

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Šíře potravních specializací u potravního generalisty,  
modelový příklad okoun říční**

**Bakalářská práce**

**Viktorie Váchová**

Školitel: RNDr. Jiří Peterka, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Petr Blabolil, Ph.D.

České Budějovice 2022

Váchová, V., 2022: Šíře potravních specializací u potravního generalisty, modelový příklad okoun říční [The width of diet specializations in a trophic generalist, European perch as a model example. Bc. Thesis, in Czech] – 78 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Annotation**

This bachelor thesis deals with the evolution of individual trophic specialisation and explains, what kind of consequences it might have on the aquatic ecosystems. This thesis is primarily focused on foraging generalist and its range of diet is specifically studied on European perch (*Perca fluviatilis*) in lakes Milada and Most. The determination of the trophic spectrum was performed through data based on gut contents analyses.

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne 13. 4. 2022

.....

Viktorie Váchová

## **Poděkování**

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Jiřímu Peterkovi, Ph.D. za trpělivost a cenné rady, které mi během sepsání této práce poskytl. Zároveň bych ráda poděkovala i svému konzultantovi RNDr. Petru Blabolilovi, Ph.D. za jeho dodatečné rady. Dále bych chtěla poděkovat celému týmu FishEcU za možnost vyhodnotit jím sbíraná data a zároveň za skvělý kolektiv. V neposlední řadě patří velké poděkování mé rodině a blízkým přátelům, kteří mě během studia podpořili. Práce byla podpořena Akademií věd České republiky v rámci programu Strategie AV21 (projekt č. VP21 – Záchrana a obnova krajiny).

## Obsah

1	Úvod.....	1
2	Literární rešerše .....	2
2.1	Potravní specializace.....	2
2.1.1	Evoluce a diverzifikace druhů .....	2
2.1.2	Potravní nika .....	5
2.1.3	Potravní generalisté vs. specialisté .....	6
2.1.4	Specializace na individuální úrovni .....	7
2.1.5	Důsledky potravní specializace.....	9
2.2	Míra potravní specializace .....	10
2.2.1	Analýza stabilních izotopů a obsahu žaludku.....	10
2.3	Modelový příklad: okoun říční ( <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758) .....	12
2.3.1	Rozšíření a výskyt.....	12
2.3.2	Potrava a způsob získávání potravy.....	14
2.3.3	Ekologický význam .....	15
2.3.4	Potravní specializace na úrovni jedinců.....	16
2.3.5	Faktory ovlivňující výběr potravního zdroje .....	16
3	Hypotézy.....	20
4	Metodika .....	21
4.1	Studované lokality .....	21
4.1.1	Jezero Milada .....	21
4.1.2	Jezero Most .....	21
4.2	Sběr a zpracování dat .....	22
5	Výsledky .....	25
5.1	Složení potravy .....	25
5.1.1	Zooplankton .....	28
5.1.2	Makrobezobratlí.....	29
5.1.3	Ryby.....	31
5.2	Míra potravní specializace .....	35
6	Diskuze .....	39
7	Závěr .....	47
8	Seznam použité literatury .....	48
9	Přílohy.....	60

# 1 Úvod

Každý konzument je závislý na energii získané z potravy. Jedná se o základní proces, který je následně zodpovědný za rychlost vývoje konzumentů, jejich fitness, a hlavně jejich přežití (Juniper, 2019). Detailněji se vztah mezi jedincem či populací a potravou odráží v potravní níc jedince, populace či druhu (Fink et al., 2012). V závislosti na tom, v jak velkém rozsahu organismus využívá dané spektrum zdrojů, se rozlišují dvě skupiny organismů, generalisté a specialisté (Townsend et al., 2008).

V této práci je věnována pozornost jedincům v rámci dané populace, mezi nimiž jsou sledovány odchylky ve využívání potravních zdrojů. Sledována je tedy především míra individuální specializace a jsou zde znázorněny i případné ekologické dopady takového chování, přičemž jako modelový druh je využíván okoun říční (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758). V rešeršní části přechází práce od vlivu potravní specializace na evoluci jednotlivých druhů, přes ekologické důsledky potravní specializace a metodologické problémy spjaté s danou problematikou, až po současné poznatky o potravní specializaci vybraného druhu rybího generalisty. V praktické části je následně u zvoleného druhu vyhodnocena míra potravní specializace na poskytnutém souboru dat.

Hlavním cílem práce je zjistit míru individuálních potravních specializací a následně určit, jak jsou tyto specializace u jedinců potravně nesespecializovaného druhu dlouhodobě stabilní. V této části práce je k řešení cílů použita analýza obsahů zažívaděl. Pomocí tohoto metodického postupu lze zjistit, v jaké míře je daný jedinec potravně specializovaný. V kombinaci s analýzou stabilních izotopů, která se předpokládá v navazující části práce, bude možné navíc určit, zdali je míra individuální potravní specializace u okouna dlouhodobá či nikoliv.

Mezi studované lokality byla vybrána jezera Milada a Most, neboť se jedná o dlouhodobě sledované lokality s vysokým zastoupením okouna říčního ve společenstvu, a naopak podobným zastoupením jiných rybích druhů. Tyto lokality jsou významné zejména proto, že je zde možné pozorovat všechny projevy potravního chování vybraného druhu, tedy zooplanktivorii, invertivorii i piscivorii.

## 2 Literární rešerše

### 2.1 Potravní specializace

#### 2.1.1 Evoluce a diverzifikace druhů

Adaptivní radiace je proces, který je zodpovědný za diverzifikaci organismů na ekologicky rozdílné druhy, které se liší v morfologii nebo ve fyziologických a behaviorálních procesech. K tomuto jevu dochází v důsledku objevení nové dostupné niky, která vlivem různých faktorů umožnila jedinci využívat nový, dříve nevyužívaný potravní zdroj (Levin et al., 2009).

Nejnámějším modelovým příkladem adaptivní radiace jsou "Darwinovy pěnkavy", které ilustrují, jak se z jednoho druhu diverzifikovalo druhů více (Townsend et al., 2008). Populace pěnkav byla podrobně zkoumána v roce 1835 na Galapážských ostrovech anglickým biologem Charlesem Darwinem (Hau a Wikelski, 2001). Ten si všiml, že nejnápadnějším rysem druhové diverzity pěnkav je velikost a tvar zobáku, jehož rozsah může být od tenkého dlouhého až po enormně tlustý (Price et al., 1984). Tato variabilita rozdělila druhy do tří hlavních kategorií podle typu a rozmístění potravy na druhy živící se potravou při zemi, v korunách stromů a při letu (Levin et al., 2009). Studie Bocka (1963) došla k závěru, že mezi velikostí zobáku a stravou je jistý vztah, kdy odlišná morfologie brání překrývání nik a každý druh tak využívá pouze takový zdroj, který odpovídá jeho preferenci s ohledem na jeho morfologii.

Dalším dobře známým příkladem adaptivní radiace jsou zástupci ryb čeledi vrubozubcovití (Cichlidae) z jezer Africké příkopové propadliny (Tanganika, Viktoriino a Malawi) (Rüber a Adams, 2001). Tato skupina ryb patří do řádu Perciformes, který byl původně mořský (Pauly, 2004). Během evoluce ale většina druhů včetně zástupců čeledi vrubozubcovitých prošla neobvyklou druhovou radiací a vznikly zcela nové druhy, které se od původního předka začaly výrazně lišit (Nelson, 2006; Jørgensen, 2009).

Zástupci čeledi Cichlidae patří mezi specializované druhy, které obývají široké spektrum ekologických nik. Uvnitř této skupiny jsou si druhy mezi sebou podobné jak z hlediska morfologie, tak i chování. Podobnost druhů může být výsledkem toho, že všichni zástupci pochází ze stejného předka. Během evoluce ale došlo k jejich odloučení důsledkem disperze (rozptýlení jedinců v rámci stanoviště) či vikariace (časové a prostorové oddělení druhů) (Meyer, 1993; Rüber a Adams, 2001). Klíčovou vlastností vrubozubcovitých, která vedla k usnadnění tohoto procesu a k evoluci potravní specializace, je jejich odlišná morfologie úst. Pro vrubozubcovité je totiž unikátnost hlavně ve stavbě přední části hltnanu (tzv. pharyngeální čelist), která je navíc vybavena čelistními klouby. Takto specifická stavba čelisti jim umožňuje

využívat zcela odlišný typ potravy na rozdíl od všech ostatních ryb z nadřádu Teleostei (Levin et al., 2009). Zástupci čeledi Cichlidae se ale nadále rozvíjeli a začali se navzájem lišit i ve tvaru a počtu zubů (Rüber a Adams, 2001). Tím začalo docházet k diverzifikaci druhů, kdy se někteří jedinci začali specializovat na seškrabávání řas, planktivorii, okusování ploutví, piscivorii, pedofagii (požírání vajíček jiných druhů) či drcení schránek (Levin et al., 2009). Vzhledem k rozmanitosti v morfologii úst vrubozubcovitých jsou tyto jedinci schopni přizpůsobit se na zcela odlišné potravní zdroje a taková adaptace může hrát hlavní roli při vzniku a udržení vysokého stupně diverzity ve společenstvu vrubozubcovitých (Rüber a Adams, 2001).

Z potravního hlediska je tato skupina řazena mezi významné zástupce, kteří využívají různé spektrum potravních zdrojů, na které se morfologicky adaptovali. Proto jsou také různé druhy schopny společně koexistovat v rámci sdílené niky. V tomto ohledu by neměla být obecně opomenuta kompetice druhů o určitý potravní zdroj, a tím i případná limitace takového zdroje. Zmíněné faktory mohou být právě hlavními důvody, proč vůbec takové odlišné morfologické a ekologické adaptace vznikají (Genner et al., 1999).

Oba tyto příklady adaptivní radiace jsou spojeny se vznikem nových izolovaných stanovišť, které vznikly vlivem změn životního prostředí. Například vznik nových druhů "Darwinových pěnkav" byl vyvolán vlivem vulkanické činnosti. Díky tomuto procesu vznikly nové obyvatelné pevniny, které následně umožnily i vznik nových druhů. Podobná situace se dá popsat i u afrických zástupců z čeledi Cichlidae, kde zhruba před 5–6 miliony lety začalo vlivem prohlubování jezera Tanganika docházet ke vzniku nových stanovišť, což následně vedlo u některých druhů ryb k úspěšné diverzifikaci (Levin et al., 2009).

Avšak existují i další na druhy vrubozubcovitých bohatá jezera. Například Viktoriino jezero, které se začalo formovat zhruba před 750 000–250 000 lety. Toto jezero je sice nejmladším ze tří výše zmiňovaných jezer, ale z hlediska odhadovaného počtu druhů vrubozubcovitých jich zde žije nejvíce, a to až 700. Obdobný počet druhů vrubozubcovitých žije i v jezeře Malawi (Meyer, 1993; Turner et al., 2001; Moss, 2018).

I přesto, že specializované druhy lze spatřit ve všech zmíněných jezerech, jezero Tanganika je nejstarší (9–12 miliónů let, Meyer, 1993) a z hlediska diverzifikace druhů je díky své geologické historii považováno za jedinečné (Takahashi et al., 2007). Lze jej navíc považovat za zásobník starších fylogenetických linií, z nichž vznikli předci druhů jezera Viktoriina

a Malawi (Meyer, 1993). V jezeře Tanganika žije něco přes 200 druhů ryb z čeledi Cichlidae, z nichž 80 % je endemických (Begon et al., 2006; Moss, 2018).

Ze všech druhů ryb z čeledi Cichlidae se zástupci tribu Perissodini v jezeře Tanganika jeví za nejvíce specifickou skupinu vzhledem k jejich zaměření týkající se výběru potravy. Jejich specifikum spočívá v požívání šupin ostatních ryb. Tato skupina není dělena jen podle typu potravního zdroje, ale i způsobem, jakým ke konzumaci přistupují. Zajímavostí u zástupců tribu Perissodini je, že se rozdělují i podle strany, ze které šupiny požívají (levá a pravá). Tento endemický tribus se skládá z devíti druhů, z nichž sedm využívá tento specifický stravovací návyk (Takahashi et al., 2007).

Adaptivní radiace u zástupců čeledi Cichlidae je vylíčena z toho důvodu, že morfologickou adaptací lze přenést i na námi bližší druhy sladkovodních ryb (Bodaly, 1979). Zástupci ryb z Africké příkopové propadliny byli podrobněji popsány hlavně proto, že z hlediska počtu druhů se řadí mezi nejbohatší skupinu. Představují i názornou ukázkou případu, kdy druhy využívají nespočet možností pro to, aby mohly konzumovat určité spektrum potravních zdrojů bez jakéhokoli omezení z hlediska kompetice (Rüber a Adams, 2001).

Podobným příkladem evoluce, který sice nesouvisí s diverzifikací druhu na druhů více, ale je spojen s adaptací na využívání odlišných potravních zdrojů, je vznik tzv. ekomorf. Detailněji je případ popsán ve studii Bodalyho (1979) v populaci síhů. Ve studovaných jezerech Severní Ameriky byly objeveny morfologické rozdíly v populaci síhů sledovitých (*Coregonus clupeaformis*). Jednotlivé sympatricky žijící populace se liší v počtu žaberních tyčinek, jejichž struktura a počet rozhoduje o tom, čím se bude druh živit. Populace s nižším počtem žaberních tyčinek se živí zoobentosem v bentické zóně, zatímco druhá skupina s vyšším počtem tyčinek konzumuje především zooplankton v pelagické zóně. Tento typ potravy mohou konzumovat na rozdíl od první skupiny proto, že díky delším a blíže umístěným žaberním tyčinkám jsou schopni zooplankton na žaberním sítu zachytit a filtrovat. Díky tomuto rozlišení využívá každá populace zcela odlišný zdroj potravy a umožňuje skrze tuto diverzifikaci koexistenci obou populací stejného druhu ve společném jezeře. K soužití těchto dvou populací přispívá i odlišná doba, kdy jedinci dosahují dospělosti. Planktivorní populace na rozdíl od bentivorní formy dospívají dříve, a navíc se dožívají i kratšího věku (Bodaly, 1979). Podobný případ byl popsán i ve studii Amundsena et al. (2004) z norských jezer u příbuzného druhu síha severního (*Coregonus lavaretus*). I u tohoto druhu byla zpozorována jistá korelace mezi počtem žaberních tyčinek a potravním výběrem. Odlišné



formy podle počtu a hustoty žaberních tyčinek byly objeveny i v populacích koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*). Nejenže se pelagická a bentická forma všech zmíněných druhů liší v morfologii žaberních tyčinek, ale zároveň i v trofické pozici jedince (Matthews et al., 2010). Hlavním činitelem, který by mohl být zodpovědný za tak rozmanitou fenotypovou divergenci, je pravděpodobně pouze adaptivní reakce jedinců na odlišný primární zdroj potravy, jehož dostupnost je závislá na morfometrii jezera (Lavin a McPhail, 1986).

### 2.1.2 Potravní nika

Ekologická nika je soubor proměnných, které umožňují životaschopnou existenci populace určitého druhu (Devictor et al., 2010). Tu následně dělíme na potravní, prostorovou či časovou. Potravní nika je definována jako způsob, jakým konzument získává energii z potravních zdrojů, které jsou dostupné v jeho prostředí. Šíře potravní niky je určena tím, co konzument spotřebuje a jakým způsobem je v prostoru jinými konzumenty z hlediska využití potravního zdroje ovlivňován (Lesser et al., 2020). Potrava je velmi významným faktorem, bez kterého se žádný organismus neobejde. Je ale důležité mít na paměti, že složení potravy se mezi konzumenty v závislosti na pozici v potravní pyramidě liší. Od primárních producentů přes herbivory až po predátory, každý získává energii z jiného potravního zdroje (Elton, 1927).

Aby bylo v přírodě zajištěno, že může existovat více druhů ve stejné potravní skupině, každý z nich musí mít jiné potravní preference, a tím pádem i odlišnou potravní niku (Begon et al., 2006). Podobným způsobem to platí i pro konzumenty jednoho druhu, neboť množství potravního zdroje v prostředí nemusí být vždy vzhledem k měnícím se podmínkám dostatečné. Šíře potravní niky jedince navíc není dána pouze tím, jak je z hlediska konkurence jiných konzumentů omezen (Townsend et al., 2008). Potravní nika jedinců v populaci se obecně liší zejména z důvodu odlišné morfologie, pohlaví a věku (Bolnick et al., 2003). Jak se například během ontogenetického vývoje konzumenta mění proporce těla, mění se tím i spektrum potravy, které jedinec může využívat. Je zásadní, zda se konzument po dokončeném vývoji rozhodne nadále využívat stejný potravní zdroj nebo přejde na zcela odlišné spektrum potravy. Jeho potravní výběr může totiž ovlivnit celý daný ekosystém (Nakazawa, 2015).

Šíři potravní niky lze tedy zkoumat i na vyšší úrovni, jako je celá populace či druh. Nejprve je nutné znát variabilitu jedinců v závislosti na tom, jakým způsobem získali energii

z dostupných zdrojů. Přesněji řečeno, zda využívali stejný či zcela odlišný typ potravního zdroje (Lesser et al., 2020). Celková šíře potravní niky populace je tvořena průměrným rozptylem potravních zdrojů využívaných jednotlivci a odchylkou mezi jejich využíváním (Bolnick et al., 2003). Po odhalení rozdílů v potravním složení jedinců v populaci je následně možné určit, na jaké trofické pozici se každý konzument nachází (Afkhani et al., 2020). Znalost šíře potravní niky jedinců je důležitá, neboť díky ní se dozvíme, jakým způsobem se energie pohybuje celým systémem a jak ovlivňuje populace přítomných druhů (Lesser et al., 2020).

### **2.1.3 Potravní generalisté vs. specialisté**

V živočišné říši se rozlišují dva typy konzumentů podle toho, v jak širokém spektru využívají potravní zdroje. Prvním typem konzumenta je generalista. Jedná se o organismus, který je schopen využívat širokou škálu potravních zdrojů. Druhý typ je označován jako specialista, který má naopak velmi úzkou potravní niku (Begon et al., 2006).

Potravní generalista je jedinec, který stráví poměrně krátký časový úsek hledáním své kořisti. Výsledkem toho je, že i vybraná kořist není na živiny dostatečně bohatá, ale zároveň při jejím hledání a zpracování nevynaloží velké množství energie. Specialista je naopak typ konzumenta, který preferuje potravní složky bohaté na živiny, ale na rozdíl od generalisty stráví i delší časový úsek jejich hledáním a zpracováním (Townsend et al., 2008).

Generalisté se vyskytují v dynamickém prostředí, které je neustále v pohybu a mění se v čase. Oproti tomu pro specialisty je typické nenarušované stabilní prostředí. Tento koncept lze ale vyvrátit v důsledku neustále se měnící struktury ve společenstvu, kde se setkáme i s tím, že generalistické druhy spatříme ve stabilním prostředí (Giller, 1984; Kitahara a Fujii, 2000). Generalistické druhy jsou totiž ke změnám prostředí odolnější a při poklesu využívaného potravního zdroje se na nové stanoviště s odlišnou potravní nabídkou adaptují mnohem snadněji. Specialisté jsou kromě toho ohroženi i malou počáteční velikostí populace a omezeným množstvím potravních zdrojů, které jsou ochotni konzumovat (Colles et al., 2009). Pokud je konzument navíc specializovaný pouze na určitý typ potravy, ovlivní to časy zpracování jiných potravních zdrojů, a tím i jeho energetický příjem, neboť je důsledkem odlišné morfologie uzpůsobený pouze na konzumování určitého potravního zdroje (Svanbäck a Bolnick, 2005).

Jak se vztah mezi konzumentem a prostředím v průběhu času neustále mění (Juniper, 2019), odlišujeme tyto dvě skupiny organismů i v závislosti na hojnosti zdrojů na daném místě. V bohatém produktivním prostředí, kde je dostupné široké spektrum potravních zdrojů, mají jedinci možnost se individuálně specializovat. Při nedostatku potravních zdrojů jsou však konzumenti odkázáni pouze na nabízenou potravu a stávají se tak potravními generalisty (Giller, 1984; Robinson a Wilson, 1998). Mnoho biotopů tedy nedokáže poskytnout živočichům stálý zdroj potravy po dobu celého roku. Výhodu má organismus s krátkým životním cyklem, jako je herbivorní hmyz, který je schopný se na určitý zdroj potravy specializovat (Townsend et al., 2008). Z ekologického pohledu můžeme navíc specialisty považovat i za velmi dobré indikátory prostředí, poněvadž se na nich změny v prostředí projeví jako první (Devictor et al., 2010).

Důvodem, proč se detailněji zabývat rozdíly mezi potravními generalisty a specialisty je, že u těchto skupin může poměrně často docházet k jistému prolínání a obě strategie se v průběhu života různých konzumentů mění. Když se konzument na určitý potravní zdroj specializuje, nemusí to vždy při vyčerpání potravního zdroje znamenat, že by druh po určitém čase vymřel. Mnoho druhů je při absenci preferované potravy schopných specializovat se na zcela novou potravní složku, anebo dokážou přejít z užšího spektra potravních zdrojů na mnohem širší spektrum a stát se potravním generalistou (Svanbäck a Bolnick, 2007; Colles et al., 2009). Správné určení, zda je druh z potravního hlediska spíše generalista nebo specialista, může být tedy často problémem, poněvadž toto rozdělení nemusí být vždy pro každý druh stabilní a dlouhodobé (Quevedo et al., 2009; Fink et al., 2012).

#### **2.1.4 Specializace na individuální úrovni**

I přesto, že generalisté jsou považováni za skupinu konzumentů schopnou využívat zdroje z širokého spektra, někteří jedinci jsou schopni v rámci populace využívat určitý zdroj přednostně, a proto je lze označit za specialisty na individuální úrovni. Míra individuální specializace se z hlediska fyziologických, behaviorálních a ekologických mechanismů velmi liší, a to jak mezi jednotlivými druhy, tak i populacemi (Bolnick et al., 2003). Autoři studií si nadále nejsou jisti, zda jsou jedinci generalistických druhů opravdu závislí na obrovském množství zdrojů anebo se jedná pouze o skrytou formu specializace (Colles et al., 2009).

U některých druhů živočichů je známé, že konzumují poměrně rozsáhlou škálu potravních zdrojů (Obr. 1). Ne však každý konzument se rozhodne využít všechny nabízené potravní

složky v prostředí a mezi jedinci se mohou objevit různé preference na daný potravní zdroj. Každý jedinec tak může začít využívat úplně jinou podmnožinu potravní niky a populace je pak v tomto případě tvořena souborem potravních specialistů (Obr. 1b) (Bolnick et al., 2007; Devictor et al., 2010). Otázkou zůstává, proč tyto formy specializace vznikají, a zda to souvisí s poklesem preferovaných stanovišť nebo jsou naopak kvůli zaniklému preferovanému stanovišti tyto formy potlačeny (Colles et al., 2009).

Individuální potravní specializace může být v některých případech pro konzumenta výhodná. Pokud se konzument na daný potravní zdroj specializuje, je soustředěn pouze na konkrétní potravní zdroj v populační nise, kde je při získávání tohoto zdroje i více efektivní. Znevýhodněn však může být takový konzument v momentě, kdy preferovaného potravního zdroje začne být nedostatek a na jiný typ potravy není adaptovaný (Ward et al., 2006). Nicméně, Robinson a Wilson (1998) uvádí, že specialisté nemusí být omezeni pouze na takový potravní zdroj, na který se morfologicky, behaviorálně či fyziologicky adaptovali. Tato skupina může v některých případech fungovat v podobě generalistů a je schopna využívat i jiné potravní zdroje než takové, na které se fenotypově odlišila. Díky těmto vlohám je specialista zvýhodněn nad obyčejným generalistou, a na rozdíl od něj může využívat i méně preferované potravní složky všech konzumentů (Robinson a Wilson, 1998).

Individuální specializace se u konzumentů mnohdy projevuje v závislosti na tom, jak moc jsou jedinci ovlivněni kompeticí jiných konzumentů (Schindler et al., 1997; Svanbäck a Persson, 2004). Vnitrodruhová konkurence hraje obrovskou roli v dostupnosti potravních zdrojů, a zároveň se podílí i na vzniku potravních specializací u jedinců (Swanson et al., 2003). Míra vnitrodruhové konkurence závisí na hustotě populace a čím větší tato populace je, tím více hrozí, že si budou jedinci o společný potravní zdroj konkurovat. Nárůst populace ovlivní především dostupnost potravních zdrojů, na což jedinci reagují různými způsoby (Townsend et al., 2008). U některých druhů, jako jsou například populace koljušek tříostných, je tento problém z hlediska konkurence vyřešený vytvořením ekomorf, čímž se druh rozdělí do různých populací, z nichž každá využívá odlišný potravní zdroj ve vodním sloupci (Levin et al., 2009). Jinou možností adaptace při celkovém nedostatku potravních zdrojů je jednoduše přejít z širokého spektra potravy na pouhou podmnožinu populační niky, specializovat se, a tím snížit konkurenci mezi jedinci (Swanson et al., 2003; Araújo et al., 2011). Robinson a Wilson (1998) však ve své práci tvrdí, že jedinci v populaci přechází z širokého spektra potravy na omezené spektrum zcela nedobrovolně, a to jen proto, že jsou ovlivněni

vnitrodruhovou kompeticí. Proto za normálních podmínek bez vlivu kompetice nemusí vždy specifický potravní zdroj, na který se konzument specializoval, patřit mezi jeho nejoblíbenější.

### 2.1.5 Důsledky potravní specializace

Jedinec v populaci, který využívá omezené spektrum potravy, má na ekosystém výrazný vliv, přičemž nejvíce se tento vliv projeví z pohledu evolučního a ekologického (Bolnick et al., 2003). Individuální potravní specializace sice dokáže při nárůstu populace druhu snížit konkurenci o potravní zdroj, ale pokud není konzument při případné absenci preferovaného zdroje schopen přejít na odlišnou potravu, z evolučního hlediska může hrozit až riziko vyhynutí. Pokud se tedy specialista na měnící se prostředí vzhledem k dostupnosti zdrojů neadaptuje, bude to mít fatální následky pro přežití daného druhu (Colles et al., 2009).

Díky schopnosti konzumentů potravně se specializovat je navíc v prostředí umožněna koexistence mnoha druhů. Názornou ukázkou jsou již zmíněné "Darwinovy pěnkavy" nebo zástupci čeledi vrubozubcovitých. Potravní specializace není tedy jen záležitost týkající se jedinců, ale i celé populace a druhu (Rüber a Adams, 2001; Levin et al., 2009).

Z ekologického hlediska má individuální potravní specializace vliv také na konkurenci v oblasti využívání zdrojů, top-down regulaci a dynamiku potravních sítí (Bolnick et al., 2003; Araújo et al., 2011). Když někteří jedinci v populaci využívají pouze podmnožinu populační niky, podílí se tak na redukci vnitrodruhové kompetice. V populaci tedy mohou jedinci nadále společně koexistovat a vyhýbají se tak konkurenčnímu vyloučení (Swanson et al., 2003). Avšak tím, jak se každý jedinec začne specializovat na jiný potravní zdroj, ovlivní tak i více populací kořisti, které mohou hrát důležitou roli v koloběhu látek v ekosystému. Když se například predátor rozhodne konzumovat perloočky místo klanonožců, ovlivní tím daný vodní ekosystém výrazněji. Tím, jak začnou být hrotnatky *Daphnia* více náchylné k predaci, dojde na rozdíl od populace klanonožců k poklesu jejich populace. Absence perlooček v ekosystému se projeví následným rozvojem vodního květu. Kromě toho takové chování predátorů, kdy každý konzumuje jiný potravní zdroj, ovlivňuje vztahy mezi populacemi kořisti. V normálních podmínkách jsou totiž při absenci predátora hrotnatky konkurenceschopnější než klanonožci. Vlivem predačního tlaku zacíleného na perloočky však dochází k větší mortalitě perlooček a tím naopak vzrůstá početnost populace klanonožců. Tímto způsobem je tedy v prostředí umožněná společná koexistence obou těchto skupin planktonních korýšů (Start a Gilbert, 2017).

## 2.2 Míra potravní specializace

Koncept specializace může být studován na jakékoli ekologické úrovni, nicméně pro zjištění, zda je populace specializovaná, je nejprve nutné znát rozdíl ve využívání potravních zdrojů mezi jedinci (Devictor et al., 2010). K určení míry potravní specializace je třeba celkovou populaci rozdělit podle různých jedinců: pohlaví, velikosti, fenotypu. Za upřesňující a vhodné metody ke stanovení individuální specializace jsou využívány například poměry stabilních izotopů, rozborů obsahu zažívatelů či korelace mezi stravou a morfologií (Bolnick et al., 2002; Layman et al., 2005).

### 2.2.1 Analýza stabilních izotopů a obsahu žaludku

Nejčastěji používanou a kombinovanou metodou u ryb je analýza obsahu zažívatelů a stabilních izotopů (Layman et al., 2005). Analýza obsahu zažívatelů dává v závislosti na míře determinovatelnosti zkonzumované potravní kategorie poměrně přesné určení jednotlivých konzumovaných složek. Nevýhodou této metody je, že zkonzumovaná potravní složka odráží pouze okamžitou či značně krátkodobou (ne více jak denní) výběrovost konzumenta (Choi et al., 2020). Kromě toho je použití této metody vhodné spíše u konzumentů, kteří svou kořist pohlcují v celku (jako je většina ryb). Kořist je potom i lépe identifikovatelná (Garvey a Whiles, 2016). Další nevýhodou této metody je, že její použití má pro konzumenta většinou letální následky. Nicméně získání obsahu zažívatelů lze provést i pomocí výplachu, aniž by došlo k usmrcení ryby (Kamler a Pope, 2001). K určení míry potravní specializace se však dají využít i jiné spolehlivější a šetrnější metody, mezi něž patří analýza stabilních izotopů (Vašek et al., 2018).

Stabilní izotopy jsou formy atomů, jejichž protonové číslo je stejné a navzájem se liší pouze počtem neutronů v jádře, a tím i svou hmotností. Stabilní izotopy jsou v ekologii využívány zejména proto, že na rozdíl od radioaktivních izotopů nepodléhají samovolným přeměnám z důvodu nestability či nedostatku neutronů (West et al., 2006; Garvey a Whiles, 2016). Stabilní izotopy se v přírodě vyskytují ve dvou formách: lehký a těžký izotop (West et al., 2006; Šantrůček et al., 2018).

Významnými indikátory zdrojů potravy konzumenta jsou uhlík  $\delta^{13}\text{C}$  a dusík  $\delta^{15}\text{N}$ , jejichž poměry jsou používané k určení typu kořisti a postavení konzumenta v potravní pyramidě. Uhlíkový izotop  $\delta^{13}\text{C}$  vyjadřuje odchylku mezi základními producenty či stanovišti (DeNiro

a Epstein, 1978) a dusíkový izotop  $\delta^{15}\text{N}$  udává informaci o trofické pozici konzumenta. S trofickou pozicí se navíc zvyšuje i průměrný obsah izotopů v těle konzumenta (o 3,4‰  $\delta^{15}\text{N}$  a o 0,5‰  $\delta^{13}\text{C}$ ) a odečtením těchto hodnot je možné zpětně dohledat, čím se konzument živil (Post, 2002; Fry, 2006). Poměry izotopů uhlíku a dusíku obsažených v těle konzumenta jsou přímým odrazem toho, co daný jedinec zkonzumoval a k určení tohoto poměru je využívána metoda známá jako hmotnostní spektrometrie (Vejířková et al., 2017; Choi et al., 2020).

K vyjádření vztahu mezi konzumentem a potravou se využívá tzv. dvojný graf (biplot), který kombinací hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  a  $\delta^{15}\text{N}$  určí potravní preference konzumenta a odhalí jeho postavení v potravní pyramidě (Layman et al., 2007). Poněvadž konzument nemusí využívat pouze jeden specifický potravní zdroj a v jeho potravě jsou zastoupeny i jiné složky, dochází k tzv. mísení, kdy má každý potravní zdroj jiný izotopový poměr. Ke stanovení relativního zastoupení jednotlivých zdrojů potravy jsou využívány matematické modely známé jako smíšené modely *mixing models*. Důležitými mechanismy, které jsou odpovědné za výsledné zastoupení těžkých a lehkých izotopů v těle konzumenta, jsou frakcionace a mísení. Naproti tomu ale nejsou jedinými mechanismy, které způsobují rozdílné rozložení izotopů (Fry, 2006).

Pro analýzu stabilních izotopů u živočichů se odebírají tkáně různého typu, podle kterých je možné indikovat, čím se daný jedinec živil. Je důležité si ale uvědomit, že každý typ tkáně se liší v době obratu (*tissue turnover*) neboli v časovém úseku, po který je možné určit, co konzument zkonzumoval (Vollaire et al., 2007). Každá tkáň má totiž odlišnou metabolickou aktivitu a podle toho, jak aktivní tkáň je, se dá zjistit, zda konzument preferuje konkrétní potravní složku dlouhodobě či nikoliv (Tieszen et al., 1983).

U ryb se odebírá většinou část jater či bílé svaloviny, přičemž u svaloviny lze zkoumat složení potravy po delší dobu zdržení v tkáni, neboť je metabolicky méně aktivní (Fry, 2006; Quevedo et al., 2009). Užití svalové tkáně je zároveň upřednostňováno i z důvodu vysokého obsahu kvalitních proteinů (Robbins et al., 2005). Odběr svalové tkáně konzumenta může ale vést k destruktivním změnám, které způsobí jeho smrt (Fredrickson et al., 2021). Proto bývají využívány i tkáně, jako jsou ploutve a šupiny, které se dají odebrat nedestruktivním způsobem z živého organismu (Vašek et al., 2017).

Možností, jak stanovit trofickou pozici konzumenta v potravním řetězci je vícero, ale přesto patří stabilní izotopy mezi spolehlivější metodu, jak určit takový vztah mezi konzumentem a potravou. Při použití stabilních izotopů se ve výsledcích navíc projeví dlouhodobý vztah mezi určitou potravní složkou, kterou konzument využil. Tato metoda navíc

neslouží pouze k určení míry potravní specializace konzumenta, ale i celé dané populace (Fink et al., 2012). Metoda přes stabilní izotopy je tedy osvědčenější pomůckou k definování míry potravní specializace, a zároveň může sloužit i jako účinná metoda pro určení vztahu mezi různými trofickými úrovněmi (Choi et al., 2020).

Tyto dva metodické postupy jsou v mnoha případech navzájem kombinovány s cílem získat co nejpřesnější výsledky. Může se totiž stát, že i u osvědčených metod, jako jsou stabilní izotopy, není vždy jednoduché na základě výsledků určit, jaký typ kořisti konzument zkonsumoval (Layman et al., 2005).

## **2.3 Modelový příklad: okoun říční (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758)**

### **2.3.1 Rozšíření a výskyt**

Okoun říční je považován za jeden z nejběžněji se vyskytujících druhů ryb v České republice (Hanel a Lusk, 2005). V Evropě je tento druh rozšířený téměř po celém území až na oblasti Pyrenejského a Apeninského poloostrova a povodí Jaderského moře. Na severní polokouli byl introdukován na západní pobřeží Irska, na Sibiř do oblasti řeky Amur, do Skadarského jezera ležícího na hranicích Albánie a Černé Hory, dále do delty řeky Ebro, na území Španělska a do centrální a jižní Itálie. Vysazen byl i na jižní polokouli v oblastech Austrálie, Nového Zélandu a jižní Afriky. Obecně lze říci, že původním rozšířením spadá tento druh do oblasti palearktické (Obr. 2; Kottelat a Freyhof, 2007; Couture a Pyle, 2016).

Do rodu *Perca* se řadí i druh okoun žlutý (*Perca flavescens* Mitchell, 1814), který je rozšířený pouze v oblasti Severní Ameriky (Kottelat a Freyhof, 2007). Ačkoliv Thorpe (1977) ve svém článku uvádí, že oba zástupci jsou si mnoha vlastnostmi velmi podobní, a to jak z hlediska morfologie, ekologických nároků či chování, Collette a Bănărescu (1977) zjistili, že oba zástupci se liší v postavení předorzální kosti, a proto jsou považováni za různé druhy. Řada ostatních autorů s tímto tvrzením ovšem nesouhlasí a přiklání se k faktu, že okoun žlutý je pouze poddruhem okouna říčního, který se během pleistocenního období v době zalednění od původní eurasijské populace oddělil (skrze oblast Beringia, která spojovala kontinent Asie a Severní Ameriky) (Thorpe, 1977; Todd a Hatcher 1993). Ať už jde o jeden či dva druhy, je zřejmé, že druhově prakticky nerozruzněný rod *Perca* obývá téměř celou holoarktickou oblast (Obr. 2).

Charakteristickým prostředím pro okouna říčního jsou tekoucí a stojaté vody, jako jsou například říční ramena, tůňe, rybníky či přehradní nádrže (Baruš a Oliva, 1995). Tento druh



se vzácněji nachází i v brakických vodách, jimiž jsou pobřežní oblasti Baltského moře (Thorpe, 1977; Lappalainen et al., 2001). Ekologicky plastický je okoun i z hlediska pH, kdy toleruje jak vody kyselé (pH 4–5), tak zásadité (pH 9–10) (Heibo a Vøllestad, 2002; Brown et al., 2009). Okoun je dále druhem eurytermním, který dokáže tolerovat teplotu v rozsahu 0–31 °C (Weatherley, 1963; Thorpe, 1977). Stejně nenáročný je okoun i v množství rozpuštěného kyslíku, kde se jeho tolerance pohybuje v rozmezí 1,3–13,5 mg/l (Toner a Rougeot, 2008). Ačkoliv jsou pro okouna vhodnější oligotrofní vody, běžně se vyskytuje i ve vodách mezotrofních až eutrofních (Persson et al., 1991; Kubečka 1993; Dubský et al., 2003).

Jak uvádí řada autorů, okoun říční je stanovištní rybou, která se často pohybuje jen na malé vzdálenosti (Švátora, 1986; Baruš a Oliva, 1995; Hanel a Lusk, 2005). Preferovaným prostředím pro dospělého okouna bývají lokality s vyvinutou rostlinnou vegetací v oblasti litorálu (Baruš a Oliva, 1995). Tuto oblast preferuje okoun zejména z důvodu, že rostlinná vegetace slouží jak pro úkryt před predátory, tak nabízí i dostupnost široké škály potravních zdrojů (Vejríková et al., 2017). Během ontogenetického vývoje se ale stanovištní preference tohoto druhu výrazně mění (Kratochvíl et al., 2008).

Zhruba po 10–20 dnech po vylíhnutí se jedinci přesouvají z litorální oblasti do pelagiálu, kde zůstávají do konce své metamorfózy, která trvá přibližně měsíc. Poté, co jsou jedinci zhruba při velikosti 20 mm plně vyvinutí a pigmentovaní, vrací se postupně zpět do litorálu, aby se vyhnuli predaci v pelagiálu (Whiteside et al., 1985; Craig, 1987; Matěna, 1995). Studie Čecha a Kubečky (2006) ale naznačuje, že na počátku vývoje se formují dvě odlišné komunity plůdku okouna a v pelagiální oblasti zůstávají někteří jedinci i mnohem déle než pouhý měsíc. Čech et al. (2005) zjistili, že ve studované nádrži Slapy se plůdek okouna (věková kategorie 0+) formuje do různých komunit, z nichž každá obývá zcela odlišné prostředí ve vodním sloupci (oblast litorálu, epipelagiálu a batypelagiálu). U populace okounů v epipelagiálu se také zjistilo, že se zdržuje pouze v oblastech u hladiny, zatímco skupina z hlubších vrstev mění prostředí v průběhu dne. Ta za dne obývá hlubší a chladnější vrstvy vod a během noci se zdržuje v prohrátějších vrstvách u hladiny i s ostatními jedinci druhé skupiny (Čech et al., 2005). Čech a Kubečka (2006) takové chování, kdy někteří jedinci zůstávají v pelagiálu, přisuzují skutečnosti, že je oblast litorálu poněkud více limitovaná svou kapacitou, a proto část juvenilních jedinců zůstává v oblasti volných vod.

Tato strategie, kdy se jedinci formují do odlišných skupin ve vodním sloupci, může být právě důležitou ekologickou adaptací, která je pro přežití tohoto druhu velmi významná. Se sympatricky žijícími populacemi okounů se můžeme setkat i u dospělců. Přeci jen je ale takové chování významnější sledovat u juvenilních stádií, neboť jsou jedinci v této fázi vývoje výrazněji ovlivněni predací (Čech et al., 2005).

### **2.3.2 Potrava a způsob získávání potravy**

Okoun říční je druhem s denní aktivitou. Jeho potrava je v průběhu ontogeneze velmi různorodá. Z jednoho typu potravního zdroje je okoun schopný přejít na odlišný typ potravy v závislosti na velikosti jedince, dostupnosti zdroje či jiném faktoru. Jeho potravní složky se mění i v závislosti na ročním období (Dörner et al., 2003). Okoun během svého vývoje obvykle prochází třemi fázemi, kterými mění i své postavení v potravní pyramidě (Gerking, 1994). V potravě okouna je během ontogenetického vývoje zastoupen zejména zooplankton, bezobratlí a ryby (Dubský et al., 2003).

V prvních dnech krátce po vylíhnutí se potrava okouna skládá zejména z drobného zooplanktonu - vířníků (Rotatoria), naupliových a kopepoditových stádií klanonožců (Copepoda) a drobných zástupců perlooček (Cladocera). Tento typ potravy je postupným vývojem zhruba při velikosti 15–18 mm nahrazen zoobentosem, jako jsou larvy pakomárů a v některých případech plůdek kaprovitých ryb (Lohniský, 1970; Švátora, 1986; Dubský et al., 2003). Podle Baruše a Olivy (1995) jsou v potravě okouna při délce 28 mm zastoupeni i větší zástupci perlooček (Cladocera) a larev pakomárů (Chironomidae). Řada autorů se však shoduje na tom, že u větších okounů se potravní složení poněkud liší. Někteří jedinci stále preferují zooplankton, jiní se zaměřují na potravu, jako jsou ryby, anebo využívají litorální složku potravy, jíž jsou například larvy hmyzu (Dyk, 1944, 1956; Lohniský, 1960; Švátora, 1986).

V dospělosti okoun většinou přechází na piscivorii, nicméně rychlost či přesněji časnost přechodu závisí na řadě podmínek. U některých jedinců se jedná o specialisty, kteří preferují piscivorii už po několika týdnech od svého vylíhnutí. Například Amundsen et al. (2003) objevili na studované lokalitě jedince okouna, který byl piscivorní již při velikosti 70 mm. Až tedy na pár výjimek se ryby v potravní složce okouna objevují převážně během druhého věku života či při dosažení velikosti zhruba 150 mm (Couture a Pyle, 2016). Někteří jedinci však využívají tento typ potravy pouze příležitostně a konzumují pouze juvenilní stadia ryb (Amundsen et al., 2003). Výsledky Wziatka et al. (2004) pak ukazují, že piscivorními jedinci

se stávají častěji samice než samci, což by mohlo vysvětlovat skutečnost, že samice jsou i většího věku.

Zástupci rodu *Perca* jsou specifictí i ve svém neobvyklém chování vůči juvenilním stádiím téhož druhu. Okoun říční je piscivorní druh, který je schopen kanibalizovat. Proto se výrazně podílí i na úbytku své populace, a to zejména juvenilních stádiích (Svanbäck a Persson, 2004). Díky tomu, že je okoun schopen přejít z planktivorie na piscivorii, v ekosystému hraje důležitou roli, kdy pomáhá regulovat populace jiných sladkovodních ryb, včetně té své (Amundsen et al., 2003; Kottelat a Freyhof, 2007).

### 2.3.3 Ekologický význam

Okoun říční patří z hlediska rychlosti reprodukce mezi jeden z nejúspěšnějších druhů ryb, čímž potravně konkuruje ostatním druhům (Hanel a Lusk, 2005). Pro okouna je typický extrémně rychlý růst v prvních letech po napuštění nádrží, neboť má dostatek potravy a není zatím výrazně omezen konkurencí jiných druhů ryb (Oliva a Holčík, 1965; Křížek, 1987). Nicméně se stárnutím ekosystému a zvyšujícím se obsahem živin jeho dominance ve vodním ekosystému klesá. V takových podmínkách naopak vzrůstá početnost kaprovitých ryb, jimiž je zejména plotice obecná (*Rutilus rutilus*) (Olin et al., 2002).

Z hlediska fungování vodních ekosystémů patří okoun mezi významné druhy, neboť jeho přítomnost ovlivňuje strukturu vodního společenstva (Dörner et al., 2003). Vztahy mezi rybami a zooplanktonem obecně ovlivňují rozvoj vodního květu a okoun se řadí mezi druhy, jehož přítomnost může v některých případech negativně ovlivňovat kvalitu vody. Na horší kvalitu vody má okoun obrovský vliv v době, kdy konzumuje velký zooplankton, který díky své filtrační schopnosti potlačuje nadměrný rozvoj fytoplanktonu a udržuje tak vyšší kvalitu vody (Hrbáček, 1962; Hrbáček, 1964). Zcela opačně ale platí vztah mezi okounem a kaprovitými rybami. V momentě, kdy okoun přejde na piscivorii, usměrňuje jeho predanční tlak přemnožení kaprovitých ryb, které jsou jednou z příčin zvyšující se eutrofizace vod (Beklioglu et al., 2010). Kdyby se totiž v prostředí takový predátor nevyskytoval, došlo by k přemnožení planktivorních druhů a v jejich důsledku by ubyl zooplankton. Při absenci zooplanktonu by nebyl, kdo by konzumoval fytoplankton a následkem toho by v takovém systému došlo k intenzivní primární produkci projevující se značným vegetačním zákalem. Takový průběh je typický pro eutrofní vody (Štěpánek a Červenka, 1974) a populace okouna

se významně podílí na zpomalení přechodu do takového typu ekosystému (Beklioglu et al., 2010).

#### **2.3.4 Potravní specializace na úrovni jedinců**

Okoun říční je známý jako generalistický druh. Předpokládá se tedy, že využívá široké spektrum potravních zdrojů (Amundsen et al., 2003). Ve skutečnosti je tomu ale tak, že okoun se může na určité spektrum potravního zdroje individuálně specializovat (Vejříková et al., 2017).

Eklöv a Svanbäck (2006) se podrobněji zabývali mírou potravní specializace a objevili, že populace okouna říčního z litorální a pelagické oblasti se liší jak v morfologii, tak i v efektivitě získávání potravy. Už dříve si Svanbäck a Eklöv (2002) všimli, že okoun z pelagické zóny má tvar těla více proudnicový, zatímco jedinci z litorální zóny se vyznačují širší hlavovou částí, delšími ploutvemi a prohloubenějším tvarem těla, který je i více odolný k vodním proudům. Autoři různých studií přisuzují takový rozdíl v morfologii mezi litorální a pelagickou formou tomu, že se jedinci takto adaptují na odlišné ekologické nároky (Webb a Weihs, 1986; Svanbäck a Eklöv, 2002; Scharnweber et al., 2016).

Odlišnost těchto dvou forem se projevuje i v jejich složení potravy. Okoun v litorální zóně upřednostňuje potravu, jako jsou ryby a makrobezobratlí. Oproti tomu pelagická forma okouna se potravně orientuje na zooplankton a okrajově i na ryby (Svanbäck a Eklöv, 2002). Vašek et al. (2006) navíc zjistili, že okoun z litorální zóny dosahuje větší velikosti než okoun z oblasti volných vod. Později si Marklund et al. (2019) všimli, že litorální forma okouna říčního je navíc schopná využívat potravní spektrum nejen z litorálního prostředí, ale i z pelagické oblasti vod. Díky takové schopnosti využívat i jiná stanoviště má litorální forma okouna dostupnější mnohem širší spektrum potravních zdrojů, a tím mají na rozdíl od pelagické formy i větší příležitost růst a potravně se specializovat (Marklund et al., 2019).

#### **2.3.5 Faktory ovlivňující výběr potravního zdroje**

##### ***Abiotické faktory***

Okoun říční je řazen mezi predátory sladkých vod. Méně úspěšnějším predátorem se okoun stává v podmínkách s nižší průhledností, která je zapříčiněná vlivem nadměrného přísunu živin či velkého množství huminových látek. Okoun patří mezi predátory, kteří se při lovu kořisti řídí svým zrakem. Potrava pro okouna je tedy v takových obdobích hůře detekována,

a proto se tento faktor výrazně podílí i při jeho potravním výběru (Diehl, 1988; Estlander et al., 2010).

Zbarvení vody navíc neovlivní pouze okouna při jeho potravním chování, ale omezí i vývoj makrofytní vegetace v litorální oblasti. Při snížené průhlednosti vody totiž makrofytní vegetace nemá dostatek světla na to, aby se mohla prosadit v prostředí a následkem toho se vůbec nevyvine (Estlander et al., 2010; Moss, 2018). Přítomnost makrofytní vegetace má pro predátory, včetně okouna, klíčovou vlastnost, neboť poskytuje biotopy i pro jiné organismy, jako jsou například larvy vážek (Odonata), a následně tím umožňuje predátorům zvýšit i počet ulovené kořisti (Vejríková et al., 2017). Rostlinná vegetace, byť odumřelá, navíc poskytuje okounovi i vhodné místo pro naklazení jiker (Čech et al., 2009). Okoun říční preferuje prostředí, které je mozaikovitě strukturované a přítomnost makrofyt jim tuto formu prostředí nabízí (Diehl, 1988). Při porovnávání tří generalistických druhů sladkovodních ryb ve dvou strukturně odlišných jezerech byla ve studii Vejríkové et al. (2017) testována hypotéza, kdy jedinci z prostředí bohatém na makrofytní vegetaci měli vykazovat větší odchylku ve využívání niky na rozdíl od jedinců přítomných v prostředí chudém na makrofytní vegetaci. Okoun říční a perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*) vykazovali výraznou odchylku v trofické pozici v prostředí bohatém na makrofyty, zatímco při absenci makrofyt v druhém jezeře nebyla zpozorována výrazná změna (Vejríková et al., 2017). Podobný případ byl zkoumán i u vrcholového predátora, štiky obecné (*Esox lucius*). Autoři studií (Vejríková et al., 2017; Říha et al., 2021) ukazují, že rozdíly ve struktuře prostředí hrají velkou roli i ve změnách chování predátora. Rozvoj makrofytní vegetace se tedy řadí k dalším faktorům, který má výrazný vliv na potravní preference okouna a jiných predátorů.

Dalším významným faktorem je teplota, která ovlivňuje chování vůbec všech ryb (Vašek et al., 2008). Změny teplot se podílí na metabolismu jedince, s čímž souvisí i růst jedince a jeho potravní chování. Čím vyšší je teplota, tím rychlejší jsou metabolické procesy konzumenta, a přitom se zvyšuje i jeho aktivita při obstarávání potravy (Volkoff a Rønnestad, 2020). Toto tvrzení by mohlo odpovídat výsledkům Kratochvíla et al. (2008), které ukázaly, že okouni, kteří se zdržovali poblíž hladiny, rostli mnohem rychleji než ti, kteří se přesunuli do hlubších chladnějších vrstev.

Nicméně teplota vody je většinou závislá na tom, jaká intenzita slunečního záření dopadá na vodní hladinu a okoun je výrazně ovlivněn i tímto faktorem. Autoři studie Sajdlová et al. (2018) se v nádrži Římov detailněji zaměřili na juvenilní stádia okounů a na to, jak odlišně

reagují při dostupnosti světla. Při výzkumu zjistili, že jistá část juvenilních stádií se v epilimniu během dne přesouvala do hlubších vrstev, kde přečkávala do soumraku. Tato studie se společně se studií Čech et al. (2005), která zkoumala podobný případ na Slapské přehradě, shoduje na tom, že migraci do hlubších vrstev vykonávají juvenilní stadia okouna během dne především z důvodu, aby snížili riziko predace před predátory. Tedy ačkoliv je zde světlo spouštěcím faktorem, důvodem tohoto chování je predace.

### ***Biotické faktory***

Predace je jeden z hlavních faktorů, který ovlivňuje potravní výběr okouna říčního (Svanbäck et al., 2008). Okoun má poměrně dost predátorů, mezi něž se řadí například sám okoun s projevem kanibalismu nebo štika obecná (Svanbäck a Persson, 2004; Couture a Pyle, 2016). Dalším predátorem je i sumec velký (*Silurus glanis*), který se mimoto podílí i na redukci jikerných pásů okouna (Vejřík et al., 2017a). Mezi predátory z vyšších obratlovců patří například kormorán velký (*Phalacrocorax carbo*) (Čech et al., 2008), vydra říční (*Lutra lutra*) (Kloskowski et al., 2013) a u juvenilních stádií lednáček říční (*Alcedo atthis*) (Čech a Čech, 2017).

I přesto, že okoun preferuje prostředí poblíž břehu s vyvinutou makrofytní vegetací, často může být přítomností predátora nucen obývat oblast pelagiálu (Persson et al., 1991). Nicméně ke konzumaci určitého potravního zdroje se každý jedinec rozhoduje individuálně. Jde o jistý trade-off, kdy záleží hlavně na něm, jak velké riziko chce z hlediska predace podstoupit. Získat může buď vysoký energetický příjem, a zároveň být ohrožen vysokým predaním tlakem, anebo si vystačit pouze s takovým potravním zdrojem, který je dostupný s minimálním rizikem predace (Schoener, 1971; Couture a Pyle, 2016). Čech a Kubečka (2006) upozorovali u okouna oba typy takového chování. Všimli si, že jedna skupina jedinců se zdržovala v hlubších vrstvách, kde nebylo takové riziko predace a další skupina okounů zase zůstávala v prosvětlených vrstvách, kde byla i více zranitelná. Tím, že obě skupiny žily v odlišných podmínkách, kde byla i jiná dostupnost potravních zdrojů, lišily se tak i v potravním chování. Okoun z epilimnia konzumoval potravu v mnohem širším spektru a měl tím i více možností potravně se specializovat. Na rozdíl ale od druhé skupiny měla tato skupina větší mortalitu, neboť se rozhodla upřednostnit lepší potravní zisk s vyšším rizikem predace. Predaním tlak se v tomto případě významně podílí na tom, zda konzumenta ve schopnosti potravně se specializovat omezí či nikoliv (Araújo et al., 2011).

Můžeme se setkat i se situací, kde si okoun vybírá pouze omezené spektrum potravy i přesto, že je v nabídce mnohem více. Takové chování je ovlivněné hlavně vnitrodruhovou konkurencí v populaci, jejíž míra ovlivňuje i míru jejich potravní specializace (Svanbäck a Bolnick, 2005). Aby jedinci při zvýšené konkurenci o konkrétní potravní zdroj předešli případnému střetnutí s jiným konzumentem, většina z nich přechází na zcela odlišný typ potravy, čímž zvyšují i míru své individuální specializace (Svanbäck a Persson, 2004). Taková situace byla pozorovaná ve studii Svanbäck a Perssona (2004), kde dospělí okouni měnili potravní preference v důsledku zvýšené vnitrodruhové konkurence. Z oblasti litorálu, kde okouni preferovali nejvíce juvenilní stádia okounů a makrobezobratlé, se přesunuli do oblasti pelagiálu, kde začali konzumovat méně oblíbenou potravu, zooplankton, který byl v důsledku původně nízké preference i velmi hojný. Je tedy zřejmé, že jedním z hlavních faktorů, ovlivňujících míru specializace v populaci konkrétního druhu, je konkurence o potravní zdroj (Svanbäck a Persson, 2004; Svanbäck a Bolnick, 2007).

Okoun ale čelí konkurenci o potravní zdroje i s jinými druhy, a to již na počátku ontogeneze. O potravní zdroje se okoun během vývoje střetává obvykle s ploticí. Plotice a okoun si spolu potravně konkurují o zooplankton v planktivorní fázi (Estlander et al., 2010). Jak okoun roste, s postupem času začne konzumovat potravu větší, jako jsou bentičtí bezobratlí a v některých případech přechází na piscivorii (Couture a Pyle, 2016). Nicméně kompetice okouna s ploticí často způsobuje náhlý pokles počtu jedinců v populaci okouna a vytváří tzv. efekt hrdla láhve, čímž opoždí či přímo znemožňuje jejich přechod do piscivorní fáze (Estlander et al., 2010; Pannell, 2013). Mezidruhová kompetice mezi okounem a ploticí se tedy stává dalším faktorem, který ovlivňuje okouna v potravním výběru, a navíc i v jeho přechodu na piscivorii (Estlander et al., 2010). Ovšem ale plotice není jediným druhem, mezi kterým ke kompetici dochází. O potravu si konkuruje například i s ježdíkem obecným (*Gymnocephalus cernua*) o bentické bezobratlé (Schleuter a Eckmann, 2008). Jak je již zmíněno na začátku kapitoly, okoun se při detekci kořisti řídí svým zrakem a v podmínkách s nízkou průhledností jeho úspěšnost klesá (Diehl, 1988). Ježdík je naproti tomu v takových podmínkách zvýhodněn, protože zhoršená kvalita vody ho nijak neomezí a potravu může získávat mnohem lépe na rozdíl od okouna (Schleuter a Eckmann, 2008). Následkem zvýšené konkurence mezi druhy má navíc okoun i nižší šanci potravně se specializovat (Schleuter a Eckmann, 2008; Araújo et al., 2011).

### 3 Hypotézy

- Potravní chování okouna je značně variabilní a zahrnuje bezprostřední střídání různých potravních kategorií a podkategorií (zooplankton, různé makrobezobratlí, ryby) odpovídající různým potravním strategiím (zooplanktivorie, invertivorie, piscivorie).
- Potravní chování okouna se nemění v závislosti na velikostní kategorii jedince, pohlaví jedince a složení rybího společenstva, respektive sukcesním stádií ekosystému.



## 4 Metodika

### 4.1 Studované lokality

Odběr obsahů zaživadel ke zjištění šíře potravních specializací u okouna říčního byl proveden na jezerech Milada a Most. V obou případech se jedná o jezera vzniklá hydrickou revitalizací důlních jam po těžbě hnědého uhlí.

#### 4.1.1 Jezero Milada

Jezero Milada, dříve označované jako jezero Chabařovice, leží zhruba 90 km severozápadně od Prahy mezi městy Ústí nad Labem a Teplicemi v nadmořské výšce 145,7 m n.m. Jezero je dlouhé 3,2 km a široké 0,75 km (Vejřík a Peterka, 2013). Jeho rozloha činí 250 ha a objem  $18 \times 10^6 \text{ m}^3$  s maximální hloubkou 25 m a průměrnou hloubkou 16 m (Čech et al., 2011; Vejřík et al., 2017b). Zatápění jezera začalo roku 2001 a bylo dokončeno v roce 2010 (Vejřík et al., 2017b). Z pohledu úživnosti patří jezero Milada mezi oligotrofní jezero s množstvím celkového fosforu do 5 mg/l (Vejřík et al., 2019). Průhlednost vody se během vegetační sezóny (červen až září) pohybuje v rozmezí 5 až 7 m (Peterka, 2021a). V září, kdy probíhal odběr vzorků, má vertikální profil distribuce kyslíku a teploty většinou obdobný průběh (Obr. 3 ukazuje situaci během posledního vzorkování v roce 2020). Teplota do hloubky přibližně 8 m klesá z hladinových přibližně 20 °C velmi pozvolna. Skočná vrstva se nachází většinou mezi 8 až 11 m. Pod touto vrstvou pak teplota klesá k přibližně 10 °C a s přibývajícím hloubkou dále až na přibližně 6 °C ve 20 m a dále se již nemění. Kyslík od hladiny nejprve mírně narůstá, aby pak pozvolna klesal na přibližně 10 mg/l v hloubce 11 m a následně velmi prudce poklesne na 0,2 mg/l v hloubce kolem 14 m a zcela vymizí od hloubky 16 m.

#### 4.1.2 Jezero Most

Jezero Most se nachází zhruba 100 km severozápadně od Prahy v těsné blízkosti města Most v nadmořské výšce 199 m n.m. Jezero je dlouhé 2,8 km a široké 1,4 km. Jeho rozloha činí 311 ha a objem  $69,8 \times 10^6 \text{ m}^3$  s maximální hloubkou 75 m a průměrnou hloubkou 23 m (Peterka a Kubečka, 2011). Zatápění jezera začalo roku 2008 (Fultner a Valvoda, 2013) a bylo dokončeno o čtyři roky později v roce 2012 (Peterka, 2015). Z pohledu úživnosti patří jezero Most mezi oligotrofní jezera s množstvím celkového fosforu do 5 mg/l (Vejřík et al., 2019). Průhlednost vody se během vegetační sezóny (červen až září) pohybuje v rozmezí 5 až 10 m (Peterka a Kubečka, 2011). V září, kdy probíhal odběr vzorků, má vertikální profil distribuce

kyslíku a teploty většinou průběh popisovaný dále (Obr. 3 shrnuje situaci během posledního vzorkování v roce 2020). Do hloubky 8 m klesá teplota z hladinových přibližně 20 °C velmi pozvolna. Skočná vrstva se nachází mezi 8 až 10 m. Teplota pod touto vrstvou klesá dále na přibližně 15 °C a s přibývajícím hloubkou dále až přibližně na 7 °C ve 20 m. Hluběji ke dnu je již pokles teploty velmi pozvolný až na konečných 5,5 °C v hloubce 65 m. Oproti teplotě se množství kyslíku v horních 8 metrech prakticky nemění, jeho hodnota se pohybuje kolem 10 mg/l. V hloubce 8 až 10 m kyslík dokonce narůstá až na 16,5 mg/l, aby následně již pozvolna klesal až na konečných 6 mg/l v hloubce 65 m.

## 4.2 Sběr a zpracování dat

Sběr dat byl v každém roce proveden přibližně ve stejném období v měsíci září. Na jezeře Milada proběhly odlovy v letech 2012, 2013, 2014, 2015, 2017 a 2020 a na jezeře Most pak v letech 2011 až 2020 vyjma roku 2019. Pro odlovy byly použity tenatové sítě firmy Pokorný sítě, Brloh, zhotovené podle evropského standardu nordických mnohoočkových tenatových sítí (Appelberg et al. 1995, EN 14 757 2005). Tenatové sítě byly použity proto, že je s nimi možné vzorkovat všechny habitaty jezera a lovit všechny velikosti ryb od juvenilů až po dospělé. Použité tenatové sítě byly standardně složeny z 2,5 m dlouhých bloků tenatoviny 12 velikosti oček – 5,5; 6; 8; 10; 12,5; 16; 19,5; 24; 29; 35; 43 a 55 mm (velikost od uzlíku k uzlíku, různé velikosti oček po sobě následovaly v náhodném pořadí). Vedle těchto tenatových sítí byly s cílem zvětšit lovné úsilí pro ryby velkých velikostí použity v každém habitatu i takzvané velkooké tenatové sítě. Tyto sítě se skládaly ze 4 bloků tenatoviny délky 10 m s velikostí oček 70; 90; 110 a 135 mm. Odlovy postihly jak podélný, tak hloubkový gradient každého jezera. Podélný gradient byl zohledněn odlovy na minimálně dvou, v některých letech čtyřech místech na podélném gradientu každého z jezer. Hloubkový gradient byl pak postižen rozdělením habitatů na šest dnových (1 až 6 viz níže) a pět habitatů volné vody (1 až 5 viz níže) v případě jezera Milada a osm habitatů dnových (1 až 8 viz níže) a osm habitatů volné vody (1 až 8 viz níže) v případě jezera Most:

Dnové habitaty vzorkované bentickými tenatovými sítěmi:

- 1, příbřežní pásmo s hloubkou 0-3 m
- 2, hloubka 3-6 m
- 3, hloubka 6-9 m

- 4, hloubka 9-12 m
- 5, hloubka 12-21 m
- 6, hloubka 21-36 m
- 7, hloubka 36-51 m
- 8, hloubka větší jak 51 m

Habitaty volné vody vzorkované (epi-, meso-, bato-) pelagickými tenatovými sítěmi:

- 1, hloubka 0-3 m
- 2, hloubka 3-6 m
- 3, hloubka 6-9 m
- 4, hloubka 9-12 m
- 5, hloubka 12-21 m
- 6, hloubka 21-36 m
- 7, hloubka 36-51 m
- 8, hloubka větší jak 51 m

### **Analýza potravy**

Ulovení jedinci okounů byli nejprve usmrceni, následně změřeni (standartní délka, SL a celková délka, TL) a poté zváženi s přesností na 1 g. Pohlaví jedince bylo určeno podle přítomnosti samčích nebo samičích gonád. Potrava byla určena přímo na místě rozbořem obsahů zažívad. Za účelem rozboru byl vyjmut žaludek, který byl roztržěn a jeho obsah následně určen. Potrava okouna byla rozdělena do tří základních kategorií: zooplankton, makrobezobratlí a ryby. Jednotlivé skupiny byly v případech, kde to bylo možné, ještě dále zařazeny do nižších taxonomických kategorií. Ryby v potravě byly kromě druhového určení rozdělené i do věkových kategorií (0+ a starší ryby). U některých jedinců byl pomocí kruhového skalpelu odebrán vzorek bílé svaloviny pro pozdější vyhodnocení na stabilní izotopy uhlíku a dusíku.

### **Zpracování výsledků**

Pro vyhodnocení a vizualizaci dat jsem použila program Microsoft Excel 2019, ve kterém jsem provedla jak výpočty, tak vytvořila sloupcové grafy. Průměrné zastoupení potravních kategorií a podkategorií jsem počítala jako průměr relativního volumetrického podílu daných

kategorií v potravě všech jedinců, u kterých byla data o výskytu zvolených kategorií a podkategorií dostupná. Míru potravní specializace jsem vypočítala jako relativní zastoupení jedinců s jednou, dvěma či třemi (více nebylo zastoupeno) kategoriemi či podkategoriemi z celkového množství všech jedinců, u kterých byla data o výskytu zvolených kategorií a podkategorií dostupná.

## 5 Výsledky

Obrázek 4 zobrazuje zastoupení okouna v rybím společenstvu jezera Most a Milada v průběhu jednotlivých let. Již na první pohled je zřejmé, že v jezeře Most bylo v porovnání s ostatními druhy zastoupení okouna vysoké ve všech letech. V jezeře Milada bylo jeho zastoupení ve společenstvu poněkud nižší a dominovaly zde především kaprovité ryby, jako jsou plotice a perlíni. V obou jezerech byl i poměrně vysoký podíl výhradních piscivorů, jako je štika a sumec. Na obrázcích 5 a 6 je pak znázorněna distribuce jednotlivých druhů ryb podél vertikálního hloubkového gradientu jak v bentickém, tak pelagickém prostředí během posledního vzorkování obou jezer v roce 2020, a to jak pro kategorii tohoročních, tak starších ryb. Z obrázků je dobře patrné, že okoun je významnou součástí bentického společenstva, zatímco ve společenstvu pelagickém prakticky chybí.

### 5.1 Složení potravy

Složení potravy bylo analyzováno celkem u 2354 jedinců okouna říčního (Tab. 1). V jezeře Most byla provedena analýza u 1492 jedinců v období let 2011 až 2018, a 2020. Z toho 76 jedinců bylo uloveno v pelagickém prostředí a zbytek v prostředí bentickém. V jezeře Milada to bylo u 862 jedinců v letech 2012 až 2015, 2017 a 2020. Z toho bylo pouze 8 jedinců chyčených v pelagickém prostředí a zbylí jedinci v prostředí bentickém.

Podíváme-li se na složení potravy jedinců z obou jezer, na první pohled je zřejmé, že se zastoupení základních složek (zooplankton, makrobezobratlí, ryby) v potravě okouna mezi jezery výrazně nelišilo (Obr. 7a). V jezeře Most konzumovali jedinci okouna v průměru z 28,8 % zooplankton, 24,08 % makrobezobratlé a 47,12 % ryby. V jezeře Milada bylo zastoupení složek obdobné, odlišnosti byly jen mírné, kdy 39,17 % potravy tvořila složka zooplankton, 18,1 % makrobezobratlí a 42,73 % ryby (Obr. 7a).

Obrázek 7b znázorňuje, jak se složení potravy u okounů měnilo s délkou jejich těla. Na obou jezerech je zřejmé, že okouni menších velikostí ( $\leq 100$  mm) konzumovali nejvíce zooplankton, ze kterého postupně přešli (101-250 mm) na potravní složku makrobezobratlých a u větších jedinců ( $> 250$  mm) začaly dominovat především ryby. V jezeře Most (Obr. 7b; levý graf) konzumovalo v průměru 77 % jedinců menší velikosti ( $\leq 100$  mm) zooplankton, 19,5 % makrobezobratlé a pouze 3,5 % ryby. Se zvyšující se velikostí se zastoupení jednotlivých složek změnilo rapidně. U jedinců střední velikosti (101-250 mm) bylo průměrné zastoupení zooplanktonu zhruba o třetinu nižší (25,7 %) než v předchozím případě, potravní

kategorie makrobezobratlých byla zastoupena v průměru 27,8 % a největší zastoupení měly ryby (46,5 %). U největších jedinců (> 250 mm), tvořila složka zooplankton pouze 10,2 % a makrobezobratlí 8,4 %. Převládající potravní složkou byly ryby, které v průměru tvořily 81,4 % potravy.

V jezeře Milada (Obr. 7b; pravý graf) byla situace velmi podobná. U jedinců menší velikosti ( $\leq 100$  mm) průměrně využívalo zooplankton 81 % jedinců, makrobezobratlé 17,65 % a ryby pouze 1,35 %. Se zvyšující se velikostí (101-250 mm) došlo stejným způsobem jako v jezeře Most k výraznému poklesu zastoupení zooplanktonu (33,5 %), k mírnému nárůstu v konzumaci makrobezobratlých (18,6 %) a k rapidnímu zvýšení konzumace ryb (47,9 %). V poslední velikostní kategorii (> 250 mm) zooplankton už vůbec nefiguroval, zastoupení makrobezobratlých se v potravě okounů mírně snížilo (12 %) a nejvýznamnější potravní složkou byly ryby (88 %).

V obou jezerech byl rovněž studován rozdíl v potravním složení mezi oběma pohlavími. V jezeře Most bylo uloveno zhruba třikrát více samic (1082) než samců (370). V jezeře Milada byl případ obdobný (623 samic a 219 samců) (Obr. 7c). Složení potravy samců a samic se v obou jezerech značně lišilo. Nicméně složení potravy samic nebo samců bylo v rámci jednoho pohlaví na obou jezerech zhruba stejné. Co se týče složení potravy v jezeře Most, zooplankton patřil mezi významnou složku samců, kdežto samice tento typ potravy konzumovaly méně (41,4 % samců a 23,1 % samic). Poměrně stejnou mírou byla v potravě obou pohlaví zastoupena složka makrobezobratlých (27,3 % u samců a 23 % u samic). Co se týče ryb, průměrně tento typ potravy využívalo 31,3 % samců, zatímco u samic byla tato složka konzumována zhruba dvakrát více (53,9 %).

V jezeře Milada bylo průměrné zastoupení jednotlivých složek velmi podobné situaci jako z druhého jezera. Zooplankton využívalo v průměru 61 % samců a pouze 30,55 % samic. Skupina makrobezobratlých procentuálně představovala 24,5 % u samců a 15,9 % u samic. Ryby využívalo v průměru 14,5 % samců, zatímco u samic tato složka tvořila až 53,55 % veškeré potravy, což je zhruba čtyřikrát více.

Pokud nahlédneme na složení potravy jedinců okouna v průběhu jednotlivých let vývoje rybích společenstev studovaných jezer, je již na první pohled zřejmé, že v průběhu let se zastoupení složek potravy významně měnilo (Obr. 7d). Tabulka 1 shrnuje, u jakého množství jedinců bylo v jednotlivých letech složení potravy analyzované a jaká byla jejich průměrná velikost. V roce 2011 se zooplankton vyskytoval v průměru u 36,27 % jedinců okouna. V roce

2012 se zastoupení zooplanktonu začalo měnit a v potravě okounů se výrazně zvýšilo jeho využívání (49,4 %). Následující rok (2013) došlo opět k výraznému poklesu v jeho konzumaci (18,88 %, pokles zhruba 2,5krát). V roce 2014 se jeho zastoupení opět zvýšilo a v průměru se vyskytoval u 55,64 % jedinců. V následujících letech (2015, 2016, 2017, 2018) se zooplankton stával čím dál tím méně významnou potravní složkou (31,65 % → 10,52 % → 2,57 %) a v roce 2018 dokonce z potravy okounů vymizel úplně. V roce 2020 byl však zooplankton v potravě okounů opět zastoupen, byť jen v nižší míře (16,66 %). Co se týče kategorie makrobezobratlých a její změny v zastoupení v potravě okounů během následujících let, je zřejmé, že podobně jako u složky zooplankton se její význam v potravě měnil. V roce 2011 se vyskytoval v průměru pouze u 0,86 % a s přibývajícími lety (2012 a 2013) docházelo k jeho nárůstu (7,3 % → 39,06 %). V roce 2014 se vyskytoval v průměru dvakrát méně než v předešlém roce (17,22 %). V roce 2015 se opět konzumace této potravní složky navýšila (33 %) a její význam rostl až do roku 2016 (59,78 %). V následujících letech (2017, 2018) však došlo opět k poklesu v jejím zastoupení (23,51 % → 15,23 %) a hojně využívanou se stala až v roce 2020 (56,67 %). Co se týče poslední potravní kategorie, kterou byly ryby, již od roku 2011 se v potravě okounů vyskytovala velmi hojně (62,87 %). Následující roky (2012 a 2013) ji využívali jedinci průměrně v podobném zastoupení (43,3 % → 42,06 %) a v roce 2014 se vyskytovala v potravě již méně (27,14 %). V roce 2015 průměrně tvořila 35,35 % potravy okounů a další rok (2016) se její konzumace mírně snížila (29,7 %). Vysoce zastoupena byla až v letech 2017 a 2018 (73,92 % → 84,77 %) a v roce 2020 její význam opět klesl (26,67 %).

V jezeře Milada byly změny v průměrném zastoupení jednotlivých složek s přibývajícími lety mírně odlišné, než tomu bylo u okounů z jezera Most (Obr. 7d). Již od samého počátku (rok 2012) dominovali v potravě okounů zejména makrobezobratlí (48,65 %) a v podobné míře pak zooplankton (24,08 %) a ryby (27,27 %). V roce 2014 však došlo k výraznému poklesu konzumace makrobezobratlých (18,34 %) a hlavní složkou potravy byl zooplankton (61,43 %) a v menší míře i ryby (20,23 %). Nicméně s přibývajícími lety přestal hrát zooplankton v potravě okounů hlavní roli. V roce 2015 se zooplankton stále držel na poměrně vysoké škále (52,94 %), zatímco v roce 2017 výrazně poklesl (31,69 %) a v roce 2020 se vyskytoval v potravě už v poměrně zanedbatelném množství (5,62 %). Podobná situace se dá popsat i u kategorie makrobezobratlých, kde v roce 2012 byla tato složka nejprve využívaná poměrně často (48,65 %) a s přibývajícími lety se její význam v potravě snížil. V letech 2014

a 2015 konzumovali okouni makrobezobratlé v podobné míře (18,34 % → 20,6 %) a o dva roky později (2017) došlo opět k výraznému poklesu v jejich konzumaci (7,08 %). K dalšímu zvýšení, byť mírnému, došlo až v roce 2020 (9,55 %). Opačný trend je však znatelný u konzumace ryb, kde byly v roce 2012 konzumovány v průměru z 27,27 % a od roku 2014 až do roku 2020 docházelo postupně k nárůstu zastoupení piscivorních jedinců (20,23 % → 26,46 % → 61,23 % → 84,83 %).

### 5.1.1 Zooplankton

Podíváme-li se na konzumaci jednotlivých kategorií v jezeře Most a Milada odděleně, vidíme, že detailnější rozdělení potravní kategorie zooplankton se podařilo pouze u 177 jedinců (33,8 %) z jezera Most z celkového počtu 523 analyzovaných jedinců, u kterých se v potravě vyskytoval zooplankton (Obr. 8). Podobně tomu tak bylo i v jezeře Milada, kde byla bližší kategorie určena pouze u 99 jedinců (27,6 %) z celkového počtu 359 jedinců konzumujících zooplankton. Z jednotlivých podkategorií zooplanktonu byly v jezeře Most v potravě okounů nalezeny dva rody perlooček (*Daphnia* a *Leptodora*), zatímco v jezeře Milada byl přítomen v potravě okounů pouze rod *Daphnia*. Na obou jezerech se v potravě okounů vyskytovalo i nepatrné množství pakomářích kukel (Diptera), které rovněž obývají vodní sloupec (Obr. 8a). V jezeře Most (Obr. 8a: levý graf) průměrně využívalo perloočky rodu *Daphnia* 87,1 %, zatímco rod *Leptodora* konzumovalo v průměru pouze 8,94 %. Pakomáří kukly tvořily průměrně pouze 3,96 % potravy. V jezeře Milada byla diverzita zooplanktonu v potravě okounů poněkud nižší. V průměru však bylo zastoupení rodu *Daphnia* významnější než v předchozím jezeře (99,44 %). Perloočky rodu *Leptodora* nebyly v potravě okounů v tomto jezeře zjištěny ani v jednom případě. Pakomáří kukly průměrně zastávaly pouze zanedbatelné množství (0,56 %) (Obr. 8a: pravý graf).

Rozdíl v potravním složení jednotlivých podkategorií zooplanktonu byl srovnán i mezi jednotlivými velikostními kategoriemi okouna (Obr. 8b). Průměrné zastoupení jednotlivých podkategorií v jezeře Most (Obr. 8b: levý graf) bylo následovné: jedinci menších velikostí ( $\leq 100$  mm) konzumovali v průměru z 88,5 % perloočky rodu *Daphnia* a z 11,5 % pakomáří kukly. U jedinců střední velikosti (101-250 mm) využívalo v průměru 90,1 % perloočky rodu *Daphnia*, 9,1 % perloočky rodu *Leptodora* a 0,8 % pakomáří kukly. U větších jedinců ( $> 250$  mm) začaly být perloočky rodu *Leptodora* v potravě okounů čím dál běžnější (66,66 %), a to spolu i s pakomářími kuklami (33,33 %).



V jezeře Milada (Obr. 8b: pravý graf) se z jednotlivých podkategorií zooplanktonu u menších jedinců ( $\leq 100$  mm) vyskytovaly pouze perloočky rodu *Daphnia*. U jedinců středních velikostí (101-250 mm) byl rod *Daphnia* průměrně zastoupen v 99,24 % a jen v 0,76 % pakomářími kuklami. U větších jedinců ( $> 250$  mm) zooplankton v potravě nefiguroval.

Detailněji byl popsán i rozdíl v potravním složení jednotlivých podkategorií zooplanktonu mezi samci a samicemi (Obr. 8c). V jezeře Most konzumovalo perloočky rodu *Daphnia* 92,98 % samců a o něco méně samic (83,2 %). U rodu *Leptodora* byla situace podobná, nicméně tato složka se vyskytla častěji u samic (12,76 %) než u samců (4,16 %). Zato průměrné zastoupení pakomářích kukel se mezi samci a samicemi výrazně nelišilo (samci: 2,85 %, samice: 4,03 %).

V jezeře Milada nebyla zaznamenána mezi samci a samice prakticky žádná odlišnost. Rod *Daphnia* konzumovalo v průměru 99,5 % samců a 99,3 % samic a pakomáří kukly konzumovala obě pohlaví rovněž ve velmi podobné míře (samci: 0,5 %, samice: 0,7 %).

### 5.1.2 Makrobezobratlí

Když se podíváme na druhou kategorii - makrobezobratlé (Obr. 9a), můžeme vidět, že v jezeře Most byla tato potravní kategorie poměrně rozsáhlou skupinou, která je tvořena jak zástupci žijícími v substrátu dna, tak zástupci žijícími na dně či na makrovegetaci, až po zástupce, kteří byli nejspíš sbíráni z hladiny, na kterou spadli (terestriční makrobezobratlí). První skupinu tvořili zejména larvy pakomárů (Chironomidae) či jiných dvoukřídlých (Diptera), druhou pak berušky (rod *Asellus*), raci (Decapoda), slávičky (Bivalvia), plovatky (Gastropoda), klešťanky (Heteroptera), larvy vážek (Odonata), chrostíků (Trichoptera), jepic (Ephemeroptera), a třetí pak utopení pavouci (Arachnida) (Obr. 9a).

Detailnější zařazení potravní kategorie makrobezobratlí se podařilo u 236 jedinců (50,75 %) z celkového počtu 465 všech analyzovaných jedinců v jezeře Most a u 151 jedinců (82,06 %) z celkového počtu 184 analyzovaných jedinců v jezeře Milada, u kterých se vyskytovali makrobezobratlí. Co se týče výskytu jednotlivých podkategorií makrobezobratlých v potravě okounů v rámci obou jezer, v jezeře Most zcela chyběli raci a pavouci a v jezeře Milada zase chyběly larvy jepic a plovatky. V jezeře Most byli nejvýznamnější složkou dvoukřídlí (32,69 %) a berušky (31,01 %). Mezi další významnou

potravní složku okounů patřily larvy vážek (21,71 %) a jepic (10,23 %). Larvy chrostíků byly zastoupeny v průměru pouze u 3,64 %, klešťanky 0,54 %, plovatky 0,13 % a slávičky 0,05 %.

V jezeře Milada byly podkategorie v rámci potravní složky makrobezobratlých poněkud rozmanitější. Avšak nejdůležitější složkou zde byli opět dvoukřídlí (56,46 %) a průměrně vzrostla i konzumace larev vážek (17,01 %). Mezi novou potravní složku patřili raci, kteří taktéž patřili mezi významnou potravní složku (15,21 %). Berušky zde naopak patřily k méně významné složce, přesto ji v průměru využívalo stále 7,91 %. Larvy chrostíků se v průměru vyskytovaly v podobné míře (1,46 %) jako v jezeře Most. Nejméně byly zastoupeny kategorie, jako slávičky (0,86 %), pavouci (0,7 %) a klešťanky (0,39 %). Larvy jepic a plovatky nebyly zjištěny ani u jednoho jedince (Obr. 9a).

Průměrné zastoupení jednotlivých podkategorií makrobezobratlých se v rámci obou jezer mírně lišilo i mezi jednotlivými velikostmi okounů (Obr. 9b). V jezeře Most byli u nejmenších jedinců ( $\leq 100$  mm) nejvýznamnější složkou dvoukřídlí (65,84 %), berušky (29,23 %) a larvy jepic (4,93 %). V jezeře Milada se ve stejné velikostní kategorii též jevíli dvoukřídlí jako důležitá potravní složka (74,84 %) a podobně i berušky (18,71 %). V této velikostní kategorii se navíc vyskytovaly i larvy vážek, které v průměru využívalo 6,45 % jedinců okouna.

Ve druhé velikostní kategorii (101-250 mm) začala být potravní složka více rozmanitá, a to v obou jezerech. U okounů z jezera Most již byly v průměru významnější složkou berušky (32,05 %), dále larvy dvoukřídlých (30,08 %) a vážek (22,73 %). Larvy jepic byly v průměru zastoupeny u 10,17 % a chrostíků u 4,25 % jedinců. Klešťanky byly v průměru využívány u 0,65 %. Slávičky a plovatky byly v potravě zastoupeny pouze u 0,03 %, a to v obou případech. V jezeře Milada byly stále nejvíce využívanou složkou larvy dvoukřídlých (54,83 %) a vzrostlo navíc zastoupení larev vážek (18,47 %). Poprvé se zde začali v potravě okounů objevovat raci, kteří v průměru zastupovali 16,32 %. Berušky byly využívány v průměru 6,76 % a larvy chrostíků 1,75 % jedinců. Slávičky využívalo v průměru pouze 1,03 % a stejně tak i neobvyklou složku, jako jsou pavouci, kteří byli v potravě zastoupeni pouze u 0,84 %.

V poslední velikostní kategorii ( $> 250$  mm) byly v obou jezerech v rámci makrobezobratlých potravní podkategorie stejně rozmanité jak u jedinců střední velikosti. V jezeře Most byly nejvíce konzumovány larvy vážek (40,4 %). V průměru pak využívalo 19,71 % jak larvy dvoukřídlých, tak ve stejném množství i larvy jepic (19,71 %). Další nejčastější složkou byly berušky (17,74 %). Přítomny byly ojediněle i plovatky (1,96 %)

a slávičky (0,48 %). V jezeře Milada bylo v této velikostní kategorii případů pouze 6, z nichž bylo možné určit druh ve všech případech. Průměrně využívalo 36,36 % jak dvoukřídle, tak raky (36,36 %). Další často využívanou složkou byly vážky (18,18 %) a poslední složkou byly klešťanky, které v průměru využívalo 9,09 %.

Obrázek 9c znázorňuje, jak se lišilo potravní složení jednotlivých podkategorií makrobezobratlých mezi samci a samicemi. V jezeře Most (Obr. 9c: levý graf) konzumovala obě pohlaví téměř totožné podkategorie, a to zhruba i ve stejném poměru. Nejčastěji konzumovaným druhem byly berušky (samci: 34,46 %, samice: 27,67 %) a larvy dvoukřídle (samci: 33,53 %, samice: 31,95 %). Dále jimi byly larvy vážek (samci: 20,26 %, samice: 23,65 %), jepic (samci: 9,29 %, samice: 11,28 %), chrostíků (samci: 2,46 %, samice: 4,33 %) a u samic navíc klešťanky (0,82 %), plovatky (0,21 %) a slávičky (0,08 %).

Výrazný rozdíl v potravním složení bezobratlých mezi samci a samicemi byl v jezeře Milada (Obr. 9c: pravý graf). Obě pohlaví konzumovala nejčastěji larvy dvoukřídle (73,25 % samci a 49,74 % samice). Poté se ale začaly potravní preference lišit, kdy například berušky konzumovalo v průměru více samců (16,9 %) než samic (3,97 %). Larvy vážek konzumovaly častěji samice (20,04 %), zatímco samci v menším měřítku (6,52 %). Výrazný rozdíl byl i v konzumaci raků, kde u samic byl průměrně zastoupen ve velmi podobné míře jako tomu bylo u larev vážek (21,57 %), zatímco u samců se raci vyskytovali velmi zřídka (2,51 %). Ovšem méně významnou složkou u obou pohlaví byly larvy chrostíků (samci: 0,83 %, samice: 1,79 %). Samice pak dále konzumovaly i slávičky (1,28 %), pavouky (1,05 %) a klešťanky (0,56 %), byť se jednalo o poměrně nízké zastoupení.

### 5.1.3 Ryby

Podíváme-li se na poslední kategorii ryby, vidíme, že se v průměru vyskytovala v potravě okounů nejvíce, a to v obou jezerech. V jezeře Most se vyskytovala u 753 jedinců z celkového množství 1492 analyzovaných a v jezeře Milada u 379 jedinců z 862. Detailnější určení do čeledi či druhu v jezeře Most se pak podařilo rybí potravu zařadit u 239 jedinců (31,74 %) a v jezeře Milada u 187 jedinců (49,34 %) z celkového počtu všech analyzovaných, u kterých se vyskytovaly v potravě ryby (Obr. 10a).

V rámci čeledi dominovaly v potravě okounů především okounovité ryby, a to jak v jezeře Most (52,35 %), tak v jezeře Milada (94,22 %) (Obr. 10a; Obr. 11a). Skupina kaprovitých ryb byla v potravě u okounů z jezera Most průměrně zastoupena v 30,16 %. V jezeře Milada byla

průměrně zastoupena v 5,78 % (Obr. 10a; Obr. 12a). V jezeře Most navíc okouni konzumovali i jiné druhy (sính, sumec a štika), které byly v potravě okounů zjištěny v 17,49 % případů (Obr. 10a; Obr. 13a).

Pokud nahlédneme na jednotlivé druhy ryb v potravě okounů (Obr. 11a) vidíme, že převažovali především samotní okouni, kteří se na jezeře Most vyskytovali průměrně u 87,2 % případů. V jezeře Milada se tato skupina ryb vyskytovala v průměru u 98,28 %. Další významnou okounovitou rybou byl ježdík obecný, který se vyskytoval v potravě okounů zejména v jezeře Most (12,8 %), kdežto v jezeře Milada byl přítomen pouze u dvou jedinců (1,14 %). V neposlední řadě byl objeven v traktu jednoho okouna i candát obecný (*Sander lucioperca*), a to pouze na jezeře Milada (0,58 %) (Obr. 11a).

Podíváme-li se na jednotlivé druhy ryb v potravě u různých velikostních kategorií okounů (Obr. 11b), můžeme vidět, že v jezeře Most se okouni ve střední velikostní kategorii vyskytovali z 90,49 % a ježdíci z 9,51 %. V největší velikostní kategorii se vyskytovali okouni o trochu méně (81,22 %) a o něco více byli zastoupeni ježdíci (18,78 %). Co se týče okounů z jezera Milada, zastoupení jednotlivých druhů v rámci čeledi Percidae bylo obdobné. Jedinci střední velikosti nejvíce konzumovali okouny (98,05 %), poté ježdíky (1,3 %) a v neposlední řadě candáta (0,65 %). Větší jedinci už však predovali pouze na okounech (100 %).

Co se týče čeledi Cyprinidae, z jednotlivých druhů se v obou jezerech nejčastěji vyskytovaly plotice (Obr. 12a). V jezeře Most se vyskytovaly v průměru z 93,96 % a v jezeře Milada v průměru z 90,43 %. Druhým často konzumovaným druhem byli perlíni. V jezeře Most byli konzumováni v průměru z 4,09 % a v jezeře Milada z 9,52 %. V jezeře Most se navíc v potravě okounů vyskytoval i lín obecný (*Tinca tinca*) (1,95 %) (Obr. 12a).

Srovnání zastoupení jednotlivých druhů kaprovitých ryb v potravě okounů s ohledem na jejich velikost ukazuje obrázek 12b. Můžeme vidět, že v jezeře Most byla v jednom případě u nejmenší velikostní kategorie ( $\leq 100$  mm) nalezena plotice. U jedinců střední velikosti dominovala v potravě okounů plotice (95,06 %), poté perlíni (2,6 %) a nakonec i lín (2,34 %). Větší jedinci konzumovali opět nejvíce plotice (87,12 %) a dále perlíny (12,88 %). V jezeře Milada byly kaprovité ryby nalezeny v potravě pouze u jedinců střední (101-250 mm) a největší velikosti ( $> 250$  mm). Z toho v první velikostní kategorii konzumovali okouni z kaprovitých ryb výhradně plotice a u největších jedinců se vyskytovaly jak plotice (50 %), tak perlíni (50 %).

V jezeře Most byly navíc v potravě okounů přítomny i druhy, jako je síh maréna (*Coregonus maraena*) (88,6 %), sumec velký (3,1 %) a štika obecná (8,3 %) (Obr. 13a). V rámci jednotlivých velikostí (Obr. 13b) se tyto druhy vyskytovaly pouze u jedinců střední (101-250 mm) a největší kategorie (> 250 mm). Středně velcí okouni (101-250 mm) konzumovali nejvíce síhy (95,92 %) a ojediněle se v jejich potravě vyskytla i štika (4,08 %). U větších jedinců se však vyskytovali síhové v průměru z 77,16 %, štiky z 14,95 % a sumci ze 7,89 %.

V jezeře Most se u nejmenších jedinců ( $\leq 100$  mm) vyskytovali pouze kaprovité ryby (100 %, Obr. 10b). V jezeře Milada však nebylo možné u nejmenších jedinců ( $\leq 100$  mm) určit druh ani v jednom případě. U středních velikostí (101-250 mm) je zřetelné, že jedinci v obou jezerech začali navíc konzumovat i okounovité ryby (v Mostě 48,46 % a v Miladě 94,78 %). Kaprovité ryby využívalo v průměru 36,18 % v jezeře Most a 5,22 % v jezeře Milada. V jezeře Most navíc začali okouni predovat i na jiných druzích, jako je síh maréna, štika obecná a sumec velký (15,35 %). Větší jedinci (> 250 mm) už začali výrazně predovat na okounovitých rybách v obou jezerech (62,18 % v jezeře Most a 89,18 % v jezeře Milada), a také poměrně častěji i na kaprovitých rybách (15,07 % v jezeře Most a 10,82 % v Miladě). V potravě okounů z jezera Most se navíc vyskytovala kategorie, do které spadali síhové, štiky a sumci, mnohem častěji (22,75 %).

Na obrázku 10c je znázorněné, jak se u okounů z jezera Most a Milada lišilo potravní složení jednotlivých druhů ryb mezi samci a samicemi. V jezeře Most konzumovala okounovité ryby obě pohlaví v průměru stejně (samci: 61,83 %, samice: 50,54 %). Kaprovité ryby byly však v průměru zastoupeny více u samic (33,21 %) než u samců (12,95 %). Ostatní druhy, kam spadá síh, štika a sumec, se vyskytovaly v průměru u 16,24 % samic a u 25,22 % samců. V jezeře Milada bylo zastoupení jednotlivých druhů ryb mezi samci a samicemi téměř bez rozdílu. Okounovité ryby se vyskytovaly v průměru u 91,94 % samců a u 94,37 % samic. Kaprovité ryby pak byly méně významnou potravní složkou u obou pohlaví, která se vyskytovala u 8,06 % samců a u 5,63 % samic.

Podíváme-li se na kategorii ryby z pohledu konzumace mladších či starších jedinců (Obr. 14a) vidíme, že v jezeře Most konzumovalo tohoroční ryby v průměru 80,91 % a starší ryby 19,09 %. V jezeře Milada byla situace podobná, 87,94 % okounů predovalo na tohoročních rybách a 12,06 % na starších jedincích.

Na obrázku 14b je znázorněno, jak se na obou jezerech s rostoucí velikostí okounů měnilo zastoupení rybí kořisti v závislosti na jejím věku. V jezeře Most predovali nejmenší jedinci ( $\leq 100$  mm) pouze na tohoročních rybách. V jezeře Milada nebyl u menších jedinců určený věk rybí kořisti ani u jednoho jedince. S narůstající délkou těla (101-250 mm) začali okouni okrajově konzumovat i starší jedince, a to v obou jezerech. V jezeře Most průměrně predovalo na starších jedincích 10,39 % a v jezeře Milada tomu bylo obdobně (6,27 %). Nicméně predace na tohoročních rybách byla v obou jezerech mnohem větší než na starších jedincích (Most: 89,61 %, Milada: 93,73 %). Největší jedinci ( $> 250$  mm) pak predovali v obou jezerech podobnou mírou jak na tohoročních, tak starších rybách, přičemž v jezeře Most převažovala o něco více predace na tohoročních jedincích (59,83 %) než na starších (40,17 %). V jezeře Milada tomu bylo naopak, kdy 44,92 % predovalo na tohoročních rybách a 55,08 % na rybách starších.

## 5.2 Míra potravní specializace

Potrava okouna byla v obou jezerech až na pár výjimek téměř vždy tvořena pouze jednou potravní složkou (zooplankton, makrobezobratlí nebo ryby). Obrázek 15a procentuálně znázorňuje počet jedinců využívajících čistě jednu potravní složku nebo kombinaci dvou či tří složek.

Na jezeře Most (Obr. 15a: levý graf) byla u 1247 (83,58 %) jedinců z celkového množství 1492 analyzovaných vždy zastoupena jen jedna potravní kategorie. Zbylých 241 jedinců (16,15 %) konzumovalo současně potravní kategorie dvě a pouze čtyři jedinci (0,27 %) měli v zažívacím traktu současně potravní kategorie tři. V jezeře Milada (Obr. 15a: pravý graf) bylo takových jedinců, kteří využívali pouze jednu potravní kategorii, 803 (93,16 %), a to z 862 všech analyzovaných jedinců. Zbylých 58 jedinců (6,73 %) konzumovalo dvě a pouze u jednoho jedince (0,12 %) byly zjištěny tři potravní kategorie.

Podíl generalismu a specialismu byl v obou jezerech studován i v rámci jednotlivých velikostních kategorií ryb (Obr. 15b). V jezeře Most bylo zastoupení specialistů u nejmenších jedinců ( $\leq 100$  mm) a u jedinců střední velikosti (101-250 mm) poměrně vysoké (84 % a 81,95 %). U největších jedinců však bylo zjištěno, že se zde vyskytovalo specialistů ještě více (91,71 %). Stejný případ byl i v jezeře Milada, kde se zastoupení specialistů v prvních dvou velikostních kategoriích výrazně nelišilo ( $\leq 100$  mm: 95,56 %, 101-250 mm: 92,36 %), zatímco u větších jedinců jejich podíl ještě mírně vzrostl (97,83 %). Tři potravní kategorie, tedy nejvyšší podíl generalismu, se vyskytly pouze u jedinců z druhé velikostní kategorie (101-250 mm), a to v obou jezerech (Most: 0,36 %, Milada: 0,15 %).

Nahlédnutím na jednotlivé roky (Obr. 15c) můžeme vidět, jak se v obou jezerech vyvíjela potravní specializace jedinců v rámci celé populace. V jezeře Most je na první pohled zřejmé, že podíl generalismu a specialismu kolísal mezi roky 2011-2014 ve velmi podobné míře (míra specialismu: 84,98 %  $\rightarrow$  89,68 %  $\rightarrow$  77,22 %  $\rightarrow$  78,03 %). V letech 2014 a 2015 byli v rámci dané populace zaznamenáni jedinci, kteří kombinovali všechny tři složky (1,52 % a 2 %), zatímco ostatní generalisté kombinovali pouze dvě složky (20,45 % a 50 %). Kromě toho došlo v roce 2015 i k náhlé změně, kdy začal být podíl generalistů a specialistů v populaci stejný (50 % a 50 %). Avšak od roku 2016 došlo opět k nárůstu specialistů, kteří v populaci převažovali až do roku 2020 (86,2 %  $\rightarrow$  95,32 %  $\rightarrow$  87,69 %  $\rightarrow$  86,66 %). V jezeře Milada byla situace velmi podobná. Přesto byl v tomto jezeře podíl specialistů vysoký již od samého počátku a v populaci jeho význam s přibývajícími lety rostl bez výrazného poklesu, jako tomu

bylo v jezeře Most (86,36 % → 92,09 % → 89,05 % → 97,53 % → 98,87 %). Nicméně, co se týče počtu jedinců konzumujících více potravních kategorií, pouze v roce 2015 byl zaznamenán případ, kdy se vyskytovaly v potravě okouna až tři kategorie (0,5 %) a zbytek jedinců využíval kombinaci pouze dvou daných kategorií (zooplankton, makrobezobratlí nebo ryby, 10,45 %).

Podíváme-li se detailněji na skupinu jedinců, kteří využívali čistě jednu potravní složku (Obr.16a: levý graf), vidíme, že v jezeře Most bylo poměrně stejné množství jedinců specializujících se na zooplankton (321 jedinců) (25,74 %) a makrobezobratlé (278 jedinců) (22,29 %) a zhruba dvakrát více jedinců konzumujících výhradně ryby (648 jedinců) (51,96 %). V jezeře Milada (Obr. 16a: pravý graf) bylo zastoupení složek obdobné, bylo zde ale o něco více jedinců konzumujících zooplankton (312 jedinců, 38,85 %) než těch, kteří konzumovali makrobezobratlé (135 jedinců, 16,82 %) a u zbylých jedinců se vyskytovaly pouze ryby (358 jedinců, 44,33 %).

Co se týče potravních specialistů v rámci jednotlivých velikostí, dá se usoudit, že nedošlo k téměř žádnému rozdílu v zastoupení jednotlivých kategorií, jak na to bylo nahlíženo již v předchozí kapitole (Obr. 7b) z pohledu průměrného zastoupení těchto tří potravních kategorií. V jezeře Most (Obr. 16b; levý graf) bylo 131 jedinců menší velikosti ( $\leq 100$  mm). Z toho 107 jedinců (81,7 %) konzumovalo zooplankton, 19 jedinců (14,5 %) makrobezobratlé a pouze 5 jedinců (3,8 %) ryby. Se zvyšující se velikostí se pak zastoupení jednotlivých složek rapidně měnilo. U 917 jedinců střední velikosti (101-250 mm) se zooplankton vyskytoval pouze u 199 jedinců (21,7 %). Makrobezobratlé konzumovalo 242 jedinců (26,4 %) a největší zastoupení měly ryby, které se v potravě vyskytovaly u 479 jedinců (51,9 %). U největších jedinců ( $> 250$  mm), kterých bylo 199, se specializovalo na zooplankton pouze 15 jedinců (7,54 %), na makrobezobratlé 17 (8,54 %) a u většiny byly primární potravní složkou ryby, které konzumovalo 167 jedinců (83,92 %). V jezeře Milada (Obr. 16b; pravý graf) byla situace velmi podobná, kdy bylo analyzováno 129 jedinců menší velikosti ( $\leq 100$  mm) a z toho se na zooplankton specializovalo 106 jedinců (82,2 %), na makrobezobratlé 22 jedinců (17 %) a na ryby pouze jeden jedinec (0,8 %). Se zvyšující se velikostí došlo u 629 jedinců (101-250 mm) stejným způsobem jako v jezeře Most ke snížení konzumace zooplanktonu, na kterou se specializovalo pouze 206 jedinců (32,7 %). K mírnému nárůstu došlo v konzumaci makrobezobratlých, kterou výhradně využívalo 108 jedinců (17,2 %). Nejvíce se však jedinci specializovali na ryby, kategorii, která se vyskytovala u 315 jedinců (50,1 %). V rámci 45



jedinců v poslední velikostní kategorii ( $> 250$  mm) se zooplankton vůbec v potravě nevyskytoval. Na makrobezobratlé se specializovalo čím dál tím méně jedinců (11,1 %) a prioritní potravní složkou byly ryby, které byly čistě přítomny u 40 jedinců (88,9 %).

Co se týče přítomnosti dvou a více složek, jedinci konzumovali následující kombinace kategorií: zooplankton+makrobezobratlí, zooplankton+ryby, makrobezobratlí+ryby, zooplankton+makrobezobratlí+ryby (Obr. 17a). V jezeře Most bylo z 245 jedinců konzumujících více složek 58 případů s kombinací zooplanktonu a ryb (23,7 %), 140 s kombinací zooplankton a makrobezobratlí (57,1 %), 43 jedinců konzumujících makrobezobratlé a ryby (17,6 %) a 4 jedinci se všemi třemi složkami (zooplankton, makrobezobratlí a ryby) (1,6 %). Na jezeře Milada byly nejčastější kombinací zooplankton a makrobezobratlí, které využívalo 36 jedinců (61 %). Ostatní kombinace byly méně časté, kde se kombinace zooplankton a ryby vyskytovala pouze u 10 případů (16,95 %), makrobezobratlí a ryby u 12 případů (20,35 %) a pouze jeden případ konzumoval všechny tři složky (1,7 %).

Obrázek 17b ukazuje, jak se tyto kombinace vyskytovaly u jednotlivých jedinců v závislosti na jejich velikosti. V jezeře Most kombinovalo více složek 25 nejmenších jedinců ( $\leq 100$  mm), 202 jedinců střední velikosti (101-250 mm) a 18 jedinců, kteří byli z největší velikostní kategorie ( $> 250$  mm). V první velikostní kategorii bylo 24 jedinců s kombinací zooplankton+makrobezobratlí (96 %) a pouze jeden jedinec s kombinací makrobezobratlí+ryby (4 %). Ve druhé kategorii bylo 115 jedinců s kombinací zooplankton+makrobezobratlí (56,9 %), 44 jedinců s kombinací zooplankton+ryby (21,8 %), 39 s kombinací makrobezobratlí+ryby (19,3 %) a pouze čtyři jedinci se všemi třemi složkami (zooplankton+makrobezobratlí+ryby) (2 %). V poslední velikostní kategorii byl jeden případ s kombinací zooplankton+makrobezobratlí (5,6 %), 14 s kombinací zooplankton+ryby (77,8 %) a tři jedinci, kteří kombinovali makrobezobratlé a ryby (16,7 %). V jezeře Milada byly jednotlivé kombinace využívány zhruba stejně, jako v jezeře Most. Potravní složky kombinovalo 6 nejmenších jedinců, 52 střední velikosti a jeden největší jedinec. Z toho v první velikostní kategorii byli 4 jedinci s kombinací zooplankton+makrobezobratlí (66,6 %), jeden případ s kombinací zooplankton+ryby (16,7 %) a jeden s kombinací makrobezobratlí+ryby (16,7 %). V rámci druhé kategorie bylo 32 jedinců s kombinací zooplankton+makrobezobratlí (61,5 %), 9 jedinců s kombinací zooplankton+ryby (17,3 %), 10 s kombinací makrobezobratlí+ryby (19,2 %) a pouze jeden jedinec, který kombinoval všechny tři složky

(zooplankton+makrobezobratlí+ryby) (2 %). Jen u jednoho případu v poslední velikostní kategorii byla zaznamenána kombinace makrobezobratlí+ryby.

Z analyzovaných potravních kategorií dává díky své tvarové a funkční variabilitě pouze skupina makrobezobratlých možnost podívat se podobnou optikou i na její podkategorie. Pro detailnější popis byli tedy jedinci rozděleni podle toho, zda v rámci skupiny makrobezobratlí převažovala čistě jedna podkategorie nebo se naopak jednalo o kombinaci více podkategorií. Na obrázku 18 je procentuálně znázorněný počet jedinců, který konzumoval výhradně jednu podkategorii a počet případů, kde bylo nalezeno podkategorií více. V jezeře Most (Obr. 18: levý sloupec) se z 278 jedinců konzumujících výhradně makrobezobratlé 128 z nich specializovalo pouze na jednu konkrétní podkategorii, 20 případů využívalo kombinaci dvou podkategorií a u jednoho případu byly zaznamenány podkategorie tři. U zbylých 129 jedinců však nebyla podkategorie určena, a proto také nebyli do tohoto hodnocení začleněni. V jezeře Milada (Obr. 18: pravý sloupec) byla situace podobná, kdy ze 135 jedinců bylo 85 jedinců, kteří využívali čistě jednu potravní podkategorii, 7 jedinců, kteří konzumovali dvě a 1 případ, kde se vyskytovaly podkategorie tři. O více než 3 podkategorie, se však nejednalo ani v jednom jezeře. U zbylých 42 jedinců nebyla podkategorie určena a takoví jedinci nebyli do tohoto hodnocení zařazeni.

## 6 Diskuze

Výsledky mé práce založené na rozbořech obsahů zažívaděl 2354 jedinců okouna z nově vzniklých důlních jezer Milada a Most ukazují, že potravní spektrum okouna říčního je v podmínkách těchto vodních ekosystémů s dobře vyvinutou litorální zónou velmi široké. Mé výsledky jsou v souladu s výsledky Amundsena et al. (2003) z norských jezer, které ukazují, že i zde okoun konzumoval širokou škálu potravních zdrojů, jako je zooplankton, bezobratlí a ryby. Jak bylo také zjištěno ve studii Amundsena et al. (2003), okoun procházel během ontogeneze i změnami v potravním chování. I v tomto ohledu ukázaly výsledky z jezer Milada a Most stejný průběh ontogenetických změn, kdy byla již na první pohled zřejmá i korelace se zvyšující se velikostí, a to jak u v průměru velikostně nejmenší potravní kategorie – zooplanktonu (negativní korelace), tak u té v průměru největší – ryb (pozitivní korelace). Tento trend však nebyl zaznamenán Schleuterem a Eckmannem (2008) při průzkumu Bodamského jezera, kde byli okouni ve výběru potravy značně variabilní v rámci všech velikostí a nedocházelo tak k postupnému nahrazení zooplanktonu za velikostně větší potravní složku, jako jsou obecně nejprve bezobratlí a následně ryby. Autoři nicméně toto chování vysvětlují tím, že v jezeře došlo v minulosti ke zvýšení obsahu živin, což ovlivnilo i okouna v jeho potravním chování.

Díky skutečnosti, že je okoun schopen využívat širokou škálu potravních zdrojů a potravních strategií od zooplanktivorie až po piscivorii, má ve vodních ekosystémech velmi významnou roli. V jezerech Most a Milada byli v ojedinělých případech zaznamenáni i jedinci, kteří byli piscivorní již při malých velikostech ( $\leq 100$  mm). Stejný případ ve svém výzkumu zaznamenali i Amundsen et al. (2003), kdy zjistili piscivorní okouny již při velikosti 70 mm. Dá se soudit, že okouni se v jezeře Most a Milada chovají podobným způsobem, tedy někteří přecházejí na piscivorní způsob výživy velmi časně, byť v mnou sledovaných jezerech se v obou případech jednalo o malé množství jedinců. Můj výzkum rovněž ukázal, že i u větších jedinců v jezeře Most nadále figuroval v potravě zooplankton. Jednalo se ale o velmi nízké zastoupení v porovnání s ostatními dvěma potravními kategoriemi. Mé výsledky spolu s výsledky Amundsena et al. (2003) také ukazují, že i v největších velikostech nebyli všichni okouni striktně piscivorní. Možné vysvětlení může být ve skutečnosti, že v některém roce mohlo docházet ke zvýšené kompetici o zdroje v upřednostňovaném litorálním habitatu, a proto se někteří jedinci rozhodli přesunout do méně produktivních oblastí, a to buď do hlubších vrstev nebo do pelagického prostředí, kde byla i nižší potravní nabídka. Takového

názoru jsou i Svanbäck a Persson (2004), neboť i při jejich výzkumu bylo zaznamenáno malé množství jedinců, kteří se do takových oblastí přesunuli z důvodu vyšší vnitrodruhové konkurence a začali tak konzumovat zprvu méně využívanou složku, jako je zooplankton. Roli zde navíc mohla hrát i konkurence ze strany výhradně piscivorních druhů, jako je například štika a sumec, kteří se v jezerech Most a Milada vyskytují velmi hojně (Vejřík et al., 2019). K podobnému závěru totiž došli i Persson et al. (1991), kteří zjistili, že okouni byli často kvůli přítomnosti výše postaveného predátora (štiky obecné) nuceni obývat pelagiál.

Zaměřila jsem se i na rozdíly v potravním složení s ohledem na pohlaví. Výsledky naznačují, že zastoupení jednotlivých potravních složek se mezi samci a samicemi výrazně lišilo jak v jezeře Most, tak v jezeře Milada. Z výsledků je zřejmé, že samice v obou jezerech konzumovaly nejčastěji ryby, zatímco v potravě u samců převažoval zejména zooplankton. Tyto výsledky jsou i v souladu s výsledky Wziatka et al. (2004) z polského jezera Kortowskie. Oba výzkumy tak naznačují, že samice okounů predují na rybách mnohem častěji než samci, a to zřejmě z důvodu vyšších energetických nároků potřebných na jejich růst. Rozdíly v potravním složení mezi samci a samicemi jsem detailněji studovala i v rámci jednotlivých potravních podkategorií. Výsledky znázorňují, že zastoupení jednotlivých druhů zooplanktonu a ryb bylo v rámci každého jezera u obou pohlaví velmi podobné. Nejvíce znatelný rozdíl byl však zpozorován u kategorie bezobratlí, a to zejména v jezeře Milada, kde se samice orientovaly na poměrně větší kořist (Decapoda) než samci. Tyto výsledky by tak mohly zpětně odkazovat na výzkum Wziatka et al. (2004) a demonstrovat, že samice obecně konzumují v průměru mnohem větší kořist, jako jsou například ryby, což ukazují i mé výsledky. To pak může vysvětlovat i skutečnost, proč jsou samice i většího věku než samci.

Co se týče změn zastoupení jednotlivých potravních kategorií v potravě okounů v průběhu jednotlivých let, kdy bylo prováděno sledování vývoje rybích společenstev zkoumaných jezer, je z výsledků zřejmé, že zastoupení jednotlivých kategorií se s přibývajícími lety rapidně měnilo, neboť v obou jezerech docházelo k postupnému vývoji ekosystému mírně odlišným způsobem. Zatímco kategorie zooplankton a ryby není až tak závislá na strukturovanosti prostředí, nabídka kategorie makrobezobratlí je větší v prostředí se strukturovaným litorálem, zejména pokud jsou bohatě vyvinuta submerzní makrofyta (Diehl, 1988; Scharnweber et al., 2016). Jezero Most bylo v prvních letech, kdy se vyvinulo rybí společenstvo, v důsledku rychlého napouštění bez vyvinuté makrovegetace (Peterka, 2015). Na přelomu roků 2013 a 2014 se však makrofyta začala vyvíjet a s ní se začalo obohacovat i celé litorální

společenstvo včetně bezobratlých. V jezeře Milada bylo ale naopak litorální prostředí vyvinuté již od samého počátku napouštění a velmi bohatě právě v době začátku průzkumů potravního chování okouna v tomto jezeře (rok 2012). Z výsledků z obou jezer jasně plyne, že s přibývajícím lety přestal v potravě okounů dominovat zooplankton a primární složkou potravy byli bezobratlí a ryby, kteří jsou z velké části vázání na litorální oblast. Výzkum Vejříkové et al. (2017), který v letech 2013 a 2014 v těchto dvou jezerech rovněž porovnával potravní chování okouna, ukázal, že okouni se v jezeře Milada vyskytovali na vyšší trofické úrovni, než tomu bylo v jezeře Most. Výsledky Vejříkové et al. (2017), ač založené na analýze stabilních izotopů uhlíku a dusíku, které odrážejí dlouhodobější potravní zvyklosti, než ukazují moje analýzy založené na obsazích zažívaděl, se tak prakticky shodují. Počáteční rozdíly v obsazení různých trofických pozic okouny v jezeře Milada a Most byly nejspíš dány i rozdílnou dobou vývoje rybích společenstev obou jezer. Zatímco v jezeře Milada se rybí společenstvo vyvíjelo již od roku 2001, v jezeře Most byly první ryby zaznamenány až v roce 2010. Obě společenstva tak za sebou měla různou délku vývoje v době studie Vejříkové et al. (2017). Obdobně pak v jezeře Most variabilita v potravním složení okounů s navazujícími lety vzrostla, a to i z důvodu, že se ekosystém spolu s litorálním prostředím začal postupně vyvíjet, čímž poskytl prostředí jak pro bezobratlé, tak pro ryby. Zřejmě z tohoto důvodu pak začali jedinci v jezeře Most dosahovat vyšší trofické pozice, jak bylo zjištěno i v práci Vejříkové et al. (2017) z jezera Milada.

Zajímavým zjištěním dále bylo, že v některých letech byli okouni převážně piscivorní a bezobratlé či zooplankton konzumovali jen v menší míře. To je zřejmě tím, že v rámci jednotlivých let se značně měnilo velikostní spektrum okouní populace a někdy výrazně převažovali v průměru větší jedinci, u kterých je obecně známo, jak vysvětluje i Couture a Pyle (2016), že primárním zdrojem potravy jsou ryby. Stejným způsobem se dá v některých letech vysvětlit i vyšší zastoupení zooplanktonu v potravě okounů, neboť zde byli jedinci v průměru o dost menšího vzrůstu. Navíc i přes klesající význam zooplanktonu v již vyvinutém ekosystému bylo stále určité množství jedinců, kteří ho nadále konzumovali. S vývojem rybího společenstva a celkovým nárůstem množství ryb, v jezeře Most pak i se vzrůstajícím zastoupením specializovaného planktonofága – síha marény, došlo ale postupně s přibývajícím lety vlivem predatorního tlaku na větší druhy zooplanktonu ke změně v druhovém složení zooplanktonu, čímž začaly v prostředí převažovat menší a zároveň již ne

tak hojně okounem využívané druhy zooplanktonu, jako jsou například klanonožci (Peterka a Matěna, 2011).

Co se týče složení potravy okounů v rámci jednotlivých podkategorií kategorií zooplankton, bezobratlí a ryby, ve všech případech bylo jejich potravní spektrum široké. V obou jezerech však nebyl u okounů z hlediska konzumace jednotlivých potravních podkategorií výrazný rozdíl, až tedy na skutečnost, kdy v jezeře Milada nefigurovaly v potravě okounů perloočky rodu *Leptodora*. Na základě mých výsledků však nelze zjistit příčinu, proč se tento rod perloočky vyskytoval pouze u jedinců v jezeře Most. Jednou z možností, která by mohla tuto skutečnost vysvětlit je, že v jezeře Most využívali okouni pelagické prostředí více než v jezeře Milada, kde je pravděpodobně i větší zastoupení zooplanktonních druhů. To popisují ve své studii i Scharnweber et al. (2016). K velmi podobnému, respektive téměř stejnému závěru se studií Scharnwebera et al. (2016) jsem dospěla i z hlediska konzumace bezobratlých z litorálního prostředí. Z mých výsledků z obou jezer je zřejmé, že nejvíce využívanou potravní složkou byly larvy pakomárů (Diptera). Tyto výsledky se shodují i u Scharnwebera et al. (2016), kde dominantní potravní složkou v litorálu byli zástupci čeledi Chironomidae, kteří se vyskytovali v potravě okounů v průměru 38,9 % a v případě mých výsledků v průměru 32,7 % v jezeře Most a v 56,46 % v jezeře Milada.

Významnou potravní složkou byly dále ryby, které celkově patřily mezi nejvýznamnější potravní složku okounů. Nejvíce okouni predovali na jedincích svého druhu a na ploticích. Navíc predovali převážně na tohoročních rybách, což je i v souladu s výsledky Dörnera et al. (2003) z německých nádrží, kde okouni predovali rovněž na tohoročních jedincích a na samotném okounovi nejvíce. Vzhledem ke skutečnosti, že juvenilní okouni a plotice konzumují především zooplankton, čímž přispívají k postupné eutrofizaci ekosystému (Hrbáček 1962, 1964; Beklioglu et al., 2010), dá se říci, že v tomto ohledu se piscivorní okouni významně podílí na udržování lepší kvality vody tím, že na těchto druzích predují.

Překvapivým zjištěním bylo, že v rámci jezera Most predovali okouni i na výše postavených predátorech, respektive jejich juvenilních stádiích, jako je štika obecná a sumec velký. Ačkoliv se výzkumem Vejříka et al. (2017a) ze stejných jezer zjistilo, že sumec je predátorem okouna a reguluje tak i jeho početnost v populaci, v mé práci bylo zjištěno, že okoun se může zpětně podílet na zastoupení sumce a ostatních výhradních piscivorů ve společenstvu. V některých případech predoval okoun i na síhu, který typicky obývá oblasti volných vod (pelagiál) nebo hlubší vody a v jiném prostředí, jak ukázala i data z jezera Most

(Peterka 2021b), se takřka nevyskytuje. Predaci větších okounů (od 170 mm a více) na tomto druhu je možné vysvětlit tím, že větší okouni zřejmě dokáží propojovat oba typy prostředí, a to jak oblast litorální, tak pelagickou. To bylo zjištěno i průzkumy z jiných jezer u Amundsen et al. (2003) a Persson et al. (1991), kde byla pak šance na střetnutí těchto druhů mnohem vyšší než u jedinců okounů, kteří obývali výhradně litorální prostředí.

Z pohledu zaměření mé práce je nejvýznamnější částí obecné zhodnocení šíře potravní specializace. V tomto směru je zásadním zjištěním, že většina jedinců okouna využívala čistě jednu potravní složku (zooplankton, bezobratlé nebo ryby) a jen velmi malé množství jedinců tyto složky kombinovalo. Už takové zjištění vypovídá o tom, jakou konkrétní strategii při získávání potravy každý jedinec využívá. Z předchozích odstavců je nejspíš zřejmé, že potravní preference se lišily s ohledem na velikost, pohlaví, stupeň vývoje rybího společenstva a vůbec celého ekosystému. Z výsledků však jasně plyne, že dohromady se specializovalo mnohem více jedinců na ryby a bezobratlé, než tomu bylo v případě kategorie zooplankton. Vzhledem k tomu, že se výskyt jak bezobratlých, tak většiny ryb, zejména tohoročních, váže na litorální oblast s vyvinutým makrofytovým společenstvem, dá se říci, že okouni se specializují ve strukturovaném prostředí mnohem více než v oblastech volných či hlubších vod, kde je struktura prostředí a nabídka potravy chudší. Tyto výsledky se v tomto ohledu shodují i s výsledky Vejříkové et al. (2017) a Marklunda et al. (2019), kde bylo rovněž zjištěno, že míra potravní specializace okounů je vyšší v oblastech, jako je právě litorál.

V případě této práce se jednalo o průzkum dvou oligotrofních jezer, kde je i vysoká průhlednost vody (Vejřík a Peterka, 2013; Peterka, 2021). Pro okouna je takový typ prostředí pro lov kořisti neoptimálnější, neboť se při její detekci orientuje zrakem. Vzhledem k takto příznivým podmínkám může být vysvětlena i skutečnost, proč se v obou jezerech vyskytoval tak enormní počet jedinců, který se rozhodl být v potravní strategii tak uniformní. Výzkum Estlandera et al. (2010) totiž ukázal, že vyšší úživnost v jezeře Majajärvi měla i dopad na potravní výběrovost okouna, a místo toho, aby využil všechny nabízené potravní zdroje, přeorientoval se pouze na zooplankton, neboť pro něho nebyly vhodné podmínky predovat na aktivně unikající kořisti. Z toho lze usoudit, že tak klesla i jeho schopnost potravně se specializovat a využívat tak i jinou potravní strategii.

Jiným důvodem, proč se vyskytovalo v obou jezerech tak značné množství potenciálních (z analýz obsahů zažívadela zatím znám jen krátkodobé potravní strategie) specialistů, může být i to, že v obou jezerech měli jedinci velmi pestrou nabídku v rámci všech tří potravních

kategorií. Tím měl jednoduše každý z nich větší možnost se na specifickou potravní složku specializovat. Takový způsob chování vysvětluje i Giller (1984) a Robinson a Wilson (1998), kteří tvrdí, že v bohatém produktivním prostředí, kde je široká škála dostupných zdrojů, má jedinec větší možnost si mezi složkami vybírat a popřípadě se na jednu z nich i specializovat. Jiným vysvětlením může být i skutečnost, která je poněkud v rozporu s předchozí teorií, a to ta, že populace okounů mohla mít v některém roce poměrně vysoké hustoty, a následkem toho zde byla i vysoká konkurence o potravní zdroje. Proto se většina jedinců pravděpodobně rozhodla oprostít se od všech nabízených potravních složek a soustředila se jen na specifickou kořist, aby se vyhnula případné konkurenci. To potvrdil i výzkum Svanbäcka a Perssona (2004), kde se okouni takto chovali při vysokých hustotách v populaci. V jiném případě, kdy se jejich populační hustota snížila, začali opět jako generalisté využívat širokou škálu potravních zdrojů. Z toho lze konstatovat, že i v jezeře Most a Milada mohlo tímto způsobem dojít ke zvýšené schopnosti jedinců potravně se specializovat, ačkoliv to mohlo být značně ovlivněno i jinými podmínkami. V jiném případě v optimálních podmínkách bez vlivu konkurence mohla být situace úplně opačná, kdyby okouni skutečně využívali celou škálu dostupných potravních zdrojů, jak je u nich i obecně známo (Amundsen et al., 2003). V případě mé práce však takové chování, kdy se jedinci z potravního hlediska jeví jako generalisté, nebylo ve značné míře zpozorováno, až tedy na výjimku v roce 2015 z jezera Most.

Z výsledků však nelze zjistit, z jakého konkrétního důvodu k takovému chování, kdy se většina jedinců specializuje na konkrétní složku, dochází. Může zde totiž hrát roli i jiný faktor, jako je mezidruhová kompetice, která má ale na míru potravní specializace okounů zcela opačný efekt, jak zjistili ve své studii i Schulz et al. (2012). Dle této studie totiž možnost specializace se zvyšující se mezidruhovou kompeticí naopak klesá. Výzkum Schleutera a Eckmanna (2008) však potvrdil, že pokud jde například o kompetici s druhem, jako je ježdík, záleží na tom, v jaké míře je jezero úživné. V oligotrofním jezeře je totiž okoun konkurenceschopnější než ježdík, a proto zde kompetice o potravní zdroje neovlivňuje potravní výběr okouna. Schleuter a Eckmann (2008) uvádí, že v jezeře s vyšší úživností by byla situace úplně opačná, kde by naopak ježdík profitoval a snížil by tak okounovi i možnost si mezi potravními složkami vybírat. Dá se tedy předpokládat, že v našem případě se kompetice mezi okounem a ježdíkem výrazně nepodílela na jeho potravním výběru, neboť měl okoun v oligotrofních jezerech větší úspěšnost, a navíc má ježdík v obou jezerech i velmi



nízké početnosti (Peterka 2021a; 2021b). Je ale důležité zohlednit oba tyto faktory, a to jak vnitrodruhovou, tak i mezidruhovou kompetici s jinými druhy, neboť jsou pravděpodobně jedním ze spouštěcích faktorů, které konzumenta v potravním výběru ovlivňují. Nicméně vlivy abiotických faktorů, jako jsou průhlednost vody, rozpustnost kyslíku a teplota, by neměly být rovněž opomenuté.

Ve své práci jsem se zaměřovala kromě hlavních potravních kategorií (zooplankton, bezobratlí, ryby) i na specializace v rámci nižších podkategorií. Zooplankton a ryby nebyly z pohledu obecné specializace podrobněji zkoumány, neboť si v rámci obou kategorií byly jednotlivé podkategorie podobné jak z hlediska morfologického, tak funkčního, neboli celkový vzhled, výskyt a chování různých skupin zooplanktonu a ryb není zásadně odlišné, čímž se pak jednotlivé druhy nejspíš jeví bez rozdílu. V rámci kategorie bezobratlých se však jednotlivé skupiny liší mnohem více, a to nejen tvarově a způsobem života, ale obývají i různá prostředí (například zásadní rozdíl mezi larvou vážky, plžem a larvou pakomára). Nicméně i v rámci této potravní kategorie je vidět, že výsledek je prakticky totožný jako za situace, kdy bylo nahlíženo na specializaci v rámci všech kategorií (zooplankton, bezobratlí a ryby). Respektive při porovnání obou situací je zřejmé, že ve specializaci není skoro žádný rozdíl a k takovému potravnímu chování tedy dochází jak v rámci jednotlivých kategorií, tak i podkategorií. V obou jezerech se vyskytovalo jen malé množství jedinců okouna, kteří konzumovali více podkategorií v rámci kategorie bezobratlí. Jednalo se však o kombinace typu vážka a beruška, které se predátorovi nejspíš jeví tvarově a funkčně jako stejný typ kořisti a způsob jejich lovu je takřka stejný, byť výskyt lze předpokládat v jiných habitatech. Zajímavějšími kombinacemi byly například larvy pakomárů s druhy, jako berušky či larvy vážek a jiných podobných skupin, které okoun loví zcela odlišným způsobem. Takových případů se však ve srovnání s předešlou kombinací, kde si byly druhy velmi podobné, objevilo v obou jezerech jen naprosté minimum. Zajímavým případem z jezera Most byla i kombinace beruška a plž, která se dá považovat za něco velmi neobvyklého, neboť si oba druhy nejsou podobné ani tvarově ani behaviorálně. Jednalo se ale pouze o jeden případ, kde byla taková kombinace v potravě nalezena. Z toho se dá celkově usoudit, že i když bylo nahlíženo na jednu konkrétní potravní podkategorii či strategii (invertivorie), způsob lovu byl téměř ve všech případech značně vyhraněný.

Poněvadž byla pro výzkum využita metoda analýzy obsahů zažívadela, u které je možné stanovit potravní chování konzumenta pouze za krátké časové období (Choi et al., 2020), není

možné z výsledků zjistit, zdali se u jedinců využívajících čistě jednu potravní složku jednalo o dlouhodobé potravní specialisty. O této hypotéze by se však dalo diskutovat v případě, kdyby byla data získaná z analýzy stabilních izotopů, kde by bylo naopak možné dlouhodobý vztah mezi konzumentem a potravní složkou určit (Fink et al., 2012). Využitím a kombinací obou metod v další práci předpokládám získání mnohem přesnějších výsledků, než když jsou data hodnocena pouze jedním způsobem. Půjde porovnat, zdali je potravní specializace okouna pouze krátkodobá nebo mezi predátorem a konkrétní potravní složkou existuje dlouhodobý vztah (Layman et al., 2005). Proto se budu dále touto problematikou zabývat a pokusím se zjistit, zdali je takové chování jedinců dlouhodobé či nikoliv, a jaký má případně dopad na vodní ekosystém obou studovaných jezer.

## 7 Závěr

Cílem mé práce bylo vytvořit shrnující literární rešerši o ekologických dopadech potravních specializací ve sladkovodních ekosystémech. V práci jsem ilustrovala řadu případů, kdy u konkrétních druhů došlo vlivem různých vnějších podmínek k vývoji potravní specializace. Následně jsem objasnila, jaké dvě skupiny konzumentů jsou v závislosti na využívání potravních zdrojů rozlišovány a jak se z potravního hlediska tyto skupiny navzájem liší. Popsána byla také situace, která v rámci populace vylíčila skutečnost, že potravní specialisté se vyskytují i u obecně známých generalistických druhů a na první pohled tedy nemusí být zcela jasné, jak to v populacích skutečně funguje a jaké důsledky by to mohlo mít.

V praktické části jsem pomocí vyhodnocení dat získaných analýzou obsahů zažívaděl popsala, jak variabilní může být potravní spektrum u okouna říčního. Hlavním cílem bylo zjistit, zdali se u obecně známého generalistického druhu okouna říčního skládá populace spíše z individuálních potravních generalistů či je její generalismus naopak dán sbírkou jedinců specializovaných. Výsledky ukázaly, že potravní specializace u tohoto druhu zřejmě existuje, a to dokonce ve vysoké míře. Z výsledků navíc jasně plyne, že okouni se specializují v rámci všech potravních kategoriích a využívají tak i různé strategie lovu. Okoun říční známý jako generalistický druh se v tomto případě v rámci celé populace může skládat z potravních specialistů, a proto se i na první pohled, když pohlížíme na celou populaci, zdá, že potravní složky kombinuje. Stále se ale jedná o data získaná z rozboru obsahu zažívaděl, která odráží jeho potravní preference pouze v rámci krátkého časového úseku (den či dokonce jen jeho část). Avšak velikost datového souboru z obou jezer naznačuje, že zřejmě není náhodou, že tak vysoký počet jedinců konzumuje zcela neúmyslně vždy striktně jednu potravní složku. Bylo by ale vhodné, kdyby byla využita i jiná spolehlivější metoda, jako je metoda stabilních izotopů, pomocí které by bylo možné určit, zdali je specializace v rámci dané potravní strategie opravdu jen krátkodobá, nebo na danou potravní složku existuje dlouhodobá preference.

## 8 Seznam použité literatury

Afkhami, M. E., Gravel, D., Livingstone, S. W., & Wiens, J. J. (2020). Niche breadth: Causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *Quarterly Review of Biology*, 95 (3), 179–214.

Amundsen, P. A., Bøhn, T., Popova, O. A., Staldvik, F. J., Reshetnikov, Y. S., Kashulin, N. A., & Lukin, A. A. (2003). Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia*, 497, 109–119.

Amundsen, P. A., Bøhn, T., & Våga, G. H. (2004). Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Annales Zoologici Fennici*, 41 (1), 291–300.

Appelberg M., Berger H.-M., Hesthagen T., Kleiven E., Kurkilahti M., Raitaniemi J. & Rask M. (1995). Development and intercalibration of methods in Nordic freshwater fish monitoring. *Water, Air and Soil Pollution*, 85, 401–406.

Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14 (9), 948–958.

Baruš V., & Oliva O. (1995). Mihulovci – Petromyzontes a ryby – Osteichthyes (2). *Academia*, Praha, 437–459 s.

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition. *Blackwell Publishing*, Oxford, UK, 752 s.

Beklioglu, M., Meerhoff, M., Søndergaard, M., & Jeppesen, E. (2010). Eutrophication and restoration of shallow lakes from a cold temperate to a warm Mediterranean and a (sub)tropical climate. *Eutrophication: causes, consequences and control*. New York. Springer, 91–108.

Bock, W. J. (1963). Morphological differentiation and adaptation in the Galápagos finches Robert I. Bowman. *The Auk*, 80 (2), 202–207.

Bodaly, R. A. (1979). Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex in Yukon territory. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36 (10), 1214–1222.

Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanback, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83 (10), 2936–2941.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161 (1), 1–28.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Araújo, M. S., & Persson, L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (24), 10075–10079.

Brown, T. G., Runciman, B., Bradford, M. J., & Pollard, S. (2009). A biological synopsis of yellow perch *Perca flavescens*. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2883, 1–28.

Colles, A., Liow, L. H., & Prinzing, A. (2009). Are specialists at risk under environmental change? Neocological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters*, 12 (8), 849–863.

Collette, B. B., & Bănărescu, P. (1977). Systematics and zoogeography of the fishes of the family Percidae. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34 (10), 1450–1463.

Couture, P., & Pyle, G. (2016). Biology of perch. *CRC Press, Taylor & Francis Group*, Boca Raton, 320 s.

Craig, J. F. (1987). The biology of perch and related fish. *Croom Helm, Timber Press*, London, Great Britain, 333 s.

Craig, J.F. (2000). Percid fishes: Systematics, ecology and exploitation (Fish and aquatic resources). *Wiley-Blackwell*, Oxford, United Kingdom, 370 s.

Čech M., Kratochvíl M., Kubečka J., Draštík V., & Matěna J. (2005). Diel vertical migrations of bathypelagic perch fry. *Journal of Fish Biology*, 66, 685–702.

Čech, M. & Kubečka, J. (2006). Ontogenetic changes in the bathypelagic distribution of European perch fry *Perca fluviatilis* monitored by hydroacoustic methods. *Biologia, Bratislava*, 61, 211–219.

Čech, M., Čech, P., Kubečka, J., Prchalová, M., & Draštík, V. (2008). Size selectivity in summer and winter diets of great cormorant (*Phalacrocorax carbo*): Does it reflect season-dependent difference in foraging efficiency? *Waterbirds*, 31 (3), 438–447.

- Čech, M., Peterka, J., Říha, M., Jůza, T., & Kubečka, J. (2009). Distribution of egg strands of perch (*Perca fluviatilis* L.) with respect to depth and spawning substrate. *Hydrobiologia*, 630 (1), 105–114.
- Čech, M., Peterka, J., Říha, M., Muška, M., Hejzlar, J., & Kubečka, J. (2011). Location and timing of the deposition of egg strands by perch (*Perca fluviatilis* L.): the roles of lake hydrology, spawning substrate and female size. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 403, 1–12.
- Čech, M., & Čech, P. (2017). Effect of brood size on food provisioning rate in Common Kingfisher *Alcedo atthis*. *Ardea*, 105 (1), 5–17.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42 (5), 495–506.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47 (1), 15–25.
- Diehl, S. (1988). Foraging efficiency of three freshwater fishes: Effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53 (2), 207–214.
- Dörner, H., Berg, S., Jacobsen, L., Hülsmann, S., Brojerg, M., & Wagner, A. (2003). The feeding behaviour of large perch *Perca fluviatilis* (L.) in relation to food availability: A comparative study. *Hydrobiologia*, 506–509 (1), 427–434.
- Dubský, K., Kouřil, J., & Šrámek, V. (2003). *Obecné rybářství. Informatorium*, Praha, 308 s.
- Dyk, V. (1944) *Naše ryby*, 1. vydání 1944, *Nakladatelství Promberger*, Olomouc, 317 s.
- Dyk, V. (1956). *Naše ryby*, 4. vydání. *Státní zemědělské nakladatelství*, Praha, 339 s.
- Eklöv, P., & Svanbäck, R. (2006). Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *American Naturalist*, 167 (3), 440–452.
- Elton, Ch. (1927). *Animal ecology. The Macmillan company*, New York, 207 s.
- Estlander, S., Nurminen, L., Olin, M., Vinni, M., Immonen, S., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Horppila, J., & Lehtonen, H. (2010). Diet shifts and food selection of perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in humic lakes of varying water colour. *Journal of Fish Biology*, 77 (1), 241–256.

Fink, P., Reichwaldt, E. S., Harrod, C., & Rossberg, A. G. (2012). Determining trophic niche width: An experimental test of the stable isotope approach. *Oikos*, 121 (12), 1985–1994.

Fredrickson, A., Rieucan, G., Fontenot, Q., Lackmann, A., & David, S. R. (2021). Nonlethal fin clip model validation for stable isotope analysis of spotted gar and alligator gar. *Transactions of the American Fisheries Society*, 151, 72–80.

Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer-Verlag, New York, 308 s.

Fultner, J., & Valvoda, P. (2013). Jezero Most – zhodnocení stabilních poměrů konečných svahů v okolí zbytkové jámy bývalého lomu Most-Ležáky. *Sborník příspěvků konference: Jezera a mokřady ve zbytkových jámách po těžbě nerostů*, 44–48.

Garvey, J. E., & Whiles, M. (2016). *Trophic Ecology*. CRC Press, Boca Raton. 393 s.

Genner, M. J., Turner, G. F., & Hawkins, S. J. (1999). Foraging of rocky habitat cackled fishes in Lake Malawi: Coexistence through niche partitioning? *Oecologia*, 121 (2), 283–292.

Gerking, S. D. (1994). *Feeding ecology of fish*. Academic Press, San Diego, California, 416 s.

Giller, P. S. (1984). *Community structure and the niche*. Chapman and Hall. London, New York, 176 s.

Hanel, L., & Lusk, S. (2005). Ryby a mihule České republiky: rozšíření a ochrana = Fishes and lampreys of the Czech Republic: distribution and conservation. *Český svaz ochránců přírody*, Vlašim, 448 s.

Hau, M., & Wikelski, M. (2001). “Darwin’s Finches” in *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons, Chichester, UK, 1–8.

Heibo, E., & L.A. Vøllestad. (2002). Life-history variation in perch (*Perca fluviatilis* L.) in five neighbouring Norwegian lakes. *Ecology of Freshwater Fish*, 11 (4), 270–280.

Hrbáček, J. (1962). Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy ČSAV*, 72 (10), 3–116.

Hrbáček, J. (1964). Contribution to the ecology of water-bloom forming blue-green algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis aeruginosa*. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 15, 837–846.

Choi, B., Lee, C., Takizawa, Y., Chikaraishi, Y., Oh, H. J., Chang, K. H., Jang, M. H., Kim, H. W., Lee, K. L., & Shin, K. H. (2020). Trophic response to ecological conditions of habitats: Evidence from trophic variability of freshwater fish. *Ecology and Evolution*, 10 (14), 7250–7260.

Jørgensen, S. E. (2009). Ecosystem ecology. *Elsevier*, Amsterdam, Netherlands, 521 s.

Juniper, T. (2019). The ecology book: Big ideas simply explained. *DK Publishing*, New York, 352 s.

Kamler, J. F., & Pope, K. L. (2001). Nonlethal methods of examining fish stomach contents. *Reviews in Fisheries Science*, 9 (1), 1–11.

Kitahara, M., Sei, K., & Fujii, K. (2000). Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance: Further analysis based on the generalist/specialist concept. *Population Ecology*, 42 (2), 135–144.

Kloskowski, J., Rechulicz, J., & Jarzynowa, B. (2013). Resource availability and use by Eurasian otters *Lutra lutra* in a heavily modified river-canal system. *Wildlife Biology*, 19 (4), 439–451.

Konovalov, S. M. (1995). Parasites as indicators of biological processes, with special reference to sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 202–212.

Kottelat, M., & Freyhof, J. (2007). Handbook of European freshwater fishes. *Publications Kottelat*, Cornol, Switzerland, 646 s.

Kratochvíl, M., Peterka, J., Kubečka, J., Matěna, J., Vašek, M., Vaníčková, I., Čech, M., & Seda, J. (2008). Diet of larvae and juvenile perch, *Perca fluviatilis* performing diel vertical migrations in a deep reservoir. *Folia Zoologica*, 57 (3), 313–323.

Křížek, J. (1987). Development of the ichthyofauna and the growth of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in the Stanovice reservoir during the first five years after filling. *Práce VÚRH Vodňany*, 16, 18–31.

Kubečka J. (1993). Succession of fish communities in reservoirs of Central and East Europe. In: Straškraba M., Tundisi J.G. & Duncan A. (eds), Comparative Reservoir Limnology and Water Quality Management, *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht, Boston, London. 153–168.



Lappalainen, A., Rask, M., Koponen, H., & Vesala, S. (2001). Relative abundance, diet and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) at Tvaerminne, northern Baltic Sea, in 1975 and 1997: Responses to eutrophication? *Boreal Environment Research*, 6, 107–118.

Lavin, P. A., & McPhail, J. D. (1986). Adaptive divergence of trophic phenotype among freshwater populations of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 (12), 2455–2463.

Layman C.A., Winemiller K.O., & Arrington D.A. (2005). Describing the structure and function of a Neotropical river food web using stable isotopes, stomach contents, and functional experiments. *Elsevier*, 395–406.

Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., & Post, D.M. (2007). Can stable isotope ratios provide quantitative measures of trophic diversity within food webs? *Ecology*, 88, 42–48.

Lesser, J. S., James, W. R., Stallings, C. D., Wilson, R. M., & Nelson, J. A. (2020). Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos*, 129 (9), 1303–1313.

Levin, S. A., Carpenter, S. R., Godfray, H. C. J., Kinzig, A. P., Loreau, M., Losos, J. B., Walker, B., Wilcove, D. S., & Morris, C. G. (2009). *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, New Jersey, 832 s.

Lohniský, K. (1960). Příspěvek k poznání potravy okouna říčního (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758). *Věstník Československé společnosti zoologické*, 24 (2), 139–161.

Lohniský, K. (1970). Metody určování a hlavní výsledky studia potravy larev a juvenilních ryb. *Vertebratologické Zprávy*, 2, 55–111.

Marklund, M. H. K., Svanbäck, R., Faulks, L., Breed, M. F., Scharnweber, K., Zha, Y., & Eklöv, P. (2019). Asymmetrical habitat coupling of an aquatic predator-The importance of individual specialization. *Ecology and Evolution*, 9 (6), 3405–3415.

Matěna J. (1995). The role of ecotones as feeding grounds for fish fry in a Bohemian water supply reservoir. *Hydrobiologia*, 303, 31–38.

Matthews, B., Marchinko, K.B., Bolnick, D.I., & Mazumder, A. (2010). Specialisation of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*, 91, 1025–1034.

Meyer, A. (1993). Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 (8), 279–284.

Moss, B. (2018). *Ecology of Freshwaters: Earth's bloodstream*, 5th Edition. NJ: John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex, Hoboken, 544 s.

Nakazawa, T. (2015). Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. *Population Ecology*, 57 (2), 347–354.

Nelson, J.S. (2006). *Freshwater fishes of the world*. 4th Edition ed. John Wiley and Sons, Hoboken, 601 s.

Olin, M., Rask, M., Ruuhijarvi, J., Kurkilahti, M., Ala-Opas, P., & Ylonen, O. (2002). Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *Journal of Fish Biology*, 60, 593–612.

Oliva, O., & Holčík J. (1965): The estimation of the fish population in the Klíčava valley reservoir. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 29 (3), 249-254.

Pannell, J. R. (2013). Bottleneck Effect. *Brenner's Encyclopedia of Genetics: Second Edition*. Elsevier, 362–365.

Pauly, D. (2004). *Darwin's Fishes: An Encyclopedia of Ichthyology, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, New York, 340 s.

Persson L., Diehl S., Johansson L., Andersson G. & Hamrin S.F. (1991). Shift in fish communities along a productivity gradient of temperate lakes – patterns and the importance of size-structured interactions. *Journal of Fish Biology*, 38, 281–293.

Peterka, J. & Kubečka, J. (2011). Komplexní průzkum rybí obsádky jezera Most v roce 2011. *Biologické centrum AV ČR, Hydrobiologický ústav*, 14 s.

Peterka J. & Matěna J. (2011). Feeding behaviour determining differential capture success of evasive prey in underyearling European perch (*Perca fluviatilis* L.) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)). *Hydrobiologia*, 661, 113–121.

Peterka J. (2015). Výsledky průzkumu rybí obsádky jezera Most v roce 2014. *Biologické centrum AV ČR, v.v.i., Hydrobiologický ústav, Zpráva pro Palivový kombinát Ústí, státní podnik*, 22 s.

Peterka J. (2021a). Komplexní průzkum rybí obsádky jezera Chabařovice v roce 2020. *Zpráva HBÚ BC AVČR, zpráva pro Palivový kombinát Ústí*, 43 s.

Peterka J. (2021b). Komplexní průzkum rybí obsádky jezera Most v roce 2020. *Zpráva HBÚ BC AVČR, zpráva pro Palivový kombinát Ústí*, 43 s.

Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83 (3), 703–718.

Price, T. D., Grant, P. R., & Boag, P. T. (1984). Genetic changes in the morphological differentiation of Darwin's ground finches. *Population Biology and Evolution*. 49–66.

Quevedo, M., Svanbäck, R., & Eklöv, P. (2009). Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, 90 (8), 2263–2274.

Robbins, C.T., Felicetti, L.A., & Sponheimer, M. (2005). The effect of dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds. *Oecologia*, 144, 534–540.

Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1998). Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *American Naturalist*, 151 (3), 223–235.

Rüber, L., & Adams, D. C. (2001). Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika. *Journal of Evolutionary Biology*, 14 (2), 325–332.

Říha, M., Gjelland, K., Děd, V., Eloranta, A. P., Rabaneda-Bueno, R., Baktoft, H., Vejřík, L., Vejříková, I., Draštík, V., Šmejkal, M., Holubová, M., Jůza, T., Rosten, C., Sajdlová, Z., Økland, F., & Peterka, J. (2021). Contrasting structural complexity differentiate hunting strategy in an ambush apex predator. *Scientific Reports*, 11 (1), 1–20.

Sajdlová Z., Frouzová J., Draštík V., Jůza T., Peterka J., Prchalová M., Říha M., Vašek M., Kubečka J., Čech M. (2018). Are diel vertical migrations of European perch (*Perca fluviatilis* L.) early juveniles under direct control of light intensity? Evidence from a large field experiment. *Freshwater Biology*, 63 (5), 473-482.

Scharnweber, K., Strandberg, U., Marklund, M. H. K., & Eklöv, P. (2016). Combining resource use assessment techniques reveals trade-offs in trophic specialization of polymorphic perch. *Ecosphere*, 7(8), 1–19.

Schindler, D.E., Hodgson, J.R., & Kitchell, J.F. (1997). Density dependent changes in individual foraging specialization of largemouth bass. *Oecologia*, 110, 592–600.

Schleuter, D., & Eckmann, R. (2008). Generalist versus specialist: The performances of perch and ruffe in a lake of low productivity. *Ecology of Freshwater Fish*, 17 (1), 86–99.

Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2 (1), 369–404.

Schulze, T., Dörner, H., Baade, U., & Hölker, F. (2012). Dietary niche partitioning in a piscivorous fish guild in response to stocking of an additional competitor-The role of diet specialisation. *Limnologica*, 42 (1), 56–64.

Start, D., & Gilbert, B. (2017). Predator personality structures prey communities and trophic cascades. *Ecology Letters*, 20 (3), 366–374.

Svanbäck, R., & Eklöv, P. (2002). Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia*, 131 (1), 61–70.

Svanbäck, R., & Persson, L. (2004). Individual diet specialisation, niche width and population dynamics: Implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73 (5), 973–982.

Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2005). Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, 7 (7), 993–1012.

Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1611), 839–844.

Svanbäck, R., Eklöv, P., Fransson, R., & Holmgren, K. (2008). Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos*, 117 (1), 114–124.

Swanson, B. O., Gibb, A. C., Marks, J. C., & Hendrickson, D. A. (2003). Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecology*, 84 (6), 1441–1446.

Šantrůček, J., Šantrůčková, H., Kaštovská, E., Květoň, J., H., Tahovská, K., Vrábl D., & Vráblová, M. (2018). Stabilní izotopy a jejich použití v biologii a ekologii. *Academia*, Praha, 175 s.

Štěpánek, M., & Červenka, R. (1974). Problémy eutrofizace v praxi. *Avicenum*, Praha, 232 s.

Švátora, M. (1986). Okoun říční. *Český rybářský svaz. Naše vojsko*, 6–35.

- Takahashi, R., Watanabe, K., Nishida, M., & Hori, M. (2007). Evolution of feeding specialization in Tanganyikan scale-eating cichlids: A molecular phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 7 (1), 1–11.
- Thorpe, J. E. (1977). Morphology, physiology, behavior, and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *P. flavescens* Mitchill. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34 (10), 1504–1514.
- Tieszen L.L., Boutton T.W., Tesdahl K.G., & Slade N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*, 57, 32–37.
- Todd, N., & Hatcher, C.O. (1993). Genetic variability and glacial origins of yellow perch (*Perca flavescens*) in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 1828–1834.
- Toner, D., & Rougeot, C. (2008). Farming of Eurasian Perch. *Aquaculture Explained*, 24, 1–72.
- Townsend, C. R., Begon M. & Harper, J. L. (2008). Essentials of ecology: 3rd edition. *Blackwell Publishing*, Oxford, 510 s.
- Turner, G. F., Seehausen, O., Knight, M. E., Allender, C. J., & Robinson, R. L. (2001). How many species of cichlid fishes are there in African lakes? *Molecular Ecology*, 10 (3), 793–806.
- Vašek, M., Kubečka, J., Matěna, J., & Sed'a, J. (2006). Distribution and diet of 0 + fish within a canyon-shaped European reservoir in late summer. *International Review of Hydrobiology*, 91 (2), 178–194.
- Vašek, M., Jarolím, O., Čech, M., Kubečka, J., Peterka, J., & Prchalová, M. (2008). The use of pelagic habitat by cyprinids in a deep riverine impoundment: Římov Reservoir, Czech Republic. *Folia Zoologica*, 57, 324–336.
- Vašek, M., Vejřík, L., Vejříková, I., Šmejkal, M., Baran, R., Muška, M., Kubečka, J., & Peterka, J. (2017). Development of non-lethal monitoring of stable isotopes in asp (*Leuciscus aspius*): a comparison of muscle, fin and scale tissues. *Hydrobiologia*, 785 (1), 327–335.
- Vašek M., Eloranta A.P., Vejříková I., Blabolil P., Říha M., Jůza T., Šmejkal M., Matěna J., Kubečka J., & Peterka J. (2018). Stable isotopes and gut contents indicate differential resource use by coexisting asp (*Leuciscus aspius*) and pikeperch (*Sander lucioperca*). *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 1054–1065.

Vejřík, L., & Peterka, J. (2013). Historie, současnost a nejistá budoucnost nově vznikajících jezer na našem území (2) jezero Milada. *Rybářství*, 2, 49–53.

Vejřík, L., Vejříková, I., Kočvara, L., Sajdlová, Z., Hoang The, S.C., Šmejkal, M., Peterka, J., & Čech, M. (2017a). Thirty-year-old paradigm about unpalatable perch egg strands disclaimed by the freshwater top predator, the European catfish (*Silurus glanis*). *Public Library of Science One*, 12 (1), 1–9.

Vejřík, L., Vejříková, I., Blabolil, P., Eloranta, A. P., Kočvara, L., Peterka, J., Sajdlová, Z., Chung, S. H. T., Šmejkal, M., Kiljunen, M., & Čech, M. (2017b). European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports*, 7 (1), 1–15.

Vejřík L., Vejříková I., Kočvara L., Blabolil P., Peterka J., Sajdlová Z., Jůza T., Šmejkal M., Kolařík T., Kubečka J., Bartoň D., & Čech M. (2019). The pros and cons of the invasive freshwater apex predator, European catfish *Silurus glanis*, and powerful angling technique for its population control. *Journal of Environmental Management*, 241, 374–382.

Vejříková, I., Eloranta, A. P., Vejřík, L., Šmejkal, M., Čech, M., Sajdlová, Z., Frouzová, J., Kiljunen, M., & Peterka, J. (2017). Macrophytes shape trophic niche variation among generalist fishes. *Public Library of Science One*, 12 (5), 1–13.

Volkoff, H., & Rønnestad, I. (2020). Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. *Temperature*, 7 (4), 307–320.

Vollaire, Y., Banas, D., Marielle, T., & Roche, H. (2007). Stable isotope variability in tissues of the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology*, 148, 504–509.

Ward, A. J. W., Webster, M. M., & Hart, P. J. B. (2006). Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries*, 7 (4), 231–261.

Weatherley, A. H. (1963). Zoogeography of *Perca fluviatilis* (Linnaeus) and *Perca flavescens* (Mitchill) with special reference to the effects of high temperature. *Proceedings of the Zoological Society London*, 141, 557–576.

Webb, P., W., & Weihs, D. (1986). Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115, 115–127.

West, J., Bowen, G., Cerling, T., & Ehleringer, J. (2006). Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology & Evolution*, 21 (7), 408–414.

Whiteside M.C., Swindoll C.M., & Doolittle W.L. (1985). Factors affecting the early life history of yellow perch, *Perca flavescens*. *Environmental Biology of Fishes*, 12, 47–56.

Wziatek, B., Poczyczynski, P., Kozłowski, J. & Wojnar, K. (2004). The feeding of sexually mature European perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Kortowskie in the autumn-winter period. *Archives of Polish Fisheries*, 12 (2), 197–201.

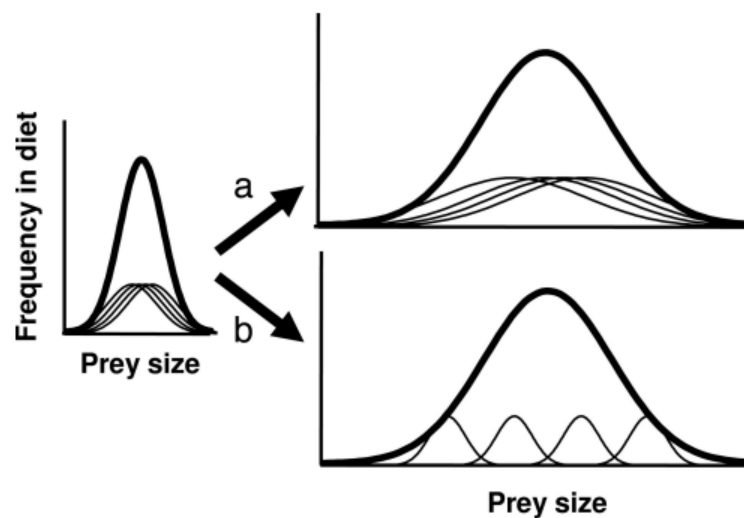
(1) <https://www.wikipedia.org/>

## 9 Přílohy

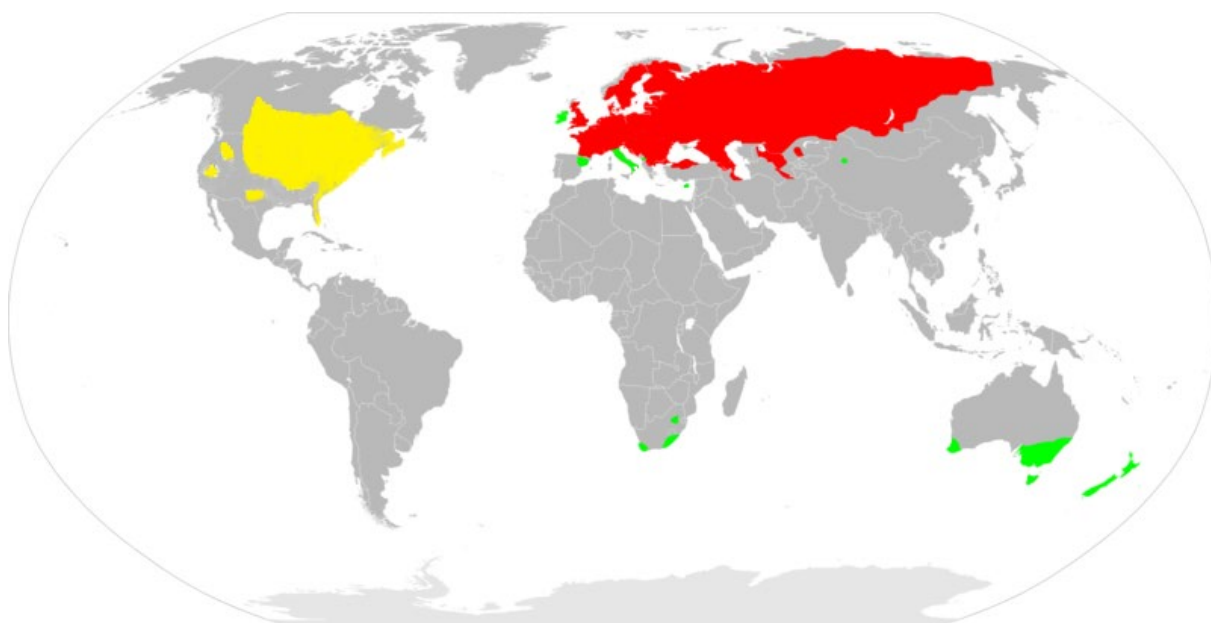
Tabulka 1: Průměrná, minimální a maximální velikost (délka těla v mm) jedinců okouna, u kterých byla analyzována potrava v rámci jednotlivých let v jezeře Most a Milada.

<b>Jezero Most</b>				
<b>Rok</b>	<b>Počet jedinců</b>	<b>Průměrná velikost (mm)</b>	<b>Minimální velikost (mm)</b>	<b>Maximální velikost (mm)</b>
2011	233	211,56	90	295
2012	349	184,8	55	325
2013	180	192,68	46	360
2014	132	141,6	44	375
2015	100	175,18	55	410
2016	232	158,27	62	345
2017	171	190,48	70	365
2018	65	220,38	110	360
2020	30	139,5	100	170
<b>Celkem/Průměr:</b>	<b>1492</b>	<b>183,74</b>	70,22	333,8
<b>Jezero Milada</b>				
2012	110	142,43	85	360
2014	177	124,6	54	280
2015	201	142,8	54	360
2017	284	152,65	56	310
2020	89	197,3	56	355
<b>Celkem/Průměr:</b>	<b>862</b>	<b>148,31</b>	61	333

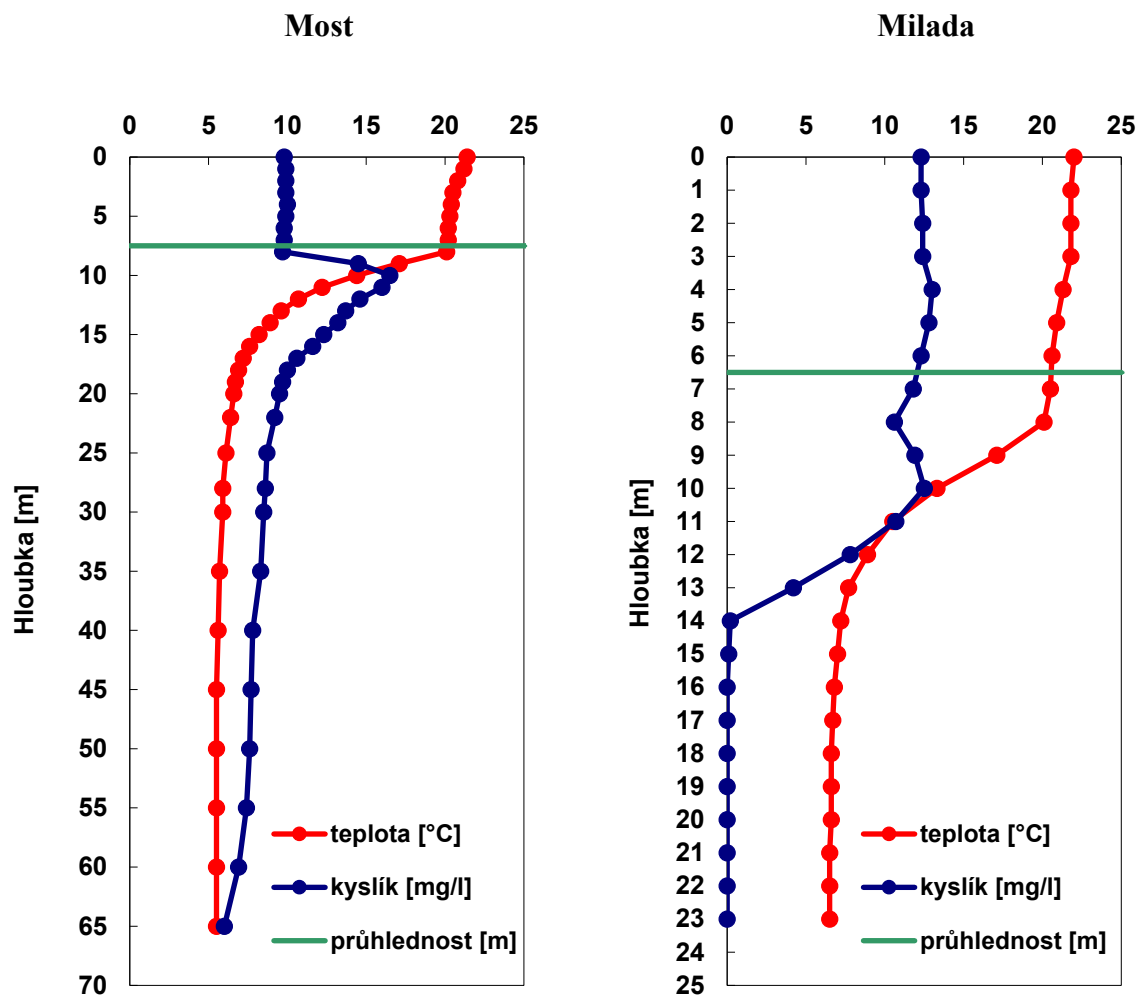




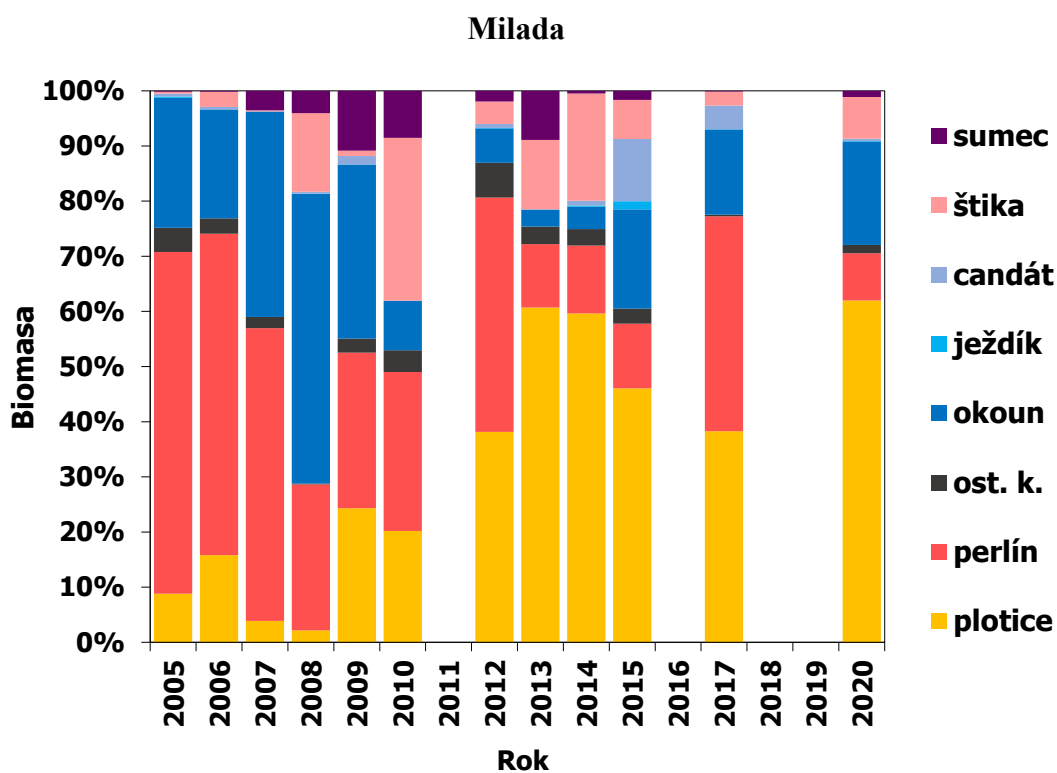
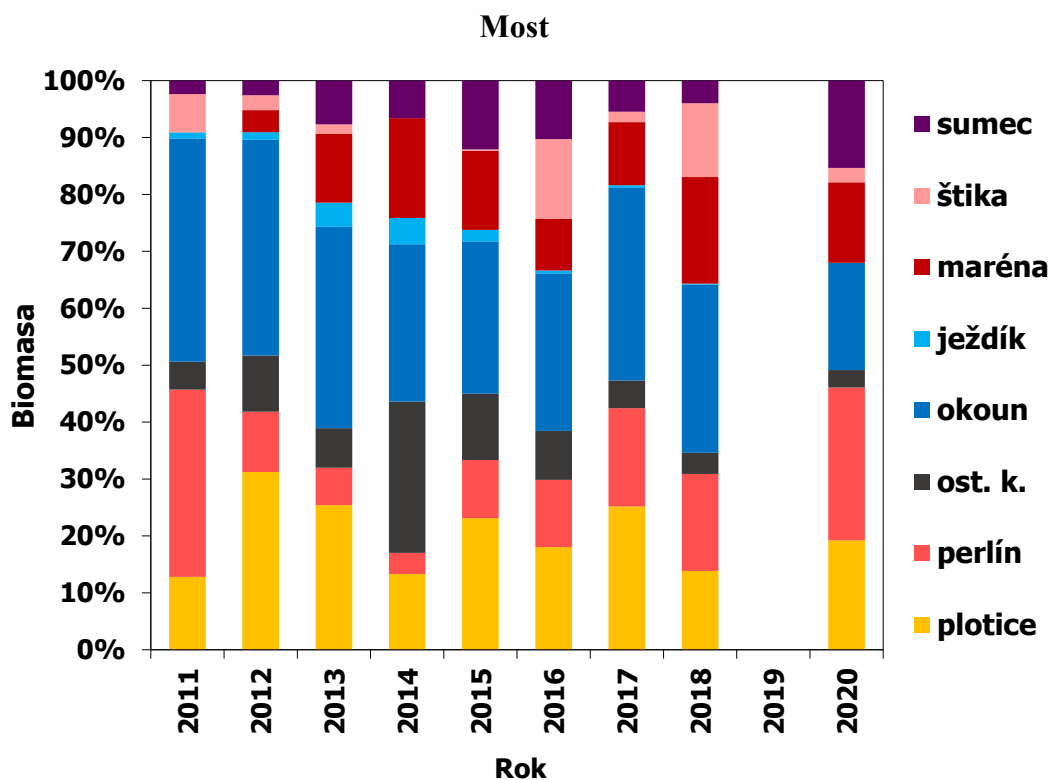
Obrázek 1: Variabilita využívání potravních zdrojů uvnitř populace: a) individuální nika se od populační niky neliší, b) individuální nika se liší od niky populační = specializace na individuální úrovni (převzato z Bolnick et al., 2007).



Obrázek 2: Geografické rozšíření okouna říčního (*Perca fluviatilis*) a okouna žlutého (*Perca flavescens*). Červená oblast-přirozený výskyt okouna říčního, zelená oblast-introdukovaný okoun říční, žlutá oblast-přirozený výskyt okouna žlutého (mapa převzata z wikipedia.org; informace doplněny podle Craig, 2000; Kottelat a Freyhof, 2007).



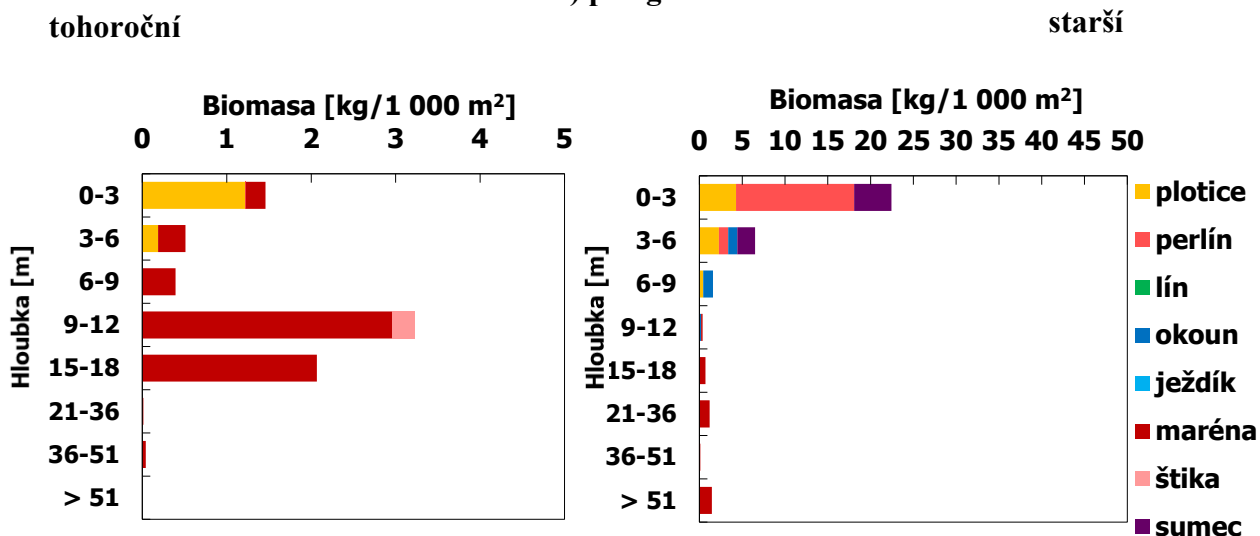
Obrázek 3: Vertikální profil distribuce kyslíku a teploty z průzkumu v září 2020 (vlevo: jezero Most, vpravo: jezero Milada), zeleně znázorněna průhlednost měřená Secchiho deskou.



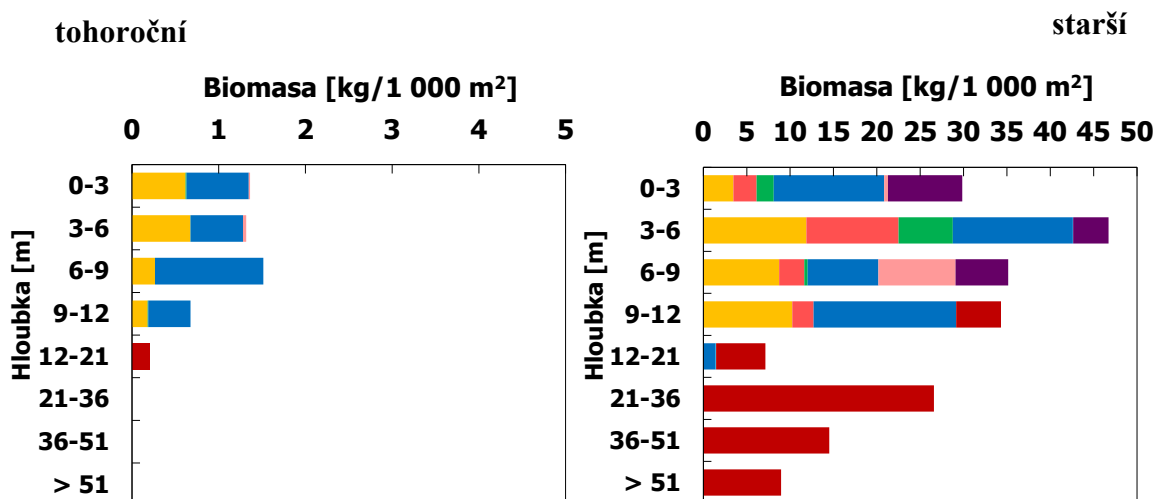
Obrázek 4: Vývoj relativní biomasy rybí obsádky jezera Most (nahore) a Milada (dole) v průběhu jednotlivých let, kdy byl prováděn průzkum. Kategorie „ost. k.“ zahrnuje ostatní druhy kaprovitých ryb.

## Most

### a) pelagiál



### b) bentál



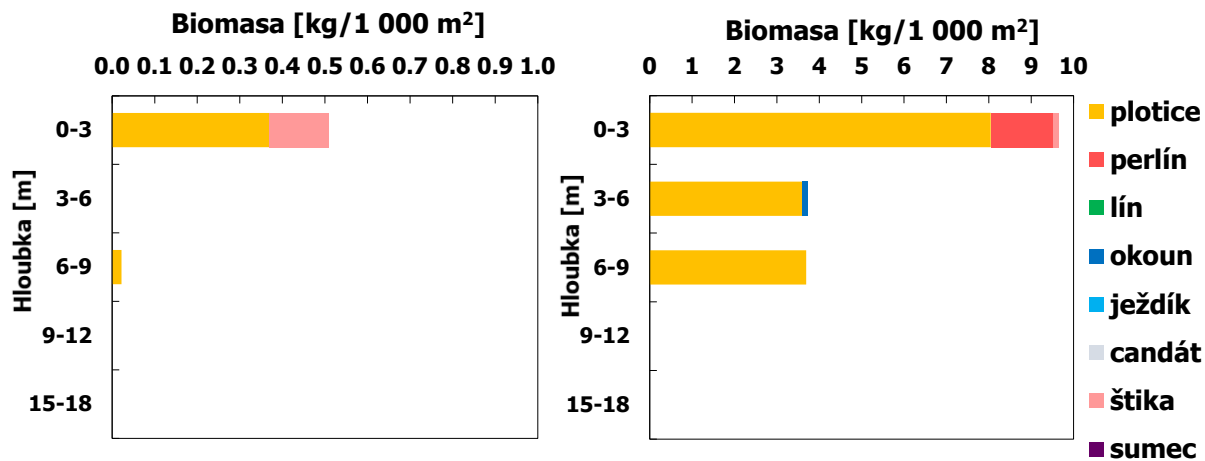
Obrázek 5: Vertikální distribuce průměrných úlovků jednotlivých druhů ryb do tenatových sítí v pelagickém (a) a bentickém prostředí (b) v jezeře Most v září 2020 (vlevo: tohoročnní, vpravo: starší ryby).

## Milada

### a) pelagiál

tohotoční

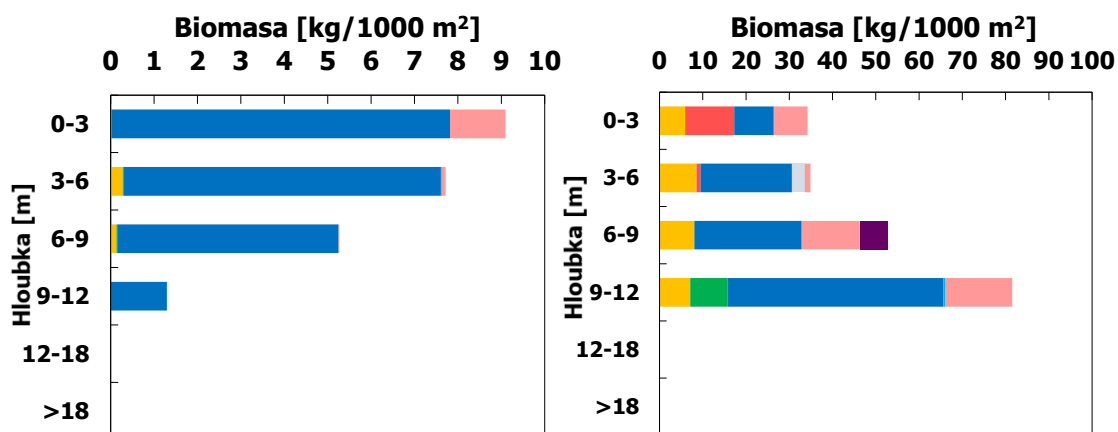
starší



### b) bentál

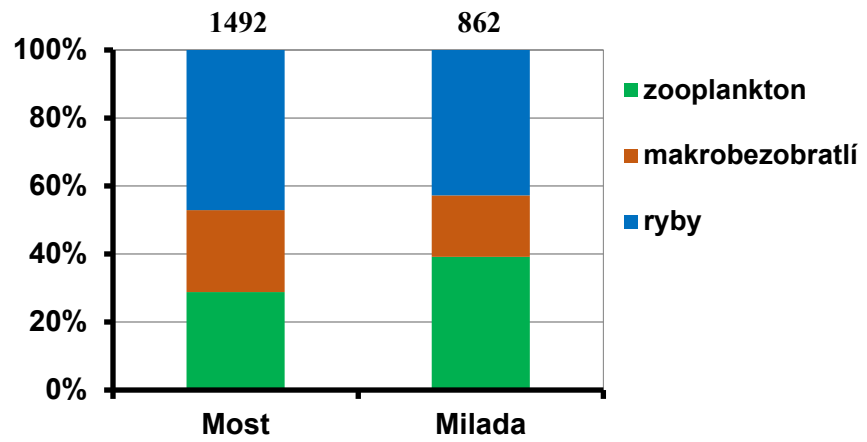
tohotoční

starší

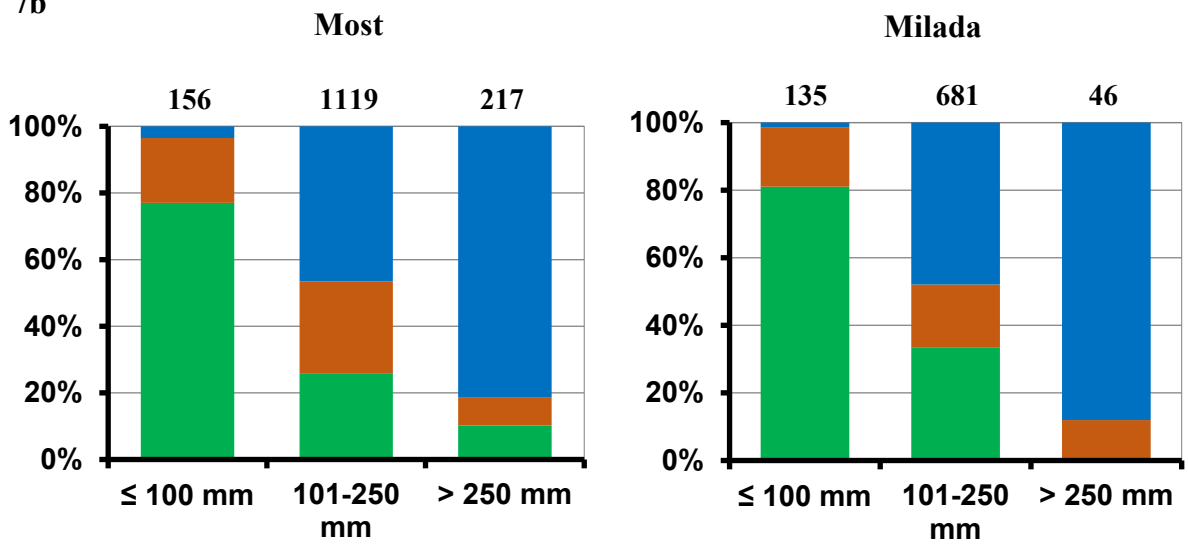


Obrázek 6: Vertikální distribuce průměrných úlovků jednotlivých druhů ryb do tenatových sítí v pelagickém (a) a bentickém prostředí (b) v jezeře Milada v září 2020 (vlevo: tohotoční, vpravo: starší ryby).

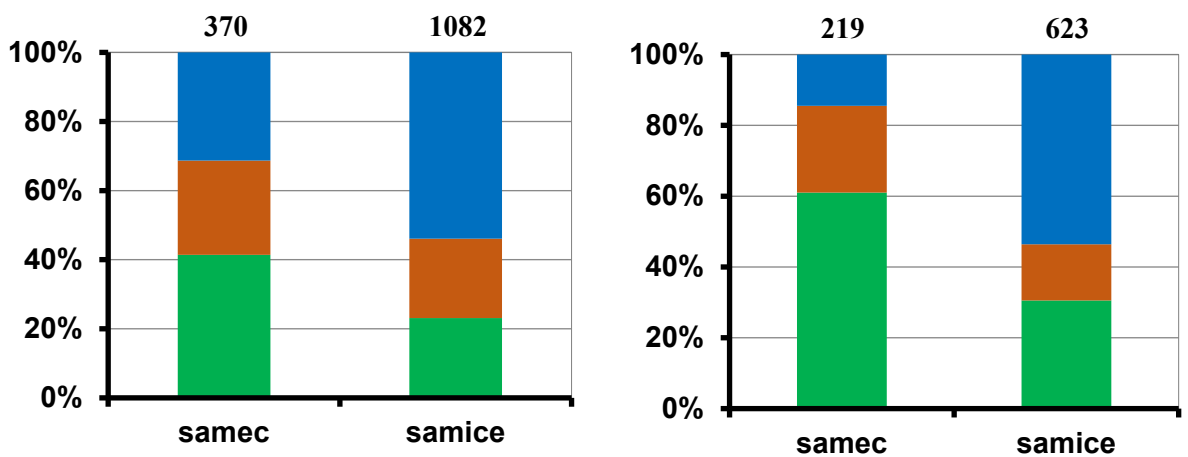
7a



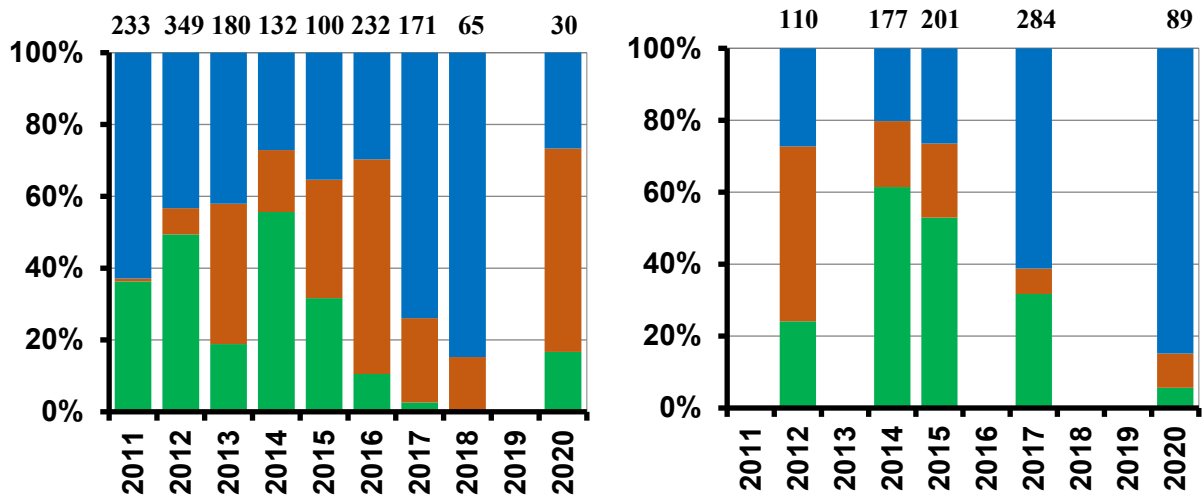
7b



7c

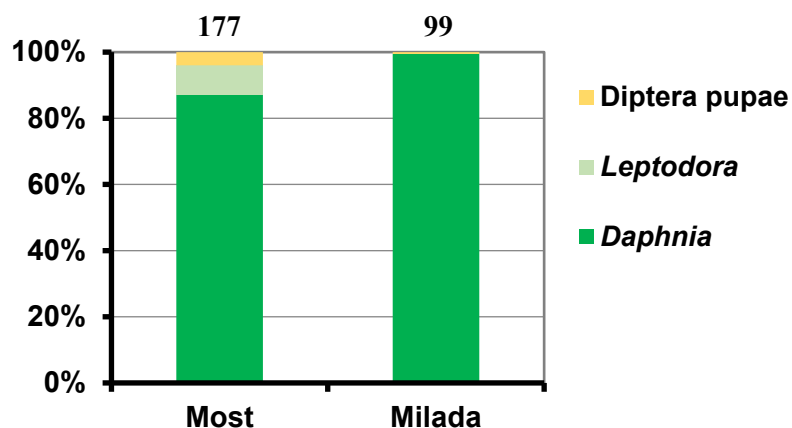


7d

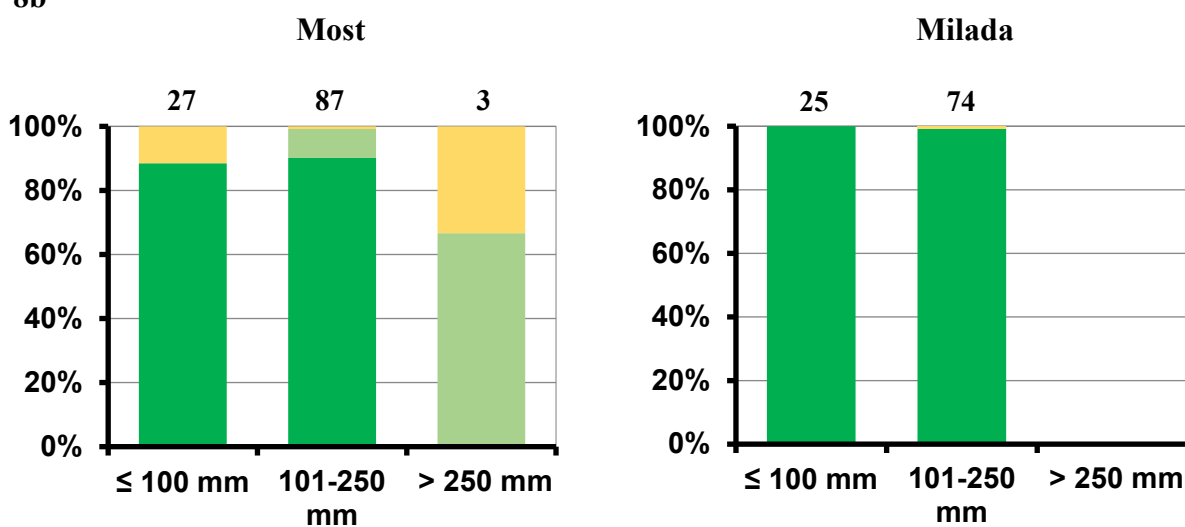


Obrázek 7: Průměrné zastoupení jednotlivých potravních složek v potravě okounů z jezera Most a Milada: celkové průměrné zastoupení jednotlivých složek (7a), zastoupení jednotlivých složek v závislosti na velikosti jedince (7b), na pohlaví (7c) a v průběhu jednotlivých let (7d) (levý graf: jezero Most, pravý graf: jezero Milada). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.

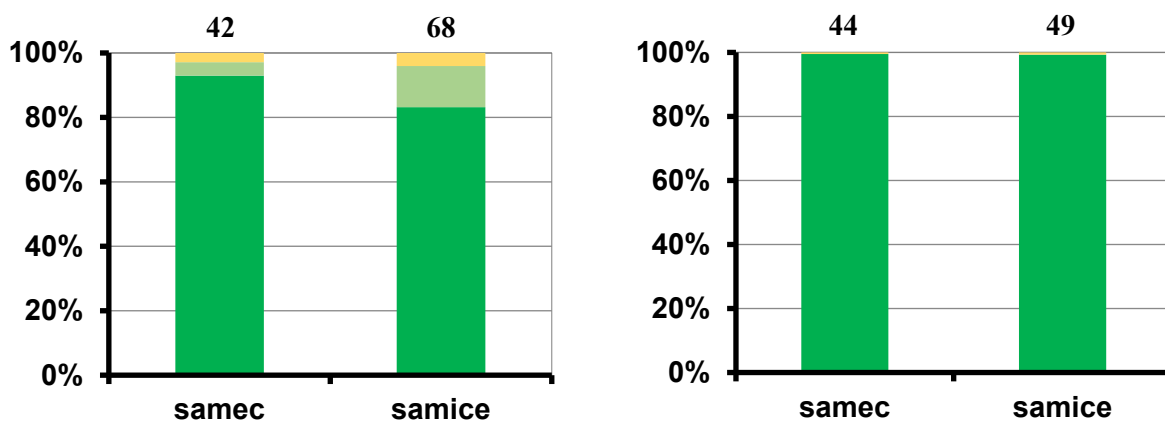
8a



8b



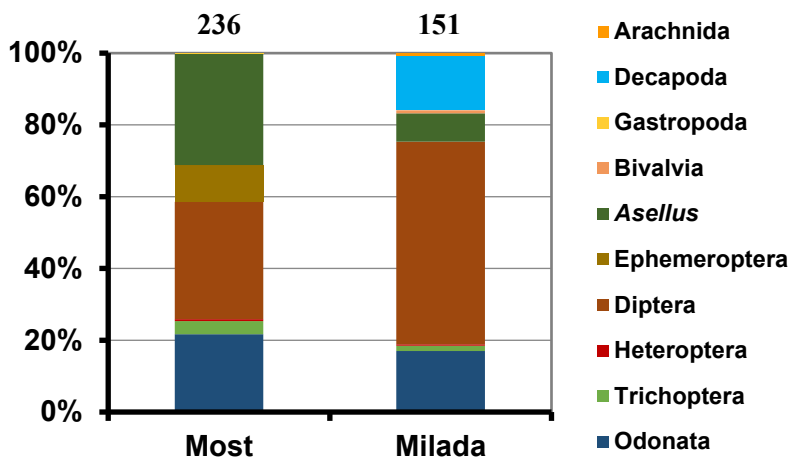
8c



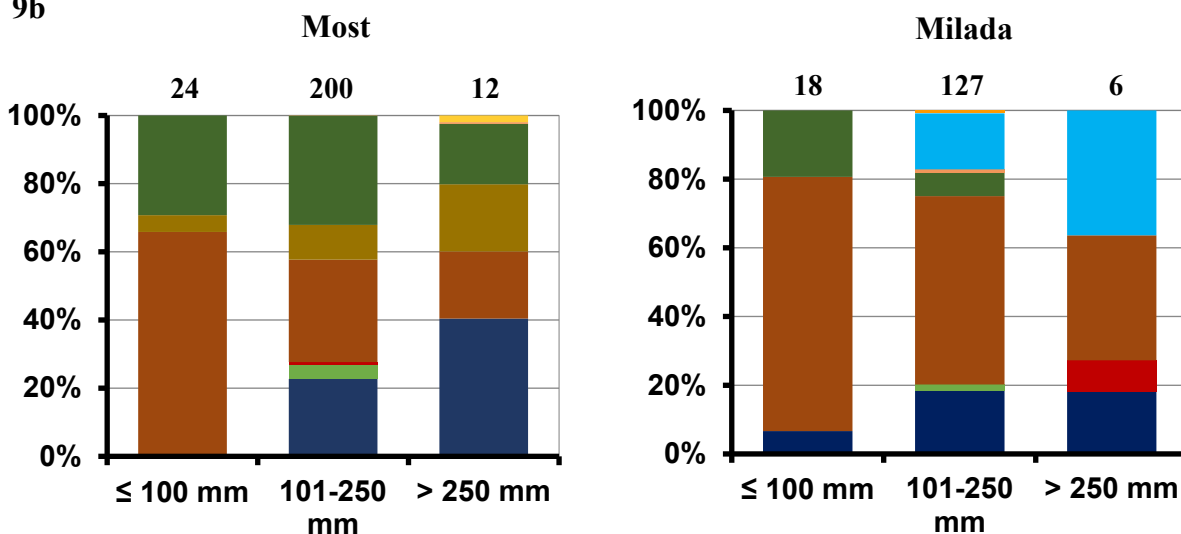
Obrázek 8: Průměrné zastoupení jednotlivých skupin zooplanktonu v potravě okounů z jezera Most a Milada: celkové průměrné zastoupení jednotlivých složek (8a), zastoupení jednotlivých složek v závislosti na velikosti jedinců (8b) a jejich pohlaví (8c) (levý graf: jezero Most; pravý graf: jezero Milada). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.



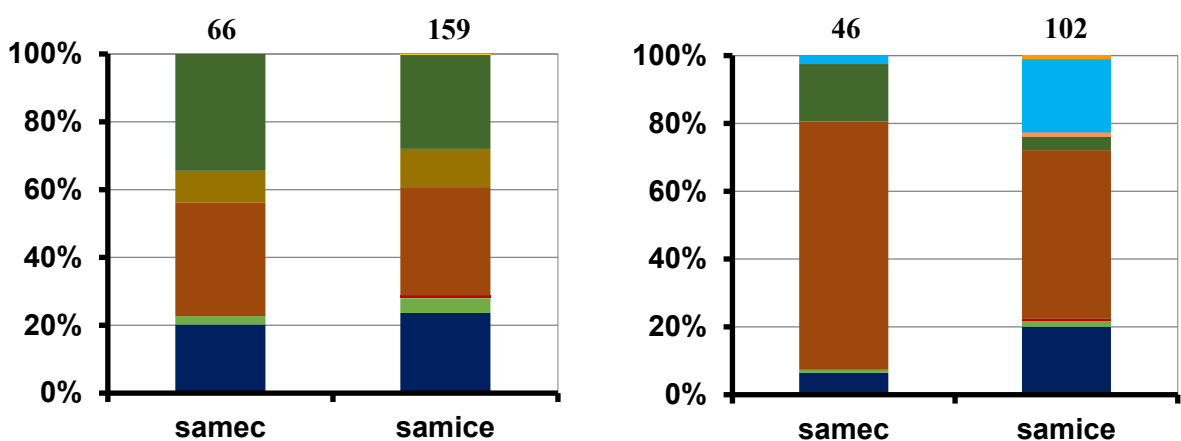
9a



9b

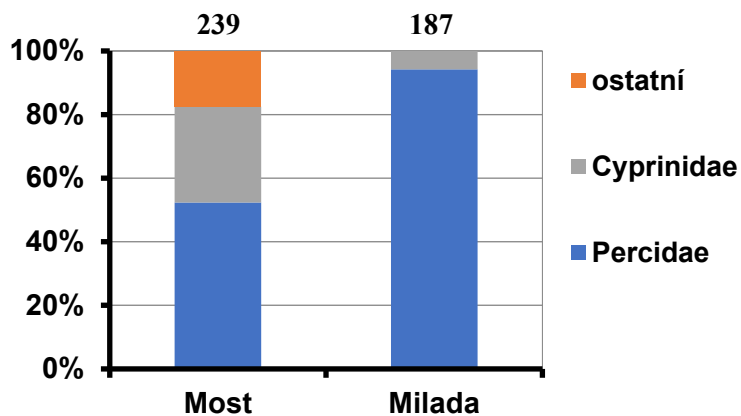


9c

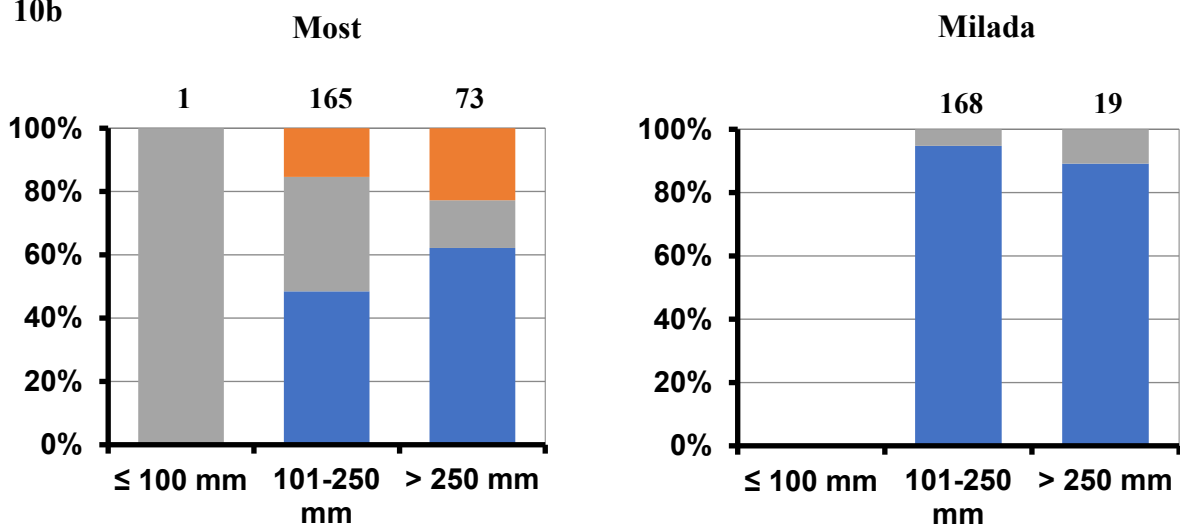


Obrázek 9: Průměrné zastoupení jednotlivých nižších kategorií bezobratlých v potravě okounů z jezera Most a Milada: celkové průměrné zastoupení jednotlivých složek (9a), zastoupení jednotlivých složek v závislosti na velikosti jedinců (9b) a pohlaví (9c) (levý graf: jezero Most; pravý graf: jezero Milada). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.

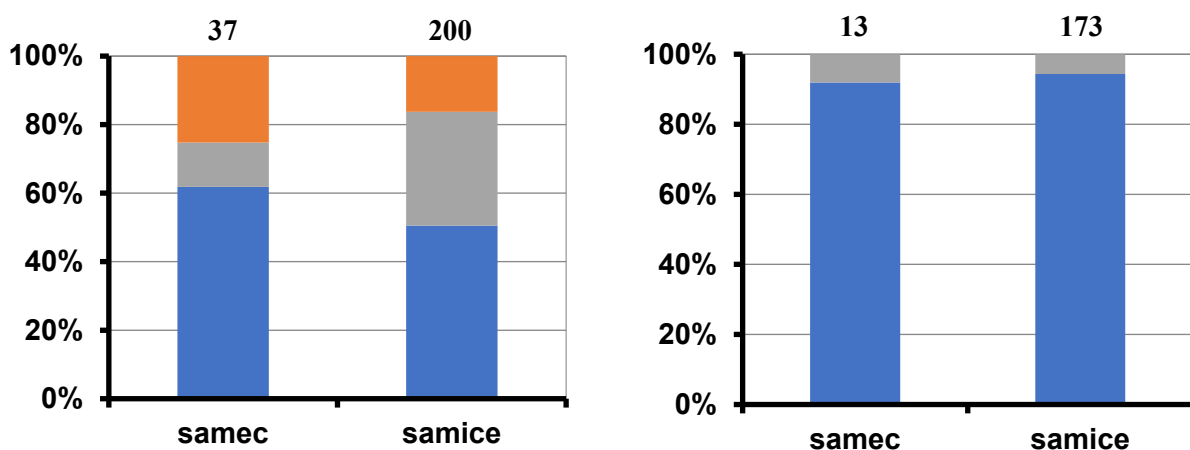
10a



10b

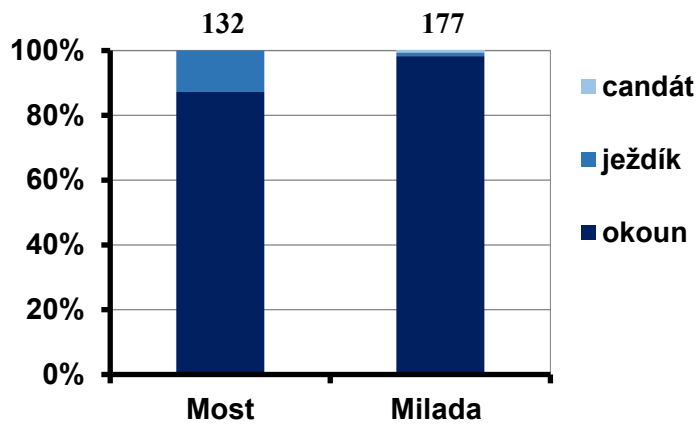


10c

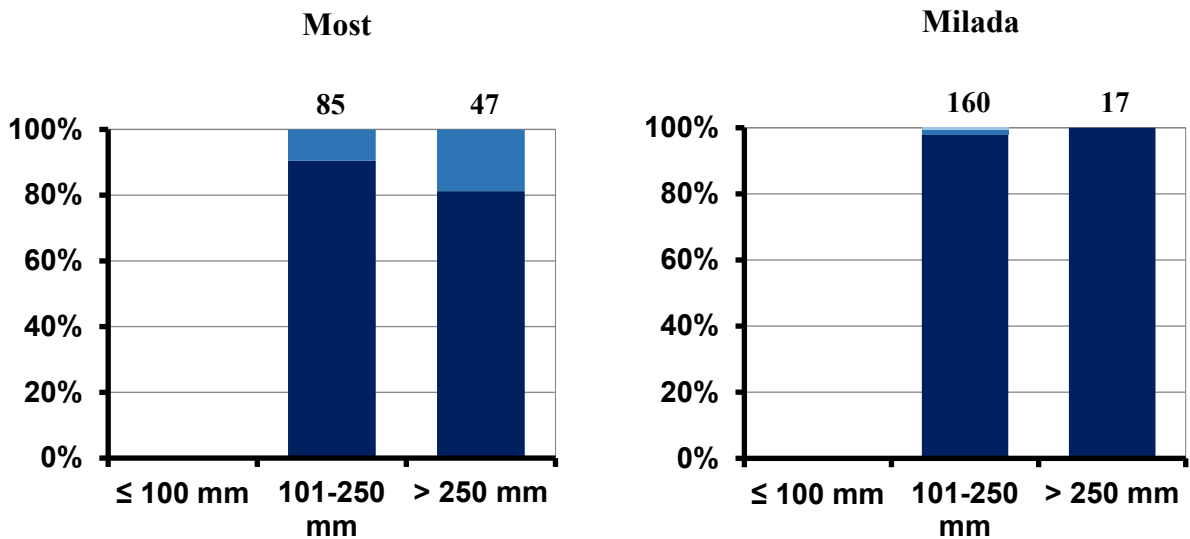


Obrázek 10: Průměrné zastoupení jednotlivých čeledí ryb v potravě okounů z jezera Most a Milada: celkové průměrné zastoupení jednotlivých čeledí ryb (10a), zastoupení jednotlivých čeledí ryb v závislosti na velikosti (10b) a pohlaví (10c). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet jedinců v rámci dané kategorie.

11a

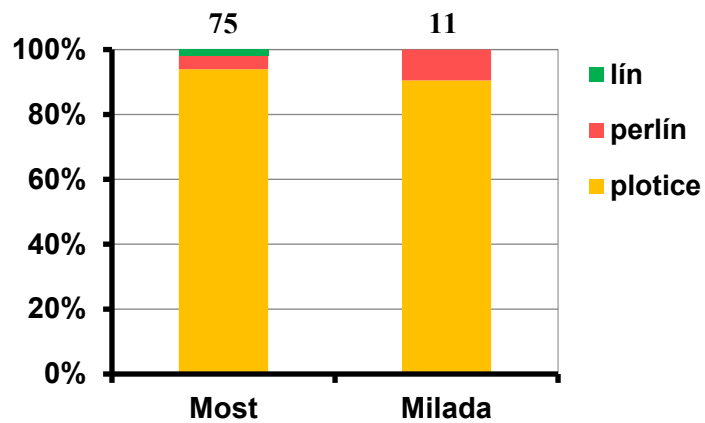


11b

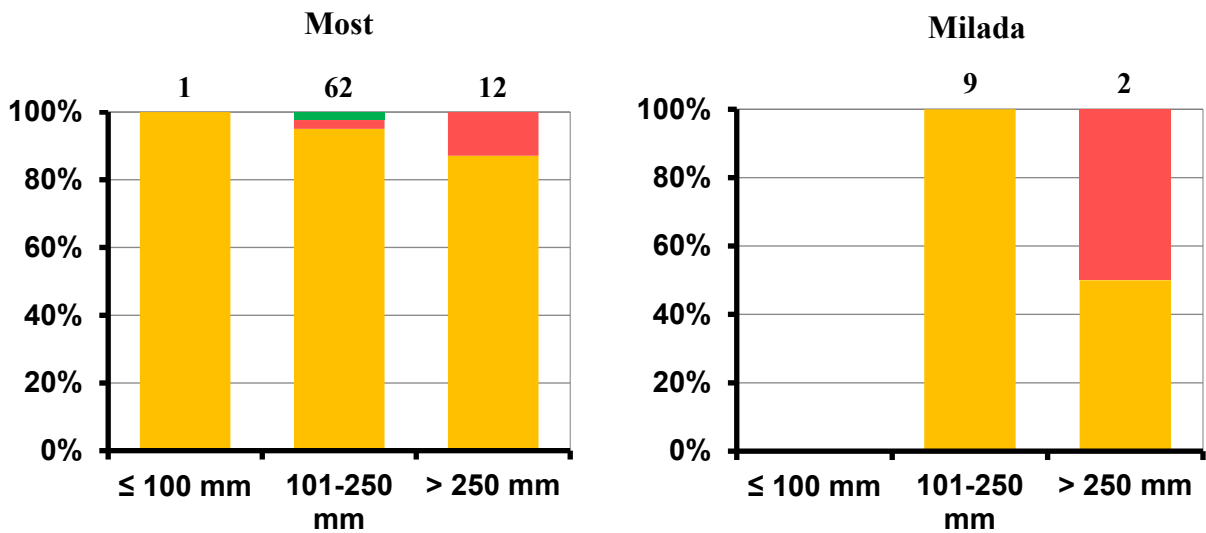


Obrázek 11: Průměrné zastoupení jednotlivých druhů ryb z čeledi Percidae v potravě okounů z jezera Most a Milada (11a) v závislosti na velikosti jedinců (11b). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.

12a

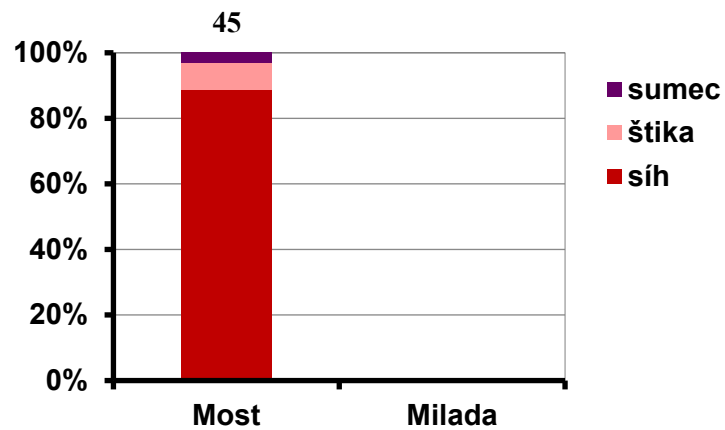


12b

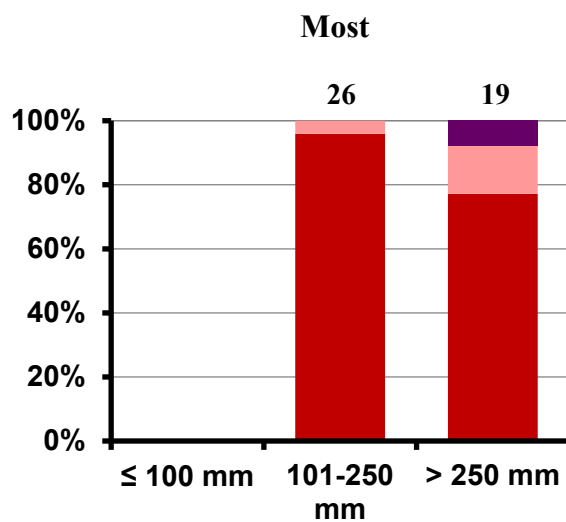


Obrázek 12: Průměrné zastoupení jednotlivých druhů ryb z čeledi Cyprinidae v potravě okounů z jezera Most a Milada (12a) v závislosti na velikosti jedinců (12b). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.

13a

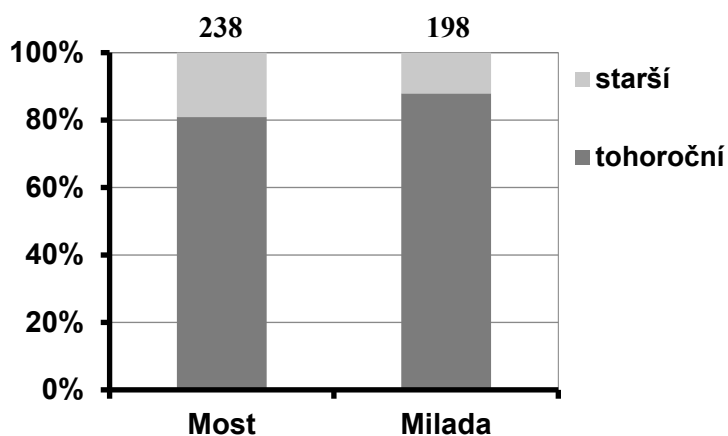


13b

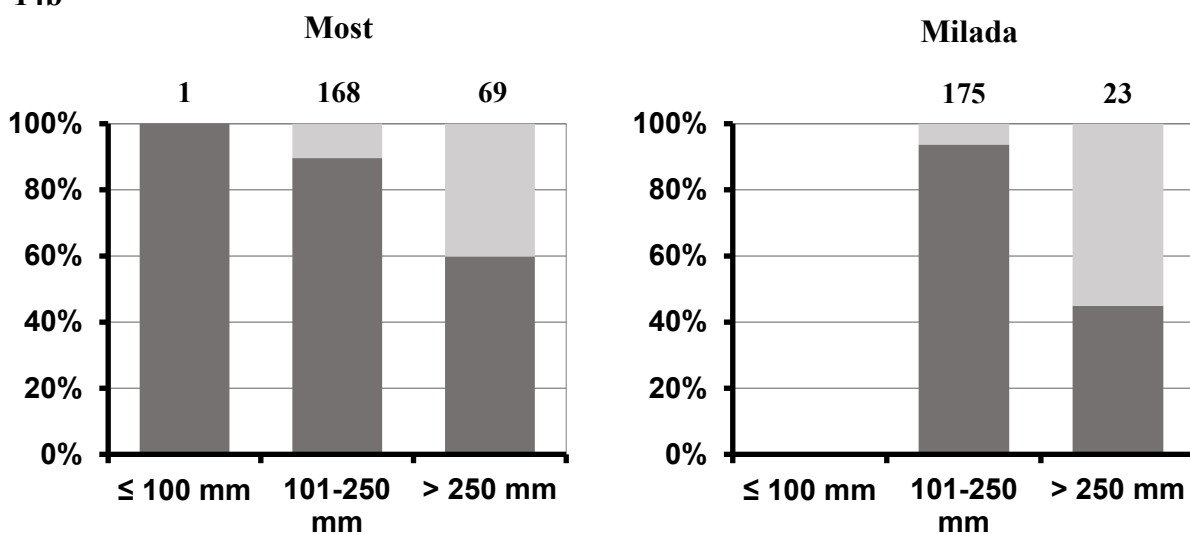


Obrázek 13: Průměrné zastoupení jednotlivých druhů ryb z ostatních čeledí v potravě okounů z jezera Most (13a) v závislosti na velikosti jedinců (13b). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.

14a

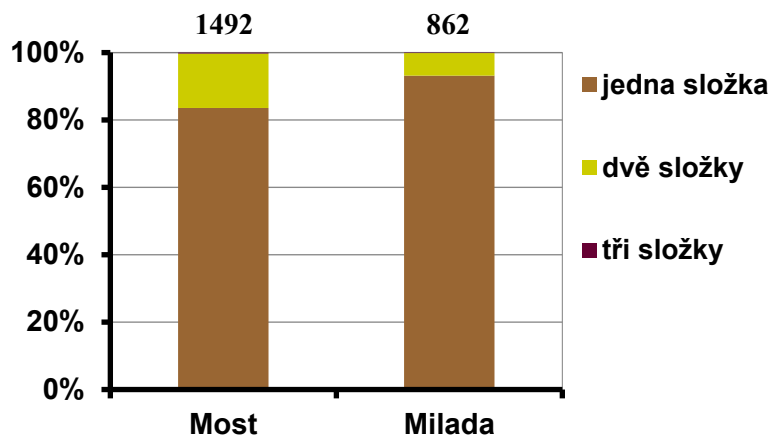


14b

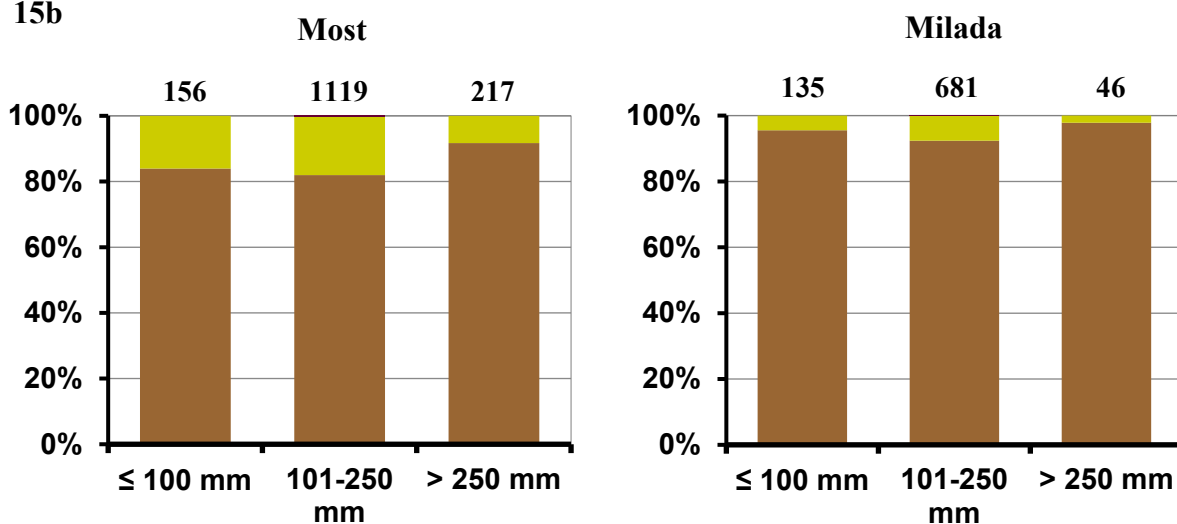


Obrázek 14: Průměrné zastoupení tohoročních a starších ryb v potravě okounů z jezera Most a Milada (14a) v závislosti na velikosti jedinců (14b) (Most: levý graf, Milada: pravý graf). Čísla nad sloupci vyjadřují celkový počet analyzovaných jedinců v rámci dané kategorie.

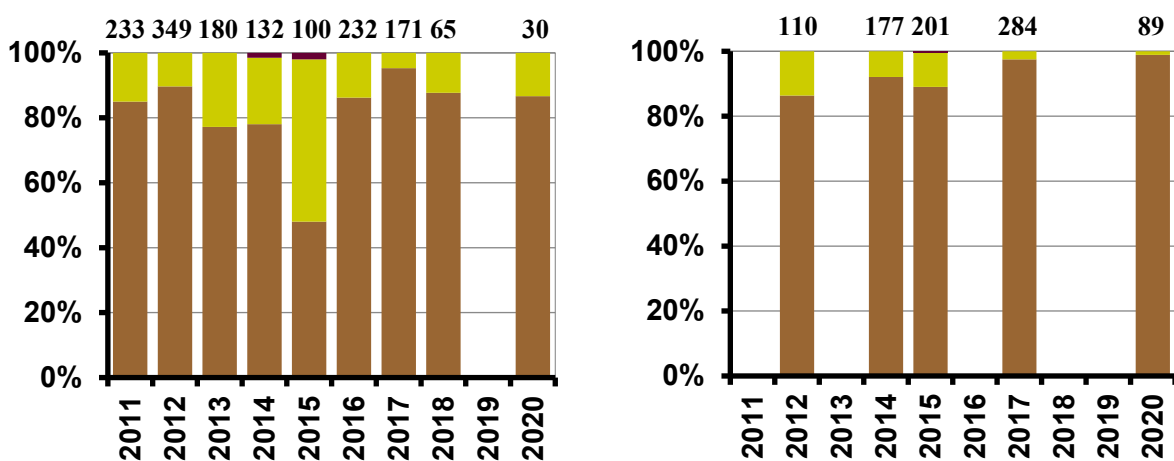
15a



15b

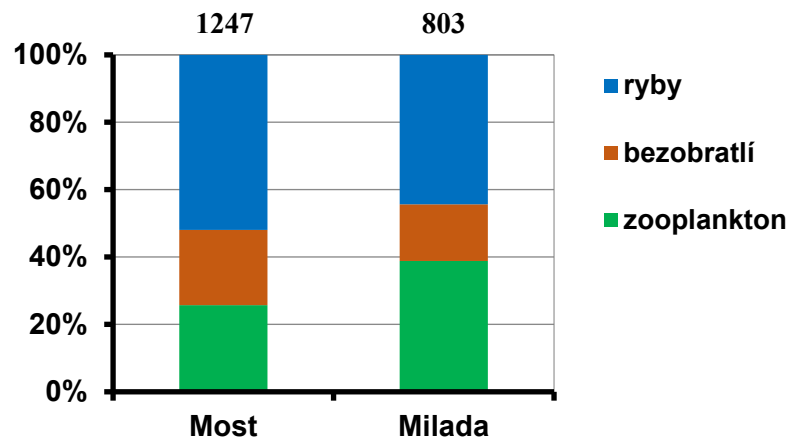


15c

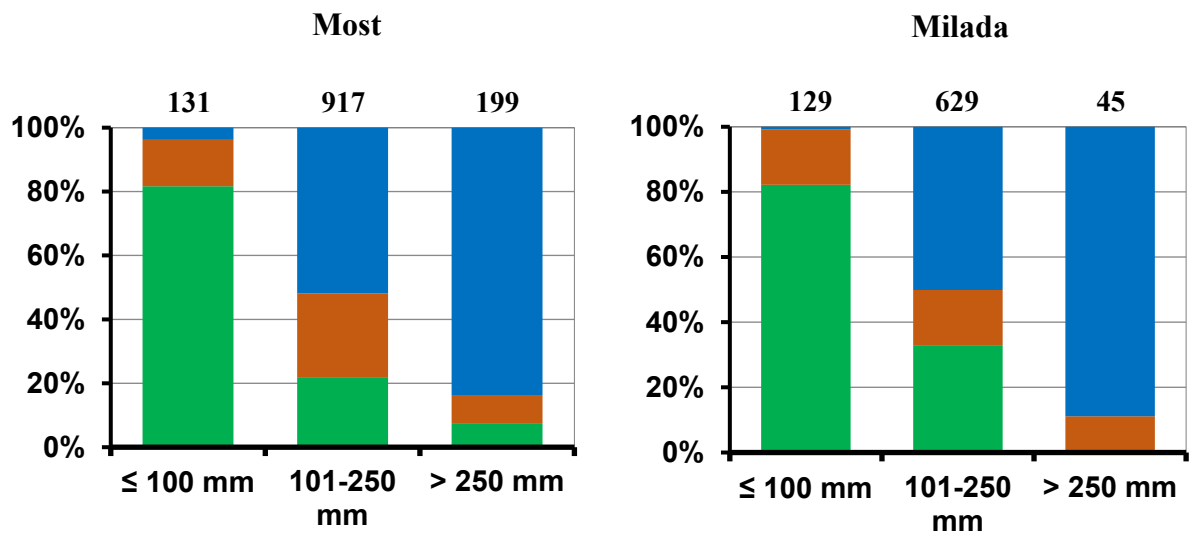


Obrázek 15: Procentuální vyjádření počtu jedinců okouna z jezera Most a Milada využívajících jednu, dvě či tři potravní složky (15a), procentuální vyjádření počtu jedinců v závislosti na jejich velikosti (15b) a v průběhu jednotlivých let (15c) (jezero Most: levý graf, jezero Milada: pravý graf).

16a



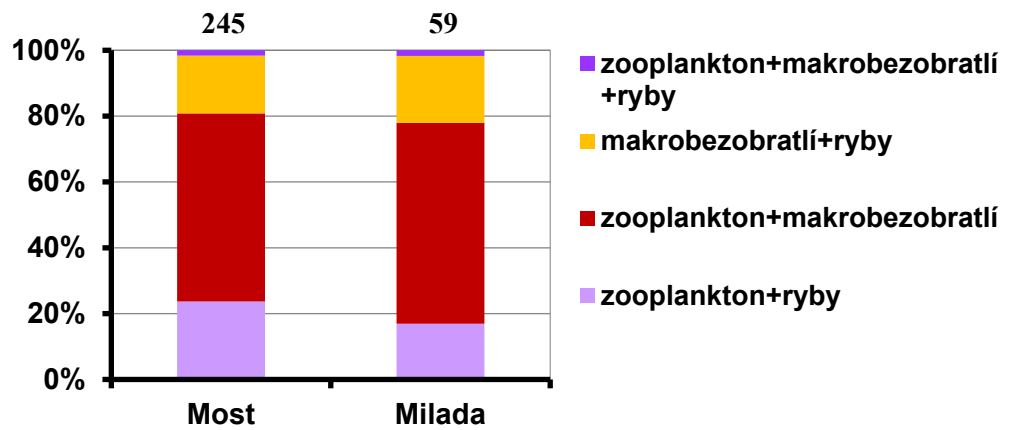
16b



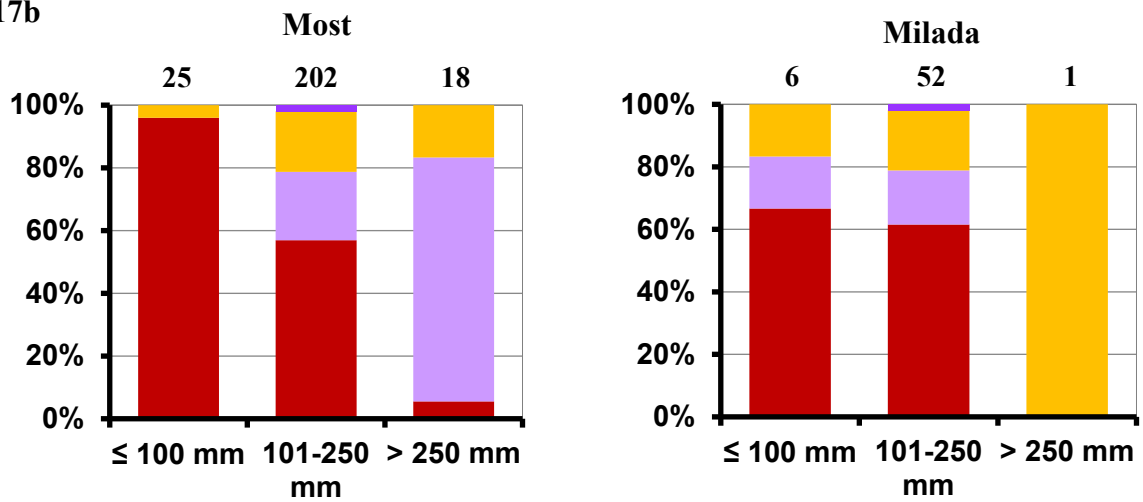
Obrázek 16: Procentuální zastoupení počtu všech jedinců využívajících výhradně jednu potravní složku (16a) a procentuální vyjádření v závislosti na velikosti jedinců (16b) (Most: levý graf, Milada: pravý graf).



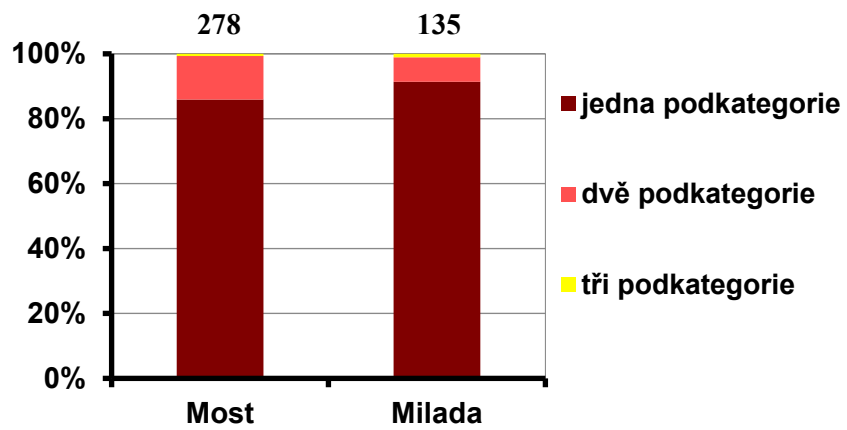
17a



17b



Obrázek 17: Procentuální zastoupení počtu všech jedinců využívajících dvě až tři složky (17a) a v závislosti na velikosti jedinců (17b) (Most: levý graf, Milada: pravý graf).



Obrázek 18: Procentuální vyjádření počtu všech jedinců okouna konzumujících jednu, dvě nebo tři různé skupiny bezobratlých z jezer Most a Milada.