

**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
Ústav pro životní prostředí**

**Charles University in Prague, Faculty of Science
Institute for Environmental Studies**

Doktorský studijní program: Environmentální vědy
Ph.D. study program: Environmental Sciences

**Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis**



**Věková struktura a růst divokých pstruhů obecných v závislosti na
početnosti a charakteristice prostředí**

**Age structure and growth of wild brown trout in relation to
population density and habitat quality**

Mgr. Libor Závorka

Školitel/Supervisor: doc. Mgr. Onřej Slavík, Ph.D.

Praha, July 2015

Abstrakt

Pstruh obecný *Salmo trutta* L. je hospodářsky významná lososovitá ryba, která zároveň patří k neúspěšnějším invazním druhům sladkovodních ryb na světě. Cílem této disertační práce bylo studium parametrů ovlivňujících rychlost růstu a přežívání jedinců tohoto druhu s důrazem na vliv populační hustoty na juvenilní stádia. Konkrétně je tato práce zaměřena na: (1) vliv hustoty populace na růst a přežívání jedinců s ohledem na dynamiku lokálních skupin jedinců (publikace **I** a **II**), (2) vliv rozdílného chování jedinců na vztah mezi růstem a přežíváním jedince v prostředí s variabilním rozložením zdrojů (publikace **III** a **IV**), (3) vztah mezi rychlostí růstu, mortalitou a demo-genetickou strukturou populace (publikace **V**, **VI** a **VII**).

Data pro tuto práci pochází z dlouhodobého sledování populace pstruha obecného (2005 - 2011) v povodí řek Vydra a Křemelná v Národním Parku Šumava a kombinace terénních a laboratorních experimentů s divokými populacemi z toků na západním pobřeží Švédka.

V souladu s přechozími studii tato práce ukazuje, že růst juvenilních jedinců je negativně ovlivněn populační hustotou. Nicméně negativní vliv početnosti může dle výsledků této práce být výrazně omezen známostí habitatu a ostatních jedinců ve skupině. Dále tato práce ukazuje, že i v rámci jedné populace pstruha obecného existují permanentní rozdíly v aktivitě, které jsou spojené s rychlostí růstu, pravděpodobností přežití a migračním chováním jedince. Zde popsané stálé behaviorální typy (osobnosti zvířat) ovlivňují způsob jaký jedinci využívají habitat nebo jakou mají potravní preferenci (například sklon ke kanibalistické konzumaci jiker). Na příkladu malého migračně propojeného horského povodí tato práce ukazuje, že rozdíly v růstu a mortalitě jedinců jsou spojené s demo-genetickou strukturou populace, která vytváří komplexní metapopulační jednotku.

Závislosti mezi chováním, prostředím, růstem a mortalitou demonstrované v této práci byly testovány na několika místech v Evropě a zvýrazňují důležitost lokálních adaptací na produktivitu populací pstruha obecného. Tyto výstupy mohou nalézt využití při hospodaření a ochraně populací pstruha obecného, ale také dalších druhů sladkovodních ryb.

Abstract

Brown trout *Salmo trutta L.* is a fish species with high socio-economic value which is favored among anglers and a successful invader worldwide. The aim of this thesis is to explore environmental factors affecting body growth and survival of brown trout with emphasis on density dependent selection in juvenile life stages. This thesis is specifically focused on: (1) effect of population density on growth and survival with respect to the dynamics of a local group of individuals (papers **I** and **II**); (2) effect of inter-individual differences in behavior on the relationship between individuals life-history traits and variation in available resources (papers **III** and **IV**); (3) link between the demo-genetic structure of the population and the growth and mortality rates of individuals (papers **V**, **VI** and **VII**).

Datasets for this thesis were collected during a long-term mark-recapture study on wild brown trout population (2005-2011) in the catchment of the Otava River in Šumava National Park (Czech Republic) and a set of field and laboratory studies conducted on wild populations in streams on west coast of Sweden.

In accordance with some previous studies this thesis showed that growth of juvenile brown trout is negatively affected by population density. Nonetheless, this thesis reveals that the negative effect of density dependent growth can be mitigated by familiarity with environment and towards conspecifics within a local group. This thesis also demonstrates that consistent inter-individual differences in activity are linked to differences in growth rate, mortality and dispersal. The consistent behavioral types (animal personalities) described here, affect the way in which individuals utilize resources in that they can, for example, affect propensity for egg eating during autumn spawning season. This thesis shows, with an example of a small migratory connected mountain watershed, that differences in growth and survival rate associate with a demo-genetic structure of subpopulations within a metapopulation unit.

Relationships between behavior, environment and life-history traits reported in this study were tested on several populations of brown trout in Europe, and they highlight the importance of local adaptations for productivity of brown trout populations. Specific findings of this thesis can be applied in management and conservation of populations of brown trout but also other species of stream dwelling freshwater fish.

PUBLIKACE A RUKOPISY ZAHRNUTÉ DO DISERTAČNÍ PRÁCE / LIST OF PUBLICATIONS AND MANUSCRIPTS INCLUDED IN THE PH.D. THESIS

- I** **Závorka L.**, Horký P., Höjesjö J. and Slavík O. (2015) Effect of individuals' local persistence, spatial and temporal scale on density-dependent growth: a study in brown trout. *Ethology, Ecology and Evolution* (IF 1.150)
- II** **Závorka L.**, Näslund J., Aldvén D., Höjesjö J. and Johnsson J. Familiarity mitigates effects of density dependent competition: an experimental study on territorial salmonid fish. (Submitted to *Ethology* in May 2015, IF 1.556)
- III** Näslund J., Aldvén D. and **Závorka L.** (2015) Eggs from anadromous adults provide marine-derived nutrients to Atlantic salmon and brown trout parr prior to the onset of winter – observations from a Swedish coastal stream. *Environmental Biology of Fishes* (IF 1.356)
- IV** **Závorka L.**, Aldvén D., Näslund J., Höjesjö J. and Johnsson J. (2015) The fluctuating cost of high activity – an extension of the Pace of Life Syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology* 26: 877-884 (IF 3.157)
- V** **Závorka L.**, Slavík O. and Horký P. (2014) Validation of scale-reading estimates of age and growth in a brown trout *Salmo trutta* population. *Biologia* 69, 691-695. (IF 0.696)
- VI** **Závorka L.**, Slavík O. and Horký P. (2013) Individual growth and population distribution of brown trout in pristine headwaters. *Central European Journal of Biology* 8, 263-271. (IF 0.633)
- VII** **Závorka L.**, Horký P., Kohout J., Kalous L. and Slavík O. (2015) Demogenetic structure of brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 populations in mountain headwaters: implications for conservation management. *Journal of Applied Ichthyology* 31, 501-508. (IF 0.903)

Úvod

Negativní zpětná vazba mezi populační hustotou a rychlostí růstu při početnostech blízkých nosné kapacitě prostředí je základní biologické pravidlo řídící velikost populací v přírodě. Tato negativní zpětná vazba je důsledkem soupeření mezi jedinci o dostupné zdroje jako je potrava, úkryt nebo partner k páření (Gotelli 2008). Základním mechanismem jsou agresivní interakce nebo vyčerpání zdrojů (Davies et al. 2012). Interakce mezi jedinci jsou ovlivněny okolním prostředím, ale také vlastnostmi každého ze soupeřících jedinců (Biro a Stamps 2008; Réale et al. 2010).

Příkladem, který je rozpracován v této disertaci, je negativní vliv populační hustoty na růst těla a přežívání pstruha obecné *Salmo trutta*. Velikost těla je vlastnost, která zvláště u živočichů s neukončeným růstem, koreluje s biologickou zdatností jedince (Stearns 1973). Velcí jedinci jsou plodnější, mají větší pravděpodobnost přežití a jsou úspěšnější v teritoriálních soubojích (Jonsson et al. 1991; Scott 1994; Fordham et al. 2007; Johnsson et al. 1999). Avšak, rychlost růstu není ovlivněna jen početností jedinců v populaci, protože vlastnosti habitatu a chování jedinců hrají také významnou roli (Biro a Stamps 2008; Davies et al. 2012).

V první části se tato práce zabývá, interakcí mezi vlivem populační hustoty a stálostí skupiny na rychlost růstu jedince. Stálost skupiny totiž zvyšuje známost jedince vůči habitatu a dalším členům skupiny (Dukas 2004). Některé studie naznačují, že vzájemná známost jedinců ve skupině (Höjesjö et al. 1998, Slavík et al. 2012) a znalost habitatu (Johnsson et al. 1999, Cutts et al. 2002) zlepšuje využívání dostupných zdrojů a snižuje stress jedinců ve skupině. Tento efekt tak může ve stabilních skupinách zmírňovat negativní vliv zvyšující se populační hustoty na kondici jedince, nicméně tato hypotéza nebyla dříve testována.

Druhá část práce je zaměřená na vliv osobnosti jedince na rychlost růstu a pravděpodobnost přežití v interakci s proměnlivým přírodním prostředím. Osobností je zde míněn rozdíl mezi jedinci v populaci v tendenci pro určitý typ chování, například agresivitu, ochotu riskovat nebo aktivitu (vzhledem k ostatním členům populace), který je stálý v čase (Biro a Stamps 2008; Adriaenssens a Johnsson 2013). Tyto rysy chování mohou být spojené s dalšími vlastnosti jedince, jako je rychlost růstu, rychlost metabolismu nebo pravděpodobnost přežití v rámci syndromu životního tempa (Réale et al. 2010).

Třetí část práce sleduje strukturu populace pstruha obecného v malém horském povodí. Populace lososovitých ryb jsou často rozdělené do částečně izolovaných subpopulací i v rámci malého povodí (Koizumi 2011). Tato izolace může vést k diverzifikaci lokálních adaptací v subpopulacích, které se mohou projevit odlišnostmi v růstu těla, či pravděpodobností přežití, což může mít vliv na procesy závislé na populační hustotě.

Pstruh obecný je nejrozšířenější původní evropská lososovitá ryba s vysokou socio-ekonomickou hodnotou a velkým invazním potenciálem mimo evropský kontinent (Elliott 1994; Granek et al. 2008). I přes historii úspěšných invazí v mnoha částech světa se velikost evropských populací pstruha obecného včetně České Republiky během posledních dvaceti let neustále snižuje (Jonsson and Jonsson 2011; Slavík 2014). Důsledky tohoto poklesu nejsou však zcela známy. Motivací této disertace je přispět k pochopení tohoto jevu, sledováním behaviorálních mechanismů a populační dynamiky v divokých populacích pstruha obecného.

Cíle disertační práce:

Cílem této práce je zkoumání faktorů prostředí, které ovlivňují růst a přežívání pstruha obecného napříč životními stádii s důrazem na vliv populační hustoty u juvenilních jedinců. Studie shrnuté v této práci testovaly následující předpoklady:

(1) Znalost prostředí a vzájemná známost jedinců ve stabilních skupinách zlepšuje využívání dostupných zdrojů a snižuje stress jedinců. Proto budou členové stabilních skupin méně náchylní k poklesu růstu a přežívání při zvýšené populační hustotě než jedinci v nestabilních skupinách (publikace **I** a **II**).

(2) Růst a pravděpodobnost přežití jedince jsou závislé na interakci mezi osobností jedince a dostupností zdrojů. Růst a přežívání aktivních jedinců je více ovlivněn změnami v dostupnosti zdrojů než u pasivních jedinců (publikace **III** a **IV**),

(3) Genetická a demografická izolace subpopulací pstruha obecného je spojená s rozdíly v rychlosti růstu a přežíváním jedinců i v rámci mého povodí horského toku (publikace **V**, **VI** a **VII**).

Materiál a metodika

Údaje pro disertační práci pochází z několika pokusů a pozorování které byly provedeny v období před a během mých PhD studií. První sada dat (použitá v publikacích **I**, **V**, **VI** a **VII**) pochází z dlouhodobé studie založené na vzorkování, značení a zpětném odchytu jedinců v malém horském povodí prováděném v mezi lety 2005 a 2011. Tato studie byla zaměřena na divokou populaci pstruha obecného v pramenné oblasti řeky Otavy v Národním parku Šumava. Některá doplňková data pro publikaci **V** byla získána v Teplé Vltavě, která se nachází ve stejném národním parku. Údaje použité v publikacích **II**, **III** a **IV** byly pořízeny z výzkumu populací pstruha obecného ve dvou tocích (Bodeleån and Jörlandaån) na západním pobřeží Švédka. Tato data byla získána v letech 2013 a 2014.

Všechny experimenty prováděné v této práci, byly v souladu s platnými legislativními předpisy České Republiky, Švédska a EU. Ryby byly loveny standardizovaným elektrolovem za využití 200-300 V stejnosměrného proudu (Bohlin et al. 1989). Individuální značení jedinců bylo prováděno pomocí pasivních integrátorů (12 mm, Oregon RFID, Portland, OR, USA nebo Trovan, UK) do břišní dutiny nebo pomocí Visible Implanted Alphanumeric Tag (VIA) a Visible Implanted Elastomer Tag (VIE) značek (Northwest Marine Technology, WA, USA, www.nmt.us) implantovaných do kůže (Olsen and Vøllestad 2001).

Statistické analýzy byly prováděny pomocí softwaru SAS (Version 9.1, SAS Institute Inc., USA, www.sas.com) a R (Version 3.1.0, R Core Team, Austria www.r-project.org). Hodnota fixačního indexu (F_{ST}) jakožto ukazatele genetické rozdílnosti byla počítána za pomoci softwaru 6 Arlequin 3.11 (Excoffier et al. 2005).

Výsledky a diskuse

Tato disertační práce shrnuje sedm publikací, které zkoumají procesy ovlivňující závislost růstu a přežívání jedinců pstruha obecného na populační hustotě. Publikace **I** sledovala závislost růstu na populační hustotě v divokých populacích pstruha obecného. Výsledky studie ukázali, v souladu s předchozími studii (Imre et al. 2005; Vincenzi et al. 2010), že v měřítku celého toku má vzrůstající populační hustota negativní vliv na růst těla juvenilních, ale ne dospělých jedinců. Avšak, negativní vliv populační hustoty byl pozorován pouze na úsecích toku s nízkou mírou zpětného

odchytu jedinců, zatímco v úsecích s vysokou mírou zpětného odchytu nebyl vliv hustoty na růst pozorován. Stálost jedinců na lokalitě (zde indikovaná vysokou pravděpodobností zpětného odchytu) zvyšuje znalost jedince o místním prostředí a dalších rybách ve skupině (Dukas 2004). Tato znalost habitatu a sociální struktury skupiny zlepšuje využívání dostupných zdrojů a snižuje stress jedinců (Höjesjö et al. 1998, Cutts et al. 2002). Proto je možné, že stálost skupiny umožňuje jedincům udržet relativně vysokou rychlost růstu navzdory rostoucí populační hustotě.

Cílem publikace **II** byla laboratorní studie testující hypotézu, že známost mezi jedinci ve stabilních skupinách umožňuje juvenilním pstruhům rychlý růst navzdory zvýšené populační hustotě. V rámci studie byl po 40 dní sledován růst divokých pstruhů obecných držených v nádržích pod 2x2 faktoriálním experimentálním nastavením propojujícím hustotu populace a stálost skupiny. Studie ukázala, že stabilita skupiny snižuje stupeň poranění ploutví (důsledek agresivních interakcí mezi jedinci - Cañon-Jones et al. 2011) a zvyšuje rychlost růstu. V nejlepší kondici byly jedinci ve stabilních skupinách chovaných za vysoké populační hustoty. Tyto výsledky potvrzují hypotézu, že stabilita skupiny může zmírnit negativní vliv populační hustoty na kondici jedince.

Publikace **III** byla zaměřena na požívání jiker produkovaných anadromními dospělci juvenilními jedinci lososovitých ryb v tocích na západním pobřeží Švédska. Studie prokázala, že jikry anadromních dospělců představují dominantní složku potravy juvenilního pstruha a lososa v období tření. Jikry produkované anadromními dospělci poskytují juvenilním lososovitým rybám žijícím ve sladké vodě bohatý zdroj živin, pocházející z mořského prostředí těsně před příchodem zimní sezóny. Jikry jsou však pro juvenilny dostupné pouze v průběhu a těsně po reprodukčním aktu dospělců. Predace jiker tak může pro juvenilny být spojena s podstatným rizikem, protože jak samice tak samec hnízdo v této době hnízdo brání (Fleming 1998). Požívání jiker je tak strategie nesoucí energetický zisk a zároveň riziko v podobě zranění či úmrtí v důsledku interakce s dospělci. Kompromis mezi ziskem a rizikem tohoto chování, může být spojený s dalšími rysy chování patřící do syndromu životního tempa jedince (Réale et al. 2010).

Hypotéza syndromu životního tempa říká, že trvalé rozdíly mezi jedinci v chování (tedy jejich osobnosti) souvisejí s rychlostí růstu a pravděpodobností přežití. Kdy je vysoká aktivita spojená s rychlým růstem, nízkým přežíváním (Biro a Stamps 2008). Publikace číslo **IV** testovala tuto hypotézu kombinací laboratorní behaviorální studie a telemetrických dat o pohybu jedince v přírodě. To umožnilo odhadnout jak jsou rozdíly ve jedinců spojené s jejich biologickou zdatností (respektive růstem a přežíváním) v přírodních podmínkách. Výsledky této studie nejsou v souladu s původní hypotézou syndromu životního tempa, protože rychlost růstu ani přežívání jedinců nebyly přímo závislé na jejich aktivitě. Nicméně výsledky této práce ukazují, že růst aktivních jedinců je citlivější na výkyvy v množství zdrojů (zde indikované velikostí domácího okrsku) než růst pasivních jedinců.

Cílem publikace **V** bylo ověřit přesnost odhadů věku a růstu zjištěných pomocí čtení šupin v potoční populaci pstruha obecného. Některé dřívější práce ukazují podstatnou variabilitu v přesnosti čtení šupin mezi populacemi ryb (například Hoxmeier et al. 2001). Odhadovaný věk ulovených ryb se pohyboval od 1+ do 8+. Absolutní procentuální chyba odhadu korigovaná na věk jedince byla 10.71%. Tato chyba byla dána především podhodnocením věku dospělých jedinců. Zpětně dopočítaná délka se významně nelišila od skutečně naměřených délek a všechny odhady věku a růstu byly dostatečně přesné pro juvenilní jedince (tedy věkové skupiny 0+ a 1+).

V publikaci VI bylo cílem zjistit migrační propojenost a rozdíly v rychlosti růstu jedinců pstruha v tocích pramenné oblasti řeky Otavy v Národním Parku Šumava. Studie ukázala, že růst juvenilních jedinců (věk 0+ a 1+) se lišil mezi jednotlivými toky i jejich částmi. Tyto rozdíly v růstu byly spojené s částečnou migrační izolací mezi sledovanými populačními jednotkami, což naznačuje existenci metapopulační struktury v rámci sledovaného povodí (Koizumi 2011).

Publikace VII byla zaměřená na analýzu demografické a genetické struktury populace pstruha obecného v tocích pramenné oblasti řeky Otavy. Cílem bylo zjistit stupeň izolace mezi populačními jednotkami lišícími se rychlostí růstu juvenilních jedinců. Genetická divergence (F_{ST}) mezi 14 vzorkovanými populačními jednotkami byla nízká v rozsahu od -0.03 do 0.16, nicméně divergence mezi některými populačními jednotkami byla signifikantní. Demografická synchronizace byla nízká až střední a průměrný korelační koeficient populačního růstu mezi vzorkovanými jednotkami (r) se pohyboval od 0.28 do 0.66. Variace míry populačního růstu (indikující pravděpodobnost lokální extinkce - dle Green 2003) rostla se vzdáleností od hlavního toku a od dalších vzorkovaných populačních jednotek. Tyto výsledky potvrzují hypotézu, že se populace pstruha obecného v tocích pramenné oblasti Otavy skládá s několika subpopulací. V horní části pramenné oblasti se udržují dočasné subpopulace, které se geneticky liší od zbytku povodí, zatímco hlavní tok má roli zdrojové oblasti pro celou metapopulaci. Tato struktura populace se liší od obvyklého modelu populace lososovitých ryb v tocích, které jsou závislé na přísunu juvenilních jedinců z horních částí toku (Klemetsen et al., 2003; Quinn, 2005).

Závěry

Výsledky shrnuté výsledky předkládané disertační práce ukazují několik příkladů, které zdůrazňují význam lokálních adaptací, chování a stálosti skupiny v procesech závislých na populační hustotě. Hlavní závěry této práce mohou být shrnuty v následujících bodech:

(1) Stálost skupiny jedinců může u juvenilního pstruha obecného zmírňovat negativní vliv zvýšené populační hustoty na rychlost růstu a přežívání. Laboratorní a terénní studie provedené v rámci této disertace ukázaly, že jedinci ve stabilních skupinách si udržují relativně vysokou rychlost růstu i při zvýšených populačních hustotách.

(2) V populaci pstruha obecného existují trvalé rozdíly mezi jedinci v aktivitě, které jsou součástí jejich osobnosti. Aktivita jedinců má vliv na růst, přežívání a šíření jedinců v přirozeném prostředí. Konkrétně se aktivní jedinci více šíří a jejich kondice je citlivější ke změnám v dostupnosti zdrojů (potravy a úkrytu) než pasivní jedinci. Pro dynamiku procesů závislých na hustotě mohou mít tyto individuální strategie velký dopad. Například populace složená převážně z aktivních jedinců poroste rychleji při nízkých hustotách populace, ale bude náchylnější k poklesu tělesného růstu a přežívání za vysokých populačních hustot. Naproti tomu, populace složená s pasivních jedinců poroste pomaleji, ale pokles růstu a přežívání s rostoucí populační hustotou bude mírnější než u populací složených z aktivních jedinců.

(3) V případě povodí testovaného v této disertaci se divoká populace pstruha obecného se skládala z demograficky a geneticky diferencovaných subpopulací, které se lišily rychlostí růstu jedinců a pravděpodobností extinkce. Subpopulace v horní části sledovaného povodí se geneticky lišily od jednotvárného genotypu běžného v níže položených částech povodí (Kohout et al. 2012). Tyto výsledky ukazují

důležitost dočasných subpopulací pro obnovu genetické diverzity v populacích lososovitých ryb, které byly uvolněny z antropogenního tlaku.

Introduction

Negative feedback between population density and population growth rate at densities close to the carrying capacity of the environment is the basic biological rule governing size of populations in nature. This negative feedback is a consequence of competition among individuals for thinning resources such as food, shelter or mates (Gotelli 2008). The essential element here is the competition, either through direct aggressive interaction or depletion of resources, which become unavailable for the other population members (Davies et al. 2012). Inter-individual interactions are affected by the ambient environment, but also by characteristics of each contesting individual (Biro and Stamps 2008; Réale et al. 2010).

An example, which is elaborated in this thesis, is the negative effect of population density on individual body growth and survival in brown trout *Salmo trutta*. Body size is a trait, which, especially in animals with undetermined growth, correlates with biological fitness (Stearns 1973). Large individuals have higher fecundity and probability of survival and they are more successful in territorial conflicts (Jonsson et al. 1991; Scott 1994; Fordham et al. 2007; Johnsson et al. 1999). However, growth rate is not affected only by individuals' abundance, as habitat characteristics and the behaviour of the individual also have a significant effect (Biro and Stamps 2008; Davies et al. 2012).

The first part of this thesis is focused on interaction between effects of population density and group stability on growth of an individual. The group stability increases familiarity of an individual towards habitat and other group members (Dukas 2004). Previous studies indicate that the familiarity towards habitat (Johnsson et al. 1999, Cutts et al. 2002) and other group members (Höjesjö et al. 1998, Slavík et al. 2012) can facilitate utilization of resources and decrease a stress level. Therefore, this effect can mitigate negative density dependent growth and survival in stable groups of individuals; however, this hypothesis has never been previously tested.

The second part of the thesis investigates the effect of individuals' personality on growth and survival in the variable natural environment. The animal personality is defined here as a consistent inter-individual difference for certain type of behavior, for example aggression, boldness or activity (Biro and Stamps 2008; Adriaenssens and Johnsson 2013). These behavioral traits can associate with other characteristics of an individual such as growth rate, metabolic rate or survival within the pace of life syndrome (Réale et al. 2010).

The third part of this thesis explores a structure of brown trout population within a small mountain watershed. Populations of salmonid fishes are often distributed among partially isolated subpopulations even within a small watershed (Koizumi 2011). The isolation can lead to diversification of local adaptations among the subpopulations, which can cause differentiation in a dynamic of density dependent processes.

Brown trout is the most widely distributed native European salmonid species with socio-economical value for its popularity among anglers and its high invasive potential outside the European continent (Elliott 1994; Granek et al. 2008). Despite the history of successful invasions across the globe, European populations of brown trout including Czech Republic have been declining over last 20 years (Jonsson and Jonsson 2011; Slavík 2014). The causes of this decline are not fully understood and the main motivation of this thesis is to contribute to better understanding of this effect by study of behavioural mechanisms and population dynamic in wild populations of brown trout.

Aims of the thesis:

The aim of this thesis is to explore environmental factors affecting body growth and survival of brown trout with emphasis on density dependent selection in juvenile life stages. Studies assembled in this thesis were testing the following assumptions:

(1) Habitat knowledge and familiarity towards conspecifics within a group can facilitate utilization of resources and decrease the level of aggressive interactions among individuals. Therefore, the negative effect of increased population density on growth and survival can be mitigated by familiarity in stable groups of individuals (papers **I** and **II**),

(2) Growth and survival of an individual is affected by the interaction between individuals personality and availability of resources. Growth and mortality in active individuals is more sensitive to resources availability than in passive individuals (papers **III** and **IV**),

(3) Genetic and demographical isolation among subpopulations of brown trout associates with differences in growth and survival of individuals within a small mountain watershed (papers **V**, **VI** and **VII**).

Methods and material

Data for this thesis originate from several experiments and observations, which were conducted before and during my PhD studies. The first dataset (used in papers **I**, **V**, **VI** and **VII**) comes from a long-term study based on bi-annual sampling and a mark-recapture program performed between years 2005 and 2011. The study was focused on wild population of brown trout in headwaters of the Otava River in Šumava National Park, Czech Republic. Some additional data for paper **V** were collected in Teplá Vltava River, which is located in the same National Park. Data used in papers **II**, **III** and **IV** were collected on populations of brown trout in two streams (Bodeleån and Jörlandaån) on the west coast of Sweden. This data were collected in years 2013 and 2014.

All of the experimental procedures complied with valid legislative regulations of Czech Republic, Sweden and EU. Fish were caught by standardized electrofishing using 200-300 V of direct current (Bohlin et al. 1989). Experimental fish were tagged by 12 mm PIT-tags (Oregon RFID, Portland, OR, USA or Trovan, UK) into the body cavity or by Visible Implanted Alphanumeric and Visible Implanted Elastomer Tags (Northwest Marine Technology, WA, USA) implanted into the skin (Olsen and Vøllestad 2001).

Statistical analyses was performed using statistical software SAS (Version 9.1, SAS Institute Inc., USA, www.sas.com) a R (Version 3.1.0, R Core Team, Austria www.r-project.org). The value of the fixation index (F_{ST}) as an indicator of genetic divergence was calculated by software 6 Arlequin 3.11 (Excoffier et al. 2005).

Results and discussion

This thesis contains seven papers, which aimed to explore underlying processes of density dependent growth and survival in brown trout. Paper **I** examined density dependent growth in a wild population of brown trout. The study showed, in concordance with previous studies (Imre et al. 2005; Vincenzi et al. 2010), that the population density of trout on a scale of the whole stream has a negative effect on body growth in juveniles, but not in adult individuals. However, the negative effect of

the whole stream density on growth was detected only in reaches of a stream with low recapture rates, whereas no such relationship was found in reaches with high recapture rates. Local persistence (indicated here by high recapture rate) within a locality increases familiarity of an individual with its habitat and with other conspecifics (Dukas 2004). The knowledge of local habitat and social structure of the group facilitate utilization of resources and mitigates individuals' stress level (Höjesjö et al. 1998, Cutts et al. 2002). Therefore, it is possible that group stability enable individuals to maintain relatively fast growth rate, despite the increased population density.

The aim of paper **II**, was laboratory study testing the hypothesis that familiarity within a stable group of individuals enables the group members to maintain fast growth rate despite increasing population density. To test this, growth of wild-captured juvenile brown trout held in tanks under a 2x2 factorial density and group stability experimental design, was observed for 40 days. The study showed that individuals within the stable groups have lower level of fin erosion (the consequence of aggressive interactions - Cañon-Jones et al. 2011) and higher growth rate. The highest fitness had individuals in the stable groups held under high population density. These results confirm the hypothesis that group stability can mitigate negative effect of population density on individuals' fitness.

Paper **III** was focused on predation of eggs produced by adult anadromous salmonid fishes by juvenile trout and salmon in streams on the west coast of Sweden. The study showed that the eggs from anadromous salmonids can constitute a large proportion of the ingested food for juvenile Atlantic salmon and brown trout during the spawning period. The eggs of anadromous salmonids provide a rich source of nutrients, derived from marine environments, to the freshwater residing juveniles at the onset of the winter season. Active egg predation at the moment when the female release her eggs could be associated with substantial risks as both females and males defend the nest against intruders in association with the spawning (Fleming 1998). Therefore, egg predation is a strategy bringing energetic benefits, but also a risk of injury or mortality as consequence of interaction with spawning adults. The cost-benefit trade-off in this strategy can be associated with other behavioural traits within a pace-of-life syndrome (Réale et al. 2010).

The pace-of-life syndrome hypothesis suggests that high activity is associated with rapid growth, high dispersal tendency, and low survival Biro a Stamps (2008). The study number **IV** addressed this hypothesis by combining behavioural scoring in the lab with telemetric data, and measurements of growth and survival from natural environment. The final results do not support the original pace-of-life syndrome hypothesis, because growth and survival of individuals was not directly dependent on their activity. Nonetheless, the results showed that growth of active individuals was more sensitive to variation in resource abundance (indicated here by home range size) than growth of passive individuals.

The aim of paper **V** was to validate age and growth estimates made from scale reading in a landlocked population of brown trout. Some previous studies showed substantial variation in the accuracy of scale reading across populations of fish (for example Hoxmeier et al. 2001). The estimated age of captured fish ranged from 1+ to 8+. The age-corrected absolute percentage error was 10.71%. This error was mostly associated with underestimation of age in adult individuals. The back-calculated length was not significantly different from the real measured length and all estimates were precise enough for juvenile individuals (*i.e.* age classes 0+ and 1+).

The paper VI investigated the migration connectivity and differences in growth of individuals in brown trout population dwelling in the headwaters of the Otava River in the Šumava National Park, Czech Republic. The study showed that growth of juveniles (0+, 1+) varied significantly among the streams and their sections. The differences in individual growth were associated with migratory isolation among the observed population units, which indicates that a metapopulation structure can occur in the observed watershed (Koizumi 2011).

Paper VII was focused on analysis of the demographic and genetic structure of a wild brown trout population within the headwaters of Otava River. The aim was to examine the isolation among the population units, which differ by growth rate of juvenile individuals. Genetic divergence (F_{ST}) among the sampled population units was low ranging from -0.03 to 0.16, but significant genetic divergence occurred among some population units. Demographic synchrony was from low to moderate, and the average correlation coefficient of population growth between sampling units (r) ranged from 0.28 to 0.66. Variance in the population growth rate (i.e. local extinction probability – see Green 2003) increased with distance from the mainstream and from other sampling units. These findings support the hypothesis that the population of brown trout within the headwaters of Otava River consist of several subpopulations. The upstream section of the headwaters holds only ephemeral subpopulations, which are genetically divergent from the rest of watershed, while the mainstream and lower situated tributaries are the source maintaining the metapopulation. This structure differs from the usual model of stream dwelling salmonid fishes, which are dependent on recruitment from upstream nursery areas (Klemetsen et al., 2003; Quinn, 2005).

Conclusions

This study summarizes several studies showing examples, which highlights the importance of local adaptations, behaviour and stability of group of individuals on density dependent processes. The main conclusions of this thesis can be summarized in the following points:

(1) Familiarity towards conspecifics and with the environment relaxes the intensity of agonistic interactions among juvenile individuals of brown trout. Therefore, group stability can mitigate the negative effect of increased population density on growth in the natural environment through the moderation of interference competition.

(2) There are consistent inter-individual differences in activity within a population of brown trout, which are part of their animal personality. Activity of individuals has effect on growth, survival and dispersal in the natural environment. Specifically, active individuals disperse further and their fitness is more sensitive to fluctuation of available resources than the fitness of passive individuals. The composition of personality types in a population can have a substantial effect on the density depended processes. For example, a population consisting mostly the active individuals will have higher growth and survival rate under the low population density, but it will have a tendency for steep decrease of growth and survival rates under the high population density. The contrasting pattern can be expected in the population consisting mostly the passive individuals.

(3) The population of brown trout dwelling in the small mountain watershed studied in this thesis consist of demographically and genetically differentiated subpopulations, which differ by growth rate of individuals and probability of

extinction. Subpopulations located in the upstream part of studied headwaters were genetically differentiated from the uniform genotype of lower situated parts of the watershed (Kohout et al. 2012). The observed patterns highlight the importance of the sink subpopulation for recovery of genetic diversification in populations of salmonid fish under relaxed anthropogenic pressure.

Použitá literatura/References

- Adriaenssens B, Johnsson (2009) Personality and life-history productivity: consistent or variable association? *Trends in Ecology & Evolution* 24: 179–180.
- Adriaenssens B, Johnsson IJ (2013) Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecology Letters* 16: 47–55.
- Biro PA, Stamps JA (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 361–8.
- Bohlin T, Hamrin S, Heggberget TG, Rasmussen G, Saltveit SJ (1989) Electrofishing— theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173: 9–43.
- Cutts CJ, Metcalfe NB, Taylor AC (2002) Fish may fight rather than feed in a novel environment: metabolic rate and feeding motivation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 61:1540– 1548.
- Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) *An introduction to behavioral ecology* (4nd ed.). Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
- Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen JM (2004) Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings. Biological Sciences The Royal Society B* 271:847–852.
- Dukas R (2004) Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Reviews Ecology and Evolution Systematics* 35: 347–374.
- Einum S, Sundt-Hansen L, Nislow K (2006) The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos* 3: 489– 496.
- Elliott JM (1994) *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2005) Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*: 1 47–50.
- Cañon-Jones HA, Noble C, Damsgård B, Pearce GP (2011) Social network analysis of the behavioural interactions that influence the development of fin damage in Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) held at different stocking densities. *Applied Animal Behaviour Science* 133, 117-126.

- Fleming IA (1998) Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55: 59–76.
- Fordham DA, Georges A, Brook BW (2007) Demographic response of snake-necked turtles correlates with indigenous harvest and feral pig predation in tropical northern Australia. *Journal of Animal Ecology* 76: 1231–1243.
- Granek EF, Madin EMP, Brown MA, Figueira W, Cameron DS, Hogan Z, Kristianson G, de Villiers P, Williams JE, Post J, Zahn S, Arlinghaus R (2008) Engaging recreational fishers in management and conservation: global case studies. *Conservation Biology* 22: 1125–1134.
- Green D (2003) The ecology of extinction: population fluctuation and decline in amphibians. *Biological Conservation* 111: 331–343.
- Gotelli NJ (2008) *A Primer of Ecology*. (4th ed.). Sunderland, USA: Sinauer Associates, Inc.
- Hoxmeier RJH, Aday DD, Wahl DH (2001) Factors influencing precision of age estimation from scales and otoliths of bluegills in Illinois reservoirs. *North American Journal of Fisheries Management* 21: 374–380.
- Höjesjö J, Johnsson JI, Petersson E, Järvi T (1998) The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology* 9: 445–451.
- Imre I, Grant JWA, Cunjak RA (2005) Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. *Journal of Animal Ecology* 74: 508–516.
- Johnsson JI, Nöbbelin F, Bohlin T (1999) Territorial competition among wild brown trout fry: effects of ownership and body size. *Journal of Fish Biology* 54: 469–472.
- Jonsson N, Hansen LP, Jonsson B (1991) Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal Animal Ecology* 60: 937–947.
- Jonsson B, Jonsson N (2011) *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout*. Dordrecht, Netherland: Springer Netherlands.
- Kalleberg H (1958) Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). *Institute for Freshwater Resources Drottningholm* 39: 55–98.
- Kaspersson R, Höjesjö J (2009) Density-dependent growth rate in an age-structured population: a field experiment on stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 74: 2196–2215.
- Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, O’Connell MF, Mortensen E (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr

Salvelinus alpinus (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1–59.

Koizumi I (2011) Integration of ecology, demography and genetics to reveal population structure and persistence: a mini review and case study of stream-dwelling Dolly Varden. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 352 – 363

Kohout J, Jašková I, Papoušek I, Šedivá A, Šlechta V (2012) Effects of stocking on the genetic structure of brown trout, *Salmo trutta*, in Central Europe inferred from mitochondrial and nuclear DNA markers. *Fisheries Management and Ecology*, 19: 252–263.

Montiglio PO, Garant D, Bergeron P, Dubuc Messier G, Réale D (2014) Pulsed resources and the coupling between life-history strategies and exploration patterns in eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Journal of Animal Ecology* 83:720–728

Olsen EM, Vøllestad LA (2001) An evaluation of visible implant elastomer for marking age-0 brown trout. *North American Journal of Fisheries Management* 21: 967-970.

Quinn TP (2005) *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout*. Seattle, USA: University Press.

Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio PO (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Proceedings Biological Sciences The Royal Society B* 271: 695–699.

Scott DE (1994) The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology* 75: 1383–1396.

Slavík O (2014) Vyhodnocení současné evidence úlovků lipana a pstruha obecného na revírech ČRS. pp. 63-68. In Ličko B (ed.). *Současný stav a možnosti zlepšení populace lipana podhorního a pstruha obecného*, sborník z konference, 4.-5. října 2014, Rychnov nad Kněžnou, CZ: Český rybářský svaz.

Stearns SC. (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3–47.

Vincenzi S, Crivelli AJ, Jesensek D, De Leo GA (2010) Detection of density-dependent growth at two spatial scales in marble trout (*Salmo marmoratus*) populations. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 338–347.

Životopis

Jméno a příjmení Libor Závorka
Narozen 26. listopadu, 1986 v Plané

Vzdělání

od roku 2011 PhD student (studijní program Environmentální Vědy), Ústav pro životní prostředí, Přírodovědecká fakulta, Universita Karlova v Praze
2009–2011 Mgr. (studijní program Hydrobiologie, Katedra ekologie), Přírodovědecká fakulta, Universita Karlova v Praze

Zkušenost ve výzkumu

2015 (Srpen - Říjen) PhD stáž – Katedra evoluční biologie a biodiverzity, Universita Paul Sabatier (Toulouse III), Toulouse, Francie
2013 – 01.07. 2015 PhD stáž – Katedra environmentálních a biologických věd, Göteborská Universita (BioEnv GU), Göteborg, Švédsko
2010 – 31.01. 2015 výzkumník – Výzkumný Ústav Vodohospodářský T.G. Masaryka v.v.i., Praha, Česká Republika

Učení

Spolupráce na výuce předmětů a kurzů: Kurz ekologie vodních toků, BioEnv GU
Konzultant magisterských prací pro Teresa Petterson, Joakim Blomgren and Daniel Simonsson, BioEnv GU

Získané granty

2015 – Kvantifikace ekologických dopadů nepůvodního sivena amerického v evropských tocích pomocí analýzy stabilních izotopů (BGF Stage – Grant francouzské vlády; hlavní řešitel pod vedením Dr. Julien Cucherousset)
2014 – Interakce mezi původním pstruhem obecným a nepůvodním sivem americkým v tocích severní Evropy (Stiftelsen Lars Hiertas mine; FO2014-0072; hlavní řešitel pod vedením Dr. Jörgen Johnsson)
2010 – 2014 – Vývoj systému pro automatický monitoring vlivu vodohospodářských staveb na životní prostředí s využitím technologie pasivních integrátorů TROVAN. (TAČR; TA01020875; 2013 – 2014 hlavní řešitel projektu)

Spolupráce na grantových projektech

2014 – 2015 SalmoInvade (Biodiversa mezinárodní projekt podpořený Swedish Research Council Formas (Švédsko), the French National Research Agency - ANR (Francie), the German Research Foundation- DFG (Německo) and the Research Council of Norway - RCN (Norsko); <http://bioenv.gu.se/english/salmoinvade>)

CURRICULUM VITAE

Name Libor Závorka
Born November 26, 1986 in Planá

Education

since 2011 PhD student (study programme Environmental Sciences), Institute for environmental studies, Faculty of Science, Charles University in Prague
2009–2011 MSc (study program Hydrobiology, department: Ecology), Faculty of Science, Charles University in Prague

Research experience

2015 (August - October) PhD fellow - Department EDB, Paul Sabatier University (Toulouse III), Toulouse, France
2013 – 01.07. 2015 PhD fellow - Department of Biological and Environmental Sciences, University of Gothenburg (BioEnv GU), Gothenburg, Sweden
2010 – 31.01. 2015 Researcher - T. G. Masaryk Water Research Institute p.r.i., Prague, Czech Republic

Teaching

Participation on lectures and courses: Course of Stream Ecology, BioEnv GU
Consultant of master thesis for Teresa Petterson, Joakim Blomgren and Daniel Simonsson, BioEnv GU

Granted projects

2015 - Quantification of the ecological impacts of non-native brook in European streams using stable isotope analyses (BGF Stage – Grant of French Government; Principal investigator under supervision of Dr. Julien Cucherousset)
2014 - Interaction between native brown trout and invasive brook trout in streams of northern Europe (Stiftelsen Lars Hiertas mine; FO2014-0072; Principal investigator under supervision of Dr. Jörgen Johnsson)
2010 – 2014 – Development of the system for automatic monitoring of influence of water management constructions on aquatic environment employing technology of passive integrators TROVAN. (TAČR; TA01020875; 2013 – 2014 principal researcher of the project)

Cooperation on grant projects

2014 – 2015 SalmoInvade (Biodiversa project funded by Swedish Research Council Formas (Sweden), the French National Research Agency - ANR (France), the German Research Foundation-DFG (Germany) and the Research Council of Norway - RCN (Norway); <http://bioenv.gu.se/english/salmoinvade>)

Publikace v recenzovaných časopisech / Publications in peer-reviewed journals

Závorka L., Horký P., Höjesjö J. and Slavík O. (2015) Effect of individuals' local persistence, spatial and temporal scale on density-dependent growth: a study in brown trout. *Ethology, Ecology and Evolution* DOI:10.1080/03949370.2015.1037360 (IF 1.150)

Závorka L., Näslund J., Aldvén D., Höjesjö J. and Johnsson J. Familiarity mitigates effects of density dependent competition: an experimental study on territorial salmonid fish. (Submitted to *Ethology* in May 2015, IF 1.556)

Näslund J., Aldvén D. and **Závorka L.** (2015) Eggs from anadromous adults provide marine-derived nutrients to Atlantic salmon and brown trout parr prior to the onset of winter – observations from a Swedish coastal stream. *Environmental Biology of Fishes* (IF 1.356)

Závorka L., Aldvén D., Näslund J., Höjesjö J. and Johnsson J. (2015) The fluctuating cost of high activity – an extension of the Pace of Life Syndrom hypothesis. *Behavioural Ecology. Behavioral Ecology* 26: 877-884 (IF 3.157)

Závorka L., Slavík O. and Horký P. (2014) Scale reading estimates validation in brown trout *Salmo trutta* population dwelling in mountain headwaters. *Biologia* 69, 691-695. (IF 0.696)

Závorka L., Slavík O. and Horký P. (2013) Individual growth and population distribution of brown trout in pristine headwaters. *Central European Journal of Biology* 8, 263-271. (IF 0.633)

Závorka L., Horký P., Kohout J., Kalous L. and Slavík O. (2015) Demogenetic structure of brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 populations in mountain headwaters: implications for conservation management. *Journal of Applied Ichthyology* 31, 501-508. (IF 0.903)

Slavík O., Horký P. and **Závorka L.** (2014). Energy Costs of Catfish Space Use as Determined by Biotelemetry. *PLoS ONE*, 9(6), e98997. (IF 3.534)

Horký P., Douda K., Maciak M., **Závorka L.** and Slavík O. (2014). Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish: the effects of glochidia on host dispersal. *Freshwater Biology* 59: 1452 – 1461 (IF 2.905)

Certifikované metodiky / Certified methods

Závorka L., Horký P., Cakl A. and Slavík O. (2014) Usage of automatic monitoring of influence of water management constructions on aquatic environment employing technology of passive integrators TROVAN. (Ministry of the Environment of the Czech Republic)

Příspěvky na mezinárodních konferencích / Presentations on international conferences

Závorka L., Slavík O., Horký P. (2012) Individual growth and population distribution brown trout in the pristine headwaters, Otava River, Czech Republic.

International Conference on Conservation and Ecology of Freshwater Fish, Villa Nova Cerveira, Portugal

Závorka L., Horký P., Kohout J., Kalous L. and Slavík O. (2014) Demogenetic study of brown trout *Salmo trutta* population in a dendritic headwater systém. NoWPaS – Salmonid Research Network workshop, Värmland, Sweden

Závorka L., Näslund J., Aldvén D., Höjesjö J., Johnsson J. (2014) The effect of population density and mutual familiarity on patterns of competition in territorial animals. ISBE Meeting 2014, New York, USA

Koeck B., **Závorka L.**, Aldvén D., Näslund J., Arlinghaus R., Johnsson J. (2015) Angling selection on salmonid behavioural traits: implications for the invasion potential of an introduced species. EIFAAC Symposium on Recreational Fisheries, Lillehammer, Norway

Závorka L., Aldvén D., Näslund J., Höjesjö J., Johnsson I.J. (2015) Exploratory behavior and diurnal movement patterns in the wild reveal an activity syndrome in brown trout parr. Advances in the Population Ecology of Stream Salmonids IV, Girona, Spain

Příspěvky na domácích konferencích / Presentations on national conferences

Závorka L., Slavík, O., Horký, P. (2012) Individual growth of brown trout *Salmo trutta* related to population distribution in pristine headwaters, Otava River, Czech Republic. XIII. Česká Ichtyologická koference, Červená nad Vltavou

Závorka L. (2014) Početnost rybích populací a jejich vysazování nad nosnou kapacitu prostředí. Současný stav a možnosti zlepšení populace lipana podhorního a pstruha obecného, Rychnov nad Kněžnou.