

**Bakalářská práce**

**Význam jednotlivých habitatů pro ryby v přehradních  
nádržích**

**The importance of various habitats for fish in reservoirs**

**Marek Šmejkal**

Katedra ekologie

Přírodovědecká fakulta Karlovy univerzity v Praze

Externí školitel: RNDr. Marie Prchalová, PhD.

Garant: doc. RNDr. Adam Petrusek, Ph.D.

duben 2010

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně a uvedl jsem veškeré použité prameny a literaturu.

V Praze dne 25.4.2010

Děkuji svým školitelům RNDr. Marii Prchalové, PhD. a doc. RNDr. Adamu Petruskovi, Ph.D. za pomoc a rady při zpracování této práce. Dále děkuji RNDr. Miroslavu Švátorovi, Csc. za uvedení do oboru. Děkuji také RNDr. Josefu Křížkovi za mnoho užitečných vědomostí, které mi poskytoval při nočních zátazích na vodárenských nádržích. A v neposlední řadě děkuji skupině FishEcU, která mě přijala do svých řad a naučila mě mnoho nových vzorkovacích technik.

# Obsah

Abstrakt.....	4
Summary.....	4
.....	5
Klíčová slova: .....	5
Key words: .....	5
Úvod.....	6
1. Charakteristika přehradních nádrží.....	7
1.1 Význam bentických habitatů.....	10
Litorál.....	10
Profundál .....	11
1.2 Význam pelagických habitatů.....	12
2. Gradienty rozmístění ryb v přehradních nádržích.....	12
2.1. Podélný gradient rozmístění ryb v přehradních nádržích.....	13
2.2. Příčný gradient rozmístění ryb v přehradních nádržích.....	14
2.3. Vertikální gradient rozmístění ryb v přehradních nádržích.....	15
2.4. Sukcese přehradních nádrží.....	16
3. Migrace ryb.....	17
3.1. Sezónní migrace.....	18
Třecí migrace.....	18
Zimní migrace.....	19
3.2. Denní migrace.....	21
Denní vertikální migrace.....	21
Denní horizontální migrace.....	21
4. Výskyt ryb v jednotlivých habitatech.....	24
4.1. Litorální habitaty.....	25
4.2. Pelagické habitaty.....	26
4.3. Přehled habitatových preferencí nejvýznamnějších druhů.....	27
Cejn velký ( <i>Abramis brama</i> ) .....	27
Plotice obecná ( <i>Rutilus rutilus</i> ).....	28
Ouklej obecná ( <i>Alburnus alburnus</i> ) .....	29
Okoun říční ( <i>Perca fluviatilis</i> ).....	29
Ježdík obecný ( <i>Gymnocephalus cernuus</i> ).....	30
Candát obecný ( <i>Sander lucioperca</i> ) .....	31
Štika obecná ( <i>Esox lucius</i> ) .....	31
Sumec velký ( <i>Silurus glanis</i> ).....	32
Bolen dravý ( <i>Aspius aspius</i> ).....	32
Lín obecný ( <i>Tinca tinca</i> ) .....	33
Perlín ostrobřichý ( <i>Scardinius erythrophthalmus</i> ) .....	33
Cejnek malý ( <i>Blicca bjoerkna</i> ).....	33
Úhoř říční ( <i>Anguilla anguilla</i> ).....	34
5. Magisterská práce.....	34
Závěr.....	36
Seznam citované literatury.....	37

## Abstrakt

Rozmístění ryb v našich přehradních nádržích není rovnoměrné. Na podélné ose nádrže (přítok – hráz) ryby zpravidla vyhledávají horní část nádrže, kde je zároveň nejvyšší koncentrace živin. Směrem k hrázi početnost i biomasa klesá. Na hloubkové ose nádrže se většina ryb vyskytuje nad termoklinou, kde je nejvyšší teplota a množství rozpuštěného kyslíku. Společenstvo ryb se také vyvíjí v čase. Nejdříve dominují říční druhy, které jsou postupně nahrazovány generalistickými druhy. V hrubším členění se v přehradní nádrži rozlišují habitaty pelagické a bentické. V přehradních nádržích se setkáme jak s druhy, které obývají převážně pelagické habitaty (ouklej, bolen), tak i s druhy, které dominují v bentických habitatech (okoun, ježdík). Většina druhů se však vyskytuje v obou typech habitatů (cejn, plotice, candát, sumec, cejnek). Migrace mezi habitaty se vyskytuje v denním i sezónním měřítku. V denním se setkáváme s denní horizontální migrací, při které ryby střídají habitat pelagiálu a litorálu. Denní vertikální migrace nejsou na přehradních nádržích tak výrazné a dochází při nich k přesunu ryb mezi jednotlivými hloubkami. Motivací pro denní migrace je lepší potravní nabídka, nižší predační tlak a optimální teplota vody pro růst. Sezónní migrace zahrnuje třetí migraci a zimní migraci, při kterých významná část biomasy ryb opouští své domácí okrsky a přesouvá se na trdliště, resp. se stahuje do větší hloubky pro přezimování. Významem jednotlivých habitatů pro ryby v nádrži se dosud téměř nikdo nezabýval. Tomu odpovídá i nízká znalostní úroveň o preferencích ryb pro jednotlivé habitaty. Aktuální studie o rozmístění tohoročků v litorálu naznačují, že rozdíly ve využívání jednotlivých habitatů jednotlivými druhy ryb jsou značné. Znalost využívání jednotlivých habitatů rybami je velmi důležitá pro stanovení celkové obsádky nádrže.

## Summary

Fish distribution in reservoirs is not homogeneous. Fish usually occur in upper parts of reservoirs on the longitudinal axis, where is also the greatest concentration of nutrients. Fish abundance and biomass as well as the trophy are declining towards the dam part. On the vertical axis, most fish occur above the thermocline, where temperature and concentration of dissolved oxygen reach the highest values. Fish community is changing also in time. Shortly after impoundment, the riverine species are dominating the community and later, generalist species prevail. Generally, we can distinguish pelagic and benthic habitats within the reservoir. There are species in reservoirs that occur almost strictly in pelagic habitat like asp and bleak and benthic species like ruffe and perch. Most species occur in both types of habitats (bream, roach, pikeperch, European catfish, white bream). Migrations between habitats occur on daily and on seasonal basis. On daily basis, we distinguish diel horizontal migration, in which fish shift between pelagic and benthic habitats. Diel vertical migration, when fish change depths, is not so significant in Czech reservoirs. Motivations for these diel migrations are food availability, predation pressure and water temperature. Seasonal migrations comprise spawning migrations and winter migrations, during which important part of fish community leaves usual home ranges for spawning grounds or for overwintering places in deeper parts of reservoirs. The importance of various habitats for fish in reservoirs has been so far little studied, therefore our knowledge of fish habitat preferences is limited. Recent studies about underyearling littoral communities suggest that differences in use of

various habitats by different species are considerable. Nevertheless, the knowledge of habitat selection is essential for estimation of overall fish community in a reservoir.

### **Klíčová slova:**

rozmístění ryb, výběr habitatu, horizontální gradient, vertikální gradient, sukcese nádrže, denní migrace, sezónní migrace

### **Key words:**

fish distribution, habitat selection, longitudinal gradient, vertical gradient, succession of the reservoir, diel migration, seasonal migration

# Úvod

V České republice stejně jako ve světě bylo v minulém století postaveno mnoho přehradních nádrží. Ty se svým charakterem podobají nížinným tokům řek a zároveň jezerním biotopům (Straškraba, 1998; Irz a kol., 2006). Tomuto postavení odpovídá i druhové složení ryb, které je biodiverzitou ryb někde mezi těmito dvěma biotopy (Irz a kol., 2006). Mnoho našich přehradních nádrží slouží jako zdroj pitné vody. Výskyt planktonožravých druhů ryb je zde nežádoucí, neboť s jejich přítomností souvisí snížení množství velkého zooplanktonu. Následný nárůst množství fytoplanktonu má negativní dopad na kvalitu vody. Poznání rybiho společenstva přehradní nádrže a jeho dynamiky v čase může následně sloužit jako účinný nástroj regulace rybích populací.

Stěžejním bodem této práce je popsat distribuci ryb v závislosti na habitatech. Ryby, které se v nádrži vyskytují, pochází z přehrazené řeky. Dalo by se tedy předpokládat, že ryby budou obývat obdobné habitaty jako v řece (Fernando & Holčík, 1991). Tímto myšlenkovým postupem by pelagiál přehradních nádrží zůstal bez ryb. Ty se v něm však vyskytují (Čech a kol., 2005; Prchalová a kol., 2008a, 2009a; Vašek a kol., 2009), stejně tak se objevují i v dalších habitatech, které před postavením přehradní nádrže v řece nebyly (Čech a kol., 2005). Jedním velkým tématem této práce budou dominantní druhy ryb v pelagiálu, litorálu a profundálu našich nádrží. Za pelagické habitaty považujeme objemy volné vody nemající spojení se dnem. Jediný určující faktor je zde hloubka (epipelagiál 0-5 m, mesopelagiál 5-10 m apod.). Bentické habitaty jsou habitaty spojené se dnem, definované hloubkou, typem substrátu a sklonem dna (např. suťový litorál, svah 9-12 m apod.). V přehradních nádržích byly habitatové preference ryb v jednotlivých habitatech litorálu zkoumány velmi málo. V tomto směru byla pozornost více zaměřena na společenstva tohoročků, dospělé ryby jsou většinou jen hrubě rozdělovány na pelagické a bentické. Znalost stanovištních preferencí je důležitá pro stanovení celkové rybí obsádky. Nabízí se tedy podrobněji popsat habitatové preference dospělých ryb, čímž bych se rád zabýval v magisterské práci.

Jedním z hlavních rozdílů mezi jezerem a přehradní nádrží je podélný gradient živin (Desortová, 1998). Ten vytváří v nádrži podélnou osu trofie, která klesá směrem k hrázi (Desortová, 1998; Hejzlar & Vyhnálek, 1998). Stejný gradient vytváří i biomasa a početnost ryb, která směrem k hrázi klesá (Vašek a kol., 2004, 2006; Prchalová a kol., 2008a, 2009a). Další osou nádrže je vertikální osa. S hloubkou klesá teplota vody i množství rozpuštěného kyslíku a s těmito abiotickými faktory souvisí i pokles početnosti ryb směrem do hloubky (Prchalová a kol., 2006a, 2008a, 2009a). Rybí společenstvo se vyvíjí i na časové ose. Říční druhy jsou postupně nahrazovány generalisty (Říha a kol., 2009).

Velkou kapitolou jsou migrace ryb, kde se snažím postihnout denní i sezónní tahy. Teprve s nástupem telemetrie jde snadněji zkoumat přesuny ryb. Druhy donedávna považované za málo pohyblivé se ukazují daleko více mobilní, než se myslelo (Ovidio & Philippart, 2003). Přes druhově specifické preference vykazují ryby i společné přesuny, často spojené se shlukováním do velkých vícedruhových hejn. Motivace k tomuto shlukování však nemusí být shodné (Skov a kol., 2008).

Vzhledem k podobnosti přehradní nádrže s velkou řekou a jezerem jsem se inspiroval i v těchto biotopech. Přes některé odlišnosti mají mnoho společného, a proto jsou některé jevy platné i pro přehradní nádrže.

# 1. Charakteristika přehradních nádrží

V přehradních nádržích se kombinují vlastnosti řek a jezer (Irz a kol., 2006). Svým vzhledem se blíží jezeru, přesto se od něj liší mnohými ze svých limnologických charakteristik. Zásadní vlastností přehradní nádrže je především teoretická doba zdržení vody. Od doby zdržení se odvíjí některé další jevy. Obecně je u přehradních nádrží výrazně kratší než tomu bývá u jezer. Dalším nápadným znakem je jiná poloha nejhlubší části nádrže, která je v přehradní nádrži u hráze, kdežto v jezeře bývá tato oblast v blízkosti středu jezera. Hráz vypouští vodu ve většině případů ve své spodní části, zatímco z jezer odtéká epilimnetická voda. Posledním znakem, který je odlišný od jezer, je zdržení fosforu v nádrži, které je u přehradních nádrží vyšší než v jezerech. U přehrad bývá totiž plocha povodí ku objemu nádrže větší než u jezer (Straškraba, 1998).

Doba zdržení vody je důležitá pro vytvoření teplotní stratifikace v nádrži. Při krátké době se žádná stratifikace nevytváří. K tomu, aby se mohla vytvořit, je třeba zpomalení proudění, ke kterému dochází většinou mezi první a druhou třetinou nádrže (platí, že čím delší doba zdržení, tím větší je stratifikovaná část). Za tímto úsekem se může teplotní stratifikace vytvořit. Vyskytuje se zde tedy i podélný gradient v proudění, které se zpomaluje směrem k hrázi. Přehradní nádrž se rozděluje vzhledem k teplotní stratifikaci na tři části. První část je většinou nestratifikovaná říční zóna. Ta se mimo jiné vyznačuje vyšší koncentrací organické hmoty a živin. Organické a anorganické partikule zapříčiňují nízkou průhlednost, a zabraňují tak fytoplanktonu dosáhnout vysoké produkce. Za ní následuje přechodná zóna, kde je nejvyšší primární produkce díky větší průhlednosti, rychlosti proudění a nižšímu predacnímu tlaku zooplanktonu. Zbytek nádrže zaujímá jezerní část s dobře vytvořenou teplotní stratifikací. Velikost jednotlivých částí závisí právě na době zdržení vody v nádrži (Straškraba, 1998). Pro jezerní část je charakteristická velká průhlednost, typicky největší se naměří v blízkosti hráze (Prchalová a kol., 2008a).

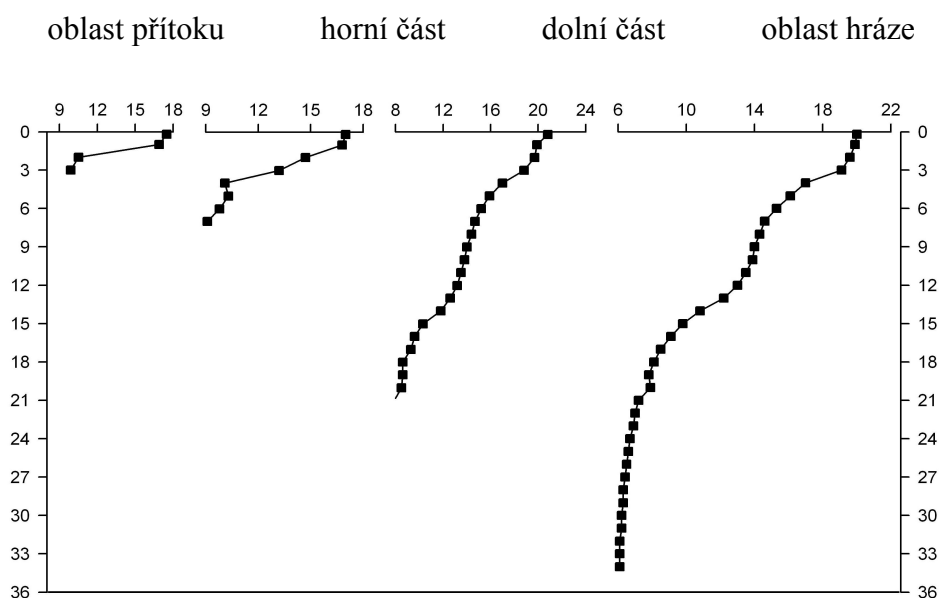
Řeka přináší velké množství živin, které jsou v podélném gradientu spotřebovávány. Také v nádrži určuje směr převládajícího proudění v podélném profilu, zatímco v jezerech převažují kruhová proudění způsobená větrem (Straškraba, 1998). Směr převažujícího proudění má kromě vytvoření teplotní stratifikace v jezerní části ještě jeden důsledek. Vzniká tak podélný gradient trofie v nádrži, jehož důsledkem se snižuje koncentrace živin směrem k hrázi (Desortová, 1998; Hejzlar & Vyhnálek, 1998; Straškraba, 1998). Tento gradient sleduje i zooplankton, který dosahuje vyšších početností v horní části nádrže (Sed'a a kol., 2007a; Prchalová a kol., 2008a). Rybí potrava je přitom v přehradních nádržích z převažné části tvořena právě zooplanktonem (Vašek a kol., 2003; Vašek, 2005). Druhové rozložení zooplanktonu přitom není uniformní v podélném gradientu, ale

jednotlivé druhy preferují jiné části nádrže. Obecně v říční zóně dominují malé druhy korýšů (například *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Leydigia* a *Termocyclops*) a vířníci (Rotifera) a v jezerní zóně naopak velké druhy rodu *Daphnia* (Sed'a & Devetter, 2000; Sed'a a kol., 2007a). V rámci rodu *Daphnia* také nejsou druhy v podélném profilu rozmístěny homogenně. *Daphnia cucullata* vykazuje preference pro horní část nádrže, oproti tomu *Daphnia longispina* a *D. galeata x longispina* preferovaly části nádrže blíž hrázi (Sed'a a kol., 2007a). Mezi druhy rodu *Daphnia* dochází k hybridizaci. Jedním z možných vysvětlení vysokých početností hybridů v některých částech nádrží je právě rozdílný predanční tlak ryb v nádrži (Petrušek a kol., 2008), na jejichž distribuci se také odráží podélný gradient trofie (Vašek a kol., 2004, 2006; Prchalová a kol., 2008a, 2009a).

V našich klimatických podmínkách se velká část našich přehradních nádrží nachází po většinu roku ve stavu teplotní stratifikace. Přes teplé období roku jsou nádrže ve stavu letní stratifikace, přes zimu ve stavu zimní stagnace. Na jaře a na podzim dochází k promíchání obou vrstev, takzvanému jarnímu a podzimnímu míchání (Lampert & Sommer, 2007). To představuje důležitý proces redistribuce živin v nádrži. V období výrazné letní stratifikace se nádrž vertikálně člení na tři vrstvy – epilimnion, metalimnion a hypolimnion (Lampert & Sommer, 2007). Hypolimnion se vyznačuje studenou a v některých případech na kyslík chudou vodou, což zásadně ovlivňuje výskyt organismů v hloubce (Draštík a kol., 2008). Celkově se tedy vlastnosti vody mění podle vertikální osy.

V jezerní části nádrže vzniká díky teplotní stratifikaci větší prostor pro vertikální gradient distribuce organismů. Důležitá je hloubka vytvoření termokliny, která závisí na síle převažujících větrů. Jednotlivé skupiny fytoplanktonu se vyznačují určitými vertikálními preferencemi (Longhi & Beisner, 2009). Stejně tak zooplankton, který se převážně vyskytuje v epilimniu a metalimniu. Části populací se však při míchání mohou dostat i do hypolimnia. *Daphnia galeata* se v tomto případě partenogeneticky množí až do dalšího míchání (Sed'a a kol., 2007b). Vertikální gradient teploty se odráží i na výskytu ryb, které preferují vyšší teploty (Prchalová a kol., 2008a; Jůza a kol., 2009).

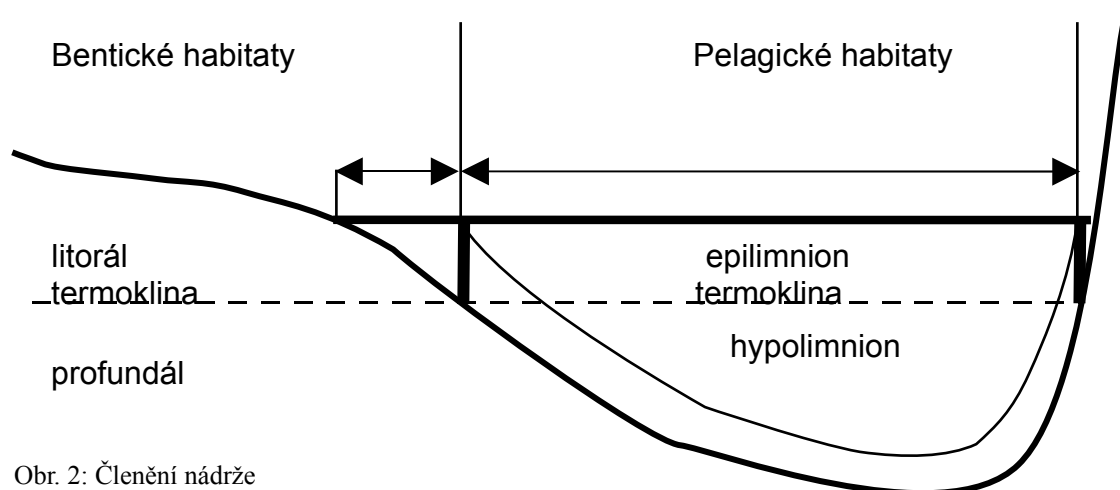




Obr. 1: Vývoj teplotní stratifikace od přítoku k hrázi. Na vodorovné ose jsou °C, na svislé ose hloubka v metrech. Podle Prchalové a kol., 2009a.

Další členění bentických habitatů vychází z průhlednosti vody. Člení se hrubě na litorál a profundál. Litorálem se označuje ta část dna, která je pod vodou a proniká k němu sluneční záření natolik, že makrofyta, řasy a sinice mají pozitivní bilanci mezi fotosyntézou a respirací (Lampert & Sommer, 2007). Oproti říčnímu prostředí zaujímá litorál v přehradní nádrži často malý zlomek celkové plochy. Většina našich nádrží se vyznačuje strmými břehy, takže litorál tvoří jen úzký pás podél břehu (Čech a kol., 2005). Na litorál plynule navazuje profundál, kde je negativní bilance mezi fotosyntézou a respirací. Pelagiál se člení podle přítomnosti světla na eufotickou zónu a afotickou zónu (Lampert & Sommer, 2007). Pro ryby je však důležitější členění podle teploty na epilimnion, metalimnion a hypolimnion.

V praxi ichtyologové považují za litorál vše, co je nad termoklinou. Bez tohoto zjednodušení by nebylo možné srovnávat mezi sebou přehradní nádrže s rozdílnou průhledností. Pelagiál bývá v našich nádržích definován tak, že do něj spadají ryby pohybující se 1,5 metru a více nade dnem (Prchalová a kol., 2008a).



Obr. 2: Členění nádrže

Nezanedbatelný význam ovlivňující výskyt ryb má také tvar nádrže. Například údolní nádrž Lipno je velice mělká, jezeru podobná nádrž. Díky své šířce zde hraje zásadní roli kromě podélného proudění také vítr, proto se teplotní stratifikace vytváří hlouběji, než je tomu jinde (Straškraba, 1998). Lipno je také charakteristické díky své menší hloubce mírným sklonem dna. Ryby často vykazují preference pro sklon dna. Tyto preference se mohou měnit v průběhu sezóny. (Imbrock a kol., 1996; Eckmann & Imbrock, 1996).

Stavba nádrže narušuje značným způsobem hydrologický režim řeky – vypouští studenou a na kyslík chudou vodu z hypolimnia. Tím výrazně ovlivňuje společenstvo ryb pod přehradní nádrží a tvoří nepřekonatelnou migrační bariéru pro řadu druhů (Drašník a kol., 2008). Kromě těchto známějších faktů však přehradní nádrž mění i společenstvo ryb v řece nad nádrží (Hladík a kol., 2008). Po výstavbě nádrže populace některých druhů ryb narostou, jiné zůstávají na stejné početnostní úrovni, ale některé rheofilní druhy vymírají nebo se oslabují jejich populace. Migranti ze silných populací ryb v nádržích zpětně ovlivňují složení společenstev v řece nad ní (Hladík a kol., 2008).

## 1.1 Význam bentických habitatů

### Litorál

Litorál oproti pelagiálu představuje výrazně heterogenní prostředí. V našich přehradních

nádržích má však minoritní zastoupení, kvůli strmosti břehů a častému kolísání hladiny v nádržích navíc většinou chybí makrofyta. I tak je zde větší diverzita stanovišť i druhová diverzita ryb (Prchalová a kol., 2008a). Navíc je litorál naprosto nezbytný pro rozmnožování litofilních a fytofilních druhů. Tohoroční ryby využívají litorál jako místo úkrytu. Další jeho výhodou je vyšší teplota vody v litorálu než na volné vodě, kterou ryby vyhledávají (Gardner a kol., 1998). Pro jeho podobnost s původním říčním prostředím Fernando & Holčík (1991) předpokládali, že se v něm bude zdržovat naprostá většina ryb.

Litorál je dále možno členit dle hloubky, sklonu dna, substrátu a přítomnosti např. pařezů nebo spadlých stromů. V naprosté většině přehradních nádrží nalezneme tyto habitaty: pláže – písčité a bahnitě, sutě, spadlé stromy, skály a pařezy. Pokud příliš nekolísá hladina, přidávají se i porosty vodních makrofyt.

Využívání litorálu rybami se mění v rámci dne. Většina dospělých ryb podniká denní horizontální migrace, které v přehradních nádržích ve většině případů vyústí ve vyšší počet ryb vyskytujících se v litorálu v noci než ve dne (Kubečka, 1993). Oproti tomu tohoroční ryby obývají litorál více ve dne, za soumraku migrují do pelagiálu (Bohl, 1980; Jůza a kol., 2009). Více budou denní horizontální migrace rozebrané v kapitole o migracích.

## **Profundál**

Profundál není z hlediska rozmístění ryb tak významný jako litorál nebo pelagiál. Nejvíce ryb se vyskytuje v horních vrstvách vodního sloupce, biomasa ryb je zde také nejvyšší. S ubývajícím teplotou a kyslíkem biomasa i početnost směrem do hloubky klesá. Dále pod termoklinou se ryby vyskytují jen ojediněle, je zde okolo 13 % celkové biomasy ryb (Prchalová a kol., 2009a).

Hloubkové rozvrstvení ryb, tak jak zde uvádím, je relevantní letní stratifikaci nádrže. Nejlepším obdobím pro vzorkování je srpen, kdy rozmístění ryb není ovlivněno obdobím tření. V tomto období také ryby vyvíjejí nejvyšší predanční tlak na zooplankton. Proto také většina studií pochází právě z tohoto období.

V zimním období ryby migrují do profundálu, kde přezimují (Imbrock a kol., 1996). V důsledku zimní teplotní stratifikace zde nacházejí nejteplejší vodu v nádrži a zároveň jsou zde relativně v bezpečí před rybožravými ptáky (Imbrock a kol., 1996).

## 1.2 Význam pelagických habitatů

Pelagiál je nejhomogennějším ze všech rozebíraných habitatů. Původně se předpokládalo, že v našich přehradních nádržích představuje neobsazenou niku, která by se eventuálně pro zvýšení produktivity mohla obsadit introdukcí pelagického zooplanktonofága např. korusky nebo placky (Fernando & Holčík, 1991). Výzkum přehradních nádrží ukázal, že je tento prostor obýván, a to především našimi třemi generalisty: cejnem, ouklejí a ploticí. Pokud vezmeme v úvahu celou sezónu, tak v potravě naprosté většiny ryb v přehradní nádrži dominuje zooplankton (Vašek a kol., 2003). Každý z těchto tří druhů využívá ještě jiné potraviny: cejn larvy pakomárů, ouklej terestrický hmyz a plotice detrit (Vašek a kol., 2003, 2008).

Každý z těchto druhů preferuje jinou hloubku (Vašek a kol., 2009). Hlavními důvody tohoto prostorového oddělení jsou predční tlak, potrava a optimalizace růstu. Predční tlak může výrazně změnit habitatové preference ryb, a to až do té míry, že přestanou dané ročníky pelagiál obývat (Brabrand & Faafeng, 1993). Predátoři často na kořist působí tak silně, že se nemůže rozmístit dle největší potravní nabídky. Schulze a kol. (2006) popsal rozmístění plotice v jezeře, přičemž jediným vysvětlujícím faktorem byla nepřítomnost predátorů. Stejně tak Gaudreau & Boisclair (1998) poukázali na roli predátorů v rozmístění planktonožravých ryb. V případě, že se v jezeře vyskytovali dravci, byli jedinci rozmístění více heterogenně. Planktonofágové se tedy shlukují za přítomnosti predátorů do větších hejn. Zásadní vliv na rozmístění ryb má teplota. Urychlení metabolických procesů je opět tak silná motivace pro ryby, že má pro ně někdy větší význam než potravní nabídka (Krause a kol., 1998). Je také jistě jedním z důvodů, proč se nejvíce ryb vyskytuje v horních vrstvách vodního sloupce (Prchalová a kol., 2008a). Naprostá většina biomasy ryb obývá epilimnion nebo metalimnion, pouze asi 8 % se vyskytuje v hypolimniu (Prchalová a kol., 2009a).

## 2. Gradienty rozmístění ryb v přehradních nádržích

Jak už bylo uvedeno v první kapitole, přehradní nádrž nepředstavuje homogenní prostředí pro ryby, ale jednotlivé habitáty se výrazně liší svými abiotickými i biotickými podmínkami. Ryby svojí distribucí reagují na změny environmentálních faktorů na podélné ose přehradní nádrže (Vašek a kol., 2004, 2006; Draštík a kol., 2008) i vertikální ose (Imbrock a kol., 1996; Eckmann &

Imbrock, 1996; Järvalt a kol., 2005; Prchalová a kol., 2006a, 2008a; Vašek a kol., 2009). Navíc existují mezi jednotlivými habitaty výrazné přesuny částí nebo celých populací, a to jak sezónní, tak denní (Imbrock a kol., 1996; Eckmann & Imbrock, 1996; Borcharding a kol., 2002; Hladík & Kubečka, 2003; Čech a kol., 2005; Skov a kol., 2008). Přehradní nádrž prochází od svého napuštění vývojem, který je charakteristický přechodem od dominance říčních druhů k dominanci generalistů (Říha a kol., 2009).

## **2.1. Podélný gradient rozmístění ryb v přehradních nádržích**

Oproti jezerním biotopům se v přehradních nádržích výrazně projevuje trofický gradient. Přítok s sebou přináší velké množství živin, které jsou v podélném gradientu spotřebovávány. Stejný gradient je možno změřit nepřímo u chlorofylu a (Desortová, 1998), biomasy zooplanktonu (Sed'a a kol., 2007a) i biomasy samotných ryb (Vašek a kol., 2004, 2006; Drašík a kol., 2008). Druhy, které jsou adaptovány na vyšší úživnost vod, dosahují v horní části nádrže vyšších početností. Příkladem může být plotice obecná, která zvládá dobře filtraci zooplanktonu i za nízké průhlednosti prostředí (Persson, 1986, podle Pivnička & Švátora, 1988). Opakem je okoun říční, což je vizuálně orientovaný predátor (Schleuter & Eckmann, 2006). Ten dosahuje vyšší početnosti ve střední části a oblasti hráze, kde je průhlednost v případě dlouhých nádrží podstatně větší (Vašek a kol., 2004, 2006, Prchalová a kol., 2008a, 2009a). Zdá se však, že nejlépe adaptovaným druhem na nízkou průhlednost a vysokou produktivitu nádrží je cejn velký. Největší biomasa tohoto druhu byla prokázána přímo v přítokové oblasti, kdežto biomasa plotice a oukleje vykazovala mírný vrchol ve střední části nádrže (Vašek a kol., 2004). Kromě již uvedených druhů u přítoku dosahuje nejvyšší početnosti také candát, ježdík, perlín nebo cejnek. Navíc se zde mohou vyskytovat i další pro nádrž netypické druhy jako pstruh potoční nebo lipan (Vašek a kol., 2004; Prchalová a kol., 2008a, 2009a).

Alternativní vysvětlení pro klesající biomasu ryb směrem od přítoku k hrázi podávají například Fernando & Holčík (1991). Ti vycházejí z toho, že ryby vyskytující se v přehradní nádrži jsou říčního původu, a budou se tedy přednostně vyskytovat v místech připomínajících řeku (tj. v litorálu a přítocích). Vysvětlení podélného gradientu vyšší trofíí v přítokové části nádrže mi přijde důvěryhodnější, neboť je podpořeno například sukcesí jezera, popřípadě nádrže, kde postupem času s přibývajícím živinami začínají dominovat právě druhy, které jsou nejpočetnější u přítoku (Olin a

kol., 2002; Říha a kol., 2009).

Třetí vysvětlení vychází z denních horizontálních migrací ryb. Ty se v některé části dne zdržují v litorálu, v jiné migrují do pelagiálu. Výsledný počet ryb v pelagiálu závisí na poměru pelagiálu a litorálu. Rozhodující je množství litorálu, který má ve většině našich nádrží minoritní zastoupení (Čech a kol., 2005, Jůza a kol., 2009). Směrem od přítoku ke hrázi se přehradní nádrž v průměru rozšiřuje (litorál tedy relativně ubývá), už jen tento fakt by mohl vytvořit signifikantní podélný gradient početnosti tohoročků s maximem u přítoku (Jůza a kol., 2009).

Stejný gradient je popsán i v množství druhů, kdy nejvíce druhů ryb obývá přítokovou část, kdežto u hráze žije méně druhů (Vašek a kol., 2004). Přítoková část má specifickou roli pro rybí společenstvo přehradní nádrže. Tvoří ekoton mezi říčním, výrazně heterogenním prostředím skýtajícím mnoho mikrostanovišť, a přehradním prostředím, které je oproti říčnímu dosti uniformní. Řeka má ve střední Evropě výrazně vyšší druhovou diverzitu ryb než přehradní nádrž nebo jezero (Irz a kol., 2006).

Čtyři druhy ryb běžně se vyskytující v přehradních nádržích jsou ve svém reprodukčním cyklu vázány na přítokovou oblast: ouklej, bolen, cejnek a jelec tloušť (Hladík & Kubečka, 2003). Migranti některých druhů se dostávají z říčního prostředí do přehradního, v případě lipana nebo pstruha funguje říční populace jako zdrojová (Prchalová a kol., 2008a). Na oblast přítoku je tedy vázána spousta druhů vyskytující se v přehradní nádrži.

Trend snižující se biomasy ryb od přítoku k hrázi nemá ovšem všeobecnou platnost. U kaskádových přehradních nádrží, které mají výrazně pozměněný vodní režim, se tento trend obrací. Přítoková oblast je v tomto případě téměř bez ryb, nejvíce ryb se soustřeďuje v takové nádrži v oblasti hráze (Draštík a kol., 2008). Do těchto přehradních nádrží totiž přitéká voda z hypolimnia nádrže předchozí, čili voda studená a s malým množstvím rozpuštěného kyslíku. Takovou kaskádovou nádrží je u nás například Vrané, které naplňují dvě řeky: Vltava a Sázava. Voda ze Sázavy obsahuje množství živin, kyslíku a je teplejší. Sázavské rameno je proto oblastí s vysokou biomasou a denzitou ryb, oproti tomu ve vltavském rameni se ryby vyskytují minimálně (Draštík a kol., 2008). Obdobný efekt lze pozorovat u přehradní nádrže Orlik, kde je vedle chudého vltavského ramene ještě živinami bohaté rameno otavské (Kubečka a kol., 2009).

## **2.2. Příčný gradient rozmístění ryb v přehradních nádržích**

Bentické habitaty mají jiné dominantní druhy než společenstva pelagická. Z porovnání těchto dvou habitatů je zřejmé, že mnoho druhů je společných pro oba dva habitaty, ale několik

druhů vykazuje výrazné preference pro jeden z nich (Prchalová a kol., 2008a). Většinou v biomase převažují (na stejné hloubkové úrovni) bentické habitaty nad pelagickými (Prchalová a kol., 2009a). Rozmnožování ryb je vázáno na litorál, popřípadě na přítok (Hladík & Kubečka, 2003), stejně tak část biomasy tohoročků obývá právě litorál. Dle interpretace Jůzy a kol. (2009) může za vyšší denzitu tohoročních ryb v pelagiálu horní části nádrže nikoli trofický gradient, ale právě vyšší podíl litorálu než je tomu u hráze.

Pokud planktonožravé ryby podstupují denní horizontální migraci s refugii v litorálu přes den a nočními tahy do pelagiálu, u dostatečně velkého jezera může vznikat gradient výskytu potravy a její velikosti. V takovém případě je uprostřed jezera nejvíce kořisti, ale ryby podstupují velké riziko, pokud by se chtěly dostat až do centra jezera. Ve stejném jezeře je pozorovatelný i gradient v počtu ryb, který je opačný gradientu perlooček (Gliwicz a kol., 2006).

### **2.3. Vertikální gradient rozmístění ryb v přehradních nádržích**

Ryby nemohou kvůli svým fyziologickým nárokům obývat nádrž rovnoměrně. V letním období se na našich nádržích vytváří teplotní stratifikace. V důsledku toho ryby vytváří vertikální gradient s největší početností do tří metrů hloubky, dále početnost klesá a pod termoklinou se ryby vyskytují zřídka (Järvalt a kol., 2005). Konkrétní hodnoty hloubkového rozložení rybí biomasy se v každé nádrži liší v závislosti na hloubce, v níž je termoklina a množství rozpuštěného kyslíku pod ní, ale tento obecný trend platí. Maximální početnost v hloubce do tří metrů porušuje například ježdík obecný s největší denzitou právě v hloubce okolo devíti metrů těsně nad termoklinou (Prchalová a kol., 2008a). Pokud je celý vodní sloupec míchán a teplotní stratifikace není vytvořena (taková situace nastává například v nizozemských poldrových nádržích v oblasti Biesbosch, kde je velká plocha vody vystavená větru), společenstvo ryb stále dosahuje největší početnosti a biomasy v mělkých vodách, s přibývajícím hloubkou klesá. Pokles ovšem není tak významný a ryby obývají i ty největší hloubky (Prchalová a kol., 2006a). Podstatnou roli zde hraje teplota. Ryby mají tendenci vyhledávat vyšší teploty pro urychlení metabolických dějů (Krause a kol., 1998). Pokud se vydávají do chladnější vody, nezůstávají zde dlouho (Gardner a kol., 1998; Krause a kol., 1998). Výskyt v jednotlivých hloubkách se mění v závislosti na průhlednosti vody. Se snižující se průhledností ryby obývají menší hloubky, aby mohly lépe vyhledávat zooplankton (Bohl, 1980). Vertikální gradient tedy není způsoben pouze gradientem kyslíku, ale i teplotou a určitou roli může hrát také průhlednost.

Preference hloubek jednotlivých druhů ryb se samozřejmě liší, navíc se mění jak v průběhu dne (Vašek a kol., 2009), tak v průběhu roku (Imbrock a kol., 1996, Eckmann & Imbrock, 1996). O změnách preference hloubek v průběhu sezóny bude podkapitola o zimních migracích. Zajímavé je rozdělení hloubek v pelagiálu mezi ploticí, okounem a síhem. V případě, že se tyto druhy vyskytují společně, obývá plotice epilimnion, okoun spodní epilimnion a metalimnion a síh se vyskytuje nejvíce v hypolimniu (Beier, 2001). Síh se v našich přehradních nádržích vyskytuje na Želivce, kde obývá převážně hypolimnion v hloubce mezi 20 - 25 metry (Prchalová, osobní sdělení). Vašek a kol. (2009) potvrzuje hloubkovou preferenci plotice, která se vyskytuje v průměru v menší hloubce než okoun. Podobné preference vykazují i tohoroční ryby, kdy při porovnání okounovitých a kaprovitých ryb se kaprovité zdržují do tří metrů hloubky, okounovité dosahují vyšších početností mezi třemi a šesti metry (Jůza a kol., 2009). I přes skutečnost, že jednotlivé druhy preferují různé hloubky, je významný překryv do tří metrů hloubky. Zde se vyskytuje maximum jedinců (Prchalová a kol., 2006a, 2008a, 2009a).

## 2.4. Sukcese přehradních nádrží

Společenstvo ryb v přehradní nádrži se vyvíjí v závislosti na čase (Říha a kol., 2009). Jednotlivé fáze vývoje společenstev jsou charakteristická dominancí některého druhu nebo druhů a podle převažujících druhů se pojmenovávají jednotlivé fáze. Při napuštění nádrže se zaplavují velké plochy terestrické vegetace, které poskytují vhodný třecí substrát pro štika. Proto se jako první objevuje fáze štiky. Pokud je přehradní nádrž postavena na řece pstruhového nebo lipanového pásma, může se před fází štiky objevit fáze lososovitých ryb (Pivnička & Švátora, 2001). V jezerech, kde je přítomen síh, začíná s postupnou akumulací živin nahrazovat jeho populace původní společenstvo lososovitých ryb (Olin, 2002). Síhové se však u nás původně nevyskytují, a tak se s touto fází nesetkáme. Následuje fáze okouna, která je u vodárenských nádrží upřednostňována – voda má v té době velkou průhlednost. Tato fáze je však nestabilní (Říha a kol., 2009). Nezanedbatelnou roli může sehrát nemoc okounů, která urychlí přechod na fázi kaprovitých ryb (Kubečka, osobní sdělení). Během ní dominuje více druhů nejen kaprovitých ryb - ouklej a plotice vyhledávají vysokou, ale ne nejvyšší trofii (Olin a kol., 2002; Vašek a kol., 2004), zatímco cejnovi, cejnkovi, perlínovi, ježdíkovi a candátovi vyhovuje nejvyšší trofie (Olin a kol., 2002; Vašek a kol., 2004; Schleuter, 2008). Celkově se zvyšuje procento planktonofágních a bentofágních druhů a naopak se snižuje biomasa dravých druhů. I přes snahy na některých nádržích o vysazování dravých druhů se tento poměr nedaří příliš vylepšit, i to poukazuje na vysokou stabilitu fáze



kaprovitých ryb (Říha a kol., 2009).

Celý tento vývoj není však zdaleka tak plynulý, ale populace jednotlivých druhů vykazují v dlouhodobém měřítku populační cykly. Početnost okouna sice během sukcese postupně klesá, ale v deseti až patnáctiletých cyklech jeho početnost kolísá (Pivnička & Švátora, 2001). Fáze okouna a přelom mezi fází okouna a plotice je charakteristický tím, že oba druhy tvoří obrovské procento biomasy ryb v nádrži. Určitý vývoj vykazuje také biomasa nádrže, která od napuštění nádrže roste, ale po několika letech začne opět klesat (Pivnička & Švátora, 2001). Když nádrž přejde do fáze kaprovitých ryb, začnou nabývat na významu další kaprovité ryby, kterým vyhovuje přechod z mezotrofní do eutrofní vody. Na významu poté nabývají druhy jako je cejn, cejnek, perlín, z okounovitých také ježdík a candát (Pivnička & Švátora, 2001; Říha a kol., 2009). Nárůst početnosti candáta by mohl souviset se zákalem vody, jak ukázal Pekcan-Hekimová & Lappalainen (2006). Okoun jako vizuálně orientovaný predátor, který se vyskytuje ve vysokých denzitách v litorálu, by mohl při velké průhlednosti vody negativně ovlivňovat úspěšnost reprodukce candáta. Se snižující se průhledností by se úspěšnost reprodukce candáta zvyšovala (Pekcan-Hekimová & Lappalainen, 2006). V přehradních nádržích však tohoto candáta dosahují vrcholu početnosti ve střední části nádrže a nikoli v horní části (kde je nejnižší průhlednost), jak by se dalo ze studie Pekcan-Hekimové & Lappalainena předpokládat (Jůza a kol., 2009). Na tohoto candáta v nádržích tedy působí ještě jiné zásadnější enviromentální vlivy než je predací tlak okouna.

Zajímavá je kompetice mezi okounem a ploticí, kdy spolu populace soutěží ve využívání zdrojů, ale zároveň dospělý okoun působí predací přímo na tohoto plotice (Pivnička & Švátora, 1988). Na predací úspěch okouna však má vliv také průhlednost, a to nejenom při lovu zooplanktonu, ale také při lovu tohoto plotice (Radke & Gaupisch, 2005). Výhodou pro plotici je také její potravní plasticita, která jí umožňuje převládnout nad okounem (Persson, 1986, podle Pivnička & Švátora, 1988). Naopak pokud jsou ryby intenzivně loveny, okoun se dostává do výhody, neboť rychleji dospívá (Pivnička & Švátora, 1988; Persson & Hansson, 1999).

### 3. Migrace ryb

Migrace živočichů je běžný fenomén vyskytující se v terestrickém i vodním prostředí. Může se jí účastnit jak část, tak celá populace (Skov a kol., 2008). Rybí migrace mohou být poháněny několika motivacemi. Asi nejnámější je migrace za účelem rozmnožování (Hladík & Kubečka,

2003). Dalším důvodem může být přečkání nepříznivého období roku (Borcherding a kol., 2002; Skov a kol., 2008). Tyto migrace můžeme označit jako sezónní. Další typy migrací se odehrávají denně alespoň po určitou část roku. Do nich patří vertikální migrace ryb, jejíž příčinou může být potravní nabídka (Eckmann & Imbrock, 1996), vyhýbání se predaci (Čech a kol., 2005), nebo vyhledávání energeticky výhodnějšího místa pro odpočinek (Wolter & Freyhof, 2004; Říha, v tisku). Dalším typem migrace je denní horizontální migrace, kdy se ryby přesouvají buď z pelagiálu do příbřežní zóny nebo naopak (Kubečka, 1993; Imbrock a kol., 1996; Říha a kol., v tisku).

## 3.1. Sezónní migrace

### Třecí migrace

Ryby přehradních nádrží se mohou rozdělit do tří skupin podle toho, kde se třou (Hladík & Kubečka, 2003). První skupina zahrnuje ryby, které se vytírají výhradně v oblasti přítoku. Tyto druhy jsou nejvíce vázány na říční prostředí. Patří sem bolen, ouklej, jelec tloušť a cejnek. Druhá skupina se v přítokové oblasti sice vytírá, ale může se vytírat i v samotné přehradní nádrži. Patří sem tyto druhy: cejn, plotice, okoun, štika a ježdík. Třetí skupina, kam náleží candát, kapr, sumec a úhoř, se v přítokové oblasti nevytírá. Rozmnožují se v jezerní části nádrže, posledně jmenovaný v Sargasovém moři (Westin, 1998; Hladík & Kubečka, 2003).

První dvě skupiny podnikají v jarním období významné migrace do přítokových zón nádrže, kde se vytírají. Migrace jsou vyvolány nárůstem teploty a ovlivněny počasím. Podle Hladíka & Kubečky (2003) se na Římově přesunulo minimálně 20 % biomasy druhů třoucích se výhradně v přítoku do přítokové zóny. Migrující hejna ryb do třecích oblastí mohou být doprovázena dravými druhy (Kotusz a kol., 2006).

Hladík & Kubečka (2003) vyčlenili šest fází třecí migrace do přítokové zóny:

1. Perioda tření bolena: vytírá se od 1. března do přibližně 10. dubna (průměrná teplota 7 – 8 °C), dominuje v té době v biomase táhnoucích ryb. Objevují se první známky předtřecí migrace okouna, plotice a cejna.

2. Předtřecí migrace u kaprovitých ryb: 10. duben – 1. květen (teplota postupně stoupá na 14 °C). Okoun se začíná třít (teplota 8 – 12 °C). Zvyšuje se počet migrujících ryb do přítoku.

3. Hlavní třecí období kaprovitých ryb (teplota 14 – 16 °C): dochází k téměř současnému tření plotice, oukleje, cejna a jelce tlouště. Výrazně se zvyšuje počet migrujících ryb do přítoku (více než pětkrát).

4. Následuje perioda, kdy se třou ryby, které se vytírají vícekrát do roka (začátek května – začátek června). Mezi ně patří hlavně ouklej a cejn, ale také perlín a jelec tloušť (Nunn a kol., 2007). Počet táhnoucích jedinců je výrazně nižší.

5. Přechodná perioda (začátek června až polovina července) – lokální přesuny ryb převládají nad migračními pohyby ryb, které se třou vícekrát do roka.

6. Letní perioda (polovina července až srpen) – výrazně redukovaná rozmnožovací aktivita, až na ojedinělé jedince oukleje připravené ke tření. Převládají lokální pohyby související s příjmem potravy.

Pokud je ve vodní nádrži udržována vodní hladina níže v období tření, není fytofilním druhům ryb k dispozici zaplavovaná terestrická vegetace. To má za následek zvýšení počtu jedinců migrujících na rozmnožování do přítoku u cejnka, oukleje a v menší míře také cejna (Hladík & Kubečka, 2004). Jako alternativní substrát využívá cejn, plotice a ouklej kamenné dno. U vodárenských nádrží se snadná regulace výše vodní hladiny využívá k snížení množství tohoročků kaprovitých ryb poklesem hladiny krátce po tření (Kahl a kol., 2008). Dlouhodobý pokles hladiny může mít výrazný efekt například na populaci cejna (Slavík, 1991). Na Klíčavské nádrži několikaletý nízký stav hladiny zapříčinil značný úbytek tohoročků cejna.

## **Zimní migrace**

Tato pozorování se týkají mělkého švédského jezera a slepých ramen Rýna. Většina našich přehradních nádrží je však podstatně hlubší a podobné migrace zatím nejsou popsány. Je však možné, že se u nás za určitých podmínek (Prchalová, osobní sdělení).

Z mělkých jezer a řek je znám jev, kdy se v zimním období některé druhy ryb přemísťují z nádrží do jejich přítoků, aby zde přezimovaly (Borcherding a kol., 2002; Skov a kol., 2008). Taková migrace byla zaznamenána u plotice, cejnka, cejna, tohoročků okouna a perlína. Důvodem této migrace nemůže být nižší množství kyslíku rozpuštěného ve vodě, neboť některé ryby s vyššími nároky na rozpuštěný kyslík v jezeře zůstávají. Z populací v jezeře vyskytujících se dravců se jich do přítoků vydalo nepatrné množství. Ani u nejvíce migrujících populací cejnka a

plotice se do přítoků nevydávali všichni jedinci, ale přibližně polovina populace. Jedná se tedy o migraci částečnou. Perlín ostrobřichý se dle práce Skova a kol. (2008) v přítocích a odtocích přes zimu téměř nevyskytoval. Pravděpodobně využíval k přezimování mělký litorál zarostlý makrofyty. Nárůst počtu perlínů v přítoku se objevil na přelomu března a dubna, tedy v období tření štiky právě v mělkém litorálu. Perlín se tedy vyhýbal predančnímu tlaku štiky až v době, kdy se štiky přesunuly do jeho typického habitatu.

Jepsen & Berg (2002) popsali obdobnou migraci plotice. Zjistili, že plotice se během zimního období přesunují často z jednoho refugia do druhého. V přítocích a odtocích se vyskytovaly pouze dospělé plotice, kdežto tohoroční ryby zůstávaly v jezeře. Uvádí silný predanční tlak ze strany rybožravých ptáků v jezeře, který měl za následek přesun téměř všech dospělých jedinců na zimoviště v přítoku.

Vysvětlením těchto zimních migrací je únik před predací. Brönmark a kol. (2008) popsal model, který předpovídá migrace do refugií právě v zimním období. Kořist se vyhýbá predátorovi v době, kdy se její mortalita v jezeře příliš nemění, ale zato se významně snižuje až zastavuje růst. Zajímavý jev popsal Skov a kol. (2008), kdy migrace velkých jedinců u cejnka a plotice byla v podstatě zbytečná, protože naprostá většina predátorů v jezeře je nemohla ohrozit (Skov a kol., 2008).

Oproti tomu Borcharding a kol. (2002) popsal migraci mezi lužními jezery a kanály spojujícími je s dolním Rýnem. Tato zimní migrace se liší od té popsané Skovem a kol. (2008) v řadě aspektů. Ryby vplouvaly do kanálu za rozbřesku a na noc ho značná část opouštěla. Převážná většina pozorovaných ryb byli tohoroční, značnou část z nich představovala populace perlína, která ve švédském jezeře obývala hlavně litorál jezera (Skov a kol., 2008). Co zůstává společné je nepatrný výskyt predátorů v kanálech.

V hlubokých vodách se objevuje jiný typ zimní migrace, kdy se okouni přesunují z hloubek 6 – 15 metrů do hloubek 40 – 70 metrů. Během podzimního míchání se okouni začínají přesouvat do zóny profundálu (Imbrock a kol., 1996). Podzimní pohyb okounů směrem do hloubek je značně rychlejší než návrat do příbřežní oblasti na začátku května (Eckmann & Imbrock, 1996). Hladík & Kubečka (2003) zjistili, že jelec tloušť se na zimní období přesunuje z přítoku do nádrže, kde přezimuje. Tyto dva příklady naznačují, že pokud je nádrž dostatečně hluboká, ryby si nachází refugia přímo v ní a nemají tendenci táhnout do přítoků.

## 3.2. Denní migrace

### Denní vertikální migrace

Denní vertikální migrace může mít dva účely. První spočívá ve vyhýbání se predátorům. Strategie části populace tohoročků okouna je podobná strategii zooplanktonu v jezerech (Bohl, 1980) – přes den obývají batypelagiál, během soumraku migrují do epipelagiálu (Čech a kol., 2005). Vertikální vzdálenost migrace byla v tomto případě mezi 11 a 13 metry.

Druhým účelem vertikální migrace je přesun za vyšší potravní nabídkou. Během zimy v Bodamském jezeře dospělí okouni denně podstupují vertikální migrace, kdy přes den odpočívají na dně v hloubce okolo 65 metrů a přes noc vystupují až o 25 metrů výše. Důvodem je větší početnost buchanek v těchto hloubkách (Eckmann & Imbrock, 1996). Vašek a kol. (2009) uvádí vertikální migraci plotice, která se přes den vyskytovala těsně nad termoklinou, v noci se přesunula do svrchního epilimnia. Důvody takové migrace, které mě v této souvislosti napadají, jsou potravní nabídka a predační tlak. V noci bývá v jezerech vyšší potravní nabídka zooplanktonu v epipelagiálu, než je tomu ve dne (Bohl, 1980). Plotice také mohou být přes den vystaveny predačnímu tlaku (například od bolenů nebo rybožravých ptáků), a tak se zdržují hlouběji ve vodním sloupci.

U batypelagických tohoročků okouna je k dispozici srovnání s okouny epipelagickými, kteří výrazně rychleji rostou díky teplejší vodě v epilimniu (Čech a kol., 2005). Tohoroční okoun má na výběr mezi rychlým růstem a vysokou mortalitou a pomalým růstem a nižší mortalitou. Rozhodnutí tohoročků batypelagického okouna je přitom dost zvláštní, uvážíme-li fakt, že tohoročci se snaží co nejdříve vyrůst ze zranitelné velikosti. Ryby obecně preferují teplejší vodu, a to často i pokud je v chladnější více potravy (Gardner a kol., 1998; Krause a kol., 1998), což však není tento případ (Čech a kol., 2005).

### Denní horizontální migrace

#### Jezera

Bohl (1980) popsal výrazné migrace ryb v bavorských jezerech. Ta jsou obývána z významných planktonofágů především ploticí, cejnem, perlínem a ouklejí, z větší části se jedná o

juvenilní jedince. Tyto druhy přes den obývaly litorál zarostlý vodní vegetací a shlukovaly se do hejn. U některých predátorů byl zaznamenán konfuze efekt (tj. predátor se nestačí včas zaměřit na jednu kořist), z čehož plyne značná výhoda pro hejnové druhy (Turesson & Brönmark, 2004). S nástupem noci se hejna rozpadla a ryby se přesunuly do pelagiálu, kde vyhledávaly zooplankton. Rozpad hejn je v noci adaptivní strategií, protože hejna by vytvářela silnou konkurenci ve vyhledávání potravy. Jako spouštěč pro migraci určil Bohl úbytek světla. Současně s touto horizontální složkou migrace se objevila i vertikální složka, kdy se ryby v noci přesouvaly do menších hloubek. Konkrétní hloubky záležely na průhlednosti jezera, při nižší se ryby přesouvaly do menších hloubek a rozptýlily se v tenké vrstvě, kdežto za vysoké průhlednosti měly velký vertikální rozptyl a vyskytovaly se ve větší hloubce. Migrace ustaly již při 8 °C, kdy se ryby přesunuly na zimoviště, a na jaře započala migrace už při 4,5 °C (Bohl, 1980).

Celá situace se ale změnila při introdukci nového predátora do takového jezera. Brabrand & Faafeng (1993) uvádí jezero se stejným behaviorálním vzorcem juvenilní plotice jako Bohl (1980), která však po vysazení candáta pelagiál v noci téměř neobývala a nahradila ji dospělá populace (ta předtím obývala převážně litorál). Candát totiž vykazuje stejný diurnální cyklus aktivity a v noci je pravděpodobně výhodnější pro juvenilní plotici skrývat se v litorálu. Predační tlak ze strany candáta je zaměřen jak na litorál, tak na pelagiál, neboť se v období jeho nejvyšší aktivity vyskytuje v obou habitatech (Prchalová a kol., 2008a). Dospělá plotice je v tomto případě díky své velikosti téměř v bezpečí před predací candáta, ale je otázkou, zda postupem času neobsadí pelagiál jiné druhy s vyšším tělem, které se dostávají mimo maximální možnou kořist candáta již při nižší velikosti (Brabrand & Faafeng, 1993). Například v přehradní nádrži Římov v pelagiálu silně dominuje dospělý cejn (Říha, osobní sdělení). Diurnální migraci nemusí ovlivnit jen predace, ale stejně může fungovat i kompetice. Při výskytu síha v jezeře současně s ploticí využívá plotice pelagiál výrazně méně, než tomu je v jezeře bez síha (Beier, 2001).

Celou migraci může také velmi ovlivnit průhlednost vody v kombinaci se silným predáčním tlakem rybožravých ptáků (Jacobsenová a kol., 2004). Průhlednost působí nejen na složení rybího společenstva nádrže, ale také na chování jedinců a celých populací. Pro plotice se vysoká průhlednost vody stává překážkou pro shánění potravy v pelagiálu přes den, protože se stávají snadnou kořistí pro vizuálně orientované predátory. V této studii hráli významnou roli rybožraví ptáci, kteří odnesli z vody velký počet značených plotic. Plotice se při vysoké průhlednosti přes den ukrývaly mezi vodními makrofyty a během noci podnikaly denní horizontální migraci do pelagiálu. V jezeře s nízkou průhledností plotice nejevily žádnou tendenci k shlukování se do hejn. Celé jezero obývaly rovnoměrně, bez tendence ukrývat se v makrofytech. Také podnikaly denní horizontální migrace, ale do litorálu (Jacobsenová a kol., 2004). Tyto trendy mohou platit obecně nejen pro

plotice, ale pro všechny generalistické planktonofágy našich vod.

### **Velké řeky**

Horizontální migrace ve velkých nížinných řekách vykazuje zcela opačný trend (Wolter & Freyhof, 2004). Část populací ryb se přesunuje z koryta řeky do litorálu, například u cejnka, cejna, ježdíka a candáta (Wolter & Freyhof, 2004). Motivací této migrace je u některých druhů vyhledávání potravy, u jiných odpočinek – vyhýbání se silnému proudění v korytě řeky.

### **Přehradní nádrže**

V přehradní nádrži se kombinují vlastnosti řeky a jezera, vyskytují se zde podobné habitaty jako v obou výše uvedených biotopech (Irz a kol., 2006). Některé efekty zaznamenané v jezerech z přehradních nádrží zatím nejsou známy. Je ovšem dost možné, že se ryby budou chovat v jezerní části stejně jako v jezeře. Alternativní vysvětlení, že si ryby zachovávají preference prostředí z řeky, podává Fernando & Holčík (1991).

V přehradních nádržích je příznačný přesun ryb do litorální zóny na noc pro většinu druhů ryb. Je to ale přesun do značné míry částečný, biomasa dospělých ryb v pelagiálu se totiž snižuje minimálně (Říha, osobní sdělení). V rámci jednoho druhu však může být opačný průběh pro dospělé jedince a pro tohoročky. Pro plotici platí, že dospělí jedinci se přesunují do litorálu, zatímco tohoroční plotice, které přes den litorál obývají, se na noc přesunují do pelagiálu (Jůza a kol., 2009; Vašek a kol., 2009). Z dospělých ryb noční migraci do pelagiálu podniká jen ouklej, u ostatních druhů se části populací přesunují do litorálu. Vyšší početnosti můžeme v noci v litorálu pozorovat u dospělců těchto druhů: plotice obecná, cejn velký, ježdík obecný, okoun říční, kapr obecný, candát obecný, úhoř říční, kříženec cejn x plotice (Kubečka, 1993). Celá migrace je iniciována úbytkem světla. Při jasných nocích s úplňkem se početnost ryb v litorálu ryb výrazně snižují (Říha a kol., v tisku).

První skupina ryb se v litorálu snaží pouze přečkat noc – tam patří třeba dospělý okoun (Wang & Eckmann, 1994), který setrvává v nehybnosti na dně po celou noc. Cejn, perlín a plotice oproti okounovi stojí ve vodním sloupci (Radke & Eckmann, 1996). Je ovšem otázkou, proč se relativně malí jedinci do litorálu přesunují. Jak je uvedeno v dalším odstavci, litorál je přes noc nebezpečné místo, kam se přemísťují části populací dravců (Říha, osobní sdělení). Z obsahu žaludku plotice bylo zjištěno, že přes noc potravu nepřijímá. Vzhledem k tomu, že nádrže připomínají velké řeky, by hlavní motivací mohla být úspora energie. V řece přemístění do litorálu znamená přemístění do téměř stojaté vody, a tedy snížení energetických výdajů. Ve velkých

nížinných řekách se opravdu ryby chovají obdobně, totiž některé druhy jsou v litorálu významně více zastoupeny v noci než ve dne (Wolter & Freyhof, 2004). Navíc se prokázala i vyšší průměrná délka těla v noci oproti dennímu průměru, což naznačuje přesun dospělců z koryta řeky do litorálu. Je tedy možné, že by si ryby mohly nést tyto preference s sebou do nádrže.

Druhá skupina ryb migrujících do litorálu zde aktivně vyhledává potravu. Tam, kde se vyskytuje, patří do této skupiny podle Perrowa a kol. (1996) lín obecný, podle jiných je aktivní pouze ve dne (Järvalt a kol., 2005). Větší noční aktivitu vykazuje také cejn (Lyons & Lucas, 2002). Podstatná část populace cejna však v nádržích zůstává v pelagiálu, litorál je přes noc obýván více subadultními než dospělými jedinci (Říha, osobní sdělení). Určitě do této skupiny však patří někteří dravci – například úhoř říční může mít poměrně velký vliv na kohortu tohoročků okouna, právě kvůli okouní strategii přečkávání noci v nehybnosti na dně (Radke & Eckman, 1996). Dalším predátorem přesunujícím se do litorálu v soumravné době je candát obecný (Kubečka, 1993; Říha a kol., v tisku). Stejně tak ježdíka uvádí Schleuter & Eckmann (2006) jako rybu s převážně noční aktivitou.

Zůstává otázkou, zda by ryby vykazovaly stejnou migraci i v nezakalené nádrži s porosty makrofyt u břehu, nebo by si vyvinuly podobnou strategii, jak popisuje Jacobsenová a kol. (2004) nebo Bohl (1980) v jezerech.

## 4. Výskyt ryb v jednotlivých habitatech

Využívání habitatu v průběhu dne je druhově specifické, ale i v rámci druhu se liší jednotlivé kohorty svojí preferencí. Již jsem zmiňoval fakt, že tohoroční ryby se velmi často chovají opačně než následná dospělá stádia. Příkladem může být tohoroční okoun, který za soumraku migruje do pelagiálu (Jůza a kol., 2009), zatímco dospělý okoun migruje na noc do litorálu, kde v klidu přečkává noc (Wang & Eckmann, 1994). To může mít několik příčin. Tohoroční ryby se v naprosté většině případů živí jinou potravou než dospělci. V průběhu ontogeneze přechází z jednoho typu potravy na jiný (Specziár & Rezsú, 2009). Dalším důvodem jsou odlišné predační tlaky na dospělé a na juvenilny (Brabrand & Faafeng, 1993). V některých případech ale může hrát významnou roli i snížená možnost disperze tohoročků oproti vysoké pohyblivosti dospělců, přičemž rozmnožování a tedy i počáteční stádia bývají koncentrována do několika míst nádrže (Vašek & Kubečka, 2003), ale konečné rozmístění závisí na schopnosti disperze. Ve velkých řekách hraje významnou roli drift tohoročků (Zitek a kol., 2004), který se ale v přehradních nádržích s dlouhou dobou zdržení může



objevovat jen v horní části. Navíc se tohoroční ryby různých druhů neobjevují zároveň, ale postupně, vzhledem k několika následujícím fázím tření (Hladík & Kubečka, 2003). Slavík (1991) uvádí postupné tření hořavky duhové v tůni Poltruba, takže tohoroční hořavky se v litorálu vyskytovaly déle než tohoroční jiných druhů. V přehradní nádrži by podobnou roli mohla zaujímat ouklej, která se tře ještě v průběhu léta (Hladík & Kubečka, 2003).

Preference habitatů se ale různí nejen při srovnání tohoročků s dospělci, ale i v rámci různých ročníků ryb (Molls, 1999; Hautala, 2008; Říha, osobní sdělení). Například plotice živící se ráno v litorálu mohou být větší než ty, které se tam živí odpoledne (Hautala, 2008). Možné vysvětlení přináší opět aktivita predátorů, která má dva vrcholy: těsně po svítání a těsně před setměním (Vašek a kol., 2009; Prchalová a kol., 2010). Proto by mladší ročníky mohly posouvat svoji aktivitu mimo hlavní aktivitu dravců. Je možné také alternativní vysvětlení s rozdílným využíváním zoobentosu mezi ročníky (Hautala, 2008).

## 4.1. Litorální habitaty

V této kapitole bych se zaměřil na přednostní využívání některých habitatů jednotlivými druhy ryb. Kratochvíl (prezentace nepublikovaných dat) se zabýval právě tímto tématem na tohoročních rybách. Kratochvíl lovil agregátem na vybraných lokalitách, které se lišily charakterem habitatu (použitá metoda point abundance elektro-fishing). V práci o společenstvech tohoročků vyčlenil Kratochvíl několik typů habitatů (pláže – písčité a bahnité, sutě, spadlé stromy, skály a pařezy). V rámci jednoho typu habitatu se měnilo složení rybího společenstva v průběhu sezóny, stejně tak biomasa a početnost. Mezi habitaty se společenstva významně lišila v počtu druhů, absolutní početnosti a biomase. Vzorkování probíhalo v červnu, červenci, srpnu a říjnu. Mezi jednotlivými měsíci docházelo k výrazným změnám procentuálního zastoupení druhů, a to i do té míry, že nejhojnější druh z předešlého měsíce v následujícím chyběl (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat).

Početnost tohoročků byla vyšší v horní eutrofnější části nádrže, ale rozdíl se snížily na konci sezóny. Pláže byly jedinou výjimkou, kde typ substrátu hrál důležitější roli než průhlednost vody. Druhová diverzita se zvyšovala směrem k přítoku a negativně korelovala se sklonem dna a průhledností vody. Větší početnost ryb byly zaznamenány v místech s větší prostorovou komplexitou a pozitivně korelovala s místy s velkým podílem kaprovitých ryb ve vzorku (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat).

Slavík (1991) se zabýval denními změnami ve společenstvech tohoročků na Orlíku v rámci jednoho habitatu. Procentuální zastoupení výrazně fluktovalo v čase, nápadný byl zejména pokles početnosti plotice v noci. Nabízí se souvislost s denní horizontální migrací tohoročků do pelagiálu (Jůza a kol., 2009).

Pro dospělé ryby však zatím podobné práce na přehradních nádržích chybí, více dat pochází z řek nebo jezer. Je však možné, že mezi různými habitaty budou podobné rozdíly jako je tomu u tohoročních ryb. Známý jsou pouze preference litorálu jako celku, kde se vyskytuje převážná část populace dospělého okouna nebo ježdíka (Prchalová a kol., 2008a, 2009a). Mnoho druhů ryb preferuje litorál jako noční habitat (Kubečka, 1993; Říha a kol., v tisku). Tímto jevem se více zabývám v kapitole o migracích.

## 4.2 Pelagické habitaty

V pelagiálu našich přehradních nádrží dominují zejména generalistické kaprovité druhy: ouklej, cejn a plotice (Vašek a kol., 2004; Prchalová a kol., 2008a, 2009a; Vašek a kol., 2009). Ouklej se vyskytuje prakticky jenom do hloubky jeden a půl metru. Plotice přes den obývá hlubší epilimnion, na noc se přesouvá víc k hladině do hloubek 0–3 metry. Stejný trend vykazují i úlovky cejna. Dalším obyvatelem pelagiálu je bolen dravý. Ten také obývá svrchní část epilimnia podobně jako ouklej. Ačkoliv je okoun převážně bentický druh (Prchalová a kol., 2008a), přes den a za soumraku se také vyskytuje ve středním a spodním epilimniu (Vašek a kol., 2009). Pokud se v přehradní nádrži vyskytuje síh, obývá převážně hypolimnion. Taková situace je na Želivce, kde se síh vyskytuje mezi 20 a 25 metry hloubky (Prchalová, osobní sdělení).

V pelagických společenstvech tohoročků dominuje tohoroční plotice, cejn a ouklej z kaprovitých ryb, z okounovitých okoun, ježdík a candát. V horním epilimniu dosahují maxima kaprovité druhy, s přibývajícím hloubkou v úlovcích začíná převažovat tohoroční okoun, ježdík a candát. Tyto druhy dosahují maxima mezi třemi a šesti metry hloubky (Vašek a kol., 2006; Jůza a kol., 2009). Hypolimnion ještě obývá batypelagický tohoroční okoun, který s ubývajícím světlem migruje v rámci dne do epilimnia (Čech a kol., 2005). Tohoročních ryb je v pelagiálu výrazně více v noci než ve dne, podnikají totiž denní horizontální migraci (Bohl, 1980; Jůza a kol., 2009).

### 4.3 Přehled habitatových preferencí nejvýznamnějších druhů

V této podkapitole se budu věnovat prostorovému a časovému rozložení druhů v přehradní nádrži. Některé informace uvedené k jednotlivým druhům se zde opakují, myslím však, že pro přehlednost je lepší shrnout informace týkající se jednotlivých druhů. Je zde poměrně patrný trend: s klesající početností ryb v přehradních nádržích nápadně klesá i přesnost a význam dat o nich zjištěných. Vyšší vzorkovací úsilí zde již patrně nepovede k tak výraznému zlepšení, nabízí se proto alternativní řešení využít telemetrie pro určení habitatových preferencí a diurnální aktivity těchto druhů.

#### **Cejn velký (*Abramis brama*)**

Tohoroční cejni byli v přehradní nádrži zaznamenáni v litorálu v habitatu spadlých stromů (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat) a pelagiálu, a to v hloubce 0-3 metry zejména v horní části nádrže (Vašek a kol., 2006; Jůza a kol., 2009). Fischer & Eckmann (1997) zaznamenali v Bodamském jezeře rozdílnou distribuci tohoročků cejna v období květen – červenec oproti srpnu – říjnu. Zatímco v prvním období se tohoroční ryby nacházely v hloubce mezi 0 – 1,5 metru, většina tohoročků cejna byla v následujícím období mezi 1,5 – 3 metry. Podobnou závislost uvádí i Slavík (1991) z tůň Poltruba, kdy cejn dominoval v květnu, v červnu se v litorálu objevoval v zanedbatelných počtech a v následujících měsících se již v litorálu nevyskytoval.

Dospělci cejna jsou významnou složkou společenstva přehradních nádrží. Z výsledků vzorkování pelagiálu a litorálu na přehradní nádrži Římov vyplývá, že v litorálu je přes den rovnoměrná velikostní distribuce jedinců, v noci převažují subadultní a juvenilní jedinci. V pelagiálu jsou ve dne pouze dospělí jedinci, v noci dospělí a menší proporce ryb starých jeden rok (Říha, osobní sdělení). Zůstává otázkou, kde jsou přes den mladší ročníky cejna, které se v noci náhle objevují. Obsazování rozdílných habitatů dospělým cejnem a subadultními jedinci již popsal na Rýně Molls (1999). Dospělci zůstávali po tření ve slepých ramenech, zatímco tohoroční a jednoletí cejni migrovali do řeky. Ve slepých ramenech se vůbec nevyskytovaly kohorty cejna mezi stářím dvou a čtyř let. Cejn tedy vykazuje věkově závislou habitatovou preferenci, která se pravděpodobně vyskytuje i v přehradních nádržích.

V podélném gradientu cejn výrazně dominuje v horní části nádrže, kde mu vyhovuje vysoká trofie této oblasti (Vašek a kol., 2004). Stejně tak se jeho podíl zvyšuje v průběhu sukcese nádrže (Říha a kol., 2009).

### **Plotice obecná (*Rutilus rutilus*)**

V římovských společenstvech tohoročků litorálu se významněji vyskytuje plotice na třech habitatech – na plázcích, u pařezů a u spadlých stromů (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat). Kromě litorálu ještě obývá pelagiál, a to opět v hloubce 0 – 3 metry s klesající početností od přítoku k hrázi (Vašek a kol., 2006; Jůza a kol., 2009). Období poklesu početnosti zooplanktonu by mohlo mít významný vliv na rozmístění tohoročků plotice. Hladovější ryby inklinují k vyhledávání úkrytu, kde lépe odolávají predáčnímu tlaku. Oproti tomu ryby dobře živěné nemají tendenci se skrývat, jejich přežití nezávisí na přítomnosti úkrytu (Huckstorf a kol., 2009).

Plotice se stává během své ontogeneze příslušnicí celkem čtyř potravních gild (Specziár & Rezsú, 2009). S tím také souvisejí změny habitatu v průběhu ontogeneze. Dospělá plotice obývá v přehradních nádržích jak pelagiál, tak litorál. V pelagiálu se přes den zdržuje nejvíce v hloubkách 3 – 4,5 metru (těsně nad termoklinou, konkrétní hodnota se s ní může posouvat, dále bude závislá i na průhlednosti vody; Bohl, 1980) a v noci obývá hloubky 0 – 3 metry (Vašek a kol., 2009). Plotice vyskytující se v pelagiálu jsou pouze dospělí jedinci, a to ve dne i v noci (Říha, osobní sdělení). Z úlovku tralu vyplývá, že plotic je v noci v pelagiálu o něco méně než ve dne, což potvrzuje denní horizontální migraci plotice do litorálu. V litorálu převažují juvenilní a subadultní jedinci ve dne i v noci. Jiné rozložení kohort plotice zaznamenal Beier (2001), který uvádí převažující skupinu v pelagiálu ryby o rozměrech 90 – 150 mm, které jsou již méně náchylné k predaci než tohoročci a zároveň se jim stále vyplatí žít se převážně planktonem. Větší jedinci se přesunují zpět do litorální zóny a živí se bentickými organismy a detritem (Beier, 2001). Pokud se vyloví podstatná část planktonofágů z nádrže, může k tomuto přechodu na bentickou stravu dojít i dříve (Persson & Hansson, 1999). Hautala (2008) uvádí, že plotice živící se v litorální zóně ráno byla signifikantně větší než ta, která se živila odpoledne. Plotice na podzim přechází z diurnální na noční aktivitu, pravděpodobně z důvodu koncentrace predáčního tlaku od vizuálně orientovaných predátorů do krátkého období dne (Hautala, 2008). Tyto práce naznačují, že využívání habitatu u plotice bude také do značné míry záviset nejen na věkové kohortě, ale také na konkrétní denní době a ročním období.

Údaje sdělené Říhou o prostorovém rozmístění plotice v nádrži pochází z nádrže Římov, která má poměrně malou průhlednost. Jacobsenová a kol. (2004) uvádí jako denní habitat plotice

v čistém jezeře porosty leknínů, kde v hejnech plotice trávila den. Naopak v jezeře s nízkou průhledností byla populace plotice rozmístěna rovnoměrně po celém jezeře. Z toho vyplývá, že habitatové preference mohou do značné míře záviset na průhlednosti vody.

### **Ouklej obecná (*Alburnus alburnus*)**

Tohoroční oukleje se ve většině habitatů v Kratochvílově práci objevují až ke konci sezóny, jen u spadlých stromů má významný podíl již od července. V pelagiálu obývá vrstvu epilimnia do hloubky tří metrů (Jůza a kol., 2009).

Dospělci oukleje dominují spolu s cejnem a ploticí v pelagiálu našich nádrží (Vašek a kol., 2004; Prehalová a kol., 2008a). Ouklej se vyskytuje prakticky jen v hloubkách do 1,5 metru (Vašek a kol., 2009). Vyskytuje se i v litorálu, kde je její věkové složení podobné jako v pelagiálu (Říha, osobní sdělení). Jako jediný druh u ní byla v našich přehradních nádržích zaznamenána denní horizontální migrace v opačném směru, tedy na noc do pelagiálu (Kubečka, 1993; Říha a kol., v tisku). Vyhovuje jí horní část nádrže, kde dosahuje nejvyšší početnosti (Prehalová a kol., 2008a).

### **Okoun říční (*Perca fluviatilis*)**

Tohoroční okouni mají v přehradní nádrži Slapy tři různé strategie – část populace obývá litorál, část epipelagiál a část batypelagiál. Poslední skupina na noc migruje do epipelagiálu za potravou a vyšší teplotou (Čech a kol., 2005). Kratochvíl zaznamenal v jednotlivých habitatech litorálu v procentuálním zastoupení okouna výrazné změny. Například na skalách v červnu, červenci a srpnu dominuje okoun, v říjnu se zde však vyskytovala jen ouklej a tloušť. U pařezů a spadlých stromů si okoun udržoval významné zastoupení po celé vzorkovací období. Na každém z habitatů měl okoun alespoň měsíc nejvyšší zastoupení. V podélném gradientu jsou tohoroční okouni u přítoku menší než ti u hráze (Vašek a kol., 2006).

Dospělý okoun je také významným druhem v litorálu (Prehalová a kol., 2008a), vyskytuje se však i v pelagiálu (Vašek a kol., 2009). V pelagiálu Římova obývá spodní epilimnion a svrchní metalimnion – 1,5 – 6 metrů hloubky (Vašek a kol., 2009). Vyskytuje se zde jen přes den a při stmívání a rozednění. Na noc migruje do litorálu (Kubečka, 1993; Imbrock, 1996) a je neaktivní, přečkává ji na dně (Wang & Eckmann, 1994). V Bodamském jezeře se okoun nachází přes léto mezi 3 a 15 metry, hloubka jeho výskytu koreluje s pozicí termokliny, je vždy nad ní (Imbrock a kol., 1996). Wang & Eckmann (1994) uvádí rozdílnou distribuci tohoročků a dospělců okouna v Bodamském jezeře, kdy se tohoroční okouni vyskytovali do 5 metrů hloubky, zatímco dospělci se

objevovali až od 6 metrů hlouběji. Toto prostorové oddělení ročníků se jeví jako antipredační strategie tohoročků, protože když na se na konci sezóny tohoroční ryby přesunuly do hlubších vrstev, kanibalismus ze strany dospělců nabyl na významu (Wang & Eckmann, 1994).

Během růstové sezóny okoun v Bodamském jezeře preferuje strmé břehy s podvodními strukturami, kde se vyskytuje ve velkých počtech oproti holému dnu. V zimě vyhledává úplně jiný habitat – migruje do hloubek mezi 42 a 65 metry a přezimuje na holém dně jen s mírným sklonem (Imbrock a kol., 1996; Eckmann & Imbrock, 1996).

Järvalt a kol. (2005) uvádí migraci jednoletého okouna mezi pelagiálem a litorálem. Jednoletý okoun migroval z pelagiálu ráno do litorálu, kde se skrýval v makrofytech před predátory. U dospělého okouna zaznamenal Järvalt a kol. (2005) tendenci vyhýbat se ve dne mělkým habitatům.

V podélném gradientu nádrže okoun prosperuje více ve střední části a v části u hráze, kde je větší průhlednost (Prchalová a kol., 2008a). To mu vyhovuje vzhledem k tomu, že se orientuje především zrakem při vyhledávání kořisti (Schleuter & Eckmann, 2006).

### **Ježdík obecný (*Gymnocephalus cernuus*)**

V římovských společenstvech tohoročků litorálu se ježdík nikdy neobjevil ve významných procentech. Z toho vyplývá, že jeho populace v litorálu ve dne nikdy nenabývá významných hodnot v období červen – říjen (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat). Dospělci ježdíka přes den obývají hlubší bentické habitaty, na noc se stěhují do litorálu (Wolter & Freyhof, 2004; Kubečka, 1993; Říha a kol., v tisku). Je možné, že podobný behaviorální vzorec mají i tohoroční ježdíci. Tomu nasvědčuje práce Slavíka (1991), který uvádí tohoroční ježdíky ve významném množství v říjnu v časných ranních hodinách. V pelagiálu se vyskytuje s nejvyšší početností v hloubce mezi třemi a šesti metry a dominuje v dolní části nádrže (Jůza a kol., 2009).

Dospělec ježdíka vykonává diurnální přesuny mezi profundálem a litorálem. Tenaty byla stanovena preference hloubky ježdíkem na Želivce na devět metrů (Prchalová a kol., 2008a). V noci se stěhuje do litorálu, kde se jeho početnost oproti dni výrazně zvyšují (Kubečka, 1993; Wolter & Freyhof, 2004; Říha a kol., v tisku). Ježdík je adaptovaný na vyhledávání potravy za nízkého množství světla (Schleuter & Eckmann, 2006), proto využívá litorál za soumraku ke shánění potravy. Je typickou rybou objevující se v nádrži s vyšším trofickým stupněm (Olin a kol., 2002; Říha a kol., 2009), i proto sleduje podélný gradient živin a největší početnost ježdíka je v horní části nádrže (Prchalová a kol., 2008a).

### **Candát obecný (*Sander lucioperca*)**

Tohoroční candáti se vyskytují v pelagiálu, nejvíce v hloubce mezi 3 a 6 metry (Jůza a kol., 2009). V podélném gradientu je nejpočetnější v dolní části nádrže (Jůza a kol., 2009). Kratochvíl v žádném z vzorkovaných litorálních habitatů nezaznamenal významné procento tohoročků candátů (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat). Slavík (1991) tohoroční candáty z litorálu Orlíku uvádí, přičemž se podle něj mísí s hejny okounů.

U candáta je možné použít pro jeho velikost úspěšně telemetrii, a tak jsou data o jeho denní aktivitě úplnější. Candát podle Pouleta a kol. (2005a) uplave denně v průměru 3,5 km. Pro dospělého candáta je příznačná soumračná aktivita (Poulet a kol., 2005a; Horký a kol., 2006), kdy jsou jeho úlovky vyšší jak v pelagiálu, tak litorálu (Kubečka, 1993; Říha a kol., v tisku). Aktivita candáta se mění v průběhu roku, Horký a kol. (2006) uvádí nejvyšší migraci v podélném profilu Labe na jaře a na podzim, přičemž jarní souvisí s rozmnožováním, zatímco podzimní se sháněním potravy. V období následujícím po tření jsou výrazně pohybově aktivnější samice, což souvisí s hlídáním hnízda samci (Poulet a kol., 2005a). Poulet a kol. (2005b) uvádí výrazné hloubkové preference, kdy se candáti zdržovali v hloubce alespoň jeden metr, a důležitý pro ně byl také převis stromu či vegetace nad nimi. Dále také uvádí nápadnou agregaci jedinců. Tu zaznamenali také Švátora & Černý (osobní sdělení). Ta může souviset s nedostatkem příhodných stanovišť, ale také s přirozenou snahou agregovat se. Přístav může být candátem využíván jako příležitostný habitat, protože se v něm v řekách koncentruje vysoké množství tohoročků (Horký a kol., 2007). Při přemístění je candát schopný navrátit se zpět do svého domácího okrsku (Keskinen a kol., 2005).

V přehradní nádrži dospělý candát sleduje podélný gradient živin, nejpočetnější je v horní části nádrže (Prchalová a kol., 2008a). V průběhu sukcese nádrže se v průměru početnost candáta zvyšuje, vyhovuje mu vyšší úživnost nádrže (Olin a kol., 2002; Říha a kol., 2009).

### **Štika obecná (*Esox lucius*)**

V první fázi sukcese nádrže, kdy je zatopeno mnoho terestrických makrofyt, štika dominuje mezi predátory přehradní nádrže. Tohoroční ryby jsou vázány na úkryty, takže typickým habitatem je třeba porost rákosu nebo submerzních makrofyt (Kobler a kol., 2008a).

Dospělé štiky již na úkryt nejsou tak striktně vázané, jedinci větší než půl metru střídají habitaty s makrofyty a pelagiál (Kobler a kol., 2008a). Velikost domácího okrsku se mění v průběhu sezóny. Kromě jarní třetí migrace, kdy štiky mohou táhnout i na vzdálenost okolo 15 kilometrů (Ovidio & Philippart, 2003) je domácí okrsek rozdílný v létě a zimě. Letní okrsek je menší, pravděpodobně díky dostatku potravy a úkrytu ve vegetaci (Kobler a kol., 2008b). U štiky také byla

objevena denní horizontální migrace, s preferencí habitatů blízko u břehu ve dne a přesunu na noc do otevřeného litorálu nebo pelagiálu (Kobler a kol., 2008a). Jak ukázal Knight a kol. (2008), pozitivní korelace mezi velikostí štik a denní uplavanou vzdáleností je pouze v zimě a na jaře. Může to souviset s nedostatkem úkrytu kvůli rozpadu vodních rostlin a také sníženou aktivitou kořisti. Přes léto a podzim větší jedinci mohou obsazovat výhodná teritoria, kde se nemusí tolik pohybovat za kořisti (Knight a kol., 2008).

V přehradních nádržích je obecně metodicky obtížné stanovit populaci štiky, právě kvůli její lovecké strategii. Tenata se sice mohou pokládat na pro štika atraktivní habitaty, ale pro její nízkou pohyblivost se vůbec nemusí chytit. Oproti tomu lov záťahovou sítí je omezen na málo atraktivní plážové habitaty.

### **Sumec velký (*Silurus glanis*)**

Tohoroční sumci jsou vázání v červenci a srpnu na suťové habitaty a skály, v říjnu zde již nejsou (Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat). Slavík a kol. (2007) poukázal na fakt, že juvenilní sumci jsou v řece prostorově oddělení od dospělců. Při vyšším průtoku se tato prostorová segregace snižuje. Vypadá to tak, že s rychlostí proudu se snižuje vzájemná agresivita jedinců (Slavík a kol., 2007).

Dospělí jedinci sumce jsou často chytáni do nočního tralu (tralováním 4x15 minut rychlostí 4 km/h na Římově se sítí 10x6 metrů se chytilo sedm sumců). Telemetrie sumce na nádrži na řece Ebro ukázala, že sumci se přes den skrývají v litorálu. Mají výraznou noční aktivitu, kdy se vydávají na lov paprscitě proti a po proudu a před dalším lovem se vracejí na předtím obývanou lokalitu (Carol a kol., 2007). Tato studie se odehrála v květnu. Nádrž, ze které data pocházejí, má dobu zdržení vody 0,15 dne, takže se podmínkami velice blíží řece. Slavík a kol. (2007) na řece Berounce zjistil odlišné diurnální aktivity sumce během sezóny. Na jaře a v zimě byl sumec aktivní málo, nejvyšší aktivita se objevovala ve dne. Na podzim byl sumec nejvíce aktivní za soumraku. V létě byl aktivní v průběhu celého dne. Ve Španelsku lze předpokládat vyšší teplota vody na jaře než v Berounce, ale zdá se, že rozdílné aktivity na Berounce a Ebru, popřípadě Římově by mohly být spojeny ještě s jiným faktorem, například hloubkou vodního sloupce.

### **Bolen dravý (*Aspius aspius*)**

Z výsledků Kratochvíla (prezentace nepublikovaných dat) vyplývá, že na přehradní nádrži Římov nebyl v žádném z habitatů zaznamenán výrazné zastoupení tohoročního bolena. Vašek a kol. (2004) uvádí úlovek tohoročního bolena na jednotku úsilí v pelagiálu. Je zde mírný nárůst směrem



k přítoku, ale celkově jsou tohoročci málo početní. Bolen je jednou ze čtyř ryb, která se obligátně tře v přítoku (Hladík & Kubečka, 2003), což by samo o sobě mohlo gradient vysvětlovat.

Dospělci bolena se vyskytují v horním epilimniu, většinou v hloubce do 1,5 metru (Prchalová a kol., 2008a; Vašek a kol., 2009). Při lovu se zdržují blízko litorálu, kam najíždějí do hejn kaprovitých ryb a okounů. V noci i ve dne je bolen hojně zastoupen v úlovcích pelagického tralu, nejpočetněji ze všech dravých ryb. V průběhu sukcese nádrže se zastoupení bolena mírně zvyšuje (Říha a kol., 2009).

### **Lín obecný (*Tinca tinca*)**

Lín se vyskytuje ve větších počtech pouze na některých našich přehradních nádržích (Prchalová, osobní sdělení). Jako fytofilní druh je vázán na přítomnost vegetace v období rozmnožování. Měl jsem možnost lovit záťahovou sítí na vodních nádržích Lučině a Nýrsku, kde se líni vyskytují hojněji. Tohoroční lín byl na Lučině třetí nejpočetnější v zátazích plůdkovou jemnou sítí na bahnitěm substrátu. Na méně úživných habitatech ho bylo výrazně méně. Na Nýrsku byl kromě okouna a plotice zastoupen také perlín, lín byl v početnosti na čtvrtém místě opět na bahnitých habitatech.

Dospělí líni se vyskytují v litorálu (Prchalová a kol., 2006b). Perrow a kol. (1996) zkoumal aktivitu lína v mělkém eutrofním jezeře. Přes den byl lín téměř neaktivní, ukrýval se v porostech orobince. V noci se živil larvami pakomárů, kvůli kterým urazil v noci značné vzdálenosti.

### **Perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*)**

V přehradní nádrži Římov, odkud pochází stěžejní práce o tohoročních rybách od Kratochvíla a Jůzy, se perlín vyskytuje v zanedbatelných počtech, proto tohoroční perlíni nejsou více zastoupeni v jednotlivých habitatech litorálu, popřípadě v pelagiálu (Jůza a kol., 2009; Kratochvíl, prezentace nepublikovaných dat).

Järvalt a kol. (2005) uvádí perlína jako výhradního obyvatele litorálu. Studie však pochází z jezera s porosty vodních makrofyt. Ve většině našich přehradních nádrží porosty makrofyt chybí, a perlín se tak stává pelagickým druhem, jak poukázala Prchalová a kol. (2008a, 2009a) na nádrži Želivka a Římov.

### **Cejnek malý (*Blicca bjoerkna*)**

Cejnek je další rybou, která se obligátně tře v přítoku (Hladík & Kubečka, 2003). Také u něj

jsou zaznamenány výrazné preference pro vyšší trofii nádrže (Olin a kol., 2002; Vašek a kol., 2004). Proto se také vyskytuje více v horní části nádrže (Vašek a kol., 2004). Nedosahuje zde zdaleka takových početností jako hlavní druhy: plotice, cejn, ouklej, okoun, početnější je však i bolen nebo kříženec cejna a plotice (Vašek a kol., 2004).

### **Úhoř říční (*Anguilla anguilla*)**

Početnost úhoře se špatně stanovuje klasickými ichtyologickými metodami kvůli jeho zvláštní morfologii těla (Prchalová a kol., 2008b). Radke & Eckmann (1996) uvádí úhoře jako nejpočetnějšího dravce v hloubce 0-3 metrů. Fischer & Eckmann (1997) zjišťovali habitatové preference ryb v litorálu, a zjistili vysoké akumulace úhořů u velkých balvanů.

## **5. Magisterská práce**

V magisterské práci bych se rád zaměřil na preference jednotlivých habitatů dospělými rybami v nádrži. O tom se v přehradních nádržích téměř nic neví. U nás se ke stanovení rybí obsádky běžně používá metoda záťahových sítí. Je však přísně omezena charakterem povrchu dna – jakýkoliv větší balvan nebo větev znehodnotí celý záťah. Mohou se tak prolovovat pouze oblasti pláží. I ostatní vzorkovací metody mají nedostatky, které znemožňují zkoumat členitější prostředí, popřípadě jsou omezeny hloubkou. Například lov elektrickým agregátem je omezen na hloubky do 1,5 metru. Echoloty zase nelze určit rybí druh.

Vzhledem k tomu, že nám bude stačit relativní poměr zastoupení jednotlivých druhů mezi stanovišti a nepůjde nám o stanovení celkové biomasy ryb v nádrži, jako nevhodnější metoda se zdá být použití tenat. To je pasivní rybolovná metoda, při které se pokládají jemné sítě na určitou dobu do vody. Z výsledků by se dala vyvodit obecná pravidla výskytu ryb, která by se posléze aplikovala na naše přehradní nádrže. Z podrobných map nádrží bývá patrné, jak velkou plochu zabírá například vykácený les, šterkový násep atd. Se znalostí stanovištních preferencí by se následně dalo odhadovat i druhové složení v jednotlivých oblastech.

Tenata jako pasivní metoda trpí značnou selektivitou, a to jak vzhledem k druhům, tak velikostem. Ulovení ryby tímto způsobem záleží totiž na řadě faktorů: např. aktivitě, rychlosti plavání, tvaru těla, směru plavání v době nárazu (Prchalová a kol., 2008b, 2009b, 2010). Je také možné, že stejný druh ryb v různých habitatech má různou aktivitu: dalo by se předpokládat, že ve

strukturovaném prostředí s potopenými větvemi nebo hustým vodním porostem nemusí daný druh urazit takovou vzdálenost na stejné množství ulovené potravy jako stejný druh vyskytující se na písčitých plážích. Úlovek tedy neodráží množství ryb v dané lokalitě, ale pouze pohybovou aktivitu ryb (Prchalová a kol., 2008b, 2009b, 2010). Ryby s členitým povrchem těla mají větší pravděpodobnost zachycení se v tenatu (Lagler, 1978, podle Prchalová a kol., 2008b). Některé druhy se naopak do tenat téměř nedají ulovit, např. úhoř říční (Prchalová a kol., 2008b). Je třeba, aby ryba do tenata narazila určitou minimální rychlostí a ve správné směru, nejlépe kolmo. I přes tyto nedostatky jsou tenata jedinou metodou, která zvládne prolovit velké množství stanovišť za relativně krátkou dobu.

V mé magisterské práci budou použita tenata o rozměrech 30 metrů dle evropské normy EN 14757 (2005). 30 metrů dlouhý úsek je složen z bloků s velikostní oček od uzlíku k uzlíku (5; 6,25; 8; 10; 12,5; 15,5; 19,5; 24; 29; 35; 43 a 55 mm). Tím bude relativně zajištěna neselektivita chytání jednotlivých velikostních skupin ryb. Pokud budou očekávány větší ryby, umístí se i tenata s velikostí ok 70, 90, 110 a 135 mm. Výška používaných tenat bude záviset na habitatu: v bentických habitatech bude použita výška 1,5 metru, v pelagických habitatech bude 3 nebo 4,5 metru.

## Závěr:

Tato práce popisuje společenstvo ryb v nádrži jako značně dynamické, početnosti ryb na jednotlivých habitatech mnohdy vykazují výrazné změny v průběhu dne i roku. Přesto však obecně výskyt ryb v nádrži vykazuje trendy v podélném profilu i ve vertikálním směru. Část druhů ryb je ve svém reprodukčním cyklu vázána na říční prostředí. V přehradní nádrži ryby obsazují jak habitaty, které mohly obývat v řece, tak habitaty, které se vytvořily až s naplněním přehradní nádrže.

Znalost využívání jednotlivých habitatů rybami je velmi důležitá pro stanovení celkové obsádky nádrže. Přesto jsou však data o preferencích stanovišť jednotlivými druhy značně kusé. Snad k poznání tohoto tématu přispěje moje navazující magisterská práce, kterou absolvuji v příštích letech na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Tato práce se pravděpodobně uskuteční na přehradní nádrži Římov.

Vzhledem ke gradientu živin v podélném profilu nádrže je vhodné si nádrž rozdělit na několik částí: zejména oblast přítoku, horní část, dolní část a oblast hráze, které je nutné vzorkovat zvlášť. Jednotlivé části se odlišují rybí obsádkou, respektive ve vzájemném poměru druhů. Bentická tenata v každé této části budou pokládána do hloubek 0 – 3, 3,1 - 6, 6,1 - 9 metrů. Prioritou tedy bude stanovit habitatové preference nad termoklinou, kde se vyskytuje většina ryb. Hlavní rozlišované habitaty budou pláže (uniformní prostředí), vykácený les (velká heterogenita prostředí), sutě a skály. Dále budu zaznamenávat sklon dna a další faktory ovlivňující distribuci ryb v nádržích. Délka doby lovu bude záviset na západu a východu slunce, tenata budou ve vodě přibližně od dvou hodin před západem do dvou hodin po východu slunce. To proto, aby zde byla zahrnuta největší aktivita ryb.

Ke stanovení rybí obsádky v přehradní nádrži je vždy třeba zkombinovat několik metod. Tato magisterská práce by však mohla posloužit k poznání rozmístění jednotlivých druhů v litorálu nádrže a zpřesnit tak odhad populací jednotlivých druhů.

## Seznam citované literatury:

- Beier, U. (2001). Habitat distribution and size structure in freshwater fish communities: effect of vendace on interactions between perch and roach. *Journal of Fish Biology* **59**, 1437-1454.
- Bohl, E. (1980). Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia* **44**, 368-375.
- Borcherding, J., Bauerfeld, M., Hintzen, D., Neumann, D. (2002). Lateral migration of fishes between floodplain lakes and their drainage channels at the Lower Rhine: diel and seasonal aspects. *Journal of Fish Biology* **61**, 1154-1170.
- Brabrand, Å., Faafeng, B. (1993). Habitat shift in roach (*Rutilus rutilus*) induced by pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) introduction: predation risk versus pelagic behaviour. *Oecologia* **95**, 38-46.
- Brönmark, C., Skov, C., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A. (2008). Seasonal migration determined by a trade-off between predator avoidance and growth. *PLoS ONE* **3**, e1957.
- Carol, J., Zamora, L., García-Berthou, E. (2007). Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 450-456.
- CEN, March 2005. European Standard EN 14 757 2005. Water Quality-Sampling of Fish with Multimesh Gillnets. CEN TC 230.
- Čech, M., Kratochvíl, M., Kubečka, J., Drašík, V., Matěna, J. (2005). Diel vertical migration of bathypelagic perch fry. *Journal of Fish Biology* **66**, 685-702.
- Drašík, V., Kubečka, J., Tušer, M., Čech, M., Frouzová, J., Jarolím, O., Prchalová, M. (2008). The effect of hydropower on fish stocks: comparison between cascade and non-cascade reservoirs. *Hydrobiologia* **609**, 25-36.
- Desortová, B. (1998). Spatial distribution of phytoplankton in the Želivka reservoir. *International Review of Hydrobiology* **83**, 135-138.
- Eckmann, R. & Imbrock, F. (1996). Distribution and diel vertical migration of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) during winter. *Annales zoologici fennici* **33**, 679-686.
- Fernando, C. H., Holčík, J. (1991). Fish in reservoirs. *Hydrobiologia* **76**, 149-167.
- Fischer, P., Eckmann, R. (1997). Spatial distribution of littoral fish species in a large European lake, Lake Constance, Germany. *Archiv für Hydrobiologie* **140**, 91-116.
- Gardner, P., Clough, S., Griffiths, W. S., Deans, D., Ibbotson, A. (1998). Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? *Journal of Fish Biology* **52**, 600-609.
- Gaudreau, N., Boisclair, D. (1998). The influence of spatial heterogeneity on study of fish horizontal daily migration. *Fisheries Research* **35**, 65-73.
- Gliwicz, Z. M., Slon, J., Szynekarczyk, I. (2006). Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge. *Freshwater Biology* **51**, 823-839.
- Hautala, A. (2008). Autumnal shift from diurnal to nocturnal peaking feeding activity of *Rutilus rutilus* in boreal lake littoral zones. *Journal of Fish Biology* **73**, 1407-1418.
- Hejzlar, J., Vyhnálek, V. (1998). Longitudinal heterogeneity of phosphorus and phytoplankton concentrations in deep-valley reservoirs. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **83**, 139-146.
- Hladík, M., Kubečka, J. (2003). Fish migration between a temperate reservoir and its main tributary. *Hydrobiologia* **504**, 251-266.
- Hladík, M., Kubečka, J. (2004). The effect of water level fluctuation on tributary spawning migration of reservoir fish. *Ecology & Hydrobiology* **4**, 449-457.
- Hladík, M., Kubečka, J., Mrkvička, T., Čech, M., Drašík, V., Frouzová, J., Hohausová, E., Matěna, J., Matěnová, V., Kratochvíl, M., Peterka, J., Prchalová, M., Vašek, M. (2008). Effects of

- construction of reservoir on the fish assemblage in an inflow river. *Czech J. Anim. Sci.* **53**, 537-547.
- Horký, P., Slavík, O., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T. (2006). The effect of the moon phase and seasonality on the behaviour of pikeperch in the Elbe River. *Folia Zool.* **55**, 411-417.
- Horký, P., Slavík, O., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T. (2007). Docksides as winter habitats of chub and pikeperch in the channelised Elbe River. *Fundamental and Applied Limnology, Archiv für Hydrobiologie* **168**, 281-287.
- Huckstorf, V., Lewin, W.-C., Mehner, T., Wolter, C. (2009). Performance level and efficiency of two differing predator-avoidance strategies depend on nutritional state of the prey fish. *Behav Ecol Sociobiol* **63**, 1735-1742.
- Imbrock, F., Appenzeller, A., Eckmann, R. (1996). Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance: a hydroacoustic study and *in situ* observations. *Journal of Fish Biology* **49**, 1-13.
- Irz, P., Odion, M., Argillier, C., Pont, D. (2006). Comparison between the fish communities of lakes, reservoirs and rivers: can natural systems help define the ecological potential of reservoirs? *Aquat. Sci.* **68**, 109-116.
- Jacobsen, L., Berg, S., Jepsen, N., Skov, C. (2004). Does roach behaviour differ between shallow lakes of different environmental state? *Journal of Fish Biology* **65**, 135-147.
- Järvalt, A., Krause, T., Palm, A. (2005). Diel migration and spatial distribution of fish in a small stratified lake. *Hydrobiologia* **547**, 197-203.
- Jepsen, N., Berg, S. (2002). The use of winter refuges by roach tagged with miniature radio transmitters. *Hydrobiologia* **483**, 167-173.
- Jůza, T., Vašek, M., Kubečka, J., Sed'a, J., Matěna, J., Prchalová, M., Peterka, J., Říha, M., Jarolím, O., Tušer, M., Kratochvíl, M., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Hohausová, E., Žaloudník, J. (2009). Pelagic underyearling communities in a canyon-shaped reservoir in late summer. *J. Limnol.* **68**, 304-314.
- Kahl, U., Hülsmann, S., Radke, R. J., Benndorf, J. (2008). The impact of water level fluctuations on the year class strength of roach: Implications for fish stock management. *Limnologica* **38**, 258-268.
- Keskinen, T., Pääkkönen, J.-P. J., Lilja, J., Marjomäki, T. J., Karjalainen, J. (2005). Homing behaviour of pikeperch (*Sander lucioperca*) following experimental transplantation. *Boreal environment research* **10**, 119-124.
- Knight, C. M., Gozlan, R. E., Lucas, M. C. (2008). Can seasonal home-range size in pike *Esox lucius* predict excursion distance? *Journal of Fish Biology* **73**, 1058-1064.
- Kobler, A., Klefoth, T., Wolter, C., Fredrich, F., Arlinghaus, R. (2008a). Contrasting pike (*Esox lucius* L.) movement and habitat choice between summer and winter in a small lake. *Hydrobiologia* **601**, 17-27.
- Kobler, A., Klefoth, T., Arlinghaus, R. (2008b). Site fidelity and seasonal changes in activity centre size of female pike *Esox lucius* in a small lake. *Journal of Fish Biology* **73**, 584-596.
- Kotusz, J., Witkowski, A., Baran, M., Blachuta, J. (2006). Fish migrations in a large lowland river (Odra R., Poland) – based on fish pass observations. *Folia Zool.* **55**, 386-398.
- Krause, J., Staaks, G., Mehner, T. (1998). Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *Journal of Fish Biology* **53**, 377-386.
- Kubečka, J. (1993). Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining. *Aquaculture and Fisheries Management* **24**, 685-689.
- Kubečka, J., Prchalová, M., Čech, M., Frouzová, J., Jankovský, M., Muška, M. (2009). Průzkum rybí obsádky údolní nádrže Orlík v roce 2008. Zpráva Hydrobiologického ústavu, Biologické centrum AV ČR.
- Lagler, K. F. (1978). Capture, sampling and examination of fishes. In: Bagenal, T. (Ed.), Method for assessment of fish production in freshwaters, *International Biological Programme*

- Handbook 3*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, England, pp. 7-47.
- Lampert, W., Sommer, U. (2007). *Limnology: The ecology of lakes and streams*. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford University Press.
- Longhi, L. M., Beisner, B. E. (2009). Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *Journal of Plankton Research* **31**, no.10, 1195-1207.
- Lyons, J., Lucas, M. C. (2002). The combined use of acoustic tracking and echosounding to investigate the movement and distribution of common bream (*Abramis brama*) in the River Trent, England. *Hydrobiologia* **483**, 265 – 273.
- Molls, F. (1999). New insights into the migration and habitat use by bream and white bream in the floodplain of the River Rhine. *Journal of Fish Biology* **55**, 1187-1200.
- Nunn, A. D., Harvey, P. J., Cowx, I. G. (2007). Variations in the spawning periodicity of eight fish species in three English lowland rivers over a 6 year period, inferred from 0+ year length distribution. *Journal of Fish Biology* **70**, 1254-1267.
- Olin, M., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Kurkilahti, M., Ala-Opas, P., Ylönen, O. (2002). Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *Journal of Fish Biology* **60**, 593-612.
- Ovidio, M., Philippart, J. C. (2003). Long range seasonal movements of northern pike (*Esox lucius* L.) in the barbel zone of the River Ourthe (River Meuse basin, Belgium). Aquatic telemetry: advances and applications.
- Pekcan-Hekim, Z., Lappalainen, J. (2006). Effects of clay turbidity and density of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae on predation by perch (*Perca fluviatilis*). *Naturwissenschaften* **93**, 356-359.
- Perrow, M. R., Jowitt, J. D., Johnson, S. R. (1996). Factors affecting the habitat selection of perch in a shallow eutrophic lake. *Journal of Fish Biology* **48**, 859-870.
- Persson, L. (1986). Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology* **67**, 355-364.
- Persson, A., Hansson, L.-A. (1999). Diet shift following competitive release. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **56**, 1.
- Petrusek, A., Seda, J., Macháček, J., Ruthová, Š., Šmilauer, P. (2008). Daphnia hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **363**, 2931-2941.
- Pivnička, K., Švátora, M. (1988). Living together of roach and perch with respect to their competition in the Klíčava Reservoir between 1964-1986. *Environmentalistica II.*, No. 1-2.
- Pivnička, K., Švátora, M. (2001). Long-term changes in the Klíčava Reservoir fish assemblage (succession, fecundity, abundance, growth, biomass, production): A review. *Environmentalistica* **15**, 103-148.
- Poulet, N., Arzel, C., Messad, S., Lek, S., Argillier, C. (2005a). Diel activity of adult pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in a drainage canal in the Mediterranean basin during spring. *Hydrobiologia* **543**, 79-90.
- Poulet, N., Lek, S., Argillier, C. (2005b). Pikeperch habitat use within a canal network in spring. *Journal of Fish Biology* **67**, 1460-1474.
- Prchalová, M., Kubečka, J., Hladík, M., Hohausová, E., Čech, M., Frouzová, J. (2006a). Fish habitat preferences in an artificial reservoir system. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* **29**, 1890-1894.
- Prchalová, M., Kubečka, J., Jůza, T., Frouzová, J. (2006b). Průzkum rybí obsádky údolní nádrže Nýrsko v roce 2005. Zpráva Hydrobiologického ústavu, Biologické centrum AV ČR.
- Prchalová, M., Kubečka, J., Vašek, M., Peterka, J., Sed'a, J., Jůza, T., Říha, M., Jarolím, O., Tušer, M., Kratochvíl, M., Čech, M., Drašík, V., Frouzová, J., Hohausová, E. (2008a). Distribution patterns of fishes in a canyon-shaped reservoir. *Journal of Fish Biology* **73**, 54-78.
- Prchalová, M., Kubečka, J., Říha, M., Litvín, R., Čech, M., Frouzová, J., Hladík, M., Hohausová,

- E., Peterka, J., Vašek, M. (2008b). Overestimation of percid fishes (Percidae) in gillnet sampling. *Fisheries Research* **91**, 79-87.
- Prchalová, M., Kubečka, J., Čech, M., Frouzová, J., Draštík, V., Hohausová, E., Jůza, T., Kratochvíl, M., Matěna, J., Peterka, J., Říha, M., Tušer, M., Vašek, M. (2009a). The effect of depth, distance from dam and habitat choice on the spatial distribution of fish in a canyon-shaped reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* **18**, 247-260.
- Prchalová, M., Kubečka, J., Říha, M., Mrkvička, T., Vašek, M., Jůza, T., Kratochvíl, M., Peterka, J., Draštík, V., Křížek, J. (2009b). Size selectivity of standartized multimesh gillnets in sampling coarse European species. *Fisheries Research* **96**, 51-57.
- Prchalová, M., Mrkvička, T., Kubečka, J., Peterka, J., Čech, M., Muška, M., Kratochvíl, M., Vašek, M. (2010). Fish activity as determined by gillnet catch: A comparison of two reservoirs of different turbidity. *Fisheries Research* **102**, 291-296.
- Radke, R. J., Eckmann, R. (1996). Piscivorous eels in Lake Constance: can they influence year class strength of perch? *Annales Zoologici Fennici* **33**, 489-494.
- Radke, R. J., Gaupisch, A. (2005). Effect of phytoplankton-induced turbidity on predation succes of piscivorous Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): possible implications for fish community structure in lakes. *Naturwissenschaften* **92**, 91-94.
- Říha, M., Kubečka, J., Vašek, M., Sed'a, J., Mrkvička, T., Prchalová, M., Matěna, J., Hladík, M., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Hohausová, E., Jarolím, O., Jůza, T., Kratochvíl, M., Peterka, J., Tušer, M. (2009). Long-term development of fish populations in the Římov Reservoir. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 121-129.
- Říha, M. (in press). The influence of diel period on the littoral fish assemblage of reservoirs. *Fisheries Management and Ecology*.
- Schleuter, D., Eckmann, R. (2006). Competition between perch (*Perca fluviatilis*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*): the advantage of turning night into day. *Freshwater biology* **51**, 287-297.
- Schleuter, D. (2008). Generalist versus specialist: the performances of perch and ruffe in a lake of low productivity. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 86-99.
- Schulze, T., Dörner, H., Hölker, F., Mehner, T. (2006). Determinants of habitat use in large roach. *Journal of Fish Biology* **69**, 1136-1150.
- Seda, J., Devetter, M. (2000). Zooplankton community structure along a trophic gradient in a canyon-shaped dam reservoir. *Journal of Plankton Research* **22**, 1829-1840.
- Seda, J., Petrušek, A., Machacek, J., Smilauer, P. (2007a). Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research* **29**, 619-628.
- Seda, J., Kolarova, K., Petrušek, A., Machacek, J. (2007b). *Daphnia galeata* in the deep hypolimnion: spatial differentiation of a „typical epilimnetic“ species. *Hydrobiologia* **594**, 47-57.
- Skov, C., Broderson, J., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., Brönmark, C. (2008). Inter- and size-specific patterns of fish seasonal migration between a shallow lake and its streams. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 406-415.
- Slavík, O. (1991). Početnost a aktivita potěru ve volných vodách. Diplomová práce PŘF UK, Praha, str. :70.
- Slavík, O., Horký, P., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T. (2007). Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *Journal of Fish Biology* **71**, 101-114.
- Specziár, A., Rezsű, T. (2009). Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology* **75**, 247-267.
- Straškraba, M. (1998). Limnological differences between deep valley reservoirs and deep lakes. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **83**, 1-12.



- Turesson, H., Brönmark, C. (2004). Foraging behaviour and capture success in perch, pikeperch and pike and the effects of prey density. *Journal of Fish Biology* **65**, 363-375.
- Vašek, M., Kubečka, J., Sed'a, J. (2003). Cyprinid predation on zooplankton along the longitudinal profile of a canyon-shaped reservoir. *Archiv für Hydrobiologie* **156**, 535-550.
- Vašek, M., Kubečka, J., Peterka, J., Čech, M., Draštík, V., Hladík, M., Prchalová, M., Frouzová, J. (2004). Longitudinal and vertical spatial gradients in the distribution of fish within a canyon-shaped reservoir. *International Review of Hydrobiology* **89**, 352-362.
- Vašek, M. (2005). Fish distribution and predation on zooplankton: spatial heterogeneity within a canyon-shaped reservoir. PhD thesis.
- Vašek, M., Kubečka, J., Matěna, J., Sed'a, J. (2006). Distribution and diet of 0+ fish within a canyon-shaped European reservoir in late summer. *International Review of Hydrobiology* **91**, 178-194.
- Vašek, M., Jarolím, O., Čech, M., Kubečka, J., Peterka, J., Prchalová, M. (2008). The use of pelagic habitat by cyprinids in a deep riverine impoundment: Římov Reservoir, Czech Republic. *Folia zool.* **57**, 324-336.
- Vašek, M., Kubečka, J., Čech, M., Draštík, V., Matěna, J., Mrkvička, T., Peterka, J., Prchalová, M. (2009). Diel variation in gillnet catches and vertical distribution of pelagic fishes in a stratified European reservoir. *Fisheries research* **96**, 64-69.
- Wang, N., Eckmann, R. (1994). Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during the first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* **277**, 135-143.
- Westin, L. (1998). The spawning migration of European silver eel (*Anguilla anguilla* L.) with particular reference to stocked eel in the Baltic. *Fisheries Research* **38**, 257-270.
- Wolter, C., Freyhof, J. (2004). Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. *Journal of Fish Biology* **64**, 632 – 642.
- Zitek, A., Schmutz, S., Unfer, G., Ploner, A. (2004). Fish drift in a Danube siedarm-system: I. Site-, inter- and intraspecific patterns. *Journal of Fish Biology* **65**, 1319-1338.

