních podmínkách, nebo například v případě povodní se přesouvají do úkrytových oblastí řek (slepá ramena). Ale v jiných řekách se tyto ryby chovají zase odlišně: letní a zimní habitat je totožný, ale liší se třecí habitat, který je většinou dále proti, případně po proudu (Lucas & Baras, 2001; Kulíšková et al., 2009).

Potravní migrace sladkovodních ryb jsou velmi časově a prostorově variabilní. Mnoho dlouho žijících iteroparních (tření několikrát za život) druhů ryb (jako například lososovitě) z mírného pásma koná jarní migraci z oblasti přezimování do oblasti tření, odkud se dále přemísťuje na menší vzdálenost do oblastí, kde tráví léto krmením a růstem. Zde dochází k menším pohybům, obvykle v rámci svého domácího okrsku, odkud se jedinci přesouvají do nových oblastí s bohatšími zdroji potravy (Ovidio, 1999).

1. 4 Denní migrace

Stále je otázkou diskuze, jestli lze denní přesuny na malé vzdálenosti považovat za migrace. Rytmičké denní pohyby jsou charakteristické pro mnoho sladkovodních druhů ryb, především pro juvenilní jedince a menší druhy ryb (Lucas & Baras, 2001). Jako pohyby mohou být označeny přesuny ryb na kratších úsecích či v kratším časovém horizontu. Tedy většinou denní pohyby, které se řídí dením cyklem dne a noci s tím, že organismy jsou buď noční, denní nebo diurnální (Wootton, 1998). Mimo období rozmnožování, jsou denní migrace interpretovány jako trade-off mezi sháněním potravy a snahou vyhnout se predaci (Hall et al., 1979). Například tohoroční ryby konají sezónní i denní migrace mezi teplými pobřežními vodami a otevřenou vodou na několika

metrech (Baras & Nindaba, 1999 a,b). Dalo by se polemizovat, jestli je to skutečná migrace vzhledem k malé vzdálenosti mezi habitaty, ovšem dopad na jejich fitness je obrovský, proto je lze považovat za migraci.

Ve většině řek a toků má denní migrace lineární a/nebo horizontální, někdy i jasnou vertikální složku (Kubečka & Duncan, 1998a). K horizontálním migracím dochází mezi litorálem a pelagiálem, kdy mladé ryby nachází přes den v litorálu úkryt před predátory a do pelagiálu vyrážejí se soumrakem za potravou, naopak dospělé ryby tráví den v pelagiálu a v noci se ukrývají v litorálu. Vertikální migrace probíhají obvykle ve stojatých vodách při přesunech mezi různými hloubkami. Za lineární pohyby jsou považovány přesuny po nebo proti proudu toků (Lucas & Baras, 2001).

1. 5 Domácí okrsek

Domácí okrsek je označení pro oblast, kde jedinec vykonává své pravidelné aktivity jako např. hledání potravy nebo úniku před predátory v průběhu diurnálního cyklu (Kramer & Chapman, 1999). Od teritoria se odlišuje tím, že není aktivně bráněn. Během sezóny či v průběhu života může docházet k přesunům domácích okrsků, což je typické např. při rozmnožovacích migracích. V takovém případě se mluví o relokaci a změně domácího okrsku (Crook, 2004). Ryby často vykazují věrnost domácímu okrsku a vrací se do původního domácího okrsku (homing).

Například v Německu proběhl výzkum na řece Sprévě (Baade & Fredrich, 1998), který se zabýval rozdíly mezi jednotlivci v rámci jedné populace plotice obecné *Rutilus rutilus*. Tato studie se zaměřila na určení domácího okrsku dospělé plotice. Ukázalo se, že se plotice mohou docela podstatně lišit v preferencích určitých habitatů, tedy plotice která preferuje více strukturovaný habitat ve slepých ramenech řek, má menší kompaktní domácí okresek, ale plotice která, preferuje hlavní proud, má zde domácí okresek větší a méně kompaktní, složený z několika oblíbených míst, mezi kterými se přesouvá (Baade & Fredrich, 1998).

2. Faktory ovlivňující migrace

Migrace ryb mohou být podmíněny geneticky a dále jsou určovány celou řadou vnitřních i vnějších vlivů. Vnější vlivy prostředí, které ovlivňují migrace ryb lze rozdělit do 3 skupin: abiotické, biotické a antropogenní. K abiotickým faktorům, které nejvíce ovlivňují chování ryb, patří zejména světelná intenzita a délka světelného dne, teplota vody a průtok, popř. rychlost proudění. K biotickým faktorům ovlivňujícím chování ryb patří například nabídka potravy, riziko predace a mezidruhové i vnitrodruhové vztahy, jako je např. kompetice, teritoriální vztahy mezi jedinci nebo

nabídka vhodných partnerů. Speciální kategorií jsou antropogenní faktory, z nichž lze jmenovat např. eutrofizaci, migrační bariéry nebo rybářské hospodaření.

2. 1 Abiotické faktory

Z abiotických vlivů ovlivňuje migrace zejména teplota vody (Prchalová et al., 2011), fotoperioda (Jankaskienė & Jenciūte, 2007) a průtok (Baglinière et al. 1987; Brown & McKay, 1995; Prchalová et al., 2011). Jonsson (1991) uvádí, že rozdílné mechanismy reakce na tyto faktory, korespondují s adaptací na lokální podmínky a zajišťují, že migrace začne v ten pravý čas. Migrace započne, když nad stimuly, podporujícími rezidenci, převáží stimuly, které podporují migraci.

2. 1. 1 Teplota

Jako ektotermní živočichové vykazují ryby vyšší aktivitu při vyšších teplotách, v rámci jejich teplotní tolerance. Výraznější vliv teploty na chování ryb se dá pozorovat tehdy, pokud přesáhne teplotní toleranci konkrétního jedince. Teplota zrychluje trávení, zvyšuje celkovou rychlost pohybu ryb i její rychlost při hledání potravy (Lucas & Baras, 2001). Na kaprovité ryby má teplota značný vliv, vzhledem k tomu, že podle ní řídí svojí třecí migraci (Prchalová, 2011).

V místech kde je habitat z teplotní stránky výrazně heterogenní, mohou změny teplot vést k migracím krátkodobým či na menší vzdálenost, pozorována byla například zimní agregace tohoročních kaprovitých ve vodách ohříváných výpustmi odpadních vod z elektráren (Brown, 1979) či diurnální pohyby z litorálu do pelagiálu u tohoročních kaprovitých v řekách, pokud teplota dosáhne 31-32°C (Baras & Lucas, 2001). Spousta rybích druhů se vyskytuje v teplotně heterogenním prostředí. Biette & Green (1980) a Diana (1984) ukázali, že ryby v prostředí s cyklicky se měnící teplotou rostly rychleji, než ryby ve stabilně teplém prostředí. Tam, kde je vhodná potrava přítomná ve všech teplotních stupních, by pro ryby bylo podle Diany (1984) výhodnější zůstat celou dobu tedy i při krmení v takové teplotě, která je optimální pro růst. V prostředí, kde je potrava limitovaná teplotou, by se ryby měly krmit v teplých vodách ale odpočívat v chladnějších (Diana, 1984). Nutno dodat, že tyto poznatky o optimální teplotě pro vývoj ryby zcela opomíjí vliv predace, která může mít na migrace, především tohoročních a menších ryb, zásadní vliv.

V mnoha řekách mírného pásma se ryby s podzimem začnou přesouvat níž po proudu a zároveň do hlubších pomalých lentických úseků, situovaných níže po proudu, případně i proti proudu, která jsou vhodná pro přezimování. Migrace do zimních úkrytů obvykle nejsou tak nápadné a hromadné jako třecí migrace. V mírných a arktických oblastech je metabolismus, pohyb

a trávení většiny ryb během zimy značně redukováno (Lucas & Baras, 2001). V tomto případě se ryby krmí jen minimálně nebo vůbec, i když je v okolí dostatek vhodné potravy.

Mnoho ryb z mírného pásma migruje v zimním období anebo při vysokém průtoku či nízkých teplotách z řeky (respektive z jejich proudivých úseků) do stojatých vod, případně hlubokých tůní mimo hlavní proud. To se týká především ryb s preferencí vyšších teplot jako například kaprovitých. Tento způsob přezimování byl prokázán u širokého spektra ryb, z kaprovitých například u plotice obecné *Rutilus rutilus* a cejna velkého *Abramis brama* (Jordan & Wortley 1985, Copp 1997). Jordan & Wortley (1985) popsali přezimovací migraci dospělých ryb z proudných úseků řeky do oblastí se stojatou vodou v říčním systému Norfolk Broads. Během zimních měsíců byla biomasa ryb v otevřených vodách nižší o 1 g m^{-2} , v kontrastu s letními $9,4 \text{ g m}^{-2}$. Ovšem v zimě v místech, kde kanály tvoří místa se stojatou vodou/zátoky, byly nalezeny místa s biomasou ryb dosahující 1787 g m^{-2} , které tvořili především dospělci plotice obecné. Autoři se domnívají, že je to způsobeno sezónními přesuny ryb do těchto oblastí.

Mnoho ryb mírného pásu se přesouvá po proudu do hlubších a pomalejších částí řek, některé ryby migrují proti proudu z brakických vod, kde mají dostatek potravy a přezimují v pomalých a hlubokých úsecích řek nebo v jezerech. Takové chování bylo zaznamenáno u plotice obecné *Rutilus rutilus*, cejna velkého *Abramis brama* a candáta obecného *Stizostedion lucioperca*, migrujících z Kaspického, Černého i Aralského moře (Nikolsky, 1963).

2. 1. 2 Světlo

Střídání dne a noci ryby přímo ovlivňuje, má vliv na jejich fyziologii i chování, ale ovlivňuje je i nepřímo skrze teplotu vody, predaci a potravu. Denní pohyby jsou považovány za jasně cirkadiální rytmus synchronizovaný podle intenzity světla a podle východu i západu slunce (Bruning et al., 2011). Složení potravy ryb může být ovlivněno střídáním dne a noci, jelikož ovlivňuje diurnální změny planktonu v jezerech – např. vertikální migrace zooplanktonu či drift bezobratlých živočichů v řekách (Allan & Russek, 1985). Množství světla ovlivňuje rovněž pravděpodobnost, s jakou bude ryba ulovena piscivorním predátorem, který loví pomocí zraku, jelikož viditelnost ovlivňuje reakční vzdálenost mezi kořistí a predátorem (Sweka & Hartman, 2003). Pelagické planktonofágní ryby se obvykle pohybují v takové hloubce, kde je reakční vzdálenost piscivorních ryb značně omezena (Maciej et al., 2006). Další určující faktor je to, jak rychle se ryba zvládne vrátit na bezpečné místo (úniková vzdálenost bývá mnohem větší horizontálně než vertikálně). (Maciej et al., 2006).

Světelné podmínky mají výrazný vliv na to, jak se ryby vyhýbají predaci, například Baras a Nindaba (1999 a,b) dokázali, že tohoroční kaprovité ryby se za oblačných dnů zdržují u pobřeží mnohem méně než za jasných dnů. Velký vliv na migrace ryb v řekách může mít úplňk (Horký et al., 2006) a turbidita vody (Benfield & Minello, 1996). Kulíšková (2009) například zjistila, že narůstající míra turbidity může mít zásadní dopad jak na diurnální aktivitu jelce jesena *Leuciscus idus*. Se zvýšenou turbiditou došlo k zvětšení denní lineární migrace a velikost domácího okrsku jesenů v dolním úseku Labe, pravděpodobně vlivem zkrácení reakční vzdálenosti mezi rybou a její kořistí, která ztěžuje nalezení potravy.

2. 1. 3 Průtok

Sezónní fluktuace v množství protékající vody mají zásadní dopad na prostorovou distribuci mnoha druhů ryb, a může být hlavním spouštěcím faktorem migrací. Povodně nebo i jen výraznější zvýšení průtoku může být zásadní stimul pro zahájení migrace, především u dospělých ryb mírného pásu (Luceas & Baras, 2001). Jarní zvednutí hladiny (z deště nebo tání) způsobuje zaplavení nivních oblastí. To funguje jako stimul pro mnoho druhů s lentickými larvami a juvenilny, aby laterálně migrovali do těchto zaplavených oblastí s klidnou vodou plnou vodních makrofyt (Luceas & Baras, 2001). Prchalová (2011) prokázala, že extrémně nízké nebo vysoké průtoky brání především třecím migracím v řekách, jak bylo konkrétně potvrzeno u oukleje obecné *Alburnus alburnus*, plotice obecné *Rutilus rutilus* a jelce tlouště *Leuciscus cephalus*. Zejména menší ryby potřebují nižší průtok. Větší ryby plavou rychleji, a tedy dokáží i překonávat silnější proud (Prchalová, 2011).

Tohoroční ryby a především larvy menší než 10 mm mají velmi špatnou lokomoční schopnost, a proto má na ně rychlost proudění zásadní dopad, jelikož jsou hned unášeni proudem (Houde, 1969). Pokud následují brzy po vylíhnutí ryb povodně, mohou tohoroční ryby spláchnout daleko po proudu pryč z původního vhodného habitatu, pokud nemají k dispozici žádný vhodný úkryt (Harvey, 1987).

2. 1. 4 Kvalita vody

Změny kvality vody mohou způsobit jak přírodní příčiny (změna množství kyslíku ve vodě, změna pH), tak antropogenní příčiny, jako je organické znečištění (Luceas & Baras, 2001). Časté organické a nutriční obohacení může negativně ovlivnit potravní sítě, a tím celkově zhoršit kvalitu vody, což může zapříčinit emigraci ryb z původně vhodného prostředí. Například spousta temperátních ryb preferuje stojaté vody zvláště v zimě (kdy nízká teplota omezuje metabolismus i pohyb), ovšem organicky bohaté stojaté vody mohou mít výrazně menší obsah kyslíku, a v tomto

případě ryby nedokáží vydržet v hypoxii a musí se přesunout do lépe okysličených proudících vod, i když ostatní podmínky jsou zde ideální (Lucas & Baras, 2001).

Nedá se říci jednoznačně, že znečištění vody má na ryby zcela negativní dopad. Některé studie zaznamenaly velmi nízké úlovky ryb u odpadních výpustí a interpretovaly je jako migraci z oblastí s velmi nízkou kvalitou vody (Cowx, 1991), naopak Duncan a Kubečka (1993) zaznamenali agregace velkých ryb u odpadních výpustí v řece Temži. Organické znečištění bylo také označeno za příčinu emigrace lipana pohorního *Thymallus thymallus* z rosáhlých znečištěných oblastí do čistších v řece Rhoně (Roux, 1984). Hendry et al. (1994) dokázal, že plotice obecná *Rutilus rutilus* kolonizovala Salfordské doky přes Manchesterský lodní kanál. Mohlo k tomu dojít jen přes zimu, kdy byla dostatečná hladina kyslíku díky vysokému průtoku, který rozředil znečištěnou vodu. Z uvedených studií vyplývá, že ryby se přesouvají do znečištěných oblastí, pokud zde pro ně existují relativně dobré podmínky a migrují pryč, pokud se podmínky zhorší. I distribuce a množství ryb v hlavním proudu a ve stojatých vodách Vltavy u Prahy, jsou silně ovlivněny kvalitou vody (Slavík & Bartoš, 1997, 2001).

V létě jsou denní fluktuace v kvalitě vody zásadním faktorem denní migrace ryb (hlavně kaprovitých) mezi hlavním proudem a stojatými vodami. Ryby mají tendenci se shlukovat ve stojatých vodách během dne, kdy fotosyntetická aktivita rostlin okysličuje vodu, a na noc, kdy klesá množství kyslíku, se přesouvají do hlavního proudu (Baras, 1995). Stejně migrační chování bylo pozorováno u tohoročních kaprovitých v řece Ourthe, kde v noci dochází k hypoxii (Baras, 1995).

2. 2 Biotické faktory

K biotickým faktorům, ovlivňujícím prostorovou distribuci a chování ryb, patří například nabídka potravy, predace, ale i mezidruhové a vnitrodruhové vztahy jako je např. kompetice a teritoriální vztahy mezi jedinci. Ve své práci se zaměřuji zvláště na to, jak prostorovou distribuci a migraci ryb ovlivňují zdroje potravy, která ovlivňuje především dospělé ryby, ale nemohu opomenout ani vliv predátorů, který má zásadní dopad především na juvenilní a menší druhy ryb.

2. 2. 1 Dostupnost potravy

Ve vodním prostředí dochází ke kontinuálním změnám v distribuci potravních zdrojů, a to v průběhu dne i roku. Potrava, respektive její dostupnost, má zásadní vliv na časové a prostorové rozmístění ryb ve vodách, to je ale značně ovlivněno i predčním tlakem. Juvenilové mohou na

omezené zdroje potravy reagovat buď tak, že migrují do prostředí na potravu bohatšího nebo tak, že se adaptují na menší příjem energie, případně dosažení sexuální dospělosti při menší velikosti (Gross 1987, 1991; Tsukamoto et al., 1987). U ryb i velice rozdílné životní strategie mohou znamenat stejné výhody a tedy i stejné zlepšení fitness.

2. 2. 2 Potravní překryv

Ve vodních potravních sítích by se dalo očekávat, že si většina ryb bude konkurovat v potravě - většina rybích druhů má v principu dost podobnou až stejnou potravu. Výzkumy v terénu nepotvrdily, že by to mělo za následek velkou potravní konkurenci, ryby si většinou dokáží vyvinout mechanismy, kterými se příliš velkému potravnímu překrytí vyhnou (Vollestad, 1985). Migrace je jeden ze způsobů, jak se ryby snaží vyhnout potravnímu překrytí.

K výraznější konkurenci dochází při nedostatku potravy, ale i když je výskyt jednoho nebo více druhů potravy početný, dochází k poklesu mezidruhových rozdílů, a potravní překryv opět roste. K potravní konkurenci dochází u stejně starých/velkých juvenilů různých druhů ryb, kohort stejného druhu i mezi dospělci. K nejvýraznějšímu potravnímu překryvu dochází mezi nejčasnějšími juvenilními stádii (Bogacka-Kapusta & Kapusta, 2014). Potravní překryv je ovlivňován kvantitou i kvalitou dostupné potravy, její distribucí v prostoru. Jednou z možností jak snížit kompetici juvenilních stádií, je rozdílná doba tření u různých druhů (Bogacka-Kapusta & Kapusta, 2014) Například juvenilové plotice obecné *Rutilus rutilus* a oukleje obecné *Alburnus alburnus* mají sice v zásadě stejnou potravu, ale překryv se eliminuje tím, že mají rozdílnou dobu tření a rozdílnou délku trvání embryonálních a larválních stádií (Bogacka-Kapusta & Kapusta, 2007).

V mnoha evropských jezerech se dva nejhojnější druhy ouklej obecná *Alburnus alburnus* a plotice obecná *Rutilus rutilus* liší v morfologii a ve způsobu hledání potravy, a díky tomu se jim daří omezovat potravní překryv. Obě mají sezónní změny ve skladbě potravy. Na jaře konzumuje ouklej hmyz na hladině a plotice detrit, v létě se obě živí zooplanktonem a na podzim řasami. Výživnost řas dosahuje 50 - 60% výživnosti živočišné potravy, která se pohybuje kolem 80%. Možné vysvětlení konzumace řas spočívá v tom, že doba potřebná k jejich shánění je mnohem nižší, takže celková energetická bilance je nakonec kladná. Plotice během sezóny střídá litorál a pelagiál, ouklej obývá po celou sezónu pelagiálu. K překrytí habitatu dochází nejčastěji na jaře a nejméně na podzim, naopak potravní překrytí je nejmenší na jaře a s postupující sezónou se zvětšuje. Díky tomu, že se živí stejnou potravou každá na jiném místě, dochází k omezení potravního překryvu (Vollestad, 1985), a to především díky sezónní migraci plotice mezi litorálem a pelagiálem.

2. 2. 3 Predace

Mnoho druhů ryb využívá různé typy antipredačního chování. Jedním z nejčastějších způsobů, kterým ryby snižují nebezpečí predace je využívání různých typů habitatu jako úkrytu před predátory (Maciej et al., 2006). Ke strategiím vedoucím k omezení predace patří také tvorba hejn (Wysujack, 2005), případně využití tzv. *anti-predačního okna*, kterým se označuje chvíle se sníženou aktivitou predátorů (Clark & Levi, 1988). Některé práce (Okun & Mehner, 2005; Maciej et al. 2006) naznačují, že ryby mohou svou prostorovou distribuci řídit více v závislosti na predacním tlaku než podle dostupnosti potravy: přestože může být v pelagiálu výrazně více dostupné potravy než v litorálu, tak pokud je v pelagiálu vysoký predacní tlak, ryby se stáhnou do litorálu i za cenu dočasného hladovění. Proto nelze vliv predace na chování ryb opomenout, i když je má práce zaměřena primárně na potravní chování. Naopak i migrace piscivorních ryb může být řízena migrací jejich kořistí (Koed et al., 2000). Telemetrická studie na candátovi obecném *Sander lucioperca* ukázal sezónní migraci za kořistí: na podzim se candáti přemísťovali po proudu, čímž pravděpodobně kopírovali sezónní pohyby jejich hlavní kořisti - oukleje obecné a plotice obecné (Koed et al., 2000).

Vzhledem k tomu, že predací jsou nejvíce ohroženy juvenilní stádia ryb, tak u nich také můžeme nejlépe pozorovat antipredační chování. Během periody zvýšené aktivity predátorů se juvenilní a menší ryby přesouvají do mělkých litorálních oblastí (Schlosser 1988, Slavík & Bartoš, 2000) s velmi strukturovanými habitaty, které využívají jako úkryt před predátory (Hanych et al., 1983). Tyto strukturované habitaty predátorům znesnadňují setkání s potravou, hůře se jim zde kontroluje načasování a způsob střetnutí se s kořistí. Navíc vyšší teploty a vysoká míra okysličenosti vody, které jsou častější ve stojatých nebo mělkých vodách, mohou také zafungovat jako jistá bariéra proti predátorům, jenž takovéto podmínky snášejí hůře než larvy a juvenilové (Kaufmann & Wieser, 1992). Potencionální úspěch predátorů dále klesá s narůstající intenzitou světla (Cerri, 1983). Proto juvenilní ryby čekají na soumrak, kdy už je reakční vzdálenost piscivorních predátorů značně zkrácena, aby mohly vyrazit do pelagiálu za potravou. Predace tedy může značně ovlivnit rozhodnutí jedince, jestli migrovat nebo ne. Potvrdilo se to například při výzkumu na nádrži Římov, kde bylo za rozbřesku pozorováno hromadné přemístění juvenilů oukleje obecné *Alburnus alburnus* a plotice obecné *Rutilus rutilus* z pelagiálu, kde se krmily, ke břehům jako obrana před predací (Muška, 2013).

3. Potravní migrace

Charakteristika potravní migrace je vysoce variabilní mezi různými taxonomickými skupinami ryb, často se mění také v průběhu ontogenetického vývoje. Zásadním důvodem potravních migrací ve sladkých vodách jsou výkyvy v produkci, ryby potravními migracemi reagují na prostorově dočasné změny v produktivitě společenstva (Lucas & Baras, 2001). Dá se říci, že spíše než o jednorázové zlepšení příjmu potravy, se při potravních migracích jedná o celkovou dlouhodobou optimalizaci růstu a vývoje, skrz dostatečný příjem energie, tedy je to snaha o celkové zlepšení fitness. Takové chování může být dále podpořeno snahou o snížení kompetice o potravu, nalezení teplotně optimálního prostředí pro růst a eliminací nadbytečných výdajů energie, omezením predace, případně dalšími faktory (Lucas & Baras, 2001).

V následující části textu jsem se zaměřila na denní a sezónní migrace ryb související s nabídkou potravních zdrojů. Jelikož lze pozorovat základní odlišnosti mezi prostorovými přesuny v rámci tekoucích a stojatých vod, rozdělila jsem je takto i v této kapitole.

3. 1 Stojaté vody

Pro ryby žijící v jezeře či nádrži jsou denní migrace obvyklou součástí diurnálních pohybů, a ve většině případů ryby kopírují pohyb své planktoní kořisti (Brett, 1971). Ve stojatých vodách probíhají potravní migrace ve vertikálním (Vašek et al., 2008) a horizontálním směru (Kubečka, 1993; Říha et al., 2014).

3. 1. 1 Juvenilní ryby

Denní pohyby juvenilních ryb ve stojatých vodách jsou poměrně dobře zdokumentovány (Copp & Jurajda, 1993). U juvenilních a menších zooplanktonofágních ryb je migrace ve stojatých vodách řízena především dostupností potravy a predací (Maciej et al., 2006). Obecně se dá říci, že se juvenilní ryby ve stojatých vodách přes den zdržují v zárostech vyšších vodních rostlin případně popadaných stromů nebo jinak strukturovaném litorálu (Maciej et al., 2006). Pobřežní litorální zóny jezer a nádrží jsou sice prostorově mnohem omezenější než homogenní pelagiál, ale také jsou mnohem komplexnější a produktivnější, poskytují celou škálu habitatů, od čehož se odvíjí míra heterogenity a množství ryb v litorálu (Winfield, 2004). Litorál je také relativně bezpečné místo pro tření i pro vývoj juvenilů (Duncan & Kubečka, 1995).

Zde je potřeba upozornit, že lze nalézt výrazné rozdíly mezi strukturovaným a nestrukturovaným litorálním habitatem. Ve strukturovaném litorálu nacházejí ryby vhodný úkryt před predátory, kteří se zde hůře orientují a pomaleji pohybují, ale zároveň je v takovém habitatu i

menší množství zooplanktonu jako potravy (Maciej et al., 2006). Naopak v nestrukturovaném litorálu se zooplankton může vyskytovat ve větším množství než v pelagiálu, ale zároveň i dravci zde v zásadě nejsou nijak omezeni ve své aktivitě, což zvyšuje nebezpečí predace a takovýto habitat neposkytuje dostatečný úkryt. Za soumraku a v průběhu noci, kdy jsou možnosti vizuálních predátorů ulovit kořist značně limitovány (Cerri, 1983), se juvenilní ryby přesouvají do pelagiálu s vyšší nabídkou potravy (Maciej et al., 2006). Tím se právě diemetrálně odlišují jezera od nádrží vytvořených v hlubokých údolích, u nás poměrně častých, kde je litorál minimálně vyvinut a přítomnost makrofyt je minimální. Z tohoto důvodu se v nádržích, jako je Římov, kde je nedostatek bezpečných litorálních oblastí pro juvenilny, vyskytuje většina tohoročních ryb den spíše v hlubších sublitorálních vodách a k hladině se vydává za soumraku (Říha et al., 2014). Jako jistá náhrada strukturovaných litorálních habitatů může sloužit mírně se svažující suťové pobřeží.

Malé a středně velké ryby (subadultní ryby) se pelagiálu vyhýbají přes den, tráví v něm především noc. Ovšem například výsledky studie Kratochvíla et al. (2014) ukázaly, že množství ryb bylo v noci vyšší ve všech pobřežních habitatech. Což příliš neodpovídá předpokladu, že malé ryby tráví v litorálu den a noc migrují do pelagiálu, jak předpokládá např. Maciej et al. (2006). Zvýšené množství tohoročních ryb bylo nejspíš dáno jejich krepuskulárními nebo nočními pohyby do litorálu.

Též Říhův et al. (2014) výzkum na přehradě Římově ukázal, že pohyby především subadultních ryb jsou mnohem složitější, než se předpokládalo. V Říhově et al. (2014) studii dominovala plotice obecná *Rutilus rutilus*, ouklej obecná *Alburnus alburnus* a cejn velký *Abramis brama*. Předpoklad, že tyto ryby nalezneme přes den ve strukturovaném litorálu s popadanými stromy, byl naplněn pouze u subadultní (věk 1-3) plotice, její početnost byla ovšem v litorálu nižší ve dne než v noci (Říha et al., 2014). Přesto byly juvenilní plotice během noci nejpočetnějším druhem v litorálu nádrže. Přes den se plotice zcela vyhýbala pelagiálu, menší část její populace byla zaznamenána v litorálu, větší část populace tráví den v sublitorálu jako i subadultní okouni říční *Perca fluviatilis* a ježdíci obecní *Gymnocephalus cernua*, kteří se na noc přesouvají z hlubší bentické sublitorální zóny (Říha et al., 2014) do litorálu, tedy migrují vertikálně. Pouze tohoroční ouklej a hrouzek obecný *Gobio gobio* mají jasnou preferenci nestrukturovaného litorálu během dne. Ouklej je v zásadě jediný typický horizontální migrant (Jůza et al., 2008), který tráví den v litorálu a noc v pelagiálu. Ovšem Říha et al. (2014) naopak ouklej i cejnu velkého našel v litorálu přes den jen vyjimečně, vyšší hustota těchto dvou druhů byla v litorálu během noci. Oukleje bylo v noci nejvíce v pelagiálu, a cejn velký byl nalezen stejnoměrně v obou habitatech. Kratochvíl (2014) se domnívá, že ouklej je v zásadě vytlačena z nestrukturovaného litorálu okounem, který se se soumrakem přesouvá do litorálu za potravou, a tak ouklej raději před případnou potravou

kompeticí migruje do pelagiálu (Kratochvíl et al., 2014). To se dá shrnout tak, že v případě nestrukturovaného litorálu tráví většina juvenilních ryb den v sublitorálu, a se soumrakem vertikálně migruje do litorálu za potravou, výjimku tvoří ouklej která migruje horizontálně a den tráví typicky v litorálu a noc v pelagiálu. U strukturovaného litorálu platí spíše obecná představa, že zde juvenilové tráví den a v pelagiálu noc.

3. 1. 2 Dospělci

U dospělých ryb je zdokumentována migrace v opačném směru než u juvenilů, dospělci se obvykle přes den zdržují v pelagiálu a za soumraku migrují do litorálu, kde zůstávají přes noc. Toto chování lze pozorovat u dospělých ryb v řekách (Kubečka & Duncan, 1998), jezerech (Jacobsen et al., 2004) i nádržích (Kubečka, 1993). Takovéto chování má několik možných vysvětlení. Někteří autoři předpokládají, že takovýto prostorový přesun je reakcí na piscivorní predátory, lovící v noci ve vodách pelagiálu (Jacobsen et al., 2004). Další možností je změna potravního habitatu či potravní aktivity. Změny potravního habitatu byly prokázány u cejna velkého *Abramis brama* v jezeře Constance ve Švýcarsku, kde se cejn přes den zaměřuje na zooplankton v pelagiálu, ale na noc se přesune do litorálu, kde konzumuje bentické bezobratlé (Schulz & Berg, 1987). Změna aktivity byla zaznamenána u ryb s převážně noční potravní aktivitou (Schulz & Berg, 1987), nebo naopak pro ryby, které loví potravu přes den a přes noc se ukrývají v litorálu (Zamora & Moreno-Amich, 2002).

Kubečka (1993) přinesl několik důkazů, že v období mimo tření mnoho druhů ryb, obývajících hluboká jezera palearktu, tráví den v otevřené vodě a na noc migruje k pobřeží. Takovýto přesun zaznamenal například u plotice obecné, oukleje obecné a cejna velkého. Hustota ryb v litorálu byla přes noc 17x větší než přes den (Římov). Dominantními druhy vyskytujícími se ve volné vodě Římova (cejn velký *Abramis brama*, okoun říční *Perca fluviatilis* a plotice *Rutilus rutilus*) (Vašek et al., 2008) jsou prokázány horizontálními migranty jak ve stojatých tak i v tekoucích vodách (Jacobsen et al., 2004). Jsou to hlavně zooplanktonovorní diurnálně se krmící ryby. Vzhledem k minimálně strukturovanému litorálu v nádržích (Říha et al., 2014) je jejich migrace k břehu jen stěží z důvodu shánění potravy, což je jinak v jezerech běžné (Schulz & Berg, 1987). I když i v jezerech se největší zooplankton zdržuje uprostřed pelagiálu, kde planktonofágním rybám hrozí velké nebezpečí ze strany piscivorních predátorů. Některé studie se zaměřily na to, jak často se ryby odváží migrovat do středu jezera za hojnější potravou. Podle Gauthier & Boisclaira (1977) ryby migrující do středu jezera rostou výrazně rychleji. Autoři článku považují za pravé ryby jezerního pelagiálu síha severního *Coregonus lavaretus*, korušku severní *Osmerus eperlanus*, síha

malého *Coregonus albula*; ouklej obecnou *Alburnus alburnus*, plotici obecnou *Rutilus rutilus*. Podle Gaudreaum & Boisclair (1998) jsou migrace ke středu jezera značně individuální a nepravidelné. Při výzkumu na dvou kanadských jezerech pomocí akustické techniky byl (Gaudreaum & Boisclair, 1998) dokázán opačný směr migrace, což vysvětlili přítomností piscivorních predátorů v jezerech. V dalších dvou jiných jezerech, také s piscivorními predátory, však zaznamenali největší relativní hustotu ryb v pelagiálu během dne. Gliwicz & Jachner (1992) vysvětlují, že noční migrace ke břehům se mohou vyskytovat i při absenci predátorů, a korespondují s adaptivním chováním, které je řízeno takzvaným "duchem predace" (jev kdy sice ve stojaté vodě nejsou přítomni žádní piscivorní predátoři, ale menší ryby stejně tráví den v bezpečných vodách mimo pelagiál, nejspíš z důvodu silně zakódované úkrytové migrace).

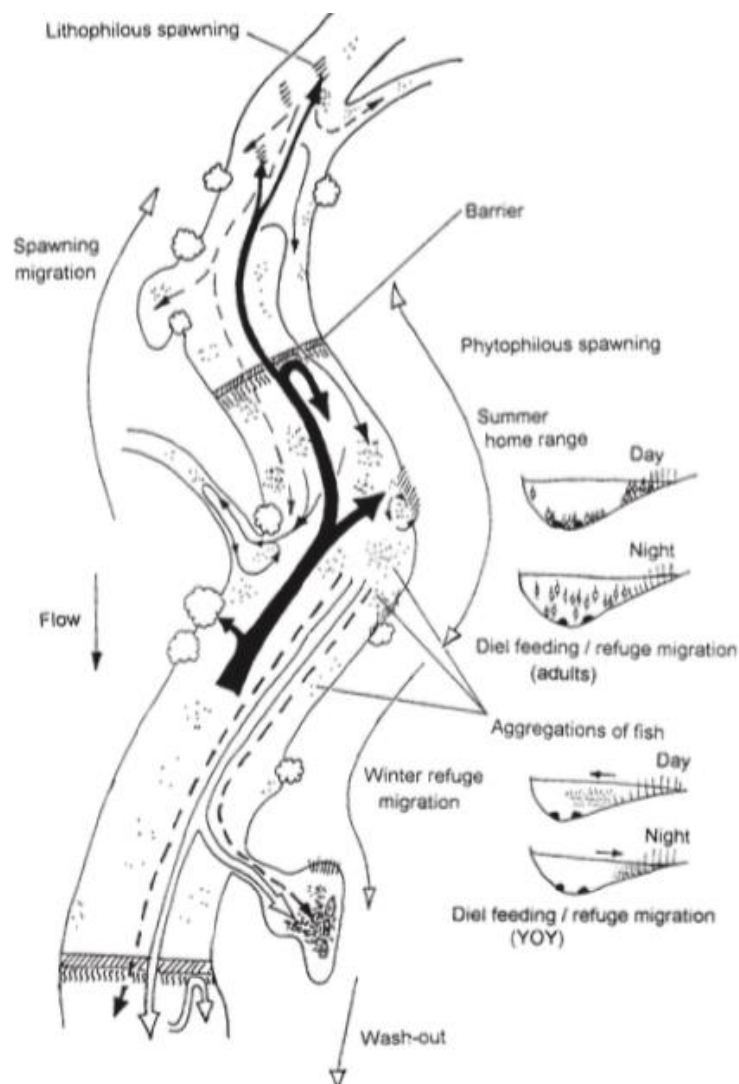
Ukázalo se že, denní horizontální migrace dospělých ryb jsou hlavním důvodem změny rybí biomasy mezi pobřežím a volnou vodou na Římově (Vašek et al., 2008). Ovšem také se ukázalo, že ne všechny ryby migrují na noc do litorálu, část populace (residenti) tráví v pelagiálu i noc. Částečná migrace byla potvrzena u cejna velkého *Abramis brama* a plotice *Rutilus rutilus*, zatímco u okouna říčního *Perca fluviatilis* a oukleje obecné *Alburnus alburnus* se zdá, že migruje valná většina populace. I přes statickou část populace, změny v biomase mezi litorálem a pelagiálem byly během dne v zásadě inverzní, a to se změnou velikostního složení ryb jasně ilustruje denní horizontální migrace. Vašek et al. (2008) se snažil objasnit smysl této částečné horizontální migrace. Na Římově není predace pro dospělé velké ryby tak zásadním faktorem, a proto není důvodem k úkrytové migraci. Taktéž vzhledem k minimálně strukturovanému litorálu je stěžejším důvodem migrace ke břehu schánění potravy. Migrace části populace cejna a plotice ke břehu nemá žádný jasný smysl, dokonce se zdá, že proti rezidentům je to zbytečný výdej energie navíc (Vašek et al., 2008). Je možné, že jde o geneticky zakódované chování z řeky, kde má taková noční migrace smysl (Sih et al., 2004). V případě okouna, který se zcela řídí zrakem, je migrace na noc do litorálu nejspíš strategie, jak ušetřit energii v době omezeného krmení (Čech et al., 2009). Schulze et al. (2006) pozoroval denní horizontální migrace menších dospělců oukleje, kteří setrvali přes den blíže břehů z důvodu ohrožení ze strany piscivorních predátorů a na noc se přesouvali do pelagiálu (Schulze et al., 2006). Během stmívání jsou juvenilní kaprovité ryby v pelagiálu stále ještě schopny najít potravu, ale aktivita predátorů je kvůli nedostatku světla již značně omezena (De Robertis et al., 2003).

V jezerním prostředí mnoho pelagických ryb během letní růstové sezóny denně migruje mezi teplou mělkou vodou a hlubokou studenou vodou. Může to mít různé důvody: ryby sledují pohyb své kořisti tedy především zooplanktonu nebo se vyhýbají predátorům. Toto jsou základní

důvody, proč si ryby osvojily denní vertikální migrace, ale ta přináší i další výhody: v teplé vodě je trávení potravy efektivnější a rychlejší, naopak odpočinkem v chladnější vodě se nejlépe eliminují zbytečné výdaje energie (Lucas & Baras, 2001). S tím ale příliš nesouhlasí Vaškova et al. (2008) studie, která zkoumala prostorové i potravní využití pelagiálu (především hlubokých eutrofních nádrží - Římov) běžnými kaprovitými rybami. V nádrži byly dominantní 3 druhy: plotice obecná *Rutilus rutilus* (tvořila 43%), ouklej obecná *Alburnus alburnus* (40%), cejn velkého *Abramis brama* (6%), většinou se jednalo o velké jedince. Na jaře a na podzim (teploty pod 13°C) bylo množství ryb v pelagiálu oproti létu výrazně nižší, naopak v letním období, se zvýšenou teplotou (17–22°C) se většina ryb zdžovala v pelagiálu. Zároveň s roustoucí teplotou roste i aktivita ryb a míra jejich využívání pelagiálu. V té době dosahuje maxima příjem potravy rybami a tedy i jejich růst. Během růstové sezóny využívají pelagické ryby téměř výhradně prvních 5 m vodního sloupce jak během dne tak i během noci. To by mohlo souviset s letní stratifikací, ovšem i v říjnu kdy je stratifikace minimální, bylo také nalezeno nejvíce ryb do 5 m hloubky. Je zde pravděpodobně několik důvodů preference epilimnia kaprovitými rybami: 1. kaprovité ryby mají relativně vysoká teplotní optima. 2. hlubší vody budou v takových nádržích především v létě hypoxické, 3. planktonofágní ryby na Římově se krmí především během dne a při západu (Vašek & Kubecka; 2004), což naznačuje význam světla pro krmení ryb. 4. jsou tam, kde mají nejvíce potravy, tedy zooplanktonu – populace *Dafnií sp.* je konkrétně na Římově prostorově stabilní a tedy ryby za ní nemusí vertikálně migrovat (Sedá et al. 2007). Z toho by se, ale dalo předpokládat, že pokud by zooplankton diurnálně vertikálně migroval, migrovaly by během dne vertikálně i kaprovité ryby. Tedy pro dospělé ryby je potrava rozhodující faktor při pohybových aktivitách.

3. 2 Tekoucí vody

V tekoucích vodách se obvykle nejvíce ryb zdržuje u hladiny a u břehu - kopírují svým pohybem tvar břehu, kde jsou místa s nejvyšší produkcí a teplotou (Bayley, 1995). Obecně je známo, že aktivita kaprovitých ryb v tekoucích vodách je nejvyšší za soumraku, rozbřesku a v noci (Baade & Fredrich, 1998), a nejnižší během dne (Allouche et al., 1999). Diurnální aktivita může být samozřejmě také ovlivněna lokálními podmínkami (Baade & Fredrich, 1998).



Obr. 2 Schéma migrací ryb v řece (Lucas & Baras, 2001), přerušované čáry značí migraci juvenilů, černě vybarvené čáry značí třecí migraci, a prázdné úkrytovou migraci.

3. 2. 1 Juvenilní ryby

Říční ryby vykazují značné ontogenetické rozdíly v migračním chování, hlavně vliv proudu na ryby se může měnit, vzhledem k závislosti lokomoční aktivity na velikosti těla a schopnosti ulovení kořisti (Lucas & Baras, 2001). Velikost a věkové stádium, od kterého začne ryba denně migrovat, opustí bezpečný břehový habitat a vydá se do "nebezpečnějších", ale na potravu bohatších otevřených vod, je otázka aktuálního tlaku prostředí. Podle rozsahu velikostně závislé zimní mortality musí ryby dosáhnout s koncem sezóny dostatečné velikosti. Pokud je zimní úmrtnost vysoká, zahajují ryby letní migrace dříve, aby měly vyšší příjem potravy a dosáhly rychlejšího růstu (Schindler, 1999). Flore & Keckies (1998) podali důkaz, že juvenilní jedinci

ostroretky stěhovavé *Chondrostoma nasus* nejsou schopní ulovit proplouvající kořist při rychlosti proudění vyšší, než je jejich kritická pohybová rychlost. Nejspíš z tohoto důvodu se drží larvy parmy obecné *Barbus barbus*, jelce tlouště *Leuciscus cephalus*, jelce proudníka *Leuciscus leuciscus* a ostroretky stěhovavé *Chondrostoma nasus* u břehu jak přes den tak i přes noc, ovšem s narůstající velikostí stávají čím dál tím více nezávislejší na pobřežním habitatu (Baras & Nindaba, 1999 a,b). Čím větší jsou juvenilní ryby, tím dříve se večer odváží vyrazit do pelagiálu a tím později se ráno navrací do litorálu.

Sandres (1992) ukázal, že v noci byly v pobřežních oblastech úlovky mnohem vyšší než přes den. Bylo to spojeno s migrací juvenilů z volné vody do pobřežních vod se západem slunce. S tím souhlasí i výzkum na potěru plotice obecné *Rutilus rutilus* a jelce tlouště *Leuciscus cephalus* v řece Great Ouse, jejich potěr se krmí nepřetržitě celý den i noc, ale v noci ho bylo nachytáno méně, protože část potěru na noc migruje do zarostlých břehů, kde je sice méně potravy, ale také méně predátorů (Garner, 1996). Naopak Copp (1990) vykládá přesuny juvenilních plotic (v řece Rhoně) z hlubších zarostlých vod do mělčích otevřených vod jako potřebu chránit se před predací. Stejný přesun ryb ke břehům během noci byl dokázán pro tohoroční ryby i Coppem & Jurajdou (1993), ti pozorovali dva úseky břehu (jeden kamenitý a druhý písčítý) v různých částech dne. Se soumrakem množství plotic obecných *Rutilus rutilus* a hrozků běloploutvých *Gobio albipinnatus* klesal u kamenitého břehu a naopak jejich počet narůstal u břehu písčitého. Autoři se domnívají se, že se jedná o ochranu před predací, jelikož se v místě kamenitého břehu se přes noc vyskytoval prokazatelně vyšší počet piscivorních ryb.

Při výzkumu na rybích přechodech na řece Labi bylo prokázáno, že kromě jarní třecí migrace se v řekách koná i podobně významná migrace juvenilů na konci léta a na podzim, a to za účelem nalezení místa s bohatšími potravními zdroji (Prchalová et al., 2011). Hlavní migrující druhy, které byly zaznamenány v této studii, byly ouklej obecná *Alburnus alburnus*, plotice obecná *Rutilus rutilus*, parma obecná *Barbus barbus*, jelec proudník *Leuciscus leuciscus*, ostroretka stěhovavá *Chondrostoma nasus* a okoun říční *Perca fluviatilis*. Dále bylo vypořádáno, že tyto druhy většinou tvoří jednodruhová hejna a v rámci druhu ještě tvoří hejna podle věkových kohort jako ochranu před predací. Migranti byly především juvenilové a subadultní ryby (ve věkovém rozmezí 0 až 2+). Z toho se dá vyvodit, že po období jarní třecí migrace přichází období (červen-červenec), kdy jsou migrace ryb omezeny pouze na lokální pohyby a pak v srpnu začnou migrace juvenilních a subadultních ryb za potravou, které v září a v říjnu plynule přejdou v přezimovací migrace.

3. 2. 2 Dospělci

Kubečka & Duncan (1998) sledovali v řece Shepperton Reach celkovou biomasu ryb (plotice obecná *Rutilus rutilus*, 43%; jelec proudník, *Leuciscus leuciscus*, 21%; hrouzek obecný, *Gobio gobio*, 17%; okoun říční, *Perca fluviatilis*, 7%; ježdík obecný, *Gymnocephalus cernuus*, 6% a další). Ve studii byla řeka rozdělena na čtyři úseky: litorál (do 0,5 m hloubky), hladinu (0-1 m hloubky), střední část vodního sloupce (1-2 m hloubky) a hlubokou vodu (2-3 m hloubky). Zjistili, že celkově a zvláště během noci byla nejvyšší rybí biomasa v litorálu a u hladiny. Rybí biomasa totiž značně narostla po setmění v litorálu a u hladiny a s rozbřeskem zase klesla. Ve střední části i v hluboké vodě byla rybí biomasa celkově nízká s mírným nárůstem během noci. Zajímavé rozdíly byly pozorovány mezi různými velikostními kohortami ryb. Velké starší ryby trávily den v hlubokých vodách a na noc stoupaly do střední hloubky nebo k hladině, protože se přesouvaly do lépe okysličené vody. Juvenilové se se soumrakem přesouvali z pelagiálu do litorálu. Tato studie přinesla tedy důkaz o vertikální a částečně i horizontální migraci ryb.

V říčním prostředí, mohou migrace větších juvenilů nebo dospělců zahrnovat i lineární složku. Clough & Ladle (1997) popsali pomocí vysílaček pravidelné přesuny jelce proudníka *Leuciscus leuciscus* během léta, mezi denním a nočním habitatem na řece Frome. V oblastech s delšími rozestupy mezi proudnými úseky a tůňemi (řeka Nidda) má parma obecná *Barbus barbus* lineární domácí okrsek o velikosti několik stovek metrů (Baras, 1992), přičemž denní pohyby jsou obvykle do vzdálenosti desítek metrů. Také u jiných říčních kaprovitých ryb již byly pozorovány přesuny mezi oddělenými oblastmi řeky během dne kvůli potravě. Výsledky sledování dospělců evropských kaprovitých ryb (cejn velký *Abramis brama* (Whelan, 1983), parma obecná *Barbus barbus* (Baras, 1992), jelec tloušť *Leuciscus cephalus* (Allouche et al., 1999), plotice obecná *Rutilus rutilus* (Baade & Fredrich, 1998) a jelce proudníka *Leuciscus leuciscus* (Clough & Ladle, 1997) naznačují, že se ryby pohybují v rámci letních domácích okrsků (obvykle cca 3 km), přičemž podstupují příležitostné přesuny na větší vzdálenosti, mimo své domácí okrsky.

U cejna velkého *Abramis brama* byly pozorovány rozmanité typy pohybů. Jednak byly pozorovány přesuny na delší vzdálenosti (10 km) proti proudu od jeho domácího okresku (Langford, 1981) a návrat Irským kanálem zpět (Caffrey et al., 1996) v pravidelných časových intervalech. Sledování cejna velkého *Abramis brama* v řekách Witham a Temže v Anglii naznačuje, že rozdílné oblasti řeky jsou cejnem využívány v rozdílných částech dne (Lyon & Lucas, 2002). Během dne (mezi 9:00-15:00 hodinou) se ryby seskupovaly v hejnech 150 m proti proudu od Gunthropova jezu, ovšem se soumrakem se hejno částečně nebo zcela rozpadlo, a ryby trávily noc

odděleně až do dalšího rozbřesku, kdy se hejno utvořilo opět na stejném místě. Po rozpadu hejna jednotlivci migrovali ještě dále proti proudu (až 5 km), kde trávili samostatně noc (21:00-4:00).

Cejni mají v řekách domácí okrsky lineárního tvaru, obvykle o velikosti 2,5 km, v některých případech až o rozloze 5 km (Langford et al., 1979; Langford, 1981; Caffrey et al., 1996). Ovšem je možné, že v současnosti mají cejni domácí okrsky menší než dříve, vzhledem k velkému množství jezů a dalších překážek. Malinin et al. (1990) zjistil, že populaci cejna lze rozdělit na dvě skupiny. První skupina je tvořena usedlejšími jedinci, kteří se během dne přesouvají maximálně na 2 km a jejichž potrava je tedy méně rozmanitá. Druhá skupina je aktivnější, migruje až na 5 km a má díky tomu rozmanitější a výživnější potravu (Malinin et al., 1990). Tato i další studie (Langford, 1981; Caffrey et al., 1996) ukazují, že cejn je minimálně přes léto schopný návratu do svého domácího okrsku (homing).

I další velká studie byla zaměřena na domácí okrsek a denní pohyby tentokrát ovšem u plotice obecné *Rutilus rutilus*, která dosahuje maxima aktivity při východu a západu slunce, což je nejspíš důvod, proč se studie, zaměřené na domácí okresek plotice Stott (1961) a Williams (1965) ve výsledcích o tolik odlišuje od studie Baade a Fredrich (1998). Stott a Williams totiž prováděli svůj výzkum v průběhu dne, kdy je aktivita plotice omezená, proto jim vyšla velikost domácího okrsku v rozmezí 75-200 m. Naopak Baade & Fredrich (1998) prováděli svůj výzkum, když aktivita plotice dosahuje maxima, tedy za východu a západu slunce a nejenže jim domácí okresek plotice vyšel celkově větší a zároveň rozlišili dvě velikosti domácích okrsků u každé plotice a tři typy plotic podle preference habitatu. První typ plotice tráví většinu času v klidných vodách slepých ramen řek, má velikost domácího okrsku menšího v rozmezí 30-120 m a většího v rozmezí 75-1035 m, na rozdíl od dalších typů setrvává na jednom místě i několik dní a noc tráví kousek mimo svůj malý okrsek migracemi. Druhý typ plotic tráví den v hlavním korytu řeky a na noc se přesouvají do slepých ramen, menší domácí okrsek má velikost 90-1350 m a větší 225-3820 m. Třetí typ plotice tráví většinu času v hlavním korytu řeky, kde se během dne přesouvá mezi několika oblíbenými místy, s velikostí domácích okrsků 20-845 m a 690-955 m.

Obecně se dá říci, že plotice preferuje klidná slepá ramena či oblast kolem břehů během noci a hlavní koryto řeky během dne, kdy je také více aktivnější (Hammer et al., 1994). Ovšem ukázalo se, že i když je plotice v hlavním korytu tak stejně dává přednost strukturovaným habitatům kolem břehů, a v nestrukturované otevřené vodě se vyskytovalo jen minimum plotic. Rozdíly ve velikosti domácích okrsků se dají interpretovat jako přizpůsobení se dostupnosti potravy. Pokud je ve slepých ramenech dostupnost potravy vyšší než v hlavním korytu řeky, plotici stačí jeden menší kompaktní okrsek, naopak plotice v hlavním korytu potřebují větší domácí

okrsky, které mohou tvořit oddělená místa krmení, mezi nimiž se plotice nepravidelně přesouvá během dne (Baade & Fredrich, 1998). I když jsou jasné vrcholy v krmení plotice ráno a večer, bylo prokázáno (Jamet et al., 1990), že dospělé plotice se krmí celý den.

U plotice byla též zdokumentována sezónní potravní migrace mezi stojatou a tekoucí vodou, jakou na příklad popsali L'Abée-Lund & Volestad (1987): zjistili, že plotice obecná migruje za potravou do malých přítoků jezera Arungen (Norsko). Zde se v průběhu května také vytírá a následně se vrací do jezera. Mnoho jedinců do přítoků migruje po 1-2 měsících znovu, a to zejména za zdroji potravy. Potravní nabídka jezera se skládá zejména z rostlinné potravy a detritu, a je tedy mnohem energeticky chudší než živočichy bohatá potrava v přítocích.

Pro migrující i nemigrující jedince je zima náročné období, a části populace ryb na podzim a v zimě migrují z mělkých jezer do blízkých toků. Taková migrace je velice energeticky náročná a z toho důvodu migruje jen část populace, a to především jedinci v dobré kondici, jelikož pro slabší jedince může být taková migrace letální (Skov et al., 2008). Paradoxním jeve je, že řece je na podzim horší dostupnost potravy (v zimě je už nekvalitní potrava i v jezeře) a nejspíš i větší kompetice. Proč se tedy plotice do řeky vydávají? V jezeře je výrazně vyšší nebezpečí predace oproti řece, a i když ryby migrací riskují nedostatek energie v nadcházejícím jaru, a tedy nemožnost se vytřířit, snížená predace pravděpodobně přináší větší výhody (Chapman et al., 2013).

Závěr

Tato práce je souhrnem současných znalostí o potravních migracích sladkovodních ryb, ve které jsem se zaměřila zejména na kaprovité ryby. Dostupnost potravy se ukázala jako jeden z nejzásadnějších faktorů, který ovlivňuje prostorovou distribuci a migrace ryb v mimoreprodukčním období, u dospělců ryb je dokonce prokazatelně nejzásadnějším faktorem minimálně během letní růstové sezóny. V práci jsou zohledněny i další faktory, kterými jsou ryby při migracích ovlivněny, jelikož mohou mít výrazný vliv na prostorový a časový průběh migrací. Z abiotických faktorů se jedná zejména o teplotu vody, délku světelného dne, průtok a kvalitu vody. Z biotických faktorů je nejdůležitějším faktorem predace, která značně ovlivňuje časový rozsah a prostorový směr migrací, a to zejména u juvenilních ryb, které jsou predací nejvíce ohrožené. Juvenilní ryby se vyhýbají predaci i za cenu dočasného hladovění. K nejvýraznějším migracím v rámci sezóny dochází v létě, při migracích ryb z jezer do řek a protiproudové migraci starších juvenilů koncem léta, do míst s vyšší nabídkou potravy. V průběhu dne dochází především k vertikálním a horizontálním migracím ryb, které se liší s věkovými stádii a druhem ryb. Vlivem zvýšeného predančního tlaku a nižším lokomočním schopnostem juvenilních ryb, dochází v řekách i stojatých vodách k migraci juvenilů zejména v horizontálním směru. U adultních ryb lze sledovat odlišnosti v potravních migracích v tekoucích a stojatých vodách. V řece tráví dospělé ryby noc v litorálu mimo proud kvůli odpočinku a na den migrují do pelagiálu za potravou. Ve stojatých vodách tráví dospělci většinu času v pelagiálu, kde případně sledují vertikální migraci zooplanktonu.

Seznam citované literatury

- Allan, J.D. & Russek, E. (1985). The quantification of stream drift. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 210-215.
- Allouche, S., Thévenet, A. & Gaudin, P. (1999). Habitat use by chub (*Leuciscus cephalus* L. 1766) in a large river, the French Upper Rhone, as determined by radiotelemetry. *Archiv für Hydrobiologie*, **145**, 219–236.
- Baglinière, J. L., Maisse, G., Le Bail, P. Y. & Prévost, E. (1987). Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France): les géniteurs migrants. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata*, **8**, 201–215.
- Baade, U. & Fredrich, F. (1998). Movement and the pattern of activity of the roach in the River Spree, Germany. *Journal of Fish Biology*, **52**, 1165–1174.
- Baras, E. (1992). Étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Cahiers d'Ethologie*, **12**, 125–442.
- Baras, E. (1995). An improved electrofishing methodology for the assessment of habitat use by young-of-the-year fishes. *Archiv für Hydrobiologie*, **134**, 403–415.
- Baras, E. & Nindaba, J. (1999a). Seasonal and diel utilisation of inshore microhabitats by larvae and juveniles of *Leuciscus cephalus* and *Leuciscus leuciscus*. *Environmental Biology of Fishes*, **56**, 183–197.
- Baras, E. & Nindaba, J. (1999b). Diel dynamics of habitat use by riverine young-of-the-year *Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae). *Archiv für Hydrobiologie*, **146**, 431–448.
- Bayley, P. B. (1995). Understanding large river-floodplain ecosystems. *BioScience*, **45**, 153–158.
- Benfield, M. C. & Minello, T. J. (1996). Relative effects of turbidity and light intensity on reactive distance and feeding of an estuarine fish. *Environmental Biology of Fishes*, **46**, 211–216.
- Biette, R. M. & Geen, G. H. (1980). Growth of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under constant and cyclic temperatures in relation to live zooplankton ration size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 203–210.
- Bogacka-Kapusta, E. & Kapusta, A. (2007). The diet of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and bleak, *Alburnus alburnus* (L.) larvae and fry in the shallow littoral zone of a heated lake. *Archives of Polish Fisheries (Poland) / Archiwum Rybactwa Polskiego*, **15**, 401.

- Bogacka-Kapusta, E. & Kapusta, A. (2014). Does diet overlap among larval and 0+ fish species decrease with ontogenetic development? *Archives of Polish Fisheries/Archiwum Rybactwa Polskiego*, **22**, 221-228.
- Bond, C. E (1966). *Biology of Fishes*, 2nd ed., (Saunders), pp. 599-605.
- Brett, J. R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **28**, 409–415.
- Brown, D. J. A. (1979). The distribution and growth of juvenile cyprinid fishes in rivers receiving power station cooling water discharges. *Proceedings of the First British Freshwater Fisheries Conference, University of Liverpool*, pp. 217–229.
- Brown, R. S. & Mackay, C. (1995). Spawning ecology of cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in the Ram River, Alberta. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 983–992.
- Bruning, A., Holker, F. & Wolter, C. (2011). Artificial light at night: implications for early life stages development in four temperate freshwater fish species. *Aquatic Sciences*, **73**, 143-152.
- Caffrey, J. M., Conneely, J. J. & Connolly, B. (1996). Radio telemetric determination of bream (*Abramis brama* L.) movement in Irish canals. In Baras, E. & J. C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry*. University of Liège, Belgium: 59–65.
- Cerri, D. R. (1983). The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: factors that influence prey risk. *Animal Behaviour*, **31**, 736–742.
- Chapman, B.B., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L. A., Bronmark, C., Ronmark, C. & Skov, C. (2012). Partial migration in fishes: Causes and consequences. *Journal of Fish Biology*, **81**, 456–478.
- Chapman, B. B., Eriksen, A., Baktoft, H., Brodersen J., Nilsson A., Hulthen K., Bronmark Ch., Hansson L.-A., Gronkjaer P., Skov Ch. (2013). A foraging cost of migration for a partially migratory cyprinid fish. *Plos One* [online], **8**.
- Clough, S. & Ladle, M. (1997). Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *Journal of Fish Biology*, **50**, 1117–1119.
- Copp, G. H. (1990). Shifts in the microhabitat of larval and juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) in a flood- plain channel. *Journal of Fish Biology*, **36**, 683–692.

- Copp, G. H. (1997). Importance of marinas and off-channel waters bodies as refuges for young fishes in a regulated river. *Regulated Rivers: Research and Management*, **13**, 303–307.
- Copp, G. H. & Jurajda, P. (1993). Do small riverine fish move inshore at night? *Journal of Fish Biology*, **43**, 229–241.
- Cowx, I. G. (1991). The use of angler catch data to examine potential fishery management problems in the lower reaches of the River Trent, England. *Catch Effort Sampling Strategies* (ed. I. G. Cowx), pp. 154–165. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Crook, D. A., (2004:). Is the home range concept compatible with the movements of two species of lowland river fish? *Journal of Animal Ecology*, **73**, 353-366.
- Čech, M., Peterka, J., Říha, M., Jůza, T. & Kubečka, J. (2009). Distribution of egg strands of perch (*Perca fluviatilis* L.) with respect to depth and spawning substrate. *Hydrobiologia*, **630**, 105–114.
- De Robertis, A., Ryer, C., Veloza, A. & Brodeur, R. (2003). Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 1517–1526.
- Diana, J. S. (1984). The growth of largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede), under constant and fluctuating temperatures. *Journal of Fish Biology*, **24**, 165–172.
- Duncan, A & Kubečka, J. (1993). Hydroacoustic methods of fish surveys. *Research and Development Note*, **196**. National Rivers Authority, Bristol, UK.
- Duncan, A. & J. Kubečka, 1995. Land water ecotone effects in reservoirs on the fish fauna. *Hydrobiologia*, **303**, 11–30.
- Flore, L. & Keckeis, H. (1998). The effect of water current on foraging behaviour of a rheophilic cyprinid, *Chondrostoma nasus* (L.), during ontogeny: evidence of a trade-off between energetic gain and swimming costs. *Regulated Rivers: Research and Management*, **14**, 141–154.
- Garner, P. (1996). Diel behaviour of juvenile 0-group fishes in a regulated river: the Great Ouse, England. *Ecology of Freshwater Fish*, **5**, 175–182.
- Gaudreau, N. & Boisclair, D. (1998). The influence of spatial heterogeneity on the study of fish horizontal daily migration. *Fisheries Research*, **35**, 65–73.
- Gerking, S. D. (1953). Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes. *Ecology*, **34**, 347–365.

- Gliwicz, Z. M. & Jachner, A. (1992). Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present. *Archiv für Hydrobiologie*, **124**, 385–410.
- Gowan, C., Young, M. K., Faush, K. & Riley, S. (1994). Restricted movements in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 2626–2637.
- Gross, M. R. (1987). Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 14–25.
- Gross, M. R. (1991). Evolution of alternative reproductive strategies: frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **332**, 59–66.
- Hall, D. J., Werner, E. E., Gilliam, J. F., Mittelbach, G. G., Howard, D. & Doner, C. G. (1979). Diel foraging behaviour and prey selection in the golden shiner (*Notemigonus chrysoleucas*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **36**, 1029–1039.
- Hammer, C., Temming, A. & Schubert, H. J. (1994). Diurnal variations in swimming activity of *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) in group under tank conditions. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, **79**, 385–396.
- Hanych, D. A., Roos, M. R., Magnien, R. E. & Suggars, A. L. (1983). Nocturnal inshore movement of the mimic shiner (*Notropis volucellus*): a possible predator avoidance behaviour. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**, 888–894.
- Harvey, B. C. (1987). Susceptibility of young-of-the-year fishes to downstream displacement by flooding. *Transactions of the American Fisheries Society*, **116**, 851–855.
- Heape, W. (1931). *Emigration, Migration and Nomadism*. Heffer, Cambridge.
- Hendry, K., Tinsdall, M. & White, K. N. (1994). Restoration of the fishery of a redeveloped freshwater dock. *Rehabilitation of Freshwater Fisheries* (ed. I. G. Cowx), pp. 467–479. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Horký, P., Slavík, O., Bartoš, L., Kolářová, J. & Randák, T. (2006). The effect of the moon phase and seasonality on the behaviour of pikeperch in the Elbe River. *Folia Zoologica*, **55**, 411–417.
- Houde, E. D. (1969). Sustained swimming ability of larvae of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26**, 1647–1659.

- Jacobsen, L., Berg, S., Jepsen, N., & Skov, C. (2004). Does roach behaviour differ between shallow lakes of different environmental state? *Journal of Fish Biology*, **65**, 135–147.
- Jamet, J. L., Gres, P., Laire, N., Lassere, G. (1990). Diel feeding cycle of roach (*Rutilus rutilus*, L.) in eutrophic Lake Aydat (Massiv Central, France). *Archiv fur Hydrobiologie*, **118**, 371-382.
- Jankauskiene, R.; Jenciute, A. (2007). Diurnal feeding rhythm of the bleak (*Alburnus alburnus* L.) fry (0+). *Ekologija*, **53**(4), 44-51.
- Jonsson, N. (1991). Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **66**, 20–35.
- Jordan, D. R. & Wortley, J. S. (1985). Sampling strategy related to fish distribution, with particular reference to the Norfolk Broads. *Journal of Fish Biology*, **27** (Suppl. A), 163–173.
- Jůza, T., Vašek, M., Kratochvíl, M., Blabolil, P., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Kratochvíl, M., Peterka, J., Kubečka, J., Matěna, J., Vašek, M., Vánčková, I. & Sedďa, J. (2008). Diet of larvae and juvenile perch, *Perca fluviatilis* performing diel vertical migrations in a deep reservoir. *Folia Zoologica*, **57**, 313–323.
- Kaufmann, E. & Wieser, W. (1992). Influence of temperature and ambient oxygen on the swimming energetics of cyprinid larvae and juveniles. *Environmental Biology of Fishes*, **33**, 87–95.
- Koed, A., Mejlhede, P., Balleby, K. & Aarestrup, K. (2000). Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river. *Journal of Fish Biology*, **57**, 1266–1279.
- Kramer, D. L. & Chapman M. R. (1999). Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes*, **55**, 65-79.
- Kratochvíl, M., Vašek, M., Peterka, J., Draštík, V., Čech, M., Jůza, T., Muška, M., Matěna, J., Kubečka, J. (2014). Towards a better understanding of small scale distribution of littoral age-0 fish in a deep-valley reservoir: day or night surveys? *Hydrobiologia*, **728**, 125–139.
- Kubecka, J. (1993). Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining. *Aquaculture and Fisheries Management*, **24**, 685–689.
- Kubečka, J. & Duncan, A. (1998). Diurnal changes of fish behaviour in a lowland river monitored by a dualbeam echosounder. *Fisheries Research*, **35**, 55–63.
- Kulíšková, P., Horký, P., Slavík, O. & Jones, J. I. (2009). Factors influencing movement behaviour and home range size in ide *Leuciscus idus*. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1269–1279.

L'Abée-Lund, J. H. & Vøllestad, L. A. (1987). Feeding migration of roach *Rutilus rutilus* in Lake Årungen, Norway. *Journal of Fish Biology*, **30**, 349–355.

Langford, T. E., (1981). The movement and distribution of sonictagged coarse fish in two British rivers in relation to power station cooling-water outfalls. In Lang, F. M. (ed.), *Proceedings of the 3rd International Conference on Biotelemetry University of Wyoming*: 197–232.

Lelek, A. & Libosvářský, J. (1960). Výskyt ryb na rybím přechodu na řece Dyji při Břeclavi (The occurrence of fish in a fish ladder in Dyje River near Breclav). *Folia Zoologica*, **9**, 293–308.

Lucas, M. C. & Baras, E (2001). Migration of fresh waters fishes. Oxford: Blackwell Science Ltd.

Lyons, J., Lucas, M. C. (2002). The combined use of acoustic tracking and echosounding to investigate the movement and distribution of common bream (*Abramis brama*) in the River Trent, England. *Hydrobiologia*, **48**, 265–273.

Maciej, G., Slon, Z., J. & Szykarczyk, I. (2006). Trading safety for food: Evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge. *Freshwater Biology*, **51**, 823–839.

Muška, J., Peterka, M., Prchalová, M., Říha, M., Tušer, M. & Kubečka, J. (2014). Chaos and stability of age-0 fish assemblage in a deep temperate reservoir: unpredictable success and stable behaviour. *Hydrobiologia*, **724**, 217–234.

Nikolsky, G. V. (1963). The Ecology of Fishes. *Academic Press*, London.

Nøttestad, L., Giske, J., Holst, J. Chr., Huse, G. (1999). A length-based hypothesis for feeding migrations in pelagic fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**(S1), 26–34.

Northcote, T. G. (1978). Migratory strategies and production in freshwater fishes. *Ecology of Freshwater Production* (ed. S. D. Gerking), pp. 326–359. Blackwell, Oxford.

Northcote, T. G. (1998). Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. *Fish Migration and Fish Bypasses* (eds M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss), pp. 3–18. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, Oxford.

Okun, N. & Mehner, T. (2005). Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (*Phragmites*) stands. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 139–149.

- Ovidio, M. (1999). Annual activity cycle of adult brown trout (*Salmo trutta* L.): a radio-telemetry study in a small stream of the Belgian Ardenne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **352**, 1–18.
- Prchalová, M., Horký, P., Slavík, O., Vetešník, L. & Halačka, K. (2011). Fish occurrence in the fishpass on the lowland section of the River Elbe, Czech Republic, with respect to water temperature, water flow and fish size. *Folia Zoologica*, **60**, 104-114.
- Říha M., Blabolil, P., Čech M., Draštík, V., Frouzová, J., Jůza, T., Kratochvíl, M., Muška, M., Peterka, J., Prchalová, M., Tušer, M., Vašek, M. & Kubečka, J. (2013). Behaviour and Role of Fish in European Reservoirs and Lakes. *Živa*, **6**, 294.
- Říha, M., Ricard, D., Vašek, M., Prchalová, M., Mrkvička, T., Jůza, T., Čech, M., Draštík, V., Muška, M., Kratochvíl, M., Peterka, J., Tušer, M., Sed'a, J., Blabolil, P., Bláha, M., Wanzenbock, J. & Kubečka, J. (2014). Patterns in diel habitat use of fish covering the littoral and pelagic zones in a reservoir. *Hydrobiologia*, **747**, 111–131
- Sanders, R. E. (1992). Day versus night electro-fishing catches from near-shore waters of the Ohio and Muskingum Rivers. *Ohio Journal of Science*, **92**, 51–59.
- Sed'a, J., Kolářová, K., Petrusek, A. & Machá J. (2007). *Daphnia galeata* in the deep hypolimnion: spatial differentiation of a “typical epilimnetic” species. *Hydrobiologia*, **594**, 47–57.
- Schindler, D. E. (1999): Migration strategies of young fishes under temporal constraints: the effect of size-dependent overwinter mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56** (Suppl. 1), 61–70.
- Schulz, U. & Berg, R. (1987). The migration of ultrasonic-tagged bream, *Abramis brama* (L), in Lake Constance (Bodensee Untersee). *Journal Fish Biology*, **31**, 409–414.
- Schulze, T., Dörner, H., Hölker, F. & Mehner, T. (2006). Determinants of habitat use in large roach. *Journal of Fish Biology*, **69**, 1136–1150.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson J., (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 372–379.
- Skov, C., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L. A., & Bronmark, C. (2008). Inter- and size-specific patterns of fish seasonal migration between a shallow lake and its streams. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 406–415.

- Slavík, O. & Bartoš, L. (1997). Effect of water temperature and pollution on young-of-the-year fishes in the regulated stretch of the River Vltava, Czech Republic. *Folia Zoologica*, **46**, 367–374.
- Slavík, O. & Bartoš, L. (2001). Spatial distribution and temporal variance of fish communities in the channelized and regulated Vltava River (Central Europe). *Environmental Biology of Fishes*, **61**, 47–55.
- Stott, B. (1961). Movement of coarse fish in rivers. *Nature*, **190**, 737–738.
- Tsukamoto, K., Ishida, R., Naka, K. & Kajihara, T. (1987). Switching of size and migratory pattern in successive generations of landlocked ayu. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 492–506.
- Vašek, M. & Kubečka, J. (2004). In situ diel patterns of zooplankton consumption by subadult/adult roach *Rutilus rutilus*, bream *Abramis brama*, and bleak *Alburnus alburnus*. *Folia Zoologica*, **53** (2), 203–214.
- Vašek, M., Kubečka, J., Matěna, J. & Sedá, J. (2006). Distribution and diet of 0+ fish within a canyon-shaped European reservoir in late summer. *International Review of Hydrobiology*, **91**, 178–194.
- Vašek, M., Jarolím, O., Čech, M., Kubečka, J., Peterka, J. & Prchalová, M. (2008). The use of pelagic habitat by cyprinids in a deep riverine impoundment: Římov Reservoir, Czech Republic. *Folia Zoologica*, **57**(3), 324–336.
- Vøllestad, L. A. (1985). Resource Partitioning of Roach *Rutilus rutilus* and Bleak *Alburnus alburnus* in Two Eutrophic Lakes in SE Norway. *Holarctic Ecology*, **8**(2), 88–92.
- Whelan, K. F. (1983). Migratory patterns of bream *Abramis abramis*, L. shoals in the River Suck system. *Irish Fisheries Investigation, Series A*, **23**, 11–15.
- Williams, W. P. (1965). The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bleak (*Alburnus alburnus* (L.)), dace (*Leuciscus leuciscus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* (L.)) in River Thames at Reading. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 407–423.
- Winfield, I. J., (2004). Fish in the littoral zone: ecology, threats and management. *Limnologica*, **34**, 124–131.
- Wootton, R. J. (1998). Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, London, 404p.
- Wysujack, K. & Mehner, T. (2005). Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish*, **14**(1), 87–95.

Zamora, L. & Moreno-Amich, R.(2002). Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system. *Hydrobiologia*, **483**, 209–218.