

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta



**Druhové složení a velikost rybích hejn volné vody
kaňonovité nádrže**

Diplomová práce

Bc. Michaela Holubová

Školitel: RNDr. Jiří Peterka, Ph.D.

České Budějovice 2013

Holubová, M., 2013: Druhové složení a velikost rybích hejn volné vody kaňonovité nádrže. [Species composition and size of fish schools in open water habitat of canyon-shaped reservoir, Mgr. Thesis, in Czech.] – 78 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

In this thesis an analysis of remote underwater camera recordings was performed to obtain information on species composition and size (number of individuals) of fish schools in open water habitat of Římov reservoir. The observation was carried out in two seasons (2005 and 2012) with acquiring the total number of 2278 adult fishes in recorded videos and a comparison between these two seasons was made.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích xx.4.2012

Bc. Michaela Holubová

Na tomto místě bych ráda poděkovala především svému školiteli Jiřímu Peterkovi za odborné a trpělivé vedení, za pomoc při vypracování této práce a její pečlivou korekci. Dále děkuji Doc. Ing. Josefu Hejzlarovi, Csc. a Mgr. Janu Turkovi za poskytnutí dat k vyhodnocení abiotických faktorů. Další díky patří Tomáši Mrkvičkovi za pomoc se statistickým vyhodnocením. V neposlední řadě děkuji všem kamarádům, kteří mi byli psychickou oporou po celou dobu mého studia, zejména pak Terce, Janče a Elišce za povzbuzování při vzniku této práce.

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Cíle práce	2
2. Literární rešerše.....	3
2.1. Definice a struktura rybích hejn	3
2.2. Funkce vytváření hejn.....	4
2.3. Parazitismus u rybích hejn	14
2.4. Mechanismy tvoření hejn.....	15
2.5. Metody sloužící ke sledování hejn	16
3. Materiál a metody	20
3.1. Studovaná oblast.....	20
3.2. Data a zpracování	20
4. Výsledky	24
4.1. Druhové složení ryb volné vody.....	24
4.2. Hejna.....	25
4.2.1. Druhové složení hejn	26
4.2.2. Velikost hejn	28
4.3. Vliv abiotických faktorů na výskyt ryb na volné vodě a tvorbu hejn	29
4.4. Chování pozorovaných ryb	29
5. Diskuze	31
6. Závěr	37
7. Literatura	38
8. Přílohy	52

1. Úvod

Mechanismy vzniku a rybích hejn, jsou ve sladkovodním prostředí málo prozkoumány (Milne *et al.*, 2005). Většina dat pochází z laboratorních experimentů a pouze malé množství z volné přírody. Zkoumání *in situ* se děje převážně na omezeném prostoru (Guillard *et al.*, 2006). Z obecného hlediska jsou i základní informace týkající se početnosti a druhového složení dostupné jen z maloplošných pozorování a komplexních studií v měřítku celého vodního tělesa existuje pouze několik (Vašek *et al.*, 2004). Formování rybích hejn v mořích je poznáno kompletněji (Fréon & Misund, 1999; Bertrand *et al.*, 2006). Komerční význam mořského rybolovu vede totiž k rychlejším postupům výzkumu (Guillard *et al.*, 2006).

Ryby se shlukují do hejn ve všech typech vodního prostředí (Guillard *et al.*, 2006). Je to jeden ze základních projevů chování vodních organismů (Shaw, 1978; Wassersug *et al.*, 1981; Motta & Wilga, 2001; Bisazza & Dadda, 2005), který se mohl v evoluci obratlovců zřejmě vyvinout velmi brzy (Bisazza & Dadda, 2005). Odhadem čtvrtina všech ryb skupiny Osteichthyes vytváří skupiny po celý život (Shaw, 1978; Hoare & Krause, 2003). V určité fázi životního cyklu má tendenci vytvářet hejna více než polovina druhů kostnatých ryb (Teleostei; Shaw, 1978; Helfman *et al.*, 1997).

Tato magisterská práce se zabývá velikostí a druhovým složením rybích hejn volné vody, protože je pelagické prostředí je pro ryby významným potravním stanovištěm. A absence struktur sloužících jako případné útočiště před predátory (Vašek *et al.*, 2008) zapříčiňuje tvorbu hejn.

1.1. Cíle práce

- 1) Z videozáznamů ze srovnatelného období roku 2005 a 2012 vyhodnotit velikost a druhové složení rybích hejn volné vody.
- 2) Popsat změny výskytu během denní doby a případné vzorce chování.
- 3) Konfrontovat výsledky s abiotickými faktory prostředí a určit ty mající vliv na formování hejn.

2. Literární rešerše

2.1. Definice a struktura rybích hejn

Hejno lze z hlediska funkce definovat jako skupinu tří a více ryb (Partridge, 1982), kde všichni členové soustavně uzpůsobují rychlost a směr podle ostatních členů v přilehlém okolí (Helfman *et al.*, 1997) a možná i vzdálenějších jedinců ve skupině (Pitcher & Parrish, 1993). Dvě ryby netvoří hejno, v tomto případě je jedna ryba vedoucí a druhá ji následuje (Helfman *et al.*, 1997). Členové hejn reagují na podnět nezávisle na ostatních a využívají zranitelnost ostatních příslušníků hejna ve prospěch svého přežití, chovají se jako sobečtí jedinci (Pitcher & Parrish, 1993).

Hejna ryb jsou klasifikována jako “schools” a “shoals” (Kennedy & Pitcher, 1975; Pitcher & Parrish, 1993). Neorientovaná hejna, shoals, jsou shluky jedinců, které se zdržují pospolu ze sociálních důvodů (tedy ne pouze kvůli vnějším podnětům), zatímco orientovaná hejna, schools, vykazují určený směr pohybu (polarizaci) a synchronizaci (Pitcher & Parrish, 1993). Orientovaná hejna přináší členům vyšší zisky např. v podobě různých antipredačních výhod (viz kapitola 2.2.1 Antipredační funkce hejn) (Bode *et al.*, 2010).

2.1.1. Prostorové uspořádání

Z hlediska hydrodynamiky je pro hejno optimálním tvarem ideální krystalová mřížka. Sousedící ryby by měly být od sebe vzdáleny 0,3 až 0,4 tělesné délky a 6,7 délek těla za vedoucí jedince. Ryby v následujících řadách by se měly řadit tak, aby se každý jedinec nacházel v mezeře mezi jedinci před ním. Při takovém uspořádání může ryba ušetřit 65 % energie z brázd a vírů vytvořených rybami v jejím okolí (Weihs, 1975; Helfman *et al.*, 1997). Nicméně jen málo hejn docílí této ideální struktury (Pitcher & Parrish, 1993; Helfman *et al.*, 1997). Z antipredačního hlediska je pro hejno optimálním tvarem koule (Bierley & Cox, 2010). Bierley & Cox (2010) vysvětlují skutečné prostorové uspořádání hejn jako kompromis mezi predacním riskem a dostupností kyslíku (platí pouze pro velká mořská hejna). V případě napadení predátorem se snaží jedinec mezi sebe a predátora postavit další rybu tak, aby se snížila pravděpodobnost napadení. Této změně ve struktuře hejna se říká fenomén sobeckého stáda (Hamilton, 1971). Struktura hejna je však ovlivněna celou řadou dalších faktorů (velikost hejna, informace vstupující do smyslů postranní čáry, viditelnost sousedních ryb, rychlost plavání, druhové složení, zranitelnost vůči predátorovi, chování predátora, sociální postavení jedinců a jiné; Helfman *et al.*, 1997).

2.2. Funkce vytváření hejn

Hlavní funkcí vytváření hejn není pouze snížit úspěch predátora, ale také zvýšit účinnost hledání potravy, synchronizovat rozmnožovací chování a zvýšit hydrodynamickou efektivitu (Helfman *et al.*, 1997). Každý člen hejna hodnotí výhody i nevýhody, které mu hejno přináší (Ashley *et al.*, 1993; Krause & Godin, 1994). Výhodami jsou efekt zředění, včasné zjištění přítomnosti predátora, skupinovou obranu a koordinované skupinové manévry (Pitcher & Parrish, 1993). Nevýhodami jsou zvýšená kompetice o zdroje a možnost přenosu parazitů či onemocnění (Alexander, 1974). Hejna se však tvoří i přes tyto nevýhody. Například pro ryby volné vody představuje hejno jedinou možnost, jak se chránit před predátory (Pitcher & Parrish, 1993).

Predační risk je hlavní hnací silou evoluce hejn a měl by vést k stereotypním reakcím všech jedinců v hejnu, za vzniku koordinovaných a synchronních manévrů (Robinson & Pitcher, 1989 a, b; Pitcher & Parrish, 1993). Dojde-li k napadení predátorem, je tedy v zájmu všech členů hejna chovat se jednotně. Odlišné reakce jedinců mohou přitáhnout predátorovu pozornost a mít fatální dopad na kteréhokoliv člena hejna (Pitcher & Parrish, 1993). Na soudržnosti hejn se podílejí i jiné faktory jako stav vyhladovění (Robinson & Pitcher, 1989 a, b; Pitcher & Parrish, 1993), rozdílná úspěšnost v kompetici o potravní zdroje (Pitcher *et al.*, 1986b; Pitcher & Parrish, 1993) či kompetice o třetí místa (Magurran & Bendelow, 1990; Pitcher & Parrish, 1993).

2.2.1. Antipredační funkce vytváření hejn

Solitérní jedinci čelí vyššímu predačnímu tlaku než jedinci v hejnech (Gerking, 1994). Tendence k tvoření hejn se však mohou lišit v závislosti na intenzitě výskytu predátora. V prostředí, kde je predátor běžnou rybou, tvoří ryby hejna po celý život. Vyskytuje-li se predátor vzácně, vytváří hejna pouze juvenilní stádia (živorodky č. Poeciliidae, střevele potoční, *Phoxinus phoxinus*; Magurran, 1990, Helfman *et al.*, 1997). Některé druhy ryb vytvářejí hejna i v nepřítomnosti predátora. Taková hejna vznikají z evolučních důvodů. Předchozí generace se s predátorem setkaly a tato antipredační strategie přetrvala (*Ghost of predation past*; Brown & Thomas., 1992).

2.2.1.1. Jak se vyhnout predátorovi

Hejna by měla primárně vznikat, aby se ryby s predátorem vůbec nepotkaly. Optické vlastnosti vody činí většinu rybích hejn stejně viditelných jako solitérní jedince (Murphy, 1980; Pitcher & Parrish, 1993). Hejna setrvávající v blízkosti hladiny jsou ale lépe

detekovatelná ptačími predátory. V takovém případě by mělo pravděpodobnost střetu s predátorem snížit rozptýlení (Pitcher & Parrish, 1993). Taktéž u ryb žijících v blízkosti úkrytu, je rozptýlení nebo ukrytí efektivnější antipredační strategie. Ryby korálových útesů se snaží vytvářet hejna tak, aby byl kontakt s predátorem minimální. Navzdory tomu působí velká seskupení na predátory jako magnet, což zpochybňuje antipredační funkci jako evoluční pohnutku k vytváření hejn (Pitcher & Parrish, 1993).

2.2.1.2. Zředění útoku a efekt omezení

Každý člen hejna profituje už jen z nižší pravděpodobnosti stát se obětí útoku (Bertram, 1978; Foster & Treherne, 1981; Pitcher & Parrish, 1993). Predátor spíše narazí na skupinu než na solitérního jedince. Šance na přežití solitérního jedince při střetu s predátorem je velmi malá. Je-li však členem skupiny klesá pravděpodobnost, že predátor zaútočí na konkrétního jedince. Dochází k “omezení útoku”, což je evolučně stabilní strategie platicí pro všechnu kořist (Turner & Pitcher, 1986).

Teorie mnoha očí předpokládá, že větší skupina je schopná vypátrat predátora v okolí dříve (Magurran *et al.*, 1985; Gerking, 1994) a mít tak možnost úniku (Treherne & Foster, 1980; Treherne & Foster, 1981; Lima, 1995; Lima & Zollner, 1996; Godin & Morgan, 1985). V kontrastu s ptačími hejny však u ryb po detekci predátora nemusí nutně následovat jejich útěk (Powell, 1974; Kenward, 1978; Lazarus, 1979) a dokonce ani odezva v chování (Pitcher & Parrish, 1993). Hejna často zůstávají na lokalitě s potravou i po zjištění přítomnosti predátora (Gerking, 1994). U některých druhů ryb lze jako odezvu pozorovat zvýšení polarity a zhuštění jedinců v hejnu (Pitcher & Parrish, 1993).

Jakmile predátor napadne a zabije svou kořist, zbytek skupiny může během zpracování kořisti uniknout. Oslabení skupiny přináší časový zisk pro ostatní členy (Barnard, 1984). Tato teorie však platí pouze za předpokladu, že predátor je nasycen jedinou kořistí (např. štika, *Esox lucius*), ale nevztahuje se na případy, kdy predátor loví větší množství ryb, nebo je-li přítomno více predátorů najednou (Pitcher & Parrish, 1993)

2.2.1.3. Únik před predátorem

Úspěch útoku predátora klesá s rostoucí velikostí skupiny kořisti. Ryby separované od skupiny se stávají kořistí nejčastěji (střevle *Phoxinus phoxinus*: Magurran & Pitcher, 1987; živorodky č. Poeciliidae: Godin & Smith, 1988; gavúni ř. Atheriniformes: Parrish, 1989).

Zkompaktnění. Je-li zjištěna přítomnost potenciálního predátora, dojde u hejn k těsnějšímu nahloučení (ryby v hejnu se při poplachu drží ve větší blízkosti) a zvýšení soudržnosti skupiny (Ruppell & Gosswein, 1972; Andorfer, 1980). Hlavním důvodem je využití spolupráce při útěku. Toto chování funguje pouze tehdy, jedná-li všichni členové skupiny koordinovaně (Pitcher & Parrish, 1993). Těsnější postavení ryb pomáhá využít potenciál pro velmi rychlou komunikaci prostřednictvím tlakových vln. Vlny jsou detekované pomocí otolitů a postranní čáry až do vzdálenosti jedné délky těla od ryby, ve větší vzdálenosti ale jejich intenzita prudce klesá (Gray & Denton, 1991).

Ryby se snaží nestřetnout se s predátorem a v případě setkání si držet odstup s minimálním kontaktem. Opatrnými pohyby si mnoho ryb snaží mezi sebou a predátorem udržet vzdálenost větší než 15 délek svého těla (Jakobsson & Järvi, 1978; Pitcher & Wyche, 1983; Marrugan & Pitcher, 1987). Malé ryby si tím zachovávají výhodu v relativní manévrovatelnosti a zrychlení (Weihs & Webb, 1983). Jedním z manévrů je *fontánový efekt*, ve kterém se ryby původně prchající před predátorem náhle obrátí a vytvořením bubliny ho obeply v protisměru (Potts, 1970; Nursall, 1973; Radakov, 1973; Pitcher & Wyche, 1983; Marrugan & Pitcher, 1987). Jakmile se dostanou predátorovi za záda, znovu se seskupí (Pitcher & Parrish, 1993).

Efekt *Trafalgar*, je reakce na informaci o přítomnosti predátora. Jedinci v hejnu se dozví o přítomnosti predátora, ještě před jeho spatřením, díky přenosu této informace mezi jedinci (Godin & Morgan, 1985, Pitcher & Parrish, 1993). Mohou tak utéci mnohem dříve než je predátor zaregistrován celým hejnem (Treherne & Foster, 1981).

Potkají-li pelagické ryby predátora, vytvoří hustě nahloučené hejno ve tvaru *koule* (Breder, 1951; Pitcher & Wyche, 1983). V takovém hejnu se ryby snaží zaujmout pozici ve středu skupiny, aby se vyhnuli nebezpečným okrajům (sobecké stádo; Hamilton, 1971; Wilson, 1975). Pro průměrné jedince by rozptýlení přinášelo více výhod, než setrvání v nápadné kouli. Poloha ve středu hejna tedy musí představovat značnou výhodu (Pitcher & Parrish, 1993).

2.2.1.4. Matení predátora

Ryby v hejnech znamenají pro predátora množství cílů, na které může zaútočit. Právě toto množství však predátora mate (Pitcher & Parrish, 1993). Čím větší je hejno, tím hůře se mu zaměřuje na konkrétního jedince (Ioannou *et al.*, 2008). Velcí rybožraví predátoři (jako tuňáci, č. Scombridae) toto obešli a vytvořili strategii, která spočívá v rychlém a náhodném

útoku na kořist. Zatímco malí rybožraví predátoři (jako trubkotlamky, č. Aulostomidae, a lulanky, č. Fistulariidae) si vyvinuli zaměřovač cíle. Tomu se ryby v hejnech brání jednotným vzhledem. Malinké, stříbřité ryby se pak v hejnu synchronně točí tak, že ryba dočasně mizí predátorovi z dohledu (Pitcher & Parrish, 1993).

Hejno mate predátora několika strategiemi. První je založená na přelétavosti (Webb, 1976; Eaton *et al.*, 1977; Guthrie, 1980), která je řízená tzv. Mauthnerovými buňkami (specifickým párem neuronů u ryb a obojživelníků zodpovědným za rychlé reakce; Korn & Faber, 2005). Toto chování může odrážet evoluční závod mezi jedinci vyhýbajícími se hejnu a těmi, co zachovávají jeho jednotnost (Magurran & Pitcher, 1987). Střevle (*Phoxinus phoxinus*) náhle zrychlí na krátkou vzdálenost, rychle zastaví a v nové pozici se začlení zpět do hejna. Jedinec tak získá výhodu zmatením predátora. Původní sousedi tohoto jedince, vystavení vyššímu riziku, ho zpravidla následují a tak vzniká řetězová reakce (Pitcher & Parrish, 1993), jejíž frekvence se v průběhu útoku zvyšuje (Magurran & Pitcher, 1987). Je-li přelétavost synchronizována, jsou ryby zbaveny ohrožení a predátor zůstává zmatený. Celé hejno může synchronně změnit polohu v tzv. “skupinovém skoku”. Toto chování bylo pozorováno u malých podskupin velkých hejn sledů mexických (*Harengula thrissina*; Parrish, nepublikovaná data; Pitcher & Parrish, 1993). Menší ryby se do skupinového skoku nepouštějí moc často, zřejmě aby se predátor nenaučil předpovídat novou polohu skupiny (Pitcher & Parrish, 1993). Přelétavost může také sloužit jako varovný signál pro ostatní ryby v hejnu, který však nelze spodobňovat s varovným voláním u ptačích hejn (Pitcher & Parrish, 1993).

Blesková expanze je u hejn kostnatých ryb (Teleostei) dalším často pozorovaným způsobem matení predátora (Potts, 1970; Nursall, 1973; Pitcher, 1979; Pitcher & Wyche, 1983). Skupina ryb se náhle rozletí do všech směrů, jako kruhy na vodě, a po uplavání vzdálenosti 10-15 délek těla se stejně rychle zase seskupí. Z pohledu predátora se skupina potencionální kořisti ztratí z dohledu a objeví se na jiném místě. Nebezpečí této taktiky spočívá v dočasném porušení struktury hejna, které může predátor dobře časovaným útokem využít (Pitcher & Parrish, 1993). Také energetická náročnost Mauthnerových reakcí je příčinou vzácného výskytu tohoto chování (Pitcher & Parrish, 1993).

2.2.1.5. Nebezpečí vzniku zmatených zón u rybích hejn

Hejno by mělo vykazovat soudržnost a evolučně preferovat jedince, kteří ji udržují. Zároveň však selekční tlak pro vyšší koordinaci a synchronii soudržnost narušuje a vytváří zmatené

zóny, ve kterých může dojít až k rozdělení skupiny (Pitcher & Parrish, 1993). Jedinci se vyskytují se na rozhraní takto vzniklých podskupin jsou přednostně napadáni predátory (smačci, č. Ammodytidae; Hobson, 1968).

2.2.1.6. Kontrola predátora

Některé druhy ryb jako střevle rodu *Phoxinus* vysílají za predátorem “průzkumníky” (Gerking, 1994). Jednotlivé ryby se odpojí od hejna, přiblíží do blízkosti 4-6 délek predátora a zase se vrátí k hejnu (Pitcher *et al.*, 1986a). Takové chování je pozorováno i v přítomnosti jiných vetřelců např. velký nedravých ryb. Ryby tímto způsobem zjistí, jedná-li se o predátora či nikoliv (Pitcher & Parrish, 1993). Hejno je takto také informováno o připravenosti predátora k útoku a získá šanci se případně odebrat k hledání potravy do jiných lokalit (Pitcher, 1992). Četnost kontrol roste s blízkostí predátora a ustává při zahájení útoku (Pitcher & Parrish, 1993). Střevle (*Phoxinus phoxinus*; Magurran & Pitcher, 1987) jsou takto schopny předpovědět útok štiky (*Esox lucius*) a tak se mu rychle vyhnout. Časté opakování kontrol se však může stát lehce zapamatovatelným signálem (Guilford & Dawkins, 1991).

2.2.2. Potravní funkce vytváření hejn

Vytváření hejn nemá čistě antipredační význam, ale zvyšuje také účinnost hledání potravy (Milne *et al.*, 2005). Členové hejna získávají výhodu v podobě rychlejšího a efektivnějšího nalezení potravy a možnosti trávit více času jejím zpracováním (Helfman *et al.*, 1997).

Rychlost nalezení potravy se zvyšuje s každým dalším hledačem navíc (střevle, *Phoxinus phoxinus*, karas zlatý, *Carassius auratus*; Pitcher *et al.*, 1982; mřenka mramorovaná, *Barbatula barbatula*; Street & Hart, 1985). Příliš velké skupiny ale znamenají vyšší kompetici o potravní zdroje (Pitcher & Parrish, 1993). Ryby, které neumí najít potravu rychle, mají možnost sledovat ostatní jedince a rozpoznat okamžik, kdy naleznou potravu (pasivní přenos informací) (Magurran, 1984). Karasové zlatí (*Carrassius auratus*) vyhlíží postoj hlavou dolů (Magurran, 1984) a mřenky (*Barbatula barbatula*) reagují na vrtění. Obdobné chování bylo pozorované také u hejn sýkorek (Krebs *et al.*, 1972). Velké skupiny kaprovitých ryb (č. Cyprinidae) si mohou dovolit strávit více času hledáním potravy díky tomu, že jim hejno poskytuje relativní bezpečí (Magurran & Pitcher, 1983). Dokonce i v případě blížícího se predátora, stráví velká hejna u potravního zdroje více času (Magurran *et al.*, 1985). Žaludky sledů (*Coregonus artedi*) byly prokazatelně plnější ve dne, kdy jsou součástí hejna, než v noci, kdy se stravují samostatně. Členové

větších hejn také byly při hledání potravy úspěšnější než ti v hejnech malých (Milne *et al.*, 2005). Obdobné zjištění bylo prokázáno i u jiných druhů ryb (Pitcher & Magurran, 1983; Morgan, 1988b; Ranta & Kaitala, 1991, Milne *et al.*, 2005). Jedinci, kteří jsou součástí hejna, mají také rychlejší růst, než ti žijící samotářsky. Jedná se zřejmě o důsledek vyššího příjmu potravy, a také nejsou vystaveni stresu z izolace (Davis & Olla, 1992; Peuhkuri *et al.*, 1995; Milne *et al.*, 2005). Také společná obezřetnost nebo teorie “mnoha očí” předpokládá, že s rostoucí velikostí hejna stráví jedinec méně času v ostražitosti a více času hledáním či zpracováním potravy (Bertram, 1978; Morgan, 1988b). Z potravního hlediska poskytují výhody smíšená hejna, obzvláště žijí-li se druhy odlišnou potravou (Allan, 1986).

2.2.2.1. Kompetice o zdroje potravy

Společně se zisky rostou v hejnu také náklady z vnitrodruhové kompetice o potravní zdroje (Bertram, 1978). Proto např. karasové zlatí (*Carassius auratus*) ve větších hejn zrychlují čas zpracování potravy (Street *et al.*, 1984; obdobně u medaky japonské, *Oryzias latipes*, Uematsu & Takamori, 1976; a vrabce domácího, *Passer domesticus*; Barnard, 1984). Rychlé přijímání potravy může mít však důsledky při zažívání (Pitcher & Parrish, 1993). Na kompetici o potravu má vliv i velikost jedinců (střevle, *Phoxinus phoxinus*) a tato kompetice roste s velikostí hejna (Pitcher, 1986b). Jedinci menší velikosti bývají odehnáni od zdrojů potravy a jsou nuceni častěji měnit pozici v rámci potravního stanoviště (Pitcher & Parrish, 1993). Kompetice mezi jedinci klesá s vyšší hustotou potravy a rostoucími rozestupy mezi jedinci (Eggers, 1976).

Potravní strategie ryb se může měnit v závislosti na prostředí. Filtrace může být zaměněna hledáním jednotlivé kořisti (Crowder, 1985), nebo bezobratlých zavrtaných v substrátu (cejn, *Abramis brama*; Johansson & Persson, 1986; Říha *et al.*, 2009). Takové změny jsou závislé na zisku z konkrétní strategie (hejna sledů *Clupea harengus*; Gibson a Ezzi, 1992).

2.2.2.2. Úspěšní predátoři

Někteří predátoři lovící hejnující ryby, se zdají být v evolučních závodech ve zbrojení o krok napřed a jako kranasové, č. Carangidae, dokonce sami tvoří hejna, ve kterých jsou úspěšnější než solitérní jedinci téhož druhu (Major, 1978). Některé druhy predátorů preferují kořist ve větší skupině (tahira malá, *Hoplias malabaricus*; kranas obrovský, *Caranx ignobilis*). V takových hejnech si více jedinců dovolí věnovat se spíše potravě než ostražitosti. Jsou pro predátora zranitelnější, a proto se stávají objektem jeho zájmu (Fitzgibbon, 1989; Krause &

Godin, 1996b). Z toho důvodu je pro predátora výhodnější vyhledávat velká hejna, která jsou jednak snadněji vypátratelná, a jednak se dají častěji rozdělit na skupiny a opozdilce, kteří jsou snadněji polapitelní (Botham & Krause, 2005). Tuto strategii využívají okouni (*Perca fluviatilis*; Turesson & Bronmark, 2004) a štiky (*Esox lucius*), a při útoku usilují o oddělení jedinců od hejna (Pitcher & Parrish, 1993).

2.2.2.3. Kompromis mezi antipredační a potravní strategií

Potravní chování je v nepřítomnosti predátora častější, roste-li velikost hejna a stádía vyhladovění. Stádium vyhladovění má vliv na soudržnost skupiny, takže s rostoucí mírou vyhladovění klesá soudržnost skupiny. Soudržnost skupiny naopak roste se vyšším predačním riskem a velikostí skupiny (střevle tuponosá, *Pimephales notatus*; Morgan, 1988a, b). Jedinci zvažují, jaká strategie je pro ně v konkrétní situaci přínosnější. Začnou-li se věnovat potravě, specifický postoj (jako postoj hlavou dolů) jim neumožní udržet v zorném poli stejně velkou oblast a jsou tak znevýhodněni v případě útoku (Krause & Godin, 1996b). Predátor se soustřeďuje na takové jedince (Krause & Godin, 1996b), protože jsou méně ostražití, nebo ve špatné kondici (FitzGibbon, 1990). V přítomnosti hrozby se také některé ryby spokojí s lokalitou, kde se kořist nachází v nižší hustotě (Jakobsen & Johnsen, 1989; Milinski, 1984) a menší velikosti, která znamená rychlejší dobu zpracování (Godin, 1990).

2.2.2.3.1. Velikost hejna

Motivy ryb ke tvoření hejn ovlivňují jejich velikost. Antipredační strategie upřednostňuje velká hejna, protože s rostoucí velikostí hejna klesá úspěch predátora (Neil & Cullen, 1974; Landeau & Terborgh, 1986). Zvýšení efektivity při hledání potravy také preferuje větší velikost hejn (Helfman *et al.*, 1997), ale nese sebou i náklady v podobě vnitrodruhové kompetice a výhoda rychlého nalezení potravy u velmi velkých hejn klesá (Pitcher & Parrish, 1993). Ve velkých hejnech dochází častěji také ke kolizím a vzniku zmatených zón, navíc jsou oproti malým hejnům nápadnější (Pitcher & Wyche, 1983; Abrahams & Colgan, 1985; Parrish, 1988; Helfman *et al.*, 1997).

Optimální velikost hejna se může měnit v závislosti na funkci skupiny. Antipredační funkce pravděpodobně upřednostňují u hejn vyšší optimum než potravní funkce. Existuje-li dominantní hierarchie, pak dominantní jedinci, se svým přednostním přístupem ke zdrojům, mohou mít vyšší optimum pro velikost skupiny, než podřízení jedinci. Podřízená zvířata se musí rozhodnout mezi snášením nákladů velkého hejna oproti osamostatnění. Konfliktní

potřeby mezi jedinci v hejnu můžou mít za následek optimum bezvýhodné. Minimální velikost skupiny by měla být jednodušeji určitelná než velikost maximální. Kořist by se měla vyvarovat soliternosti či připojování k velmi malým skupinám. Je-li jeleček velkohlavý (*Pimephales promelas*) vystaven volbě mezi skupinami dvou různých velikostí, konstantně preferuje připojení k většímu z hejn, obzvláště pokud je jedno hejno relativně malé (méně než osm ryb) a je přítomen predátor. To naznačuje, že jelečci, mění svá rozhodnutí, jsou-li potencionální náklady (např.: predace) vyšší (Hager & Helfman, 1991; Helfman *et al.*, 1997).

O stabilitě vnějších vlivů působících na hejno podává informaci **volitelná velikost skupiny**. V konstantním prostředí, kde nedochází ke změnám predáčního risku, dostupnosti potravy nebo migračních trendů, bude EGS směřovat k jediné hodnotě, tedy stálé velikosti skupiny. Měnící se prostředí vyžaduje kompenzační úpravy v EGS. Proto ryby s velkým rozptylem velikostí skupiny prodělávají pravděpodobně nestabilní podmínky, které vyžadují neustálé přizpůsobování, tudíž je pozorován široký rozsah změn ve velikosti skupiny (Pitcher & Parrish, 1993). Dá se také očekávat, že velikost skupiny se mění v průběhu sezóny i dne, v závislosti na predáčním tlaku, rozmístění potravy, hladu jedince a fáze v rozmnožovacím cyklu (Milne *et al.*, 2005).

2.2.2.3.2. Výhody a nevýhody smíšených hejn

Hejna často obsahují jedince více než jednoho druhu (Pitcher, 1986). Ve více druhových hejnech je také trendem větší velikost hejna. Jednodruhová hejna většinou shlukují jedince podobné velikosti (Ehrlich & Ehrlich, 1973). Ve vícedruhových hejnech je nezbytný určitý stupeň souladu aby se předešlo efektu odlišnosti (ryby odlišné velikostí, vzhledu nebo chováním, jsou nejčastějším terčem predátorů). Menší jedinci nemusí stačit tempem plavání, zejména při útěku a svým zaostáváním na sebe upozorňovat predátory (Helfman *et al.*, 1997). Proto je pro hejno výnosnější, vyšší morfologická podobnost a souhlasná preference potravy. I taktiky úniku mohou být efektivněji proveditelné s jedinci stejného druhu (Pitcher & Parrish, 1993). Čím je však množství jedinců stejného druhu v hejnu vyšší, roste ochrana a klesá efekt odlišnosti (Mueller, 1977; Wolf, 1985). Jedinci stejného druhu pak vytváří v rámci hejna jednodruhové podskupiny, kde se seskupují buď těsněji, nebo tvoří horizontální vrstvy. Každá ryba tak získá výhody velkého hejna, ale vyhne se risku z odlišnosti, jelikož se pohybuje mezi jedinci stejného druhu (Allan, 1986; Parrish, 1988, 1989; Helfman *et al.*, 1997). Predátorům však mohou být u smíšených hejn podezřelé i malé počty jedinců jednoho druhu. Ozbrojené ryby (pancířem, ostny; koljušky, *Culaea*

inconstans) často v přítomnosti predátora preferují tvoření hejn se zranitelnými druhy (střevle, *Pimephales promelas*), které jsou jako potrava predátorem upřednostňovány (Mathis & Chivers, 2003).

Další výhodou smíšených hejn může být také nižší kompetice o potravu (Pitcher & Parrish, 1993). Shluky ryb za čistě potravním účelem nejsou omezeny potřebou být si podobné. Tato skutečnost platí zejména pro velká mořská hejna, kde se shlukuje značné množství druhů ryb různých trofických úrovní a mnohdy i jiné živočišné druhy než ryby (tuňáci a delfíni, chrochtalové a vidlonožci r. *Mysidopsis*) (Helfman *et al.*, 1997).

2.2.3. Sociální funkce vytváření hejn

Sociální skupiny ryb vykazují neuvěřitelnou diverzitu, která sahá od dlouhověkových agregací tropických útesů a hustě namačkaných hejn pelagických ryb otevřeného oceánu po velmi dynamické složení skupin v ekosystémech mělkých vod (Hoare & Krause, 2003).

2.2.3.1. Přenos informací a učení

Pro sociální zvířata jsou ostatní členové hejna zdrojem informací o okolním prostředí a to pomocí aktivních signálů a komunikace, a také skrze jejich reakce na okolní podněty. Jedinci uvnitř hejna průběžně vnímají informace týkající se pozice sousedních ryb (prostřednictvím zraku a postranní čarou), aby se vyhnuli kolizím a setrvali se skupinou (Partridge, 1982; Hoare & Krause, 2003). Chování ostatních ryb v hejnu může jedinci poskytnout dosud neznámé informace o prostředí. I naučené chování může být ovlivněno interakcemi s ostatními prostřednictvím sociálního učení (Box, 1984; Galef, 1988; Brown & Laland, 2003; Hoare & Krause, 2003). Přenos informací a sociálního učení mohou být pro rybu výhodné tak, že jí umožní reagovat bezprostředně a vhodně na nové situace, nebo doplnit nekompletní informace z prostředí (Hoare & Krause, 2003) a vyhnout se tak potenciálně nákladným chybám (Giraldeau, 1997; Laland & Williams, 1997).

Teoretické modely náhodného výskytu sociálních interakcí (Boyd & Richardson, 1985) byly vyvráceny, a bylo přijato, že sociální organizace mají významné důsledky pro tok naučených informací (Coussi-Korbel & Frigaszy, 1995), a také, že ryby projevují asociační upřednostňování na základě fenotypů nebo předchozích interakcí. Rybí hejna tudíž nejsou náhodné agregace, ale jsou tvořena s ohledem na několik faktorů včetně druhu a velikosti jedinců (Krause *et al.*, 2000a). Sociální příslušnost k určité skupině není nutně stálá a tok

naučených informací prostřednictvím populace je závislý na výměně jedinců mezi skupinami. Sociální uspořádání může omezit přenos naučených informací mezi jedinci, tento proces se označuje jako “řízené sociální učení” (Coussi-Korbel & Fragaszy, 1995; Hoare & Krause, 2003).

2.2.3.2. Sociální struktura uvnitř a mezi rybími hejny

Tok naučených informací rybí populací je soustředěn skrz skupiny mladých ryb, pro které jsou informace nejvíce relevantní. Malé (a tudíž mladé) živoročky (*Poecilia reticulata*) projevují nově naučené chování (např.: využívání nového zdroje potravy) častěji, než velcí jedinci, a tak se takto získané informace o hledání potravy se rozšiřují populací prostřednictvím sociálního učení (Lachlan *et al.*, 1998; Laland & Reader, 1999). Mladé ryby mohou být otevřenější novým způsobům. Jsí totiž stresovány rychlým růstem, který je potřeba pro zvýšení jejich konkurenceschopnosti s většími jedinci téhož druhu. Nové zvyky se pak s vyšší pravděpodobností rozšíří populací přímým způsobem, a to nejprve v hejnu mezi rybami podobné velikosti a věku. Překonají-li novinky v chování hranice mezi kohortami (rybami různého věku a velikostí držící se pospolu), stanou se kulturními tradicemi (Hoare & Krause, 2003).

Ryby odlišného pohlaví se mohou lišit ve sklonu k učení. Samice živorodek si osvojí novinky pravděpodobněji než samci (Laland & Reader, 1999), a naučí se je snáze. Navíc se novinky šíří rychleji v podskupinách tvořených výhradně samicemi (Reader & Laland, 2000). Důvodem může být vyšší investice samic do reprodukce. Ty se snaží zvýšit svůj příjem energie, aby investovali maximum do produkce jiker, kdežto samci se snaží navýšit spíše počty tření (Hoare & Krause, 2003).

Ryby tvoří přednostně hejna se známými jedinci. Má-li ryba s konkrétním jedincem předchozí zkušenosti, může tedy spíše svolit k vytvoření hejna s tímto jedincem. Taková strategie může poskytovat výhody ve zlepšení koordinace a antipredačního chování (Chivers *et al.*, 1995). Preference známých jedinců byla prokázána u druhů jako slunečnice obecná (*Lepomis macrochirus*; Dugatkin & Wilson, 1992), živoročky (č. Poeciliidae, Magurran *et al.*, 1994; Griffiths & Magurran, 1997a; Lachlan *et al.*, 1998) a duhovky (r. *Melanotaenia*; Brown, 2002). Tento jev však může být mnohem rozšířenější (Krause *et al.*, 2000a). Známost ryb může mít vliv na přenos informací sociálního učení mezi podskupinami v sociální “síti”. Preference pro konkrétní jedince však vyžadují schopnost poznat a pamatovat si je. K tomu je však nutné setrvání určitou dobu pospolu (Griffiths & Magurran,

1997a). Na vytvoření hejna se známým jedincem však může mít vliv omezená velikost skupiny (Griffiths & Magurran, 1997b).

Delší interakce mezi známými jedinci přináší rybě důležité informace o jednotlivých rozdílech v chování ostatních členů svého hejna a umožňují rybám v hejnu koordinovat chování nebo využívat jednání ostatních (Chivers *et al.*, 1995; Metcalfe & Thomson, 1995). Bylo prokázáno, že ryby preferují kontakt s jedinci vykazujícími určitý stupeň aktivity (Pritchard *et al.*, 2001). Úroveň odvážnosti/plachosti (Dugatkin & Wilson, 1992), rozdíly kooperativního chování (Dugatkin & Alfieri, 1991) a schopnost potravní kompetice (Metcalfe & Thomson, 1995), toto vše má zřejmě vliv na výběr s kým vytvářet hejno. Což naznačuje, že rozdíly jednotlivců mohou být důležitým aspektem chování hejn (Magurran, 1993).

2.3. Parazitismus u rybích hejn

Vytváření hejn s sebou nese také nevýhody jako je riziko nákazy parazity či onemocněními (Pitcher & Parrish, 1993). Pravděpodobnost, že se jedinec infikuje parazitem s přímým přenosem, roste s vytvořením hejna (Dugatkin *et al.*, 1994; Barber *et al.*, 2000; Richards *et al.*, 2010). Škála parazitů různých taxonomických skupin se liší také ve svých životních cyklech a tím i vlivech pozměňujících chování hostitele (Barber *et al.*, 2000). Vlivy zahrnují změny v efektivitě hledání potravy, výběru biotopu, schopnosti konkurence, vztazích predátora a kořisti (Barber *et al.*, 2000), schopnosti plavání (Guthrie & Kroger, 1974; Barber *et al.*, 2000), rozmnožovacího chování a výběru partnera (Barber *et al.*, 2000). Zdraví jedinci se proto vyhýbají nakaženým (Krause *et al.*, 2000a), aby předešli nákaze a byla udržena fenotypová jednotnost skupiny (Barber *et al.*, 2000). Stádium nákazy mohou ryby některých druhů odhadnout pomocí vizuálních signálů (Krause & Godin, 1996a) jako je zmíněná schopnost nakažené ryby plavat (Guthrie & Kroger, 1974).

Vliv parazita na tendence tvoření hejn (Barber *et al.*, 2000; Hoare & Krause, 2003) podporuje fakt, že parazitovaní jedinci preferují postranní pozice ve skupině (Radabaugh, 1980; Krause & Godin, 1994; Barber & Huntingford, 1996; Ward *et al.*, 2002). Jedinec má vyšší náklady na udržení tempa se skupinou. Pravděpodobné je i to, že tyto jedinci musí investovat více času do hledání potravy než jedinci s nízkou nebo žádnou parazitací (Barber *et al.*, 2000). Vysvětlovalo by to častý výskyt infikovaných solitérních ryb. Někteří paraziti takto záměrně zvyšují pravděpodobnost přenosu do dalšího hostitele (*Parasite increased trophic transmission*; Lafferty, 1999). Hejno parazitovaných ryb by také mělo mít odlišný

tvár. Jedinci s vyšší metabolickou potřebou v důsledku parazitace by se měli snažit dostat se na nejefektivnější pozici v hejnu, čímž je vedoucí pozice. Hejno s vysokou mírou parazitace by tedy mělo mít většinu jedinců na vedoucích pozicích. Oproti hejnu neparazitovaných ryb, které se seskupuje do kompaktního prodlouženého tvaru (Ward *et al.*, 2002).

2.4. Mechanismy tvoření hejn

Většina rybích hejn je relativně nestálá, a během denního cyklu se jedinci v hejnu obměňují. Mnoho hejn se sdružuje ráno, večer se rozchází, a vytváří se znovu následující ráno, ale z jiných jedinců (Freeman & Grossman, 1992; Helfman *et al.*, 1997). To je způsobeno hlavně absencí vizuálního kontaktu během noci (Whitney, 1969; Bohl, 1980; Partridge & Pitcher, 1980; Milne *et al.*, 2005), kdy je hladina světla pro ryby příliš nízká a udržení vizuálního kontaktu se členy hejna je nemožné (Bohl, 1980; Milne *et al.*, 2005).

Dostupné informace o většině ryb naznačují malou věrnost stejnému hejnu. Okouni žlutí (*Perca flavescens*), *Clinostomus funduloide* z č. Cyprinidae, bodloci (č. Acanthuridae), někteří ploskozubcoví (č. Scaridae) a slunečnice obecné (*Lepomis macrochirus*) se přidávají a opouští hejno poměrně často (Freeman & Grossman, 1992; Helfman *et al.*, 1997). Přesouvání ryb do jiných hejn je jejich přirozeným sklonem, dojde-li k vzájemnému setkání hejn (Svensson *et al.*, 2000; Helfman, 1984). Většina ryb má pak tendenci připojit se k většímu hejnu (Ashley *et al.*, 1993; Metcalfe & Thomson, 1995; Keensleyside, 1955; Binoy & Thomas, 2004), protože snižují úspěch predátorů (Milinski, 1979; Tremblay & FitzGerald, 1979).

Tendence zůstat v hejnu známých ryb se často vyskytuje u ryb s noční aktivitou, které se slučují za rozbřesku a utváří denní odpočinková hejna v trvalých úkrytech (pruhatci, č. Holocentridae, chrochtalové, č. Haemulidae, metařici, č. Pempheridae, někteří sumečci č. Ictaluridae) (Hobson, 1973; Helfman, 1993; Helfman *et al.*, 1997). Některé noční druhy ryb dokonce vyvinuly složité sociální struktury a interakce, které konkurují sociálním skupinám ptáků a savců. Stabilní skupiny tvoří také ryby korálových útesů (Krause *et al.*, 2000a) a migrující hejna (např. velcí tuňáci, č. Scombridae) (Helfman *et al.*, 1997).

2.4.1. Pozice jedince v hejnu

Podle Robinsona (1991) závisí preference pro vedoucí nebo postranní pozici v hejnu sledů (*Clupea harengus*) obecných na stavu vyhladovění jedinců a obdobný trend byl zaznamenán u plotice obecné, kde se hladoví jedinci nachází ve vedoucích pozicích (Krause *et al.*, 1992; Krause, 1993; Bumann & Krause, 1993). Jedinci ve vedoucích pozicích se vystavují většímu

risku při případném střetu s predátorem (Bumann *et al.*, 1997). Jakmile jsou ryby nasyceny, změni svoji pozici (Krause *et al.*, 2000b). Ryby vykazující vyšší stupeň smělosti než ostatní, se nachází ve vedoucích pozicích častěji a déle (Colemann & Wilson, 1998). V momentě, kdy je hejno objeveno predátorem, se jedinci snaží sobecky zaujmout pozici v relativním bezpečí. Opozdilci bývají predátorem napadeni přednostně (Morgan & Godin, 1985; Magurran & Pitcher, 1987; Parrish *et al.*, 1989) a také jedinci dělající “chyby” ve skupinových manévrech (Major, 1978; Parrish *et al.*, 1989; Parrish, 1992).

2.4.2. Velikostní rozdělení v hejnech

Ryby v hejnech, jak vícedruhových tak jednodruhových, tvoří velikostně rozdělené podskupiny. Nejmenší ryby setrvávají v blízkosti hladiny, zatímco velikost ryb roste směrem ke spodní části hejna (Sette, 1950; Breder, 1951). Ve vícedruhových hejnech se mohou objevovat jednodruhové vrstvy ryb (Yuen, 1962; Parrish, 1989). Ryby zřejmě preferují plavání vedle sousedů podobné velikosti (makrely a sledi, Pitcher *et al.*, 1985). Velikostní rozdělení může být výsledkem různých kompromisů mezi schopností získat potravu a riskem z predace. V nepřítomnosti predátora se malé ryby mohou seskupovat do více podskupin a větší ryby mohou ovlivňovat přístup ke zdrojům potravy. V přítomnosti predátora se však malé ryby připojují k hejnu velkých ryb (Pitcher *et al.*, 1986a), zřejmě aby minimalizovaly risk z útoku. Toto chování bylo pozorováno u koljušek (*Gasterosteus aculeatus*) a sardelí (*Sardina pilchardus*) (Ranta *et al.*, 1992; Muzinic, 1977).

2.5. Metody sloužící ke sledování hejn

Tradičně se pro sledování výskytu ryb v pelagickém prostředí vodních nádrží užívají tenatní sítě nebo hydroakustické metody, a typicky kombinace obou těchto metod (Peterka *et al.*, 2006b). Tenatní sítě náleží do pasivních metod, a jsou tudíž vysoce selektivním způsobem vzorkování, který může zkusit výskyt ryb jak různých velikostí (Prchalová *et al.*, 2013), tak druhů s odlišnou aktivitou (Olin *et al.*, 2002; Järvalt *et al.*, 2005; Prchalová *et al.*, 2008). Užití neinvazivního přímého vizuálního pozorování prostřednictvím podvodní kamery se ukázalo účelnou metodou zkoumání výskytu ryb (Peterka *et al.*, 2006b). Navíc žádná z předchozích metod nedodá potřebné informace pro zhodnocení složení hejn a jejich chování.

2.5.1. Akustické metody

Jednou z nejpoužívanějších metod pro pozorování *in situ* a dokumentaci distribuce ryb je hydroakustika (Simmonds & MacLennan, 2005; Guillard *et al.*, 2006). Akustické metody

mají před klasickými metodami vzorkování několik výhod při použití pro měření hojnosti výskytu a distribuce pelagických ryb. Jednou z klíčových předností je možnost zjištění a spočtení ryb pod hladinou bez nutnosti narušovat prostředí. Díky vlastnosti rychlého putování zvuku vodním prostředím umožňuje tato metoda rychlé a detailní mapování hustoty rybích populací a detailní informace z velkých vodních ploch (Brandt, 1996).

Každá akustická metoda má však své nedostatky. U vertikálního sledování od hladiny směrem ke dnu musíme tolerovat slepou zónu, až několik metrů pod hladinou, vznikající v blízkosti vysílače. Vysílač je schopný registrovat objekty od vzdálenosti, a pokud se vyskytují v této slepé zóně, jsou téměř nezjistitelné (Čech *et al.*, 2005). Horizontální sledování nedokáže určit přesnou hloubku objektu, protože paprsek vypuštěný vysílačem je ohýbán gradientem teploty vody a na termoklině a hladině je odražen nebo rozptýlen nepředvídatelným způsobem. Jedinou metodou zkoumání přesné hloubky objektů při hladině je vertikální sledování ode dna směrem k hladině, u kterého se vysílač nenachází ve stejné hloubce jako sledované objekty. Tento systém je však použitelný pouze za dobrých povětrnostních podmínek a vyžaduje klidnou hladinu vody. Je tedy použitelný ve vnitrozemských vodách nebo krytých pobřežních vodách s vlnami jen málo narušujícími hladinu (Probst *et al.*, 2009).

Užití akustických metod má i jiná omezení. Nejzásadnějším omezením je neschopnost přesně určit ryby do druhu. Zejména pohybuje-li se zájmový druh v prostředí více druhovém, a nejde velikostně odlišit od druhů ostatních. K určení druhů (a detailních biologických informací (jako např.: četnost velikostí, věk, pohlaví, potrava) je tedy třeba užití standardních metod vzorkování (jako vlečné nebo tenatní sítě). Druh se dá také určit podle konkrétního prostředí, ve kterém se monitorovaná zvířata nachází. Základní informace o ekologii, životní historii, preferenci habitatu, preferovaná teplota, změření velikosti či rychlosti plavání mohou pomoci klasifikaci. Třetí nápomocnou metodou je poznat v ozvách rozdíl mezi jedinci a hejny, nebo odlišit zooplankton od ryb. Jelikož ale ozvěnu způsobují všechny objekty mající jinou hustotu než voda (Jones & Pearce, 1957; Clay & Medwin, 1977; Foote, 1980b; Foote & Traynor, 1988; MacLennan & Simmonds, 1992) je třeba z dat zjistit, jestli se jedná skutečně o ryby nebo např. vzduchové bubliny, planktonní organismy či dno. Kvůli obtížnému určování druhů při akustickém sledování, je tedy nejspolehlivější provádět výzkum v době a v místě, kde jsou ryby, které nás zajímají, izolované od ostatních druhů (Brandt, 1996).

Potenciální chyby nebo vychýlení dat jsou chyby v kalibraci, chyby v použití převodových faktorů, promeškání části rybích populací (těch v blízkosti hladiny, blízko dna, nebo v semknutých hejnech), efekt stínění, vyhýbání se lodím a šum. Efekt stínění se vyskytuje, u hejna s velkou hustotou ryb, u kterých paprsek nedosáhne do hlubších částí rybích hejn, a dojde k podhodnocení (Thoresson, 1991; Appenzeller & Leggett, 1992; Foote *et al.*, 1992; Furusawa *et al.*, 1992, Brandt, 1996). Stínování lze předejít správně načasovaným vzorkováním do období, kdy je rybí populace rozptýlená. Problém ryb vyhýbajících se lodím je znatelný hlavně u hlučných plavidel (Olsen *et al.*, 1993; Gerlotto & Freon, 1992; Brandt, 1996). V tom případě se hodí užití bočně nebo čelně směřujících vysílačů (Brandt, 1996). Další výchyly může mít na svědomí šum, který může být špatně interpretovaný jako ryba. Šum může být fyzického, biologického a elektronického původu (Wenz, 1972). Fyzický šum je způsoben turbulencemi, lámáním vln, či jinými interakcemi vody s výzkumným plavidlem, nebo bublinami metanu stoupajícími ze sedimentů dna (např. Dalen & Lovik, 1981; Rudstam & Johnson, 1992). Biologický šum je produkcí rozptýleného biologického materiálu, který není hodnocen. Elektronický šum je většinou vytvářen vnitřním nebo vnějším elektronickým rušením a je zjevný jako jednorázový a souvislý šum (Brandt, 1996).

2.5.2. Vizuální metoda – podvodní kamera

Ačkoli nám hydroakustické metody dávají detailní informace o typických rysech pohybu ryb, většinou je obtížné určit pozorované ryby do druhu. Vizuální metodou prostřednictvím podvodní kamery tomuto nedostatku předejdeme (Peterka *et al.*, 2006a). Kromě informací o výskytu ryb, se poskytují kamerové záznamy další zajímavé informace o chování ryb (Peterka *et al.*, 2006b). Navíc je tato metoda neselektivní a nenarušuje prostředí a populaci (Tessier *et al.*, 2005).

Pro efektivní výsledky, je třeba zajistit pozici kamery, kdy budou pozorované ryby nejvíce v kontrastu s pozadím. Nejvhodnější pozicí je nasměrování kamery se sklonem 45° k hladině. Tato pozice zajišťuje nejvyšší možný kontrast mezi rybami a pozadím, kterým je v tomto případě hladina (Peterka *et al.*, 2006b). Důležitým předpokladem pro použití videozáznamů je průhlednost vody. Výsledek je efektivní ve větší průhlednosti (Longo & Floeter, 2012), aby byl zachycen co největší objem vodního sloupce. V nádržích, ve kterých je průhlednost vody ovlivněna přítomností planktonních organismů je třeba pozorování provést v tzv. “clearwater” období s nejvyšší průhledností (Peterka *et al.*, 2006b).

Ideální by bylo použití kombinace obou metod. Použití kamery umožní určit jedince do druhu a popsat výskyt hejn, popř. chování, a hydroakustickou metodou budou získány detailní informace jako velikost jedinců, vzdálenosti mezi jedinci v rámci hejna, či vzdálenosti mezi hejny.

3. Materiál a metody

3.1. Studovaná oblast

Tato studie byla prováděna na kaňonovité vodárenské nádrži Římov, která se nachází přibližně 20 km jižně od Českých Budějovic v nadmořské výšce 471 m. n. m. Nádrž má rozlohu 210 ha a celkový objem 33,6 mil. m³ vody. Maximální hloubka činí 45m, průměrná hloubka je 16 m. Nádrž byla dokončena roku 1978. Řeka Malše, na které se nádrž nachází, je jejím hlavním přítokem (Sed'a & Kubečka, 1997; Sed'a *et al.*, 2000). Tuto dimiktickou nádrž lze z hlediska koncentrace živin označit jako meso- až eutrofní s klesající koncentrací fosforu, fytoplanktonu a početností fytoplanktonu i zooplanktonu směrem od přítoku k hrázi (Sed'a a Devetter, 2000). Vyskytuje se zde 30 druhů ryb, z nichž z pohledu ekologické významnosti má nejdůležitější zastoupení: cejn velký (*Abramis brama*), plotice obecná (*Rutilus rutilus*), ouklej obecná (*Alburnus alburnus*), okoun říční (*Perca fluviatilis*) a ježdík obecný (*Gymnocephalus cernuus*) (Sed'a & Kubečka, 1997, Říha *et al.*, 2009). V období letní stratifikace se ryby soustřeďují do vrstvy pod hladinou, zejména do hloubky 0-5m (Vašek *et al.*, 2008), kvůli faktorům vytvářejícím ostré vertikální gradienty např. obsahu kyslíku, teplota vody a množství zooplanktonní potavy (Vašek *et al.* 2004; Järvalt *et al.* 2005; Kahl & Radke 2006; Prchalová *et al.* 2008).

3.2. Data a zpracování

Pro pořízení videozáznamů bylo vybráno období "clearwater", které trvá 3-4 týdny (J. Peterka, osobní sdělení) a vyznačuje se nejvyšší průhledností vody. Termoklina se však ustáluje jen na půlku tohoto období, což se odráží v distribuci ryb do celého vodního sloupce. Ve sledovaném období r. 2005 dosahovala průhlednost (Secchiho hloubka) 5 m, v r. 2012 5,7 m. Mimo období clearwater klesá průhlednost na 2 m (Tab. 1). Proto je období clearwater pro obdobnou analýzu monitorování prostředí neefektivnější. Při průhlednosti 5 m zachytí kamera objem cca 40 m³ (Peterka *et al.*, 2006b). Ostatní období jsou pro sledování neefektivní, protože průhlednost v letním období je zhoršena přítomností planktonních organismů, a v chladné části roku jsou vizuální podmínky sice příznivé, ale výskyt ryb se rozprostře do hlubších vrstev, jelikož se teplota vody v důsledku destratifikace vodního sloupce vyrovná na celém vertikálním profilu (Peterka *et al.*, 2006b).

Pozorování v teplých měsících je také příhodné pro sledování zajímavého chování ryb, jako je sinusové plavání, které lze zaznamenat od dubna do konce srpna, ale v chladných

měsících, nebylo zachyceno. Důvodem je zřejmě absence velkých perlooček a buchanek v habitatu volné vody (Čech & Kubečka, 2002; Vašek *et al.*, 2008; Jarolím *et al.*, 2010).

Natáčení proběhlo v období 31. 5. - 5. 6. 2005 a 29. 5. - 4. 6. 2012. Za sledované období 2005 bylo pořízeno 94 hodin videa a za období 2012 celkem 90,5 hodin. Během těchto období bylo pozorováno celkem 2278 dospělých ryb. Doba pozorování byla od úsvitu do soumraku tj. mezi 4.30 a 21.30 hod. Pokus o noční pozorování byl neúspěšný, kvůli jednak kvůli zhoršené viditelnosti zapříčiněné přítomností planktonu přilákaného světlem kamery, a jednak omezeného kuželu světla (Obr. 1).

K natočení záznamu byla použita kamera SplashCam Delta Vison HD B/W (OCEAN SYSTEMS) čb 1 čipová CCD, vodotěsnost do 240 m, objektiv 3,6 mm, zorný úhel cca 120°; citlivost do 0,1 lux, 120 m kabel. Kamera byla instalována v hrázové části nádrže (48°50'53" N, 14°29'12" E). Hloubka pro umístění kamery byla 5 m. Kamera byla nasměrována pod úhlem 45° k hladině. Tato pozice byla shledána jako nejúčelnější, jelikož umožňuje dosažení nejvyššího kontrastu mezi rybou a pozadím, kterým je hladina (Peterka *et al.*, 2006b). Kamera byla připojena na počítač umístěný v přístavištním doku. Videá byla zpracována v programu Free Video Dub v.2.0.14.

3.2.1. Problémy při vyhodnocení

Aby bylo zabráněno chybě v důsledku mnohonásobného počítání té samé ryby plavající v kruzích, byly ryby stejného druhu, velikosti a ve stejném počtu vyskytující se v záznamu s odstupem nižším než 2 minuty považovány za shodné pozorování.

U některých dnů došlo k technickým problémům (výpadek proudu). Bylo pořízeno méně hodin záznamu.

3.2.2. Abiotické faktory

Přítomnost ryb v epilimnionu volné vody bývá ovlivněna aktuálním počasím (Prchalová *et al.*, 2008). Aspekt počasí se skládá z více faktorů, které byly posuzovány samostatně. A bylo také zvaženo několik dalších faktorů, které by mohly mít na distribuci ryb a tvorbu hejn vliv. Tyto faktory prodělávají změny v odlišném časovém měřítku. Některé se mění pozvolna v průběhu sezóny, jiné se mohou měnit dokonce několikrát v průběhu dne. Faktory, které se mění v dlouhodobém měřítku, byly porovnány mezi sledovanými obdobími. Z pohledu jakosti vody, která se mění průběžně se sezónou, se ve sledovaných obdobích hodnoty nijak markantně nelišily (Tab. 1): obsah O₂ v r. 2005: 8,6 mg.l⁻¹, v r 2012:

9,5 mg.l⁻¹; pH v r. 2005: 7,46, v r. 2012: 7,47; vodivost v r. 2005: 115 μS.cm⁻¹, v r. 2012: 115 μS.cm⁻¹; obsah nerozpuštěných látek v r. 2005: 0,9 mg.l⁻¹, v r. 2012: 0,9 mg.l⁻¹; ztráta žíháním v r. 2005: 70 %, v r. 2012: 60 %; obsah rozpuštěného organického uhlíku v r. 2005: 5,05 mg.l⁻¹, v r. 2012: 4,45 mg.l⁻¹; barva (z absorbance) v r. 2005: 23, v r. 2012: 24 (standardní odběry Hydrobiologického ústavu Biologického centra AV ČR, v.v.i.). Jelikož u těchto údajů mezi sledovanými lety nebyly nalezeny zásadní rozdíly, které by mohly ovlivnit distribuci ryb, byly dále srovnány více proměnlivé faktory (Tab. 2-4; Obr. 2-4): teplota vody (provozní data povodí Vltavy), délka slunečního svitu, zakrytí oblohy (ČHMÚ), radiace, srážky (množství srážek bylo měřeno po 10 min. a pro analýzu byly použity průměry za hodinu) a rychlost větru (odběry Hydrobiologického ústavu Biologického centra AV ČR, v.v.i.). Proměnlivost stavů některých faktorů může při srovnání průměrů udat zkreslená data. Průměr světelné radiace za celé období se mezi r. 2005 a 2012 zdánlivě příliš neliší (Obr. 3B), ale denní průběhy vykazují značnou proměnlivost (Obr. 4). Proto u takto proměnlivých faktorů (radiace, srážky, rychlost větru) byl pro statistickou analýzu použit denní průběh těchto hodnot (průměry za hodinu).

3.2.3. Zhodnocení dat

Rozdíl mezi celkovým počtem jedinců v jednotlivých dnech pro obě období zvlášť byl proveden pomocí jednocestné ANOVY. Rozdíl počtu pozorování mezi oběma obdobími byl proveden pomocí dvoucestné ANOVY. Rozdíl počtu jedinců v hejnech mezi jednotlivými obdobími bylo analyzováno pomocí t-testu. Byl srovnán podíl párů na celkovém počtu ryb mezi srovnávacími obdobími použitím jednocestné ANOVY. Byly porovnány rozdíly mezi samostatnými jedinci a páry a samostatnými jedinci a hejny pomocí kontingenčními tabulkami. Dále byly porovnány rozdíly v přerozdělení druhů do kategorií (samostatní jedinci, páry, hejna) pomocí zobecněných lineárních modelů s Poissonovou distribucí, postupný výběr vysvětlujících proměnných jsem provedla na základě Akaikova informačního kritéria. Rozdíl v početním zastoupení v rámci jednotlivých kategorií hejn v r. 2005 byl zhodnocen pomocí dvoucestné ANOVY.

Při hodnocení abiotických faktorů na výskyt ryb v habitatu volné vody a na tvorbu hejn byly data znázorňující počty ryb nejprve zlogaritmována. Následně byl nalezen časový trend změn v průběhu dne v podobě průměrného množství ryb za hodinu u všech sledovaných dnů. Ke korekci trendu byl aplikován klouzavý průměr. Všechna data byla tohoto trendu následně zbavena a tak byly získány skutečné změny. Stejný postup byl

proveden u kovariátů radiace. Ostatní abiotické faktory neprodělávají změny v průběhu denního cyklu, proto nebylo třeba hodnoty upravovat. Nakonec byl použit random mixed model s časovou autokorelační strukturou k odhalení závislostí dat na kovariátech v modelu. U dat byla použita korelační struktura AR(1) pro čas a jako random effect byl stanoven den, protože se data v různých dnech lišila.

Data byla zpracována v programech MS Excel, STATISTICA 10 a R 2.11.

4. Výsledky

Byla provedena analýza kamerových záznamů ze dvou srovnatelných období: 31. 5. - 5. 6. 2005 a 29. 5. - 4. 6. 2012. Během těchto dvou období bylo v kamerovém záznamu zachyceno celkem 2278 jedinců dospělých ryb. Za období r. 2005 bylo pozorováno celkem 1621 ryb a za r. 2012 celkem 657. Průměrný počet pozorovaných ryb činil 287,2 ind.den⁻¹ jedinců v roce 2005, a 115,1 ind.den⁻¹ pro rok 2012. Celková hustota ryb v epipelagickém prostředí (0-5m pod hladinou) za sledovaná období byla odhadnuta 717,9 ind.100 m⁻³.den⁻¹ pro rok 2005, a 287,6 ind.100 m⁻³.den⁻¹ pro rok 2012.

Jednotlivé počty ryb mezi pozorovanými dny se v r. 2005 mezi sebou prokazatelně lišily (F=3,4; df=5; p=0,007; Obr. 5). Celkové počty ryb v tomto období se mezi jednotlivými dny odlišovaly v řádech stovek jedinců. V roce 2012 se počty pozorovaných jedinců mezi dny prokazatelně nelišily (F=3,4; df=6; p=0,37). Fluktuace mezi dny činily rozdíl v řádech desítek jedinců. Průběh průměrného výskytu ryb během dne za obě sledovaná období (Obr. 7, 8) naznačuje zvyšující se aktivitu s nástupem světla v ranních hodinách, kdy ryby migrují z litorální zóny do pelagické. Následuje útlum před polednem, zvýšení aktivity přes poledne trvající do odpoledních hodin, a další zvýšení aktivity před soumrakem. Při úsvitu a před soumrakem byly také pozorovány 0+ ryby (tohoroční ryby), zejména v r. 2005, v r. 2012 byly však pozorován výskyt i v průběhu dne (Obr. 6).

4.1. Druhové složení ryb volné vody

Na složení rybí obsádky pelagického prostředí ÚN Římov se podílelo celkem devět druhů. V obou sledovaných letech bylo pozorováno druhů sedm, ale druhová skladba mezi oběma lety se nepatrně lišila (Tab. 6).

Největší zastoupení v roce 2005 měl cejn velký: 820 jedinců, dále okoun 420 jedinců, plotice obecná 304: jedinců, bolen dravý: 29 jedinců, kapr obecný: 2 jedinci, štika obecná: 3 jedinci, ouklej obecná: 25 jedinců a 18 záznamů nebylo možné určit, protože se vyskytovali na hranici viditelnosti.

Ve sledovaném období r. 2012 měl největší zastoupení cejn velký: 295 jedinců, dále okoun říční: 259 jedinců, plotice obecná: 39 jedinců, bolen dravý: 35 jedinců, kapr obecný: 4 jedinci, sumec velký (*Silurus glanis*): 1 jedinec, candát obecný (*Sander lucioperca*): 1 jedinec a 23 neurčených ryb.

Tato dvě sledovaná období se v počtu pozorovaných jedinců významně liší ($F=43,8$; $df=1$; $p<10^{-6}$). V r. 2012 pokleslo množství pozorovaných ryb oproti roku 2005 z 1621 jedinců na 657, což činí 40,5 % z původního počtu. Z hlediska relativního zastoupení došlo u cejna k poklesu z 50,9 % (2005) na 44,6 % (2012). V počtu jedinců došlo u cejna k poklesu z původních 820 jedinců (2005) na 295 (2012), což činí 36 % z původního stavu v r. 2005. U okouna naopak došlo k relativnímu zvýšení v zastoupení z 25,9 % na 39,4 %, početně ale došlo k poklesu ze 420 na 259 jedinců, tedy na 61,7 % ze stavu v roce 2005. Zastoupení plotice se změnilo z 18,8 % na 5,4 %, v počtu jedinců se ale jedná pokles z 304 na 39 jedinců, tudíž 12,8 % oproti stavu v r. 2005. Ostatní druhy jsou vzhledem k nízké početnosti pro statistické účely zanedbatelné.

4.2. Hejna

Z celkového počtu 2278 ryb (za obě sledovaná období) se nacházelo v hejnu 802 jedinců (35,2 %), ve dvojici 318 jedinců (14 %) a samostatně 1158 (50,8 %).

Za sledované období roku 2005 bylo z celkového počtu 1621 ryb 707 jedinců v hejnech, kterých bylo viděno 101. Celkem 718 jedinců bylo solitérních a 196 jedinců v párech. 509 jedinců se vyskytovalo v jednodruhových hejnech a 198 v hejnech smíšených. Maximální počet ryb v hejnu činil 36 jedinců, průměrný počet hejn $42,1 \text{ hejn.den}^{-1} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$ a průměrná velikost hejna 7 jedinců (Tab. 7, Obr. 9).

Za sledované období r. 2012 bylo z celkem 657 pozorovaných ryb 95 jedinců v hejnech, s celkovým počtem 25 hejn. Dalších 440 jedinců bylo solitérních a 122 v párech. Celkem 91 jedinců se nacházelo v jednodruhových hejnech a 7 jedinců v hejnech smíšených. Maximální počet jedinců v hejnu činil 6, průměrný počet hejn $8,9 \text{ hejn.den}^{-1} \cdot 100 \text{ m}^{-3}$ a průměrná velikost hejna 3,6 jedinců (Tab. 7, Obr. 9).

Při srovnání r. 2005 a 2012 byl zjištěn signifikantní rozdíl ve výskytu hejn ($F=6,5$; $df=390$; $p<10^{-6}$). Významně menší podíl hejn v r. 2012, ve kterém dokonce střední (7-10 jedinců) a velká hejna (11 a více jedinců) úplně chyběla. Z relativního srovnání (Tab 7, Obr. 10) vyplývá, že v r. 2012 se v hejnu vyskytovalo pouze 14,5 % jedinců a to pouze v hejnech o maximálním počtu 6 jedinců. Oproti r. 2005, kdy podíl jedinců v hejnu činil 43,6 %. Zatímco počet solitérních jedinců v r. 2012 tvořil 67 %, v r. 2005 jich bylo pouze 44,3 %. Podíly párů se mezi oběma lety významně neliší: 12,1 % pro r. 2005 a 18,6 % pro r. 2012.

4.2.1. Druhové složení hejn

Ryby vytváří shluky s jedinci stejného druhu, ale také s jedinci druhově odlišnými. V pelagické zóně přehradní části ÚN Římov vytváří hejna čtyři druhy ryb (cejn, plotice, okoun a ouklej). Celkově 805 jedinců bylo součástí hejn a 318 jedinců tvořilo páry (páry představují předstupu hejna a budou zhodnoceny samostatně). 597 jedinců se nacházelo ve 102 jednodruhových hejnech a 205 jedinců ve 24 hejnech smíšených.

4.2.1.1. Jednodruhová hejna

Celkem bylo pozorováno 102 jednodruhových hejn za obě sledovaná období. Za r. 2005 bylo jednodruhových hejn zaznamenáno 79 s celkovým počtem 509 jedinců a průměrná velikost hejna byla stanovena na 6,4 ind.hejno⁻¹. Za r. 2012 bylo jednodruhových hejn 23 s celkovým počtem 88 jedinců a průměrnou velikostí hejna 3,8 ind.hejno⁻¹. V relativním srovnání celkových počtů jedinců bylo za r. 2005 72 % hejnujících ryb v jednodruhových hejnech a 92,6 % za r. 2012. V obou letech tedy ryby jednoznačně preferovaly tvoření hejn s jedinci stejného druhu (Obr. 12, 14).

V r. 2005 tvořil 61,9 % jedinců v jednodruhových hejnech cejn, 21,8 % plotice, 10,8 % okoun, 4,9 % ouklej a 0,6 % neidentifikované ryby. V r. 2012 tvořil 62,5 % jedinců v jednodruhových hejnech cejn, 17,1 % plotice a 20,5 % okoun (Tab. 8).

4.2.1.2. Smíšená hejna

Celkem bylo pozorováno celkem 24 smíšených hejn s celkovým počtem 205 jedinců. V r. 2005 bylo pozorovaných hejn 22 s celkem 198 jedinci a průměrnou velikostí hejna 9 ind.hejno⁻¹. V r. 2012 byla viděna 2 hejna s celkem 7 jedinci a průměrná velikost hejna byla 3,5 ind.hejno⁻¹.

Smíšená hejna v ÚN Římov tvoří tři druhy ryb: cejn, plotice, okoun (Tab. 9). Hejna se všemi třemi druhy byla zaznamenána pouze ve dvou případech, zbytek smíšených hejn byl tvořen dvěma druhy. Ve smíšených hejnech pro r. 2005 tvořil 53,5 % jedinců cejn, 37,9 % plotice a 8,6 % okoun. V r. 2012 byla smíšená hejna složena ze 14,3 % jedinci cejna, 14,3 % jedinci plotice a 71,4 % jedinci okouna. Protože v r. 2012 byla pozorována pouze dvě smíšená hejna, budou dále zhodnoceny pouze data z r. 2005.

Při srovnání druhového složení smíšených hejn (Tab. 10) bylo zjištěno, že se nejčastěji vyskytovala smíšená hejna složená z kombinace jedinců cejna a plotice. Tato kombinace tvořila 66,7 % podíl z celkového počtu jedinců ve smíšených hejnech, a 54,5 % z celkového

počtu smíšených hejn. Kombinace cejn a okoun činila podíl 14,1 % z celkového počtu jedinců a 27,3 % z celkového počtu smíšených hejn. Hejna utvářená ploticí a okounem činila 3,5 % z celkového počtu jedinců ve smíšených hejnech a 9,1 % z celkového počtu smíšených hejn. Hejna se všemi třemi druhy tvořícími hejna se podílela 15,7 % na celkovém počtu jedinců a 9,1 % na celkovém počtu smíšených hejn.

Smíšená hejna byla vždy tvořena z převážné většiny jedním “majoritním” druhem, jehož podíl činil v průměru 80,5 %. Tímto majoritním druhem byl v 50 % případů cejn, ve 41 % plotice a v 9 % okoun. S rostoucí velikostí hejna se zvyšoval podíl majoritního druhu na složení hejna (Obr. 11).

4.2.1.3. Páry a jejich druhové složení

Páry ryb představují přechod jedinců do hejn. Za obě období bylo pozorováno celkem 318 jedinců v páru. Za r. 2005 bylo 196 jedinců v 98 párech a za r. 2012 bylo 122 jedinců v 61 párech. Stejně jako u hejn se vyskytovaly páry jak jednodruhové tak smíšené. Za r. 2005 bylo jednodruhových párů 84 s počtem 168 jedinců a za r. 2012 párů 53 se 106 jedinci. Smíšených párů bylo zaznamenáno v r. 2005 celkem 14 s 28 jedinci a za r. 2012 párů 8 se 16 jedinci.

Podíly párů na celkovém počtu jedinců se mezi oběma lety významně neliší ($F=2,93$; $df=1$; $p=0,1$). Páry tvořilo 12,1 % jedinců v r. 2005 a 18,6 % jedinců v r. 2012. Podíly jedinců v párech stejného druhu jsou v obou obdobích téměř shodné: 85,7 % pro r. 2005 a 86,9 % pro r. 2012, následkem toho jsou téměř shodné i podíly jedinců ve smíšených párech: 14,3 % v r. 2005 a 13,1 % v r. 2012. I zde, obdobně jako u jednodruhových hejn, ryby preferují utvářet páry s jedinci stejného druhu (Obrázek 16, 17).

Celkové druhové zastoupení v párech pro r. 2005 bylo následující (Tab. 11): 92 jedinců cejna (46,9 %), 48 jedinců plotic (24,5 %), 54 jedinců okounů (27,6 %) a 2 jedinci bolena (1 %). V r. 2012 bylo zastoupení druhů: 44 jedinců cejna (42,6 %), 10 jedinců plotice (8,2 %), 58 jedinců okouna (47,5 %) a 2 jedinci kapra (1,6 %).

Jednodruhové páry (Tab. 12) byly v r. 2005 tvořeny 80 jedinci cejna (47,6%), 40 jedinci plotice (23,8 %) a 48 jedinci okouna (28,6 %). V r. 2012 bylo v jednodruhových párech 44 jedinců cejna (41,5 %), 10 jedinců plotice (9,4 %), 50 jedinců okouna (47,2 %) a 2 jedinci kapra (1,9 %).

Smíšené páry se v r. 2005 vyskytovaly ve složení (Tab. 13): cejn a plotice: 6 párů (tedy 12 jedinců; 42,9 %), cejn a okoun: 6 párů (12 jedinců; 42,9 %) a plotice a bolen: 2 páry (4 jedinci; 14,3 %). V r. 2012 se smíšené páry vyskytovaly pouze v kombinaci cejn a okoun a to v počtu 8 párů (16 jedinců).

4.2.1.4. Druhová specificita při tvoření hejn

Jedinci hejnujících druhů v ÚN Římov mají rozdílné tendence k tvoření hejn (Obr. 18, 19). U všech druhů se významně liší rozdělení jak mezi jedince a páry ($\chi^2=31,03$; $df=2$; $p<10^{-5}$) tak rozdělení mezi jedince a hejna ($\chi^2=265,21$; $df=2$; $p<10^{-5}$). Přerozdělení mezi skupinami se v rámci jednotlivých druhů významně liší (LRT=432,76; $df=2$; $p<0.001$). Největší podíl jedinců v hejnech byl zaznamenán u plotice: 61,2 % z celkového počtu plotic (2005) a 41 % (2012). O něco menší podíl jedinců v hejnu byl u cejna: 51,3 % (2005) a 19 % (2012). Zatímco z jedinců okouna se do hejn zapojilo pouze 17,1 % z celkového počtu (2005) a 8,9 % (2012).

4.2.2. Velikost hejn

Za sledované období r. 2005 byla pozorována hejna o velikosti až 36 jedinců. V r. 2012 však maximální velikost hejna nepřesáhla 6 jedinců. Kvůli rozptylu pozorovaných velikostí hejn byly klasifikovány skupiny (Tab. 14; Obr. 12-15) 3-6 jedinců = malé hejno, 7-10 jedinců = střední hejno, 11 jedinců a více = velké hejno. V r. 2012 byla pozorována pouze hejna malé s celkovou velikostí 95 jedinců. V r. 2005 se vyskytovala hejna všech tří kategorií a početní zastoupení jedinců se v těchto kategoriích signifikantně lišilo ($F=5,29$; $df=2$; $p=0,005$). Celkem 257 jedinců (37,8 % z jedinců v hejnech) se vyskytovalo v malých hejnech, 82 (11,6 %) ve středních hejnech a 358 (50,6 %) v hejnech velkých. Malé množství pozorovaných hejn střední velikosti naznačuje, že ryby mají tendenci rychle přecházet z malých hejn na velká. K tomu je zřejmě potřeba, aby hustota ryb dosáhla určité hodnoty. S rostoucím počtem pozorovaných jedinců za den rostl podíl ryb v tvořících hejna (Obr. 20, 21) a zároveň klesal podíl samostatných jedinců. S rostoucím množstvím jedinců za den také rostla průměrná velikost hejn (počet jedinců v hejnu, Obr. 22) a počet shluků (1 shluk = 1 záznam kterékoliv kategorie). S rostoucí velikostí hejna roste pravděpodobnost, že hejno bude složeno z většího počtu druhů. Smíšená hejna také spadala ze 68,2 % podílem jedinců do kategorie velkých hejn. Průměrný počet jedinců ve smíšených hejnech (9 ind.hejno⁻¹) byl také vyšší než v hejnech jednodruhových (6,4 ind.hejno⁻¹; srovnání pouze pro r. 2005).

4.3. Vliv abiotických faktorů na výskyt ryb na volné vodě a tvorbu hejn

Byl zhodnocen vliv abiotických faktorů na výskyt ryb v habitatu volné vody v obou sledovaných obdobích. Mezi tyto abiotické faktory patřily: radiace, oblačnost, slunečná intenzita, směr větru a srážky. Obecný trend ve fluktuaci počtu ryb během dne byl odstraněn u proměnných počet ryb a radiace. Po analýze takto upravených proměnných byl zjištěn signifikantní vliv sluneční intenzity na výskyt ryb v průběhu dne, i tvorbu hejn všech velikostních kategorií, i všech hejn dohromady (viz Tab. 5). Oblačnost se ukázala být významným faktorem pro tvorbu velkých hejn (≥ 11 jedinců). Zcela nevýznamné pro všechny kategorie jsou proměnné radiace, rychlost větru a srážky.

4.4. Chování pozorovaných ryb

Výhodou užití podvodní kamery je možnost sledovat chování ryb (Peterka *et al.*, 2006b). Během sledovaného období byly u jednotlivých druhů zjištěny následující vzorce chování.

U jedinců cejna a plotice bylo pozorování rytmické plavání, jakoby po sinusoidě s pravidelnou amplitudou. Toto "sinusové plavání" (Haberlehner, 1988) bylo pozorováno u 76 % jedinců pro r. 2005 a 77 % pro r. 2012 (Tab. 15). Dále byl pozorován tzv. "gulping" (Obr. 23), který je v těsném vztahu se sinusovým plaváním. Gulping byl pozorován u 47,3 % jedinců v r. 2005 a 24,3 % jedinců v r. 2012. Souvislost gulpingu se sinusovým plaváním podporuje jeho výskyt u 59,8 % sinusujících ryb v r. 2005 a u 30,4 % sinusujících ryb v r. 2012. Bylo zaznamenáno 4,5 % případů v r. 2005 a 3,7 % případů v r. 2012, kdy byl pozorován gulping bez spojitosti se sinusovým plaváním, což je však s nejvyšší pravděpodobností důsledek omezených možností použité metody. Spojitost gulpingu a sinusového plavání i v těchto případech tak nelze vyvrátit. Byl zaznamenán také pohyb ryb po rovné dráze: 8 % jedinců v r. 2005 a 9,6 % jedinců v r. 2012. U zbylých 14,3 % v r. 2005 a 12,6 % v r. 2012 nebylo možné vzorce chování klasifikovat, protože se ryby buď vyskytovaly na hranici viditelnosti, nebo se před kamerou jenom mihly.

Zvláštní trajektorie plavání byla pozorována také u jedinců okouna (Obr. 24). Okoun jakoby také následoval sinusoidu, ale s nepravidelnou amplitudou a kratší vlnovou délkou. Navíc je tato trajektorie rychle zaměněna za plavání ze strany na stranu. Pro účely této práce byl tento způsob plavání pojmenován jako plavání "tam a zpět". Plavání s tou trajektorií se u okounů vyskytlo u 40,1 % jedinců v r. 2005 a u 42,1 % jedinců v r. 2012 (Tab. 16). Bylo také rozpoznáno potravní chování ("foraging"). V r. 2005 bylo toto potravní chování pozorováno u 13 % jedinců a v r. 2012 u 17 % jedinců. Obdobně jako u cejna a plotice, je specifický

způsob plavání okounů také ve vazbě s potravním chováním. Potravní chování se v r. 2005 vyskytovalo u 36,1 % jedinců, pohybujících se v trajektorii tam a zpět, a 54,3 % jedinců téže kategorie v r. 2012. Podíl jedinců, kteří vykazovali potravní chování bez spojitosti s plaváním tam a zpět, byl 18,5 % v r. 2005 a 13,6 % v r. 2012. Okouni se také pohybovali v horizontální rovině: 34,8 % (2005) a 15,8 % (2012), nebo vertikální rovině: 19,6 % (2005) a 39 % (2012). U 3,1 % jedinců v r. 2005 a 0,7 % v r. 2012 nešlo chování klasifikovat.

5. Diskuze

Za sledované období bylo v pelagickém habitatu nádrže Římov pozorováno celkem 2278 jedinců. Byl zaznamenán početní rozdíl mezi dvěma sledovanými obdobími a také fluktuace v množství pozorovaných ryb mezi jednotlivými dny. Sledované dny se v r. 2005 významně lišily. Fluktuace mezi dny činily rozdíl téměř 200 jedinců. Zatímco v r. 2012 nebyl mezi sledovanými dny významný rozdíl, a fluktuace činily rozdíl pouze několik desítek jedinců. Významný rozdíl v početnosti se vyskytl mezi celkovými počty pozorovaných ryb v obou letech (1621 ryb v r. 2005 a 657 ryb v r. 2012). Tuto skutečnost můžeme vysvětlit několika možnostmi. Prvním vysvětlením je negativní vliv oblačného a deštivého počasí na výskyt ryb v habitatu volné vody. Deštivé počasí a bouřky způsobují stažení ryb z volné vody do litorální zóny (M. Čech, osobní sdělení). Při takových okolnostech se může stát, že k přesunu z litorální zóny na volnou vodu vůbec nedojde (Prchalová *et al.*, 2008). Převládající oblačné počasí ve sledovaném období 2012 tedy způsobilo, že ryby zůstaly v litorální zóně. Dalším vysvětlením je, že vylovení 3,8 tun ryb, zejména cejna velkého (88 % z celkového úlovku), v letech 2009-2011 významně zasáhlo do populace. Podíl vylovených cejnů mohl činit až 1/3 celkového počtu jedinců tohoto druhu (M. Říha, osobní sdělení).

Obdobně jako u celkových počtů i v druhovém složení došlo ke změnám. Zejména jsou patrné změny u hlavních druhů. Část poklesu cejna můžeme přičíst zmíněnému výlovu. Data z odlovů tenatními sítěmi naznačují jeho úbytek, i když samotný stav z r. 2005 je zřejmě značně podhodnocen touto metodou (J. Peterka, osobní sdělení). Zbytek poklesu má zřejmě na svědomí oblačné počasí, není však způsob jak rozlišit, co z daných vlivů mělo vyšší váhu. Vysoký pokles jedinců plotice v r. 2012, by mohl být způsobený migrací za třením, které probíhá v litorální zóně nádrže. Příhodná teplota vody pro tření plotic je 14-20 °C (Oliva, 1995) a v době pozorování během r. 2012 činila průměrná teplota 18,4 °C, což jsou příhodné podmínky ke tření. Také u okouna došlo k poklesu, který byl ale oproti změnám u ostatních druhů nejnižší a mohl by být zapříčiněn čistě špatným počasím v r. 2012. Možnost, že by alespoň část poklesu byla zaviněná působením predátorů byla vyloučena, jelikož celkové zastoupení piscivorních druhů ryb v této nádrži není dost vysoké na to, aby způsobilo takovou změnu v populacích planktonofágních kaprovitých ryb (Říha *et al.* 2009).

Charakteristický byl zejména typický průběh výskytu ryb během denní doby. Ten odpovídá migracím z litorálu na volnou vodu v ranních hodinách, další zvýšení aktivity v odpolední době a zpětné migraci do litorálu ve večerních hodinách. Obdobný trend výskytu byl popsán v práci Vaška a kol. (2009). Drobné výchyly ve výskytu ryb, v porovnání s prací Vaška a kol. (2009), je možné připsat jednak jiné části sezóny, ve které pozorování probíhalo, a jednak eventuálnímu podhodnocení metodou odlovu tenatními sítěmi. Ryby jsou ve dne schopny tenatní sítě vizuálně detekovat a vyhnout se jim (Vašek *et al.*, 2009), proto se chytí mnohem menší podíl jedinců než v noci nebo za šera.

Je známo, že složení jedinců v habitatu volné vody se v průběhu denního cyklu liší v závislosti na druhové příslušnosti a věkové kategorii. Např. dospělí jedinci okouna tráví den v pelagické zóně a na noc migrují do litorálu (Kubečka 1993; Vašek *et al.*, 2009). Důležitost litorálního prostředí jako odpočinkového místa pro okouny popsali Imbrock a kol. (1996) a Zamora & Moreno-Amich (2002). Obdobnou migraci provádí zřejmě většina dospělých ryb volné vody (Kubečka, 1993; Comeau & Boisclair, 1998; Horppila *et al.*, 2000; Říha *et al.*, 2009), naopak oukleje a juvenilní jedinci plotice migrují do pelagické zóny na noc a ve dne setrvávají v litorální zóně (Vašek *et al.*, 2009). Obdobný přesun probíhá i u subadultních cejnů a plotic (Říha *et al.*, 2011). Migrace tedy probíhají při snížené světelné intenzitě (při úsvitu a soumraku) a takové zvýšení aktivity se vyskytuje u většiny evropských ryb (Borcherding *et al.*, 2002; Jacobsen *et al.*, 2002, 2004; Zamora & Moreno-Amich, 2002; Lilja *et al.*, 2003; Olin *et al.*, 2004). Těmto faktům odpovídají zjištění této práce, především zvýšení aktivity ryb po východu a před západem slunce, také pozorovaná migrace ouklejí na volnou vodu před západem slunce, její absence během dne a výskyt 0+ ryb po úsvitu a před soumrakem.

Za hejno je považováno seskupení nejméně tří ryb (Partridge, 1982). Ryby z ÚN Římov se přednostně shlukovali do hejn a párů s jedinci stejného druhu. Tvoření hejn s jedinci téhož druhu by mělo ztížit predátorovi zaměření na jeden konkrétní z množství stejných cílů (Efekt matení predátora; Ioannou *et al.*, 2008) a členové hejna by na sebe neměli poutat pozornost odlišným vzhledem (Efekt odlišnosti; Landeau & Terborgh, 1986). I přes efekt odlišnosti se však smíšená hejna tvoří (Ward *et al.*, 2002) a to často s většinovým podílem jednoho druhu (Krause *et al.*, 2000). V této práci se však majoritní druh u jednotlivých hejn měnil, i když by jím měl být druh s největší hustotou výskytu (Ward *et al.*,

2002), byl cejn majoritním druhem v 50 % případů, a v 41 % jím byla plotice. Jako vysvětlení tvorby hejn se nabízí antipredační funkce (zejména v r. 2005). Tuto domněnku podporuje fakt, že v r. 2005 se polovina ryb v hejnech shlukovala do hejn velkých. S rostoucí velikostí hejna, klesá úspěch predátora (Neil & Cullen, 1974; Landeau & Terborgh, 1986). Smíšená hejna jsou zřejmě také výsledkem antipredační strategie, protože 68 % jedinců ve smíšených hejnech tvořilo hejna velká. Tato hejna by se mohla patrně tvořit, když antipredační zisk z přítomnosti ve velkém hejnu převyšuje náklady z kompetice (Landeau & Terborgh, 1986). Pokud by hejna byla tvořena pro zefektivnění hledání potravy (Milne *et al.*, 2005) nebyl by pozorován trend rostoucí velikosti hejn, protože hejna s tímto účelem mívají nižší optimální velikost (Hager & Helfman, 1991; Helfman *et al.*, 1997). Je také možné, že příčina tvoření hejn se mezi druhy liší. Plotice může preferovat tvoření hejn jako ochranu před predátory. Okouni jsou zvýhodněni přítomností ostnů v ploutvích a predátor tak může dát přednost spíše kořisti bez těchto struktur na těle. Plotice nedosahuje velikostních rozměrů cejna, její podlouhlý tvar těla a absence trnitých struktur na těle ji mohou činit pro predátory volné vody nejzranitelnější z těchto druhů. Zapojení se do hejna je pro plotici tudíž nejlepší antipredační strategií. Z výsledků také vyplývá, že k tvoření hejn tíhne plotice nejvíce (61,2 % v r. 2005 v hejnech a 39,8 % z celkového počtu jedinců ve velkých hejnech, v r. 2012 41 % v hejnech), zatímco cejn o něco méně (51,3 % v r. 2005 v hejnech a 22,8 % z celkového počtu ve velkých hejnech, což je téměř shodný podíl jako v hejnech malých: 20,5 %, v r. 2012 19 % v hejnech). Pro většinu okounů je nejvýhodnější solitérnost (70 % z celkového počtu jedinců tohoto druhu v r. 2005 a 68,7 % v r. 2012). Jedinci cejna vyskytovali samostatně méně často (37,4 % z celkového počtu jedinců tohoto druhu v r. 2005 a 63,4 % v r. 2012). Cejn také dosahuje větších rozměrů, tudíž je před většinou predátorů chráněn svojí velikostí, a jeho hlavní motivace pro tvoření hejn může být jejich výhoda při hledání potravy.

Možnost, že hlavním důvodem utváření hejn jsou výhody při hledání potravy, podporuje nesoudržný charakter hejn zejména cejnů. Tvar hejna je důsledek ekologických faktorů (Pitcher, 1980; Croft *et al.*, 2003), ale záleží i na motivaci jedinců v hejnu (Croft *et al.*, 2003). Hejna ryb pátrajících po potravě mají tendence tvořit méně soudržné struktury (Nøttestad *et al.*, 1996) o menší velikosti (Morgan, 1988a). Menší méně soudržná hejna se jsou výnosnější pro optimální hledání potravy (Blaxter, 1985), ačkoli by ryby ve velkých hejnech měli mít výhody z větší probádané oblasti, které je dosaženo při vyšším počtu jedinců (Pitcher & Magurran, 1983). Další příčinou nesoudržnosti hejn by mohla být nižší

průhlednost vody. Hejna z nádrží s vyšší průhledností, jako např. Nýrsko, vytváří kompaktní shluky (J. Peterka, osobní sdělení). Také přichází v úvahu možná přítomnost parazitů, o kterých je známo, že mohou modifikovat sociální chování (např. Dugatkin *et al.*, 1994).

Absence struktur sloužících jako útočiště v habitatu volné vody a také jejich spornost spolu s častým skalnatým charakterem litorální zóny (Vašek *et al.*, 2008) mohou způsobovat, že ryby nemají jinou možnost úkrytu, než se stát součástí hejna (Pitcher & Parrish, 1993). Aby ale ryby začaly tvořit v habitatu volné vody hejna, je zřejmě potřeba, aby jejich distribuce dosáhla určité hustoty, která nesporně ovlivňuje tvoření hejn. S rostoucím počtem jedinců vyskytujících se v tomto habitatu roste podíl ryb v hejnech a klesá podíl samostatných jedinců. Také roste počet shluků (počet záznamů nerozlišující kategorie, tedy hejna, páry i samostatní jedinci) a průměrná velikost hejna. Počet shluků s rostoucím počtem ryb nejprve prudce roste a při určité hodnotě jakoby dosáhl nosné kapacity prostředí a množství shluků se ustálí. Po dosažení kapacity tedy ryby přechází na tvoření hejn, jakoby si jednotlivé shluky potřebovaly mezi sebou udržet určitou vzdálenost, aby nedocházelo k častým střetům s predátorem.

Na výskyt ryb v habitatu volné vody má vliv aktuální situace počasí, což je velmi proměnlivý faktor tvořeným kombinací vícero činitelů. Situace v obou sledovaných obdobích se lišila zejména oblačným a deštivým počasím přes celé období r. 2012. Byla zohledněna celá škála faktorů, které se prokazatelně lišily nejen mezi oběma lety ale i mezi jednotlivými dny a částmi dne. Při korelaci těchto abiotických faktorů na výskyt ryb v habitatu volné vody byla nejvýznamnější proměnnou délka slunečního svitu, která má vliv i na tvorbu hejn všech velikostních skupin. Výskyt velkých hejn byl významně ovlivněn i proměnnou oblačností. Při oblačném počasí, které se vyskytovalo v období pozorování v r. 2012, se tedy zkracuje délka slunečního svitu, a ryby preferují setrvání v litorální zóně (Prchalová *et al.*, 2008), tudíž na volné vodě nedosáhnou hustoty potřebné ke tvoření hejn.

Odlišnost počasí mezi dvěma sledovanými obdobími se odráží také na výskytu 0+ ryb, které v r. 2005 dodržovali migrační vzorec. Denní dobu totiž tráví v chladné hypolimnocké vrstvě a na noc se přesouvají do epipelagické vrstvy (Čech & Kubečka, 2006), takže byly pozorovány po úsvitu a před soumrakem. V r. 2012 se však 0+ ryby vyskytovaly i během dne, zřejmě ovlivněny sníženou viditelností při špatném počasí, která umožnila migraci z hlubších vrstev bez risku z predace i během dne.

Cejn a plotice jsou přizpůsobení využívat potravní zdroje v eutrofních podmínkách. Oba druhy se v dospělosti živí zooplanktonem, plotice se může také živit řasami, zatímco cejn eventuálně larvami bezobratlých zavrtaných v měkkém sedimentu (Johansson & Persson 1986; Říha *et al.*, 2009). V ÚN Římov se však oba druhy živí po celý život převážně zooplanktonem (Vašek *et al.*, 2003). Příkré svahy a skalnatý charakter tvořící značnou část litorálů, ve kterých je slabý podíl makrofyt, tak dělají pelagické prostředí významné z potravního hlediska (Vašek *et al.*, 2008). Se specializací na zooplankton je u těchto dvou druhů pozorována potravní strategie tzv. sinusové plavání (Haberlehner, 1988; Čech & Kubečka, 2002; Jarolím *et al.*, 2010). je způsob, kdy ryba vertikálním pohybem nahoru a dolů, schopná lépe detekovat kořist. V kontrastu se světlým pozadím hladiny, nebo tmavým pozadím hlubiny je kořist lépe viditelná, než pohledu přímo před sebe (Janssen, 1981, 1982; Lazzaro, 1987; Thetmayer & Kils, 1995; Jarolím *et al.*, 2010). Tímto způsobem je ryba také schopna prohledat vyšší objem epilimnionu, a tak efektivněji využít potravní zdroj - velký zooplankton (Čech & Kubečka, 2002; Jarolím *et al.*, 2010). V této práci bylo sinusové plavání pozorováno u 3/4 jedinců těchto dvou druhů (75,5 % v r. 2005 a 77 % v r. 2012). Spolu s ním byl pozorován tzv. gulping, což je rytmické nasávání planktonní potravy lišící se od klasické filtrace závislostí na vizuální detekci potravního zdroje, na které filtrační závislí nejsou (J. Peterka, osobní sdělení). Gulping je v těsném vztahu se sinusovým plaváním (byl pozorován u 59,8 % sinusujících ryb v r. 2005 a u 30,4 % sinusujících ryb v r. 2012). V případech pozorování gulpingu nebyla u 4,5 % jedinců za r. 2005 a 3,7 % za r. 2012 spojitost se sinusovým plaváním zaznamenána. Příčinou jsou s nejvyšší pravděpodobností omezení možnosti použité metody (omezený výhled kamery). Tato chování jsou výhradně denními činnostmi a jsou pozorovatelná pouze v teplejších měsících roku (Čech & Kubečka, 2002). Výskyt sinusového plavání v průběhu denního cyklu se shoduje s dobou, kdy mají ryby plnější útroby (Čech & Kubečka, 2002), což podporuje potravní funkci sinusového plavání u planktivorních ryb a s ním spojeného gulpingu. Populace korýšů (*Daphnia*), kterými se ryby živí, během denního cyklu neprovádí sice žádné migrační aktivity (Macháček & Sed'a, 2002), takže jejich výskyt v epilimnické vrstvě je v noci obdobný jako ve dne (Vašek & Kubečka, 2004). Gulping je však vizuálně řízená strategie, a tudíž v noci nerealizovatelná (Macháček & Sed'a, 2002). Sinusové plavání je pozorovatelné od dubna do konce srpna, ale v zimních měsících zcela chybí. V toto období se velké perloočky a cyklopidní klanonožci, kteří jsou hlavní potravou planktivorních ryb, v habitatu volné vody téměř nevyskytují (Vašek *et al.*, 2008; Jarolím, 2010), a s tím je

zřejmě spojena absence sinusového plavání. Podle Jarolíma (2010) je výskyt sinusového plavání v květnu méně frekventovaný kvůli současně probíhajícímu období tření, ve kterém zřejmě byla plotice v námi pozorovaném období r. 2012.

Také u okounů byla pozorována zvláštní trajektorie plavání, nazvaná pro účely této práce “plavání tam a zpět”, sloužící obdobně jako sinusové plavání k efektivnějšímu hledání potravy. Trajektorie se zná být na první pohled podobná sinusovému plavání cejnů a plotic, protože se v první fázi okoun pohybuje jakoby po sinusoidě, která má však nepravidelnou amplitudu a kratší vlnovou délku, navíc okoun v další fázi přechází na pohyb ze strany na stranu v horizontální rovině. Ryby s nejistou trajektorií (“uncertain”) pozorované při sledování sinusového plavání (Jarolím, 2009) by mohly být právě okouni. Pohyby tam a zpět střídané ve vertikální a horizontální rovině, jak bylo pozorováno v záznamu, plně odpovídají popisu kategorie “uncertain”.

6. Závěr

Výskyt ryb v habitatu volné vody v hrázové oblasti kaňonovité nádrže byl proveden ve dvou srovnatelných obdobích v r. 2005 a 2012. Celkem bylo pozorováno 2278 ryb. Byl sledován výskyt ryb ve stanovených velikostních kategoriích a denní trend tohoto průběhu.

- Přítomnost ryb ve volné vodě se řídí časovým trendem výskytu s průběžným nástupem v ranních hodinách a maximem přes polední a časnou odpolední dobu, následovaným dalším maximem před setměním.
- Ryby tíhou k tvoření jednodruhových hejn, která by jim měla přinášet nejvyšší výhody jak z hlediska antipredačního tak potravního.
- Ryby tvořící smíšená hejna se shlukují častěji do skupin o větším množství ryb, které bývají tvořeny větším podílem zástupci jednoho “majoritního druhu“, nejčastěji druhu s nejvyšší hustotou výskytu, což je v tomto případě cejn. Nevýhody pro minoritní druh v podobě efektu odlišnosti jsou zřejmě převáženy výhodami velkého hejna, které by ryby nebyly schopni s jedinci stejného druhu v konkrétní situaci vytvořit.
- Odlišné druhy vykazují rozdílnou tendenci tvoření hejn. Z pozorovaných druhů se do hejn zapojoval vyšší podíl plotic. Podíl cejnů tvořících hejna byl nižší než u plotice, a okouni se zapojují do hejn nejméně.
- Tvoření hejn je závislé na počtu jedinců vyskytujících se v habitatu volné vody. Po dosažení určité hustoty se ryby začnou více shlukovat, aby si udrželi mezi sebou určitou vzdálenost.
- Abiotické faktory, zejména délka slunečního svitu, mají vliv na početnost ryb na volné vodě a jejich sdružování do hejn, a ovlivňují i vertikální migrace 0+ ryb, které se za zhoršené situace počasí vydávají do vyšších vrstev pelagického habitatu.
- Odlišné druhy vykazují specifické vzorce chování související s jejich potravní strategií. U cejna a plotice bylo pozorováno sinusové plavání a gulping. U okouna byla pozorována obdoba sinusového plavání, ale jejich “plavání tam a zpět” se vyskytuje jak v horizontální tak vertikální rovině.

7. Literatura

- ABRAHAMAS, M. V. and COLGAN, P. 1985. Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure. *Env Biol Fish.* **13**, 195-202.
- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**, 325-383.
- ALLAN, J. R. 1986. The influence of species composition on behaviour in mixed-species cyprinid shoals. *J. Fish Biol.* **29**(A), 97-106.
- ANDORFER, K. 1980. The shoal behaviour of *Leucaspius delineatus* (Heckel.) in relation to ambient space and the presence of a pike, *Esox lucius*. *Oecologia.* **47**, 137-140.
- APPENZELLER, A. R. and LEGGETT, W. C. 1992. Bias in hydroacoustic estimates of fish abundance due to acoustic shadowing: evidence from day-night surveys of vertically migrating fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* **49**, 2179-2189.
- ASHLEY, E. J., KATS, L. B. and WOLFE, J. W. 1993. Balancing trade-offs between risk and changing shoal size in northern red-belly dace (*Phoxinus eos*). *Copeia.* **2**, 540-542.
- BARBER, I. and HUNTINGFORD, F. A. 1996. Parasite infection alters schooling behaviour: deviant positioning of helminth-infected minnows in conspecific groups. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* **263**, 1095-1102.
- BARBER, I., HOARE, D. and KRAUSE, J. (2000). Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **10**(2), 131-165.
- BARNARD, C. J. 1984. *Producers and Scroungers*. Croom Helm, Beckenham, U.K. 303 pp.
- BARNARD, C. J. and SIBLY, R. 1981. Producer and scroungers. A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Anim. Behav.* **29**, 543-550.
- BERTRAND, A., BARBIERI, M. A., GERLOTTO, F., LEIVA, F., CÓRDOVA, J. 2006. Determinism and plasticity of fish schooling behaviour: the example of the south pacific jack mackerel (*Trachurus murphyi*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **311**, 145-156.
- BERTRAM, B. C. R. 1978. Living in groups: predators and prey. *Behavioural Ecology*, 1st edn (eds. J. R. Krebs and N. B Davies), Blackwell, Oxford, U.K. pp64-96.
- BINOY, V. V. and THOMAS, K. J. 2004. The climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch), a freshwater fish, prefers larger unfamiliar shoals to smaller familiar shoals. *Current Science.* **86**, 207-211.
- BISAZZA, A. and DADDA, M. 2005. Enhanced schooling performance on lateralized fishes. *Proc. R. Soc. B.* **272**, 1677-1681.
- BLAXTER, J. H. S. 1985. The herring: a successful species? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science.* **42** (1), 21-30.
- BODE, N. W. F., FARIA, J. J., FRANKS, D. W., KRAUSE, J., WOOD, J. A. 2010. How perceived threat increases synchronization in collectively moving animal groups. *Proc. R. Soc. B.* **277**, 3065-3070.

- BOHL, E. 1980. Diel patterns of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia*, **44**, 368–375.
- BORCHERDING, J., BAUEFFELD, M., HINTZEN, D., NEUMANN, D., 2002. Lateral migrations of fishes between floodplain lakes and their drainage channels at the Lower Rhine: diel and seasonal aspects. *J. Fish Biol.* **61**, 1154–1170.
- BOTHAM, M. S. and KRAUSE, J. 2005. Shoals Receive more Attacks from the Wolf-Fish (*Hoplias malabaricus* Bloch, 1794). *Ethology*. **111**, 881-890.
- BOX, H. O. 1984. *Primate behavior and social ecology*. Chapman and Hall, London, U.K.
- BOYD, R. and RICHERSON, P. J. 1988. *Culture and the evolutionary process*. University of Chicago Press. Chicago.
- BRANDT S. B. 1996. Acoustic Assessment of Fish Abundance and Distribution. In *Fisheries techniques*, 2nd ed. (ed. Murphy B.R. and Willis D.W.), 385-432 pp. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland, USA.
- BREDER, C. M. Jr. 1951. Studies on the structure of fish shoals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* **98**, 1-27.
- BRIERLEY, A. S. and COX, M. J. 2010. Shapes of krill swarms and fish schools emerge as aggregation members avoid predators and access oxygen. *Current Biology*. **20**, 1758-1762.
- BROWN, C. and LALAND, K. N. 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*. **4**(3), 280-288.
- BROWN, J. S. and THOMAS, V. L. 1992. Organization of Predator-Prey Communities as an Evolutionary Game. *Evolution*. **46**(5), 1269-1283.
- BUMANN, D. And KRAUSE, J. 1993. Front individuals lead in shoals of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) and juvenile roach (*Rutilus rutilus*). *Behaviour*. **125**(3-4), 189-198.
- CLAY, C. S. and MEDWIN, H. 1977. *Acoustical oceanography: principles and applications*. Wiley, New York.
- COLEMANN, K. and WILSON, D. S. 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*. **56**, 927-936.
- COMEAU, S. and BOISCLAIR, D. 1998. Day-to-day variation in fish horizontal migration and its potential consequence on estimates of trophic interactions in lakes. *Fish. Res.* **35**. 75–81.
- COUSSI-KORBEL, S. and FRAGASZY, D. M. 1995. On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*. **50**(6), 1441-1453.
- CROFT, D. P., KRAUSE, J., COUZIN, I. D. and PITCHER, T. J. 2003. When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries. *Fish and Fisheries*. **4**(2), 138-146.
- CROWDER, I. B. 1985. Optimal foraging and feeding mode Shift in fishes. *Env. Biol. Fishes*. **12**, 57-62.

- ČECH, M. and KUBEČKA, J. 2002. Sinusoidal cycling swimming pattern of reservoir fishes. *Journal of Fish Biology*. **61**(2), 456-471.
- ČECH, M. and KUBEČKA, J. 2006. Ontogenetic changes in the bathypelagic distribution of European perch fry *Perca fluviatilis* monitored by hydroacoustic methods. *Biologia*. **61**(2), 211-219.
- ČECH, M., KRATOCHVÍL, M., KUBEČKA, J., DRAŠTÍK, V. and MATĚNA, J. 2005. Diel vertical migrations of bathypelagic perch fry. *J. Fish Biol.* **66**, 461-468.
- DAVIS, M.W. and OLLA, B.L. 1992. The role of visual cues in the facilitation of growth in a schooling fish. *Environ. Biol. Fishes*, **34**, 421-424.
- DALEN, J. and LØVIK, A. 1981. The influence of wind-induced bubbles on echo integration surveys. *The Journal of the Acoustical Society of America*. **69**, 1653.
- DAWKINS, R. and KREBS, J. R. 1979. Arms races between and within species. *Proc. R. Soc.* **205B**, 489-511.
- DUGATKIN, L. A. and ALFIERI, M. 1991. Guppies and the TIT FOR TAT strategy: preference based on past interaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **28**(4), 243-246.
- DUGATKIN, L. A. and WILSON, D. S. 1992. The prerequisites for strategic behaviour in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Animal Behaviour*. **44**, 223-230.
- DUGATKIN, L. A., FITZGERALD, G. J. and LAVOIE, J. 1994. Juvenile 3-spined sticklebacks avoid parasitized conspecifics. *Environ. Biol. Fish.* **39**, 215-218.
- EATON, R. C., BOMBARDIERI, R. A. and MEYER, D. L. 1977. Teleost startle responses. *J. exp. Biol.* **66**, 65-81.
- EGGERS, D. M. 1976. Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption. *J. Fish. Res. Bd Can.* **33**, 1964-1971.
- EHRlich, P. R. and EHRlich, A. H. 1973. Coevolution: heterospecific schooling in Caribbean reef fishes. *Am. Nat.* **107**, 157-160.
- FITZGIBBON, C. D. 1989: A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomsons gazelles hunted by cheetahs. *Anim. Behav.* **37**, 508-510.
- FITZGIBBON, C. D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Anim Behav.* **40**, 837-845.
- FOOTE, K. G. 1980. Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: a comparison of gadoid and mackerel target strengths. *Journal of the Acoustical Society of America*. **67**, 2084-2089.
- FOOTE, K. G. and TRAYNOR, J. J. 1988. Comparison of walleye pollock target strength estimates determined from *in situ* measurements and calculations based on swimbladder form. *Journal of the Acoustical Society of America*. **83**, 9-17.
- FOOTE, K. G., ONA, E. and TORESON, R. 1992. Determining the extinction cross section of aggregating fish. *Journal of the Acoustical Society of America*. **91**, 1983-1989.

- FOSTER, W. A. and TREHERNE, J. E. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature, Lond.* **293**, 466-467.
- FREEMAN, M. C. and GROSSMAN, G. D. 1992. Group foraging by a stream minnow: Shoals or aggregations? *Anim Behav.* **44**, 393-403.
- FRÉON, P. and MISUND, O. A., 1999. *Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effects on fisheries and stock assessment*. Blackwell, London.
- FRETWELL, S. D. and LUCAS, H. L. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* **19**, 16-36.
- FURUSAWA, M., ISHII, K. and MIYANOHANA, Y. 1992. Attenuation of sound by schooling fish. *Journal of the Acoustical Society (Japan) (E)*. **9**, 13-23.
- GALEF, B. G. 1988. Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. *Social learning: Psychological and Biological Perspectives* (eds T. Zentall and B. G. GALEF). L. Erlbaum, Hillsdale, New Jersey. pp. 3-25.
- GERKING, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press, San Diego. U.S. 416 pp.
- GIBSON, R. N. and EZZI, I. A. 1992. The relative profitability of particulate and filter feeding in the herring *Clupea harengus* L. *J. Fish Biol.* **40**, 577-590.
- GIRALDEAU, L.-A. 1997. The ecology of information use. *Behavioral Ecology, an Evolutionary Approach*, 4th edn (eds J. R. Krebs and N. B. Davies). Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 42-68.
- GODIN J.-G. J. 1990. Diet selection under risk of predation. In: *Behavioural mechanisms of food selection* (ed R. N. Hughes). NATO ASI Series Vol. G 20. Berlin: Springer-Verlag; 739-769.
- GODIN, J. G. J. and SMITH, S. A. 1988. A fitness cost of foraging in the guppy. *Nature.* **333**(6168), 69-71.
- GODIN J.-G. J. and MORGAN, M. J. 1985. Predator avoidance and the school size in a cyprinodontid fish, the banner killifish (*Fundulus diaphanus* Lesueur). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **16**, 105-110.
- GRAY, J. A. B. and DENTON, E. J. 1991. Fast pressure pulses and communication between fish. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **71**, 83-106.
- GUILFORD, T and DAWKINS, M. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* **42**, 1-14.
- GUILLARD, J., BREHMER, P., COLON, M., GUENNÉGAR Y. 2006. Three dimensional characteristics of young-of-year pelagic fish schools in lake. *Aquatic Living Resources* **19**, 115-122.
- GUTHRIE, D. M. 1980. *Neuroethology: an Introduction*. Blackwell, Oxford, U.K. 221 pp.
- GUTHRIE, J. F. and KROGER, R. L. 1974. Schooling habits of injured and parasitized menhaden. *Ecology.* **55**, 208-210.

- HABERLEHNER, E. 1988. Comparative analysis of feeding and schooling behaviour of the Cyprinidae *Alburnus alburnus*, *Rutilus rutilus* and *Scardinius erythrophthalmus* in a backwater of the Danube near Vienna. *Internationale Revue des Gesamtes Hydrobiologie*. **73**, 537-546.
- HAGER, M. C. and HELFMAN, G. S. 1991. Safety in numbers: Shoal size choice by minnows under predatory threat. *Behav Ecol Sociobiol*. **29**, 271-276.
- HAMILTON, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *J Theor Biol*. **31**, 295-311.
- HELFMAN, G. S. 1984. Social fidelity in fishes: the yellow perch pattern. *Anim. Behav.* **32**, 663-672.
- HELFMAN, G.S. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd ed. (ed. T.J. Pitcher), pp. 479-512, Chapman & Hall, London.
- HELFMAN, G. S., COLLETTE, B. B., FACEY, D. E. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science: Oxford. 528 pp.
- HOARE, D. J. and KRAUSE, J. 2003. Social organisation, shoal structure and information transfer. *Fish and Fisheries*. **4**(3), 269-279.
- HOARE, D. J., RUXTON, G. D., GODIN, J. G. J., and KRAUSE, J. 2000. The social organization of free-ranging fish shoals. *Oikos*. **89**(3), 546-554.
- HOBSON, E. S. 1968. Predatory behaviour of some shore fishes in the Gulf of California. *US Bur. Sport Fish. and Wild. Res. Rep.* **73**: 1-92.
- HOBSON, E. S. 1973. Diel feeding migration in tropical reef fishes. *Helgo wiss Meeresunter*, **24**, 671-680.
- HOOGENBOEZEM, W., LAMMENS, E. H. R. R., VAN VUGT, Y. and OSSE, J. W. M. 1992. A model for switching between particulate-feeding and filter-feeding in common bream, *Abramis brama*. *Environ. Biol. Fish.* **33**, 13-21.
- HORPPILA, J., RUUHIJÄRVI, J., RASK, M., KARPPINEN, C., NYBERG, K. and OLIN, M. 2000. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *J. Fish. Biol.* **56**. 51-72.
- CHIVERS, D. P., BROWN, G. E. and SMITH, R. J. F. 1995. Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): implications for antipredator behaviour. *Canadian Journal of Zoology*. **73**(5), 955-960.
- IMBROCK, F., APPENZELLER, A. and ECKMANN, R. 1996. Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance: a hydroacoustic study and *in situ* observations. *J. Fish Biol.* **49**, 1-13.
- INMAN, A. J. and KREBS, J. R. 1987. Predation and group living. *Trends Ecol. Evo.* **2**, 31-32.
- IOANNOU, C. C., TOSH, C. R., NEVILLE, L. and KRAUSE, J. 2008. The confusion effect-from neural network to reduced predation risk. *Behav Ecol*. **19**, 126-130.
- JACOBSEN, L., BERG, S., BROBERG, M., JEPSEN, N., SKOV, C. 2002. Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a

radiotelemetry study. *Freshwater Biol.* **47**, 2370–2379, doi:10.1046/j.13652427.2002.01005.

JACOBSEN, L., BERG, S., JEPSEN, N., SKOV, C. 2004. Does roach behaviour differ between shallow lakes of different environmental state? *J. Fish Biol.* **65**, 135-147, doi:10.1111/j.00221112.2004.00436.x.

JAKOBSSON, S. and JÄRVI, T. 1978. Antipredator behavior of 2-year hatchery reared salmon *Salmo salar* and a description of the predatory behavior of the burbot *Lota lota*. *Zool Rev.* **38**, 57–70.

JAKOBSEN, S. and JOHNSEN, G. H. 1989. The influence of alarm substance on feeding in zebra danio fish (*Brachydanio rerio*). *Ethology.* **82**, 325-327.

JANSSEN, J. 1981. Searching for zooplankton just outside Snell's window. *Limnology and Oceanography.* **26**, 1168–1171.

JANSSEN, J. 1982. Comparison of searching behaviour for zooplankton in obligate planktivore, blueback herring (*Alosa aestivalis*) and facultative planktivore, bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* **39**, 1649–1654.

JAROLÍM, O. 2009. *Pelagic behaviour of reservoir fishes: sinusoidal swimming and associated behaviour*. Mgr. Thesis, University of South Bohemia, České Budějovice. 22pp.

JAROLÍM, O., KUBEČKA, J., ČECH, M., VAŠEK, M., PETERKA, J. and MATĚNA, J. 2010. Sinusoidal swimming in fishes: the role of season, density of large zooplankton, fish length, time of the day, weather condition and solar radiation. *Hydrobiologia.* **654**(1), 253-265.

JÄRVALT, A., KRAUSE, T. and PALM, A. 2005. Diel migration and spatial distribution of fish in a small stratified lake. *Hydrobiologia.* **547**, 197-203.

JOHANSSON, L. and PERSSON, L. 1986. The fish community of temperate, eutrophic lakes. In: B. Riemann & M. Sondergaard (eds) *Carbon Dynamics of Eutrophic, Temperate Lakes*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, pp. 237-266.

JONES, F. R. H. and PEARCE, G. 1957. Acoustic reflection experiments with perch (*Perca fluviatilis*) Linn. To determine the proportion of the echo returned by the swimbladder. *Journal of Experimental Biology.* **35**, 437-450.

KEENSLEYSIDE, M. H. A. 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behaviour.* **8**, 183-248.

KENNEDY, G. J. A. and PITCHER, T. J. 1975. Experiments on homing in shoals of the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). *Trans Am Fish Soc.* **104**, 452-455.

KENWARD, R. E. 1978. Hawks and doves: attack success and selection in goshawk flights at wood pigeons. *J. Anim. Ecol.* **47**, 449-460.

KORN, H. and FABER, D. S. 2005. The Mauthner cell half a century later: a neurobiological model for decision-making? *Neuron.* **47**(1), 13-28.

- KRAUSE, J. 1993. The relationship between foraging and shoal position in mixed shoal of roach (*Rutilus rutilus*) and chub (*Leuciscus cephalus*): a field study. *Oecologia*. **93**, 356-359.
- KRAUSE, J. and GODIN, J. G. J. 1994. Shoal choice in the banded killifish (*Fundulus diaphanous*, Teleostei, Cyprinodontidae): effect of predation risk, fin-size species composition, and size of shoals. *Ethology*. **98**, 128-136.
- KRAUSE, J. and GODIN, J.G. J. 1996a. Influence of parasitism on shoal choice in the banded killifish (*Fundulus diaphanus*, Teleostei, Cyprinodontidae). *Ethology*. **102**(1), 40-49.
- KRAUSE, J. and GODIN, J.G. J. 1996b. Influence of prey foraging posture on flight behavior and predation risk: predators take advantage of unwary prey. *Behavioral Ecology*. **7**(3), 264-271.
- KRAUSE, J., BUMANN, D. and TODT, D. 1992. Relationship between the position preference and nutrition state of individuals in shoals of juvenile roach (*Rutilus rutilus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **30**, 177-180.
- KRAUSE, J., BUTLIN, R. K., PEUHKURI, N. and PRITCHARD, V. L. 2000a. The social organization of fish shoals: a test of the predictive power of laboratory experiments for the field. *Biological Reviews*. **75**(4), 477-501.
- KRAUSE, J., HOARE, D., KRAUSE, S., HEMELRIJK, C. K. and RUBENSTEIN, D. I. 2000b. Leadership in fish shoals. *Fish and Fisheries*. **1**(1), 82-89.
- KREBS, J. R. and DAVIES, N. B. (eds) 1978. *Behavioural Ecology*, 1st edn, Blackwell, Oxford, 494 pp.
- KREBS, J. R., MACROBERTS, M. H., and Cullen, J. M. 1972. Flocking and feeding in the great tit *Parus major*: an experimental study. *Ibis*. **114**, 507-530.
- KUBEČKA, J. 1993. Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining. *Aquacult. Fish. Manage.* **24**, 685-689.
- KUBEČKA, J., PRCHALOVÁ, M., HLADÍK, M., VAŠEK, M. and ŘÍHA, M. 2004. Effect of catastrophic flooding on the composition of the fish stock of the Římov reservoir. (eds Lusk, S., Lusková, V., Halačka, K.) *Biodiversity of the Ichthyofauna of the Czech Republic* (V). Ústav biologie obratlovců, Brno. 129-135.
- LAFFERTY, K. D. 1999. The evolution of trophic transmission. *Parasitology Today*. **15**, 111-115.
- LACHLAN, R. F., CROOKS, L., and LALAND, K. N. 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*. **56**(1), 181-190.
- LALAND, K. N. and READER, S. M. 1999. Foraging innovation in the guppy. *Anim Behaviour*. **57**, 331-340.
- LALAND, K. N. and WILLIAMS, K. 1997. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*. **53**(6), 1161-1169.

- LANDEAU, L. and TERBORGH, J. 1986. Oddity and the 'confusion effect' in predation. *Animal Behaviour*. **34**, 1372-1380.
- LAZARUS, J. 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive *Quelea*. *Animal Behaviour*. **27**, 855-865.
- LAZARUS, J. 1985. Responsiveness: the missing dimension in vigilance studies. Unpublished poster paper: Int. *Ethological Conf.* Toulouse.
- LAZZARO, X. 1987. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviour, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia*. **146**, 97-167.
- LILJA, J., KESKINEN, T., MARJIMÄKI, T. J., VALKEAJÄRVI, P., KARJALAINEN, J. 2003. Upstream migration activity of cyprinids and percids in a channel, monitored by a horizontal split-beam echosounder. *Aquatic Living Resources*. **16**, 185-190.
- LIMA, S. L. 1995. Back to the basics of antipredatory vigilance - the group-size effect. *Anim. Behav.* **49**, 11-20.
- LIMA, S. L. and ZOLLNER, P. A. 1996. Anti-predatory vigilance and the limits to collective detection: Visual and spatial separation between foragers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**, 355-363.
- LONGO, G. O. and FLOETER, S. R. 2012. Comparison of remote video and diver's direct observations to quantify reef fishes feeding on benthos in coral and rocky reefs. *Journal of Fish Biology*. **81**, 1773-1780.
- MACLENNAN, D. N. and SIMMONDS, E. J. 1992. *Fisheries acoustics*. Chapman and Hall, London.
- MACHÁČEK, J. and SEĎA, J. 2002. Diurnal aspect of vertical distribution of *Daphnia* species in the Římov Reservoir in the spring period. In *4th Int Conf Reservoir Limnol Water Quality Extended Abstr. České Budějovice, Czech Republic*. pp. 204-206.
- MAGURRAN, A. E. 1984. Gregarious goldfish. *New Scientist*. **9**, 32-33.
- MAGURRAN, A. E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Ann. Zool. Fennici*. **27**, 51-65.
- MAGURRAN, A. E. and BENDELOW, J. A. 1990. Conflict and cooperation in White Cloud Mountain minnow schools. *J. Fish Biol.* **37**, 77-83.
- MAGURRAN, A. E. and PITCHER, T. J. 1983. Foraging, timidity and shoal size in minnows and goldfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **12**(2), 147-152.
- MAGURRAN, A. E. and PITCHER, T. J. 1987. Provenance, shoal size and the socio-biology of predator evasion behaviour in minnow shoals. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. **229**, 439-465.
- MAGURRAN, A. E., OULTON, W. J. and PITCHER, T. J. 1985. Vigilant behaviour and shoal size in minnows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. **67**(1-4), 167-178.
- MAJOR, P. F. 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Animal Behaviour*. **26**, 760-777.

- MATHIS, A. and CHIVERS, D. P. 2003. Overriding the oddity effect in mixed-species aggregations: group choice by armored and nonarmored prey. *Behavioral Ecology*. **14**(3), 334-339.
- METCALFE, N. B. and THOMSON, B. C. 1995. Fish recognise and prefer to shoal with poor competitors. *Proc. R. Soc. London, Ser. B*. **259**, 207-210.
- MILNE, S. W., SHUTER, B. J., SPRULES, W. G., 2005. The schooling and foraging ecology of lake herring (*Coregonus artedii*) in Lake Opeongo, Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**, 1210-1218.
- MILINSKI, M. 1984. A predator's costs of overcoming the confusion effect of swarming prey. *Anim Behav.* **32**, 1157-1162.
- MILINSKI, M. 1988. Games fish play: making decisions as a social forager. *Trends Ecol. Evol.* **3**, 325-30.
- MILINSKI, M. 1979. An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.* **51**, 36-40.
- MORGAN, M. J. 1988a. The effect of hunger, shoal size and the presence of a predator on shoal cohesiveness in bluntnose minnows, *Pimephales notatus* Rafinesque. *J. Fish Biol.* **32**, 963-71.
- MORGAN, M. J. 1988b. The influence of hunger, shoal size, and predator presence on foraging in bluntnose minnows. *Anim. Behav.* **36**, 1317-1322.
- MORGAN, M. J and GODIN, J.-G. J. 1985. Antipredator benefits of schooling behaviour in a cyprinodontid fish, the banner killifish (*Fundulus diaphanous*). *Z. Tierpsychol.* **70**, 236-46.
- MOTTA, P. J. and WILGA, C. D. 2001. Advances in the study of feeding behaviours, mechanisms and mechanics of Sharks. *Environ. Biol. Fishes.* **60**, 131-156.
- MUELLER, H. C. 1977. Prey selection in the American kestrel: experiments with two species of prey. *Am. Nat.* **111**, 25-29
- MURPHY, G. I. 1980. Schooling and the ecology and management of marine fish. *Fish Behaviour and its Use in Capture and Culture of Fishes* (eds J. E. Bardach, J.J. Magnuson, R. C. May and J. M. Reinhart). ICLARM, Manila, Philippines, pp. 400-414.
- MURPHY, K. E. and PITCHER, T. J. 1991. Individual behavioural strategies associated with predator inspection in minnow shoals. *Ethology.* **88**, 307-19.
- MUZINIC, R. 1977. On the shoaling behaviour of sardines (*Sardina pilchardus*) in aquaria. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **37**, 147-55.
- NEIL, S. and CULLEN, J. M. 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopod and fish predators. *J Zool Lond.* **182**, 549-569.
- NØTTESTAD, L., AKSLAND, M., BETTESTAD, A., FERN, A., JOHANESSEN, A., and MISUND, O. A. 1996. Schooling dynamics of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) in a coastal spawning area. *Sarsia.* **80**, 277-284.

- NURSALL, J. R. 1973. Some behaviour interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*) and northern pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Res. Bd Can.* **30**, 1161-1178.
- OLIN, M., RASK, M., RUUHIJÄRVI, M., KURKILAHTI, M., OLA-OPAS, P. and YLÖNEN, O. 2002. Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *Journal of Fish Biology.* **60**, 593-612.
- OLIN, M., KURKILAHTI, M., PEITOLA, P. and RUUHIJÄRVI, M. 2004. The effects of fish accumulation on the catchability of multimesh gillnet. *Fisheries Research.* **68**, 135-147.
- OLIVA, O. 1995. Mihulovci Petromyzontes a ryby Osteichthyes (Vol. 2). Academia.
- PARKER, G. A. 1978. Searching for mates. *Behavioural ecology: an evolutionary approach.* **1**, 214-244.
- PARRISH, J. K. 1988. Re-examining the selfish herd: Are central fish safer? *Anim Behav.* **38**, 1048-1053.
- PARRISH, J. K. 1989. Layering with depth in a heterospecific fish aggregation. *Env Biol Fish.* **26**, 79-85.
- PARRISH, J. K. 1992. Do predators “shape” fish schools: Interactions between predators and their schooling prey. *Netherlands Journal of Zoology.* **42**(2), 358-370.
- PARRISH, J. K. STRAND, S. W. and LOTT, J. L. 1989. Predation on a school of flat-iron herring, *Harengula thrissina*. *Copeia.* **1989**, 1089-1091.
- PARTRIDGE, B. L. 1982. Structure and function of fish schools. *Scient. Am.*, **245**, 114-23.
- PARTRIDGE, B.L. and PITCHER, T.J. 1980. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. *J. Comp. Physiol. A*, **135**: 315–325.
- PETERKA, J., ČECH, M., VAŠEK, M. and MATĚNA, J. 2006a. Sinusoidal foraging – species specific response to limited foraging opportunities in the pelagic zone of reservoir. *Proceedings of the 5th international conference on Reservoir Limnology and Water Quality.* Brno. Book of abstracts, pp. 71.
- PETERKA, J., VAŠEK, M. and MATĚNA, J. 2006b. Use of underwater camera for observations of fish occurrence and behaviour in the epipelagic zone of reservoirs. *Proceedings of the 5th international conference on Reservoir Limnology and Water Quality.* Brno. Book of abstracts, pp. 224.
- PEUHKURI, N., RANTA, E., JUVONEN, S.A., and LINDSTROM, K. 1995. Schooling affects growth in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish Biol.* **46**, 221–226.
- PITCHER, T.J. 1979. Sensory information and the organization of behavior in a shoaling cyprinid. *Anim. Behav.* **27**, 126–149.
- PITCHER, T. J. 1986. (ed) *The Behaviour of Teleost Fishes.* Croom Helm, London.

- PITCHER, T. J. 1992. Who dares wins: the function and evolution of predator inspection behaviour in fish shoals. *Netherlands Journal of Zoology*. **42**(2), 371-391.
- PITCHER, T. J., MAGURRAN, A. E. and WINFIELD, I. J. 1982. Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **10**(2), 149-151.
- PITCHER, T. J., MAGURRAN, A. E. and EDWARDS, J. I. 1985. Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Marine Biology*. **86**(3), 319-322.
- PITCHER, T. J., GREEN, D. A. and MAGURRAN, A. E. 1986a. Dicing with death: Predator inspection behaviour in minnow shoals. *J. Fish Biol.* **28**, 439-448.
- PITCHER, T. J. and MAGURRAN, K. 1983. Shoal size, patch profitability and information exchange in foraging goldfish. *Anim. Behav.* **31**, 546-555.
- PITCHER, T. J., MAGURRAN, A. E. and ALLAN, J. R. 1986b. Size segregative behaviour in minnow shoals. *J. Fish Biol.* **29** (Supp. A), 83-96.
- PITCHER, T. J., MAGURRAN, A. E. and WINFIELD, I. 1982. Fish in larger shoal find food faster. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **10**, 149-151.
- PITCHER, T. J. and PARRISH, J. K. 1993. Functions of shoaling behaviour in teleost. *Behaviour of teleost fishes* (ed. T.J. Pitcher), pp. 363-439. London: Chapman & Hall.
- PITCHER, T. J. and WYCHE, C. J. 1983. Predator avoidance behaviour of sand ell schools: Why schools seldom split. *Predator and prey in fishes*, ed. D. L. G. Noakes, B. G. Lindquist, G. S. Helfman, and J. A. Ward, 193- 204. The Hague: Dr. W. Junk.
- POTTS, G. W. 1970. The schooling ethology of *Lutjanus monostigma* in the shallow reef environment of Aldabra. *J. Zool. Lond.* **161**, 223-235.
- POWELL, G. V. N. 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Anim Behav.* **23**, 504-8.
- PRCHALOVÁ, M., KUBEČKA, J., VAŠEK, M., PETERKA, J., SEĎA, J., JŮZA, T., ŘÍHA, M., JAROLÍM, O., TUŠER, M., KRATOCHVÍL, M., ČECH, M., DRAŠTÍK, V., FROUZOVÁ, J. and HOHAUSOVÁ, E. 2008. Distribution patterns of fishes in a canyon-shaped reservoir. *Journal of Fish Biology*. **73**(1), 54-78.
- PRCHALOVÁ, M., PETERKA, J., ČECH, M., and KUBEČKA, J. 2013. A Simple proof of gillnet saturation. *Boreal Environment Research*. In print.
- PROBST, W. N., THOMAS, G. and ECKMANN, R. 2009. Hydroacoustic observations of surface shoaling behaviour of young-of-the-year perch *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) with a towed upward-facing transducer. *Fish. Research*. **96**, 133-138.
- RADABAUGH, D. C. 1980. Changes in minnow, *Pimephales promelas* Rafinesque, schooling behaviour associated with infections of brain-encysted larvae of the fluke, *Ornithodiplostomum ptychocheilus*. *Journal of Fish Biology*. **16**, 621-628.
- RADAKOV, D. V. 1973. *Schooling in the Ecology of Fish*. Israel Programme for Scientific Translation, Wiley, New York. 173 pp.
- RANTA, E. and KAITALA, V. 1991. School size affects individual feeding success in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L). *J. Fish Biol.* **39**, 733-737.

- RANTA, E., LINDSTROM, K and PEUHKURI, N. 1992. Size matters when three-spined sticklebacks go to school. *Animal Behaviour*. **43**, 160-62.
- READER, S. M. and LALAND, K. N. 2000. Diffusion of foraging innovations in the guppy. *Animal Behaviour*. **60**(2), 175-180.
- RICHARDS, E. L., VAN OOSTERHOUT, C. and CABLE, J. 2010. Sex-specific differences in shoaling affect parasite transmission in guppies. *PloS one*. **5**(10), e13285.
- ROBINSON, C. M. 1991. *Schooling behaviour and hunger*. unpublished Ph.D. thesis, University of Wales, 175 pp.
- ROBINSON, C. M. and PITCHER, T. J. 1989 a. The influence of hunger and ration level on shoal density, polarisation and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L. *J. Fish Biol.* **34**, 631-3.
- ROBINSON, C. M. and PITCHER, T. J. 1989 b. Hunger as a promoter of different behavior within a shoal of herring: selection for homogeneity in a fish shoal. *J. Fish Biol.* **35**, 459-60.
- RUDSTAM, L. G. and JOHNSON, B. M. 1992. Development, evaluation and transfer of new technology, p. 507–524. In J.F. Kitchell (ed.), *Food web management: A case study of Lake Mendota*. Springer-Verlag.
- RUPPELL, G. and GOSSWEIN, E. 1972. Die Schwarme von *Leucaspius delineates* (Cyprinidae, Teleostei) bei Gefahr im Hellen und im Dunkeln. *Z vergl. Physiol.* **76**, 333-340.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: [<http://www.R-project.org>] The R Project for Statistical Computing www.r-project.org.
- ŘÍHA, M., KUBEČKA, J., VAŠEK, M., SEĎA, J., MRKVIČKA, T., PRCHALOVÁ, M., MATĚNA, J., HLADÍK, M., ČECH, M., DRAŠTÍK, V., FROUZOVÁ, J., HOHAUSOVÁ, E., JAROLÍM, O., JŮZA, T., KRATOCHVÍL, M., PETERKA, J., TUŠER, M. 2009. Long-term development of fish populations in the Římov Reservoir. *Fisheries Management and Ecology*. **16**, 121-129.
- ŘÍHA, M., KUBEČKA, J., PRCHALOVÁ, M., MRKVIČKA, T., ČECH, M., DRAŠTÍK, V., FROUZOVÁ, J., HOHAUSOVÁ, E., JŮZA, T., KRATOCHVÍL, M., PETERKA, J. and VAŠEK, M. 2011. The influence of diel period on fish assemblage in the unstructured littoral of reservoirs. *Fisheries Management and Ecology*. **18**(4), 339-347.
- SEĎA, J., HEJZLAR, J. and KUBEČKA, J. 2000. Trophic structure of nine fish reservoirs regularly stocked with piscivorous fish. *Hydrobiologia*. **429**, 141-149.
- SEĎA, J., KUBEČKA, J., 1997. Long-term biomanipulation of Římov reservoir (Czech Republic). *Hydrobiology*. **345**, 95-108.
- SETTE, O. E. 1950. Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. 2. Migration and habits. *Fish. Bull. Nat. Mar. Fish. Serv. U.S.* **51**, 251-358.
- SHAW, E. 1970. Schooling fishes: Critique and review. *Development and evolution of behavior*, ed. L. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrmann, and J. S. Rosenblatt, 452-480. San Francisco: W. H. Freeman.

- SHAW, E. 1978. Schooling fishes. *Am. Scient.* **66**, 166-75.
- SIMMONDS, J. and MACLENNAN, D. N. 2005. *Fisheries Acoustics-Theory and Practice*. Blackwell Publishing, London.
- STREET, N. G. and HART, P. J. B. 1985. Group size and patch location by the stoneloach, *Noemacheilus barbatulus*, a non-visually foraging predator. *J. Fish Biol.* **217**, 785-792.
- STREET, N. G., MAGURRAN, A. E. and PITCHER, T. J. 1984. The effects of increasing shoal size on handling time in goldfish *Crassius auratus*. *J. Fish Biol.* **25**, 561-566.
- SUTHERLAND, W. S. 1983. Aggregation and the 'ideal free distribution'. *J. Anim. Ecol.* **52**, 821-8.
- SVENSSON, P. A., BARBER, I. AND FORGREN, E. 2000. Shoaling behaviour of two spotted goby. *J. Fish Biol.* **56**, 1477-1487.
- TESSIER, E., CHABANET, P., POTHIN, K., SORIA, M., and LASSERRE, G. 2005. Visual censuses of tropical fish aggregations on artificial reefs: slate versus video recording techniques. *Journal of experimental marine biology and ecology.* **315**(1), 17-30.
- THETMAYER, H. and KILS, U. 1995. To see and not to be seen. *Marine Ecology Progress Series.* **126**, 1-8.
- THORESON, R. 1991. Absorption of acoustic energy in dense herring schools studies by the attenuation in the bottom echo signal. *Fisheries Research.* **10**, 317-327.
- TREHERNE, J. E. and FOSTER, W. A. 1980. The effects of group-size on predator avoidance in a marine insect. *Anim. Behav.* **28**, 1119-1122.
- TREHERNE, J. E. and FOSTER, W. A. 1981. Group transmission of predator avoidance in a marine insect: the Trafalgar effect. *Anim. Behav.* **29**, 311-17.
- TREMBLAY, D. and FITZGERALD, G. J. 1979. Social organisation as an anti-predator strategy in fish. *Nat. Can.* **105**, 411-413.
- TURESSON, H. and BRONMARK, C. 2004. Foraging behaviour and capture success in perch, pikeperch and pike and the effects of prey density. *J. Fish Biol.* **65**, 363-375.
- TURNER, G. F. and PITCHER, T. J. 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *Am. Nat.* **128**, 228-240.
- UEMATSU, T. and TAKAMORI, J. 1976. Social facilitation in feeding behaviour of the himedaka *Oryzias latipes*, I. Continuous observation during a short period. *Jap. J. Ecol.* **26**, 135-40.
- UNGER, P. A. and BRANDT, S. B. 1989. Seasonal and diel changes in sampling conditions for acoustic surveys of fish abundance in small lakes. *Fisheries Research.* **7**, 353-366.
- VAŠEK, M. and KUBEČKA, J. 2004. In situ diel patterns of zooplankton consumption by subadult/adult roach *Rutilus rutilus*, bream *Abramis brama*, and bleak *Alburnus alburnus*. *Folia Zoologica.* **53**(2), 203-214.
- VAŠEK, M., KUBEČKA, J., ČECH, M., DRAŠTÍK, V., PRCHALOVÁ, M. and FROUZOVÁ, J. 2004. Longitudinal and Vertical Spatial Gradients in the Distribution

- of Fish within a Canyon-shaped Reservoir. *International Review of Hydrobiology*. **89**(4), 352-362.
- VAŠEK, M., JAROLÍM, O., ČECH, M., KUBEČKA, J., PETERKA, J. and PRCHALOVÁ, M. 2008. The use of pelagic habitat by cyprinids in a deep riverine impoundment: Římov Reservoir, Czech Republic. *Folia Zoologica*. **57**, 324-336.
- VAŠEK, M., KUBEČKA, J., ČECH, M., DRAŠTÍK, V., MATĚNA, J., MRKVIČKA, T., PETERKA, J. and PRCHALOVÁ, M. 2009. Diel variation in gillnet catches and vertical distribution of pelagic fishes in a stratified European reservoir. *Fisheries Research*. **96**(1), 64-69.
- WARD, A. J. W., HOARE, D. J., COUZIN, I. D., BROOM, M. and KRAUSE, J. 2002. The effects of parasitism and body length on positioning within wild fish shoals. *Journal of Animal Ecology*. **71**, 10-14.
- WASSERSUG, R. J., LUM, A. M. and POTEL, M. J. 1981. An analyses of school structure for tadpoles (Anura, Amphibia). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9**, 15-22.
- WEBB, P. W. 1976. The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout *Salmo cairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. *The Journal of Experimental Biology*. **65**(1), 157-177.
- WEIHS, D. 1975. Some hydrodynamical aspects of fish schooling. *Swimming and flying in nature*, ed. W. Wu, C. J. Brokaw, and C. Brennen, 703-718. New York: Plenum Press.
- WEIHS, D. and WEBB, P. W. 1983. Optimisation of locomotion. *Fish Biomechanics* (eds. P. W. Webb and D. Weihs), Preager Press. New York, pp 339-371.
- WENZ, G. M. 1972. Review of underwater acoustics research: noise. *J Acoust Soc Am*. **51**, 1010-1024
- WHITNEY, R.R. 1969. Schooling of fishes relative to available light. *Trans. Am. Fish. Soc.* **3**, 497-504.
- WILSON, E. O. 1975. *Sociobiology: the New Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, 677 pp.
- WOLF, N. G. 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **17**, 47-52.
- WOLF, N. G. 1987. Schooling tendency and foraging benefit in the ocean surgeonfish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **21**, 871-890.
- YUEN, H. S. H. 1962. Schooling behaviour within aggregations composed of yellowfin and skipjack tuna. F.A.O. *Fisheries Reports*. **6**(3), 1419-1429.
- ZAMORA, L. and MORENO-AMICH, R. 2002. Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system. *Hydrobiologia*. **483**(1-3), 209-218.

8. Přílohy

Tabulka 1: Srovnání abiotických faktorů, které prochází změnami v dlouhodobém měřítku, ve sledovaném období pro r. 2005 a 2012, a v období cca 20 dnů před a po sledování: Secchi (Secchiho hloubka, průhlednost), vodivost, NL (obsah nerozpuštěných látek), ZŽ (ztráta žíháním), DOC (rozpuštěný organický uhlík), barva z absorbance.

Datum	Secchi (m)	Teplota (°C)	O ₂ (mg.l ⁻¹)	pH	Vodivost (μS.cm ⁻¹)	NL (105 °C f200; mg.l ⁻¹)	ZŽ (500° C; %)	DOC (f0,4; mg.l ⁻¹)	Barva (z absorbance)
11. 5. 2005	2,2	12,9	10,9	8,59	109	2,5	73	5,14	32
1. 6. 2005	5,0	20,5	8,6	7,46	115	0,9	70	5,05	23
22. 6. 2005	4,3	21,3	10,1	8,38	112	0,9	65	5,92	29
9. 5. 2012	4,1	18,0	9,8	7,31	108	0,9	35	4,68	26
29. 5. 2012	5,7	19,0	9,5	7,47	115	0,9	60	4,45	24
19. 6. 2012	2,6	23,0	10,1	7,76	114,5	2,3	52	4,89	25

Tabulka 2: Srovnání abiotických faktorů procházejících krátkodobějšími změnami ve sledovaném období r. 2005 a 2012 teplota vody, délka slunečního svitu, zakrytí oblohy.

Datum	Teplota vody (°C)	Délka slunečního svitu (hod)	Zakrytí oblohy-ČB (%)				
			7 hod	14 hod	21 hod	Avg.	
2005	31. 5.	23	5,9	30	80	50	53
	1. 6.	21,5	9,1	10	90	80	60
	2. 6.	21	13,9	10	10	50	23
	3. 6.	21	14,4	20	10	10	13
	4. 6.	21,5	2,2	90	100	10	67
	5. 6.	21	7,7	10	80	80	57
2012	29. 5.	17,7	11,6	30	40	30	33
	30. 5.	18,3	4,9	20	80	60	53
	31. 5.	18,4	4,2	10	90	10	37
	1. 6.	18,4	2	10	90	70	57
	2. 6.	18,1	4,6	40	70	60	57
	3. 6.	18,2	2,8	40	100	100	80
	4. 6.	18,8	0	100	100	90	97

Tabulka 3: Denní průběh abiotických faktorů pro všechny dny r. 2005 (průměry za hodinu): sluneční radiace, srážky a rychlost větru.

Datum	Čas (hod)	Radiace (W.m⁻²)	Srážky (mm)	Rychlost větru (m.s⁻¹)
31.5.	4.00	3,4	0,0	0,6
	5.00	29,8	0,0	0,6
	6.00	172,5	0,0	0,5
	7.00	329,6	0,0	1,2
	8.00	329,2	0,0	3,0
	9.00	373,7	0,0	2,5
	10.00	359,8	0,0	1,8
	11.00	628,5	0,2	1,1
	12.00	355,5	0,0	1,7
	13.00	392,2	0,0	0,8
	14.00	334,6	0,0	0,9
	15.00	277,8	0,0	1,5
	16.00	246,8	0,0	0,9
	17.00	121,8	0,0	1,4
	18.00	67,2	0,0	1,1
	19.00	14,1	0,0	0,3
20.00	0,5	0,0	0,4	
21.00	0,0	0,0	0,3	
1.6.	4.00	22,2	0,0	0,4
	5.00	131,0	0,0	0,9
	6.00	343,0	0,0	1,3
	7.00	419,9	0,0	1,3
	8.00	488,7	0,0	1,8
	9.00	321,1	0,0	0,8
	10.00	152,7	0,0	1,0
	11.00	236,0	0,0	1,0
	12.00	255,7	0,0	0,8
	13.00	170,4	0,4	1,3
	14.00	238,2	0,0	2,2
	15.00	221,8	0,0	0,9
	16.00	196,3	0,0	0,4
	17.00	180,6	0,0	0,8
	18.00	72,0	0,0	1,1
	19.00	17,2	0,0	0,5
20.00	0,4	0,0	0,7	
21.00	0,0	0,0	0,5	

2.6.	4.00	35,3	0,0	0,8	
	5.00	131,1	0,0	1,6	
	6.00	329,4	0,0	1,2	
	7.00	417,1	0,0	0,6	
	8.00	471,9	0,0	0,8	
	9.00	607,8	0,0	1,4	
	10.00	630,8	0,0	0,8	
	11.00	696,6	0,0	1,4	
	12.00	760,7	0,0	1,4	
	13.00	639,6	0,0	1,4	
	14.00	601,2	0,0	1,6	
	15.00	478,8	0,0	0,9	
	16.00	345,6	0,0	0,9	
	17.00	158,7	0,0	1,2	
	18.00	72,4	0,0	0,9	
	19.00	16,3	0,0	0,4	
	20.00	0,3	0,0	0,5	
	21.00	0,0	0,0	0,6	
	3.6.	4.00	16,8	0,0	1,7
		5.00	107,3	0,0	1,4
		6.00	329,2	0,0	1,5
7.00		407,2	0,0	1,2	
8.00		461,1	0,0	0,5	
9.00		602,9	0,0	1,4	
10.00		829,4	0,0	1,6	
11.00		747,9	0,0	0,8	
12.00		750,8	0,0	1,4	
13.00		633,7	0,0	0,9	
14.00		606,1	0,0	1,1	
15.00		490,1	0,0	1,7	
16.00		360,3	0,0	1,8	
17.00		199,1	0,0	2,4	
18.00		62,7	0,0	1,1	
19.00		10,8	0,0	1,7	
20.00		0,4	0,0	0,8	
21.00		0,0	0,0	0,1	

4.6.	4.00	9,4	0,0	0,7	
	5.00	85,9	0,0	0,4	
	6.00	98,4	0,0	0,3	
	7.00	176,9	0,0	1,6	
	8.00	331,0	0,0	1,2	
	9.00	348,0	0,0	1,7	
	10.00	166,7	0,0	1,5	
	11.00	65,3	1,2	1,4	
	12.00	84,9	2,0	0,9	
	13.00	100,5	0,8	1,5	
	14.00	116,6	0,0	0,9	
	15.00	99,4	0,0	0,7	
	16.00	56,8	0,0	1,6	
	17.00	105,1	0,0	2,2	
	18.00	90,1	0,0	1,7	
	19.00	24,2	0,0	1,3	
	20.00	0,9	0,0	1,5	
	21.00	0,0	0,0	1,3	
	5.6.	4.00	18,6	0,0	1,1
		5.00	139,2	0,0	1,2
		6.00	350,3	0,0	1,2
7.00		451,2	0,0	1,5	
8.00		423,9	0,0	1,8	
9.00		403,6	0,0	1,5	
10.00		334,2	0,0	1,9	
11.00		322,2	0,0	1,7	
12.00		450,7	0,0	2,4	
13.00		397,4	0,0	2,1	
14.00		226,0	0,0	1,5	
15.00		319,7	0,4	1,0	
16.00		144,8	0,0	1,7	
17.00		217,7	0,0	2,4	
18.00		84,6	0,0	0,8	
19.00		19,3	0,0	0,8	
20.00		0,5	0,0	0,8	
21.00		0,0	0,0	0,5	

Tabulka 4: Denní průběh abiotických faktorů pro všechny dny r. 2012 (průměry za hodinu): sluneční radiace, srážky a rychlost větru.

Datum	Čas (hod)	Radiace (W.m²)	Srážky (mm)	Rychlost větru (m.s⁻¹)
29.5.	4.00	2,0	0,0	2,6
	5.00	47,0	0,0	0,0
	6.00	114,0	0,0	2,1
	7.00	298,0	0,0	0,0
	8.00	617,0	0,0	2,0
	9.00	713,0	0,0	2,1
	10.00	488,0	0,0	0,9
	11.00	818,0	0,0	0,0
	12.00	965,0	0,0	0,0
	13.00	973,0	0,0	0,0
	14.00	781,0	0,0	1,3
	15.00	260,0	0,0	0,0
	16.00	518,0	0,0	2,6
	17.00	443,0	0,0	1,4
18.00	126,0	0,0	3,6	
19.00	76,0	0,0	3,2	
20.00	2,0	0,0	1,1	
21.00	0,0	0,0	1,3	
30.5.	4.00	2,0	0,0	0,0
	5.00	43,0	0,0	0,0
	6.00	134,0	0,0	0,8
	7.00	376,0	0,0	1,4
	8.00	589,0	0,0	1,7
	9.00	402,0	0,0	1,9
	10.00	526,0	0,0	1,4
	11.00	60,0	1,8	1,6
	12.00	472,0	0,0	2,5
	13.00	397,0	0,0	1,2
	14.00	339,0	0,0	0,0
	15.00	59,0	0,2	0,0
	16.00	153,0	0,0	0,7
	17.00	88,0	0,0	0,0
18.00	164,0	0,0	0,0	
19.00	75,0	0,0	0,0	
20.00	2,0	0,0	0,0	
21.00	0,0	0,0	0,0	

31.5.	4.00	2,0	0,0	0,0	
	5.00	41,0	0,0	0,6	
	6.00	146,0	0,0	0,0	
	7.00	358,0	0,0	0,0	
	8.00	590,0	0,0	1,8	
	9.00	712,0	0,0	2,4	
	10.00	388,0	0,0	0,8	
	11.00	181,0	0,0	0,0	
	12.00	340,0	0,2	1,5	
	13.00	91,0	0,0	0,0	
	14.00	226,0	0,0	1,2	
	15.00	221,0	0,0	1,1	
	16.00	233,0	0,0	1,7	
	17.00	190,0	0,0	2,9	
	18.00	155,0	0,0	1,2	
	19.00	30,0	0,0	0,0	
	20.00	1,0	0,0	1,3	
	21.00	0,0	0,0	3,4	
	1.6.	4.00	1,0	0,2	0,0
		5.00	33,0	0,0	0,7
		6.00	92,0	0,0	2,0
	7.00	188,0	0,0	1,6	
	8.00	126,0	0,0	1,1	
	9.00	405,0	0,0	4,0	
	10.00	254,0	0,0	3,5	
	11.00	535,0	0,0	1,5	
	12.00	121,0	0,0	3,6	
	13.00	647,0	0,0	3,3	
	14.00	94,0	0,0	0,0	
	15.00	356,0	0,0	1,0	
	16.00	292,0	0,0	1,6	
	17.00	194,0	0,0	1,3	
	18.00	34,0	0,0	1,3	
	19.00	24,0	0,0	0,0	
	20.00	3,0	0,2	2,9	
	21.00	0,0	0,0	0,0	

2.6.	4.00	2,0	0,0	0,0	
	5.00	22,0	0,0	0,0	
	6.00	176,0	0,0	0,7	
	7.00	740,0	0,0	1,1	
	8.00	174,0	0,0	0,0	
	9.00	260,0	0,0	1,3	
	10.00	413,0	0,0	1,1	
	11.00	354,0	0,0	1,3	
	12.00	543,0	0,0	1,7	
	13.00	375,0	0,0	1,6	
	14.00	1014,0	0,0	1,5	
	15.00	297,0	0,0	1,2	
	16.00	210,0	0,0	1,7	
	17.00	413,0	0,0	1,4	
	18.00	85,0	0,0	0,0	
	19.00	50,0	0,0	1,6	
	20.00	4,0	0,0	0,0	
	21.00	0,0	0,0	1,1	
	3.6.	4.00	3,0	0,0	3,4
		5.00	35,0	0,0	0,0
		6.00	155,0	0,0	0,0
7.00		394,0	0,0	0,0	
8.00		473,0	0,0	1,1	
9.00		476,0	0,0	0,0	
10.00		628,0	0,0	0,0	
11.00		217,0	0,0	1,0	
12.00		52,0	0,0	0,9	
13.00		194,0	0,0	1,4	
14.00		118,0	0,0	0,0	
15.00		253,0	0,0	0,0	
16.00		551,0	0,0	0,0	
17.00		221,0	0,0	2,0	
18.00		71,0	0,0	0,0	
19.00		8,0	0,0	0,7	
20.00		1,0	0,0	1,5	
21.00		0,0	0,8	0,6	

4.6.	4.00	1,0	0,0	0,0
	5.00	20,0	0,0	1,3
	6.00	55,0	0,0	0,0
	7.00	85,0	0,0	0,0
	8.00	157,0	0,0	1,2
	9.00	277,0	0,2	1,4
	10.00	127,0	0,8	0,7
	11.00	200,0	0,0	0,8
	12.00	105,0	3,6	2,1
	13.00	176,0	0,2	0,0
	14.00	219,0	0,2	2,3
	15.00	142,0	0,0	2,5
	16.00	317,0	0,0	3,4
	17.00	86,0	0,0	1,9
	18.00	74,0	0,0	0,0
	19.00	47,0	0,0	2,7
	20.00	4,0	0,0	2,8
	21.00	0,0	0,0	1,2

Tabulka 5: Zhodnocení vlivů abiotických faktorů na výskyt jedinců v průběhu dne, tvorbu hejn všech velikostních kategorií, i všech hejn dohromady.

	Celkový počet ind.		Celkový počet ind. v hejnech		Hejna 3-6		Hejna 7-10		Hejna ≥11	
	t-value	p-value	t-value	p-value	t-value	p-value	t-value	p-value	t-value	p-value
Radiace	-1,2791	0,2026	-0,4813	0,6309	-0,9015	0,3686	-1,0953	0,2750	-1,1333	0,2587
Oblačnost	1,5040	0,1345	1,9128	0,0575	1,4796	0,1409	1,5069	0,1337	2,0546	0,0415
Sluneční intenzita	3,1468	0,0020	3,5561	0,0005	3,5849	0,0004	2,2163	0,0280	2,7972	0,0058
Rychlost větru	-0,3193	0,7499	-0,3822	0,7028	-0,1682	0,8667	1,1569	0,2490	-0,8006	0,4245
Srážky	-0,4531	0,6511	-1,2349	0,2186	-0,8100	0,4191	-1,0706	0,2859	-1,5632	0,1199

Tabulka 6: Celkové zastoupení druhů v r. 2005 a 2012 a jejich relativní srovnání.

Druh	2005		2012	
	Ind.	%	Ind.	%
Bolen	29	1,8	35	5,4
Candát	-	-	1	0,2
Cejn	820	50,6	295	44,7
Kapr	2	0,1	4	0,6
Okoun	420	25,9	259	39,4
Ouklej	25	1,5	-	-
Plotice	304	18,8	39	5,8
Sumec	-	-	1	0,2
Štika	3	0,2	-	-
?	18	1,1	23	3,5
Celkem	1621		657	

Tabulka 7: Srovnání základních informací o hejnech mezi r. 2005 a 2012.

	2005		2012	
	Počet	%	Počet	%
Celkem pozorovaných ryb	1621		657	
Ind. Samostatně	718	44,3	440	67
Ind. ve dvojici	196	12,1	122	18,6
Ind. v hejnu (≥ 3)	707	43,6	95	14,5
Počet hejn	101		25	
Ind. v jednodruhových hejnech	509	31,4	88	13,9
Ind. ve smíšených hejnech	198	12,2	7	1,1
Max. počet ind. v hejnu	36		6	
Průměrný počet hejn.den⁻¹	16,8		3,6	
Průměrný počet hejn.den⁻¹.100m⁻³	42,1		8,9	
Průměrný počet ind.hejno⁻¹	7		3,8	

Tabulka 8: Zastoupení druhů v jednodruhových hejnech v r. 2005 a 2012.

	2005		2012	
	Ind.	%	Ind.	%
Cejn	315	61,9	55	62,5
Okoun	55	10,8	18	20,5
Ouklej	25	4,9	-	-
Plotice	111	21,8	15	17,1
?	3	0,6	-	-

Tabulka 9: Zastoupení druhů ve smíšených hejnech v r. 2005 a 2012.

	2005		2012	
	Ind.	%	Ind.	%
Cejn	106	53,5	1	14,3
Okoun	17	8,6	5	71,3
Plotice	75	37,9	1	14,3

Tabulka 10: Podíly druhových kombinací ve smíšených hejnech v r. 2005.

Složení hejna	Podíl ind. (%)	Podíl hejn (%)
Cejn + okoun	14,1	27,3
Cejn + plotice	66,7	54,5
Plotice + okoun	3,5	9,1
Plotice + cejn + okoun	15,7	9,1

Tabulka 11: Zastoupení druhů v párech v r. 2005 a 2012.

Druh	2005		2012	
	Ind.	%	Ind.	%
Bolen	2	1		
Cejn	92	46,9	44	42,6
Kapr	-	-	2	1,6
Okoun	54	27,6	58	47,5
Plotice	48	24,5	10	8,2

Tabulka 12: Druhové zastoupení v jednodruhových a smíšených párech v r. 2005 a 2012.

Druh	2005		2012	
	Jednodruhové páry	Smíšené páry	Jednodruhové páry	Smíšené páry
Bolen	-	2	-	-
Cejn	80	12	44	8
Kapr	-		2	-
Okoun	48	6	50	8
Plotice	40	8	10	-

Tabulka 13: Podíly druhových kombinací ve smíšených párech.

	2005 (%)	2012 (%)
Cejn+ plotice	42,9	-
Cejn + okoun	42,9	100
Plotice + bolen	14,3	-

Tabulka 14: Relativní distribuce zastoupení druhů v kategoriích pro r. 2005 a 2012.

	2005 (%)			2012 (%)		
	Samostatní jedinci	Páry	Hejna	Samostatní jedinci	Páry	Hejna
Cejn	37,4	11,2	51,3	63,4	17,6	19
Plotice	23	15,8	61,2	33,3	25,6	41
Okoun	70	12,9	17,1	68,7	22,4	8,9

Tabulka 13: Distribuce jedinců do velikostně definovaných skupin hejn.

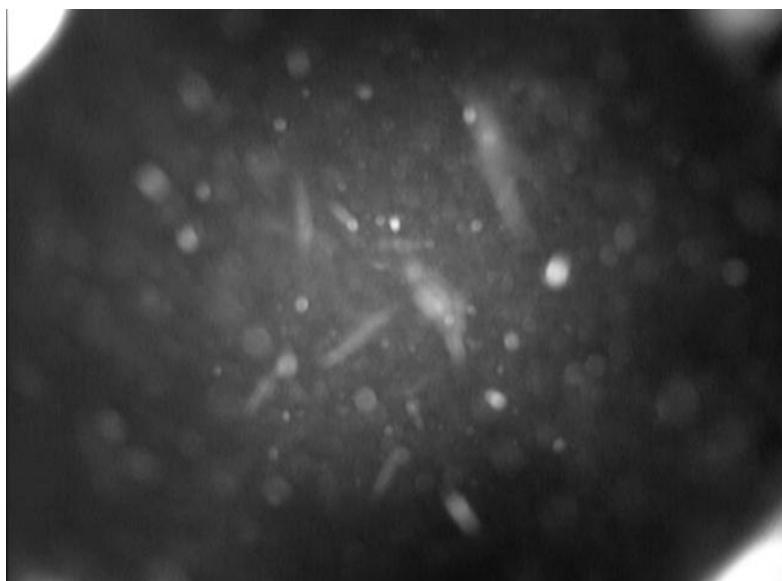
	2005 (ind.)	2012 (ind.)
Hejno 3-6	257	95
Hejno 7-10	82	
Hejno ≥11	358	

Tabulka 15: Pozorované chování u cejnů a plotic v r. 2005 a 2012.

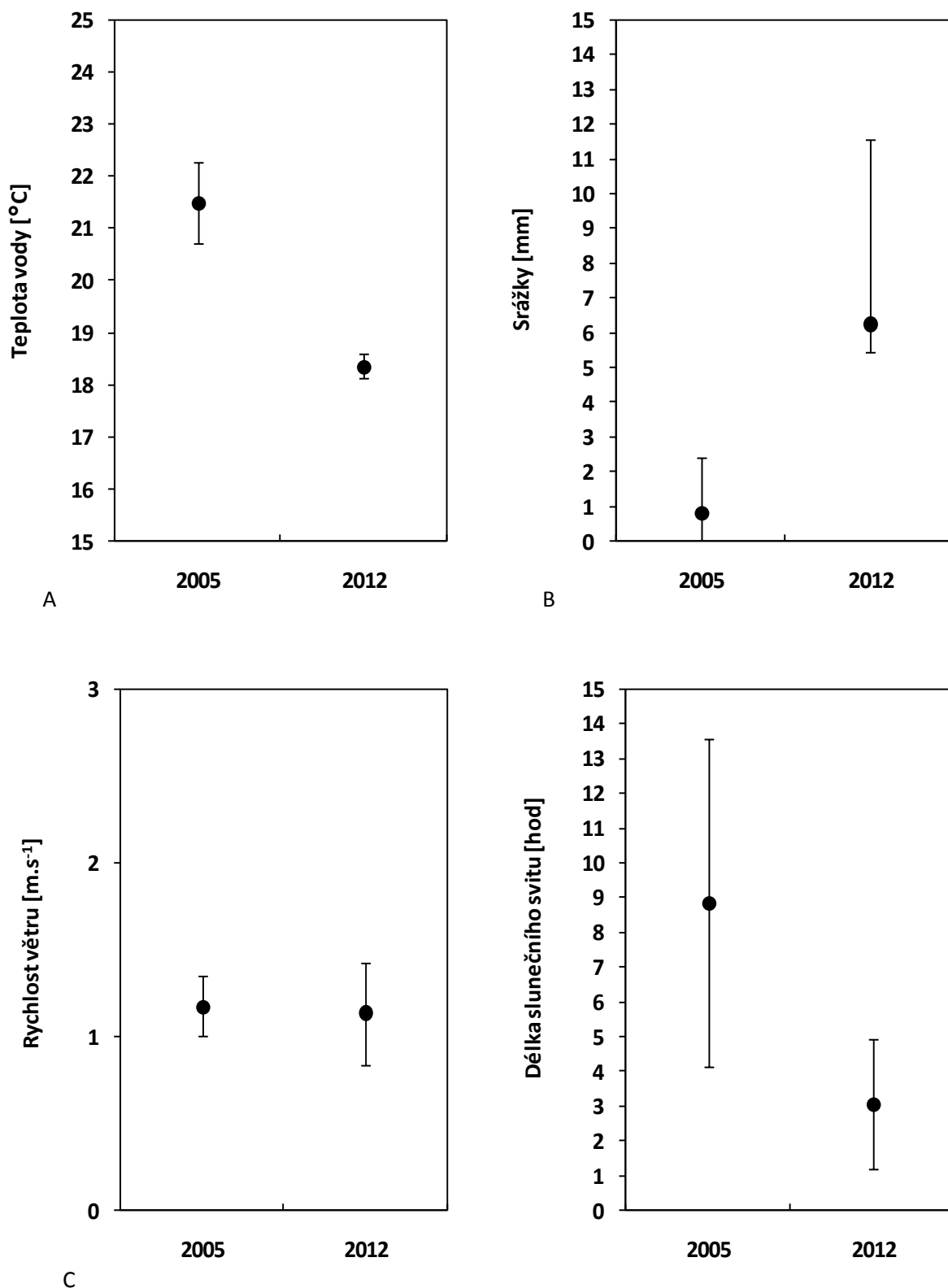
	2005		2012	
	Ind.	%	Ind.	%
Sinusové plavání	849	75,5	257	77
Gulping	532	47,3	81	24,3
Sin. plavání i gulping	508	45,2	78	23,4
Rovné plavání	90	8	33	9,6
Nerozeznáno	161	14,3	42	12,6

Tabulka 16: Pozorované chování u okouna v r. 2005 a 2012.

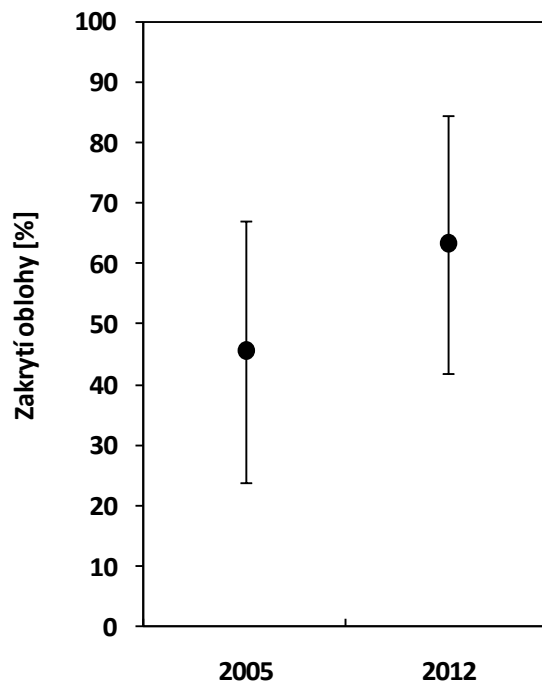
	2005		2012	
	Ind.	%	Ind.	%
Plavání tam a zpět	122	40,1	70	42,1
Foraging	54	13	44	17
Plavání tam a zpět i foraging	44	10,6	38	14,6
Horizontální plavání	144	34,8	41	15,8
Vertikální plavání	81	19,6	101	39
Nerozeznáno	13	3,1	2	0,7



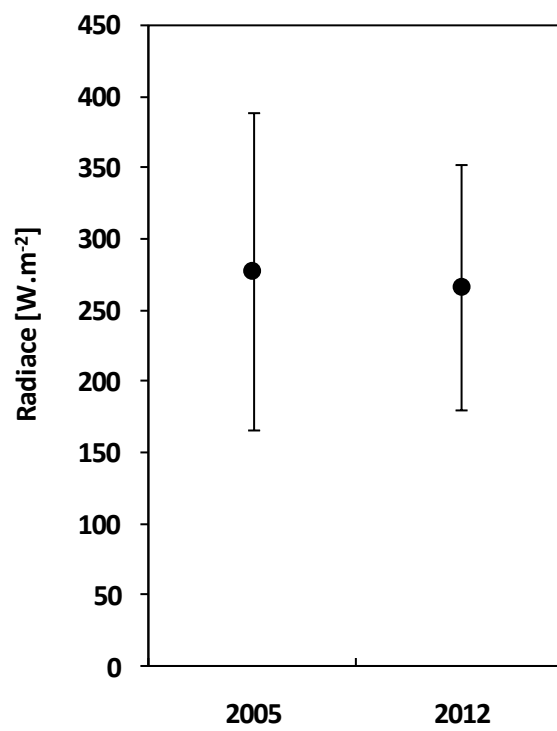
Obrázek 1: Pokus o noční pozorování. Přítomnost zooplanktonu nedovoluje pozorování ryb.



Obrázek 2: Průměrné hodnoty abiotických faktorů za sledovaná období v r. 2005 a r. 2012. A: teplota vody; B: srážky; C: rychlost větru; D: délka slunečního svitu.

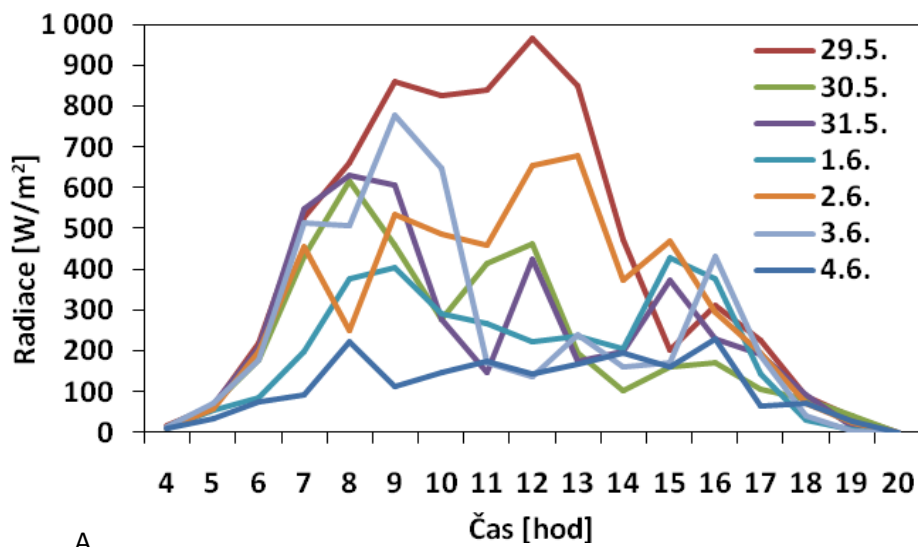


A

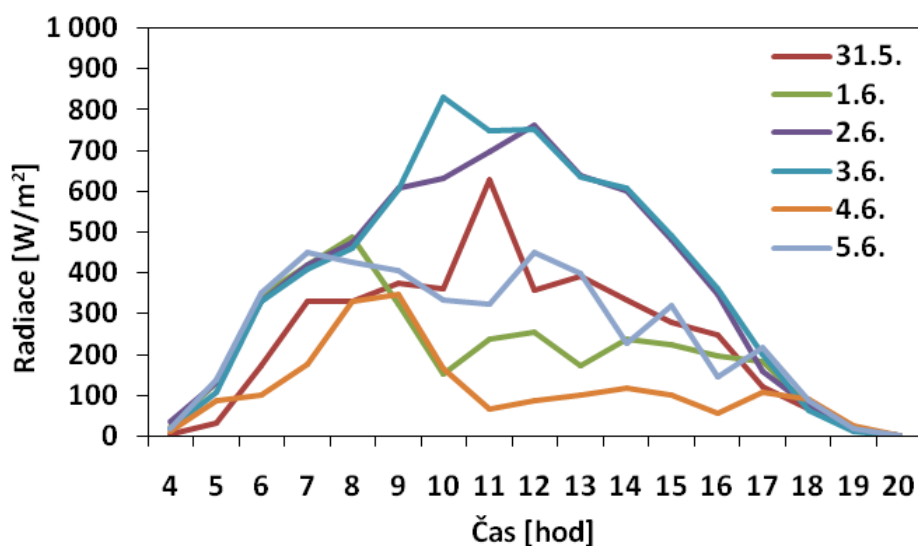


B

Obrázek 3: Průměrné hodnoty abiotických faktorů za sledovaná období v r. 2005 a r. 2012.
A: zakrytí oblohy; B: radiace.

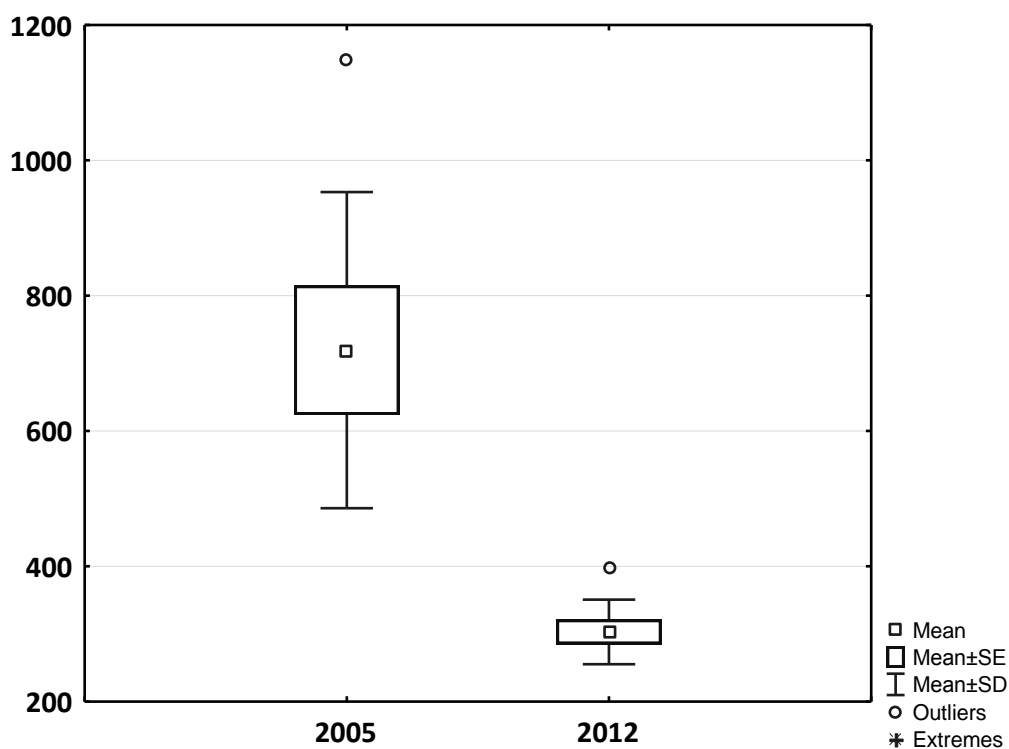


A

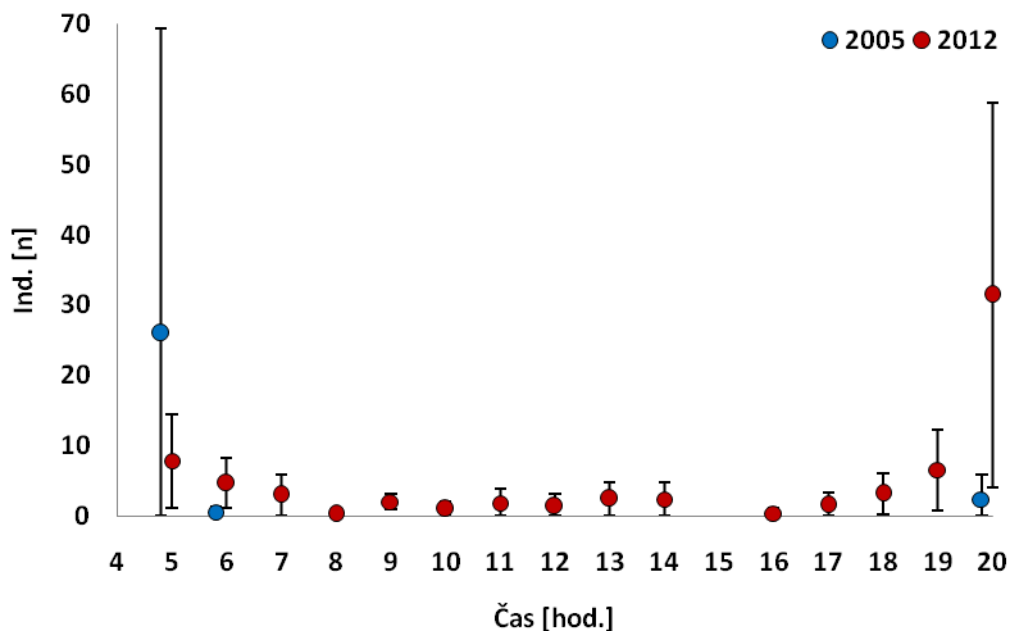


B

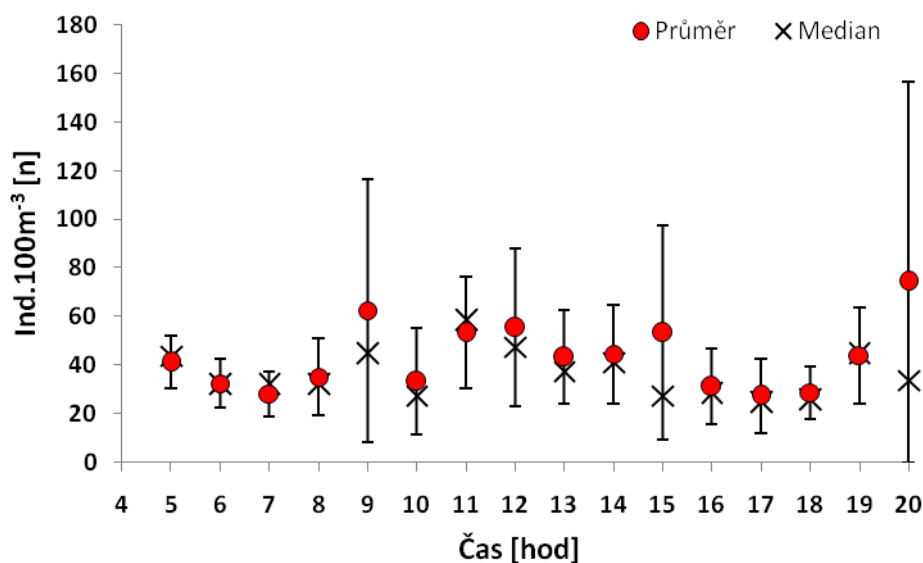
Obrázek 4: Denní průběh světelné radiace během všech dnů pozorování. A: v r. 2005; B: v r. 2012.



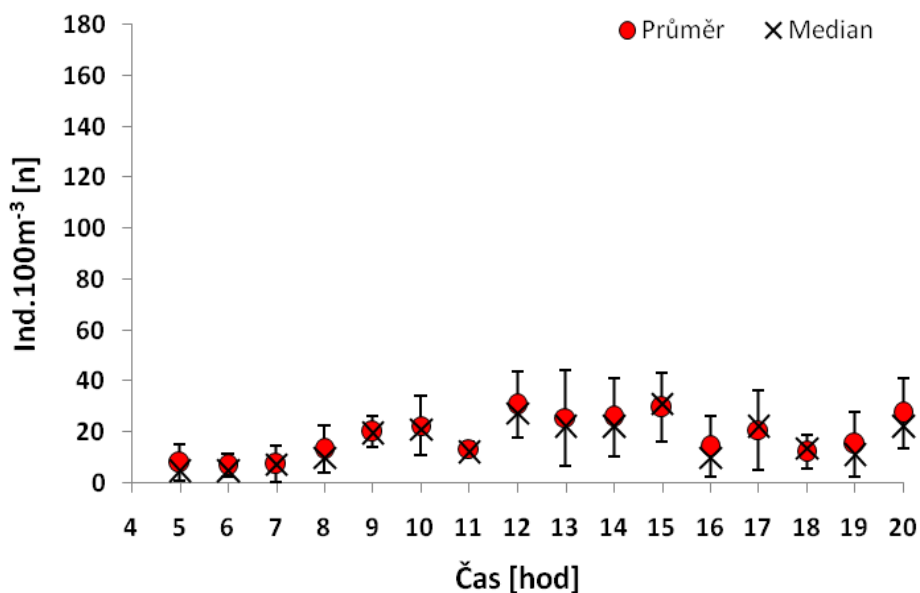
Obrázek 5: Srovnání počtu jedinců (ind.den⁻¹.100m⁻³) za obě sledovaná období se standartní chybou a směrodatnou odchylkou.



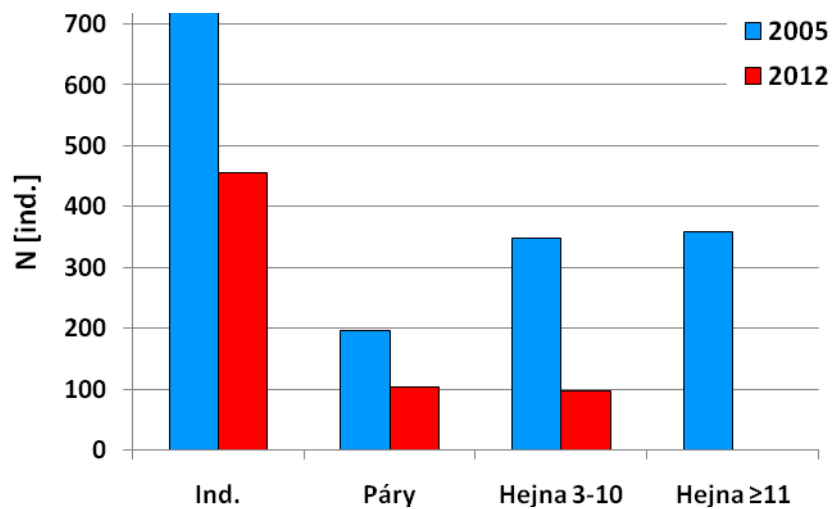
Obrázek 6: Zprůměrovaný denní průběh výskytu 0+ ryb se směrodatnou odchylkou v r. 2005 a 2012.



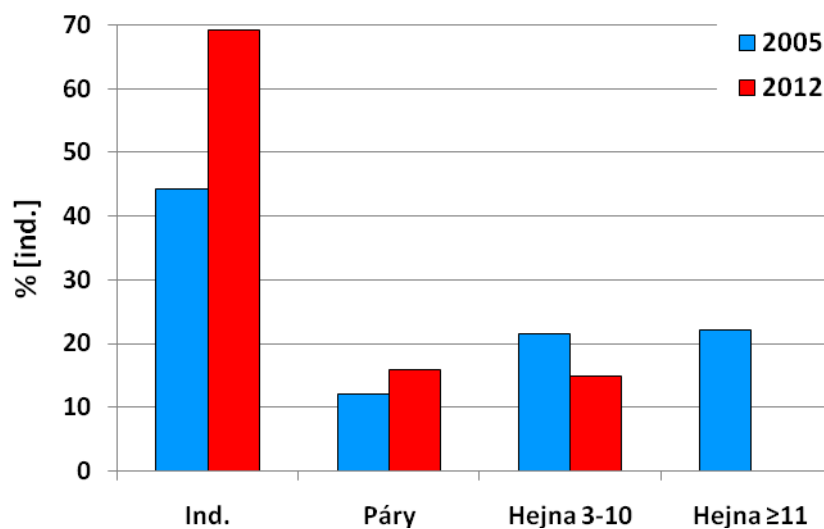
Obrázek 7: Denní průběh průměrného počtu jedinců (ind.hod.100 m⁻³) se směrodatnou odchylkou pro r. 2005. Odchylky průměrů od medianu jsou způsobeny přítomností velkých hejn.



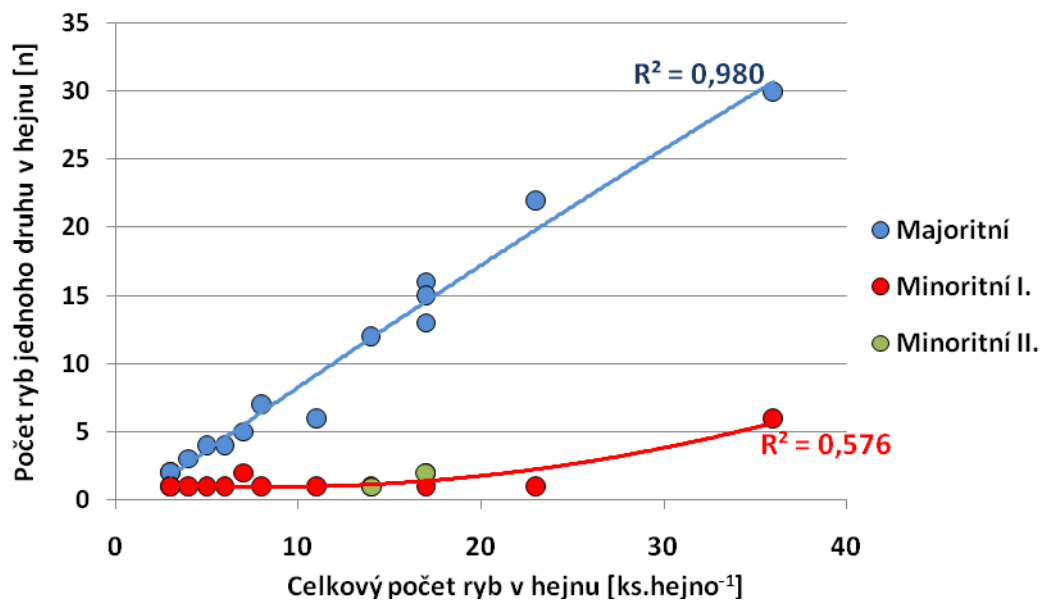
Obrázek 8: Denní průběh průměrného počtu jedinců (ind.hod.100 m⁻³) se směrodatnou odchylkou pro r. 2012.



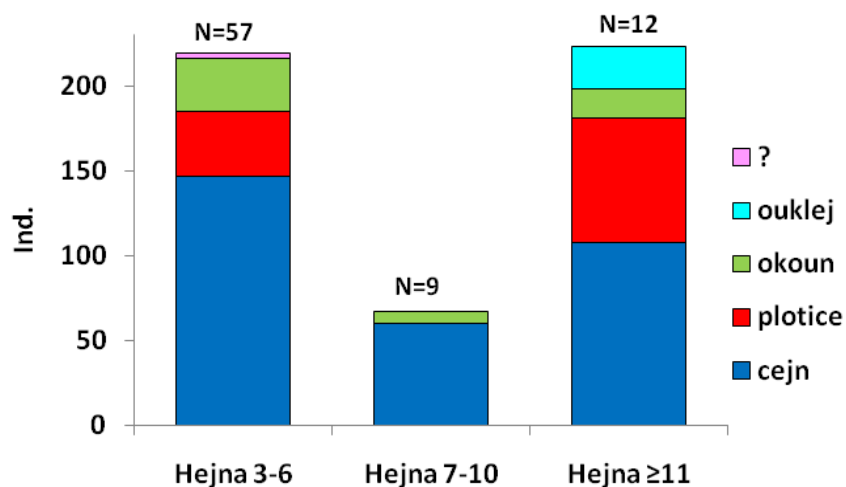
Obrázek 9: Početní srovnání distribuce ryb do hejn mezi r. 2005 a 2012 (pro účely tohoto srovnání byly kategorie malá hejna a střední hejna sloučeny).



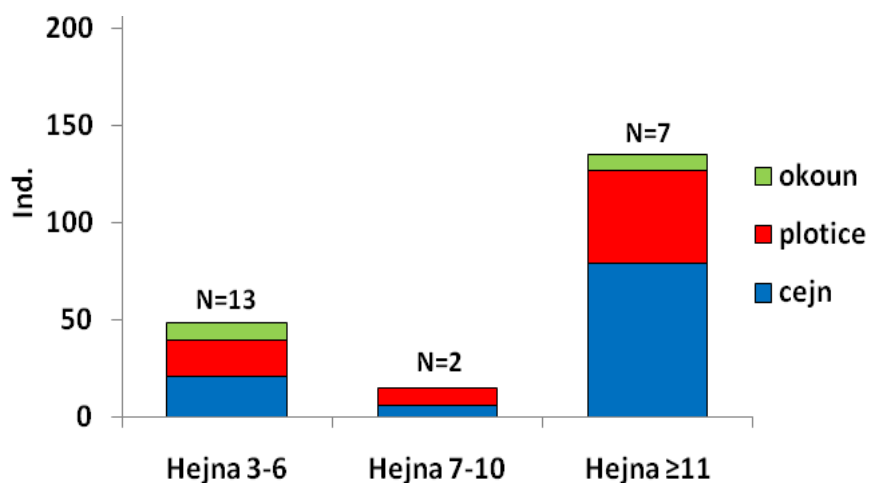
Obrázek 10 Relativní srovnání distribuce ryb do hejn mezi r. 2005 a 2012.



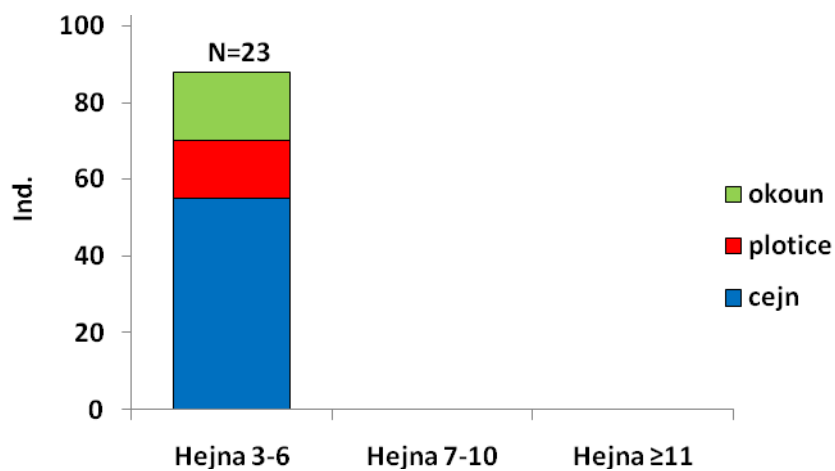
Obrázek 11: Zastoupení majoritních a minoritních druhů ve smíšených hejnech. S velikostí hejna roste podíl majoritního druhu na složení hejna.



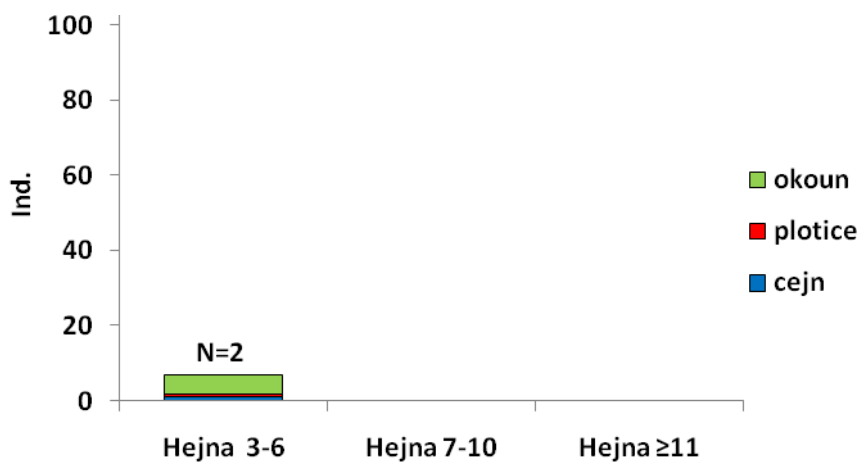
Obrázek 12: Distribuce počtu jedinců pro jednotlivé druhy a skupiny v jednodruhových hejnech pro r. 2005 (N = počet pozorovaných hejn).



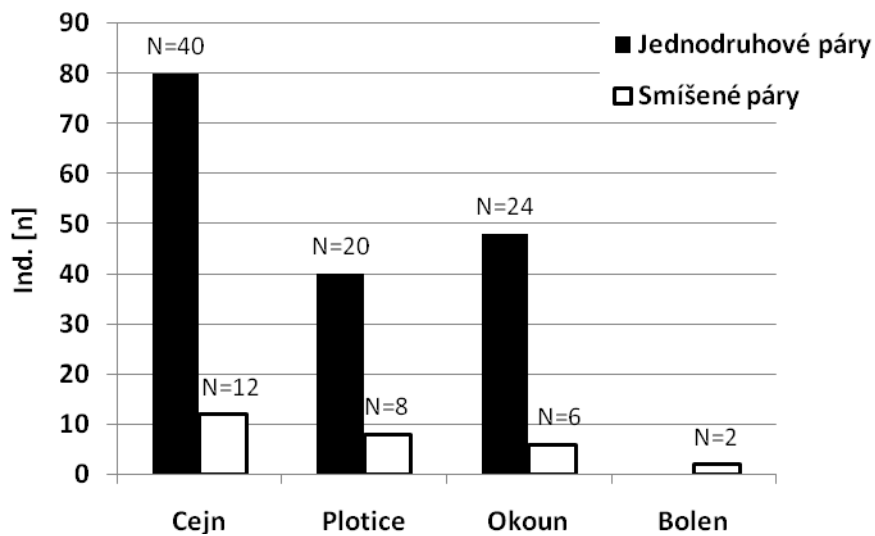
Obrázek 13: Distribuce počtu jedinců pro jednotlivé druhy a skupiny ve smíšených hejnech pro r. 2005 (N = počet pozorovaných hejn).



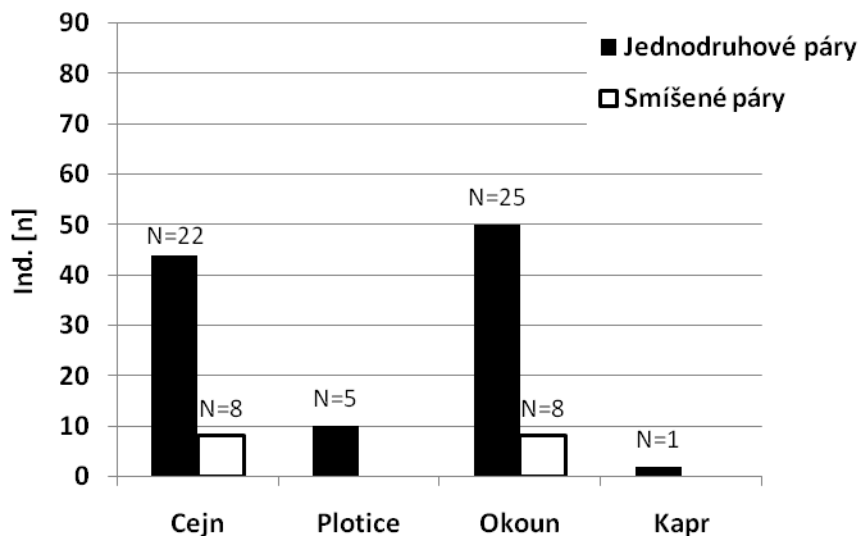
Obrázek 14: Distribuce počtu jedinců pro jednotlivé druhy a skupiny v jednodruhových hejnech pro r. 2012 (N = počet pozorovaných hejn).



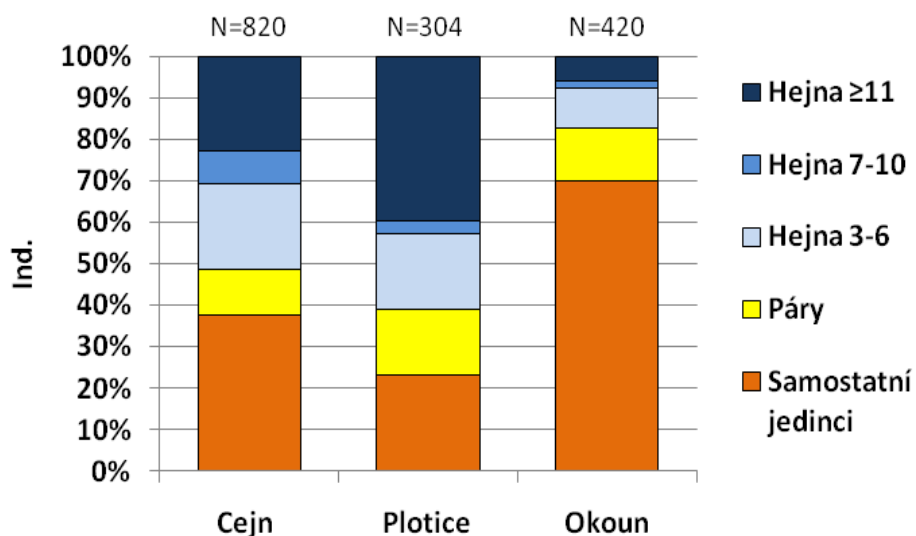
Obrázek 15: Distribuce počtu jedinců pro jednotlivé druhy a skupiny ve smíšených hejnech pro r. 2012 (N = počet pozorovaných hejn).



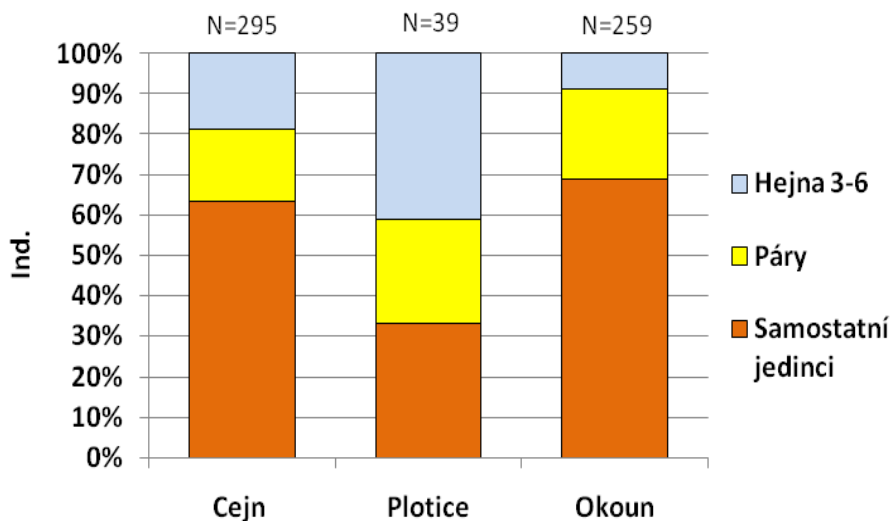
Obrázek 16: Srovnání preferencí druhů pro jednodruhové nebo smíšené páry v r. 2005.



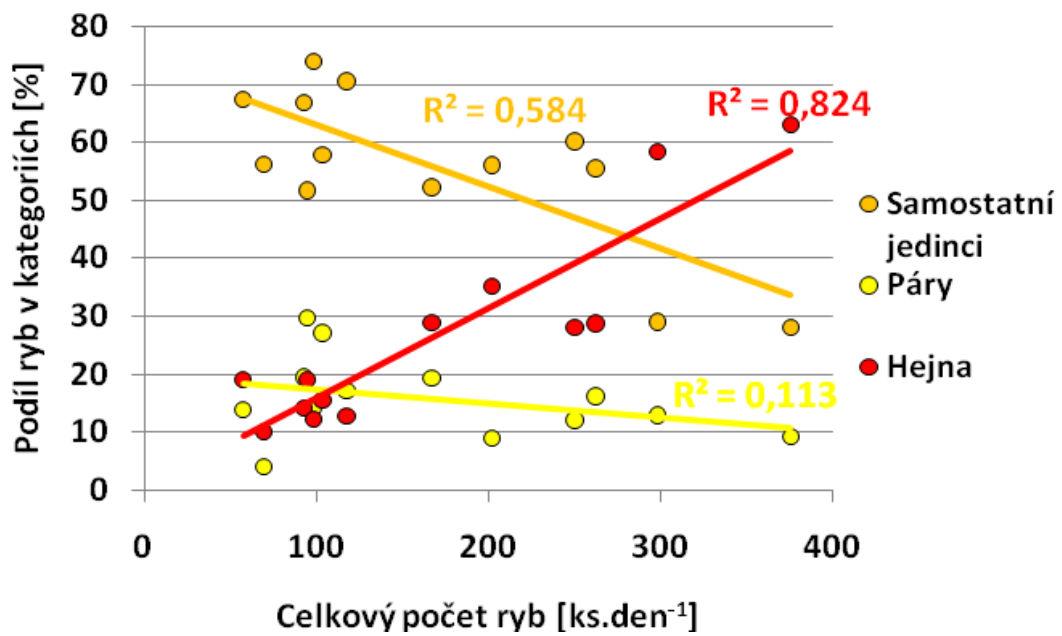
Obrázek 17: Srovnání preferencí druhů pro jednodruhové nebo smíšené páry v r. 2012.



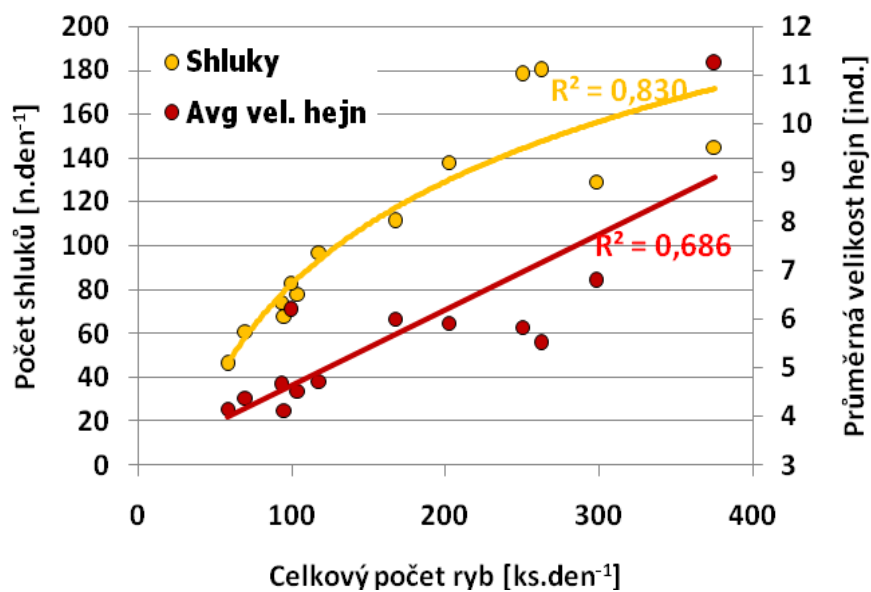
Obrázek 18: Relativní srovnání výskytu jednotlivých druhů v daných kategoriích (samostatní jedinci, páry, hejna malé, střední a velké velikosti) v r. 2005.



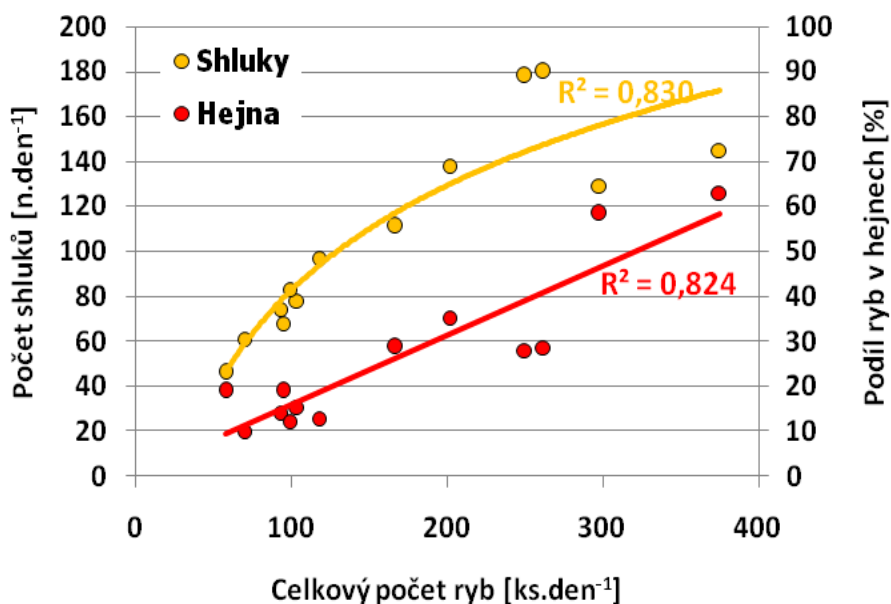
Obrázek 19: Relativní srovnání výskytu jednotlivých druhů v daných kategoriích (samostatní jedinci, páry, hejna malé velikosti; hejna jiných velikostí se v tomto období nevyskytovala) v r. 2012.



Obrázek 20: Srovnání podílů jednotlivých kategorií (samostatní jedinci, páry, hejna) na počtu ryb za den.



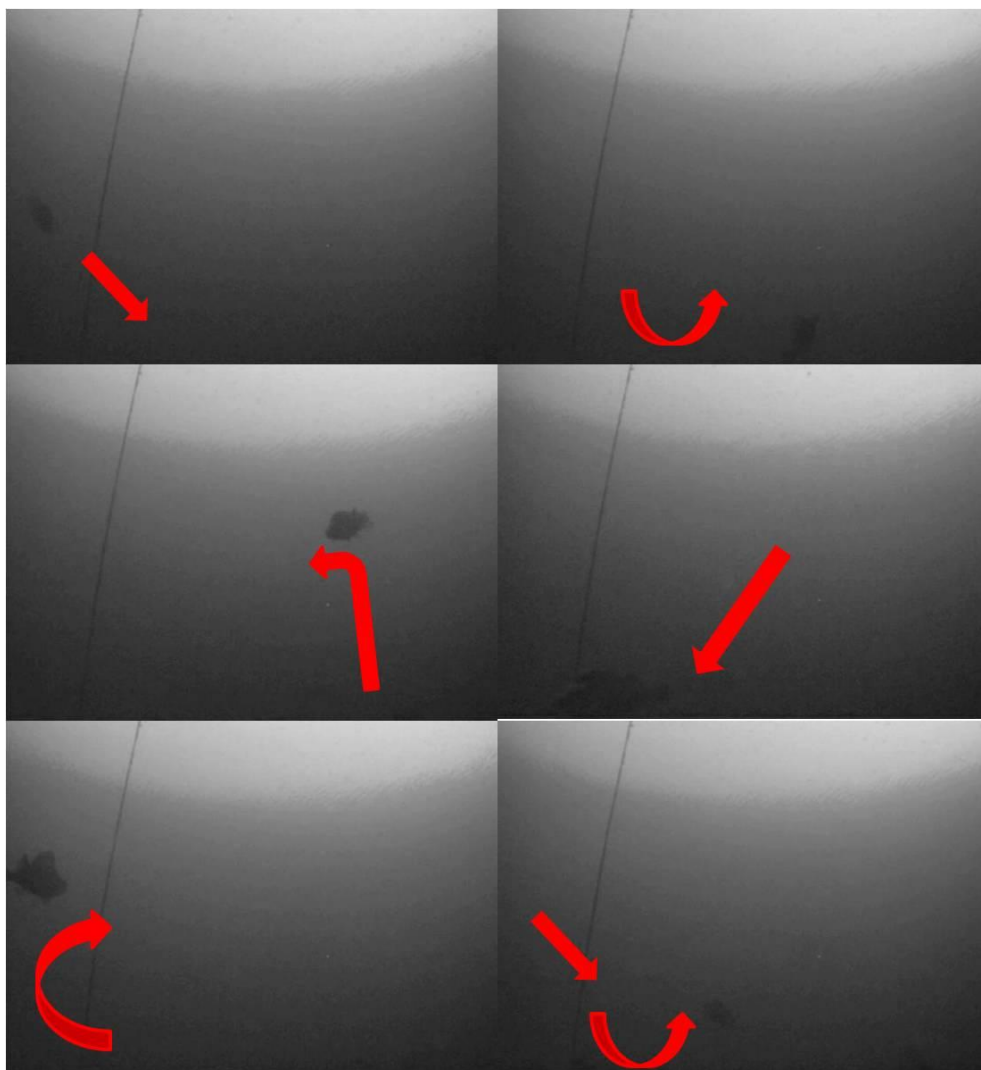
Obrázek 21: Srovnání závislosti počtu shluků (1 shluk = 1 záznam kterékoli kategorie, tzn. Samostatní jedinci, páry i hejna) a průměrné velikosti hejna na celkovém počtu ryb za den



Obrázek 22: Srovnání závislosti počtu shluků a podílu v ryb hejnech na celkovém počtu ryb za den.



Obrázek 23: Cejn provádějící potravní strategii gulping.



Obrázek 24: Vzorec plavání “tam a zpět” u okouna.