

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

Fakulta rybářství a ochrany vod

Ústav akvakultury a ochrany vod

Diplomová práce

**Vliv pachu predátora na rychlost evakuace  
trávicího traktu invazního hlaváče  
černoústého (*Neogobius melanostomus*)**

**Autor:** Bc. Vendula Bryllová

**Vedoucí diplomové práce:** RNDr. Bořek Drozd, Ph.D.

**Konzultant diplomové práce:** Ing. Pavel Franta

**Studijní program a obor:** N4106 Zemědělská specializace, Rybářství a ochrana vod

**Forma studia:** prezenční

**Ročník:** 2.

České Budějovice, 2022

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že, v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, případně v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných FROV JU. 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 dne

Podpis

## **Poděkování**

Poděkování patří všem, kteří mi při sepsání této diplomové práce pomáhali. Převážně bych ráda poděkovala vedoucímu diplomové práce RNDr. Bořku Drozdovi, Ph.D. a konzultantovi Ing. Pavlu Frantovi za odborné vedení, trpělivost a čas, který mi ochotně věnovali.

# JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta rybářství a ochrany vod

Akademický rok: 2020/2021

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(projektu, uměleckého díla, uměleckého výkonu)

|                   |                                                                                                                            |
|-------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Jméno a příjmení: | Bc. Vendula BRYLLOVÁ                                                                                                       |
| Osobní číslo:     | V20N001P                                                                                                                   |
| Studijní program: | N4106 Zemědělská specializace                                                                                              |
| Studijní obor:    | Rybářství a ochrana vod                                                                                                    |
| Téma práce:       | Vliv pachu predátora na rychlost evakuace trávicího traktu invazního hlaváče černoústého ( <i>Neogobius melanostomus</i> ) |
| Zadávací katedra: | Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický                                                                                  |

### Zásady pro vypracování

Dlouhodobě formující se vztahy v původních ekosystémech jsou stále častěji narušovány invazemi nepůvodních druhů, které často zcela narušují stávající potravní sítě mezi jednotlivými trofickými úrovněmi. Tím dochází i ke změně fungování a stability celého ekosystému. Nicméně, i původní biota invadovaných ekosystémů se může adaptovat na tyto nově přichozí organismy a například prostřednictvím predace tak snížit jejich dopad na fungování ekosystému. Příkladem je nepůvodní, invazní rybí druh hlaváč černoústý (*Neogobius melanostomus*), který za posledních 30 let úspěšně kolonizoval většinou evropských veletoků, stejně jako systém Velkých jezer na severoamerickém kontinentu. Souběžně s jeho šířením však přibývá i záznamů o predaci hlaváče celou řadou původních predátorů, ovšem bez viditelného dopadu na velikost a stabilitu jeho populace. Nicméně informace o nepřímém vlivu predátorů hlaváče černoústého na jeho chování prozatím stále chybí. Cílem předložené DP je tak popsat, jak přítomnost původního, v potravní pyramidě výše postaveného predátora (úhoře říčního – *Anguilla anguilla*) ovlivňuje rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého jako níže postaveného predátora. V teoretické části studentka shme dosavadní znalosti z oblasti invazní ekologie, evakuace trávicího traktu ryb a interakcí mezi predátorem a kořistí. Experimentální část DP bude probíhat na ÚAOV FROV JU v Českých Budějovicích. Po kompletním vyláčení bude každý jedinec hlaváče nakrmen testovanou potravou (larvami pakomárů – *Chironomus* sp.). Poté mu bude předložena odlišná, v trávicím traktu snadno rozlišitelná potrava (blešivci *Dikerogammarus*) a v jednotlivých časových bodech (0, 1, 2, 3, 5, 9, 16, 24 h od přechodu na odlišnou potravu) budou odebrány vzorky hlaváčů pro analýzu rychlosti evakuace trávicího traktu (na základě závislosti mezi časem a množstvím zbylé testované potravy v trávicím traktu). V rámci experimentu budou testovány 3 skupiny hlaváčů lišících se životními podmínkami z hlediska přítomnosti a typu chemických stimulů jeho predátora: 1) hlaváči vystavení vodě s chemickými signály od predátora (úhoře říčního) krmného heterospecifickou potravou, 2) hlaváči vystavení vodě s chemickými signály od predátora (úhoře říčního) krmného konspecifickou potravou (tj. hlaváčem), 3) hlaváči bez přítomnosti chemických signálů pocházejících od predátora (kontrolní skupina). Získané výsledky jsou klíčové pro odhad nepřímého vlivu výše troficky postaveného, původního druhu predátora (úhoře říčního) na evakuaci trávicího traktu hlaváče černoústého (troficky níže postaveného, nepůvodního druhu predátora), a tedy i případného dopadu hlaváče na makrozoobentos jako hlavní složku jeho potravy.

|                                   |             |
|-----------------------------------|-------------|
| Rozsah pracovní zprávy:           | 50-70 stran |
| Rozsah grafických prací:          | dle potřeby |
| Forma zpracování diplomové práce: | tištěná     |

### Seznam doporučené literatury:

Bromley, P. J. 1994. The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4:36-66.

- Brown, G. E. 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish and Fisheries*, 4(3), 227-234.
- Chivers, D. P., Dixon, D. L., White, J. R., McCormick, M. I., & Ferrari, M. C. 2013. Degradation of chemical alarm cues and assessment of risk throughout the day. *Ecology and Evolution*, 3(11), 3925-3934.
- Ferrari, M. C., B. D. Wisenden, and D. P. Chivers. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 88:698-724.
- Harvey, M. C., & Brown, G. E. (2004). Dine or dash?: Ontogenetic shift in the response of yellow perch to conspecific alarm cues. *Environmental Biology of Fishes*, 70(4), 345-352.
- Hettyey, A., Z. Tóth, K. E. Thonhauser, J. G. Frommen, D. J. Penn, and J. Van Buskirk. 2015. The relative importance of prey-borne and predator-borne chemical cues for inducible antipredator responses in tadpoles. *Oecologia* 179:699-710.
- Houston, A. I., J. M. McNamara, and J. M. Hutchinson. 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 341:375-397.
- Jobling, M., 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Environmental Biology of Fishes* 16, 35-50.
- Mikl, L., Z. Adámek, K. Roche, L. Všeticková, L. Šlapanský, and P. Jurajda. 2017a. Invasive Ponto-Caspian gobies in the diet of piscivorous fish in a European lowland river. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 190:157-171.
- Mirza, R. S., & Chivers, D. P. 2003. Response of juvenile rainbow trout to varying concentrations of chemical alarm cue: response thresholds and survival during encounters with predators. *Canadian Journal of Zoology*, 81(1), 88-95.
- Smith R.J.F., Lawrence B.J. 1992. The response of a bumblebee goby, *Brachygnathus sabanus*, to chemical stimuli from injured conspecifics. *Environmental Biology of Fishes* 34(1): 103-108.
- Števoje, B., 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.
- Temming, A., Anderson, N. G. 1992. Modelling gastric evacuation in cod. *ICES CM*, 2-4.
- Všeticková, L., Mikl, L., Adámek, Z., Jurajda, P. 2018. Round goby (*Neogobius melanostomus*) in the food chain of two Czech rivers. In Workshop date: 28 November 2018 (p. 77).
- Wisenden, B. D., Pollock, M. S., Tremaine, R. J., Webb, J. M., Wismer, M. E., & Chivers, D. P. 2003. Synergistic interactions between chemical alarm cues and the presence of conspecific and heterospecific fish shoals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(5), 485-490.
- Wisenden, B. D., Vollbrecht, K. A., & Brown, J. L. 2004. Is there a fish alarm cue? Affirming evidence from a wild study. *Animal Behaviour*, 67(1), 59-67.

Vedoucí diplomové práce: **RNDr. Bořek Drozd, Ph.D.**  
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Konzultant diplomové práce: **Ing. Pavel Franta**  
Ústav akvakultury a ochrany vod

Datum zadání diplomové práce: **8. ledna 2021**

Termín odevzdání diplomové práce: **2. května 2022**

  
prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.  
děkan

JIHOČESKÁ UNIVERZITA  
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH  
FAKULTA RYBÁŘSTVÍ A OCHRANY VOD  
Zátiší 728/II  
389 25 Vodňany

  
prof. Ing. Tomáš Randák, Ph.D.  
ředitel

V Českých Budějovicích dne 25. ledna 2021

## Obsah

|                                                                                    |           |
|------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1. Úvod</b> .....                                                               | <b>8</b>  |
| <b>2. Literární přehled</b> .....                                                  | <b>10</b> |
| 2.1. Biologické invaze .....                                                       | 10        |
| 2.2. Začlenění nepůvodního druhu do stávajícího ekosystému.....                    | 12        |
| 2.3. Hlaváč černoústý.....                                                         | 14        |
| 2.3.1. Rozšíření hlaváče černoústého .....                                         | 15        |
| 2.3.2. Tolerance hlaváče černoústého k vnějším podmínkám.....                      | 16        |
| 2.3.4. Dopad invazí hlaváče černoústého .....                                      | 18        |
| 2.4. Systém predátor – kořist.....                                                 | 20        |
| 2.5. Evakuace trávicího traktu.....                                                | 24        |
| <b>3. Cíle práce</b> .....                                                         | <b>26</b> |
| <b>4. Materiál a metodika</b> .....                                                | <b>27</b> |
| 4.1. Odlov predátorů a jejich aklimatizace.....                                    | 27        |
| 4.2. Použitá potrava .....                                                         | 29        |
| 4.3. Příprava výtažku z kůže hlaváčů.....                                          | 29        |
| 4.4. Experimentální systém.....                                                    | 30        |
| 4.5. Průběh experimentu .....                                                      | 31        |
| 4.6. Analýza trávicího traktu .....                                                | 33        |
| 4.7. Výpočet relativního obsahu střeva a rychlosti evakuace trávicího traktu ..... | 35        |
| 4.8. Analýza výsledků .....                                                        | 36        |
| <b>5. Výsledky</b> .....                                                           | <b>37</b> |
| 5.1. Rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého .....                  | 37        |
| 5.2. Porovnání testovaných úprav .....                                             | 37        |
| <b>6. Diskuze</b> .....                                                            | <b>41</b> |
| <b>7. Závěr</b> .....                                                              | <b>45</b> |

|                                   |           |
|-----------------------------------|-----------|
| <b>8. Seznam literatury .....</b> | <b>46</b> |
| <b>9. Abstrakt.....</b>           | <b>62</b> |
| <b>10. Abstract .....</b>         | <b>63</b> |

## 1. Úvod

Se zvětšující a stále se vyvíjející lidskou populací dochází k zintenzivnění mezinárodního obchodu, a tím k usnadnění překonávání biogeografických bariér. Tyto globální změny jsou hlavní příčinou zvyšujícího se počtu biologických invazí. Invazní druhy se na nová území dostávají převážně s lidskou pomocí.

Nepůvodní druhy, které se dostanou na nová území, nemusí mít vždy negativní vliv na nově obsazený ekosystém. Část nepůvodních druhů, které obsadí nová území, se zde nedokáže bez lidské pomoci rozmnožovat, nebo jejich populace nemají dostatečný počet jedinců, aby negativně ovlivnily původní druhy. Za nejvíce nebezpečné nepůvodní druhy jsou považovány invazní druhy, které se dokážou velice rychle rozmnožovat a vytvořit početně dominantní populace, které jsou schopny narušovat stabilitu celého ekosystému. Invazní živočichové svojí přítomností ovlivňují také sladkovodní ekosystémy, které jsou vzhledem ke svým jasně definovaným hranicím vůči invazím druhům velmi citlivé. Mezi takovéto invazní živočichy se řadí hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), který se stejně jako většina ostatních sladkovodních živočichů rozšířil pomocí lodní dopravy. Hlaváč černoústý pochází z Ponto-Kaspické oblasti, ze které se na počátku 90. let 20. století rozšířil do Severní Ameriky a následně také do Evropy, včetně České republiky. V těchto oblastech působí negativně prostřednictvím kompetice o potravu, úkryty, výtěrový substrát, a především přímou predací potravních druhů.

Právě negativní vliv zprostředkovaný přímou predací je nutné nějakým způsobem kvantifikovat. Pro snazší porovnání vlivů na predované druhy byla zavedena rychlost evakuace trávicího traktu, která umožňuje spočítat množství potravy přijaté za určitý čas. Rychlost evakuace je ovlivňována několika faktory, včetně teploty nebo druhu potravy. Vliv stresu způsobeného přítomností predátora na rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého nebyl doposud podrobněji zkoumán.

Přítomnost predátora a jeho interakce s kořistí se neustále vyvíjí. Tyto vazby se podílejí na stabilitě celého ekosystému. Kromě přímé predace predátor ovlivňuje kořist také nepřímou v důsledku vlivu chemických látek, které způsobí změnu v chování kořisti. Predátoři vylučují chemické látky (kairomony), které mohou být detekovány kořistí a mohou jí poskytovat informace o poloze a počtu predátorů. Navíc během zachycení a pozření kořisti jsou uvolňovány alarmové feromony, které doplňují informace o potravních aktivitách predátorů.



Vliv pachu výše troficky postaveného predátora na hlaváče černoústého byl v této diplomové práci řešen z důvodu potřeby zjistit míru ovlivnění rychlosti evakuace trávicího traktu, která může být následně využita pro odhad množství pozřené kořisti za určitý čas. Zároveň mohou být získané výsledky využity k nastavení principů hospodaření ve volných vodách, do kterých hlaváč černoústý proniká.

## 2. Literární přehled

### 2.1. Biologické invaze

Biologické invaze jsou přirozený jev, který se na Zemi vyskytoval například již v dobách ledových, kdy docházelo k propojování oblastí, které byly do té doby od sebe oddělené, což umožnilo rozšiřování živočichů do nových habitatů (Lodge, 1993). Za nejúspěšnější invazní druhy jsou považovány druhy, které se původně vyskytovaly v oblastech s podobným klimatem a v geografické blízkosti nově kolonizované oblasti (Šefrová a Laštůvka, 2005).

V současné době neexistuje jednotná terminologie vztahující se k biologickým invazím (Blackburn a kol., 2011). Avšak při popisu šíření invazního druhu panuje shoda v určitých fázích procesu invaze, které musí druh splnit, aby byl označen za invazní (Colautti a kol., 2004). Základní podmínkou je překonání geografické bariéry s přispěním člověka, nebo svépomocí a následnou kolonizací nového území (nepůvodní druh). Přitom musí být druh schopen žít v nových podmínkách, založit a udržet životaschopnou populaci bez přímé pomoci, která se zpravidla velice rychle začne šířit do okolí – zde již dochází k označování invazní. Pokud druh není schopen bez přímé pomoci tvořit nové populace, tak je označován jako etablovaný (Richardson a kol., 2000; Pyšek a kol., 2004). U popisu invazních živočichů se jako další podmínka pro označení invazní přidává negativní vliv na původní druhy (Lodge a Shrader-Frechette, 2003; Beck a kol., 2008).

Biologické invaze jsou nebezpečné zejména pro sladkovodní ekosystémy, protože mají jasně definované hranice s omezenou diverzitou a určitou velikostí populace jednotlivých druhů (Ricciardi a MacIsaac, 2011). Biologické invaze mají negativní vliv převážně z ekologického a ekonomického hlediska (Richardson a kol., 2000). Mezi nejvýznamnější negativní vlivy se z ekologického hlediska řadí především kompetice o potravu nebo habitat (Ricciardi a kol., 1998), predace vedoucí v některých případech až k vymizení původního druhu (Kitchell a kol., 1997), zavlečení nepůvodních parazitů a patogenů (Vilcinskas, 2015) nebo vliv inženýrských druhů, které svojí přítomností a činností ovlivňují celý ekosystém (Koehn, 2004). Z ekonomického hlediska se negativní vliv invazních druhů projevuje například konzumací hospodářských plodin (Pimentel a kol., 2000), vysokými náklady vynaloženými na eradikaci invazních druhů rostlin (Hoffmann a kol., 2016) nebo negativním vlivem na krajinu a spásání rostlin invazními druhy živočichů (Barbier, 2001).

Zároveň není důležitý pouze dopad *per capita* na původní druhy nebo celý ekosystém, ale i abundance nepůvodního druhu na konkrétním stanovišti (Colautti a kol., 2004). Například karas zlatý – *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) má široký areál rozšíření (celé USA), ale jen zřídka dosahuje vysoké hustoty (Fuller a kol., 1999). Naopak sambar indický – *Rusa unicolor* (Kerr, 1792) má geograficky omezený areál rozšíření (Nový Zéland), ale dosahuje zde vysoké hustoty (King, 1990). Přesto oba tyto druhy byly označeny jako invazní. Avšak toto označení nijak nezohledňuje, zda byl organismus transportován na nové území například člověkem, který může nepůvodnímu druhu v prvotních fázích s rozšířením pomoci, zatímco biologické procesy (např. konkurenční schopnost, nedostatek přirozených nepřátel) mohou být důležitější pro vývoj a rychlost růstu populace introdukovaného druhu (Richardson a kol., 2000).

Hulme a kol. (2008) rozdělili nepůvodní druhy do tří základních skupin podle principu, jakým se druhy dostávají na nová území. Do první skupiny se řadí transport jako komodity nebo společně s jinou komoditou, do druhé skupiny patří rozšíření pomocí vektoru a do poslední skupiny se řadí samovolné rozšíření s využitím koridorů (silnice, zavlažovací kanály). K přepravě druhu jako komodity dochází, pokud má druh určité žádoucí vlastnosti. Druhy dovezené jako komodity mohou být do přírody vypuštěné záměrně (vysazování ryb za účelem rybolovu) nebo mohou uniknout například z akvakultury (Nunes a kol., 2015). K přepravě druhů s komoditou dochází, když se spolu s obchodovanými druhy dovezou i jiné, včetně parazitů (Havel a kol., 2015). Druhou skupinou transportu je rozšíření druhu pomocí určitého vektoru, jako je například lodní doprava (v balastní vodě nebo zachycené na trupu lodi) (Crosby, 1986; Pyšek a kol., 1995; Pyšek a kol., 2004), letecká doprava (nemoci/škůdci přepravované s potravinami nebo lidmi) a automobilová doprava (semena zachycená ve vzorku pneumatik) (Hulme a kol., 2008). Lodní doprava je jedním z nejdůležitějších vektorů šíření pro vodní ekosystémy (Keller a kol., 2011a). Třetím mechanismem je šíření druhů s využitím lidmi vytvořenými koridory (silnic, železnic, kanálů) nebo samostatně (Keller a kol., 2011b). Akvakultura, obchod a akvaristika (útěk i úmyslné vypuštění) patří k nejvýznamnějším cestám, kterými se sladkovodní invazní druhy dostávají do Evropy (Nunes a kol., 2015).

Evidence invazních druhů vyskytujících se v České republice se nachází na Černém seznamu fauny a flóry České republiky (Pergl a kol., 2016). Nejvíce invazních druhů v České republice lze najít na území lidských sídel a v jejich okolí, ve velkých řekách

a jejich záplavových oblastech a v zemědělské krajině v teplých a suchých nížinách (Gebauer a kol., 2018).

## **2.2. Začlenění nepůvodního druhu do stávajícího ekosystému**

Ekosystémy, které jsou nedotknuté přítomností nepůvodních druhů, mají ustálené interakce, které se vyvíjely postupně během sukcese společenstva (Carpenter a kol., 1992; Vanni, 2002; Ormerod a kol., 2010). Tyto interakce vznikají mezi jednotlivými druhy v komplexních antagonistických (např. predátor – kořist) nebo mutualistických (např. opylovač – rostlina) sítích (Tylianakis a kol., 2010). Díky této síti interakcí a biologické rozmanitosti je ekosystém stabilní (May, 1973; Loreau a kol., 2001; Neutel a kol., 2002; McCann a kol., 2005). Při začlenění nepůvodního druhu do ekosystému může dojít k vytvoření nové interakce, např. predaci, která může vést k destabilizaci ekosystému, poklesu početního stavu a v nejhorším případě až k vymření původního druhu (Blackburn a kol., 2004; Clavero a García-Berthou, 2005). K tomuto jevu došlo ve Viktoriině jezeře v Africe, které bylo domovinou skoro 400 původních druhů ryb, z čehož téměř 350 druhů byly endemické cichlidy. Ve snaze zvýšit ekonomickou hodnotu a využívání jezera, byl v roce 1963 do kešské části Viktoriina jezera vysazen rybožravý okoun nilský *Lates niloticus* (Linnaeus, 1758) (Kitchell a kol., 1997). Po rychlém nárůstu populace okouna nilského došlo k výraznému snížení, v některých případech k úplnému vymizení mnoha původních druhů ryb (Ogutu-Ohwayo, 1990). Podle středních odhadů bylo negativně ovlivněno okounem nilským 150–200 (60 %) endemických druhů ryb, z nich většina vyhynula dříve, než mohla být taxonomicky popsána (Witte a kol., 1992). Další příklad, kdy došlo po invazi nepůvodního druhu k naprostému zdecimování původního druhu, je vymizení trněnky pahanagatské *Lepidomeda altivelis* (Miller a Hubbs, 1960) z Horního Pahanagatského jezera po invazi gambuise komáří *Gambusia affinis* (Baird a Girard, 1853) (Miller a kol., 1989). V důsledku invaze perutýna ohnivého *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758) a perutýna ďábelského *Pterois miles* (Bennett, 1828) došlo k výraznému poklesu počtu jedinců (až na úroveň klasifikace kriticky ohrožený) kněžika společenského *Halichoeres socialis* (Randall a Lobel, 2003) na vnitřním bariérovém útesu poblíž Belize (Rocha a kol., 2015).

Nepůvodní druhy ryb nemusí působit na ostatní druhy pouze přímou predací, ale mohou svojí přítomností změnit chování původních druhů, zejména pokud jsou početně dominantní nebo agresivnější než původní druhy (Marchetti, 1999). Vztahy mezi

původními a nepůvodními druhy mohou vyvolat změnu v denní aktivitě konkurentů či kořisti. Studie Blancheta a kol. (2008) prokázala, že plůdek původního lososa obecného *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) byl v přítomnosti vysazeného pstruha duhového *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) aktivnější během dne. Ačkoliv tato změna chování neovlivnila rychlost růstu lososa obecného, byl jeho plůdek vystavován většímu riziku predace ze strany jiných druhů ryb a také rybožravých ptáků a savců. V jezerech s a bez přítomnosti nepůvodních lososovitých ryb v pohoří Sierra Nevada byl porovnáván tvar těla hrotnatky *Daphnia melanica* (Hebert, 1995). Autoři studie zjistili, že v přítomnosti lososovitých ryb došlo k rapidní změně tvaru a také zmenšení velikosti těla hrotnatky, které snížilo predací tlak (Fisk a kol, 2007).

Během začlenění nepůvodního druhu do ekosystému nedochází k ovlivnění původní bioty pouze přímou predací a ovlivněním aktivity, ale také konkurencí o potravu, výtěrový substrát nebo úkryty (Grabowska a kol., 2019). Během laboratorního experimentu Kessela a kol. (2011) byla v Nizozemsku původní vranka britská *Cottus perifretum* (Freyhof, 2005) v přítomnosti nepůvodního hlaváče Kesslerova *Neogobius kessleri* (Günther, 1861) nebo hlaváčky poloměsíčité *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) vyřazena z boje o preferovaný úkryt a mohla využívat pouze takové úkryty, o které neměli hlaváč ani hlavačka zájem.

Řada případových studií uvádí, že nepůvodní druhy ryb mohou působit jako tzv. inženýrské druhy, které významně fyzicky ovlivňují prostředí, ve kterém se nachází. Jako druh, který svým chováním může mít dopad na celý ekosystém, si můžeme uvést kapra obecného *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Koehn, 2004; Pípalova, 2006). Kapr obecný rozrývá dno, čímž dochází k ovlivnění zakořeněného rostlinstva, víření částic ze dna a celkovému zvyšování zákalu vody (Matsuzaki a kol., 2009). Takto negativně působí nepůvodní kapr obecný např. v australském jezeře Kasumigaura (Roberts a kol., 1996) nebo keňském jezeře Naivasha (Mutethya a Yongo, 2021).

Nepůvodní druhy během svého začlenění do stávajícího ekosystému nemusí působit na ostatní druhy pouze primárně (predace, kompetice, ovlivnění chování), ale také sekundárně např. přenosem parazitů, kteří mohou mít vliv na celé populace živočichů, ale i zdraví lidí (Pimentel a kol., 2000; Prenter a kol., 2004). Jeden z nejznámějších a nejnebezpečnějších parazitů, který se rozšířil do nových ekosystémů spolu s nepůvodním druhem ryby, je tasemnice asijská *Bothriocephalus acheilognathi*

(Yamaguti, 1934). Tato tasemnice pochází z řeky Amur a poprvé byla objevena ve střevech amura bílého *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) (Molnar, 1977). V 70. letech 20. století byl amur bílý vzhledem ke své schopnosti kontrolovat rozvoj vodní vegetace introdukován do jezer v Severní Americe, ve kterých se tasemnice asijská začala objevovat i v původních rybách (Hoffman a Schubert, 1984). Tato tasemnice se specializuje převážně na ryby z čeledi kaprovitých (Cyprinidae) (Kuchta a kol., 2018). Žábrohlišt *Gyrodactylus salaris* (Malmberg, 1957) je parazit, který byl neúmyslně zavlečen při vysazování strdlíc lososa obecného ze Švédska do řek Skibotn a Signaldalen v severním Norsku, kde svým parazitickým způsobem života negativně ovlivnil původní populace lososa obecného (Adolfson a kol., 2020).

### 2.3. Hlaváč černoústý

Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) je vzrůstem malá ryba patřící do čeledi hlaváčovitých (Gobiidae) (Obrázek č. 1). V současnosti je však tento druh řazen mezi nejvíce invazní živočichy na světě (Kornis a kol., 2012). Domovina hlaváče černoústého se nachází v Ponto-Kaspické oblasti (Černé a Kaspické moře). Z této oblasti se dále rozšířil do Severní Ameriky, Evropy i Asie, kde je řazen mezi nepůvodní druhy. Vektorem pro jeho masivní rozšíření na obrovské vzdálenosti je balastní voda v zaoceánských lodích sloužících k přepravě surovin a zboží (Kornis a kol., 2012). Plůdek hlaváče černoústého je noční a pelagický, díky čemuž lépe snáší stres v tmavých balastních nádržích (Hayden a Miner, 2009).



Obrázek č. 1 Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* – jedinec z Labe (foto Pavel Sojka)

### **2.3.1. Rozšíření hlaváče černoústého**

Tato invazní ryba byla v Severní Americe poprvé zaznamenána v roce 1990 v řece Svaté Kláry, odkud se dostala do Huronského a Erijského jezera (Jude a kol., 1995). Následně se rozšířil do ostatních Velkých jezer (Hořejší, Michigenské, Ontario) a řek Illinois a Detroit (Kornis a Vander Zanden, 2010).

V Evropě se hlaváč černoústý rozšířil mimo svůj původní areál v 90. letech 20. století a prvně byl zjištěn v Gdaňském zálivu (Sapota a Skóra, 2005). Následně byla jeho přítomnost potvrzena u pobřeží Lotyšska a Estonska (Ojaveer, 2006), severního Švédska a Finska (Björklund a Almqvist, 2010), v řece Lek v Nizozemsku (van Beek, 2006), v ústí Odry (Czugala a Wozniczka, 2010) a také v Albertově kanále v Belgii (Verreycken a kol., 2011). Právě prostřednictvím říční sítě dochází k výraznému šíření. Například po řece Dunaj přes Chorvatsko, Srbsko, Maďarsko a Rakousko až na území Slovenska (Simovic a kol., 2001; Erös a kol., 2005; L'avrinčíková a kol., 2005; Polačik a kol., 2009). V České republice byl hlaváč poprvé zaznamenán pod prvním jezem na řece Moravě (74. ř. km) (Lusk a kol., 2008) a na Dyji u Břeclavi (26,7 ř. km) v roce 2008 (Jurajda, 2018). Druhou trasu šíření je po Labi až do Ústí nad Labem (Buřič a kol., 2015; Roche a kol., 2015; Janáč a kol., 2019). Další řeky, do kterých se hlaváč černoústý rozšířil, jsou například Dněpr, Dněstr, Don (Smirnov, 1986) a Moskva (Sokolov a kol., 1989) (Obrázek č. 2).



Obrázek č. 2 Domovina a recentní rozšíření hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* v Evropě. Zelené oblasti zobrazují původní areál rozšíření. Červené body zobrazují nepůvodní oblasti rozšíření (autor Y. Kvach).

### 2.3.2. Tolerance hlaváče černoústého k vnějším podmínkám

Hlaváč černoústý vykazuje širokou toleranci k salinitě vody – obývá sladké, brakické i mořské vody (Skóra a kol., 1999; Cross a Rawding, 2009). Avšak Ellis a MacIsaac (2009) v laboratorních podmínkách prokázali, že se hlaváči nalovení v Erijském jezeře (USA, salinita = 0 ‰) nejsou schopni přizpůsobit a přežít v prostředí, ve kterém je salinita vyšší než 30 ‰. Tím se vysvětluje, proč nejsou populace hlaváčů černoústých rozšířeny po celé ploše moří a vyskytují se pouze v litorálních oblastech (Ellis a MacIssac, 2009).

Hlaváč černoústý vykazuje širokou toleranci také k teplotě. Teplotní rozmezí pro jeho přežití je od -1 °C do 30 °C (Moskal'kova, 1996), avšak preferovaná je vyšší teplota, optimum pro metabolismus je 26 °C (Cross a Rawding, 2009). Maximální teplota, při



kteře dochází k růstu, je 29 °C (Lee a Johnson, 2005) a kritický limit i pro krátkodobé přežití byl stanoven na 33,5 °C (Cross a Rawding, 2009).

Hlaváč černoústý je také schopný přežít velmi nízké koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě. Avšak koncentrace kyslíku pod  $1,3 \text{ mg} \times \text{L}^{-1}$  jsou pro hlaváče již letální (Charlebois a kol., 1997).

Další důležitý vnější faktor, který ovlivňuje rozšíření hlaváče černoústého, je habitat. Avšak tento faktor není pro hlaváče černoústého natolik limitující jako ostatní výše uvedené, protože hlaváč je v něm velmi přizpůsobivý. Hlaváč černoústý preferuje především tvrdý a členitý substrát, v ideálním případě kamenité dno (Kornis a kol., 2012). Pokud se v nově kolonizované lokalitě nachází kamenitý i písčité substrát, tak dojde v první řadě k obsazení kamenitého substrátu a až po zaplnění úkrytů na preferovaném substrátu obsadí hlaváč také písčité substrát (Charlebois a kol., 1997; Ray a Corkum, 2001).

### **2.3.3. Reprodukční strategie hlaváče černoústého**

K silné invazibilitě hlaváče černoústého přispívá nejen vysoká přizpůsobivost na podmínky prostředí, ale také jeho reprodukční strategie (Azour a kol., 2015).

Reese (1964) rozdělil reprodukci hlaváčů do pěti fází – nalezení teritoria, příprava hnízda, námluvy, tření a rodičovská péče o jikry. U většiny hlaváčovitých ryb se samec stará o jikry (Miller, 1984). Jikry hlaváče černoústého patří k největším ze všech hlaváčovitých ryb (průměrná velikost 3,2 mm). Díky tomu se plůdek kulí více vyvinutý. To umožňuje jeho vyšší přežívání (Kovtun, 1978). Hlaváč černoústý patří do skupiny ryb s vícenásobným (porcionálním) výtěrem a prodlouženou reprodukční sezónou. Délka reprodukční sezóny se liší v závislosti na teplotě, ve které se vyskytuje. V Černém a Kaspickém moři může období tření začínat již počátkem dubna a pokračovat do konce června (Rumunsko), července (Azovské moře) nebo září (Varna, Bulharsko) (Miller, 1986). Rozmnožování může probíhat v teplotním rozmezí od 9 do 26 °C a v hloubkách od 0,2 do 1,5 m (Charlebois a kol., 1997). Po vykulení z jiker dochází u hlaváče černoústého k pasivní poproudové migraci larev, která probíhá převážně během noci. V průběhu migrace mohou larvy urazit vzdálenost až několika desítek kilometrů, než dojde k uchycení za kamenem. (Janáč a kol., 2013; Jurajda, 2018).

### 2.3.4. Dopad invazí hlaváče černoústého

Tak jako ostatní invazní živočichové mají dopad na nové prostředí, do kterého se dostali, tak i hlaváč černoústý působí na své okolí především v důsledku kompetice, predace a začlenění sebe sama do potravní sítě jako kořisti (Charlebois a kol., 1997; Kornis a kol., 2012).

Ke kompetici s původními druhy dochází především z důvodu soupeření o potravu, výtěrový substrát nebo o úkryty (Jude a kol., 1992; Charlebois a kol., 1997). Po invazi hlaváče černoústého do Velkých jezer v Severní Americe byla pozorována kompetice o úkryty s percinou různopruhou *Percina caprodes* (Rafinesque, 1818) a vrankou Bairdovou *Cottus bairdii* (Girard, 1850). Od roku 1990 do roku 2000 byl ve všech jezerech zjištěn statisticky významný pokles jedinců perciny různopruhé a vranky Bairdovy, který byl spojen s kompeticí o potravu, a především úkryty s agresivnějšími jedinci hlaváčů černoústých (Jude a kol., 1992; Jude a kol., 1995; Jude a DeBoe, 1996; Chant, 2002). Ve studii Balshina a kol. (2005) bylo zjištěno, že hlaváč černoústý je více agresivní než percina, a proto si dokáže lépe získat a udržet úkryty. Tato negativní korelace mezi výskytem hlaváče černoústého a počtem původních bentických druhů ryb byla prokázána i ve třech jezerech v nizozemském národním parku De Biesbosch. V jezeře Honderd en Dertig došlo v období 1998–2016 k dramatickému poklesu abundance původního ježdíka obecného *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758) z původních 12 000 jedinců na hektar na pouhých 1 000 jedinců na hektar. V tomto období zároveň došlo k rapidnímu nárůstu počtu jedinců hlaváče černoústého, jehož abundance se vyšplhala až na 15 000 jedinců na hektar (Jůza a kol., 2018).

Predaci hlaváče černoústého jsou nejvíce vystaveni mlži z čeledi slávičkovitých – Dreissenidae (J. E. Gray, 1840), larvy hmyzu z čeledi pakomárovitých – Chironomidae (Erichson, 1841), různonozí koryši – Amphipoda (Latreille, 1816) a drobný zooplankton (Charlebois a kol., 1997; Raby a kol., 2010; Kornis a kol., 2012; Nurkse a kol., 2016). Tito zástupci vodních bezobratlých tvoří majoritní podíl v potravě hlaváče černoústého (Charlebois a kol., 1997; Kornis a kol., 2012). Během let 2002 až 2006 bylo provedeno několik pozorování v Erijském a Michiganském jezeře, při kterých bylo zjištěno, že s rostoucím počtem jedinců hlaváče černoústého dochází k výraznému poklesu některých populací bezobratlých. Jedná se především o nepůvodní slávičku mnohotvárnou *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), slávičku *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897),

dále původní blešivce *Gammarus fasciatus* (Say, 1818) nebo také nepůvodního blešivce *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899). S poklesem výskytu těchto mlžů a korýšů dochází také k homogenizaci substrátu, zániku úkrytů pro ostatní bentické bezobratlé (v okolí schránek), zvyšování jejich mobility a následnému vyššímu riziku predace (Barton a kol., 2005; Lederer a kol., 2006; Lederer a kol., 2008). Predaci hlaváče černoústého jsou také vystaveny jikry a potěr ostatních ryb (Charlebois a kol., 1997). Tato potrava je hlaváči konzumována v menším množství než mlži a korýši, avšak v případě, že k této konzumaci dojde cíleně nebo náhodně, tak jsou jikry snadným zdrojem vysokého množství tuků (Fitzsimons a kol., 2006). Dle studie Wieglera a kol. (2018), která probíhala v Baltském moři, byla zjištěna přítomnost jiker sledě obecného *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758) v trávicím traktu menších hlaváčů černoústých (TL ≤ 10 cm). Avšak při laboratorním experimentu byl nejvíce požíván garnát obecný *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758), následně slávka jedlá *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) a nejméně pak jikry sledě obecného (Wiegler a kol., 2018). Ačkoliv je predace jiker považována za jeden z negativních dopadů hlaváče, tak při laboratorním experimentu bylo zjištěno, že vranka Bairdova, která je původní ve Velkých jezerech, požívá jikry původního sivena obrovského *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792) více, než hlaváč černoústý (Chotkowski a Marsden, 1999).

Během několika let po invazi se hlaváč černoústý sám stal kořistí pro predátory z invadovaných ekosystémů. K tomuto začlenění do potravního systému došlo například v jezeře Ontario. Než se hlaváč dostal do tohoto jezera, tvořila hlavní potravní složku sivena obrovského placka velkooká *Alosa pseudoharengus* (Wilson, 1811). Poté, co se hlaváč černoústý v jezeře rozšířil i do hloubek větších než 30 m, se stal hlaváč hlavní složkou potravy sivena ve velikosti 55–65 cm. U ostatních velikostních kohort se hlaváč nacházel jako druhý nejčastější typ potravy (Dietrich a kol., 2006). V holandských jezerech v národním parku De Biesboch došlo po invazi hlaváče ke zvýšení abundance candáta obecného *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) a říčního *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (Jůza a kol., 2018). Také díky predaci na hlaváčovi se výrazně zvýšila rychlost růstu ročního okounka černého *Micropterus dolomieu* (Lacépède, 1802) v Erijském jezeře, což mělo následně pozitivní vliv na jeho přežívání a následnou reprodukci (Steinhart a kol., 2004). V podmínkách ČR (řeka Dyje) se hlaváč černoústý stal potravou pro dravé druhy ryb, jako je mník jednovousý *Lota lota* (Linnaeus, 1758), okoun říční, sumec velký *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) a candát východní *Sander*

*volgensis* (Gmelin, 1789) (Mikl a kol., 2017; Všeticková a kol., 2018). Hlaváč černoústý není potravou pouze pro dravé ryby, ale stává se kořistí i pro rybožravé ptáky, jako je kormorán ušatý *Phalacrocorax auritus* (Lesson, 1831) (Somers a kol., 2003).

## 2.4. Systém predátor – kořist

Interakce mezi predátorem a kořistí je stálý evoluční závod ve zbrojení. Dravci se stávají stále efektivnějšími při detekci a zachycování kořisti, a naopak kořist se stále zdokonaluje v odhalování a vyhýbání se predátorovi (Ferrari a kol., 2010). Predátoři se rozdělují na vrcholové, kteří obsazují nejvyšší trofické úrovně ve společenstvu, mají velké tělo a bývají specializovaní lovci a menší (mezopredátory), kteří zauímají trofické úrovně pod vrcholovými predátory (Crooks a Soulé, 1999). Role vrcholových predátorů spočívá v potlačování populací menších predátorů, a tím zmírnění dopadu predace na kořist mezopredátorů (Berger a kol., 2008; Johnson a kol., 2007). Pokud dojde k snížení počtu nebo vymizení populace vrcholových predátorů, dříve regulovaní troficky níže postavení predátoři se mohou bez omezení rozvíjet (Soulé a kol., 1988; Crooks a Soulé, 1999). V současné době dochází v důsledku lidské činnosti k výraznému poklesu počtu vrcholových predátorů (Myers a Worm, 2003; Heithaus a kol., 2008). Takovýto pokles vrcholových predátorů může ovlivnit trofickou dynamiku, stabilitu a celkovou organizaci společenstva. Vymizení vrcholových predátorů může usnadnit invazi nepůvodních mezopredátorů nebo rozvoj populačních ohnisek původních mezopredátorů, což způsobuje sekundární problémy pro komerční průmysl jako je rybolov (Baum a Worm, 2009) a ohrožuje zranitelné druhy kořisti (Polis a Holt, 1992). Struktura, funkce a stabilita ekosystému jsou pod kontrolou buď pomocí procesu shora dolů *top-down* prostřednictvím přímé predace nebo pomocí dostupnosti živin, tzv. zdola nahoru *bottom-up* (Pace a kol., 1999).

Predace postupuje několika na sebe navazujícími fázemi od detekce, přes útok, zachycení až k pozření kořisti (Lima a Dill, 1990; Smith 1992). Detekce kořisti predátorem a predátora kořisti probíhá vzájemně nezávisle na sobě (Lima a Dill, 1990; Smith 1992). Predace nemá pouze přímý dopad (úbytek až vymizení populací kořisti), ale v některých případech dochází vlivem predace ke změně chování, využívání úkrytů nebo změně tvaru těla kořisti (Lima, 1998; Creel a Christianson, 2008). Změna tvaru těla byla pozorována u karase obecného *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) v přítomnosti predátora (štiky obecné), kdy došlo ke zvětšení celkové výšky těla, které znesnadňovalo

požření karase (Burns a kol., 2009). Přímý dopad se projevuje poklesem populace kořisti, např. výrazné snížení počtu jedinců nosatičky obecné *Bosmina longirostris* (Müller, 1776) během jara a léta, kdy dochází k výraznému zvýšení predančního tlaku vlivem juvenilními jedinci planktonofágních ryb (Mehner a Thiel, 1999). Dalším způsobem, jak se může přímá predace projevit, je úplná devastace populace kořisti. K tomuto dochází především po zavlečení nepůvodního predátora do společenstva. Tento jev byl pozorován ve vodní nádrži Rosana v Jižní Americe. Zde došlo k úplnému vymizení původní tetry krvavé *Hyphessobrycon eques* (Steindachner, 1882) a tetry bassamské *Hemigrammus marginatus* (Ellis, 1911) během 5 let po zavlečení piscivorní cichlidy Kelberovi *Cichla kelberi* (Kullander a Ferreira, 2006) (Pelicice a Aghostinho, 2009).

Dle teorie, signály přenášené predátorem a signály uvolňované při trávení mohou kořisti poskytovat velmi specifické a detailní informace o početnosti, umístění a nedávných potravních zvyklostech predátorů v jejich prostředí (Hettyey, a kol. 2015; Tabulka č. 1).

Ve fázi počáteční detekce kořist detekuje predátory prostřednictvím charakteristického pachu predátora tzv. kairomonů. Kairomony jsou chemické látky uvolňované jedním druhem (predátorem) a přijímané druhým druhem (kořistí). Tyto látky umožňují kořisti detekovat přítomnost predátora a vyhnout se mu (Tollrian a Harvell, 1999; Lass a kol., 2005). Většina druhů kořisti se potřebuje naučit rozpoznat pach predátora, který je pro ně nebezpečný. Naopak u několika vodních organismů bylo zjištěno, že vykazují antipredační reakce již při prvním zjištění pachů predátora. Tyto reakce byly zjištěny u některých lososovitých ryb, např. u lososa čavyča *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) (Berejikian a kol., 2003), lososa obecného (Hawkins a kol., 2004), pstruha duhového (Scheurer a kol., 2007) nebo sivena severního *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) (Vilhunen a Hirvonen, 2003). U jiných druhů reagují na predátora pouze zkušení jedinci (ti, kteří se již s predátorem setkali). Mezi takové druhy se řadí jeleček zlatý *Notemigonus crysoleucas* (Mitchill, 1814) (Godard a kol., 1998), *Gobiomorphus cotidianus* (McDowall, 1975) (Kristensen a Closs, 2004) nebo galaxie skrvnitá *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (McLean a kol., 2007). Tyto druhy často získávají schopnost rozpoznávat predátory pomocí sociálního učení (Mathis a kol., 1996; Ferrari a Chivers, 2008).

Tabulka č. 1 Tabulkové shrnutí navrhované terminologie a klasifikace chemických signálů hrozby predace (upraveno podle Hettyey a kol., 2015).

| Načasování uvolnění chemického signálu | Označení                                   | Složení                                                |
|----------------------------------------|--------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| Signály nesené kořisti                 |                                            |                                                        |
| Před pozřením                          | Signály uvolňované stresem                 | Obecné metabolity kořisti                              |
|                                        | Signály uvolňované útokem                  | Alarmové feromony                                      |
|                                        | Signály uvolňované při dopadení            | Alarmové feromony, tkáňové fragmenty                   |
| Po pozření                             | Signály uvolňované při trávení             | Složky natrávené kořisti                               |
| Signály nesené predátory               |                                            |                                                        |
| Před pozřením                          | Signály uvolňované při dopadení            | Sliny                                                  |
| Po pozření                             | Signály uvolňované při trávení (kairomony) | Trávicí tekutiny, tkáň trávicího traktu, střevní flóra |
| Kontinuálně                            | Kontinuálně uvolňované signály (kairomony) | Chemikálie a tkáňové fragmenty kůže                    |

Prostřednictvím zkušeností přizpůsobuje kořist své reakce na predátory a vytváří si kompromisy mezi vyhýbáním se predátorům a dalšími aktivitami (Brown, 2003). Bylo zjištěno, že ryby stupňují svoje antipredační chování při vystavení většímu množství koncentrovanému pachu predátora (Kusch a kol., 2004; Fraker 2009) nebo upravují svoji reakci podle velikosti predátora (Kusch a kol., 2004). Antipredační chování zahrnuje především vyhýbání se oblasti s výskytem predátorů pokles aktivity a prodloužení doby pobytu v úkrytu (Lawrence a Smith, 1989).

Reakce na chemické signály se liší i mezi jedinci téže populace. U jedinců, kteří jsou hladoví, dochází často k omezení nebo úplnému potlačení reakce na chemické signály. Naopak u nasycených jedinců se tyto poplachové reakce vyskytují (Chivers a kol., 2000; Hazlett, 2003; McCormick a Larson., 2008). Zároveň pokud dochází k opakovanému vystavení kořisti poplašným signálům, tak se kořist stává vůči nim méně citlivá. Tato hypotéza byla testovaná na cichlidách a pstruzích. Skupiny cichlid byly vystavovány jednou nebo třikrát denně po dobu tří dnů chemickým poplachovým signálům. Následně poté byla testovaná jejich reakce na tyto signály. Ve všech případech byla antipredační reakce u ryb vystavených poplašným signálům třikrát denně významně nižší než u ryb,

kteře se s těmito signály setkávaly pouze jednou denně (Ferrari a kol., 2008; Foam a kol., 2005; Brown a kol., 2006; Mirza a kol., 2006). U hlaváče žlutavého *Gobiusculus flavescens* (Fabricius, 1779) došlo k reakci na vizuální stimul tresky obecné *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758) okamžitě a hlaváč neprodleně opustil lokalitu. Naopak pokud byl přítomný pouze tresčí pach, tak se žádné antipredační chování neprojevílo. K antipredační reakci na pach tresky došlo u hlaváče až po třech fyzických setkáních s treskou a tato reakce se vyskytovala při všech dalších setkání s pachem tresky během následujících 6 měsíců. Dle tohoto experimentu má hlaváč žlutavý vrozený strach z větších ryb, zatímco rozpoznání specifického pachu predátora se musí naučit (Utne-Palm, 2001).

Další důležité signály pocházejí z poraněné nebo napadené kořisti. Predátoři mohou poškodit tkáň, zejména epidermis, při napadení a následné manipulaci s kořistí před pozřením. K úniku chemických sloučenin z poškozených epidermálních tkání nedochází v žádné jiné situaci, a tak tyto chemické látky spolehlivě slouží k detekci aktivního predátora (Wisenden, 2003; McCormick a Larson, 2007; McCormick a Manassa, 2008; Ferrari a kol., 2010). Všechny hlavní skupiny vodních organismů vykazují antipredační odezvu na chemické signály uvolněné z napadených jedinců stejného druhu (Wisenden, 2003). Ve studii McCormicka a Larsona (2007) byly na hlaváči potečkovaném *Asterropteryx semipunctata* (Rüppell, 1830) testované dva druhy extraktů z kůže. Extrakt z kůže fylogeneticky vzdáleného druhu sapína moluckého *Pomacentrus molucceensis* (Bleeker, 1853) a extrakt z hlaváče potečkovaného. Při použití konspecifického extraktu (z hlaváče) došlo k poklesu pohybové aktivity a počtu útoků na kořist, kdežto při využití heterospecifického extraktu (ze sapína) nedošlo k žádnému potlačení aktivity, naopak se počet útoků na kořist zvýšil.

V některých případech samotná přítomnost poplachových signálů není dostatečná k vyvolání zjevné antipredační reakce (Ferrari a kol., 2010). Například sladkovodní plži, jako je plovatka bahenní *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), nemění své chování po zjištění přítomnosti rozdrčené schránky jiného jedince nebo při výskytu pachu predátora lína obecného *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) samostatně, ale činí tak pouze v přítomnosti obou podnětů najednou (Dalesman a kol., 2007). V laboratorním experimentu Lehtiniema (2005) došlo u plůdku štiky obecné a koljušky tříostné *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) v přítomnosti chemických a vizuálních signálů pocházejících od predátora (štiky

obecné – 15 cm) k významné změně v chování. Koljuška tříostná nejvíce reagovala na kombinaci obou signálů, a to rapidním snížením aktivity v plavání (o 38 %). Naopak u plůdku štiky obecné došlo k poklesu počtu útoků na kořist (o 39 %) při vystavení chemickým signálům predátora. Obdobný efekt byl zjištěn u hlaváče potečkovaného, který byl vystaven kombinaci vizuální stimulace predátorem a konspicivním výtažkům z kůže (ze stejného druhu jako je kořist). Při kombinaci obou signálů došlo k největšímu poklesu pohybové aktivity hlaváče potečkovaného a zároveň snížení příjmu potravy (McCormick a Manassa, 2008).

Chemické signály také podléhají biodegradaci, která ovlivňuje stárnutí chemických signálů. Rozpad chemických signálů je ovlivněn fyzikálními, chemickými, biologickými vlastnostmi životního prostředí, ve kterém kořist žije (např. sluneční světlo, rozpuštěný organický uhlík, bakteriální činnost, pH nižší než 6,4 zcela deaktivuje poplašné signály u lososa obecného) (Leduc a kol., 2006; Smith a kol., 2008).

## **2.5. Evakuace trávicího traktu**

Pro lepší pochopení evakuace trávicího traktu nebo též gastrické evakuace (dále evakuace) se používá termín rychlost evakuace, který je definován jako množství strávené potravy za určitý časový úsek. Rychlost evakuace je dále využívána k vytvoření odhadu, jak velké množství potravy je daný druh schopen zkonzumovat za daný časový úsek (Talbot, 1985; Richter a kol., 2003; Hallfredsson a kol., 2007; Dunbrack a kol., 2009). Ve studiích evakuace trávicího traktu se nejčastěji využívá analýza natrávené kořisti pomocí usmrcení zkoumaných jedinců a následné přímé analýzy trávicího traktu, rentgenu, výplachu žaludku, radioizotopové metody nebo vyvoláním zvracení (Saglam, 1995). Evakuace trávicího traktu je ovlivňována řadou faktorů, z nichž největší význam je přikládán teplotě (Molnar a kol., 1967). S rostoucí teplotou dochází k exponenciálnímu zvyšování rychlosti evakuace s maximální hodnotou při teplotě rovné teplotnímu maximu tolerovaného daným druhem (Molnar a Tolg, 1962; Molnar a kol., 1967). Pro popis rostoucí rychlosti evakuace se nejčastěji využívá exponenciální model. Avšak exponenciální model není jediný využívaný, v některých studiích lépe odpovídá získaným datům lineární model (Sweka a kol., 2004).

Kromě teploty je další důležitý faktor ovlivňující rychlost evakuace trávicího traktu také struktura potravy. Pokud se jedná o potravu s tělní oporou (tzv. *hard-bodied prey*) dochází u ní k pomalejší evakuaci trávicího traktu než u potravy s měkkým tělem



(tzv. *soft-bodied prey*). Potrava s tělní oporou je evakuována z trávicího traktu pomaleji z důvodu nutnosti delšího působení trávicích enzymů potřebného k narušení tělní opory (Bromley, 1994). Také velikost potravy je diskutovaným faktorem ovlivňujícím rychlost evakuace. Některé studie uvádějí pozitivní korelaci s velikostí potravy (Bagge, 1977; Andersen, 1998), několik žádnou korelaci (Bromley, 1988; Bromley, 1991) a Ruggerone (1989) zjistili negativní korelaci. Zároveň je důležitá korelace mezi velikostí potravy a velikostí predátora. Pokud potrava proporčně odpovídá velikosti predátora (treska obecná), tak u různých velikostí predátora s odpovídající proporční potravou, je velice podobná rychlost evakuace trávicího traktu (Dos Santos a Jobling, 1991).

K popisu rychlosti evakuace malých částí potravy z trávicího traktu se vzhledem k jejich nízkému energetickému obsahu a následné snadné fragmentaci v žaludku nejčastěji používá exponenciální model (Windell, 1966, Kitchell a Windell, 1968). Oproti tomu pro popis evakuace větší potravy z trávicí soustavy jsou vhodnější lineární nebo odmocninové modely. Tento rozdíl je způsoben převážně nižším poměrem mezi povrchem a objemem, a tím menší plochou pro působení trávicích enzymů a žaludečních šťáv. Kvůli tomu je rychlost trávení a fragmentace větší potravy pomalejší, než u stejného objemu potravy složeného z několika malých částí (Beamish, 1972; Jobling, 1987). Avšak obecný pohled na vliv velikosti potravy není jednotný. Většina studií se shoduje, že menší kusy potravy jsou evakuovány po kratší době než větší, ale vymizení potravy z trávicího traktu vyjádřené v  $\text{g} \times \text{hod}^{-1}$  je větší u větší potravy (Jones, 1974; Swenson a Smith, 1973).

Rychlost trávení a následná evakuace potravy může být ovlivněna také délkou hladovění a vzniklým stresem. U kapra obecného došlo ke zpomalení trávení v důsledku poklesu tvorby a aktivity trávicích enzymů po 4 týdnech hladovění (Zhao a kol., 2022). Na rychlost evakuace má vliv také obsah vody, proteinů a lipidů obsažených v kořisti a také celkové nutriční složení (Bromley, 1994).

### 3. Cíle práce

Cílem předložené diplomové práce je shrnutí dosavadních znalostí z oblasti invazní ekologie se zaměřením na invazivního hlaváče černoústého a jeho reakci na původní výše postavené predátory. Možnost regulace nepůvodních druhů původními predátory byla popsána v mnoha případech, a to prostřednictvím přímé predace tak i nepřímého vlivu. Také hlaváč černoústý je predován řadou původních predátorů, avšak informace o nepřímém vlivu těchto predátorů na tento silně invazní druh malé bentické ryby stále chybí. V experimentální části této diplomové práce jsme se zaměřili na vliv původního výše postaveného predátora úhoře říčního na rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého s cílem otestovat následující hypotézy:

- Rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého se snižuje v důsledku přítomnosti pachy troficky výše postaveného predátora úhoře říčního.
- Míra snížení rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého se liší v závislosti na přítomnosti alarmových feromonů.

Právě rychlost evakuace trávicího traktu úzce souvisí s intenzitou predace hlaváče černoústého na původních zástupcích makrozoobentosu, a tedy i s jeho dopadem na původní ekosystém. Potvrzení možného nepřímého vlivu úhoře říčního na hlaváče černoústého může být v budoucnu klíčové pro nastavení vhodného managementu.

## 4. Materiál a metodika

Celý experiment byl zaměřen na sledování vlivu přítomnosti pachů predátora (úhoře říčního) a vlivu přítomnosti alarmových feromonů (extrakt z kůže hlaváče černoústého) na rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého. V rámci tohoto experimentu byly pro hlaváče černoústé jako testovaná potrava zvoleny larvy pakomárů. Pro získání dostatečného počtu dat bylo provedeno celkem 6 opakování. Jednotlivá opakování probíhala 17. – 19. 11., 20. – 22. 11., 23. – 25. 11., 26. – 28. 11. a 29. 11. – 1. 12. 2020, ve kterých bylo k experimentu nasazeno celkem 163 hlaváčů černoústých o celkové délce těla  $65,7 \pm 2,9$  mm (průměr  $\pm$  S.D.) a hmotností  $3,8 \pm 0,5$  g (průměr  $\pm$  S.D.).

### 4.1. Odlov predátorů a jejich aklimatizace

Hlaváči černoústí byli pro všechny série experimentů odloveni na řece Labi, poblíž vesnice Dolní Žleb ( $50^{\circ}50'33,5''$  N,  $14^{\circ}13'01,9''$  E) (Obrázek č. 3). Odlov hlaváčů černoústých proběhl 14. července 2020 a byl k němu využit přenosný benzínový agregát ELT60II GI HONDA GXV 50 (HANS GRASSL GmbH, Německo). Poté byli hlaváči převezeni v převozních bednách s přívodem kyslíku na Ústav akvakultury a ochrany vod FROV JU Českých Budějovicích, kde byli až do začátku experimentu denně krmeni živými patentkami.



Obrázek č. 3 Zobrazení místa odlovu hlaváčů černoústých (zdroj Google maps)

Druhým druhem predátorů využitým v experimentu byli úhoři říční *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) (Obrázek č. 4) s celkovou délkou těla  $64,6 \pm 6,4$  mm a hmotností

462 ± 145,6 g (průměr ± S.D.), kteří pocházeli z recirkulačního akvakulturního systému (RAS). Úhoři byli zvoleni pro tento experiment jako vrcholoví predátoři proto, že vyžadují podobné teplotní podmínky pro život jako hlaváč černoústý (Sadler, 1979; Lee a Johnson, 2005) a zároveň se vyskytují ve stejných habitatech (např. Labe v Děčíně) (Ray a Corkum, 2001). Část úhořů, kteří byli následně využiti v experimentu pro konspecifickou úpravu (predátoři, kteří již pozřeli stejný druh kořisti, který jim bude předkládán v experimentu), byli krmeni hlaváči a zbylá část, která byla využita pro heterospecifickou úpravu byla krmena rousnicemi obecnými *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758) pořízenými ve firmě zabývající se chovem živých nástrah (Magic Fish).



Obrázek č. 4 Úhoř říční *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) (foto Z. Pokorný)

Po převezení do Českých Budějovic byly oba druhy predátorů separátně umístěny do recirkulačních nádrží (RAS, s objemem 1600 l). V těchto nádržích byli predátoři umístěni vždy minimálně měsíc před experimentem, aby proběhla dostatečná aklimatizace na prostředí a předkládanou potravu. Aklimatizační RAS systém se skládal ze 4 nádrží, každá nádrž měla objem 400 l. Vrchní nádrž sloužila jako biologický filtr, spodní jako mechanický filtr a ve zbývajících dvou nádržích byly umístěné ryby. Fyzikálně –

chemické parametry vody (teplota, pH, množství rozpuštěného kyslíku, procentuální nasycení kyslíkem a vodivost) byly měřeny 1x denně multimetrem HQ40d (Hach Langer GmbH, Německo).

#### **4.2. Použitá potrava**

Potrava využitá v experimentu jako testovaná byly larvy pakomárů. Tato potrava byla ve všech sériích experimentů stejná. Tyto larvy byly zakoupeny v akvaristické firmě (Akvarijní krmiva Petr Grýgera). Uchovávány byly živé v lednici při teplotě 5 °C, kde byly denně vlhčeny.

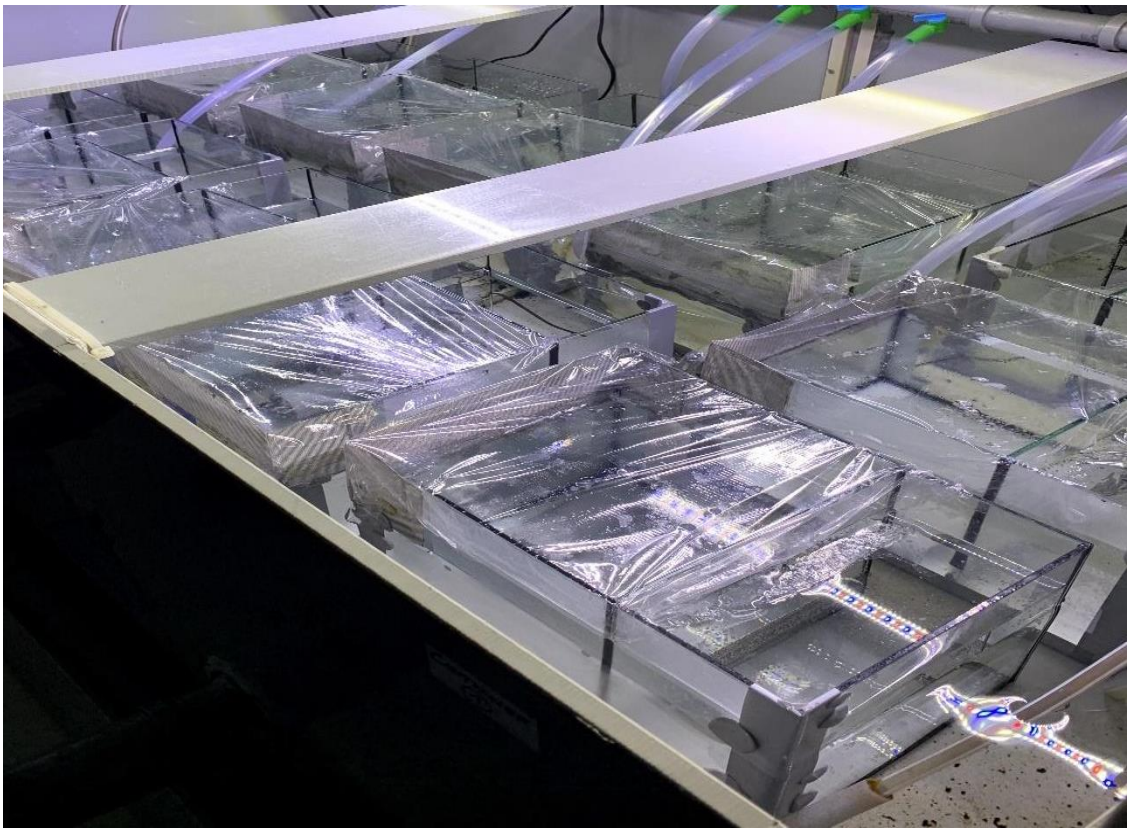
Druhá potrava, která byla hlaváčům předkládána po odebrání testované, byli blešivci potoční *Gammarus fossarum* (Koch in Panzer, 1835). Druhá potrava byla volena tak, aby byla ve střevě i po natrávení snadno odlišitelná od testované. Blešivci byli nachytáni 20.–23. 10. 2020 v Dobrovodském potoce nedaleko obce Třebotovice. Blešivci byli na místě zamrazeni v suchém ledu a poté uloženi až do počátku experimentu v mrazáku při teplotě –80 °C.

#### **4.3. Příprava výtažku z kůže hlaváčů**

Extrakt z kůže hlaváčů byl v tomto experimentu využit z důvodu nasimulování situace v přírodě, při které dojde k napadnutí a narušení kůže hlaváče a následnému uvolnění alarmových feromonů. Avšak v laboratorních podmínkách není možné zajistit, aby v určitý čas došlo k napadení hlaváče úhořem, proto byl vytvořen extrakt z kůže hlaváčů obsahující alarmové feromony. Pro jeho přípravu využito celkem 30 hlaváčů s celkovou délkou  $81,3 \pm 5,5$  mm (průměr  $\pm$  S.D.). Usmrcení hlaváčů proběhlo úderem do hlavy bez použití anestetik, aby nedošlo k interferenci mezi použitými anestetiky a chemickými signály, které hlaváči ve stresu uvolňují. Filet z kůže byl u každého jedince vytvořen pouze z jedné (pravé) strany těla. Celkem bylo použito 130,5 cm<sup>2</sup> kůže. Tato kůže byla okamžitě umístěna do termoboxu s destilovanou vodou uloženého na ledu, aby kůže zůstala do následného zpracování bez rozkladných změn. Následně byla získaná kůže spolu s destilovanou vodou homogenizována (rozmixována), zhomogenizovaný vzorek byl přefiltrován přes skelnou vatu (P-Lab, Česká republika). Vzniklý roztok byl doplněn na objem 1305 ml, aby 1 ml vzniklého roztoku odpovídalo 0,1 cm<sup>2</sup> kůže (Wisenden a kol., 2003). Takto připraveným extraktem byly naplněny stříkačky o objemu 5 ml, které byly poté umístěny do mrazáku.

#### 4.4. Experimentální systém

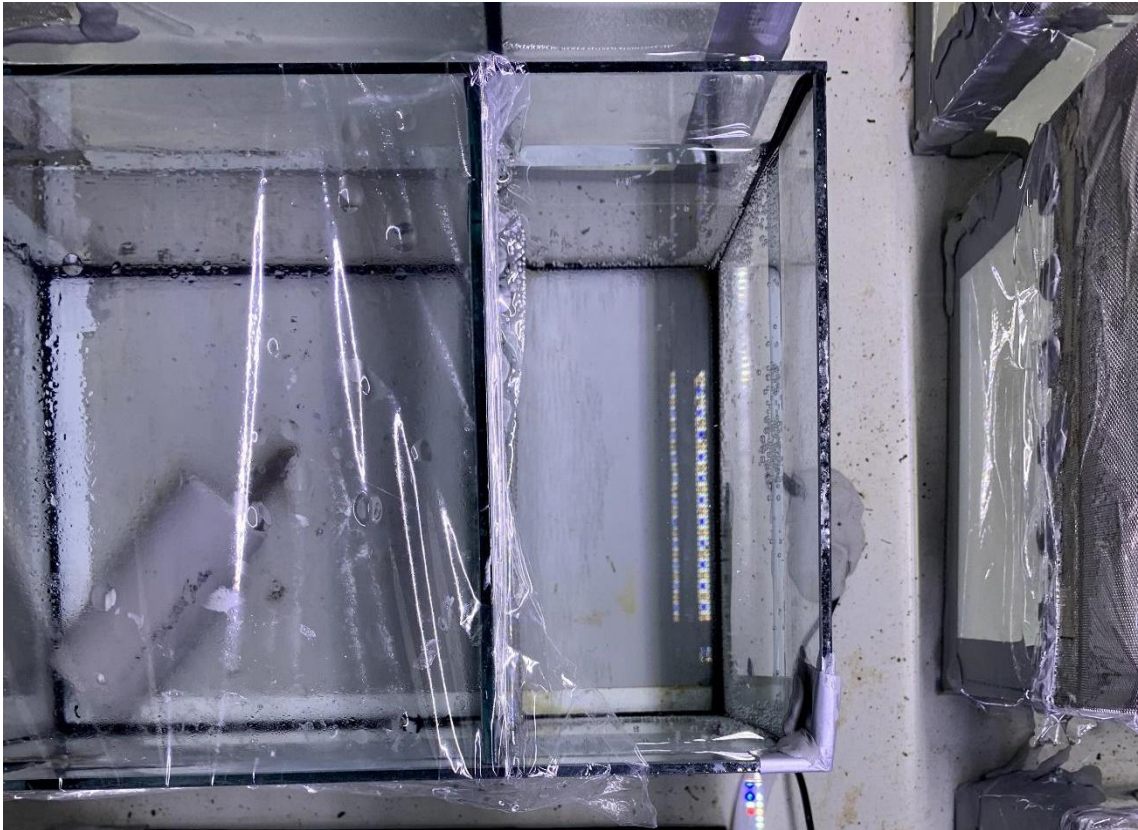
Experimentální systém byl tvořen z 12 nádrží (400 l/ks), které byly uspořádány do 3 řad po 4 nádržích. V nejvyšší nádrži byly umístěny plovoucí elementy, které sloužily jako biologický filtr, pod ní se nacházela nádrž se i) 7 úhoři krmenými hlaváči (konspecifická úprava), ii) 7 úhoři krmenými rousnicí (heterospecifická úprava), iii) čistou vodou bez přítomnosti chemických signálů výše troficky postaveného predátora (kontrolní úprava), voda z této nádrže tekla do nádrže s experimentálními akvárii (Obrázek č. 5) nebo přímo do spodní nádrže (sloužící jako mechanický filtr) v závislosti na fázi experimentu.



Obrázek č. 5 Uspořádání akvárií v nádrži během experimentu (foto N. Szydłowska)

Světelný režim byl vytvářen uměle pomocí světel Aquatlantis Easy LED Universal 1450 mm (Aquatlantis, Portugalsko). Tato světla zajišťovala 12 hodin světlo a 12 hodin tmu s uměle vytvářeným svítáním a stmíváním. Intenzita světla byla  $500 \text{ lux} \times \text{m}^{-2}$ . V každé testované úpravě byl umístěn datalogger, který zaznamenával teplotu každé 2 hodiny. Teplota byla po celou dobu experimentu udržována na  $22 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . V každé nádrži bylo během jedné série experimentu umístěno 11 akvárií. Experimentální akvária měla celkový objem 6,5 l a byla rozdělena pomocí nerezové sítky do dvou částí. Ve větší části

byl umístěn jeden hlaváč černoústý s úkrytem a do menší části byla umístěna hadička, která přiváděla vodu z horní nádrže s nebo bez přítomnosti úhořů (Obrázek č. 6). Akvária byla zajištěna potravinářskou fólií, aby nedocházelo k vyskakování hlaváčů. Zároveň mělo každé akvárium polepené stěny průsvitnou mléčnou fólií, která zabraňovala vizuálnímu kontaktu a interakcím mezi hlaváči.

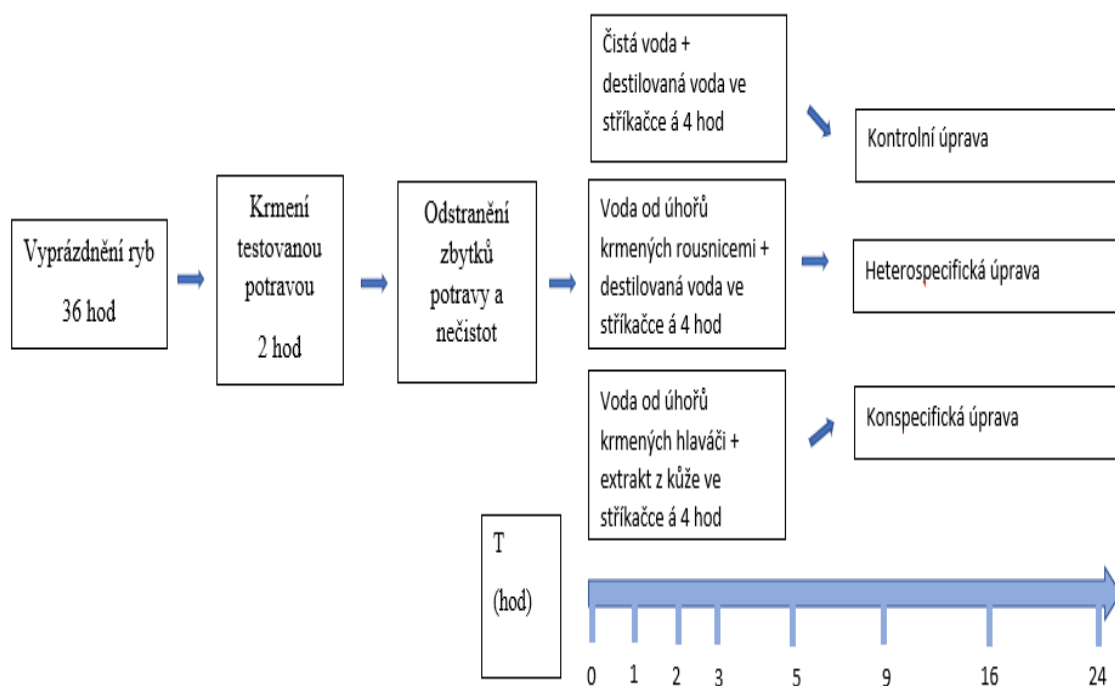


Obrázek č. 6 – Experimentální akvárium s nasazeným hlaváčem černoústým v úkrytu (foto N. Szydłowska)

#### **4.5. Průběh experimentu**

Před každou sérií experimentu byly ryby vystaveny 36 hodinám hladovění, aby došlo k vylučování střeva a výsledky experimentu nebyly ovlivněny zbylou potravou z doby aklimatizace. Tento čas je dostatečně dlouhý k tomu, aby došlo k vyprázdnění trávicího traktu, pokud nemá hlaváč černoústý přístup k potravě (Bryllová, 2020). Do nádrže s úhoři, kteří byli využiti pro testování konspicivní úpravy, bylo před začátkem experimentu umístěno 15 kusů hlaváčů, nebo pokud se v nádrži již nějaké hlaváči z dřívějšího krmení nacházeli, tak byl jejich počet doplněn do 15. Po uplynutí 36 hodin hladovění byla rybám na dvě hodiny předložena testovaná potrava (12 ks larev pakomára na 1 hlaváče). Po 2 hodinách krmení byla nepozřená testovaná potrava včetně ostatních

nečistot a zbytků odstraněna z každého akvária. Zároveň byli z experimentu vyřazeni všichni jedinci, kteří po dvou hodinách nepřijali žádnou testovanou potravu. Následně byli do všech akvárií umístěni blešivci (4 ks), kteří byli v průběhu experimentu doplňováni *ad-libitum*. Ve stejný čas byly do akvárií umístěny hadičky přivádějící čistou vodu nebo vodu obsahující chemické látky z úhořů. V neposlední řadě byla v tomto okamžiku do každého akvária konspecifické úpravy aplikována jedna stříkačka s rozmraženým roztokem obsahující extrakt z kůže hlaváčů černoústých. Do ostatních akvárií s kontrolní a heterospecifickou úpravou byly aplikovány stříkačky obsahující pouze destilovanou vodu. Oba druhy stříkaček byly aplikovány každé 4 hodiny během celého experimentu (Obrázek č. 7). Toto časové rozmezí aplikace extraktu z kůže bylo zvoleno z důvodu vymizení chemických signálů z vodního prostředí po 6 hodinách (Hazlett, 1999).



Obrázek č. 7 – Obecné schéma provedení experimentu (autorka)

Odstranění testované potravy a ostatních zbytků bylo určeno jako časový bod 0, tzn. okamžik, ve kterém započal samotný experiment. Následně byly v časových bodech 0, 1, 2, 3, 5, 9, 16 a 24 hodin od počátku samotného experimentu odebrány vzorky ryb. Počet ryb odebíraných v jednotlivých časových bodech a úpravách experimentu se pohyboval od 1 po několik jedinců, s tím, že po všech sériích experimentu bylo odebráno



6 jedinců od každého časového bodu pro každou úpravu. Odebírané ryby byly usmrceny pomocí anestetika MS 222 a umístěny do plastického sáčku a do suchého ledu o teplotě – 79 °C. Poté byly umístěny a až do jejich analýzy uchovávány v hlubokomrazicím mrazáku při – 80 °C.

#### **4.6. Analýza trávicího traktu**

K vyhodnocení experimentu bylo využito celkem 144 hlaváčů černoústých, 6 jedinců z každého časového bodu pro každou testovanou úpravu experimentu (kontrolní, heterospecifická a konspecifická). Každý jedinec byl nejprve pozvolna rozmrazen a následně zvážen na analytických vahách (WW – hmotnost v mokřém stavu) Kern 572-37 s přesností vážení 0,01 g (Kern and Sohn GmbH, Německo). Poté byla pomocí kovového pravítka určena délka těla (SL – délka od počátku hlavy po bázi ocasní ploutve) a celková délka těla (TL – délka od hlavy po nejdelší ocasní paprsek). Následně bylo provedeno rozstříhnutí břišní dutiny od řitního otvoru až po prsní ploutve a kolem skřelí vzhůru k páteři. Pokud byli přítomni parazité, tak byla zaznamenána jejich přítomnost do záznamových archů. V následujícím kroku bylo nutné opatrně vypreparovat pomocí chirurgických nůžek střevo v blízkosti hltanu. Během manipulace s ním bylo nutné zabránit jeho protržení, jinému poškození nebo přesunutí natráveného obsahu (Obrázek č. 8)



Obrázek č. 8 – Vypreparovaná břišní dutina hlaváče černoústého (foto autorka)

Na kovovém pravítku byla změřena délka střeva a také určena přítomnost testované potravy v “předstřevě”. “Předstřevo” je počátek střeva a dosahuje k první střevní kličce. Následně bylo střevo i s obsahem zváženo na analytických vahách EX224M s přesností 0,1 mg (Ohaus Corporation, USA).

Ze změřeného a zváženého střeva byl vytlačen jeho obsah na již upravené filtry ze skleněných mikrovláken typ 691, 516-0862 (VWR International, USA). Pokud byla ve střevě přítomna testovaná i druhá potrava, tak byly obě od sebe odděleny a umístěny separátně na dva filtry. Filtry byly před použitím vypáleny v laboratorní komorové peci LAC-Ht40A1 (LAC s.r.o., Česká republika) při teplotě 500 °C po dobu 30 minut, aby došlo ke kompletnímu rozkladu organických uhlíkatých molekul. Po vyndání z pece byly filtry zváženy na mikrovahách Mettler Toledo Excellence Plus XP6 (Mettler-Toledo, Švýcarsko) a umístěny do uzavíratelné misky. Jednotlivé filtry s již vytlačenou potravou byly opět zváženy na analytických vahách EX224M, čímž byla získána hmotnost evakuované potravy a filtru. Střevo bez natráveného obsahu bylo také zváženo a následně uloženo na předem očíslovanou a zváženou hliníkovou fólii. Tělo hlaváče zbavené střeva bylo zváženo a pro snazší vysušení také rozstříháno na menší kousky a položeno na hliníkovou fólii k prázdnému střevu.

Takto upravené vzorky byly uloženy do druhého dne v horkovzdušné sušárně Memmert UN75 (Memmert GmbH, Německo), kde došlo při stálé teplotě 105 °C k jejich vysušení (Obrázek č. 9).



Obrázek č. 9 – Vysušené vzorky ryb na hliníkových fóliích a evakuovaná potrava na filtrech po zvážení (foto autorka)

Následující den byly již suché vzorky jednotlivě zváženy (DW – suchá hmotnost) a získaná data byla zapsána do záznamového archu a následně využita pro výpočet relativního obsahu střeva a výpočtu rychlosti evakuace trávicího traktu.

#### **4.7. Výpočet relativního obsahu střeva a rychlosti evakuace trávicího traktu**

Data získaná analýzou trávicího traktu byla použita pro výpočet relativního obsahu střeva pomocí tohoto vzorce:

$$G = \frac{m_o}{m_r}$$

ve kterém G označuje relativní obsah střeva,  $m_o$  je suchá hmotnost obsahu střeva a  $m_r$  je hmotnost ryby po vysušení (Elliott a Persson, 1978).

K výpočtu rychlosti evakuace byl využit tento vzorec:

$$G_t = G_0 \times e^{-Rt}$$

ve kterém  $G_t$  představuje relativní obsah střeva v čase  $t$ ,  $G_0$  relativní obsah střeva v čase 0 a  $R_t$  reprezentuje rychlost evakuace v čase  $t$  (Elliott a Persson, 1978). Pro jednodušší výpočet byla využita lineární regrese, ve které rychlost evakuace ( $R$ ) odpovídá hodnotě regresního koeficientu  $b_1$  z následující rovnice:

$$Y = b_0 + b_1 \times x$$

kde  $b_0$  je průsečík s osou  $Y$  a  $b_1$  určuje sklon křivky (rychlost evakuace) (Elliott a Persson, 1978).

#### **4.8. Analýza výsledků**

Vypočtená data byla následně statisticky vyhodnocena v programu RStudio (Joseph J. Allaire, USA). K výpočtu rychlosti evakuace pro všechny 3 úpravy experimentu byla využita lineární regrese zlogaritmovaného relativního obsahu střeva v jednotlivých časových bodech. Abychom mohli porovnat rychlost evakuace jednotlivých testovaných úprav, tak bylo nutné získat konfidenční interval pomocí tzv. bootstrappingu (přiřazení variačního koeficientu, kvartilů a střední chyby průměru). Pomocí permutačního testu (s 10 000 permutacemi) na principu dvoustranného testu, byly zjišťovány průkazné/neprůkazné odlišnosti v testovaných úpravách. V programu Microsoft Excel (2010, Microsoft Office, Microsoft, USA) byl vypočítán dle výše uvedeného vzorce relativní obsah střeva a následné grafické zobrazení výsledků.

## 5. Výsledky

### 5.1. Rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého

V Tabulce č. 2 jsou zaznamenány nejdůležitější ukazatele ze statistických analýz pro jednotlivé testované úpravy. Na základě využití lineární regrese pro modelaci průběhu gastrické evakuace u hlaváče je pro všechny zkoumané úpravy patrné, že obsah testované potravy ve střevě hlaváče černoústého s časem statisticky průkazně ( $P < 0,001$ ) klesal. Toto také potvrzuje záporná hodnota koeficientu lineární regrese, jehož absolutní hodnota udává rychlost evakuace (R). Rychlost evakuace trávicího traktu pro jednotlivé varianty je pak podrobněji popsána v následující kapitole (viz 5.2. Porovnání testovaných úprav). Koeficient determinace ( $R^2$ ) určující podíl variability závislé proměnné vysvětlený zvoleným modelem se mezi testovanými variantami nelišil.

Tabulka č. 2 Sledované parametry rychlosti evakuace trávicího traktu (R) hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* pro jednotlivé testované úpravy – kontrolní, heterospecifickou a konspecifickou úpravu.

S.D. – směrodatná odchylka,  $R^2$  – koeficient determinace lineární regrese (zlogaritmovaného relativního obsahu střeva G).

|                                                             | Kontrolní úprava       | Heterospecifická úprava | Konspecifická úprava   |
|-------------------------------------------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|
| <b>Rychlost evakuace R</b><br>(koeficient lineární regrese) | 0,1005<br>(-0,1005)    | 0,1034<br>(-0,1034)     | 0,1092<br>(-0,1092)    |
| <b>S.D.</b>                                                 | 0,0127                 | 0,0133                  | 0,0132                 |
| <b>P-hodnota</b>                                            | $4,23 \times 10^{-10}$ | $6,34 \times 10^{-10}$  | $1,21 \times 10^{-10}$ |
| <b>Koeficient determinace <math>R^2</math></b>              | 0,5661                 | 0,5585                  | 0,5888                 |

### 5.2. Porovnání testovaných úprav

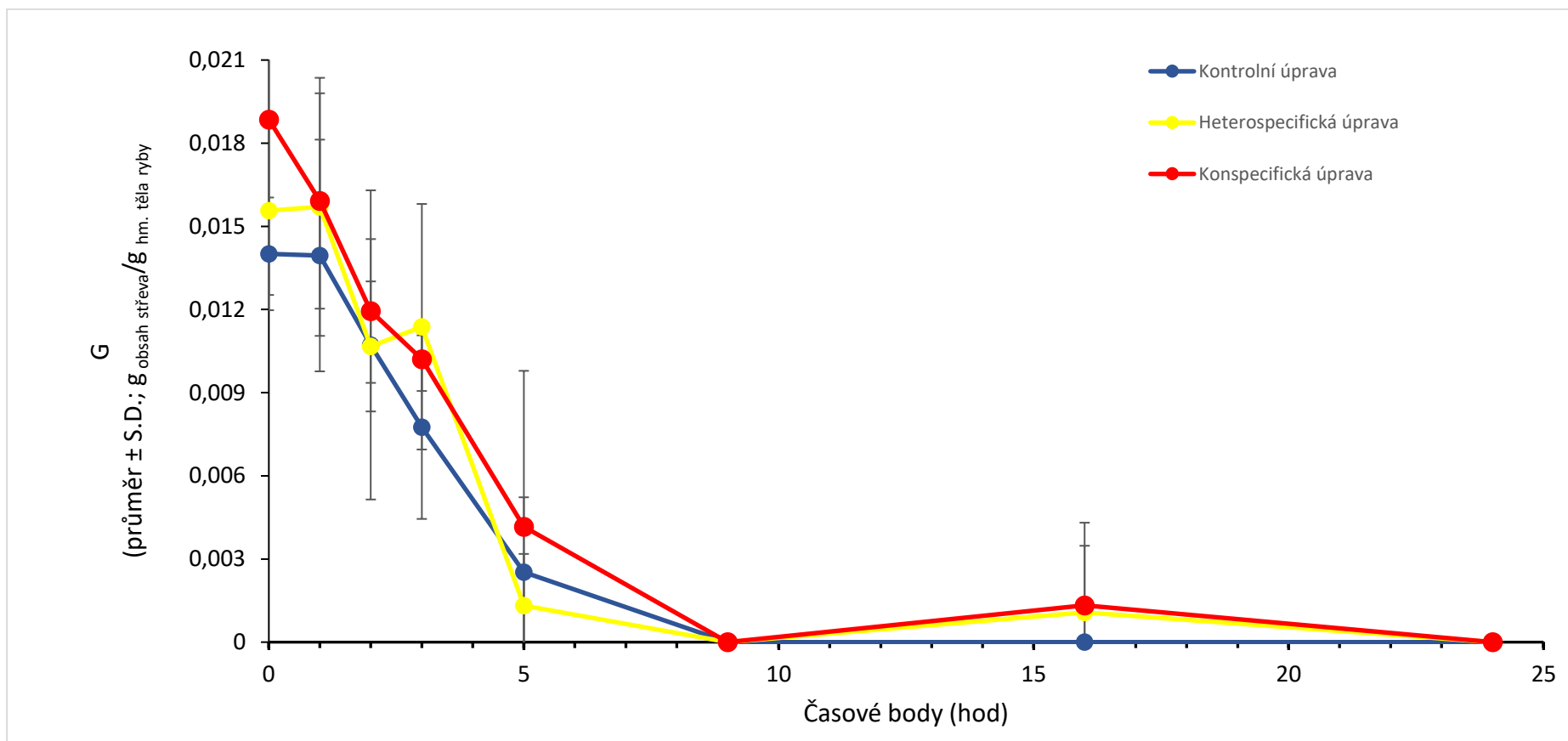
Na základě výsledků permutačního testu nebyl zjištěn žádný statisticky průkazný rozdíl ( $P > 0,05$ ) v rychlosti evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého mezi jednotlivými testovanými úpravami (Tabulka č. 3).

Tabulka č. 3 Výsledky permutačního testu zobrazujícího rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) mezi jednotlivými testovanými úpravami (kontrolní, heterospecifická nebo konspecifická úprava).

$t_{orig}$  – hodnota testované statistiky původního souboru; Q – kvantily (2,5%, 50% a 97,5%); Suma (permutací s  $t < t_{orig}$ ) – součet permutací s hodnotou testované statistiky menší než je hodnota testované statistiky původního souboru.

| Testované úpravy                 | $t_{orig}$ | Q <sub>2,5%</sub> | Q <sub>50%</sub>         | Q <sub>97,5%</sub> | Suma (permutací s $t < t_{orig}$ ) | P-hodnota |
|----------------------------------|------------|-------------------|--------------------------|--------------------|------------------------------------|-----------|
| Kontrolní x Heterospecifická     | 0,0029     | -0,014            | 0,0001                   | 0,0141             | 6441                               | 0,3559    |
| Kontrolní x Konspecifická        | 0,0087     | -0,0148           | $-5,8563 \times 10^{-5}$ | 0,0148             | 8594                               | 0,1406    |
| Konspecifická x Heterospecifická | 0,0059     | -0,0149           | 0,0002                   | 0,0149             | 7721                               | 0,2279    |

Ze souhrnného grafického znázornění všech testovaných úprav (Graf č. 1) je patrné, že k evakuaci testované potravy došlo u všech jedinců v jednotlivých testovaných úpravách do 9 hodin od odstranění testované potravy (začátku experimentu). V kontrolní skupině se testovaná potrava již u žádného jedince v dalších časových bodech nenacházela. U heterospecifické a konspecifické úpravy se však po 16 hodinách od začátku experimentu nacházel vždy jeden jedinec, v jehož trávicím traktu se za netestovaným typem potravy (druhá, kontrolní potrava) nacházela žluto-hnědá tekutina. Tato tekutina patrně pocházela z natrávené potravy, avšak neobsahovala jednoznačně identifikovatelné potravní částice, proto bylo obtížné rozlišit, zda se jedná o tekutiny z natrávené druhé (kontrolní) nebo první (testované) potravy. V následném odběru, který proběhl 24 hodin po začátku experimentu, byly již trávicí trakty všech jedinců z heterospecifické i konspecifické úpravy bez přítomnosti této žluto-hnědé tekutiny (zbytků po trávení potravy). Tekutina také však mohla představovat „jen“ směs slizu, trávicích enzymů a žluči jako činitelů pomáhajících účinnému trávení samotné potravy.



Graf č. 1 Relativní obsah střeva (G; poměr suché hmotnosti potravy [g] vůči suché hmotnosti těla ryby [g]; průměr ± S.D.) u hlaváče černoústého – *Neogobius melanostomus* v jednotlivých časových bodech (0, 1, 2, 3, 5, 9, 16 a 24 hodin od začátku experimentu) při použití larev pakomárů (č. Chironomidae) jako testované potravy ve třech testovaných úpravách (modrá křivka – kontrolní úprava; žlutá křivka – heterospecifická úprava; červená křivka – konspecifická úprava).

V kontrolní úpravě byla zjištěna rychlost evakuace trávicího traktu  $0,1005 \pm 0,0127 \text{ g} \times \text{g}^{-1} \text{ ryby} \times \text{h}^{-1}$ . U této úpravy se první jedinec s úplně evakuovanou testovanou potravou objevil již po 2 hodinách. Další jedinci, u kterých v trávicím traktu nebyla patrná žádná testovaná potrava, se objevili po 5 hodinách, kdy pouze 50 % hlaváčů mělo ve střevě testovanou potravu. Zároveň v období mezi odběry hlaváčů po 3 a 5 hodinách trvání experimentu nejvíce klesl relativní obsah střeva z  $0,0078 \pm 0,0033 \text{ g} \times \text{g}^{-1}$  na  $0,0025 \pm 0,0027 \text{ g} \times \text{g}^{-1}$ . K úplné evakuaci testované potravy došlo u všech hlaváčů po 9 hodinách od začátku pokusu.

Rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého v heterospecifické úpravě byla stanovena na  $0,1034 \pm 0,0133 \text{ g} \times \text{g}^{-1} \text{ ryby} \times \text{h}^{-1}$ . Relativní obsah střeva začal strmě klesat mezi 3. ( $0,0114 \pm 0,0044 \text{ g} \times \text{g}^{-1}$ ) a 5. hodinou ( $0,0013 \pm 0,0019 \text{ g} \times \text{g}^{-1}$ ) po startu experimentu. Po 5 hodinách se natrávená testovaná potrava nacházela pouze u třetiny hlaváčů. Poté (časový bod 9) byl trávicí trakt bez testované potravy. V časovém bodě 16 hodin byla u jednoho hlaváče v trávicím traktu kromě druhé potravy přítomna také natrávená tekutina, která neobsahovala žádné rozpoznatelné struktury testované potravy. Při posledním odběru po 24 hodinách byl trávicí trakt veškerých hlaváčů opět bez testované potravy.

Pro konspecifickou úpravu byla vypočtena rychlost evakuace trávicího traktu  $0,1092 \pm 0,0132 \text{ g} \times \text{g}^{-1} \text{ ryby} \times \text{h}^{-1}$ . Obdobně jako v heterospecifické úpravě došlo k nejvýraznějšímu snížení relativního obsahu střeva mezi časovým bodem 3 ( $0,0102 \pm 0,0011 \text{ g} \times \text{g}^{-1}$ ) a 5 hodin ( $0,0042 \pm 0,0056 \text{ g} \times \text{g}^{-1}$ ) od začátku pokusu. Trávicí trakty bez testované potravy byly zjištěny u všech jedinců hlaváčů po 9 a 24 hodinách od počátku experimentu. Při odběru po 16 hodinách trvání experimentu se v trávicím traktu jednoho hlaváče, stejně jako u heterospecifické varianty, nacházela spolu s druhou (netestovanou, kontrolní) potravou natrávená tekutina bez identifikovatelných částic testované potravy.



## 6. Diskuze

Na základě poznatků z odborné literatury jsme předpokládali, že rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého se snižuje v důsledku přítomnosti pachu troficky výše postaveného predátora úhoře říčního a že úroveň snížení rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého se liší v závislosti na přítomnosti alarmových feromonů. Získané výsledky budou srovnávány s dostupnou literaturou a faktory, které v těchto studiích umocnily vliv chemických signálů (množství kairomonů, vizuální kontakt) s cílem odhadnout, proč u našeho experimentu nedošlo k žádné reakci.

Hlaváč černoústý představuje modelový druh pro studium rybích invazí sladkovodních ekosystémů nejen Evropy, ale i Severní Ameriky v evropské říční síti (Kornis a kol., 2012). Jakožto introdukovaný, rychle se šířící, druh působí negativně na stávající ekosystém v mnoha pohledech (Charlebois a kol., 1997; Jude a kol., 1992; Chant, 2002; Raby a kol., 2010; Kornis a kol., 2012; Nurkse a kol., 2016). Obdobně jako ostatní introdukované druhy se i hlaváč stává na nových územích kořistí pro výše troficky postavené predátory (Somers a kol., 2003; Barber a kol., 2008; Mikl a kol., 2017; Všetičková a kol., 2018; Puntilla-Dodd a kol., 2019), jakými jsou například okoun říční, okoun žlutý *Perca flavescens* (Mitchill, 1814), candát kanadský *Sander canadensis* (Griffith a Smith, 1834) (Reyjol a kol., 2010), mník jednovousý nebo sumec (Mikl a kol., 2017; Všetičková a kol., 2018). V současné době dochází u některých invazních druhů k ovlivnění původními predátory do takové míry, že se eliminuje jejich negativní dopad (Tollrian a Harvell, 1999; García a Protogino, 2005; Lass a kol., 2005; Santos a kol., 2009; Hettyey, a kol. 2015). Přestože takovéto ovlivnění populací hlaváče černoústého v evropských řekách zatím není známo, mohla by přímá predace spolu s chemickými signály predátorů vést k částečné redukci negativního dopadu invazních hlaváčů černoústých.

Vzhledem k tomu, že u jedinců hlaváče černoústého využitých v rámci předložené DP pro heterospecifickou variantu nedošlo k žádné změně v rychlosti evakuace trávicího traktu, můžeme se domnívat, že hlaváč černoústý patří do skupiny ryb, jako je například okoun říční (Kristensen a Closs, 2004) nebo galaxie skrvnitá vystavená pachu nepůvodního predátora (McLean a kol., 2007), které se potřebují naučit rozpoznávat pach predátora, jinak se u nich neprojevuje žádné antipredační chování. Konspecifická úprava, kromě kairomonů vylučovaných vyššími predátory (úhoři), obsahovala také alarmové

feromony, které byly do vody přidávány ve vytvořeném extraktu. Zároveň se tyto feromony mohly dostat do vody během napadení a následného pozření potravy (hlaváče černoústého) vyšším predátorem (úhořem říčním) v chovné nádrži. Právě tyto alarmové feromony jsou pro potravní druhy ryb jednoznačnou informací o tom, že se v jejich okolí nachází jejich predátor (Wisenden, 2003). Reakce na konspecifické alarmové feromony je dokumentována v mnoha laboratorních experimentech snížením pohybové aktivity. Druhy, u kterých byla tato reakce pozorována, jsou například blatňák větší *Umbra limi* (Kirtland, 1841) (Wisenden a kol., 2008), siven americký *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1815), pstruh obecný *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758), pstruh duhový (Mirza a Chivers, 2001), tlamoun nilský *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Sanches a kol., 2015) ale také střevličky východní *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) na lokalitách původního výskytu (Asaeda a Manatunge, 2007). S přihlédnutím k získaným výsledkům v rámci předložené DP, lze říct, že u hlaváčů černoústých nedošlo při vystavení konspecifickým alarmovým feromonům k žádné změně rychlosti evakuace. Tuto netečnost vůči konspecifickým alarmovým feromonům nemůžeme považovat za vlastnost všech hlaváčovitých ryb, jelikož u invazního hlaváče říčního *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) se projevila snížená aktivita při aplikaci konspecifického výtažku z kůže (Kłosiński a kol., 2022). Odlišnost v reakci blízkce příbuzných druhů hlaváčů na přítomnost konspecifických alarmových feromonů ve vodě může být také způsobena odlišným designem pokusu. Kłosiński a kol. (2022) dávkovali výtažek z kůže hlaváčů nepřetržitě, zatímco v našem experimentu byl výtažek aplikován jednou za 4 hodiny. Tento časový interval by však měl být dostatečný, protože byl zvolen na základě studie Hazletta (1999), který uvádí vyprchání alarmových feromonů z vody až po 6 hodinách. Nicméně pokud by například vzduchováním docházelo k rychlejší degradaci alarmových feromonů v okolním médiu (vodě), pak by bylo možné, že jich ve vodě nebyl dostatek, a proto je hlaváč nebyl schopný ve vodě detekovat či nevyvolaly odpovídající reakci. Nicméně je potřeba si uvědomit, že i kdyby k degradaci alarmových feromonů původem z výtažku kůže došlo, tak stále musely být ve vodě přítomny alarmové feromony vylučované z vystrašené kořisti (hlaváčů), která byla přítomna v nádrži s vyššími predátory (úhoři).

Kromě reakce na konspecifické alarmové feromony původem z kořisti dochází ke změně potravního chování také při detekci pachu predátora (kairomonů). Dochází tak ke

snížení aktivity a/nebo prodloužení času stráveného v úkrytu, jak bylo např. popsáno u plůdku štiky obecné (Lehtiniemi, 2005), okouna říčního, ježdíka obecného (Ylönen a kol., 2007), lososa čavyčy (Walbaum, 1792) nebo sivena amerického (Olson a kol., 2012). Výše uvedené druhy reagovaly na pach svého přirozeného predátora, který se s nimi vyskytuje sympatricky. Proto bychom mohli vysvětlovat netečnost hlaváče vůči pachu úhořů v našem pokusu tím, že se v invadovaných evropských řekách společně vyskytují až v průběhu posledních desítek let, a hlaváč tak patrně ještě neumí tento pach detekovat. Toto vysvětlení se však nezdá pravděpodobné, jelikož se úhoř říční vyskytuje v domovině hlaváče černoústého (dolní úseky řek v úmoří Černého moře) také (Apostolou a kol., 2013). Záznamy o predaci hlaváče černoústého úhořem říčním v Ponto-Kaspické oblasti však nejsou v literatuře doposud neexistují, ale například v řece Rýn je tato predace již doložena (Emde a kol., 2014). Proto lze předpokládat, že hlaváč černoústý by měl být schopen pach úhoře rozpoznat a upravit své chování tak, aby došlo ke snížení rizika predace. Nicméně výsledky DP toto tvrzení nepotvrzují.

Důležitým aspektem designu našeho experimentu je skutečnost, že hlaváči záměrně neměli možnost vizuálního kontaktu s predátorem a jejich antipredační reakce tak byly založené pouze na chemickém stimulu. Na základě získaných výsledků lze usuzovat, že vizuální kontakt by mohl tak mít zcela zásadní vliv na rychlost gastrické evakuace u hlaváče černoústého. Kombinace vizuálního stimulu a pachu predátora je pro antipredační reakci důležitá např. pro sapínovce temného *Pseudochromis fuscus* (Müller a Troschel, 1849) (del Mar Palacios a kol., 2016), chňapala klenutého *Lutjanus gibbus* (Forsskål, 1775), kanice modrohnědého *Cephalopholis cyanostigma* (Valenciennes, 1828) (del Mar Palacios a McCormick, 2021), koljušky tříostné (Lehtiniemi, 2005). Samotný vizuální stimul jako spouštěč antipredační reakce je klíčový u hlaváče žlutavého (Utne-Palm (2001), ale také např. u candátka studánkového *Etheostoma fonticola* (Jordan a Gilbert, 1886) (Swanbrow Becker a Gabor, 2012) nebo dánia pruhovaného *Danio rerio* (Hamilton, 1822) (Oliveira a kol., 2017). Dánio pruhované reaguje na vizuální kontakt s predátorem do takové míry, že své chování změní celé hejno a tím varuje ostatní jedince svého druhu (Oliveira a kol., 2017). V souladu s těmito poznatky tak není vhodné zanedbávat u hlaváče černoústého vizuální kontakt s predátorem, který by tak mohl být u hlaváče černoústého klíčový podnět pro spuštění antipredační reakce.

V souhrnu lze říci, že výsledky našeho laboratorního experimentu nepotvrdily, že by hlaváč černoústý byl negativně ovlivňován přítomností výše troficky postaveného predátora dekovaného na základě chemických signálů (kairomonů). Zároveň jsme neprokázali, že by hlaváč černoústý v přítomnosti konspecifických alarmových feromonů změnil (snížil) rychlost evakuace trávicího traktu, ačkoliv Kristensen a Closs (2004), McCormick a Larson (2007), McCormick a Manassa (2008), del Mar Palacios a kol. (2016) či del Mar Palacios a McCormick (2021) popisují u potravních organismů vystavených chemickému působení troficky vyššího predátora snížení příjmu potravy. S přihlédnutím k výše uvedeným studiím, které dokumentují řadu potravních akvatických druhů reagujících na kairomony, nebo alespoň konspecifické alarmové feromony, se současnou možností opticky vnímat predátora, lze usuzovat, že vizuální kontakt kořisti s predátorem je v případě hlaváče černoústého jako níže postaveného predátora (potravy pro výše postaveného predátora) naprosto klíčový. Další možností je také to, že hlaváč černoústý se pachem svého predátora musí individuálně naučit či že se svého predátora vůbec nebojí. Poslední možnost podporují nejen naše terénní zjištění, kdy se hlaváč během odlovů elektrickým proudem nebojí a jedinci probuzení z elektronarkózy pokračují dále se sběrem potravy hned za lovnou partou a doráží na jejich paty, ale především velká úspěšnost hlaváče černoústého vytvořit životaschopné, invazně se chovající populace na všech lokalitách, kam byl vlivem člověka zavlečen.

Pro potvrzení našich laboratorních výsledků nebo naopak pro potvrzení důležitosti vizuálního kontaktu s predátorem pro spuštění antipredační reakce u hlaváče černoústého je však nezbytné se věnovat další experimentální činnosti a následně provázat všechna laboratorně získaná data s terénním pozorováním. Pokud by se po následném zkoumání potvrdily námi v rámci předložené DP získané výsledky, tak by se tato netečnost hlaváče černoústého vůči kairomonům a konspecifickým alarmovým feromonům jevila jako další výhoda při kolonizaci nových území. Zároveň získané výsledky naznačují, že eliminace negativního vlivu invazního hlaváče černoústého pomocí nepřímého vlivu výše troficky postavených predátorů (chemické signály) nebude efektivní.

## 7. Závěr

- Hlaváč černoústý má velice rychlé trávení, kdy u všech zkoumaných úprav (kontrolní, heterospecifická, konspecifická) byla potrava zcela strávena (gastrická evakuace byla dokončena) do 9 hodin od počátku experimentu.
- Výsledky experimentu nepotvrdily, že by došlo ke změně (snížení) rychlosti evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého v důsledku přítomnosti pachu troficky výše postaveného predátora.
- Rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého se nelišila v závislosti na přítomnosti alarmových signálů a potravě, kterou výše postavený predátor přijímal.
- Na základě získaných výsledků se lze domnívat, že chemické pachy vylučované výše postaveným predátorem nemají vliv na rychlost evakuace potravy hlaváčem černoústým.

## 8. Seznam literary

- Adolfson, P., Bardal, H., Aune, S., 2020. Fighting an invasive fish parasite in subarctic Norwegian rivers – The end of a long story? *Management of Biological Invasions* 12.
- Andersen, N.G., 1998. The effect of meal size on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology* 52, 743–755.
- Apostolou, A.I., Velkov, B.K., Vassilev, M.V., 2013. The European Eel *Anguilla anguilla* (Pisces, Anguillidae). Native or Alien in the Black Sea? *Ecologia Balkanica*, 5, 5-8.
- Asaeda, T., Manatunge, J., 2007. Physiological responses of topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, to predator cues and variation of current velocity. *Aquatic Ecology* 41, 111-118.
- Azour, F., van Deurs, M., Behrens, J., Carl, H., Hüsey, K., Greisen, K., Ebert, R., Møller, P.R., 2015. Invasion rate and population characteristics of the round goby *Neogobius melanostomus*: effects of density and invasion history. *Aquatic Biology* 24, 41–52.
- Bagge, O., 1977. Meal size and digestion in cod (*Gadus morhua L.*) and sea scorpion (*Myoxocephalus scorpius L.*). *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri – og Havundersøgelser* 7, 437–446.
- Balshine, S., Verma, A., Chant, V., Theysmeyer, T., 2005. Competitive Interactions between Round Gobies and Logperch. *Journal of Great Lakes Research* 31, 68–77.
- Barber, N.A., Marquis, R.J., Tori, W.P., 2008. Invasive prey impacts the abundance and distribution of native predators. *Ecology* 89, 2678–2683.
- Barbier, E.B., 2001. A note on the economics of biological invasions. *Ecological Economics* 39, 197-202.
- Barton, D.R., Johnson, R.A., Campbell, L., Petruniak, J., Patterson, M., 2005. Effects of Round Gobies (*Neogobius melanostomus*) on Dreissenid Mussels and Other Invertebrates in Eastern Lake Erie, 2002–2004. *Journal of Great Lakes Research* 31, 252–261.
- Baum, J.K., Worm, B., 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of animal ecology* 78, 699-714.
- Beamish, F.W.H., 1972. Ration size and digestion in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. *Canadian Journal of Zoology* 50, 153-164.
- Beck, K.G., Zimmerman, K., Schardt, J.D., Stone, J., Lukens, R.R., Reichard, S., Randall, J., Cangelosi, A.A., Cooper, D., Johnson, J.P., 2008. Invasive species defined in a policy context: Recommendations from the federal invasive species advisory committee. *Invasive Plant Science and Management* 1, 414-421.

- Berejikian, B.A., Tezak, E.P., LaRae, A.L., 2003. Innate and enhanced predator recognition in hatchery-reared chinook salmon. *Environmental Biology of Fishes* 67, 241-251.
- Berger, K.M., Gese, E.M., Berger, J., 2008. Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes, and pronghorn. *Ecology* 89, 818–828.
- Björklund, M., Almqvist, G., 2010. Rapid spatial genetic differentiation in an invasive species, the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Biological Invasions* 12, 2609–2618.
- Blackburn, T.M., Cassey, P., Duncan, R.P., 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* 305, 1955–1958.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson J.R.U., Richardson, D.M., 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 333-339.
- Blanchet, S., Loot, G., Bernatchez, L., Dodson, J.J., 2008. The interaction of interspecific competition and environmental variability on the diel activity of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65, 1545–1553.
- Bromley, P.J., 1988. Gastric digestion and evacuation in whiting, *Merlangius merlangus* (L.). *Journal of Fish Biology* 33, 331–338.
- Bromley, P.J., 1991. Gastric evacuation in cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Marine Science Symposium* 193, 93–98.
- Bromley, P.J., 1994. The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4, 36-66.
- Brown, G.E., 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish and Fisheries* 4, 227-234.
- Brown, G.E., Rive, A.C., Ferrari M.C.O., Chivers, D.P., 2006. The dynamic nature of antipredator behavior: prey fish integrate threat-sensitive antipredator responses within background levels of predation risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 9-16.
- Bryllová, V. Rychlost evakuace trávicího traktu hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) v závislosti na dostupnosti a typu potravy. České Budějovice, 2020. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita, Fakulta rybářství a ochrany vod. Vedoucí práce Ing. Pavel Franta.
- Burns, J.G., Di Nardo, P., Rodd, F.H., 2009. The role of predation in variation in body shape in guppies *Poecilia reticulata*: a comparison of field and common garden phenotypes. *Journal of Fish Biology* 75, 1144–1157.

- Buřič, M., Bláha, M., Kouba, 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.
- Carpenter, S.R., Fisher, S.G., Grimm, N.B., Kitchell, J.F., 1992. Global Change and Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 119-139.
- Clavero, M., García-Berthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 110.
- Creel, S., Christianson, D., 2008. Relationships between direct predation and risk effects.. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 194-201.
- Cross, E.E., Rawding, R.S., 2009. Acute thermal tolerance in the round goby, *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Thermal Biology* 34, 85–92.
- Colautti, R.I., Hugh, J., MacIsaac, A., 2004. Neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and distributions. A journal of conservation biogeography* 10, 135-141.
- Crooks, K.R., Soule, M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400, 563–566.
- Crosby, A.W., 1986. *Ecological imperialism: The biological expansion of Europe, 900–1900.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Cross, E.E., Rawding, R.S., 2009. Acute thermal tolerance in the round goby, *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Thermal Biology* 34, 85–92.
- Czugała, A., Wozniczka, A., 2010. The River Odra estuary – another Baltic Sea area colonized by the round goby *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811. *Aquatic Invasions* 5, 61–65.
- Dalesman, S., Rundle, S.D., Cotton, P.A., 2007. Predator regime influence innate anti-predator behaviour in the freshwater gastropod *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology* 52, 2134-2140.
- Del Mar Palacios, M., McCormick, M.I., 2021. Positive indirect effects of top-predators on the behaviour and survival of juvenile fishes. *Oikos* 130, 219–230.
- Del Mar Palacios, M., Warren, D.T., McCormick, M.I., 2016. Sensory cues of a top-predator indirectly control a reef fish mesopredator. *Oikos* 125, 201–209.
- Dietrich, J.P., Morrison, B.J., Hoyle, J.A., 2006. Alternative ecological pathways in the eastern Lake Ontario food web—round goby in the diet of lake trout. *Journal of Great Lakes Research* 32, 395-400.



- Dos Santos, J., Jobling, M., 1991. Factors affecting gastric evacuation in cod, *Gadus morhua* L., fed single-meals of natural prey. *Journal of Fish Biology* 38, 697-713.
- Dunbrack R., Giguere L.A., St-Pierre, J., 2009. A comparison of gut evacuation models for larval mackerel (*Scomber scombrus*) using serial photography, *Journal of Fish Biology* 74, 906-920.
- Elliott, J.M., Persson, L., 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* 47, 977-993.
- Ellis, S., MacIsaac, H.J., 2009. Salinity tolerance of Great Lakes invaders. *Freshwater Biology* 54, 77–89.
- Emde, S., Rueckert, S., Kochmann, J., Knopf, K., Sures, B., Klimpel, S., 2014. Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts-a "Trojan horse" strategy? *Parasites & vectors* 7, 1-5.
- Eros, T., Sevcik, S., Toth, B., 2005. Abundance and night-time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 350–357.
- Ferrari, M.C.O., Chivers, D.P., 2008. Cultural learning of predator in recognition in mixed-species assemblages of frogs: the effect of tutor-to-observer ratio. *Animal Behaviour* 75, 1921-1925.
- Ferrari, M.C.O., Rive, A.C., MacNaughton, C.J., Brown, G.E., Chivers, D.P., 2008. Fixed vs. Random temporal predictability of predation risk: an extension of the risk allocation hypothesis. *Ethology* 114, 238-244.
- Ferrari, M.C.O., Wisenden, B.D., Chivers, D.P., 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 88, 698–724.
- Fisk, D.F., Latta, L.C., Knapp, R.A., Pfrender, M.E., 2007. Rapid evolution in response to introduced predators I: rates and patterns of morphological and life-history trait divergence, *BMC Evolutionary Biology* 7, 22.
- Fitzsimons, J., Williston, B., Williston, G., Bravener, G., Jonas, J.L., Claramunt, R.M., Marsden, J.E., Ellrott, B.J., 2006. Laboratory Estimates of Salmonine Egg Predation by Round Gobies (*Neogobius melanostomus*), Sculpins (*Cottus cognatus* and *C. bairdi*), and Crayfish (*Orconectes propinquus*). *Journal Great Lakes Research* 32, 227–241.

- Foam, P.E., Mirza R.S., Chivers, D.P., Brown, G.E., 2005. Juvenil convict cichlids (*Archocentrus nigrofasciatus*) allocate foraging and antipredator behaviour in response to temporal variation in predation risk. *Behaviour*, 142, 129-144.
- Fraker, M., 2009. The effect of prior experince on a prey's current perceived risk. *Oecologia* 158, 765-774.
- Fuller, P.L., Nico, L.G., Williams, J.D., 1999. Nonindigenous fishes introduced into inland waters of the United States. US Geological Survey, Bethesda, US.
- García, M.L., Protogino, L.C., 2005. Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 34-38.
- Gebauer, R., Divíšek, J., Buřič, M., Večeřa, M., Kouba, A., Drozd, B., 2018. Distribution of alien animal species richness in the Czech Republic. *Ecology and evolution* 8, 4455-4464.
- Godard, R.D., Bowers, B.B., Wannamaker, C., 1998. Responses of golden shiner minnows to chemical cues from snake predator. *Behaviour* 135, 1213-1228.
- Grabowska, J., Zięba, G., Przybylski, M., Smith, C., 2019. The role of intraspecific competition in the dispersal of an invasive fish. *Freshwater Biology* 64, 933-941.
- Hallfredsson E.H., Pedersen T., Praebel K., 2007. Estimation of digestion rates for herring *Clupea harengus* L. feeding on fish larvae, *Journal of Fish Biology* 70, 638–643.
- Havel, J.E., Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M., 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* 750, 147–170.
- Hawkins, L.A., Magurran, A.E., Armstrong, J.D., 2004. Innate predator recognition in newly-hatched Atlantic salmon. *Behaviour* 141, 1249-1262.
- Hayden, T.A., Miner, J.G., 2009. Rapid dispersal and establishment of a benthic PontoCaspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby. *Biological Invasions* 11, 1767–1776.
- Hazlett, B.A. 1999. Responses to multiple chemical cues by the crayfish *Orconectes virilis*. *Behaviour* 136, 161–177.
- Hazlett, B.A., 2003. The effect of starvation on crayfish responses to alarm odor. *Ethology* 107, 587-592.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., Worm, B., 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 202–210.

- Hettyey, A., Tóth, Z., Thonhauser, K.E., Frommen, J.G., Penn, D.J., Van Buskirk, J., 2015. The relative importance of prey-borne and predator-borne chemical cues for inducible antipredator responses in tadpoles. *Oecologia* 179, 699–710.
- Hoffman, G.L., Schubert, G., 1984. Some parasites of exotic fishes. John Hopkins University Press, Baltimore, MD, 233-261.
- Hoffmann, B.D., Broadhurst, L.M., 2016. "The economic cost of managing invasive species in Australia." *NeoBiota* 31, 5-10.
- Hulme, P.E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., Vilà, M., 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45, 403–414.
- Chant, V., 2002. Reproductive ecology and potential impacts of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in Hamilton Harbour. B.Sc. thesis. McMaster University, Hamilton, ON, Canada.
- Charlebois, P.M., Marsden, J.E., Goettel, R.G., Wolfe, R.K., Jude, D.J., 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, Champaign.
- Chivers, D.P., Puttlitz, M.H., Blaustein, A.R., 2000. Chemical alarm signaling by reticulate sculpins, *Cottus perplexus*. *Environmental Biology of Fishes* 57, 347-352.
- Chotkowski, M.A., Marsden, J.E., 1999. Round Goby and Mottled Sculpin Predation on Lake Trout Eggs and Fry: Field Predictions from Laboratory Experiments.. *Journal Great Lakes Research* 25, 26–35.
- Janáč, M., Jurajdová, Z., Roche, K., Šlapanský, L., Jurajda, P., 2019. An isolated round goby population in the upper Elbe: population characteristics and short-term impacts on the native fish assemblage. *Aquatic Invasions* 14, 738–757.
- Janáč, M., Šlapanský, L., Valová, Z., 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, 430–438.
- Jobling, M., 1987. Influences of food particle size and dietary energy content on patterns of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. *Journal of Fish Biology* 30,299-314.

- Johnson, C.N., Isaac, J.L., Fisher, D.O., 2007. Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 341–346.
- Jones, R., 1974. The rate of elimination of food from the stomachs of haddock, *Malanogrammus aeglefinus*, cod, *Gadus morhua*, and whiting, *Merlangius merlangus*. *Journal du Conseil* 35, 225-243.
- Jude, D.J., DeBoe, S.F., 1996. Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 136–141.
- Jude, D.J., Janssen, J., Crawford, G., 1995. Ecology, distribution, and impact of the newly introduced round and tubenose gobies on the biota of the St. Clair and Detroit Rivers. The Netherlands, S. P. B. Academic Publishing, 447–460.
- Jude, D.J., Reider, R.H., Smith, G.R., 1992. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 416-421.
- Jurajda, P., 2018. Hlaváči v našich vodách. *Živa* 5, 269.
- Jůza, T., Blabolil, P., Baran, R., Bartoň, D., Čech, M., Draštík, V., Peterka, J., 2018. Collapse of the native ruffe (*Gymnocephalus cernua*) population in the Biesbosch lakes (the Netherlands) owing to round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion. *Biological Invasions* 20, 1523-1535.
- Keller, R.P., Drake, J.M., Drew, M., Lodge, D.M., 2011, a. Linking environmental conditions and ship movements to estimate invasive species transport across the global shipping network. *Diversity and Distribution* 17, 93–102.
- Keller, R.P., Geist, J., Jeschke, J.M., 2011, b. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe* 23, 23.
- Kessel, N.V., Dorenbosch, M., Boer, M.D., Leuven, R.S.E.W., Velde, G.V.D., 2011. Competition for shelter between four invasive gobiids and two native benthic fish species. *Current Zoology* 57, 844-851.
- King, C.M., 1990. *The handbook of New Zealand mammals*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Kitchell, J.F., Schindler, D.E., Ogutu-Ohwayo, R., Reinhalt, P.N., 1997. The Nile perch in Lake Victoria: interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications* 7, 653–664.
- Kitchell, J.F., Windell, J.T., 1968. Rate of gastric digestion in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Transactions of the American Fisheries Society* 97, 489-492.

- Kłosiński, P., Kobak, J., Augustyniak, M., 2022. Behavioural responses to con – and heterospecific alarm cues by an alien and a coexisting native fish. *Hydrobiologia* 849, 985–1000.
- Koehn, J.D., 2004. Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater Biology* 49, 882–894.
- 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. *Journal of Fish Biology* 80, 235–285.
- Kornis, M.S., 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, 553-562.
- Kovtun, I.F., 1978. On the fecundity of the round goby, *Gobius melanostomus*, from the Sea of Azov. *Journal of Ichthyology* 17, 566–573.
- Kristensen, E.A., Closs, G.P., 2004. Anti-predator response of native and experienced common bully to chemical alarm cues. *Journal of Fish Biology* 64, 643-652.
- Kuchta, R., Choudhury, A, Scholz, T., 2018. Asian Fish Tapeworm: The Most Successful Invasive Parasite in Freshwaters.. *Trends in Parasitology* 34, 511-523.
- Kusch, R.C., Mirza, R.S., Chivers, D.P., 2004. Making sense of predator scents: investigating the sophistication of predator assessment abilities of fathead minnows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55, 551-555.
- Lass, S., Vos, M., Wolinska, J., Spaak, P., 2005. Hatching with the enemy: *Daphnia* diapausing eggs hatch in the presence of fish kairomones. *Chemoecology* 15, 7-12.
- L'avrinčíková, M., Kováč, V., Katina, S., 2005. Ontogenetic variability in external morphology of round goby *Neogobius melanostomus* from Middle Danube, Slovakia. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 328–334.
- Lawrence, B.J., Smith, R.J.F., 1989. Behavioural response of solitary fathead minnows *Pimephales promelas* to alarm substance. *Journal of Chemical Ecology* 15, 209-219.
- Lederer, A.M., Janssen, J., Reed, T., Wolf, A., 2008. Impacts of the introduced round goby (*Apollonia melanostoma*) on dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and on macroinvertebrate community between 2003 and 2006 in the littoral zone of Green Bay, Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 34, 690-697.

- Lederer, A., Massart, J., Janssen, J., 2006. Impact of round gobies (*Neogobius melanostomus*) on dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) and the associated macroinvertebrate community across an invasion front. *Journal of Great Lakes Research* 32, 1-10.
- Leduc, A.O.H.C., Roh, E., Harvey, M.C., Brown G.E., 2006. Impaired detection of chemical alarm cues by juvenil wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a weakly acidic environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic. Sciences* 63, 2356-2363.
- Lee, V.A., Johnson, T.B., 2005. Development of a bioenergetics model for the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* 31, 125–134.
- Lehtiniemi, M., 2005. Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. *Journal of Fish Biology* 66, 1285–1299.
- Lima, S.L, 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48, 25-34.
- Lima, S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68, 619-640.
- Lodge, D.M., 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 133-137.
- Lodge, D.M., Shrader-Frechette, K., 2003. Nonindigenous species: Ecological explanation, environmental ethics, and public policy. *Conservation Biology* 17, 31–37.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804–808.
- Lusk S., Vetešník L., Halačka K., Lusková V., Pekářík L., Tomeček J., 2008. První záznam o průniku hlaváče černoústého *Neogobius (Apollonia) melanostomus* do oblasti soutoku Moravy a Dyje (Česká republika). *Biodiverzita ichtyofauny ČR* 7, 114-118.
- Marchetti, M.P., 1999. An experimental study of competition between the native Sacramento perch (*Archoplites interruptus*) and introduced bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Biological Invasions* 1, 55–65.
- Mathis, A., Chivers, D.P., Smith, R.J.F., 1996. Cultural transmission of predator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning. *Animal Behaviour* 51, 185-201.

- Matsuzaki, S.S., Usio, N., Takamura, N., Washitani, I., 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia* 158, 673–686.
- May, R., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press.
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B., Ulanowicz, R.E., 2005. The dynamics of spatially coupled food webs *Ecology Letters* 8, 513-523.
- McCormick, M.I., Larson, J.K., 2007. Field verification of the use of chemical alarm cues in a coral reef fish. *Coral Reefs* 26, 571–576.
- McCormick, M.I., Larson, J.K., 2008. Effect of hunger on the response to, and the production of, chemical alarm cues in a coral reef fish. *Animal Behaviour* 75, 1973-1980.
- McCormick, M.I., Manassa, R., 2008. Predation risk assessment by olfactory and visual cues in a coral reef fish. *Coral Reefs* 27, 105–113.
- McLean, F., Barbee, N.C., Swearer, S.E., 2007. Avoidance of native versus non-native predator odours by migrating whitebait and juveniles of the common galaxiid *Galaxias maculatus* *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 41, 175-184.
- Mehner, T., Thiel, R., 1999. A review of predation impact by 0+ fish on zooplankton in fresh and brackish waters of the temperate northern hemisphere. *Environmental Biology of Fishes*, 56, 169–181.
- Mikl, L., Adámek, Z., Všeticková, L., Janáč, M., Roche, K., Šlapanský, L., Jurajda, P., 2017. Response of benthic macroinvertebrate assemblages to round (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) and tubenose (*Proterorhinus semilunaris*, Heckel 1837) goby predation pressure. *Hydrobiologia* 785, 219-232.
- Miller, P.J., 1984. *The tokology of gobioid fishes. Fish reproduction strategies and tactics*. Academic Press, London, 119-153.
- Miller, P.J., 1986. Gobiidae. In Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielson, J., Tortonese, E. *Fishes of the Northeastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris. 1019–1085.
- Miller, R.R., Williams, J.D., Williams, E.J., 1989. Extinctions of North American fishes during the past century. *Fisheries* 4,22-38.
- Mirza, R.S., Chivers, D.P., 2001. Are chemical alarm cues conserved within salmonid fishes? *Journal of Chemical Ecology* 27, 1641-1655.

- Mirza, R.S., Mathis, A., Chivers, D.P., 2006. Does temporal variation in predation risk influence the intensity of antipredator responses? A test of the risk allocation hypothesis. *Ethology* 112, 44-51.
- Molnar, K., 1977. On the synonyms of *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934. *Parasitology Hung* 10, 61-62.
- Molnar, G., Tolg, I., 1962. Relation between water temperature and gastric digestion of largemouth bass (*Micropterus salmoides* L.). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 19, 1005-1012.
- Molnar, G., Tammasey, E., Tolg, I., 1967. The gastric digestion of living, predatory fish. In *The biological basis of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 135-149.
- Moskal'kova, K.I., 1996. Ecological and morphophysiological prerequisites to range extension in the round goby *Neogobius melanostomus* under conditions of anthropogenic pollution. *Journal of Ichthyology* 36, 584–590.
- Mutethya, E., Yongo, E., 2021. A comprehensive review of invasion and ecological impacts of introduced common carp (*Cyprinus carpio*) in Lake Naivasha, Kenya. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 26, 4.
- Myers, R.A., Worm, B., 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280–283.
- Neutel, A.M., Heesterbeek, J.A.P., de Ruiter, P.C., 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296, 1120-1123.
- Nunes, A.L., Tricarico, E., Panov, V. E., Cardoso, A. C., Katsanevakis, S., 2015. Pathways and gateways of freshwater invasions in Europe. *Aquatic invasions* 10, 359–370.
- Nurkse, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H., Ojaveer, H., 2016. A successful non-native predator, round goby, in the Baltic Sea: generalist feeding strategy, diverse diet and high prey consumption. *Hydrobiologia* 777, 271–281.
- Ogutu-Ohwayo, R., 1990. The decline of native fishes of Lake Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of the introduced species, other environmental characteristics on amphibian distribution and abundance in mountain lakes of northern Spain. *Animal Conservation* 9, 171–178.
- Ojaveer, H., 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* is colonizing the NE Baltic Sea. *Aquatic Invasions* 1, 44–45.



- Oliveira, T.A., Idalencio, R., Kalichak, F., dos Santos Rosa, J.G., Koakoski, G., de Abreu, M.S., Giacomini, A.C.V., Gusso, D., Rosemberg, D.B., Barreto, R.E., Barcellos, L.J.G., 2017. Stress responses to conspecific visual cues of predation risk in zebrafish. *Peer Journal* 5, 3739.
- Olson, J.A., Olson, J.M., Walsh, R.E., Wisenden, B.D., 2012. A method to train groups of predator-naive fish to recognize and respond to predators when released into the natural environment. *North American Journal of Fisheries Management* 32, 77-81.
- Ormerod, S.J., Dobson, M., Hildrew, A.G., Townsend, C.E., 2010. Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 55, 1–4.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 483–488.
- Pergl, J., Sádlo, J., Petrušek, A., Laštůvka, Z., 2016. Black, Grey and Watch Lists of alien species in the Czech Republic based on environmental impacts and management strategy. *NeoBiota* 28, 1-37.
- Pellicice, F.M., Agostinho, A.A., 2009. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions* 11, 1789–1801.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D., 2000. Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States, *BioScience* 50, 53-65.
- Pípalová, I., 2006. A review of grass carp use for aquatic weed control and its impact on water bodies. *Journal of Aquatic Plant Management* 44, 1–12.
- Polačik, M., Janáč, M., Jurajda, P., Adámek, Z., Ondračková, M., Trichkova, T., Vassilev, M., 2009. Invasive gobies in the Danube: invasion success facilitated by availability and selection of superior food resources. *Ecology of Freshwater Fish* 18, 640–649.
- Polis, G.A., Holt, R.D., 1992. Intraguild predation – the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 151–154.
- Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J.T.A., Dunn, A.M., 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 385–390.
- Puntilla-Dodd, R., Loisa, O., Riipinen, K., Fowler, A.E., 2019. A taste for aliens: contribution of a novel prey item to native fishes' diet. *Biological Invasions* 21, 2907–2917.
- Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, P.M., 1995. On the terminology used in plant invasion studies. *Plant invasions – General aspects and special problems*, SPB, Amsterdam, 71-81.

- Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M., Kirscher, J., 2004. Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53, 131-143.
- Raby, G.D., Gutowsky, L.F.G., Fox, M.G., 2010. Diet composition and consumption rate in round goby (*Neogobius melanostomus*) in its expansion phase in the Trent River, Ontario. *Environmental Biology of Fishes* 89, 143–150.
- Ray, W.J., Corkum, L.D., 2001. Habitat and site affinity of the round goby. *Journal of Great Lakes Research* 27, 329–334.
- Reese, E.S., 1964. Ethology and marine zoology. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 2, 455–488.
- Reyjol, Y., Brodeur, P., Mailhot, Y., Mingelbier, M., Dumont, P., 2010. Do native predators feed on non-native prey? The case of round goby in a fluvial piscivorous fish assemblage. *Journal of Great Lakes Research* 36, 618–624.
- Ricciardi, A., MacIsaac, H.J., 2011. "Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems." Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton 1, 211-224.
- Ricciardi, A., Neves, R.J., Rasmussen, J.B., 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionidae) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology* 67, 613–619.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93–107.
- Richter, H., Luckstadt, C., Focken, U., Becker, K., 2003. Evacuation of pelleted feed and the suitability of titanium (IV) oxide as a feed marker for gut kinetics in Nile tilapia, *Journal of Fish Biology* 63, 1080-1099.
- Roberts, J., Chick, A., Oswald, L., Thompson, P., 1996. Effect of Carp, *Cyprinus carpio*, an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 46, 1171–1180.
- Rocha, L.A., Rocha, C.R., Baldwin, C.C., Weigt, L.A., McField, M., 2015. Invasive lionfish preying on critically endangered reef fish. *Coral Reefs* 34, 803–806.
- Roche, K., Janáč, M., Šlapanský, L., Mikl, L., Kopeček, L., 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.

- Ruggerone, G.T., 1989. Gastric evacuation rates and daily ration of piscivorous coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. *Journal of Fish Biology* 34, 451–463.
- Sadler, K., 1979. Effects of temperature on the growth and survival of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology*, 15, 499-507.
- Saglam, N.S., 1995. Feeding physiology on whittting (*Merlangius merlangus exinus*), Karadeniz Technical University, The graduate school of natural and applied sciences. Msc Thesis, Trabzon, 53.
- Sanches, F.H.C., Miyai, C.A., Pinho-Neto, C.F., Barreto, R.E., 2015. Stress responses to chemical alarm cues in Nile tilapia. *Physiology & Behavior* 149, 8-13.
- Sapota, M.R., Skóra, K.E., 2005. Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic). *Biological Invasions* 7, 157-164.
- Santos, A.F.G.N., Santos, L.N., García-Berthou, E., Hayashi, C., 2009. Could native predators help to control invasive fishes? Microcosm experiments with the Neotropical characid, *Brycon orbignyanus*. *Ecology of Freshwater Fish* 18, 491-499.
- Scheurer, J.A., Berejikian, B.A., Thrower, F.P., Ammann, E.R. Flagg, T.A., 2007. Innate predator recognition and fright response in related population of *Oncorhynchus mykiss* under different predation pressure. *Journal of Fish Biology* 70, 1057-1069.
- Simonovic, P., Paunovič, M., Popovič, S., 2001. Morphology, feeding, and reproduction of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas), in the Danube River basin, Yugoslavia. *Journal of Great Lakes Research* 27, 281–289.
- Skóra, K., Olenin, S., Gollasch, S., 1999. *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811). In Gollasch, S., Minchin, D., Rosenthal, H., Baight, M. Case Histories on Introduced Species: Their General Biology, Distribution, Range Expansion, and Impact, 69–73. Berlin, Logos-Verlag.
- Smirnov, A.I., 1986. Perciformes (Gobioidei), Scorpaeniformes, Pleuronectiformes, Lophiiformes. *Fauna Ukraini* 8, 7–183 (in Russian).
- Smith, R.J.F., 1992 Alarm signals in fishes. *Reviews in Freshwater Biology and Fisheries* 2, 33-63.
- Smith, J.J., Leduc, A.O.H.C., Brown, G.E., 2008. Chemically mediated learning in juvenile rainbow trout. Does predator odour pH influence intensity and retention of acquired predator recognition? *Journal of Fish Biology* 72, 1750-1760.
- Sokolov, L.I., Sokolova, E.L., Goloviatok, G.Y., 1989. New inhabitants of the River Moscow. *Priroda* 9, 80–81 (in Russian).

- Somers, C.M., Lozer, M.N., Kjoss, V.A., Quinn, J.S., 2003. The invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in the diet of nestling double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) in Hamilton Harbour, Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 29, 392-399.
- Soule', M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Sauvajot, R., Wright, J., Sorice, M., 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Biological Conservation* 2, 75-92.
- Steinhart, G.B., Marschall, E.A., Stein, R.A., 2004. Round goby predation on smallmouth bass offspring in nests during simulated catch-and-release angling. *Transactions of the American Fisheries Society* 133, 121-131.
- Swanbrow Becker, L.J., Gabor, C.R., 2012. Effects of Turbidity and Visual vs. Chemical Cues on Anti-Predator Response in the Endangered Fountain Darter (*Etheostoma fonticola*). *Ethology* 118, 994-1000.
- Sweka, J.A., Cox, M.K., Hartman, K.J., 2004. Gastric Evacuation Rates of Brook Trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 133, 204-210.
- Swenson, W.A., Smith, L.L., 1973. Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity and food conversion efficiency in walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30, 1327-1336.
- Šefrová, H., Laštůvka, Z., 2005. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 53, 151.
- Talbot, C., 1985. Laboratory methods in fish feeding and nutritional studies. *Fish energetics* 20, 25-27.
- Tollrian, R., Harvell, C.D., 1999. *The evolution of inducible defenses*. Princeton University press. Princeton.
- Tylianakis, M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J., 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143, 2270-2279.
- Utne-Palm, A.Ch., 2001. Response of naïve two-spotted gobies *Gobiusculus flavescens* to visual and chemical stimuli of their natural predator, cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series* 218, 267-274.
- Van Beek, G.C.W., 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions* 1, 42-43.
- Vanni, M.J., 2002. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 341-370.

- Verreycken, H., Breine, J.J., Snoeks, J., Belpaire, C., 2011. First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) in Belgium. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 41, 137–140.
- Vilcinskis, A., 2015. "Pathogens as biological weapons of invasive species." *PLoS Pathogens* 11.
- Vilhunen, S., Hirvonen, H., 2003. Innate antipredator responses of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55, 1-10.
- Všetičková, L., Mikl, L., Adámek, Z., Jurajda, P., 2018. Round goby (*Neogobius melanostomus*) in the food chain of two Czech rivers. *Workshop date* 28, 77.
- Wiegand, J., Kotterba, P., Hammer, C., Oesterwind, D., 2018. Predation of the round goby (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) on Atlantic herring eggs in the Western Baltic Sea. *Marine Biology Research*.
- Windell, J.T., 1966. Rate of digestion in the bluegill sunfish. *Invest. Indiana Lakes Streams* 7, 185-214.
- Wisenden, B.D., 2003. Chemically mediated strategies to counter predation. Sensory processing in aquatic environments. Springer, New York, NY, 236-251.
- Wisenden, B.D., Pollock, M.S., Tremaine, R.J., Webb, J.M., Wismer, M.E., Chivers, D.P., 2003. Synergistic interactions between chemical alarm cues and the presence of conspecific and heterospecific fish shoals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54, 485-490.
- Wisenden, B.D., Karst, J., Miller, J., Miller, S., Fuselier, L., 2008. Anti-predator behaviour in response to conspecific chemical alarm cues in an esociform fish, *Umbra limi* (Kirtland 1840). *Environmental Biology of Fishes* 82, 85–92.
- Witte, F., Goldschmidt, T., Goudswaard, P.C., Ligtoet, W., Van Oijen, M.J.P., Wanink, J.H., 1992. Species extinction and concomitant ecological changes in Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology* 42, 214–232.
- Ylönen, H., Kortet, R., Myntti, J., Vainikka, A., 2007. Predator odor recognition and antipredatory response in fish: does the prey know the predator diel rhythm? *Acta oecologica* 31, 1-7.
- Zhao, Z., Zhang, X., Zhao, F., Zhou, Z., Wang, J., Li, Z., 2021. Stress responses of the intestinal digestion, antioxidant status, microbiota and non-specific immunity in Songpu mirror carp (*Cyprinus carpio L.*) under starvation. *Fish and Shellfish Immunology*.

## 9. Abstrakt

### Vliv pachu predátora na rychlost evakuace trávícího traktu invazního hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*)

V průběhu posledních 30 let hlaváč černoústý (*Neogobius melanostomus*) kolonizoval značnou část evropského říčního systému a podobný trend lze pozorovat ve Velkých jezerech v Severní Americe. Souběžně se ovšem hlaváč černoústý na těchto lokalitách dostává pod silný predační tlak původních predátorů, který se ovšem jeví jako zanedbatelný pro destabilizaci jeho populací. Avšak kvantifikace nepřímého vlivu těchto predátorů na hlaváče černoústého stále chybí. Cílem předložené diplomové práce bylo odhalit vliv chemických signálů původního, troficky výše postaveného predátora (úhoře říčního – *Anguilla anguilla*) na rychlost evakuace trávícího traktu níže postaveného predátora – hlaváče černoústého. V rámci experimentu byli hlaváči testováni v prostředí: 1) bez chemických signálů (kontrolní skupina); 2) s chemickými signály původem od úhoře krmeného hlaváči s obohacením vody o alarmové feromony kůže hlaváčů (konspecifická úprava); 3) s chemickými signály původem od úhoře krmeného rousnicemi (heterospecifická úprava). Jednotlivé úpravy byly testovány na rychlost evakuace larev pakomárů v trávícím traktu hlaváčů. Rychlost evakuace trávícího traktu hlaváčů černoústých se v jednotlivých testovaných úpravách statisticky průkazně nelišila ( $P > 0,05$ ). Testovaná potrava byla u všech úprav evakuována do 9 hodin od počátku experimentu. Ze získaných výsledků vyplývá, že přítomnost chemických signálů od výše postaveného predátora (úhoře říčního), se současným výskytem či absencí alarmových feromonů původem z potravy (níže postaveného predátora), nemá vliv na rychlost evakuace trávícího traktu hlaváče černoústého, což se jeví jako další výhoda tohoto vysoce invazivního akvatického druhu při kolonizaci nových území.

**Klíčová slova:** hlaváč černoústý, kairomony, alarmové feromony, rychlost evakuace, biologické invaze

## 10. Abstract

### **Influence of Predator Odor on the Rate of Gastric Evacuation of the Invasive Round Goby (*Neogobius melanostomus*)**

Over the past 30 years, the round goby (*Neogobius melanostomus*) has colonized a significant portion of the European river system and a similar trend can be observed in the Great Lakes of North America. In parallel, however, the round goby is coming under strong predation pressure from native predators at these sites, but this appears to be negligible in destabilising its populations. However, quantification of the indirect impact of these predators on the round goby is still lacking. The aim of the present thesis was to reveal the influence of chemical signals of the original, trophically higher predator (European eel - *Anguilla anguilla*) on the rate of gastric evacuation of the lower predator – round goby. In the experiment, round goby was tested in the following treatments: 1) without chemical signals (control group); 2) with chemical signals originating from the European eel fed by the round goby with enrichment of the water with the conspecific alarm cues from the skin of the round goby (conspecific treatment); 3) with chemical signals originating from the European eel fed by the earthworms (heterospecific treatment). The different treatments were tested on the evacuation rate of the larvae of *Chironomus sp.* in the digestive tract of the round goby. The rate of gastric evacuation of the round goby was not statistically significantly different among the treatments tested ( $P > 0.05$ ). Tested food was evacuated in all treatments within 9 hours from the start of the experiment. The results obtained show that the presence of chemical signals from a higher predator (European eel), with the simultaneous presence or absence of conspecific alarm cues originating from the food (of the lower predator), does not affect the rate of gastric evacuation of the round goby, which appears to be an additional advantage of this highly invasive aquatic species when colonizing new territories.

**Keywords:** round goby, kairomones, alarm cues, evacuation rate, biological invasion