

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybnářství a ochrany vod

Ústav akvakultury a ochrany vod

Bakalářská práce

**Odhad ekologického vlivu hlaváče černoústého
(*Neogobius melanostomus*) na makrozoobentos dolního
Labe pomocí funkční odpovědi potravního chování:
vliv velikosti predátora**

Autor: Jan Rytíř

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Bořek Drozd, Ph.D.

Konzultant bakalářské práce: Ing. Pavel Franta

Studijní program a obor: B1601 Ekologie a ochrana prostředí, Ochrana vod

Forma studia: Prezenční

Ročník: 3.

České Budějovice, 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval 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. Zveřejnění probíhá 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

Podpis:

Poděkování

Děkuji svému vedoucímu bakalářské práce RNDr. Bořkovi Drozdovi, Ph.D. a konzultantovi Ing. Pavlovi Frantovi za odborné vedení a pomoc při vypracování této práce a za trpělivost a ochotu, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce věnovali.

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Jan RYTÍŘ**
Osobní číslo: **V16B049P**
Studijní program: **B1601 Ekologie a ochrana prostředí**
Studijní obor: **Ochrana vod**
Název tématu: **Odhad ekologického vlivu hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) na makrozoobentos dolního Labe pomocí funkční odpovědi potravního chování: vliv velikosti predátora**
Zadávající katedra: **Ústav akvakultury a ochrany vod**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :


Objektem bakalářské práce je nepůvodní druh ichtyofauny České republiky, invazivní hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814). Tato relativně malá bentická ryba představuje hrozbu pro evropské a severoamerické sladkovodní i brakické ekosystémy. Její tolerance vůči širokému rozpětí abiotických faktorů, vhodné podmínky v regulovaných řekách, agresivní chování, fyziologická plasticita, péče o potomstvo ale i porcionální výtěr přispěly k rychlé a úspěšné kolonizaci nových lokalit. V mnoha výzkumech byly zaznamenány stanovištní a potravní překryvy s původními druhy ryb, což způsobilo snížení abundance a v některých případech úplné vymizení nativní ichtyofauny. Tyto skutečnosti vedly k nutnosti odhadu a predikace ekologického vlivu tohoto druhu.

Cílem navržené bakalářské práce je shrnutí dosud známých informací z oblasti odhadu a predikce ekologického vlivu a funkční odpovědi potravního chování nepůvodních druhů ryb (se zvláštním zřetelem na blízkce příbuzné druhy - čeled' Gobiidae), které budou rozšířeny laboratorními experimenty. V teoretické části se student naučí pracovat s odbornou vědeckou literaturou (samostatné vyhledání a nastudování cizojazyčné literatury). Student se tak seznámí s danými druhy, problematikou studia odhadu ekologického vlivu a potravního chování u cílového druhu a u ryb jako celku, což bude tvořit základ literární rešerše této bakalářské práce. Během vlastního experimentu, který bude probíhat v akvarijní místnosti Ústavu Akvakultury a Ochrany Vod v Českých Budějovicích, student vyhodnotí funkční odpověď potravního chování a efektivitu různých kohort hlaváče černoústého při různých hustotách kořisti.

Dosažené výsledky pak student vyhodnotí pomocí počítačového softwaru (R software, Image Analysis, MS Office) a srovnány s výsledky a závěry z dostupné literatury. Veškerá snaha vyvinutá v rámci BP tak povede k doplnění chybějících znalostí v problematice odhadu a predikce ekologického vlivu a potravního chování nepůvodního hlaváče černoústého.

Rozsah grafických prací: **dle potřeby (do 10 stran)**
Rozsah pracovní zprávy: **30-50 stran**
Forma zpracování bakalářské práce: **tištěná**
Seznam odborné literatury: **viz příloha**

Vedoucí bakalářské práce: **RNDr. Bořek Drozd, Ph.D.**
Ústav akvakultury a ochrany vod
Konzultant bakalářské práce: **Ing. Pavel Franta**
Datum zadání bakalářské práce: **5. ledna 2018**
Termín odevzdání bakalářské práce: **3. května 2019**


prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan

L.S.


doc. Ing. Jan Mráz, Ph.D.
ředitel

V Českých Budějovicích dne 10. ledna 2018

Příloha zadání bakalářské práce

Seznam odborné literatury:

- Alexander, M.E., Dick, J.T.A., Weyl, O.L., Robinson, T.B., Richardson, D.M., 2014. Existing and emerging high impact invasive species are characterized by higher functional responses than natives. *Biol. Lett.* 10, 20130946.
- Brandner, J., Auerwald, K., Cerwenka, A.F., Schliewen, U.K., Geist, J., 2013. Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia* 703, 113-131.
- Corkum, L.D., Sapota, M.R., Skóra, K.E., 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biol. Invasions* 6, 173-181.
- Cuthbert, R.N., Dickey, J.W., McMorro, C., Laverty, C., Dick, J.T.A., 2018. Resistance is futile: lack of predator switching and a preference for native prey predict the success of an invasive prey species. *Royal Soc. Open Sci.* 5, 180339.
- Dick, J.T.A., Gallagher, K., Avlijas, S., Clarke, H.C., Lewis, S.E., Leung, S., Minchin, D., Caffrey, J., Alexander, M.E., Maguire, C., 2013. Ecological impacts of an invasive predator explained and predicted by comparative functional responses. *Biol. Invasions* 15, 837-846.
- Dick, J.T.A., Alexander, M.E., Jeschke, J.M., Ricciardi, A., MacIsaac, H.J., Robinson, T.B., ? Paterson, R.A., 2014. Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach. *Biol. Invasions* 16, 735-753.
- Dick, J.T.A., Laverty, C., Lennon, J.J., Barrios?O'Neill, D., Mensink, P.J., Robert Britton, J., ? Dunn, A.M., 2017. Invader relative impact potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. *J. Appl. Ecol.* 54, 1259-1267.
- Dickey, J. W., Cuthbert, R. N., Rea, M., Laverty, C., Crane, K., South, J., Briski, E., Chang, X., Coughlan, N. E., MacIsaac, H. J., 2018. Assessing the relative potential ecological impacts and invasion risks of emerging and future invasive alien species. *NeoBiota.* 40, 1.
- Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 98, 5-86.
- Charlebois, P.M., Cokrum, L.D., Jude, D.J., Knight, C., 2001. The round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion: Current research and future needs. *J. Great Lakes Res.* 27, 263-266.
- Chotkowski, M.A., Marsden, J.E., 1999. Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: Field predictions from laboratory experiments. *J. Great Lakes Res.* 25, 26-35.
- Iacarella, J.C., Dick, J.T.A., Alexander, M.E., Ricciardi, A., 2015. Ecological impacts of invasive alien species along temperature gradients: testing the role of environmental matching. *Ecol. Appl.* 25, 706-716.
- Jeschke, J.M., Bacher, S., Blackburn, T.M., Dick, J.T.A., Essl, F., Evans, T., ? Pergl, J., 2014. Defining the impact of non?native species. *Conserv. Biol.* 28, 1188-1194.
- Jude, D., Janssen, J., Crawford, G., Munawar, M., Edsall, T., Leach, J., 1995. Ecology, distribution, and impact of the newly introduced tubenose and round gobies in the biota of the St. Clair and Detroit Rivers. In: Munawar, M., Edsall, T., Leach, J., Ryder, R.A. (Eds.), *The Lake Huron ecosystem: ecology, fisheries, and management*, pp 447-470.
- Kipp, R., Hébert, I., Lacharité, M., Ricciardi, A., 2012. Impacts of predation by the Eurasian round goby (*Neogobius melanostomus*) on molluscs in the upper St. Lawrence River. *J. Great Lakes Res.* 32, 78-89.

Kornis, M.S., Mercado-Silva, N., Vander Zanden, M.J., 2012. Twenty years of invasion: A review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *J. Fish Biol.* 80, 235-285.

Lavery, C., Green, K.D., Dick, J.T.A., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Médoc, V., Britton, J.R., 2017. Assessing the ecological impacts of invasive species based on their functional responses and abundances. *Biol. Invasions*, 19, 1653-1665.

Parker, I.M., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P.M., Goldwasser, L., 1999. Impact: toward a fra

OBSAH

1	Úvod	10
2	Literární přehled	12
2.1	Ekologické invaze	12
2.1.1	Terminologie ekologických invazí	12
2.1.2	Nepůvodní druhy	13
2.1.3	Invazní druhy	13
2.1.4	Fáze ekologických invazí.....	14
2.1.5	Invazibilita akvatických ekosystémů	17
2.1.6	Dopady ekologických invazí	18
2.2	Hlaváč černoústý	19
2.2.1	Popis a znaky	19
2.2.2	Rozmnožování	20
2.2.3	Potrava hlaváče černoústého.....	22
2.2.4	Habitat.....	23
2.2.5	Původní areál rozšíření	23
2.2.6	Invazivita hlaváče černoústého	24
2.2.7	Nepůvodní rozšíření.....	25
2.2.8	Možnosti dalšího šíření hlaváče černoústého	27
2.2.9	Rozšíření v České republice	28
2.2.10	Dopady invaze hlaváče černoústého.....	29
2.3	Predace a potravní chování	32
2.3.1	Funkční odpovědi (FR).....	32
2.3.2	Funkční odpověď typu 1	33
2.3.3	Funkční odpověď typu 2.....	33
2.3.4	Funkční odpověď typu 3.....	34
2.3.5	Komparativní funkční odpovědi (CFR).....	34
2.3.6	Relative impact potential (RIP)	35
2.3.7	Faktory ovlivňující funkční odpověď	36
3	Cíl práce	38
4	Materiál a metodika	39
4.1	Odlov predátorů a aklimatizační perioda.....	39
4.2	Odlov kořisti	39

4.3	Příprava experimentu	40
4.4	Průběh experimentu.....	40
4.5	Analýza naměřených dat	41
5	Výsledky	43
5.1	Funkční odpověď a její parametry.....	43
6	Diskuze	47
7	Závěr	51
8	Přehled použité literatury.....	52
9	Abstrakt.....	62
10	Abstract	63

1 Úvod

Ekologické invaze jsou již několik let poměrně velmi skloňovaným tématem. Touto problematikou se blíže zabývá invazní ekologie. Tato poměrně mladá vědecká disciplína stanovuje oborovou terminologii, studuje nepůvodní druhy organismů, tedy druhy, které jsou introdukovány mimo svůj přirozený areál rozšíření, procesy invaze, prevenci invazí a v neposlední řadě dopady invazních druhů.

Tyto druhy mohou výrazně ohrožovat původní druhovou biodiverzitu, narušovat ekosystémy a způsobovat tak nejen ekologické, ale i nemalé ekonomické škody. Velký podíl invazních organismů je do nepůvodních ekosystémů introdukován hlavně díky lidské činnosti, a to úmyslné i neúmyslné. V posledních letech se ale také díky zvyšující se lidské aktivitě oslabují přirozené mechanismy, které zabraňují ekologickým invazím a ty neustále nabývají na svém rozměru.

Velmi patrné je to ve sladkovodních ekosystémech, které jsou k fyzikálně-chemickým a biologickým změnám velmi citlivé. Díky rozsáhlým úpravám a změnám ve vodním prostředí jsou v dnešní době nepůvodní akvatické druhy pro původní druhy velmi nebezpečné a jsou považovány za jednu z hlavních příčin snižování biodiverzity ve sladkovodních ekosystémech. Pochopení a předpovídání ekologických interakcí a dopadů mezi predátory a kořistí je proto pro management sladkovodních společenstev a ekosystémů klíčové. Pro předpovídání dopadů invazních druhů je využívána metoda tzv. „funkční odpovědi“ (z angl. *functional response*), která je založená na zjišťování poměru mezi množstvím zkonzumované kořisti predátorem a hustotou kořisti. Funkční odpovědi původních a analogických nepůvodních druhů pak bývají mezi sebou porovnávány (metoda *comparative functional response*). Výsledky těchto srovnání slouží k předpovědi a hodnocení dopadu nepůvodních, často invazních druhů. Invazní druhy většinou vykazují ve srovnání s nativními analogickými druhy vyšší funkční odpovědi. To znamená, že jsou efektivnější při příjmu a využití potravy než původní druhy, a mohou tak působit větší škody. Jedním z intenzivně studovaných, nepůvodních druhů ryb současnosti, který se objevil bohužel také na území České republiky, je hlaváč černoústý – *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814). Tento druh se v posledních desetiletích šíří mimo hranice svého původního prostředí v Ponto – Kaspické oblasti a úspěšně kolonizuje téměř celou Evropu a šíří se i v Severní Americe. Tato malá bentická ryba představuje především díky své široké potravní plasticitě, agresivitě a reprodukční strategii vysoce invazní a nebezpečný rybí druh pro mnoho původních druhů živočichů, zvláště pak pro

společenstva makrozoobentosu, která představují typický zdroj potravy. Dopad predátora (hlaváče černoústého) na kořist se liší jak v závislosti na typu invadovaného habitatu, složení původních společenstev hydrobiontů, tak také v závislosti na velikosti a početní distribuci jednotlivých věkových kohort tohoto „nového“ predátora.

2 Literární přehled

2.1 Ekologické invaze

2.1.1 Terminologie ekologických invazí

Invazní ekologie je poměrně mladá vědecká disciplína (Richardson a kol., 2011). To může být také jedním z důvodů poměrně nesjednocené terminologie (Mlíkovský a Stýblo, 2006). Nejednotnost se projevuje hlavně mezi různými vědeckými obory (Davis, 2009), různými taxonomickými skupinami, a dokonce i mezi terestrickými a akvatickými ekosystémy (Richardson a kol., 2011). Velmi znatelné rozdíly jsou především na mezinárodní úrovni vlivem jazykové různorodosti (Richardson a kol., 2000a), a to jak mezi veřejností, tak i mezi samotnými ekology (Davis, 2009). První pokusy o její ucelení pocházejí z poloviny 19. století, a to od anglických botaniků (Chew, 2006). Ve 21. století se touto problematikou zabývá mnoho odborníků. Například Richardson a kol. (2000a; 2011), kteří ve svých pracích sjednocují cizojazyčné názvosloví nebo Pyšek a kol. (2008), kteří sjednocují české názvosloví. Toto úsilí je velmi důležité, protože pro mezioborovou a mezinárodní komunikaci je sjednocení terminologie klíčové (Mlíkovský a Stýblo, 2006).

- Invaze – je proces, při kterém nepůvodní organismus překonává různé abiotické a biotické bariéry (Richardson a kol., 2000)
- Introdukce – náhodné nebo záměrné přesunutí organismu z oblasti jeho přirozeného výskytu mimo tuto oblast (Richardson a kol., 2011)
- Invazivita – míra etablování a šíření nepůvodních organismů a jejich dopad na původní populace (Xu a kol., 2016)
- Invazibilita prostředí – vlastnosti prostředí, které determinují jeho přirozenou náchylnost k invazi (Lonsdale, 1999)
- Propagační tlak (kolonizační tlak) – množství nepůvodních organismů introdukovaných do nového prostředí a míra jejich introdukce z původních oblastí do nových (Richardson a kol., 2011)

2.1.2 Nepůvodní druhy

Jako nepůvodní druhy organismů označujeme druhy, poddruhy nebo nižší taxony, které jsou introdukovány mimo svůj současný, přirozený nebo dřívější areál rozšíření (Mlíkovský a Stýblo, 2006). Dle definice zákona č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny jsou za nepůvodní druhy považovány ty druhy, které netvoří přirozenou součást společenstev v určitém území. Pod tímto termínem jsou zahrnuty jakékoliv části organismu, včetně gamet, semen nebo propagulí, které jsou schopny přežití a následného rozmnožení (Pyšek a kol., 2008). Navíc Nařízení Evropského parlamentu a Rady (EU) č. 1143/2014 mezi nepůvodní druhy zahrnuje i křížence, plemena a odrůdy těchto druhů. V cizojazyčné odborné literatuře se pro označení nepůvodního druhu používá dokonce několik termínů, například *exotic*, *non-indigenous* nebo *non-native species*. V češtině je také možné se setkat s pojmem „vetřelecký“ druh. Toto označení, pocházející z doslovného překladu anglického slova „alien“, však není příliš vhodné z důvodu velkého citového zabarvení (Mlíkovský a Stýblo, 2006).

2.1.3 Invazní druhy

Jako invazní druhy označujeme takové nepůvodní druhy organismů, které mají negativní dopad na hospodářství, životní prostředí nebo zdraví a mimo svůj původní areál rozšíření byly rozšířeny člověkem (Richardson a kol., 2011). Pokud nepůvodní druhy nesplňují výše popsané znaky, nemůžeme je považovat za invazní (Mlíkovský a Stýblo, 2006). Tyto introdukované druhy musí dále úspěšně překonávat ekologické a geografické bariéry typické pro danou oblast a musí se zde být schopny samovolně šířit a rozmnožovat (Křivánek, 2006). Bližšímu studiu invazních druhů se věnuje invazní ekologie. Jedná se o obor ekologie, který se v poslední době díky neustálému tlaku invazních druhů velmi rychle rozvíjí (Pyšek a Richardson, 2006).

V současné terminologii rozlišujeme také tzv. invazivní druhy. Jedná se o invazní druh, který svou přítomností ohrožuje biodiverzitu (Mlíkovský a Stýblo, 2006). Někdy se mohou jako invazivní druhy chovat také druhy nativní. Pak o nich mluvíme jako o druzích expanzivních (Pyšek a Tichý, 2001).

2.1.4 Fáze ekologických invazí

Proces invaze se skládá z několika fází (Davis, 2009). Nejčastěji jsou popisovány tři základní fáze: introdukce, etablování a šíření nepůvodního druhu (Freckleton a kol., 2006). Ricklefs (2005) a Reise a kol. (2006) zmiňují i čtvrtou fázi (přizpůsobení), která následuje po již výše zmiňovaných fázích. Henderson a kol. (2006) popisují dokonce šest fází invaze (introdukce, etablování, naturalizace, šíření, populační distribuce a invazivní šíření). Jedná se o kontinuální proces, ve kterém na sebe všechny fáze postupně navazují. Po vystřídání všech fází, můžeme invazi považovat za úspěšnou (Puth a Post, 2005).

2.1.4.1 Introdukce

Před vstupem do nového prostředí musí invazní druh nejprve překonat určité geografické bariéry (oceány, vodopády, pohoří atd.) (Richardson a kol., 2000a; Rahel, 2007). Aby mohly organismy pokračovat v dalších fázích invaze, musí cestu a překonání bariér přežít (Davis, 2009). Introdukce tedy podmiňuje celý proces invaze (Puth a Post, 2005). Nepůvodní organismy se dostávají do nového prostředí přirozeným šířením, nebo pomocí člověka (Hulme a kol., 2008).

U přirozené introdukce je důležitým faktorem disperzní schopnost nepůvodního druhu. Určuje schopnost rozšíření druhu na různou vzdálenost svými silami (Lee, 2002; Louette a Meester, 2005). V případě druhu s nižší disperzní schopností mohou hrát zásadní roli i environmentální síly, kdy dochází k přenosu organismů větrem (Kellogg a Griffin, 2006), vodními proudy nebo stěhovavými ptáky, a to v rámci kontinentu nebo i mezi kontinenty (Schurr a kol., 2009). Kellogg a Griffin (2006) poukazují na to, že pasivní transport na dlouhé vzdálenosti je častější u menších organismů. Důležitým faktorem pro introdukci, zejména u ryb a vodních bezobratlých, je teplotní tolerance organismů (Schulte a kol., 2011). Z důvodu očekávaných klimatických změn, které pravděpodobně způsobí postupné změny teplot, můžeme očekávat v různých ekosystémech různou míru změny biodiverzity. Vodní organismy na změnu teploty mohou reagovat například migrací do nových, vhodných prostředí (Pereira a kol., 2010).

V dnešní době však disperzní schopnosti organismu již nejsou považovány za rozhodující faktor pro úspěšnost invazních druhů. V souladu s narůstající globální ekonomikou, hlavně s nárůstem obchodu a cestovního ruchu (Richardson a kol., 2011), se začala zvyšovat také míra introdukce nepůvodních druhů. Za intenzivnější transport nepůvodních, často invazních organismů z jednoho místa na druhé vděčíme především

člověku a jeho aktivitám (Keller a kol., 2007). Člověk v těchto případech jedná buď úmyslně, nebo neúmyslně (Grigorovich a kol., 2003; Keller a kol., 2007), ale každopádně napomáhá tomu, aby tyto organismy v nových geografických oblastech, kde nejsou původní, úspěšně žily a rozmnožovaly se (Carlton a Ruiz, 2003).

V případě úmyslné introdukce se jedná o záměrné vysazení nepůvodního druhu do cizího prostředí (Dextrase a Mandrak, 2006). Významným zdrojem nepůvodních druhů je záměrná introdukce organismů vhodných pro komerční využití, například v zemědělství (Goodwin a kol., 1999), zahradnictví, lesnictví nebo v akvakultuře (Richardson a kol., 2011) či pro sportovní rybolov (Dextrase a Mandrak, 2006). K introdukci nepůvodních druhů ryb přispívají také např. akvaristé (Musil a kol., 2010).

Při neúmyslné introdukci dochází k přenosu organismů nevědomě, jako například při námořní dopravě, kdy mohou být organismy přepravovány spolu s balastní vodou (Grigorovich a kol., 2003), leteckou dopravou nebo jako součást nějakého nákladu (Richardson a kol., 2011). Přenos může být zprostředkován i sportovními rybáři, kteří využijí nepůvodní druh jako nástrahu pro lov ryb (Kornis a Vander Zanden, 2010). Nepůvodní druhy se mohou do nového prostředí dostat také náhodně spolu s komerčně využívanými druhy při jejich úmyslné introdukci (Wohlgemuth a Šebela, 1987) nebo nechtěným únikem z umělých chovů (Richardson a kol., 2011).

Ihned poté, co cizí/nepůvodní organismus dorazí do nového prostředí, se musí potýkat s různými abiotickými a biotickými vlivy. Mezi abiotické vlivy řadíme například teplotu, salinitu, dostupnost živin, vlhkost. Mezi biotické vlivy pak například propagační tlak, rychlost růstu, reprodukce či kompetice (Davis, 2009).

V zásadě mohou nastat tři různé scénáře, co se pak s nepůvodním druhem stane. První možností je, že přírodní vlivy na lokalitě zabraňují nepůvodnímu organismu přežít. Druhou možností je, že druh přežije, ale nedokáže v novém prostředí udržet svou populaci po delší dobu. Celkové přežití druhu je pak tedy závislé na přísunu nových jedinců téhož druhu (Richardson a kol., 2000a). Poslední možností je, že přírodní a klimatické podmínky cizímu druhu vyhovují a je tedy schopný zde přežít. I bez nutnosti adaptace zde vytváří stabilní populace a šíří se dále do okolí (Facon a kol., 2006).

Fáze introdukce je klíčovým momentem pro případnou eradikaci nepůvodního druhu. Eradikace v pozdějších fázích invazního procesu je často neefektivní a může být doprovázena negativním dopadem na původní biotu (Davis, 2009).

2.1.4.2 Etablování

Když se cizí organismy dostanou do nového prostředí, ve kterém mohou přežít, nastává proces etablování. V tomto procesu jsou organismy začleňovány do nového prostředí. Pro úspěch etablování je důležité, aby zde organismy přežily do doby, než se budou schopny rozmnožovat a vytvořit tak stabilní populaci. V této fázi jsou označovány jako organismy s příležitostnou distribucí (Richardson a kol., 2000a). Proces etablování je závislý na několika faktorech (Davis, 2009).

Prvním faktorem, kterým je ovlivněn výsledek etablovací fáze, jsou specifické vlastnosti invazního druhu, jako například velikost těla nebo fyziologická tolerance vůči abiotickým podmínkám, či vlastnosti spojené s reprodukčním chováním, např. věk dosažení pohlavní dospělosti, plodnost, velikost vajíček a stupeň rozvoje péče o potomstvo (Marchetti a kol., 2004). Velmi důležitá je také fenotypová plasticita. Například fenotypová plasticita zahrnující chování, zvyšuje úspěch etablování invazních druhů ptactva s většími mozky, kteří se lépe adaptují na nové podmínky (Sol a kol., 2005). Dle Davise (2009) jsou fenotypové změny v porovnání s evolučními adaptacemi po příchodu do nového prostředí okamžité a zvyšují tak úspěšnost při zakládání stabilních populací.

Fáze etablování je také ovlivňována vlastnostmi invadovaného prostředí neboli invazibilitou prostředí (Levine a D'antonio, 1999). Lonsdale (1999) definuje invazibilitu prostředí jako ekosystémovou odolnost vůči invazím. Invazibilita prostředí je ovlivněna jeho heterogenitou (Davis, 2009). Disturbance prostředí a stálé změny v množství dostupných zdrojů mění heterogenitu prostředí a uvolňují různé ekologické niky, které mohou být pro invazní druhy vhodné (Pyšek a kol., 2010). Davis (2009) uvádí, že etablování je ovlivněno také druhovou rozmanitostí (biodiverzitou) v životním prostředí. Čím je biodiverzita organismů nižší, tím obsahuje více volných ekologických nik, které mohou invazní organismy potenciálně využít. Keane a Crawley (2002) například uvádí, že etablování a šíření nepůvodních organismů mohou, nezávisle na druhové biodiverzitě, omezit různé biologické interakce. Mezi takové interakce řadíme hlavně predáční tlak původních predátorů a kompetici (Crawley a kol., 1999).

Třetím faktorem je propagační tlak. Čím je introdukovaných jedinců určitého druhu v novém prostředí více, tím mají větší šanci na přežití v nových životních podmínkách. Právě propagační tlak je nejdůležitějším faktorem, který ovlivňuje výsledek etablování (Colautti a kol., 2006).

Když organismy překonají fázi introdukce a začnou v novém prostředí vytvářet dostatečně početné populace, stane se tento druh etablovaným (Richardson a kol., 2000a).

2.1.4.3 Šíření

Invaze dále pokračuje šířením etablovaných organismů v novém prostředí (Davis, 2009). Cílem organismů je se zde, na nové lokalitě, udržet a dále se šířit, a to jak přirozeně, tak s pomocí člověka (Hulme a kol., 2008), nebo pomocí mutualistických interakcí s jinými organismy (Richardson a kol., 2000b). Na fázi šíření mají vliv také specifické vlastnosti organismů, jako například teplotní tolerance (Schulte a kol., 2011) nebo reprodukční vlastnosti (Marchetti a kol., 2004).

2.1.5 Invazibilita akvatických ekosystémů

Vodní ekosystémy jsou ke kolonizaci a šíření nepůvodních druhů poměrně dosti náchylné (Lodge a kol., 1998). Rozptyl a šíření organismů usnadňuje hlavně pohyb vody (Ozersky a kol., 2011). Invazibilitě akvatických ekosystémů však velmi významně napomáhá svou činností i člověk (Johnson a kol., 2008). Příkladem kombinace obou faktorů je rychlé rozšíření slávičky mnohotvárné *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) ve Velkých jezerech a říčních systémech v Severní Americe díky její neúmyslné introdukci s balastní vodou při lodní dopravě a jejím následným rozšířením skrze plovoucí larvální stádia, která jsou jako plankton unášena vodou (Johnson a Carlton, 1996). Organismy v tekoucích vodách bývají nejvíce ovlivňovány přehrazením toku (Lodge a kol., 1998). Přehrazení toku znemožňuje především migraci organismů (Birstein a kol., 1997). Přehradý tak mohou šíření nepůvodních organismů do jisté míry omezit (Kornis a Vander Zanden, 2010). Avšak díky výstavbě přehrad se změní i proudění, teplotní režim vody, rozložení živin v tocích, především pak v úsecích pod přehradami (Malmqvist a Rundle, 2002), a to pak může paradoxně invazním druhům naopak v šíření pomoci (Johnson a kol., 2008). Přehradý tak mohou de facto sloužit jako odrazový můstek pro následné šíření nepůvodních druhů (Havel a kol., 2009). Příkladem pak může být např. rapidní rozšíření perloočky *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 v přehradních nádržích v Severní Americe (Havel a kol., 1995) a Jižní Americe (Zanata a kol., 2003).

2.1.6 Dopady ekologických invazí

Introdukce cizích druhů do nového prostředí může mít nejrůznější dopady (Davis, 2009). V Evropě jsou dopady invazí dokumentovány pouze u přibližně 10 % nepůvodních, invazních druhů. Tyto druhy však mohou mít mnohdy velkoplošný negativní dopad (Richardson a kol., 2011).

Přímé dopady zahrnují přímé interakce mezi nepůvodními a původními druhy jako je predace, kompetice (nejčastěji o prostor, živiny a potravu) nebo přenos patogenů (Crooks, 2002, Taraschewski, 2006). Přímé dopady nepůvodních vodních organismů jsou pak zesíleny silnými trofickými vazbami ve vodním prostředí. Nepůvodní druhy způsobují výrazné změny v celém ekosystému v závislosti na tom, jakou pozici v trofické kaskádě zaujímají. Predátoři zprostředkovávají změny především top-down efektem, producenti pak zase při kontrole typu bottom-up (Heath a kol., 2014).

Nepřímé dopady zahrnují nepřímé účinky na podmínky v biotopu. To může být např. změna teplotního a světelného režimu, struktury prostředí, zákalu (Crooks, 2002), průhlednosti vody nebo koncentrace organických látek (Jones a kol., 1996).

Organismy, které svým působením nejvíce ovlivňují ekosystémy, označujeme jako ekosystémové inženýry. Jsou to organismy, které přímo modifikují životní prostředí a mají kaskádový efekt na společenstvo (Crooks, 2002). Jejich celkový dopad určuje především velikost invadovaného území, početnost a míra dopadu *per capita* (Parker a kol., 1999).

Dle Williamsona (1996) je hlavním dopadem invazí změna druhové diverzity organismů – tzv. biodiverzity. Nové, invazní druhy bývají většinou větší a/nebo agresivnější, a tedy i více konkurenceschopnější než původní druhy. Proto také často zapříčiňují pokles stavu či dokonce extinkci původních druhů, a to buď přímo, svým vysokým predaním tlakem, nebo nepřímo, skrze kompetici o různé zdroje (Newsome a Noble, 1986). Ordóñez a kol. (2010) například dokumentují výrazné snížení abundance a biodiverzity hrubého zooplanktonu ve španělské nádrži Sau Reservoir po introdukci plotice obecné, *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) a oukleje obecné, *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758). Matsuzaki a kol. (2007) zase uvádějí změnu v primární produkci v japonském jezeře Kasumigaura, která se díky introdukci kapra obecného *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 a jeho působení (rytí dna a vypouštění velkého množství exkrementů) přesunula z makrofyt (vodních rostlin) na fytoplankton. Navíc došlo k dramatickému zvýšení zákalu vody. Důsledky invazí mohou být velmi složité

v ekosystémech s více nepůvodními predátory. Invaze hlaváče černoústého spolu s nepůvodními slávičkami rodu *Dreissena* vedly v severoamerických Velkých jezerech k několika nepřímým účinkům, které změnilly dráhy živin a kontaminantů v ekosystému. Skrze potravní řetězec zde došlo k přenosu a zvyšování koncentrace olova, rtuti a PCB v tělech predátorů vyšších řádů (Hogan a kol., 2007; Ng a kol., 2008).

Ekologické invaze mohou mít také nemalé ekonomické dopady. Ty zahrnují ztráty a škody spojené s působením invazních druhů, ale také i náklady na kontrolu invazních druhů a boj proti nim (Davis, 2009). Pimentel a kol. (2005) vyčíslují ekonomické škody způsobené invazními druhy v USA na 120 miliard dolarů ročně.

Ekologické dopady zavlečených, nepůvodních druhů ryb, nejsou zatím ještě příliš známé, protože studií, které se zabývají interakcemi mezi původními a nepůvodními druhy ryb, je stále velmi málo (Musil a kol., 2010). Lusk a kol (2010) udávají, že vážné dopady nepůvodních druhů ryb na původní ichtyofaunu jsou zjevné, například ve zhoršeném zdravotním stavu původních druhů ryb. Introdukované druhy ryb jsou totiž často hostitelé nemocí a parazitů, které přenáší na domácí druhy ryb. Přenos patogenů do vnitrozemských hydrosystémů se v posledních letech díky zvýšené invazi ryb a korýšů výrazně zvyšuje (Blanc, 2001).

2.2 Hlaváč černoústý

Hlaváč černoústý - *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) je v současnosti nejvýznamnější a nejvíce diskutovaný druh hlaváčovitých ryb nejen v Evropě, ale také Severní Americe (Buřič a kol., 2015; Corkum a kol., 2004; Kornis a kol., 2012).

2.2.1 Popis a znaky

Dle Terofala (1997), Duse a kol. (2010) má hlaváč černoústý (Obrázek 1) světle šedě až hnědě zbarvené tělo. Hřbetní a horní část boků je tmavší, břišní část je světlejší. Na těle jsou tmavě hnědé skvrny, které se u samic v době tření slévají do širších, příčných pruhů. Samci mají během tření svatební šat. Jsou tmavě černí a mají žlutohnědě lemované hřbetní ploutve, které jsou v mimovýtěrovém období obvykle zdobeny podélnými hnědými pruhy. Směrem od široké hlavy k ocasu se válcovité tělo zužuje. Hlaváč černoústý dosahuje celkové délky 15-20 cm, maximálně 25 cm. Má široce rozeklaná ústa téměř horizontálního postavení se spodní, nepřechňívající čelistí, s robustními

molariformními zuby, které jsou pozorovány i u dalších molluscivorních druhů ryb (French, 1993). Oči jsou poměrně vysoce posazené. Boky těla a břicho pokrývají ktenoidní šupiny. Hlaváč černoústý má zdvojenou hřbetní ploutev se stejně vysokými ploutevními paprsky. Typickým znakem je výrazná, světle lemovaná, černá skvrna v zadní třetině první části hřbetní ploutve. Řitní ploutev je dlouhá. Prsní ploutve jsou v porovnání s velikostí těla velmi mohutné. Břišní ploutve jsou spojeny v oválný přísavný terč. Ocasní ploutev je dificerkní. Samci bývají obecně větší a tmavší. Pohlavní dimorfismus je znatelný. Urogenitální papila je u samců delší (0,3 – 0,6 mm), ostřejší a má terminální štěrbinu. Samice mají urogenitální papilu širší a kratší (0,2 – 0,4 mm) (Kornis a kol., 2012).



Obrázek 1. Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Foto: L. Hlášek)

2.2.2 Rozmnožování

Samice hlaváče černoústého pohlavně dospívají během druhého až třetího roku života. Samci dospívají o rok později (Miller, 1986). MacInnis a Corkum (2000) uvádějí, že samice hlaváče černoústého v řece Detroit, v oblasti severoamerických Velkých jezer, pohlavně dospívají již v prvním roce života. To je oproti hlaváčům v Evropě o rok dříve. Dle L'avrinčíkové a Kováče (2007) dospívají dříve i hlaváči v Evropě. Například v Dunaji na Slovensku dosahují samice pohlavní dospělosti již ve velikosti 45 mm. Absolutní

plodnost jikernaček je 200 – 3900 jiker (Terofal, 1997). Plodnost hlaváčů černoústých v Severní Americe je ale nižší než u hlaváčů v Evropě. Tyto dříve dospívající ryby jsou totiž menší, a tak produkují méně pohlavních produktů. Jejich plodnost je ale stále vyšší než u původních severoamerických druhů, se kterými se může zapojit do kompetice o zdroje (MacInnis a Corkum, 2000). Ze studie L'avrinčikové a Kováče (2007) ale vyplývá, že rozdíly v plodnosti menších samic z nepůvodních oblastí slovenské části Dunaje a samic z nativních oblastí Černého moře jsou jen nepatrné. Jikry jsou velké v průměru 3,2 mm (Kovtun, 1978). Oplozenost a líhnivost jiker může být až 95 % (Charlebois a kol., 1997).

Tření ryb probíhá od dubna do září (Terofal, 1997) při teplotě vody 9-26 °C (MacInnis a Corkum, 2000). Když nastane jaro a teplota vody se ohřeje na požadovanou teplotu, samci (mlíčáci) vytahují z hlubších partií vod do mělčích partií, aby zde postavili a připravili hnízdo pro tření (Moiseyeva a Rudenko, 1976; MacInnis a Corkum, 2000; Murphy a kol., 2001; Kornis a kol. 2012). Mlíčáci staví výtěrové hnízdo na tvrdém substrátu a hlídají ho. Hnízdo pravidelně ovívají ploutvemi již deset dnů před uložením jiker (Meunier a kol., 2009). Během tření samci nepřijímají potravu. Pravděpodobně díky tomu většina mlíčáků po výtěru hyne (Charlebois a kol., 1997).

Jak uvádí Meunier a kol. (2009), samci hlaváče černoústého si vybírají partnerky pro výtěr. Když si samec svou partnerku vybere, pustí ji do výtěrového hnízda, kde proběhne výtěr na strop hnízda. Nezvané samičky jsou vyhnány. Do jednoho hnízda se může vytřít čtyři až šest jikernaček (Charlebois a kol., 1997). Tření probíhá opakovaně. Samice jsou schopné vytírat se jednou za tři až čtyři týdny. Po výtěru se jikernačky zase pomalu vrací do hlubších partií, kde se ukrývají před predátory (Kovtun, 1980; Kornis a kol., 2012). Mlíčáci naopak zůstávají ve hnízdě, hlídají ho a starají se o jikry (Meunier a kol., 2009). Dle Charleboise a kol. (1997) může v jednom hnízdě být až 10 000 jiker. Ochrana hnízda spočívá v tom, že samec blokuje vchod a chová se velmi agresivně vůči narušitelům. Když je samec napaden, naježí prsní a hřbetní ploutve a vydává zastrašující zvuky. V krajním případě útočníky i pronásleduje. O jikry pečuje tak, že je ovívá ocasní ploutví nebo prsními ploutvemi. Takto k jikrám přivádí čistou okysličenou vodu a zbavuje jikry kalu (Meunier a kol., 2009).

2.2.3 Potrava hlaváče černoústého

Jelikož je hlaváč černoústý bentický druh ryby, žíví se hlavně bentickými organismy (Brush a kol., 2012) – např. larvy pakomárů (*Chironomidae*), mnohoštětinatci (*Polychaeta*), máloštětinatci (*Oligochaeta*), mechovci (*Bryozoa*), mlži (Bivalvia), korýši (*Crustacea*) (Skora a Rzeznik, 2001; Števo ve a Kováč, 2013). Brush a kol. (2012) ve své studii zjistili, že mezi dominantní složky potravy hlaváče černoústého patří právě měkkýši, a to hlavně mlži rodu slávička (*Dreissena*). Ghedotti a kol. (1995) ve svých pokusech zjistili, že hlaváči o velikosti 6-10 cm zkonsumují v průměru 36 až 47 sláviček mnohotvárných, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) za den. Hlaváči konzumují také pelagické larvy sláviček (veligery), a to hlavně během noci (Hayden a Miner, 2009). Hlaváči se žíví také jikrami, a to hlavně jikrami litofilních druhů ryb (Chotkowski a Marsden, 1999). Mohou se také žívit jikrami svého vlastního druhu. Když mlíčáci hlídají svá hnízda, může docházet ke kanibalistickému požírání jiker, které sami hlídají (Meunier a kol., 2009). Dle Yavna a Corcuma (2011) hlaváče přitahuje pach jiker svého druhu. Navíc jsou schopni čichem rozeznat jikry svého druhu od jiker ostatních druhů ryb. Důležitou potravou hlaváče černoústého je také detrit (Števo ve a Kováč, 2013). Výjimečně jsou v zažívadlech hlaváče nalezeny i drobné rybky (Skora a Rzeznik, 2001; Števo ve a Kováč, 2013).

Ideální teplota vody pro příjem potravy je 23–26 °C. V tomto teplotním rozmezí přijímají hlaváči nejvíce potravy. Změna teploty vody mimo toto teplotní optimum vede ke snížení spotřeby potravy a při teplotách nad 30 °C dochází k jejímu úplnému zastavení (Lee a Johnson, 2005). V porovnání s hlavačkou poloměsíčitou hlaváč černoústý lépe snáší vyšší teploty při příjmu potravy (Drouillard a kol., 2018).

Složení potravy hlaváče černoústého se mění v rámci ontogeneze (Števo ve a Kováč, 2016). Dle Opuszynského (1979) se s rostoucím věkem (velikostí) u ryb obecně mění složení potravy tak, že ryby postupně přecházejí z malé a špatně pohyblivé potravy na potravu větší a více pohyblivou. U hlaváče černoústého je však pozorováno opačné chování. Větší a starší hlaváči totiž dávají přednost přisedlým nebo jen málo pohyblivým mlžům před pohyblivějšími korýši nebo mnohoštětinatci (Števo ve a Kováč, 2016). Plůdek hlaváče černoústého se žíví převážně zooplanktonem. Zejména perloočkami (*Cladocera*), klanonožci (*Copepoda*) a vířníky (*Rotifera*) (McDonald a kol., 2014). Čím jsou hlaváči větší, orientují se převážně na bentickou stravu a zooplankton konzumují

pouze náhodně (Števo ve a Kováč, 2016). Zvyšuje se zastoupení mlžů v jejich potravě, a naopak se snižuje zastoupení korýšů a mnohoštětinatců (Skora a Rzeznik 2001).

2.2.4 Habitat

Hlaváč černoústý přirozeně obývá dna s tvrdým substrátem. Nejhojněji se vyskytuje v prostředí s kamenitým dnem s hloubkou 1,5 – 3 m. Dno tvořené měkkým substrátem (bahnem, pískem) obývá také, ale příliš ho nevyhledává, protože mu zde hrozí daleko vyšší míra predace než v kamenitém prostředí, kde má mnoho možností k úkrytu (Kornis a kol., 2012; Ray a Corkum, 2001). Při kolonizaci nového prostředí si tedy hlaváč přednostně vybírá prostředí s tvrdým, kamenitým dnem. Kolonizovat prostředí s měkkým substrátem dna mu ale nedělá žádný problém. Například v Michiganském a Erijském jezeře bylo pozorováno, že tvrdé dno je obsazováno velkým počtem dospělých jedinců, zatímco měkké, písčité dno je obsazováno velkým počtem mladých jedinců. Mladší jedinci jsou vytlačováni staršími jedinci svého druhu a musí proto zaujmout méně vhodné habitaty, ve kterých jim hrozí vyšší riziko predace (Charlebois a kol., 1997; Ray a Corkum, 2001). Výhoda, kterou mají juvenilní jedinci, je zase taková, že se mohou rozšiřovat daleko snáze než dospělí jedinci (Ray a Corkum, 2001).

2.2.5 Původní areál rozšíření

Původní výskyt hlaváče černoústého (Obrázek 2) je v Ponto - Kaspické oblasti zahrnující Černé, Kaspické a Marmarské moře, kde se vyskytuje pouze v mělkých litorálních částech. Dále je původní domovinou hlaváče černoústého Azovské moře, které je velmi mělké, a proto zde můžeme hlaváče nalézt ve všech jeho částech. V Černém moři je nižší početnost tohoto druhu, a to hlavně díky vysoké salinitě. Hlaváč černoústý se přirozeně vyskytuje též v deltách řek ústících do výše zmíněných moří (Corkum a kol., 2004; Skóra a Rzeznik, 2001).



Obrázek 2. Přirozený areál rozšíření hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) (upraveno dle Sapoty, 2005)

2.2.6 Invazivita hlaváče černoústého

Vlastnosti, které dělají z hlaváče černoústého výborného a úspěšného kolonizátora, jsou především vysoká plodnost a schopnost se rozmnožovat opakovaně od jara až do podzimu. Důležitá je také rodičovská péče o potomstvo zprostředkovávaná samcem, která zvyšuje přežití jiker a napomáhá tak rychlejší invazi a kolonizaci (Kornis a kol., 2012). Vysoká míra tolerance vůči abiotickým vlivům, veliká potravní plasticita, vysoká míra přizpůsobivosti a agresivita hlaváči velmi pomáhají při obsazování nových habitatů. Všechny tyto vlastnosti dělají z hlaváče černoústého velmi dobrého a nebezpečného kolonizátora (Charlebois a kol., 1997; MacInnis a Corkum 2000; Brandner a kol. 2013). Jedinci, kteří již nežijí v původním prostředí s vyšší salinitou, ale v nepůvodním prostředí brakických vod nebo v jezerech, jsou menší, dospívají dříve, mají vyšší poměr samců (vůči nižšímu podílu samic) a žijí podstatně kratší dobu než jedinci, kteří žijí v původních mořských ekosystémech. A to díky tomu, že tito invazivní jedinci investují více energie do reprodukce než do růstu. Vyšší salinita může obecně stimulovat rychlost růstu, ale u hlaváče černoústého to není tak jednoznačné. Například v Gdaňském zálivu, kde voda dosahuje nízké salinity, dorůstají hlaváči velikosti až 24,6 cm (Corkum a kol., 2004; Skóra a Stolarski, 1993).

2.2.7 Nepůvodní rozšíření

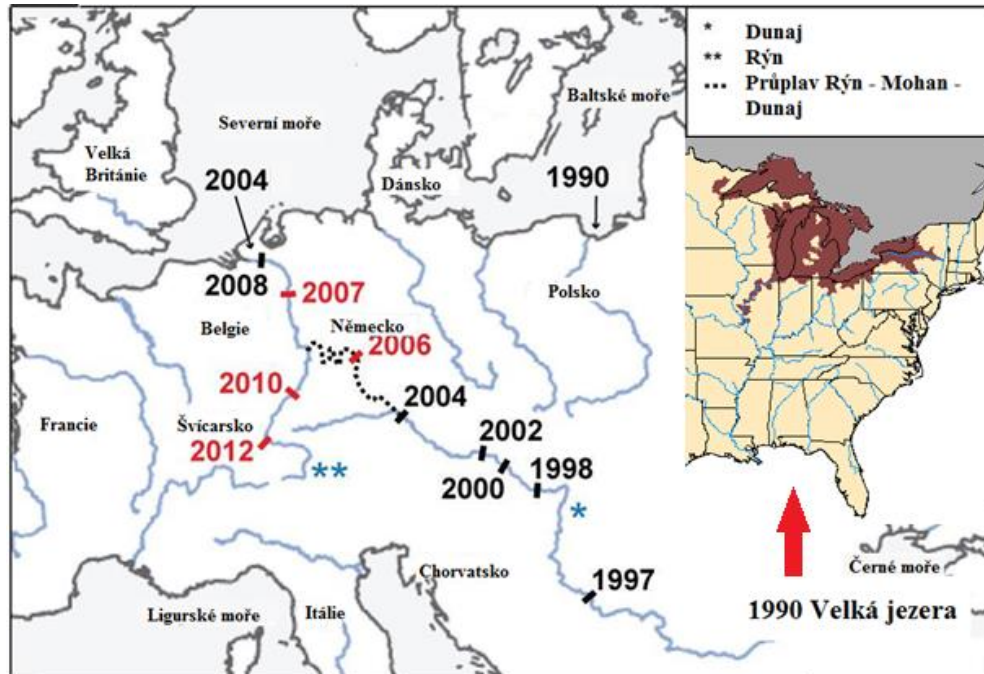
V 90. letech 20. století se hlaváč černoústý začal šířit v Severní Americe. První exemplář hlaváče černoústého byl v hraniční oblasti USA a Kanady odchycen 28. června 1990 v řece svaté Kláry, která spojuje jezero svaté Kláry s Huronským jezerem, kam se hlaváč černoústý dostal lodní dopravou s balastní vodou (Crossman, 1992). Hlaváči zde byli také odchyceni ve vodovodních sítích, které vedou v této oblasti chladicí vodu do elektráren (Crossman a kol., 1992). Jude (1992) předpověděl, že se hlaváč černoústý velmi pravděpodobně rozšíří po celém povodí Velkých jezer. Nyní je tento druh rozšířen ve všech severoamerických Velkých jezerech (Hořejším, Huronském, Michiganském, Erijském a Ontarijském jezeře) (Poos a kol., 2009). Internetový portál USGS science for a changing world (<https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=713>) pravidelně aktualizuje mapy rozšíření tohoto druhu. Aktuální areál rozšíření hlaváče černoústého v Severní Americe zobrazuje Obrázek 3.

Hlaváč černoústý pronikl také do povodí řeky Mississippi (Irons a kol., 2006). Hlášen byl také v řece Illinois, 375 km od Michiganského jezera (Kornis a kol., 2012). Dále se vyskytuje i v menších jezerech a řekách, které sousedí s Velkými jezery a postupně se rozšiřuje dál (Kornis a Vander Zanden, 2010). Faktor, který může invazi omezit, jsou příčné překážky na tocích (Kornis a kol., 2012) – viz výše.

V Evropě se hlaváč černoústý také začal šířit mimo areál původního rozšíření v 90. letech 20. století (Obrázek 3). V Gdaňské zátocě v oblasti Baltského moře byl tento druh chycen v roce 1990 (Sapota a Skóra, 2005). Sem mohou hlaváči přirozeně migrovat z Černého moře přes řeky Dněpr, Pripět', Krolewský kanál, Bug a Vislu. Další přirozenou možností hlaváče je delší cesta z Kaspického do Baltského moře přes řeku Volhu, Rybinskou přehradu, Oněžské a Ladožské jezero (Skóra a Stolarski, 1993). Od roku 1993 se hlaváč černoústý začal masivněji šířit po celém Gdaňském zálivu a v roce 1995 byl již zaznamenán za hranicemi zálivu. V tomtéž roce byli odloveni jedinci tohoto druhu v ústí a polouzavřených ramenech řeky Visly (Sapota a Skóra, 2005).

V Nizozemsku se hlaváč černoústý vyskytuje zejména v holandském Rýně, deltě řeky Mázy a v řece Lek (Van Beek, 2006; Spikmans a kol., 2010). Hlaváč černoústý byl nalezen v roce 1997 také v Srbsku, u obce Prahovo (Simonovic a kol., 1998). V roce 2001 se objevil v Dunaji na území Maďarska (Guti a kol., 2003; Borza a kol., 2009), Rakouska (Wiesner, 2005; Mühlegger a kol., 2010) a Německa (Kottelat a Freyhof, 2007), kde byl odchycen v roce 2004, v hustotě až 20 jedinců na čtvereční metr (Paintner a Seifert, 2006).

Podél německého pobřeží se hlaváči šíří dále po západní části Baltského moře (Sapota, 2004). V květnu roku 2008 byl hlaváč černoústý také poprvé chycen v německé části řeky Labe poblíž města Hamburk (Hempel a Thiel, 2013). Czugała a Woźniczka (2010) uvádí výskyt tohoto druhu v západním Baltském moři, v ústí řeky Odry. Hlaváč černoústý je zaznamenán též v Belgii, konkrétně v Albertově kanále, řece Šeldě (Verreycken a kol., 2011) a řece Máze poblíž města Tihange (Sottiaux, 2013). Ve východní části Baltského moře můžeme hlaváče najít na pobřeží Estonska a Lotyšska (Ojaveer, 2006). Björklund a Almqvist (2010) zaznamenali hlaváče černoústého podél jižní části švédského a finského pobřeží. Tento druh se šíří také do Polska a neustále postupuje proti proudu řekou Vislou (Sapota, 2004; Grabowska a kol., 2010). Hlášen byl i v Lucembursku (Sottiaux, 2013), nebo i v Bulharsku mimo svůj přirozený areál (Polacik a kol, 2008), který je v Dunaji až po město Vidin (Smirnov, 1986). Již od konce osmdesátých let 20. století je hlaváč černoústý rozšířený mimo vzdálenost přirozeného výskytu také v ruské řece Moskvě (Sokolov a kol. 1989) a dále také v řekách Dněpr, Dněstr a Don (Smirnov, 1986). Výskyt hlaváče černoústého na Slovensku zaznamenali v srpnu 2003 při ichtyologickém průzkumu Stráňai a Andreji (2004), a to při vtoku Hronu do Dunaje a také v samotném Dunaji poblíž města Štúrovo.



Obrázek 3. Rozšíření hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) ve střední Evropě a Severní Americe (upraveno dle Kalchhausera a kol., 2013 a Internetového portálu USGS <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=713>).

2.2.8 Možnosti dalšího šíření hlaváče černoústého

Šíření hlaváče černoústého velmi napomáhá člověk svou aktivitou. Především se jedná o transkontinentální, ale i vnitrozemskou lodní dopravu, kdy je hlaváč a jeho vývojová stadia přepravován s balastní vodou (Copp a kol., 2005; Johnson a Carlton, 1996) či o vysazování sportovními rybáři, kteří využijí hlaváče jako nástražní rybu (Kornis a kol., 2012; Skóra a Stolarski, 1993). Hlaváči se v prvních týdnech po vykulení šíří pasivním pohybem tzv. driftem, kdy se vykulené larvy nechají volně unášet proudem. Díky tomu se dostává hlaváč černoústý stále dál a dál níže po proudu (Janáč a kol., 2013). Šíření je také daleko snazší díky regulacím řek a výstavbám umělých kanálů (Coop a kol., 2005). V evropských podmínkách uvedme například vybudování průplavu Rýn – Mohan – Dunaj (RMD kanál), jedné z nejdůležitějších lodních tras Evropy otevřené v roce 1992, který významným způsobem ulehčil šíření mnoha druhů akvatických druhů, včetně hlaváče černoústého, v úmoří Severního moře (Bij de Vaate a kol., 2002; Karatayev a kol., 2008; Leuven a kol., 2009; Panov a kol., 2009). Díky tomuto kanálu došlo také ke spojení povodí řek v úmoří Černého a Severního moře. Řeka Dunaj se tak stala součástí tzv. Jižního invazivního koridoru (Černé moře – Dunaj – RMD kanál – Mohan – Rýn – Severní moře). Hlavní evropské migrační cesty hlaváče navržené Miklem (2018) jsou vyobrazeny na Obrázku 4.

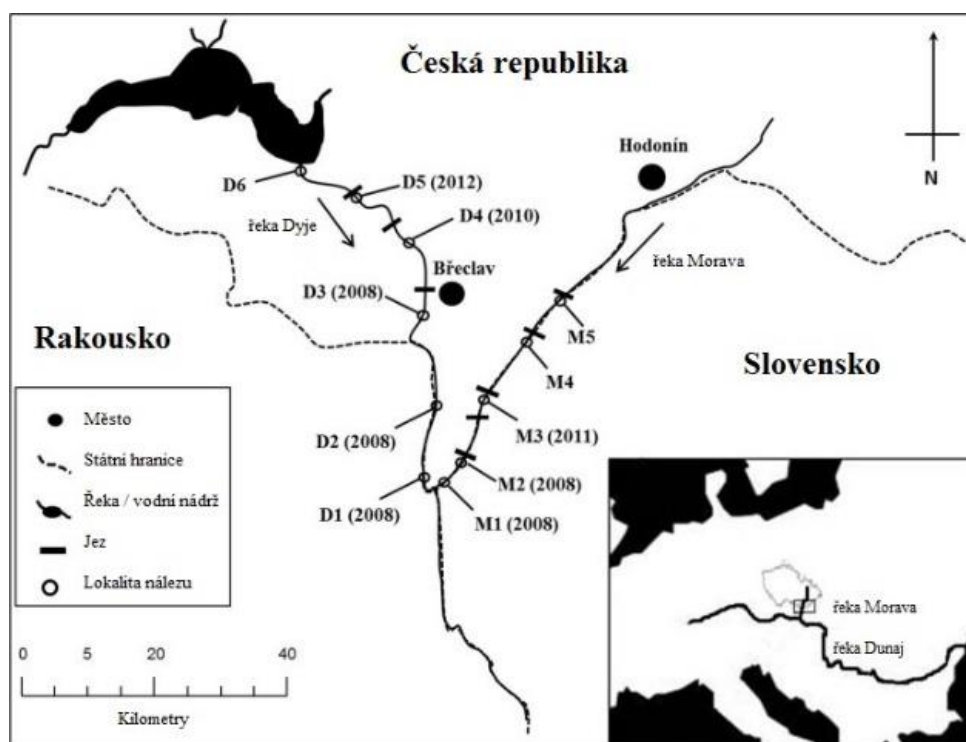


Obrázek 4. Nepřerušovanou čarou jsou označeny hlavní evropské cesty migrace hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*). A) Jižní cesta přes Dunaj, RMD kanál, Mohan a Rýn, B) Cesta přes Dněpr, Pripět', Krolewský kanál, Bug a Vislu, C) Cesta přes Don, Volhu, Svir. Sekundární cesty jsou označeny přerušovanou čarou. 1) Baltská, 2) Labská, 3) Francouzsko-švýcarská (Mikl, 2018).

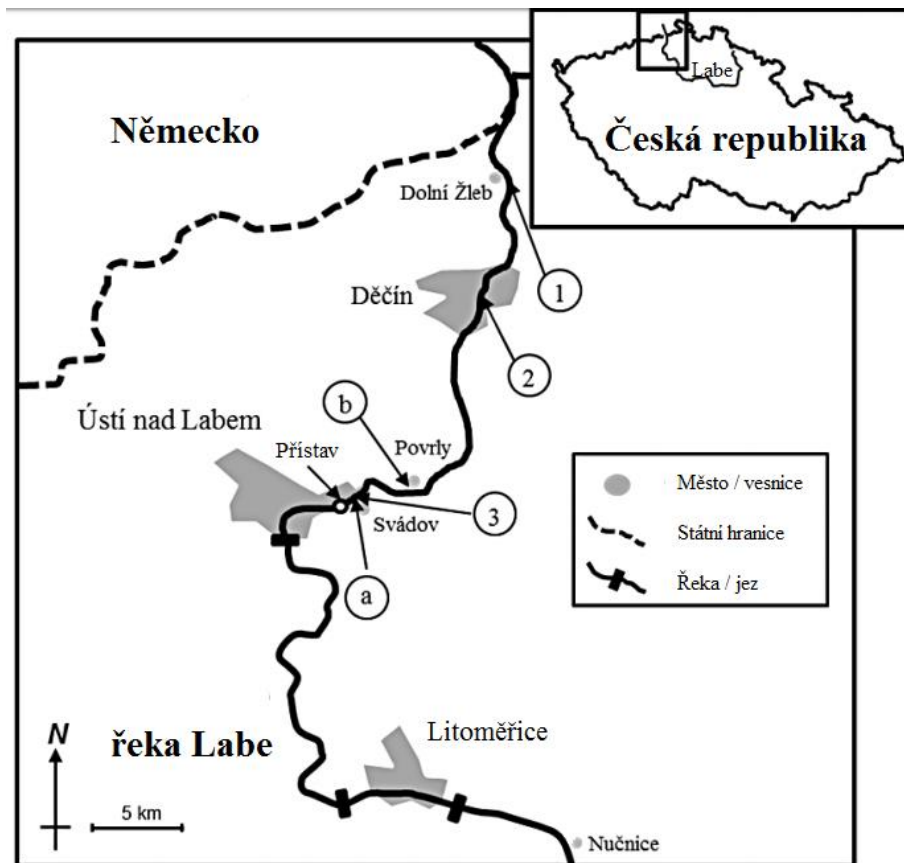
2.2.9 Rozšíření v České republice

Výskyt hlaváče černoústého byl na území České republiky poprvé zaznamenán v roce 2008. Hlaváč byl nalezen v oblasti soutoku řeky Moravy a řeky Dyje (Obrázek 5), kam pronikl z Dunaje díky své vlastní migrační aktivitě. V oblasti dolního toku Dyje se hlaváč černoústý úspěšně rozmnožuje a zároveň zde neustále zvyšuje svou početnost (Lusk a kol., 2008; Dus a kol., 2010).

Po nálezu hlaváče černoústého v Labi poblíž Hamburku a Geesthachtu (Hempel a Thiel, 2013) bylo jeho další šíření proti proudu Labe očekávané. Objeven však byl hlaváč černoústý překvapivě až o 622 km dál proti proudu řeky Labe (již na území České republiky) nezávisle na sobě dvěma vědeckými týmy v srpnu 2015 v aglomeraci města Ústí nad Labem (Buřič a kol., 2015; Roche a kol., 2015) - viz Obrázek 6.



Obrázek 5. Rozšíření hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) v České republice v povodí řek Moravy a Dyje. Čísla bez roku v závorce charakterizují lokalitu, kde hlaváč černoústý dosud nebyl zaznamenán (upraveno dle Šlapanského a kol., 2017)



Obrázek 6. Rozšíření hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) v České republice v povodí řeky Labe. Body označují výskyt hlaváče černoústého. Body a, b označují prvotní místa nálezů (upraveno dle Rocheho a kol., 2015).

2.2.10 Dopady invaze hlaváče černoústého

2.2.10.1 Kompetice o potravu

Hlaváč černoústý ovlivňuje původní druhy skrze kompetici o různé zdroje, především pak o potravu (Hogan a kol., 2007; Laverty a kol., 2017; Lee a Johnson, 2005; Ng a kol., 2008). Na základě výsledků práce Bergstroma a Mensingera (2009), kteří zkoumali vzájemné potravní interference nepůvodního hlaváče černoústého s přirozeně se vyskytující okounovitou rybou *Percina caprodes* (Rafinesque, 1818) a dvěma původními druhy vranek - *Cottus cognatus* Richardson, 1836 a *Cottus ricei* (Nelson, 1876) v povodí Velkých jezer, můžeme dobře vidět hlaváčovu vysokou potravní konkurenceschopnost. Hlaváč při lovu a příjmu potravy ostatní, původní druhy ryb výrazně předčil, a to i navzdory jeho značné nevýhodě při lovu v prostředí s vyšší intenzitou světla. Vliv potravní kompetice hlaváče černoústého na původní druhy ichtyofauny je tedy významný a může pro ně představovat poměrně velké riziko.

Hempel (2018) poukazuje na vysokou agresivitu hlaváče tím, že v oblastech s přirozeným výskytem vranky obecné, *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 a nepůvodní hlavačky poloměsíčité, *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837), prakticky nedochází ke snížení populace vranek. Avšak při osídlení oblasti hlaváčem černoústým dochází k rapidnímu poklesu počtu vranek, které mohou v extrémních případech i naprosto vymizet.

2.2.10.2 Kompetice o prostor

Hlaváč černoústý konkuruje mnoha druhům ryb také při kompetici o životní prostor včetně míst vhodných k výtěru, tzv. trdlišť. Vytlačuje původní druhy do míst, které nejsou pro jejich výskyt optimální (Bergstrom a Mensinger, 2009). To v laboratorních pokusech zkoumali také Janssen a Jude (2001). Ti zjistili, že hlaváč černoústý napadal vranky - *Cottus bairdii* Girard, 1850, které hlídaly svá hnízda. Hnízda hlaváč obsadil, a tak znemožnil původním rybám úspěšně se rozmnožit. Díky tomuto agresivnímu a nepřátelskému chování hlaváče došlo k vytlačení a eliminaci téměř všech těchto vrankovitých ryb z Michiganského jezera. Míra vlivu na původní organismy pravděpodobně závisí také na velikosti populace, teplotě vody, dostupnosti potravy a dostupnosti stanovišť (Poos a kol., 2009). Hlaváč se ale začíná rozšiřovat i do hlubších partií jezer a hrozí zde vytlačení i dalších druhů ryb (Bergstrom a Mensinger, 2009).

2.2.10.3 Predace

Z důvodu bentického způsobu života hlaváče černoústého, jsou přímou predací ovlivňovány hlavně bezobratlé bentické organismy (Števo ve a Kováč, 2016), z nich pak především mlži. A to buď přímo predací, nebo nepřímo snížením dostupnosti rybích hostitelů, které některé druhy mlžů potřebují k proběhnutí životního cyklu (Poos a kol., 2009). Nebezpečný je hlaváč také z hlediska predace jiker ostatních druhů ryb. Například v Erijském jezeře hlaváči predují jikry okounkům černým, *Micropterus dolomieu* Lacépède, 1802, když zrovna nehlídají hnízdo (např. z důvodu ulovení rybářem nebo stresu po ulovení). V těchto momentech jsou hlaváči schopní během patnácti minut zkonzumovat všechny jikry z hnízda okounků (Steinhart a kol., 2004).

2.2.10.4 Začlenění do potravních sítí

Hlaváč černoústý může sám sloužit jako potrava pro dravé ryby a rybožravé predátory. Díky své velké hojnosti v oblasti Velkých jezer a Baltského moře se některé nativní druhy organismů zaměřily na jejich konzumaci - například kormorán velký, *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) nebo volavka popelavá, *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 (Kornis a kol., 2012). Hlaváč černoústý je velmi vyhledávanou kořistí mníka jednovousého, *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Ten pomáhá snižovat abundanci hlaváče například v Erijském jezeře, kde byla mezi roky 2007 až 2008 odhadnuta celková biomasa hlaváče černoústého na 2232 tun. Dospělá populace mníka jednovousého zde ročně spořádala 1361 tun, tj. 61 % celkové odhadnuté biomasy hlaváče. Mník jednovousý může tedy být klíčovou rybou pro snižování populace hlaváče černoústého (Madenjian a kol., 2011). Hlaváč je také poměrně častou potravou štiky obecné, sumce velkého a okouna říčního (Mikl a kol., 2017).

Invaze hlaváče černoústého může mít vliv, jak již bylo zmíněno výše, i na suchozemské organismy. Jeden z takovýchto možných dopadů je například snadnější šíření ptačího botulismu. Šíření probíhá skrze slávičky mnohotvárné, které filtrací dostávají do svého těla bakterie *Clostridium botulinum*. Tyto bakterie produkují neurotoxin (botulotoxin), který způsobuje ptačí botulismus. Hlaváči v tomto vztahu fungují jako mezičlánky, které konzumací sláviček akumulují botulotoxin do svých těl. Rybožraví ptáci se pak vystaví botulotoxinu pozřením hlaváče a trpí tak zvýšenou mortalitou (Corkum a kol., 2004; Yule a kol. 2006).

Jelikož se potrava hlaváče černoústého skládá převážně z benthických organismů, které jsou nejvíce vystavovány kontaminovaným sedimentům, je také možné, že se díky hlaváči černoústému zvýší koncentrace PCB v biomase ryb (Morrison a kol., 2000).

2.3 Predace a potravní chování

Predace je biologická interakce mezi organismy. Ovlivňuje velikost a dynamiku populace ve všech ekosystémech (Bax, 1998; Holling, 1959). Dravci jsou životně závislí na své kořisti. Velikost populace predátorů se odráží od potenciálního množství kořisti. Predace se na kořisti projevuje nejen změnou početnosti, ale také snižováním jejího přežití nebo také změnou plodnosti (Horning a Mellish, 2012). Pro řízení ekosystémů je znalost potravních interakcí velmi důležitá. Predace je pro změny v ekosystémech klíčová. Predátoři svým chováním dokáží vyvolat změny v ekosystému přímo, usmrcením kořisti, nebo nepřímo. Už jen svou přítomností či nepřítomností mohou ovlivnit kořist a dostupnost zdrojů (Bax, 1998). To vyvolává snížení fitness kořisti, schopnosti reprodukce, růstu nebo přežití kořisti (Horning a Mellish, 2012). Do potravního chování predátora zahrnujeme vyhledávání potravy a její získávání – lov, zpracování a vyloučení nestrávených zbytků (Lorenz, 1993).

2.3.1 Funkční odpovědi (FR)

Mezi základní složky funkční odpovědi – „FR“ (z angl. *Functional response*) patří tzv. „efektivita při vyhledávání kořisti“ (z angl. *search rate*) a tzv. „doba zpracování kořisti“ (z angl. *handling time*). První parametr vyjadřuje schopnost predátora najít, detekovat a zaútočit na kořist (efektivita predátora při nízkých hustotách kořisti) (Alexander a kol., 2014; Jeschke a kol., 2004). Druhý parametr vyjadřuje celkovou dobu, kterou predátor potřebuje k útočení a zpracování kořisti. Doba zpracování kořisti zahrnuje sledování kořisti, vyhodnocování ulovitelnosti, chycení kořisti, popřípadě dobu promarněnou neúspěšným útokem a samotnou konzumaci kořisti (Jeschke a kol., 2004).

Funkční odpovědi jsou Hollingem (1959) definovány jako projev spotřeby kořisti predátory v závislosti na změnách hustoty kořisti v určitém čase. Konzument je závislý na hustotě populace svého potravního zdroje (Holling, 1965). Pokud je vysoká denzita potravy (kořisti), konzument (predátor) ji najde mnohem rychleji. Když se s rostoucí hustotou kořisti množství ulovených jedinců snižuje, znamená to, že jejich vztah je inverzní a predátor není na kořisti závislý. Obecně lze tedy říct, že jestli je konzument závislý na svém potravním zdroji, musí reagovat na změny v množství kořisti (Solomon, 1949). Holling (1959) rozdělil funkční odpovědi do tří typů, jejichž grafické znázornění je zobrazeno na Obrázku 7.

2.3.2 Funkční odpověď typu 1

Jedná se o typ funkční odpovědi s lineárním růstem až na limitní práh, kdy spotřeba potravy zůstává na stabilní hladině bez ohledu na hustotu potravy. Tento typ funkční odpovědi bývá spíše ojedinělý. Je však řada příkladů, hlavně u býložravců a filtrátorů, kdy ve zkoumaném rozpětí hustot kořisti roste rychlost spotřeby lineárně (Crawley, 1983; Jeschke a kol., 2004). Nemusí se ale vždy jednat jen o býložravce. Funkční odpověď typu 1 je známa také například u velryb, masožravých rostlin nebo u pavouků stavících si pavučiny (Jeschke a kol., 2004).

Aby nastala funkční odpověď typu 1, musí konzument splňovat dvě podmínky. Zaprvé musí mít zanedbatelný parametr doby zpracování kořisti a zadruhé musí vyhledávat potravu s maximálním úsilím a maximálním úspěchem. To je typické pro filtrátory (Jeschke a kol., 2004). Rychlost spotřeby kořisti roste přímo úměrně až na nejvyšší možnou úroveň spolu se stoupající hustotou kořisti. Po dosažení této limitní úrovně zůstane množství spotřebované kořisti neměnné, bez ohledu na další zvyšování její hustoty. Predátor už totiž není schopen přijmout více potravy a přijímá ji nejvyšší možnou rychlostí (ve stabilní hladině), bez ohledu na její koncentraci (Begon a kol., 1997).

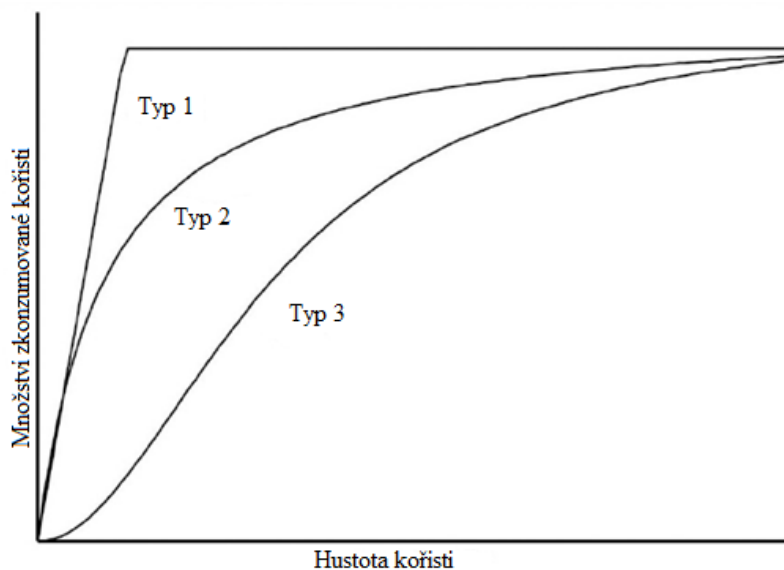
2.3.3 Funkční odpověď typu 2

Funkční odpověď typu 2 je nejčastější pozorovanou odpovědí. Poprvé byla popsána Hollingem (1959). Rychlost spotřeby potravy se nejdříve zvyšuje společně se zvyšující se hustotou kořisti. Postupně se ale růst spotřeby zpomaluje, dokud nedosáhne úrovně, kdy se rychlost spotřeby kořisti nemění a je konstantní, a to bez ohledu na její hustotu (Begon a kol., 1997). V tomto bodě konzument dosahuje maximálního příjmu potravy a jeho další nárůst už není možný. S rostoucí hustotou potravy sice klesl čas potřebný k jejímu vyhledání, ale čas potřebný ke zpracování potravy zůstává pro konzumenta stejný a stává se pro něj s narůstající hustotou limitním (Holling 1959).

Nicméně dle Krebse a kol. (1983) je nesprávné se domnívat, že funkční odpovědi typu 2 vznikají pouze díky existenci doby zpracování kořisti. Důležitou roli zde hraje také kvalita kořisti pro predátora. Když má predátor z kořisti vysoký užitek, tak i při vysoké hustotě kořisti nemusí docházet ke zvyšování její spotřeby. Spotřeba kořisti může zůstat stabilní, nebo může dokonce i klesat.

2.3.4 Funkční odpověď typu 3

Funkční odpověď typu 3 se při vysoké hustotě kořisti podobá funkční odpovědi typu 2 a můžeme ji vyložit stejně. Rozdíl mezi nimi nastává v případě, kdy je hustota potravy nízká. Predátoři, kteří vykazují funkční odpověď typu 3, neohrožují kořist při její nízké hustotě tolik, jako predátoři vykazující funkční odpověď typu 2, a to díky nižší počáteční efektivitě při vyhledávání kořisti. Pak postupně dochází u predátorů, kteří vykazují funkční odpovědi typu 3 ke zvýšenému příjmu potravy predátora. Predátor se v této fázi postupně zdokonaluje. Učí se a získává nové zkušenosti. To se pak při zvýšení hustoty kořisti projevuje zvýšením efektivity při příjmu potravy nebo snížením doby zpracování kořisti. Náhlý nárůst hustoty potravy pak vede k vyššímu, než přímo úměrnému zvýšení rychlosti spotřeby potravy, a tedy i zvýšenému dopadu predátora na kořist. Spotřeba potravy je pak rapidně snížena dosažením maximální možné úrovně, viz funkční odpověď typu 2. Tato funkční odpověď se vyznačuje sigmoidním (esovitým) tvarem křivky (Begon a kol., 1997, Holling 1965).



Obrázek 7. Znárodnění grafů funkčních odpovědí (upraveno dle Dennyho, 2014).

2.3.5 Komparativní funkční odpovědi (CFR)

Jedná se o metodu, která umožňuje porovnat efektivitu využívání potravního zdroje mezi dvěma druhy konzumentů. V oblasti invazní ekologie se jedná většinou o porovnání mezi původním a nepůvodním, nebo invazním nepůvodním druhem (Dick a kol., 2013; Dick a kol., 2014). Výsledky často odhalují vyšší schopnost nepůvodních

druhů využívat potravní zdroj nebo absenci účinné obrany kořisti proti novému predátorovi, ve srovnání s původními druhy (Dick a kol., 2013). Například Alexander a kol. (2014) ve své studii uvádějí větší efektivitu ve vyžívání potravy (větší dopad na kořist) u invazního okounka pstruhového, *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) a keříčkovce jihoafrického, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) ve srovnání s jejich trofickými protějšky v podobě původní sandélie kapské, *Sandelia capensis* (Cuvier, 1829) a rybou z čeledi hlaváčovití *Glossogobius callidus* (Smith, 1937). „CFR“ (z angl. *comparative functional response*) jsou považovány za spolehlivý způsob pro předpověď dopadů invazních organismů, a to nejen predátorů, ale i herbivorních organismů (Xu a kol., 2016). Ne vždy ale musí mít nepůvodní organismus větší dopad než původní (Dick a kol., 2014).

Komparativní funkční odpovědi se staly předmětem sporu ohledně správnosti jejich používání a vypovídající hodnotě výsledků (Dick a kol., 2017a; Dick a kol., 2017b; Vonesh a kol., 2017a; Vonesh a kol., 2017b). Dick a kol. (2017a) navrhují využití CFR jako standardní metody pro zjišťování ekologických dopadů invazních druhů. Vonesh a kol. (2017a) ale s tímto návrhem nesouhlasí, z důvodu malé vypovídající schopnosti rozdílů FR. Dále argumentují, že vyšší FR neznamená větší dopad na kořist (z důvodu zanedbání faktorů jako jsou účinnost konverze nebo mortalita). Další neshody panují také například v tvrzení Dicka a kol. (2017a), že FR je charakteristicky daná pro každý druh. Dle Voneshe a kol. (2017a) FR každého druhu závisí např. na velikosti predátora a kořisti, hustotě predátorů (multiple predator efekt viz níže) nebo přítomnosti parazitů. Dick a kol. (2017b) souhlasí s výtkami Voneshe a kol. (2017a), ale stále považují CFR i bez začleněných výše zmíněných faktorů za univerzální prostředek pro předpovědi dopadů. Vonesh a kol. (2017b) s Dickem a kol. (2017b) opět nesouhlasí a dodávají, že k CFR by se mělo přistupovat objektivně a nenechat se ovlivňovat osobním přesvědčením.

2.3.6 Relative impact potential (RIP)

Relative impact potential je metoda pro zjišťování dopadu nepůvodních druhů (Dick a kol., 2017c). Základem této metody je zjištění potenciálního dopadu určitého druhu. Potencionální dopad – „IP“ (z angl. *impact potential*) je funkční odpověď vztážená k abundanci predátora. Tato absolutní hodnota je však sama o sobě bezvýznamná. Metoda „RIP“ (z angl. *relative impact potential*) je založená na porovnávání rozdílů potenciálních dopadů invazních druhů predátorů s analogicky podobnými druhy nativních predátorů

(Dick a kol., 2017c; Laverty a kol., 2017). Když je hodnota RIP < 1 , lze předpokládat, že dopad invazního druhu je nižší než dopad analogického, nativního druhu. Když se hodnota RIP = 1, nepředpokládá se výrazný rozdíl v dopadech obou druhů. Když je hodnota RIP > 1 , můžeme s vysokou pravděpodobností očekávat zvýšený dopad invazního druhu (Dick a kol., 2017c). RIP je ovlivňován především velikostí predátorů. Větší predátoři v porovnání s menšími zkonsumují na jedince (*per capita*) více kořisti (Rall a kol., 2012; Woodward a Hildrew, 2002). Menší predátoři jsou ale ve společenstvu téměř vždy početnější (Cohen a kol., 2003; Woodward a kol., 2005). Z toho plyne, že menší predátoři při vysoké denzitě mohou mít celkově vyšší dopad na snížení populace kořisti. Svůj nižší příjem *per capita* vykompenzují svou vysokou početností (Dick a kol., 2017c). Např. vyšší dopad menších, nepůvodních krevetek *Hemimysis anomala* G. O. Sars, 1907 než nativních větších krevetek. Invazivní krevetky mají nižší dopad *per capita*, ale jejich vyšší abundance oproti nativním krevetkám zapříčiňuje větší dopad na původní společenstva kořisti (Dick a kol., 2013). Dle Dicka a kol. (2017c) je RIP rychlý, jednoduchý a silný prediktivní nástroj pro odhad ekologického dopadu invazních druhů.

2.3.7 Faktory ovlivňující funkční odpověď

Biotické faktory

Velikost predátora a kořisti je jednou z hlavních biotických podmínek, které ovlivňují FR (Aljetlawi a kol., 2004). Např. rozdíl ve FR třech velikostních kategorií drápatek vodních *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), kdy nejmenší velikostní kategorie vykazovaly FR typu 2, zatímco střední a velké kategorie FR typu 3. Z toho vyplývá, že predátoři s překrývajícími se kohortami mohou mít na populaci kořisti proměnlivý dopad (Thorp a kol., 2018). Množství kořisti také ovlivňuje FR. Např. při vyšší hustotě kořisti, může predátor lovit daleko rychleji, což může měnit sklon křivky funkční odpovědi (Solomon, 1949). Křivka je hustotou kořisti výrazně ovlivňována také např. při FR typu 3, kdy je při malé hustotě kořisti po určitou dobu snížený příjem potravy predátora (Jeschke a kol., 2004). Dále se může také jednat o různé mechanismy ochrany před predátory, které byly evolučně vyvinuty kořistí (Ives a Dobson, 1987). Funkční odpověď může být ovlivněna také zmatením predátora (Jeschke a Tollrian, 2005). Tento efekt zmatení může nastat, když predátor čelí kořisti v hejnu. Predátor je omezený svými neuronálními schopnostmi a je méně úspěšný při útoku na kořist (Bertram 1978, Krause a Ruxton 2002). Funkční odpověď může být dále ovlivněna také interakcemi mezi více

predátory tzv. multiple predator efektem (MPE). Například spolupráci, kompeticí nebo vnitrodruhovou predací predátorů. Aktivita více predátorů může fungovat například synergicky (umocňovat dopad na kořist) nebo naopak antagonisticky (snižovat dopad na kořist). Další možností je, že predátoři na sobě nejsou závislí, a tudíž se nemusí ovlivňovat. Dopad na kořist tedy nelze jednoznačně předpovědět (McCoy a kol., 2012).

Abiotické faktory

Důležitým abiotickým faktorem je teplota, která je obecně považována za důležitý motor většiny biologických procesů jako například rychlosti růstu, vývoje nebo interakcí mezi predátory a kořistí (Brown a kol., 2004). Nárůst teploty může vést ke zkrácení parametru doby zpracování kořisti, který také ovlivňuje FR (Vucic-Pestic a kol., 2011). Zvyšováním parametru doby zpracování kořisti se snižuje velikost křivky funkční odpovědi (Jeschke a kol., 2004). Dalším důležitým faktorem jsou světelné podmínky a zákal. Světlo a zákal obecně ovlivňují vyhledávání kořisti a rychlost konzumace. Např. s vyšší intenzitou světla nebo snížením zákalu se snižuje reakční vzdálenost dravce, což může zapříčinit posun z funkční odpovědi typu 2 směrem k funkční odpovědi typu 1. Toto však nemusí platit vždy, protože různé druhy organismů mohou preferovat jinou intenzitu světla (Koski a Johnson, 2002). Funkční odpovědi jsou také významně ovlivňovány strukturou a složitostí biotopů. Komplexita habitatu výrazně mění dopad predátora na kořist (Alexander a kol., 2012). Odpovědi jsou však často velmi různorodé. Každý predátor má totiž jiné preference a nároky na prostředí a jinou strategii lovu. Stejně tak i kořist má různé schopnosti pro využívání prostředí jako svého útočiště (Alexander a kol., 2012, Alexander a kol., 2015).

3 Cíl práce

Cílem teoretické části bakalářské práce bylo shrnout dostupné informace z oblasti biologických invazí a nepůvodních druhů se zvláštním zřetelem na hlaváče černoústého - *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a problematiku funkčních odpovědí. V praktické části pak bylo cílem experimentálně zhodnotit pomocí série pokusů typu „*functional response*“ potenciální vliv predátora (hlaváče černoústého) a jeho velikosti (tři velikostní kohorty) na vybraného zástupce makrozoobentosu jako jeho potravu. Pro BP byla vybrána beruška vodní, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758).

4 Materiál a metodika

4.1 Odlov predátorů a aklimatizační perioda

Hlaváči černoústí (pro účel našich experimentů jsou označeni jako predátoři) byli odloveni za pomoci přenosného (zádového) elektrického agregátu (FEG 1500, EFKO, Leutkirch, Germany) na řece Labi (Ústí nad Labem, GPS 50°39'7" N, 14°2'41" E) 13. 6. 2018. Následně byli odlovení hlaváči převezeni v přepravní bedně s kyslíkovou atmosférou do akvarijní místnosti Laboratoře aplikované hydrobiologie na Ústavu akvakultury a ochrany vod FROV JU v Českých Budějovicích, kde byli následně chováni během aklimatizačního období a kde také probíhaly vlastní experimenty. Hlaváči byli drženi před započítáním experimentů v chovných nádržích (o objemu 500 l) napojených na recirkulační systém (celkový objem 1600 l) napuštěným odstátou a přes filtr naplněný aktivním uhlím prošlou vodovodní vodou. Odchovné nádrže byly vybaveny dostatečným počtem úkrytů jako prevence zvýšení míry agrese a vzájemného poškození a napadání se mezi predátory navzájem. Teplota, množství rozpuštěného kyslíku a pH vody v chovných nádržích bylo měřeno dvakrát denně multimetrem HQ40d (Hach Lange GmbH, Germany). Hladina rozpuštěného kyslíku se pohybovala nad hranicí 84 % nasycení vody O₂, teplota vody byla udržována v rozmezí 18,8 – 21,5 °C, pH se pohybovalo mezi 6,34 a 8,28 fotoperioda byla nastavena v režimu 14h světla: 10h tmy (světlo: 7:00 - 21:00). Ryby byly krmeny zmrzlými larvami pakomárů (Chironomidae).

4.2 Odlov kořisti

Jako kořist pro sérii *functional response* experimentů byla použita beruška vodní, *Asellus aquaticus*, (Linnaeus, 1758) jako nativní zástupce makrozoobentosu. Kořist byla nalovena na potoku Kyselá voda (Hrdějovice, GPS 49°1'4.656"N, 14°28'20.835"E). Berušky byly loveny pomocí akvarijních sítěk a během lovu dočasně přechovávány v kbelících s vodou a substrátem. Následně byly berušky převezeny v uzavíratelných přepravních barelech do akvarijní místnosti, kde byly přechovávány v kádi s vodou, substrátem a vzduchováním.

4.3 Příprava experimentu

Predátoři (hlaváči) byli 24 hodin před zahájením experimentu vyloveni z odchovných nádrží. Poté byli zváženi a rozděleni podle velikosti (individuální kusové hmotnosti) do třech nádrží: 1) Malí (S – small, hmotnost = 3,0 – 3,5 g, celková délka těla = 64 – 74 mm, délka těla = 55 – 62 mm), 2) Střední (M – medium, hmotnost = 5 – 5,5 g, celková délka těla = 77 – 84 mm, délka těla = 66 – 72 mm), 3) Velcí (L – large, hmotnost = 8,0 – 8,5 g, celková délka těla = 88 – 96 mm, délka těla = 75 – 82 mm). Po dobu 24 hodin před započítáním pokusu byli hlaváči drženi bez přísunu potravy za účelem standardizace míry hladovění mezi predátory. Následovala příprava experimentálních arén. Pro účel našich experimentů byly použity plastové, uzavíratelné boxy o objemech 6400 ml. Na dno boxů bylo rozprostřeno 200 ml akvarijního písku. Následně byly boxy napuštěny 5 litry odstáté, provzdušněné vodovodní vody upravené přes filtr s aktivním uhlím a umístěny v akvarijní místnosti mezi neprůhledné stěny (aby na sebe predátoři během experimentu neviděli a nedocházelo tak k jejich vzájemnému vizuálnímu ovlivňování mezi jednotlivými arénami). Dále byly připraveny menší plastové krabice s vodou upravenou stejným způsobem jako voda v experimentálních arénách. Do těchto krabic se napočítalo přesné množství potravy – berušek. Individuální hmotnost berušek se pohybovala v rozmezí od 1,7 do 13,7 mg (průměr ± S.D.: 6,46 ± 2,75 mg). Krabice s kořistí a experimentální boxy (arény) byly pro pozdější identifikaci náležitě označeny. Označení obsahovalo zkratky velikostních skupina hlaváčů černoústých, hustoty berušek a čísla opakování. Kontroly (KON) byly označeny hustotami berušek a číslem opakování.

4.4 Průběh experimentu

Série *functional response* experimentů probíhala od 10. 7. 2018 do 18. 7. 2018 a byla rozčleněna do třech etap (10. 7. – 11. 7.; 12. 7. – 13. 7.; 17. 7. - 18. 7.). V jednom experimentálním běhu bylo pro každou velikostní skupinu predátorů připraveno šest hustot kořisti (2, 8, 20, 35, 60 a 90 ks), a to vždy ve třech opakováních. Dále byly vytvořeny boxy bez predátorů (kontroly) se stejnými hustotami kořisti (vždy 3 opakování pro každou hustotu) jaké byly nabízeny predátorům. Pro jednu etapu experimentů tak bylo využito 72 boxů.

Před zahájením samotného experimentu byly ve všech experimentálních boxech změřeny fyzikálně-chemické parametry vody (teplota = 21,4 – 21,5 °C, pH = 7,93 – 7,99, nasycení kyslíkem = 98,5 – 99,8 %). Následovalo nasazení kořisti. Berušky z plastových

krabic byly bez vody, pomocí sítky, přemístěny do příslušných experimentálních boxů (arén). Když byly všechny arény nasazené kořisti, přistoupilo se k nasazení predátorů. Predátoři byli do příslušných experimentálních boxů nasazováni individuálně, za pomoci akvarijských sítěk. Každý predátor byl využit v celé sérii pokusů jen jednou. Nasazování predátorů proběhlo v co nejkratším čase, aby byli všichni predátoři v arénách stejnou dobu. Po nasazení všech predátorů začal odpočet 24 hodin. Aby byly co nejvíce eliminovány okolní (rušivé) vlivy, prostor (stojan) s experimentálními boxy byl dokonale zatemněn (izolován od okolí) černou plachtou. Experiment probíhal v umělých podmínkách za vytvoření umělého světelného režimu. Pomocí led osvětlení o intenzitě 500 lux/ m² byl vytvořen světelný režim 12 hodin světlo: 12 hodin tma. Teplota vody se v průběhu experimentu pohybovala v rozmezí 21,3 – 22 °C.

Po 24 hodinách byli predátoři co nejšetrněji vyloveni a dočasně umístěni do příslušných krabic s vodou (značené krabice po beruškách). Následně byly stanoveny pro každého predátora následující morfometrické údaje: celková délka těla (TL – total length), délka těla (SL – standard length) a hmotnost (WW – wet weight). Po vylovení predátora byly v každém experimentálním boxu (aréně) změřeny fyzikálně-chemické parametry vody (teplota 21,3 – 22 °C, pH 7,18 – 8,02, nasycení kyslíkem 35,8 – 97,5 %). Dále bylo v každém experimentálním i kontrolním boxu spočítáno množství živých, uhynulých (zabitých) celých, případně roztrhaných (půlky těl) berušek. Veškeré zjištěné a naměřené hodnoty byly zapsány do experimentálního deníku.

4.5 Analýza naměřených dat

Nejprve byl určen typ funkční odpovědi pro jednotlivé velikostní skupin predátora pomocí následující logistické regresní rovnice:

$$\frac{N_e}{N_0} = \frac{\exp(P_0 + P_1 \cdot N_0 + P_2 \cdot N_0^2 + P_3 \cdot N_0^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1 \cdot N_0 + P_2 \cdot N_0^2 + P_3 \cdot N_0^3)}$$

kde N_e představuje množství kořisti spotřebované jedním predátorem a N_0 označuje počáteční hustotu kořisti. Parametry P_0 , P_1 , P_2 , P_3 představují průsečíkové, lineární, kvadratické a kubické koeficienty, které byly odhadnuty metodou maximální pravděpodobnosti. Ze zjištěných koeficientů je možné odvodit typ funkční odpovědi. Pokud hodnota koeficientu P_1 dosahuje záporných hodnot, indikuje tak funkční odpověď typu 2. Naopak je-li hodnota koeficientu P_1 kladná a hodnota koeficientu P_2 záporná jedná se o funkční odpověď typu 3 (Juliano, 2001).

Na základě výsledků logistických regresí byla dále pro modelování funkčních odpovědí použita „Rogersova náhodná predátorská rovnice“ pro funkční odpověď typu 2, určená pro experimentální design nezahrnující doplňování kořisti v průběhu experimentu (Rogers, 1972).

$$N_e = N_0 \{1 - \exp [a (N_e \cdot h - t)]\}$$

V této rovnici N_e představuje množství predátorem spotřebované kořisti. N_0 představuje počáteční hustotu kořisti. Parametr a představuje „efektivitu při vyhledávání kořisti“ (z angl. *search rate*), h představuje „dobu zpracování kořisti“ (z angl. *handling time*) a t představuje celkový čas trvání pokusu ve dnech. Vzhledem k zatížení obou stran rovnice parametrem N_e bylo pro její řešení využito Lambert W funkce (Bolker 2008):

$$N_e = N_0 - \frac{W \{a \cdot h \cdot N_0 \cdot \exp [-a (t - h \cdot N_0)]\}}{a \cdot h}$$

Pro každou velikost skupiny predátora byl odhadnut parametr a a h pomocí nelineární regrese nejmenších čtverců a Lambert W funkce zahrnuté v balíku EMDBOOK (Bolker 2008). Následně byl pro každý parametr každé velikostní skupiny vypočítán 95% konfidenční interval (95% CI) jako průměr \pm konfidenční interval (CI) parametru.

Statisticky průkazné rozdíly v rámci obou parametrů (a a h) mezi jednotlivých velikostními skupinami byly hodnoceny na základě překryvu jejich 95% CI. V případě, že se 95% CI daného parametru mezi jednotlivými velikostními skupinami nepřekrýval, skupiny se v daném parametru od sebe siginifikantně lišily (Sentis a kol. 2013). Všechny analýzy byly prováděny v programu R verze 3.2.5. (R Development Core Team, 2016).

5 Výsledky

Ve všech kontrolních boxech (bez predátora) bylo přežití kořisti, tedy berušek vodních – *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), po 24 hodinách vyšší než 97 % (průměr ± S.D.: $99,693 \pm 0,681$ %). Vzhledem k zanedbatelné přirozené mortalitě v kontrolních skupinách tak byla veškerá mortalita kořisti v experimentálních arénách přisuzována přítomnosti predátora. Získaná data proto nebyla podrobena korekci na přirozenou mortalitu.

5.1 Funkční odpověď a její parametry

Mezi jednotlivými velikostními kohortami (malí, střední, velcí jedinci) hlaváče černoústého, nebyl nalezen rozdíl v tvaru křivky funkční odpovědi. Všechny velikostní kohorty vykazovaly na základě hodnot parametru P_1 lineární logistické regresní rovnice (viz Tabulka 1) funkční odpověď typu 2 (viz Graf 1).

Byl však zaznamenán statisticky průkazný rozdíl mezi jednotlivými velikostními kohortami v případě obou hodnocených parametrů funkční odpovědi, a to jak v případě efektivity při vyhledávání kořisti (*search rate*), tak i doby zpracování kořisti (*handling time*). Velcí jedinci dosahovali nejvyšší efektivity při vyhledávání kořisti ($12,444 \pm 1,927$; průměr ± SE) a statisticky průkazně ($p < 0,001$) se tak v tomto parametru lišili od zbývajících dvou velikostních kohort. Vyšší efektivita při vyhledávání kořisti (Tabulka 2, Graf 2) se také projevila rychlejším růstem (strmějším sklonem křivky) funkční odpovědi u velkých jedinců (Graf 1). Mezi malými a středními jedinci nebyl nalezen statisticky průkazný rozdíl v efektivitě při vyhledávání kořisti.

Doba zpracování kořisti byla u velikostní kohorty malých jedinců statisticky průkazně větší ($0,0209 \pm 001$; $p < 0,001$) než u obou zbývajících velikostních kohort, mezi nimiž však nebyl nalezen statisticky průkazný rozdíl v tomto parametru (Tabulka 3, Graf 2).

Nižší doba potřebná pro zpracování kořisti v případě středně velkých a velkých jedinců se projevila u těchto velikostních kohort vyšší hodnotou maximálního příjmu potravy oproti kohortě malých jedinců, u nichž křivka funkční odpovědi dosáhla nižší amplitudy, tzn., křivka je nižší/plošší oproti kohortě velkých a středních jedinců.

Tabulka 1. Hodnoty lineárních koeficientů (P_1) logistické regresní rovnice použité k určení typu funkční odpovědi (podle Juliana, 2001), střední chyba průměru (SE) a hladina významnosti (p) pro jednotlivé velikostní skupiny hlaváče černoústého - *Neogobius melanostomus*.

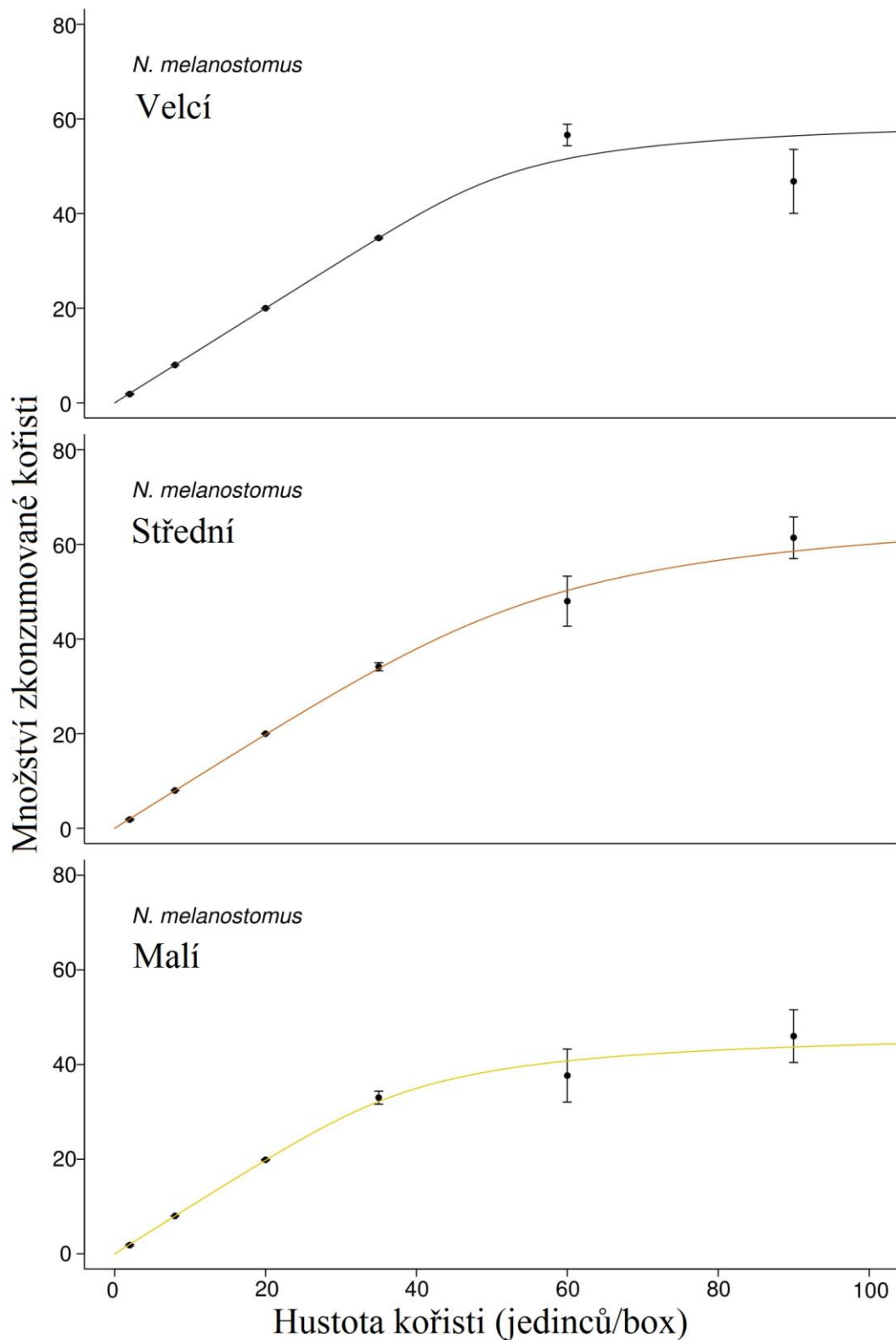
Velikost	P_1	SE	p
Malí	-1,434	0,425	0,001
Střední	-0,727	0,429	0,090
Velcí	-1,083	0,438	0,0133

Tabulka 2. Hodnoty parametru efektivity při vyhledávání kořisti (*search rate*) jednotlivých velikostních kategorií (malí, střední, velcí) hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus*. Průměr = průměrná hodnota parametru, SE = střední chyba průměru, CI = konfidenční interval, 95 % CI = spodní hranice konfidenčního intervalu (průměr - CI) a horní hranice konfidenčního intervalu (průměr + CI), p = hladina významnosti.

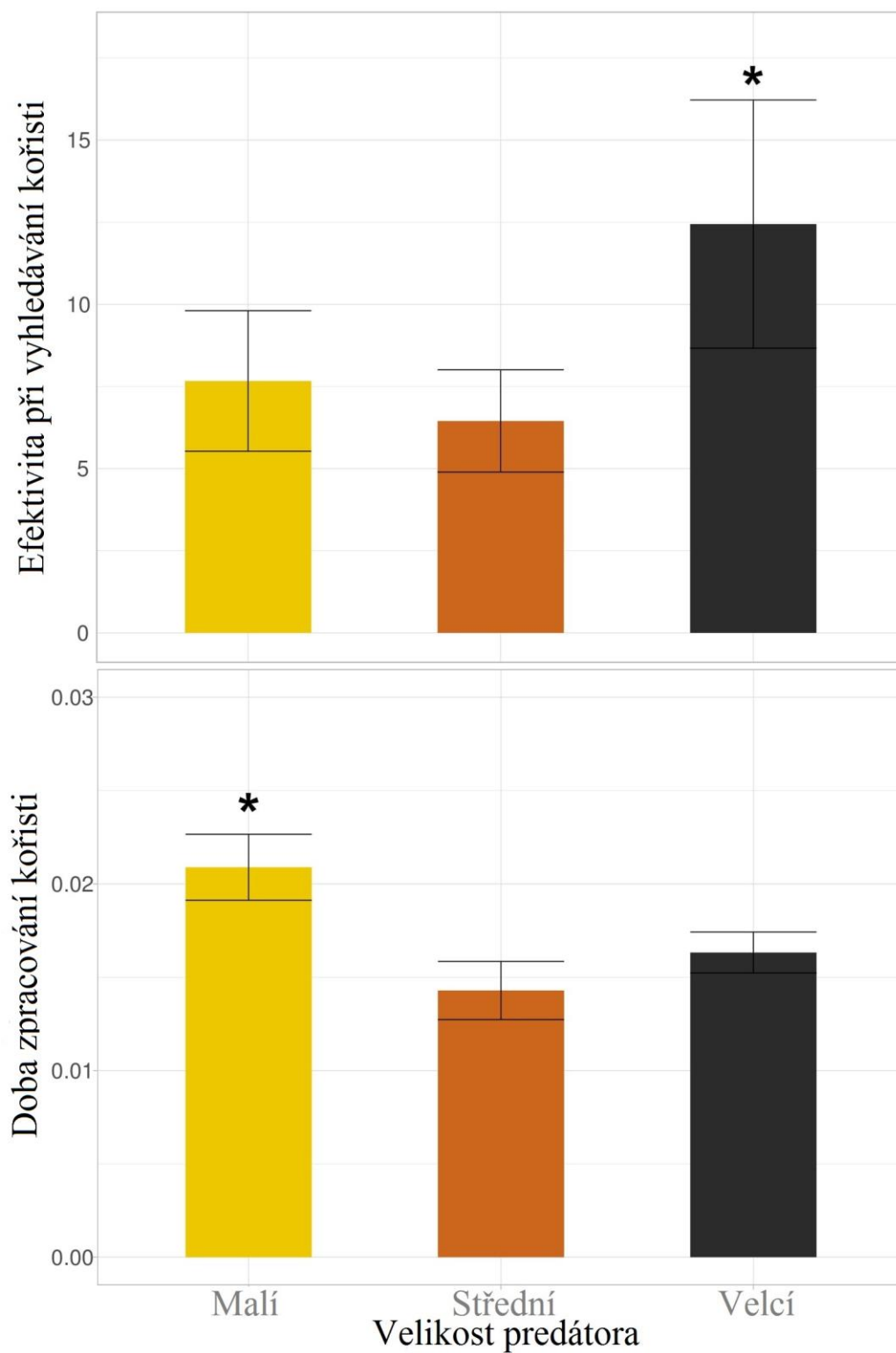
Velikost	Průměr	SE	CI	95 % CI		p
Malí	7,668	1,091	2,139	5,530	9,807	< 0,0001
Střední	6,450	0,794	1,557	4,893	8,007	< 0,0001
Velcí	12,444	1,927	3,778	8,666	16,222	< 0,0001

Tabulka 3. Hodnoty parametru doby zpracování kořisti (*handling time*) jednotlivých velikostních kategorií (malí, střední, velcí) hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus*. Průměr = průměrná hodnota parametru, SE = střední chyba průměru, CI = konfidenční interval, 95 % CI = spodní hranice konfidenčního intervalu (průměr - CI) a horní hranice konfidenčního intervalu (průměr + CI), p = hladina významnosti.

Velikost	Průměr	SE	CI	95 % CI		p
Malí	0,021	0,001	0,002	0,019	0,023	< 0,0001
Střední	0,014	0,001	0,002	0,013	0,0158	< 0,0001
Velcí	0,016	0,001	0,001	0,015	0,017	< 0,0001



Graf 1. Funkční odpovědi jednotlivých velikostních kategorií (malí, střední, velcí) hlaváče černoústého, *Neogobius melanostomus*. Osa X znázorňuje počáteční množství kořisti v experimentálních arénách. Osa Y znázorňuje množství zkonzumované kořisti na gram celkové živé váhy predátora. Data jsou znázorněna jako průměr \pm SE.



Graf 2. Porovnání hodnot parametrů efektivity při vyhledávání kořisti (*search rate*) a doby zpracování kořisti (*handling time*) v závislosti na velikosti predátora u jednotlivých velikostních kategorií (malí, střední, velcí) hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus*. Data jsou znázorněna jako průměr ± SE. Hvězdičky značí statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými velikostními skupinami predátorů.

6 Diskuze

Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a jeho ekologický vliv na původní společenstva je v současnosti poměrně dosti aktuálním tématem, kterým se zabývá mnoho vědeckých prací (Lee a Johnson, 2005; Hogan a kol., 2007; Bergstrom a Mensinger, 2009; Laverty a kol., 2017). Velmi využívanou laboratorní metodou pro hodnocení a odhad vlivů nepůvodních predátorů na kořist je metoda *functional response* porovnávající množství zkonsumované potravy v závislosti na její koncentraci (Holling, 1959) a dále z této metody odvozená *comparative functional response*, která je založená na porovnávání funkčních odpovědí mezi nepůvodními a analogickými původními druhy (Dick a kol., 2013). Jedním z cílů předložené bakalářské práce tak bylo experimentálně porovnat funkční odpovědi různých velikostních kohort téhož (nepůvodního) predátora – hlaváče černoústého (*N. melanostomus*) na vybraném potravním zástupci makrozoobentosu – berušce vodní (*Asellus aquaticus*).

Nejčastější pozorovanou funkční odpovědí u predátorů je obecně funkční odpověď typu 2, která je charakteristická i pro většinu ryb, jako jsou např. ouklej obecná *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), plotice obecná *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) nebo kapr obecný *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Holling, 1965; Jeschke a kol., 2004). V tomto vztahu se rychlost spotřeby kořisti s její zvyšující se hustotou nejprve zvyšuje. Pak se rychlost konzumace postupně zpomaluje, až je nakonec dosaženo stabilní hladiny příjmu potravy (Begon a kol., 1997). Velikost predátora však může tento vztah ovlivnit. Změna velikosti predátora pak může zapříčinit změnu ve tvaru (výšce) funkční odpovědi nebo změnu jejího typu. Thorp a kol. (2018) ve své práci popsali u středně velkých (50 – 60 mm) a velkých (105 – 120 mm) drápatek vodních *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) posun tvaru křivky oproti malým jedincům (15 – 30 mm) z funkční odpovědi typu 2 na funkční odpověď typu 3, která se vyznačuje sigmoidálním tvarem křivky. My jsme však mezi jednotlivými velikostními skupinami predátorů žádné posuny v typech funkčních odpovědí nezaznamenali. Všechny námi testované velikostní kategorie hlaváče černoústého vykazovaly funkční odpověď typu 2. Stejný typ funkčních odpovědí zaznamenali u tohoto druhu např. Laverty a kol. (2017) nebo Gebauer a kol. (2018).

Přestože funkční odpovědi testovaných skupin predátorů nevykazovaly rozdíly v jejich typech, ve sledovaných parametrech vztahujících se k funkční odpovědi - efektivita při vyhledávání kořisti a doba zpracování kořisti - určité rozdíly byly nalezeny.

Parametr „efektivita při vyhledávání kořisti“ (z angl. *search rate*) vyjadřuje schopnost najít, detekovat a zaútočit na kořist, tj. odráží efektivitu predátora při nízkých hustotách kořisti (Jeschke a kol., 2004). Srovnáním tohoto parametru u námi testovaných velikostních skupin hlaváče černoústého byl zjištěn statisticky průkazný rozdíl, a to s nejvyšší zjištěnou hodnotou u skupiny velkých jedinců. Z tohoto výsledku tedy vyplývá, že velcí jedinci jsou při příjmu kořisti v nižších hustotách efektivnější než střední a malí jedinci. Toto experimentálně potvrdili i Aljetlawi a kol. (2004) u stejnonožců *Saduria entomon* (Linnaeus, 1758) obývajících Baltské moře. Možné vysvětlení tohoto jevu je dle autorů takové, že větší predátoři využívali odlišnou taktiku při lovu. Byli více aktivní při vyhledávání kořisti, podobně jako filtrátoři. Naproti tomu Thorp a kol. (2018) dospěli u drápatek vodních *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) k opačnému výsledku. Autoři toto zjištění vysvětlují velikostí použité kořisti, která byla pravděpodobně neoptimálnější a nejlépe tak ulovitelná právě pro malé jedince drápatek.

V parametru „doby zpracování kořisti“ (z angl. *handling time*), který vyjadřuje celkovou dobu, kterou predátor potřebuje k útočení a zpracování kořisti (Jeschke a kol., 2004), byly mezi testovanými velikostními kategoriemi predátorů také nalezeny rozdíly. Statisticky průkazně vyšší hodnoty tohoto parametru vykazovali malí jedinci. Analogický výsledek byl zjištěn v práci Aljetlawiho a kol. (2004), kde byly pozorovány nejvyšší hodnoty tohoto parametru také u nejmenších predátorů - stejnonožců *Saduria entomon*. Tento výsledek vypovídá o tom, že malí jedinci predátorů potřebují daleko více času na zpracování a trávení kořisti. Čím je tedy doba zpracování kořisti predátorem delší, tím je jeho efektivita příjmu potravy v určitém čase nižší.

Z námi zjištěných výsledných hodnot parametrů efektivity při vyhledávání kořisti bychom tedy mohli konstatovat, že pro společenstva makrozoobentosu v nízkých hustotách mají nejvyšší dopad velcí jedinci hlaváče černoústého. Celkový dopad druhu na kořist je však odhadován, vedle míry dopadu *per capita* a početnosti kořisti, také pomocí početnosti predátora (Parker a kol., 1999). Větší predátoři mají obecně větší dopad na kořist, protože v porovnání s menšími predátory zkonsumují na jedince daleko větší množství kořisti, tzn., že mají vyšší dopad *per capita* (Woodward a kol., 2002). Nejvyšší dopad *per capita* na základě výsledků této bakalářské práce tedy přirozeně vykazují velcí jedinci hlaváče černoústého. Nejpočetnější velikostní skupinu ve vodním společenstvu však téměř vždy tvoří menší jedinci, jako je to např. u fytoplanktonu nebo zooplanktonu (Cohen a kol., 2003). Menší predátoři tak díky vysoké početnosti ve

společenstvu kompenzují svůj nižší *per capita* vliv a mohou tak mít ve skutečnosti daleko vyšší celkový dopad na populace kořisti než větší predátoři, kteří mohou dosahovat nižší početnosti (Dick a kol., 2017c). Malí jedinci hlaváče černoústého tak mohou mít díky svému predačnímu tlaku paradoxně vyšší celkový dopad na společenstvo makrozoobentosu než velcí jedinci. Podobný jev byl pozorován Dickem a kol. (2013) u malých krevetek *Hemimysis anomala* G. O. Sars, 1907, které vykazovaly nižší *per capita* dopad než větší krevetky, ale díky vyšší denzitě byl celkový vliv malých jedinců na populaci kořisti mnohem větší. Data o početní distribuci jednotlivých kohort hlaváče černoústého a její sezónní variabilitě na lokalitách odkud pochází testované ryby, tj. z řeky Labe, doposud chybí, a proto nebylo možné provést pro účely BP více detailní odhad ekologického vlivu jednotlivých velikostních kohort hlaváče na společenstva makrozoobentosu. Nicméně na základě prvních analýz dat z odlovů na Labi a jeho přítocích uskutečněných v roce 2018 lze říci, že malých a středně velkých jedinců je v populaci hlaváče černoústého velké množství.

Celkový ekologický dopad predátora totiž ovlivňuje celá řada dalších faktorů jako je např. teplota, komplexita prostředí, velikost populace predátora, velikostní složení populace nebo kompetice (Alexander a kol., 2012; Gebauer a kol., 2018; McCoy a kol., 2012). V našem experimentu teplota vody (průměr 21,5 °C) ležela v rámci teplotního rozmezí (20 – 25 °C) použitým Gebauerem a kol. (2018), v rámci něhož nebyly zjištěny žádné statisticky průkazné rozdíly ani v jenom z parametrů funkční odpovědi (*search rate* a *handling time*). Při teplotě 25 °C však u hlaváče černoústého autoři zaznamenali nejvyšší maximální příjem potravy. To znamená, že v přirozeném prostředí s vyšší teplotou vody (teplota okolo 25 °C odpovídá teplotě řeky Labe v letním období) je možné očekávat právě vyšší maximální příjem potravy hlaváče černoústého. To může mít negativní vliv na populaci jeho kořisti. Dále je důležité zohlednit komplexitu habitatu, ve kterém se invazní druh vyskytuje. Pro účely našeho pokusu byl použit pouze písčný substrát. Nicméně výsledky Gebauera a kol. (2019) ukazují, že komplexita habitatu má vliv na parametry funkční odpovědi. Doba zpracování kořisti hlaváče černoústého v prostředí s kamenitým dnem byla výrazně nižší než v písčném nebo kamenitém prostředí s rostlinami. Na základě toho lze předpokládat, že hlaváči v přirozeném prostředí s podobným, kamenitým, typem habitatu (kamenný zához) mohou mít vyšší dopad na kořist. Dalším důležitým faktorem, který ovlivňuje dopad predátora na kořist a který jde ruku v ruce s velikostí jedinců predátora, je i samotná velikost a hustota

populace predátora. Z práce Patona a kol. (2019) je zřejmé, že hlaváči odchytení z lokalit s vyšší populační denzitou, vykazovali v laboratorních testech vyšší hodnoty parametru efektivity při vyhledávání kořisti než hlaváči odchytení z málo početné populace. Pro co nejlepší odhad a predikci celkového ekologického dopadu hlaváče černoústého je tedy nutné zohlednit všechny výše popsané faktory.

Většina vědeckých prací se zabývá vlivem teploty nebo komplexity prostředí na vliv hlaváče černoústého na invadované vodní ekosystémy. Je však silný nedostatek prací zabývajících se vlivem individuální velikosti hlaváče černoústého jako predátora společenstev makrozoobentosu na tato společenstva. Výsledky předložené bakalářské práce tak mohou tyto důležité chybějící informace potravního chování hlaváče černoústého pomoci doplnit. Samotné výsledky jsou významným krůčkem pro budoucí zjišťování celkového ekologického dopadu tohoto invazního druhu. Pro co nejefektivnější praktické využití získaných výsledků v budoucnu je však nezbytné provést pomocí výsledků dlouhodobých ichtyologických průzkumů na dolním toku české části Labe co nejpřesnější odhady velikosti populace hlaváče černoústého, jejího velikostního složení a proměnlivosti během sezóny.

7 Závěr

- Všechny velikostní kohorty (malí, střední, velcí jedinci) hlaváče černoústého vykazovaly funkční odpověď typu 2, která je typická pro většinu predátorů. Tento typ funkční odpovědi je často spojován s potenciálně destabilizačním dopadem na populaci kořisti.
- Nejvyšší, statisticky průkazně odlišná od ostatních skupin, efektivita při vyhledávání kořisti (*search rate*) byla nalezena u velkých jedinců.
- Vysoká efektivita při vyhledávání kořisti velkých jedinců se projevila rychlejším růstem (strmějším sklonem křivky) a rychlejším dosažením limitní hodnoty (asymptoty křivky) funkční odpovědi u této skupiny.
- Limitní hodnota (asymptota křivky) funkční odpovědi se nelišila mezi středními a velkými jedinci, u kohorty malých jedinců dosahuje nižší hodnoty. Křivka funkční odpovědi je tak u malých jedinců nižší.
- Nejvyšší, statisticky průkazně odlišná od ostatních skupin, hodnota parametru doby zpracování kořisti (*handling time*) byla zjištěna u malých jedinců.
- Na základě výše uvedeného lze tak v souhrnu soudit, že velikostní kohorta velkých jedinců hlaváče černoústého (jako predátora) tak představuje pro společenstvo makrozoobentosu nejvyšší potenciální dopad.
- Pro přesnější hodnocení a odhad skutečného celkového ekologického dopadu hlaváče černoústého na dolním úseku české části Labe je však nezbytné zjistit velikost populace predátora, její velikostní skladbu a sezónní proměnlivost.

8 Přehled použité literatury

- Alexander, M. E., Dick, J. T., O'Connor, N. E., Haddaway, N. R. a Farnsworth, K. D. (2012). Functional responses of the intertidal amphipod *Echinogammarus marinus*: effects of prey supply, model selection and habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 468, 191-202.
- Alexander, M. E., Dick, J. T., Weyl, O. L., Robinson, T. B. a Richardson, D. M. (2014). Existing and emerging high impact invasive species are characterized by higher functional responses than natives. *Biology Letters*, 10(2).
- Alexander, M. E., Kaiser, H., Weyl, O. L. F. a Dick, J. T. A. (2015). Habitat simplification increases the impact of a freshwater invasive fish. *Environmental Biology of Fishes*, 98(2), 477-486.
- Aljetlawi, A. A., Sparrevik, E. a Leonardsson, K. (2004). Prey – predator size-dependent functional response: derivation and rescaling to the real world. *Journal of Animal Ecology*, 73(2), 239-252.
- Bax, N. J. (1998). The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 55(6), 997-1030.
- Begon, M., Harper J. L. a Townsend, C. R. (1997). Ekologie: jedinci, populace a společenstva, *Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc*, 1. vydání. 949 s.
- Bergstrom, M. A. a Mensinger, A. F. (2009). Interspecific resource competition between the invasive round goby and three native species: logperch, slimy sculpin, and spoonhead sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(5), 1009-1017.
- Bertram, B. C. (1978). Living in groups: predators and prey. *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, 221-248.
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A., Gollasch, S. a Van der Velde, G. (2002). Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7), 1159-1174.
- Birstein, V. J., Bemis, W. E. a Waldman, J. R. (1997) The threatened status of acipenseriform species: a summary. *Environmental Biology of Fishes* 48, 427–435
- Björklund, M. a Almqvist, G. (2010). Rapid spatial genetic differentiation in an invasive species, the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 12(8), 2609-2618.
- Blanc, G. (2001). Introduction of pathogens in European aquatic ecosystems: Attempt of evaluation and realities. *Cahiers Options Méditerranéennes (CIHEAM)*. 37-56
- Bolker, B. M. (2008). Ecological Models and Data in R. *Princeton University Press*, 408 s.
- Borza, P., Erős, T. a Oertel, N. (2009). Food resource partitioning between two invasive gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *International Review of Hydrobiology*, 94(5), 609-621.
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A. F., Schliewen, U. K. a Geist, J. (2013). Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia*, 703(1), 113-131.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. a West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- Brush, J. M., Fisk, A. T., Hussey, N. E. a Johnson, T. B. (2012). Spatial and seasonal variability in the diet of round goby (*Neogobius melanostomus*): stable isotopes indicate that stomach contents overestimate the importance of dreissenids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(3), 573-586.
- Buřič, M., Bláha, M., Kouba, A. a Drozd, B. (2015). Upstream expansion of round goby (*Neogobius melanostomus*) – first record in the upper reaches of the Elbe River. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (416), 32.
- Carlton, T. J. a Ruiz, M. G. (2003). Invasive species: vectors and management strategies. *Island Press*, 536 s.
- Cohen, J. E., Jonsson, T. a Carpenter, S. R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(4), 1781-1786.

- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A. a MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023-1037.
- Copp, G. H., Bianco, P. G., Bogutskaya, N., Erös, T., Falka, I., Ferreira, M. T., Fox, M. G., Freyhof, J., Gozlan, R. E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A. M., Peňáz, M., Povž, M., Przbylski, M., Robillard, M., Russell, I. C., Stakenas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A. a Wiesner, C. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* 21, 242–262.
- Corkum, L. D., Sapota, M. R. a Skora, K. E. (2004). The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions*, 6(2), 173-181.
- Crawley, M. J. (1983). Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. *Blackwell Scientific Publications*. 437 s.
- Crawley, M. J., Brown, S. L., Heard, M. S. a Edwards, G. R. (1999). Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity?. *Ecology Letters*, 2(3), 140-148.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2), 153-166.
- Crossman, E. J., Holm, E., Cholmondeley, R. a Tuininga, K. (1992). First record for Canada of the rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and notes on the introduced round goby, *Neogobius melanostomus*. *Canadian Field Naturalist*, 106, 206-206.
- Czugała, A. a Woźniczka, A. (2010). The River Odra estuary – another Baltic Sea area colonized by the round goby *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811. *Aquatic Invasions*, 5(1), 61-65.
- Davis, M. A., (2009). *Invasion Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK, 288 s.
- Denny, M. (2014). Buzz Holling and the functional response. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, 95(3), 200-203.
- Dextrase, A. J. a Mandrak, N. E. (2006). Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8(1), 13-24.
- Dick, J. T., Gallagher, K., Avlijas, S., Clarke, H. C., Lewis, S. E., Leung, S. a Harrod, C. (2013). Ecological impacts of an invasive predator explained and predicted by comparative functional responses. *Biological Invasions*, 15(4), 837-846.
- Dick, J. T., Alexander, M. E., Jeschke, J. M., Ricciardi, A., MacIsaac, H. J., Robinson, T. B. a Paterson, R. A. (2014). Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach. *Biological Invasions*, 16(4), 735-753.
- Dick, J. T., Alexander, M. E., Ricciardi, A., Lavery, C., Downey, P. O., Xu, M., Jeschke, J. M., Saul, W-Ch., Hill, M. T., Wasserman a Barrios-O'Neill, D. (2017a). Fictional responses from Vonesh et al. *Biological Invasions*, 19(5), 1677-1678.
- Dick, J. T., Alexander, M. E., Ricciardi, A., Lavery, C., Downey, P. O., Xu, M., Jeschke, J. M., Saul, W-Ch., Hill, M. T., Wasserman a Barrios-O'Neill, D. (2017b). Functional responses can unify invasion ecology. *Biological Invasions*, 19(5), 1667-1672.
- Dick, J. T., Lavery, C., Lennon, J. J., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P. J., Robert Britton, J. a Dunn, A. M. (2017c). Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. *Journal of Applied Ecology*, 54(4), 1259-1267.
- Drouillard, K. G., Feary, D. A., Sun, X., O'Neil, J. A., Leadley, T. a Johnson, T. B. (2018). Comparison of thermal tolerance and standard metabolic rate of two Great Lakes invasive fish species. *Journal of Great Lakes research*, 44(3), 476-481.
- Dus, M., Ehrlich, V., Ende, L., Fröhlich, L., Kout, O., Ludvík, J., Lusk, S., Matúš, J., Ouředníček, J., Pohl, J., Pokorný, J., Randák, T., Slavík, O., Starnovský, D., Steuer, M., Vostradovský, J. (2010). Ryby a rybolov v našich vodách, Praha, *Reader's Digest*, 360 s
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. a David, P. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), 130-135.

- Freckleton, R. P., Dowling, P. M. a Dulvy, N. K. (2006) Stochasticity, nonlinearity and instability in biological invasions. In MW Cadotte, SM McMahon, and T Fukami, ed. *Conceptual Ecology and Invasions Biology: Reciprocal Approaches to Nature*, pp. 125–146.
- French III, J. R. (1993). How well can fishes prey on zebra mussels in eastern North America?. *Fisheries*, 18(6), 13-19.
- Gebauer, R., Veselý, L., Kouba, A., Buřič, M. a Drozd, B. (2018). Forecasting impact of existing and emerging invasive gobiids under temperature change using comparative functional responses. *Aquatic Invasions*, 13(2).
- Gebauer, R., Veselý, L., Vanina, T., Buřič, M., Kouba, A. a Drozd, B. (2019). Prediction of ecological impact of two alien gobiids in habitat structures of differing complexity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 30 s.
- Ghedotti, M. J., Smihula, J. C. a Smith, G. R. (1995). Zebra mussel predation by round gobies in the laboratory. *Journal of Great Lakes Research*, 21(4), 665-669.
- Goodwin, B. J., McAllister, A. J. a Fahrig, L. (1999). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology*, 13(2), 422-426.
- Grabowska, J., Kotusz, J. a Witkowski, A. (2010). Alien invasive fish species in Polish waters: an overview. *Folia Zoologica*, 59(1), 73-85.
- Grigorovich, I. A., Colautti, R. I., Mills, E. L., Holeck, K., Ballert, A. G. a MacIsaac, H. J. (2003). Ballast-mediated animal introductions in the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(6), 740-756.
- Guti, G., Erős, T., Szalóky, Z. a Tóth, B. (2003). A kerekfejű géb *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) megjelenése a Duna magyarországi szakaszán.[Round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) in the Hungarian section of the Danube.]. *Halászat*, 96, 116-119.
- Havel, J. E., Lee, C. E. a Vander Zanden, J. M. (2005). Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?. *AIBS Bulletin*, 55(6), 518-525.
- Havel, J. E., Mabee, W. R. a Jones, J. R. (1995). Invasion of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* into North American reservoirs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(1), 151-160.
- Hayden, T. A. a Miner, J. G. (2009). Rapid dispersal and establishment of a benthic Ponto-Caspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby. *Biological Invasions*, 11(8), 1767-1776.
- Heath, M. R., Speirs, D. C. a Steele, J. H. (2014). Understanding patterns and processes in models of trophic cascades. *Ecology Letters*, 17(1), 101-114.
- Hempel, M. (2018). Ecological niche of invasive round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Kiel Canal and adjacent section of the Elbe River. 123 s.
- Hempel, M. a Thiel, R. (2013). First records of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Elbe River, Germany. *Bioinvasions Records*, 2, 291-295.
- Henderson, S., Dawson, T. P. a Whittaker, R. J. (2006) Progress in invasive plants research. *Progress in Physical Geography*, 30, 25–46.
- Hogan, L. S., Marschall, E., Folt, C. a Stein, R. A. (2007). How non-native species in Lake Erie influence trophic transfer of mercury and lead to top predators. *Journal of Great Lakes Research*, 33(1), 46-61.
- Holling, C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91(7), 385-398.
- Holling, C. S. (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97(45), 5-60.
- Horning, M. a Mellish, J. A. E. (2012). Predation on an upper trophic marine predator, the Steller sea lion: evaluating high juvenile mortality in a density dependent conceptual framework. *PloS One*, 7(1), 10 s.
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V. a Pergl, J., (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45, 403–414.

- Charlebois, P. M., Marsden, J. E., Goettel, R. G., Wolfe, R. K., Jude, D. J. a Rudnicka, S. (1997). The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas), a review of European and North American literature. Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. *Illinois Natural History Survey Special Publication*, 20, 76.
- Chew, M. K. (2006). *Ending with Elton Preludes to Invasion Biology* (Doctoral dissertation, Arizona State University). 394 s.
- Chotkowski, M. A. a Marsden, J. E. (1999). Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments. *Journal of Great Lakes Research*, 25(1), 26-35.
- Irons, K. S., McClelland, M. A. a Pegg, M. A. (2006). Expansion of round goby in the Illinois waterway. *American Midland Naturalist* 156,198–200.
- Ives, A. R. a Dobson, A. P. (1987). Antipredator behavior and the population dynamics of simple predator-prey systems. *The American Naturalist*, 130(3), 431-447.
- Janáč, M., Šlapanský, L., Valová, Z. a Jurajda, P. (2013). Downstream drift of round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in their non-native area. *Ecology of Freshwater Fish*, 22(3), 430-438.
- Janssen, J. a Jude, D. J. (2001). Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, southern Lake Michigan, induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of great lakes Research*, 27(3), 319-328.
- Jeschke, J. M. a Tollrian, R. (2005). Effects of predator confusion on functional responses. *Oikos* 111: 547-555.
- Jeschke, J. M., Kopp, M. a Tollrian, R. (2004). Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews*, 79(2), 337-349.
- Johnson, L. E. a Carlton, J. T. (1996). Post-establishment spread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Ecology*, 77(6), 1686-1690.
- Johnson, P. T., Olden, J. D. a Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357-363.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. a Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem Management Springer*, New York, NY. 130-147.
- Jude, D. J., Reider, R. H. a Smith, G. R. (1992). Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(2), 416-421.
- Juliano, S. A. (2001). Non-linear curve fitting: predation and functional response curve. *Design and Analysis of Ecological Experiment*, 178-196.
- Kalchauer, I., Mutzner, P. a Burkhardt-Holm, P. (2013). Arrival of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and bighead goby *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) in the High Rhine (Switzerland). *BioInvasions Records*, (2), 79-83.
- Karatayev, A. Y., Mastitsky, S. E., Burlakova, L. E. a Olenin, S. (2008). Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus. *Biological Invasions*, 10(2), 215-232.
- Kareiva, P., Marvier, M. a McClure, M. (2000). Recovery and management options for spring/summer chinook salmon in the Columbia River Basin. *Science*, 290(5493), 977-979.
- Keane, R. M. a Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164-170.
- Keller, R. P., Lodge, D. M. a Finnoff, D. C. (2007). Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(1), 203-207.
- Kellogg, C. A. a Griffin, D. W. (2006). Aerobiology and the global transport of desert dust. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(11), 638-644.
- Kornis, M. S. a Vander Zanden, M. J. (2010). Forecasting the distribution of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in Wisconsin tributaries to Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(3), 553-562.

- Kornis, M. S., Mercado-Silva, N. a Vander Zanden, M. J. (2012). Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of Fish Biology* (80)235-285.
- Koski, M. L. a Johnson, B. M. (2002). Functional response of kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) to *Daphnia* at different light levels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(4), 707-716.
- Kottelat, M. a Freyhof, J. (2007). Handbook of European freshwater fishes. *Publications Kottelat*. 11 s.
- Kovtun, I. F. (1978). On the fecundity of the round goby, *Gobius melanostomus*, from the Sea of Azov. *Journal of Ichthyology* 17,566–573.
- Kovtun, I. F. (1980). Significance of the sex ratio in the spawning population of the round goby, *Neogobius melanostomus*, in relation to year-class strength in the Sea of Azov. *Journal of Ichthyology*, 19, 161-163.
- Krause, J., Ruxton, G. D. a Ruxton, G. D. (2002). Living in groups. *Oxford University Press*. 199s
- Krebs, J. R., Stephens, D. W. a Sutherland, W. J. (1983). Perspectives in optimal foraging. *Perspectives in Ornithology*, 165-221.
- Křivánek, M. (2006). Biological invasions and different approaches of their prediction (risk assessment schemes for evaluation potentially invasive alien vascular plants). *Acta Pruhoniciana*, 73 s.
- Laverty, C., Green, K. D., Dick, J. T. A., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P. J., Médoc, V. a Britton, J. R. (2017). Assessing the ecological impacts of invasive species based on their functional responses and abundances. *Biological Invasions*, 19, 1653-1665.
- L'avrinčiková, M. a Kováč, V. (2007). Invasive round goby *Neogobius melanostomus* from the Danube mature at small size. *Journal of Applied Ichthyology*, 23(3), 276-278.
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 386-391.
- Lee, V. A. a Johnson, T. B. (2005). Development of a bioenergetics model for the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 31(2), 125-134.
- Leuven, R. S., van der Velde, G., Baijens, I., Snijders, J., van der Zwart, C., Lenders, H. R. a bij de Vaate, A. (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions*, 11(9), 1989.
- Levine, J. M. a D'antonio, C. M. (1999). Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 15-26.
- Lippert, K. A., Gunn, J. M. a Morgan, G. E. (2007). Effects of colonizing predators on yellow perch (*Perca flavescens*) populations in lakes recovering from acidification and metal stress. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(10), 1413-1428.
- Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. P., Brönmark, C., Garvey, J. E. a Klosiewskt, S. P. (1998). Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology*, 23(1), 53-67.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536.
- Lorenz, K. (1993). *Základy etologie*. Praha: *Academia*. 254 s.
- Louette, G. a De Meester, L. (2005). High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology*, 86(2), 353-359.
- Lusk S., Vetešník L., Halačka K., Lusková V., Pekárik L. a Tomeček J. (2008): Round goby *Neogobius (Apollonia) melanostomus* recorded for the first time in the confluence area of the Morava and Dyje rivers, Czech Republic. *Biodiverzita Ichtyofauny ČR (VII)*: 114–118.
- Lusk, S., Lusková, V. a Hanzel, L. (2010). Alien fish species in the Czech Republic and their impact on the native fish fauna. *Folia Zoologica*, 59(1), 57-72.
- MacInnis, A. J. a Corkum, L. D. (2000). Fecundity and reproductive season of the round goby *Neogobius melanostomus* in the upper Detroit River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129(1), 136-144.

- Madenjian, C. P., Stapanian, M. A., Witzel, L. D., Einhouse, D. W., Pothoven, S. A. a Whitford, H. L. (2011). Evidence for predatory control of the invasive round goby. *Biological Invasions*, 13(4), 987-1002.
- Malmqvist, B. a Rundle, S. (2002). Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation*, 29(2), 134-153.
- Marchetti, M. P., Moyle, P. B. a Levine, R. (2004). Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology*, 49(5), 646-661.
- Matsuzaki, S. I. S., Usio, N., Takamura, N. a Washitani, I. (2007). Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 168(1), 27-38.
- McCoy, M. W., Stier, A. C. a Osenberg, C. W. (2012). Emergent effects of multiple predators on prey survival: the importance of depletion and the functional response. *Ecology Letters*, 15(12), 1449-1456.
- McDonald, E. A., McNaught, A. S. a Roseman, E. F. (2014). Use of main channel and two backwater habitats by larval fishes in the Detroit River. *Journal of Great Lakes Research*, 40, 69-80.
- Meunier, B., Yavno, S., Ahmed, S. a Corkum, L. D. (2009). First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 35(4), 608-612.
- Mikl, L. (2018). Nepůvodní hlaváčovitě ryby (Gobiidae) v potravních řetězcích dolního toku Dyje. Disertační práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Brno, 95 s.
- Mikl, L., Adámek, Z., Roche, K., Všeticková, L., Šlapanský, L. a Jurajda, P. (2017). Invasive Ponto-Caspian gobies in the diet of piscivorous fish in a European lowland river. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 190(2), 157-171.
- Miller, P. J. 1986. Gobiidae. Fishes of the North-East Atlantic and the Mediterranean (Whitehead, P. J. P., Bauchot, M. L., Hureau, J. C., Nielsen, J. a Tortonese, E., eds), Paris: UNESCO. pp. 1019–1095.
- Mlíkovský, J. a Stýblo, P. (2006). Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky, Praha, ČSOP, 496 s.
- Moiseyeva, Y. B. a Rudenko, V. I. (1976). The spawning of the round goby, *Gobius melanostomus*, under aquarium conditions in winter. *Journal of Ichthyology*, 8, 690-692.
- Morrison, H. A., Whittle, D. M. a Haffner, G. D. (2000). The relative importance of species invasions and sediment disturbance in regulating chemical dynamics in western Lake Erie. *Ecological Modelling*, 125(2-3), 279-294.
- Mühlegger, J. M., Jirsa, F., Konecny, R. a Frank, C. (2010). Parasites of *Apollonia melanostoma* (Pallas 1814) and *Neogobius kessleri* (Guenther 1861) (Osteichthyes, Gobiidae) from the Danube River in Austria. *Journal of Helminthology*, 84(1), 87-92.
- Murphy, C. A., Stacey, N. E. a Corkum, L. D. (2001). Putative steroidal pheromones in the round goby, *Neogobius melanostomus*: olfactory and behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology*, 27(3), 443-470.
- Musil, J., Jurajda, P., Adámek, Z., Horký, P. a Slavík, O. (2010). Non-native fish introductions in the Czech Republic – species inventory, facts and future perspectives. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 38-45.
- NAŘÍZENÍ EVROPSKÉHO PARLAMENTU A RADY (EU) č. 1143/2014 ze dne 22. října 2014 o prevenci a regulaci zavlékání či vysazování a šíření invazních nepůvodních druhů
- Newsome, A. E. a Noble, I. R. (1986). Ecological and physiological characters of invading species. *Ecology of Biological Invasions*. 1-20.
- Ng, C. A., Berg, M. B., Jude, D. J., Janssen, J., Charlebois, P. M., Amaral, L. A. a Gray, K. A. (2008). Chemical amplification in an invaded food web: Seasonality and ontogeny in a high-biomass, low-diversity ecosystem. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 27(10), 2186-2195

- Ojaveer, H. (2006). The round goby *Neogobius melanostomus* is colonising the NE Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1(1) 44-45.
- Opuszynski, K. (1979). Podstawy biologii ryb. PWRiL, Warszawa; 365–384
- Ordóñez, J., Armengol, J., Moreno-Ostos, E., Caputo, L., García, J. C. a Marcé, R. (2010). On non-Eltonian methods of hunting Cladocera, or impacts of the introduction of planktivorous fish on zooplankton composition and clear-water phase occurrence in a Mediterranean reservoir. *Hydrobiologia*, 653(1), 119-129.
- Ozersky, T., Barton, D. R., Depew, D. C., Hecky, R. E. a Guildford, S. J. (2011). Effects of water movement on the distribution of invasive dreissenid mussels in Lake Simcoe, Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 37, 46-54.
- Paintner, S. a Seifert, K. (2006). First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Gobiidae), in the German Danube. *Lauterbornia*, 58, 101-107.
- Panov, V. E., Alexandrov, B., Arbačiauskas, K., Binimelis, R., Copp, G. H., Grabowski, M. a Semenchenko, V. (2009). Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management*, 5(1), 110-126.
- Parker, I. M., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P. M. a Goldwasser, L. (1999). Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1(1), 3-19.
- Paton, R. A., Gobin, J., Rooke, A. C. a Fox, M. G. (2019) Population density contributes to the higher functional response of an invasive fish. *Biological Invasions*, 1-13.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., FernandezManjarrés, J. F., Araújo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., David Copper, H., Gilman, E. L., Guénette, S., Hurtt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R. J., Sumaila, U. R. a Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–1501.
- Petchey, O. L., McPhearson, P. T., Casey, T. M. a Morin, P. J. (1999). Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature*, 402(6757), 69.
- Pimentel, D., Zuniga, R. a Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273-288.
- Polacik, M., Janáč, M., Trichkova, T., Vassilev, M., Keckeis, H. a Jurajda, P. (2008). The distribution and abundance of the *Neogobius* fishes in their native range (Bulgaria) with notes on the non-native range in the Danube River. *Large Rivers*, 193-208.
- Poos, M., Dextrase, A. J., Schwalb, A. N. a Ackerman, J. D. (2009). Secondary invasion of the round goby into high diversity Great Lakes tributaries and species at risk hotspots: potential new concerns for endangered freshwater species. *Biological Invasions*, 12(5), 1269-1284.
- Puth, L. M. a Post, D. M. (2005). Studying invasion: have we missed the boat?. *Ecology letters*, 8(7), 715-721.
- Pyšek, P. a Tichý, L. (2001) Rostlinné invaze. Brno: *Rezekvítek*. 40 s.
- Pyšek, P., Bacher, S., Chytrý, M., Jarošík, V., Wild, J., Celesti-Grapow, L., Gassó, N., Kenis, M., Lambdon, P. W., Nentwig, W., Pergl, J., Roques, A., Sádlo, J., Solarz, W., Vilà, M. a Hulme, P. E., (2010). Contrasting patterns in the invasions of European terrestrial and freshwater habitats by alien plants, insects and vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 19, 317–331.
- Pyšek P., Chytrý M., Moravcová L., Pergl J., Perglová I., Prach K. a Skálová H. (2008): Návrh české terminologie vztahující se k rostlinným invazím. – *Zprávy české botanické společnosti* 43, Mater. 23: 219–222.
- Pyšek, P. a Richardson, D. M. (2006). The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography*, 33(12), 2040-2050.
- Rahel, F. J. (2007). Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52(4), 696-710.

- Rall, B. C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O. a Petchey, O. L. (2012). Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 367(1605), 2923-2934.
- Ray, W. J. a Corkum, L. D. (1997). Predation of zebra mussels by round gobies, *Neogobius melanostomus*. *Environmental Biology of Fishes*, 50(3), 267-273.
- Ray, W. J. a Corkum, L. D. (2001). Habitat and site affinity of the round goby. *Journal of Great Lakes Research*, 27(3), 329-334.
- Reise, K., Olenin S. a Thielges, D. W. (2006) Are aliens threatening aquatic coastal ecosystems? *Helgoland Marine Research*, 60, 77–83.
- Ricklefs, R. E. (2005) Taxon cycles: insights from invasive species. In DF Sax, JJ Stachowicz, and SD Gaines, ed. Species invasions. *Insights into ecology, evolution, and biogeography*, pp. 165–199.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. a West, C. J. (2000a). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'ANTONIO, C. M., Milton, S. J. a Rejmánek, M. (2000b). Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75(1), 65-93.
- Richardson, D. M., Pyšek, P. a Carlton, J. T. (2011). A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. *Fifty years of invasion ecology. The legacy of Charles Elton*, 409-420.
- Rogers, D. (1972). Random search and insect population models. *The Journal of Animal Ecology*, 369-383.
- Roche, K., Janáč, M., Šlapanský, L., Mikl, L., Kopeček, L. a Jurajda, P. (2015). A newly established round goby (*Neogobius melanostomus*) population in the upper stretch of the river Elbe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (416), 33.
- Sapota M. R., (2005). Biologia i ekologia babki byczkiej *Neogobius melanostomus* (Pallas 1811) gatunku inwazyjnego w Zatoce Gdańskiej. *Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego*. 117s.
- Sapota, M. R. (2004). The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdańsk — a species introduction into the Baltic Sea. *In Biology of the Baltic Sea*. pp. 219-224.
- Sapota, M. R. a Skóra, K. E. (2005). Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic). *Biological Invasions*, 7(2), 157-164
- Sentis, A., Hemptinne, J. L. a Brodeur, J. (2013). How functional response and productivity modulate intraguild predation. *Ecosphere*, 4(4), 1-14.
- Schulte, P. M., Healy, T. M. a Fanguie, N. A. (2011). Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative and Comparative Biology*, 51(5), 691-702.
- Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A. a Nathan, R. (2009). Long-distance seed dispersal. *Annual Plant Reviews*, 38, 204-237.
- Simonovic, P., Valkovic, B. a Paunovic, M. (1998). Round goby *Neogobius melanostomus*, a new Ponto-Caspian element for Yugoslavia. *Folia Zoologica*, 47(4), 305-312.
- Skora, K. E. a Rzeznik, J. (2001). Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). *Journal of Great Lakes Research*, 27(3), 290-299.
- Skóra, K. E. a Stolarski, J. (1993). New fish species in the Gulf of Gdansk, *Neogobius sp.*[cf. *Neogobius melanostomus* (Pallas 1811)]. *Bulletin of the sea Fisheries Institute*, 1(128), 83-84.
- Smirnov, A. I. (1986). [Perciformes (Gobioidei), Scorpaeniformes, Pleuronectiformes, Lophiiformes]. *Fauna Ukraini* 8, 7–183.
- Sokolov, L. I., Sokolova, E. L. a Goloviatok, G. Y. (1989). New inhabitants of the River Moscow. *Priroda* 9, 80–81.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P. a Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5460-5465.

- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology*, 1-35.
- Sottiaux, B. (2013). Il envahit la Meuse: le gobie à taches noires ! *Le Pêcheur belge*. Available at <http://www.pecheurbelge.be/>
- Spikmans, F., Kessel, N. V., Dorenbosch, M., Kranenbarg, J., Bosveld, J. a Leuven, R. S. E. W. (2010). Plaag risico: Analyse van tien exotische vissoorten in nederland. 91 s.
- Stráňai, I. a Andreji, J. (2004). The first report of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) in the waters of Slovakia. *Folia Zoologica*, 53(3), 335-338.
- Šlapanský, L., Janáč, M., Kevin, R., Libor, M. a Pavel, J. (2017). Expansion of round gobies in a non-navigable river system. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, 67, 27-36.
- Števove, B. a Kováč, V. (2013). Do invasive bighead goby *Neogobius kessleri* and round goby *N. melanostomus* (Teleostei, Gobiidae) compete for food?. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (410), 08
- Števove, B. a Kováč, V. (2016). Ontogenetic variations in the diet of two invasive gobies, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and *Ponticola kessleri* (Günther, 1861), from the middle Danube (Slovakia) with notice on their potential impact on benthic invertebrate communities. *Science of the Total Environment*, 557, 510-519.
- Taraschewski, H. (2006). Hosts and parasites as aliens. *Journal of Helminthology*, 80(2), 99-128.
- Terofal, F. (1997). Sladkovodní ryby v evropských vodách, Ikar, *Knižní klub, Praha*, 1. vydání. 288 s.
- Thorp, C. J., Alexander, M. E., Vonesh, J. R. a Measey, J. (2018). Size-dependent functional response of *Xenopus laevis* feeding on mosquito larvae. *PeerJ*, 6, e5813. 37 s.
- U. S. Geological Survey (USGS) science for a changing world. Nonindigenous Aquatic Species [cit. 2018-08-14]. Dostupné z: <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=713>
- van Beek, G. C. (2006). The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions*, (1).
- Verreycken, H., Breine, J. J., Snoeks, J. a Belpaire, C. (2011). First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) in Belgium. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, (2).
- Vonesh, J., McCoy, M., Altwegg, R., Landi, P. a Measey, J. (2017a). Rather than unifying invasion biology, Dick et al.'s approach rests on subjective foundations. *Biological Invasions*, 19(5), 1679.
- Vonesh, J., McCoy, M., Altwegg, R., Landi, P. a Measey, J. (2017b). Functional responses can't unify invasion ecology. *Biological Invasions*, 19(5), 1673-1676.
- Vucic-Pestic, O., Ehnes, R. B., Rall, B. C. a Brose, U. (2011). Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Global Change Biology* 17, 1301–1310.
- Wiesner, C. (2005). New records of non-indigenous gobies (*Neogobius spp.*) in the Austrian Danube. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4), 324-327.
- Williamson M. (1996): Biological Invasions. *Chapman and Hall, New York*, 244 pp.
- Wohlgemuth, E. a Šebela, M. (1987). Střevlička východni, nový prvek evropské ichtyofauny. *Živa*, 35, 25-27.
- Woodward, G. a Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063-1074.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A. a Warren, P. H. (2005) Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 402–409.
- Xu, M., Mu, X., Dick, J. T., Fang, M., Gu, D., Luo, D. a Hu, Y. (2016). Comparative functional responses predict the invasiveness and ecological impacts of alien herbivorous snails. *PLoS One*, 11(1), e0147017. 16 s.
- Yavno, S. a Corkum, L. D. (2011). Round goby *Neogobius melanostomus* attraction to conspecific and heterospecific egg odours. *Journal of Fish Biology*, 78(7), 1944-1953.

- Yule, A. M., Barker, I. K., Austin, J. W. a Moccia, R. D. (2006). Toxicity of *Clostridium botulinum* type E neurotoxin to Great Lakes fish: implications for avian botulism. *Journal of Wildlife Diseases*, 42(3), 479-493.
- Zákon č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny
- Zanata, L. H., Espíndola, E. L. G., Rocha, O. a Pereira, R. H. G. (2003). First record of *Daphnia lumholtzi* (Sars, 1885), exotic cladoceran, in São Paulo state (Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 63(4), 717-720.

9 Abstrakt

Odhad ekologického vlivu hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) na makrozoobentos dolního Labe pomocí funkční odpovědi potravního chování: vliv velikosti predátora

Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), původem z Ponto – Kaspické oblasti, se v posledních desetiletích výrazně rozšířil v oblastech severoamerických Velkých jezer a evropských říčních systémů. Tato malá bentická ryba představuje pro napadené akvatické ekosystémy velkou hrozbu, a to jak díky kompeticím o potravní zdroje, habitaty, tak přímou predací na bentických organismech. Cílem BP bylo shrnutí dostupných informací z oblasti biologických invazí a nepůvodních druhů se zvláštním zřetelem na hlaváče černoústého a problematiku funkčních odpovědí. V praktické části pak byl experimentálně zhodnocen pomocí série pokusů typu „*functional response*“ potenciální vliv hlaváče černoústého jako predátora a jeho velikosti (3 velikostní kohorty: malí = 3,0 – 3,5 g; střední = 5 – 5,5 g; velcí = 8,0 – 8,5 g) na berušku vodní, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (6 koncentrací: 2, 8, 20, 35, 60, 90 ks.box⁻¹) jako vybraného zástupce makrozoobentosu tvořícího významnou složku potravy hlaváče. Všechny velikostní kohorty hlaváče černoústého vykazovaly funkční odpověď typu 2. Nejvyšší efektivitu při vyhledávání kořisti (*search rate*) mají velcí jedinci, statisticky průkazně nižších hodnot je pak dosahováno v případě tohoto parametru u středních a malých jedinců ($p < 0,001$). Nejdéle zpracovávají potravu malí jedinci, statisticky průkazně nižších hodnot je pak dosahováno v případě *handling time* u středních a velkých jedinců ($p < 0,001$). U velkých jedinců se křivka funkční odpovědi vyznačovala strmějším sklonem a rychlejším dosažením limitní hodnoty (asymptoty křivky). *Per capita* vliv středních a velkých jedinců (na základě hodnoty asymptoty funkční odpovědi) se nelišil, u kohorty malých jedinců dosáhl nižší hodnoty. V souhrnu lze tak soudit, že velikostní kohorta velkých jedinců hlaváče černoústého tak představuje pro společenstvo makrozoobentosu nejvyšší potenciální dopad. Pro více přesné zhodnocení a odhad skutečného dopadu tohoto rybího predátora na bentická bezobratlá společenstva řeky Labe, je však nezbytné výsledky BP zkombinovat s terénními daty o celkové velikosti populace predátora, její velikostní skladby a sezónní proměnlivosti.

Klíčová slova: biologické invaze; functional response; hlaváčovití; Labe

10 Abstract

Estimation of the ecological impact of the round goby (*Neogobius melanostomus*) on macrozoobenthos assemblages of the lower part of the Elbe River using functional response of foraging behavior: effect of predator size

The round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) originally from the Ponto – Caspian region, has remarkably expanded in recent decades in areas of the North American Great Lakes and European river systems. This small benthic fish represents for the invaded aquatic ecosystems a serious threat, through both competition for food sources, habitats, and direct predation on benthic organisms. The aim of the B. Sc. thesis was to summarize the available information in the field of biological invasions and non-native species, with a special emphasis on the round goby and issue of the functional response. In the practical part, a potential impact of the round goby as the predator and its size (3 size cohorts: small individuals = 3.0 – 3.5 g; medium individuals = 5 – 5.5 g; large individuals = 8.0 – 8.5 g) on the waterlouse, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (tested in 6 concentrations: 2, 8, 20, 35, 60, 90 individuals.box⁻¹) as a selected representative of macrozoobenthos forming an important food component of the round goby diet was evaluated using a series of "functional response" experiments. All size cohorts of the round goby exhibited a functional response type 2. The highest efficiency in prey search (*search rate*) was found in the large individuals. Statistically significantly lower values were achieved in this parameter in medium and small individuals ($p < 0.001$). The smallest individuals processed a food for the longest time. Statistically significantly lower values were reached in case of handling time in medium and large individuals ($p < 0.001$). In large individuals, a curve of the functional response showed a steeper slope and faster attainment of the limit value (curve asymptote). *Per capita* impact of the medium and large individuals (based on the value of the asymptote of a functional response) did not differ. However, small individuals have reached a lower value. In summary, it can be concluded that a size cohort of the large individuals of the round goby could represent the highest potential impact upon macrozoobenthos communities. Nevertheless, for a more accurate estimation and evaluation of the real impact of this fish predator on benthic invertebrate communities of the Elbe river, it is necessary to combine the results of the B.Sc. thesis with the field data on the total size of the predator population, the size composition and seasonal variability.

Key words: biological invasion; functional response; gobiids; the Elbe River