

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybnářství a ochrany vod

Ústav akvakultury a ochrany vod

Bakalářská práce

**Potravní chování hlaváčovitých ryb
v závislosti na komplexitě prostředí**

Autor: Petr Kovář

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Radek Gebauer

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

Studijní program a obor: B4103 Zootechnika, Rybnářství

Forma studia: kombinovaná

Ročník: 3.

České Budějovice, 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, případně v úpravě vzniklé vypuštěním částí archivovaných FROV JU. Zveřejnění probíhá elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 9. května 2018

Podpis:

Poděkování

Děkuji všem, kteří mi při psaní této práce pomohli. Především děkuji vedoucímu této bakalářské práce Ing. Radkovi Gebauerovi a konzultantovi RNDr. Bořkovi Drozdovi Ph.D. za cenné rady, odborné vedení, trpělivost a čas, který mi věnovali.

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE
(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Petr KOVÁŘ**
Osobní číslo: **V15B003K**
Studijní program: **B4103 Zootecnika**
Studijní obor: **Rybnářství**
Název tématu: **Potravní chování hlaváčovitých ryb v závislosti na komplexitě prostředí**
Zadávací katedra: **Ústav akvakultury a ochrany vod**

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

Objektem bakalářské práce jsou dva nepůvodní druhy ichtyofauny České republiky, invazivní hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a etablovaná hlavačka mramorovaná *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837). Oba druhy představují hrozbu pro evropské a severoamerické sladkovodní i brakické ekosystémy. Jejich tolerance vůči širokému rozpětí abiotických faktorů, vhodné podmínky v regulovaných řekách, agresivní chování, fyziologická plasticita, péče o potomstvo ale i porcionální výtěr přispěly k rychlé a úspěšné kolonizaci nových lokalit. V mnoha výzkumech byly zaznamenány stanovištní a potravní překryvy s původními druhy ryb, což způsobilo snížení abundance a v některých případech úplné vymizení nativní ichtyofauny.

Cílem navržené bakalářské práce je shrnutí dosud známých informací z oblasti predace a potravního chování nepůvodních druhů ryb, které budou rozšířeny laboratorními experimenty. V teoretické části se student naučí pracovat s odbornou vědeckou literaturou (samostatné vyhledání a nastudování cizojazyčné literatury). Student se tak seznámí s danými druhy, problematikou studia predace a potravního chování u cílových druhů, a u ryb jako celku (se zvláštním zřetelem na blízké příbuzné druhy - čeleď Gobiidae), což bude tvořit základ literární rešerše této bakalářské práce. Během vlastního experimentu, který bude probíhat v experimentálních podmínkách Ústavu Akvakultury a Ochrany Vod v Českých Budějovicích, student vyhodnotí predací tlak a efektivitu hlaváče černoústého a hlavačky mramorované při různých hustotách kořisti v závislosti na komplexitě prostředí.

Dosažené výsledky pak student vyhodnotí pomocí počítačového softwaru (R software, Image Analysis, MS Office) a srovná s výsledky a závěry z dostupné literatury. Veškerá snaha vyvinutá v rámci BP tak povede k doplnění chybějících znalostí v problematice potravního chování nepůvodních druhů hlaváčovitých ryb v závislosti na komplexitě prostředí.

Rozsah grafických prací: podle potřeby
Rozsah pracovní zprávy: 30 - 50 stran
Forma zpracování bakalářské práce: tištěná
Seznam odborné literatury: viz příloha

Vedoucí bakalářské práce: **Ing. Radek Gebauer**
Ústav akvakultury a ochrany vod
Konzultant bakalářské práce: **RNDr. Bořek Drozd, Ph.D.**
Ústav akvakultury a ochrany vod

Datum zadání bakalářské práce: **1. prosince 2017**
Termín odevzdání bakalářské práce: **4. května 2018**


prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan

L.S.


doc. Ing. Jan Mráz, Ph.D.
ředitel

V Českých Budějovicích dne 11. prosince 2017

OBSAH

1. ÚVOD	7
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	9
2.1. Nepůvodní druhy a jejich introdukce	9
2.2. Terminologie v oboru biologických invazí	9
2.2.1. Fáze v procesu biologických invazí.....	10
2.2.2. Management biologických invazí.....	13
2.2.3. Evropská legislativa	13
2.3. Nepůvodní druhy v evropských sladkých vodách	13
2.3.1. Nepůvodní ryby v České republice.....	15
2.3.2. Nepůvodní hlaváčovité ryby	16
2.3.3. Hlaváč černoústý.....	16
2.3.4. Hlavačka poloměsíčitá (mramorovaná).....	21
2.3.5. Vliv nepůvodních hlaváčovitých ryb na původní ichtyofaunu	25
2.4. Predace, potravní chování	26
2.4.1. Koncept „funkční odpověď potravního chování“ a jeho využití	26
2.4.2. Komparativní funkční odpověď potravního chování.....	29
2.4.3. Faktory ovlivňující funkční odpověď potravního chování	29
3. CÍLE PRÁCE	32
4. MATERIÁL A METODIKA	33
4.1. Odlovy predátorů a jejich aklimatizace.....	33
4.2. Kořist a její aklimatizace.....	34
4.3. Průběh experimentu	34
4.4. Statistické vyhodnocení	36
5. VÝSLEDKY	38
5.1. Typ funkční odpovědi potravního chování.....	38
5.2. Efektivita při vyhledávání kořisti, doba zpracování kořisti	38
5.3. Maximální příjem potravy	41
6. DISKUZE	43
6.1. Typ funkční odpovědi potravního chování.....	44
6.2. Efektivita při vyhledávání kořisti.....	44
6.3. Doba zpracování kořisti	45
6.4. Maximální příjem potravy	47
7. ZÁVĚR	48
8. PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY	49
9. ABSTRAKT	60
10. ABSTRACT	61

1. ÚVOD

V posledních několika dekádách byly lidskou činností oslabeny, nebo výrazně narušeny biogeografické bariéry, které byly formovány přírodními silami miliardy let. Jedním z důsledků těchto antropogenních změn je globální homogenizace bioty prostřednictvím tzv. biologických invazí nepůvodními organismy, s nimiž se v současné době můžeme setkat na většině kontinentů. Naprostá většina nepůvodních organismů byla transportována za pomoci lidské činnosti, a to jak bezděčně, tak záměrně. Biologické invaze mají navíc neustále narůstající tendenci reflektující nárůst globálního obchodu, transportu a turismu.

Většina druhů nemá z ekologického či ekonomického hlediska téměř žádný dopad. Některé druhy se však velice rychle šíří a mohou se stát hrozbou pro původní ekosystém i pro člověka. Tyto druhy jsou označovány jako invazní. Invazní druhy jsou jednou z příčin poklesu biologické diverzity a zároveň výrazně narušují chod ekosystému. Přitom generují značné výdaje spojené ať už s přímou eradikací, nebo s ekonomickými škodami na majetku a službách. V neposlední řadě je nárůst biologických invazí také spojován se zavlečením patogenů ohrožujících zdraví člověka i hospodářských zvířat.

Biologické invaze a všechny jejich následky zasáhly i vodní ekosystémy. Dominantním vektorem v jejich transportu je lodní doprava. Odhady jsou alarmující: 10 000 různých druhů je přepravováno v balastních nádržích nákladních lodí každý den. Mezi nimi byli na začátku 90. let 20. století také hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837). Tyto druhy se pomocí lodní dopravy během několika let rozšířily z původní Ponto-Kaspické oblasti nejen do celé Evropy, ale i do Severní Ameriky. V novém prostředí se pak začaly nekontrolovatelně šířit díky jejich toleranci vůči širokému rozpětí abiotických faktorů, efektivní reprodukční strategii, agresivitě a fyziologické plasticitě.

Hlaváč černoústý způsobuje zásadní změny v invadovaném ekosystému. Kromě změn v potravním řetězci byl také zaznamenán stanovištní a potravní překryv s původními druhy, což vede k jejich výraznému úbytku až vymizení. Hlavačka poloměsíčitá, naproti tomu, není ani zdaleka tak prozkoumaná a v publikacích jsou zmiňovány jen potenciální a nepřímé vlivy. Oba druhy vynikají širokou tolerancí, co se složení potravy týče. Většinou jsou v jejich potravě zastoupeny bentické druhy bezobratlých živočichů, což odráží jejich bentický životní styl. Hlaváč černoústý i hlavačka poloměsíčitá jsou však druhy schopné adaptovat se na dočasně hojný zdroj

potravy. V období výtěru ryb můžou tedy jikry a plůdek ryb tvořit podstatnou část jejich stravy. Ve vodním prostředí jsou organismy vystaveny různým vlivům prostředí, které mohou ovlivňovat interakce mezi predátory a jejich kořistí. Hlavními hybateli těchto interakcí jsou teplota a struktura habitatu. Porozumění interakci mezi těmito predátory a jejich potenciální kořistí v různých environmentálních podmínkách je proto zásadní pro pochopení jejich vlivu na tato společenstva.

Cílem této bakalářské práce byla kvantifikace rozsahu a porovnání vlivu invazního hlaváče černoústého a nepůvodní hlavačky poloměsíčité na plůdek kapra obecného (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758) s využitím experimentů založených na tzv. srovnávací funkční odpovědi potravního chování, což je ekologické hodnocení příjmu potravy v závislosti na hustotě potravy. Vliv obou predátorů byl testován ve třech různých strukturách habitatu.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Nepůvodní druhy a jejich introdukce

Biogeografické bariéry, které byly formovány přírodními silami miliardy let, byly výrazně oslabeny, nebo narušeny lidskou aktivitou, a to především v posledních několika dekádách. Reakcí na tyto antropogenní změny jsou mimo jiné biologické invaze (Dukes a Mooney, 1999; Mooney, 2005; Blackburn a kol., 2011), jejichž počet má narůstající tendenci bez známek nasycení životního prostředí (Levine a kol., 2003; Meyerson a Mooney, 2007; Hulme, 2009; Seebens a kol., 2017).

V současné době se můžeme na většině kontinentů setkat s nepůvodními organismy (Hulme, 2009), které se na nová území rozšířily záměrným či bezděčným zavlečením člověkem, nebo přirozenou migrací (Hulme a kol., 2008).

Většina druhů nemá z ekologického či ekonomického hlediska téměř žádný dopad. Některé druhy se však velice rychle šíří a mohou se stát hrozbou pro původní ekosystémy (Pergl a kol., 2017). Vitousek a kol. (1997) označují biologické invaze za jeden z hlavních prvků, které jsou zodpovědné za úbytek biodiverzity, a to jak v globálním, tak i v regionálním měřítku (Sala a kol., 2000; Hooper a kol., 2012).

Některé agresivní invazní druhy jsou totiž schopny vytlačovat původní druhy, což může vést až k jejich vyhynutí (McKinney a Lockwood, 1999; Sax a Gaines, 2008). K dalším závažným změnám dochází ve funkci původních ekosystémů, a to např. ovlivněním cyklu živin, potravního řetězce, trofických kaskád atd. (Vander Zanden a kol., 1999; Liao a kol., 2008; Ehrenfeld, 2010), což má za následek neblahý vliv na ekosystémové služby (Pejchar a Mooney, 2009).

Biologické invaze často způsobují i závažné hospodářské ztráty spojené se škodami na plodinách (Naylor, 1996) majetku jakožto i s náklady na eradikaci (Pimentel a kol., 2000; Pimentel a kol., 2001; Vilà a kol., 2010). V neposlední řadě se také spolu s novými druhy objevily závažné nemoci a parazité napadající nejen okolní biotu, ale také hospodářská zvířata i člověka samotného (Mazza a kol., 2014; Nentwig, 2014).

2.2. Terminologie v oboru biologických invazí

Terminologie v oboru biologických invazí jsou předmětem diskuzí od poloviny 19. století (Chew, 2006). Názvosloví týkající se nepůvodních živočichů a rostlin se nejen často zaměňuje, někdy je dokonce i nesprávně či odlišně chápáno, a to navzdory mnoha pokusům o sjednocení (Richardson a kol., 2000; Rejmánek a kol., 2002; Colautti

a MacIsaac, 2004). Sjednocení terminologie je přitom nesmírně důležité. V opačném případě může totiž dojít k nedorozumění mezi zainteresovanými stranami, např. ekology, biology, nebo ochránci životního prostředí (Davis, 2009). Z tohoto důvodu se také někdy liší i údaje o výskytu a kvantitě nepůvodních organismů na daném území (Richardson a kol. 2000). Mlíkovský a Stýblo (2006) vysvětlují ve své publikaci základní termíny následovně:

- introdukce – přesun nepůvodního druhu mimo jeho dřívější nebo současný areál, introdukce může být úmyslná (záměrná) i neúmyslná (bezděčná)
- nepůvodní druh – druh introdukovaný mimo přirozený areál
- aklimatizovaný druh – druh žijící v nepůvodním prostředí s pomocí člověka
- etablování – proces, kdy nepůvodní druh začne produkovat životaschopné potomstvo
- invazivní nepůvodní druh – druh, jehož šíření ohrožuje biologickou diverzitu.

Mlíkovský a Stýblo (2006) také používají termín „invazní“, kterým označují organismus rychle se šířící, nemusí však být nutně nepůvodním. Pyšek a kol. (2008) doporučují místo slova „invazivní“ používat termín „invazní“ z důvodu odlišení od termínu používaného v medicínských oborech.

2.2.1. Fáze v procesu biologických invazí

Proces biologických invazí je charakterizován několika souvislými fázemi (Richardson a kol., 2000). Nejjednodušší dělení sestává ze tří fází: introdukce, aklimatizace a šíření (Williamson, 1996), přičemž v každé z nich čelí nepůvodní organismus řadě abiotických a biotických bariér (Richardson a kol., 2000). Dle Williamsona (1996) se jeden z 10 nepůvodních druhů začne pravidelně objevovat na novém území, jeden z 10 takto úspěšných druhů založí životaschopnou populaci, tj. se etabluje a jeden z 10 etablovaných druhů se pak stane druhem invazním. Toto pravidlo se však nevztahuje na obratlovce, kde je riziko přechodu nepůvodního druhu přímo na invazní druh mnohem vyšší (Cassey, 2002; Jeschke a Strayer, 2005).

2.2.1.1. Introdukce

První překážkou nepůvodního organismu na cestě do nového prostředí je překonání geografické vzdálenosti a přežití cesty (Davis, 2009). Hulme a kol. (2008) definovali tři základní možnosti vstupu nepůvodního organismu do nového prostředí: a) dovoz zboží různého charakteru, b) transport za pomoci vektoru a c) přirozené rozšiřování. Přirozené šíření závisí na schopnosti disperze nepůvodního druhu, tj. schopnosti rozšířit se na různé

vzdálenosti. Vzhledem k nárůstu globálního obchodu a turismu však již není schopnost přirozené disperze hlavní vlastností nepůvodního organismu (Kinzelbach, 1995; Grigorovich a kol., 2003; Banks a kol. 2015), což platí především pro akvatické druhy (Ricciardi, 2006; Molnar a kol., 2008).

Po překonání geografických bariér se musí nepůvodní organismy vypořádat s novým prostředím a klimatem. Buď se podmínky nového prostředí neslučují s životními nároky organismu a ten uhynie, nebo přežije, avšak není schopen založit životaschopnou populaci bez pomoci člověka (Richardson a kol., 2000). Třetí možnost nastane, když jsou klimatické podmínky pro nepůvodní druhu vyhovující. Pak se může nepůvodní druh začlenit do nového prostředí a začít se množit a šířit bez nutnosti adaptace či pomoci člověka (Facon a David, 2006).

Během minulého století jsme se často setkávali se záměrnou introdukcí neboli zavlečením, a to zejména z chovatelských nebo hospodářských důvodů. Naproti tomu neúmyslná introdukce probíhá bezděčně za pomoci různých vektorů, např. lodí, letadel, vlaků, automobilů (především nákladních) a dalších dopravních prostředků (Genovesi a Shine, 2003; Netwig, 2014).

2.2.1.2. Aklimatizace

Nepůvodní druhy, které úspěšně dorazily do nového prostředí s životními podmínkami, jež jsou schopny tolerovat, se nejdříve musí aklimatizovat, tzn., přežít do doby, než budou schopny založit životaschopnou populaci (Richardson a kol., 2000). Výsledek aklimatizační fáze závisí na několika faktorech, především pak na ekologické valenci nepůvodního druhu, vlastnostech nového prostředí, a tzv. propagule pressure (Davis, 2009).

Propagule pressure je charakterizován jako počet introdukovaných jedinců a počet introdukčních událostí a je často označován jako primární faktor ovlivňující výsledek aklimatizace (Lockwood a kol., 2005; Lockwood a kol., 2009). Tzn., čím více jedinců daného druhu je introdukováno, tím větší je jejich šance na přežití podmínek prostředí (Lockwood a kol., 2005). Toto je spjato s konceptem minimální velikosti životaschopné populace používaným v biologii (Traill a kol., 2007). Blackburn a kol. (2004) však zaznamenali rozdíly ve vztahu mezi propagule pressure a úspěšnou aklimatizací u nepůvodních ptáků, což vysvětlili různými vlastnostmi nepůvodních druhů.

Výsledek aklimatizačního procesu se tedy odvíjí také od specifických vlastností nepůvodního druhu. Mezi takové vlastnosti patří především tolerance vůči různým

habitatovým, abiotickým a potravním podmínkám (Blackburn a Duncan, 2001; Kolar a Lodge, 2002; Blackburn a kol., 2009), rychlost růstu, velikost těla či mozku (Kolar a Lodge, 2002; Sol a kol., 2005), specifické reprodukční chování (Marchetti a kol., 2004; Olden, 2006) a v neposlední řadě také fenotypová plasticita (Mack a kol., 1986; Losos a kol., 2000).

Dalším faktorem rozhodujícím o výsledku aklimatizace jsou vlastnosti prostředí, do kterého je nepůvodní druh introdukován, tj. tzv. invazibilita prostředí (Levine a D'antonio, 1999). Nejspolehlivějším prediktorem invazibility prostředí je dostupnost zdrojů (Davis, 2009). Fluktuace dostupných zdrojů a vážné narušení prostředí totiž vytváří volné ekologické niky vhodné pro nepůvodní druhy (Roques a kol., 2009; Pyšek a kol., 2010). Další vlastností prostředí ovlivňující proces naturalizace nepůvodních druhů je druhová diverzita. Tato teorie je založena na předpokladu, že druhově bohatý ekosystém obsahuje méně volných nik pro nepůvodní organismy (Shea a Chesson, 2002). Tento vztah však neplatí vždy (Tanentzap a kol., 2010). Proto Davis (2009) označuje druhovou diverzitu invadovaného ekosystému jako nespolehlivý prediktor. Ke stejnému závěru došli někteří vědci i v případě biotických interakcí v ekosystému, jako je predace, či mutualismus (Kvach a kol., 2017).

2.2.1.3. Šíření

V okamžiku, kdy dojde k úspěšné aklimatizaci a nepůvodní druh založí novou populaci, tzn., že překoná reprodukční bariéru, je druh označován jako etablovaný (Richardson a kol., 2000; Mlíkovský a Stýblo, 2006). Hlavním úkolem pro etablovaný druh je potom přetrvání a následné šíření. Tato fáze je tedy charakteristická opakovanými epizodami disperze a aklimatizace v novém prostředí (Davis, 2009). Disperze v novém prostředí může být, stejně jako ve fázi introdukce, zprostředkována disperzní schopností nepůvodního druhu, lidskou aktivitou, či mutualismem (Lonsdale, 1999; Havel a Medley, 2006). Některé nepůvodní druhy jsou pak schopny rychlého šíření v novém prostředí. K tomu jim napomáhají např. specifické reprodukční strategie (Rejmánek, 2013), rychlost růstu (Van Kleunen a kol., 2010), či tolerance vůči širokému rozpětí abiotických faktorů (Kolar a Lodge, 2001). Takové druhy jsou pak často označovány za invazní, ačkoliv plně nevystihují definici invazního druhu (viz výše; Davis, 2009).

2.2.2. Management biologických invazí

Vzhledem ke značným hrozbám pro původní ekosystémy, ekonomii i lidské zdraví je management biologických invazí důležitý vědní obor (Davis, 2009). Akce spojené s tímto managementem mohou být aplikovány ve všech fázích procesu invaze (Fowler a kol., 2007). Klíčová je přitom schopnost předpovídat potenciální rozšíření a vliv nepůvodních druhů. Takto můžeme zaměřit naše úsilí na vysoce rizikové invazní druhy. Pro odhad a srovnání vlivu nepůvodních i původních druhů navrhli vědci v recentních studiích rychlou a spolehlivou metodu založenou na porovnání funkční odpovědi potravního chování daných organismů (Alexander a kol., 2014; Dick a kol., 2014; Xu a kol., 2016; Laverty a kol., 2017), která je dále popsána v kapitole 2.4.2.

2.2.3. Evropská legislativa

Z hlediska legislativy Evropské unie je nejvýznamnější právní předpis týkající se nepůvodních druhů Nařízení EU č.1143/2014 o prevenci a regulaci zavlékání či vysazování a šíření invazních nepůvodních druhů, který nabyl účinnosti v roce 2015. V roce 2017 pak vešel v platnost aktualizovaný seznam druhů čítající 26 invazních živočichů a 23 druhů invazních rostlin. Nutno podotknout, že celkem se na území Evropy vyskytuje přibližně 12 000 nepůvodních druhů, z toho okolo 10 % tvoří druhy invazní. V blízké době chystá Česká republika implementaci těchto evropských nařízení do svých zákonů (Plesník, 2017).

2.3. Nepůvodní druhy v evropských sladkých vodách

Ačkoliv je Evropa označována spíše jako dárce, než příjemce nepůvodních druhů (Lambdon a kol., 2008), několik studií dokazuje, že střední Evropa má historické, biogeografické i antropogenní predispozice pro biologické invaze (Pyšek a kol., 2002). Genovesi a kol. (2015) přitom dokládají, že jeden z pěti ohrožených druhů v Evropě je přímo ohrožen nepůvodními druhy. Tento problém má navíc narůstající tendenci, odrážející trendy v mezinárodním obchodu a turistice (Meyerson a Mooney, 2007). To se odráží i ve vodním prostředí, neboť lodní přeprava je považována za přední vektor introdukcí nepůvodních akvatických druhů (Molnar a kol., 2008). Tomu pak také napomohla výstavba kanálů a vodních cest spojujících všechny evropské splavné toky v jednu společnou říční síť (Nentwig, 2014). Odhady jsou tak alarmující. Zhruba 10 000 různých nepůvodních druhů je transportováno denně v balastních tancích nákladních lodí (Carlton, 2001).

Ve sladkovodním prostředí Evropy se setkáme s nepůvodními organismy napříč všemi trofickými úrovněmi. Na lokalitách s intenzivní lodní dopravou pak můžeme zaznamenat dokonce několik nepůvodních druhů zároveň. Nejvíce pozornosti však upoutávají silně invazní druhy, které významně ohrožují společenstva původní bioty. Jejich nejrizikovější zástupci jsou uvedeny v Tabulce 1 (Vilà a kol., 2009).

Tabulka 1. Seznam nejinvazivnějších vodních organismů v Evropě (Vilà a kol., 2009).

Skupina	Český název	Latinský název	Reference
rostliny	v. mor kanadský	<i>Elodea canadensis</i>	Heikkinen a kol., 2009
rostliny	-	<i>Crassula helmsii</i>	Hussner, 2012
patogeny	krevnatka úhoří	<i>Anguillicola crassus</i>	Kirk, 2003
patogeny	afanomyces račí	<i>Aphanomyces astaci</i>	Kozubíková, 2009
patogeny	žábrolíst	<i>Gyrodactylus salaris</i>	Kudersky a kol., 2003
polypi	polyp kyjovitý	<i>Cordylophora caspia</i>	Ojaveer a kol., 2002
perloočky	-	<i>Cercopagis pengoi</i>	Birnbaud, 2011
měkkýši	slávička mnohotvárná	<i>Dreissena polymorpha</i>	Karatayev a kol., 2007
měkkýši	korbikula asijská	<i>Corbicula fluminea</i>	Sousa a kol., 2008
různonožci	blešivec ježatý	<i>Dikerogammarus villosus</i>	Bernauer a Jansen, 2006
desetinožci	krab říční	<i>Eriocheir sinensis</i>	Gollasch a Nehring, 2006
desetinožci	rak červený	<i>Procambarus clarkii</i>	Bernauer a Jansen, 2006
chlopňovky	-	<i>Mnemiopsis leidyi</i>	Oliveira, 2007
ryby	hlaváč černoústý	<i>Neogobius melanostomus</i>	Kornis a kol., 2012
ryby	střevlička východní	<i>Pseudorasbora parva</i>	Witkowski, 2009
ryby	siven americký	<i>Salvelinus fontinalis</i>	Kinzelbach, 1995

V případě České republiky potom stojí za zmínku blešivec ježatý *Dikerogammarus villosus* (Sovinsky, 1894), který byl poprvé zaznamenán v roce 2003 v řece Labi. Na některých úsecích se již stal dominantním bezobratlým bentickým druhem (Petrušek, 2006). V roce 2008 byl potom objeven také v řece Vltavě (Berezina a Ďuriš, 2008). Rak červený *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) zatím nebyl na území České republiky prokázán. Ale i tak jsou v ČR evidováni nepůvodní druhy raků (Kozák a kol., 2014), rak signální *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), rak pruhovaný *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) a nově nalezený rak mramorovaný (*Procambarus fallax* f. *virginalis*, Martin, 2010) (Patoka a kol., 2016). Mezi silně invazní mlže v českých vodách patří i slávička mnohotvárná *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), korbikula asijská *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) a škeble asijská *Sinanodonta woodiana* (I. Lea, 1834). Slávička mnohotvárná se rychle rozmnožuje a expanduje. V zasažených ekosystémech

pak narušuje potravní řetězec (Ward a Ricciardi, 2007) a způsobuje ekonomické škody ucpáváním přírodních potrubí do chladících věží a vodních elektráren (Daunys a kol., 2006). Za zmínku také stojí nepůvodní druhy ryb. Kromě uvedeného hlaváče černoústého se evropskými vodami šíří další čtyři druhy hlaváčovitých ryb (Jurajda a kol., 2005; Jurajda a kol., 2015). Na území České republiky se však zatím vyskytují dva druhy: hlaváč černoústý a hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus marmoratus* (Heckel, 1837) (Jurajda a kol., 2015).

2.3.1. Nepůvodní ryby v České republice

Údaje o počtu nepůvodních druhů ryb na našem území se rozcházejí. Podle Luska a kol. (2011) evidujeme 33 druhů ryb, které jsou považovány za nepůvodní. Musil a kol. (2010) však uvádí celkem 42 druhů, z toho s 20 se setkáme ve volné přírodě a 14 druhů je již etablovaných. Zajímavostí je, že se autoři neshodují na původu některých nepůvodních druhů. Například Musil a kol. (2010) označuje za nepůvodní pouze jeden druh jesetera (jeseter sibiřský, *Acipenser baerii*, Brandt, 1869) oproti 4 druhům udávaným Luskem a kol. (2011).

Ze 42 druhů udávaných Musilem a kol. (2010) byly tři druhy ryb introdukovány již před rokem 1600, 9 druhů pak před rokem 1900. Největší rozmach introdukcí však nastal v letech 1960 – 1995. Nejčastějším donorem nepůvodních ryb pro Českou republiku je Severní Amerika s celkem 17 druhy. Dále se v České republice nachází 12 druhů původem z Asie, devět druhů bylo rozšířeno v rámci Evropy a čtyři druhy jsou původem z Afriky.

Za většinu introdukcí stojí import ryb pro akvakulturní účely, sportovní rybářství a pokusy o obsazení volné ekologické niky. V ostatních případech byla příčinou introdukce nových druhů akvaristika a přirozená migrace. Není neobvyklé, že nepůvodní druhy byly introdukovány několika vektory, jako např. hlavačka poloměsíčitá, která se na naše území dostala přirozenou expanzí a zároveň za pomoci sportovních rybářů, kteří ji nejspíše přenášeli do lokalit jako nástražní rybu při lovu dravých ryb (Musil a kol., 2010).

V aktuálním seznamu nepůvodních invazivních druhů neboli v Černém seznamu ichtyofauny České republiky, zaslouženě figurují karas stříbřitý *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) dále střevlička východní *Pseudorasbora parva* (Temminck a Schlegel, 1846), sumeček černý *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820). Dále rozeznáváme tzv. nepůvodní podmíněně invazivní druhy,

kteře mohou škodit pouze tam, kde jsou jejich populace podporovány člověkem, tzn., buď se nemohou přirozeně rozmnořovat – jako např. amur bílý *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1884), amur černý *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846), nebo je jejich invazivita prokázána jen v určitých podmínkách, jako např. v případě slunečnice pestré *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Lusk a kol., 2011).

2.3.2. Nepůvodní hlaváčovité ryby

Čeleď hlaváčovití (Gobiidae), čítající okolo 1800 druhů, je druhá nejpočetnější čeleď kostnatých ryb po kaprovitých (Cyprinidae) (Nelson a kol., 2016). Díky své fenotypové plasticitě, toleranci a přizpůsobivosti na různé podmínky prostředí, jako je salinita, teplota, množství rozpuštěného kyslíku, reprodukční strategie apod., se staly hlaváčovité ryby velice úspěšnými druhy v nepůvodních ekosystémech (Borcherding a kol., 2011). Společným rozlišovacím znakem je přísavný terč, vzniklý srůstem břišních ploutví (Nelson a kol., 2016).

Systematické zařazení:

Nadtřída: Osteichthyes - ryby

Třída: Actinopterygii - paprskoploutví

Řád: Perciformes - ostnoploutví

Podřád: Gobioidi - hlaváčovci

Čeleď: Gobiidae - hlaváčovití

Podčeleď: Gobiinae - hlaváči

Harka a Bíró (2007) uvádí, že se v současnosti v evropských vodách vyskytuje pět zástupců nepůvodních hlaváčovitých ryb: již zmíněný hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas 1814), hlaváč říční *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) hlaváč holokrký - dněprský *Babka gymnotrachelus*, (Kessler 1877), hlaváč Kesslerův *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) a hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837).

2.3.3. Hlaváč černoústý

Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas 1814) (Obrázek 1) patří ke větším zástupcům nepůvodních hlaváčů. Dosahuje délky až 25 cm (Sapota, 2006). Má protáhlé tělo se dvěma oddělenými hřbetními ploutvemi. Charakteristickým znakem je černá skvrna v zadní části první hřbetní ploutve. Zbarvení je variabilní od světle šedé, hnědé, zelené až po výrazně tmavé odstíny s tmavší hlavou a tmavými podélnými pruhy. Stejně

jako pro ostatní druhy hlaváčů je typickým znakem břišní terč vzniklý srůstem břišních ploutví a absence plynového měchýře.



Obrázek 1. Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Foto: R. Štefánek).

Samice běžně dosahují dospělosti ve druhém až třetím roce života, samci o rok později. Pohlavní dimorfismus je u adultních ryb evidentní: urogenitální papila je u samců delší a špičatá, u samic je krátká a zaoblená (Obrázek 2). Pohlaví se liší i velikostí a zbarvením. Samci jsou ve stejném věku větší a v době tření se zbarvují do černa s bíle lemovanými ploutvemi (Kornis a kol., 2012).

2.3.3.1. Původní a recentní rozšíření

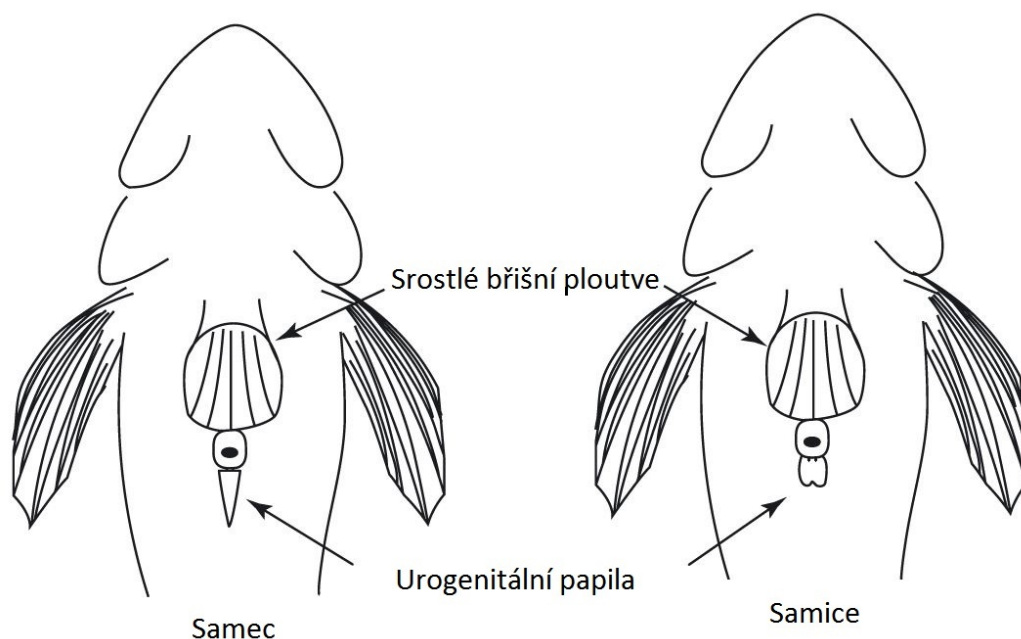
Původním areálem rozšíření hlaváče černoústého je Ponto-Kaspický region, tedy oblast Černého, Azovského a Kaspického moře, kde se vyskytuje v mírně slaných, brakických i sladkých vodách (Demchenko a Tkachenko, 2017). Odtud se v 90. letech 20. století rozšířil balastní vodou nákladních lodí do Evropy i do Severní Ameriky (Obrázek 3), kde během několika let vytvořil stabilní populace (Hempel, 2018) a následně se začal nekontrolovatelně šířit (Kornis a kol., 2012). Výstavba kanálů, vodních cest a lodní doprava jsou tedy rozhodující faktory pro šíření hlaváče. Některé studie však poukazují na jeho rozšíření do Baltského moře přirozenou migrací (Skóra a Stolarski, 1993). Přestože se většina jedinců tohoto druhu zdržuje ve velice omezeném domácím

areálu, někteří jedinci migrují na velké vzdálenosti (Wolfe a Marsden, 1998). K rychlé aklimatizaci a šíření hlaváče černoústého napomohlo hned několik jeho biologických vlastností, především pak:

- a) Efektivní reprodukční strategie. Hlaváč černoústý se vyznačuje porcionálním výtěrem. K výtěru dochází od dubna do srpna v intervalu 18 až 20 dní (Charlebois a kol., 2001). Snůšky oplozených jiker nalepených na kamenech samci hlídají a pečují o ně. V pravidelných intervalech přihání okysličenou vodu svými prsními ploutvemi. Činí tak až do vylihnutí larev (Meunier a kol., 2009). Počet jiker na jedno hnízdo bývá v průměru 10 tisíc kusů původem od 4 až 6 samic. Tento druh se vyznačuje velice vysokou mírou oplození a také líhivostí (až 95 %) (Charlebois a kol., 2001).
- b) Ekologická plasticita. Hlaváč černoústý se vyznačuje vysokou plasticitou v několika biologických vlastnostech, a to především na tzv. invazních frontách. Jedná se např. o pohlavní dospělost, které dosahuje v Severní Americe, již o rok dříve než v jeho původním areálu. Zároveň se zde vytírá častěji a po delší časový úsek. V jednotlivých snůškách je pak menší počet jiker (Charlebois a kol., 2001; Kornis a kol., 2012). Dalším plastickým znakem je vývoj zubů během ontogeneze. Jedinci po dosažení délky těla přibližně 60 mm přecházejí na potravu s vysokým podílem mlžů (např. slávička mnohotvárná), tj. na živočichy s tvrdou tělní schránkou. Ke snadnějšímu zpracování lastury se pak mění tvar zubů, stávají se robustnějšími (Andraso a kol., 2011). Andraso a kol. (2017) však ve své pozdější studii dokazují, že tento vývoj zubů je závislý především na potravní základně dostupné na dané lokalitě. Na lokalitách s masivním výskytem slávičky mnohotvárné zuby podstupují výše popsané změny, zatímco u jedinců žijících na lokalitě bez výskytu mlžů s tvrdou tělní schránkou zuby zůstávají beze změny.
- c) Široká tolerance vůči abiotickým faktorům. Řada publikací se zabývala tolerancí hlaváče černoústého vůči salinitě. Výsledky těchto studií se však značně rozcházejí. Tato skutečnost je pravděpodobně dána původem jednotlivých populací, z nichž do pokusu zařazení jedinci pocházeli. Jedinci původem z brakických vod mohou bez problémů přežívat ve vodě o salinitě okolo 30 ‰ (Hempel a Thiel, 2013) někdy i více (Moskal'kova, 1996). Při pokusech s hlaváči se sladkovodním původem však prokázali Ellis a MacIsaac (2009) velmi nízké přežití (5 %) již při salinitě 20 ‰. Hlaváč černoústý také toleruje nízké koncentrace

rozpuštěného kyslíku ($0,4 - 1,3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) (Charlebois a kol., 2001). V hypoxických podmínkách však raději opouští danou lokalitu.

- d) Agresivita. Hlaváč černoústý také projevuje vyšší agresivitu vůči původním ekologicky podobným druhům. Tím je může vytlačit z jinak atraktivních lokalit bohatých např. svou potravní základnou (Dubs a Corkum, 1996).



Obrázek 2. Srostlé břišní ploutve a pohlavní dimorfismus u hlaváče černoústého (upraveno dle Kornise a kol., 2012).

V České republice byl poprvé zaznamenán hlaváč černoústý v roce 2008 v řece Moravě. V krátkém časovém sledu pak také na řece Dyji (Lusk a kol., 2008). Autoři usuzují na přirozenou protiproudovou migraci z řeky Dunaje (ze Slovenska), kde tou dobu hlaváč černoústý představoval již etablovaný druh. Autoři pak zdůvodňují tuto téměř 80 km protiproudovou migraci nízkým průtokem v řece Moravě v daném roce a vzduším Dunaje. V roce 2015 byl hlaváč černoústý objeven na území České republiky také v řece Labi, a to v Ústí nad Labem, kam se dostal s největší pravděpodobností vlivem přeshraniční lodní dopravy z oblasti u Hamburku (Buřič a kol., 2015; Roche a kol., 2015). Za necelý rok se pak zde stal dominantním druhem ichtyofauny obývající kamenné záhozy (Drozd, osobní sdělení).

2.3.3.2. Potrava

Hlaváč černoústý je všežravec. Plůdek hlaváče se živí především bentickými organismy. Důležitou roli hraje potravní nabídka v daném prostředí. Obecně lze říci, že v jeho dietě převažují drobní korýši, nejvíce zástupci klanonožců (Copepoda) plazivky (Harpacticoida) a dále zástupci perlooček především z čeledi čočkovití (Chydoridae). Ojedinele se dají v zažívacím traktu najít i zástupci pelagického zooplanktonu (*Daphnia* sp.), nebo plovoucí larva slávičky mnohotvárné, tzv. veliger, a to především v rybách odlovených při nočních výzkumech. Toto demonstruje dočasné přizpůsobení taktiky lovu a výběr kořisti na základě dostupnosti potravy. Tato skutečnost tak může vysvětlit možnost přežití larválních a raně juvenilních hlaváčů v temných balastních nádržích zaoceánských lodí (Hayden a Miner, 2009). Preference nočního lovu se však v novějších studiích nepotvrdila (Všetičková a kol., 2015).

U dospělců pak převládají v jeho potravě mlži (Bivalvia) a dále korýši (Crustacea). Z nich pak především zástupci různonožců (Amphipoda) z podřádu Gammaridea, nebo některé druhy stejnonožců (Isopoda). Dále se v potravě objevují mnohoštětinatci, larvy pakomárů, ale také jikry a larvální a juvenilní stádia ryb, a to nejen ostatních druhů, ale také vlastního druhu (Miller, 1986; Meunier a kol., 2009). Skladba stravy však závisí na velikosti jedince, pohlaví, podmínkách a ročním období. (Hempel a Thiel., 2013).

2.3.3.3. Habitatové nároky

Hlaváč černoústý preferuje pro svůj život včetně reprodukční sezony většinou tvrdý substrát. Dosahuje tak nejvyšší početnosti v prostředí s kamenitým, či skalnatým podkladem (Sapota, 2006). Tato skutečnost byla také prokázána v několika terénních studiích (Ray a Corkum, 2001; Young a kol., 2010). Hlaváč černoústý se však dokáže přizpůsobit i prostředí s písčítým, či bahnitým dnem (Johnson a kol., 2005). V Severní Americe pozorovali Charlebois a kol. (2001) a dále pak Ray a Corkum (2001), že dospělci obývali kamenitý substrát, zatímco juvenilové byli početnější v písčném prostředí. Toto zjištění však autoři připisovali efektu vnitrodruhové kompetice, kdy dospělci vytlačili juvenilily mimo optimální podmínky.

Hlaváč černoústý se nachází během vegetační sezóny v mělkých vodách do 20 m hloubky (Miller, 1986). V zimním období ho však můžeme najít v hloubce až 130 m (Walsh a kol., 2007). Cooper a kol. (2009) zároveň prokázali, že podél břehů je hlaváč početnější v hlubších partiích (0,65 m) v porovnání s mělkými (0,38 m). Taraborelli a kol.

(2009) potom pozorovali hlaváče nejvíce v hloubce 1,5 až 3 m. Zdá, se tedy, že se hlaváč černoústý vyhýbá velmi mělkým místům a v průběhu reprodukčního období preferuje vody s hloubkou 0,7 až 3 m (Kornis a kol., 2012).



Obrázek 3. Přibližné rozšíření hlaváče černoústého v Eurasii. Černé body znázorňují záznamy mimo původní rozšíření, zatímco černé linky reprezentují původní areál (převzato z Kornise a kol., 2012).

2.3.4. Hlavačka poloměsíčitá (mramorovaná)

Hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Heckel 1837) (Obrázek 4) je jedním ze tří druhů hlaváčků, které vznikly taxonomickým rozdělením dříve jednoho druhu – hlaváčky mramorované *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) *sensu lato*. Vlastní hlaváčka mramorovaná *sensu stricto* obývá brakické a slané vody úmoří Černého moře. Další druh *P. semipellucidus* (Kessler, 1877) obývá sladké vody v úmoří Kaspického moře. Čistě sladkovodním druhem z úmoří Černého moře je pak právě hlaváčka poloměsíčitá (Neilson a Stepien, 2009), která je objektem předložené BP. Literární přehled však pojednává o hlaváčce mramorované *sensu lato* (dle dřívějších vědomostí). Hlavačka je drobná laterálně zploštělá bentická ryba o maximální délce

10 cm. Kromě srostlých břišních ploutví do přísavného terče a absence plynového měchýře, jsou pro ni charakteristické dobře viditelné protažené trubičkovité vnější nozdry (Obrázek 4). Na rozdíl od hlaváče černoústého se dvě hřbetní ploutve spolu vzájemně dotýkají. Zbarvení hlavačky je různorodé od světlých odstínů šedé až k hnědé s tmavě hnědými výraznými pruhy, které se ventrálně rozplývají. Šupiny má hlavačka ktenoidní od hlavy k prsním ploutvím, následují šupiny cykloidní až k ocasní ploutvi (Baruš a Oliva, 1995). Pohlavní dimorfismus je, podobně jako u hlaváče černoústého, znatelný dle tvaru a délky urogenitální papily. U samce je papila delší a ostřeji zakončená než u samic (Baruš a Oliva, 1995). Hlavačka pohlavně dospívá ve věku dvou až tří let. Vytírá se v několika dávkách mezi dubnem a srpnem na různorodý substrát jakou jsou kameny, rostliny, nebo různé předměty. Podobně jako hlaváč si hlavačka vytváří hnízdo, které samec hlídá. Po tření většina jedinců rodičovské generace hyne (Adámek a kol., 2010).



Obrázek 4. Hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Foto: L. Jurek).

2.3.4.1. Původní a recentní rozšíření hlavačky poloměsíčité

Hlavačka poloměsíčitá se původně vyskytovala v příbřežních jezerech a řekách v úmoří Černého moře. Stejně jako v případě hlaváče černoústého umožnily antropogenní faktory rozšířit areál druhu jednak do mnohých evropských řek, ale také do oblasti

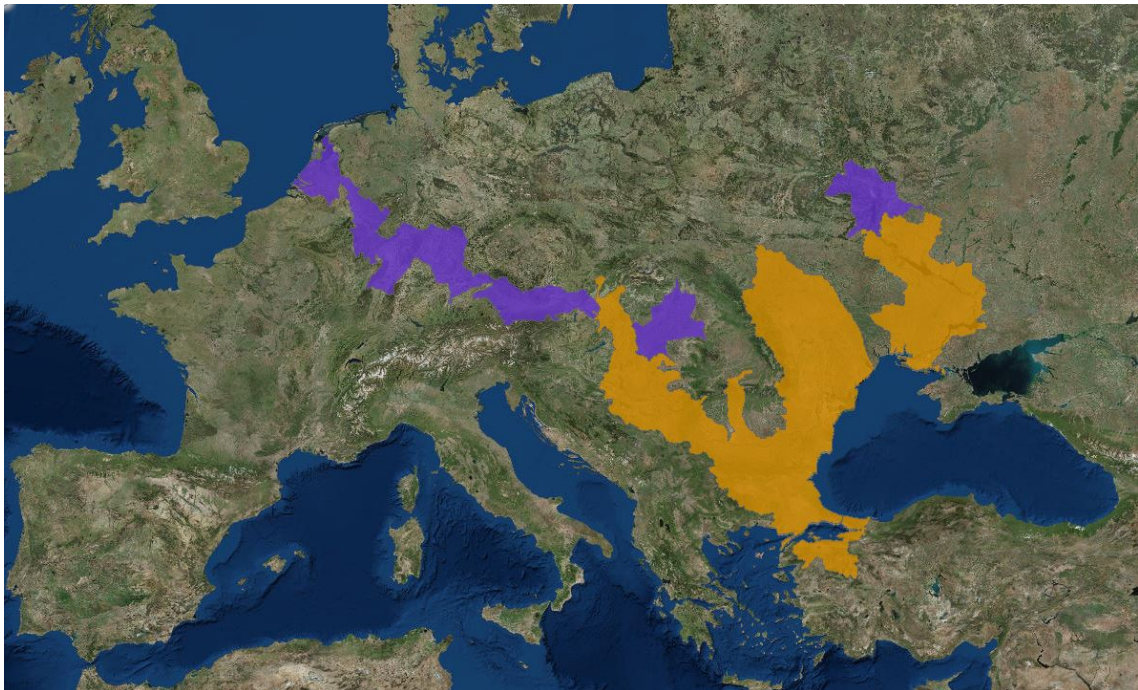
Velkých jezer v Severní Americe (Jude a kol., 1992; Prášek, 2006; Kocovsky a kol., 2011). Jako vektor jejího šíření pak posloužily ve většině případů balastní nádrže nákladních lodí (Jude a kol., 1992). Na základě prvotních výsledků Jude a kol. (1992) předpokládali, že hlavačka poloměsíčitá osídlí časem Velká jezera, tak jako se stalo v případě hlaváče černoústého, nicméně k tomu nedošlo. Hlavačka osídlila pouze vhodné lokality v Erijském jezeře a v řekách St. Clair a Detroit (Charlebois a kol., 2001, Corkum a kol., 2004). Kocovsky a kol. (2011) však prokázali, že hlavačka se šíří dále, avšak ne tak rychle jako hlaváč. Ačkoliv byla, stejně jako u hlaváče černoústého, prokázána agresivita vůči původním rybím druhům (Błońska a kol., 2016) a někteří autoři také připisují hlavačce širokou toleranci ve výběru habitatu (Erös a kol., 2005), nedosahuje tento druh v invadovaných oblastech zdaleka takových početností jako zmíněný hlaváč černoústý. Proto není hlavačka často považována za hrozbu pro původní společenstva. Toto platí např. pro řeku Rýn (Borcherding a kol., 2011).

V České republice byla hlavačka poloměsíčitá poprvé objevena v roce 1994 v horní nádrži vodního díla Nové Mlýny, kam byla s největší pravděpodobností zavlečena úmyslně sportovními rybáři jako nástražní ryba z Dunaje (Lusk a Halačka, 1995). V následujících letech se pak rozšířila i do níže položených nádrží a do řeky Dyje, a to především přirozenou migrací po i proti proudu (Prášek a Jurajda, 2005; Prášek, 2006). Autoři doplňují, že migrace probíhá především v nočních hodinách v příbřežních oblastech mimo proudná místa a výhradně u juvenilních ryb. Některé dřívější studie označují hlavačku poloměsíčitou jako druh původní, a to vzhledem k blízkosti jejího původního areálu rozšíření s moravskými řekami (Adámek a Kouřil, 1996; Lusk a Hanel, 1996). V novějších pracích je pak hlavačka označována za nepůvodní druh s reálným potenciálem být invazním druhem (Prášek a Jurajda, 2005; Adámek a kol., 2010; Musil a kol., 2010; Janáč a kol., 2013).

2.3.4.2. Potrava

Složení a množství potravy hlavačky poloměsíčité je značně variabilní a závisí na mnoha faktorech, především pak na velikosti ryb, pohlaví, ročním období a daném prostředí (Všetičková a kol., 2014). V nepůvodních podmínkách tvoří hlavní potravní složky larvy pakomárů (Chironomidae) a drobní koryši (Adámek a kol., 2007). Dalšími hojně zastoupenými potravními skupinami jsou perloočky (Cladocera) a klanonožci (Copepoda), z hmyzu pak klešťanky (Corixidae) a pakomárovcovité (Ceratopogonidae). Všetičková a kol. (2014) uvádí jako nejpočetnější kořist v jarním období chrostíky

(Trichoptera), následují larvy pakomárů (Chironomidae) a zooplankton v závislosti na dostupnosti potravy. Mlžům se hlavačka poloměsíčitá vyhýbá a jejich zvýšená konzumace byla zaregistrována pouze v případě potřeby zvýšeného příjmu energie, např. před obdobím reprodukce. Rozdíly ve složení potravy mezi pohlavími zdůvodňují Všeticková a kol. (2014) snížením příjmu potravy u samců v průběhu střežení hnízda. To má za následek nižší pestrost a kvalitu přijímané potravy v důsledku dlouhodobější pobytové restrikce na malý areál. Všeticková a kol. (2014) a Vašek a kol. (2014) dodávají, že predace jiker a plůdku původních ryb není významná, ačkoliv byl prokázán kanibalismus na vlastních jikrách a plůdku (Adámek a kol., 2010; Všeticková a kol., 2014) i na jikrách hlaváče černoústého (French a Jude, 2001).



Obrázek 5. Původní (oranžový) a nepůvodní (fialový) areál hlavačky poloměsíčitá v Evropě (převzato z Freyhofa a Kottelata, 2008).

2.3.4.3. Habitatové nároky

Hlavačka poloměsíčitá toleruje široké spektrum habitatů (Erös a kol., 2005) od jezer přes řeky a potoky, uměle vytvořené kanály až po slepá ramena řek. Řada studií naznačuje, že hlavačka preferuje tvrdý substrát (Jude a kol., 1992; Jude a Deboe, 1996; Valová a kol., 2006; Manné a Poulet, 2008; Janáč a kol., 2012), avšak větších početností dosahuje na lokalitách bohatých na vodní makrofyty (Baruš a Oliva, 1995; Kocovsky a kol., 2011), co vysvětluje pozorovaný trend pomalejšího šíření v narušených ekosystémech bez vodních rostlin ve srovnání s hlaváčem černoústým. Hlavačka také

preferuje mělké příbřežní partie s mírným proudem (Kocovsky a kol., 2011; Janáč a kol., 2012).

2.3.5. Vliv nepůvodních hlaváčovitých ryb na původní ichtyofaunu

Nepůvodní organismy jsou často příčinou významných ekologických a ekonomických problémů (Vitousek a kol., 1997). U hlaváčovitých ryb tomu není jinak. Především při vysoké početnosti mohou výrazně ovlivňovat potravní řetězce a živinové cykly v novém prostředí. Hlaváčovité ryby úspěšně soupeří s mnoha původními druhy o dostupné potravní zdroje, vhodný výtěrový habitat a úkryt před predátory. V důsledku toho pak vytlačují původní druhy mimo optimální podmínky. V napadených evropských tocích je zaznamenán pokles početnosti některých původních druhů ryb v reakci na introdukci nepůvodních hlaváčovitých ryb (van Kessel a kol., 2016).

Laboratorní experimenty prokázaly, že hlaváč černoústý je efektivnější v příjmu potravy (Bergström a Mensinger, 2009) a také v kompetici o úkryt (Dubs a Corkum, 1996; Janssen a Jude, 2001; Balshine a kol., 2005). Tyto mechanismy pravděpodobně vysvětlují pozorované změny v početnosti a diverzitě původních druhů ryb (Lauer a kol., 2004). V některých případech hlaváč způsobil dokonce úplné vymizení druhu jako např. vranky (*Cottus bairdii*, Girard, 1850) z některých částí Michiganského jezera. Stalo se tak v průběhu velmi krátkého časového úseku, konkrétně po necelých čtyřech letech invazi (Janssen a Jude, 2001). Krakowiak a Pennuto (2008) naproti tomu nepozorovali rozdíly v diverzitě ryb na lokalitách s výskytem hlaváče a bez něho. To nasvědčuje, že vliv hlaváče na původní faunu souvisí také s jinými faktory, jako je např. hustota populace, teplota vody, dostupnost potravy nebo také vhodný habitat. Neobyčejnou agresivitu a invazivnost hlaváče demonstruje také skutečnost, že v místech, která byla osídlena hlavačkou poloměsíčitou, se početnost populace vranky obecné (*Cottus gobio*, Linnaeus, 1758) téměř nezměnila, zatímco v případě osídlení hlaváčem, počty vraneček rapidně klesly, často až k hranici úplného vymizení (Hempel, 2018). Podle Karlsona a kol. (2007) hlaváč černoústý v Baltském moři potravně konkuruje především komerčně významnému platýsovi bradavičnatému *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758). Mimo potravní konkurenci může hlaváč černoústý ohrožovat původní druhy ryb i přímou predací jejich jiker a plůdku. Toto bylo potvrzeno jak v laboratorních experimentech (Chotkowski a Marsden, 1999; Fitzsimons a kol., 2006), tak v terénních studiích (Steinhart a kol., 2004).

Stejně jako hlaváč černoústý může i hlavačka poloměsíčitá konkurovat původním druhům o reprodukční a potravní zdroje. French a Jude (2001) pozorovali výrazný potravní překryv nepůvodní hlavačky s původním candátkem modropásým (*Etheostoma caeruleum*, Storer, 1845). Vzhledem k preferovanému habitatu (Jude a Deboe, 1996; French a Jude, 2001; Erös a kol., 2005) je potenciálně možná také konkurence o výtěrová stanoviště s uvedeným candátkem modropásým i s jeho příbuzným *Etheostoma nigrum* (Rafinesque, 1820) (Jude a kol., 1992). Ačkoliv predace jiker a plůdku nebyla u hlavačky ve většině studií prokázána (Kocovsky a kol., 2011; Vašek a kol., 2014), French a Jude (2001) našli v zaživacím traktu hlavačky jikry hlaváče černoústého a navíc Všeticková a kol. (2014) prokázali u hlavačky vysokou míru predace vlastního plůdku, a to v období jeho migrace. Proto nemůžeme vyloučit také predaci jiker a plůdku původních druhů ryb.

2.4. Predace, potravní chování

Predace je obecně konzumace jednoho organismu (kořisti) organismem druhým (predátorem), tedy vyřazení jedince kořisti z populace. Predace je klíčový proces formující populační dynamiku nižších trofických úrovní při regulaci společenstva ve směru top-down a ovlivňuje tak celý potravní řetězec. Predace je dána mnoha faktory, které určují vliv predace a její prostorovou a časovou dynamiku. Jedná se pak především o dostupnost potravních zdrojů (Holling, 1959a; Bax, 1998).

2.4.1. Koncept „funkční odpověď“ potravního chování“ a jeho využití

Dostupnost potravních zdrojů, jako je např. hustota kořisti, je důležitým faktorem určujícím rychlost příjmu potravy predátora. Pro ekologické hodnocení příjmu potravy v závislosti na její dostupnosti definovali Salomon (1949) a Holling (1959a, 1959b) koncept tzv. „funkční odpovědi potravního chování“ (z angl. *functional response*). Jedná se o matematický vztah s grafickým znázorněním, které spočívá ve vykreslení tzv. křivky funkční odpovědi. Její tvar a rozsah jsou důležitými aspekty formující vzájemné vztahy mezi predátorem a jeho kořistí a tím i dynamiky celého společenstva (Murdoch a Oaten, 1975; Juliano, 2001).

Holling (1959a) vyzoroval, že s rostoucí hustotou kořisti se zvyšuje spotřeba predátora. Zároveň se zvyšuje i hustota predátorů. Autor pak popsal tři základní typy funkční odpovědi v ekologii označované velkými římskými číslicemi (Obrázek 6).

- a) Typ I. Lineární zvýšení příjmu potravy predátora v závislosti na hustotě kořisti, dokud nedojde ke stavu náhlého nasycení predátora. Tento model předpokládá, že

doba, kterou stráví predátor ulovením a strávením kořisti, je zanedbatelná. Typickými představiteli jsou filtrátoři (Denny, 2014). Holling (1959a) tento model vyjádřil matematickým vztahem:

$$Y = aTR,$$

kde Y je počet spotřebované kořisti, a je konstanta uvádějící rychlost, za kterou se predátor střetne s kořistí (anglicky „attack rate“ volně přeloženo efektivita při vyhledávání kořisti), T je experimentální čas a R je počáteční hustota kořisti.

- b) Typ II. Typ II je nejčastější funkční odpověď predátorů. Tento typ je charakterizován zpomalujícím se příjmem potravy, což vychází z předpokladu, že je predátor limitován kapacitou trávení kořisti, či jinými fyziologickými důvody. Tito predátoři pak způsobují vysokou mortalitu při nižších hustotách kořisti. To může mít za následek destabilizaci populace kořisti (Murdoch a Oaten, 1975). Funkční odpověď II. typu je tedy graficky znázorněna hyperbolou a matematicky vyjádřena vztahem:

$$Y = \frac{aTR}{1+ahR},$$

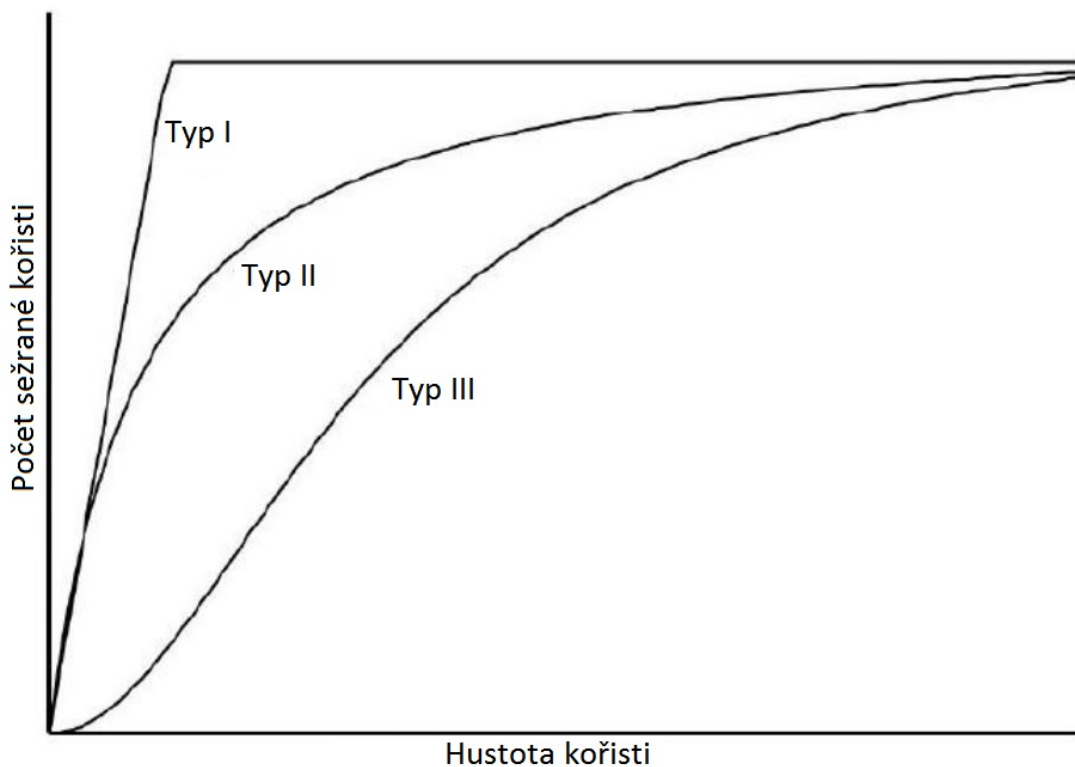
kde Y , a , T , R jsou parametry vysvětlené výše a h je tzv. *handling time* tj. čas, který stráví predátor lovením, podmaněním a pozřením kořisti a dále čas potřebný na přípravu pro další lov.

- c) Typ III. Tento typ je podobný typu II v tom, že při vyšších hustotách kořisti dojde k nasycení predátora. Avšak při nízkých hustotách kořisti se v určitém bodě objeví akcelerující příjem potravy predátorem. Graficky je tedy znázorněn sigmoidou (Holling, 1959a). Tato náhlá akcelerace konzumace kořisti je často připisována zkušenosti, kterou predátor nabyde po určitém čase, případně také výměnou jednoho typu kořisti za jiný. Matematicky je tento typ funkční odpovědi definován následovně:

$$Y = \frac{aTR^k}{1+ahR^k},$$

kde Y , a , T , R a h jsou parametry vysvětlené výše a k je konstanta, která je při zjišťování rozdílu ve funkční odpovědi predátora většinou nahrazována číslem 2. Ekologové potom používají tuto konstantu pro korekci při vyjádření různých vlivů prostředí na společenstva, či populační dynamiku (Denny, 2014).

Ve výše uvedených rovnicích se vyskytují dva parametry funkční odpovědi predátora udávající tvar, sklon a asymptotu křivky funkční odpovědi. Jedná se o efektivitu při vyhledávání kořisti (označené a podle anglického výrazu *attack rate*) a doba zpracování kořisti (označená h podle výrazu angl. *handling time*). Efektivita při vyhledávání kořisti slouží jako míra relativní úspěšnosti predátora při nízkých hustotách kořisti. To udává sklon křivky funkční odpovědi, tzn., že čím vyšší efektivita, tím je predátor úspěšnější v nízkých hustotách kořisti. Doba zpracování kořisti je definována jako čas strávený lovem, podmaněním a konzumací každé kořisti. To pak určuje vliv predátora při vyšších hustotách kořisti a tím i asymptotu křivky funkční odpovědi. Z toho vyplývá, že čím je doba zpracování kořisti nižší, tím efektivnější je predátor při vyšších hustotách kořisti (Jeschke a kol., 2002).



Obrázek 6. Grafické znázornění jednotlivých typů funkční odpovědi potravního chování definovaných dle Hollinga (upraveno dle Dennyho, 2014).

Kromě původní aplikace této metody v ekologii, kdy je funkční odpověď predátora používána pro modelování dynamiky společenstev, je v současnosti tato metoda aplikována také ve vědním oboru biologických invazí. Využití najde tato metoda při odhadu a porovnání možného ekologického vlivu nepůvodních druhů na původní společenstva (jedná se o tzv. komparativní funkční odpověď; Dick a kol., 2013), při výpočtu a porovnání ekologického vlivu populace nepůvodního druhu (potenciál

relativního vlivu; Dick a kol., 2017), nebo při odhadu potenciálu biologické kontroly (potenciál relativní biologické kontroly; Cuthbert a kol., 2018).

2.4.2. Komparativní funkční odpověď potravního chování

Předpověď ekologických vlivů a určení vysoce rizikových nepůvodních druhů jsou důležité milníky potřebné pro úspěšný a efektivní management biologických invazí (Ricciardi a Rasmussen, 1998). Recentní studie prokázaly, že invazivní druhy často vykazují vyšší asymptoty křivek funkční odpovědi v porovnání s původními druhy, nebo nerizikovými nepůvodními druhy s podobnými ekologickými nároky. To napovídá o jejich vyšším maximálním příjmu potravy. Z tohoto důvodu byla vyvinuta tzv. komparativní (srovnávací) funkční odpověď potravního chování. Ta je úspěšně využívána pro odhad, porovnání a předpověď ekologického vlivu nepůvodních druhů (Dick a kol., 2013; Alexander a kol., 2014; Xu a kol., 2016). Jedná se zároveň o rychlou a spolehlivou metodu s širokou využitelností (pro různé taxony, různé podmínky prostředí).

2.4.3. Faktory ovlivňující funkční odpověď potravního chování

V životním prostředí jsou organismy vystaveny řadě různých environmentálních podmínek, které ovlivňují jejich chování, tedy i interakce mezi predátorem a kořistí. Tyto podmínky mohou být jak biotického, tak abiotického charakteru.

Mezi biotické faktory patří např. velikost predátora a velikost kořisti (Thorp a kol., 2018). S rostoucím rozdílem mezi velikostí predátora a kořisti se snižuje motivace predátora lovit o mnoho menší kořist (Petchey a kol., 2008). Obranné mechanismy kořisti také snižují množství ulovené kořisti predátorem. Mezi nezanedbatelné biotické faktory pak patří také interakce mezi predátory, kteří využívají stejné potravní zdroje (Sih a kol., 1998; Barrios-O'Neill a kol., 2014). To má vliv na výslednou funkční odpověď predátora (Wasserman a kol., 2016).

Mezi hlavní abiotické faktory ovlivňující výsledek funkční odpovědi potravního chování patří především teplota a struktura habitatu (Englund a kol., 2011; Vucic-Pestic a kol., 2011; Alexander a kol., 2015). Tyto parametry jsou detailněji popsány níže. Dále se jedná o světlo či viditelnost. Tento faktor je důležitý především pro predátory, kteří loví za pomoci zraku, neboť se jeho vlivem zkracuje či prodlužuje reakční vzdálenost, tedy vzdálenost ze které je dravec schopný zaútočit (Townsend a Risebrow, 1982; Sweka a Hartman, 2003). Autoři se zabývali vlivem světla na funkční odpověď predátorů

a dospěli k závěru, že se snížením světelných podmínek se křivka funkční odpovědi blíží sigmoidě, tedy typu III. Při dobrých světelných podmínkách pak tito autoři zaznamenali u stejných predátorů odpověď typu II. Zároveň tito autoři také potvrdili u některých predátorů vysokou schopnost nahrazení zraku jinými smysly, a to vzhledem k tomu, že se jejich predace v temných podmínkách téměř nezměnila. Dalším abiotickým faktorem ovlivňujícím výslednou funkční odpověď může být i znečištění prostředí různými látkami.

2.4.3.1. Teplota

Teplota patří mezi nejdůležitější abiotické faktory ovlivňující téměř všechny biologické procesy, od růstu jedinců a populace, přes rychlost vývoje a délku života (Petchey a kol., 1999). Obecně vzato zvýšení teploty v optimálních mezích vede ke zrychlení metabolismu organismů, rychlejšímu vývoji a stabilizaci populací (Stachowicz a kol., 2002). Zvýšení teploty může tedy vést k rychlejšímu růstu predátora a zvýšení jeho aktivity. Dochází tedy ke zkrácení doby nutné pro vyhledání kořisti a následné trávení. Tím dochází také ke zvýšení predačního tlaku na kořist, která však může reagovat zvýšenou schopností únikových manévrů nebo různými obrannými strategiemi (Vucic-Pestic a kol., 2011; Sentis a kol., 2013). Oba parametry funkční odpovědi, tedy efektivita při vyhledávání kořisti a doba zpracování kořisti jsou charakterizovány teplotní závislostí se svými maximy okolo optimální teploty daného druhu. Parametr efektivita při vyhledávání kořisti je však nad i pod optimální teplotou pro daný druh dynamicky ovlivněn. Tím dochází k jeho dřívějšímu poklesu (Englund a kol., 2011).

2.4.3.2. Komplexita prostředí

Komplexita a struktura prostředí má zásadní vliv na biodiverzitu, početnost a složení společenstva a tím i stabilitu samotného ekosystému (Kovalenko a Dibble, 2011). Kovalenko a Dibble (2011) poukazují na skutečnost, že lepší pochopení principů komplexity prostředí je velice důležité pro ochranu biodiverzity a funkcí ekosystému.

U vodních organismů určuje míra komplexity prostředí i míru interakci mezi predátory a jejich kořistí, kdy zvýšená komplexita prostředí vede ke snížení vlivu predátora (Savino a Stein, 1982; Almany, 2004). Byl také prokázán zásadní vliv komplexity či také struktury habitatu na funkční odpověď potravního chování. Různé habitaty tak mohou vést ke značným rozdílům ve vzájemném působení predátora a kořisti

(Abrams, 1990). Alexander a kol. (2015) pozorovali funkční odpověď II. typu ve všech testovaných habitatech u okounka pstruhového *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802). To naznačuje, že invazní druhy mohou mít schopnost destabilizovat populace kořisti v různých podmínkách prostředí. Zároveň autoři také vyvodili, že degradace habitatu lidskou činností může zvýšit vliv invazního druhu. Na druhou stranu však ani vysoce komplexní prostředí nemusí ochránit kořist před predací.

3. CÍLE PRÁCE

Cílem této bakalářské práce bylo porovnání a kvantifikace vlivu vysoce invazního hlaváče černoústého a nepůvodní hlavačky poloměsíčité na plůdek původních druhů ryb v laboratorních podmínkách. Vliv obou predátorů byl zkoumán pomocí tzv. komparativní funkční odpovědi potravního chování (*comparative functional response*), což je efektivní, rychlá a spolehlivá metoda pro určování potravního chování predátorů a vztahu predátora ke kořisti v různých podmínkách prostředí. Vliv obou predátorů byl testován ve třech různě komplexních habitatech: písčiny substrát, kamenitý substrát a imitace rostlin.

Hlavní hypotézou bylo ověření skutečnosti, zda vybraní predátoři budou efektivnější v preferovaném přírodním prostředí, tzn. hlaváč černoústý v kamenitém habitatu, zatímco hlavačka poloměsíčitá v prostředí s rostlinami. Dále jsme předpokládali, že efektivita predace na písčném substrátu bude u obou druhů nižší z důvodu nepřítomnosti úkrytů a tím zvýšené stresové zátěže pro tyto predátory.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Odlovy predátorů a jejich aklimatizace

Predátoři byli odloveni na konci dubna 2017 pomocí elektrického agregátu značky FEG 1500 (EFKO, Leutkirch, Německo). Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) byl loven v řece Labi v Ústí nad Labem (50°39'7" N, 14°2'41" E), kde byl zaznamenán v roce 2015 (Buřič a kol., 2015; Roche a kol., 2015). Hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) byla získána z řeky Jevišovky (48°49'27" N, 16°27'59" E), kde byla doložena Práškem a Jurajdou (2005).

Bezprostředně po odlovu byly ryby převezeny ve 400l nádrži s přívodem kyslíku do experimentálních prostor Fakulty rybářství a ochrany vod JU v Českých Budějovicích. Před následnou manipulací byla voda v převozní nádrži postupně vytemperována (o 1 °C za hodinu) z původních 17 °C (pro hlaváče černoústého) a 17,5 °C (pro hlavačku poloměsíčitou), na konečných 20 °C, abychom předešli teplotnímu šoku experimentálních ryb. Poté byli predátoři umístěni do anestetika (hřebíčkový olej v koncentraci 0,03 ml na jeden l vody) a dále zváženi (Kern 572-35, Kern and SOHN, Německo). Abychom předešli variabilitě potravního chování způsobené různými velikostními skupinami predátorů (Thorp a kol., 2018), byli použiti pouze jedinci s hmotností v rozmezí 1 až 2 g.

Predátoři byli poté umístěni do aklimatizačních nádrží s objemem 800 l zapojených do oddělených recirkulačních akvakulturních systémů (RAS) s celkovým objemem 1 600 l vody. RAS byly naplněny odstátou kohoutkovou vodou napuštěnou přes dechlorační filtr. V aklimatizačních nádržích predátoři strávili 30 dní. Fyzikálně – chemické vlastnosti vody (teplota, saturace kyslíkem a pH) byly měřeny dvakrát denně digitálním multimetrem HQ40d (Hach Lange GmbH, Německo; Tabulka 2). Predátoři byli krmeni dvakrát denně mraženými larvami pakomárů *ad libitum* pro standardizaci potravních návyků. Tímto krokem bylo také zajištěno, že ani jeden z predátorů nemohl adaptovat specifické predační chování vůči kořisti před započítáním experimentu. Pro dosažení stejných podmínek v experimentu byli predátoři 24 hodin před zahájením experimentu vystaveni hladovění.

Tabulka 2. Fyzikálně-chemické parametry vody naměřené průběhu aklimatizační periody pro hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* i hlavačku poloměsíčitou *Proterorhinus semilunaris* zvlášť.

Druh	Parametr	Průměr ± SD	Minimum	Maximum
Hlaváč černoústý	Teplota (°C)	20,3 ± 0,3	19,9	20,5
	pH	7,5 ± 0,2	7,1	7,9
	Saturace O ₂ (%)	94,3 ± 3,2	89,9	99,5
Hlavačka poloměsíčitá	Teplota (°C)	20,2 ± 0,3	19,9	20,4
	pH	7,5 ± 0,3	7,0	7,9
	Saturace O ₂ (%)	95,3 ± 3,8	90,2	99,6

4.2. Kořist a její aklimatizace

Jako vhodná kořist (plůdek ryb) bylo použito protopterygolarvální stadium (Balon, 1975) kapra obecného (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) ve stáří tři až čtyři dny po vylíhnutí (čerstvě rozplavaný plůdek na začátku mixogenní výživy). Toto stadium bylo vybráno jako modelový organismus, jelikož reprezentuje velikost a chování larev kaprovitých ryb (Osse a van den Boogaart, 1995; Çalta 2000). Kaprovité ryby totiž tvoří většinu rybích společenstev v evropských vodních nádržích a regulovaných řekách (Kubečka, 1993; Jurajda a Peňáz, 1994).

Plůdek kapra byl získán z produkce Genetického rybářského centra Fakulty rybářství a ochrany vod JU. Plůdek byl umístěn do nádrže s objemem 400 l a s intenzivním vzduchováním. Plůdek nebyl krmen před ani během experimentu pro dosažení standardizace jeho velikosti a krmných podmínek s predátory. Pro zjištění váhy plůdku byly použity mikrováhy XPR10 (Mettler-Toledo, LLC, Columbus, USA). Před zvážením byl plůdek zbaven přebytečné vody osušením na filtračním papíru. Vždy bylo zváženo 10 skupin po 10 kusech s výslednou hmotností jedince $2,0 \pm 0,1$ mg.

4.3. Průběh experimentu

Pro kvantifikaci funkční odpovědi potravního chování hlaváče černoústého a hlavačky poloměsíčité vůči plůdku kapra obecného jsme použili průhledné plastové boxy o rozměrech 29,5 x 19,5 x 15,5 cm a celkovém objemu 6 400 ml. Tyto boxy byly označeny pro pozdější identifikaci a naplněny 4 000 ml odstáté kohoutkové vody. Mezi jednotlivými nádobami a také kolem celé arény byly umístěny neprůhledné stěny zabraňující rušení predátorů okolními podněty. V průběhu série experimentů byla teplota udržována na 20 °C pomocí automatické klimatizace. Světelný režim byl nastaven

na 12 hodin světla:12 hodin tmy při světelné intenzitě $500 \text{ lux} \times \text{m}^{-2}$. Funkční odpověď obou predátorů byla testována ve třech různě komplexních habitatech:

- a) Písčité substrát (bez dalších úkrytů) – do experimentálního boxu vloženo 200 ml jemného akvarijního písku (zrnitost $< 0,3 \text{ mm}$; Obrázek 7a),
- b) Kamenitý substrát – do experimentálního boxu vloženo 200 ml jemného akvarijního písku (zrnitost $< 0,3 \text{ mm}$) a dále osm až deset kusů (1900-2000 g) valounů s průměrem 50 až 65 mm (Obrázek 7b),
- c) Imitace rostliny – do experimentálního boxu vloženo 200 ml jemného akvarijního písku (zrnitost $< 0,3 \text{ mm}$), dále osm až deset kusů (1900-2000 g) valounů s průměrem 50 až 65 mm a také jeden kus umělé rostliny (Obrázek 7c). Umělá rostlina byla napodobena pruhem ochranné ptačí sítě s délkou 30 cm a šířkou 4 cm, který byl zatížen u dna valounkem (průměr 20-30 mm). To umožnilo vznášení umělé rostliny v celém vodním sloupci. Tato umělá rostlina byla potom umístěna doprostřed experimentálního boxu. (Obrázek 7c).



Obrázky 7a-c. Funkční odpověď potravního chování hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* a hlavačky poloměsíčité *Proterorhinus semilunaris* byla testována ve třech různě komplexních habitatech: 7a – písčité substrát, 7b – kamenitý substrát, 7c – imitace rostliny (foto autor).

Kořist, tzn. plůdek kapra, byla nasazena v osmi různých hustotách: 8, 20, 45, 100, 180, 290, 420, 550 ks plůdku na experimentální box. Aby bylo zamezeno stresu kořisti způsobeného manipulací a zároveň, aby mohla kořist efektivně využít dostupný habitat, byla kořist nasazena jednu hodinu před vypuštěním predátorů. Poté byli predátoři individuálně a náhodně vypuštěni do experimentálních boxů. Experimenty byly započaty ve 12:00 a trvaly 24 hodin. Po 24 hodinách byli predátoři odloveni a umístěni do boxů se stejným identifikačním označením, jako experimentální box, abychom předešli pomíchání predátorů a zbývající kořist byla spočítána. Každý predátor byl použit jen

jednou pro zajištění stejné zkušenosti s kořistí. Každá kombinace habitatu, hustoty kořisti a druhu predátora byla replikována pětkrát. Kontrolní experimentální boxy (bez přítomnosti predátora) byly v každé kombinaci replikovány sedmkrát pro odhad přirozené mortality plůdku.

Každý predátor byl po experimentu změřen digitálním posuvným měřítkem s přesností na 0,1 mm a zvážen s přesností na 0,01 g (Kern 572-35, Kern and Sohn, Německo). Biometrické parametry predátorů jsou pak vedeny v Tabulce 3).

Tabulka 3. Biometrická data predátorů použitých v experimentu: hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* a hlavačky poloměsíčné *Proterorhinus semilunaris* ve třech různě komplexních habitatech: písčité substrát, kamenitý substrát a imitace rostliny. Data jsou prezentována jako průměr ± SD.

Druh	Habitat	Celková délka (mm)	Délka těla (mm)	Váha (g)
Hlaváč černoústý	Písčité substrát	53,2 ± 3,3	44,3 ± 3,2	1,6 ± 0,3
	Kamenitý substrát	51,9 ± 3,0	43,0 ± 2,5	1,5 ± 0,3
	Imitace rostliny	52,1 ± 3,7	43,2 ± 3,3	1,5 ± 0,3
Hlavačka poloměsíčná	Písčité substrát	50,6 ± 3,7	41,8 ± 2,7	1,4 ± 0,3
	Kamenitý substrát	51,5 ± 4,3	42,7 ± 3,8	1,4 ± 0,3
	Imitace rostliny	50,4 ± 3,7	41,5 ± 3,4	1,3 ± 0,3

4.4. Statistické vyhodnocení

Nejprve byl zjištěn typ funkční odpovědi potravního chování ve všech kombinacích prostředí a predátora. K tomuto účelu bylo využito logistické regrese poměru zkonzumované kořisti jako funkce počáteční hustoty kořisti podle následující rovnice:

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

kde N_e je počet zkonzumovaného plůdku vztažený na váhovou jednotku predátora (jeden g), N_0 je počáteční hustota kořisti a P_0 , P_1 , P_2 a P_3 jsou průsečíkové, lineární, kvadratické respektive kubické koeficienty odhadované pomocí metody maximální pravděpodobnosti. Signifikantní záporný koeficient P_1 je charakteristický pro funkční odpověď potravního chování II. typu, zatímco signifikantní kladný koeficient P_1 následovaný signifikantním záporným koeficientem P_2 indikuje III. typ funkční odpovědi (Juliano, 2001).

Funkční odpověď byla poté modelována za pomoci tzv. „Rogerovy rovnice náhodné predace“, která počítá s nenahrazením zkonsumované kořisti, čímž hustota kořisti ubývá (Rogers, 1972).

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

kde N_e je počet zkonsumovaného plůdku vztažený na váhovou jednotku predátora (jeden g), N_0 je počáteční hustota kořisti, a je efektivita predátora při vyhledávání kořisti, h představuje dobu zpracování kořisti predátorem a t je doba trvání experimentu ve dnech. Tuto rekurzivní funkci lze vyřešit pomocí následující Lambert W funkce implementované v „*emdbook*“ balíku statistického software R (Bolker, 2008).

$$N_e = N_0 - \frac{W\{ahN_0 \exp [-a(t - hN_0)]\}}{ah}$$

Pomocí nelineární regrese nejmenších čtverců a Lambert W funkce implementované v „*emdbook*“ balíku byly také odhadnuty a porovnány parametry funkční odpovědi potravního chování, tedy a (efektivita predátora při vyhledávání kořisti, interpretované jako predační účinnost v nízkých hustotách kořisti, Jeschke a kol., 2002) a h (doba zpracování kořisti predátorem, definovaná jako čas strávený na pronásledování, podmanění a konzumaci kořisti plus čas strávený přípravou pro hledání další kořisti, Jeschke a kol., 2002). Při porovnání odhadnutých parametrů jsme postupovali podle metody publikované Sentisem a kol. (2013), kdy je předpokládáno, že rozdíl je signifikantní pokud se 95% konfidenční interval pozorovaných parametrů nepřekrývá, přičemž krajní hodnoty tohoto intervalu se vypočítají jako průměr daného parametru \pm konfidenční interval. V případě mírného překryvu je pak rozdíl označen za marginální.

Maximální příjem potravy vztažený na jeden g predátora, byl odvozen z modelů funkční odpovědi pomocí rovnice: $1/ht$, kde h je doba zpracování kořisti predátorem a t je doba trvání experimentu ve dnech. Rozdíly v maximálním příjmu potravy byly porovnány pomocí GLM s „predátorem“ a „habitem“ jako vysvětlujícími proměnnými. Pro zjištění signifikantních rozdílů byl použit Tukey HSD post-hoc test. Všechny analýzy byly implementovány ve statistickém softwaru R verze 3.2.5. (R Core Team, 2016).

Analýza funkční odpovědi potravního chování a jejích parametrů byla provedena s výraznou pomocí Ing. Mgr. Lukáše Veselého, Ph.D., neboť tato statistická metoda vyžaduje znalosti a značné zkušenosti při hodnocení.

5. VÝSLEDKY

Přirozená úmrtnost kořisti, tedy plůdku kapra obecného (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) v kontrolních vzorcích (v podmínkách bez predátora) byla maximálně 2 %. Proto veškerá zjištěná mortalita v experimentálních boxech s predátorem byla připsána na vrub přítomnosti predátora. A tak nebyly dále upravovány vzhledem k zjištěné nízké přirozené úmrtnosti.

5.1. Typ funkční odpovědi potravního chování

Jak hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), tak hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) vykazovali snižující se podíl zkonzumovaného plůdku se zvyšující se hustotou kořisti. Tento trend je typický pro funkční odpověď potravního chování II. typu (Graf 1). Stejný typ funkční odpovědi byl zaznamenán ve všech typech testovaných habitatů. Tzn., že lineární parametry P_1 logistické regrese byly negativní ve všech kombinacích predátora a habitatu (Tabulka 4).

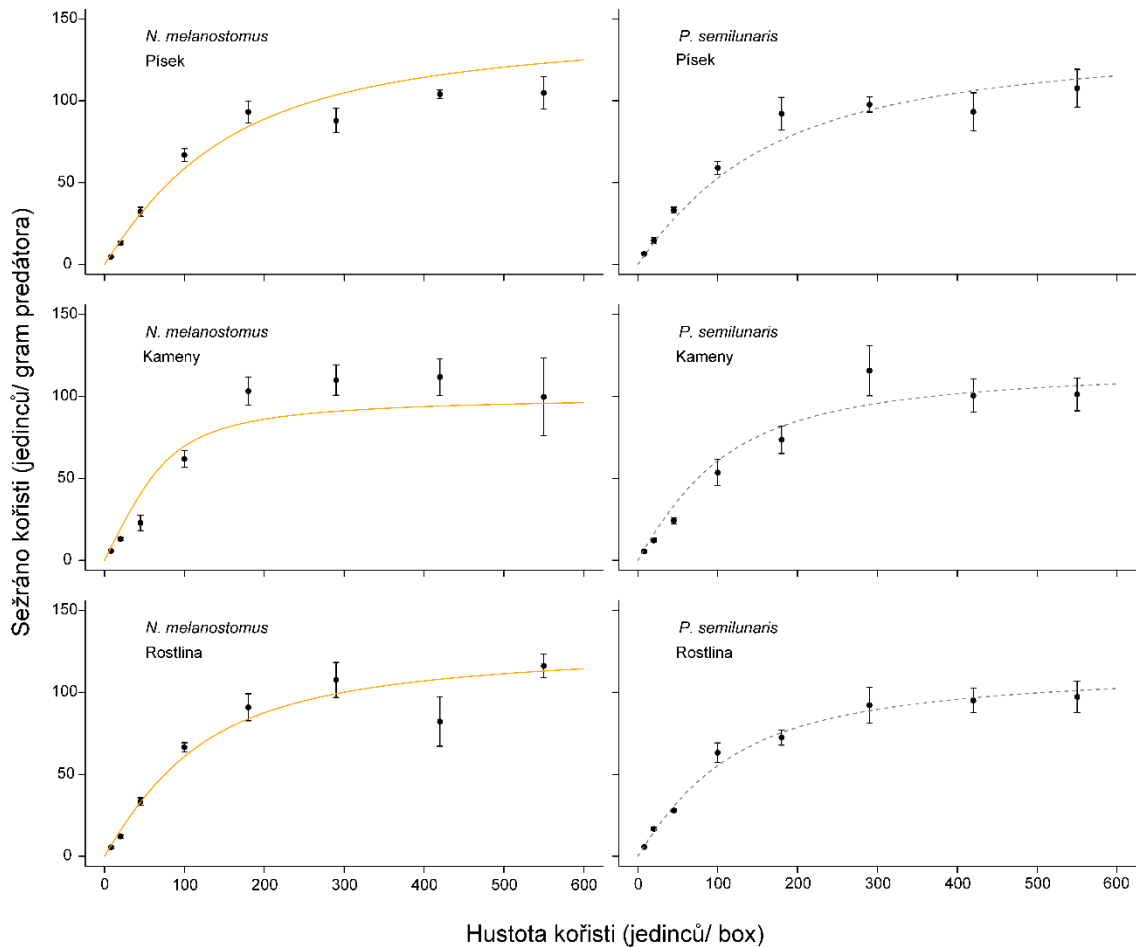
Tabulka 4. Lineární parametry P_1 logistické regrese a střední chyba průměru (SE) pro hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* (Nm) a hlavačku poloměsíčitou *Proterorhinus semilunaris* (Ps) ve třech typech habitatu: písčité substrát, kamenitý substrát a imitace rostliny.

druh	písčité substrát			kamenitý substrát			imitace rostliny		
	P_1	SE	p	P_1	SE	p	P_1	SE	p
Nm	-3,51	0,21	< 0,0001	-2,80	0,22	< 0,0001	-3,26	0,21	< 0,0001
Ps	-3,63	0,21	< 0,0001	-2,66	0,23	< 0,0001	-3,57	0,23	< 0,0001

5.2. Efektivita při vyhledávání kořisti, doba zpracování kořisti

Při mezidruhovém srovnání 95% intervalů parametrů funkční odpovědi bylo zjištěno, že efektivita při vyhledávání kořisti a doba zpracování kořisti se významně lišily jenom v případě habitatu s písčitém substrátem. Vyšší hodnoty byly pozorovány u hlaváče černoústého, a to v obou studovaných parametrech (Graf 2, Tabulka 5 a 6). Vzhledem k těsnému překryvu 95% intervalů hlaváč černoústý projevil marginálně vyšší efektivitu při vyhledávání kořisti v kamenném habitatu (1,066 – 1,336 a 1,324 – 1,581 pro hlavačku poloměsíčitou, respektive pro hlaváče černoústého; Tabulka 5), zatímco hlavačka poloměsíčitá strávila marginálně nižší dobu zpracování kořisti v habitatu s imitací rostliny (0,007 – 0,008 pro hlaváče černoústého a 0,008 – 0,009 pro hlavačku poloměsíčitou; Tabulka 6).

Ve vnitrodruhovém srovnání parametrů funkční odpovědi bylo zjištěno, že se efektivita při vyhledávání kořisti i doba zpracování kořisti u hlaváče černoústého signifikantně liší mezi všemi habitaty s nejvyššími hodnotami na písčitém substrátu, následovaného habitatem s imitací rostliny a pak s kameny (Tabulky 5 a 6). Hlavačka poloměsíčitá však projevila statisticky vyšší efektivitu při vyhledávání kořisti i dobu zpracování kořisti jak v habitatu s pískem, tak s imitací rostliny ve srovnání s habitatem s kameny (Tabulka 5 a 6).



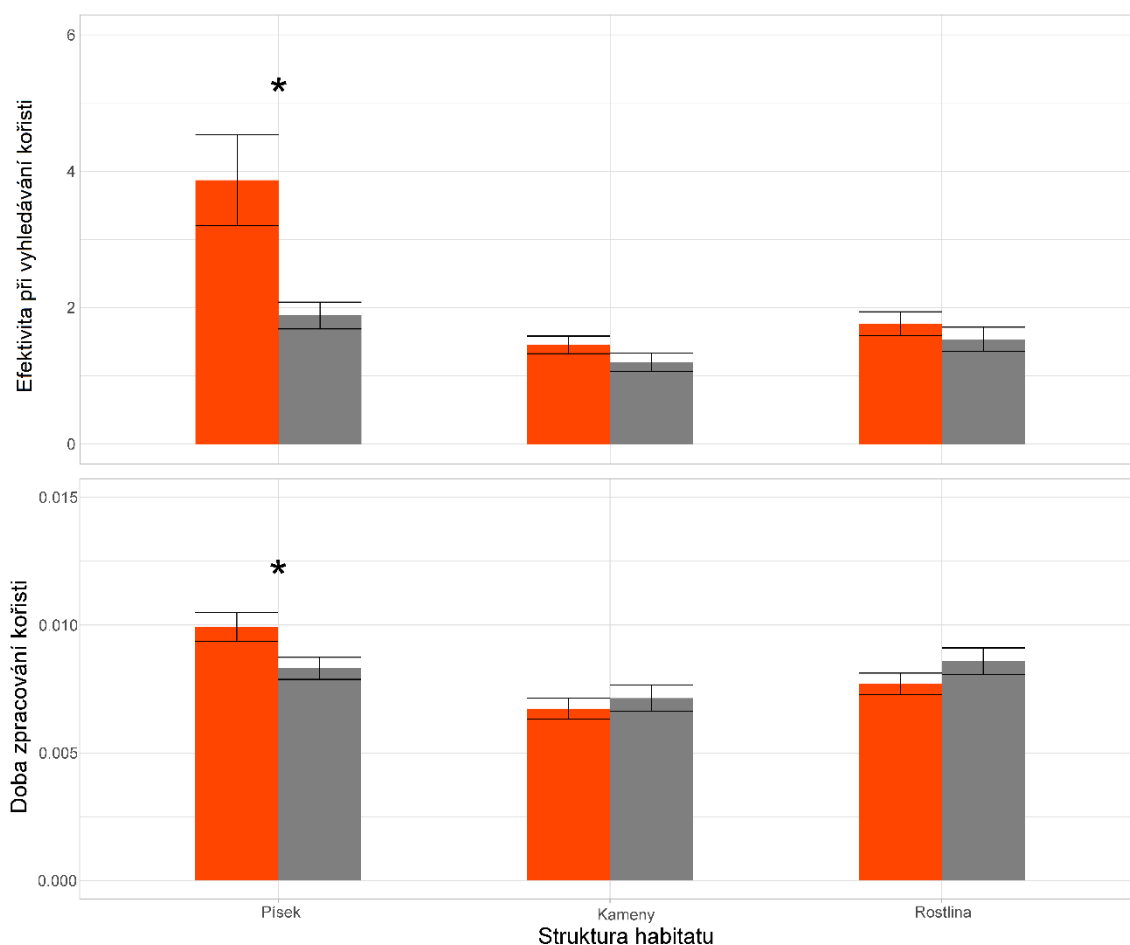
Graf 1. Vztah mezi počáteční hustotou kořisti (osa X) a počtem sežrané kořisti na jeden gram predátora (osa Y) u dvou nepůvodních predátorů: hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* (vlevo, oranžová plná křivka) a hlaváčky poloměsíčité *Proterorhinus semilunaris* (vpravo, šedá přerušovaná křivka) ve třech typech habitatu: písčité substrát (nahore), kamenitý substrát (uprostřed) a imitace rostliny (dole). Body znázorňují průměr \pm střední chybu průměru.

Tabulka 5. Efektivita při vyhledávání kořisti u hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* (Nm) a hlavačky poloměsíčité *Proterorhinus semilunaris* (Ps) ve třech habitatech: písčiny substrát, kamenitý substrát a imitace rostliny. Průměrná hodnota parametru ± střední chyba průměru (SE), konfidenční interval (CI) a rozsah 95% konfidenčního intervalu. Při nepřekrytí rozsahu 95% intervalu CI jsou parametry signifikantně odlišné (Sentis a kol., 2013).

Druh	Habitat	Efektivita při vyhledávání kořisti				
		průměr±SE	p	CI	95% CI	
Nm	písčiny substrát	3,866 ± 0,342	< 0,0001	0,6695	3,1965	4,5354
Ps	písčiny substrát	1,882 ± 0,101	< 0,0001	0,1971	1,6853	2,0796
Nm	kamenitý substrát	1,453 ± 0,066	< 0,0001	0,1289	1,3237	1,5814
Ps	kamenitý substrát	1,201 ± 0,069	< 0,0001	0,1348	1,0660	1,3357
Nm	imitace rostliny	1,764 ± 0,089	< 0,0001	0,1742	1,5897	1,9380
Ps	imitace rostliny	1,533 ± 0,090	< 0,0001	0,1770	1,3555	1,7096

Tabulka 6. Doba zpracování kořisti u hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* (Nm) a hlavačky poloměsíčité *Proterorhinus semilunaris* (Ps) ve třech habitatech: písčiny substrát, kamenitý substrát a imitace rostliny. Průměrná hodnota parametru ± střední chyba průměru (SE), konfidenční interval (CI) a rozsah 95% konfidenčního intervalu. Při nepřekrytí rozsahu 95% intervalu CI jsou parametry signifikantně odlišné (Sentis a kol., 2013).

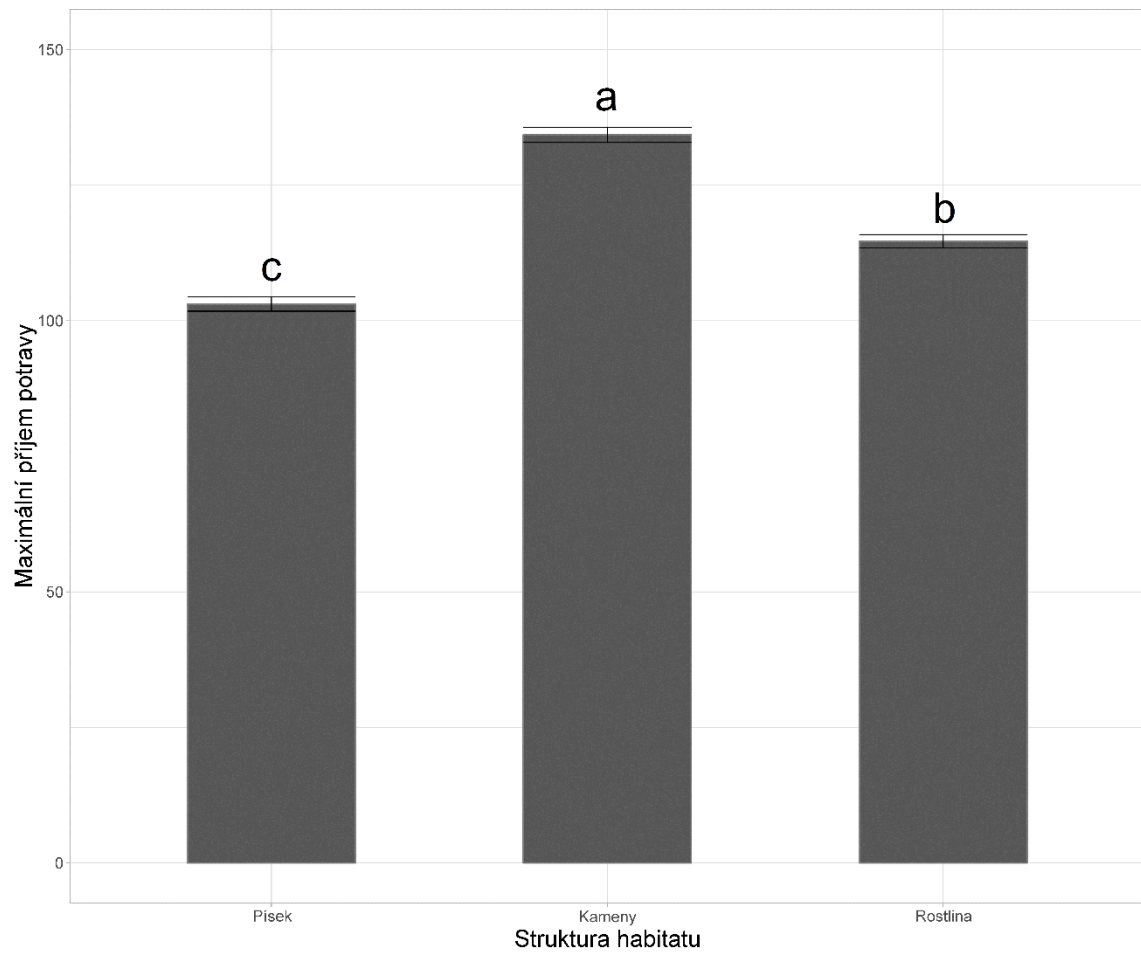
Druh	Habitat	Doba zpracování kořisti				
		průměr±SE	p	CI	95% CI	
Nm	písčiny substrát	0,010 ± 0,001	< 0,0001	0,0006	0,0094	0,0105
Ps	písčiny substrát	0,008 ± 0,001	< 0,0001	0,0004	0,0079	0,0087
Nm	kamenitý substrát	0,007 ± 0,001	< 0,0001	0,0004	0,0063	0,0071
Ps	kamenitý substrát	0,007 ± 0,001	< 0,0001	0,0005	0,0066	0,0076
Nm	imitace rostliny	0,008 ± 0,001	< 0,0001	0,0004	0,0073	0,0081
Ps	imitace rostliny	0,009 ± 0,001	< 0,0001	0,0005	0,0081	0,0091



Graf 2. Graf hodnot parametrů funkční odpovědi (efektivita při vyhledávání kořisti – nahoře, doba zpracování kořisti – dole) pro hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* (oranžový sloupec) a hlavačku poloměsíčitou *Proterorhinus semilunaris* (šedý sloupec) ve třech habitatech: písčný substrát, kamenitý substrát a imitace rostliny. Data jsou prezentována jako průměr ± střední chyba průměru. Hvězdička nad sloupci znázorňuje signifikantní rozdíly mezi predátory.

5.3. Maximální příjem potravy

Na základě výsledků GLM nebyla objevena signifikantní mezidruhová odlišnost v množství zkonsumované potravy mezi hlaváčem černoústým a hlavačkou poloměsíčitou v žádném testovaném habitatu. Proto byly maximální příjmy kořisti v Grafu 3 sloučeny pro oba predátory. Byly však zjištěny signifikantní rozdíly v maximálním příjmu potravy mezi jednotlivými habitaty (prezentováno jako průměr ± střední chyba průměru). V habitatu s kamenitým substrátem bylo zkonsumováno $134,3 \pm 1,4$; s imitací rostliny $114,7 \pm 1,2$ a na písčitém substrátu potom $103,1 \pm 1,3$ ks plůdku kapra obecného na jeden gram predátora (Tukey, HSD; Graf 3).



Graf 3. Maximální příjem potravy u hlavače černoústého a hlavačky poloměsíčné odvozený z funkční odpovědi ve třech habitatech: písčiny substrát, kamenitý substrát a imitace rostliny. Data jsou prezentována jako průměr ± střední chyba průměru.

6. DISKUZE

Biologické invaze způsobují vážné změny v zasažených ekosystémech (Vitousek a kol., 1997). Vander Zanden a kol. (1999) ve své studii prokázali, že po introdukci nepůvodních druhů v ekosystému změnilo původní druhy ryb své trofické postavení a změnilo i zastoupení jednotlivých potravních složek v své dietě.

Předpověď ekologického vlivu a určení nepůvodních rizikových druhů je základem úspěšného a efektivního managementu biologických invazí (Ricciardi a Rasmussen, 1998). Dle recentních studií je komparativní funkční odpověď potravního chování (*comparative functional response*) rychlá, efektivní a spolehlivá metoda pro hodnocení a srovnání ekologického vlivu nepůvodních druhů, nebo potenciálu biologické kontroly druhů původních. Tato metoda je navíc aplikovatelná pro širokou škálu taxonů, a to v různých podmínkách prostředí (Alexander a kol., 2014, Dick a kol., 2014, Xu a kol., 2016, Laverty a kol., 2017, Cuthbert a kol., 2018). Funkční odpověď definuje vztah mezi dostupností zdrojů (hustotou kořisti) a spotřebou predátora (Solomon, 1949; Holling, 1959a) a je tak považována za základní prvek při modelování společenstev v ekosystému (Petchey a kol., 2008). Tento vztah je však ovlivňován různými proměnnými. Mezi nejdůležitější z nich patří teplota a struktura habitatu (Englund a kol., 2011; Alexander a kol., 2015).

Invazní druhy často vykazují efektivnější predaci v porovnání s původními druhy. To je pak vyjádřeno vyšší efektivitou při vyhledávání kořisti, kratší dobou zpracování kořisti a vyšším maximálním příjmem potravy (Xu a kol., 2016). Tento trend je patrný u ryb (Dubs a Corkum, 1996), ale také u jiných vodních organismů jako jsou korýši, např. u různonožců (Bollache a kol., 2008) či raků (Renai a Gherardi, 2004).

Negativními vlivy hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) se zabývalo již mnoho studií (Kornis a kol., 2012). Oproti tomu výrazně méně pozornosti bylo věnováno hlaváče poloměsíčitě *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837), které je přisuzován pouze nepřímý efekt na původní společenstva (Kocovsky a kol., 2011). Gebauer a kol. (2018) však prokázali stejný *per capita* vliv obou predátorů na plůdek kapra obecného (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) při 20 °C, tedy při výtěrové teplotě vody kapra obecného. Vliv obou predátorů v různých habitatech však doposud prozkoumán nebyl.

6.1. Typ funkční odpovědi potravního chování

Většina rybích predátorů vykazuje funkční odpověď II. Typu. To odráží běžné potravní chování této ekologické skupiny živočichů. Různé prostředí však může vyvolat změny v potravním chování. To pak neznáma vyústí ke změně typu funkční odpovědi (Koski a Johnson, 2002). Alexander a kol. (2012) popsali změnu funkční odpovědi z typu II na typ III u blešivce *Echinogammarus marinus* (Leach, 1815) v habitatech s vyšší komplexitou. Funkční odpověď typu III je charakterizována sigmoidální křivkou. Tato změna je pak často připisována změně kořisti, popř. adaptaci vůči specifickému antipredačnímu chování kořisti (Buckel a Stoner, 2000). Tyto situace obecně ovlivňují predaci při nízkých hustotách kořisti (Heck Jr. a Crowder, 1991), což vysvětluje skokové zvýšení konzumace kořisti po dosažení určité hustoty. V pokusech v rámci předložené BP však hlaváč černoústý i hlavačka poloměsíčitá shodně vykazovali funkční odpověď typu II ve všech testovaných habitatech. Toto zjištění potvrdilo výsledky předchozích studií zabývajících se funkční odpovědí těchto nepůvodních predátorů (Dubs a Corkum, 1996; Fitzsimons a kol., 2006; Gebauer a kol., 2018). Jak hlaváč černoústý, tak hlavačka poloměsíčitá však neprojeví změnu v typu funkční odpovědi potravního chování v různých habitatech. Stejného výsledku dosáhli také Alexander a kol. (2015) u invazního okounka pstruhového *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) v habitatech s různou komplexitou. To naznačuje, že vysoce rizikovní nepůvodní rybí predátoři mohou mít destabilizující vliv na populační dynamiku původních společenstev v různých podmínkách prostředí vzhledem k vysoké predací účinnosti při nízkých hustotách kořisti (Murdoch a Oaten, 1975). V přirozených podmínkách však může být populace jedné kořisti stabilizována poté, co se zmenší její početnost, z důvodu přítomnosti alternativní početnější kořisti, která bude predátorem snadněji ulovena. To může mít za následek změnu na funkční odpověď typu III (Elliott, 2004).

6.2. Efektivita při vyhledávání kořisti

Přestože nebyly pozorovány rozdíly v typu funkční odpovědi mezi testovanými habitaty, v parametru efektivita při vyhledávání kořisti (*attack rate*, dále jen *a*) byly objeveny odlišnosti.

Vnitrodruhové srovnání parametru *a* u hlaváče černoústého odhalilo signifikantní rozdíly mezi habitaty s nejvyššími hodnotami zjištěnými na písčitém substrátu. Hlavačka poloměsíčitá však byla nejefektivnější jak na písčitém substrátu, tak v prostředí s imitací

rostliny. Efektivita při vyhledávání kořisti obecně charakterizuje sklon křivky funkční odpovědi v nízkých hustotách kořisti a tím také indikuje predační účinnost v těchto hustotách (Jeschke a kol., 2002; Alexander a kol., 2014). Výsledky předložené BP tak naznačují, že oba nepůvodní predátoři jsou efektivní při nízkých hustotách kořisti v habitatech s nízkou komplexitou. Hlavačka poloměsíčitá je potom efektivní také v prostředí s makrofyty. K podobným závěrům došel také South a kol. (2017) u invazního perutýna ohnivého *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758). Naproti tomu Alexander a kol. (2015) však objevili nejnižší a okounka pstruhového v habitatech s nejnižší komplexitou. Kontrast těchto výsledků může být vysvětlen různými predačními strategiemi pokusných ryb, kdy okounek pstruhový představuje predátora lovicího převážně ze zálohy (Savino a Stein, 1982), kdežto jak hlaváč černoústý, tak hlavačka poloměsíčitá tuto strategii nevyužívají vzhledem k jejich omezené schopnosti plavání. Signifikantně nižší a na kamenitém substrátu u obou predátorů ve srovnání s ostatními habitaty lze připsat rozdílu v chování kořisti v různém prostředí. To naznačuje, že plůdek kapra obecného v kamenitém habitatu využíval prostorů mezi kameny, zatímco v prostředí s rostlinou mohla kořist upřednostnit právě rostlinu jako úkryt před predátorem. Lepší dostupnost kořisti v okolí rostliny potom vedla k vyšší efektivitě predátora při nízkých hustotách kořisti v tomto habitatu. Dosažené výsledky naznačují, že hlaváč černoústý i hlavačka poloměsíčitá vykazují menší ekologický vliv v kamenitém prostředí (např. skládané kameny v regulovaných řekách) ve srovnání s ostatními testovanými habitaty při nízkých hustotách kořisti.

Při mezidruhovém srovnání parametru a byl objeven signifikantní rozdíl jen v písečném prostředí, kde hlaváč černoústý vykazoval vyšší hodnoty ve srovnání s hlavačkou poloměsíčitou. To je v rozporu se studií Gebauera a kol. (2018), ve které byl prokázán marginálně vyšší a u hlavačky poloměsíčité ve stejném habitatu. To může být způsobeno rozdíly ve velikosti použitých predátorů Gebauerem a kol. (2018) a v rámci předložené BP. V kamenitém prostředí potom hlaváč černoústý vykazoval marginálně vyšší a v porovnání s hlavačkou poloměsíčitou, zatímco v habitatu s rostlinou nebyl pozorován rozdíl.

6.3. Doba zpracování kořisti

Za dobu zpracování kořisti (*handling time*, dále jen h) se považuje čas, který stráví predátor pronásledováním, uchycením a trávením kořisti a čas přípravy

na pronásledování další kořisti (Jeschke a kol., 2002). Nižší čas zpracování kořisti tedy odráží vyšší efektivitu predátora ve vyšších hustotách kořisti.

Při vnitrodruhovém srovnání parametru h vykázal hlaváč černoústý signifikantní rozdíly mezi všemi typy habitatů s nejnižším h v kamenitém substrátu, následovaném habitatem s rostlinou. Nejvyšší h projevil tento predátor naopak v písčném prostředí. Stejně tak hlavačka poloměsíčitá projevila statisticky významně nižší h v kamenitém prostředí. V případě ostatních dvou habitatů nebyl zjištěn rozdíl. Tento výsledek je v rozporu se studií Alexander a kol. (2015), kde autoři pozorovali nejnižší h okounka pstruhového v prostředí s nízkou komplexitou. To je pravděpodobně způsobeno rozdílnými predačními strategiemi okounka pstruhového a predátory použitými v tomto experimentu. Přestože byl hlaváč černoústý mnohokrát pozorován v prostředí s vodními makrofyty (Cooper a kol., 2009; Taraborelli a kol., 2009) je zcela evidentně prokázána jeho preference na kamenitý substrát (Ray a Corkum, 2001; Young a kol., 2010). To je v tomto experimentu reflektováno kratší dobou zpracování kořisti v kamenitém prostředí oproti prostředí s imitací rostliny. Na druhou stranu, otevřené písčné prostředí bez úkrytu představuje vyšší riziko predace pro samotného hlaváče černoústého (Belanger a Corkum, 2003). Tomu odpovídají pozorované hodnoty h v habitatu s písčným substrátem, kde vyvolaný stres z nevhodného habitatu (habitat bez možnosti úkrytu pro hlaváče) pravděpodobně vedl k výrazně vyšším hodnotám h . Hlavačka poloměsíčitá vykazovala signifikantně nižší parametr h v kamenitém prostředí ve srovnání s ostatními habitaty. Toto zjištění tak vyvrací původní hypotézu o zvýšené predaci tohoto druhu v prostředí s vodními makrofyty, tj. v prostředí, kde v přírodě dosahuje výrazně vyšší početnosti (Kocovsky a kol., 2011). To však může to být způsobeno příliš řídkou vegetací simulovanou v našich experimentálních podmínkách, neboť většina studií uvádí, že hlavačka poloměsíčitá preferuje prostředí bohaté na vodní makrofyty (Cammaerts a kol., 2012; Janáč a kol., 2012). Dalším možným vysvětlením je skutečnost, že hlavačka preferuje kamenité prostředí stejně jako hlaváč černoústý, ale z optimálních podmínek je hlaváčem na lokalitách jejich sympatrického výskytu vytlačena. To může být způsobeno např. vyšší agresivitou hlaváče černoústého.

Při mezidruhovém porovnání hlaváče černoústého a hlavačky poloměsíčité byl pozorován signifikantní rozdíl jen na písčitém substrátu. Toto zjištění je v protikladu s výsledky studie Gebauera a kol. (2018), kteří zaznamenali stejné hodnoty parametru h při pokusu vlivu teploty na potravní chování. V habitatu s rostlinou a v kamenitém prostředí pak nebyl prokázán signifikantní rozdíl mezi testovanými predátory, což

ukazuje na podobný ekologický *per capita* vliv obou predátorů v těchto podmínkách při vyšších hustotách kořisti.

6.4. Maximální příjem potravy

Na základě studií Lavertyho a kol. (2017) a Gebauera a kol. (2018) se dá předpokládat, že oba studované nepůvodní druhy předčí v predačním tlaku původní, podobným způsobem žijící, vranku obecnou (*Cottus gobio*, Linnaeus, 1758), a to vzhledem k podobnému maximálnímu příjmu potravy obou nepůvodních predátorů, jak experimentálně prokázali Gebauera a kol. (2018). V rámci pokusů předložené BP jsme však nezaznamenali žádné mezidruhové odlišnosti v množství zkonsumované potravy mezi hlaváčem černoústým (délka těla 35-50 mm) a hlavačkou poloměsíčitou (délka těla 35-51 mm) ve vztahu k testovaným habitatům (GLM).

Zjistili jsme však statisticky významné rozdíly v množství zkonsumované potravy vztaženým na váhovou jednotku predátora mezi testovanými habitaty s maximálními hodnotami pozorovanými v habitatu s kamenitým substrátem, následovaným habitatem s imitací rostliny a nejnižší hodnoty byly nalezeny v prostředí písčném. Tyto výsledky reflektují obecnou preferenci kamenitého prostředí hlaváčovitými rybami a dále pak stres predátorů v nekomplexním prostředí bez úkrytů (Belanger a Corkum, 2003; Kocovsky a kol., 2011; Kornis a kol., 2012). Tento výsledek naznačuje, že jak hlaváč černoústý, tak hlavačka poloměsíčitá jsou schopni efektivní predace plůdku kapra ve strukturovaných habitatech, které mohou zároveň sloužit jako refugia jak pro kořist, tak pro predátora samotného.

Ve srovnání s Gebauerem a kol. (2018) byl zaznamenán v tomto experimentu podstatně vyšší počet zkonsumovaného plůdku (vztaženo na hmotnostní jednotku predátora). To může být pravděpodobně vysvětleno menší velikostí predátorů použitých v předložené BP. Lee a Johnson (2005) prokázali v jejich modelu pro hlaváče černoústého vyšší konzumaci kořisti u menších jedinců (vztaženo na váhovou jednotku). Ačkoliv tento model zatím není publikován pro hlavačku poloměsíčitou, dle Gebauera a kol. (2018) můžeme očekávat podobný trend i u tohoto druhu.

7. ZÁVĚR

Byla provedena experimentální kvantifikace a porovnání ekologického vlivu mezi invazním hlaváčem černoústým *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a nepůvodní hlavačkou poloměsíčitou *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) na plůdek kapra obecného (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) za pomoci metody komparativní funkční odpovědi potravního chování (*comparative functional response*). Ekologický vliv obou predátorů byl zkoumán ve třech typech habitatu s různou komplexitou.

Hlaváč černoústý i hlavačka poloměsíčitá okamžitě přijímali kapří plůdek v laboratorních podmínkách. Oba predátoři vykazovali funkční odpověď II. typu ve všech testovaných habitatech. To může mít v přirozených podmínkách za následek destabilizaci populací kořisti v různých podmínkách prostředí.

Výsledky této bakalářské práce prokazují negativní vliv hlaváče černoústého a hlavačky poloměsíčité na populace rybiho plůdku. Ačkoliv hlavačka poloměsíčitá není na mnoha lokalitách považována za invazní z důvodu nižší početnosti oproti hlaváčovi černoústému, výsledky BP ukázaly, že oba druhy projevují stejnou dobu zpracování plůdku kapra obecného v kamenitém a rostlinném prostředí. To naznačuje podobný ekologický *per capita* vliv na tuto kořist. Při hodnocení ekologického vlivu predátorů je však důležité zohlednit nejen vliv *per capita*, ale také početnost daného druhu na určité lokalitě. Hlavačka poloměsíčitá obecně nedosahuje takových početností jako hlaváč černoústý v invadovaných ekosystémech. Na mělkých lokalitách s vodními makrofyty však hlavačka poloměsíčitá může dosáhnout vyšší abundance, tedy právě zde by se zde mohl projevit invazní potenciál tohoto druhu.

Výsledky BP také zdůrazňují důležitost komplexního jednání při managementu nepůvodních druhů. Při eliminaci invazního druhu (hlaváče černoústého) může totiž uvolněná nika nastartovat populační růst jiného nepůvodního druhu, který nebyl do té doby považován za invazní (hlavačka poloměsíčitá).

Další výzkum ekologického vlivu těchto nepůvodních predátorů by se měl zabývat kvantifikací jejich vlivu v přítomnosti více predátorů (jak stejného tak jiného druhu). V takovém případě totiž predátoři ovlivňují nejen kořist, ale také ostatní predátory, což může mít vliv na výsledné potravní chování.

8. PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY

- Abrams, P.A., 1990. The effects of adaptive behavior on the type-2 functional response. *Ecology* 71, 877-885.
- Adámek, Z., Kouřil, J., 1996. Nepůvodní druhy ryb posledních let v České republice z hlediska původní ichtyofauny. *Biodiverzita ichtyofauny ČR I*, 34-41.
- Adámek, Z., Andreji, J., Gallardo, J.M., 2007. Food habits of four bottom-dwelling gobiid species at the confluence of the Danube and Hron Rivers (South Slovakia). *International Review of Hydrobiology* 92, 554-563.
- Adámek, Z., Jurajda, P., Prášek, V., Sukop, I., 2010. Seasonal diet pattern of non-native tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in a lowland reservoir (Mušov, Czech Republic). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 397, 02.
- Alexander, M.E., Dick, J.T.A., O'Connor, N.E., Haddaway, N.R., Farnsworth, K.D., 2012. Functional responses of the intertidal amphipod *Echinogammarus marinus*: effects of prey supply, model selection and habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series* 468, 191-202.
- Alexander, M.E., Dick, J.T.A., Weyl, O.L.F., Robinson, T.B., Richardson, D.M., 2014. Existing and emerging high impact invasive species are characterized by higher functional responses than natives. *Biology Letters* 10, 20130946.
- Alexander, M.E., Kaiser, H., Weyl, O.L.F., Dick, J.T.A., 2015. Habitat simplification increases the impact of a freshwater invasive fish. *Environmental Biology of Fishes* 98, 477-486.
- Almany, G.R., 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106, 275-284.
- Andraso, G., Cowles, J., Colt, R., Patel, J., Campbell, M., 2011. Ontogenetic changes in pharyngeal morphology correlate with a diet shift from arthropods to dreissenid mussels in round gobies (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* 37, 738-743.
- Andraso, G., Blank, N., Shadle, M.J., DeDionisio, J.L., Ganger, M.T., 2017. Associations between food habits and pharyngeal morphology in the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Environmental Biology of Fishes* 100, 1069-1083.
- Balon, E.K., 1975. Terminology of intervals in fish development. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 32, 1663-1670.
- Balshine, S., Verma, A., Chant, V., Theysmeyer, T., 2005. Competitive interactions between round gobies and logperch. *Journal of Great Lakes Research* 31, 68-77.
- Banks, N.C., Paini, D.R., Bayliss, K.L., Hodda, M., 2015. The role of global trade and transport network topology in the human-mediated dispersal of alien species. *Ecology Letters* 18, 188-199.
- Barrios-O'Neill, D., Dick, J.T.A., Emmerson, M.C., Ricciardi, A., MacIsaac, H.J., Alexander, M.E., Bovy, H.C., 2014. Fortune favours the bold: a higher predator reduces the impact of a native but not an invasive intermediate predator. *Journal of Animal Ecology* 83, 693-701.
- Baruš, V., Oliva, O., 1995. *Mihulovci – Petromyzontes a Ryby – Osteichthyes*. 2. Academia, Praha, 698 s.
- Bax, N.J., 1998. The significance and prediction of predation in marine fisheries. *ICES Journal of marine Science* 55, 997-1030.
- Belanger, R.M., Corkum, L.D., 2003. Susceptibility of tethered round gobies (*Neogobius melanostomus*) to predation in habitats with and without shelters. *Journal of Great Lakes Research* 29, 588-593.
- Berezina, N.A., Ďuriš, Z., 2008. First record of the invasive species *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Vltava River (Czech Republic). *Aquatic Invasions* 3, 455-460.
- Bergström, M.A., Mensinger, A.F., 2009. Interspecific resource competition between the invasive round goby and three native species: logperch, slimy sculpin, and spoonhead sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society* 138, 1009-1017.

- Bernauer, D., Jansen, W., 2006. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions* 1, 55-71.
- Birnbaud, C., 2011. NOBANIS – Invasive alien species fact sheet – *Cercopagis pengoi*. Online database of the European network on invasive alien species: www.nobanis.org, staženo 23.4.2018.
- Blackburn, T.M., Duncan, R.P., 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414, 195-197.
- Blackburn, T.M., Casey, P., Duncan, R.P., Evans, K.L., Gaston, K.J., 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* 305, 1955-1958.
- Blackburn, T.M., Casey, P., Lockwood, J.L., 2009. The role of species traits in the establishment success of exotic birds. *Global Change Biology* 15, 2852-2860.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Richardson, D.M., 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 333-339.
- Błońska, D., Kobak, J., Kakareko, T., Grabowska, J., 2016. Can the presence of alien Ponto–Caspian gobies affect shelter use by the native European bullhead? *Aquatic Ecology* 50, 653-665.
- Bolker, B., 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton University Press, Princeton, 396 s.
- Bollache, L., Dick, J.T.A., Farnsworth, K.D., Montgomery, W.I., 2008. Comparison of the functional responses of invasive and native amphipods. *Biology Letters* 4, 166-169.
- Borcherding, J., Staas, S., Krüger, S., Ondračková, M., Šlapanský, L., Jurajda, P., 2011. Non-native gobiid species in the lower River Rhine (Germany): recent range extensions and densities. *Journal of Applied Ichthyology* 27, 153-155.
- Buckel, J.A., Stoner, A.W., 2000. Functional response and switching behavior of young-of-the-year piscivorous bluefish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 245, 25-41.
- Buřič, M., Bláha, M., Kouba, A., Drozd, B., 2015. Upstream expansion of round goby (*Neogobius melanostomus*)—first record in the upper reaches of the Elbe River. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416, 32.
- Çalta, B.M., 2000. Morphological development and growth of chub, *Leuciscus cephalus* (L.), larvae. *Journal of Applied Ichthyology* 16, 83-85.
- Cammaerts, R., Spikmans, F., van Kessel, N., Verreycken, H., Chérot, F., Demol, T., Richez, S., 2012. Colonization of the Border Meuse area (The Netherlands and Belgium) by the non-native western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) (Teleostei, Gobiidae). *Aquatic Invasions* 7, 251-258.
- Carlton, J.T., 2001. The scale and ecological consequences of biological invasions in the World's oceans. In: Sandlund, O.T., Schei, P.J., Viken, A. (Eds.), *Invasive species and biodiversity management*. Oxford University Press Inc., New York, pp. 195-212.
- Cassey, P., 2002. Life history and ecology influences establishment success of introduced land birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 76, 465-480.
- Colautti, R.I., MacIsaac, H.J., 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10, 135-141.
- Cooper, M.J., Ruetz, C.R., Uzarski, D.G., Shafer, B.M., 2009. Habitat use and diet of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in coastal areas of Lake Michigan and Lake Huron. *Journal of Freshwater Ecology* 24, 477-488.
- Corkum, L.D., Sapota, M.R., Skóra, K.E., 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus* a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions* 6, 173-181.
- Cuthbert, R.N., Dick, J.T.A., Callaghan, A., Dickey, J.W.E., 2018. Biological control agent selection under environmental change using functional responses, abundances and fecundities; the Relative Control Potential (RCP) metric. *Biological Control* 121, 50-57.
- Daunys, D., Zemlys, P., Olenin, S., Zaiko, A., Ferrarin, C., 2006. Impact of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* invasion on the budget of suspended material in a shallow lagoon ecosystem. *Helgoland Marine Research* 60, 113-120.
- Davis, M.A., 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press Inc., New York, 244 s.

- Demchenko, V.O., Tkachenko, M.Y., 2017. Biological characteristics of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), from different water bodies. Archives of Polish Fisheries 25, 51-61.
- Denny, M., 2014. Buzz Holling and the functional response. Bulletin of the Ecological Society of America 95, 200-203.
- Dick, J.T.A., Gallagher, K., Avlijas, S., Clarke, H.C., Lewis, S.E., Leung, S., Minchin, D., Caffrey, J., Alexander, M.E., Maguire, C., Harrod, C., Reid, N., Haddaway, N.R., Farnsworth, K.D., Penk, M., Ricciardi, A., 2013. Ecological impacts of an invasive predator explained and predicted by comparative functional responses. Biological Invasions 15, 837-846.
- Dick, J.T.A., Alexander, M.E., Jeschke, J.M., Ricciardi, A., MacIsaac, H.J., Robinson, T.B., Kumschick, S., Weyl, O.L.F., Dunn, A.M., Hatcher, M.J., 2014. Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach. Biological Invasions 16, 735-753.
- Dick, J.T.A., Laverty, C., Lennon, J.J., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Britton, R.J., Médoc, V., Boets, P., Alexander, M.E., Taylor, N.G., Dunn, A.M., Hatcher, M.J., Rosewarne, P.J., Crookes, S., MacIsaac, H.J., Xu, M., Ricciardi, A., Wasserman, R.J., Ellender, B.R., Weyl, O.L.F., Lucy, F.E., Banks, P.B., Dodd, J.A., MacNeil, C., Penk, M.R., Aldridge, D.C., Caffrey, J.M. 2017. Invader relative impact potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. Journal of Applied Ecology 54, 1259-1267.
- Dubs, D.O.L., Corkum, L.D., 1996. Behavioral interactions between round gobies (*Neogobius melanostomus*) and mottled sculpins (*Cottus bairdi*). Journal of Great Lakes Research 22, 838-844.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A., 1999. Does global change increase the success of biological invaders? Trends in Ecology and Evolution 14, 135-139.
- Ehrenfeld, J.G., 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 41, 59-80.
- Elliott, J.M., 2004. Prey switching in four species of carnivorous stoneflies. Freshwater Biology 49, 709-720.
- Erős, T., Sevesik, S., Tóth, B., 2005. Abundance and night-time habitat use patterns of Ponto Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. Journal of Applied Ichthyology 21, 350-357
- Ellis, S., MacIsaac, H.J., 2009. Salinity tolerance of Great Lakes invaders. Freshwater Biology 54, 77-89.
- Englund, G., Öhlund, G., Hein, C.L., Diehl, S., 2011. Temperature dependence of the functional response. Ecology Letters 14, 914-921.
- Facon, B., David, P., 2006. Metapopulation dynamics and biological invasions: a spatially explicit model applied to a freshwater snail. The American Naturalist 168, 769-783.
- Fitzsimons, J., Williston, B., Williston, G., Bravener, G., Jonas, J.L., Claramunt, R.M., Marsden, J.E., Ellrott, B.J., 2006. Laboratory estimates of salmonine egg predation by round gobies (*Neogobius melanostomus*), sculpins (*Cottus cognatus* and *C. bairdi*), and crayfish (*Orconectes propinquus*). Journal of Great Lakes Research 32, 227-241.
- Fowler, H.J., Blenkinsop, S., Tebaldi, C., 2007. Linking climate change modelling to impacts studies: recent advances in downscaling techniques for hydrological modelling. International Journal of Climatology 27, 1547-1578.
- French, J.R., Jude, D.J., 2001. Diets and diet overlap of nonindigenous gobies and small benthic native fishes co-inhabiting the St. Clair River, Michigan. Journal of Great Lakes Research 27, 300-311.
- Freyhof, J., Kottelat, M., 2008. *Proterorhinus semilunaris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008:e.T135487A4130324: <http://www.iucnredlist.org>, staženo 26.4.2018.
- Gebauer, R., Veselý, L., Kouba, A., Buřič, M., Drozd, B., 2018. Forecasting impact of existing and emerging invasive gobiids under temperature change using comparative functional responses. Aquatic Invasions 13, in press.

- Genovesi P., Shine C., 2003. European strategy on invasive alien species. Council of Europe Publishing, Strasbourg, 68 s.
- Genovesi, P., Carboneras, C., Vilà, M., Walton, P., 2015. EU adopts innovative legislation on invasive species: a step towards a global response to biological invasions? *Biological Invasions* 17, 1307-1311.
- Gollasch, S., Nehring, S., 2006. National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquatic Invasions* 1, 245-269.
- Grigorovich, I.A., Colautti, R.I., Mills, E.L., Holeck, K., Ballert, A.G., MacIsaac, H.J., 2003. Ballast-mediated animal introductions in the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 740-756.
- Hayden, T.A., Miner, J.G., 2009. Rapid dispersal and establishment of a benthic Ponto-Caspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby. *Biological Invasions* 11, 1767-1776.
- Harka, Á., Bíró, P., 2007. New patterns in Danubian distribution of Ponto-Caspian gobies—a result of global climatic change and/or canalization. *Electronic Journal of Ichthyology* 1, 1-14.
- Havel, J.E., Medley, K.A., 2006. Biological invasions across spatial scales: intercontinental, regional, and local dispersal of cladoceran zooplankton. *Biological Invasions* 8, 459-473.
- Heck Jr., K., Crowder, L., 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. In: Bell, S.S, McCoy, E.D., Mushinsky, H.R. (eds.), *Habitat Structure*. St. Edmundsbury Press Ltd, Suffolk, pp 281-299.
- Heikkinen, R.K., Leikola, N., Fronzek, S., Lampinen, R., Toivonen, H., 2009. Predicting distribution patterns and recent northward range shift of an invasive aquatic plant: *Elodea canadensis* in Europe. *BioRisk* 2, 1-32.
- Hempel, M., 2018. Ecological niche of invasive round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Kiel Canal and adjacent section of the Elbe River. Disertační práce. Univerzita Hamburg. Fakulta matematiky, informatiky a přírodních věd, 123 s.
- Hempel, M., Thiel, R., 2013. First records of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Elbe River, Germany. *Bioinvasions Records* 2, 291-295.
- Holling, C.S., 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* 91, 293-320.
- Holling, C.S., 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91, 385-398.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O'Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105-106.
- Hulme, P.E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46, 10-18.
- Hulme, P.E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45, 403-414.
- Hussner, A., 2012. Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research* 52, 297-306.
- Charlebois, P.M., Corkum, L.D., Jude, D.J., Knight, C., 2001. The round Goby (*Neogobius melanostomus*) invasion: current research and future needs. *Journal of Great Lakes Research* 27, 263-266.
- Chew, M.K., 2006. Ending with Elton: preludes to invasion biology. Disertační práce. Státní Univerzita Arizona, 318 s.
- Chotkowski, M.A., Marsden, J.E., 1999. Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments. *Journal of Great Lakes Research* 25, 26-35.
- Janáč, M., Valová, Z., Jurajda, P., 2012. Range expansion and habitat preferences of non-native 0+ tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in two lowland rivers in the Danube basin. *Fundamental and Applied Limnology* 181, 73-85.

- Janáč, M., Šlapanský, L., Valová, Z., Jurajda, P., 2013. Downstream drift of round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in their non-native area. *Ecology of Freshwater Fish* 22, 430-438.
- Janssen, J., Jude, D.J., 2001. Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, Southern Lake Michigan, induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Great Lakes Research* 27, 319-328.
- Jeschke, J.M., Strayer, D.L., 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 7198-7202.
- Jeschke, J.M., Kopp, M., Tollrian, R., 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72, 95-112.
- Johnson, T.B., Allen, M., Corkum, L.D., Lee, V.A., 2005. Comparison of methods needed to estimate population size of round gobies (*Neogobius melanostomus*) in western Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research* 31, 78-86.
- Jude, D.J., Reider, R.H., Smith, G.R., 1992. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 49, 416-421.
- Jude, D.J., DeBoe, S.F., 1996. Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 136-141.
- Juliano, S.A., 2001. Non-linear curve fitting: predation and functional response curve. In: Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (Eds.), *Design and analysis of ecological experiment*. Oxford University Press Inc., New York, pp 178-196.
- Jurajda, P., Peňáz, M., 1994. Fish community of the lower regulated stretch of the River Morava, Czech Republic. *Folia Zoologica* 43 57-64.
- Jurajda, P., Černý, J., Polačik, M., Valová, Z., Janáč, M., Blažek, R., Ondračková, M., 2005. The recent distribution and abundance of non-native *Neogobius* fishes in the Slovak section of the river Danube. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 319-323.
- Jurajda, P., Adámek, Z., Janáč, M., Mrkvová, M., Ondračková, M., Polačik, M., Roche, K., Valová, Z., Vašek, M., Všeticková, L., 2015. Hlaváči v našich vodách. Grantová agentura České republiky, Brno, 16 s.
- Karatayev, A.Y., Boltovskoy, D., Padilla, D.K., Burlakova, L.E., 2007. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research* 26, 205-213.
- Karlson, A.M.L., Almquist, G., Skóra, K. E., Appelberg, M., 2007. Indications of competition between non indigenous round goby and native flounder in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 64, 479-486.
- Kinzelbach, R., 1995. Neozoans in European waters-exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing. *Experientia* 51, 526-538.
- Kirk, R.S., 2003. The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fisheries Management and Ecology* 10, 385-394.
- Kocovsky, P.M., Tallman, J.A., Jude, D.J., Murphy, D.M., Brown, J.E., Stepien, C.A., 2011. Expansion of tubenose gobies *Proterorhinus semilunaris* into western Lake Erie and potential effects on native species. *Biological Invasions* 13, 2775-2784.
- Kolar, C.S., Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 199-204.
- Kolar, C.S., Lodge, D.M., 2002. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science* 298, 1233-1236.
- Kornis, M.S., Mercado-Silva, N., Vander Zanden, M.J., 2012. Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of Fish Biology* 80, 235-285.
- Koski, M.L., Johnson, B.M., 2002. Functional response of kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) to *Daphnia* at different light levels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 707-716.
- Kovalenko, K.E., Dibble, E.D., 2011. Effects of invasive macrophyte on trophic diversity and position of secondary consumers. *Hydrobiologia* 663, 167-173.

- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Polícar, T., 2014. Biologie a ochrana raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, 418 s.
- Kozubíková, E., Filipová, L., Kozák, P., Ďuriš, Z., Martín, M.P., Diéguez-Uribeondo, J., Petrusek, A., 2009. Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in invasive American crayfishes in the Czech Republic. *Conservation Biology* 23, 1204-1213.
- Krakowiak, P.J., Pennuto, C.M., 2008. Fish and macroinvertebrate communities in tributary streams of eastern Lake Erie with and without round gobies (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814). *Journal of Great Lakes Research* 34, 675-689.
- Kubečka, J., 1993. Succession of fish communities in reservoirs of Central and Eastern Europe. In Straškraba M., Tundisi J.G., Duncan, M. (Eds.), *Comparative reservoir limnology and water quality management*, Springer, Dordrecht, pp 153-168.
- Kudersky, L.A., Ieshko, E., Schulman, B., 2003. Distribution range formation history of the monogenean *Gyrodactylus salaris*, Malmberg, 1957-a parasite of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758. In: Veselov, A.J., Ieshko, E.P., Nemova, N.N., Sterligova, O.P., Shustov, J.A., *Atlantic salmon: biology, conservation and restoration*. Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, pp 77-83.
- Kvach, Y., Ondračková, M., Janáč, M., Jurajda, P., 2017. The parasite community of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Actinopterygii: Gobiidae) newly introduced into the upper Elbe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 418, 19.
- Lambdon, P.W., Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Andriopoulos, P., 2008. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia* 80, 101-149.
- Lauer, T.E., Allen, P.H., McComish, T.S., 2004. Changes in mottled sculpin and Johnny darter trawl catches after the appearance of round gobies in the Indiana water of Lake Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society* 133, 185-189.
- Laverty, C., Green, K.D., Dick, J.T.A., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Médoc, V., Spataro, T., Caffrey, J.M., Lucy, F.E., Boets, P., 2017. Assessing the ecological impacts of invasive species based on their functional responses and abundances. *Biological Invasions* 19, 1653-1665.
- Lee, V.A., Johnson, T.B., 2005. Development of a bioenergetics model for the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* 31, 125-134.
- Levine, J.M., D'antonio, C.M., 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 15-26.
- Levine, J.M., Vilà, M., D'antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 775-781.
- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J., Li, B., 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New phytologist* 177, 706-714.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 223-228.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15, 904-910.
- Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- Losos, J.B., Creer, D.A., Glossip, D., Goellner, R., Hampton, A., Roberts, G., Ettling, J., 2000. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* 54, 301-305.
- Lusk, S., Halačka, K., 1995. The first finding of the tubenose goby, *Proterorhinus marmoratus*, in the Czech Republic. *Folia Zoologica* 4, 90-92.
- Lusk, S., Hanel, L. 1996. Druhá diverzita ichtyofauny ČR. *Biodiverzita ichtyofauny ČR* I, 5-15.

- Lusk, S., Lusková, V., Hanel, L., 2008. Nepůvodní druhy v ichtyofauně České republiky-jejich vliv a význam. Biodiverzita ichtyofauny ČR VII, 96-113.
- Lusk, S., Lusková, V., Hanel, L., 2011. Černý seznam nepůvodních invazivních druhů ryb ČR. Biodiverzita ichtyofauny ČR VIII, 79-97.
- Mack, R.N., Gray, A.J., Harper, J.L., Usher, M.B., Joysey, K., Kornberg, H., 1986. Do invading species have definable genetic characteristics? Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 314, 673-674.
- Manné, S., Poulet, N., 2008. First record of the western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) in France. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 389, 03.
- Marchetti, M.P., Moyle, P.B., Levine, R., 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. Freshwater Biology 49, 646-661.
- Mazza, G., Tricarico, E., Genovesi, P., Gherardi, F. 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. Ethology Ecology Evolution 26, 112-129.
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology and Evolution 14, 450-453.
- Meyerson, L.A., Mooney, H.A., 2007. Invasive alien species in an era of globalization. Frontiers in Ecology and the Environment 5, 199-208.
- Meunier, B., Yavno, S., Ahmed, S., Corkum, L.D., 2009. First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). Journal of Great Lakes Research 35, 608-612.
- Miller, P.J., 1986. Gobiidae. In: Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., Tortonese, E. (Eds.), Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean Vol. 3. UNESCO, Paris, pp 1019-1085.
- Mlíkovský, J., Stýblo, P., 2006. Nepůvodní druhy flóry a fauny České republiky. ČSOP, Praha, 496 s.
- Molnar, J.L., Gamboa, R.L., Revenga, C., Spalding, M.D., 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. Frontiers in Ecology and the Environment 6, 485-492.
- Mooney, H.A., 2005. Invasive alien species: the nature of the problem. In: Mooney, H.A., Mack, R.N., McNeely, J.A., Neville, L.E., Schei, P.J., Waage, J.K. (Eds.), Invasive alien species: a new synthesis. Island Press, Washington DC, pp 1-15.
- Moskal'kova, K.I., 1996. Ecological and morphophysiological prerequisites to range extension in the round goby *Neogobius melanostomus* under conditions of anthropogenic pollution. Journal of Ichthyology 36, 584-590.
- Murdoch, W.W., Oaten, A., 1975. Predation and population stability. Advances in Ecological Research 9, 1-131.
- Musil, J., Jurajda, P., Adámek, Z., Horký, P., Slavík, O., 2010. Non-native fish introductions in the Czech Republic—species inventory, facts and future perspectives. Journal of Applied Ichthyology 26, 38-45.
- Naylor, R., 1996. Invasions in agriculture: assessing the cost of the golden apple snail in Asia. Ambio 25, 443-448.
- Neilson, M.E., Stepien, C.A., 2009. Escape from the Ponto-Caspian: evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei). Molecular Phylogenetics and Evolution 52, 81-102.
- Nelson, J.S., Grande, T.C., Wilson, M.V., 2016. Fishes of the World. John Wiley & Sons, New York, 624 s.
- Nentwig, W., 2014. Nevítání vetřelci-invazivní rostliny a živočichové v Evropě. Academia, Praha, 247 s.
- Ojaveer, H., Leppäkoski, E., Olenin, S., Ricciardi, A., 2002. Ecological impact of Ponto-Caspian invaders in the Baltic Sea, European inland waters and the Great Lakes: an inter-ecosystem comparison. In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (Eds.), Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Springer, Dordrecht, pp 412-425.
- Olden, J.D., 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. Journal of Biogeography 33, 2027-2039.

- Oliveira, O.M., 2007. The presence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Oslofjorden and considerations on the initial invasion pathways to the North and Baltic Seas. *Aquatic Invasions* 2, 185-189.
- Osse, J.W.M., van den Boogaart, J.G.M., 1995. Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. In: ICES Marine Science Symposia Vol. 201, Copenhagen, 1995, pp. 21-34.
- Patoka, J., Bláha, M., Devetter, M., Rylková, K., Čadková, Z., Kalous, L., 2016. Aquarium hitchhikers: attached commensals imported with freshwater shrimps via the pet trade. *Biological Invasions* 18, 457-461.
- Pejchar, L., Mooney, H.A., 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 497-504.
- Pergl, J., Pyšek, P., Bacher, S., Essl, F., Genovesi, P., Harrower, C.A., Perglová, I., 2017. Troubling travellers: are ecologically harmful alien species associated with particular introduction pathways? *NeoBiota* 32, 1-20.
- Petchey, O.L., McPhearson, P.T., Casey, T.M., Morin, P.J., 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402, 69-73.
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O., Warren, P.H., 2008. Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 4191-4196.
- Petrusek, A., 2006. *Dikerogammarus villosus* (Sovinsky, 1894), blešivec velkohrbý. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds.), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. ČSOP, Praha, pp 233-234.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D., 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50, 53-65.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84, 1-20.
- Plesník, J., 2017. Evropská unie versus invazní nepůvodní druhy: pomůže nová legislativa? *Živa* 1/2017, 20-21.
- Prášek, V., 2006. Biologie hlavačky mramorované (*Proterorhinus marmoratus*), nového druhu ichtyofauny České republiky. Disertační práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, 80 s.
- Prášek, V., Jurajda, P., 2005. Expansion of *Proterorhinus marmoratus* in the Morava river basin. *Folia Zoologica* 54, 189-192.
- Pyšek, P., Kučera, T., Jarošík, V., 2002. Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. *Global Ecology and Biogeography* 11, 279-289.
- Pyšek, P., Chytrý, M., Moravcová, L., Pergl, J., Perglová, I., Prach, K., Skálová, H., 2008. Rostlinné invaze v české republice: situace, výzkum a management. *Zprávy české botanické společnosti* 23, 1-222.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Kühn, I., Wild, J., Arianoutsou, M., Bacher, S., Chiron, F., Didžiulis, V., Essl, F., 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 12157-12162.
- R Core Team, 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Ray, W.J., Corkum, L.D., 2001. Habitat and site affinity of the round goby. *Journal of Great Lakes Research* 27, 329-334.
- Rejmánek, M., 2013. Extended leaf phenology: a secret of successful invaders? *Journal of Vegetation Science* 24, 975-976.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., Barbour, M.G., Crawley, M.J., Hrusa, G.F., Moyle, P.B., Williamson, M., 2002. Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83, 131-133.
- Renai, B., Gherardi, F., 2004. Predatory efficiency of crayfish: comparison between indigenous and non-indigenous species. *Biological Invasions* 6, 89-99.

- Ricciardi, A., 2006. Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity. *Diversity and Distributions* 12, 425-433.
- Ricciardi, A., Rasmussen, J.B., 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 1759-1765.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93-107.
- Rogers, D., 1972. Random search and insect population models. *Journal of Animal Ecology* 41, 369-383.
- Roques, A., Rabitsch, W., Rasplus, J.Y., Lopez-Vaamonde, C., Nentwig, W., Kenis, M., 2009. Alien terrestrial invertebrates of Europe. In: DAISIE (Eds.), *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht, pp 63-79.
- Roche, K., Janáč, M., Šlapanský, L., Mikl, L., Kopeček, L., Jurajda, P., 2015. A newly established round goby (*Neogobius melanostomus*) population in the upper stretch of the River Elbe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416, 33.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Sapota, M.R., 2006. NOBANIS – Invasive alien species fact sheet – *Neogobius melanostomus*. Online database of the European network on invasive alien species: www.nobanis.org, staženo 23.4.2018.
- Savino, J.F., Stein, R.A., 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 111, 255-266.
- Sax, D.F., Gaines, S.D., 2008. Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11490-11497.
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications* 8, 14435.
- Sentis, A., Hemptinne, J.L., Brodeur, J., 2013. How functional response and productivity modulate intraguild predation. *Ecosphere* 4, 1-14.
- Shea, K., Chesson, P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 170-176.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 350-355.
- Skóra, K.E., Stolarski, J., 1993. New fish species in the Gulf of Gdansk, *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 1, 83-84.
- Sol, D., Duncan, R.P., Blackburn, T.M., Cassey, P., Lefebvre, L., 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 5460-5465.
- Solomon, M., 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18, 1-35.
- Sousa, R., Antunes, C., Guilhermino, L., 2008. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Journal of Limnology*, 44 85-94.
- South, J., Dick, J.T.A., McCard, M., Barrios-O'Neill, D., Anton, A. 2017. Predicting predatory impact of juvenile invasive lionfish (*Pterois volitans*) on a crustacean prey using functional response analysis: effects of temperature, habitat complexity and light regimes. *Environmental Biology of Fishes* 100, 1155-1165.
- Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B., Osman, R.W., 2002. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 15497-15500.
- Steinhart, G.B., Marschall, E.A., Stein, R.A., 2004. Round goby predation on smallmouth bass offspring in nests during simulated catch-and-release angling. *Transactions of the*

- American Fisheries Society 133, 121–131.
- Sweka, J.A., Hartman, K.J., 2003. Reduction of reactive distance and foraging success in smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, exposed to elevated turbidity levels. *Environmental Biology of Fishes* 67, 341-347.
- Tanentzap, A.J., Bazely, D.R., Laforteza, R., 2010. Diversity–invasibility relationships across multiple scales in disturbed forest understoreys. *Biological Invasions* 12, 2105-2116.
- Taraborelli, A.C., Fox, M.G., Schaner, T., Johnson, T.B., 2009. Density and habitat use by the round goby (*Apollonia melanostoma*) in the Bay of Quinte, Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 35, 266-271.
- Thorp, C.J., Alexander, M.E., Vonesh, J.R., Measey, J. 2018. Size-dependent functional response of *Xenopus laevis* on mosquito larvae. *PeerJ PrePrints* doi.org/10.7287/peerj.preprints.26575v1.
- Townsend, C.R., Risebrow, A.J., 1982. The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish. *Oecologia* 53, 293-295.
- Trails, L.W., Bradshaw, C.J., Brook, B.W., 2007. Minimum viable population size: a meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation* 139, 159-166.
- Valová, Z., Jurajda, P., Janáč, M., 2006. Spatial distribution of 0+ juvenile fish in differently modified lowland rivers. *Folia Zoologica* 55, 293-308.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J.M., Fischer, M., 2010. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters* 13, 947-958.
- van Kessel, N., Dorenbosch, M., Kranenbarg, J., van der Velde, G., Leuven, R.S.E.W., 2016. Invasive Ponto-Caspian gobies rapidly reduce the abundance of protected native bullhead. *Aquatic Invasions* 11 179-188.
- Vander Zanden, M.J., Casselman, J.M., Rasmussen, J.B., 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401, 464-467.
- Vašek, M., Všeticková, L., Roche, K., Jurajda, P., 2014. Diet of two invading gobiid species (*Proterorhinus semilunaris* and *Neogobius melanostomus*) during the breeding and hatching season: no field evidence of extensive predation on fish eggs and fry. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters* 46, 31-36.
- Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A.C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C., Tscheulin, T., 2009. Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276, 3887-3893.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8, 135-144.
- Vitousek, P.M., D'antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M., Westbrooks, R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21, 1-16.
- Všeticková, L., Janáč, M., Vašek, M., Roche, K., Jurajda, P., 2014. Non-native western tubenose gobies *Proterorhinus semilunaris* show distinct site, sex and age-related differences in diet. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 414, 10.
- Všeticková, L., Janáč, M., Roche, K., Jurajda, P., 2015. Assessment of possible diel and sex-related differences in round goby (*Neogobius melanostomus*) diet. *Folia Zoologica* 64, 104-111.
- Vucic-Pestic, O., Ehnes, R.B., Rall, B.C., Brose, U., 2011. Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Global Change Biology* 17, 1301-1310.
- Walsh, M.G., Dittman, D.E., O’Gorman, R., 2007. Occurrence and food habits of the round goby in the profundal zone of southwestern Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 33, 83–92.
- Ward, J.M., Ricciardi, A., 2007. Impacts of *Dreissena* invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis. *Diversity and Distributions* 13, 155-165.

- Wasserman, R.J., Alexander, M.E., Dalu, T., Ellender, B.R., Kaiser, H., Weyl, O.L.F., 2016. Using functional responses to quantify interaction effects among predators. *Functional Ecology* 30, 1988-1998.
- Williamson, M., 1996. *Biological invasions*. Springer Science Business Media, Dordrecht, 244 s.
- Witkowski, A., 2009. On the expansion and occurrence of an invasive species-*Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Teleostei: Cyprinidae: Gobioninae) in Poland. *Fragmenta Faunistica* 52, 25-32.
- Wolfe, R.K., Marsden, J.E., 1998. Tagging methods for the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* 24, 731-735.
- Xu, M., Mu, X., Dick, J.T.A., Fang, M., Gu, D., Luo, D., Zhang, J., Luo, J., Hu, Y., 2016. Comparative functional responses predict the invasiveness and ecological impacts of alien herbivorous snails. *PLoS ONE* 11, e0147017.
- Young, J.A.M., Marentette, J.R., Gross, C., McDonald, J.I., Verma, A., Marsh-Rollo, S.E., Macdonald, P.D.M., Earn, D.J.D., Balshine, S., 2010. Demography and substrate affinity of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in Hamilton Harbour. *Journal of Great Lakes Research* 36, 115-122.

9. ABSTRAKT

Potravní chování hlaváčovitých ryb v závislosti na komplexitě prostředí

Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a hlavačka poloměsíčitá *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) jsou bentické rybí druhy, které v posledních několika dekádách rozšířily areál svého rozšíření z původní Ponto-Kaspické oblasti nejen do Evropy, ale také do Severní Ameriky. Škodlivý vliv hlaváče černoústého na původní společenstva byl prokázán v několika studiích. Naproti tomu hlavačka poloměsíčitá není tolik prozkoumána a je jí připisován jen nepřímý vliv. Cílem této bakalářské práce bylo porovnání ekologického vlivu a predančního tlaku obou nepůvodních predátorů na plůdek kapra obecného (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) ve třech různě komplexních habitatech: na písčitém a kamenitém substrátu a v habitatu s imitací rostliny. Pokusy byly provedeny za pomoci metody pro ekologické hodnocení potravního chování a vztahu predátorů ke kořisti v různých podmínkách pomocí tzv. komparativní funkční odpovědi (*comparative functional response*), která byla úspěšně aplikována pro odhad a porovnání ekologického vlivu nepůvodních druhů. Mezidruhové srovnání hlaváče černoústého a hlavačky poloměsíčité prokázalo stejnou dobu zpracování kořisti v kamenitém prostředí a v habitatu s rostlinou. To naznačuje stejný ekologický vliv *per capita* u obou predátorů. Oba predátoři zároveň vykazovali signifikantně menší dobu zpracování na kamenitém substrátu v porovnání s ostatními habitaty, tedy ekologický vliv obou predátorů je v tomto prostředí vyšší. Hlaváč černoústý i hlavačka poloměsíčitá vykazovali funkční odpověď II. typu ve všech testovaných habitatech. Výsledky BP také zdůrazňují důležitost komplexního jednání při managementu nepůvodních druhů. Při eliminaci invazního druhu (hlaváče černoústého) může totiž uvolněná nika nastartovat populační růst u jiného nepůvodního druhu, který nebyl do té doby považován za invazní (např. u hlavačky poloměsíčité).

Klíčová slova: biologické invaze, ekologický vliv, functional response, habitat, hlavačka poloměsíčitá, hlaváč černoústý, potravní chování

10. ABSTRACT

Feeding behavior of alien gobiids under different habitat complexities

Round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) are two benthic fish species, which have recently expanded from their native ranges of Ponto-Caspian Region to Europe and North America. While the ecological impact of round goby is widely documented, western tubenose goby receives little attention and its effect on aquatic communities has not yet been quantified. The main aims of present B.Sc. thesis are assessment and comparison of ecological impact and feeding behavior of both alien predatory fish species upon larvae of common carp (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758). The feeding behavior was tested in three habitats with different complexities: sandy and rocky substratum and habitat with plant. Present experiments were accomplished using comparative functional response, which has been successfully applied in assessment and comparison of ecological impact of alien species and their feeding behavior. Interspecific comparison between round goby and western tubenose goby showed similar handling times in rocky substratum and in habitat with plant suggesting similar *per capita* ecological impact of both predators. Intraspecific comparison showed significantly lower handling time in rocky habitats compared to others, and hence the ecological impact of both predators in such environments could elevate. Both, round goby and western tubenose goby showed type II FR in all treatments. Our results highlight the importance of complex actions in management of biological invasions, as the elimination of invasive round goby can boost the population growth of another alien species, *e.g.* western tubenose goby, which was not considered invasive until that time.

Keywords: biological invasions, ecological impact, feeding behavior, functional response, habitat, round goby, western tubenose goby