

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Katedra biologie ekosystémů

**Potrava vybraných druhů ryb v závislosti na jejich
ontogenetickém vývoji a environmentálních
faktorech**

Bakalářská práce

Anna Lachmanová

Vedoucí práce: prof. RNDr. Jan Kubečka CSc.

Konzultant: Mgr. Milan Říha, Ph.D.

České Budějovice 2013

Lachamnová A., 2013, Potrava vybraných druhů ryb v závislosti na jejich ontogenetickém vývoji a environmentálních faktorech. [Diet of selected fish species according to their ontogenetical state and environmental factors. Bc. Thesis, in Czech] – 54 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation

The main objective of presented thesis is an introduction to the problematic of ontogenetic shift in the diet of fish. The main aspect of this work is a change of the diet of selected fish species (*Abramis brama*, *Rutilus rutilus*, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*) during their ontogenetic development. In addition, the thesis addresses several other phenomena which have direct or indirect impact to ontogenetic diet shift. It includes especially changes in characteristics as manner of feeding, predation risk, intraspecific and interspecific competition or habitat use.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 24. 4. 2013

Podpis: Lachmanová Anna

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Milanu Říhovi za odborné vedení práce, za cenné rady a připomínky a trpělivost, s níž mě při této práci vedl. Stejný dík patří mému vedoucímu práce prof. RNDr. Janu Kubečkovi CSc.

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Cíl práce	2
2. Popis vybraných druhů	3
2.1 Plotice obecná	3
2.2 Cejn velký	4
2.3 Okoun říční	5
2.4 Ježdík obecný	6
3. Způsoby příjmu potravy	7
3.1 Particle feeding	7
3.2 Filtrovací krmení	8
4. Morfologické změny ústního aparátu	10
5. Převládající potrava u různých velikostních kategorií	11
5.1 Plotice obecná	12
5.2 Cejn velký	14
5.3 Okoun říční	15
5.4 Ježdík obecný	17
6. Změna potravního chování	18
6.1 Kompetice	18
6.2 Predace	21
6.3 Rozmístění ryb	24
7. Diskuze	27
8. Závěr	31
9. Seznam literatury	32

1. Úvod

Námi vybrané druhy ryb plotice obecná (*Rutilus rutilus*), cejn velký (*Abramis brama*), okoun říční (*Perca fluviatilis*) a ježdík obecný (*Gymnocephalus cernua*) patří k dominantním druhům našich i evropských stojatých vod (Winfield a Nelson 1991; Kottelat a Freyhof 2007). Plotice obecná a cejn velký představují zástupce čeledi kaprovitých (Cyprinidae) a okoun říční s ježdíkem obecným zastupují čeleď okounovitých (Percidae). Tyto druhy představují důležitou složku ichtyofauny a hrají velmi podstatnou roli v dynamice a vývoji celého vodního ekosystému.

Vzhledem k tomu, že tyto druhy ryb patří mezi hojné a tudíž dobře známé, existuje o nich velké množství publikací, které je popisují z nejrůznějších úhlů pohledu a zaměřují se na různé aspekty jejich života. I přesto ale zůstávají některé oblasti z jejich života, o kterých toho víme málo. Jednou z těchto málo prostudovaných složek je i změna potravy ryb v závislosti na jejich ontogenetickém vývoji.

Ontogenetické změny ve vybírání zdrojů potravy a ve výběru prostředí jsou často pozorovány u bezobratlých (Summers a kol. 1997; Plaistow a Siva 1999), savců (Adams 1996), plazů (Young 1989; Rocha 1998), obojživelníků (Dupre a Petranka 1985) a sladkovodních i mořských ryb (Osenberg a kol. 1988; Dahlgren a Eggleston 2000; Hjelm a kol. 2000). Většina ontogenetických změn je spojena nejen s morfologickými změnami během vývoje, zejména se jedná o zvětšení úst a zlepšení pohybové schopnosti (Wootton 1998), ale i se změnami biotických faktorů. Během života ryby se totiž zcela zásadně mění řada biotických faktorů, jako jsou dostupnost zdrojů, konkurenční interakce, změny ve využití stanovišť a riziko predace, které mohou ovlivnit právě přijímanou potravu (Werner a Gilliam 1984; Schmitt a Holbrook 1984). Samozřejmě dochází k interakci mezi těmito faktory a ryby jsou tudíž ovlivňovány několika uvedenými faktory najednou.

Hofer a Wieser (1987) navrhli, že základní vzorec specializovaných ontogenetických změn by mohl být pozorován u velmi mladých jedinců několika evropských kaprovitých ryb, kteří provádí přechod z krmení se na menším zooplanktonu ke krmení se na větším zooplanktonu. U řady druhů kaprovitých ryb ontogenetické změny potravy zahrnují přechod od krmení se na zooplanktonu, na krmení se na potravě neobsahující živočišné složky, jako jsou rostliny, detritus a řasy (Prejs 1984; Johansson a Persson 1986). Tyto ontogenetické změny jsou pravděpodobně ústřední pro pochopení všeobecné distribuce a chování ryb (Werner a Gilliam 1984).

Úkolem této bakalářské práce je tedy pokusit se z dostupných pramenů zjistit, zda se změny v potravě během ontogenetického vývoje ryb u našich dominantních druhů ryb vyskytují a zda se dá u různých druhů ryb vysledovat nějaká podobnost s ohledem na tento jev. Zaměřím se tedy zejména na potravu vybraných druhů ryb v různých věkových kategoriích, ale i na další okolnosti, které mohou mít na tento jev vliv. Jedná se zejména o různé způsoby vyhledávání kořisti, využívání různých habitatů (sezónní i denní rytmy) nebo změnu potravního chování v závislosti na hladině predačního risku.

1.1 Cíl práce

Cílem této práce je seznámit čtenáře s problematikou ontogenetického posunu ve stravě ryb. První část si klade za cíl vyhodnotit na základě inventarizace dostupné literatury převládající potravu u různých velikostních kategorií některých z našich běžných druhů ryb. Další část má za cíl z těchto údajů zjistit, zda se ontogenetický potravní posun objevuje u zvolených druhů ryb, případně v jaké části ontogenetického vývoje. V poslední části se práce zabývá různými okolnostmi, které mohou změny v potravě během života ryby vyvolat, případně faktory, které by mohly ontogenetické změny v potravě ovlivňovat. Jedná se zejména o změny potravního chování v závislosti na způsobu vyhledávání a přijímání potravy, využívání různých habitatů, ať už s denními či sezónními rytmy nebo na různé míře predačního risku.

2. Popis vybraných druhů

2.1 Plotice obecná

Plotice obecná je typický představitel kaprovitých ryb (Lusk a kol. 1992), patří do řádu máloostní (Cypriniformes) a čeledi kaprovití (Cyprinidae) (Winfield a Nelson 1991). Patří k nejrozšířenějším a nejpočetnějším druhům ryb (Jamet a kol. 1990; Lusk a kol. 1992; Terofal 1997; Vašek a Kubečka 2004; Dungel a Řehák 2011), dominuje společenství ryb v mnoha jezerech ve střední Evropě (Okun a Mehner 2005). S ploticí se setkáváme téměř ve všech vodách, s výjimkou horských a podhorských potoků (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b). Nejlepší podmínky nachází plotice obecná v pomalu tekoucích či stojatých vodách různého typu (Lusk a kol. 1992; Vašek a Kubečka 2004), často zarostlých rostlinnou vegetací (Terofal 1997; Kottelat a Freyhof 2007). Hojná je i ve stanovištích bohatých na živiny (Prejs 1976; Prejs a Jackowska 1978; Eie a Borgström 1981; Lusk a kol. 1992; Vašek a Kubečka 2004). Žije v početných hejnech (Lusk a kol. 1992; Terofal 1997). Plotice je nejvíce aktivní za denního světla (Prejs 1978; Persson 1982, 1983b; Jamet a kol. 1990). Je všežravá, živí se zooplanktonem, zoobentosem, detritem, epifyty a makrofyty (Niederholzer a Hofer 1980; Eie a Borgström 1981; Brabrand 1985; Rask 1989; Horppila 1994). Při pasení se plotice pohybuje v hlubokých oblastech nebo horizontálně mezi příbřežní a pelagickou oblastí, kde je často pozorována (Bohl 1980; Hölker a kol. 2002; Jacobsen a kol. 2004). Podle dostupnosti kořisti v jednotlivých habitatech se dospělé plotice někdy živí převážně na makrofytech nebo vláknitých řasách (Hellowell 1971, 1972; Mann 1973, 1974; Prejs a Jackowska 1978; Persson 1983b; Persson a kol. 1991). Bylo prokázáno, že plotice konzumují makrofyta vizuálně za vysoké světelné intenzity, ale jsou schopny přejít na hmatovou detekci potravy při zhoršených světelných podmínkách (Lammens a kol. 1987; Diehl 1988). Ovšem v místech, kde je dostatek zvířecí kořisti, však preferují tuto kořist, zvláště se zaměřují na hlemýžďe, zooplankton a slávky (Hartley 1947; Prejs 1973, 1976; Lammens a kol. 1987; Ponton a Gerdeaux 1988; Rask 1989). Dle některých pramenů je plotice pravděpodobně jedna z nejúčinnějších pojídačů měkkýšů mezi evropskými kaprovitými rybami (Prejs 1976; Rask 1989).

Tělo je protáhlé, ze stran zploštělé se středně vyklenutým hřbetem (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b). Hlava je poměrně velká, ústa mají koncové postavení (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Dungel a Řehák 2011). Dosahuje velikosti až 50 cm (Terofal 1997;

Kottelat a Freyhof 2007; Dungel a Řehák 2011) s hmotností až 2 kg (Lusk a kol. 1992), nejčastěji však má do 30 cm a váží 250 – 300 g (Baruš a kol. 1995b). Dožívá se až 13 let (Kottelat a Freyhof 2007). Plotice se vyskytuje na území celé Evropy na sever od Pyrenejí a Alp (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997; Horppila a kol. 1999; Kottelat a Freyhof 2007). Na východě končí její výskyt v povodí řeky Leny (Baruš a kol. 1995b).

2.2 Cejn velký

Stejně jako plotice i cejn velký se řadí do řádu máloostní (Cypriniformes) a čeledi kaprovití (Cyprinidae) (Winfield a Nelson 1991). Spolu s ploticí patří mezi nejčastěji se vyskytující evropské kaprovité ryby (Persson a Brönmark 2002; Vašek a Kubečka 2004), u nás lze jeho výskyt označit za velmi hojný (Lusk a kol. 1992). Ač preferuje pomalu tekoucí a stojaté vody s bahnitým dnem (Kokeš a Gajdůšek 1978; Vašek a Kubečka 2004; Dungel a Řehák 2011), jeho výskyt pokrývá velkou škálu vodních habitatů. Najdeme ho v jezerech, dolních tocích velkých a středních řek – cejnové pásmo, brakických ústí, tůních, ve slepých ramenech řek, je hojný i v údolních nádržích (Martyniak a kol. 1987; Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007). Nejčastěji se však vyskytuje v eutrofních vodách (Baruš a kol. 1995b; Olin a kol. 2002; Vašek a Kubečka 2004; Dungel a Řehák 2011). Žije v hejnech (Lusk a kol. 1992; Kottelat a Freyhof 2007), mladí jedinci žijí v malých hejnech v pobřežní zóně, v dospělosti se zdržují spíše v hlubokých vodách (Terofal 1997).

Strava cejna se podobá stravě plotice, s výjimkou, že cejn je výrazněji bentofágní ve velké velikosti (> 30 cm) a je schopen proniknout do sedimentu do větší hloubky než plotice (Winfield a kol. 1983; Lammens 1985b). Cejn je specializovaný pro krmení se na larvách dvoukřídlého hmyzu v sedimentech nebo na organismech spojených se sedimenty (Laskar 1948; Kennedy a Fitzmaurice 1968; Fanget 1972; Tatrai 1980; Brabrand 1984; Lammens 1984; Löffler 1984; Granado-Lorencio a Garcia-Novo 1986; Lammens a kol. 1987).

Má vysoké, ze stran silně zploštělé tělo (Winfield a Nelson 1991; Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997), relativně malou hlavu (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997) a značně vysunovatelná ústa polospodního postavení, která mu umožňují sběr potravy ze dna (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007). Růst cejna velkého je v jednotlivých tocích a nádržích velmi variabilní v závislosti na množství potravy a délce vegetačního období (Lusk a kol. 1992). Bubeníček (1898) uvádí, že rozměry cejna mohou být až 80 cm a 7 kg, Dyk (1956) udává obvyklou délku 30 - 40 cm a

hmotnost 1 - 2 kg. Dožívá se věku 15 - 20 let (Lusk a kol. 1992; Kottelat a Freyhof 2007; Dungel a Řehák 2011).

Vyskytuje se po celé Evropě, s výjimkou Pyrenejského a Apeninského poloostrova, Balkánu a severní části Skotska a Skandinávie. Kromě nejsevernějších oblastí se vyskytuje i v západní části Asie (Lusk a kol. 1992; Kottelat a Freyhof 2007). Neždrží se jen ve sladkých vodách, vyskytuje se i v Kaspickém moři a Aralském jezeře (Winfield a Nelson 1991).

2.3 Okoun říční

Okoun říční patří do řádu ostnoploutví (Perciformes) a čeledi okounovití (Percidae). Jedná se o velmi hojnou rybu (Thorpe 1977; Lusk a kol. 1992; Dungel a Řehák 2011). Spolu s jedním nebo dvěma dalšími druhy ryb okoun dominuje společenství ryb v mnoha evropských jezerech (Dörner a kol. 2003; Okun a Mehner 2005). Obývá velmi široký rozsah stanovišť. Najdeme ho v tekoucích vodách od lipanového až po cejnové pásmo, v tůních, jezerech, údolních nádržích (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007; Dungel a Řehák 2011), v místech s bohatou vodní vegetací (Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997; Dungel a Řehák 2011) a na místech s pevným kamenitým dnem (Terofal 1997). Okouni tvoří početná, délkově a věkově rozvrstvená hejna jedinců, která se za soumraku rozpadají a za svítání opět formují (Hergenrader a Hasler 1966; Siegmund a Wolff 1973; Dungel a Řehák 2011). Okoun je vizuálně orientovaný aktivní dravec (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Jacobsen a kol. 2002; Schleuter a Eckmann 2006, 2008; Lorenzoni a kol. 2007). Jako vizuálně orientovanému dravci se mu daří nejlépe v dobře osvětlených mesotrofních podmínkách. Jeho účinnost v hledání potravy je značně snížena v kalné vodě nebo ve špatně osvětlených podmínkách (Diehl 1988; Radke a Gaupisch 2005; Schleuter a Eckmann 2006). Okouni jsou více aktivní za soumraku a v průběhu dne a pasou se hlavně mezi makrofyty a v hrubém podkladu (Fullerton a Lamberti 2006; Schleuter a Eckmann 2006). Je všeobecně známo, že okouni vykazují sezónní změny v jejich složení stravy (Craig 1978). V zimě se krmí především na pakomárech čeledi Chaoboridae, zatímco pakomáři čeledi Chironomidae a ryby tvoří podstatnou část stravy v létě (Sharma a Borgstrøm 2008).

Typickým rozpoznávacím znakem okouna jsou jeho 2 hřbetní ploutve, které jsou od sebe viditelně oddělené (Kottelat a Freyhof 2007). Na bocích těla má 5 – 9 tmavých pruhů, obvykle ve tvaru písmene ypsilon (Y) (Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007; Dungel a Řehák 2011). Okoun se dožívá až 20 let (Lusk a kol. 1992; Kottelat a Freyhof 2007;

Dungel a Řehák 2011). Dorůstá průměrně do délky 10 - 25 cm (Baruš a kol. 1995b; Dungel a Řehák 2011), ale může mít i přes 50 cm (Lusk a kol. 1992; Dungel a Řehák 2011). Jeho běžná hmotnost v dospělosti se pohybuje mezi 250 až 500 g (Baruš a kol. 1995b; Dungel a Řehák 2011).

Vyskytuje se po celé Evropě, kromě Skotska, Norska a poloostrovů na jihu Evropy, vyskytuje se i v severní části Asie (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007). Vplouvá i do brakické vody zejména v pobřežních oblastech Baltského moře (Thorpe 1977). Byl introdukován i v Austrálii a v jižní Africe (Kottelat a Freyhof 2007).

2.4 Ježdík obecný

Ježdík obecný patří do řádu ostnoploutví (Perciformes) a čeledi okounovití (Percidae), stejně jako okoun. Jedná se o limnofilní druh žijící v hejnech u dna (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997; Dungel a Řehák 2011). Preferuje dolní toky řek, přehrady a průtočné rybníky (Kangur a kol. 2003; Kottelat a Freyhof 2007; Dungel a Řehák 2011), nejlépe s písčítým dnem (Hrabě a kol. 1973; Lusk a kol. 1992). Velice dobře se mu vede ve vodách eutrofizovaných (Terofal 1997; Kottelat a Freyhof 2007; Tarvainen a kol. 2008), je však dost náročný na obsah kyslíku ve vodě (Lusk a kol. 1992; Dungel a Řehák 2011). Vydrží i mírnou salinitu před ústími řek (Vasnevov 1949; Žukov 1965; Kirillov 1972), což dokládá i fakt, že se vyskytuje i v brakických jezerech se salinitou až 10 - 12‰ (Kottelat a Freyhof 2007). Vyhýbá se naopak proudům v řece (Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997; Dungel a Řehák 2011) a místům s vegetací (Lusk a kol. 1992; Kottelat a Freyhof 2007). Dominantní složkou potravy ježdíka jsou bentičtí bezobratlí (Ogle a kol. 1995; Kangur a kol. 1999, 2003). Ve vodách může ježdík způsobit snížení hojnosti bentických bezobratlých, a proto může vytlačit jinou početnou populaci bentofágních ryb (Bergman 1991). Nejdůležitější potravou u ježdíků jsou larvy a kukly pakomárovitých (Perga a Gerdeaux 2005; Schleuter a Eckmann 2008), dále střechatky (Megaloptera) a blešivci (Gammaridea) (Lorenzoni a kol. 2007; Tarvainen a kol. 2008).

Má velké, dobře vyvinuté oči (Kottelat a Freyhof 2007). V oku má tzv. tapetum lucidum, jedná se o reflexní materiál, který se nachází v dorsálních dvou třetinách pigmentového epitelu sítnice (Ali a kol. 1977; Kottelat a Freyhof 2007). Přítomnost tapeta lucida zlepšuje vidění za špatných světelných podmínek, a tak z ježdíka činí účinného dravce v noci a také v eutrofních vodách (Ali a kol. 1977; Collette a kol. 1977; Janssen 1997; Kottelat a Freyhof 2007). Na hřbetě a bocích těla má nepravidelné hnědošedé až černošedé

skvrny (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007). Jeho hřbetní ploutve spolu splývají (Terofal 1997). Běžně dorůstá délky 15 cm (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995b; Terofal 1997; Dungel a Řehák 2011) a dosahuje hmotnosti mezi 50 – 100 g (Baruš a kol. 1995b; Dungel a Řehák 2011). Dožívá se v průměru 6 let (Baruš a kol. 1995b). Nejvyšší věk zaznamenali v bývalém SSSR, a to 10 - 11 roků (Vasnev 1949, Kolomin 1977).

Obývá celou Evropu až po řeku Kolymu s výjimkou nejsevernějších oblastí, Pyrenejského, Balkánského a Apeninského poloostrova (Lusk a kol. 1992) a severní části Asie (Baruš a kol. 1995b; Kottelat a Freyhof 2007). Byl zavlečen do severní Ameriky (Kottelat a Freyhof 2007; Tarvainen a kol. 2008).

3. Způsoby příjmu potravy

Pro ontogenetické změny v potravě ryb není důležitá jen samotná potrava a její jednotlivé položky, ale také samotný způsob přijímání této potravy. Vizualní detekce kořisti je typická pro tzv. particle feeding, tj. ryby útočí na jednotlivou kořist, kterou vizuálně vybraly z vodního sloupce (Lazzaro 1987). Termín particle feeding nemá v češtině odpovídající pojmenování, proto se budu ve své práci držet tohoto termínu. Vizualní detekce naopak není nezbytná pro získávání potravy pomocí filtrovacího krmení, tj. ryby při plavání nasávají svoji kořist spolu s velkým množstvím vody, která obsahuje více druhů položek kořisti (Lazzaro 1987; Lammens a Hoogenboezem 1991). Obecně se uvádí, že některé druhy ryb mohou přepínat mezi těmito dvěma způsoby příjmu potravy v závislosti na velikosti kořisti a její hustotě. K particle feeding dochází i za nízké hustoty potravy, když velikost kořisti dosahuje poměrně velkých rozměrů, zatímco filtrovací krmení nastane, pokud je kořist malá a je dostupná ve velkém množství (Vašek a Kubečka 2004).

3.1 Particle feeding

Ryby zjistí kořist individuálně, přibližují se a napadnou ji pomocí rychlého sání. Pro malé ryby (< 15 cm) je particle feeding nejúčinnějším způsobem krmení na přírodních hustotách zooplanktonu (Lammens a Hoogenboezem 1991). Tento typ krmení využívá zejména okoun, který, na rozdíl od kaprovitých ryb a ježdíka, není schopen provádět filtrační krmení (Winfield a Nelson 1991). Kaprovité ryby jsou mnohem méně vybíravé ve své potravě během roku a jsou tak méně efektivní v particle feeding (Bohl 1982; Densen 1985). Janssen (1976, 1978) rozlišuje dvě další speciální formy particle feeding, tzv. darting a

polykání. Darting, stejně jako particle feeding, nemá odpovídající ekvivalent v českém jazyce, a proto budu ve své práci používat tento anglický termín. Při tomto způsobu příjmu potravy ryba začne nasávat vodu při plavání ke kořisti, čímž se minimalizuje tlak vody ve směru pohybu a předchází se tak úhybným manévřům kořisti (Winfield a Nelson 1991). Darting je výrazně velikostně selektivní, neboť několik velikostních tříd zooplanktonu se nasává současně (Janssen 1976; Hoogenboezem nepublikováno). Polykání (Gulping) je více či méně přechodný typ mezi particle feeding a filtrovacím krmením (Winfield a Nelson 1991). V tomto případě ryba plave pomalu s otevřenými ústy zejména v oblastech s vyššími hustotami planktonu a kořist je pomalu nasávána z širší oblasti než je tomu u dartingu (Janssen 1976; Sibbing 1988; Wootton 1998). Tyto fáze nasávání potravy se střídají s krátkými pauzami (Winfield a Nelson 1991). Většina cejnů používá tento režim krmení. Rozdíl mezi polykáním a filtrovacím krmením je poněkud arbitrární a přechod je velmi pozvolný v gradientu od světla do tmy, protože jak již bylo uvedeno výše, particle feeding je omezen světelnými podmínkami ve vodě, zatímco k filtračnímu krmení může úspěšně docházet i za tmy, protože vizuální detekce kořisti při tomto typu krmení není nezbytná (Winfield a Nelson 1991).

3.2 Filtrovací krmení

Pomalou plovoucí nebo stacionární ryby využívají dlouhou sérii sání k příjmu potravy, kterou filtrují přes žaberní síto (Urbie-Zamora 1975; Holanov a Tash 1978; Drenner a kol 1982; Lammens 1985a; Wootton 1998). Při tomto krmení se ryba nemusí řídit vizuálně, využívá velmi četné chuťové pohárky v dutině hltanu, kde se objeví kořist při polykání (Winfield a Nelson 1991).

V rámci kaprovitých je pravděpodobné, že všechny tyto režimy krmení jsou použity, ačkoliv většina druhů používá pouze jeden nebo dva (Winfield a Nelson 1991). Spínání žracích režimů (Holanov a Tash 1978; Crowder 1985, Gibson a Ezii 1985) a měnící se selektivita v rámci režimu krmení (Werner a Hall 1974; Galis a de Jong 1988) dává určitý důkaz, tzv. optimal foraging. Pojem optimal foraging by se do češtiny dal přeložit jako optimální příjem potravy. Ve své práci se budu raději držet anglického pojmu. Optimal foraging je tou nejlepší strategií pro každého jedince ohledně příjmu potravy (Pyke 1984). Ryby se snaží o co největší celkový energetický zisk z kořisti (Pyke 1984). Jedinci přijímají tu potravu, která je pro ně energeticky výhodná, je lehce dostupná, což znamená menší investici do shánění potravy. Také to souvisí s velikostí přijímané potravy. Jedinci si

nevybírají vždy tu největší kořist, kterou mohou zvládnout, protože berou v úvahu i čas, který stráví nad jejím zpracováním (Pyke 1984).

Přechod z particle feeding na filtrovací krmení byl pozorován u několika zooplanktivorních druhů ryb (O'Connell 1972; Jansen 1976; Holanov a Tash 1978; Crowder a Binkowski 1983; Crowder 1985; Gibson a Ezzi 1985; Lazzaro 1987; Ehlinger 1989; Sibbing 1991) a bylo zjištěno, že je určen velikostí ryby, hustotou a distribucí velikosti kořisti a světelnými podmínkami (Hoogenboezem a kol. 1992). Většina kaprovitých ryb (plotice, cejn) se může krmit v různých režimech a snadno mezi těmito režimy přepínat a mohou se také živit na pelagické i bentické kořisti (Winfield a Nelson 1991). Selektivita a změna režimu krmení je ve vztahu k velikosti ryb a k hustotě a velikostnímu složení zooplanktonu (Lammens 1985a; Lammens a kol. 1987).

Při krmení cejna byly pozorovány dva režimy příjmu potravy: particle feeding i filtrovací krmení (Jansen 1976; Lammens 1985a; Lammens a Hoogenboezem 1991). U velkých cejnů bylo particle feeding pozorováno pouze při krmení na velké a viditelné perloočce *Daphnia pulex*, která se vyskytovala v nízkých hustotách (Hoogenboezem a kol. 1992). V situacích, kdy je k dispozici jen malá kořist, cejn přijímá potravu filtrací vody (Lammens 1985b; Hoogenboezem a kol. 1990, 1991). Při výběru své stravy cejn ještě zvažuje místo, kde svoji kořist shání, tj. bentická nebo pelagická potrava a její velikost (Lammens a Hoogenboezem 1991). Volba je pravděpodobně určována na základě některých optimalistických principů, z nichž jsou energetická omezení nejdůležitější (Pyke 1984), ačkoli vliv přítomnosti dravců se může projevit také (Werner a Hall 1988).

Evropští kaprovití vykazují širokou potravní škálu a režimy příjmu potravy a mají specializované zástupce jako zooplanktivorní, benthivorní a piscivorní (Winfield a Nelson 1991). Ve své práci tyto pojmy používám docela hojně, tak považuji za důležité vysvětlit jejich význam, aby bylo jasné, co tyto pojmy znamenají.

Jako zooplanktivorní druhy jsou označovány takové druhy, které se živí po celý život hlavně planktonními organismy (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a).

Bentofágní druhy preferují ve své stravě především organismy dna (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a). Mezi nejdůležitější složku potravy u bentofágních druhů ryb patří larvy pakomárů čeledi Chironomidae (Winfield a Nelson 1991; Lusk a kol. 1992). V závislosti na velikosti, druhu a povaze sedimentu jsou larvy pakomárů zahrabány od několika milimetrů po několik centimetrů hluboko v sedimentu (Winkel 1987). Krmení ryb na nich proto vyžaduje specializovaný mechanismus rytí a prosévání, který je dokáže oddělit od usazenin

(Freyer 1957; Matthes 1963; Hyslop 1982; Robotham 1982; Lammens a kol. 1987). Malé ryby mohou rýt jen do hloubky 2 centimetrů (Winfield a Nelson 1991). Velké ryby mohou rýt velmi hluboko a dostat se na největší pakomárovité (Suietov 1939).

Piscivorní jsou druhy dravé, jejich kořisti jsou tedy různě velké ryby. Dravci představují významnou složku ichtyofauny a přispívají ke snížení početnosti přemnožených druhů ryb (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a). Piscivorní druhy jsou poslední položkou potravního řetězce ve vodních habitatech (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a).

4. Morfologické změny ústního aparátu

Morfologické změny ústního aparátu v průběhu ontogeneze jedince jsou velice důležité. Velikost ústního otvoru, jeho šířka či rozeklanost napovídají poměrně mnoho o velikosti kořisti, kterou se určité druhy ryb živí (Lusk a kol. 1992). Juvenilní jedinci mají malý ústní aparát i veškeré části zažívacího traktu, což jim neumožňuje úspěšně žrát velkou kořist. Velikost ústního aparátu i ostatních částí zažívacího traktu se zvětšuje s rostoucím tělem ryby, a jak ryby rostou, mohou úspěšně přijímat čím dál větší kořist (Wootton 1998).

Režim krmení úzce souvisí se strukturou žaberního síta (Magnuson a Heitz 1971; Matthes 1963). U kaprovitých ryb žaberní síto tvoří branchiální oblouky s vnějšími a vnitřními řádky žaber (Winfield a Nelson 1991). Šířka ok branchiálního síta je proměnná v čase (Boyd 1976). V průběhu jednoho pohybu při polykání nezůstává vzdálenost mezi oblouky konstantní, je také odlišná pro tři po sobě následující šterbiny (Winfield a Nelson 1991). Počet, délka, šířka a tvar hřebínků žaber je velice variabilní mezi kostnatými rybami (Zander 1906). Kaprovití mají obvykle krátké hřebínky (Zander 1906). Pouze hřebínky vnějších řad žaber jsou opatřeny svaly a zapadají do příčných kanálů protilehlých žaberních oblouků (Winfield a Nelson 1991). Pohyblivé hřebínky sníží průměr kanálu, když ryba žere malé planktonní organismy (Hoogenboezem a kol. 1990). Cejn má úzké vzdálenosti mezi hřebínky žaber (Winfield a Nelson 1991). Zbytky kořisti v žaberním síti cejna se nacházejí v příčných kanálcích vytvořených mezi po sobě jdoucími hřebínky každého žaberního oblouku (Winfield a Nelson 1991). Větší perloočky jsou zachycené v těchto kanálech, druhy výrazně menší, než je průměr kanálu, jsou pravděpodobně zachyceny pohyblivými hřebínky žaber (Winfield a Nelson 1991).

Specializace na určitý typ potravy vedla u jednotlivých druhů ryb i k přizpůsobení úst (Lusk a kol. 1992, Baruš a kol. 1995a). U kaprovitých nejsou pravé zuby přítomny a jejich

funkce nahrazují tzv. zuby požerákové, které vznikají přeměnou pátého žaberního oblouku (Lusk a kol. 1992, Baruš a kol. 1995a). Požerákové zuby pomáhají polykání, posunu potravy dál do jícnu a usnadňují požití tvrdé kořisti (měkkýši, členovci, rostlinný materiál), což se uplatní zejména u plotice, u které se tato kořist často vyskytuje (Zheltenkova 1949).

Významné zlepšení příjmu potravy u moderních druhů kostnatých ryb představuje také vývoj prodloužených vysunovatelných úst (Wootton 1998). Uspořádání čelistních kostí, šlach a svalů dovoluje rybám vystřelit čelist vpřed a zvětšit průměr ústní dutiny, tím v ústech vzniká podtlak a urychlí se požití potravy (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a). Vytažení čelistí může zvýšit vzdálenost, ze které je ryba schopna vtáhnout svoji kořist do úst (Motta 1984; Osse 1985). Schopnost vyčnívání čelistí může také představovat výhodu při chytání bentické kořisti nebo získávání jídla z jinak nepřístupných míst (Alexander 1967; Osse 1985). U velkých jedinců cejna jsou sací síla a jemnost sítky vhodné pro nejefektivnější žraní v nejhlubších vrstvách (Winfield a Nelson 1991). Malí jedinci cejna jsou méně efektivní než velcí jedinci. Velikost ok žaberního koše u malého cejna pravděpodobně brání snadnému průchodu částic sedimentů, protože dochází k ucpávání žaberního koše, což má za následek zpomalení filtrování hodnotnějších položek kořisti (Winfield a Nelson 1991). Plotice má nižší účinnost krmení na zahrabané kořisti pravděpodobně kvůli špatnému vysunutí horní čelisti a špatně vyvinutému žabernímu sítku (Winfield a Nelson 1991). Krmné experimenty s mladou ploticí (Diehl 1988) také ukázaly nízkou účinnost krmení ve srovnání s cejnem. Nízké preference plotice pro larvy pakomárů ve srovnání s cejnem dále potvrzují pozorované rozdíly v účinnosti krmení (Adámek a kol. 1985; Lammens a kol. 1987).

5. Převládající potrava u různých velikostních kategorií

Potrava ryb v různých velikostních kategoriích je často velice rozdílná. Tento fakt souvisí s mnoha faktory, zejména pak se zvyšující se energetickou potřebou, jak ryba roste, a také s množstvím přírodních faktorů, které ovlivňují dostupnost a rozmístění kořisti. Nepřetržitě kolísání potravních zdrojů ve většině přírodních vod souvisí s místními, sezónními a denními změnami, ryby se musí vyrovnávat s variabilním prostředím, s přechodem od pelagického k bentickému krmení, stěhovat se do jiných lokalit nebo jak již bylo uvedeno výše, přejít od particle feeding k filtrujícímu krmení (Winfield a Nelson 1991). Zejména zooplankton a pakomáři (čeleď Chironomidae) vykazují velkou proměnlivost výskytu (Willer 1924; Lundbeck 1926; Gliwicz 1967; Beattie a kol. 1979; Beattie 1982;

Densen a Vijverberg 1982; Lammens a kol. 1985; Cryer a kol. 1986; Winkel 1987), a taknutí ryby k přizpůsobení svého režimu krmení a přechodu z jednoho organismu na druhý (Werner a Hall 1979; Lammens a kol. 1985; Townsend a kol. 1986) s cílem zvýšit potravní ziskovost (Pyke 1984). Pro každý druh a v každé etapě ontogenetického vývoje je tento přepínač spojen s konkrétní účinností krmení pro jednotlivé organismy (Winfield a Nelson 1991).

Většina kaprovitých ryb se začne krmit několik dní po vylíhnutí, když jsou 7 - 8 milimetrů dlouhé (Hammer 1985; van Densen 1985; Jelonek 1986). Kořist je detekována vizuálně a uplatňuje se tedy particle feeding (Winfield a Nelson 1991). Vířníci, nauplie a řasy jsou hlavními druhy jejich potravy (Jelonek 1986; Mark a kol. 1987). V prvních týdnech ryby rychle přepnou na větší organismy (van Densen 1985). V prvním roce, po dosažení délky 5 centimetrů, mohou konzumovat veškerý zooplankton s výjimkou některých druhů buchanek, které unikají díky jejich rychlému únikovému chování (Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a; Persson a Brönmark 2002). V rámci jednoho druhu se mění velikost výběru ve vztahu k velikosti ryb a druhům potravy (Lammens a kol. 1987). Tyto rozdíly lze vysvětlit strategií příjmu potravy, která je spojena s velikostí ryb a velikostí ok branchiálního síta (Winfield a Nelson 1991).

5.1 Plotice obecná

Stravě plotice 0+ dominuje zooplankton, který sestává v ranných fázích vývoje hlavně z malých perlooček (*Alona* sp., *Bosmina* sp., *Daphnia* sp.) (Horppila 1999; Horppila a kol. 1999; Lewin a kol. 2004; Okun a Mehner 2005), ale v menší míře se mohou vyskytovat v potravě i nauplie buchanek (Cyclopoida) (Byström a García-Berthou 1999). V pozdním létě už mohou přecházet i na větší zooplanktonní korýše, např. *Daphia galeata* či *Leptodora kindtii* (Vašek a kol. 2006).

Jeden rok staré plotice (1+) ve své stravě preferují zooplankton (Persson 1983b; Horppila 1999; Radke a Eckmann 2001; Lewin a kol. 2004; Okun a Mehner 2005; Vašek a kol. 2006). Potrava zahrnuje převážně perloočky rodu *Daphnia* a *Bosmina*, jak bylo dokumentováno v eutrofním jezeře Vesijärvi v jižním Finsku v červenci roku 1991 a od května do srpna v letech 1994 - 1996 a také v eutrofním jezeře Müggelsee v Německu od dubna do října v roce 2000 (Horppila 1999; Horppila a kol. 1999; Okun a Mehner 2005), nauplie buchanek, které jsou doloženy ve studiích z malého jezera Abborrtjärn ve Švédsku od května do července roku 1996 a z eutrofního jezera Hiidenvesi v jihozápadním Finsku

v období od května do září roku 1999 (Byström a García-Berthou 1999; Uusitalo a kol. 2003). Na rozdíl od 0+ ryb se však v potravě 1+ plotic začínají objevovat různé druhy hmyzích larev. Například larvy vážek (Odonata) a jepic (Ephemeroptera) jsou jako nejhojnější potrava zdokumentovány v eutrofním jezeře Vesijärvi v jižním Finsku v červenci roku 1991 (Horppila 1999). V jezeře Müggelsee v Německu je tato kořist doplněna o plazivky (Harpactoida) (Lewin a kol. 2004). Dominantní bentickou kategorií potravin jsou larvy pakomárů z čeledi Chironomidae, pak následují další larvy hmyzu - jepice a chrostíci (Okun a Mehner 2005). Jedinci plotice ve věku 2 a 3 roky žerou zejména zooplankton tvořený perloočkami (*Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris* a *Chydorus sphaericus*) (Jamet a kol. 1990).

V kontrastu, strava starších jedinců je smíšená, v sestupném pořadí makrofyta, sediment a larvy pakomárů (Persson 1983b; Jamet a kol. 1990; Horppila 1999; Radke a Eckmann 2001). Procento zooplanktonu ve stravě plotic obvykle klesá a podíl bentosu a rostlinného materiálu se zvyšuje s rostoucí velikostí ryb (Prejs a Jakowska 1978; Brabrand 1985; Jamet a kol. 1990; Horppila 1994). Zooplankton téměř neexistuje v potravě největších plotic (Persson 1983b; Specziár a kol. 1998; Horppila 1999; Horppila a kol. 1999; Radke a Eckmann 2001). Dietě největší plotice dominují makrofyta (*Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Potamogeton berchtoldii*), detrit a zoobentos (Horppila 1999; Horppila a kol. 1999; Uusitalo a kol. 2003). Jak již bylo uvedeno v kapitole Popis vybraných druhů, plotice patří mezi významné konzumenty měkkýšů (Prejs 1976; Rask 1989). Měkkýši jsou spotřebováni zejména ploticemi většími než 190 milimetrů (Specziár a kol. 1998; Horppila 1999). Plotice, které během své ontogeneze přejdou na bentickou kořist nebo na měkkýše, dorůstají do větší velikosti než jedinci, kteří se živí v dospělosti jen makrofyty (Zheltenkova 1949; Baranova 1984; Kasyanov a kol. 1995). Například plotice ve vodní nádrži Římov žere zejména velké perloočky (*Daphnia galeata*, *Bosmina longispina*, *Leptodora kindti*), planktonní korýše, řasy a detrit, protože bentická strava se zde zpravidla nevyskytuje (Vašek a kol. 2003; Vašek a Kubečka 2004; Vašek a kol. 2008). Jedinci plotice zde dorůstají až do velikosti 300 milimetrů, což ale není tolik, kolik mohou plotice dorůstat za optimálních podmínek, jak bylo uvedeno v kapitole Popis vybraných druhů (Vašek a Kubečka 2004). Toto tvrzení je v souladu s Lyagina (1972) a Vøllestad (1985), kteří uvádějí, že vysoký podíl řas a detritu ve stravě plotic znamená nízkou dostupnost zvířecí kořisti a tudíž i menší vzrůst jedinců.

Plotice podstoupí posuny v dietě během své ontogeneze, od krmení se na zooplanktonu u larev, přes konzumaci zooplanktonu a bezobratlých u juvenilních jedinců až

k pojidání řas a rostlinného materiálu v dospělosti (Prejs 1973; Prejs a Jackowska 1978; Persson 1983b, 1988; Winfield a kol. 1983; Braband a kol. 1986; Rheinberg a kol. 1987; Ponton a Stroffek 1987; Weartherley 1987). Postupně také vykazují posun, aby se staly více pelagické z hlediska využívání jednotlivých stanovišť (Persson 1983b, 1988; Rheinberg a kol. 1987).

5.2 Cejn velký

Podle současných znalostí je cejn planktofágní v juvenilních stádiích (Volgin a Veršinin 1964; Lohniský 1965; Sokolov 1970). Zooplankton představuje dominantní složku potravy 0+ ryb (Vašek a kol. 2006). Mezi nejhojnější složky zooplanktonu patří klanonožci a perloočky (*Daphnia cucullata*, *Daphnia hyalina*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii*, *Chydorus sphaericus*, *Eudiaptomus gracilis* a *Mesocyclops leuckarti*) (Kokeš a Gajdůšek 1978). *Daphnia* a *Leptodora* jsou nejdůležitějšími položkami kořisti cejnů standardní délky v rozsahu 100 až 400 milimetrů, jak vyplývá ze studií provedených ve vodní nádrži Pierzchaly v Polsku v letech 1976 – 1978 a ve vodní nádrži Římov v květnu a srpnu v roce 1999 a v období od dubna do října v roce 2005 (Martyniak a kol. 1987; Vašek a kol. 2003; Vašek a Kubečka 2004; Vašek a kol. 2008, 2009). V eutrofním jezeře Finjasjön v jižním Švédsku se od srpna do září v letech 1992 – 1995 podíl bentického hmyzu v potravě zvyšoval s velikostí cejna z 10% u cejnů menších než 80 milimetrů až na 100% pro cejny větší než 200 milimetrů (Persson a Hansson 1998). Důležitost bentických perlooček v potravě mladistvých cejnů byla zaznamenána i jinými autory, jak již bylo zmíněno v kapitole o popisu druhů (Budzyńska a kol. 1956; Kogan 1958; Winfield a kol. 1983; Persson a Hansson 1998; Persson a Brönmark 2002). Ale jak již bylo uvedeno na případu plotice, bentická kořist není vždy dostupná a jedinci se musí přizpůsobit nabídce potravy, která je jim v daném místě k dispozici. Toto platí hodně v hlubokých teplotně stratifikovaných vodách.

Persson a Hansson (1998) a Persson a Brönmark (2002) uvádějí, že pelagická kořist výrazně přispěla ke stravě jen u nejmenší velikostní třídy (menší než 80 mm). Obě studie byly provedeny na eutrofním jezeře Finjasjön od srpna do září v letech 1992 – 1995. Cejn přejde na bentos v raném stádiu ontogenetického vývoje (Persson a Hansson 1998). Bentivorní kapacita se zvyšuje s rostoucí velikostí cejnů bez ohledu na to, zda bentická kořist je viditelná na povrchu sedimentu nebo zahrabaná v sedimentu (Persson a Brönmark 2002). Pravděpodobnost posunu stravy směrem k bentické kořisti by měla být nejvyšší u 200

a 300 mm velikostní třídy cejnů (Persson a Brönmark 2002). Velký cejn (větší než 300 milimetrů) se krmí výhradně larvami pakomárů (Persson a Hansson 1998; Persson a Brönmark 2002). Když je k dispozici relativně málo larev pakomárů, cejní v této velikosti často přepínají na zdroje zooplanktonní potravy, (Jegereva 1962; Platonova 1964; Chaberman 1968; Lammens 1982; Giles a kol. 1990). Věk, ve kterém cejn podstoupí ontogenetický posun stravy a začne se krmit hlavně na bentických organismech, je odlišný a záleží na životních podmínkách (Laskar 1949; Persson a Brönmark 2002).

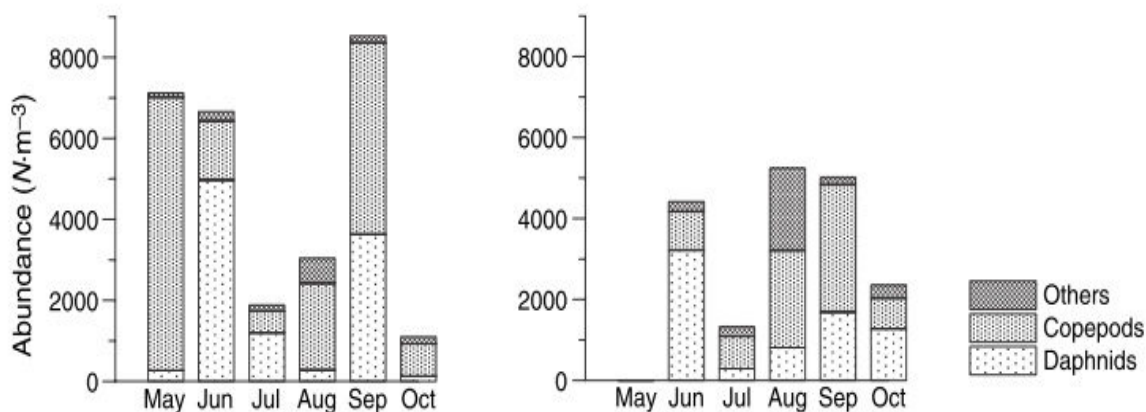
Cejní obvykle procházejí ontogenetickými posuny stravy a posuny přírodních stanovišť od krmení se na zooplanktonu v pelagických stanovištích na krmení se na bentických bezobratlých ukrytých v sedimentu (Persson a Brönmark 2002). Jednotlivci velikostně strukturovaných populací se obvykle živí postupně větší kořistí (Peters 1983; Werner a Gilliam 1984; Persson 1988; Persson a kol. 1998; Stein a kol. 1988). Se zvyšující se velikostí těla cejnů se pasení postupně rozšiřuje, aby zahrnovalo nejen zooplankton, ale také zbytky makrozoobentosu (Vašek a Kubečka 2004).

5.3 Okoun říční

Okoun říční se krmí na rybách a bezobratlých živočiších (Allen 1935; Popova a Sytina 1977; Thorpe 1977). Jak okouni rostou, mohou podstoupit dvě ontogenetické změny, nejprve od krmení se na zooplanktonu na krmení se na bentických bezobratlých a později z krmení se na bentických bezobratlých na krmení se rybami (Allen 1935; Parsons 1950; McCormack 1970; Clady 1974; Rask a Arvola 1985; Johansson a Persson 1986; Persson 1986; Rask 1986; Persson 1988; Hjelm a kol. 2000; Amundsen a kol. 2003), ale není možné přesně určit věk ani velikost, kdy nastávají tyto změny, a to z důvodu, že silně závisí na okolních podmínkách (Jacobsen a kol. 2002). Například jedinci větší než 15 centimetrů mohou konzumovat buď ryby nebo bentické bezobratlé (Craig 1978; Persson 1983a; Berg a kol. 1994). Okoun představuje pevné ontogenetické dietní posuny, ale v jednotlivých velikostních stádiích konzumuje širokou škálu kořisti (Johannsson a Persson 1986; Schleuter a Eckmann 2008).

Larvy okouna se živí převážně na zooplanktonu (Craig 1978; Guma'a 1978; Coles 1981; Persson 1987c; Treasurer 1988, 1990; Wang a Eckmann 1994; Byström a kol. 1998). Konzumace zooplanktonu u okouna silně závisí na složení komunity zooplanktonu (obr. 1) (Schleuter a Eckmann 2008). Schleuter a Eckmann (2008) provedli toto pozorování na

Bodamském jezeře (v jeho západní části) ve Švýcarsku ve vegetačním období v roce 2004. Z jejich výzkumu vyplývá, že v květnu, kdy je komunita zooplanktonu ovládána buchankami, stravě okouna také dominují buchanky. V červnu, kdy nejhojnější položku potravy tvoří perloočky, se okoun krmil převážně na perloočkách. Toto zjištění podporují i další autoři (Uusitalo a kol. 2003; Okun a Mehner 2005; Kratochvíl a kol. 2008, 2010).



Obr. 1: Hojnosti různých složek zooplanktonu na dvou studijních místech během vegetačního období v roce 2004. Mezi ostatní (Others) se řadí: *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* a *Bosmina* spp. Převzato z Schleuter D. a Eckmann R. (2008).

V rozsahu velikosti 21 - 80 milimetrů okoun loví různé bentické bezobratlé a má smíšenou stravu (Rezsú a Specziár 2006). Bentická strava okouna zahrnuje široké spektrum organismů, ale nejdůležitější kořisti jsou blešivci, kukly pakomárovitých (Schleuter a Eckmann 2008) a různonožci (Amphipoda) (Lewin a kol. 2004). V eutrofním jezeře Finjasjön v jižním Švédsku od srpna do září v letech 1992–1995 převládali ve stravě u 21 až 40 milimetrových okounů larvy pakomárů, u malého okouna (menší než 80 milimetrů) představuje zooplankton 78% a larvy pakomárovitých 22% jeho potravy (Persson a Hansson 1998). Okouni v 81 - 160 milimetrovém rozmezí velikosti se živí hlavně na různonožcích (Amphipoda) doplněných o vidlonožce dunajského (*Limnomysis benedeni*), jak bylo popsáno ve studii prováděné na jezeře Balaton v Maďarsku v letním období v letech 2002–2004 (Rezsú a Specziár 2006). Stravě okouna, pokud je kratší než 100 milimetrů, ve studii z roku 2004 prováděné na řece Warta, která vytéká z vodní nádrže Jeziorsko v Polsku, dominovali velcí bentičtí chrostíci (*Hydropsyche* sp.), později je nahradili pakomárovití (*Chironomidae*) a muchničkovití (*Simuliidae*) (Dukowska a kol. 2012).

Ryby 2+ konzumují rozmanitou škálu hmyzu – larvy různonožců a stejnonožců (Keast 1977). S menšími změnami v poměrech tato strava také charakterizuje ročníky 3+ a

4+ (Keast 1977). Jedinci větší než 160 milimetrů jsou hlavně piscivorní (Persson a Hansson 1998; Horppila a kol. 1999; Rezsú a Specziár 2006). V jejich stravě převládají 0+ ryby, ale často se ve stravě vyskytují i bentičtí bezobratlí (Dörner a kol. 2003). Dominantní bezobratlou kořistí v jezeře Ring v Dánsku jsou larvy a kukly pakomárů (Dörner a kol. 2003), v jezeře Opinicon v Kanadě jsou dominantní bezobratlou kořistí nymfy šídel a desetinožci (Decapoda) (Keast 1977). Dvoukřídli, bentičtí korýši a zooplankton jsou důležitou součástí stravy okouna v každém věku, i u starších vzorků piscivorních jedinců jsou stále pozorovány (Lorenzoni a kol. 2007). Prakticky všichni jedinci větší než 35 milimetrů žerou blešivce (*Gammarus fasciatus*), zatímco většina menších častěji vyhledává různonožce čeledi Hyalellidae (*Hyalella azteca*) (Keast 1977).

Ve stratifikovaných českých vodních nádržích je omezený podíl bentosu i nedostatek malých ryb, které okoun obvykle konzumuje, což může vést k převážně planktivorním jedincům okouna i v dospělosti, protože zooplankton je jediným hojným zdrojem potravy (Kubečka a kol. 1998). Pak může dojít k tomu, že jsou okouni planktonožraví až do smrti a nepřekročí délku těla 200 milimetrů (Hudecová 2000).

Někteří autoři uvádí, že ontogenetické posuny ve stravě okouna jsou pevné (Jamet a Lair 1991; Hjelm a kol. 2000; Rezsú a Specziár 2006), z této rešerše však vyplývá, že změny ve stravě jsou vratné, kdy okoun může pružně reagovat na měnící se základny kořisti.

5.4 Ježdík obecný

Na začátku ontogeneze se larvy ježdíka krmí na buchankách (Rezsú a Specziár 2006). Juvenilní ježdík se krmí převážně na perloočkách a klanonožcích (Ogle a kol. 1995; Tarvainen a kol. 2008). Během přechodné etapy, v rámci 11 až 30 milimetrového velikostního intervalu, byla strava doplněna o lasturnatky (Rezsú a Specziár 2006). Ježdík se přesune z konzumace zooplanktonu (hlavně klanonožci) na žraní pakomárovitých při 30 milimetrové velikosti (Ogle 1998; Popova a kol. 1998; Kangur a kol. 1999, 2000). Rezsú a Specziár (2006) uvádějí, že ježdík se začíná živit larvami pakomárovitých už od velikosti 10 milimetrů.

Ježdík o délce 45 milimetrů je typickou bentofágní rybou konzumující především larvy a kukly pakomárovitých (tvoří více než 95% hmotnosti potravin), z nichž mají nejvyšší četnost výskytu ve stravě ježdíka zejména pakomáři (*Chironomus* sp.) a střechatky (*Sialis* sp.), jak již bylo uvedeno v kapitole Popis vybraných druhů (Kangur a Kangur 1996; Kangur a kol. 1999, 2000). Dalšími významnými typy kořisti jsou jepice, hlavně jepice obecná

(*Ephemera vulgata*), a malí korýši, zejména beruška vodní (*Asellus aquaticus*) (Tarvainen a kol. 2008). Ježdík po přechodu na pakomárovité nevykazuje už žádné další podstatné změny ve stravě s rostoucí velikostí těla (Rezsú a Specziár 2006).

6. Změna potravního chování

Nejvýraznější změny potravního chování během ontogenetického vývoje byly zaznamenány u cejna menšího než 300 milimetrů, větší velikostní třídy plotice (100 – 120 milimetrů) a 120 - 150 milimetrů velkého okouna. Obecná tendence pro všechny tyto skupiny spočívá v rostoucím využívání bentických zdrojů, zejména bentického hmyzu (Persson a Hansson 1998), pokud je ovšem tento zdroj potravy k dispozici, jak již bylo vysvětleno v předchozí kapitole. Zvláště velké plotice (> 180 mm) změni svoji stravu ze zcela pelagické kořisti na zcela bentickou kořist. Změny potravního chování během ontogenetického vývoje ryb jsou ovlivňovány řadou faktorů. Jedním z mnoha faktorů je skutečnost, že velcí jednotlivci mohou být nuceni změnit svou stravu kvůli zvýšenému množství menších jedinců. Malí jedinci jsou obecně efektivnější spotřebitelé menší kořisti (zooplankton), zatímco u odrostlých jedinců je nutností přejít na stále větší kořist ke kompenzaci zvýšených energetických nároků vyplývajících z rostoucí velikosti těla, jak již bylo uvedeno v předchozí kapitole. Převládající potrava v jednotlivých velikostních kategoriích (Kerr 1971; Mittelbach 1981; Persson 1987a; Persson a Hansson 1998). Inter- a intraspecifické konkurence tedy někdy nutí větší jedince žít se bentickou místo pelagickou kořistí (Persson a Hansson 1998). Důležitým faktorem je i riziko predace v jednotlivých stanovištích i v jednotlivých denních dobách. Dalším možným faktorem, který ovlivňuje změny potravního chování, může být to, že se změni dostupnost zdrojů (Murdoch a kol. 1975; Murdoch a Bence 1987; Persson a Hansson 1998). To naznačuje, že přechod z jedné kořisti na druhou nemusí být závislý jen na ontogenetickém stupni (Werner a Hall 1988) nebo sezónní fázi (Eggers 1982), ale může také nastat několikrát v průběhu jedné sezóny krmení (Gliwicz 2002).

6.1 Kompetice

Jedním z mnoha důvodů, které mohou zapříčinit změnu potravního chování během ontogenetického vývoje ryb, je bezpochyby konkurence. Ať už se jedná o kompetici mezidruhovou nebo vnitrodruhovou. Konkurenční schopnost jednotlivce je v podstatě rozdělena na dvě části: schopnost čerpat sdílené zdroje a schopnost mít pozitivní růst při

nízkých hustotách zdrojů (Aarssen 1983; Persson 1985; Goldberg a Landa 1991; Werner 1994). Jednotlivci uvnitř mezidruhové soutěže mají k dispozici pouze omezené zdroje potravy (Schleuter a Eckmann 2006). Výsledek mezidruhové soutěže závisí silně na smyslových schopnostech a plasticitě chování zúčastněných druhů (Schleuter a Eckmann 2006). Konkurenční schopnost daného jedince se může změnit v závislosti na změně okolních podmínek. Jedinci jsou ovlivněni zejména intenzitou světla, mírou zákalu a teplotou, které se snižují exponenciálně s hloubkou vody (Wetzel 2001).

Zřejmě nejdůležitější rys, který ovlivňuje konkurenční interakce, je velikost těla (Persson 1985; Werner 1988, 1994; Gliwicz a Lampert 1990). Ve velikostně strukturovaných populacích se velikost těla může lišit až o pět řádů, což vede ke složitým konkurenčním interakcím v rámci populace (Neill 1975; Werner a Gilliam 1984; Persson a Greenberg 1990b; Werner 1994). Účinnost žraní a metabolické nároky závisí na velikosti těla. Protože druhy se liší ontogeneticky a trajektorií růstu, konkurence je často asymetrická mezi druhy a ve velikostních třídách jednotlivých druhů ryb (Persson 1987a, b; Wilbur 1988; Persson a Greenberg 1990b; Werner 1994).

Plotice x Okoun

Existuje rozsáhlá literatura o konkurenční interakci mezi ploticemi a okouny (Lessmark 1983; Persson 1983c, 1986, 1987b; Diehl 1988; Persson a Greenberg 1990a; Peterka a Matěna 2009, 2011), která dobře ilustruje vliv kompetice a faktorů prostředí na složení potravy těchto dvou druhů ryb. Oba druhy se navzájem ovlivňují prostřednictvím konkurenčních interakcí (Mehner a kol. 2005). Okoun se vyskytuje nejhojněji v mesotrofních vodách s hustými ponořenými makrofyty, juvenilní okoun je efektivnější bentický konzument ve srovnání s ploticí a najde dostatek potravy i útočiště v makrofytech, což mu umožní rychlý růst do piscivorní fáze (Mehner a kol. 2005).

Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, okoun prochází ontogenetickými změnami v dietě ze zooplanktivorní přes bentivorní na piscivorní fázi (Persson 1983a, Winfield a Nelson 1991). Délka zooplanktivorní fáze okouna negativně koreluje s hustotou plotice. V jezerech, kde se plotice nevyskytuje, nebo se vyskytuje jen v malých hustotách, se juvenilní okouni živí téměř výhradně na zooplanktonu (Craig 1978; Gumaá 1978; Nyberg 1979). Naproti tomu v jezerech, kde je plotice hojná, je okoun ploticí vytlačen ze zooplanktonní kořisti. Plotice je totiž ve srovnání s okounem vynikající zooplanktonní dravec, protože dokáže zachytit menší kořist (Persson 1987b). Okoun je tedy nucen přejít na bentickou potravu dříve ve svém ontogenetickém vývoji, což má za následek zvýšení

vnitrodruhové konkurence, protože se na bentickém zdroji kořisti potkávají širší věkové třídy okouna (Persson a Greenberg 1990a).

Dále se množství okouna a plotice vzájemně mění se změnou produktivity jezer (Svärdson 1976; Burrough a kol. 1979; Stenson 1979; Lessmark 1983; Persson a kol. 1991; Jeppesen a kol. 2000; Olin a kol. 2002). Ve velmi produktivních jezerech dominují juvenilní plotice, což má za následek snižování množství zooplanktonní potravy a okoun ji není schopen efektivně přijímat a je nucen přejít na velké bezobratlé v malé velikosti a mladém věku (Persson 1983a, 1986). Předpokládá se, že dominance plotice v eutrofních podmínkách nad okounem se vztahuje k její vyšší rychlosti žraní malého zooplanktonu a její schopnosti využití primárních producentů jako zdroje potravy (Lessmark 1983; Johansson a Persson 1986; Persson a Greenberg 1990a). Eutrofní vody jsou zároveň méně průhledné, což neprospívá okounovi, jako vizuálně lovicímu dravci, protože jeho kořist je méně viditelná (Peterka a Matěna 2009, 2011). Okoun je ve srovnání s ploticí vynikající konzument v příbřežní vegetaci (Winfield 1986; Diehl 1988; Persson a Eklöv 1995). Proto ve vodách procházejících eutrofizací, zvyšováním a snižováním množství ponořené vegetace dochází k posunu od dominance okouna k dominanci plotice (Horppila a kol. 1999).

Jak vyplývá ze studií Peterky a Matěny (2009, 2011) prováděných na meso – eutrofní vodní nádrži Římov, strava obou druhů ryb se skládá téměř výhradně ze zooplanktonu. U plotice došlo k přechodu z krmení se na vířnicích (Rotifera) a malých druhů perlooček (*Bosmina* sp.) v květnu na krmení se na větších druzích perlooček (*Daphnia* sp. a *Leptodora kindtii*) v červnu a červenci. Ve stravě okouna tvořili dominantní složku kořisti klanonožci (Copepoda), zejména buchanky (Cyclopoida) (Vašek a kol. 2006). Na počátku a v polovině června, kdy je jejich podíl v zooplanktonu zvláště vysoký, buchanky tvořily více než 50% stravy okouna. V souladu s mnohými autory (Hammer 1985; Bergman 1990; Matěna 1995; Macháček a Matěna 1997; Vašek a kol. 2006) i tyto studie poukazují na neefektivnost v krmení plotice na klanonožcích. Hlavním faktorem zodpovědným za to, že plotice preferují perloočky před klanonožci, je účinná úniková strategie buchanky před predátory (Drenner a kol. 1978; Bohl 1982; Kerfoot a kol. 1980; Winfield a kol. 1983). Klanonožci jsou v této aktivitě mnohem efektivnější než perloočky (Stricker 1975; Kerfoot a kol. 1980). Tyto výsledky jsou v kontrastu se zjištěním Persson (1987b) a Persson a Greenberg (1990a), kteří argumentují, že plotice je efektivnější než okoun na obou těchto taxonech zooplanktonu s obzvláště vysokou účinností žraní na perloočkách a obecně na větším zooplanktonu.

Konkurence mezi okounem a ploticí je často asymetrická, okoun je více ovlivněn ploticí než naopak (Persson 1987b). K tomuto efektu dochází kvůli širokému spektru potravin plotice, tj. její schopnosti využívat široké spektrum potravy (zooplankton, bentos, detrit, rostliny i sinice) (Persson 1983a, b; Horppila a kol. 1999; Kahl a kol. 2001; Kamjunke a kol. 2002). V oligotrofních jezerech může asymetrie upřednostňovat okouna, protože je na rozdíl od plotice schopen využívat ryby jako svůj zdroj potravy (Persson 1983c). V eutrofních jezerech plotice může donutit mladé okouny přepnout na bentickou potravu v raném věku, což zvyšuje vnitrodruhovou konkurenci v populacích okouna, snižuje rychlost růstu, způsobuje zpoždění nebo zamezuje jejich přechodu na piscivorní fázi (Persson a Greenberg 1990a).

Okoun x ježdík

Jak již bylo uvedeno v kapitole Popis vybraných druhů, okounovi, jako vizuálně orientovanému dravci, se daří nejlépe v dobře osvětlených mesotrofních podmínkách, ale jeho účinnost v hledání potravy je značně snížena v kalné vodě nebo ve spoře osvětlených podmínkách (Diehl 1988; Radke a Gaupisch 2005; Schleuter a Eckmann 2006). Ježdík se naopak může efektivně krmít za těchto podmínek, a to z důvodu přítomnosti tapeta lucida ve svém oku (Collette a kol. 1977; Janssen 1997). Oba druhy se krmí v teplé, mělké litorální zóně v létě na zoobentosu (Rezsú a Specziár 2006). Okouni jsou více aktivní za soumraku a v průběhu dne a pasou se hlavně mezi makrofyty a v hrubém podkladu, zatímco ježdíci jsou více aktivní v noci a pasou se více v bahnitěm substrátu (Fullerton a Lamberti 2006; Schleuter a Eckmann 2006). Bergman a Greenberg (1994) prokázali, že zvýšení hustoty ježdíka zvýší u okouna spotřebu zooplanktonu a méně preferovaných položek kořisti.

6.2 Predace

Jak již bylo uvedeno výše, vedle kompetice je dalším velice důležitým faktorem určujícím do jisté míry změny potravního chování během ontogenetického vývoje jedince i riziko predace. Příjem potravy u zvířat souvisí nepřímo s bezpečností (Lima 1998; Tollrian a Harvell 1999; Gliwicz 2003). Bezpečnost lze získat jedním ze tří způsobů, které se vzájemně nevylučují, ani nejsou od sebe snadno odlišitelné: vyhledat tmavé hlubinné útočiště, pohybovat se mezi příbřežní vegetací nebo ve středu hejna. Každý způsob ochrany může být účinný proti rybám nebo rybožravým ptákům (Gliwicz a kol. 2006).

Při zvýšeném riziku predace ze strany rybích predátorů ryby tráví více času v oblasti makrofyt, která slouží jako kryt proti dravcům (Okun a Mehner 2005; Jacobsen a Berg 1998;

Hölker a kol. 2007). Bylo zjištěno, že stanoviště složitějších struktur je vysoce efektivní díky snížení účinnosti útoku dravců, protože ti jsou účinnějšími lovci v otevřené vodní ploše než ve složitějším prostředí (výskyt makrofyt nebo rákosu), a tak se minimalizuje riziko predace na rybí kořist (Werner a Hall 1988; Eklöv a Diehl 1994; Bean a Winfield 1995; Persson a Eklöv 1995; Jacobsen a Perrow 1998). I riziko ptačí predace se omezuje jen na otevřenou vodní plochu, protože i nízké hustoty stonků rákosu mohou bránit účinnému manévrování ptáků pod vodní hladinou (Okun a Mehner 2005). Terénní pokusy s kaprovitými a okounovitými ukazují, že příbřežní vegetace je výhodnější jako útočiště proti predátorům než jako oblast pro získávání potravy, a že zvýšené užívání litorálních porostů v přítomnosti predátorů často vedlo ke snížení tempa růstu ve velikostních kategoriích ryb ohrožených predací (Diehl a Eklöv 1995; Okun a Mehner 2005). Kořist je totiž méně dostupná v bezpečném prostředí, v němž ryby hledají útočiště ve vysokých hustotách (Lima 1998; Tollrian a Harvell 1999; Gliwicz 2003).

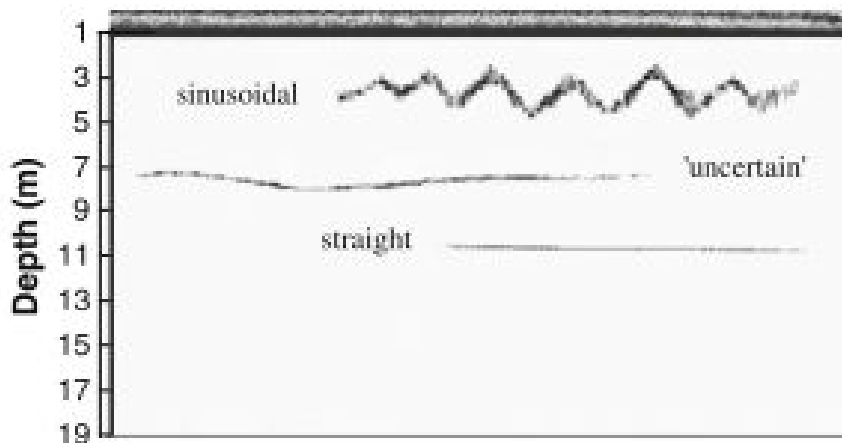
Dostupnost potravy a úroveň bezpečnosti ve vodním sloupci závisí na vertikálním gradientu intenzity světla, i schopnost zachytit kořist a vyhnout se predaci je založena na podobné funkci zraku (Gliwicz a kol. 2006). Nejvíce světla se ve vodních nádržích i v jezerech vyskytuje u hladiny a směrem ke dnu ho ubývá. Jednotlivým skupinám živočichů vyhovuje rozdílná intenzita světla (Longhi a Beisner 2009). Vizuálně lovící dravé ryby se v nádržích vyskytují většinou v otevřené vodě, kde je lepší viditelnost, nežli v přítocích. Naopak menší viditelnosti v přítocích využívají malé druhy ryb, které se tak chrání před dravci (Gido a kol. 2002).

Chování ryb, které využívají příbřežní denní úkryty, se může lišit mezi jednotlivými ontogenetickými etapami jejich života a i mezi jednotlivými druhy ryb (Gliwicz a kol. 2006). Pro minimalizaci rizika predace menší jedinci mnoha druhů ryb mění své využití lokality (Persson 1986; Romare a Hansson 2003; Schulze a kol. 2006). Některé druhy mohou zůstat ve svých příbřežních úkrytech ve dne i v noci (Werner a kol. 1983; Werner a Hall 1988; Turner a Mittelbach 1990). Jiní využívají bezpečnosti příbřežních zón jen během dne, kdy vysoká úroveň osvětlení pod vodou zajišťuje, že čas strávený mimo oblast rostlinného krytu s sebou nese větší riziko, že by ryby mohly být detekovány vizuálně se orientujícími dravci z větších vzdáleností nebo do větších hloubek rybožravými ptáky. Toto bylo prokázáno v Evropě u plotice obecné (Bohl 1980; Gliwicz a Jachner 1992; Gliwicz a Dawidowicz 2001, Hölker a kol. 2002; Lewin a kol. 2004). Dále bylo také zjištěno, že behaviorální reakce plotice obecné na predáčnické riziko je závislá na velikosti, to znamená, že velké exempláře

mohou snášet společný výskyt dravců, zatímco menší velikostní třídy plotic jsou nuceny přejít do bezpečnějších stanovišť (Lammens a kol. 1992; Schulze a kol. 2006). Stejně jako plotice, i juvenilní okouni se stěhují do oblastí volné vody pouze v noci, aby se minimalizovalo riziko predace (Lewin a kol. 2004; Okun a Mehner 2005).

Časté změny stanovišť jsou běžným chováním při trade-off mezi dvěma protichůdnými požadavky, využití zdrojů a obraně proti dravci (Bohl 1980; Naud a Magnan 1988; Gliwicz a Jachner 1992; Jacobsen a Berg 1998). Rybí predátoři jsou vizuálně lovící dravci (Diehl 1988; Jacobsen a Berg 1998; Jacobsen a Perrow 1998), stejně tak lze předpokládat, že rybožraví ptáci se také orientují vizuálně, proto je riziko predace mladých ryb podstatně nižší za šera a tmy, než za denního světla, a to i v oblasti otevřené vody (Okun a Mehner 2005).

Vliv predace na ontogenetické změny ve využití habitatu během dne byl poměrně zřetelně ukázán na nádrži Římov. V této nádrži tvoří potravu dospělců i juvenilních jedinců cejna a plotice (1+ až 3+) převážně zooplankton (Vašek a kol. 2006). Jejich distribuce v nádrži je však rozdílná. Zatímco dospělci (nad 180 milimetrů) těchto dvou druhů v letních měsících ve dne preferují pelagickou zónu, mladší jedinci se v pelagiálu vyskytují pouze v noci (Říha a kol. 2012). Preference pelagiálu u dospělců je vysvětlována lepší detekcí zooplanktonní potravy. Čech a Kubečka (2002) a Jarolím a kol. (2010) zde totiž pozorovali tzv. sinusové plavání (obr. 2), při kterém je planktonní kořist viditelnější proti jasnému světlu oblohy nebo proti temným hlubinám ve srovnání s méně kontrastním pozadím přímo před rybami plavajícími v horizontální rovině (Janssen 1981, 1982; Lazzaro 1987; Thetmayer a Kils 1995). Tento typ chování však může být rybami prováděn pouze ve dne a ve volné vodě nádrže. Výhody této detekce tak mohou využívat pouze dospělci, kteří již nejsou pod predačním tlakem a mohou se ve volné vodě vyskytovat.



Obr. 2: Zobrazení sinusového, „nejistého“ a přímého plavání. (Jako "nejisté" bylo plavání klasifikováno v případech, kdy nedocházelo k sinusovému plavání, ale zdálo se, že se změnil jeho vertikální rozsah). Převzato z Jarolím a kol. (2010).

6.3 Rozmístění ryb

Dostupnost potravy a predáční risk jsou dva hlavní faktory, které mají přímý dopad na distribuci ryb (Schulze a kol. 2006; Hölker a kol. 2007; Horký a kol. 2008; Sharma a Borgström 2008). Tento fakt, že posun lokality může nastat jako účinek změněného rizika predace, je uváděn mnohými autory (Lima a Dill 1990; Brabrand a Faafeng 1993; Eklöv 1997; Jacobsen a kol. 2004; Vainikka a kol. 2005; Mikheev a kol. 2006). Aktivitu a rozmístění sladkovodních ryb může řídit komplex biotických podmínek, jako je dostupnost potravy a její typ (Keast a Harker 1977; Persson 1983b, 1987b; Vinni a kol. 2000) i intra- a interspecifické kompetice o potravu (Persson 1983b; Persson a Hansson 1999). Kromě toho se může aktivita a distribuce určitého druhu značně lišit v různých lokalitách v závislosti na ročním období (Persson 1987b), na věkovém složení a preferenci prostředí v daném ontogenetickém stádiu (Schulze a kol. 2006; Dörner a kol. 2007; Prchalová a kol. 2008), na změně intenzity světla (Cole a MacMillan 1984; Frankiewicz a kol. 1999), na fázi měsíce (Gaudreau a Boisclair 2000; Horký a kol. 2006), na koncentraci kyslíku (O_2) ve vodě (Baruš a kol. 1995a), na teplotě (Garner a kol. 1998; Krause a kol. 1998; Baras a Nindaba 1999a, b; Hölker a kol. 2002; Wojtal a kol. 2003) nebo hloubce (Brosse a Lek 2002; Järvalt a kol. 2005; Jeppesen a kol. 2006; Hautala 2008; Nurminen a kol. 2010).

Kaprovité ryby preferují teplé epilimnetické vody, protože mají relativně vysoké optimální požadavky na teplotu a také hustota zooplanktonu je obecně nejvyšší v epilimnetické vrstvě (Vašek a kol. 2008). Kromě teploty, světla a hustoty kořisti, má na distribuci kaprovitých ryb vliv vertikální gradient rozpuštěného kyslíku (Vašek a kol. 2008). K tomuto dochází zejména v pozdním létě, kdy mohou být ryby omezeny na epilimnetickou vodu v důsledku hypoxických podmínek v hypolimniu (Vašek a kol. 2008).

Biomasy kaprovitých ryb se zvyšují podél trofického gradientu (Persson a kol. 1991; Helminen a kol. 2000). Úspěch kaprovitých ryb v podmínkách s vysokým obsahem živin obvykle souvisí s jejich efektivním krmením na zooplanktonu v kalných vodách (Lessmark 1983; Lammens a kol. 1987; Persson 1987b) a schopností konzumovat rostlinný materiál, včetně sinic, jak již bylo poznamenáno výše (Niederholzer a Hofer 1980; Lessmark 1983; Persson 1983c; Prejs 1984; Vinni a kol. 2000). V eutrofních jezerech je navíc tlak dravých ryb na kaprovité snížen, protože relativní hojnost predátorů je často snížena díky snížené viditelnosti, jak již bylo zmíněno v kapitole zaměřené na predaci (Grimm 1989; Persson a kol. 1991).

Rozmístění ryb také úzce souvisí s výběrem potravy, protože ryby konzumují tu kořist, která je dostupná a je spojena s nejmenším predačním riskem. Jak již bylo uvedeno v kapitole Popis vybraných druhů, plotice obecná se při pasení pohybuje v hlubokých oblastech nebo horizontálně mezi příbřežní a pelagickou oblastí, kde je často pozorována (Bohl 1980; Hölker a kol. 2002; Jacobsen a kol. 2004). Činnost krmení tohoto druhu je obvykle denní (Persson 1982; Horppila 1999) s možností soumráčných vrcholů (Hölker a Breckling 2005).

Cejn velký je významným zástupcem bentofágních druhů ryb, tudíž se zdržuje při dně, kde si obstarává svoji kořist, jak již bylo uvedeno v kapitole o popisu druhů. Významně vyšší biomasy cejna jsou zaznamenány ve vysoce produktivních jezerech (Mehner a kol. 2005). Jedinci 0+ se zdržují v povrchové vrstvě nedaleko příbřeží (Vašek a kol. 2006).

Okoun může být hojný v mnoha druzích jezer (Tammi a kol. 1999), ale zdá se být nejlépe přizpůsoben mesotrofnímu jezeru s čistou vodou a strukturální složitostí (Winfield 1986; Diehl 1988). V heterogenních stanovištích se může oddělit prostorově. Jak jsem již uvedla v předchozí kapitole, nejmenší ryby mají ve zvyku zůstávat v husté vegetaci, zatímco největší jsou nejhojnější mimo zónu makrofytní vegetace (Rask 1986). Krátce po vylíhnutí se larvy okounů přesouvají do pelagického prostředí, kde zůstanou i déle než jeden měsíc (Thorpe 1977; Kokeš a Sukop 1984; Matěna 1995). Od 2 let se okoun nachází ve dne i v

noci v oblastech otevřených makrofyt v mělkém zálivu, často ve vodě o hloubce méně než 1,5 metru (Keast 1977).

Ježdík obecný se specializuje na bentos, takže se podobně jako cejn zdržuje u dna, kde hledá svoji kořist (Ogle a kol. 1995; Kangur a kol. 1999, 2003). Ježdík se efektivně uživí v kalných vodách (Ali a kol. 1977; Bergman 1988), tvoří zde také vrchol své biomasy (Persson a kol. 1991).

Do rozmístění ryb výrazně promlouvá i jejich migrace. Z hlediska ryb byly změny prostředí často interpretovány jako optimální potravní chování s kompromisem mezi využitím zdroje potravy a vyhýbáním se dravci (Gauthier a Boisclair 1997; Kratochvíl a kol. 2008). Jak již bylo popsáno v kapitole o predaci, malé ryby často migrují do stanovišť s vysokou strukturální složitostí, používají je jako úkryt před dravci a jako prostor pro krmení přes den (Gilinsky 1984; Timms a Moss 1984; Werner a Hall 1988; Savino a Stein 1989; Diehl 1993; Hargeby a kol. 1994; Bean a Winfield 1995; Lauridsen a Buenk 1996), v noci přejdou na nestrukturované prostředí a do prostředí otevřené vody (Gliwicz a Jachner 1992; Bean a Winfield 1995; Persson a Eklöv 1995; Jacobsen a Berg 1998; Mehner a Schulz 2002; Hölker a kol. 2002; Lewin a kol. 2004). Migrace k a od pobřeží byly pozorovány i u dospělých ryb (Říha a kol. 2008; Draštík a kol. 2009). Část dospělé populace předvádí opačné migrace než mladé ryby. Do volné vody se přesouvají na den, odpočívají a spí v noci v pobřežních oblastech (Schulz a Berg 1987; Zamora a Moreno-Amich 2002; Yule a kol. 2008; Godlewska a kol. 2009; Říha a kol. 2009).

Larvy okounů se po vylíhnutí v pobřežní zóně rozptýlí na stanoviště v otevřené vodě a tam zůstanou nejméně po dobu několika týdnů až měsíců (Thorpe 1977; Kokeš a Sukop 1984; Matěna 1995; Čech a Kubečka 2006; Vašek a kol. 2006). Mladí okouni před dosažením délky kolem 20 milimetrů buď přestávají být pelagičtí a přemísťují se do příbřežních mělčin (Coles 1981; Post a McQueen 1988; Treasurer 1988; Wang a Eckmann 1994; Urho 1996; Kratochvíl 2010) nebo zůstávají i nadále pelagičtí (Čech a Kubečka 2006). V noci se 0+ okouni vyskytují zejména v pelagické zóně (Gliwicz a Jachner 1992), zatímco starší okouni se téměř výhradně nachází v příbřežní zóně (Post a McQueen 1988; Dörner a kol. 1999).

Ježdík obecný se ve dne pohybuje u dna (Baruš a kol. 1995b; Kangur a kol. 1999, 2003). Za soumraku a v noci se zdržuje v mělké litorální zóně, kde se krmí (Baruš a kol. 1995b; Imbrock a kol. 1996; Ogle a kol. 1995). Distribuce plotice obecné je výrazně věkově závislá. Mladší jedinci (1+ až 3+) se přes den zdržují v litorálu (Bohl 1980; Gliwicz a

Jachner 1992; Romare a kol. 2003; Lewin a kol. 2004; Hölker a kol. 2007) a na noc migrují do volné vody. Tento typ migrace je interpretován jako obranný mechanismus proti predaci piscivorními rybami nebo ptáky v pelagické zóně (Macháček a Matěna 1997). Zatímco dospělci preferují v denním období volnou vodu a částečně migrují do litorálu na noc (Říha a kol. 2012).

Mladí jedinci cejna velkého se stěhují z příbřežních oblastí do oblastí pelagických v noci a ráno se vrátí (Bohl 1980). Část dospělých cejnů se v noci stahuje do příbřežních oblastí (Kubečka 1993; Wolter a Freyhof 2004). Během noci cejn zůstane v mělkých pobřežních zónách, pohybuje se jen trochu v malém prostoru (Schulz a Berg 1987; Kubečka 1993; Godlewska a kol. 2009). Za úsvitu aktivita plavání vzroste, ryby opustí příbřežní oblasti a plavou k pelagické zóně (Schulz a Berg 1987).

7. Diskuze

Ve své práci jsem se zaměřila na hojné a dobře známé druhy naší ichtyofauny. Konkrétně se jedná o plotici obecnou, cejna velkého, okouna říčního a ježdíka obecného. O těchto druzích ryb existuje velké množství literatury (Winfield a Nelson 1991; Lusk a kol. 1992; Baruš a kol. 1995a,b; Terofal 1997; Vašek a Kubečka 2004; Kottelat a Freyhof 2007; Dungel a Řehák 2011), která se zaměřuje na nejrůznější problematiku spjatou s těmito druhy. Ne úplně vše o životě těchto druhů je prozkoumáno do detailů a jednou takovou méně prozkoumanou oblastí je i změna potravy ryb v závislosti na jejich ontogenetickém vývoji. Právě na tuto problematiku se zaměřila moje bakalářská práce, která měla za úkol seznámit čtenáře s problematikou ontogenetického posunu ve stravě ryb a na základě inventarizace dostupné literatury vyhodnotit, zda se tato problematika vyskytuje u již dříve zmíněných druhů ryb.

Ontogenetické změny ve stravě jsou pozorovány u většiny skupin živočichů (Dupre a Petranka 1985; Osenberg a kol. 1988; Young 1989; Adams 1996; Summers a kol. 1997; Rocha 1998; Plaistow a Siva 1999; Dahlgren a Eggleston 2000; Hjelm a kol. 2000). V průběhu růstu dochází u ryb ke změnám v jejich stravě. Časem rychle se měnící potravy je zejména první rok života. Menší jedinci ryb často přechází z krmení se na zooplanktonu ke krmení se na větším zooplanktonu zahrnujícím korýše (Hofer a Wieser 1987). Sledované druhy vykazují různé posuny v jejich stravě v rámci jejich ontogenetického vývoje. Preferují různé položky potravy a ke změnám dochází v různých věkových stádiích, ale určitý posun ve stravě byl pozorován u každého druhu.

Aby se ryby mohly krmit na určité kořisti, musí ji umět účinně vybrat z vodního prostředí. Za tímto účelem ryby využívají různé způsoby příjmu potravy. Jedním z nich je particle feeding, které je vizuálně orientované a slouží k výběru určité kořisti, která je chytána jedna po druhé. Ryby tento způsob příjmu potravy využívají zejména v přítomnosti větší kořisti. Pro malé ryby (< 15 cm) je particle feeding neúčinnějším způsobem krmení na přírodních hustotách zooplanktonu (Lammens a Hoogenboezem 1991). Dalším způsobem příjmu potravy je filtrovací krmení, které, na rozdíl od particle feeding, není plně závislé na vizuální detekci kořisti. Pomocí filtrovacího krmení ryby chytí větší množství kořisti, což naznačuje, že tento způsob vyhledávání kořisti se nejlépe uplatní v místech s vysokou hustotou kořisti.

S příjmem potravy souvisí morfologické změny ústního aparátu. Vývoj ústního aparátu, zejména jeho zvětšení, je velice důležitý, protože velikost ústního aparátu koreluje s velikostí kořisti, kterou může daný jedinec žrát. Jak ryby rostou, zvyšují se jejich energetické nároky na kořist a je tedy nezbytné, aby byly schopny zvládat větší kořist. Proto je velice důležité zvětšování úst i zvětšování žaberního síta v průběhu ontogeneze ryb, které jim chytání větší kořisti umožní.

Potrava ryb v různých velikostních kategoriích je často velice rozdílná. Většina kaprovitých ryb se začne krmit několik dní po vylíhnutí, když jsou 7 - 8 milimetrů dlouhé (Hammer 1985; van Densen 1985; Jelonek 1986). Plotice 0+ se živí hlavně zooplanktonem, zejména pak malými perloočkami. Starší jedinci vykazují smíšenou stravu, které dominují bentičtí bezobratlí, detrit, makrofyta i měkkýši. V našich podmínkách (např. vodní nádrž Římov), kde je nedostatek bentických bezobratlých, jsou starší jedinci plotic (starší jak 3+) nuceni žrát zooplankton, což má za následek, že jedinci nedorostou do takových velikostí, jako ty plotice, které se vyskytují v podmínkách s dostatkem bentické kořisti nebo měkkýšů.

I u jedinců juvenilního cejna ve stravě převládá zooplankton, zejména se jedná o perloočky a klanonožce. Pro cejna je v jeho stravě velice důležitý podíl bentických živočichů, který roste u ryb, které dosáhnou délky 80 milimetrů, kdy bentičtí bezobratlí představují 10% celkové stravy, až podíl bentických živočichů dosáhne 100% ve stravě cejnů větších než 200 milimetrů (Persson a Hansson 1998). Stravě velkých cejnů (větší než 300 milimetrů) dominují výhradně larvy pakomárů (Persson a Hansson 1998; Persson a Brönmark 2002). Ale i u cejna platí fakt, že bentická kořist není vždy dostupná a jedinci se musí přizpůsobit nabídce potravy, která je jim v daném místě k dispozici. V takovýchto případech cejní zůstanou na zooplanktonní kořisti. I u cejna, stejně jako u plotice, to má

dopad i na velikost jedinců. Ti, kteří se nedostanou v průběhu své ontogeneze k přepnutí na žraní bentické kořisti, dorůstají kratších délek, než ti jedinci, kteří mají bentické potraviny dostatek.

Okouni podstoupí velikostní ontogenetické posuny stravy počínaje pelagickým zooplanktonem, přes přechod na makrozoobentos ve střední velikosti, až na krmení rybami, když vyrostou (Collette a kol. 1977; Thorpe 1977; Persson 1986; Johansson a Persson 1986; Persson 1988; Hjelm a kol. 2000; Amundsen a kol. 2003). U okounů v rozsahu velikostí 20 – 80 milimetrů tvoří jejich stravu vedle zooplanktonu také larvy pakomárovitých, různonožci i chrostíci. Rybám v rozmezí věku 2+ až 5+ se ve stravě objevuje rozmanitá škála larev hmyzu. Jedinci větší než 160 milimetrů jsou hlavně piscivorní (Persson a Hansson 1998; Horppila a kol. 1999; Rezsú a Specziár 2006). Jejich stravu tvoří zejména 0+ ryby a výjimkou není ani častý kanibalismus. V našich podmínkách je ve vodních nádržích nedostatek bentosu i 0+ ryb, což má za následek hojný výskyt jedinců okouna, kteří jsou i v dospělosti planktivorní (Kubečka a kol. 1998). Někteří autoři uvádí, že ontogenetický posun ve stravě okouna je nevratný, ale jak jsem srovnáváním literatury v této práci ukázala, toto tvrzení není pravdivé. Představa, že posuny stravy u okouna jsou nevratné, může vzniknout, protože vzorky v terénu jsou často získány pouze v letním období nebo z důvodu, že studie na výběr potravy byly především provedeny v jezerech s vysokou produktivitou, kde pružná reakce na změny v základně kořisti není provokována (Radke a Eckmann 2001).

Ze sledovaných druhů se ontogenetický posun stravy vyskytuje v nejmenší míře u ježdíka. Na začátku ontogeneze se ježdík krmí na buchankách, perloočkách a klanonožcích (Ogle a kol. 1995; Tarvainen a kol. 2008). Ježdík o délce 45 milimetrů je typickou bentofágní rybou konzumující především larvy a kukly pakomárovitých. Po přechodu na pakomárovité už ježdík ve své stravě s rostoucí velikostí nevykazuje žádné další podstatné změny (Rezsú a Specziár 2006).

Změny potravního chování během ontogenetického vývoje ryb jsou ovlivňovány řadou faktorů. Jedním z nich je bezpochyby kompetice (vnitrodruhová i mezidruhová). Jednotlivci uvnitř mezidruhové soutěže mají k dispozici pouze omezené zdroje potravy, což má za následek menší vzrůst jedinců, kteří jsou kompeticí zatíženi. Velikost těla je zároveň nejdůležitějším rysem, který konkurenci ovlivňuje. Ježdík obecný čelí těžké vnitrodruhové konkurenci, protože neprovádí výrazný ontogenetický posun své diety, nevykazuje značnou individuální specializaci v krmení ani se s přibývajícím věkem nestane dravým, což je pravděpodobně jeho nejzávažnější nevýhodou (Schleuter a Eckmann 2008). Na druhou

stranu ježdík může snížit hojnost bentických bezobratlých, a proto může vytlačit jiné bentivorní ryby závislé na tomto zdroji potravy (Bergman 1991). Také se snadno přizpůsobí, když se změní složení kořisti a její dostupnost (Kangur a Kangur 1996; Ogle 1998). Významná je mezidruhová kompetice mezi okounem a ploticí, která je zdokumentovaná nejlépe (Lessmark 1983; Persson 1983c, 1986, 1987b; Diehl 1988; Persson a Greenberg 1990a). Dominance juvenilních plotic má za následek snižování množství zooplanktonní potravy, což zapříčiní neschopnost okouna ji efektivně přijímat. Okoun je tedy nucen přejít na velké bezobratlé v malé velikosti a mladém věku (Persson 1983a, 1986), což má za následek zvýšení vnitrodruhové konkurence, protože se na bentickém zdroji kořisti potkávají širší věkové třídy okouna (Persson a Greenberg 1990a). Okoun dominuje v mesotrofních vodách, zatímco ve vodách procházejících eutrofizací, zvyšováním a snižováním množství ponořené vegetace dochází k posunu od dominance okouna k dominanci plotice (Horppila a kol. 1999). Tato skutečnost souvisí s faktem, že v eutrofních vodách je snížena viditelnost a tudíž je snížena i schopnost okouna chytit svoji kořist (Peterka a Matěna 2011). Konkurence mezi okounem a ploticí je často asymetrická, okoun je více ovlivněn ploticí (Persson 1987b), což je zapříčiněno schopností plotice využívat široké spektrum potravy (zooplankton, bentos, detrit, rostliny) (Persson 1983a, b).

Dalším, velice důležitým faktorem určujícím do jisté míry změny potravního chování během ontogenetického vývoje jedince je riziko predace. Příjem potravy u zvířat souvisí s bezpečností (Lima 1998; Tollrian a Harvell 1999; Gliwicz 2003). Při zvýšeném riziku predace se ryby často přes den schovávají mezi makrofyty, kde je riziko predace nejnižší, zároveň je zde ale také nejnižší hustota kořisti, což má za následek snížení tempa růstu jedinců, kteří zde hledají svůj úkryt díky rychlému vyčerpání zdrojů. Pouze velké exempláře mohou snášet společný výskyt dravců a využívat tak habitaty s větším množstvím potravy, které jsou pro menší ryby ohrožené predací nedostupné či dostupné pouze v některých částech dne. Proto musí existovat trade-off mezi dvěma protichůdnými požadavky, využití zdrojů a obrana proti dravci, což je realizováno pomocí častých posunů prostředí (migrace). Konkrétním příkladem, jak predace ovlivňuje změny využívání habitatů a tím i distribuci ryb v závislosti na ontogenetickém vývoji jedince, je absence nedospělých jedinců ve volné vodě nádrží a jezer během světelné části dne (Říha a kol. 2012). To bylo ukázáno na nádrži Římov, kde je podobné složení potravy u juvenilů i dospělců některých druhů. Pouze dospělci, kteří již odrostli predáčnickému riziku, využívali habitaty volné vody ve dne. Nedospělí jedinci se v tomto habitau objevili pouze v nočních hodinách.

Vedle predačního risku má vliv na rozmístění ryb i dostupnost potravy (Sharma a Borgström 2008). Biomasy kaprovitých ryb se zvyšují podél trofického gradientu, což souvisí s jejich vysokou efektivitou krmít se na zooplanktonu v kalných vodách a schopností konzumovat rostlinný materiál včetně sinic. Také je v těchto oblastech sníženo riziko predace díky snížené viditelnosti. I ježdík má vrchol své biomasy v eutrofních vodách. Okoun může být hojný v mnoha druzích jezer, ale zdá se být nejlépe přizpůsoben mesotrofnímu jezeru s čistou vodou a strukturální složitostí (Winfield 1986; Diehl 1988).

8. Závěr

Ontogenetické změny v potravě se vyskytují u všech zkoumaných druhů ryb. Mladí jedinci vybraných druhů ryb se krmí výhradně zooplanktonem pomocí particle feeding. Jak ryby rostou, mají tendenci vybírat si stále větší kořist. Cejn a ježdík přejdou na velkou kořist brzy ve svém ontogenetickém vývoji, u plotice k tomuto přechodu dojde později. V ideálním případě je ve stravě těchto druhů ryb častý přechod na bentickou kořist (u okouna později i k piscivorii) u různých druhů ryb na různém stupni ontogenetického vývoje. Existují nicméně i habitaty, například stratifikované vody našich korytovitých vodních nádrží, kde se bentická kořist nevyskytuje nebo je jí nedostatek a jednotlivé druhy ryb pak musí přejít na jiný druh potravy, který je v daném habitatu k dispozici. Nejčastěji tito jedinci zůstanou planktivorní. Tento nedostatek optimální kořisti má za následek snížení tempa růstu daného jedince a snížení jeho maximální dosažené délky. Na ontogenetické změny v potravě mají podstatný vliv i další faktory jako kompetice a predace. Tyto dva faktory ovlivňují například změny v dostupnosti potravy a využití vhodných habitatů v průběhu života.

9. Seznam literatury

- Aarsen L. W., 1983, Ecological combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *Am. Nat.* 122, 707-713.
- Adámek Z., Jirasek J., Pravda D., Sukop I., Hetesa J., Provazek R., Skrabanek A., 1985, The food biology and biological value of roach (*Rutilus rutilus* L.) in the Musovska reservoir. *Zivoc. Vyr. (Sb. čsl. Akad. Zeměd. Věd., Rada E)*. 30, 901-910.
- Adams R. A., 1996, Size-specific resource use in juvenile little brown bats, *Motis lucigus* (Chiroptera: Vespertilionidae): is there an ontogenetic shift? *Can. J. Zool.* 74, 1204–1210.
- Alexander R. McN., 1967, The functions and the mechanism of the protrusible upper jaws of some actinopterygian fish. *J. Zool., Lond.* 151, 43-64.
- Ali M. A., Ryder R. A., Anctil M., 1977, Photoreceptors and visual pigments as related to behavioural responses and preferred habitats of perches (*Perca* spp.) and pikeperches (*Stizostedion* spp.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada.* 34, 1475-1480.
- Allen K. R., 1935, The food and migration of perch (*Perca fluviatilis*) in Windermere. *Journal of Animal Ecology.* 4, 264–273.
- Amundsen P. A., Bøhn T., Popova O. A., Staldivik F. J., Reshetnikov Y. S., Kashulin N. A., Lukin A. N., 2003, Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia.* 497, 109–119.
- Baranova V. V., 1984, Growth of the roach *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) in the water bodies of upper Volga basin. *Vopr. Ichthyol.* 24, 253-257 (in Russian).
- Baras E., Nindaba J., 1999a, Diel dynamics of habitat use by riverine young-of-the-year *Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae). *Archiv für Hydrobiologie.* 146, 431–448.
- Baras E., Nindaba J., 1999b, Seasonal and diel utilisation of inshore micro-habitats by larvae and juveniles of *Leuciscus cephalus* and *Leuciscus leuciscus*. *Environmental Biology of Fishes.* 56, 183–197.
- Baruš V., Oliva O. a kol., 1995a, Fauna ČR a SR, Mihulovci a ryby (1). Academia, Praha, Česká republika.
- Baruš V., Oliva O. a kol., 1995b, Fauna ČR a SR, Mihulovci a ryby (2). Academia, Praha, Česká republika.
- Bean C. W., Winfield I. J., 1995, Habitat use and activity patterns of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and pike (*Exos lucius* (L.)) in the laboratory: the role of predation threat and structural complexity. *Ecology of Freshwater Fish.* 4, 37–46.

- Beattie D. M., 1982, Distribution and larval production of chironomid populations in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*. 95, 287-306.
- Beattie D. M., Golterman H. L., Vijverberg J., 1979, An introduction to the limnology of the Friesian lakes. *Hydrobiologia*. 58, 49-64.
- Berg S., Jeppesen E., Søndergaard M., Mortensen E., 1994, Environmental effects of introducing whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in lake Ring. *Hydrobiologia*. 275 /276, 71–79.
- Bergman E., 1988, Foraging abilities and niche breadths of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*, under different environmental conditions. *Journal of Animal Ecology*. 57, 443–453.
- Bergman E., 1990, Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*: importance of species interactions for diet shifts. *Oikos*. 57, 241–249.
- Bergman E., 1991, Changes in abundance of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*, along a productivity gradient: relations to feeding strategies and competitive abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48, 536–545.
- Bergman E., Greenberg L. A., 1994, Competition between a planktivore, a benthivore, and a species with ontogenetic diet shifts. *Ecology*. 75, 1233–1245.
- Bohl E., 1980, Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia*. 44, 368-375.
- Bohl E., 1982, Food supply and prey selection in planktivorous cyprinidae. *Oecologia*. 53, 134-138.
- Boyd C. M., 1976, Selection of particle sizes by filter-feeding copepods: a plea for reason. *Limnol. Oceanogr.* 21, 175-180.
- Brabrand Å., 1984, Microhabitat segregation between bream (*Abramis brama* (L)) and white bream (*Blicca bjoerkna* (L)) in a mesotrophic lake, SE Norway. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 31, 99-108.
- Brabrand Å., 1985, Food of roach (*Rutilus rutilus*) and ide (*Leuciscus idus*): significance of diet shift for interspecific competition in omnivorous fishes. *Oecologia (Berlin)*. 66, 461–467.
- Brabrand Å., Faafeng B., 1993, Habitat shift in roach (*Rutilus rutilus*) induced by pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) introduction: predation risk versus pelagic behaviour. *Oecologia*. 95, 38–46.

- Braband Å., Faafgeng B., Nilsen J. P., 1986, Juvenile roach and invertebrate predators: delaying the recovery phase of eutrophic lakes by suppression of efficient filter feeders. *J. Fish. Biol.* 29, 99-106.
- Brosse S., Lek S., 2002, Relationships between environmental characteristics and the density of age-0 Eurasian perch *Perca fluviatilis* in the littoral zone of a lake: a nonlinear approach. *Trans. Am. Fish. Soc.* 131, 1033–1043.
- Bubeníček J., 1898, O rybách a jejich chytání. Nakl. E. Beaufort, Praha, 266 pp.
- Budyzyńska H. a kol., 1956, The growth and summer food of the economically most important fishes of the Lake Goplo. *Zool. Pol.* 7, 67-85.
- Burrough R. J., Bregazzi P. R., Kennedy C. R., 1979, Interspecific dominance amongst three species of coarse fish in Slapton Bay, Devon. *Journal of Fish Biology.* 15, 535–544.
- Byström P., Persson L., Wahlström E., 1998, Competing predators and prey-juvenile bottlenecks in whole-lake experiments. *Ecology.* 79, 2153-2167.
- Bystöm P., García-Berthou E., 1999, Density dependent growth and size specific competitive interactions in young fish. *Oikos.* 86, 217-232.
- Clady M. D., 1974, Food habitats of yellow perch, smallmouth bass and largemouth bass in two unproductive lakes in Northern Michigan. *Amer. Midl. Nat.* 91, 453-459.
- Cole R. A., MacMillan J. R., 1984, Sampling larval fish in the littoral zone of western Lake Erie. *J. Great Lakes Res.* 10, 15-27.
- Coles T. F., 1981, The distribution of perch, *Perca fluviatilis* L. throughout their first year of life in Llyn Tegid, North Wales. *J. Fish Biol.* 18, 15-30.
- Collette B. B., Ali M. A., Hokanson K. E. F., Nagiec M., Thorpe J. E., Weatherley A. H., Willemsen J., 1977, Biology of the percids. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada.* 34, 1890–1899.
- Craig J. F., 1978, A study of the food and feeding of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. *Freshwater Biology.* 8, 59–68.
- Crowder L. B., Binkowski F. P., 1983, Foraging behaviors and the interaction of alewife, *Alosa pseudoharengus* and bloater, *Coregonus hoyi*. *Env. Biol. Fish.* 8, 105-113.
- Crowder L. B., 1985, Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. *Environ. Biol. Fishes.* 12, 57-62.
- Cryer M., Peirson G., Townsend C. R., 1986, Reciprocal interactions between roach, *Rutilus rutilus*, and zooplankton in a small lake: prey dynamics and fish growth and recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 31, 1022-1038.

- Čech M., Kubečka J., 2002, Sinusoidal cycling swimming pattern of reservoir fishes. *Journal of Fish Biology*. 61, 456–471.
- Čech M., Kubečka J., 2006, Ontogenetic changes in the bathypelagic distribution of European perch fry *Perca fluviatilis* monitored by hydroacoustic methods. *Biologia, Bratislava*, 61/2, 211–219.
- Dahlgren C. P., Eggleston D. B., 2000, Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology*. 81, 2227–2240.
- Densen W. L. T. van, 1985, Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Z. angew. Ichtyol.* 2, 49-70.
- Densen W. L. T. van, Vijverberg J., 1982, The relations between 0+ fish density zooplankton size and the vulnerability of pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, to angling in the Friesian lakes. *Hydrobiologia*. 95, 321-336.
- Diehl S., 1988, Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos*. 53, 207-214.
- Diehl S., 1993, Effects of habitat structure on resource availability, diet and growth of benthivorous perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos*. 67, 403–414.
- Diehl S., Eklöv E., 1995, Effect of piscivore-mediated habitat use on resources, diet, and growth of perch. *Ecology*. 76, 1712–1726.
- Dörner H., Berg S., Jacobsen L., Hülsmann S., Brojerg M., Wagner A., 2003, The feeding behaviour of large perch *Perca fluviatilis* (L.) in relation to food availability: a comparative study. *Hydrobiologia*. 506–509, 427–434.
- Dörner H., Hülsmann S., Hölker F., Skov C., Wagner A., 2007, Size-dependent predator-prey relationships between pikeperch and their prey fish. *Ecol. Freshw. Fish*. 16, 307–314.
- Dörner H., Wagner A., Benndorf J., 1999, Predation by piscivorous fish on age-0 fish: spatial and temporal variability in a biomanipulated lake (Bautzen reservoir, Germany). *Hydrobiologia*. 408/409, 39–46.
- Draštík V. a kol., 2009, Hydroacoustic estimates of fish stocks in temperate reservoirs: day or night surveys? *Aquat. Living Resour.* 22, 69–77.
- Drenner R. W., O'Brien W. J., Mummert J. R., 1982, Filter-feeding rates of gizzard shad. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111, 210-215.
- Drenner R. W., Strickler R, O'Brien W. J., 1978, Capture probability: the role of zooplankton escape in selective feeding of planktivorous fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 35, 1370–1373.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Lik J., Jurasz W., 2012, Percid occupation of submersed riverine macrophytes: food resource partitioning between perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.). *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 41, 12-23.

- Dungel J., Řehák Z., 2011, Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky. Academia, Praha, Česká republika.
- Dupre R. K., Petranka J. W., 1985, Ontogeny of temperature selection in larval amphibians. *Copeia*. 462–267.
- Dyk V., 1956, Potravní základna v pstruhových vodách. Sb. ČSAZV – Živoč. Výroba, 29 (12), 985-990.
- Eggers D. M., 1982, Planktivore preference by prey size. *Ecology*. 63, 381–390.
- Eie J. A., Borgstrøm R., 1981, Distribution and food of roach [*Rutilus rutilus* (L.)] and perch [*Perca fluviatilis* (L.)] in the eutrophic Lake Årrungen, Norway. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*. 21, 1257–1263.
- Ehlinger T. J., 1989, Foraging modes switches in the golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1250-1254.
- Eklöv P., 1997, Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1520–1531.
- Eklöv P., Diehl S., 1994, Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator search mode. *Oecologia*. 98, 344–353.
- Fanget R., 1972, Contribution à l'écologie des étangs piscicoles de la Dombes: sur le régime alimentaire de la carpe à miroir (*Cyprinus caprio* L.), doctoral thesis, University of Lyon.
- Frankiewicz P., Dabrowski K., Martyniak A., Zalewski M., 1999, Cannibalism as a regulatory force of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), population dynamics in the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*. 408/409, 47-55.
- Freyer G., 1957, The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with especial reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting cichlidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 130, 11-279.
- Fullerton A. H., Lamberti G. A., 2006, A comparison of habitat use and habitat-specific feeding efficiency by Eurasian ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 1–9.
- Galis F., Jong P. W. de, 1988, Optimal foraging and ontogeny; food selection by *Haplochromis piceatus*. *Oecologia*. 75, 175-184.
- Garner P., Clough S., Griffiths S. W., Deans D., Ibbotson, A., 1998, Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? *Journal of Fish Biology*. 52, 600–609.

- Gaudreau N., Boisclair D., 2000, Influence of moon phase on acoustic estimates of the abundance of fish performing daily horizontal migration in a small oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 581–590.
- Gauthier S., Boisclair D., 1997, The energetic implications of diel onshore-offshore migration by dace (*Phoxinus eos* * *P. neogaeus*) in a small oligotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 54, 1996–2006.
- Gibson R. N., Ezzi I. A., 1985, Effect of particle concentration of filter- and particular-feeding in the herring, *Clupea harengus*. *Mar. Biol.* 88, 109-116.
- Gido K. B., Hargrave C. W., Matthews W. J., Schnell G. D., Pogue D. W., Sewell G. W., 2002, Structure of littoral-zone fish communities in relation to habitat, physical, and chemical gradients in a southern reservoir. *Environmental Biology of Fishes.* 63, 253-263.
- Giles N., Street M., Wright R. M., 1990, Diet composition and prey preference of tench, *Tinea tinea* (L.), common bream, *Abramis brama* (L), perch, *Perca fluviatilis* (L.) and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl. *J. Fish Biol.* 37, 945-957.
- Gilinsky E., 1984, The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology.* 65, 455–468.
- Gliwicz Z. M., 1967, Zooplankton and temperature-oxygen condition of two alpine lakes of Tatra Mts. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 14, 53-72.
- Gliwicz Z. M., 2002, On the different nature of top-down and bottom-up effects. *Freshwater Biology.* 47, 2296–2312.
- Gliwicz Z. M., 2003, Between Hazards of Starvation and Risk of Predation: the Ecology of Offshore Animals. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, pp. 379.
- Gliwicz Z. M., Dawidowicz P., 2001, Roach habitat shifts and foraging modified by alarm substance. 1. Field experience. *Archiv für Hydrobiologie.* 150, 357–376.
- Gliwicz Z. M., Jachner A., 1992, Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present? *Archiv für Hydrobiologie.* 124, 385–430.
- Gliwicz Z. M., Lampert W., 1990, Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology.* 71, 691-702.
- Gliwicz Z. M., Slon J., Szykarczyk I., 2006, Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge. *Freshwater Biology.* 51, 823–839.
- Godlewska M., Długoszewski B., Doroszczyk L., Józwick A., 2009, The relationship between sampling intensity and sampling error - empirical results from acoustic surveys in Polish vendace lakes. *Fish. Res.* 96, 17–22.

- Goldberg D. E., Landa K., 1991, Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *J. Ecol.* 79, 1013-1030.
- Grando-Lorencio C., Gracia-Novo F., 1986, Feeding habits of the fish community in a eutrophic reservoir in Spain. *Ekol. pol.* 34, 95-110.
- Grimm M. P., 1989, Northern pike (*Esox lucius* L.) and aquatic vegetation, tools in the management of fisheries and water quality in shallow waters. *Hydrobiological Bulletin.* 23, 59-66.
- Gumaá S. A., 1978, The food and feeding habits of young perch, *Perca fluviatilis*, in Windermere. *Freshwat. Biol.* 8, 177-187.
- Hammer C., 1985, Feeding behaviour of roach (*Rutilus rutilus*) larvae and the fry of perch (*Perca fluviatilis*) in Lake Lankau. *Arch. Hydrobiol.* 103, 61-74.
- Hargeby A., Andersson G., Blindow I., Johansson S., 1994, Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia.* 280, 83-90.
- Hartley P. H. T., 1947, The natural history of some British freshwater fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 117, 129-206.
- Hautala A., 2008, Autumnal shift from diurnal to nocturnal peaking feeding activity of *Rutilus rutilus* in boreal lake littoral zones. *Journal of Fish Biology.* 73, 1407-1418.
- Hellawell J. M., 1971, The autecology of the club, *Squalius cephalus* L. of the river Lugg and Afon Llynfi. III. Diet and feeding habits. *Freshwat. Biol.* 1, 369-387.
- Hellawell J. M., 1972, The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* L. of the river Lugg, Herefordshire. *J. Fish Biol.* 4, 469-486.
- Helminen H., Karjalainen J., Kurkilahti M., Rask M., Sarvala J., 2000, Eutrophication and fish biodiversity in Finnish lakes. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie.* 27, 194-199.
- Hergenrader G. L., Hasler A. D., 1966, Diel activity and vertical distribution of yellow perch (*Perca fluviatilis*) under the ice. *J. Fish. Res. Bd. Canada,* 23, 499-509.
- Hjelm J., Persson L., Christensen B., 2000, Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia.* 122, 190-199.
- Hofer W. M. R., Wieser W., 1987, Diet spectra and resource partitioning in the larvae and juveniles of three species and six cohorts of cyprinids from a subalpine lake. *Oecologia.* 71, 388-396.
- Holanov S. H., Tash J. C., 1978, Particulate and filter feeding in threadfin shad, *Dorosoma petenense*, at different light intensities. *J. Fish. Biol.* 13, 619-625.

- Hölker F., Breckling B., 2005, A spatiotemporal individual-based fish model to investigate emergent properties at the organismal and the population level. *Ecological Modelling*. 186, 406–426.
- Hölker F., Dorner H., Schulze T., Haertel-Borer S. S., Peacor S. D., Mehner T., 2007, Species-specific responses of planktivorous fish to the introduction of a new piscivore: implications for prey fitness. *Freshwater Biology*. 52, 1793– 1806.
- Hölker F., Haertel S. S., Steiner S., Mehner T., 2002, Effects of piscivore-mediated habitat use on growth, diet and zooplankton consumption of roach: an individual-based modelling approach. *Freshwater Biology*. 47, 2345–2358.
- Hoogenboezem W., Sibbing F. A., Osse J. W. M., Boogaart J. G. M. van den, Lammens E. H. R. R., Terlouw A., 1990, Measuring gill-arch movements in filter-feeding bream (*Abramis brama*, Cyprinidae). *J. Fish Biol.* 36, 47-59.
- Hoogenboezem W., van den Boogaart J. G. M., Sibbing F. A. a kol. 1991, A new model of particle retention and branchial sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*, Cyprinidae). *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 7–18.
- Hoogenboezem W., Lammens E. H. R. R., van Vugt Y., Osse J. W. M., 1992, A model for switching between particulate-feeding and filter-feeding in the common bream, *Abramis brama*. *Environmental Biology of Fishes*. 33, 13-21.
- Horký P., Slavík O., Bartoš L., 2008, A telemetry study on the diurnal distribution and activity of adult pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), in a riverine environment. *Hydrobiologia* 614, 151–157.
- Horký P., Slavík O., Bartoš L., Kolářová J., Randák T., 2006, The effect of the moon phase on the behaviour of pikeperch in the Elbe River. *Folia Zool.* 55, 411–417.
- Horppila J., 1994, The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation. *Hydrobiologia*. 294, 35–41.
- Horppila J., 1999, Diel changes in diet composition of an omnivorous cyprinid – a possible source of error in estimating food consumption. *Hydrobiologia*. 400, 33–39.
- Horppila J., Ruuhijärvi J., Rask M., Karppinen C., Nyberg K., Olin M., 1999, Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *Journal of Fish Biology*. 56, 51-72.
- Hrabě S., Oliva O., Opatrný E., 1973, Klíč našich ryb, obojživelníků a plazů. SPN, Praha, 352 pp.
- Hudecová D., 2000, Potravní ekologie kolabující populace okouna. Jihočeská univerzita, Biologická fakulta, katedra ekologie. Bakalářská práce, 16pp.
- Hyslop E. J., 1982, The feeding habits of 0+ stone loach. *Neomacheilus barbatulus* (L.), and bullhead, *Cottus gabis* (L.). *J. Fish. Biol.* 21, 187-196.

- Chaberman Ch. Ch., 1968, O pitanii i piščevych otnošenijach lešča v ozerach Estonii. In: *Gidrobiol. I ichtiol. Issl. Vnutr. Vodoj. Pribaltiki*. 105-107 (in Russian).
- Imbrock F., Appenzeller A., Eckmann R., 1996, Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance: a hydroacoustic study and in situ observations. *Journal of Fish Biology*. 49, 1–13.
- Jacobsen L., Berg S., 1998, Diel variation in habitat use by planktivores in field enclosure experiments: the effect of submerged macrophytes and predation. *Journal of Fish Biology*. 53, 1207–1219.
- Jacobsen L., Berg S., Broberg M., Jepsen N., Skov Ch., 2002, Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radio-telemetry study. *Freshwater Biology*. 47, 2370–2379.
- Jacobsen L., Berg S., Jepsen N., Skov C., 2004, Does roach behaviour differ between shallow lakes of different environmental state? *J. Fish Biol.* 65, 135–147.
- Jacobsen L., Perrow M., 1998, Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecology of Freshwater Fish*. 7, 78-86.
- Jamet J. L., Lair N., 1991, An example of diel feeding cycle of two percids, perch (*Perca fluviatilis*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) in eutrophic Lake Aydat (France). *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale*. 12, 99–105.
- Jamet J. L., P. Grès, N. Lair, G. Lasserre, 1990, Diel feeding cycle of roach (*Rutilus rutilus* L.) in eutrophic Lake Aydat (Massif Central, France). *Arch. für Hydrobiol.* 118, 371–382.
- Jansses J., 1976, Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 33, 1972-1975.
- Janssen J., 1978, Feeding-behavior repertoire of the alewife, *Alosa pseudoharengus*, and the ciscoes *Coregonus hoyi* and *C. artedii*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 35, 249-253.
- Janssen J., 1981, Searching for zooplankton just outside Snell's window. *Limnology and Oceanography*. 26, 1168–1171.
- Janssen J., 1982, Comparison of searching behaviour for zooplankton in obligate planktivore, blueback herring (*Alosa aestivalis*) and facultative planktivore, bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 39, 1649–1654.
- Janssen J., 1997, Comparison of response distance to prey via the lateral line in the ruffe and yellow perch. *Journal of Fish Biology*. 51, 921–930.
- Jarolím O., Kubečka J., Čech M., Vašek M., Peterka J., Matěna J., 2010, Sinusoidal swimming in fishes: the role of season, density of large zooplankton, fish length, time of the day, weather condition and solar radiation. *Hydrobiologia*. 654, 253–265.

- Järvalt A., Krause T., Palm A., 2005, Diel migration and spatial distribution of fish in a small stratified lake. *Hydrobiologia*. 547, 197–203.
- Jegerova I. V., 1962, Osobennosti pitaniya volžskich ryb-bentofagov v uslovijach Kujbyševskogo vodochranilišča. *Vopr. Ekol.*, Kiev. 5, 60-61 (in Russian).
- Jelonek M., 1986, Food of juvenile stages of rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.), roach (*Rutilus rutilus* L.), and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the heated waters of the Rybnik dam reservoir (Southern Poland). *Acta hydrobiol. Kraków*. 28, 451-461.
- Jeppesen E., Jensen J. P., Søndergaard M., Lauridsen T., Landkildehus F., 2000, Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biol.* 45, 201 – 218.
- Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T. L., Søndergaard M., Jensen J. P., 2006, Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecol. Freshw. Fish.* 15, 180–190.
- Johansson L., Persson L., 1986, The fish community of temperate eutrophic lakes. In: Riemann B., Søndergaard M. (Eds.), *Carbon Dynamics of Eutrophic Lakes: The Structure and Functions of the Pelagic Environment*. Elsevier, Amsterdam, pp. 237–266.
- Kahl U., Dörner H., Radke R. J., Wagner A., Benndorf J., 2001, The roach population in the hypertrophic Bautzen Reservoir: structure, diet and impact on *Daphnia galeata*. *Limnologica*. 31, 61 – 68.
- Kamjunke N., Schmidt K., Pflugmacher S., Mehner T., 2002, Consumption of cyanobacteria by roach (*Rutilus rutilus*): useful or harmful to the fish? *Freshwater Biol.* 47: 243-250.
- Kangur K., Kangur A., 1996, Feeding of ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) in relation to the abundance of benthic organisms in Lake Võrtsjärv (Estonia). *Ann. Zool. Fennici*. 33, 473-480.
- Kangur K., Kangur A., Kangur P., 1999, A comparative study on the feeding of eel, *Anguilla anguilla* (L.), bream, *Abramis brama* (L.) and ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.) in Lake Võrtsjärv, Estonia. *Hydrobiologia* . 408/409, 65–72.
- Kangur K., Kangur A., Kangur P., 2000, Diet composition and food consumption level of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.) in L. Peipsi. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology*. 49, 121–135.
- Kangur P., Kangur A., Kangur K., Möls T., 2003, Condition and growth of ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in two large shallow lakes with different fish fauna and food recourse. *Hydrobiologia*. 506–509, 435–441.
- Kasyanov A. N., Izyumov Y. G., Kasyanova N. V., 1995 - Linear growth of roach *Rutilus rutilus* in water bodies of Russia and adjacent countries. *Vopr. Ichthyol.* 35, 722-781 (in Russian).

- Keast A., 1977, Diet overlaps and feeding relationships between the year classes in the yellow perch (*Perca flavescens*). *Env. Biol. Fish.* 2, 53-70.
- Keast A., Harker J., 1977, Fish distribution and benthic invertebrate biomass relative to depth in an Ontario lake. *Environ. Biol. Fish.* 2, 235–240.
- Kennedy M., Fitzmaurice P., 1968, The biology of the bream, *Abramis brama* L. in Irish waters. *Proc. R. Ir. Acad. B.* 67(5), 95-157.
- Kerfoot W. C., Kellog D. L., Strickler J. R., 1980, Visual observations of live zooplankters: evasion, escape and chemical defenses. In Kerfoot, W. C. (ed.), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hannover, New Hampshire: 10–28.
- Kerr S. R., 1971, Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of fishes. *J. Fish, Res. Bd Can.* 28, 801-808.
- Kirillov F. N., 1972, *Ryby Jakutii*. Izd. Nauka, Moskva, 360 pp.
- Kogan A. V., 1958, Materialy po pitaniji sinca, sazana i lešča Cymljanskogo vodochranilišča. *Izv. Vniorch.* 45, 183-188 (in Russian).
- Kokeš J., Gajdůšek J., 1978, The food of *Abramis brama* in the water reservoir Mostišť. *Zoologické listy.* 27(4), 371-380.
- Kokeš J., Sukop I., 1984, The food of the fry of perch (*Perca fluviatilis*) in the Mušov reservoirs. *Folia Zool.* 33, 349–362.
- Kolomin J. M., 1977, Jerš *Acerina cernua* (L.) r. Nadym. *Vopr. ichtiol.*, 17 (3), 395-399.
- Kottelat M., Freyhof J., 2007, *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kratochvíl M., Peterka J., Kubečka J., Matěna J., Vaníčková I., Čech M., Sed'a J., 2008, Feeding behaviour of larvae and juveniles of perch (*Perca fluviatilis*) performing diurnal vertical migrations in a deep canyon-shaped reservoir. *Folia Zool.* 57, 313-323.
- Kratochvíl M., Čech M., Vašek M., Kubečka J., Hejzlar J., Matěna J., Peterka J., Macháček J., Sed'a J., 2010, Diel vertical migrations of age 0+ percids in a shallow, well-mixed reservoir. *J. Limnol.* 69(2), 305-310.
- Krause J., Staaks G., Mehner T., 1998, Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *Journal of Fish Biology.* 53, 377–386.
- Kubečka J., 1993, Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining. *Aquac. Fish. Manage.* 24, 685–689.
- Kubečka J., Sed'a J., Matěna J., 1998, Fish-zooplankton interactions during spring in deep reservoir. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 83, 431-442.

- Lammens E. H. R. R., 1982, Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama*) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*. 95, 311-321.
- Lammens E. H. R. R., 1984, A comparison between the feeding of white bream (*Blicca bjoerkna*) and bream (*Abramis brama*). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22, 886-890.
- Lammens E. H. R. R., 1985a, A test of a model for planktivorous filter feeding by bream *Abramis brama*. *Environ. Biol. Fishes.* 13, 288-296.
- Lammens E. H. R. R. 1985b. Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 1342–1351.
- Lammens E. H. R. R., Frank-Landman A., McGillavry P. J., Vlink B., 1992, The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. *Environmental Biology of Fishes.* 33, 195–205.
- Lammens E. H. R. R., Geursen J., McGillavry P. J., 1987, Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (*Abramis brama*), roach (*Rutilus rutilus*), and white bream (*Blicca bjoerkna*) in hypertrophic lakes. *Proc. V. Cong. Eur. Ichthyol.* 153-162.
- Lammens E. H. R. R., Hoogenboezem W., 1991, Diets and feeding behaviour. In: Winfield I. J. a Nelson J. S. (eds), *Cyprinid fishes – systematic, biology and exploitation*. Chapman & Hall, London: 353–376.
- Lammens E. H. R. R., Nie H. W. de, Vijverberg J., Densen W. L. T. van, 1985, Resource partitioning and niche shifts of bream (*Abramis brama*) and eel (*Anguilla anguilla*) mediated by predation of smelt (*Osmerus eperlanus*) on *Daphnia hyalina*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 1342-1351.
- Laskar K., 1948, Ernährung des Brassens in eutrophen Seen. *Arch. Hydrobiol.* 42, 1-165.
- Laskar K., 1949, Die Ernährung des Brassens (*Abramis brama* L.) im eutrophen See. *Arch. Hydrobiol.* 42, 1-165.
- Lauridsen T. L., Buenk I., 1996, Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie.* 137, 161–176.
- Lazzaro X., 1987, A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia.* 146, 97–167.
- Lessmark O., 1983, Competition between perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in south Swedish lakes. Ph.D. thesis, Institute of Limnology, University of Lund, Lund, Sweden.
- Lewin W. Ch., Okun N., Mehner T., 2004, Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology.* 49, 410–424.

- Lima S. L., 1998, Stress and decision making under the risk of predation: developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. In: Stress and Behavior. Advances in the Study of Behavior, vol 27 (Eds A. P. Möller, M. Milinski & P. J. B. Slater) pp. 215–290. Academic Press, San Diego, CA, U.S.A.
- Lima S. L., Dill L. M., 1990, Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Can J. Zool. 68, 619–640.
- Löffler H., 1984, Zur Ökologie des Brachsen (*Abramis brama* (L.)) im Bodensee. Schweiz. Z. Hydrol. 46, 147-162.
- Lohniský K., 1965, Příspěvek k poznání potravy mladých plotic obecných, jeliců proudníků, cejnů velkých a okounů říčních v údolní nádrži Lipno. Sb. VŠŽ v Praze. 475-487.
- Longhi M. L. a Beisner B. E., 2009, Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. Journal of Plankton Research. 31, 1195-1207.
- Lorenzoni M., Carosi A., Pedicillo G., Trusso A., 2007, A comparative study on the feeding competition of the European perch *Perca fluviatilis* L. and the ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in Lake Piediluco (Umbria, Italy). BFPP/Bull. Fr. Pêche Piscic. 387, 35-57.
- Lundbeck J., 1926, Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. Arch. Hydrobiol. 7, 1-473.
- Lusk S., Baruš V., Vostradovský J., 1992, Ryby v našich vodách. Academia, Praha, Česká republika.
- Lyagina T. N., 1972, The seasonal dynamics of biological characteristics of the roach (*Rutilus rutilus* L.) under conditions of varying food availability. J. Ichtyol. 12, 210–226.
- Magnuson J. J., Heitz J. G., 1971, Gill raker apparatus and food selectivity among mackerelles, tunas and dolphins. Fish. Bull. Nat. Mar. Fish. Serv. 69, 361-370.
- Macháček M., Matěna J., 1997, Diurnal feeding patterns of age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in a steep-sided reservoir. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 49, 59-70.
- Mann R. H. K., 1973, Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* L. in two rivers in Southern England. J. Fish Biol. 5, 707-736.
- Mann R. H. K., 1974, Observations on the age, growth, reproduction and food of the dace *Leuciscus leuciscus* L. in two rivers in Southern England. J. Fish Biol. 6, 237-253.
- Mark W., Hofer R., Wieser W., 1987, Diet spectra and resource partitioning in the larvae and juveniles of three species and six cohorts of cyprinids from a subalpine lake. Oecologia. 71, 388-396.
- Martyniak A., Jerzyk M. S., Adámek, Z., 1987, The food of bream (*Abramis brama*) in the Pierzchaly reservoir (Poland). Folia Zoologica. 36(3), 273-280.

- Matěna J., 1995, The role of ecotones as feeding grounds for fish fry in a Bohemian water supply reservoir. *Hydrobiologia*. 303, 31–38.
- Matthes H., 1963, A comparative study of the feeding mechanism of some African Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes). *Bijdr. Dierk.* 33, 1-35.
- McCormack J. C., 1970, Observations on the food of perch (*Perca fluviatilis* L.) in Windermere. *Journal of Animal Ecology*. 39, 255–267.
- Mehner T., Diekmann M., Mick U., Lemcke R., 2005, Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure and human-use intensity. *Freshwater Biology*. 50, 70–85.
- Mehner T., Schulz M., 2002, Monthly variability of hydroacoustic fish stock estimates in a deep lake and its correlation to gillnet catches. *J. Fish Biol.* 61, 1109–1121.
- Mikheev V. N., Wanzenböck J., Pasternak A. F., 2006, Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behaviour. *Ecol. Freshw. Fish.* 15, 111–117.
- Mittelbach G. G., 1981, Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology*. 62, 1370-1386.
- Motta P. J., 1984, Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review. *Copeia*, 1-18.
- Murdoch W. W., Avery S., Smyth M. E. B., 1975, Switching in predatory fish. *Ecology*. 56, 1094–1105.
- Murdoch W. W., Bence J., 1987, General predators and unstable prey populations. In: *Predation. Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities* (Eds W. C. Kerfoot A. Sih), pp. 17–30. The University Press of New England, Hanover, NH, U.S.A.
- Naud M., Magnan P., 1988, Diel onshore-offshore migrations in northern redbelly dace, *Phoxinus eos* (Cope), in relation to prey distribution in a small oligotrophic lake. *Canadian Journal of Zoology*. 66, 1249–1253.
- Neill W. E., 1975, Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology*. 56, 809-826.
- Niederholzer R., Hofer R., 1980, The feeding of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) I. Studies on natural populations. *Ekologia Polska*. 28, 45–59.
- Nurminen L., Pekcan-Hekim Z., Repka S., Horppila J., 2010, Effect of prey type and inorganic turbidity on littoral predator–prey interactions in a shallow lake: an experimental approach. *Hydrobiologia*. 646, 209–214.

- Nyberg P., 1979, Production and food consumption of perch, *Perca fluviatilis* L., in two Swedish forest lakes. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. 58, 140-157.
- O'Connell C. P., 1972, The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). J. Fish. Res. Board. Can. 29, 285-293.
- Ogle D. H., 1998, A synopsis of the biology and life history of ruffe. Journal of Great Lakes Research. 24, 170-185.
- Ogle D. H., Selgeby J. H., Newman R. M., Henry M. G., 1995, Diet and Feeding Periodicity of Ruffe in the St. Louis River Estuary, Lake Superior. Transactions of the American Fisheries Society. 124, 356-369.
- Okun N., Mehner T., 2005, Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (Phragmites) stands. Ecology of Freshwater Fish. 14, 139-149.
- Olin M., Rask M., Ruuhijärvi J., Kurkilahti M., Ala-Opas P., Ylönen O., 2002, Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. Journal of Fish Biology. 60, 593-612.
- Osenberg C. W., Werner E. E., Mittelbach G. G., Hall D. J., 1988, Growth patterns in bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) sunfish: environmental variations and the importance of ontogenetic niche shifts. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45, 17-26.
- Osse J. W. M., 1985, Jaw protrusion, an optimization of the feeding apparatus of teleosts? Acta Biotheor. 34, 219-232.
- Parsons J. W., 1950, Life history of the yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill) of Clear Lake, Iowa. Iowa State J. Sci. 25, 83-97.
- Perga M. E., Gerdeaux D., 2005, 'Are fish what they eat' all year round? Oecologia. 144, 598-606.
- Persson A., Brönmark C., 2002, Foraging capacities and effects of competitive release on ontogenetic diet shift in bream, *Abramis brama*. Oikos. 97, 271-281.
- Persson A., Hansson L. A., 1998, Diet shift in fish following competitive release. Department of Ecology, Limnology, Lund University, Ecology Building, 223-262.
- Persson L., 1982, Rate of food evacuation in roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature, and the application of evacuation rate estimates for studies on the rate of food consumption. Freshwat. Biol. 12, 203-210.
- Persson L., 1983a, Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake. Oikos. 40, 197-207.

- Persson L., 1983b, Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. *Oikos*. 41, 118–125.
- Persson L., 1983c, Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. *Oikos*. 41, 126–132.
- Persson L., 1985, Assymetrical competition: are large animals competitively superior? *Am. Nat.* 126, 261-266.
- Persson L., 1986, Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology*. 67, 355–364.
- Persson L., 1987a, The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch *Perca fluviatilis*. *Oikos*. 148-160.
- Persson L., 1987b, The effects of habitat and season on the competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*). *Oecologia*. 73, 170–177.
- Persson L., 1987c, Competition induced switch in young of the year perch, *Perca fluviatilis*: an experimental test of resource limitation. *Environ. Biol. Fish.* 19, 235-239.
- Persson L., 1988, Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: Ebenman B., and Persson L. (eds). *Size-structured populations: ecology and evolution*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 203-218.
- Persson L., Eklöv P., 1995, Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology*. 76, 70–81.
- Persson L., Greenberg L. A., 1990a, Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) – roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology*. 71, 44–56.
- Persson L., Greenberg L. A., 1990b, Interspecific and intraspecific size class competition affecting resource use and growth of perch *Perca fluviatilis* L. *J. Fish Biol.* 71, 899-906.
- Persson L., Diehl S., Johansson L., Andersson G., Hamrin S. F., 1991, Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes: patterns and the importance of size structured interactions. *Journal of Fish Biology*. 38, 281–293.
- Persson L., Leonardsson K., de Roos A. M. a kol., 1998, Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theor. Pop. Biol.* 54, 270–293.
- Peterka J., Matěna J., 2009, Differences in feeding selectivity and efficiency between young-of-the-year European perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)) - field observations and laboratory experiments on the importance of prey movement apparency vs. evasiveness. *Biologia (Bratislava)* 64: 786–794.

- Peterka J., Matěna J., 2011, Feeding behaviour determining differential capture success of evasive prey in underyearling European perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)). *Hydrobiologia*. 661, 113–121.
- Peters R. H., 1983, The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press.
- Plaistow S., Siva J. M. T., 1999, The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Anim. Behav.* 58, 659–667.
- Platanova O. P., 1964, Osobennosti pitaniya ryb-bentofagov v pervyje gody suščestvovanija Kujbyševskogo vodochranilišča. *Zool. Ž.* 43, 706-712 (in Russian).
- Ponton D., Gerdeaux D., 1988, Quelques aspects de l'alimentation de deux poissons planctonophages du lac leman: le corégone (*Coregonus schinzii palea* Cuv. Et Val.) et le gardon (*Rutilus rutilus* (L.)) *Bull. fr. Pêche Piscic.* 308, 11-23.
- Ponton D., Stroffek S., 1987, Régime alimentaire des alevins de gardons (*Rutilus rutilus* L.) dans un port du Lac Léman. Comparaison avec la nourriture disponible. *Schweiz. Z. Hydrol.* 49, 229-342.
- Popova O. A., Sytina L. A., 1977, Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters of the USSR. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 34, 1559–1570.
- Popova O. A., Reshetnikov, Yurii S., Kiyashko, Valentina I., Dgebuadze, Yurii Yu., Mikheev, Viktor N., 1998, Ruffe from the former USSR: Variability within the largest part of its natural range. *J. Great Lakes Res.* 24, 263–284.
- Post J. R., McQueen D. J., 1988, Ontogenetic changes in the distribution of larval and juvenile yellow perch (*Perca flavescens*): a response to prey or predators? *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 45, 1820–1826.
- Prejs A., 1973, Experimentally increased fish stock in the pond type Lake Warniak. IV. Feedig of introduced and autochthonous non-predatory fish. *Ekol. Pol.* 21. 465-504.
- Prejs A., 1976, Fishes and their feeding habits, in *Selected Problems in Lake Littoral Ecology* (ed. E. Pieczynski), Warsaw Univ. Press, Warsaw, pp. 155-171.
- Prejs A., 1978, Lake macrophytes as the food of roach and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) I. daily intake of macrophyte food in relation to the body size of fish. *Ekol. pol.* 26, 537–553.
- Prejs A., 1984, Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences. *Environmental Biology of Fishes.* 10, 281–296.
- Prejs A., Jackowska H., 1978, Lake macrophytes as the food of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius eryhtrophthalmus* L.). I. Species composition and dominance relations in the lake and food. *Ekol. Pol.* 26, 428-438.

- Prchalová M., Kubečka J., Vašek M., Peterka J., Sed'a J., Jůza T., Říha M., Jarolím O., Tušer M., Kratochvíl M., Čech M., Draštík V., Frouzová J., Hohausová E., 2008, Distribution patterns of fishes in a canyon-shaped reservoir. *J. Fish Biol.* 73, 54–78.
- Pyke G. H., 1984, Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 523–75.
- Radke R. J., Eckmann R., 2001, No general percid dominance under mesotrophic lake conditions: a test of several hypotheses. *Limnologica.* 31, 37–44.
- Radke R. J., Gaupisch A., 2005, Effects of phytoplankton-induced turbidity on predation success of piscivorous Eurasian perch (*Perca fluviatilis*): possible implications for fish community structure in lakes. *Naturwissenschaften.* 92, 91 – 94.
- Rask M., 1986, The diet and diel feeding activity of perch, *Perca fluviatilis* L., in a small lake in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici.* 23, 49–56.
- Rask M., 1989, A note on the diet of roach, *Rutilus rutilus* L. and other cyprinids at Tvärminne, northern Baltic Sea. *Aqua Fennica.* 19, 19–27.
- Rask M., Arvola R., 1985, The biomass and production of pike, perch and whitefish in two small lakes in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici.* 22, 129–136.
- Rezsű E., Specziár A., 2006, Ontogenetic diet profiles and size-dependent diet partitioning of ruffe *Gymnocephalus cernuus*, perch *Perca fluviatilis* and pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Lake Balaton. *Ecology of Freshwater Fish.* 15, 339–349.
- Rheinberg V., Hofer R., Weiser W., 1987, Growth and habitat separation in eight cohorts of three species of cyprinids in a subalpine lake. *Environ. Biol. Fish.* 18, 209–217.
- Robotham P. W. J., 1982, An analysis of a specialized feeding mechanism of the spined loach, *Cobitis taenia* (L.), and a description of the related structures. *J. Fish. Biol.* 20, 173–181.
- Rocha C. F. D., 1998, Ontogenetic shift in the rate of plant consumption in a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*). *J. Herpetol.* 32, 274–279.
- Romare P., Berg S., Lauridsen T., Jeppesen E., 2003, Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake. *Freshwater Biology.* 48, 1353–1362.
- Romare P., Hansson L. A., 2003, A behavioral cascade: top-predator induced behavioral shifts in planktivorous fish and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 48, 1956–1964.
- Říha M., Kubečka J., Mrkvička T., Prchalová M., Čech M., Draštík V., Frouzová J., Hladík M., Hohausová E., Jarolím O., Jůza T., Kratochvíl M., Peterka J., Tušer M., Vašek M., 2008, Dependence of beach seine net efficiency on net length and diel period. *Aquat. Living Resour.* 21, 411–418.

- Říha M., Kubečka J., Vašek M., Sed'a J., Mrkvička T., Prchalová M., Matěna J., Hladík M., Čech M., Draštík V., a kol., 2009, Long-term development of fish populations in the Rimov Reservoir. *Fisheries Management and Ecology*. 16, 121–129.
- Říha M., Vašek M., Prchalová M., Mrkvička T., Jůza T., Čech M., Draštík V., Muška M., Kratochvíl M., Peterka J., Tušer M., Sed'a J., Bláha M., Kubečka J., 2012, Diel horizontal migration of fish between littoral and pelagial in a model reservoir. (Unpublished manuscript)
- Savino J. F., Stein R. A., 1989, Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes*. 24, 287–293.
- Sharma C. M., Borgstrøm R., 2008, Shift in density, habitat use, and diet of perch and roach: An effect of changed predation pressure after manipulation of pike. *Fisheries Research*. 91, 98–106.
- Schleuter D., Eckmann R., 2006, Competition between perch (*Perca fluviatilis*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*): the advantage of turning night into day. *Freshwater Biology*. 51, 287–297.
- Schleuter D., Eckmann R., 2008, Generalist versus specialist: the performances of perch and ruffe in a lake of low productivity. *Ecology of Freshwater Fish*. 17, 86–99.
- Schmitt, R. J., Holbrook S. J., 1984, Gape-limitation, foraging tactics, and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia*. 63, 6-12.
- Schulz U., Berg R., 1987, The migration of ultrasonic-tagged bream, *Abramis brama* (L), in Lake Constance (Bodensee-Untersee). *J. Fish Biol.* 31, 409–414.
- Schulze T., Dörner H., Hölker F., Mehner T., 2006, Determinants of habitat use in large roach. *J. Fish Biol.* 69, 1136–1150.
- Sibbing F. A., 1988, Specializations and limitations in the utilization of food resources by the carp, *Cyprinus carpio*: a study of oral food processing. *Environ. Biol. Fishes*. 22, 161-178.
- Sibbing F. A., 1991, Food capture and oral processing. pp. 377-412. In: Winfield I. J., Nelson J. S. (ed.) *Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and Exploitation*, Chapman & Hall, London.
- Siegmund R., Wolff D. L., 1973, Laboruntersuchungen und Freiwasserbeobachtung zur Schwimmaktivität einheimischer Süßwasserfische. *Fischereiforschung*, 11, 107-116.
- Sokolov V. P., 1970, Biologija lešča *Abramis brama* L. verchov'ev Obi. *Vopr. Icht.* 10(5), 790-796 (in Russian).
- Specziár A., Bíró P., Tölg L., 1998, Feeding and competition of five cyprinid fishes in different habitats of the Lake Balaton littoral zone, Hungary. *Italian Journal of Zoology*. 65, 331-336.

- Stein R. A., Threlkeld S. T., Sandgren C. D. a kol. 1988, Size-structured interactions in lake communities. In: Carpenter S. R. (ed.), Complex interactions in lake communities. Springer.
- Stenson J. A. E., 1979, Predator–prey relations between fish and invertebrate prey in some forest lakes. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm. 58, 166–183.
- Suietov S. V., 1939, A contribution to the knowledge of fish productivity in water bodies. Communication 8. The role of silt mass in the use of natural food by fish. (In Russian). Trudy limnol. Sta. Kosine. 22, 241-249.
- Summers R. B., DeLong M. D., Thorp J. H., 1997, Ontogenetic and temporal shifts in the diet of the amphipod *Gammarus fasciatus* in the Ohio River. Am. Midl. Nat. 137, 329–336.
- Svärdson G., 1976, Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm. 56, 144–171.
- Stricker J. R., 1975, Intra- and interspecific information flow among planktonic copepods: receptors. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie. 19, 2951–2958.
- Tammi J., Lappalainen A., Mannio J., Rask M., Vuorenmaa J., 1999, Effects of eutrophication on fish and fisheries in Finnish lakes: a survey based on random sampling. Fisheries Management and Ecology. 6, 173–186.
- Tarvainen M., Vuorio K., Sarvala J., 2008, The diet of ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in northern lakes: new insights from stable isotope analyses. Journal of Fish Biology. 72 (7), 1720–1735.
- Tatrai I., 1980, About feeding conditions of bream, (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. Hydrobiologia. 3, 81-86.
- Terofal F., 1997, Sladkovodní ryby v evropských vodách. Ikar Praha, Česká republika.
- Thetmayer H., Kils U., 1995, To see and not to be seen. Marine Ecology Progress Series. 126, 1–8.
- Thorpe J. E., 1977, Morphology, physiology, behaviour, and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *Perca flavescens* Mitchill. J. Fish. Res. Bd. Canada, 34, 1504-1514.
- Timms R. M., Moss B., 1984, Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. Limnology and Oceanography. 29, 472–486.
- Tollrian R., Harvell C. D., 1999, The Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Princeton University Press, Princeton, pp. 383.
- Townsend C. R., Winfield I. J., Peirson G., Cryer M., 1986, The response of young roach *Rutilus rutilus* to seasonal changes in abundance of microcrustacean prey: a field demonstration of switching. Oikos. 46, 372-378.

- Treasurer J. W., 1988, The distribution and growth of lacustrine 0+ perch, *Perca fluviatilis*. Environ. Biol. Fish. 21, 37-44.
- Treasurer J. W., 1990, The daily food consumption of lacustrine 0+ perch, *Perca fluviatilis* L. Freshwat. Biol. 24, 361-374.
- Turner A. M., Mittelbach G. G., 1990, Predator avoidance and community structure: interactions among piscivores, planktivores, and plankton. Ecology. 71, 2241–2254.
- Urho L., 1996, Habitat shifts of perch larvae as survival strategy. Ann. Zool. Fennici. 33, 329–340.
- Uribe-Zamora M., 1975, Selection des proies par le filtre branchial de la carpe miroir, *Cyprinus carpio* L., thesis, Lyon (127pp.).
- Uusitalo L., Horppila J., Eloranta P., Liljendahl-Nurminen A., Malinen T., Salonen M., Vinni M., 2003, Leptodora kindti and Flexible Foraging Behaviour of Fish – Factors behind the Delayed Biomass Peak of Cladocerans in Lake Hiidenvesi. Internat. Rev. Hydrobiol. 88, 34–48.
- Vainikka A., Jokelainen T., Kortet R., Ylönen H., 2005, Predation risk allocation or direct vigilance response in the predator interaction between perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.)? Ecol. Freshw. Fish. 14, 225–232.
- Vasnecov V. V., 1949, Jerš *Acerina cernua* (Linné), pp. 580-582. In: Berg L. S., Bogdanov A. S., Kožin N. I. (eds.), Promyslovyje ryby SSSR. Piščepromizdat, Moskva 787 pp., 230 pl.
- Vašek M., Kubečka J., 2004, In situ diel patterns of zooplankton consumption by subadult/adult roach *Rutilus rutilus*, bream *Abramis brama*, and bleak *Alburnus Alburnus*. Folia Zool. 53(2), 203–214.
- Vašek M., Kubečka J., Sed'a J., 2003. Cyprinid predation on zooplankton along the longitudinal profile of a canyon-shaped reservoir. Archiv für Hydrobiologie. 156, 535–550.
- Vašek M., Kubečka J., Matěna J., Sed'a J., 2006, Distribution and Diet of 0+ Fish within a Canyon-Shaped European Reservoir in Late Summer. Internat. Rev. Hydrobiol. 91, 178–194.
- Vašek M., Jarolím O., Čech M., Kubečka J., Peterka J., Prchalová M., 2008, The use of pelagic habitat by cyprinids in a deep riverine impoundment: Římov reservoir, Czech Republic. Folia Zoologica. 57, 324–336.
- Vašek M., Kubečka J., Čech M., Drašík V., Matěna J., Mrkvička T., Peterka J., Prchalová M., 2009, Diel variation in gillnet catches and vertical distribution of pelagic fishes in a stratified European reservoir. Fisheries Research. 96, 64–69.
- Vinni M., Horppila J., Olin M., Ruuhijärvi J., Nyberg K., 2000, The food, growth and abundance of five co-existing cyprinids in lake basins of different morphometry and water quality. Aquat. Ecol. 34, 421–431.

- Volgin M. V., Veršinin N. V., 1964, Pitanije ubinskogo lešča *Abramis brama* (L.). Vopr. Icht. 4, 708-715 (in Russian).
- Vøllestad L. A., 1985, Resource partitioning of roach *Rutilus rutilus* and bleak *Alburnus alburnus* in two eutrophic lakes in SE Norway. Holartic Ecology. 8, 88–92.
- Wang N., Eckmann R., 1994, Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. Hydrobiologia. 227, 135-143.
- Weartherley N. S., 1987, The diet and growth of 0-group dace, *Leucinus leucinus* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a lowland river. J. Fish. Biol. 30, 237-247.
- Werner E. E., 1988, Size, scaling, and the evolution of complex life cycles. In: Ebenman B and Persson L., Size-structured populations: ecology and evolutions. Springer Verlag, Berlin pp. 60-81.
- Werner E. E., 1994, Ontogenetic scaling of competitive relations: size-dependent effects and responses in two anuran larvae. Ecology. 75, 197-213.
- Werner E. E., Gilliam J. F., 1984, The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 393–425.
- Werner E. E., Gilliam J. F., Hall D. J., Mittelbach G. G., 1983, An experimental tests of the effects of predation risk on habitat use in fish. Ecology. 64, 1540–1548.
- Werner E. E., Hall D. J., 1974, Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Ecology. 55, 1042-1052.
- Werner E. E., Hall D. J., 1979, Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. Ecology. 60, 256-264.
- Werner E. E., Hall D. J., 1988, Ontogenetic habitat shifts in blue-gill: the foraging rate-predation risk trade-off. Ecology. 69, 1352-1366.
- Wetzel R. G., 2001, Limnology. Lake and River Ecosystems, 3rd edn. Academic Press, London.
- Wilbur H. M., 1988, Interactions between growing predators and growing prey - In: Ebenman B. and Persson L., Size-structured populations: ecology and evolutions. Springer Verlag, Berlin pp. 60-81.
- Willer A., 1924, Die Nahrungstiere der Fische. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas I, Schwiezerbart'sche, Stuttgart, 1-145.
- Winfield I. J., 1986, The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus* and perch, *Perca fluviatilis*. Journal of Fish Biology. 29, 37–48.

- Winfield I. J., Nelson J. S., 1991, Cyprinid fishes, Systematics, biology and exploitation. Chapman and Hall, 2-6 Boundary Row, London, UK.
- Winfield I. J., Peirson G., Cryer M., Townsend C. R., 1983, The behavioural basis of prey selection by underyearling bream (*Abramis brama*) and roach (*Rutilus rutilus*). Freshwat. Biol. 13, 139-149.
- Winkel E. H. ten, 1987, Chironomid larvae and their foodweb relations in the littoral zone of lake Maarseveen, PhD thesis, University of Amsterdam. (145 pp.).
- Wojtal A., Frankiewicz P., Izydorczyk K., Zalewski M., 2003, Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). Hydrobiologia 506-509, 339–346.
- Wolter C., Freyhof J., 2004, Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. J. Fish Biol. 64, 632–642.
- Wootton R. J., 1998, Ecology of teleost fishes, second edition, Institute of Biological Sciences, the University of Wales, Aberystwyth, UK.
- Young B. A., 1989, Ontogenetic changes in the feeding system of the red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*: I. Allometric analysis. J. Zool. 218, 365–382.
- Yule D. L., Adams J. V., Stockwell J. D., Gormen O. T., 2008, Factors affecting bottom trawl catches: Implication for monitoring the fishes of Lake Superior. N. Am. J. Fish. Manage. 28, 109–122.
- Zamora L., Moreno-Amich R., 2002, Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system. Hydrobiologia 483, 209–218.
- Zander E., 1906, Das Kiemenfilter der Teleosta. Eine morphophysiologische Studie. Z. wiss. Zool. 84, 619-713.
- Zheltenkova M. V., 1949, Food and growth of some subspecies of *Rutilus rutilus* (L.). Zoologicheskii Zhurnal. 28, 257–268 (in Russian).
- Žukov P. I., 1965, Ryby Belorussii. Izd. Nauka i tehnika, Minsk, 415 pp.