

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Rozdíly v chování mezi invazním karasem stříbřitým
a původním karasem obecným v potravní aktivitě**

Bakalářská práce

Yevdokiia Stepanyshyna

Školitel: RNDr. Marek Šmejkal, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Petr Blabolil, Ph.D.

České Budějovice 2022

Bibliografické údaje

Stepanyshyna, Y., 2022: Rozdíly v chování mezi invazním karasem stříbřitým a původním karasem obecným v potravní aktivitě. [Behavioural differences in invasive gibel carp and native crucian carp in foraging activity. Bc. Thesis, in Czech] – 50 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

In this bachelor thesis, the behavioural differences in foraging activity were studied between invasive gibel carp (*Carassius gibelio*) and native crucian carp (*Carassius carassius*) by using experimental setups in laboratory conditions. I focused on estimation of boldness, activity and speed of foraging in habituated and non-habituated fish. Contrary to our hypothesis based on field observations, crucian carp had in part of experiments significantly higher values compared to gibel carp, suggesting bolder behaviour in the laboratory.

Prohlášení

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

V Českých Budějovicích, 08. 12. 2022

.....

Yevdokiia Stepanyshyna

Poděkování

Ráda bych touto cestou chtěla poděkovat především svému školiteli RNDr. Marku Šmejkalovi, Ph.D. za odborné vedení práce, všestrannou pomoc, nesmírnou snahu, trpělivost a velké množství osobních konzultací. Poděkování patří i konzultantovi RNDr. Petru Blabolilovi, Ph.D. za jeho dodatečné cenné rady. Taky bych chtěla poděkovat celému týmu FishEcU za vřelé přijetí a pracovní atmosféru, především Markovi, Sandipovi, Kiranovi, Pankajovi a Milanovi. V neposlední řadě děkuji své rodině za celoživotní podporu nejen ve studiu, ale i na mnou zvolené cestě.

Financování bakalářské práce

Průzkum byl finančně podpořen v programu Regionální spolupráce Akademie věd ČR v roce 2022 v rámci projektů NAZV QK1920326.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Cíle práce.....	3
2	Teoretická část.....	3
2.1	Problematika invazních druhů.....	3
2.1.1	Fáze invaze	3
2.1.2	Záměrné a náhodné introdukce.....	4
2.1.3	Rizika přenosu patogenů.....	5
2.1.4	Rizika hybridizace	5
2.1.5	Dopady invazních druhů na ekosystém	6
2.1.6	Socioekonomický dopad invazních druhů na společnost	6
2.1.7	Vytlačování původních druhů.....	7
2.1.8	Jak se proti invazím bránit	8
2.1.9	Legislativa a současný stav	9
2.2	Charakteristika studovaných druhů ryb.....	10
2.2.1	Karas obecný.....	10
2.2.2	Potravní strategie	13
2.2.3	Karas stříbřitý	13
2.2.4	Potravní strategie	16
2.3	Habituace.....	16
2.4	Teorie typů osobnosti	17
2.4.1	Vliv typu osobnosti na invaze.....	17
3	Empirická část	20
3.1	Hypotézy	20
4	Metodika.....	20
4.1	Popis experimentální místnosti	22
4.2	Experimenty s bentickou potravou.....	24
4.2.1	Larvy bzučivky rudohlavé	24
4.2.2	Pelety	24
4.3	Experiment s konzumací zooplanktonu	24
4.3.1	Hrotnatky	24
4.4	Zpracování výsledků	25
5	Výsledky.....	25

5.1	Experimenty s bentickou potravou.....	25
5.1.1	Larvy bzučivky rudohlavé	25
5.1.2	Pelety	27
5.2	Experiment s konzumací zooplanktonu	29
5.2.1	Hrotnatky	29
6	Diskuze.....	31
7	Závěr.....	36
8	Seznam použité literatury	37

Úvod

Biologické invaze, tedy přesun druhu mimo jeho původní areál rozšíření, způsobují velké problémy napříč celou florou a faunou, proto jsou považovány za jednu z klíčových složek globálních změn životního prostředí a současné krize biodiverzity (Tickner et al., 2020). Jedná se o fenomén zavlečení nepůvodních druhů, které překonávají různé bariéry ve většině případů s pomocí člověka, následně kolonizují nová území, samovolně a nekontrolovaně se šíří a udržují populace mimo její přirozenou geografickou oblast (Simberloff et al., 2013; Britton & Gozlan, 2013; Dominguez Almela et al., 2021).

Invazní druhy si zaslouženě získávají pozornost jako jedna z hlavních hrozeb pro biologickou rozmanitost a podstatná složka globální změny (Dukes & Mooney, 1999; Jarić et al., 2019). Při vyšších hustotách mají invazní druhy tendenci vytlačovat původní druhy, zcela je nahradit až vyhubit (Mack et al., 2000; Salo et al., 2007). Taktéž invazní druhy přináší podstatné negativní důsledky na původní společenstva, včetně přenosu nových patogenů, degradace stanovišť a hybridizace s původními druhy (García-Vásquez et al., 2017; Matsuzaki et al., 2009). Ekologické dopady mohou také nastat prostřednictvím přímé predace nebo nepřímou prostřednictvím soutěže o zdroje, jako potrava a prostor (Foley et al., 2017). V neposlední řadě lze připomenout i fakt, že invazní druhy způsobí obrovské ekonomické ztráty. Na začátku tohoto století bylo odhadováno, že náklady spojené s invazemi dosahují až 5 % světového HDP. Například výdaje způsobené cizími druhy ryb v USA činí roční ztrátu 5,4 miliardy dolarů (Pimentel et al., 2005).

Ukazuje se, že nejzranitelnější, zvláště náchylné a citlivé na biologické invaze jsou sladkovodní ekosystémy. Ačkoli mají pozoruhodnou biodiverzitu s vysokou úrovní endemismu na omezeném prostoru, vlivem invazních druhů dramatickým způsobem klesá (Miqueleiz et al., 2020; Tickner et al., 2020). Invazní ryby jsou ve světě stále využívány ve velkých objemech pro akvakulturní produkci, jako okrasné ryby nebo pro sportovní rybolov, i když mohou ovlivnit živočišnou produkci přenosem patogenů, což může způsobit relativně vysoké náklady. Příkladem může být přenos kapřího herpes viru 3 (CyHV-3) z karase stříbřitého (*Carassius gibelio*) na kapry obecné (*Cyprinus carpio*) z akvakultury (El-Matbouli & Soliman, 2011; Gozlan et al., 2010). Dokonce mohou poškozovat lidské zdraví buď přímým přenosem patogenu na člověka, nebo konzumací intoxikované ryby, kumulující znečišťující látky. Příkladem přímé hrozby představuje například střevlička východní (*Pseudorasbora parva*) schopná přenášet klonorchíazu (Fan, 1998).

Od doby, kdy si ekologové uvědomili význam fenoménu biologické invaze, pokoušeli se vymezit biologické a ekologické vlastnosti invazivních druhů. Empirické důkazy naznačují, že pro úspěch usazení populace a vůbec dynamiku invaze je důležitá široká škála abiotických a biotických faktorů, včetně vlastností druhu, které jsou vysoce plastické a pomáhají překonat demografické překážky a také včetně projevu typů osobnosti (Duckworth & Badyaev, 2007; Gozlan et al., 2010; Richards et al., 2006) (viz kapitola 2.5).

V současné době se upíná pozornost buď na druhy s vysokým invazním potenciálem, anebo na druhy, které již vnikly, konkurují a vytlačují původní druhy, čímž mění ráz kolonizovaných biotopů (Miqueleiz et al., 2020). Například v minulosti jedna z nejhojnějších ryb stojatých vod střední a severní Evropy karas obecný se nyní ocitla na pokraji vyhynutí. Ke snižování jeho početnosti dochází neustále, přičemž největší zásluhu na ní má konkurenční tlak ze strany invazního karase stříbřitého. Vysoká míra konkurence se projevuje v obsazení stejné potravní niky, odolnosti vůči podmínkám prostředí s nedostatkem kyslíku, podobném způsobu rozmnožování, taktéž v obsazování vhodných lokalit. Nicméně nezanedbatelné je i mizení sekundárních habitatů jako návesní rybníčky, zabahněné tůňky a požární nádrže, kam se karas obecný přestěhoval z míst svého původního výskytu v dolních tocích řek. Teď kvůli konkurenčnímu tlaku a mizení jeho přírodního biotopu se nemá kam stěhovat a vymírá (Tapkir et al., 2022).

Tato bakalářská práce se zaměřuje na porovnání rozdílů v potravní aktivitě mezi invazním karasem stříbřitým a v České republice původním a kriticky ohroženým karasem obecným. Teoretická část se zabývá problematikou invaze, vytlačováním původních druhů a klade důraz na teorii typu osobnosti. Práce se dále zabývá vlivem habituace na změnu chování, jeho projevy a prosazování určitého typu osobnosti ve skupině ryb téhož druhu. Empirická část porovnává aktivitu během krmení a převažující typ osobnosti obou druhů ryb jak habituovaných, tak i nehabituovaných jedinců v rámci jednotlivých experimentů prováděných v laboratoři s třemi různými typy potravy.

Toto téma je velice aktuální a přínosné, nýbrž výsledky mé bakalářské práce jsou součástí širší vědecké studie a budou proto významným příspěvkem v řešení aktuální problematiky vymizení karase obecného z našich vod a snaze o jeho záchranu (Šmejkal, Kalous & Velenský, 2021).

1.1 Cíle práce

Hlavním cílem této bakalářské práce je vytvořit literární rešerši o problematice biologických invazi, vlivu invazních druhů na původní společenstvo, projevech typů osobnosti a následné provedení samotného behaviorálního průzkumu. Na základě poznatků z teoretické části budou vyhodnoceny výsledky experimentu. Cílem je porovnání typů osobností ve vztahu k potravní aktivitě mezi karasem stříbřitým a karasem obecným. Průzkum bude proveden s jednotlivými typy potravy: larva bzučivky rudohlavé (*Calliphora vomitoria*), suché krmivo pro ryby (C-3 Carpe F; Skretting, Stavanger, Norsko) a hrotnatky velké (*Daphnia magna*), aby se porovnala preference potravy obou druhů a jejich případné změny. Dalším dílčím cílem je poukázat na vliv habituace na projevy chování, porovnat aktivitu a tzv. míru smělosti mezi těmito druhy.

2 Teoretická část

2.1 Problematika invazních druhů

2.1.1 Fáze invaze

Invaze je vícestupňový proces, který zahrnuje introdukci, nekontrolované šíření, usazování zavlečeného druhu, vytvoření populace mimo svoji geografickou oblast a velký dopad na původní komunitu (Britton & Gozlan, 2013; Lodge, 1993). Kromě invazních druhů existují taky expanzivní druhy, které rovněž mohou masivně osidlovat nová stanoviště, ale jsou v dané geografické oblasti původní, pouze se rozptylují na větší vzdálenosti (Elias, 2001). Podle Gozlan et al. (2009) může být obtížné určit, zda se používá společné myšlení v různých terminologiích, protože se k popisu biologických invazí používá tolik různorodých názvů. Například nepůvodní ryby jsou také označovány jako cizí, exotické, plevelné a škůdci. Chapple et al. (2012) tvrdí, že v biologii invaze existují dvě nepohodlné pravdy: většina výzkumu se soustředila na poslední fáze procesu introdukce, tedy usazování na území, tvorba vlastních populací a dopad na ekosystém (Colautti et al., 2006; Puth & Post, 2005), zkoumání úspěchu invaze se koncentrovalo na záměrnou introdukci nebo kombinaci úmyslné a náhodné introdukce (Hayes & Barry, 2008). Z tohoto pohledu je tak stále velký prostor pro výzkum v oblasti invazní ekologie hlavně pro náhodné introdukce.

Obecně rychlé geografické rozšíření jedince vyžaduje překonat environmentální bariéry a přesunout se z oblastí obývaných lidmi do venkovských nebo přírodních stanovišť (Blackburn et al., 2011). Rozptýlení populace lze dosáhnout buď přirozeným způsobem nebo pomocí člověka. Průzkumné chování, hledání úkrytu, smělost a preference stanoviště usnadňují přepravu černých pasažérů lidmi v rámci zavedené oblasti a mohou vést k opakovanému tzv. „spot-fire“, tedy zavedení a rozšíření druhů v celém svém invazním

areálu. Například ohniví mravenci (*Solenopsis invicta*) byly převezeny do nových oblastí Floridy během údržby silnic z důvodu využití zeminy z kontaminovaného centrálního skladu (King et al., 2009).

Ryby náleží mezi nejvíce introdukovanou skupinu vodních živočichů na světě a zároveň mezi jednu z nejohroženějších. Nicméně kvůli společenské poptávce po rybích produktech, jsou nepřetržitě vysazovány pro potravinářskou akvakulturu (51 %), okrasné ryby (21 %), sportovní rybolov (16 %) a rybolov (12 %) (Gozlan, 2008).

2.1.2 Záměrné a náhodné introdukce

Nepůvodní druhy byly vždy do nových ekosystémů zavlečeny především prostřednictvím lidské činnosti, ať už záměrně nebo neúmyslně (Vitoušek et al., 1997). Záměrné vysazování nepůvodních druhů ryb probíhá často za účelem modifikace volně žijících populací. Odpovídá tak třem hlavním potřebám v oblasti řízení rybolovu: zřízení nových lovišť, posílení již existujících lovišť a vyplnění prázdných nik. Také za účelem zvýšit produkci krmných ryb pro dravce a poskytnout nové objekty pro sportovní rybolov a okrasné ryby (Copp et al., 2005). Cambray (2003) naznačuje, že takové zavádění cizích druhů pro rekreační rybolov je jednou z hlavních příčin degradace životního prostředí, která vede ke ztrátě biodiverzity. Pro představu výdaje na rekreační rybolov v celé Evropě přesahovaly 25 miliard ročně (Cooke & Cowx, 2004). V neposlední řadě s menší mírou probíhá záměrné vysazení invazních druhů za účelem manipulace s ekosystémem prostřednictvím bioinženýrství nebo biologické kontroly, jako je predace nežádoucích organismů. Zejména gambusie komáří (*Gambusia affinis*) pro redukci početnosti larev komárů (Kumar & Hwang, 2014), amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*) pro redukci makrofyt či tolstolobik bílý (*Hypophthalmichthys molitrix*) pro redukci fytoplanktonu. Ačkoliv se na první pohled může zdát, že tyto introdukce byly velice úspěšné, co se týče nákladnějších a environmentálně přijatelnějších alternativ, jako jsou insekticidy a herbicidy, opak je pravdou. Ukázalo se, že gambusie komáří jsou agresivními lovci potravy, živící se pestrou kořistí, včetně vajíček, potěru a larev původní bioty (Goodsell & Kats, 1999). Záměrné vysazování do volné přírody je zatíženo riziky, není-li správně regulováno (Gozlan et al., 2010; Wittenberg & Cock, 2001). Obzvláště problematické je náhodné zavlečení, které vyvolává největší obavy. Předpokládá se, že střevlička východní (*Pseudorasbora parva*), která byla původně objevena v Evropě na rybí farmě v Rumunsku v roce 1961, byla zavlečena náhodně jako kontaminant ze zásilky tolstolobiku bílých (*Hypophthalmichthys molitrix*) (Gozlan et al., 2002).

Výsledky studie Britton & Gozlan (2013) poskytují přesvědčivé důkazy, že tlak propagule ovlivňuje usazování populace na začátku invaze. Propagule je rozmnožovací struktura, ze

kteřé nový jedinec může pocházet. Prokázalo se, že nárůst pouze o 15 páru vysazených střevliček východních vedl ke zvýšení pravděpodobnosti usazení z 30 % na 99 %. Takové zjištění dává vřled do dynamiky tohoto druhu, jelikož ukázala jednu z nejrozšířenějších a nejrychlejších invazí ryb za posledních 50 let, označuje se jako jedna z deseti nejinvazivnějších druhů v Evropě. Autoři odhalili, že usazení introdukované ryby a tvorba invazních populaci může být iniciováno velmi nízkým počtem zakladatelů (Britton & Gozlan, 2013).

2.1.3 Rizika přenosu patogenů

Spolu s hlavní rolí akvakultury v introdukci invazních ryb následovalo zvýšené zavádění a translokace infekčních patogenů ve sladkovodních ekosystémech (Gozlan et al., 2006). Obtížná je identifikace epidemie mezi volně žijícími zvířaty, způsobující vysokou úmrtnost nebo změny v chování, protože nemocná nebo uhynulá zvířata jsou rychle konzumována predátory nebo nekrofágy (Gozlan et al., 2005; Murray & Peeler, 2005).

Jak tvrdí Kirk (2003), příkladem šíření nemoci v důsledků pohybu invazních ryb a introdukci pro účely akvakultury je zavlečení krevnatky úhoři (*Anguillicoloides crassus*) do Evropy na počátku 80. let 20. století. Tato hlístice původem z Asie může vážně narušit funkci plynového měchýře a způsobuje ztráty v intenzivní produkci úhoře říčního (*Anguilla anguilla*). Intenzivní podmínky akvakultury, jako je vysoká hustota obsádky, manipulace a špatná kvalita vody, hromadění odpadu, vedou k oslabení imunity a podpoře vzniku onemocnění (Gozlan et al., 2006).

2.1.4 Rizika hybridizace

Navzdory tomu, že je hybridizace u ryb docela běžným jevem (probíhá totiž mnohem častěji než u jiných obratlovců), ztráta genetické integrity je uváděna jako potenciální ekologický dopad spojený s vysazením nepůvodních ryb (Hanfling et al., 2005). Ve sladkovodních ekosystémech běžné hybridní zóny se vyznačují relativně malými oblastmi s omezeným prostředím pro tření, kde se setkávají rozlišné druhy a vyměňují svůj genetický materiál (Scribner et al., 2000). Hybridní zóny se tak stávají dalším stresovým faktorem pro křehké populace druhů, které mají omezenou distribuci a mohou vést ke ztrátě genetických integrit (D'Amato et al., 2007; Hanfling et al., 2005). Podle van der Veer & Nentwig (2015) měl karas stříbrný největší negativní účinky (3,5 bodů dopadu) v kategorii hybridizace, kvůli jeho schopnosti produkovat plodné potomstvo se dvěma původními druhy, karasem obecným, kaprem obecným (*Cyprinus carpio*) a zavlečeným karasem zlatým (*Carassius auratus*). Taková hybridizace postihuje až 38 % populací karase obecného ve Spojeném království (Hanfling et al., 2005; Smartt, 2007).

2.1.5 Dopady invazních druhů na ekosystém

Pro Simberloff (2007) je zdrojem negativního ekologického dopadu pouhý akt zavlečení invazních druhů do ekosystému, takzvaně na principu je vinen, než se prokáže nevinnost. Ekologické změny jsou nevyhnutelné, když je jakýkoliv druh vysazen a usazen v původním ekosystému. Pouze v případě že tyto změny povedou k měřitelné ztrátě diverzity nebo změně ve fungování ekosystému, charakterizovanou jeho ztrátou odolnosti vůči poruchám, schopnosti zachovat své fungování, struktury, různé zpětné vazby a poskytování služeb, lze zavlečení druhů ryb považovat za škodlivé (Folke et al., 2004). Introdukce ryb může změnit strukturu potravinové sítě a fungování ekosystému prostřednictvím mechanismů shora dolů nebo zdola nahoru nebo prostřednictvím společného omezení spotřebitelů a zdrojů (Eby et al., 2006).

Změna stanoviště s dlouhodobými důsledky pro mnoho druhů a celkovou celistvost ekosystému je dobře ilustrovaná celosvětovým zavedením kapra obecného (Pinto et al., 2005), který svým chováním při hledání potravy modifikuje vodní ekosystémy, což vede k vykořenění rostlin a resuspenzi sedimentů. Doprovodným efektem je zvýšený zákal, bránící opětovnému růstu rostlin a ovlivňující biomasu fytoplanktonu (Miller & Crowl, 2006).

Vzhledem k tomu, že řada sladkovodních ekosystémů prochází radikálními změnami v důsledku antropogenních tlaků jako je degradace stanovišť, stavby přehrad, těžba štěrku, využívání půdy, znečištění, eutrofizace a změna klimatu, je třeba měřit účinek introdukovaných nepůvodních ryb na tomto pozadí (Seilheimer et al., 2009). Inženýrské hráze a další protipovodňové stavby oddělují řeky od jejich záplavových oblastí. Grill et al. (2019) měřili konektivitu v říčních systémech po celém světě a zjistili, že pouze jedna třetina velmi dlouhých světových řek zůstává volně tekoucí. Z 29 500 druhů závislých na sladké vodě, dosud hodnoceny pro Červený seznam IUCN, je 27 % ohroženo vyhynutím (Tickner et al., 2020). V přehledu prokázaných účinků invaze na celém světě dospěl Gozlan (2008) k podobným závěrům jako Simberloff (2007) a „pravidlu desítek“ od Williamson & Fitter (1996). To předpovídalo, že 10 % všech introdukcí se usadí a 10 % zavedených se stane invazním druhem.

2.1.6 Socioekonomický dopad invazních druhů na společnost

Mnohdy zanedbávaným aspektem spojeným s pohybem invazních druhů je socioekonomický dopad (Pimentel et al., 2005). Veřejný konsenzus je, že nepůvodní invazní druhy mají negativní ekonomické dopady, ale každá mince má dvě strany. Existují pozitivní i negativní ekonomické dopady invazí, například příjmy a zabezpečení potravin je pozitivní oproti nákladům na eradikaci, kontrolu a ztrátu biologické rozmanitosti na druhé straně. Gozlan et

al. (2010) uvádí jako jeden z důkazů pozitivního vlivu invazních druhů fakt, že zavedené lososovité ryby v Chile podporují prosperitu odvětví akvakultury, které jsou odpovědné až za 30 % celosvětově chovaných lososovitých a přímo zaměstnává 30 000 lidí.

Za uplynulých 150 let bylo do vod České republiky pokusně vysazeno nebo přivlečeno celkem 41 invazních druhů ryb. Doložená roční průměrná produkce nepůvodních druhů vhodných k lidské spotřebě se pohybuje kolem 2 000 tun, tj. 8,2 % roční průměrné produkce tržních rybích kultur v ČR (Lusk et al., 2010). Veškeré ekonomické a sociální výhody plynoucí z vysazování invazních ryb musí být zváženy spolu s environmentálními důsledky (Gozlan et al., 2010).

Negativní příklad dopadu invazních druhů byl pozorován u některých rybníků v nivě Dyje. Finanční ztráty v důsledku nadměrného výskytu karase stříbřitého zde v roce 1999 dosahovaly až 200–300 EUR na hektar. Počet a biomasa karasů stříbřitých stanovila 2 500 jedinců a 390 kg biomasy na hektar vodní plochy (Lusk et al., 2010). Tato situace vedla k obrovské konkurenci o potravu a prostor, poklesu počtu nebo dokonce vymizení charakteristických původních druhů ryb. Z tohoto důvodu by se měly veškeré ekonomické a sociální výhody plynoucí z vysazování invazních ryb zvážit s environmentálními důsledky (Gozlan et al., 2010).

2.1.7 Vytlačování původních druhů

Biologické introdukce jsou často spojeny se značnými ekologickými důsledky, včetně úbytku původních druhů. Taková kombinace ovlivňuje vzorce biologické rozmanitosti, především zvýšením podobnosti mezi společenstvy druhů. Tato změna biodiverzity, nazývaná taxonomická homogenizace, byla zřídka hodnocena ve světovém měřítku (McKinney & Lockwood, 1999; Villéger et al., 2011). Sladkovodní ekosystémy a jejich společenstva ryb jsou zvláštní, protože povodí lze považovat za „biogeografické“ ostrovy, kde překážky přirozené migrace ryb mezi hydrografickými povodími ve velkých časových měřítcích znamenají, že procesy vymírání a speciace jsou do značné míry unikátní pro každé povodí (Gozlan et al., 2010).

Zdatnější druhy mohou vyloučit ty méně zdatné, což se nazývá „princip kompetitivního vyloučení“ Hardin (1960). Aby se druh vymanil z tohoto principu, musí se přizpůsobit alternativní životní historii a mít rozdílnost v zásadní konkurenční vlastnosti (Pfennig & Pfennig, 2010).

Podle analýz van der Veer & Nentwig (2015) mají invazní druhy ryb nejsilnější dopad na životní prostředí prostřednictvím predace, po níž následuje konkurence s původními druhy.

Konkurence může být odhalena řadou různých metod, projevuje se interaktivními posuny v různých aspektech, jako například: snížený příjem potravy, snížení individuálního růstu, snížení hustoty populaci nebo vymírání, změněné složení komunity a velikost kořisti (Bøhn et al., 2008). Existuje silná mezidruhová konkurence mezi karasem obecným a karasem stříbřitým, protože byl zaznamenán úbytek populace karase obecného (Tapkir et al., 2022).

Dopady invazních druhů na sladkovodní biodiverzitu sahají od změn chování původních druhů až po kompletní restrukturalizaci potravních sítí a vyhynutí celé fauny (Gallardo et al., 2016 b). Například pstruzi obecní (*Salmo trutta*) zavlečené do novozélandských proudů překonaly konkurenci a vytlačili původní druhy predátorů z čeledi Galaxiidae (McDowall, 2006). Duckworth & Badyaev (2007) ukázali rozptýlení vysoce agresivních západních modrásků na frontu invaze, což tomuto druhu umožnilo překonat konkurenci a vytlačit méně agresivní horské modráky. Vysazování sportovních ryb může mít za následek negativní dopady, jak bylo pozorováno v nádržích v jižní Brazílii, kde zavlečení a invazivní okouni amazonští (*Cichla* spp.) vedli k podstatnému poklesu rozmanitosti původních ryb prostřednictvím predace (Britton & Orsi, 2012).

Polyploidní biotyp karase stříbřitého z Asie se stal známým díky agresivní kolonizaci nových stanovišť. To vedlo k tomu, že překonal konkurenci a vyhubil některé původní druhy (Liasko et al., 2011), včetně karase obecného. Karas stříbřitý má významný negativní vliv na původní ichtyofaunu. Silně snížil výskyt a počty původní populaci karasů obecných a přispěl také ke snížení počtu lína obecného (*Tinca tinca*), slunky obecné (*Leucaspis delineatus*) a dalších původních kaprovitých ryb. V České republice následoval po rozšíření karase stříbřitého a degradaci biotopu dramatický pokles dříve zdravých populací karasů a v některých případech vyhynutí místní populace karasů (Tapkir et al., 2022; Tarkan et al., 2012). V současné době dosahuje koeficient zoogeografické integrity (ZIC, tj. počet původních druhů dělený celkovým počtem druhů přítomných v systému, Bianco 1990) pro Českou republiku hodnoty 0,82 při započtení naturalizovaných a aklimatizovaných druhů (Lusk et al., 2010).

2.1.8 Jak se proti invazím bránit

Roční míra záznamu invazních druhů za posledních 200 let celosvětově vzrostla. Výsledky studie Mormul et al. (2022) naznačují, že invaze exponenciálně rostou, proto počet napadených míst se může během 14 let zdvojnásobit.

Dopady invazních druhů na sladkovodní biodiverzitu sahají od změn chování původních druhů až po restrukturalizaci potravních sítí a vyhynutí celé původní fauny (Gallardo et al., 2016). Prevence introdukce invazních druhů je nejlepším přístupem k omezení negativních

dopadů. Úsilí bylo zaměřeno na identifikaci hlavních cest zavlečení, jako je obchod s živými organismy, úniky z akvakultury, záměrné vypouštění z akvárií nebo přenos balastní vody z lodí. Lodní doprava představuje 25 % zaznamenaných introdukcí sladkovodních organismů v Evropě (Gozlan et al., 2010). V momentě, kdy jsou druhy již introdukované, je kontrola a snaha odstranit invazní druhy obvykle možná pouze se značnou investicí do fyzického odstranění, chemické úpravy nebo biologické kontroly (Rahel & Olden, 2008; Tickner et al., 2020).

Stejným způsobem, jakým může invazivní ryba upravit své stanoviště (Pinto et al., 2005), by stanoviště samotné mohly být upraveny tak, aby upřednostňovaly původní druhy na úkor introdukovaných, nebo alespoň podporovaly jejich soužití. Proaktivní management stanovišť by neměl být podceňován jako účinný nástroj k omezení dopadů zavlečených nepůvodních ryb a také jako nástroj k posílení oblastí zájmu ochrany zacílených na zvláště zranitelné původní druhy ryb (Ayala et al., 2007; Maret et al., 2006).

Tickner et al. (2020) předkládají nouzový plán obnovy, který má ohnout křivku ztráty sladkovodní biodiverzity. Prioritní akce jsou v: urychlení provádění environmentálních toků, zlepšení kvality vody, ochraně a obnově kritických stanovišť, řízení využívání zdrojů sladkovodních ekosystémů, zejména druhů a říčních agregátů, prevenci a kontrole invazí a zabezpečení a obnovení říční konektivity.

2.1.9 Legislativa a současný stav

Mnoho sladkovodních ekosystémů je zdánlivě chráněno mezinárodními nebo národními organizacemi. Například Ramsarská úmluva o mokřadech má nyní celosvětově 168 smluvních stran, které určily 2186 lokalit o rozloze 2,1 milionu kilometrů čtverečních (Acreman et al., 2020). Evropská unie nedávno přijala nařízení (2016/1141), které vyžaduje, aby členské státy předcházely, kontrolovaly nebo odstranily řadu invazních druhů, včetně několika sladkovodních rostlin a živočišných druhů (Tickner et al., 2020).

Do legislativy České republiky je nyní implementováno nařízení Evropského parlamentu a Rady o prevenci a regulaci invazních druhů, jde zejména o novelu zákona o ochraně přírody a krajiny (č. 114/1992 Sb.) (Lusk et al., 2010). Podle tohoto zákona je možné záměrně vysazovat geograficky cizí druhy do volného výběhu pouze s povolením orgánů ochrany přírody. Ve vztahu k rybářskému revíru jsou druhy považovány za cizí pouze tehdy, pokud se v něm vyskytovaly méně než tři po sobě jdoucí generace (zákon č. 99/2004) (Lusk et al., 2010). To má za následek, že klasický invazní druh v ČR karas stříbřitý již není považován za cizí. Stal se zde plně naturalizovaným a vytvořil soběstačné a úspěšně se rozmnožující populace nezávislé na dalších lidských aktivitách.

2.2 Charakteristika studovaných druhů ryb

2.2.1 Karas obecný

Karas obecný je rybou z čeledi kaprovitých (Cyprinidae). Žije ve stojatých a mírně tekoucích vodách kde dorůstá obvykle velikosti 10-30 cm a může se dožít okolo 10 let (Baruš & Oliva, 1995). Aktuálně je jedním z nejhroženějších druhů v českých vodách (Chobot & Němec, 2017). Dosahuje pohlavní dospělosti ve věku 3-4 let, v závislosti na podmínkách prostředí. Co se týče poznávacích znaků, má jednořadé požerákové zuby (4-4), v postranní čáře je 26-37 šupin. Dlouhá hřbetní ploutev obsahuje 3-4 nerozvětvených a 13-21 rozvětvených paprsků. Tak je hřbetní ploutev vyklenutá na rozdíl od spíše vhloubené hřbetní ploutve karase stříbřitého. Oproti kaprovi obecnému nemá karas vousky kolem tlamy. Hlava je tupá s menšími koncovými ústy. Jednoduše se poznají menší jedinci, protože mají na konci těla před ocasní ploutví tmavou skvrnu (Baruš & Oliva, 1995).



Obrázek 1: Mladý karas obecný (*Carassius carassius*), prosinec 2021 (foto: Yevdokiia Stepanyshyna).

Má přirozené rozšíření v Evropě a západní části Asie, v severní Evropě se již od středověku používá jako zdroj potravy. Jedná se o původní druh v Česku. U karase obecného je známo, že preferuje slepá ramena a tůň v nivách řek, které obsahují porosty emergentní, submerzní a zakořeněné plovoucí vodní vegetace (Copp et al., 2005). Vodní rostliny poskytují útočiště, místo pro vhodné hledání potravy a tření (Holopainen et al., 1997).



Obrázek 2: Tůňka v Českém Krumlově jako ukázka typické lokality obývané karasem obecným (*Carassius carassius*), květen 2022 (foto: Yevdokiia Stepanyshyna).

Karas se tře opakovaně od května do srpna, plodí se dvakrát s dvouměsíčním zpožděním, když teplota vody vzroste alespoň na 18 °C, proto nemusí v chladnějších oblastech ke tření docházet každý rok. Plodnost se pohybuje od 30 000 do 100 000, samice klade vajíčka na ponořenou vegetaci (Olsén et al., 2006). Optimální teploty pro přežití a správný vývoj vajíček se pohybují mezi 21 a 28 °C (Laurila et al., 1987). Sikorska et al. (2018) zjistili, že nejvyšší míra přežití a růstu jak larev, tak mláďat je mezi 25 a 28 °C, zatímco poruchy chování a úhyn byly pozorovány při 35–36 °C. Karas obecný žije skrytě a nevytváří početná hejna, pouze během léta se sdružuje do hejn, která mohou být i druhově smíšená, blíže ke hladině prohřáté sluncem. Je aktivní především ve večerních hodinách, ve dne potravu neloví. Na zimu se stahuje do hlubších vod, kde jako ostatní kaprovité ryby přezimuje (Baruš & Oliva, 1995).

Karas obecný je eurytermní (tepelně tolerantní) druh snášející široké rozmezí teplot až do 0 °C. Má odolnost a jedinečné schopnosti přežít zimní anoxii (nedostatek rozpuštěného kyslíku ve vodě). Poprvé to zkoumal Blažka (1958), který zjistil, že karas může v přírodních rybnících přežít až 5,5 měsíce anoxie. O pár desetiletí později to potvrdili taky Piironen &

Holopainen (1986), kteří laboratorně studovali sezónnost tolerance k anoxii a zjistili dlouhé doby přežití během zimy, 4,5 měsíce při +3 °C, kdy byl obsah glykogenu v játrech vysoký. Na jaře a v létě karas přežívá v anoxii pouze jeden den. Klíčem k toleranci k anoxii u karasů je etanol, který je produkovan z glykogenu místo kyseliny mléčné, také se na rozdíl od ní uvolňuje žábami (Holopainen et al., 1997; Hyvärinen et al., 1985). Klíčovým faktorem pro přežití anoxie u přirozených populací je přístup k potravě, zejména perloočka a pakomárovité, v létě, což je problematické u hustých populací s vysokou konkurencí, která vede ke snížení zdrojů potravy (Paszkowski' et al., 1989). To má za následek nízké zásoby glykogenu v játrech a vysokou zimní mortalitu, zejména u větších jedinců (Tonn et al., 1994). Malí karasi totiž mají mnohem vyšší hmotnost jater než velikostně větší jedinci (Vornanen et al., 2011). Během července po tření, zvýší karasi hmotnost jater během shánění potravy na více než 10 % tělesné hmotnosti a obsah jaterního glykogenu může být 35 % (Hyvärinen et al., 1985).

Karas obecný může reagovat na hypoxii snížením velikosti jeho mezilamelárních buněčných hmot, odhalením lamel a zvětšením funkčního povrchu žáber (Mitrovic et al., 2009) a lamely se znovu zapustí, jakmile se ryba vrátí do normoxické vody (Sollid & Nilsson, 2006). Dochází k těmto morfologickým změnám, které zvětšují plochu sekundárních lamel v kontaktu s vodou a zvyšují příjem kyslíku (Sollid et al., 2003). Taková plně reverzibilní přestavba žáber pomáhá vytvářet udržitelné plavání karase obecného v anoxickém stavu (Brauner et al., 2011). Karas má vysokou koncentraci hemoglobinu v krvi, která má vysokou afinitu ke kyslíku, což je důležité během hypoxie (Kamshilov & Kamshilova, 2019).

Taktéž si vyvinul vlastnost snížit riziko predace. V přítomnosti predátorů, jako je štika obecná (*Esox lucius*), nebo při pouhém zaznamenání jejího pachu, karasi změň tělesnou formu na vysoké tělo, což ztěžuje jejich konzumaci. V malých rybnících se zimní anoxií jsou husté populace zakrslých a štíhlých ryb. Zatímco jezerní forma karase, v přítomnosti rybožravého predátora je hluboká a dorůstá až 2-3 kg (Paszkowski' et al., 1989). Tyto dvě formy nejsou geneticky podmíněné, ale odráží fenotypovou plasticitu, která je výhodnou strategií proti predátorům. Ryby, které mají vysoké tělo, mají lepší únikový lokomoční výkon, a kromě toho mají velké a silné žeberní kosti, připomínající krunýř, který by měl poskytovat dodatečnou ochranu proti útokům štik (Olsén & Bonow, 2022).

Boj karase stříbritého o stejné zdroje potravy negativně ovlivňuje původního karase obecného a je jednou z klíčových příčin poklesu jeho populace, což má za následek aktuálně ohrožený stav karase obecného ve střední Evropě (Tarkan et al., 2012). V České republice se jeho stav za poslední desetiletí drasticky měnil. Od stavu málo dotčený v roce 1995 na zranitelný v roce 2000, přes klasifikaci ohrožený v roce 2005 až nakonec na současný stav

kriticky ohroženého druhu v roce 2010 (Chobot & Němec, 2017). Na úhynu karase obecného má také určitý podíl mizení jeho přírodního biotopu. Děje se tak z důvodů odvodňování říčních a pobřežních močálů, jezer a znečištění vody (Kottelat & Freyhof, 2007).

Rozsáhlé plány pro ochranu karase obecného v České republice v současnosti nejsou evidované, přesto jeho lokálnímu vymírání bylo na některých místech zabráněno. Seznámení veřejnosti s problematikou vymírání ve Velké Británii, kdy byl v roce 2014 založen národní projekt ochrany karase obecného, vedlo k úspěšné spuštění ochranné iniciativy a zvracení poklesu jeho populace (Copp & Sayer, 2020). To posloužilo jako inspirace pro vznik projektu, jehož cílem bylo zmapovat zbývající populace karase obecného v Česku, zachránit je a zabránit tak jeho vymizení (Šmejkal, Kalous & Velenský, 2021). On totiž nemá specifické podmínky na stanoviště, v případě omezení konkurenci a predaci, takže správně naplánovaná místní obnova má vysoké šance na úspěch (Lyach, 2022).

2.2.2 Potravní strategie

Karas obecný je typický všežravec a vykazuje plastický výběr potravy. Živí se různými bentickými bezobratlými: korýši, larvy bentického hmyzu, kroužkovci (Specziár et al., 1997). Nedávná studie také naznačuje, že v nabídce jsou i malí měkkýši (Harper et al., 2021). Zooplankton je jednou z nejvariabilnějších složek potravy, protože jeho dostupnost se mění sezónně. Většina všežravých ryb z této situace profituje, aby se zotavila z tření krmením zooplanktonu (Lammens, 1985).

Paszowski et al. (1989) ve své studii ukazuje, že doba manipulace s potravou je závislá na velikosti karasů a jejich kořisti. Příjem potravy je spojen se strukturou žaberních oblouku. Ukázalo se, že jejich průměrný počet je u karase obecného 28,6, což je skoro dvojnásobně méně než u karase stříbřitého (O'Brien, 1987). Proto je tu možnost, že invazní karas stříbřitý má účinnější filtrační schopnost ve srovnání s karasem obecným.

2.2.3 Karas stříbřitý

Karas stříbřitý taktéž náleží k čeledi kaprovitých (Cyprinidae). Dorůstá 30 cm a váží 1 kg a více, může se dožít 7 let. Má koncová ústa, bez vousků. Horní linie hřbetní ploutve je mírně ventrálně vhloubena, ocasní ploutev má hlubší zářez než u karase obecného (Baruš & Oliva, 1995).



Obrázek 3: Karas stříbřitý (*Carassius gibelio*), červen 2021 (foto: Marek Šmejkal).

Karas stříbřitý byl v povodí Dunaje zaznamenán ve 20. století v důsledku zavlečení z Ruska nejprve do Bulharska a poté do většiny Evropy. V částech Evropy mají karasi určitou komerční hodnotu a karas stříbřitý se pěstuje minimálně od 60. let 20. století (Kuljanishvili et al., 2021). Samotná invaze karase stříbřitého do evropských vod má nejasnosti kvůli počtům introdukcí, morfologické podobnosti, špatné taxonomické interpretaci a způsobu reprodukce (Wouters et al., 2012). Předpokládá se, že diploidní typ je původem ze střední a východní Evropy, zatímco existující polyploidní biotyp pravděpodobně pochází z východní Asie (Bohlen & Petrtyl, 2012). Původně karas stříbřitý byl popsán Blochem (1782) ze severovýchodní střední Evropy, ale nebyl příliš monitorován a hlášen, jelikož jeho postavení jako rodu bylo zpochybňováno ichthyology.

Karas stříbřitý odolá umělým i přirozeným vodním tokům jako například potoky, řeky, kanály, přehrady, nádrže, ústí řek a rybníky (Tarkan et al., 2012). Má preferenci pro hypertrofická prostředí a široký teplotní rozsah od 0 °C do 30 °C Antonova (2010) a snese extrémně nízké koncentrace kyslíku prostřednictvím metabolismu deprese, mechanismus zodpovědný za strnulost a hibernaci (Lushchak et al., 2001). Schopnost karase stříbřitého odolávat nepříznivým podmínkám je dále prokázáno prodlouženým přežíváním v toxických květech sinic. Za těchto podmínek přežije, protože snese intoxikaci skladováním toxin

v játrech, svalech, mozku a ledvinách (Perdikaris et al., 2012). Navíc řízené experimenty Wang et al. (2017) zjistili, že karas stříbřitý snese koncentrace amoniaku nad 12,5 mg L⁻¹ (pH 8,6). Taková vysoká environmentální tolerance učinila karase stříbřitého jedním z nejefektivnějších invazních druhů (Perdikaris et al., 2012).



Obrázek 4: Rybník z Lipnice nad Sázavou jako ukázka typické lokality obývané karasem stříbřitým (*Carassius gibelio*), červenec 2022 (foto: Marek Šmejkal).

Mimo odolnosti karase vůči drsným podmínkám prostředí je také nepohlavní rozmnožování prostřednictvím gynogeneze jedním z hlavních faktorů, přispívající k úspěchu invaze (Yang & Zhou, 1990). Gynogeneze, kdy se potomstvu předává genetická informace pouze matky, umožňuje samicím karase stříbřitého používat sperma jiných kaprovitých, jako je karas obecný, cejn (*Abramis brama*) nebo plotice (*Rutilus rutilus*) ke stimulaci a iniciaci vývoje vajíčka. Byli produkovány plodné samičí potomky, které dospívají ve věku 1-2 let a mohou se třít několikrát za sezónu (Docherty et al., 2017; Erdogan et al., 2014). Morfologická identifikace hybridů je obtížná, a proto skutečný rozsah tohoto problému mohou odhalit pouze molekulární metody (Hanfling et al., 2005; Knytl et al., 2018; Wouters et al., 2012).

Zkoumání životní strategie populace karase stříbřitého mezi přirozenými jezery a umělými vodními plochami ukazuje, že růst tělní hmotnosti byl vyšší v přírodních jezerech, zatímco úrodnost byla vyšší v umělých vodních plochách a zároveň měl nižší věk pohlavní dospělosti (Tarkan et al., 2012).

2.2.4 Potravní strategie

Žaberní oblouky fungují jako síto pro filtrování kořisti, aby mohl být zadržen a pohlcen zooplankton. Jejich průměrný počet žaberních oblouku je u hybrida 39,4 a u diploidního karase stříbřitého 48,3 (O'Brien, 1987). Spotřeba zooplanktonu má výrazný vliv na růst a plodnost kaprovitých ryb (Hölker et al., 2002). Existuje možnost, že invazní karas stříbřitý má účinnější filtrační schopnost ve srovnání s karasem obecným dosáhnout enormní biomasy v kolonizovaném ekosystému. Taková adaptace může být výhodná ve vysoce konkurenčních eutrofních podmínkách prostředí, kterému dominuje zooplankton.

2.3 Habituace

Habituace je nejjednodušším druhem učení, které je nutné k tomu, abychom ignorovali podnět, který se nám stal známým a nemá vážné následky (Dissegna, 2022) Nejznámější případ je, že se naučíme nevšimat si tikotu hodinek, tedy nastane úbytek reakce na opakování téhož podnětu. Takový mechanismus má nesmírně důležitou funkci při selektování pozornosti. Zaměření omezeného kognitivního zdroje vyžaduje, aby se organismy věnovaly některým podnětům, zatímco ostatní ignorovaly (Chelazzi et al., 2019).

Habituace představuje formu plasticity závislé na zkušenosti, odráží tak soubor kognitivních procesů jako je učení, paměť a předpověď, které umožňují organismu odpoutat se od opakujících se podmětů. Prezentace jiného stimulu má za následek zvýšení habituované reakce na původní stimul, tento jev se nazývá dishabituace (Ramaswami, 2014). V případě zvířat chovaných v laboratorních podmínkách se stane, že si na lidi jednoduše zvyknou.

Ve své studii Beppi et al. (2021) ukazují model habituace úlekového reflexu u larev dánia pruhovaného (*Danio rerio*), které byly stimulovány dvaceti opakovanými podněty specifické vibrační frekvence, akustické intenzity a intenzity světla. Jejich převedená data na model habituace představovali pokles lokomotorické vzdálenosti překonané při opakované stimulaci, tedy habituace na leknutí je stereotypní proces prvního řadu s konstantou rozpadu od 1 do 2 podnětu.

2.4 Teorie typů osobnosti

Vědci se zajímali, jak a z jakých důvodů se jednotlivci, ať už zvířata nebo lidé, odlišují ve způsobu reagování na potenciální rizika, jak interagují s jinými a zacházejí s novinkami (Réale et al., 2007). Temperament je charakteristický styl emocionální a behaviorální reakce jedince napříč časem a situací. Zatímco osobnost zvířete lze definovat jako behaviorální a fyziologické rozdíly mezi jedinci stejného druhu, které jsou stabilní v čase a napříč různými kontexty (Kaiser & Müller, 2021).

Ve studiích o zvířecích osobnostech napříč celou živočišnou říší koncepty typu temperament, styl zvládnání nebo syndrom chování jsou často užívány jako alternativa ke konceptu personality. Koncepty osobnosti se začaly u zvířat uplatňovat koncem 30. let 20. století (Gosling, 2001). V posledních desetiletích drasticky vzrostl výzkum osobností zvířat. Nabízená terminologie od Réale et al. (2007) zahrnuje pět hlavních kategorií povahových rysů: plachost neboli stydlivost – odvaha či smělost, průzkumné chování – vyhýbání se nebezpečí, aktivita – sedavost, společenskost či tendence tvořit hejna a agresivita. Ale zdá se, že osa plachosti a odvahy je nejvíce studovaným aspektem zvířecí osobnosti, která se dobře popisuje jako reakce na nové prostředí nebo predaci (Réale et al., 2007).

2.4.1 Vliv typu osobnosti na invaze

Na přelomu 20. století návrh o zvážení role behaviorálních rysů při invazích druhů (Holway & Suarez, 1999) podnítil výzkum chování invazních druhů a vedl ke zjištění, že mezidruhová i vnitrodruhová rozmanitost rysů může zvýšit úspěšnost invaze, často úplně nezávisle na velikosti propagule (Sagata & Lester, 2009). Chapple et al. (2012) označují propagační tlak jako složenou míru počtu jedinců v každé etapě zavedení (velikost propagule) a počtu samostatných zavedení (číslo propagule) pro daný druh v konkrétní přijímací oblasti. Právě neschopnost spojit rysy na úrovni druhu konzistentně s invazí vedla ke vzrůstající tendenci vyvolávat tlak propagule jako primární determinant úspěšného usazení. Toto paradigma je založeno na jednoduchém předpokladu, že „čím více introdukujete, tím větší úspěšnost“ (Lockwood et al., 2009), přesto je neslučitelné s pozorováním, že některé druhy opakovaně selhávají.

Proces invaze zahrnuje řadu po sobě jdoucích fází: přeprava, introdukce, usazení, rozmnožování a šíření. Každá fáze obsahuje jednu nebo více bariér, přes které musí invazní druh přejít. Zdá se, že klíč k úspěšné invazi kotví v počáteční fázi introdukčního procesu. Klíčovým, ale málokdy zdůrazňovaným faktem totiž je, že ne všechny jedinci populace nebo

druhu zvládnou fázi introdukce přejít. Pouze podmnnožina jednotlivců dokáže plně překonat jakýkoliv etap zavlečení úspěšně, tedy proces zavádění funguje jako „selektivní filtr“. Jak zdůrazňují Blackburn et al. (2011) úspěšná invaze vyžaduje jednotlivce k přechodu přes každou fázi, a selhání v jakékoli fázi povede k neúspěchu.

Potenciální chování, které může ovlivnit úspěšnost neúmyslné introdukce druhů v každé jednotlivé fázi, má široké spektrum. Přes aktivitu, agresi, smělost, socialitu, průzkumné chování, tendenci k rozptýlení chování proti predátorům a parazitům, toleranci k prostředí obývané lidmi, chování při hledání potravy, preferenci stanovišť po volbu partnera, hnízdění a kladení vajíček, rodičovskou péči a rozpoznávání druhů (Chapple et al., 2012). Ačkoli každé překonání překážky má své vlastní odlišnosti, některé behaviorální vlastnosti mohou být výhodné a mít doplňující se vliv ve více stádiích, mezi fázemi mohou nastat protichůdné dopady. Například explorační chování může nejen zvýšit pravděpodobnost překonání demografické bariery a následného usazení a šíření v přijímací oblasti, ale také může zvýšit riziko odhalení kontrolami biologické bezpečnosti během přepravy, jak se to stálo v případě ještěrky (*Lampropholis delicata*) (Chapple et al., 2011). Tak jedinci, kteří jsou agresivní, jsou obecně odvážnější a aktivnější. Mají tak větší šanci být transportovány, šířit se a konkurovat původním druhům (Cote et al., 2010; Rehage & Sih, 2004). Takové skupiny korelovaného chování, které zvyšují úspěšnost ve více fázích zavádění, tak mohou představovat „syndrom invaze“ (Sih et al., 2004). Dingemanse et al. (2012) definují behaviorální syndromy jako mezi-individuální korelace mezi chováním, když průměrné fenotypy jedinců pro jeden znak (např. tendence k rozptýlení) korelují s průměrnými fenotypy stejných jedinců pro jiný znak (např. asocialita).

Podobný kontroverzní problém vysvětluje Cote et al. (2010) na příkladu gambusie komáří (*Gambusia affinis*), která je velice konzistentní ve svém chování. Měřila se individuální tendence k rozptýlení v experimentálních tocích, a několik osobnostních rysů: společenskost, smělost, aktivita a tendence k průzkumu před a tři týdny po rozptýlení. Navíc všechny byly v pozitivní korelaci. Důležité je, že osobnostní rysy ovlivnily tendence k rozptýlení, přičemž asociální jedinci se dále rozptýlili. Ukázalo se, že tendence k častému rozptýlení může být neslučitelná s dosažením dostatečně vysokých hustot, aby se překonala nízká míra růstu populace spojená s nízkou hustotou (tj. Allee efekt). Druhy, které vykazují silné tendence k rozptýlení zároveň mají náchylnost být méně sociální, tedy se projevuje tendence k Alleeho efektu během fáze zakládání a šíření (Tobin et al., 2011). Allee efekt pojmenovaný po Warder Allee nastává, když se fitness jedince snižuje se zmenšující se velikostí populace z důvodu obtížného vyhledávání partnerů (Chapple et al., 2012). Tento konflikt lze zmírnit, pokud

invazní druh, kteří kolonizují nová stanoviště, bude mít tendenci zůstat ve svém novém prostředí, nikoli se znovu rozptýlit. Ve své studii Blackburn et al. (2009) zaměřené na zavlečení ptáků říká, že druhy mohou snížit Allee efekt prostřednictvím svého chování, ať už tendenci k disperzi nebo volbou partnera.

V obdobné studii Rehage & Sih (2004) našli vazby mezi šířením a typem chování, jako je smělost, agresivita a průzkumné chování srovnáním charakteristik šíření a využití útočiště dvou invazních druhů gambusie v experimentálních tocích. Mezi invazní druhy měla gambusie komáří větší tendenci k šíření než gambusie halbrookova (*Gambusia holbrooki*). Nicméně ropucha obrovská (*Bufo marinus*), proslulá svou přirozenou schopností šíření, je zběhlá v šíření pomocí člověka (White & Shine, 2009).

Úspěšné introdukované invazní druhy často předvádí vysokou míru mezidruhové agresivity a jsou schopni porazit původní druhy v boji o prostor a zdroje (Holway & Suarez, 1999). Dalo by se očekávat, že u typů chování jako je agresivita to povede k silné vnitrodruhové konkurenci, ale naopak se takové jedinci často vyskytují v extrémně vysokých hustotách. Pintor et al. (2009) našli důkazy pro syndrom agrese u invazního raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*), což může pomoci vysvětlit jeho přemnožení v invazních oblastech. Experimenty manipulující s hustotou raků prokázaly pozitivní korelaci mezi agresivitou a aktivitou při hledání potravy: raci byli nejen interaktivnější a agresivnější vůči stejným druhům při vyšších hustotách, ale také zvýšili svou aktivitu při hledání potravy. Takové pozitivní behaviorální korelace budou pravděpodobně důležité pro umožnění rakům dosáhnout hustoty potřebné k úspěšnému usazení v napadených komunitách a jejich ovládnutí.

Úspěšné usazení v nepůvodní oblasti vyžaduje, aby počínající populace přežila a rozmnožovala se (Blackburn et al., 2011). Pozitivní populační růst je nezbytný nejen pro usazování, ale i pro následné šíření po krajině. Přestože osobnost zvířete musí být stabilní v čase a konzistentní v určitém kontextu (Kaiser & Müller, 2021), chování může být flexibilní a přizpůsobit se měnícím se situacím. Schopnost fenotypové plasticity, proměnlivost ve vlastnostech či výskyt již existujících rysů chování může být výhodou (Suarez & Tsutsui, 2008). Například karas obecný má schopnost změnit své chování tím, že se stane odvážnějším nebo méně aktivním při vysokém riziku predace (Höglund et al., 2005; Pettersson et al., 2000). Když existuje vysoká míra predace, odvážnější osobnost je považována za vystavenou většímu riziku, a takové riskování bylo často spojováno s morfologickou obranou, jakožto proaktivní reakce proti predátorům (Hulthén et al., 2013).

Flexibilita chování, schopnost jedince upravit své vystupování podle podmínek prostředí a dostupnosti zdrojů a vysoké úrovně vnitrodruhových variací v behaviorálních rysech, byly

identifikované jako jeden z klíčových rysů přispívajících k úspěchu invazních druhů (Wright et al., 2010). Tuto myšlenku podporuje studie Fogarty et al. (2011), která naznačuje, že introdukované druhy se mohou šířit rychleji, pokud populace zahrnuje jedince se směsí osobnosti (tj. behaviorální polymorfismus), spíše než behaviorálně monomorfní. Konkrétně polymorfismus v sociabilitě zvyšuje rychlost invazní fronty, protože kolonizace prázdných míst asociálními jedinci pomáhá usnadnit usazování sociálních typů, což zase vyvolává rychlejší rozptýlení asociálních typů na invazní frontě (Fogarty et al., 2011). To zdůrazňuje, že vnitrodruhové variace v behaviorálních rysech a specifické osobnosti nebo temperamenty hrají podstatnou roli při určování úspěchu invaze při neúmyslné introdukci.

3 Empirická část

3.1 Hypotézy

- 1) Invazní karas stříbřitý bude mít vyšší aktivitu než původní karas obecný.
- 2) Karas stříbřitý bude v průměru konzumovat více potravy než karas obecný.
- 3) Karas stříbřitý bude mít vyšší tzv. míru smělostí, tedy bude rychleji opouštět úkrytovou komoru než karas obecný.

4 Metodika

Od 2. listopadu 2021 do 7. prosince 2021 proběhla experimentální část za použití video analýzy behaviorálního chování karase obecného a karase stříbřitého v experimentální místnosti č.933A laboratoře na Hydrobiologickém ústavu AV ČR, v.v.i. Pro porovnání rozdílů v potravní aktivitě mezi těmito druhy byly zahrnuté tři typy vybrané potravy. Prvním typem byly larvy bzučivky rudohlavé (*Calliphora vomitoria*), kterým se lidově říká tzv. masní červi, často sloužící jako návnada při rybaření. Druhým se stalo krmivo pro ryby (C-3 Carpe F; Skretting, Stavanger, Norsko) a třetím byly představitelé sladkovodního zooplanktonu, malé korýši z řady perlooček, hrotnatky velké (*Daphnia magna*).

Experimentální ryby byly drženy v laboratorních podmínkách při 20 °C a 12 h:12 h světlo:tma po 10 jedincích téhož druhu v jednom akváriu 44×65 cm, obsahující 128 litrů vody a jeden bio filtr F20 (JS Doležal, Chrudim, Česká republika) na čištění a provzdušnění vody vyrobený z 20 cm vysoké akvarijní porézní bio houby. Byly tedy habituované na přítomnost člověka.

Před zahájením výzkumu byly ryby zváženy s přesností na 0,1g a byla měřena standartní délka ryby (po konec ošupení ocasního násadce, SD). Takto zjištěné údaje byly zaznamenány do protokolů (Obrázek 5a). Pro experimenty s benthickou potravou: larvy a pelety se použilo celkem 40 habituovaných ryb: 20 karasů stříbřitých (KS) (88 mm standardní délky (SD) ± 5

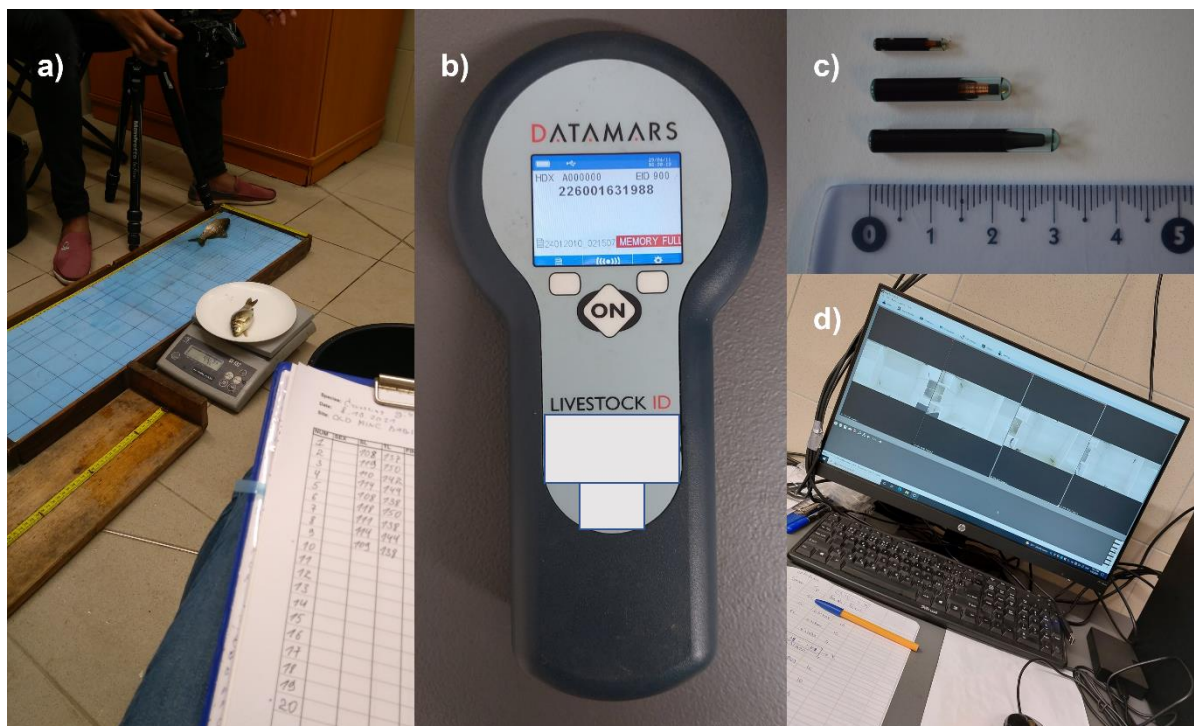
mm směrodatné odchylky (SO) a tělesnou hmotností $22 \text{ g} \pm 3 \text{ g SO}$) a 20 karasů obecných (KO) ($91 \text{ mm SD} \pm 5 \text{ mm SO}$). Experimentu s konzumací zooplanktonu, tedy hrotnatek (*Daphnia magna*) se zúčastnilo 60 habituovaných ryb: 30 karasů obecných (délka: $91 \text{ mm SD} \pm 5 \text{ mm SO}$; hmotnost: $22 \text{ g} \pm 3 \text{ g SO}$) a 30 karasů stříbřitých (délka: $89 \text{ mm SD} \pm 5 \text{ mm SO}$; hmotnost: $23 \text{ g} \pm 3 \text{ g SO}$). Taktéž se všech tří experimentů zúčastnilo 34 divokých karasů: 17 karasů obecných (délka: $90 \text{ mm SD} \pm 9 \text{ mm SO}$; hmotnost: $22 \text{ g} \pm 5 \text{ g SO}$) a 17 karasů stříbřitých (délka: $89 \text{ mm SD} \pm 8 \text{ mm SO}$; hmotnost: $22 \text{ g} \pm 5 \text{ g SO}$). Každý den, kdy probíhal experiment byli náhodně chyceni dva karasi obecní a dva karasi stříbřítí, kteří byli podrobeni behaviorálním testům. Akvária, ve kterých pobývaly ryby před experimenty, byla dostatečně malá, takže nebylo obtížné chytit jakoukoliv rybu, a také se během experimentu použily všechny ryby z akvária.

Ryby byly během experimentu sledovány z hlediska potenciálních známek špatného zdravotního stavu (tj. apatické chování, plavání a stav ploutví). Fyzikální a chemické parametry vody: pH, teplota ($^{\circ}\text{C}$), rozpuštěný kyslík (mg/l) byly slabě měřeny pomocí PC softwaru CALSENS 1.4 (Aqualabo, Francie) a multiparametrickou sondou DIGISENS (OPTOD, Ponsel, Francie).

Za účelem zmírnění stresu se minimalizoval fyzický kontakt s rybami pomocí akvarijní síťky $12 \times 10 \text{ cm}$ a přenosného neprůhledného kýble na 5 litrů. Všechny habituované ryby měly umístěny v břišní dutině PIT tag (Obrázek 5c), který se naskenoval pomocí čtečky Datamars Livestock, model TrackKing-1 (Datamars Slovakia s.r.o., Olomouc, Česká republika) a měl dvanáctimístný kód, jedinečnou kombinaci čísel pro každého jedince (Obrázek 5b). Nehabituované ryby žádný PIT tag neměly a označily se číslem a písmenem od 1 A-17 A pro karas obecné a od 1 B-17 B pro karase stříbřité v pořadí, ve kterém se experimentu účastnily.

Ryby byly jednotlivě vloženy do středu oblasti, buď komory v experimentech s bentickou potravou nebo přímo do arény v experimentu se zooplanktonem a ponechány aklimatizovat se po dobu 10 minut a později byly zaznamenány pomocí webové kamery Logitech C270 (Logitech International SA, Romanel-sur-Morges, Švýcarsko) připojené k počítači po dobu 20 minut pomocí softwaru iSPY (www.ispyconnect.com; Obrázek 5d). Aby se minimalizovaly účinky lidských pozorovatelů na chování ryb, byla webová kamera Logitech C270 namontovaná přímo nad zařízením a použita k záznamu videa. Jedna skupina se skládala ze čtyř ryb: dva karasi obecní a dva karasi stříbřítí. Situovaly se vždy takovým způsobem, aby bylo uspořádání protichůdné vůči sobě a také se každá nová skupina přeorganizovala jinak než předchozí (Schéma 1). Když byl test dokončen, jedinci byli vráceni do svých

individuálních domácích akvárií. Na konci experimentálního dne se arény vyčistily a vyměnily se voda.



Obrázek 5: Pomocné obrázky pro metodiku: a – měření standartní délky těla (SD) habituovaných a nehabituovaných karasů obecných a karasů stříbřitých; b – čtečka Datamars Livestock, model TrackKing-1; c – PIT tag; d – nerušený videozáznam ryb pomocí softwaru iSPY, prosinec 2021 (foto: Yevdokiia Stepanyshyna).

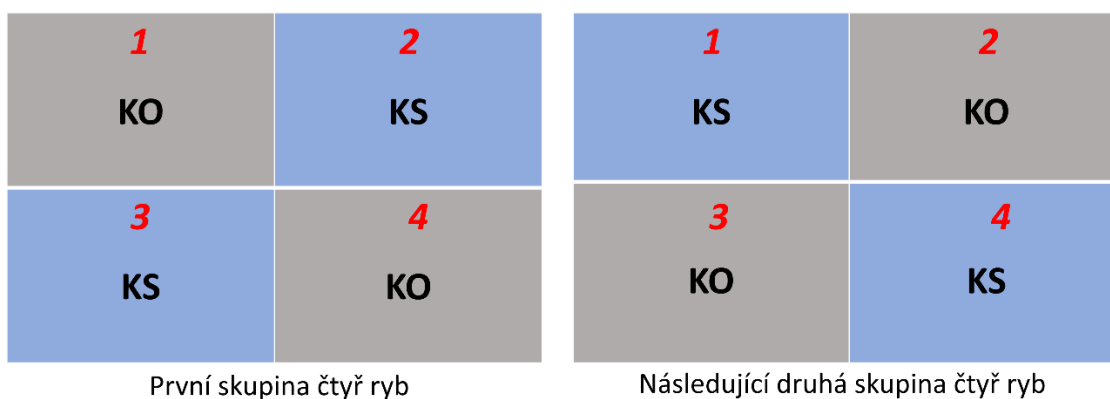
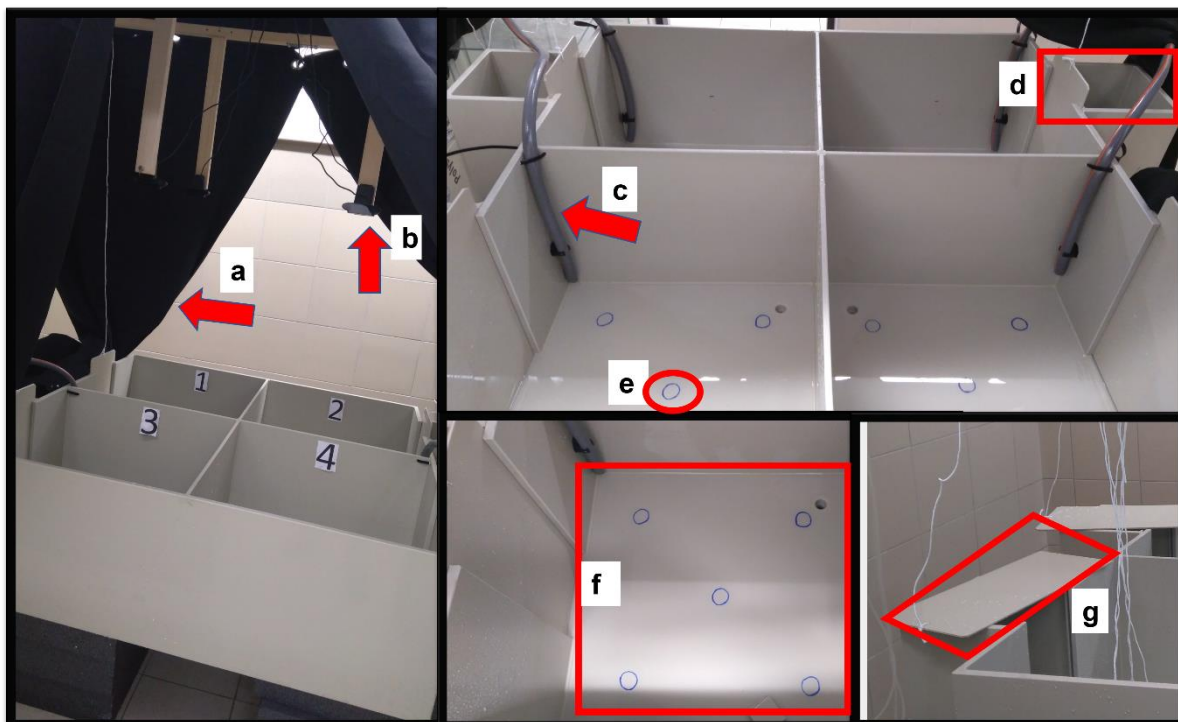


Schéma 1. Protichůdné rozmístění ryb v experimentální aréně.

4.1 Popis experimentální místnosti

Pro účely mého experimentu byla navržena a sestavená konstrukce v experimentální místnosti č. 933A HBÚ (Obrázek 6). Experimentálním prostorem byly čtyři arény (Obrázek 6f) s komorami (Obrázek 6d), rozdělené podélně a příčně. Každou jednotlivou hlavní arénu a

komoru oddělovaly zatahovací dvířka. Tato přepážka neumožňovala vizuální, fyzickou či čichovou interakci mezi jedincem a potravou. Aréna byla naplněna 66 l vody o teplotě 20 °C shodné s teplotou vody v akváriích. Potrava byla pro lepší viditelnost umístěna do pěti kruhu o průměru 4 cm, namalovaných modrým popisovačem na dně arény tak, aby spojením imaginární čáry vytvářely tvar písmene „X“ (Obrázek 6e). Ryba byla zavedena do středu komory nebo arény a ponechána aklimatizovat se po standardizované dobu 10 minut. Po 10 minutách se na dálku zatáhnutím za provaz otevřely dveře na úkrytové komoře, což umožnilo rybě volný přístup do experimentální arény (Obrázek 6g). Poté se dvířka fixovala ve standardní otevřené pozici ve výšce 10 cm nad hladinou vody za hřebík v dřevěném prkně na zdi místnosti. Experimentální prostor byl obklopen černými zatahovacími závěsy, které umožňovaly nerušený pohyb pro ryby a přístup pro nás kvůli manipulacím s rybami, umístěním potravy a úklidu nečistot po každé skupině (Obrázek 6a). Poloha cílové ryby byla nepřetržitě zaznamenávána po dobu 20 minut pomocí webových kamer Logitech C270 umístěných přímo nad zařízením (Obrázek 6b). Na konci experimentálního dne se arény vyčistily a vyměnila se voda.



Obrázek 6: Skutečné vyobrazení sestavené experimentální konstrukce s opravdovými rozměry a polohou: a – roztahovací černé záclony 2×2 m; b – webkamera Logitech C270 vzdálená 1 m od pozorovaného objektů; c – hadice dlouhá 2 m ukončená trychtýřem s nálevkou; d– komora 22×22 cm, výška 40 cm, plocha 484 cm²; e – kroužek o průměru 4 cm pro lepší viditelnost potravy; f – aréna 57×57 cm, výška 40 cm, plocha 3249 cm²; g – zatahovací dvířka 21,5×43 cm, listopad 2021 (foto: Yevdokiia Stepanyshyna).

4.2 Experimenty s bentickou potravou

4.2.1 Larvy bzučivky rudohlavé

Po naskenování PIT tagu ryby a zápisu do protokolu se čtyři ryby, dva karasi obecní a dva karasi stříbřití, rozmístily jednotlivě do komor na 10 minut aklimatizace se zavřenými dvířkami oddělující je od arény. Ryby byly rozmístěny vždy takovým způsobem, aby bylo uspořádání protichůdné vůči sobě (Schéma 1).

Krátce před začátkem nahrávání 5 živých larev bzučivky rudohlavé z Petriho misky byly pinzetou umístěny do středu pěti kruhu na dně arény. Poté co se spustilo nahrávání v softwaru iSpy (www.ispyconnect.com), zatáhnutím za provaz se zvedla dvířka, umožňující volný přístup rybě do arény s larvami. Po uplynutí 20 minut video záznamu se nejdříve odlovily ryby, proběhlo počítání zbylých larev a jejich následné odstranění, případně uklizení jakýchkoli nečistot z komory.

4.2.2 Pelety

Tento experiment měl obdobné schéma jako ten předchozí s výjimkou, kterou je typ potravy. Do středu kroužku se umístily pelety, kterými se ryby v laboratoři krmily běžně každý den (C-3 Carpe F; Skretting, Stavanger, Norsko). Jednalo se o nejznámější typ potravy pro ně, tím pádem se očekávalo, že bude nejvíce přijímaný. Na konci nahrávání se opět sečetlo, kolik jich zůstalo nedotknutých a likvidovaly se veškeré nečistoty.

4.3 Experiment s konzumací zooplanktonu

4.3.1 Hrotnatky

Hrotnatky velké (*Daphnia magna*) byly čerstvé přivezené z rybníků na vesnici Bohouňovice II, část obce Horní Kruty, okres Kolín (49.9143494 N, 14.9681028E) do vodní nádrže na 650 litrů umístěné ve venkovních prostorech HBÚ. V dny experimentu se část obsahu venkovní nádrže odebrala do kýble, z něho se pomocí plastové Pasteur pipety na 7 ml postupně nasálo 50 jedinců do 100milimetrové kádinky se stojatou vodou.

Po naskenování PIT tagu a zápisu do protokolu se čtyři ryby, opět dva karasi obecní a dva karasi stříbřití, umístily jednotlivě rovnou do čtyř arén, dvířka byla po celou dobu experimentu zavřena, desetiminutová aklimatizace probíhala v aréně. Pro nerušené přidávání potravy se použily dvoumetrové hadice z jedné strany fixované na rohu komory podél stěny pomocí fixačních plastových proužků, na druhé straně ukončené trychtýřem s nálevkou, který se zavěsil na trubku se záclonou pod stropem (Obrázek 6 c). Poté co se spustilo nahrávání se do

každého ze čtyř trychtýřů odpovídajících čtyřem arénám vylilo předem nachystaných 50 hrotnatek z kádinky a následně se případně uvízlí jedinci opláchly jedním litrem stojaté vody. Po skončení dvacetiminutového video záznamu se nejdřív oddělily ryby a poté pomocí nejjemnější sítky byly pečlivě posbírány všechny pozůstalé hrotnatky do pětilitrového bílého kbelíku, ve kterém se opět spočítalo jejich množství a zapsalo se do protokolů.

4.4 Zpracování výsledků

Po 20minutovém záznamu pomocí webových kamer Logitech C270 (Logitech International SA, Romanel-sur-Morges, Švýcarsko), připojených k počítači pomocí softwaru iSPY (www.ispyconnect.com), byla výsledná videa stažena jako soubory avi a následně shromážděna na vyhrazený externí disk ADATA HV300 externí HDD 1 TB USB 3.1. (<https://www.adata.com/>).

Vzdálenost překonána rybami byla analyzována v softwaru LoliTrack verze 5 (Loligo Systems, Tjele, Dánsko). Výsledná měření pohybové aktivity a míry smělostí vyjádřené v čase, za který ryba opustila úkrytovou komoru, byla přenesena do programu Microsoft Excel 2021 spolu s údaji z protokolu, jako třeba číslo čipu či počet konzumované potravy.

Ke stanovení shody s normální distribucí byl použit Shapiro–Wilkův test. Vzhledem k nesplnění podmínek normality dat u některých měřených proměnných pro vlastní statistické vyhodnocení získaných údajů jsem použila Wilcoxonův test na zhodnocení rozdílů mezi chováním a potravní aktivitou mezi karasem obecným a karasem stříbřitým. Zpracování a vizualizace dat byla provedena v programu R (verze R 4.2.2, R Core Team 2022). Jako hladina statisticky průkazné významnosti byla zvolena standardní $p = 0,05$. Žádný z výsledků nebyl vyloučen z analýzy a za celou dobu experimentů nedošlo k žádnému zranění ani úmrtí jedinců.

5 Výsledky

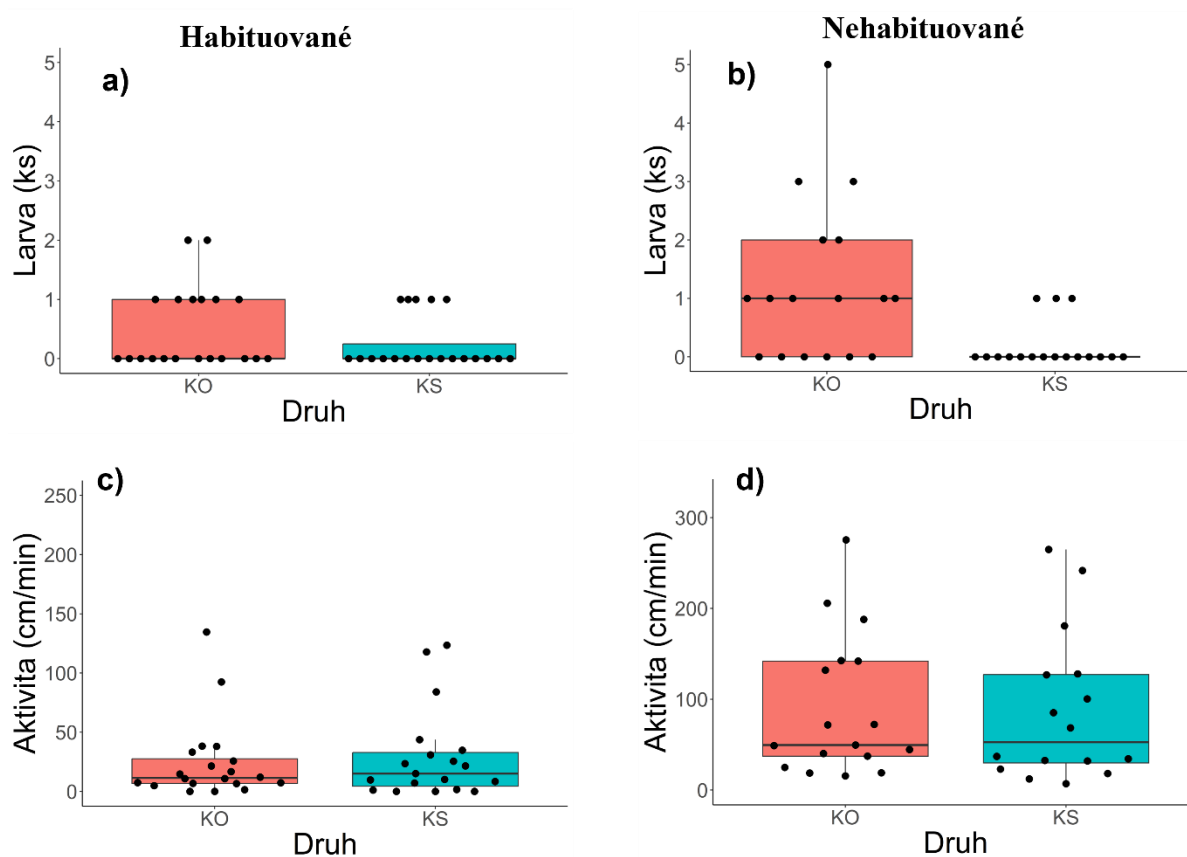
5.1 Experimenty s bentickou potravou

5.1.1 Larvy bzučivky rudohlavé

Na obrázku 7 je v grafické podobě tzv. boxplotu neboli krabicových grafů, popisujících numerická data pomocí jejich kvartilů, znázorněný rozdíl v konzumaci larvy u habituovaných a nehabituovaných ryb (Obrázek 7a, b) a aktivitě během krmení u habituovaných a nehabituovaných ryb (Obrázek 7c, d).

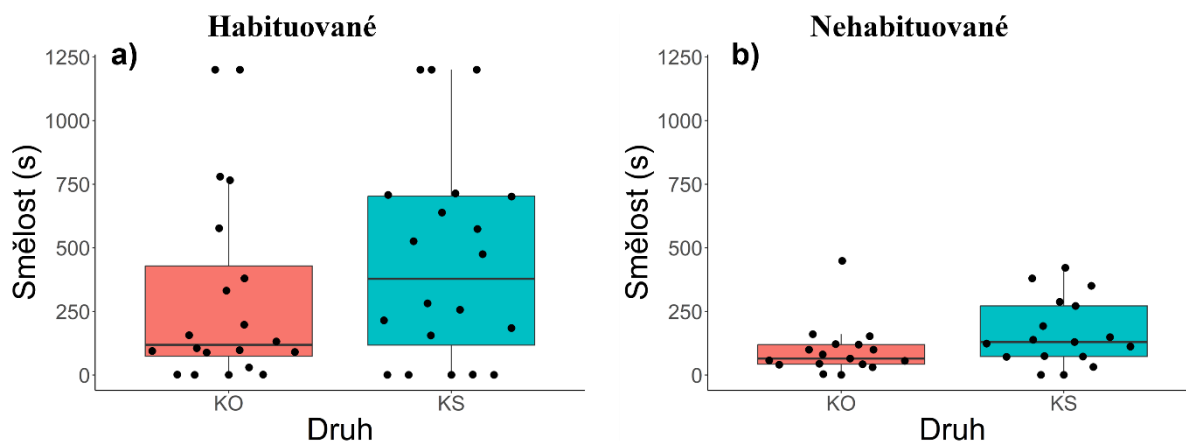
Habituovaní karasi obecní a karasi stříbřítí se v konzumaci larev signifikantně nelišili (Wilcoxon test, $Z = 235$, $p = 0,255$; Obrázek 7 a). Taktéž se signifikantně nelišili mezi sebou

v potravní aktivitě (Wilcoxon test, $Z=183$, $p=0,655$; Obrázek 7c). Na rozdíl od habituovaných ryb, u nehabituovaných jedinců se prokázalo, že karas obecný konzumoval signifikantně více larev než karas stříbřitý (Wilcoxon test, $Z=220$, $p=0,003$; Obrázek 7b). Ale v potravní aktivitě se mezi sebou opět statisticky průkazně nelišili (Wilcoxon test, $Z=153$, $p=0,782$; Obrázek 7d). Pro lepší přehled výsledku z vyznačenými hodnotami byla vytvořena tabulka (Tabulka 1.).



Obrázek 7: Naměřené hodnoty porovnávající konzumaci larev bzučivky rudohlavé (*Calliphora vomitoria*) karasem obecným (KO; *Carassius carassius*) a karasem stříbřitým (KS; *Carassius gibelio*) u habituovaných a nehabituovaných jedinců (a, b) a potravní aktivitu u habituovaných a nehabituovaných jedinců (c, d). Body = individuální údaje; boxplot: tlustá čára = medián, box = 50 % mezikvartilového rozsahu.

V průběhu experimentu bylo zjištěno, že se naměřena hodnota tzv. míra smělosti se signifikantně nelišila mezi karasem obecným a karasem stříbřitým jak u habituovaných (Wilcoxon test, $Z=165$, $p=0,349$; Obrázek 8a), tak u nehabituovaných jedinců (Wilcoxon test, $Z=94$, $p=0,085$; Obrázek 8b).

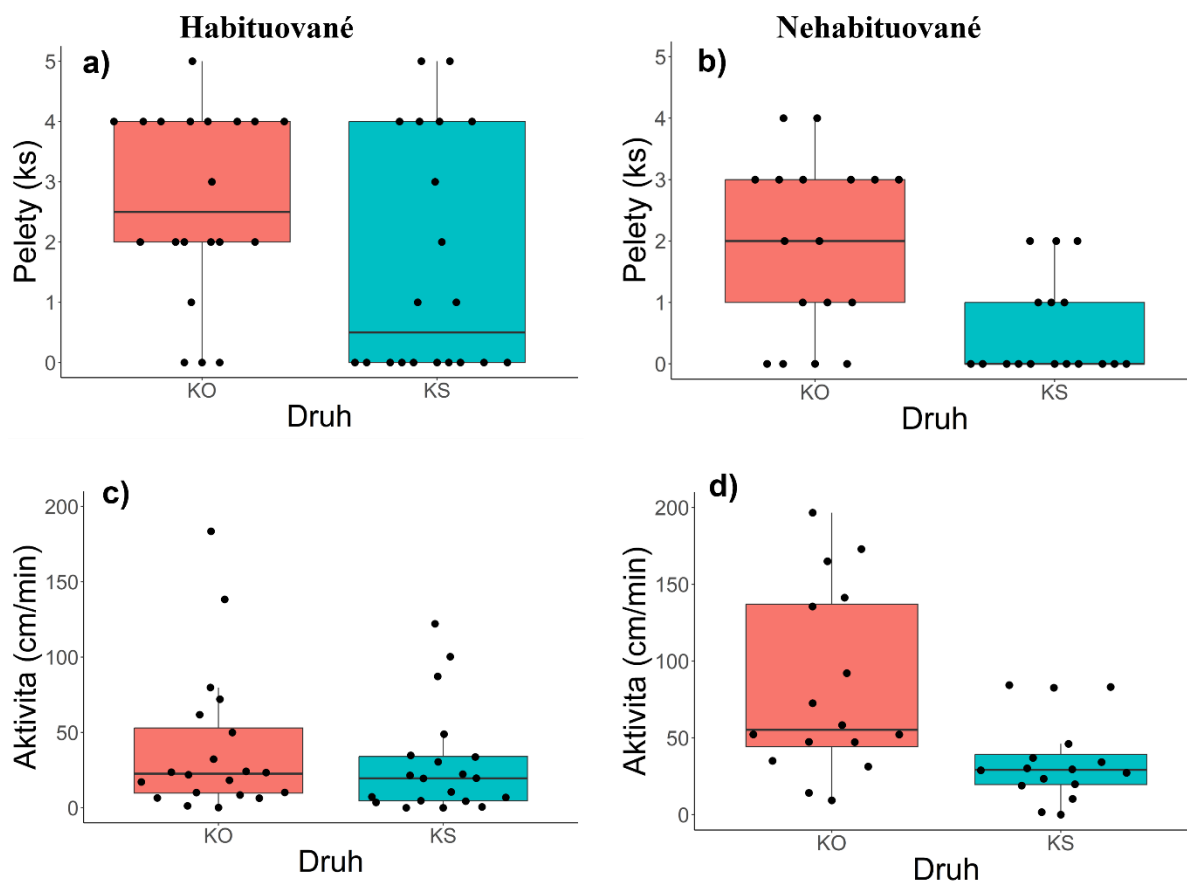


Obrázek 8: Naměřené hodnoty tzv. míry smělosti doby, za kterou habituovaní karasi obecní (KO; *Carassius carassius*) a karasi stříbřítí (KS; *Carassius gibelio*) (a) a nehabituovaní karasi (b) opustili úkrytovou komoru v experimentu s larvami. Body = individuální údaje; boxplot: tlustá čára = medián, box = 50 % mezikvartilového rozsahu.

5.1.2 Pelety

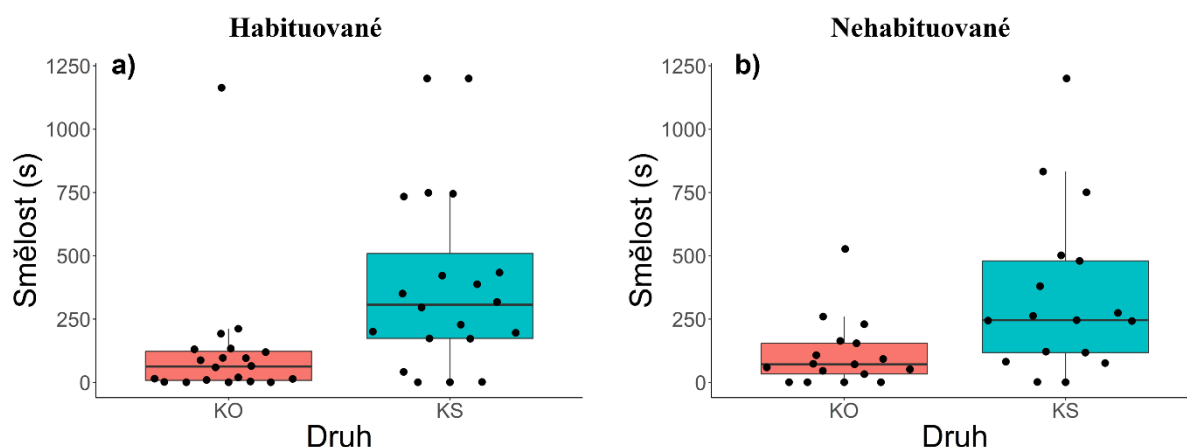
Na obrázku 9 je znázorněn v grafické podobě rozdíl v konzumaci pelet u habituovaných a nehabituovaných ryb (Obrázek 9a, b) a aktivitě během krmení u habituovaných a nehabituovaných ryb (Obrázek 9c, d).

Habituovaní karasi obecní a karasi stříbřítí se v konzumaci pelet signifikantně nelišili (Wilcoxon test, $Z=261,5$, $p=0,876$; Obrázek 9a). Podobně se signifikantně nelišili mezi sebou v potravní aktivitě (Wilcoxon test, $Z=232$, $p=0,394$; Obrázek 9c). Na rozdíl od habituovaných ryb, u nehabituovaných jedinců se prokázalo, že karas obecný konzumoval signifikantně více pelet než karas stříbřitý (Wilcoxon test, $Z=226,5$, $p=0,003$; Obrázek 9b). Aktivita nehabituovaného karase obecného byla statisticky průkazně vyšší než aktivita karase stříbřitého (Wilcoxon test, $Z=216$, $p=0,014$; Obrázek 9d).



Obrázek 9: Naměřené hodnoty porovnávající konzumaci pelet (C-3 Carpe F; Skretting, Stavanger, Norsko) karasem obecným (KO; *Carassius carassius*) a karasem stříbřitým (KS; *Carassius gibelio*) u habituovaných a nehabituovaných jedinců (a, b) a potravní aktivitu u habituovaných a nehabituovaných jedinců (c, d). Body = individuální údaje; boxplot: tlustá čára = medián, box = 50 % mezikvartilového rozsahu.

Bylo zjištěno, že habituovaní karasi obecní prokázaly signifikantně vyšší míru smělostí než karasi stříbřití, tedy rychleji opouštěli úkrytovou komoru (Wilcoxon test, $Z= 84,5$, $p= 0,001$; Obrázek 10a). Obdobně se projevíly nehabituované ryby, kdy míra smělostí byla opět signifikantně vyšší u karase obecného než u karase stříbřitého (Wilcoxon test, $Z= 63$, $p= 0,005$; Obrázek 10b).



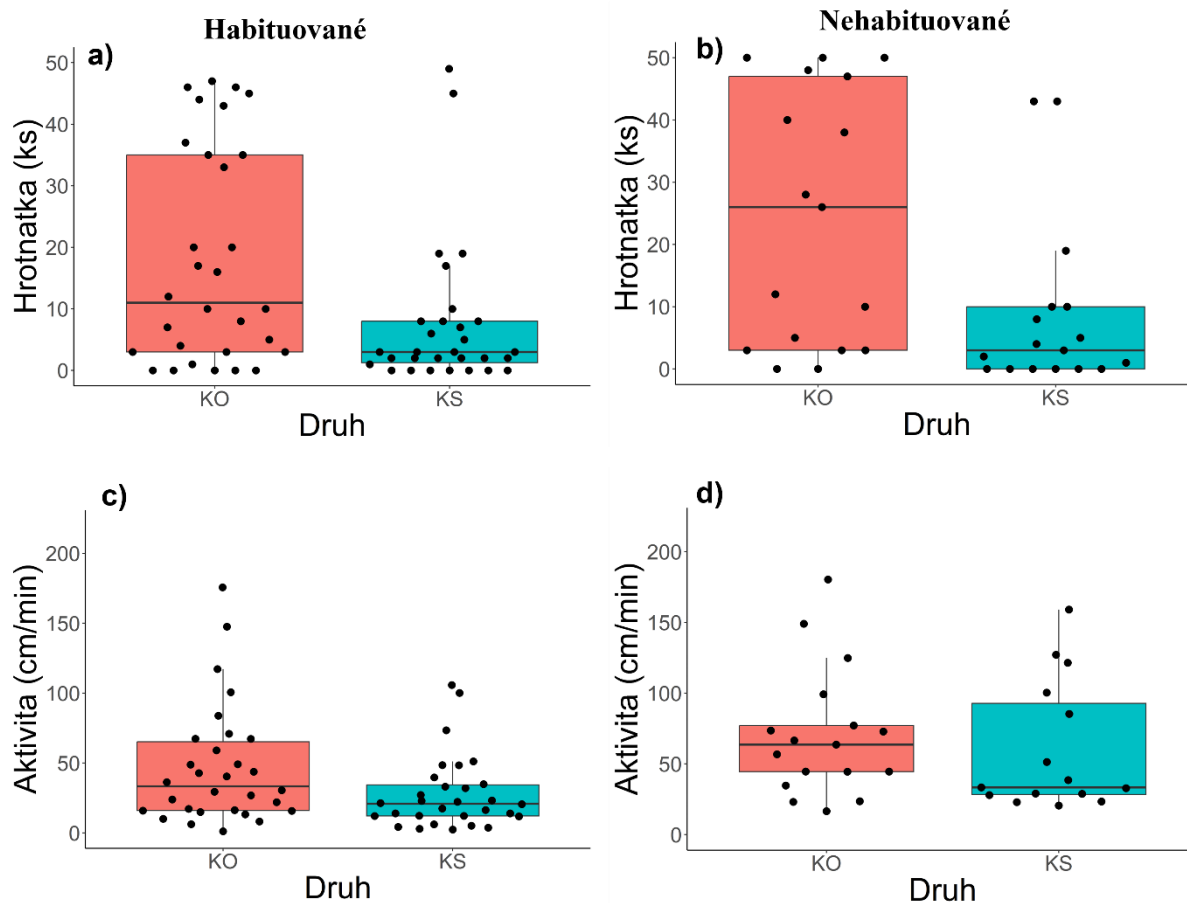
Obrázek 10: Naměřené hodnoty tzv. míry smělosti doby, za kterou habituovaní karasi obecní (KO; *Carassius carassius*) a karasi stříbřítí (KS; *Carassius gibelio*) (a) a nehabituovaní karasi (b) opustili úkrytovou komoru v experimentu s pelety. Body = individuální údaje; boxplot: tlustá čára = medián, box = 50 % mezikvartilového rozsahu.

5.2 Experiment s konzumací zooplanktonu

5.2.1 Hrotnatky

Na obrázku 11 je znázorněn v grafické podobě rozdíl v konzumaci hrotnatek u habituovaných a nehabituovaných jedinců (Obrázek 11a, b) a aktivitě během krmení u habituovaných a nehabituovaných ryb (Obrázek 11c, d).

Konzumace hrotnatek habituovanými karasy obecnými byla signifikantně vyšší než karasy stříbřítými (Wilcoxon test, $Z= 616,5$, $p= 0,013$; Obrázek 11a). To se odráží v signifikantně vyšší aktivitě karasu obecných oproti karasům stříbřítým (Wilcoxon test, $Z= 585$, $p= 0,046$; Obrázek 11c). Na rozdíl od habituovaných ryb, u nehabituovaných jedinců se prokázalo, že karas obecný konzumoval signifikantně více hrotnatek než karas stříbřítý (Wilcoxon test, $Z= 214$, $p= 0,016$; Obrázek 11b). Ale v potravní aktivitě se tyto dva nehabituované druhy signifikantně nelišily (Wilcoxon test, $Z= 153$, $p= 0,782$; Obrázek 11d).



Obrázek 11: Naměřené hodnoty porovnávající konzumaci hrotnatek (*Daphnia magna*) karasem obecným (KO; *Carassius carassius*) a karasem stříbřitým (KS; *Carassius gibelio*) u habituovaných a nehabituovaných jedinců (a, b) a potravní aktivitu u habituovaných a nehabituovaných jedinců (c, d). Body = individuální údaje; boxplot: tlustá čára = medián, box = 50 % mezikvartilového rozsahu.

Tabulka 1: Shrnutí všech provedených experimentů s přehlednými výsledky, signifikantní hodnoty udány tučně; Z = síla Wilcoxon testu, p = signifikance, KO; *Carassius carassius*, KS; *Carassius gibelio*.

Druh	Typ experimentu	Habituované	Měření	Z	p	Pozorovaný trend
Experiment s bentickou potravou s KO i KS	Larvy	Ano	Konzumace	235	0,255	KO = KS
			Aktivita	183	0,065	KO = KS
			Smělost	165	0,349	KO = KS
		Ne	Konzumace	220	0,003	KO > KS
			Aktivita	153	0,782	KO = KS
			Smělost	94	0,085	KO = KS
	Pelety	Ano	Konzumace	261,5	0,875	KO = KS
			Aktivita	232	0,394	KO = KS
			Smělost	84,5	0,001	KO > KS
		Ne	Konzumace	226,5	0,003	KO > KS
			Aktivita	216	0,014	KO > KS
			Smělost	63	0,005	KO > KS
Experiment se zooplanktonem s KO i KS	Hrotnatky	Ano	Konzumace	616,5	0,013	KO > KS
			Aktivita	585	0,046	KO > KS
		Ne	Konzumace	214	0,016	KO > KS
			Aktivita	153	0,782	KO = KS

6 Diskuze

Výsledky mé práce založené na behaviorálních rozdílech mezi invazním karasem stříbřitým a původním karasem obecným v potravní aktivitě na rozborech celkem 134 jedinců, z toho 67 karasů obecných a 67 karasů stříbřitých v laboratorních podmínkách ukazují, že karas obecný překonal karase stříbřitého v některých kategoriích, případně se nenašly výrazné rozdíly. Jak můžeme vyčíst ze shrnutí všech provedených experimentů výše, v osmi případech z šestnácti karas obecný signifikantně překonal karase stříbřitého (Tabulka 1). To zcela vyvrací moje hypotézy stanovené na začátku výzkumu, které zněly takto: 1) invazní karas stříbřitý bude mít vyšší aktivitu než původní karas obecný, 2) karas stříbřitý bude v průměru konzumovat více potravy než karas obecný, 3) karas stříbřitý bude mít vyšší tzv. míru smělosti, tedy bude rychleji opouštět úkrytovou komoru než karas obecný. Z toho však nelze usuzovat závěry, že karas obecný bude více konkurenceschopný než karas stříbřitý.

Z výsledků této studie vyplývá, že karas obecný lépe shání potravu, prokazuje vysokou pohybovou aktivitu a větší míru smělosti, rychleji opouští úkrytovou komoru. V reálných přírodních podmínkách to tak ale nevypadá, jinak by dokázal odolat konkurenčnímu tlaku

a nedostal se k situaci, kdy je označován za kriticky ohrožený druh (Chobot & Němec, 2017). Tyto výsledky se neshodují s nedávnou terénní a experimentální studií Tapkir et al. (2022), ve které autoři prokázali, že karas stříbřitý vykazuje lepší konkurenční schopnosti než karas obecný. Karas stříbřitý měl vyšší rychlost růstu za stejných podmínek, což jasně napovídá, že je schopen využívat stejné zdroje potravy s vyšší účinností nebo zdroje z nějakých důvodů nedostupné pro karase obecného (Tapkir et al., 2022). Při pozorování ryb v reálných podmínkách žijících sympatricky je vidět daleko vyšší aktivita karase stříbřitého v porovnání s karasem obecným.

Možné vysvětlení tak odlišných výsledků může být způsobeno vlivem habituace v laboratorních podmínkách (tedy rychlejším přivyknutím na experimentální podmínky) a rozdílnou reakcí na experimentální stres u porovnávaných druhů. Ryby prožívaly v experimentech stres, protože byly izolovány od hejna. Přičemž karas stříbřitý ho pociťuje pravděpodobně více než karas obecný, jelikož je zvyklý na velká hejna, kdy jsou jedinci blízko vedle sebe, můžou spolu shánět potravu. Karas obecný se sdružuje do hejna spíše v letních měsících v období odpočinku (Baruš & Oliva, 1995). Hejna karase obecného jsou dle terénních pozorování rozvolněnější, a tak ztráta vizuálního kontaktu s ostatními jedinci pravděpodobně nezpůsobuje takovou míru stresu. Právě ve studii Tapkir et al. (2022) byly jedinci během experimentu po celou dobu v společných hejnech. V mé práci vždy byli jedinci oddělení od své skupiny, jednotlivě situovány na dobu aklimatizace a následný samostatný výkon po dobu experimentu, a pak byli vráceni do svých domácích akvárií. Porovnávám totiž dva druhy, a tak je normální, že mají jiné reakce, protože kognitivní výkonnost se liší nejen mezi druhy, ale také mezi jednotlivci v rámci populace (Prentice et al., 2022).

V chovu zvířat je stres chápán jako nevyhnutelná reflexní reakce nastávající pokaždé, když jsou zvířata vystavená nepříznivým podmínkám prostředí. Je příčinou řady negativních důsledků od nepohodlí, narušení homeostázy, fyziologických změn, proměny chování až po smrt (Endris & Feki, 2021). Individuální reakce nebo temperament jsou těsně spjaté se stresovou reakcí po mimo povahy a intenzity spouštěcího podnětu. Mohou mít sociální stresory vyplývající z interakce s jedinci stejného druhu a stresory související s lidskou manipulací (Endris & Feki, 2021). Například transport z akvárií do experimentální místnosti způsobuje stres. Ačkoliv bylo rybě vždy ponecháno 10 minut na aklimatizaci v novém prostředí, není to zřejmě dostačující doba na zmírnění stresu.

Ryby často upravují své chování a fyziologické reakce, aby se vyrovnaly měnícímu se prostředí, proto se mohou adaptovat na krátkodobý stres. V nedávné studii Xu et al. (2022) vystavili dánio dadunského (*Gobiocypris rarus*) dlouhodobému nepředvídatelnému stresu,

jako například pronásledování, nízká hladina vody, vysoká hustota populace, nedostatek kyslíku, po dobu 7 a 14 dnů a měřili jejich reakci z hlediska růstového výkonu, hladiny kortizolu a neurotransmiterů a změnu chování. Jejich výsledky naznačují, že chronický stres ovlivňuje růst, vzorce chování, a tak by měla být hladina kortizolu (hormonu indikujícím stres) v laboratoři minimalizována. Pro vzorec chování použili test na otevřeném poli, vyvinout pro měření úzkostného chování, aktivity a prostorových preferenci, a ten se výrazně zvýšil po 14 dnech účinku chronického stresu. To poskytuje důkaz, že podobné stresory by měli být minimalizovány v každodenním řízení, aby se zabránilo nepříznivým účinkům na laboratorní ryby (Xu et al., 2022). Zajištění dobrých životních podmínek laboratorních ryb je přínosné pro opakovatelnost experimentálních výsledků a zároveň přináší vliv určitých stresorů v procesu krmení a vliv habituace (Xu et al., 2022). Většinu stresorů lze eliminovat v laboratoři, ale odchyt, manipulace s rybami a prostorové omezení jsou nevyhnutelné, proto stresové reakce ryb mohou trvat déle kvůli nedostatku úkrytu. Ve volné přírodě by totiž mohly uniknout a rychleji obnovit homeostázu (Morgan & Tromborg, 2007; Portz et al., 2006).

Co se týče vlivu habituace na projevy chování během krmení v průběhu jednotlivých experimentů, je z výsledku patrně vyplývá, že byl významný, neboť u obou druhů docházelo k různé reakci. Například habituovaní karasi se nelišili v konzumaci pelet (Obrázek 9a), zřejmě protože byli dobře zvyklí na tento druh potravy, kterým se ryby v laboratoři krmily běžně každý den (C-3 Carpe F; Skretting, Stavanger, Norsko). U nehabituovaných signifikantně více jich konzumoval karas obecný (Obrázek 9b). Z výsledku u obou druhů a z celkových pozorovaných trendu jasně plyne, že karas obecný se viditelně lépe přizpůsobil laboratorním podmínkám. Habituace mu přispěla k dosažení lepších výsledku a při krmení byla pozorována zvýšená smělost oproti karasu stříbřitému. Z tohoto důvodu jsem se rozhodla použít nehabituované ryby. Bohužel jsem v té době již neměla k dispozici podobně velký vzorek ryb jako v případě habituovaných ryb, jinak by byly použité testy silnější. Taky díky tomu jsou lépe vidět mezidruhové rozdíly v jednotlivých testech.

Pro každý z jednotlivých experimentů byl vybrán modelový druh potravy. Tak pro experimenty s bentickou potravou vybrané larvy bzučivky rudohlavé (*Calliphora vomitoria*) by měly simulovat zástupce z říše živočichů, často to může být terestrický spad ze stromů a okolní vegetace do rybníku či zatopeného lomu. Výsledky této práce naznačují, že se habituované ryby v konzumaci larev nelišili, tudíž nebyl rozdíl ani v aktivitě (Obrázek 7a, c). Nejvíce znatelný rozdíl byl však pozorován u nehabituovaných ryb, kdy z celkového počtu pouze tři karasi stříbřítí konzumovaly po jedné larvě, zatímco karasi obecní výrazně víc (Obrázek 7b). To by mohlo odpovídat skutečnosti, že je karas stříbřitý schopen využívat

rostlinou potravu a možná nemá preferovanou tu živočišnou. Všežravé ryby mají tendenci mít flexibilní strategie hledání potravy, úzce související s pestrostí dostupné potravy. V tomto ohledu se očekávalo, že karas stříbřitý má širší trofickou niku, jak to často bývá u invazních druhů (Lodge, 1993).

Pomocí stabilní izotopové analýzy, zejména izotopů uhlíku a dusíku, se ukázalo že karas stříbřitý konzumuje rostlinou potravu, ale karas obecný ne. Ve studiích se použilo celkem 114 vzorků šupin ze čtyř různých lokalit napříč Českou republikou. Podstatným zjištěním byl signifikantní důkaz, že invazní karas stříbřitý má nižší trofickou pozici ve srovnání s původním karasem obecným (Tapkir & Šmejkal, nepublikovaná data). Taková pozice je výhodou zvláště pro invazní druhy, protože umožňuje získání bazálních trofických zdrojů, jako je detritus, rostliny nebo řasy, které zrovna nemusí být využívány původními druhy (Gido & Franssen, 2007). Proto je možné, že i kdyby byl opravdu karas obecný kompetičně zdatnější v získávání bentické a pelagické potravy živočišného typu, stejně by ho ve výsledku karas stříbřitý předčil díky této schopnosti.

Experiment se zooplanktonem zahrnoval hrotnatky velké (*Daphnia magna*). Zooplankton je jednou z nejvariabilnějších složek potravy, profituje na něm jak karas obecný, tak karas stříbřitý. Výsledky jasně naznačují, že ve většině případů karas obecný zkonzumoval více hrotnatek než karas stříbřitý. Je známo, že příjem potravy je těsně spojen se strukturou žaberních oblouků, kteří fungují jako síto pro filtrování kořisti. Jejich průměrný počet je u karase obecného téměř dvojnásobně menší (28,6) než u karase stříbřitého (48,3) (O'Brien, 1987). Zřejmě pokud by byl použit zooplankton jiné velikosti, sledovaly bychom výsledky, kdy karas stříbřitý by zkonzumoval více zooplanktonu. Použili jsme ale tak velké hrotnatky, že počet žaberních tyčinek nehrál roli. Pasivní filtrace bez zaměření na kořist by probíhala v zakaleném prostředí, zatímco tady se ryby mohly vizuálně zaměřit na svoji kořist.

U obou druhů, jak u habituovaných tak nehabituovaných kategorií, nebyl z hlediska měření míry smělosti u experimentu s larvy výrazný rozdíl, až na skutečnost, kdy došlo k jednotlivým odlehlým pozorováním, kde pouze pár testovaných jedinců vykazovalo zcela opačný trend než většina z jejich skupiny (Obrázek 8a). Na základě toho lze určit typ osobnosti a její projev napříč druhy. Konkrétně v tomto případě míra smělosti je zastoupená časem vyjádřeným ve vteřinách, za který ryba opustí úkrytovou komoru. Doba videozáznamu byla vždy 20 minut, tedy maximálně 1200 s. Někteří jedinci opustili komoru po otevření zdvihacích dvířek během prvních 10 vteřin, zatímco jiní zůstali po celou dobu experimentu v úkrytové komoře (tedy můžeme dospět k závěru, že byli stydliví). Takové výsledky stydlivého chování v experimentu s bentickou potravou projevili tři habituované karasi obecní, pět habituovaných a jeden

nehabituovaný karas stříbřitý. Tady nastala určitá souvislost mezi odhadovaným typem osobnosti a stresem, který daný druh ryby v našem experimentu prožíval. Studie Prentice et al. (2022) se zaměřila na živorodku duhovou (*Poecilia reticulata*) a její prostorovém učení v bludišti v souvislosti mezi osobnostními rysy a tzv. stylem zvládnání stresu.

Zajímavým zjištěním bylo, že někdy jedinci vykazují jiný projev chování, když jsou samostatně nebo když se nachází ve skupině. Může nastat situace kdy jedinec, který se zdá být plachý a stydlivý se změní v odvážného, aktivního a dominantního. Záleží totiž na tom, jestli je sám, ve skupině stejných jedinců nebo ve skupině s jedinci odlišného druhu. Tak například karas obecný v sympatrické populaci s karasem stříbřitým byl potlačován agresivnějšími karasy stříbřitými a měl tendenci si tvořit menší hejna s jedinci svého druhu. Ale v momentě, kdy se karas obecný nacházel v čisté populaci karasů obecných, proměnil se v toho dominantního a agresivního, potlačoval své příbuzné. Někdy ani nenechal se nakrmit menší jedince tak, že do něj narazil nebo sebral potravu rychleji (vlastní pozorování).

Poněvadž byl můj výzkum hodně ovlivněn habituací a stresem, není možné z výsledku získaných v této práci zjistit zcela jasnou potravní aktivitu mezi druhy. Představa, že karas obecný překonává karase stříbřitého, není aplikovatelná na přírodní podmínky a neodpovídá současnému stavu kriticky ohroženého karase obecného. Zmírněním stresu, navýšením počtu účastníků se experimentů ryb rovným podílem habituovaných a nehabituovaných, monitorováním hejn v přírodních podmínkách v další práci předpokládám získání mnohem přesnějších výsledků. Budu se dále touto problematikou zabývat a pokusím se zjistit, zdali jsou výsledky mé bakalářské práce reálné či ovlivněné laboratorními podmínkami.

7 Závěr

Tato bakalářská práce si kladla za cíl vypracovat literární rešerši o problematice biologických invazí, vlivu invazních druhů na původní společenstvo a typech osobnosti, provést vlastní behaviorální průzkum s třemi typy potravy: s larvou bzučivky rudohlavé, se suchým krmivem pro ryby a se zooplanktonem, za účelem porovnání typů osobností ve vztahu k potravní aktivitě a preferenci obou druhů. Dalším dílčím cílem bylo vyhodnotit míru smělosti a vliv habituace na chování ryb. Údaje získané v empirické části práce byly vyhodnoceny na základě poznatků z teoretické části.

Výsledky mé bakalářské práce jsou v rozporu se stanovenými hypotézami. Tedy ukázaly, že karas obecný lépe shání potravu, prokazuje vysokou pohybovou aktivitu a větší míru smělosti, rychleji opouští úkrytovou komoru. V reálných přírodních podmínkách to tak ale nevypadá, jinak by dokázal odolat konkurenčnímu tlaku a nebyl kriticky ohroženým. V osmi případech z šestnácti signifikantně překonal karase stříbřitého, ve zbylých osmi nebyly nalezené průkazné rozdíly. Možné vysvětlení, proč k tomuto artefaktu došlo, spočívá ve vlivu habituace v laboratorních podmínkách, rozdílné reakcí na stres a s tím souvisejícím vyhodnocením osobnosti.

V navazující práci se budu snažit odstranit artefakt laboratorních podmínek, pracovat s hejnem a přirozenými podmínkami, abych mohla ověřit, zda výsledky mé bakalářské práce jsou reálné, či zkreslené laboratorními vlivy.

8 Seznam použité literatury

- Acreman, M., Hughes, K. A., Arthington, A. H., Tickner, D., & Dueñas, M. A. (2020). Protected areas and freshwater biodiversity: a novel systematic review distils eight lessons for effective conservation. In *Conservation Letters*, 13(1). Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1111/conl.12684>
- Antonova, E. I. (2010). Short-term thermal compensatory-adaptive reaction mechanisms of the liver in *Carassius auratus gibelio*. *Contemporary Problems of Ecology*, 3(1), 57–62. <https://doi.org/10.1134/S1995425510010108>
- Ayala, J. R., Rader, R. B., Belk, M. C., & Schaalje, G. B. (2007). Ground-truthing the impact of invasive species: Spatio-temporal overlap between native least chub and introduced western mosquitofish. *Biological Invasions*, 9(7), 857–869. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9087-4>
- Baruš, V., & Oliva, O. (1995). *Mihulovci – Petromyzontes a ryby – Osteichthyes (2)*. Academia, str. 215-234.
- Beppi, C., Straumann, D., & Bögli, S. Y. (2021). A model-based quantification of startle reflex habituation in larval zebrafish. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79923-6>
- Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lockwood, J. L. (2009). The role of species traits in the establishment success of exotic birds. *Global Change Biology*, 15(12), 2852–2860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01841.x>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. In *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blažka, P. (1958). The Anaerobic Metabolism of Fish. *Physiological Zoology*, 31(2), 117–128. <https://doi.org/10.1086/physzool.31.2.30155385>
- Bohlen, J., & Petrtyl, M. (2012). *Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for Carassius gibelio (Teleostei: Cyprinidae)*. www.pfeil-verlag.de
- Bøhn, T., Amundsen, P. A., & Sparrow, A. (2008). Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions*, 10(3), 359–368. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9135-8>
- Brauner, C. J., Matey, V., Zhang, W., Richards, J. G., Dhillon, R., Cao, Z. D., Wang, Y., & Fu, S. J. (2011). Gill remodeling in crucian carp during sustained exercise and the effect

- on subsequent swimming performance. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(6), 535–542. <https://doi.org/10.1086/662664>
- Britton, J. R., & Gozlan, R. E. (2013). How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. In *Source: Ecology*, 94(11).
- Britton, J. R., & Orsi, M. L. (2012). Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: Economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. In *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(3), 555–565. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9254-x>
- Cambray, J. A. (2003). Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia* 500, 217–230.
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., & Wong, B. B. M. (2011). Know when to run, know when to hide: Can behavioral differences explain the divergent invasion success of two sympatric lizards? *Ecology and Evolution*, 1(3), 278–289. <https://doi.org/10.1002/ece3.22>
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., & Wong, B. B. M. (2012). Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? In *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1), 57–64. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.010>
- Chelazzi, L., Marini, F., Pascucci, D., & Turatto, M. (2019). Getting rid of visual distractors: the why, when, how, and where. *Current Opinion in Psychology*, 29, 135–147. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2019.02.004>
- Chobot, K., & Němec, M. (2017). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Obratlovci. *Příroda*, 34, 1–182.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>
- Cooke, S. J., & Cowx, I. G. (2004). The Role of Recreational Fishing in Global Fish Crises. *BioScience*, 54(9), 857. <https://doi.org/10.1641/0006-3568>
- Copp, G. H., Bianco, P. G., Bogutskaya, N. G., Eros, T., Falka, I., Ferreira, M. T., Fox, M. G., Freyhof, J., Gozlan, R. E., Grabowska, J., Kovac, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A. M., Penaz, M., Povz, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I. C., Stakenas, S., ... Wiesner, C. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4), 242–262. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x>
- Copp, G. H., & Sayer, C. D. (2020). Demonstrating the practical impact of publications in *Aquatic Conservation – The case of crucian carp *Carassius carassius* in the East of*

- England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(9), 1753–1757.
<https://doi.org/10.1002/aqc.3353>
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., & Sih, A. (2010). Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1687), 1571–1579.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2128>
- D'Amato, M. E., Esterhuysen, M. M., van der Waal, B. C. W., Brink, D., & Volckaert, F. A. M. (2007). Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics*, 8(2), 475–488. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9186-x>
- Dingemanse, N. J., Dochtermann, N. A., & Nakagawa, S. (2012). Defining behavioural syndromes and the role of “syndrome deviation” in understanding their evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(11), 1543–1548.
<https://doi.org/10.1007/s00265-012-1416-2>
- Dissegna, A. (2022). *The impact of brain development, context change, individual differences, and entropy on animal habituation*. <https://doi.org/10.17605/OSF.IO/TNQF4>
- Docherty, C., Ruppert, J., Rudolfson, T., Hamann, A., & Poesch, M. S. (2017). Assessing the spread and potential impact of prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) to freshwater fishes in western North America. *BioInvasions Records*, 6(3), 291–296.
<https://doi.org/10.3391/bir.2017.6.3.15>
- Dominguez Almela, V., South, J., & Britton, J. R. (2021). Predicting the competitive interactions and trophic niche consequences of a globally invasive fish with threatened native species. *Journal of Animal Ecology*, 90(11), 2651–2662.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13571>
- Duckworth, R. A., & Badyaev, A. v. (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. In *PNAS September 18*.
- Dukes, J. S., & Mooney, H. A. (1999). *Does global change increase the success of biological invaders?*
- Eby, L. A., Roach, W. J., Crowder, L. B., & Stanford, J. A. (2006). Effects of stocking-up freshwater food webs. In *Trends in Ecology and Evolution*, 21(10), 576–584.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.016>
- Elias, P. (2001). *Biotické invázie a invadujúce organizmy Biotic Invasions and Invasive Organisms*.

- El-Matbouli, M., & Soliman, H. (2011). Transmission of Cyprinid herpesvirus-3 (CyHV-3) from goldfish to naïve common carp by cohabitation. *Research in Veterinary Science*, 90(3), 536–539. <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2010.07.008>
- Endris, M., & Feki, E. (2021). Review on Effect of Stress on Animal Productivity and Response of Animal to Stressors. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 20(1), 1–14. <https://doi.org/10.36478/javaa.2021.1.14>
- Erdogan, Z., Koc, H. T., Gungor, S., & Ulunehir, G. (2014). Age, growth and reproductive properties of an invasive species *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Cyprinidae) in the Ikizcetepeler Dam Lake (Balikesir), Turkey. *Periodicum Biologorum*, 116, 285–291.
- Fan, P. C. (1998). Viability of metacercariae of *Clonorchis sinensis* in frozen or salted freshwater fish. In *International Journal for Parasitology*, 28.
- Fogarty, S., Cote, J., & Sih, A. (2011). Social personality polymorphism and the spread of invasive species: A model. *American Naturalist*, 177(3), 273–287. <https://doi.org/10.1086/658174>
- Foley, C. J., Henebry, M. L., Happel, A., Bootsma, H. A., Czesny, S. J., Janssen, J., Jude, D. J., Rinchar, J., & Höök, T. O. (2017). Patterns of integration of invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) into a nearshore freshwater food web. *Food Webs*, 10, 26–38. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2016.10.001>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. In *Global Change Biology*, 22(1), 151–163. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/gcb.13004>
- García-Vásquez, A., Razo-Mendivil, U., & Rubio-Godoy, M. (2017). Triple trouble? Invasive poeciliid fishes carry the introduced tilapia pathogen *Gyrodactylus cichlidarum* in the Mexican highlands. *Veterinary Parasitology*, 235, 37–40. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2017.01.014>
- Gido, K. B., & Franssen, N. R. (2007). Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(3), 457–464. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00235.x>
- Goodsell, J. A., & Kats, L. B. (1999). Effect of Introduced Mosquitofish on Pacific Treefrogs and the Role of Alternative Prey. In *Conservation Biology*, 13(4).

- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127(1), 45–86. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- Gozlan, R. E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: Is it all bad? In *Fish and Fisheries*, 9(1), 106–115. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00267.x>
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. In *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751–786. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x>
- Gozlan, R. E., Peeler, E. J., Longshaw, M., St-Hilaire, S., & Feist, S. W. (2006). Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. In *Microbes and Infection*, 8(5), 1358–1364. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2005.12.010>
- Gozlan, R. E., Pinder, A. C., & Shelley, J. (2002). Occurrence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in England. *Journal of Fish Biology*, 61(1), 298–300. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2042>
- Gozlan, R. E., St.-Hilaire, S., Feist, S. W., Martin, P., & Kent, M. L. (2005). Biodiversity: Disease threat to European fish. *Nature*, 435(7045), 1046. <https://doi.org/10.1038/4351046a>
- Gozlan, R. E., Whipps, C. M., Andreou, D., & Arkush, K. D. (2009). Identification of a rosette-like agent as *Sphaerothecum destruens*, a multi-host fish pathogen. *International Journal for Parasitology*, 39(10), 1055–1058. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.04.012>
- Grill, G., Lehner, B., Thieme, M., Geenen, B., Tickner, D., Antonelli, F., Babu, S., Borrelli, P., Cheng, L., Crochetiere, H., Ehalt Macedo, H., Filgueiras, R., Goichot, M., Higgins, J., Hogan, Z., Lip, B., McClain, M. E., Meng, J., Mulligan, M., ... Zarfl, C. (2019). Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature*, 569(7755), 215–221. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1111-9>
- Hänfling, B., Bolton, P., Harley, M., & Carvalho, G. R. (2005). A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius spp.* and *Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology*, 50(3), 403–417. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01330.x>
- Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131, 1292–1297.
- Harper, L. R., Lawson Handley, L., Sayer, C. D., Read, D. S., Benucci, M., Blackman, R. C., Hill, M. J., & Hänfling, B. (2021). Assessing the impact of the threatened crucian carp (*Carassius carassius*) on pond invertebrate diversity: A comparison of conventional and molecular tools. *Molecular Ecology*, 30(13), 3252–3269.

<https://doi.org/10.1111/mec.15670>

- Hayes, K. R., & Barry, S. C. (2008). Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, *10*(4), 483–506. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9146-5>
- Höglund, E., Weltzien, F. A., Schjolden, J., Winberg, S., Ursin, H., & Døving, K. B. (2005). Avoidance behavior and brain monoamines in fish. *Brain Research*, *1032*(1–2), 104–110. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2004.10.050>
- Hölker, F., Haertel, S. S., Steiner, S., & Mehner, T. (2002). Effects of piscivore-mediated habitat use on growth, diet and zooplankton consumption of roach: an individual-based modelling approach. *Freshwater Biology*, *47*(12), 2345–2358. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.01002.x>
- Holopainen, I. J., Tonn, W. M., & Paszkowski, C. A. (1997). Tales of two fish: the dichotomous biology of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)) in northern Europe. In *Source: Annales Zoologici Fennici*, *34*(1).
- Holway, D. A., & Suarez, A. v. (1999). Animal behavior: An essential component of invasion biology. In *Trends in Ecology and Evolution*, *14*(8), 328–330. Elsevier Ltd. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01636-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01636-5)
- Hulthén, K., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Hollander, J., & Brönmark, C. (2013). Express yourself: Bold individuals induce enhanced morphological defences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1776). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2703>
- Hyvärinen, H., Holopainen, I. J., & Piironen, J. (1985). Anaerobic wintering of crucian carp (*Carassius carassius* L.). Annual dynamics of glycogen reserves in nature. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, *82*(4), 797–803. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(85\)90485-2](https://doi.org/10.1016/0300-9629(85)90485-2)
- Jarić, I., Heger, T., Castro Monzon, F., Jeschke, J. M., Kowarik, I., McConkey, K. R., Pyšek, P., Sagouis, A., & Essl, F. (2019). Crypticity in Biological Invasions. In *Trends in Ecology and Evolution*, *34*(4), 291–302. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.008>
- Kaiser, M. I., & Müller, C. (2021). What is an animal personality? *Biology and Philosophy*, *36*(1). <https://doi.org/10.1007/s10539-020-09776-w>
- Kamshilov, I. M., & Kamshilova, T. B. (2019). Functional Properties of Hemoglobin in Bream *Abramis brama* and in Crucian Carp *Carassius carassius* at Hypoxia. *Journal of Ichthyology*, *59*(3), 444–447. <https://doi.org/10.1134/S0032945219020097>
- King, J. R., Tschinkel, W. R., & Ross, K. G. (2009). A case study of human exacerbation of the invasive species problem: Transport and establishment of polygyne fire ants in

- Tallahassee, Florida, USA. *Biological Invasions*, 11(2), 373–377.
<https://doi.org/10.1007/s10530-008-9254-x>
- Kirk, R. S. (2003). *The impact of Anguillicola crassus on European eels*.
- Knytl, M., Kalous, L., Rylková, K., Choleva, L., Merilä, J., & Ráb, P. (2018). Morphologically indistinguishable hybrid Carassius female with 156 chromosomes: A threat for the threatened crucian carp, *C. carassius*, L. *PLOS ONE*, 13(1).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190924>
- Kottelat, M., & Freyhof, J. (2007). *Handbook of European freshwater fishes*.
- Kuljanishvili, T., Mumladze, L., Japoshvili, B., Mustafayev, N., Ibrahimov, S., Patoka, J., Pipoyan, S., & Kalous, L. (2021). The first unified inventory of non-native fishes of the South Caucasian countries, Armenia, Azerbaijan, and Georgia. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2021 – January (422).
<https://doi.org/10.1051/kmae/2021028>
- Kumar, R., & Hwang, J.-S. (2014). *Larvicidal efficiency of aquatic predators: A perspective for mosquito biocontrol*. <http://zoolstud.sinica.edu.tw/Journals/45.4/447.pdf>
- Lammens, E. H. R. R. (1985). A test of a model for planktivorous filter feeding by bream *Abramis brama*. In *Environmental Biology of Fishes*, 13(4), Dr W. Junk Publishers.
- Laurila, S., Holopainen, I. J., & Piironen, J. (1987). Notes on egg development and larval and juvenile growth of *Carassius carassius* (*Carassius carassius* (L.)). *Ann. Zool. Fennici*, 24, 315–321.
- Liasko, R., Koulish, A., Pogrebniak, A., Papiggioti, O., Taranenko, L., & Leonardos, I. (2011). Influence of environmental parameters on growth pattern and population structure of *Carassius auratus gibelio* in Eastern Ukraine. *Hydrobiologia*, 658(1), 317–328.
<https://doi.org/10.1007/s10750-010-0502-6>
- 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(5), 904–910. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00594.x>
- Lodge, D. M. (1993). *Biological invasions: lessons for ecology*.
- Lushchak, V. I., Lushchak, L. P., Mota, A. A., & Hermes-Lima, M. (2001). Oxidative stress and antioxidant defenses in goldfish *Carassius auratus* during anoxia and reoxygenation. *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 280(1 49-1). <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2001.280.1.r100>

- Lusk, S., Luskova, V., & Hanel, L. (2010). Alien fish species in the Czech Republic and their impact on the native fish fauna. *Folia Zoologica*, *59*(1), 57–72.
<https://doi.org/10.25225/fozo.v59.i1.a9.2010>
- Lyach, R. (2022). In situ management options to improve crucian carp (*Carassius carassius*, L.) and brown trout (*Salmo trutta*, L.) population status in Central Europe: A case study from the Czech Republic. *Ecology and Evolution*, *12*(7).
<https://doi.org/10.1002/ece3.9107>
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications*, *10*(3), 689. <https://doi.org/10.2307/2641039>
- Maret, T. J., Snyder, J. D., & Collins, J. P. (2006). Altered drying regime controls distribution of endangered salamanders and introduced predators. *Biological Conservation*, *127*(2), 129–138. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.08.003>
- Matsuzaki, S. I. S., Usio, N., Takamura, N., & Washitani, I. (2009). Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: An experiment and meta-analysis. *Oecologia*, *158*(4), 673–686. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1180-1>
- McDowall, R. M. (2006). Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *16*(3–4), 233–422. <https://doi.org/10.1007/s11160-006-9017-7>
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. In *Trends in Ecology and Evolution*, *14*(11), 450–453. Elsevier Ltd. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Miller, S. A., & Crowl, T. A. (2006). Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshwater Biology*, *51*(1), 85–94. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01477.x>
- Miqueleiz, I., Bohm, M., Ariño, A. H., & Miranda, R. (2020). Assessment gaps and biases in knowledge of conservation status of fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *30*(2), 225–236. <https://doi.org/10.1002/aqc.3282>
- Mitrovic, D., Dymowska, A., Nilsson, G. E., & Perry, S. F. (2009). Physiological consequences of gill remodeling in goldfish (*Carassius auratus*) during exposure to long-term hypoxia. *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, *297*(1). <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00189.2009>
- Morgan, K. N., & Tromborg, C. T. (2007). Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, *102*(3–4), 262–302. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.032>

- Mormul, R. P., Vieira, D. S., Bailly, D., Fidanza, K., da Silva, V. F. B., da Graça, W. J., Pontara, V., Bueno, M. L., Thomaz, S. M., & Mendes, R. S. (2022). Invasive alien species records are exponentially rising across the Earth. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02843-1>
- Murray, A. G., & Peeler, E. J. (2005). A framework for understanding the potential for emerging diseases in aquaculture. *Preventive Veterinary Medicine*, 67(2-3 SPEC. ISS.), 223–235. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2004.10.012>
- O'Brien, D. P. (1987). Description of Escape Responses of Krill (Crustacea: Euphausiacea), with Particular Reference to Swarming Behavior and the Size and Proximity of the Predator. In *Source: Journal of Crustacean Biology*, 7(3).
- Olsén, K. H., & Bonow, M. (2022). Crucian carp (*Carassius carassius* (L.)), an anonymous fish with great skills. *Ichthyological Research*. <https://doi.org/10.1007/s10228-022-00892-z>
- Olsén, K. H., Sawisky, G. R., & Stacey, N. E. (2006). Endocrine and milt responses of male crucian carp (*Carassius carassius* L.) to periovulatory females under field conditions. *General and Comparative Endocrinology*, 149(3), 294–302. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.06.011>
- Paszkowski, C. A., Tonn, W. M., & Holopainen, I. J. (1989). An experimental study of body size and food size relations in crucian carp, *Carassius carassius*. In *Environm+ql Biology of Fishes*, 24(4).
- Perdikaris, C., Ergolavou, A., Gouva, E., Nathanailides, C., Chantzaropoulos, A., & Paschos, I. (2012). *Carassius gibelio* in Greece: The dominant naturalised invader of freshwaters. In *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(1), 17–27. <https://doi.org/10.1007/s11160-011-9216-8>
- Pettersson, L. B., Nilsson Anders, & Christer Brönmark. (2000). Predator recognition and defence strategies in Crucian carp, *Carassius carassius*. In *Source: Oikos*, 88(1).
- Pfennig, D. W., & Pfennig, K. S. (2010). Character displacement and the origins of diversity. *American Naturalist*, 176(SUPPL. 1). <https://doi.org/10.1086/657056>
- Piironen, J., & Holopainen, I. J. (1986). A note on seasonality in anoxia tolerance of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)) in the laboratory. *Annales Zoologici Fennici*, 23(3), 335–338.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3 SPEC. ISS.), 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>

- Pinto, L., Chandrasena, N., Pera, J., Hawkins, P., Eccles, D., & Sim, R. (2005). Managing invasive carp (*Cyprinus carpio* L.) for habitat enhancement at Botany Wetlands, Australia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(5), 447–462. <https://doi.org/10.1002/aqc.684>
- Pintor, L. M., Sih, A., Kerby, J. L., & Kerby2, J. L. (2009). Behavioral correlations provide a mechanism for explaining high invader densities and increased impacts on native prey. In *Source: Ecology*, 9(3). <https://doi.org/10.1890/08-0552.1>
- Portz, D. E., Woodley, C. M., & Cech, J. J. (2006). Stress-associated impacts of short-term holding on fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 16(2), 125–170. <https://doi.org/10.1007/s11160-006-9012-z>
- Prentice, P. M., Mnatzaganian, C., Houslay, T. M., Thornton, A., & Wilson, A. J. (2022). Individual differences in spatial learning are correlated across tasks but not with stress response behaviour in guppies. *Animal Behaviour*, 188, 133–146. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.04.009>
- Puth, L. M., & Post, D. M. (2005). Studying invasion: Have we missed the boat? *Ecology Letters*, 8(7), 715–721. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00774.x>
- Rahel, F. J., & Olden, J. D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. In *Conservation Biology*, 22(3), 521–533. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00950.x>
- Ramaswami, M. (2014). Network Plasticity in Adaptive Filtering and Behavioral Habituation. *Neuron*, 82(6), 1216–1229. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.04.035>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. In *Biological Reviews*, 82(2), 291–318). <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Rehage, J. S., & Sih, A. (2004). Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness: A comparison of four gambusia species. *Biological Invasions*, 6(3), 379–391. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000034618.93140.a5>
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. In *Ecology Letters*, 9(8), 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Sagata, K., & Lester, P. J. (2009). Behavioural plasticity associated with propagule size, resources, and the invasion success of the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 19–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01523.x>

- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P. B., Nordström, M., & Dickman, C. R. (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1615), 1237–1243.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0444>
- Scribner, K. T., Page, K. S., & Bartron, M. L. (2000). Hybridization in freshwater fishes: A review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10(3), 293–323. <https://doi.org/10.1023/A:1016642723238>
- Seilheimer, T. S., Mahoney, T. P., & Chow-Fraser, P. (2009). Comparative study of ecological indices for assessing human-induced disturbance in coastal wetlands of the Laurentian Great Lakes. *Ecological Indicators*, 9(1), 81–91.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.02.001>
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: An integrative overview. In *Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241–277.
<https://doi.org/10.1086/422893>
- Sikorska, J., Kondera, E., Kamiński, R., Ługowska, K., Witeska, M., & Wolnicki, J. (2018). Effect of four rearing water temperatures on some performance parameters of larval and juvenile crucian carp, *Carassius carassius*, under controlled conditions. *Aquaculture Research*, 49(12), 3874–3880. <https://doi.org/10.1111/are.13855>
- Simberloff, D. (2007). *Given the stakes, our modus operandi in dealing with invasive species should be “guilty until proven innocent”*.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What’s what and the way forward. In *Trends in Ecology and Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Smartt, J. (2007). A possible genetic basis for species replacement: preliminary results of interspecific hybridisation between native crucian carp *Carassius carassius* (L.) and introduced goldfish *Carassius auratus* (L.). *Aquatic Invasions*, 2(1), 59–62.
<https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.7>
- Šmejkal, M., Kalous, L., & Velenský, P. (2021). *Zachraň karase obecného*. <https://Zachrankarase.Cz/>.
- Sollid, J., de Angelis, P., Gundersen, K., & Nilsson, G. E. (2003). Hypoxia induces adaptive and reversible gross morphological changes in crucian carp gills. *Journal of Experimental Biology*, 206(20), 3667–3673. <https://doi.org/10.1242/jeb.00594>

- Sollid, J., & Nilsson, G. E. (2006). Plasticity of respiratory structures – Adaptive remodeling of fish gills induced by ambient oxygen and temperature. *Respiratory Physiology and Neurobiology*, 154(1–2), 241–251. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.02.006>
- Specziár, A., Tölg, L., & Bíró, P. (1997). Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology*, 51(6), 1109–1124. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01130.x>
- Suarez, A. v., & Tsutsui, N. D. (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. In *Molecular Ecology*, 17(1), 351–360. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03456.x>
- Tapkir, S., Boukal, D., Kalous, L., Bartoň, D., Souza, A. T., Kolar, V., Soukalová, K., Duchet, C., Gottwald, M., & Šmejkal, M. (2022). Invasive gibel carp (*Carassius gibelio*) outperforms threatened native crucian carp (*Carassius carassius*) in growth rate and effectiveness of resource use: Field and experimental evidence. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. <https://doi.org/10.1002/aqc.3894>
- Tarkan, A. S., Gaygusuz, O., Gürsoy Gaygusuz, C., Saç, G., & Copp, G. H. (2012). Circumstantial evidence of gibel carp, *Carassius gibelio*, reproductive competition exerted on native fish species in a mesotrophic reservoir. *Fisheries Management and Ecology*, 19(2), 167–177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00839.x>
- Tickner, D., Opperman, J. J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A. H., Bunn, S. E., Cooke, S. J., Dalton, J., Darwall, W., Edwards, G., Harrison, I., Hughes, K., Jones, T., Leclère, D., Lynch, A. J., Leonard, P., McClain, M. E., Muruven, D., Olden, J. D., ... Young, L. (2020). Bending the Curve of Global Freshwater Biodiversity Loss: An Emergency Recovery Plan. In *BioScience*, 70(4), 330–342. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa002>
- Tobin, P. C., Berc, L., & Liebhold, A. M. (2011). Exploiting Allee effects for managing biological invasions. In *Ecology Letters*, 14(6), 615–624. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01614.x>
- Tonn, W. M., Holopainen, I. J., & Paszkowski, C. A. (1994). Density-Dependent Effects and the Regulation of Crucian Carp Populations in Single-Species Ponds. In *Source: Ecology*, 75(3).
- van der Veer, G., & Nentwig, W. (2015). Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system. *Ecology of Freshwater Fish*, 24(4), 646–656. <https://doi.org/10.1111/eff.12181>

- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2011). Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(44), 18003–18008.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1107614108>
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. In *Renewable Energy: Four Volume Set*, *4*(4), 153–166. Taylor and Francis. <https://doi.org/10.4324/9781315793245-126>
- Vornanen, M., Asikainen, J., & Haverinen, J. (2011). Body mass dependence of glycogen stores in the anoxia-tolerant crucian carp (*Carassius carassius* L.). *Naturwissenschaften*, *98*(3), 225–232. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0764-5>
- Wang, H. J., Xiao, X. C., Wang, H. Z., Li, Y., Yu, Q., Liang, X. M., Feng, W. S., Shao, J. C., Rybicki, M., Jungmann, D., & Jeppesen, E. (2017). Effects of high ammonia concentrations on three cyprinid fish: Acute and whole-ecosystem chronic tests. *Science of The Total Environment*, *598*, 900–909.
<https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2017.04.070>
- White, A. W., & Shine, R. (2009). The extra-limital spread of an invasive species via “stowaway” dispersal: Toad to nowhere? *Animal Conservation*, *12*(1), 38–45.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00218.x>
- Williamson, M. H., & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, *78*(1–2), 163–170. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00025-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00025-0)
- Wittenberg R., & Cock M. J. W. (2001). Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices. In *Invasive alien species*. CABI Publishing.
<https://doi.org/10.1079/9780851995694.0000>
- Wouters, J., Janson, S., Lusková, V., & Olsén, K. H. (2012). Molecular identification of hybrids of the invasive gibel carp *Carassius auratus gibelio* and crucian carp *Carassius carassius* in Swedish waters. *Journal of Fish Biology*, *80*(7), 2595–2604.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03312.x>
- Wright, T. F., Eberhard, J. R., Hobson, E. A., Avery, M. L., & Russello, M. A. (2010). Behavioral flexibility and species invasions: The adaptive flexibility hypothesis. *Ethology Ecology and Evolution*, *22*(4), 393–404.
<https://doi.org/10.1080/03949370.2010.505580>
- Xu, C., Su, L., Qiu, N., Hou, M., Yu, F., Zou, X., & Wang, J. (2022). The Effect of Unpredictable Chronic Stress on Rare Minnow (*Gobiocypris rarus*): Growth, Behaviour and Physiology. *Biology*, *11*(12), 1755. <https://doi.org/10.3390/biology11121755>

Yang, H. Y., & Zhou, C. (1990). *In Vitro Gynogenesis*, 242–258.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-88883-9.50014-5>

- 1) www.ispyconnect.com 7.12.2022
- 2) <https://www.adata.com/> 7.12.2022