

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**  
**Přírodovědecká fakulta**  
Katedra ekologie

Studijní program: Ekologie (navazující magisterské studium)

Studijní obor: Hydrobiologie



Bc. Libor Závorka

**ZÁVISLOST RYCHLOSTI RŮSTU PSTRUHA OBECNÉHO  
*SALMO TRUTTA* NA POPULAČNÍ HUSTOTĚ V  
OLIGOTROFNÍCH TOCÍCH**

**DENSITY DEPENDENT GROWTH OF BROWN TROUT *SALMO  
TRUTTA* IN OLIGOTROPHIC STREAMS**

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.

Praha 2011

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 22. 8. 2011

.....

podpis

Chtěl bych poděkovat svým rodičům za podporu během celého magisterského studia. Děkuji všem, kteří mi při tvorbě této práce pomáhali, jmenovitě bych chtěl poděkovat svému školiteli Ondřeji Slavíkovi a Pavlovi Horkému, který mi pomáhal se statistickým zpracováním dat, bez nichž by tato práce nemohla vzniknout. V neposlední řadě patří dík mé skvělé přítelkyni za pomoc při korekci textu této práce.

Libor Závorka



## Abstrakt

Diplomová práce se zabývá vlivem početnosti populace na rychlost růstu pstruha obecného *Salmo trutta*. Výzkum probíhal v Národním parku Šumava, v oligotrofních tocích povodí řeky Vydry a Křemelné. Vzorky byly sbírány v průběhu let 2005 – 2010, vždy na jaře a na podzim. Všechny ryby odlovené pomocí elektrického agregátu byly změřeny, zváženy a individuálně označeny. U části z nich byly odebrány šupiny, které byly fixovány do laboratorních sklíček, vyfotografovány a proměřeny pomocí grafického softwaru. Podle odlišné hustoty přírůstků šupin (anulů) byl určen věk a odvozen délkový přírůstek jedince v jednotlivých letech. Na základě získaných výsledků byl potvrzen negativní vztah mezi početností populace a rychlostí růstu jedinců ve věku 1+. Význam práce spočívá zejména ve srovnání vlivu různých prostorových a časových definic populace na tento vztah. Jako zásadní pro rychlost růstu se prokázal vliv hustoty subpopulace na jaře, tedy na začátku růstového období. Tento fakt poukazuje na význam intenzity kompenzačního růstu po dlouhém zimním období pro celkový růst jedince v podmínkách oligotrofních horských toků.

Klíčová slova: růst, početnost, metapopulace, analýza šupin, oligotrofní horské toky

## Abstract

This thesis deals with the influence of population density on the growth of brown trout *Salmo trutta*. The research was carried out in the Šumava National Park in the river basins of two oligotrophic streams, the Vydra and the Křemelná. Data has been collected between years 2005 and 2010, every spring and autumn. Fish were caught via electrofishing and the length and weight of each individual were measured. Every individual caught was marked in a unique way. A few samples of scales were taken from some of them. The scales were fixed into laboratory slides, scanned and measured by graphic software. According to the differences between annual lamellas density, the age and the annual growth of individual's body length were estimated. Thanks to these results a negative relationship between the individuals' of age 1+ growth rate and the population density was confirmed. The importance of this thesis is mainly in comparing the influence of different spatial and time definitions of population on this relationship. The influence of the population density in spring (the initial time of the growth period) was proved to be essential for the growth rate. This fact suggests the importance of compensation growth intensity after the long period of winter for individual's general growth under conditions provided by oligotrophic mountain streams.

Key words: growth, density, metapopulation, scale analysis, oligotrophic mountain streams

# Obsah

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1. Úvod .....</b>  | <b>7</b>  |
| 1.1. Principy působení hustotně závislých jevů u lososovitých ryb ..... | 8         |
| 1.1.1. Růst .....   | 9         |
| 1.1.2. Úmrtnost .....   | 12        |
| 1.1.3. Vliv migrace a velikosti sledovaného úseku na detekci DDE.....   | 14        |
| 1.1.4. Faktory nepřímo působící na DDE .....                            | 16        |
| 1.2. Abiotické faktory ovlivňující růst a mortalitu jedince .....       | 20        |
| 1.2.1. Teplota.....   | 21        |
| 1.2.2. Průtok .....   | 22        |
| 1.3. Souhrn .....   | 24        |
| <b>2. Materiál a metoda.....</b>  | <b>26</b> |
| 2.1. Sledované lokality .....   | 26        |
| 2.2. Sběr Dat.....  | 27        |
| 2.3. Analýza dat.....   | 29        |
| 2.3.1. Určování věku a rychlosti růstu .....                            | 29        |
| 2.3.2. Určování závislosti růstu na početnosti.....                     | 31        |
| 2.3.3. Statistické zpracování dat.....                                  | 32        |
| <b>3. Výsledky .....</b>  | <b>33</b> |
| 3.1. Metapopulace a subpopulace.....                                    | 33        |
| 3.2. Věková struktura .....   | 35        |
| 3.3. Rychlost růstu.....  | 36        |
| 3.4. Faktory ovlivňující rychlost růstu .....                           | 36        |
| <b>4. Diskuse .....</b>   | <b>39</b> |
| 4.1. Metapopulační dělení .....   | 39        |
| 4.2. Posun v preferovaném habitatu .....                                | 40        |
| 4.3. Rychlost růstu jedinců .....                                       | 41        |
| 4.3.1. Určování věku a rychlosti růstu .....                            | 42        |
| 4.3.2. Sezónnost růstu a početnosti populace .....                      | 43        |
| 4.3.3. Rozdíly růstu podle stálé velikosti populace .....               | 45        |
| 4.4. Závěr.....   | 46        |
| <b>5. Literatura .....</b>  | <b>49</b> |
| <b>6. Fotografická příloha.....</b>                                     | <b>56</b> |

# 1. Úvod

Životní prostředí organismů se skládá z faktorů, které jsou hustotně závislé a hustotně nezávislé (Sinclair 1989). Zpětná vazba mezi početností populace a jejím růstem (růstem jednotlivců v populaci) patří mezi nejdůležitější regulační faktory. Již v roce 1798 Thomas Malthus dokončil své dílo „An Essay on the Principle of Population as It Effects the Future Improvements of Society“. V němž Malthus uvádí, že v příliš početných populacích dochází k intenzivnímu soupeření o zmenšující se zdroje. Dále předpokládá, že konkurenční prostředí vzniká, když požadavky na zdroje přesáhnou zásoby a rovnováha mezi zdroji a požadavky je pak obnovena jedinečně změnami v populačních procesech: natalitě, mortalitě a migraci (Jarošík 2005). Obecně se tyto procesy nazývají hustotně závislý jev. V odborné literatuře se používá anglický termín „density dependent effect“, v práci dále označovaný jako DDE.

Ve většině případů se vzrůstající početností klesá rychlost růstu populace. Jde tedy o negativní zpětnou vazbu. Nicméně existují i situace, kdy při nízkých početnostech rychlost růstu populace s rostoucí početností roste až do chvíle, kdy je početnost tak velká, že začne působit negativní zpětná vazba – Alleeho efekt (Allee 1931 in Jarošík 2005).

Existují dva typy regulací přírodních populací. První je typ regulace shora (top down, typ turbidostat) založený na úvaze, že pokud se zvětší populace některého druhu, zvětší se i populace jeho predátora či parazita a to do té míry, že výrazně sníží početnost kořisti (Flégr 1997). Vztahy dravec - kořist a populační cykly, které v důsledku těchto vazeb vznikají, ovlivňují mnoho přírodních populací (Jarošík 2005). Druhý typ regulace populací je od spodu (bottom up, typ chemostat). Jedinec potřebuje čerpat určité množství zdrojů, které mu nabízí jeho životní prostředí. Vzhledem k tomu, že zdroje jsou vždy omezené, může v daném prostředí trvale existovat jen určitý maximální počet jedinců. Tomuto počtu se říká nosná kapacita prostředí (Flégr 1997). Pokud se počet jedinců blíží k nosné kapacitě prostředí, začíná se růst populace zpomalovat, až se úplně zastaví. Populace má v tom okamžiku stálou početnost, která je rovna nosné kapacitě prostředí, a rychlost růstu populace opisuje logistickou křivku (Jarošík 2005). Pokud početnost populace přesáhne nosnou kapacitu prostředí, jedinci začnou strádat, zvýší se mortalita a početnost populace klesá (Flégr 1997). Početnost populace potom může oscilovat okolo nosné kapacity prostředí (Jarošík 2005).

Jevy ovlivněné populační hustotou však nesouvisí pouze s rychlostí růstu populace. Početnost populace ovlivňuje přímo či nepřímo mnoho jiných procesů, které se projevují jak z hlediska populační dynamiky, například mortality (Elliott 1994), tak z hlediska jedince, na příklad dobou dospívání (Helser et Brodziak 1998), plodností (Elliott 1994) a metabolickými změnami (Tonn et al. 1994). To platí pro všechny organismy od jednobuněčných po savce. Vliv DDE byl pozorován například u bakterií (Bassler et al. 1997), stromů v lese (Fangliang He et Duncan 2000), koryšů (Jeschke et Tollrian 2000), obojživelníků (Burskirk et Smith 1991), ptáků (Sasvári et al. 1987), nebo plazů (Iverson et al. 2006). Jako příklad působení DDE na savce lze uvést práci Bertram (1973), který zjistil, že lvím samicím v parku Serengeti se ročně rodí více mlád'at, než kolik je potřebné k nahrazení uhynulých dospělých jedinců. To znamená, že úspěšná jsou jen některá mlád'ata a ostatní zahynou. Počet přeživších mlád'at ovlivňuje dostupnost potravy a chování dospělých lvů, které jsou přímo závislé na populační hustotě.

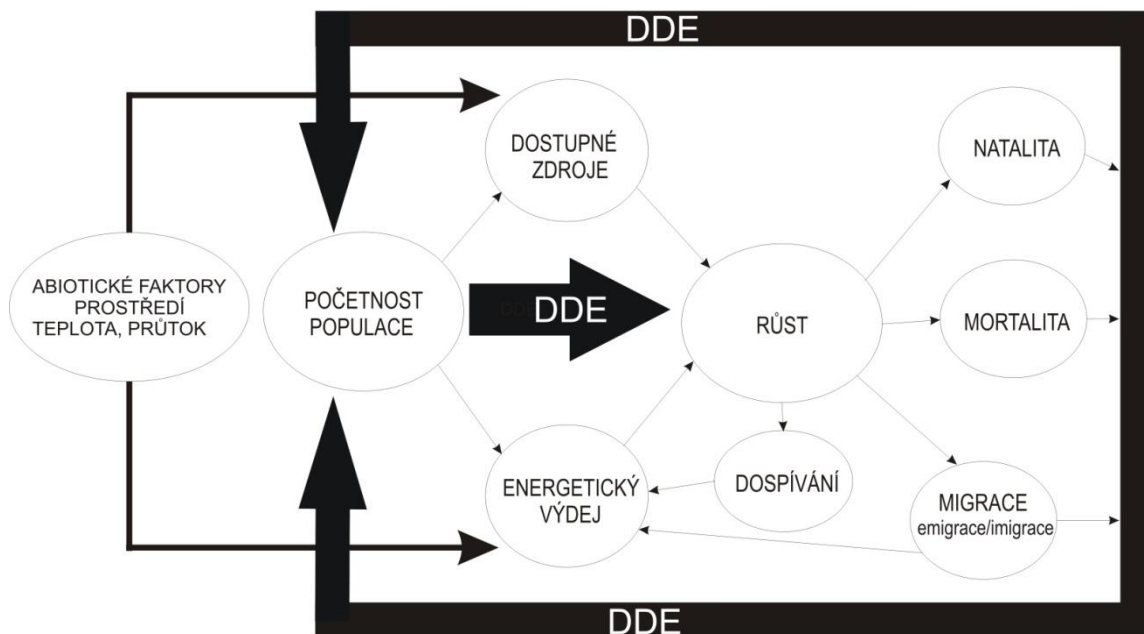
Hustotně závislé jevy byly v minulosti prokázány i u ryb v různých prostředích od laboratoře (sumec obecný *Silurus glanis* (Baras et al. 1998), okoun říční *Perca fluviatilis* (Bystrom et García 1999)), až po přírodní podmínky stojatých vod (karas obecný *Carassius carassius* (Tonn et al. 1994), jelec tloušť *Leuciscus cephalus* (Krause 1994)) nebo říčních systémů (pstruh obecný *Salmo trutta* (Elliott 1990; Jenkins et al., 1999; Lobon-Cervia 2007b)). Jedním z nejlépe prostudovaných druhů ryb je v tomto ohledu právě pstruh obecný. Proto byl zvolen jako modelový druh i v předkládané práci, kde byl sledován vliv DDE na růst a mortalitu jedinců v podmínkách přirozených toků povodí Vydry v NP Šumava.

### **1.1. Principy působení hustotně závislých jevů u lososovitých ryb**

Základní principy vzájemného působení hustotně závislých jevů shrnuje schematický nákres (obr. 1). Z něj je patrné, že s rostoucí početností jedinců v populaci pstruha obecného *Salmo trutta* klesá růst a to zejména kvůli většímu energetickému výdeji při soupeření o zdroje (potrava, úkryt). Mortalita, natalita a migrace jsou závislé na početnosti a velikosti jedinců v populaci. Početnost jedinců přímo ovlivňuje rychlost růstu populace. Důležitou roli při regulaci populací mají i faktory nezávislé na početnosti (v anglické literatuře density independent effect). Faktory nezávislé na



početnosti, které výrazně ovlivňují populace pstruha obecného, jsou hlavně průtok a teplota. Ty mají vliv na dostupnost potravy, velikost vhodného habitatu i chování ryb. Působení jednotlivých faktorů je podrobně popsáno v následujících kapitolách.



obr. 1 – schéma působení hustotně závislého jevu

### 1.1.1. Růst

Vliv početnosti na růst jedinců v populaci byl prokázán u mořských i sladkovodních ryb, a to jak u lososovitých, tak u dalších skupin (Lobon-Cervia 2007b). Závislost hustoty populace a růstu u pstruha obecného je nejprůkaznější u juvenilních pstruhů věku 0+ a 1+. U větších jedinců nebyl efekt hustoty populace na rychlost růstu ve většině experimentů pozorován (Elliott 1990). Důvodem by mohlo být, že po dosažení pohlavní dospělosti rychlost růstu stagnuje, protože získaná energie je přesunuta z růstu do reprodukce (Jonsson et Jonsson 1993). Také podle Sundstrom et al. (2004) a Bohlin et al. (2002) populační hustota ovlivňuje růst pouze juvenilních jedinců pstruha. Konkurence je podle nich omezena na ryby do věku 1+. Toto období se nazývá *kritická perioda*. Po skončení kritické periody se rychlost růstu zpravidla zpomaluje a je nezávislá na početnosti populace (Elliott 1994). Pokud je celkové množství potravy relativně stálé, pak míra přírůstku i doba potřebná k dosažení kritické velikosti závisí na hustotě populace. Proto rozdíly mezi velikostmi jedinců vznikají během prvních několika týdnů růstu a zůstávají potom v každém ročníku v podstatě stejné (Metcalf et al. 1990).

Vliv početnosti populace na rychlost růstu juvenilních pstruhů potvrdili Baer et Brinke (2008) v pokusu, při kterém ovlivnili početnost populace v šesti stejných úsecích toku, vypuštěním ročních pstruhů z líhně. Početnost populace byla zvýšena třikrát a čtyřikrát. Pro kontrolu byly dva úseky nechány bez zásahu. Po dvou letech trvání pokusu výsledky ukázaly, že růst pstruhů z líhní byl závislý na hustotě populace, přestože pstruzi z líhní rostli mnohem pomaleji než divocí pstruzi. Růst původních jedinců byl podle autorů na početnosti nezávislý. Sundstrom et al. (2004) pozoroval, že pstruh ze sádek vysazený do přírodního toku k původnímu divokému pstruhovy rostl mnohem pomaleji než ten, který byl vysazen do toku s pokusně sníženou početností původních jedinců. V obou případech však rostl pstruh ze sádek mnohem pomaleji než původní pstruh v kontrolních lokalitách. Na rozdíl od těchto autorů Bohlin et al. (2002) uvádí, že vliv DDE na růst byl pozorovatelný u všech jedinců, bez ohledu na původ ryb (divoké, z líhně). Růst divokých i uměle odchovaných pstruhů byl negativně ovlivněn populační hustotou. Pro toto srovnání použil následující skupiny úseků: 1) populační hustota byla ponechána na původním stavu, 2) původní biomasa byla dvakrát zvýšena vysazením divokých pstruhů, 3) původní biomasa byla dvakrát zvýšena uměle odchovanými pstruhy, 4) byli vysazeni pstruzi z líhně, ale celková biomasa zůstala na původní hodnotě, protože byla odebrána část původních pstruhů. V rychlosti růstu však byly stále průkazné rozdíly: původní divoké ryby rostly rychleji než nepůvodní divoké ryby a nejpomaleji rostly ryby z líhně. Jenkins et al. (1999) se vztahem růstu a početnosti zabýval ve studii na přirozených i umělých pokusných tocích. Ve všech lokalitách prokázal silný negativní vliv početnosti na průměrnou hmotnost pstruhů 0+ během podzimu a vliv početnosti na nárůst hmotnosti jedinců věku 1+ a starší od jara do podzimu. Velcí jedinci byli vždy méně ovlivněni rostoucí početností než malí, což poukazuje na konkurenční výhodu velkých pstruhů nad malými při stoupající početnosti (Jenkins et al. 1999). Pstruzi různých věkových skupin v populaci se obvykle liší velikostí (Crisp 2000). Protože jedinci z více věkových skupin sdílejí stejné prostředí, překrývají se i jejich nároky a pravděpodobně budou soutěžit o zdroje (Wootton 1998). Menší ryby mají nižší nároky na množství potravy, a navíc mohou využívat i jinou její složku, proto mohou mít konkurenční výhodu (Wootton 1998). To se ale v pokusu, který prováděl Jenkins et al. (1999) nepotvrdilo.

Při zkoumání vlivu velikosti populace na rychlost růstu si Lobon-Cerviá (2007b) všiml, že studie zabývající se závislostí růstu a početnosti populace pstruha obecného spojuje určitá skutečnost. Závislost růstu na hustotě populace se totiž prokázala pouze

ve studiích, které se zabývaly populacemi s trvale nízkou početností. Naopak u populací s trvale vysokou početností byl růst na hustotě nezávislý. Toto paradoxní zjištění bylo potvrzeno i u dalších salmonidů (Ricker et Foerster 1948; McFadden et al. 1967). Také Jenkins et al. (1999) konstatoval, že negativní vliv početnosti na růst pstruha byl nejzřetelnější při hustotách menších než 1 pstruh/m<sup>2</sup>. Lobon-Cerviá (2007b) se domnívá, že rozdíl určuje potenciál populace k růstu, který je dán její početností. Jako důkaz publikoval srovnávací studii zkoumající změnu růstu ve třech různých sladkovodních populacích pstruha: 1) populace s vysokou početností a nízkým potenciálem k růstu, 2) populace s nízkou početností a s velkým potenciálem k růstu a 3) populace se středními hodnotami. Tyto populace představovaly opačné extrémy v početnosti a v rychlosti růstu. Ve všech třech populacích rychlost růstu klesala s rostoucí početností. Vztah mezi početností a růstem byl silnější za nízkých početností a stal se nepatrným při trvale vysokých početnostech (Lobon-Cerviá 2007b). Při srovnání rychlostí růstu zkoumaných populací docházejí autoři (Jenkins et al. 1999; Lobon-Cerviá 2007b; Vincenzi et al. 2010a) k důležitému závěru, že rychlost růstu v závislosti na početnosti populace lze nejlépe vyjádřit hyperbolickou křivkou záporné mocninné funkce (negativ power curve).

Ovlivnění přírůstku mladých ryb hustotou populace je hodnoceno jako hlavní mechanismus odpovědný za populační regulaci (Beverton et Holt 1957). Vincenzi et al. (2010a) navazuje například na práci Lindstrom (1999), ve které je zmíněno, že rozdíly ve velikosti v raném stádiu vývoje organismu mohou přetrvávat přes subadultní fázi až do dospělosti. Plodnost a pohlavní dospělost jsou obvykle funkcí velikosti těla. Proměnlivost mezi kohortami v individuálním růstu může ovlivňovat konečnou reprodukci, a v souvislosti s tím i meziroční sílu kohort (Vincenzi 2010a). Tento závěr podporuje i práce Elliott (1984), podle něhož největší šanci na přežívání má potomstvo od velkých samic. Důvodem je skutečnost, že větší samice produkuje větší jikry, a tedy větší potěr, který má dále výhodu při boji o teritoria a je schopen déle vydržet hladovění. Lobon-Cerviá (2007a) naopak tvrdí, že mezi věkovými skupinami je nedostatek zpětných vazeb. To udává na základě populačních dat a proměnných prostředí nasbíraných během 20 let, které nepotvrdily vliv početnosti minulých generací na současné věkové skupiny (Lobon-Cerviá 2007a). Vincenzi (2010a) nicméně uvádí, že hustota populace ovlivňuje sílu nových ročníků, a to i za vysokých populačních hustot. Vincenzi (2010a) prezentuje analýzu vlivu růstu ovlivněného DDE na výsledek reprodukce a vlivu DDE na dynamiku populace pstruha. Demografický model použil

pro pstruha mramorovaného *Salmo marmoratus* jako pro referenční druh. Model se zaměřuje na výskyt povodňových událostí, které zapříčiňují výrazné zmenšení velikosti populace. Tato simulace ukázala, že růst je silným mechanismem podporujícím pružnost populací v kompenzačních růstech. I nepatrná změna trajektorie růstu ryb zásadním způsobem ovlivní velikost a dynamiku populace (Vincenzi 2010a).

### 1.1.2. Úmrtnost

Vysoká plodnost ryb zajišťuje vysokou početnost raných životních stádií, která je ovlivněna jevy závislými i nezávislými na početnosti populace (Cowan et al. 2000). Zároveň ryby patří mezi živočišné druhy, které mají nejvyšší míru úmrtnosti na počátku životního cyklu (Jarošík 2005). Míra přežívání a její závislost na hustotě populace je spojena s úmrtností během procesu přírodního výběru (Begon et al. 1990). S rostoucím počtem jiker a juvenilních jedinců roste tlak na obranu zdrojů. Tím rostou i energetické nároky kladené na potěr, které jsou doprovázeny selekčním tlakem na jedince v populaci (Elliott 1994). Vliv rychlosti růstu na úmrtnost při nedostatku potravy se stal základem mnoha teorií, zabývajících se silou nových ročníků. Příkladem je teorie kritické periody (Hjort 1914 in Cowan et al. 2000). Přežívání v larvální fázi, které je závislé na početnosti populace a velikosti jedinců, výrazně ovlivňuje sílu ročníků. Přežívání larev je při nedostatku potravy ovlivněno rychlostí růstu. Tato regulace probíhá nejspíše během určité „kritické hmotnosti“ v larvální nebo v juvenilní fázi života. Populace je tímto způsobem regulována když je relativně početná a množství zkonzumované kořisti je vyšší, než početnost kořisti a její schopnost obnovy (Cowan et al. 2000).

U pstruha obecného *Salmo trutta* je mortalita juvenilních jedinců nejtypičtěji ovlivněna hustotou populace během kritické periody (Elliott 1990). Příčinou tohoto jevu je pravděpodobně nestejně rozdělení energetických zdrojů v toku, které vede k prostorové heterogenitě mortality závislé na početnosti (Elliott 1990). Závislost mortality juvenilů na početnosti populace potvrdili například Baer et Brinke (2008), kteří se zaměřili na pravděpodobnost zpětného odchyty pstruhů 1+ z líhně, vypuštěných do přírodního toku. Pravděpodobnost zpětného odchyty byla závislá na početnosti u pstruhů 1+ z líhně i u divokých pstruhů. To bylo, jak uvádějí autoři, nejspíš následkem zvýšené konkurence mezi jedinci věku 1+. U starších jedinců nebyl žádný vliv

početnosti na pravděpodobnost zpětného odchytu zaznamenán po celou dobu trvání pokusu (Baer et Brinke 2008). Pstruzi, kteří přesáhnou kritickou velikost, snáze unikají predátorům. Proto mají nižší úmrtnost než ryby pod touto kritickou velikostí (Elliott 1994). Délka kritické periody je mezi jednotlivými ročníky proměnlivá. Čas potřebný k získání kritické velikosti závisí na rychlosti přírůstku. Vývoj populace se odvíjí od vztahu mezi početností samic, jiker a juvenilních jedinců (Elliott 1994). Kondice a početnost juvenilů ve fázi kritické periody je jedním z nejdůležitějších faktorů pro výsledný charakter populace. Je to období, kdy populace prochází tzv. *hrdlem lahve* a dochází k selekci. Pro populace pstruha to znamená, že větší a silnější jedinci mají větší šanci na přežití (Elliott 1990). Proto je v přírodních podmínkách kritická perioda důležitá také z hlediska přírodního výběru. Lze tedy konstatovat, že během kritické periody dochází k procesům, které se ve zbytku životního cyklu již neprojevují v takové intenzitě. Ke konci kritické periody úmrtnost výrazně klesá a přestává být ovlivněna hustotou populace a v následné části životního cyklu probíhá již rovnoměrně (Elliott 1994).

Existují i práce, které tvrdí, že mortalita je na DDE nezávislá (Bohlin et al. 2002; Jenkins et al. 1999). Podle Lobon-Cerviá (2007b) se dokonce závislost mortality na početnosti liší v jednotlivých populacích podle trvalé velikosti populační hustoty. Bohlin et al. (2002) ve dvou malých tocích určoval rozsah, jaký má populační hustota na přežívání jedinců. Zvýšil početnost populace pstruha obecného v toku přidáním uměle odchovaných ryb. Zabýval se hlavně rozdílem mortality mezi uměle odchovanými a divokými pstruhy. Pokusem neprokázal žádný vliv na pravděpodobnost zpětného odchytu, což podle něj ukazuje, že přežívání nebylo ovlivněno konkurencí. K podobnému závěru dospěl i Jenkins et al. (1999). Testoval hypotézu, že lotické populace pstruha obecného jsou regulované hustotně závislou mortalitou a emigrací do té míry, že průměrná rychlost růstu zbylých přeživších jedinců je nezávislá na populační hustotě. Mortalita však autorovi v jeho experimentu vyšla nezávislá na početnosti populace. Lobon-Cerviá (2007b) uvádí, že populace říčních salmonidů mohou být regulovány dvěma různými mechanismy: a) DDE ovlivněným růstem při nízkých populačních hustotách a b) DDE ovlivněnou mortalitou a na početnosti nezávislým růstem za trvale vysokých populačních hustot. Říční populace pstruha tak mohou být regulovány průběžným působením mortality a růstu závislých na početnosti. Ve slabých kohortách může na počátku početnost ovlivňovat pouze růst až do období, kdy bude

početnost ovlivňovat jak růst tak i úmrtnost. V početných kohortách působí početnost na mortalitu a růst od nejmladších věkových stádií (Lobon-Cerviá 2007b).

### **1.1.3. Vliv migrace a velikosti sledovaného úseku na detekci DDE**

Velikost sledovaného úseku a migrační chování pstruha určuje výsledek zjištěné populační dynamiky a tedy i růstu (Vincenzi 2010b). Při studiu závislosti růstu na DDE by měla velikost sledovaného úseku být dostatečná pro zachycení početnosti jedinců stejného druhu, se kterými měli zkoumaní jedinci zkušenosti během minulého růstového období (Vincenzi 2010b).

#### **1.1.3.1. Velikost sledovaného úseku**

Výběr prostorové škály je důležitý pro určení růstu ovlivněného početností (Vincenzi 2010b; Jenkins et al. 1999). Jenkins et al. (1999) sledoval pstruhy na škále „segmentů“ (5-31 m dlouhých peřejí a tůní) a „sekcí“ (340-500 m) na řece Convict Creek po dobu 3 let. Jeho závěrem bylo, že silný negativní vztah mezi individuální hmotností a populační hustotou pstruhů byl zaznamenán na úrovni sekcí, ale ne v jednotlivých menších segmentech. Dále uvádí, že minimální plocha úseku pro sledování zkušeností jedince s početností populace měla být alespoň 100 m<sup>2</sup>. Obdobně Lobon-Cerviá (2005) dokládá, že vztah mezi DDE a velikostí těla lze prokázat na úseku dlouhém 60 – 80 m. Důležité jsou podle něj přitom i vlastnosti jednotlivých úseků a věk sledovaných jedinců. Závislost růstu a populační hustoty se mezi úseky, které Lobon-Cerviá (2005) zkoumal, lišila a byla podle něj místně specifická. Opačné výsledky závislosti velikosti a segmentace sledované oblasti na detekci DDE publikoval (Vincenzi 2010b). Čtyři toky byly v jeho pokusu rozděleny do sektorů, určených přírodními bariérami, které zamezovaly pohybu jedinců nebo jej silně omezovaly. Testován byl vztah mezi početností juvenilů a velikostí těla během života ve dvou prostorových škálách a to na úrovni „sektor“ a celý tok. Velikost sektoru se pohybovala od 113 do 516 m. Růst klesal průkazně s rostoucí hustotou obou úrovní jak v sektoru, tak v celém toku. Na úrovni sektorů byl model závislosti na hustotě populace silnější v řece Gatstik než v toku Zakojska. Vincenzi (2010b) se domnívá, že by to mohlo být dáno tím, že v případě sektoru na řece Zakojska se pstruzi mohou pohybovat i mimo

tento sektor, ale v řece Gastnik jim v pohybu do jiné oblasti proti proudu bránily vodopády.

Podle Parra et al. (2011) je však celkový koncept počítání početnosti jako přepočtu jedinců pstruha obecného na celou plochu úseku nedostatečný. Autoka uvádí jako vhodnou jednotku váženou užitelnou plochu (weighted usable area) WUA m<sup>2</sup>. Tato plocha počítaná pomocí hydraulického a biologického modelu, vyjadřuje kvalitu prostředí za různých průtoků a předpokládá, že každý vodní živočich reaguje na změny v toku. Model propočítává tyto hodnoty pro jednotlivé věkové skupiny tak, aby byla WUA co nejpřesnější (Parra et al. 2011).

### 1.1.3.2. Migrace

Intenzitou migrace salmonidů se zabýval Carlson et Letcher (2003), kteří studovali migraci sivena amerického *Salvenius alpinus* a pstruha obecného. Pomocí programu MARK vytvořili skupiny pravděpodobných modelů přežívání pro sivena a pstruha, navíc se zaměřili na určení rozdílů v přežívání mezi druhy, sezonami a věkovými skupinami. Podle jejich výsledků se přežívání měnilo v čase a mezi věkovými skupinami, ale nelišilo se v závislosti na druhu. K určení jaká část pozorovaných sezónních rozdílů je zapříčiněna mortalitou a která pohybem z pozorovaného sektoru použili Carlson et Letcher (2003) vícevrstevné prostorové modely v programu MARK, které určily pravděpodobnost pohybu pro každý interval. Mnohvrstevné prostorové modelování umožňuje blíže detekovat časovou variabilitu v pohybu. Míra pohybu byla ve sledovaných úsecích nízká bez ohledu na sezónu (průměrná pro všechny kohorty dohromady byla 5%). Model byl omezen velikostí pozorovaného úseku asi 1 km (Carlson et Letcher 2003).

Vliv na míru migrace může mít heterogenita toku a početnost populace, jak dokázali Olsson et Greenberg (2004). Autoři se ve své práci zabývali migrací pstruhů přes lentický úsek toku. Zkoumanou oblast si rozdělil na 3 úseky – tekoucí (lotický) úsek nad a pod stojatým (lentickým) úsekem a samotný lentický úsek. Přibližně 70 % sledovaných pstruhů bez ohledu na věk se nepohnulo o více jak 10 m. Pouze necelá 2% migrovala mezi úseky. To naznačuje, že lentický úsek může fungovat pro juvenilny jako bariéra. Stálost na stanovišti převažovala v horním úseku, kde byla početnost 0+ a 1+

pstruhů nízká a míra růstu vysoká. Naproti tomu více než 90% pstruhů, kteří migrovali do jezera, pocházelo z dolního úseku, kde byla početnost vysoká a míra růstu nízká.

Přechodem do potravně bohatšího prostředí si může jedinec zvýšit svojí fitness. To však platí pouze za předpokladu, že mortalita a zpoždění pohlavní dospělosti nepřeváží získanou reprodukční výhodu (Jonsson et Jonsson 1993). Podle teorie ideálního volného rozšíření Fretwell (1972) uvádí, že migrující jedinci obsadí všechny vhodné volné úkryty, které odpovídají jejich nárokům. Na to navazuje teorie ideálně despotického rozšíření Fretwell (1972) podle které, pokud pro daného jedince není přítomen žádný vhodný úkryt, který by dostatečně pokryl jeho potřeby, snaží se imigrant svým agresivním chováním vypudit slabší jedince z jejich domácího okrsku. Pokud není pstruh schopný vytlačit konkurenční jedince z jejich domácího okrsku, pokračuje v migraci, nebo zaujme pozici v nevýhodném prostředí. Tuto teorii potvrzuje zjištění Bohlin et al. (2002), že pstruzi z líhně i divocí pstruzi, kteří byli do toku přidány uměle, vykazovali větší pohyblivost než místně původní ryby, které byly stacionární bez ohledu na početnost. Úspěšnost vysazených jedinců demonstroval Aarestrup et al. (2005), který sledoval v toku pomocí telemetrie 5 týdnů 50 jedinců pstruha odchovaných v líhni. Na konci pokusu zůstalo ze všech vypuštěných pstruhů na živu už jen 13 jedinců. Pouze 4 jedinci se při celém trvání pokusu ztratili ze zkoumaného území. Od prvních dní po vypuštění do toku se jedinci, kteří přežili, pohybovali málo. Jedinci, kteří později zahynuli, se od začátku pohybovali výrazně víc (Aarestrup et al. 2005). Olsson et Greenberg (2004) se domnívají, že rozdíly v migraci jsou dány geneticky, výběrem přes migrační nároky. V jejich pokusu přírodní výběr zvýhodňoval migrační chování ve spodním úseku a stálost v horním úseku. Rozdíl v migračním chování, početnosti a růstu mezi horním a dolním úsekem potvrzují, že faktory prostředí závislé na hustotě mohou ovlivňovat rozhodování o migraci.

#### **1.1.4. Faktory nepřímo působící na DDE**

Vliv početnosti populace na jedince pstruha obecného závisí na vlastnostech těchto jedinců a na adaptacích, které tito jedinci vykazují. Tak můžeme například pozorovat rozdílné působení početnosti na příbuzné populace pstruha obecného, z nichž jedna je anadromní a druhá sladkovodní (Elliott 1989). Intenzita vlivu početnosti na



jedince je dána i dalšími vlastnostmi jedinců, ze kterých se populace skládá, jako jsou teritorialita a agresivita (Brännäs et al. 2004).

#### **1.1.4.1. Teritorialita a agresivita**

Pokud je jedinec vystaven periodám silné vnitrodruhové konkurence pak obsazení teritoria, dostupnost zdrojů, jeho tělesná velikost a strategie chování ovlivňují jeho šanci na přežití (Brännäs et al. 2004). Předchozí pobyt v teritoriu by měl jedince zvýhodňovat při agresivních interakcích, především díky větší motivaci k vítězství, tzv. statut prvního vlastníka (Veselovský 2008). Brännäs et al. (2004) však uvádí, že průkazný vliv tohoto jevu na růst u pstruha nezjistila, protože růst byl výrazně ovlivněn početností. Početnost, individuální velikost těla a chování jedince mají silný vliv na rychlost růstu jedince (Brännäs et al. 2004). Průměrná rychlost růstu klesá u pstruhů v teritoriu se stoupající hustotou a největší jedinci jsou nejúspěšnější bez ohledu na hustotu populace nebo svůj původ (Brännäs et al. 2004). Rozdíly ve velikosti jedinců v populaci mají také vliv na populační dynamiku. Věk jedince určuje jeho strategii a mladí pstruzi jsou teritoriální více než dospělci (Elliott 1994). Juvenilní pstruzi používají „sit and wait“ lovnou strategii, při které ochraňují své teritorium a v úkrytu čekají na potravu unášenou proudem (Kalleberg 1958). Nově vylíhlí juvenilní pstruzi hájí teritorium o ploše 0,02 – 0,03 m<sup>2</sup>, zatímco větší hájí území větší než 1 m<sup>2</sup>. Například pstruh o velikosti 10 cm může mít teritorium o rozloze 0,2 – 5 m<sup>2</sup> (Symons et Heland 1978). Podle Elliotta (1994) teritorium pstruhů zabírá v měsíci dubnu pouze 3 – 7% a v červenci 9 – 15 % celkové plochy koryta toku. Zbylé části toku jsou pro pstruha nevyužitelným prostředím. Velikost hájeného teritoria roste s velikostí jedince. Velikost teritoria je také ovlivněna konkurenční schopností sousedních jedinců, kteří mohou méně schopného jedince utlačovat (Grant 1997). V populaci se vždy vyskytují dominantní a subdominantní jedinci (Wootton 1998). Dominantní jedinci si hájí své teritorium, zatímco subdominantní jedinci jsou bez teritoria a pohybují se teritorii dominantních jedinců (Symons 1971). Hustota populace je vždy závislá na početnosti a velikosti dominantních jedinců a nezávislá na početnosti subdominantních jedinců (Crisp 2000). Zvýšení početnosti nad kapacitu prostředí (uměle i přirozeně) má za následek, že je méně jedinců schopno soupeřit o zdroje, než když je početnost pod kapacitou prostředí (Brännäs et al. 2004).

#### 1.1.4.2. Životní cyklus – anadromní vs. sladkovodní forma

Při srovnání anadromní a sladkovodní populace pstruha obecného *Salmo trutta* se vliv DDE na početnost výrazně liší (Elliott 1989). Mezi jednotlivými formami pstruha obecného jsou velké rozdíly, dané především migračními nároky na cestu do moře a zpět (Northcote 1978). Elliott (1989) ve své práci podává důkaz, že mezi populacemi anadromních a sladkovodních pstruhů obecných byl významný rozdíl v genotypu. Anadromní a sladkovodní jedinci se v juvenilním stádiu mohou vyskytovat na lokalitě společně. Juvenilní anadromní i sladkovodní pstruzi mají velice podobný vzhled. Před migrací do moře začnou anadromní jedinci rychleji růst a jejich tělo získá stříbrnou barvu (Jonsson et Jonsson 1993). Genotyp migrující populace byl lépe přizpůsoben na jevy závislé na hustotě populace, zatímco genotyp stacionární byl lépe přizpůsoben na jevy nezávislé na populační hustotě (Elliott 1989). Mořská forma pstruha měla většinou velké množství jiker a početné nové kohorty. Před migrací do moře ovlivňovala početnost růst a mortalitu. U starších věkových skupin, které migrují do moře, se vliv početnosti na růst nebo mortalitu už neprojevoval (Jonsson et Jonsson 1993).



obr. 2. sladkovodní forma pstruha obecného *Salmo trutta*

V populaci pstruha obecného potočního *Salmo trutta m. fario* nebyli žádné důkazy o vlivu početnosti (Elliott 1989). Mořští pstruzi stejného věku, byli vždy větší než pstruzi sladkovodní. Hlavní příčinou rozdílu byla velikost potěru na počátku období růstu. Změny teploty vody byly odpovědné za rozdíly v růstu mezi věkovými skupinami v obou populacích. Množství potravy nebylo limitujícím faktorem. Rozdíly ve velikosti jednotlivců se zvětšovaly s rostoucí populační hustotou v anadromní populaci a klesaly s věkem ve sladkovodní populaci.

Pro anadromní salmonidy byla nalezena pozitivní vazba mezi velikostí či věkem v dospělosti a charakteristikou toku (Bohlin et al. 2001). Nároky na migraci podle této teorie rostou s délkou toku, průtokem a nadmořskou výškou trdliště. Nadmořská výška trdliště má přímo úměrný vztah k migračnímu úsilí (Northcote 1978). Teorie životního cyklu říká, že početnost jiker je závislá na kondici rodiče (Ricker 1954; Beverton et Holt 1957). Proto lze předpokládat, že počet jiker bude větší a bude s rostoucí nadmořskou výškou rychleji klesat u migrujících (anadromních pstruhů) než u nemigrujících sladkovodních populací (Bohlin et al. 2001). Vzhledem k tomu, že počet juvenilů závisí na počtu jiker, má nadmořská výška větší vliv na početnost juvenilů u populací migrujících pstruhů než u stacionárních populací. Správnost těchto hypotéz potvrdil Bohlin et al. (2001) studií na 164 migrujících a 167 stacionárních populací ve Švédsku. Populace pstruha obecného, migrující do moře měly větší množství a větší jikry než populace, které žijí stále v řekách. Populace se na stacionární a migrující dělí podle nadmořské výšky toku a tedy migračními nároky mezi tokem a mořem. Pokud by byly nároky na migraci u anadromní populace tak velké, že počet a velikost jiker by byl menší než u stacionárních populací změnila by se anadromní populace na stacionární (Bohlin et al. 2001). Tento selekční tlak vede k rozdělení populací na migrující a stacionární nejen z hlediska fenotypu, ale i z hlediska genotypu (Bohlin et al. 2001). Nicméně i ve stacionárních populacích je zachováno migrační chování (Lobon-Cervía 2007b). Tyto migrace souvisí stejně jako u anadromních jedinců s rozmnožováním a u pstruha obecného znamenají hromadné podzimní přesuny jedinců do horních částí toku (Althukhov et al. 2000). Reprodukční migranti svou přítomností zvyšují početnost jedinců ve vrcholových partiích toku. Jejich přítomnost na trdlištích však není trvalá a vztahuje se pouze na období rozmnožování (Althukhov et al. 2000).

Početnost se ukázala jako důležitá pro přežívání mladých lososů obecných v řece, zatímco jevy na hustotě nezávislé byly důležité pro starší ryby v moři (Jonsson et al 1998b). Ve sladké vodě byly jevy závislé na početnosti zřetelné na vztahu počtu jiker a síly věkových skupin. Mortalita rostla od jiker k nedospělým jedincům a od jiker k dospělým jedincům s tím, jak rostla početnost jiker. Vztah mezi početností nedospělých ryb a počátečním počtem jiker lze nejlépe popsat asymptotickou Cushingovou křivkou (asymptotic Cushing curve) s plochým průběhem při hustotách vyšších než 60 000 jiker pro celou říční plochu 10 000 m<sup>2</sup> (Jonsson et al. 1998b). Počet nedospělých ryb vyvinutých z jiker se pohyboval mezi 350 a 2400. Vztah mezi biomasou nedospělých ryb (kg/10 000 m<sup>2</sup>), jejich energií (kJ/10 000 m<sup>2</sup>) a početností

jiker v řece Imsa rostl asymptoticky. Přibližně 73% změn celkových ztrát bylo vysvětleno změnami v početnosti jiker. V moři se závislost mezi biomasou a počtem nedospělých jedinců neprokázala. Celková hmotnost a energie dospělců daná do souvislosti s počtem jiker na počátku života věkové skupiny průkazně nesouvisela (Jonsson et al. 1998b). Biomasa dospělců (dospělci chycení v moři i v řece) a návratnost dospělců do řeky Imsa v hmotnosti a energii souvisela s početností kohorty nedospělých lososů, ze které pocházela (Jonsson et al. 1998b).

## ***1.2. Abiotické faktory ovlivňující růst a mortalitu jedince***

Kromě sociálních interakcí během kritické periody a množství a kvality kladených jiker působí na úmrtnost juvenilních jedinců také abiotické faktory prostředí (např. Budy et al. 2007). Podíl vlivu vnějších faktorů prostředí na dynamiku populací oproti vnitřním populačním procesům je v ekologii stále nevyřešeným tématem (Lobon-Cervía et Ricón 2004). Závislost rychlosti růstu pstruha obecného na početnosti je často nejasná kvůli působení abiotických faktorů prostředí, které mají na populaci větší vliv (Lobon-Cervía et Mortensen 2005). Značné meziroční výkyvy početnosti se často nedají vysvětlit závislostí rychlosti růstu na populační hustotě (Jonsson et al. 1998b). Nejčastějšími na početnosti nezávislými faktory prostředí, které výrazně ovlivňují růst pstruha obecného, jsou teplota (Elliott 1976; Jensen 1990; Elliott et al. 1995; Jensen et al. 2000) a průtok (Huntingford et al. 1999; Lobon-Cervía 2007a). Růst výrazně ovlivňují cyklické změny prostředí, související s počasím a geografickou polohou výskytu. Důležité je ve středních zeměpisných šířkách zimní období, při kterém panují extrémní podmínky, především energeticky náročné nízké teploty. Význam mají i povodně, které mohou jedince zanést do energeticky nevýhodných podmínek se silným konkurenčním tlakem (Budy et al. 2007). Sucha zase zhoršují podmínky na stanovišti (Huntingford et al. 1999; Harvey et al. 2006). Rychlost růstu juvenilních ryb je přímo závislá na jejich energetické bilanci, která je ovlivněna abiotickými faktory, určujícími nosnou kapacitu prostředí. Například Weiss et Schmutz (1999) zvýšili početnost pstruhů ve velikosti 179 – 199 mm ve dvou rakouských řekách na několika lokalitách dvoj až trojnásobně. Toky se lišily různými fyzikálně chemickými podmínkami odvozenými od geologického podloží (žulové a vápencové). Přírůstek původních pstruhů byl nižší

pouze v toku s žulovým podložím, na lokalitách v toku s vápencovým podložím růst ryb ovlivněn nebyl.

### 1.2.1. Teplota

Velké množství studií (Elliott 1976; Elliott 1989; Jensen et al. 2000; Lobon-Cervia 2005) uvádí, že značný podíl na přírůstku má teplota vody. Podle Crisp (2000) lze ve všech studiích hodnotu přírůstku pstruha vztáhnout z 90 % k teplotě a hustotě populace. Již při užití samotné teploty se předpovědi shodují s realitou nejméně z 60 %. Nejčastěji citovaný model závislosti teploty a růstu je Elliottův růstový model z roku 1976 a jeho pozdější modifikace (Elliott et al. 1995). Tento model je založen na předpokladu, že při dostatečném množství potravy závisí rychlost růstu pstruha obecného pouze na teplotě. Proto je možné vytvořit funkci, která bude popisovat závislost růstu a teploty. Tento růst je podle modelu pro danou teplotu maximální. Původní růstový model byl využit pro potenciální růst 40 populací v široké geografické škále (Elliott et al. 1995). Existuje tedy mnoho dat, která srovnávají růst určený původním modelem s reálným růstem (zjištěným díky zpětnému odchytu). Jensen (1990) provedl srovnání modelu (Elliott 1976) a dat sledujících růst juvenilů anadromních pstruhů v norských tocích. Předmětem srovnání byl průměrný okamžitý roční růst spočítaný z modelu a reálný růst ve 12 populacích pstruha obecného. V pěti tocích se reálný růst nelišil od spočítaného v modelu a ve třech řekách byl růst nižší. Ve čtyřech řekách byl však růst průkazně vyšší, než předpovídal model. Poměr mezi předpovídaným a zjištěným reálným růstem se pohyboval mezi 76% a 136% (Jensen 1990). Chybné předpovědi modelu poukazují podle Jensena (1990) na genotypové rozdíly, ovlivňující přírůstek norských populací a pokusných populací v Anglii. Jako další vysvětlení udává Jensen (1990) vyšší příjem potravy divokých pstruhů, kteří jsou vystaveni diurnální fluktuaci teplot, na rozdíl od pokusných pstruhů chovaných za stálé teploty. Hlavními nevýhodami původního modelu (Elliott 1976) bylo, že byl založen na datech jen z 55 uměle odchovaných pstruhů. Pstruzi byli umístěni v nádrži, bez přesné kontroly teploty a rozpuštěného kyslíku. Model nebyl kontinuální a byl omezen rozsahem teplot 3,8 – 19,5°C.

V upraveném Elliottově modelu z roku 1995, byly použity údaje ze 130 pstruhů, kteří pocházeli od divoce žijících rodičů a byli umístěni v pěti nádržích se stálou

teplotou a 100% nasycením kyslíkem. Nový model je kontinuální v rozmezí 3,8-21,7°C a má 5 parametrů, které mohou být všechny interpretovány biologickými termíny (jsou to  $T_m$  – teplota pro optimální růst,  $T_l$  a  $T_u$  – nejnižší (lower) a nejvyšší (upper) teplota při které je růst roven nule,  $b$  – váhový exponent,  $c$  – rychlost růstu pstruha o hmotnosti 1 g za optimální teploty). Tento model je podle Elliott et al. (1995) vhodný pro růstová data jednotlivých ryb a odpovídá datům z 55 jedinců z původního experimentu i 130 pstruhům z nového experimentu. Model ukazuje dobré výsledky, pokud jsou průměrné teploty počítány za období 3 a více měsíců. Jensen et al. (2000) používal Elliottův modifikovaný model z roku 1995 pro zjištění změn v růstu v závislosti na zeměpisné šířce mezi přírodními populacemi. Míra ročního růstu anadromního potěru pstruha obecného z 22 norských toků z 61° - 70° s.š., byla porovnána s výsledky růstového modelu. Pro zvětšení geografického rozsahu byla použita publikovaná data z 1 španělského, 15 britských a 4 dánských populací v 44°-58°s.š. Předpověď modelu dobře odpovídala růstu v teplejších řekách. Ve Španělsku, Británii a Dánsku růst nepřekročil předpověď modelu. Mezi norskými populacemi byly hodnoty spočítané z nového Elliottova modelu stejné nebo menší než skutečný růst ve 13 řekách. Nicméně v 8 řekách byl růst vyšší než růst odhadnutý pomocí modelu. Rozdíl mezi sledovaným a vypočítaným růstem byl největší v nejstudenějších řekách. Rozdíl mezi modelem a realitou průkazně klesal s rostoucí průměrnou roční teplotou vody. Sledovaný roční růst byl vyšší než růst předpovídaný jen v řekách s průměrnou roční teplotou nižší než 5,1 °C. To ukazuje, že u populací žijících ve studené vodě mohou probíhat některé druhy adaptací (Jensen et al. 2000). Kromě přímého vlivu teploty na růst předvídaný v modelu (Elliott et al. 1995) je míra ročního růstu závislá na průměrné roční teplotě, početnosti juvenilních salmonidů, délce soumraku a zeměpisné šířce. Přidáním těchto proměnných do původního modelu vzrostla síla modelu ze 73,9% na 80,6% (Jensen et al. 2000).

### 1.2.2. Průtok

Obvykle je efekt průtoku na mortalitu a růst ryb jen těžko odhadnutelný kvůli možnosti záměny s jinými proměnnými, jako jsou teplota nebo početnost (Harvey et al. 2006). Lobon-Cervia et Mortensen (2005) se domnívají, že velikost populace je určena silou ročníku, který je na opak ovlivňován průtokem a teplotou. Vliv průtoku na rychlost růstu jedinců pstruha obecného však bývá často nepřímý (Lobon-Cervia et

Ricón 2004). Ve studii o závislosti růstu a velikosti toku v 17 pobřežních tocích s průměrným ročním průtokem do 1 m<sup>3</sup>/s autoři prokázali vztah mezi průtokem a růstem. Průměrnou délku a věk nedospělých jedinců bylo možné vztáhnout k průtoku a nadmořské výšce. Rozsah délky nedospělých jedinců negativně koreloval s průtokem. Podobně Jonsson et al. (2001) zjistil, že průměrná délka vrůstala u dospělých samců s průtokem.

Změny průtoku ovlivňují velikost a kvalitu habitatu a množství potravy přinášené driftem (Harvey et al. 2006). Dostupnost potravy je důležitá především pro mladé pstruhy v prvních šesti měsících jejich života od podzimu do jara (Elliott 1994). Pouze v případě suchého léta lze závislost vypočítat až do konce prvního roku života. Během následujícího roku se už závislost neprojevuje Harvey et al. (2006) měřil vliv průtoku na přežívání a růst pstruhů duhových *Oncorhynchus mykiss* v malém toku v severozápadní Kalifornii. Při pokusu manipuloval velikostí přítoku do 4 z 8 uzavřených sektorů toku (9 - 15 m dlouhých), které obsahovaly jednu tůň a nad ní 2,5 – 4 m peřejí. Ve čtyřech manipulovaných sektorech omezil průtok o 75 – 80 % po šest týdnů v létě 2003. Změna průtoku snížila rychlost proudění v úseku peřeje-tůň, ale neovlivnila významně objem habitatu nebo teplotu vody. Ryby v kontrolních úsecích rostly téměř desetkrát rychleji než ryby v úsecích s omezeným přítokem; ačkoliv manipulace přítoku neovlivnila přežívání v žádném sledovaném segmentu, které vždy přesahovalo 90%. Množství driftujících bezobratlých v kontrolních segmentech výrazně překračovalo množství v segmentech s omezeným přítokem. Koncentrace bezobratlých na jednotku průtoku (bezobratlí/průtok) se však mezi kontrolními úseci a úseci s omezeným průtokem lišila méně. Z pokusu je patrné, že při poklesu hladiny je problémem nedostatek potravy a že zvýšená konkurence o potravu vede ke snižování rychlosti růstu.

Huntingford et al. (1999) studovala reakci juvenilů lososa obecného *Salmo salar* na snížení výšky vodní hladiny v umělém kanále. V úvodním pokusu pětina ryb, které lovil v oblasti peřejí, zůstala na tomto místě i přes nízkou výšku vodní hladiny. Zbývající v peřejích přebývající ryby se přesunuly do oblastí s hlubší vodou, i když ne vždy do bezprostřední blízkosti původních stanovišť. Z ryb které se přesunuly, se 89% přesunulo proti proudu a 11% po proudu. V druhém pokusu, který byl naplánován tak, aby odkryl více detailů o reakcích na odvodňování toku, opustilo peřeje 95% jedinců, když hladina poklesla. Většina jedinců se přesunula do 4 hodin poté, co začala klesat vodní hladina. Více než 70% procent ryb, které opustily peřeje, se přesunulo proti

proudu a zbytek se přesunul po proudu. V obou pokusech byla patrná tendence uniknout proti proudu, když mělké oblasti začínaly vysychat. Tato tendence byla stejná u všech ryb bez ohledu na jejich velikost nebo sociální zkušenost před poklesem hladiny. Na základě pokusu autoři konstatovali, že jedinci preferují vhodný úkryt před zdrojem potravy, protože lososi při snížení dostupnosti potravy ve většině případů neunikali do nejbližší tůně.

Průtok kombinovaný s morfologií toku vytváří škálu menších stanovišť a výsledkem je specifická plocha lokality využitelná jednotlivými jedinci (Lobon-Cervía 2007a). Jednotlivá stanoviště jsou pak různě využívána odlišnými ročníky pstruhů. Protože je početnost jednotlivých ročníků určena kombinací regionálních a lokálních faktorů prostředí, predikce výsledné prostorové distribuce jednotlivců je velmi obtížná. Na základě svého výzkumu Lobon-Cervía et Mortensen (2005) tvrdí, že vztah síla ročníku - průtok mezi dvěma zkoumanými populacemi naznačuje, že tyto dvě lokality měly jiné mechanismy odpovědi na proměnlivost prostředí a tím i jinou trvanlivost v čase. Autoři se dále zaměřili na meziroční výkyvy v síle ročníku. Na základě 17 po sobě jdoucích kohort identifikovali faktory určující meziroční změny ve velikosti populace pstruha obecného. Průtok v době líhnutí pstruhů (březen) a hloubka lokality vysvětlují podstatnou část změn v síle nových ročníků. Vliv těchto faktorů na sílu nových ročníků byl dostatečně silný, aby byl rozpoznán v mortalitě kohort a následné početnosti dospělců. Průtok a hloubka udávají prostorovou škálu habitatu dostupného pro různě velké jedince během jejich života a také maximální počet jedinců. Síla ročníku jako faktor závislý na početnosti rodičovské generace určuje počet přebytku jedinců k počtu stanoveném velikostí prostředí (Lobon-Cervía 2007a). Velikost prostředí určuje počet nadbytečných jedinců a tito jedinci jsou eliminováni pomocí přírodního výběru tak, že se velikost populace sníží na nosnou kapacitu prostředí. Populace pstruhů pod vlivem prostředí může setrvávat v čase s malým nebo žádným vlivem vnitřních mechanismů (Lobon-Cervía et Mortensen 2005).

### **1.3. Souhrn**

Na základě výše uvedených poznatků lze shrnout, že mortalita a rychlost růstu jedinců závislé na početnosti náleží mezi hlavní faktory, které ovlivňují dynamiku populace pstruha obecného. Rychlost růstu klesá v důsledku agresivních interakcí mezi



jedinci a zvýšením energetického výdeje (Brännäs et al. 2004). V konkurenčních vztazích a soutěži o zdroje jsou zvýhodněni větší a starší jedinci nad mladšími a menšími (Jenkins et al. 1999). Početností populace je tak ovlivňován růst hlavně nejmladších a nejčetnějších vývojových stádií ve věku 0+ a 1+ (během kritické periody, Elliott 1994). Mortalita závislá na početnosti jedinců roste s početností populace, zatímco rychlost růstu s její rostoucí početností klesá (Elliott 1994). S rostoucí početností se zřetelnost vztahu mezi růstem početnosti populace a poklesem růstu jedince snižuje. Vztah mezi početností populace a rychlostí růstu nejlépe vystihuje křivka záporné mocninné funkce (negative power curve) (Lobon-Cervia 2007b). Průběh mortality závislé na početnosti populace popsal Lobon-Cervia (2007b) stejným způsobem jako (Elliott 1994) tak, že se intenzita mortality závislé na početnosti zvyšuje s rostoucí početností populace. K podobným výsledkům dospěli i Vincenzi (2010 a,b) který navíc dodává, že při sledování vlivu početnosti populace na mortalitu a rychlost růstu jedinců pstruha obecného *Salmo trutta* je důležité zvolit takový úsek, aby v něm byli zachyceni všichni jedinci, se kterými má zkoumaný jedinec zkušenost.

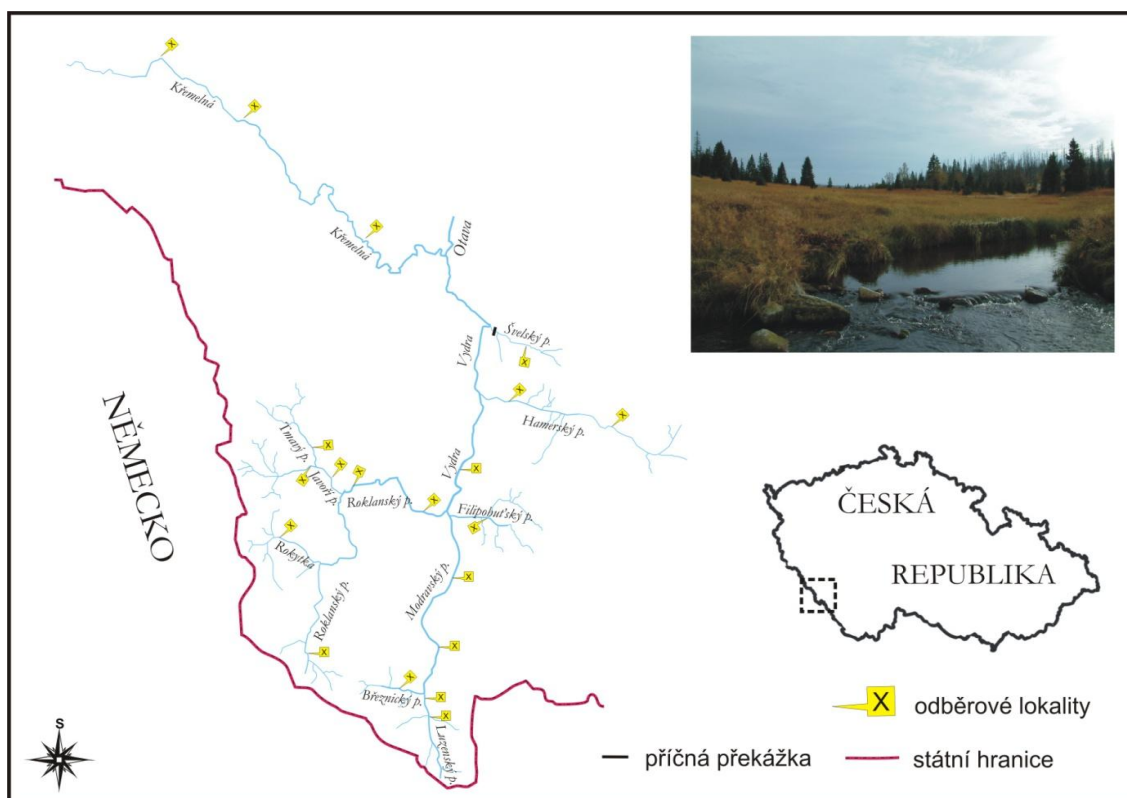
S ohledem na současné znalosti byly pro DP formulovány následující hypotézy:

- 1) vliv DDE na růst bude různý u různých věkových skupin (Jenkins et al. 1999)
- 2) rychlost růstu jedinců bude inverzní k jejich početnosti až do dosažení pohlavní dospělosti (Elliott 1989)
- 3) reprodukční migranti v podzimním období nebudou svou přítomností ovlivňovat rychlost růstu domácích jedinců – jinými slovy závislost růstu na početnosti populace bude průkazná u početností naměřených na jaře ne v období reprodukčních migrací na podzim
- 4) rychlost růstu bude závislá na DDE v málo početných populacích a naopak ve velmi početných populacích bude rychlost růstu na početnosti nezávislá (Lobon-Cervia 2007b)

## 2. Materiál a metoda

### 2.1. Sledované lokality

Výzkum probíhal v povodí Vydry a Křemelné, které se nachází na území Národního parku Šumava při státní hranici Německa a Čech (obr 3). Reliéf krajiny v povodí je hornatý (nejvyšším bodem v povodí je Velká Mokrůvka 1370 m n. m. a nejnižším je soutok Vydry a Křemelné 619 m n. m.), geologické podloží je tvořeno převážně z přeměněných a hlubinných vyvřelin (heis.vuv.cz 2011). Vegetace obklopující toky se skládá ze slatiňišť, horských podmáčených luk a horských listnatých lesů; dominantním porostem v celém povodí je však smrkový les. Většina území národního parku Šumava je pokrytá lesním porostem, který spolu s bavorskou částí tvořil, v době trvání pokusu, největší zalesněnou plochou ve střední Evropě. Mikroklima Šumavy patří v rámci České Republiky do chladné klimatické oblasti. Průměrné roční srážkové úhrny v povodí přesahují 1400 mm, což je zhruba dvojnásobek průměrných ročních srážkových úhrnů v České republice (www.npsumava.cz 2011).



obr. 3 – mapa studované oblasti

Toky v povodí Vydry a Křemelné jsou většinou dlouhé pouze několik málo kilometrů (Vydra 23 km a Křemelná 30 km) (heis.vuv.cz 2011). Teplota vody v tocích

je více než polovinu roku pod 10° C. Teplota vody naměřená při odlovech na jaře a na podzim se pohybovala od 2° C do 17° C. Toky ve zkoumaném území jsou oligotrofní, mají nízkou hodnotu pH a vyskytují se zde každoroční epizody poklesu pH na nízké hodnoty až 3,4. Povodí Vydry a Křemelné není kvůli mnoha příčným překážkám na řekách Otavě a dále Vltavě (vltavská kaskáda) migračně propojené s mořem. Příčné překážky přímo omezují i migrační propojení Vydry a Křemelné s řekou Otavou, která vzniká soutokem obou řek. Mezi zkoumanými lokalitami však není žádná pevná migrační překážka. Jedinou výjimku představuje Švelský potok, pravostranný přítok Vydry, který je od ostatních lokalit oddělen sérií balvanitých skluzů tvořících neprostupnou migrační bariéru. Dva jezy na řece Vydře - u Čeňkovy Pily a mostu „Rechle“ u Modravy mají funkční rybí přechody.

Stanovení početnosti populace a značení jedinců bylo realizováno na 20 vybraných lokalitách (obr1). Lokality byly rozděleny tak, aby zachytili co největší škálu mikrohabitatů a populačních hustot. Délka lokalit byla 100 – 328 m a jejich průměrná šířka 0,5 – 6 m. Spád jednotlivých toků byl 0,68 – 35%. Sledované lokality lze charakterizovat střídáním peřejnatých a mírně tekoucích úseků s hloubkou 0,15 – 0,5 m (vzácně s tůněmi do 2 m hloubky). Na lokalitách bylo rovněž stanoveno podílové zastoupení jednotlivých skupin dnového substrátu, který byl rozdělen podle zrnitosti do kategorií písek (0 – 7 %), štěrk (5 - 83 %), oblázky (11 – 64 %) a balvany (1 – 51 %). Substrát byl dále rozdělen podle míry homogenity na stejnozrný a nestejnozrný. Průměrný průtok na jednotlivých lokalitách se pohyboval v rozmezí 0,01 – 2 m<sup>3</sup>/s.

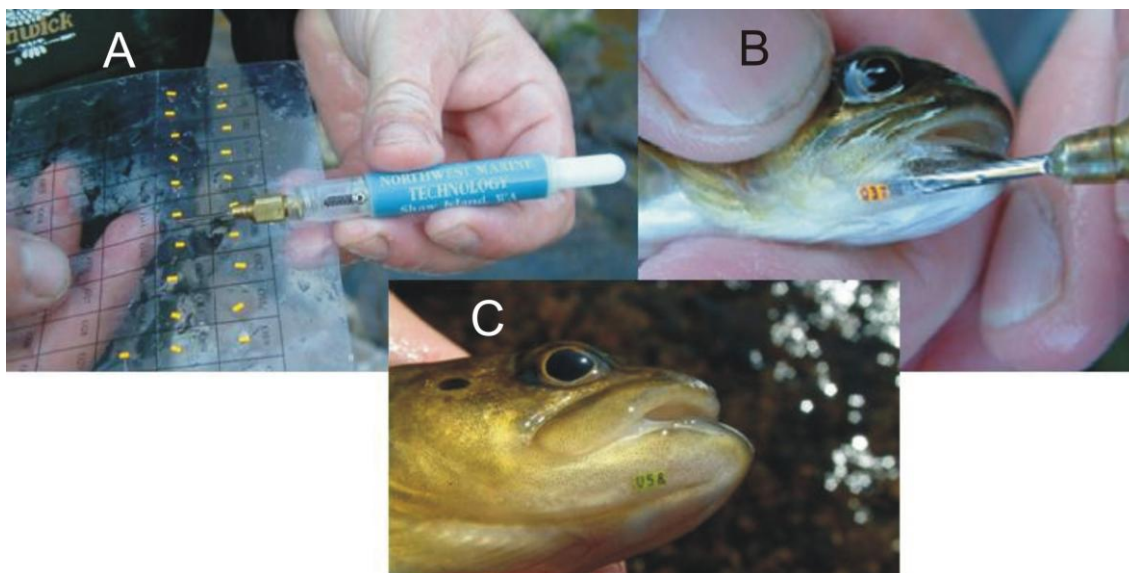
Vzhledem k historickému vývoji byl v této oblasti omezen zásah člověka do složení rybích společenstev, což umožnilo vznik jejich přirozených populací. Od roku 2005 je v povodí Vydry zcela zastaveno rybářské hospodaření (ryby nejsou loveny, ani zabíjeny a rovněž uměle vysazovány). Dominantním druhem celého povodí je pstruh obecný. V povodí řeky Křemelné je lokálně zastoupena rovněž vranka obecná *Cottus gobio*, střevele potoční *Phoxinus phoxinus* a mihule potoční *Lampetra planeri* (www.npsumava 2011, vlastní údaje).

## **2.2. Sběr Dat**

Sběr dat pro účely této diplomové práce probíhal od podzimu roku 2005 do podzimu 2010. Poloha a velikost lokalit byly zaměřeny do souřadnic GPS a každý odlov byl prováděn vždy na stejném úseku. Odlovy probíhaly dvakrát ročně - vždy na

začátku a na konci letní sezony v dubnu – květnu a v září – říjnu. Odlov byl proveden pomocí přenosného elektrického agregátu (EFKO [www.efko-gmbh.de](http://www.efko-gmbh.de) 2011, Německo). Lovné úsilí se po celou dobu trvání pokusu neměnilo. Odlov se prováděl směrem proti proudu tak, aby byly rovnoměrně loveny oba břehy i střed koryta. Každý úsek byl loven jednou, což je metoda v horských tocích dostatečná k určení početnosti pstruha obecného (Kruse et al. 1998). Metoda odlovu s jedním opakováním je dle výše citovaného práce srovnatelná s odlovem, při kterém se úsek prochází vícekrát, ale zmenšuje se potenciální nebezpečí zranění ryb.

U každého chyceného pstruha byla zvážena hmotnost těla (g) a změřena délka těla (mm). Délkou těla je v tomto případě míněna *Longitudo corporis*, což je vzdálenost od konce rypce tj. od špičky nejdále dopředu vybíhající části hlavy při zavřených rtech, do konce ošupení kořene ocasu (Oliva et Baruš 1995).



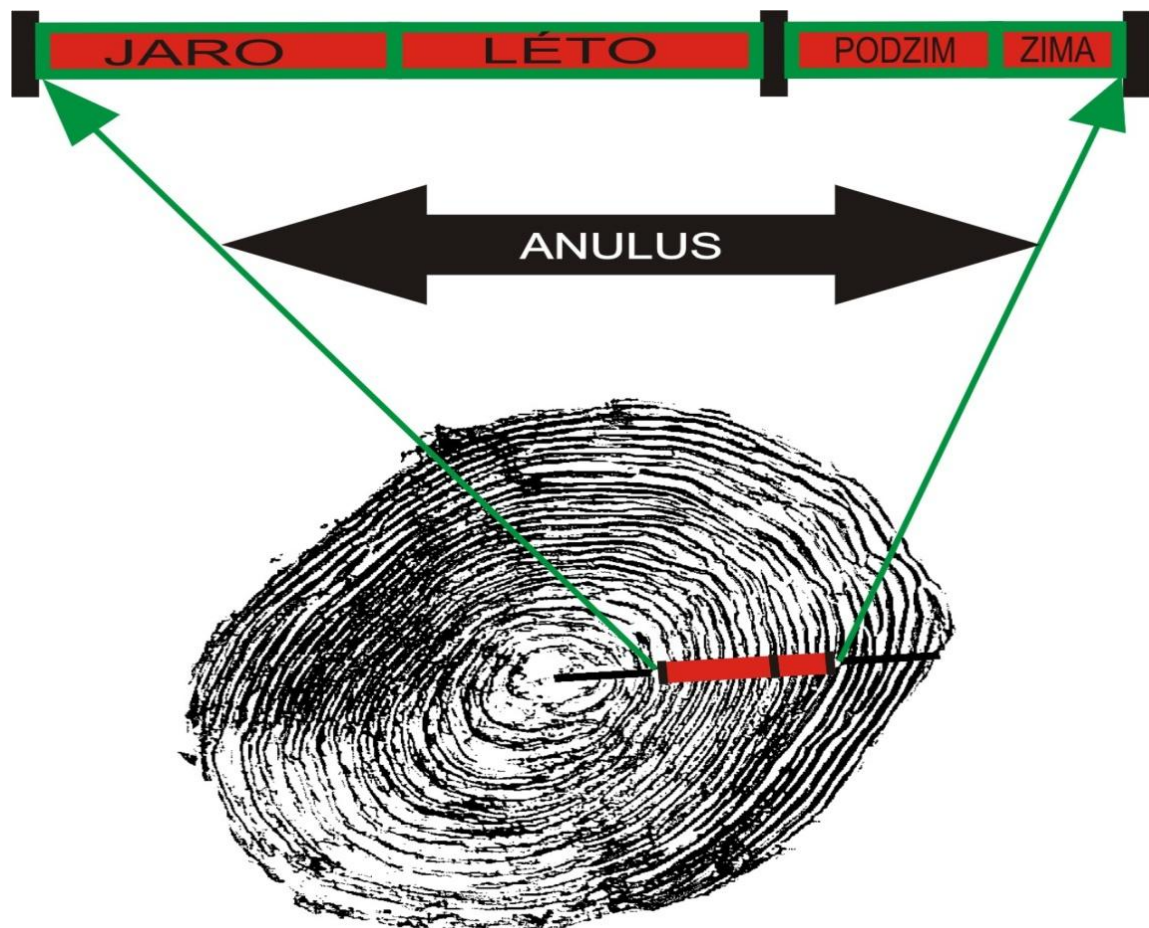
obr 4 – postup při značení jedinců; A – nabíjení implantační jehli, B – vsunutí štítku s kódem pod kůži na spodní čelisti, C – označený jedinec

Všichni jedinci pstruha obecného větší než 90 mm byli označováni barevným štítkem s trojmístným alfanumerickým kódem (Visible Implant Alpha Tags - Northwest Marine Technology, <http://www.nmt.us> 2011). Značka byla aplikována do spodní čelisti pod svrchní vrstvu pokožky. Viz postup na obrázku 4 (A - C). Pstruzi menší než 90 mm byli označováni obdobným způsobem za využití barevného elastomeru (Visible Implant Elastomer Tags - Northwest Marine Technology, <http://www.nmt.us> 2011). Vybraným pstruhům (celkem 600 ks) byl odebraný vzorek šupin. Po změření, označení a odebrání vzorků, byli jedinci vypuštěni zpět na původní místo odchytu.

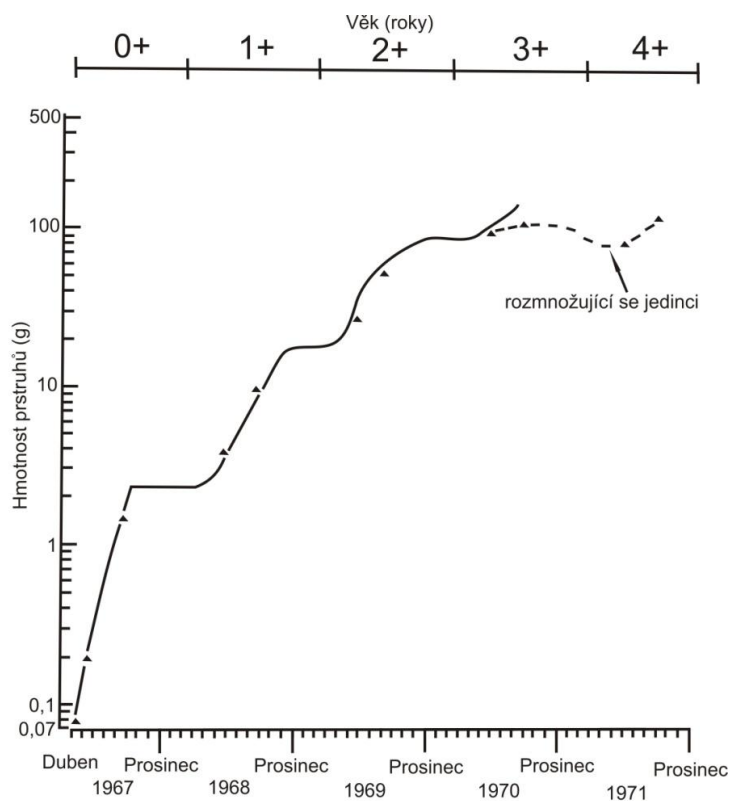
## 2.3. Analýza dat

### 2.3.1. Určování věku a rychlosti růstu

Ze vzorku 600 jedinců ze všech lokalit byl určen věk a růst pomocí analýzy šupin. Využívání anulů na šupině pro zjištění věku a růstu (Kipling 1962) ryb je běžně užívanou metodou. Při letmém pohledu připomíná šupina výřez kmene stromu s vyznačenými letokruhy. Na rozdíl od stromu, kde úzké letokruhy udávají počet zimních období a široké počet letních období, které strom přežil, vzniká u rybích šupin během roku více přírůstkových pásů - lamel. V teplém období (léto) kdy ryba více rostla, vzniká více lamel a jsou dál od sebe než v chladném období (zima) nebo těsně po něm, kdy ryba rostla pomaleji nebo vůbec (Elliott 1989, obr. 6). Hranice mezi přecházejícím zimním a letním pásem se nazývá roční kruh (anulus) a ztotožňuje se s koncem jednoho prožitého roku (Oliva et Baruš 1995, viz obr. 5).



obr. 5 – fotografie šupiny pstruha obecného se schematicky vyznačeným ročním přírůstkem



**obr. 6 – graf modelu růstu pstruha obecného ve Wilfin Beck (UK). Přerušovaná čára představuje růst pohlavně dospělých jedinců. (Elliott 1989)**

Z každého získaného vzorku šupin byly vybrány tři šupiny a zafixovány mezi dvě podložní mikroskopická sklíčka. Regeneráty nebo poničené šupiny nebyly použity. Vzorky pak byly poté vyfotografovány pod mikroskopem. Ze tří šupin každého vzorku byla vybrána jedna, která byla upravena v programu CorelDraw 12 a zpracována v programu pro analýzu obrazu UTHSCSA ImageTool 3.0. U všech šupin byla změřena vzdálenost od středu šupiny k okraji na antero-laterální ose, směrem k pravému nebo levému hornímu rohu šupiny (viz obrázek). Byly spočítány anuly a jejich vzdálenost od středu šupiny a od sebe navzájem. Jednotlivé anuly byly určeny bez předchozí znalosti informací o daném jedinci a nebyly prováděny žádné zpětné korekce odhadu. Podle počtu anulů byli jedinci rozděleni do věkových skupin 0+,1+,2+,3+ a 4+. Označení věkové skupiny n+ znamená, že jedinec je ve věku mezi rokem n a rokem n+1. Například jedinec ve věku 1+ je starší než 1 rok, ale zároveň je mladší než 2 roky. Vzhledem k tomu, že se zkoumané populace rozmnožují jednou ročně na podzim při společném tření a jikry se líhnou další rok na jaře, jsou jedinci v rámci věkové skupiny přibližně stejně staří a do dalšího roku věku přecházejí na jaře. Velikost jedinců



v jednotlivých letech byla spočítána pomocí Fraser-Lea modelu (Fraser 1916, Lea 1920 in Ogle 2010) podle vzorce:

$$L_t = \frac{S_t}{S_c} * (L_c - C) + C$$

Kde  $L_t$  je délka ryby v roce  $t$ ,  $L_c$  je celková délka ryby,  $S_t$  je poloměr šupiny od středu k anulu  $t$ ,  $S_c$  je poloměr šupiny od středu k okraji a  $c$  je empirická konstanta. Konstanta  $c$ , byla v této studii určena po odborné konzultaci (Pivnička, Slavík 2010 osobní sdělení) na hodnotu 10 mm. Tato konstanta udává velikost čerstvě vylíhnutého plůdku, před začátkem formování šupiny (Ogle 2010).

Data o růstu a věku těchto 600 jedinců byla základem pro analýzu závislosti rychlosti růstu na početnosti. Jako doplňková informace byla určena průměrná délka jedinců v jednotlivých letech života a na jejím základě bylo vytvořeno rozdělení všech ulovených jedinců do věkových kategorií.

### **2.3.2. Určování závislosti růstu na početnosti**

Růstem nebo rychlostí růstu je v této práci myšlena meziroční změna velikosti těla jedince od jara do jara. Vzhledem k tomu, že odlovy byly na všech lokalitách prováděny dvakrát ročně, byla během jednoho růstového intervalu od jara do jara zjišťována početnost celkem třikrát a každá z početností reprezentuje určité období. Početnost „jaro 1“ na reprezentuje období na začátku intervalu, kdy růst začínal a na šupině je zřetelný z oddělení nového anulu. Početnost „podzim“ období, kdy se rychlost růstu začíná zpomalovat a konečně početnost „jaro 2“ období, kdy se odděluje další anulus, který představuje konec ročního růstového intervalu (obr 5). Kromě těchto početností byly stanoveny i jejich vzájemné kombinace: jaro1, jaro 2 – průměrná početnost mezi jarem 1 a jarem 2; jaro1, podzim – průměrná početnost mezi jarem 1 a podzimem; jaro 2, podzim – průměrná početnost mezi jarem 2 a podzimem; jaro1, jaro2, podzim – průměrná početnost ze všech naměřených hodnot.

Růst byl srovnáván s početností subpopulace. Subpopulace byly určeny pouze pomocí zaznamenaných přesunů značených ryb mezi sousedními lokalitami. Tyto subpopulace spadaly do tří metapopulací, které byli určeny na základě přesunů

značených ryb mezi vzdálenými lokalitami a výsledky metapopulačního dělení byly ještě korigovány na základě genetické analýzy (Kohout et Kalous 2008).

### **2.3.3. Statistické zpracování dat**

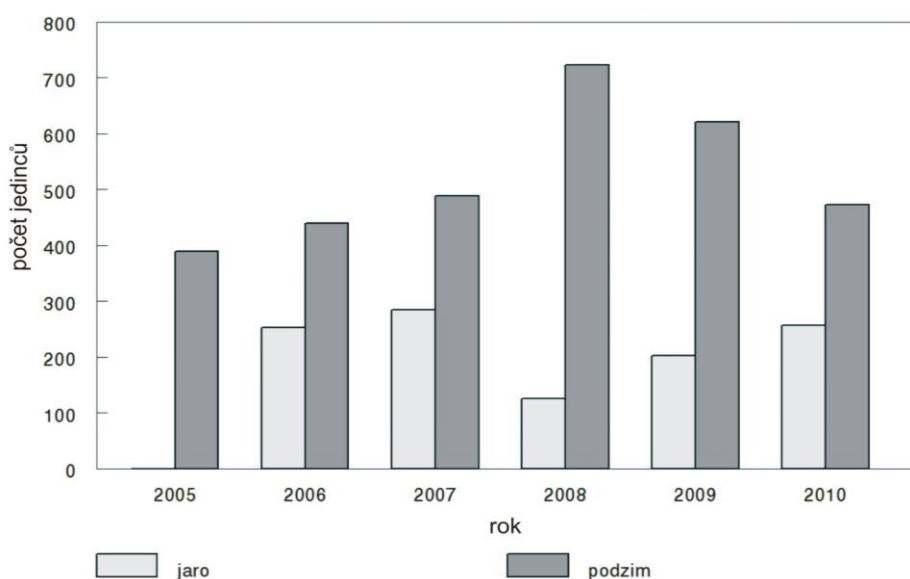
Veškeré statistické analýzy, stejně jako nezbytná programátorská řešení, byly realizovány pomocí softwaru SAS (StatisticalAnalysesSystem, verze 9.1).

Vzájemné vztahy mezi proměnnými byly testovány pomocí zobecněných lineárních smíšených modelů (GLMM). Pro každou analýzu byl vytvořen separátní model. Za účelem započítání náhodné chyby způsobené rozdílnou charakteristikou jednotlivých subpopulací, byly analýzy realizovány se subpopulací jako s náhodným faktorem (randomfactor) za využití PROC MIXED. Stupně volnosti byly spočítané pomocí metody dle Kenwarda a Rogera (1997). Významnost vlivu jednotlivých proměnných a jejich interakcí byla testována pomocí Ftestu. Hodnota parametrů tříd byla odhadnutá pomocí metody nejmenších čtverců (LSmeans) a jejich vzájemné rozdíly byly testovány pomocí t testu. Pro mnohonásobné porovnání byla použita metoda dle Tukeyho a Kramerova. Vztahy mezi závislou proměnnou a jinými spojitými proměnnými byly odhadnuté pomocí modelu s náhodnými efekty za využití PROC MIXED (Tao et al., 2002). S pomocí tohoto modelu byly spočítané predikované hodnoty pro závislou proměnnou, které byly následně použité pro grafické znázornění výsledků.



### 3. Výsledky

Na všech 20 zkoumaných lokalitách bylo za 6 let trvání pokusu označeno 4099 jedinců pstruha obecného (délka 28 – 302 mm; váha 1 – 373 g). Kromě pstruha, který se v různých hustotách vyskytoval na všech sledovaných lokalitách, byla v povodí Křemelné zaznamenána také vranka. Obecně lze konstatovat, že byl na všech lokalitách podzimní odlov početnější než jarní (viz obr 7).



obr. 7 – graf rozdílů v počtech ulovených jedinců při jarním a při podzimním odlovu; (v roce 2005 proběhl pouze podzimní odlov)

#### 3.1. Metapopulace a subpopulace

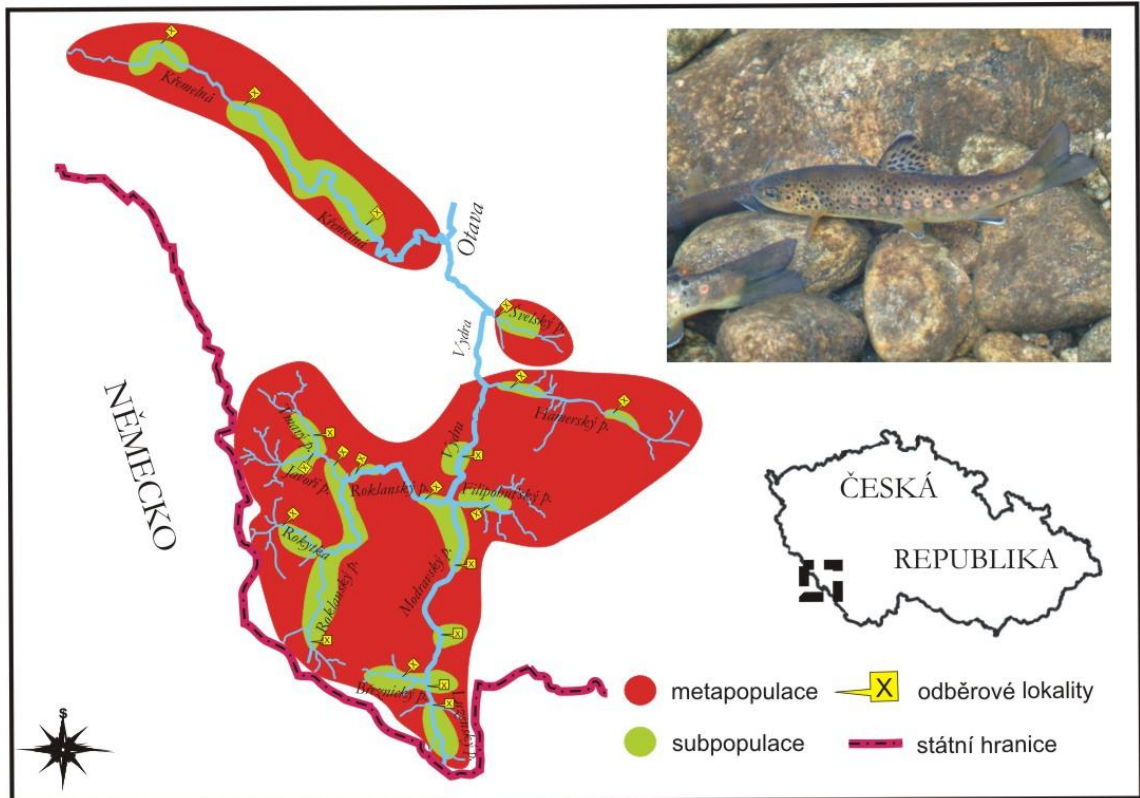
Zpětných odchyťů označených jedinců pstruha obecného bylo 201. Z toho 185 (92 %) bylo na původní lokalitě, 11 (5,5 %) na sousedních lokalitách a 5 (2,5 %) na lokalitách vzdálenějších. Z 5 zpětných odchyťů na vzdálenějších lokalitách byly 4 pozorovány v lokalitě Hamerský 2. Na základě zpětných odchyťů bylo určeno 15 subpopulací (viz tab. 1 a obr. 8 ), které spadají pod tři metapopulace.

Populace na Švelském potoce jako jediná tvořila samostatnou metapopulaci, což je vzhledem k jejímu oddělní migrační bariérou logické. Jedinou výjimkou byl jedinec

označený ve Švelském potoce a poté znovu chycený v Luzenském potoce v metapopulaci Vydra. Šlo tedy o migraci přes jednosměrnou migrační překážku ve Švelském potoce.

| metapopulace | subpopulace             | lokalita     |
|--------------|-------------------------|--------------|
| Křemelná     | Křemelná 1              | Křemelná 1   |
| Křemelná     | Křemelná 2              | Křemelná 2   |
| Křemelná     | Křemelná 2              | Křemelná 3   |
| Švelský      | Švelský                 | Švelský      |
| Vydra        | Filipohuťský            | Filipohuťský |
| Vydra        | Hamerský 1              | Hamerský 1   |
| Vydra        | Hamerský 2              | Hamerský 2   |
| Vydra        | Javoří 1 Tmavý          | Javoří 1     |
| Vydra        | Javoří 1 Tmavý          | Tmavý        |
| Vydra        | Javoří 2 Roklanský 1    | Javoří 2     |
| Vydra        | Javoří 2 Roklanský 1    | Roklanský 1  |
| Vydra        | Luzenský 1              | Luzenský 1   |
| Vydra        | Luzenský 2 Březnický    | Březnický    |
| Vydra        | Luzenský 2 Březnický    | Luzenský 2   |
| Vydra        | Modravský 1             | Modravský 1  |
| Vydra        | Roklanský 2             | Roklanský 2  |
| Vydra        | Roklanský 3 Modravský 2 | Modravský 2  |
| Vydra        | Roklanský 3 Modravský 2 | Roklanský 3  |
| Vydra        | Rokytká                 | Rokytká      |
| Vydra        | Vydra                   | Vydra        |

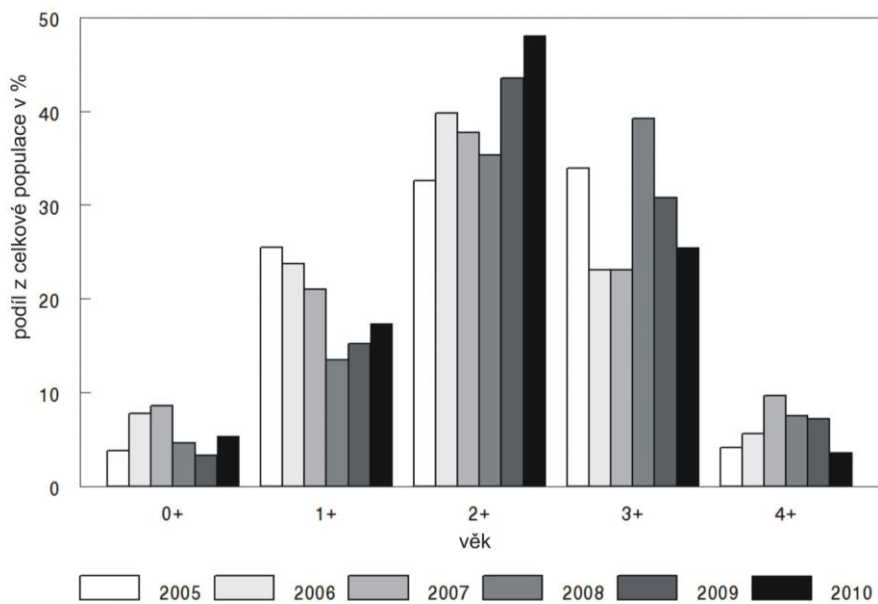
tab. 1 – dělení zkoumaných lokalit do subpopulací a metapopulací



obr. 8 – mapa zkoumané oblasti s vyznačeným metapopulačním dělením

### 3.2. Věková struktura

Věk ulovených jedinců byl od 0+ do 4+ let žádný starší jedinec nebyl zaznamenán. Celkově nejpočetnější byly věkové skupiny 2+ a 3+. Věkové skupiny 0+ a 4+ byly naopak početné nejméně. Věková skupina 1+ byla se svou početností mezi těmito dvěma extrémny (viz graf obr 9).

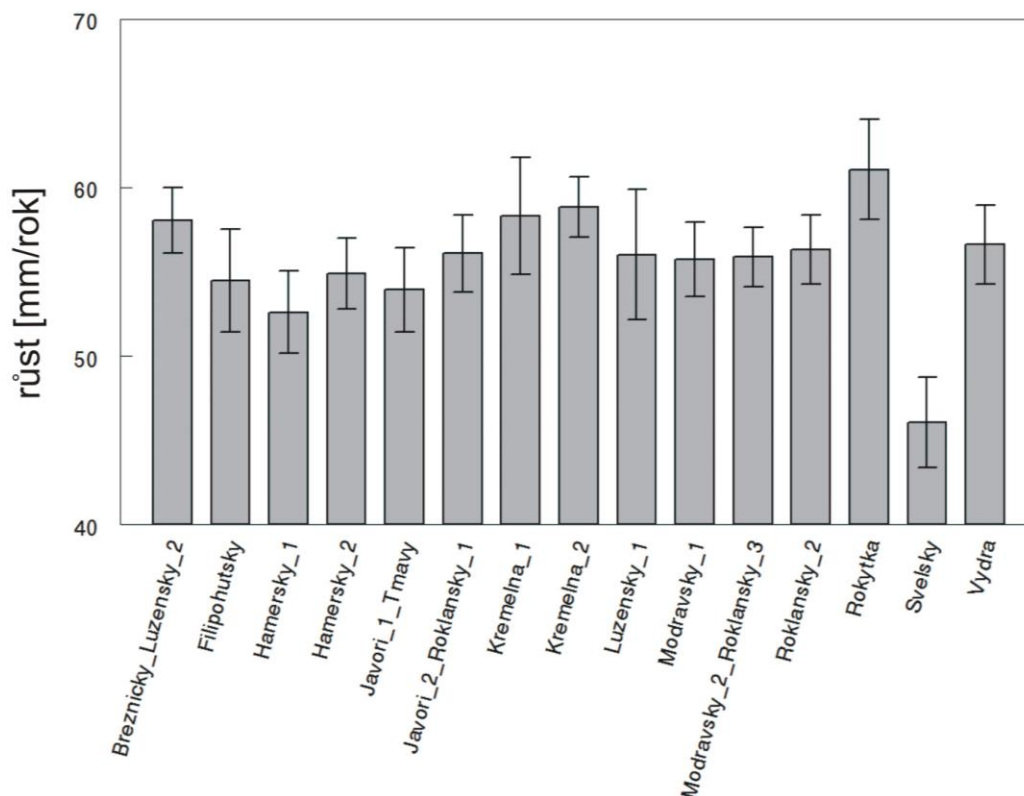


obr. 9 – graf procentuálního zastoupení věkových skupin v populaci v jednotlivých letech

Průměrná délka jedinců v povodí byla následující: 1. rok – 63 mm, 2. rok – 121 mm, 3. rok – 176 mm, 4. rok – 220 mm.

### 3.3. Rychlost růstu

Rychlost růstu se lišila mezi subpopulacemi ( $F_{14;1167} = 2,91$ ;  $p < 0,0067$ ) (obr. 10) i mezi metapopulacemi ( $F_{2;68,4} = 12,25$ ;  $p > 0,0001$ ).



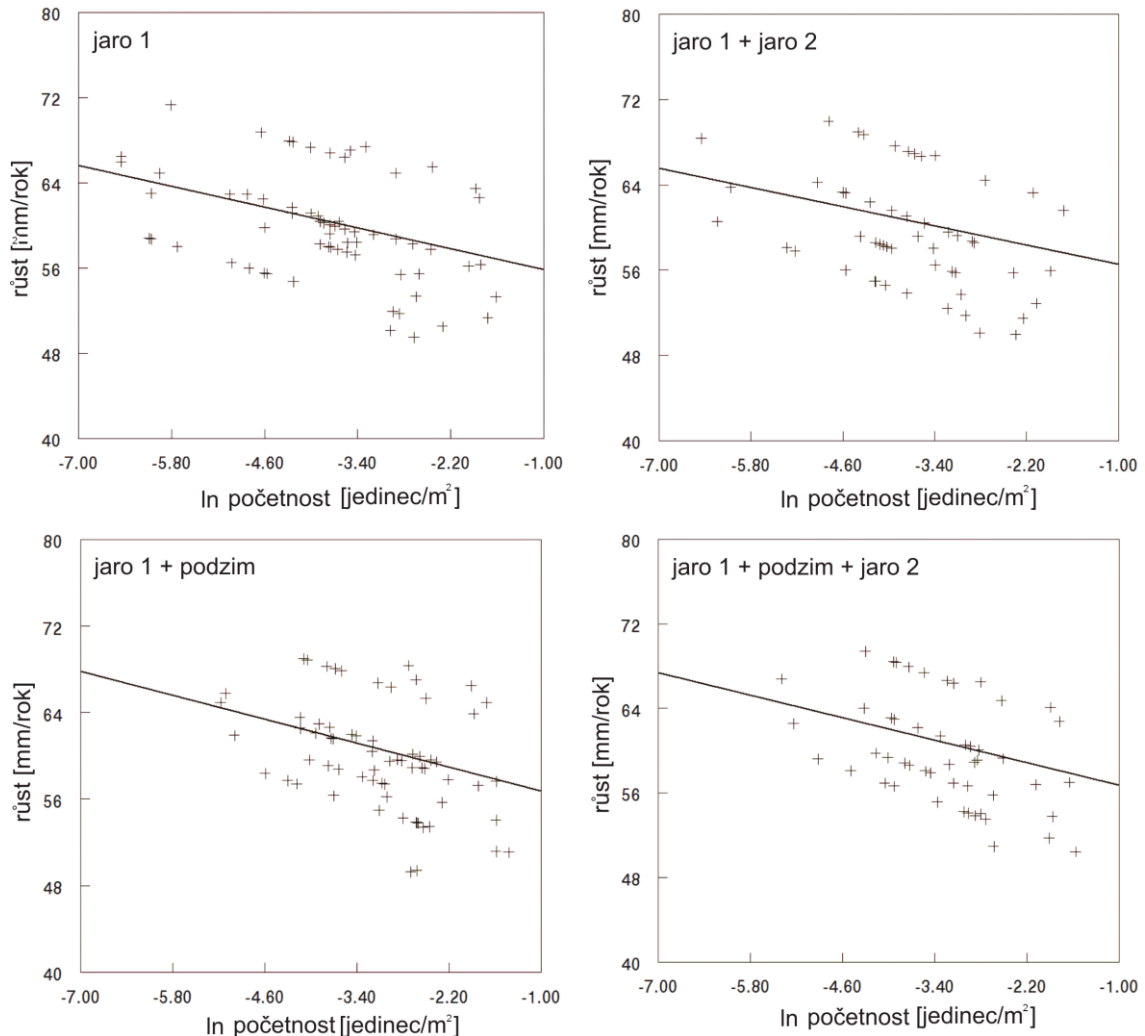
obr. 10 – graf rychlosti růstu jedinců v jednotlivých subpopulacích

Graf na obrázku číslo 9 rychlosti růstu ukazuje roční přírůstek jedinců v subpopulacích bez ohledu na věk. Z obrázku je zřetelné, že nejrychleji rostli pstruzi na Rokytce a Křemelné 1 a 2, naopak nejpomaleji rostli jedinci ve Švelském potoce. Z toho vyplývá i odlišnost růstu mezi metapopulacemi. Na úrovni metapopulací se však neprokázala u žádné věkové skupiny závislost rychlosti růstu na početnosti.

### 3.4. Faktory ovlivňující rychlost růstu

Bylo zjištěno, že abiotické faktory prostředí (teplota, kyselost, spád a zrnitost na jednotlivých lokalitách) nemají prokazatelný vliv na rozdíly mezi rychlostmi růstu jedinců pstruha obecného. Rychlost růstu jedinců byla závislá na početnosti pouze na úrovni subpopulace, a to pouze pro věkovou skupinu 1+ (viz obr. 11). To potvrzuje

první hypotézu (viz souhrn úvodu DP), protože vliv početnosti na růst jedinců v populaci se skutečně liší podle věku. Výsledek je v souladu i s hypotézou číslo dvě, nicméně tato hypotéza se potvrdila jen částečně, protože pro věkovou skupinu 0+ se závislost růstu na početnosti průkazná nebyla.



**obr. 11 – graf závislosti mezi početností populace a rychlostí růstu u věkové skupiny 1+**

Třetí hypotéza testovala závislost růstu na početnosti v období, kdy byla početnost naměřená. Závislost růstu na početnostech naměřených na podzim a po zimním období jaro 2; podzim; podzim, jaro 2 nebyla prokázána. Naopak vztah byl signifikantní pro početnost naměřenou na začátku růstu na jaře a všechny kombinace, do kterých byla tato početnost zahrnuta: jaro 1 ( $F_{1;416} = 9,32$ ;  $p < 0,0024$ ); jaro 1, jaro 2 ( $F_{1;344} = 8,14$ ;  $p < 0,0046$ ); jaro 1, podzim ( $F_{1;416} = 5,26$ ;  $p < 0,0224$ ); a jaro 1, podzim, jaro 2 ( $F_{1;348} = 5,46$ ;  $p < 0,0200$ ) (viz obr. 11). Třetí hypotéza tak byla potvrzena.

Čtvrtá hypotéza už byla testována pouze pro početnosti, u kterých signifikantně závisel růst jedinců v subpopulaci. Při rozdělení subpopulací shlukovou analýzou na subpopulace se stálou vysokou a stálou nízkou početností se neprokázal rozdíl v rychlosti růstu mezi těmito dvěma skupinami. Čtvrtá hypotéza se tak nepotvrdila.

## 4. Diskuse

### 4.1. Metapopulační dělení

Pro studium populací v biologii je vhodné brát zřetel na hierarchii zkoumaných objektů od jedince k populaci a od populace k metapopulaci (Hanski et Gaggiotti 2004). Stejně jako je populace skupinou interagujících jedinců, termín metapopulace je možné použít pro popis seskupení prostorově vymezených populací, které jsou spolu vzájemně spojeny určitým stupněm migrace (Levins 1970 in Hanski et Gaggiotti 2004). Takové hierarchické rozdělení populací je velice užitečné při určování jevů závislých na početnosti. Vincenzi et al. (2010b) uvádí, že při určování růstu a mortality závislé na početnosti je důležité sledovat takový úsek, aby byla zachycena početnost všech jedinců, se kterými zkoumaný jedinec interaguje. Takové podmínky splňuje definice subpopulace (Hanski et Gilpin 1991), která je souhrnem jedinců kteří se vzájemně setkávají a vzájemně interagují v rámci své denní rutiny příjmu potravy a rozmnožování. Definice subpopulace tak odpovídá lokálnímu měřítku. Naopak mezi metapopulacemi se jedinci pohybují jen zřídka. Zpravidla se jedná o pohyb přes území, které není pro jedince vhodné jak z hlediska příjmu potravy, tak z hlediska rozmnožování. Navíc jedinec podstupuje výrazné riziko, že nebude schopen najít nové výhodné stanoviště. Proto bylo v diplomové práci rozděleno 20 zkoumaných lokalit do metapopulací a subpopulací na základě migrací určených zpětným odchylem značených pstruhů. Toto rozdělení potvrdily i výsledky genetického rozboru pstruhů ze zkoumaných lokalit (Kohout et Kalous 2008). Z nich je zřejmé, že místní populace pstruha nejsou jednou panmiktickou populací, protože zde existuje určitá míra izolace. Rozdíly v genetické struktuře se projevily zejména u populací v Křemelné a Švelském potoce. Rovněž Griffiths et al. (2009) uvádí, že salmonidé a zvláště pstruh obecný vykazují v rámci říční sítě vysokou různorodost v genetické struktuře. Ve zkoumaném povodí v jihozápadní Anglii se mu podařilo najít geneticky odlišné populace i v rámci jednoho malého přítoku. Griffiths et al. (2009) navíc pracoval s anadromní populací pstruha obecného, zatímco v povodí Vydry a Křemelné je populace potamodromní, která by měla být podle Bohlin et al. (2001) ještě více stacionární.

Závislost rychlosti růstu na populační hustotě byla v této práci zkoumána na subpopulační i metapopulační úrovni. Výsledky ukázaly, že rychlost růstu byla na populační hustotě závislá pouze na úrovni subpopulací. Na úrovni metapopulací se tato

závislost nepotvrdila, i když byly mezi metapopulacemi v rychlosti růstu průkazné rozdíly. Tento fakt by mohl poukazovat na rozdílné podmínky prostředí, které panují v tocích, kde se metapopulace nacházejí. Uvedené výsledky však podporují správnost navrženého metapopulačního dělení ve sledovaných povodích, protože vzhledem k definici metapopulace by její celková početnost skutečně neměla mít na rychlost růstu jedinců vliv. Přestože předmětem této práce není bližší studie metapopulačních procesů, zdá se, že přístup metapopulační ekologie může být užitečný při určování skupin jedinců v rámci kterých je intenzita závislosti rychlosti růstu na početnosti prokazatelná.

#### ***4.2. Posun v preferovaném habitatu***

U pstruha obecného dochází ke změně preferovaného habitatu v různých fázích jeho ontogenetického vývoje (Klemetsen 2003). Dobře dokumentovaným přesunem mezi habitaty je přechod ze sladké vody řek do brakické nebo slané vody pobřežních moří (Elliott 1994). První změnu habitatu v ontogenetickém vývoji pstruha obecného lze pozorovat v jeho rané fázi, kdy se larvy dostávají skrz několik centimetrů nebo i celý metr tlustou vrstvu šterku na volné říční dno (Klemetsen 2003). Další posun mezi habitaty byl prokázán u sladkovodní formy pstruha, konkrétně u jedinců ve věku 0+ a 1+, kteří se přesouvají z mateřské části toku do níže položené částí toku nebo do jezera. Tento posun je typický zejména pro věkovou skupinu 0+ (Baglinière 1994; Thorpe 1974 in Klemetsen 2003). V této studii byl počet odchycených juvenilních jedinců 0+ a 1+ ve všech letech výrazně nižší než počet dospělých jedinců a to i při jarních odlovech, kdy by se většina reprodukčních migrantů neměla už v oblasti vykytovat. Nejčastěji byly naopak zastoupené věkové skupiny 2+ a 3+. Jedním z možných vysvětlení omezeného výskytu věkových skupin 0+ a 1+ by mohla být preference jiného habitatu, než jaký byl na studovaných lokalitách. Důvodů proč juvenilové preferují jiné prostředí, může být několik. Prvním důvodem může být ochrana před predací od starších jedinců, druhým pak silná konkurence o zdroje mezi jedinci ve zkoumaných lokalitách. Konkurenční tlak může vytěsnit nejmenší jedince do okrajových stanovišť. V neposlední řadě může stavy juvenilních ryb decimovat i promrzání toku a povodně. Právě tuto možnost zmiňuje obsáhlá rešeršní práce Klementsena (2003) s odkazem na odlišnou schopnost jednotlivých ontogenetických stadií snášet nepříznivé vlivy. Významný nárůst počtu jedinců mezi skupinami 0+ a 1+ a dále mezi 1+ a 2+ může znamenat, že po dosažení určitého věku také dochází k imigraci z reprodukčních oblastí



do lokalit zkoumaných v této práci. Velké množství dospělých jedinců naznačuje, že někteří reprodukční migranti se již nevracejí do spodních částí toku a zůstávají v těchto horních částech toku. Nicméně pro pstruhy nejstarší věkové skupiny 4+ jsou podmínky na zkoumaných lokalitách příliš nepříznivé a proto buď hynou, nebo migrují z málo úživných a chladných horských toků níže po proudu do teplejší a troficky bohatší Otavy.

### **4.3. Rychlost růstu jedinců**

Studie zabývající se závislostí růstu na početnosti ve většině případů srovnávají délku nebo váhu těla jedince s početností jedné věkové skupiny nebo celé populace (Grant et Imre 2005 in Lobon-Cervía 2007b). Lze tedy předpokládat, že vliv na změny v růstu jedinců mají interakce uvnitř věkových skupin i mezi nimi. Hlavními negativními vlivy, které mohly probíhat mezi věkovými skupinami v populaci, byla konkurence (Kaspersson et al. 2010) a kanibalismus, který u jedinců pstruha obecného probíhá bez ohledu na míru příbuznosti mezi jedinci (Aymes et al. 2010). Kaspersson et al. (2010) zkoumal vliv populační hustoty na obranu zdrojů ve skupinách s nerovnoměrnou konkurenční schopností. Nerovnoměrnost konkurence byla určena věkem a velikostí těla. Výsledky studie ukazují, že i když mají větší jedinci konkurenční výhodu nad malými, nároky na obranu zdrojů velkým jedincem rostou s početností malých jedinců, pravděpodobně jako důsledek stresu z kontaktů s malými jedinci. Vztah konkurence i predace může existovat jak mezi věkovými skupinami, tak i uvnitř těchto skupin. Hlavní pozitivní vliv který mohl probíhat mezi věkovými skupinami byl vliv početnosti a kvality dospělých jedinců na růst a početnost juvenilů (Elliott 1994). Kvůli předpokládanému velkému množství interakcí mezi věkovými skupinami byla rychlost růstu v této práci vždy srovnávána s celkovou početností.

Rychlost růstu věkové skupiny 0+ v této práci byla na početnosti nezávislá. To může být kromě konkurenční výhody, kterou jim poskytuje preference jiného habitatu nebo jiné potravy, než má zbytek populace v toku (Wootton 1998) dáno nízkou početností této věkové skupiny. Početnost jedinců věkové skupiny 0+ je ve zkoumaných populacích velmi nízká a právě jedinci stejné velikosti a tedy i věku si konkurují nejvíce (Jenkins et al. 1999). Z toho důvodu, mohl být konkurenční tlak na juvenilní jedince nedostatečný na to, aby se projevil. Vliv na nezávislost rychlosti růstu jedinců 0+ na

početnosti populace, může být dán i tím, že populační hustota u této věkové skupiny ovlivňuje především mortalitu a nikoliv růst (Parra et al. 2011).

Rychlost růstu jedinců 1+ byla v šumavských tocích závislá na celkové početnosti, což naznačuje, že jedinci 1+ vyskytující se na studovaných lokalitách jsou nejvíce vystaveni konkurenci ostatních věkových skupin. Je však také možné, že se závislost rychlosti růstu na početnosti projevila, protože konkurence mezi jedinci ve věku 1+ má větší dopad na rychlost růstu než u ostatních věkových skupin. Tento výsledek je v souladu s tvrzením Elliott (1989), že u starších pohlavně dospělých jedinců je rychlost růstu více ovlivněna jinými faktory, než je početnost (například investice energie do rozmnožování). V souladu s výše uvedeným tvrzením je i fakt, že rychlost růstu u věkových skupin 2+, 3+ a 4+ byla v této práci na početnosti nezávislá.

#### **4.3.1. Určování věku a rychlosti růstu**

Určování věku podle šupin bylo v této práci zvoleno, protože se jedná o nedestruktivní metodu. Tento fakt byl v národním parku důležitější než fakt, že jde o méně přesnou metodu než určování věku podle otolitů (Maceina et Sammons 2006). Stolarski et Thomas (2007) ve své studii uvádějí, že analýza šupin sivena amerického *Salvelinus fontinalis* je u tříletých jedinců stejně přesná pro určení věku jako analýza otolitů. Při určování věku podle šupin u mladých ryb jsou soustředné kruhy na šupině lehce odlišitelné a věková struktura ryb je dobře určitelná (Nordeng 1961 in Horká et al 2010). K chybám dochází hlavně u starších ryb, jejichž věk bývá podhodnocován (Maceina a Sammons 2006; Hellowell 1974). Anuly u starších ryb vykazují pomalejší růst a větší zhuštění, kvůli malé rychlosti růstu těchto jedinců (Nordeng, 1961; Carlander, 1974 in Horká et al 2010). Také Alvord (1954) ve své studii uvádí, že většina jedinců pstruha obecného, u kterých byl věk podle anulů určen špatně, byla starších než 3 roky a vykazovali jen malou nebo žádnou rychlost růstu. Proto by podle Stolarski et Thomas (2007) v pozdějších věkových skupinách mělo být určování věku podle šupin používáno s opatrností. Určování věku může být také ztěžováno vstřebáváním anulů nebo tvorbou falešných anulů, které se mohou objevovat jako důsledek nedostatku potravy nebo jiného stresu (Beamish & McFarlane, 1987; DeVries & Frie, 1996 in Horká et al 2010). Lze tedy očekávat, že věk určité části nejstarších jedinců v této práci může být podhodnocen a jejich roční rychlost růstu naopak nadhodnocena. Nicméně maximální dosažený věk 4+ určený pro zkoumané populace je

stejný jako v mnoha podobných populacích na našem území (Oliva et Baruš 1995). Podobné výsledky o věkovém složení populace pstruha obecného lze najít i v jiných částech světa, na příklad nejstarší jedinci ve zkoumaných tocích v kaspické pánvi dosáhli také věku 4+ Kheyrandish et al.(2010) a věk 4+ jako nejvyšší dosažený udává i Klemetsen (2003) v tocích ve Velké Británii. Na základě výše uvedených faktů se lze domnívat, že maximální věk byl v této studii určen správně.

#### **4.3.2. Sezónnost růstu a početnosti populace**

Sezónní změny v rychlosti růstu pstruha obecného jsou v našich zeměpisných šířkách zapříčiněny především změnami teploty během roku. To je v souladu s Elliott (1989), podle kterého se kvůli poklesu teploty od října do března růst jedinců v jeho experimentu zpomalil a u jedinců 0+ se růst v chladném období roku dokonce zastavil úplně. Rychlost růstu se však může měnit i v průběhu letní růstové sezóny. Vollestad et al. (2002) pozoroval rychlosti růstu jen málo odpovídající maximální rychlosti růstu za dané teploty založené na laboratorních modelech (Elliott 1995). Reálný růst odpovídal modelovému růstu pro danou teplotu, ale s postupem letní sezony růst klesal více než model předpokládal, a odchyloval se od něj. Podobný jev zaznamenal i Jensen (1990), který zjistil, že ve třech sledovaných norských řekách byla míra denního růstu během začátku léta vyšší než odpovídající míra růstu, spočtená Elliottovým modelem (1976). V pozdním létě pozoroval Jensen (1990) stejný pokles rychlosti růstu jako Vollenstad et al. (2002) a v některých případech nebyl růst zaznamenán vůbec. To může znamenat buď sezónní pokles dostupné potravy, nebo změnu ve strategii ukládání energie (Jensen 1990).

Naopak rychlý růst na začátku léta a na jaře dokládají Johnsson et Bohlin (2005) ve své studii. Takovýto kompenzační růst jedinců pstruha obecného spočívá ve zrychleném růstu jedince po určité době strádání nedostatkem potravy. Tento jev byl již potvrzen v laboratorním prostředí (Ali et al. 2003 in Johnsson et Bohlin 2005). Jedinci deprivovaní nedostatkem potravy se dokázali dostat na velikost maximálně krmených jedinců během jednoho měsíce. Také se ukázalo, že jedinci s nejhorsí kondicí měli nejrychlejší kompenzační růst (Johnsson et Bohlin 2005). Rychlé získání kondice u ryb, které byly deprivované nedostatkem potravy, poukazuje na existenci regulace v rovnováze mezi lipidy a svalovou hmotou a strukturálními částmi těla jako je kostra, oběhový systém nebo nervový systém jedince (Johnsson et Bohlin 2005). Zrychlený

růst u deprivovaných jedinců se přestal projevovat poté co dosáhli stejné kondice jako jedinci kteří měli potravy dostatek. Proximální příčinou této energetické rovnováhy jsou nejspíše metabolické signály z různých tkání, které jsou spojovány s centrálním nervovým systémem a jsou tak schopné neustále kontrolovat energetickou bilanci jedince (Magni et al. 2000 in Johnsson et Bohlin 2005). Konečným důsledkem schopnosti rychlého získání energetických zásob může být zvýšení šance na přežití během zimního období (Bull et al. 1996 in Johnsson et Bohlin 2005). Přestože v této studii nebyla intenzita kompenzačního růstu po zimním období zkoumána, je možné, že hraje při regulaci rychlosti růstu pstruha obecného v šumavských tocích s dlouhou zimní sezónou významnou roli. Po strádání v zimním období od října do dubna kdy je teplota vody nižší než 10 °C, by se u jedinců v povodí Vydry a Křemelné mohl projevit výrazný kompenzační růst na začátku teplého období s relativním dostatkem potravy od května do září. Právě kompenzační růst na začátku letního období a následné výrazné zpomalení růstu na konci léta by mohlo být důvodem, proč se závislost rychlosti růstu na početnosti populace projevuje především u početností naměřených na jaře na začátku růstové sezóny. Naproti tomu početnosti naměřené na podzim nebo až druhé jaro, kdy začíná další kompenzační růst jedince, nemají na růst vliv. Z literatury přitom jasně nevyplývá jednotný metodický přístup, který by určoval, v jakém období růstové sezóny je závislost růstu na početnosti nejzřetelnější. To je velmi překvapivé zjištění, které je bezpochyby vhodným námětem dalších výzkumů. Na příklad zatímco Elliott (1989) a Sundstorm et al. (2004) používají početnost na začátku intervalu tedy na jaře, Jenkins et al. (1999) a Lobon-Cerviá (2005) uvádějí, že nejprůkazněji se závislost růstu na početnosti projevuje u početnosti na konci růstového intervalu tedy na podzim nebo na začátku druhého jara. Růst klesá i s rostoucím věkem ryby, pravděpodobně jako efekt sexuální dospělosti starších ryb a související investicí energie do reprodukce. Mezi různými velikostními skupinami ryb dochází také k jinému ukládání bílkovin a tuků (Vollestad et al. 2002).

Kromě rychlosti růstu se v průběhu roku mění i početnost populace. Změny v početnosti populace jsou dány především mortalitou a migrací. Zatímco mortalita může početnost populace pouze snižovat, migrace jedinců může početnost ovlivňovat jak pozitivně tak negativně (imigrace, emigrace). U pstruha obecného jsou nejvýznamnější katadromní migrace juvenilů a anadromní migrace dospělců (Elliott 1994). U sladkovodních jedinců pstruha obecného nedochází k anadromní migraci, přesto je zřetelná reprodukční migrace do horních částí toků (Solomon et Templeton

1976). Z podstaty těchto migrací vyplývá, že ovlivňují vždy jen početnost věkových skupin dospělých jedinců v populaci. Vzhledem ke vzájemnému působení mezi jednotlivými věkovými kategoriemi je však pravděpodobné, že změna početnosti pouhé části populace bude mít vliv na růst všech jedinců v populaci. V této práci bylo pozorování prováděno především v pramenných oblastech. V těchto oblastech vede reprodukční migrace, ke které zde na podzim docházelo, k výraznému zvýšení početnosti jedinců. Tyto rozdíly byly v některých letech oproti jarním vzorkům více než pětinašobné. Z našich výsledků je zřejmé, že tento výkyv početnosti netrvá déle než do příštího jara. Mizení jedinců je pravděpodobně dáno tím, že se hned po vytření vracejí zpět do nižších částí toku nebo zimují v horních partiích, a do dolních partií toky migrují brzy na jaře ještě před začátkem hlavní růstové sezóny. Důvod proč početnosti naměřené na podzim neovlivňují rychlost růstu jedinců ve zkoumaných subpopulacích, může být dán tím, že tato početnost není v této oblasti obvyklá a jedinci jsou jí vystaveni pouze krátkodobě. Důležitou roli hraje také fakt, že na podzim a v zimě rostou jedinci velmi pomalu nebo vůbec a proto i kdyby tato zvýšená početnost měla na rychlost růstu nějaký vliv, byl by tento efekt v podstatě neměřitelný.

#### **4.3.3. Rozdíly růstu podle stálé velikosti populace**

Kromě fluktuace početnosti mezi jednotlivými roky v rámci populace mají na rychlost růstu vliv také další populační charakteristiky na příklad poměr pohlaví v populaci (Jonsson et al. 1998a) nebo dlouhodobá průměrná početnost populace (Jenkins et al. 1999, Lobon-Cerviá 2007b). Rozdíl vlivu populační hustoty na rychlost růstu mezi populacemi se stálou vysokou a stálou nízkou početností se v rámci této práce neprokázal. Důvodů, proč se tato hypotéza nepotvrdila, může být několik. Ve studii ze které tato hypotéza vychází (Lobon-Cerviá 2007b) se populace v pokusu lišily ekologií (říční a jezerní forma) a nacházely se v různých zeměpisných šířkách (severozápadní Španělsko a Dánsko). Na populace ve Španělsku a v Dánsku působí velice odlišné faktory prostředí a tím pádem se populace mohly výrazně lišit vytvořenými adaptacemi na prostředí. Dynamika rychlosti růstu je právě jednou z těchto adaptací (Sundstörn et al. 2004). Teplota vody a její roční fluktuace, které se mezi těmito populacemi lišily, mohly mít rovněž vliv na rychlost růstu (Jensen 1990). Naopak všechny populace pstruha zkoumané v této práci byly vystaveny podobným

podmínkám prostředí - jednalo se pouze o potoční formu pstruha obecného. A především početnosti zjištěné při odlovech se vzájemně nelišily tak výrazně jako početnosti populací, které například uvádí ve své práci Lobon-Cerviá (2007b) a Jenkins et al. (1999). To je pravděpodobně hlavní důvod, proč se rozdíl v rychlosti růstu neprojevil.

#### **4.4. Závěr**

Růst ovlivňuje důležité prvky v dynamice populací pstruha obecného, především přežívání v embryonální, larvální a juvenilní fázi ontogeneze, dále nástup dospělosti a plodnost. Jde proto o významný prvek v populační dynamice. Výsledky této práce potvrzují, že u juvenilních jedinců existuje vztah mezi početností populace a rychlostí růstu, který je dostatečně silný na to, aby byl sám o sobě prokazatelný i přes působení dalších faktorů prostředí. Potvrzení této závislosti i v podmínkách které se nacházejí na hranici možnosti přežití tohoto druhu, ukazuje, že početnost populace je silným faktorem který určuje průběh životního cyklu jedince i proměny celé populace. Důležitým výsledkem této práce je přístup k určování početnosti populace. V úvahu byla brána prostorová i časová škála, v rámci kterých se početnost mění. Mnoho autorů (Jenkins et al. 1999, Lobon-Cerviá 2007b, Vincenzi et al. 2010) se zabývalo absolutní velikostí úseku, který by byl dostatečný k určení početnosti populace. Vymezení tohoto úseku pomocí subpopulací tak, jak je nastíněno v této práci, může být mnohem přesnější pro určení početnosti. Pro ideální určení velikosti subpopulace a její pozice v rámci metapopulačních dějů je však třeba intenzivnější pozorování migrací a více genetických dat než kolik bylo použito v této práci. Důraz byl kladen i na období, kdy docházelo k odlovu, což je problematika, která v současné odborné literatuře o početnosti populací pstruha obecného není popsána téměř vůbec.

Studovaná populace v pramenných oblastech Vydry a Křemelné je v současné době bez hospodářských zásahů člověka, a ani v rámci tohoto pokusu nebyla početnost nebo struktura populace nijak ovlivňována. Zjištěné závislosti byly odvozeny pouze na základě pozorování přirozené populační dynamiky. Většina toků v Evropě je však již ovlivněna rybářským hospodařením, které často mění početnost populace a její věkovou strukturu. Mnoho pokusů, které se zabývají závislostí rychlosti růstu na populační

hustotě, je dokonce založených na umělé manipulaci s početností zkoumané populace (Bohlin et al. 2002, Jenkins et al. 1999, Sundstrom et al. 2004). Stavba tohoto typu pokusu je velice užitečná pro demonstraci vlivu umělé výsadby na změnu biomasy v tocích, které jsou obhospodařované rybáři. V tocích, které jsou bez hospodářských zásahů člověka, však mohou probíhat hustotně závislé procesy jiným způsobem, protože jedinci vysazení do toku z líhni nebo i z jiného toku mohou mít horší adaptační schopnosti než původní jedinci (Bohlin 2002 et al., Jenkins et al. 1999, Sundstrom et al. 2004). Elliott (1989) upozorňoval na důležitost citlivého přístupu k vysazování uměle odchovaných pstruhů obecných do přírodních toků. Neopatrné vysazování může totiž zničit genetickou variabilitu populace či dokonce druhu. Navíc pstruzi z líhni mají jiné vzorce chování a jsou uzpůsobeni jiným ekologickým podmínkám než divocí jedinci, na příklad jsou zvyklí na život při vysoké populační hustotě a mají tomu odpovídající vzorce chování (Faushet et Weber 2003). Domestikovaní jedinci jsou totiž selektováni směrem k agresivním a riskujícím vzorcům chování, které jim zajišťují přežití a vyšší fitness za velké populační hustoty. Zároveň v populaci dochází ke ztrátě neagresivních vzorců chování, které jsou výhodnější při osidlování nového území (Huntingford 2004). Domestikovaní pstruzi mají nižší schopnost sociálního učení během příjmu nového druhu potravy (Sundstrom & Johnsson, 2001). Umělý odchov má také vliv na zhoršení antipredačního chování, který se může projevit už po jedné generaci. Pokud jsou na příklad uměle odchovaní jedinci vystaveni vlivu predátora, zachovávají si denní aktivitu, přestože přirozenou ochrannou reakcí u divokých jedinců je v této situaci přechod na aktivitu noční nebo soumráchnou (Alvarez et Nieceza 2003). Dále lze uvést, že rozdílnost jedinců odchovaných v líhni a divokých pstruhů se v toku projevuje na rychlosti růstu. Pstruzi z líhni rostou pomaleji než původní divocí jedinci (Bohlin et al. 2002, Jenkins et al. 1999, Sundstrom et al. 2004). Optimální je vysazování jedinců, kteří jsou odchovaní z původních divokých pstruhů žijících v zarybňovaném toku, a proto mají i optimální genotyp pro podmínky daného prostředí Elliott (1989). Výsledky získané z povodí Vydry, které ukazují na přirozenou regulaci rychlosti růstu početností v člověkem neovlivněných populacích, mohou být velmi užitečné pro plánování bezzásahového managementu Národního parku Šumava. Je také zřejmé, že málopočetné populace pstruhů, adaptované na extrémní podmínky pramenných populací jsou velmi citlivé vůči umělým zásahům, jako je rybolov a vysazování. Je proto vhodné zdůraznit, že toky na území NP Šumava je vhodné i nadále chránit před neuváženým

hospodařením s cílem pstruhy lovit nebo dokonce zabíjet a úbytek doplňovat vysazováním uměle odchovaných jedinců bez schopnosti adaptace.

Pro zlepšení našich znalostí o vztahu mezi početností a růstem by bylo vhodné rozšířit pozorování o další populace, které žijí v energeticky méně náročném prostředí, než jsou teplotně extrémní pramenné oblasti Vydry a Křemelné. Jinými slovy, bylo by vhodné sledovat vztah v různých nadmořských výškách a odlišných teplotních zónách. Vhodné populace pro tento výzkum lze nalézt nejen v rozsáhlém šumavském povodí řeky Vltavy, ale také v jejích menších přítocích jako je Volyňka a Blanice a v dalších tocích v České republice, nacházejících se v nižších nadmořských výškách.



## 5. Literatura

AARESTRUP, K., et al. Movement and mortality of stocked brown trout in a stream. *Journal of Fish Biology*. 2005, **66**, s. 721–728.

ALTUKHOV, Y.P.; SALMENKOVA, E.A.; OMELCHENKO, V.T. *Salmonid Fishes*. Osney Mead, Oxford OX2 0EL : Blackwell Science, 2000. 354 s.

ALVAREZ, D. et NICIEZA, A. G. 2003. Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology*. 2003 **63**, 1565-1577

ALVORD, W. Validity of age determination from scales of brown trout, rainbow trout and brook trout. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1954, **83**, s. 91-103.

AYMES, J.C., et al. Occurrence and variation of egg cannibalism in brown trout *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften*. 2010, **97**, s. 4359.

BARAS, E., et al. Feeding in darkness alleviates density-dependent growth of juvenile vundu catfish *Heterobranchus longifilis* (Claridae). *Aquatic Living Resources*. 1998, **11**, s. 335–340.

BASSLER, B.L.; GREENBERG, E.P.; STEVENS, A.M. Cross-species induction of luminescence in the quorum-sensing bacterium *Vibrio harveyi*. *The Journal of Bacteriology*. 1997, **179**, s. 4043–4045.

BEGON, M.; HAPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. *Ecology: individuals, populations and communities, 2nd*. Boston: Blackwell Science, 1990. 652 s.

BERTRAM, B.C.R. Lion population regulation. *East Afr. Wildl.J.* 1973, **11**, s. 215–225

BERVETON, R.J.H.; HOLT, S.J. . On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations : Ministry of Agriculture, Fisheries and Food*. 1957, **19**

BOHLIN, T.; PETTERSSON, J. ; DEGERMAN, E. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology*. 2001, **70**, s. 112–121.

BOHLIN, T., et al. Density-dependent growth in brown trout: effects of introducing wild and hatchery fish. *Journal of Animal Ecology*. 2002, **71**, s. 683–692.

- BRÄNNÄS, E.; JONSSON, S.; BRÄNNÄS, K. Density-dependent effects of prior residence and behavioural strategy on growth of stocked brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Zool.* 2004, **82**, s. 1638–1646.
- BUDY, P., et al. Exploring the relative influence of biotic and abiotic environmental conditions on the abundance and distribution of exotic brown trout (*Salmo trutta*) in high mountain stream. *Ecology of Freshwater Fish.* 2008, **17**, s. 554-566.
- VAN BUSKIRK, J.; SMITH, D.C. Density-dependent population regulation in a salamander. *Ecology.* 1991, **72**, s. 1747–1756.
- BYSTRÖM, P.; GARCÍA-BERTHOUE, E. Density dependent growth and size specific competitive interactions in young fish. *Oikos.* 1999, **81**, s. 217–237.
- CARLSON, S.M.; LETCHER, B.H. Variation in brook and brown trout survival within and among seasons, species, and age classes. *Journal of Fish Biology.* 2003, **63**, s. 780–794.
- COWAN, J.H.; ROSE, K.A.; DEVRIES, D.R. Is density-dependent growth in young-of-the-year fishes a question of critical weight? *Fish Biology and Fisheries.* 2000, **10**, s. 61–89.
- CRISP, D.T. Trout and Salmon - Ecology, Conservation and Rehabilitation. Osney Mead, Oxford OX2 0EL : Blackwell Science, 2000. 212 s.
- ELLIOTT, M.J. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology.* 1976, **45**, s. 923-948.
- ELLIOTT, M.J. Numerical changes and population regulation in brown trout migratory trout (*Salmo trutta*) in a Lake District stream 1966 – 83. *Journal of Animal Ecology.* 1984, **53**, s. 327 – 350.
- ELLIOTT, M.J. The natural regulation of numbers and growth in contrasting populations of brown trout, *Salmo trutta*, in two Lake District streams. *Freshwater Biology.* 1989, **21**, s. 7-19.
- ELLIOTT, M.J. Mechanism responsible for population regulation in young migratory trout (*Salmo trutta*). Fish growth and size variation. *Journal of Animal Ecology.* 1990, **59**, s. 803- 818.
- ELLIOTT, M.J. Quantitative Ecology and the Brown Trout. Oxford : Oxford University Press, 1994. 361 s.

- ELLIOTT, M.J.; HURLEY, M.A.; FRYER, R.J. A New, Improved Growth Model for Brown Trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology*. 1995, **9**, s. 290-298.
- FANGLIANG HE; DUNCAN, R.P. . Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*. 2000, **88**, s. 676–688.
- FAUSCH, K.D.; WEBER, E.D. Interactions between hatchery and wild salmonids in streams: differences in biology and evidence for competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2003, **60**, s. 1018-1036.
- FLEGR, J. Two Distinct Types of Natural Selection in Turbidostat-like and Chemostat-like Ecosystems. *J. theor. Biol.* 1997, **188**, s. 121-126.
- FRETWELL, S.D. *Populations in a seasonal environment*. Princeton: Princeton University Press, 1972. 221 s.
- GRANT, J.W.A. Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford University Press, 1997. Territoriality, s. 81-103.
- GRIFFITHS, A.M. , et al. A case of isolation by distance and short-term temporal stability of population structure in brown trout (*Salmo trutta*) within the River Dart, south west England. *Evolutionary Applications*. 2009, **2**, s. 537–554.
- HANSKI, I.; GAGGIOTTI, O.E. . *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Burlington: Elsevier, 2004. 696 s.
- HANSKI, I.; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological J. of the Linnean Society*. 1991, **42**, s. 3-16.
- HARVEY, B.C. et al. Reduced Stream flow Lowers Dry-Season Growth of Rainbow Trout in a Small Stream. *Transactions of the American Fisheries Society*. 2006, **135**, s. 998–1005.
- Hydroekologický informační systém VÚV TGM* [online]. 2002 – 2011 [cit. 2011-06-11] Prohlížení dat – VODA Dostupné z WWW: <heis.vuv.cz>.
- HELLAWELL, J.M. . The problems of protracted check formation and the validity of the use of scales in age determination exemplified by two populations of dace *Leuciscus leuciscus* (L.). *Proceedings of the International Symposium*. 1974, s. 173–180.
- HELSER, T.E.; BRODZIAK, J.K.T. Impacts of density dependent growth and maturation on assessment advice to rebuild depleted US silver hake (*Merluccius bilinearis*) stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998, **55**, s. 882–892
- HORKÁ, P., et al. Validation of scale-age determination in European grayling (*Thymallus thymallus*) using tag-recapture analysis. *Journal of Fish Biology*. 2010, **77**, s. 153–161.

HUNTINGFORD, F.A. , et al. How juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., respond to falling water levels: experiments in an artificial stream. *Fisheries Management and Ecology*. 1999, **6**, s. 357-364

IVERSON, J.B. , et al. Long-term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cychlurainornata*): Human disturbance and density-dependent effects. *Biological Conservation*. 2006, **132**, s. 300-310.

JAROŠÍK, V. Růst a regulace populací. Praha : Academia, 2005. 170 s.

JENKINS, T.M., et al. Effect of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology*. 1999, **80**, s. 941–956.

JENSEN, A.J. . Growth of young migratory brown trout (*Salmo trutta*) correlated with water temperature in norwegian rivers. *Journal of Animal Ecology*. 1990, **59**, s. 603-614.

JENSEN, A.J.; FORSETH, T.; JOHNSEN, B. Latitudinal variation in growth of young brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Animal Ecology*. 2000, **69**, s. 1010 -1020.

JESCHKE, J.M.; TOLLRIAN, R. Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia*. 2000, **123**, s. 391–396.

JOHNSSON, J.I.; BOHLIN, T. Compensatory growth for free? A field experiment on brown trout, *Salmo trutta*. *Oikos*. 2005, **111**, s. 31–38.

JONSSON, B.; JONSSON, N. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Fish biology and fisheries*. 1993, **3**, s. 348-365.

JONSSON, B.; JONSSON, N.; HANSEN, L.P. Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon molts in a small Norwegian river. *Journal of Fish Biology*. 1998a, **52**, s. 638–650.

JONSSON, B.; JONSSON, N.; HANSEN, L.P. Relative role of density dependent and density independent survival in life cycle of atlantic salmon (*Salmo salar*) . *Journal of Animal Ecology*. 1998b, **67**, s. 751-762.

JONSSON, B., et al. Life-history traits of Brown Trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology*. 2001, **15**, s. 310–317.

KALLEBERG, H. Observation in stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*S.salar* and *S.Trutta*). *Report of the Institute of FreshwaterResearch*. 1958, **39**, s. 55 – 98.

KASPERSSONA, R.; HÖJESJÖA, J.; PEDERSEN, S. Effects of density on foraging success and aggression in age-structured groups of brown trout. *Animal Behaviour*. 2010, **79**, s. 709-715.

- KENWARD, M. G. & RODGER, J. H. Small Sample Inference for Fixed Effects from Restricted Maximum Likelihood. *Biometrics*, 1997, **53**: 983 - 997.
- KHEYRANDISH, A., et al. Age and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in six rivers of the southern part of Caspian basin. *Am. J. Anim. Vet. Sci.* 2010, **5**, s. 8-12.
- KIPLING, R. The use of the scales of the brown trout (*Salmo trutta* L.) for the back-calculation of growth. *Cons. Int. Explor. Mer.* 1962, **27**, s. 304-315.
- KLEMETSEN, A., et al. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish.* 2003, **12**, s. 1–59.
- KOHOUT, J.; KALOUS, L. Genetická diverzita pstruha obecného (*Salmo trutta*) na území Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, pomocí analýzy mikrosatelitů. Praha : Zpráva pro Výzkumný ústav vodohospodářský T.G. Masaryka v.v.i., 2008. 10 s.
- KRAUSE, J. The influence of food competition and predation risk on size-assortative shoaling in juvenile chub (*Leuciscus cephalus*). *Ethology*. 1994, **96**, s. 105–116.
- KRUSE, C.G.; HUBERT, W.A.; RAHEL, F.J. Single-pass electrofishing predicts trout abundance in mountain streams with sparse habitat. *North American Journal of Fisheries Management*. 1998, **18**, s. 940–946.
- LINDSTRÖM, J. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*. 1999, **14**, s. 343–348.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. Spatial and temporal variation in the influence of density dependence on growth of stream-living brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005, **62**, s. 1231–1242.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. Numerical changes in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*): uncovering the roles of density dependent and density-independent factors across space and time. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2007a, **64**, s. 1429–1447.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. Density-dependent growth in stream-living Brown Trout *Salmo trutta*. *Functional Ecology*. 2007b, **21**, s. 117–124.
- LOBÓN-CERVIÁ, J.; MORTENSEN, E. Population size in stream-living juveniles of lake-migratory brown trout *Salmo trutta* L.: the importance of stream discharge and temperature. *Ecology of Freshwater Fish.* 2005, **14**, s. 394–401.
- LOBÓN-CERVIÁ, J.; RINCÓN, A. Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *OIKOS*. 2004, **105**, s. 641-646.

- MACEINA, M.J.; SAMMONS, S.M. An evaluation of different structures to age freshwater fish from a northeastern US rivers. *Fisheries Management and Ecology*. 2006, **13**, s. 237–242.
- MCFADDEN, J.T.; ALEXANDER, G.R.; SCHETTER, F.J. Numerical changes and population regulation in brook trout (*Salvenius fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1967, **24**, s. 1425-1459.
- METCALFE, N.B. The effect of social status on life-history variation in juvenile salmon. *Canadian Journal of Zoology*. 1990, **68**, s. 2630 – 2636
- NORTHCOTE, T.G. Migratory strategies and production in freshwaterfishes. Oxford: Blackwell Scientific Publishers, 1978. 462 s.
- Národní park Šumava* [online]. c 2008 - 2011 [cit. 2011-06-11]. Klima- Národní park Šumava. Dostupné z WWW: <[www.npsumava.cz](http://www.npsumava.cz)>.
- Národní park Šumava* [online]. c 2008 - 2011 [cit. 2011-06-11]. Hydrologie- Národní park Šumava. Dostupné z WWW: <[www.npsumava.cz](http://www.npsumava.cz)>.
- Národní park Šumava* [online]. c 2008 - 2011 [cit. 2011-06-11]. Flóra - Národní park Šumava. Dostupné z WWW: <[www.npsumava.cz](http://www.npsumava.cz)>.
- Národní park Šumava* [online]. c 2008 - 2011 [cit. 2011-06-11]. Fauna- Národní park Šumava. Dostupné z WWW: <[www.npsumava.cz](http://www.npsumava.cz)>.
- OGLE, D. Back-Calculation of Fish Length from Scale Measurements. Minnesota, 2010. 15 s. Referát. University of Minnesota.
- OLIVA, O.; BARUŠ, V. Mihulovci a ryby 1. díl. Praha : Academia, 1995. 624 s.
- OLSSON, I.C.; GREENBERG, L.A. Partial migration in a landlocked brown trout population. *Journal of Fish Biology*. 2004, **65**, s. 106–121.
- PARRA, I., et al. Ontogenetic variation in density-dependent growth of brown trout through habitat competition. *Freshwater Biology*. 2011, **56**, s. 530-540.
- RICKER, W.E. . Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1954, **11**, s. 559 - 623.
- RICKER, W.E. ; FOERSTER, R.E. Computation of fish production. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 1948, **11**, s. 173-211.
- SASVÁRI, L. ; TÖRÖK, J. ; TÓTH, L. Density dependent effects between three competitive bird species. *Oecologia*. 1987, **72**, s. 127-130.
- SINCLAIR, A.E.G. The regulation of animal populations. In Ecological concepts. *British Ecological Society Symposium*. 1989, s. 197 – 241.

- STOLARSKI, J.T. Age and growth of Appalachian brook trout in relation to life-history and habitat features. Morgantown, 2007. 98 s. Diplomová práce. WEST VIRGINIA UNIVERSITY
- SOLOMON, D. J., TEMPLETON, R. G. Movements of brown trout in a chalk stream. *Journal of Fish Biology*. 1976, **9**, 411- 423.
- SUNDSTROM , L.F.; BOHLIN, T. ; JOHNSON, J.I. Density-dependent growth in hatchery-reared brown trout released into a natural stream. *Journal of Fish Biology*. 2004, **65**, s. 1385–1391.
- SYMONS, P.E.K. Behavioral adjustment of population density to available food by juvenile atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology*. 1971, **40**, s. 569–587.
- SYMONS, P.E.K.; HELAND, M. Stream habitat and behavioral interactions of under-yearling and yearling atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1978, **35**, s. 175 – 183.
- TAO, J. et al. *Mixed the SAS System Course Notes*. Cary, NC, USA: SAS Institute Inc, 2002
- TONN, W.M.; HOLOPAINEN, I.J.; PASZKOWSKI, C.A. Density dependent effects and the regulation of crucian carp populations in single-species ponds. *Ecology*. 1994, **75**, s. 824–834.
- VESELOVSKÝ, Z. Etologie : Biologie chování zvířat. Praha : Academia, 2008. 407 s.
- VINCENZI, S., et al. Detection of density-dependent growth at two spatial scales in marble trout (*Salmo marmoratus*) populations. *Ecology of Freshwater Fish*. 2010a, **19**, s. 338–347.
- VINCENZI, S., et al. Individual growth and its implications for the recruitment dynamics of stream-dwelling marble trout (*Salmo marmoratus*). *Ecology of Freshwater Fish*. 2010b, **19**, s. 477–486.
- VOLLESTAD, L.A.; OLSEN, A.M.; FORSETH, T. Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density-dependence?. *Journal of Fish Biology*. 2002, **61**, s. 1513–1527.
- WEISS, S.; SCHMUTZ, S. Performance of hatchery-reared brown trout and their effects on wild fish in two small Austria streams. *Performance of hatchery-reared brown trout and their effects on wild fish in two small Austria streams*. 1999, **128**, s. 302 – 316
- WOOTTON., R.J. Ecology of Teleost Fishes (2nd edition). Aberystwyth: Kluwer Academic Publishers, 1998. 386 s.



## 6. Fotografická příloha



foto 1 – lokalita Javoří potok 2



foto 2 – lokalita Rokytka (Rokytecká slat')





foto 3 – lokalita Švelský potok



foto 4 – lokalita Švelský potok





**foto 5 – lokalita Luzenský potok**



**foto 6 – lokalita Filipohuťský potok**





**foto 7 – lokalita Roklanský potok 1**



**foto 8 – lokalita Modravský potok**





**foto 9 – lokalita Křemelná 1**



**foto 10 – odlov pomocí přenosného elektrického agregátu**





**foto 11 – průběh značení ryb**



**foto 12 – vypouštění označeného jedince**