

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bc. Monika Vlachová

Vliv environmentálních faktorů na chování oukleje *Alburnus alburnus*

The influence of environmental factors on the behavior of the Common bleak
Alburnus alburnus

Diplomová práce

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

Praha, 2023

Poděkování

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

Prohlášení:

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

V Praze, 10. 1. 2023

Podpis

Abstrakt

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

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

Abstract:

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

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

Obsah

Abstrakt	2
Abstract	3
1. Úvod.....	5
1) <i>Teoretická část</i>	6
1.1 Zákaly (turbidita).....	6
1.2 Vliv zákalu na ryby v říčním prostředí.....	8
1.3 Vliv zákalu na potravní chování ryb.....	9
1.4 Vliv zákalu na vztah mezi predátorem a kořistí.....	11
1.5 Vliv zákalu na pohyb ryb a rychlost plavání.....	12
1.6 Vliv zákalu na chování ryb ve skupině a rozmnožování ryb.....	14
1.7 Vliv zákalu na larvální a juvenilní stádia ryb.....	16
1.8 Oukleň obecná (<i>Alburnus alburnus</i>)	17
2. Cíle práce.....	18
3. Metodika.....	19
3.1 Lokalita odlovu.....	21
3.2 Způsob odlovu.....	25
3.3 Počet jedinců.....	25
3.4 Popis experimentálního designu.....	26
4. Výsledky.....	30
5. Diskuze.....	32
6. Literatura.....	37

1. Úvod

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

Ve své práci se zaměřuji na vliv zákalu na ryby. Zákal může být důsledkem srážkové události, kdy dochází k resuspenzi dnových sedimentů, ale i vlivem zvýšeného přísunu sedimentů z povodí v důsledku eroze. V eutrofizaci zatížených řekách je obvykle spojován také se zvýšením primární produkce v důsledku nadměrného přísunu živin, zejména dusíku a fosforu, které vede k nadměrné produkci sinic a řas (Kemp et al., 2011). Zákal vody (turbidita) výrazně ovlivňuje společenstva ryb, a ve výsledku může vést k celkové změně struktury společenstev. U mnoha jezer a říčních systémů došlo ke změně druhového složení společenstva od dravých okounovitých ryb ke kaprovitým rybám, a to zejména v důsledku zhoršení vizuálních podmínek ovlivňujících vztah mezi predátorem a kořistí. Například Bodamské jezero prochází výraznou změnou díky svým přítokům, které s sebou nesou řadu proměnlivého zatížení v podobě sedimentů především z řeky Rýn. Její endogenní produkce může vyvolávat spoustu environmentálních změn (Schaller et al., 2022). Zákal vody ovlivňuje ryby v celé jejich délce života, od jiker po dospělé. V důsledku snížené vizuální orientace v prostředí má zvýšený zákal vliv zejména na příjem potravy, vztahy mezi predátorem a kořistí, ale i na sociální strukturu hejna a fyziologický stav jedince v důsledku usazování částic na povrchu těla a žaber (Kemp et al., 2011).

1) Teoretická část

1.1 Zákaly (turbidita)

Zvýšené ukládání sedimentů, eutrofizace a s nimi spojené zvýšení zákalu vody je v současné době celosvětovým problémem, s výrazným dopadem na vodní ekosystémy (Smith et al., 2006). Zákaly zásadně ovlivňují dostupnost potravy, fyziologii a chování živočichů ve vodním prostředí, v jehož důsledku dochází k rozsáhlým změnám ve struktuře společenstev živočichů ve stojatých i tekoucích vodách (Abrahams and Kattenfeld 1997). Zákaly (turbidita) je definován jako vizuální vlastnost vody, která způsobuje redukci nebo ztrátu průhlednosti vody. Pochází převážně z částic rozpuštěných ve vodě. Zákaly vody je ve vodách přirozeným jevem, který je způsobený sedimentem, planktonem a organickými látkami. Obvykle se jedná o anorganické částice, ale v eutrofizaci zatížených vodách je zákal i důsledkem nadměrného rozvoje sinic a řas v důsledku nadměrného zatížení ekosystému živinami. Mezi nerozpuštěné látky můžeme zařadit např. jemný písek, nebo jílovité částice.

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

Turbidita se v řekách obvykle zvyšuje s průtokem. Zákaly se tak dá do určité míry předpovídat na základě hydrologické a meteorologické předpovědi. U řek s větším povodím a intenzivními prostorově nerovnoměrnými srážkami, dochází obvykle k vyšším hodnotám zákalu. Při vyšších průtocích dochází ke zvýšení zákalu, a to jak v souvislosti se srážkovou událostí, která přináší sediment do toků ale i vlivem uvolnění materiálu ze dna koryta toku (Mather and Johnson, 2015). Ke zvýšení zákalu také dochází v důsledku rozvoje společenstva řas a sinic ve vegetačním období (Mather and Johnson, 2015).

V současné době jsou zvýšené hodnoty zákalu v tocích spíše než vlivem srážkových událostí důsledkem eutrofizace, splachů ze zemědělské činnosti a dalších aktivit spojených s lidskou činností (Collins et al., 2009). Míra přísunu sedimentů a živin do vodních toků je

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

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

Složení sedimentů a jejich depozice se může měnit v průběhu let a to v důsledku morfologických změn řek, ať už přirozených či antropogenních (Baugh et al., 2013). Stupeň zákalu závisí i na velikosti částic a jejich koncentraci. Sedimentující částice ve vodním toku mají odlišnou rychlost sedimentace, záleží na tvaru a hmotnosti. Menší částice suspendovaných sedimentů mají na stupeň zákalu větší vliv než částice s větším průměrem (Sari et al., 2017). Zamezení uvolňování rozptýlených částic do vodního prostředí napomáhá vodní vegetace, která příznivě ovlivňuje čistotu vody, jelikož zpomaluje proudění a podporuje sedimentaci rozptýlených částic (Hestir et al., 2016). Tato však může být v podmínkách zvýšeného zákalu potlačena, v důsledku nedostatečných světelných podmínek.

Kvalitu vody a zákal ovlivňuje také množství sinic a řas, k jejichž namnožení přispívá zvýšené množství fosforu a dusíku ve vodách. Ke zvýšení množství sedimentu a živin přispívají také zařízení pro umělý odchov ryb (akvakultura), kde se ryby přikrmují organickými hnojivy (Costa et al., 2014). Zvýšené množství živin mění ekosystém s ve tvaru zvonu, podobné gausově křivce (jejím integrálem by byla sigmoidální funkce). Živiny mění kvantitu a kvalitu zdrojů a prostřednictvím vlivu na primární producenty (fytoplankton) mění abundanci a druhové složení konzumentů, a dále ovlivňuje vyšší patra trofických úrovní (Heiskary a Bouchard, 2015; Schmutz a Sendzimir, 2018). Přestože mírné zvýšení živin může mít na ekosystém a v něm žijící organismy pozitivní vliv zvýšením množství potravních zdrojů, nadměrné zatížení živinami může vyvolat zhoršení diverzity a množství bazálních zdrojů (Hilton et al., 2006) s následným kaskádovým efektem (Kratina and Winder, 2015; De Castro et al. al., 2016).

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

Při hodnocení dopadu zatížení živinami se ryby stávají jedním z nejdůležitějších indikátorů reakcí společenstev, protože obvykle zauímají vyšší trofické úrovně a odrážejí dlouhodobé změny v ekosystémech (Bierschenk et al., 2019). Narušení fyzikální, chemické rovnováhy řek, z důvodu lidské činnosti, vede ke změnám rybích společenstev. Každé rybí společenstvo nachází své optimální podmínky pro své přežití pouze v určitém specifickém úseku říčního toku. Vlivem těchto změn dochází zejména k výraznému úbytku citlivých druhů s nižší ekologickou valencí – specialistů (Musil et al., 2011). Následkem je narušení zonace rybích společenstev v říčním prostředí (Aarts and Nienhuis, 2003).

1.2 Vliv zákalu na ryby v říčním prostředí

Zvýšené množství sedimentů a zákalu ve vodním prostředí má zásadní dopad na fungování říčních ekosystémů. Populace ryb reagují na zvýšenou koncentraci sedimentů ve většině případů nepříznivě, jejich účinek závisí na typu částic. To platí i pro různé druhy a vývojová stadia ryb,

kteří mají odlišnou toleranci na zatížení jemnými sedimenty, který se dostávají do vodního systému i v důsledku nevhodného obhospodařování zemědělské půdy. Jemné sedimenty ovlivňují zejména např. citlivá larvální stádia (Kemp et al., 2011).

Zvýšené množství sedimentu ve vodě a s ním souvisejícího zákal má vliv na fyziologický stav ryb v podobě podráždění žaber a transportu sorbovaných kontaminantů. Zároveň snižuje viditelnost vlivem snížení množství světla prostupujícího vodním sloupcem čímž snižuje reakční vzdálenost a ovlivňuje tak významně chování ryb a ostatních vodních živočichů (Davies-Colley and Smith, 2001; Kemp et al., 2011). Vzhledem k tomu, že optické podmínky prostředí ovlivňují základní chování ryb, včetně hledání potravy, rozmnožování a vztahy mezi predátorem a kořistí, má zákal zásadní dopad na populační dynamiku vizuálně se orientujících druhů ryb.

Zvýšený zákal obvykle ovlivňuje dostupnost potravy, účinnost při získávání potravy a chování živočichů ve vodním prostředí (Redding et al., 1987; Kemp et al., 2011). Biologický účinek závisí zejména na míře zákalu, koncentraci a délce trvání (Newcombe and Jensen, 1996). Odpověď ryb na zákal vodního prostředí záleží také na druhově specifické reakci (Gray et al., 2016). U ohroženého druhu korusky severoamerické dochází vlivem zákalu k narušení vývoje larev vlivem zvýšeného zákalu. Vztah mezi zákalem a intenzitou světla během krmení působí na růst a přežití larválních stádií ve volné přírodě (Tigan et al., 2020). Naproti tomu u jelečka montgomerského (*Notropis bifrenatus*) zákal neovlivňuje ani chování, ani rychlost plavání, u které se předpokládalo, že by mohla být snížena (Gray et al., 2014).

Negativní dopady ohledně respiračního výkonu u jednotlivých ryb na zakalení vody sedimentárním zákaem, se může ale lišit. Každý druh ryb je jinak citlivý na účinky zákalu v různých stupních (Gray et al. 2016).

1.3 Vliv zákalu na potravní chování ryb

Vliv zákalu na společenstva ryb ve vodách je diskutován zejména v souvislosti se zhoršením vizuálních podmínek, které ovlivňují schopnost ryb získávat potravu (Smith et al., 2006). V laboratorní studii sledující chování korálových ryb při bylo vypořádáno, že u ostenců Picassových (*Rhinecanthus aculeatus*) docházelo při zvýšených hladinách zákalu (40 – 68 NTU) k významnému prodloužení doby a vzdálenosti potřebné pro vyhledání potravy (Newport et al., 2021). Tím se také snížila efektivita vyhledání nabízené potravy. Podobné poznatky byly zjištěny

i u ryb chovaných v recirkulačních systémech. Při nízkém zákalu, byl u ryb příjem potravy o 25% nižší než u ryb candáta (*Sander lucioperca*), které byly vystaveny vyššímu zákalu. Ryba, která byla vystavena nízkému zákalu, vykazovala delší dobu zdržení na vstupující potravu do nádrže (Ende et al. 2021).

V pokusu, kde byly koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) vloženy do zakaleného bludiště, bylo možné spatřit hned několik zajímavostí. Ryby se více ostýchaly opustit své stanoviště a pokračovat dále skrze zakalenou vodu za účelem vyhledání potravy. Pokud potravu našly, došlo k pozření menšího množství potravy než v čisté vodě. Další zajímavost u tohoto pokusu naznačuje, že pokud se ryba oddělila od svého hejna, se kterým byla vložena do bludiště, vykazovala tato ryba ztrátu výhod plynoucích z antipredačního chování a kolektivního rozhodování hejna. Rozhodování se tak přesunulo z kolektivu na jedince, a to může mít neblahý vliv na populace tohoto druhu ryb (Chamberlain et al. 2019).

U lesklouna smaragdového (*Notropis atherinoides*), se vlivem zvýšeného zákalu (40 NTU) snížilo množství spotřebované kořisti – perlooček *Dafnia magna*, a to u všech typů zákalu, tj. zákalu způsobeného řasami, sedimentárního i kombinací obou těchto zákalů, které měly vyšší stupeň (40 NTU). U středního stupně zakalení (20 NTU), při sedimentárním zákalu, ale ryby nevykazovaly nižší spotřebu perlooček. To nasvědčuje tomu, že i při mírném zákalu, který tvoří zákal způsobený řasami, zapříčiní snižování spotřeby potravy, tedy je pro tyto ryby škodlivější, než zákal sedimentární (Nieman and Gray. 2020). Kombinace zvýšené teploty a zvýšeného zákalu ukázaly, že zvýšená teplota neovlivňovala ryby (*Gymnogeophagus terrapurpura*) v množství zkonsumované kořisti, ale vyšší zákal vody podpořil snížení zkonsumované kořisti. V klasickém prostředí bez zákalu, ryby s různorodou velikostí těla, pozřely podobné množství kořisti. V zakalených vodách se vše ale obrátilo a větší ryby, vykazovaly vyšší příjem potravy, než tomu bylo u ryb menších (Figueiredo et al., 2019). U mládřat tresek obecných bylo zase vyzorováno, že během středního zákalu byla vynaložena u ryb vyšší spontánní aktivita při hledání své potravy, než tomu bylo u vyššího zákalu. Pokud byl v experimentu použit pach kořisti, byla zde situace obdobná s tím rozdílem, že u obou stupních zakalení ryby vyvinuly vyšší aktivitu, díky stimulaci pachem. To má za následek jejich zvýšenou spotřebu energie (Meager and Batty, 2007).

1.4 Vliv zákalu na vztah mezi predátorem a kořistí

Jak predátoři, tak jejich kořist ve vodním prostředí získávají informace o okolním prostředí převážně vizuálně a tato jejich schopnost je výrazně ovlivňována zákalem vody, který má určující vliv na optické podmínky ve vodním prostředí (Abrahams and Kattenfeld 1997; Kemp et al., 2011). Kromě získávání potravy je jedním z hlavních dopadů zákalu vliv na vztahy mezi predátorem a kořistí. Typickým mechanismem, jakým zákal ovlivňuje chování ryb je snížení reakční vzdálenosti mezi predátorem a kořistí (Abrahams and Kattenfeld, 1997). V prostředí, kde jsou zrakové vjemy primárním zdrojem informací mohou zvýšené hodnoty zákalu vést k podstatným změnám v chování ryb až k celkové změně ve složení společenstev (Kulíšková et al., 2009; Kemp et al., 2011). Při poklesu množství světla rozptýleného ve vodním sloupci, nebo zvýšení zákalu, se snižuje ostrost vidění u ryb a vodních organismů, které je velmi proměnlivé podle druhu živočicha. Především záleží na velikosti oka, které je silným prediktorem pro ostré vidění. Ryby, které jsou přizpůsobené životu v temných a zakalených vodách, mají převážně sníženou ostrost vidění a dominují malými velikosti těl a očí, než ryby z prosvětlených čistých vod (Caves et al., 2017). Jakmile ryby zaregistrují sníženou viditelnost, začnou se spoléhat na sensorické vlastnosti jako čich, který je významnou pomůckou. Čichové vjemy mohou poskytovat důležité informace o okolním prostředí (Martin, 2017). Ukazuje se, že ryby se při reakci na přítomnost predátora spoléhají především na chemické signály.

Zhoršené vizuální podmínky zkracují reakční vzdálenost a zhoršují také ostrost vidění. V případě kořisti může být důsledkem pozdní zaznamenání přítomnosti predátora, v případě predátorů jde zejména o sníženou schopnost vyhledat a ulovit kořist. V zakaleném prostředí se mění chování u ryb v důsledku změny podmínek pro vyhledání potravy. I mírný zákal může způsobit změny v množství ulovené kořisti. Úspěšnost při hledání potravy se u jednotlivých druhů ryb liší v závislosti na druhu zákalu. Obecně ale platí, že při intenzivním zákalu dochází obvykle k mnohem nižší spotřebě kořisti, než ve vodách bez zákalu (Becker et al. 2016).

U jelečka *Notropis atherinoides* došlo vlivem zvýšeného zákalu ke snížení selektivity ryb ke kořisti. Ukázalo se, že zákal způsobený řasami byl pro ryby více závažný, než zákal sedimentární (Nieman et al. 2019). Lze tedy přepokládat, že řasový zákal omezuje zorné pole ryb a tím ovlivňuje jejich rozhodování při výběru kořisti ve svém okolí (Sohel et al. 2017).

U některých druhů ryb, bylo prokázáno, že zákal způsobuje výrazné změny v mortalitě ryb vlivem predátorů. U okouna velkoušého (*Micropterus salmoides*), okouna maloústého (*Micropterus dolomieu*) a měsíčníka zelenoústého (*Lepomis cyanellus*) je zrakový vjem při lovu klíčový. Vlivem zákalu se u těchto ryb zvýšila zranitelnost vůči predátorům o 50 % oproti druhům, které pro vyhledání potravy využívají jiné smysly než zrak, například sumec ploskohlavý (*Pylodictis olivaris*) a vranka černošedá (*Ameiurus melas*) (Ward and Vaage, 2019).

Antipredační chování se snižuje se zvyšujícím se zákalem. Pokud se objeví v blízkosti predátor, ryby svoji aktivitu minimalizují (Zabierek and Gabor, 2016). Gambusie (*Gambusia affinis*) vykazovaly při středním zákalu zvýšené antipredační chování (*Gambusia affinis*). Naznačuje to, že pomocí antropogenního přičinění, se můžou utvářet mezi rybami odlišné behaviorální vzorce (Ehlman et al. 2019).

Ferrari et al., 2010 zkoumal vliv zákalu vody na reakci střevlí na predátora. Zjistili, že larvy střevlí eliminují své antipredační chování, pravděpodobně v důsledku nedostatečné schopnosti rozeznat predátora dle jeho zbarvení.

1.5 Vliv zákalu na pohyb ryb a rychlost plavání

Zákal může mít vliv i na rychlost plavání ryb. Turbidita pozměňuje kritickou rychlost plavání jelečka zlatého (*Notemigonus crysoleucas*). Pokud je ryba vystavena zvýšenému zákalu, zvyšuje významně svoji kritickou rychlost plavání. Za nejvyššího stupně zakalení, ryby vykazaly nárůst kritické rychlosti plavání až o 56 %, než tomu bylo u vody čisté. S rostoucími hodnotami turbidity se zvyšuje i výdej energie (Hildebrandt and Parsons, 2016). U kaprovitých ryb jelce jesena (*Leuciscus idus*), bylo významně pozměněno jejich chování díky vyššímu stupni zákalu v řece Labi. U ryb se projevila zvýšená denní aktivita a zvětšení domácího okrsku ryb při zvýšeném vegetačním zákalu (Kulíšková et al., 2009), a to pravděpodobně v důsledku zhoršených vizuálních podmínek při hledání kořisti..

Vývojová plasticita v reakci organismů na měnící se životní podmínky ve vodách byla zaznamenána i u pavího očka *Poecilia reticulata*. Bylo zjištěno, že v nasimulovaných podmínkách zakalené vody dochází u ryb k větší aktivitě ryb a častějším přesunům. U samců byla tato aktivita vyšší než u samic. Samci vykazovali mnohem větší aktivitu během nasimulovaných

podmínek zákalu než samice. Za přítomnosti predátora se chování ryb změnilo – jak v zakalené, tak i v čiré vodě ryby reagovaly snížením aktivity (Ehlman *et al.*, 2015).

Zatímco u ryb, které přirozeně žijí v zakalených vodách se při zvyšující turbiditě průměrná denní spotřeba kořisti nijak významně nezměnila (Bonner and Wilde, 2002), při zákalu vyvolaném řasami byl úspěch vyhledání potravy u paokouna amurského (*Siniperca chuatsi*) mnohem nižší, než při zákalu vyvolané jílem. Li *et al.* (2013) ve své práci rozdělil podmínky zákalu také podle světelné intenzity. Ukázalo se, že v případě zákalu způsobeného řasami nevyvolaly rozdílné světelné podmínky u ryb odlišnou reakci. V případě jílu byla úspěšnost ryb při vyhledání potravy vyšší v noci (Li *et al.*, 2013). Viditelnost ovlivňuje mezi kořistí a predátorem. Vlivem snížené viditelnosti se zmenšuje tzv. reakční vzdálenost a může tak docházet k neočekávanému odhalení mezi kořistí a predátorem. Záleží pak na behaviorálních schopnostech kořisti uniknout při setkání s dravcem. Predátor i kořist využívají různé strategie. Predátoři obvykle využívají krycí zbarvení, kořist zase využívá postranní čáry ke zjištění přítomnosti dravce. Světlo a průhlednost vodního sloupce umožňuje predátorovi vyhlédnout si vhodnou kořist a kořist má také větší šanci zareagovat únikem (Higham *et al.*, 2015).

Zákal zásadně ovlivňuje chování ryb. Vysoký zákal snižuje účinnost lovu kořisti, ale ryby proto ryby mění svoji strategii a přecházejí k mnohem vyšší aktivitě při vyhledávání potravy. Vyšší aktivita ale ve výsledku znamená vyšší úsilí a s ním související ztráty energie, která by mohla být využita např. pro růst. Zákal tak může ve výsledku snížit rychlost růstu ryb (Sweka and Hartman, 2001). Existují ale i druhy ryb, které jsou v podmínkách zvýšeného zákalu zvýhodněny, jelikož mají velmi dobře vyvinuté zrakové orgány, které se přizpůsobí vyššímu zákalu, jako je například okoun říční *Perca fluviatilis* (Jacobsen *et al.* 2014). Také u dalších druhů dravých ryb s vyvinutými chemosenzorickými schopnostmi může zvýšený zákal působit jako výhoda. Takové druhy pak mohou převažovat a stát se klíčovými druhy potravního řetězce (Lunt and Smee, 2015). Naproti tomu predátoři, kteří nemají vyvinuté chemo-senzorické vnímání a spoléhají se spíše na zrakové vjemy, musí vynaložit úsilí pro vytvoření nových strategií potřebných k ulovení kořisti při intenzivním zákalu, protože jsou jejich schopnosti omezené (Huenemann *et al.*, 2012). S tím může souviset i větší výdej energie na ulovení kořisti, jelikož vyhledávání kořisti v zakalené vodě trvá mnohem déle (Meager and Batty, 2007). Také u kořisti může docházet ke změně strategií. Kořist snadno rozliší predátora v čisté vodě, ale v podmínkách zvýšeného zákalu se interakce mezi rybami

mění. Kořist může pozdě nebo špatně identifikovat predátora a tím ztrácí energii a čas pro únik. Taková situace může ve výsledku vést k ulovení kořisti (Chivers et al., 2013).

Zvýšený zákal může být kořistí využíván i jako typ úkrytu. Například u korašky severoamerické *Hypomesus trnsacificus* bylo pozorováno, že snížení rychlosti větrů v deltách řek vede ke snížení zákalu a ve výsledku to může mít negativní vliv na stanoviště těchto druhů ryb, jelikož jsou více ohroženy predací (Bever et al. 2018). Dlouhodobá studie (18 let) ekosystému Mexického zálivu ukázala, že s přibývajícím zákalem dochází ke snižování druhové diverzity ryb. Bylo zjištěno, že i díky vyššímu zákalu se mnohem lépe daří bentickým druhům, tedy například krabům, kteří zákal mohou využít jako své útočiště (Lunt and Smee, 2020).

V eutrofních vodách, kde dochází ke zhoršení vizuálních podmínek prostředí vlivem nadměrného růstu řas, se mění sociální chování populací. Například ryby využívají při vysoké viditelnosti jiné habitaty, než při snížené viditelnosti. Dochází tedy i ke změně rozhodování ryb (Fisher and Frommen, 2012). U sivena amerického *Salvelinus fontinalis* byla zjištěna nižší reakční vzdálenost při zvyšující se turbiditě v potoce. Také zde se snížila reaktivní vzdálenost mezi kořistí a pstruhem potočním *Salmo trutta*, který dokáže odhalit i v zákalu svoji kořist, která se snaží uniknout (Sweka and Hartman, 2001). Při studiu mořských ekosystémů a turbidity bylo zřejmé, že ani tady ryby nemají pozitivní reakce. U sapínka mnohotrného (*Acanthochromis polyacanthus*) bylo zjištěno, že ryby snižují svoji pohybovou činnost s rostoucí turbiditou. Při zvyšující se turbiditě, se ryby téměř přestávaly pohybovat a zůstávaly na jednom místě (Leahy et al., 2011).

1.6 Vliv zákalu na chování ryb ve skupině a rozmnožování ryb

U hejnových ryb, které jsou kořistí predátorů může mít zákal zásadní vliv na strukturu hejna, kdy se při zvýšeném zákalu ryby více drží u sebe vlivem zhoršených vizuálních podmínek. Zvýšená soudržnost hejna se projevuje pravděpodobně za účelem snazšího zachycení a reakci na přítomnost predátora.

Se změnami podmínek ve vodním prostředí dochází i ke změnám v rozmnožování u ryb. Pohlavní výběr je přímo úměrný kvalitě životaschopnosti dané populace (Candolin and Heuschele, 2008). Snížení průhlednosti vody a s ní spojené snížení viditelnosti ve vodním prostředí obvykle ztěžuje výběr vhodného partnera a může tak ovlivnit reprodukční úspěch ryb. To může mít rozhodující roli zejména u ryb, které se při výběru partnera orientují na základě zbarvení jedince

(Seehausen *et al.* 1997). Výběr potenciálního partnera mezi rybami je ovlivněn barevnými signály, které přidávají na atraktivnosti protějšku. Vlivem zhoršených vizuálních podmínek došlo u některých druhů ryb k přizpůsobení. Například u jelčika červenavého *Cyprinella lutrensis*, kde byla pozorována zvýšená intenzita zbarvení signálních značek na těle, aby byly lépe rozpoznatelné (Dugas and Franssen, 2011). U některých druhů ryb čeledi *Syngnathinae* si samečci vybírají partnerku na základě kvality její kůže a signalizace, ovšem i zde je patrná změna při výběru partnerky v zakalené vodě, kde je potlačen vizuální vjem ozdobení těl partnerů. Samečci, kteří za normálních okolností preferovali samičky se šedivými pruhy, preferují v podmínkách zvýšeného zákalu samičky s bílými pruhy, které tak mají stejnou šanci jako ty se šedivými (Sundin *et al.*, 2016). Vizuální systém páření se se zákalem radikálně potlačuje, díky neaktivním samičkám, které v zakalených vodách nemají velký zájem o navázání kontaktu se samečkou, a to ani o prohlédnutí vytvořených hnízd. Samečci v zakalených vodách vynakládají na přilákání samičky mnohem větší úsilí, než tomu bylo v nezakalených vodách. Ve výsledku dochází k oslabení populace ryb (Engstrom-Ost and Candolin, 2007).

Pro některé druhy ryb znamená změna životního prostředí jako například reakce na zákal, rychlejší stavění hnízd sloužících pro přilákání samičky, než je obvyklé (Tuomainen and Candolin, 2013). To naznačuje složitost dopadu eutrofizace a s ní spojeného řasového zákalu na reprodukci a sexuální selekci ryb. Samečci či samičky vybírají k reprodukci protějšek u ostatních druhů. Při nízké turbiditě se samička řídí výběrem na základě velikosti těla samečka, kdy si samičky vybírají větší samečky (Sundin *et al.*, 2017). V zakalené vodě dochází ke změně preferencí samiček. Samička nemá možnost odhadnout velikost samečka a v důsledku dochází k páření méně vhodných partnerů, ale i snížení intenzity páření (Jarvenpaa and Lindstrom, 2004). Ovšem u čeledi *Gobiidae* bylo zjištěno dlouhé odhodlávání vstoupit do blízkého prostoru samiček a následně jejich obdivování v zakalených vodách, kde navíc samečci zůstávali častěji ve svých úkrytech. Ovlivnění vizuálního zbarvení samečků, ovlivnilo jejich chování vůči samičkám, a tedy i ztrátu motivace se dvořit (Michelangeli *et al.*, 2015).

Sexuální selekce se zhoršuje se zrychlenými změnami podmínek ve vodním prostředí. Je možné, že dané populace ryb se nestihnou přizpůsobit ke změnám, které vytváří člověk. Velice závisí na kvalitním sexuálním výběru, který je přímo úměrný kvalitě životaschopnosti dané populace. (Candolin and Heuschele, 2008). Snížení průhlednosti vody a s ní spojené snížení viditelnosti ve vodním prostředí, obvykle ztěžuje výběr vhodného partnera a může tak ovlivnit

reprodukční úspěch ryb. To může mít rozhodující roli zejména u ryb, které se při výběru partnera orientují na základě zbarvení jedince (Seehausen et al. 1997).

Výběr potenciálního partnera mezi rybami je ovlivněn barevnými signály, které přidávají na atraktivnosti protějšku. Kvůli zhoršeným podmínkám vizualizace, se musely některé druhy ryb, jako například *Cyprinella lutrensis*, přizpůsobit a zintenzivnit zbarvení svých signálů na těle, aby byly lépe rozpoznatelné (Dugas and Franssen, 2011). Zbarvení na bázi melaninu, ovlivňuje ryby při sexuálním výběru a to se bohužel při zvýšeném zakalení mění. S rostoucím zakalením vodního prostředí, byly ryby bledší, měly světlejší zbarvení na bázi melaninu (Cote et al. 2019). Mění se i vnímání barev u ryb (*Sander vitreus*) s čistotou a barvou vody. Experiment byl prováděn pomocí rybářských návnad, kde bílá návnada měla u tohoto druhu ryb největší úspěšnost v čisté, nezakalené vodě. Žluté návnady zase měly největší úspěšnost v sedimentárním zákalu. To vše naznačuje, že zákal vody u ryb mění vnímání barev pod vodou se zvyšující turbiditou (Nieman et al. 2020).

1.7 Vliv zákalu na larvální a juvenilní stádia ryb

Zákal vody má negativní vliv na líhnutí larev ryb i na larvy samotné. Úspěšnost líhnutí larev kostlína skvrnitého *Lepisosteus oculatus* se snižuje, a to dokonce již při zákalu 5 NTU. Rané vývojové fáze jsou z hlediska zákalu jedním z nejcitlivějších období. Zákal tak může být jedním z důvodů ztráty biologické rozmanitosti společenstev (Gray et al., 2012). Vysoký zákal negativně ovlivňuje hmotnost larev štik. Larvy štik měly v zakalené vodě nižší hmotnost ve srovnání s vodou bez zákalu, i když se rychlost jejich růstu nelišila. A to i přesto, že larvy štik využívaly v zakalené vodě širší prostor habitatu (Engstrom-Ost and Mattila, 2008). Podobný závěr ukázala i další studie, kde bylo zjištěno, že rychlost růstu larev morčáka pruhovaného *Morone saxatilis* je snížena při nízké intenzitě světla (Chesney, 1989).

Zákal spojený s vysokým bakteriálním zatížením hraje roli při úmrtnosti larev ryb v odchovných zařízeních. Voda v těchto zařízeních je zatížená živinami, které podporují růst bakterií. V porovnání s čistší vodou mají larvy vyšší schopnost přežití (Stuart et al., 2016). Avšak u některých larev ryb se ukázalo, že vlivem zkrácení zorného pole může vyšší zákal působit jako výhoda před predátorem, jelikož se v něm larvy skrývají (Utne-Palm, 2002; Lehtiniemi et al. 2005).

Proto se u ústí řek, kde je obvykle vyšší zákal shromažďuje mnoho mladých ryb a korýšů a to nejen sladkovodních, kteří zde migrují a hledají útočiště před predátory (Maes et al. 1998).

Lidská činnost umožňuje šíření invazních druhů, což má neblahý vliv na původní druhy v dané lokalitě. Pokud se k tomu ve vodním prostředí připojí i zákal, ukazuje se, že invazní druhy, které snášejí dobře zakalené prostředí, mohou mít větší výhody, než druhy původní, které špatně snášejí zakalené prostředí, pro vyhledávání potravy (Wing et al. 2021). Navíc vodní biologické invaze způsobují hybridizaci mezi invazními a endemickými druhy vodních živočichů, jako důsledek zakalení.

1.8 Ouklej obecná (*Alburnus alburnus*)

Ouklej obecná (*Alburnus alburnus*) je pelagická, limnofilní ryba, která obývá evropské vodní toky. Jedná se o menší kaprovitou rybu, která je důležitým článkem v potravního řetězce (Bíró and Muskó, 1995). Ouklej se živí v řekách převážně benthickou kořistí, zooplanktonem, larvami dvoukřídlého hmyzu, ale i detritem (kromě podzimu) a rostlinným materiálem, jehož spotřeba se v průběhu sezóny snižuje (Almeida et al., 2017; Latorre et al., 2016).

Ovšem byla zaznamenána měnící se stanoviště ouklejí na řece Ob, kde se oukleje začínají přemísťovat do horních částí toku (Reshetnikov et al., 2017). Ačkoliv se jedná o dříve velmi běžný druh, vyskytla se na červeném seznamu IUCN, který dokumentuje seznam ohrožených živočichů (Freyhof and Kottelat, 2008). V jiných oblastech svého výskytu je ale považována za druh invazní. Například ve Španělsku dochází k hybridizaci oukleje s endemickými druhy této oblasti. Tyto hybridy mají odlišnou velikost než mateřské druhy. Křížení s ouklejí může mít na endemické druhy výrazně negativní důsledky (Almodóvar et al., 2012; Munoz-Mas et al., 2016).

Roli zde může sehrát i zákal. V Společenské chování mezi smíšenými druhy bylo v zákalu hojnější. Samečci tedy trávili více času se samičkami jiného druhu v zakalené vodě (Glantz et al., 2015). Oukleje migrují i do oblastí Francie, kde byl zaznamenán silný nárůst této populace na jihu francouzských Alp (Chappaz et al., 1998). Oukleje vykazují vysokou fenotypovou plasticitu, známou jako schopnost genotypu produkovat odlišný fenotyp v reakci na změnu podmínek prostředí, která jim propůjčuje vysoký invazní potenciál. Jsou tedy považovány za druhy, které

ohrožují původní populace ryb, a to zejména na Pyrenejském poloostrově. Není výjimkou použití agrese ze strany ouklejí (Masó et al., 2016).

2. Cíle práce

Jak naznačila úvodní kapitola, skupinové chování (tvorba hejna) je základním prvkem sociálního chování u kostnatých ryb. Poskytuje základ pro chování při vyhledávání potravy, rozmnožování i ochraně před predátory (Pitcher and Parrish, 1993).

Cílem diplomové práce je objasnit vliv zákalu na chování pelagických ryb. Vzájemné vztahy mezi jedinci v hejně jsou řízeny vnitřními i vnějšími faktory. Vnější biologický faktor určující chování ryb (ouklej obecná) ve skupině bude představovat zákal vody, vnitřní faktory bude představovat vzájemná známost jedinců. Cílem práce bylo zjistit, jestli různá intenzita zákalu ovlivní skupinové chování ouklejí. Zejména, jestli dojde ke zmenšení vzdálenosti mezi jedinci při zvýšeném zákalu. Předpokládala jsem, že se při zvýšeném zákalu sníží vzdálenost mezi jedinci ve skupině.

Na tvorbu hejna mají výrazný vliv vizuální podmínky, a to zejména u ryb, které se při orientaci v prostoru řídí vizuálními podněty. Mezi takové ryby patří i ouklej obecná. Tuto rybu jsem si vybrala pro svou studii proto, že se jedná o menší rybu, která má v říčním prostředí velmi početné populace, je důležitou součástí potravního řetězce jako kořist predátorů a zároveň je zcela typická tvorbou hejn. V mé práci jsem se zaměřila na to, jak mohou jedinci v hejnu kompenzovat zhoršené vizuální podmínky. Cílem bylo odpovědět na otázku, jestli jedinci vlivem zákalu upraví své hejnové chování, konkrétně jsem chtěla otestovat následující hypotézy:

H1: jestli dojde v reakci na zvýšené hladiny zákalu ke snížení vzdálenosti mezi jedinci

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

H3: střední hladina zákalu (30 NTU) nevyvolá v porovnání se základní hladinou (0 NTU) reakci jedinců

3. Metodika

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



Obr. 1: Turbidimetr – Turb 355 T

<https://www.xylemanalytics.com/>

Tab. 1: Naměřená teplota v akváriích při různých hladinách zákalu pro jednotlivé skupiny ryb

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



Obr. 2: Laboratoř ekologie ryb, kde bylo umístěno chovné hejno



Obr. 3: Experimentální akvária

3.1 Lokalita odlovu

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



Obr. 4: Berounka v roce 2019 (vysoký stupeň turbidity) (foto: David Štrunc)

<https://irybarstvi.cz/>

3.2 Způsob odlovu

Oukleje byly okamžitě po ulovení opatrně převezeny v barelu se vzduchováním v do experimentální laboratoře specializované na chov ryb na Ústavu pro životní prostředí. Ihned po převozu byly ryby umístěny do dvou předem připravených akvárií o objemu 430 l, kde pro ně byla nachystána čistá odstátá voda s teplotou 19° C. Zde byly ponechány celé 4 týdny pro aklimatizaci. Ryby byly krmeny denně mraženými komářími larvami. V akváriích byla 1x týdně prováděno čištění a výměna vody. V průběhu aklimatizace ryb jsem do připraveného protokolu zaznamenávala teplotu, pH a vodivost vody. Akvária byla vybavena vnějšími filtry (Fluval) se vzduchováním. Teplota vody byla v rozmezí 11,5 - 18 °C. Teploměry byly umístěny uvnitř, tedy na vnitřních stranách akvárií, světlení bylo přirozené denní světlo.

3.3 Počet jedinců

Ve své studii jsem využila celkem 40 jedinců. Ryby byly dále rozděleny po pěti jedincích do osmi skupin, pro nastavení experimentu byla využita metoda latinských čtverců s proměnlivými kombinacemi sledovaných hejn tak, aby byla zaručena nezávislost měření a zaručena minimalizace

počtu pokusných zvířat. Ouklej obecná (Obr. 5) je běžným druhem obývajícím pelagiál řek a jezer. K experimentu je vhodná zejména pro svůj běžný výskyt, umožňující její získání a menší velikost pro snadné umístění v akváriích. Průměrná velikost jedinců byla 13,7 cm SL (SL, standard length) V průběhu pokusu byli jedinci umístěni do experimentálních nádrží, kde bylo pomocí kamer sledováno jejich chování.



*Obr. 5: Ouklej obecná (Alburnus alburnus),
<https://www.rybaribechyne.cz/atlas-ryb/ouklej-obecna/>*

3.4 Popis experimentálního designu

Experimenty byly prováděny v akváriu o objemu 320 l, nad nímž byla umístěna kamera (GoPro Hero 10, od firmy GoPro (Obr. 6)). Pro účely pokusu byla snížena hladina vody na 11 cm, jelikož při vyšších hladinách by nebylo možné rozeznat od sebe jedince. Experimentální akvárium bylo černou, nesmazatelnou fixou rozděleno na pravidelnou čtvercovou síť o velikosti 10 x 10 cm. Mřížka byla načrtnuta po celém dně akvária a po stranách pouze vertikální přímkou po 10 cm, které navazovaly na spodní čtvercovou síť. Pro účely pokusu byly ryby rozděleny do osmi skupin po pěti jedincích.



*Obr .6: kamera (GoPro Hero 10, od firmy GoPro)
(<https://gopro.com>)*

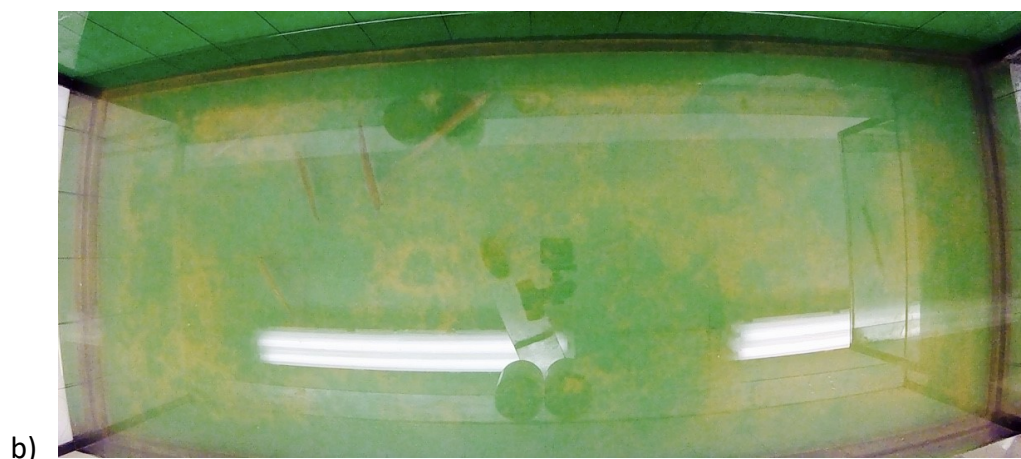
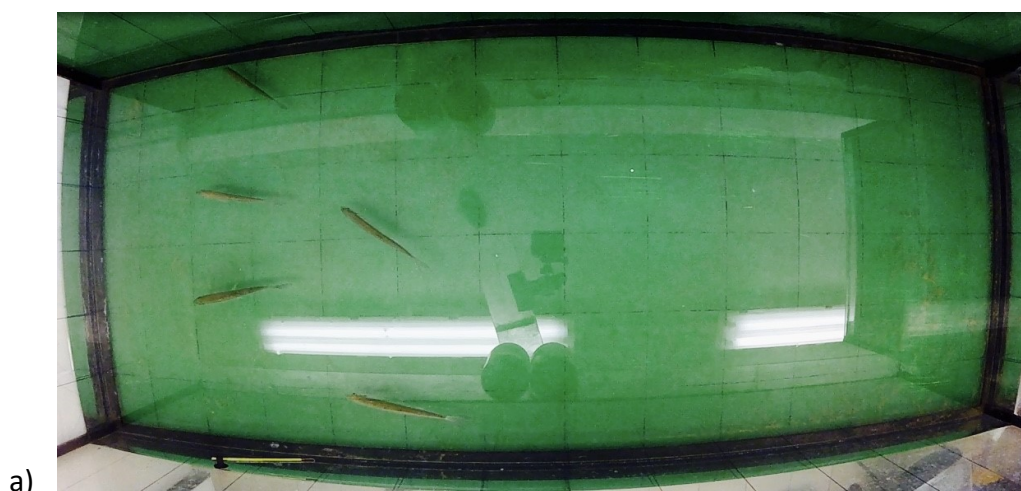
Každá skupina ryb A, B, C, D, byla v určité turbiditě sledována dvakrát v podobě podskupiny a1, a2, b1, b2, c1, c2, d1, d2 ve stejné hladině zákalu, ale v nově připraveném experimentálním akváriu nezávisle na přechozích skupinách. Takto se celkem vystříдалo osm skupin ve třech stupních turbidity. Údaje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

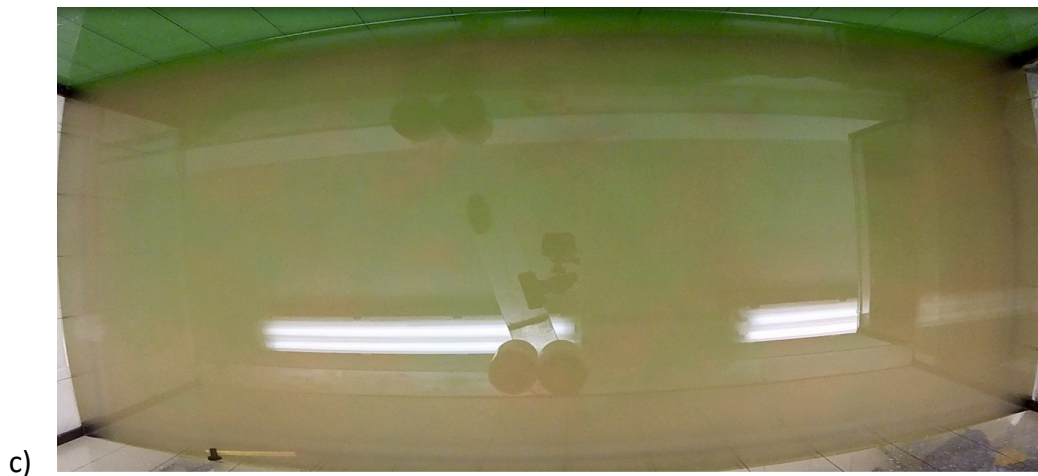
Pro každý pokus byla připravena turbidita v požadované hodnotě 0, 30, 60 NTU. Navržené stupně turbidity vycházely z údajů o kvalitě vody odvozených z dlouhodobého sledování koncentrací živin Českým hydrometeorologickým ústavem ČHMÚ (<http://www.chmi.cz>), který na odběrných místech provádí měsíční monitoring. Vycházela jsem primárně z dat sbíraných na profilech řek Berounka, Sázava, Vltava a Labe.

Tab. 2: Naměřená data v akváriích v určitých turbiditách pro jednotlivé skupiny ryb

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

Zákal jsme měřily turbidimetrem Turb 355 T (www.wtw.com). Pro přípravu zakalené vody jsme použily jílu, který jsme v akváriu promíchaly tak, aby byla v celém akváriu požadovaná hodnota zákalu, kterou jsme kontrolovaly třemi měřeními v různých místech akvária (Tab. 2). Po namíchání určitého stupně zákalu jsme do experimentálního akvária vpustili sledované jedince. Ryby zde byly ponechány 15 min. pro aklimatizaci, poté jsme kamerou zavěšenou nad experimentálním akváriem pořídili 16minutový záznam, ze kterého byla následně vystřižena střední část dlouhá 8 minut. Tento design byl zvolen za účelem aklimatizace ryb v experimentálním akváriu po umístění kamery a zamezení vyrušení při sledování chování. Po pořízení záznamu byly ryby vráceny zpět do svého původního chovného akvária. Po uplynutí pokusu jsem akvárium vypustila, omyla čistou vodou a naplnila čerstvou vodou. V průběhu pokusu byly dodrženy všechny institucionální a národní směrnice pro zacházení s pokusnými zvířaty (Zákon č. 246/1992). Projekt pokusu byl schválen etickou komisí Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.





Obr. 7: a, b, c, Experimentální akvárium při různých stupních turbidity – a) 0 NTU, b) 30 NTU, c) 60 NTU (foto: M. Vlachová)

Zpracování videozáznamu

Kamerové snímky byly uloženy v počítači a z každého videa byla odňata odejmuta počáteční a konečná část v délce čtyř minut. Takto sestříhaný videozáznam byl použit pro vyhodnocení chování ryb. Hodnocené videozáznamy měly délku 8 min. Z těchto snímků byly vytvořeny snímky (*screenshots*) v krocích po deseti vteřinách. Snímky byly vyhodnoceny pomocí programu ImageJ 1.52f (<https://imagej.nih.gov/ij>; Abramoff et al., 2004) a pomocí přímky byly pro každou sledovanou skupinu změřeny vzájemné vzdálenosti jednotlivých ryb v experimentálním akváriu. Vzdálenosti mezi jednotlivci byly měřeny jako přímka od ústního otvoru jedinců. Jelikož kamera umístěná nad akváriem zkreslovala snímání obraz byly vzdálenosti mezi jedinci v použitém programu zkalibrována pomocí čtvercové sítě na dně akvária. Vzdálenosti mezi rybami byly zapisovány do programu Microsoft Excel. Získané výsledky byly vyhodnoceny pomocí programu R R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

4. Výsledky

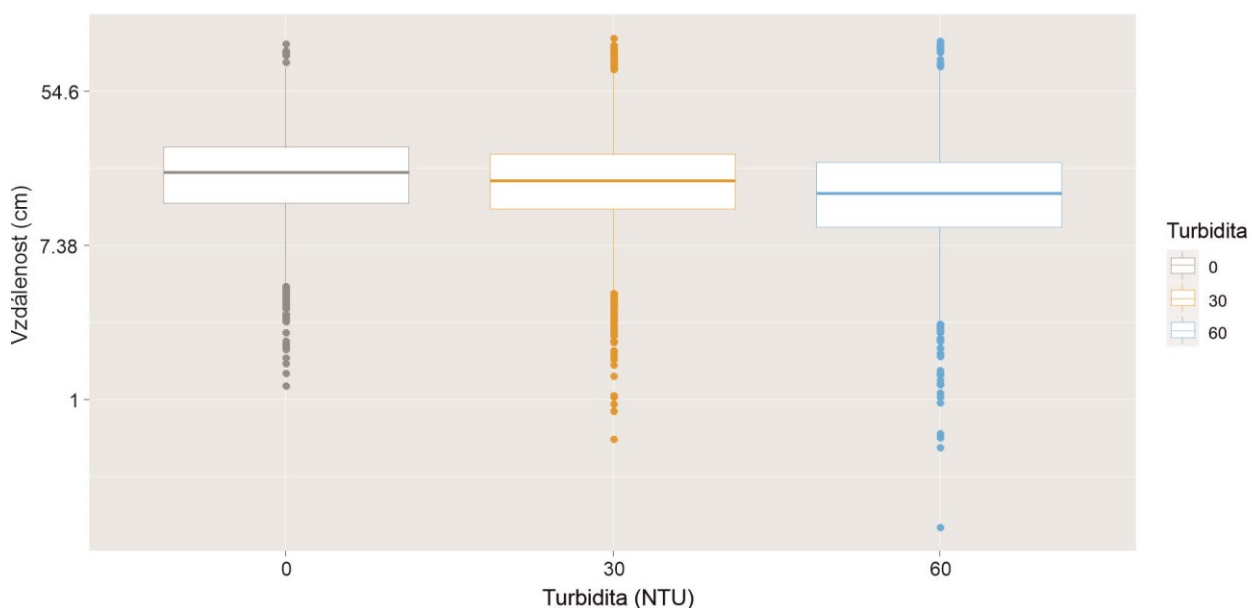
Získané výsledky byly vyhodnoceny pomocí programu R R 4.0.5 (R Core Team, 2021). Pro statistické vyhodnocení byl využit jednoduchý lineární model. Jelikož původní model nespĺnil předpoklady normality, použila jsem model s logaritmem vzdálenosti. Pro výpočet jsem použila následující model:

$$\log (Vzd) = \beta_0 + \beta_1 * Turb + c_1, Skup_1 + e_1$$

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

Tab. 3: Základní charakteristiky datového souboru

Turbidita	Min.	1st Qu.	Median	Mean	3rd Qu.	Max.
0 NTU	1.194	12.802	18.887	20.726	26.281	101.431
30 NTU	0.597	11.764	17.049	19.367	24.299	108.815
60 NTU	0.192	9.389	14.396	17.008	21.497	105.922



Obr. 8: Boxplot – Závislost mezi vzdálenostmi ryb (cm) a turbiditou 0, 30, 60 NTU

Tab. 4: Výsledky modelu $\ln \text{ vzd} \sim \text{as.factor}(\text{Turbidita}) + (1 | \text{Skupina/ID}) + (1 | \text{Index})$

Fixed effects:	Estimate	Std. Error	t value	Exp. Estimate	p-value
(Intercept)	2.887	0.032	90.104	17.941	
as.factor(Turbidita)30	-0.084	0.0129	-6.537	0.919	<0.001
as.factor(Turbidita)60	-0.248	0.013	-19.063	0.781	<0.001

Ve své práci jsem se zaměřila na vyhodnocení hejnového chování ouklejí v odpovědi na abiotické podmínky prostředí, tedy jak se mění vzdálenost ryb od sebe při různých stupních turbity (0, 30, 60 NTU). Výsledek modelu ukázal, že vzdálenosti jedinců byly při různých hladinách odlišné. Na základě našich výsledků jsme zjistily, že hejno má v podmínkách zvýšeného zákalu kompaktnější strukturu, která se projevuje snížením vzdálenosti mezi jedinci ve skupině.

5. Diskuze

Ve své diplomové práci jsem testovala hypotézu, která se zakládala na předpokladu, že za podmínek zvýšené turbidity ztrácí jedinci vizuální kontakt, a proto má hejno kompaktnější strukturu v podmínkách s vyšší turbiditou. Za tímto účelem bylo sledováno 40 jedinců oukleje obecné u nichž byla měřena vzdálenost jedinců při zákalu 0, 30 a 60 NTU.

Očekávala jsem, že při nízké turbiditě (0 NTU) se budou jedinci od sebe držet na větší vzdálenosti než u středních a nejvyšší hladiny zákalu (30 a 60 NTU), jelikož ryby svým zrakem při 0 NTU dobře vidí své hejno a okolí. Při zvýšeném stupni zákalu jsme předpokládaly potenciální citlivost ryb na zvyšování turbidity ve vodě v důsledku snížené viditelnosti v zakalené vodě.

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

Snížení vzdálenosti jedinců uvnitř hejna může být způsobena proximálními faktory, tj. faktory které primárně určují takovéto chování. Tím může být zejména zhoršení ostrosti vidění u ryb, kdy zhoršená ostrost vidění snižuje reakci ryb na své okolí (Nieman et al., 2019). U ryb (*Notropis atherinoides*) se díky rostoucím zákalu zhoršuje ostrost, která je důležitou reakcí ryb na V takových podmínkách ryby zmenšují svou vzdálenost tak, aby lépe viděly jedince v hejnu. Je otázkou, jestli se na snížení vzdálenosti jedinců u ouklejí podílejí i další smysly, jako je senzorické vnímání pomocí postranní čáry. Ultimátně může být příčinou takového chování při vysokém zákalu narušená schopnost komunikace mezi jedinci a ochrana před predátory.

Gray et al. (2014) zjistili, že chování ryb na turbiditu ve vodním prostředí, záleží na druhově specifické reakci. U některých druhů ryb jako je např. jeleček montgomerský *Notropis bifrenatus bifrenatus*), vyšší zákal neovlivnil ani vzdálenost mezi jedinci ryb a na rozdíl od naší studie nedošlo k rozdílu v chování jedinců (Gray et al. 2014).

Synchronizace jedinců uvnitř hejna umožňuje rybám efektivněji čelit predátorů a také zvyšuje šanci na nalezení potravy. Tyto výhody pak mají vliv na rozhodnutí jedinců, jestli vstoupí do hejna nebo převáží individuální chování. Ve volné přírodě má jedinec uvnitř hejna výhodu v tom, že hejno jako celek je ostražitější a dojde tedy k rychlejšímu odhalení predátora (Parrish and Pitcher, 1993). V souvislosti se zaměřením mé práce by bylo v následujících studiích zajímavé ověřit, jakým způsobem by se jedinci uvnitř hejna chovali při různých hladinách zákalu v přítomnosti predátora a která hladina zákalu je zásadní pro změnu takového chování. Určitou roli v chování ryb by mohla hrát i teplota vody, ve které se ryby pohybují a podíl rozpuštěného kyslíku. Podobně by bylo důležité zjistit, jestli má zákal vliv na efektivitu získání potravy u oukleje.

Jedním ze zásadních faktorů, které utvářejí sociální strukturu hejna a chování ryb a jejich hejn je ohrožení ze strany predátorů. Obrana proti predátorům je považována za jednu z nejvýraznějších výhod shlukování ryb do hejn (Krause & Ruxton, 2002). Ryby, které jsou kořistí obvykle reagují na přítomnost dravců tím, že prodlužují čas strávený v hejnech a kontrolují aktivitu dravce (Botham et al., 2008; Magurran 2005). Vyšší hrozba ze strany predátorů vede k synchronizovanějšímu pohybu skupin, přičemž rychlost a distribuce nejbližších sousedů se stávají kompaktnějšími (Bode et al., 2010).

Prostřednictvím koordinovaného pohybu hejna jsou jedinci schopni snížit riziko ze strany predátora, známé jako tzv. *oddy effect*, neboli zmatení predátorů, kdy je pro predátory obtížnější zaměřit se na jedince ve skupině než na izolované jedince, kteří se morfologicky nebo jinak odlišují svým chováním od ostatních (Krause a Ruxton 2002). Větší riziko proto vede k vyšším frekvencím přeskupování hejna a kompaktnější struktuře s nízkou vzdáleností nejbližších sousedů (Bode et al., 2010). Zvýšený zákal snižuje vizuální vnímání okolního prostředí a ryby na něj mohou reagovat vyšší soudržností hejna. Například živorodky druhu *Gambusia affinis* vykazovaly nejvyšší stupeň antipredačního chování při středním zákalu vody. Tato studie podobně jako mé výsledky naznačuje, že antropogenní změny prostředí mohou mít výrazný vliv na vzorce chování (Ehlman et al., 2019). To bylo prokázáno i v mé práci, kde jednotlivá hejna ouklejí vytvářela kompaktnější strukturu v důsledku zvýšeného zákalu.

V prostředí, kde jsou zrakové vjemy primárním zdrojem informací mohou zvýšené hodnoty zákalu vést k podstatným změnám v chování ryb až k celkové změně ve složení společenstev (Kulíšková et al., 2009; Kemp et al., 2011). U sledovaných jedinců se změny v chování projeví již při středním stupni zákalu (30 NTU), kdy byly oukleje u sebe více semknuté. Tato skutečnost může u ryb narušit jejich dosavadní způsob života. Ryby ztrácejí rozpoznávací schopnost pomocí zraku, která jim pomáhá nalézt potravu, ale i ochranu před predátory. Díky snížené viditelnosti, může docházet i ke změně preference výběru vhodného partnera, kde ryby většinou upřednostňují výběr pomocí svého vidění. Semknuté hejno může na sebe i více upozornit predátory, kteří mohou hejno ryb lépe vyzorovat.

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

Martin (2017) vyzoroval, že se při snížené viditelnosti začínou ryby se spoléhat i na další sensorické smysly jako je např. čich, který je významnou pomůckou. Ouklej je vizuálně se orientujícím druhem ryby, který jim umožní dobře se zorientovat ve svém okolí a vnímat své hejno, a navíc vycítit přítomnost, či nepřítomnost predátora. Tato vlastnost je v zakalené vodě narušena, a proto ouklej mění své vzorce chování, které se projeví snížením vzdálenosti mezi jedinci.

Při studiu mořských ekosystémů a turbidity bylo zřejmé, že ani tady ryby nemají pozitivní reakce. U sapínka mnohotrného (*Acanthochromis polyacanthus*) bylo zjištěno, že ryby snižují svojí pohybovou činnost s rostoucí turbiditou (Leahy et al., 2011). U vysoké turbidity (60 NTU), jsem pozorovala, že oukleje vykazují pomalejší proplouvání akváriem, tedy snižují svou pohybovou činnost. Tento předpoklad ale nebyl experimentem ověřen.

Velcí jedinci si v čiré vodě převážně vybírají jedince stejné velikosti, ale ne v té zakalené. To má důsledky při výběru hejna. Navíc u predátora se mění preference kořisti (Kimbell and

Morrell, 2015). Velikost ouklejí byla podobná, ale samozřejmě se vyskytli v hejnu jak větší, tak i menší jedinci. Nebyla zaznamenána nějaká výrazná preference ohledně velikostí těla ryb mezi sebou. Ryby měly již před samotným experimentem dostatečně dlouhou adaptační dobu se svým hejnem, tedy námi vybranými rybami, a to mohlo podnítit, že ryby si na sebe navykly a neměly potřebu selektovat jedince do svého hejna.

Na řece Ob, kde se oukleje začínají přemísťovat do horních částí toku (Reshetnikov *et al.*, 2017). To může naznačovat to, že oukleje potřebují jak čistější, tak i více okysličenou vodu, kterou potřebují ke svému přežití, než je tomu u dolních částí řek, které bývají převážně více eutrofizované a znečištěné, tedy i více zakalené. Je možné, že se v horních částí řek musí ryby vyrovnávat s novými podmínkami které vznikly vlivem antropogenní činnosti.

Biologické invaze způsobují hybridizaci mezi invazními a endemickými druhy vodních živočichů, a to i v důsledku zákalu. Ve Španělsku je ouklej invazní rybou, která ohrožuje endemické druhy této oblasti křížením (hybridizací) s ostatními druhy. Tito hybridi mají obvykle odlišnou velikost, než původní druhy (Almodóvar *et al.*, 2012). Podobné změny by mohly probíhat i v našich podmínkách, a to zejména v případě, kdy oukleje migrují do horních částí toku řek, kde se nacházejí jiná společenstva, která nemusí být připravená na přítomnost ouklejí, a to zejména v biotopech kam nezasahovalo původní rozšíření oukleje. Například v horních partiích řeky Cabriel na Pyrenejském poloostrově oukleje ohrožují hlavně endemické druhy (Munoz-Mas *et al.*, 2016). Je velice pravděpodobné, že po přemístění ouklejí do jiných stanovišť, se může zvýšit potravní konkurence mezi ouklejí a původními druhy, což může mít dopad na celé společenstvo ryb. Oukleje migrují i do oblastí Francie, kde byl zaznamenán silný růst této populace v jižních francouzských Alpách (Chappaz *et al.*, 1998). Tento problém může nastat i v našich vodách, kde se oukleje budou pravděpodobně také přemísťovat za méně zakalenou a kyslíkem bohatší vodou, což může být umocněno změnou klimatických podmínek v důsledku změny klimatu. Takovéto změny podmínek jsou vysoce pravděpodobné například v blízkosti přehradních nádrží.

Změny prostředí vlivem lidské činnosti vyžadují určitý stupeň adaptace na podmínky prostředí. Nejběžnějším mechanismem, jehož prostřednictvím organismy dosahují adaptace je rychlá reakce vysoce plastických vlastností, jako je chování (Sih *et al.*, 2011). Kromě fenotypové plasticity může docházet i k plasticitě vývojové, a to tehdy když genotyp vykazuje různé fenotypy podle podmínek, které se vyskytly v průběhu vývoje jedince. Tato vývojová plasticita se vyskytuje v delším časovém horizontu než plasticita behaviorální (Dukas, 1998; Stamps and Groothuis,

2010). Výsledky získané v průběhu mé práce naznačují, že ouklej je druh s vysokou schopností adaptace na podmínky prostředí a dokazuje tak vysokou behaviorální plasticitu těchto ryb. Ouklej vždy patřila k jednomu z nejběžnějších druhů v tekoucích vodách (Musil et al., 2011), a výsledky získané v průběhu mé studie ukazují že důvodem může být i vysoká přizpůsobivost tohoto druhu na vnější podmínky prostředí.

6. Literatura

Aarts, B. G. W., Nienhuis, P. H. (2003): Fish zonation and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia*, 500, 157-178.

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

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

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

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

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

Aspbury, A. S., DeColo, S. L., Goff, C. B., Gabor, C. R. (2019): Turbidity affects association behavior in the endangered fountain darter (*Actinopterygii*, *Perciformes*). *Hydrobiologia*, 838, 45-54.

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

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

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

Bierschenk, A. M., Mueller, M., Pander, J., Geist, J. (2019): Impact of catchment land use on fish community composition in the headwater areas of Elbe, Danube and Main. *Science of The Total Environment*. 652, 66-74.

Bíró, P., Muskó, I. B. (1995): Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia*, 310, 139-149.

Bonner, T. H., Wilde, G. R. (2002): Effects of Turbidity on Prey Consumption by Prairie Stream Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*. 131, 1203-1208.

Candolin, U., Heuschele, J. (2008): Is sexual selection beneficial during adaptation to environmental change? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 446-452.

- Caves, E. M., Sutton, T. T., Johnsen, S. (2017): Visual acuity in ray-finned fishes correlates with eye size and habitat. *Journal of Experimental Biology*, 220, 1586-1596.
- Collins, A. L., Anthony, S. G., Hawley, J., Turner, T. (2009): The potential impact of projected change in farming by 2015 on the importance of the agricultural sector as a sediment source in England and Wales. *Catena*, 79, 243-250).
- Costa, S. M., Appel, E., Macedo, C. F., Huszar, V. L. M. (2014): Low water quality in tropical fishponds in southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 86, 1181-1195.
- Cote, J., Pilisi, C., Morisseau, O., Veyssiere, Ch., Perrault, A., Jean, S., Blanchet, S., Jacquin, L. (2019): Water turbidity affects melanin-based coloration in the gudgeon: a reciprocal transplant experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128, 451-459.
- Cresswell, W., Quinn, J. L. (2011): Predicting the optimal prey group size from predator hunting behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 80, 310-319.
- Davies-Colley, R. J., Smith, D. G., (2001): Turbidity, suspended sediment, and water clarity: a review. *Journal of the American Water Resources Association*, 37, 1085-1101.
- De Castro, D. M. P., De Carvalho, D. R., Pompeu, P. D. S., Moreira, M. Z., Nardoto, G. B., Callisto, M. (2016): Land Use Influences Niche Size and the Assimilation of Resources by Benthic Macroinvertebrates in Tropical Headwater Streams. *PLoS ONE*, 11(3), 1–19.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150527>
- Delhey, K., Peters, A., (2016): Conservation implications of anthropogenic impacts on visual communication and camouflage. *Conservation Biology*, 31, 30-39.
- Deutschmann, B., Kolarevic, S., Brack, W., Kaisarevic, S., Kostic, J., Kracun-Kolarevic, M., Liska, I., Paunovic, M., Seiler, T-B., Shao, Y., Sipos, S., Slobodnik, J., Teodorovic, I., Vukovic-Gacic, B., Hollert, H., (2016): Longitudinal profile of the genotoxic potential of the River Danube on erythrocytes of wild common bleak (*Alburnus alburnus*) assessed using the comet and micronucleus assay. *Science of The Total Environment*, 573, 1441-1449.
- Dogliotti, A. I., Ruddick, K., Guerrero, R., (2016): Seasonal and inter-annual turbidity variability in the Río de la Plata from 15 years of MODIS: El Niño dilution effect. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 182, 27-39.
- Dudgeon, D., (2005): River Rehabilitation for Conservation of Fish Biodiversity in Monsoonal Asia. *Ecology and Society*, 10, 20 s.
- Dugas, M. B., Franssen, N. R. (2011): Nuptial coloration of red shiners (*Cyprinella lutrensis*) is more intense in turbid habitats. *Naturwissenschaften*, 98, 247-251.
- Dukas R. (1998): Evolutionary ecology of learning. In: Dukas R (Ed.), *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago Press, Chicago, pp 129–174.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Gosnell, K., Balcom, P., Ortiz, V., DiMento, B., Schartup, A., Greene, R., Mason, R. (2016): Seasonal Cycling and Transport of Mercury and Methylmercury in the Turbidity Maximum of the Delaware Estuary. *Aquatic Geochemistry*, 22, 313-336.

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

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

- Gray, S. M., McDonnell, L. H., Mandrak, N. E., Chapman, L. J. (2016): Species-specific effects of turbidity on the physiology of imperiled blackline shiners *Notropis* spp. In the Laurentian Great Lakes. *Endangered Species Research*, 31, 271-277.
- Hart, P. J. B., Bergman, E., Calles, O., Eriksson, S., Gustafsson, S., Lans, L., Norrgard, J., Piccolo, J. J., Rees, N., Watz, J., Osterling, M., Greenberg, L. A. (2014): Familiarity with a partner facilitates the movement of drift foraging juvenile grayling (*Thymallus thymallus*) into a new habitat area. *Environmental Biology of Fishes*, 97, 515-522.
- He, H., Hu, E., Yu, J., Luo, X., Li, K., Jeppesen, E. (2017): Does turbidity induced by *Carassius carassius* limit phytoplankton growth? A mesocosm study. *Environmental Science and Pollution Research*, 24, 5012-5018.
- Heiskary, S. A., Bouchard, R. W. Jr. (2015): Development of eutrophication criteria for Minnesota streams and rivers using multiple lines of evidence. *Freshwater Science*. 34, 574-592.
- Hestir, E. L., Schoellhamer, D. H., Greenberg, J., Morgan-King, T., Ustin, S. L. (2016): The Effect of Submerged Aquatic Vegetation Expansion on a Declining Turbidity Trend in the Sacramento-San Joaquin River Delta. *Estuaries and Coasts*, 39, 1100-1112.
- Higham, T. E., Stewart, W. J., Wainwright, P. C. (2015): Turbulence, Temperature, and Turbidity: The Ecomechanics of Predator-Prey Interactions in Fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 55, 6-20.
- Hildebrandt, E. K., Parsons G. R. (2016): Effect of Turbidity on the Swimming Performance of the Golden Shiner, *Notemigonus crysoleucas*. *Copeia*, 104, 752-755.
- Hilton, J., O'Hare, M., Bowes, M. J., Jones, J. I. (2006): How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of The Total Environment*. 365, 66-83.
- Horká, P. (2019): Limnologie, Prezentace, Katedra ekologie PrF UK, Praha.
- Huenemann, T. W., Dibble, E. D., Fleming, D., Fleming, J. P. (2012): Influence of Turbidity on the Foraging of Largemouth Bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141, 107-111.
- Chamberlain, A. C., Loannou, C. C. (2019): Turbidity increases risk perception but constrains collective behaviour during foraging by fish shoals. *Animal Behaviour*, 156, 129-138.
- Champagne, E. J., Guzzo, M. M., Gutgesell, M. K., McCann, K. S. (2022): Riparian buffers maintain aquatic trophic structure in agricultural landscapes. *Biology Letters*. 18, 20210598.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0598>
- Chaparro_Herrera D. J., Nandini, S., Sarma, S. S. S. (2020): Turbidity effects on feeding by larvae of the endemic *Ambystoma mexicanum* and the introduced *Oreochromis niloticus* in Lake Xochimilco, Mexico. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 20, 91-101
- Chappaz, R., Doucende, D., Barthelemy, R. (1998): Patterns of change in zooplankton community structures and the selective feeding of Bleak, *Alburnus alburnus* (L.) in the Serre Poncon dam between 1980 and 1996. *Hydrobiologia*, 391, 127-134.

- Chivers, D. P., Al-Batati, F., Brown, G. E., Ferrari, M. C. O. (2013): The effect of turbidity on recognition and generalization of predators and non-predators in aquatic ecosystems. *Ecology and Evolution*, 3, 268-277.
- Jacobsen, L., Berg, S., Baktoft, H., Nilsson, P. A., Skov, Ch. (2014): The effect of turbidity and prey fish density on consumption rates of piscivorous Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Limnology*, 73, 187-190.
- Jarvenpaa, M., Lindstrom, K. (2004): Water turbidity by algal blooms causes mating system breakdown in a shallow-water fish, the sand goby *Pomatoschistus minutus*. *Proceedings of the Royal Society B*. 271, 2361-2365.
- Jarvenpaa, M., Pauli, B. D., Lindstrom, K. (2019): Water turbidity constrains male mating success in a marine fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, 140.
- Kemp, P., Sear, D., Collins, A., Naden, P., Jones, I. (2011): The impacts of fine sediment on riverine fish. *Hydrological Processes*, 25, 1800-1821.
- Kimbell, H. S., Morrell, L. J. (2015): Turbidity influences individual and group level responses to predation in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 103, 179-185.
- Kimbell, H. S., Morrell, L. J. (2016): Turbidity weakens selection for assortment in body size in groups. *Behavioral Ecology*, 27, 545-552.
- Kratina, P., Winder, M. (2015): Biotic invasions can alter nutritional composition of zooplankton communities. *Oikos*. 124, 1337–1345.
- Kulišková, 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.
- Latli, A., Michel, L. N., Lepoint, G., Kestemont, P. (2018): River habitat homogenisation enhances trophic competition and promotes individual specialisation among young of the year fish. *Freshwater Biology*. 64, 520–531.
- Leahy, S. M., McCormick, M. I., Mitchell, M. D., Ferrari, M. C. O. (2011): To fear or to feed: the effects of turbidity on perception of risk by a marine fish. *Biology Letters*, 7, 811-813.
- Lehtiniemi, M., Engstrom-Ost, J., Viitasalo, M. (2005): Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes*, 73, 1-8.
- Li, W., Zhang, T., Zhang, Ch., Li, Z., Liu, J., Hicks, B. J. (2013): Effects of turbidity and light intensity on foraging success of juvenile mandarin fish *Siniperca chuatsi* (Basilewsky). *Environmental Biology of Fishes*, 96, 995-1002.
- Ljunggren, L., Sandstrom, A. (2007): Influence of visual conditions on foraging and growth of juvenile fishes with dissimilar sensory physiology. *Journal of Fish Biology*, 70, 1319-1334.
- Lunt, J., Smee, D. L. (2015): Turbidity interferes with foraging success of visual but not chemosensory predators. *PeerJ*, 3, e2012.

- Lunt, J., Smee, D. L. (2020): Turbidity alters estuarine biodiversity and species composition. *ICES Journal of Marine Science*, 77, 379-387.
- Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, P. A., Cottenie, K., Ollevier, F. (1998): Seasonal Patterns in the Fish and Crustacean Community of a Turbid Temperate Estuary (Zeeschelde Estuary, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47, 143-151.
- Martin, Ch. W. (2017): Effects of macrophyte-specific olfactory cues on fish preference patterns. *Aquatic Ecology*, 51, 159-165.
- Masó, G., Latorre, D., Tarkan, A. S., Vila-Gispert, A., Almeida, D. (2016): Inter-population plasticity in growth and reproduction of invasive bleak, *Alburnus alburnus* (Cyprinidae, Actinopterygii), in northeastern Iberian Peninsula. *Folia Zoologica*, 65, 10-14.
- Mather, A. L., Johnson, R. L. (2015): Event-based prediction of stream turbidity using a combined cluster analysis and classification tree approach. *Journal of Hydrology*, 530, 751-761.
- Meager, J. J., Batty, R. S. (2007): Effects of turbidity on the spontaneous and prey-searching activity of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 2123-2130.
- Michelangeli, M., Tuomainen, U., Candolin, U., Wong, B. B. M. (2015): Habitat alteration influences male signalling effort in the Australian desert goby. *Behavioral Ecology*, 26, 1164-1169.
- Money, E. S., Carter, G. P., Serre, M. L. (2009): Modern Space/Time Geostatistics Using River Distances: Data Integration of Turbidity and *E. coli* Measurements to Assess Fecal Contamination Along the Raritan River in New Jersey. *Environmental Science & Technology*, 43, 3736-3742.
- Munoz-Mas, R., Vezza, P., Alcaraz-Hernández, J. D., Martínez-Capel, F. (2016): Risk of invasion predicted with support vector machines: A case study on northern pike (*Esox Lucius*, L.) and bleak (*Alburnus alburnus*, L.). *Ecological Modelling*, 342, 123-134.
- Musil, J., Horký, P., Slavík, O., Zbořil, A., Horká, P. (2012): The response of the young of the year fish to river obstacles: Functional and numerical linkages between dams, weirs, fish habitat guilds and biotic integrity across large spatial scale. *Ecological Indicators*, 23, 634-640.
- Newport, C., Padget, O., Burt de Perera, T. (2021): High turbidity levels alter coral reef fish movement in a foraging task. *Scientific Reports*, 11, 5976.
- Nieman, Ch. L., Gray, S. M. (2020): Elevated algal and sedimentary turbidity alter prey consumption by emerald shiner (*Notropis atherinoides*). *Ecology of Freshwater Fish*, 29, 325-333.
- Nieman, Ch. L., Bruskotter, J. T., Braig, E. C., Gray, S. M. (2020): You can't just use gold: Elevated turbidity alters successful lure color for recreation Walleye fishing. *Journal of Great Lakes Research*, 46, 589-596.
- Nieman, Ch. L., Gray, S. M. (2019): Visual performance impaired by elevated sedimentary and algal turbidity in walleye *Sander vitreus* and emerald shiner *Notropis atherinoides*. *Journal of Fish Biology*, 95, 186-199).

- Nieman, Ch. L., Oppliger, A. L., McElwain, C. C., Gray, S. M. (2018): Visual detection thresholds in two trophically distinct fishes are compromised in algal compared to sedimentary turbidity. *Conservation Physiology*, 6, coy044.
- Noble, R. A. A., Cowx, I. G., Goffaux, D., Kestemont, P. (2007): Assessing the health of European rivers using functional ecological guilds of fish communities: standardising species classification and approaches to metric selection. *Fisheries Management and Ecology*, 14, 381-392.
- Patacci, M., Houghton, P., McCaffrey, W. D. (2015): Flow Behavior of Poned Turbidity Currents. *Journal of Sedimentary Research*, 85, 885-902
- Pitcher, T. J., Parrish, J. K. (1993): Functions of shoaling behaviour in Teleosts. In: Behaviour of Teleost Fishes (Ed. by T. J. Pitcher), pp. 363e439. London: Chapman & Hall.
- Quang, N. H., Sasaki, J., Higa, H., Huan N. H. (2017): Spatiotemporal Variation of Turbidity Based on Landsat 8 OLI in Cam Ranh Bay and Thuy Trieu Lagoon, Vietnam. *Water*, 9(8), 570.
- R Core Team (2021): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reshetnikov, A. N., Golubtsov, A. S., Zhuravlev, V. B., Lomakin, S. L., Rezvyi, A. S. (2017): Range Expansion of Rotan *Perccottus glenii*, Sunbleak *Leucaspius delineatus*, and Bleak *Alburnus alburnus* in the Ob River Basin. *Contemporary Problems of Ecology*, 10, 612-620.
- Roach, K. A., Winemiller K. O. (2015): Hydrologic regime and turbidity influence entrance of terrestrial material into river food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72, 1099-1112.
- Sari V., Pereira M. A., Castro N. M. R., Kobiyama M. (2017): Effect of particle size and suspended sediment concentration on turbidity. *Engenharia Sanitaria e Ambiental*, 22, 213-219.
- Seehausen, O., Van Alphen, J. J. M., Witte, F. (1997): Cichlid Fish Diversity Threatened by Eutrophication That Curbs Sexual Selection. *Science*. 277, 1808-1811.
- Sherriff, S. C., Rowan, J. S., Melland, A. R., (2015): Investigating suspended sediment dynamics in contrasting agricultural catchments using ex situ turbidity-based suspended sediment monitoring. *Hydrology and Earth System Sciences*, 19, 3349-3363.
- Schaller, S., Bottcher, M. E., Buechi, M. W., Epp, L. S., Fabbri, S. C., Gribenski, N., Harms, U., Krastel, S., Liebezeit, A., Lindhorst, K., Marxen, H., Raschke, U., Schleheck, D., Schmiedinger, I., Schwalb, A., Vogel, H., Wessels, M., Anselmetti, F. S. (2022): Postglacial evolution of Lake Constance: sedimentological and geochemical evidence from a deep-basin sediment core. *Swiss Journal of Geosciences*, 115, 7.
- Schmutz, S., Sendzimir, J. (2018): Riverine Ecosystem Management: Science for Governing Towards a Sustainable Future (Aquatic Ecology Series). 1st ed. Springer International Publishing. 571 pages.
- Sih, A., Ferrari, M. C. O., Harris, D. J. (2011): Evolution and behavioral responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*. 4, 367–387.

- Skarbovik, E., Roseth, R. (2015): Use of sensor data for turbidity, pH and conductivity as an alternative to conventional water quality monitoring in four Norwegian case studies. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil and Plant Science*, 65, 63-73.
- Smith, V. H., Joye, S. B., Howarth, R. W. (2006): Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, 51, 351-355.
- Sohel, S., Mattila, J., Lindstrom, K. (2017): Effects of turbidity on prey choice of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 566, 159-167.
- Stamps, J., Groothuis, T. G. G. (2010): The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85, 301-325.
- Stuart, K., Rotman, F., Drawbridge, M. (2016): Methods of microbial control in marine fish larval rearing: clay-based turbidity and passive larval transfer. *Aquaculture Research*, 47, 2470-2480
- Sundin, J., Aronsen, T., Rosenqvist, G., Berglund, A. (2017): Sex in murky waters: algal-induced turbidity increases sexual selection in pipefish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, UNSP 78.
- Sundin, J., Rosenqvist, G., Myhren, S., Berglund, A. (2016): Algal Turbidity Hampers Ornament Perception, but Not Expression, in a Sex-Role-Reversed Pipefish. *Ethology*, 122, 215-225.
- Swanbrow-Becker, L. J., Brooks, E. M., Gabor, C. R. (2016): Effects of Turbidity on Foraging Behavior in the Endangered Fountain Dartet (*Etheostoma fonticola*). *The American Midland Naturalist*, 175, 55-63.
- Sweka, J. A., Hartman, K. J. (2001): Effects of turbidity on prey consumption and growth in brook trout and implications for bioenergetics modeling. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 386-393.
- Sweka, J. A., Hartman, K. J. (2001): Influence of Turbidity on Brook Trout Reactive Distance and Foraging Success. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130, 138-146.
- Sweka, J. A., Hartman, K. J. (2003): Reduction of reactive distance and foraging success in smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, exposed to elevated turbidity levels. *Environmental Biology of Fishes*, 67, 341-347.
- Šmíd, Z. (2010): *Mže/Berounka. Putování po řekách*. Litomyšl a Praha: Paseka, 394 s.
- Tigan, G., Mulvaney, W., Ellison, L., Schultz, A., Hung, T- C. (2020): Effects of light and turbidity on feeding, growth, and survival of larval Delta Smelt (*Hypomesus transpacificus*, Actinopterygii, Osmeridae). *Hydrobiologia*, 847, 2883-2894.
- Tilston, M., Arnott, R. W. C., Rennie, C. D., Long, B. (2015): The influence of grain size on the velocity and sediment concentration profiles and depositional record of turbidity currents. *Geology*, 43, 839-842.
- Tuomainen, U., Candolin, U. (2013): Environmental Change and Extended Phenotypes: Does Eutrophication Influence Nest Building in Sticklebacks? *Ethology*, 119, 503-510.

Utne-Palm, A. C. (2002): Visual feeding of fish in a turbid environment: Physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35, 111-128.

Ward, D. L., Vaage, B. M. (2019): What Environmental Conditions Reduce Predation Vulnerability for Juvenile Colorado River Native Fishes? *Journal of Fish and Wildlife Management*, 10, 196-205.

Wing, J. D. B., Champneys, T. S., Loannou, Ch. C. (2021): The impact of turbidity on foraging and risk taking in the invasive Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and a threatened native cichlid (*Oreochromis amphimelas*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 75, 49.

Zabierek, K. C., Gabor, C. R. (2016): Multimodal communication, mismatched messages and the effects of turbidity on the antipredator behavior of the Barton Springs salamander, *Eurycea sosorum*. *Behavioural Processes*, 130, 4-10.

Zhang, X., Mei, X., Gulati, R. D. (2017): Effects of omnivorous tilapia on water turbidity and primary production dynamics in shallow lakes: implications for ecosystem management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27, 245-254.