

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Ústav akvakultury a ochrany vod

Bakalářská práce

Kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým

Autor: Miloslav Krejčí

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

Konzultant bakalářské práce: Ing. Radek Gebauer

Studijní program: B1601 Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: 1601R004 Ochrana vod

Forma studia: Prezenční

Ročník: 3.

České Budějovice, 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci na téma „Kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým“ jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Dále prohlašuji, že, v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě. Zveřejnění probíhá elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. 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 11. května 2018

Podpis:.....

Poděkování

Rád bych poděkoval svému vedoucímu bakalářské práce RNDr. Bořku Drozdovi, Ph.D za odborné rady, trpělivost a čas, který mi věnoval při tvoření této práce. Dále děkuji svému konzultantovi Ing. Radku Gebauerovi za cenné rady a pomoc s experimentálními pokusem a zpracováním dat. Především pak děkuji své rodině za podporu a motivaci v průběhu studia a při zpracování bakalářské práce.

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Miloslav KREJČÍ**
Osobní číslo: **V15B034P**
Studijní program: **B1601 Ekologie a ochrana prostředí**
Studijní obor: **Ochrana vod**
Název tématu: **Kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou
a hlaváčem černoústým**
Zadávající katedra: **Ústav akvakultury a ochrany vod**

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

Objektem bakalářské práce jsou dva druhy hlaváčovitých ryb vyskytujících se v ČR, invazivní hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) a etablovaná hlavačka mramorovaná *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837). Tyto bentické ryby představují hrozbu pro evropské sladkovodní ekosystémy. Jejich tolerance vůči širokému rozpětí abiotických faktorů, vhodné podmínky v regulovaných řekách, unikátní reprodukční strategie, odolnost vůči nemocem a především agresivní chování přispěly k rychlé a úspěšné kolonizaci nových lokalit. V mnoha výzkumech byly zaznamenány stanovištní a potravní překryvy s původními druhy akvatické fauny, což způsobilo snížení abundance a v některých případech úplné vymizení nativních druhů.

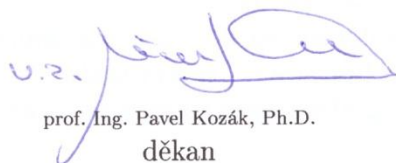
Cílem navržené bakalářské práce je shrnutí dosud známých informací z oblasti kompetice a agresivního chování původních i nepůvodních akvatických organismů, které budou rozšířeny laboratorními experimenty. V teoretické části se student naučí pracovat s odbornou vědeckou literaturou (samostatné vyhledání a nastudování cizojazyčné literatury). Student se tak seznámí s danými druhy, problematikou studia kompetice o úkryt a agrese u cílových druhů a u akvatické fauny jako celku (se zvláštním zřetelem na bentické ryby), což bude tvořit základ literární rešerše této bakalářské práce. Během vlastního experimentu, který bude probíhat v experimentálních podmínkách Ústavu Akvakultury a Ochrany Vod v Českých Budějovicích, student vyhodnotí kompetiční úspěšnost a agresivní chování mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým v závislosti na pohlaví a typu úkrytu.

Dosažené výsledky pak student vyhodnotí pomocí počítačového softwaru (Statistica, Image Analysis, MS Office) a srovná s výsledky a závěry z dostupné literatury. Veškerá snaha vyvinutá v rámci BP tak povede k doplnění chybějících znalostí v problematice kompetice o úkryt u původních i nepůvodních druhů hlaváčovitých ryb.

Rozsah grafických prací: **15-25 tabulek a grafů**
Rozsah pracovní zprávy: **30-50 stran**
Forma zpracování bakalářské práce: **tištěná**
Seznam odborné literatury: **viz příloha**

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

Datum zadání bakalářské práce: **18. prosince 2017**
Termín odevzdání bakalářské práce: **4. května 2018**


prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan

L.S.


doc. Ing. Jan Mráz, Ph.D.
ředitel

V Českých Budějovicích dne 18. prosince 2017

Příloha zadání bakalářské práce

Seznam odborné literatury:

- Balshine, S., Verma, A., Chant, V., Theysmeyer, T., 2005. Competitive interactions between round gobies and logperch. *J. Great Lakes Res.* 31, 68-77.
- Blank, G.S., Figler, M.H., 1996. Interspecific shelter competition between the sympatric crayfish species *Procambarus clarkii* (Girard) and *Procambarus zonangulus* (Hobbs and Hobbs). *J. Crustacean Biol.* 16, 300-309.
- Bońska, D., Kobak, J., Kakareko, T., Grabowska, J., 2016. Can the presence of alien Ponto-Caspian gobies affect shelter use by the native European bullhead? *Aquat. Ecol.* 50, 653-665.
- Borcherding, J., Hertel, A., Breiden, S., 2013. Activity and competitive behaviour of invasive *Neogobius melanostomus* and *Ponticola kessleri* (Gobiidae) from the River Rhine, Germany. *Ethol. Ecol. Evol.* 25, 351-365.
- Corkum, L.D., Sapota, M.R., Skóra, K.E., 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biol. Invasions* 6, 173-181.
- Dubs, D.O.L., Corkum, L.D., 1996. Behavioral interactions between round gobies (*Neogobius melanostomus*) and mottled sculpins (*Cottus bairdi*). *J. Great Lakes Res.* 22, 838-844.
- Figler, M.H., Blank, G.S., Peeker, H.V.S., 2005. Shelter competition between resident male red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) and conspecific intruders varying by sex and reproductive status. *Mar. Freshw. Behav. Phy.* 38, 237-248.
- Fischer, P., 2000. Test of competitive interactions for space between two benthic fish species, burbot *Lota lota*, and stone loach *Barbatula barbatula*. *Environ. Biol. Fish.* 58, 439-446.
- Gherardi, F., 2006. Crayfish invading Europe: The case study of *Procambarus clarkii*. *Mar. Freshw. Behav. Phy.* 39, 175-191.
- Gherardi, F., Daniels, W.H., 2004. Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. *Can. J. Zool.* 82, 1923-1932.
- Grabowska, J., Kakareko, T., Bońska, D., Przybylski, M., Kobak, J., Copp, G.H., 2016. Interspecific competition for a shelter between non-native racer goby and native European bullhead under experimental conditions-effects of season, fish size and light conditions. *Limnologica* 56, 30-38.
- Groen, M., Sopinka, N.M., Marentette, J.R., Reddon, A.R., Brownscombe, J.W., Fox, M.G., Marsh-Rollo, S.E., Balshine, S., 2012. Is there a role for aggression in round goby invasion fronts? *Behaviour* 149, 685-703.
- Chucholl, Ch., Morawetz, K., Gross, H., 2012. The clones are coming-strong increase in Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] records from Europe. *Aquat. Invasions* 7, 511-519.
- Church, K., Iacarella, J.C., Ricciardi, A., 2016. Aggressive interactions between two invasive species: the round goby (*Neogobius melanostomus*) and the spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*). *Biol. Invasions*, 1-17, in press.
- Jude, D., Janssen, J., Crawford, G., Munawar, M., Edsall, T., Leach, J., 1995. Ecology, distribution, and impact of the newly introduced tubenose and round gobies in the biota of the St. Clair and Detroit Rivers. In: Munawar, M., Edsall, T., Leach, J., Ryder, R.A. (Eds.), *The Lake Huron ecosystem: ecology, fisheries, and management*, pp 447-470.
- Kornis, M.S., Mercado-Silva, N., Vander Zanden, M.J., 2012. Twenty years of invasion: A review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *J. Fish Biol.* 80, 235-285.

OBSAH

1. Úvod	9
2. Literální přehled	11
2.1 Problematika nepůvodních druhů	11
2.1.1 Invazní druhy	12
2.1.2 Nepůvodní akvatické druhy	13
2.1.3 Nepůvodní ryby v České republice	14
2.2 Hlavačka mramorovaná	14
2.2.1 Popis druhu.....	14
2.2.2 Přirozená reprodukce	15
2.2.3 Potrava.....	16
2.2.4 Habitat	16
2.2.5 Původní rozšíření	17
2.2.6 Recentní rozšíření.....	17
2.3 Hlaváč černoústý	19
2.3.1 Popis druhu.....	19
2.3.2 Přirozená reprodukce	20
2.3.3 Potrava.....	21
2.3.4 Habitat	21
2.3.5 Původní rozšíření	22
2.3.6 Recentní rozšíření.....	22
2.4 Vliv hlaváčovitých ryb	24
2.4.1 Predace	24
2.4.2 Kompetice	25
3. Cíl práce.....	27
4. Materiál a metodika.....	28

4.1	Odlov a transport ryb	28
4.2	Aklimatizace ryb.....	28
4.3	Experimentální systém.....	29
4.4	Průběh pokusů	29
4.5	Analýza dat.....	30
5.	Výsledky.....	31
5.1	Velikost ryb	31
5.2	Čas strávený v úkrytu solitérní rybou	31
5.3	Vnitrodruhová kompetice o úkryt	32
5.4	Mezidruhová kompetice o úkryt	34
6.	Diskuze.....	35
7.	Závěr	41
8.	Přehled použité literatury	42
9.	Přílohy.....	57
10.	Abstrakt	64
11.	Abstract.....	65

1. Úvod

V předešlých letech došlo vlivem lidských činností k zásadnímu ovlivnění vodních i suchozemských ekosystémů a k narušení přírodních bariér, které vytvářely překážky v šíření nepůvodních druhů organismů po miliardy let. V důsledku těchto změn nastala celosvětová homogenizace bioty, zvýšilo se množství biologických invazí nepůvodních druhů, které pak ovlivňují invadované životního prostředí. Tyto změny jsou zodpovědné za pokles biodiverzity na globální, regionální a především lokální úrovni. Nové druhy navíc způsobují vážné změny ve fungování ekosystémů. V současné době je patrné zvětšující se globální měřítko biologických invazí nepůvodních druhů, které se jeví jako jeden z hlavních příčin antropogenních globálních změn životního prostředí. Biologické invaze jsou tak velkým problémem pro celou společnost, jelikož vytvářejí značné ekonomické náklady spojené se ztrátami komodit a služeb, jakožto i s eradikací a se zmírňováním vlivu nepůvodních druhů organismů. V neposlední řadě se objevily vážná rizika přenosu parazitů, infekcí a nemocí nepůvodními druhy, což má negativní dopad pro zdraví lidí i hospodářských zvířat. Vodní ekosystémy jsou navíc obzvláště citlivé k invazím nepůvodních druhů.

V České republice proběhlo v minulosti velké množství introdukcí nepůvodních druhů ryb, především kvůli využití v produkčním rybářství a také ve vodním hospodářství. Většina introdukovaných druhů však nebyla schopna přirozené reprodukce a bez umělého dosazování tak tyto druhy nedosahovaly takových početností v ekosystému. Zvýšenou pozornost vzbudily v nedávné době nálezy nepůvodních druhů ryb, hlavačky mramorované a hlaváče černoústého, v českých vodních ekosystémech, kam se dostaly jak přirozenou protiproudou migrací, tak i neúmyslným zavlečením vlivem lidských aktivit.

Hlaváčovité ryby způsobují v nepůvodních oblastech svého výskytu značné škody v ekosystému. Díky schopnosti porcionální reprodukce, vysoké míře agresivity a teritoriality dokáží konkurovat původním druhům, které žijí podobným způsobem života, v kompetici o úkryt nebo o potravní zdroje. V některých případech může pak dojít až k úplnému vytlačení nebo vyhubení původních druhů, jak se tomu stalo v oblasti Velkých jezer v Severní Americe. Totéž lze očekávat i v České republice, jelikož oba dva druhy hlaváčovitých ryb, které se na našem území vyskytují, vykazují

podobné počáteční disperzní strategie jako v oblastech, kde se staly etablovanými druhy. Nedostatečná znalost této problematiky je hlavním důvodem výběru tématu této bakalářské práce, se zaměřením na kompetici o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým.

Cílem předložené bakalářské práce je pak zhodnocení času stráveného v úkrytu v závislosti na typu úkrytu, denní době, pohlaví a druhu ryby. Získané výsledky by měly doplnit chybějící znalosti v problematice kompetice o úkryt u nepůvodních druhů hlaváčovitých ryb.

2. Literální přehled

2.1 Problematika nepůvodních druhů

Nepůvodní druhy jsou druhy organismů, které byly introdukovány na místa mimo svůj původní areál výskytu, kde se dříve nevyskytovaly (Mlíkovský a Stýblo, 2006). S rostoucím trendem mezinárodního obchodu, cestování a dopravy jsou ekosystémy stále více ohrožovány invazemi nepůvodních organismů (Hulme, 2009). Biologické invaze, následná ztráta biologické rozmanitosti a změny ekosystémových funkcí jsou hlavními následky globálních změn, vyvolaných antropogenními vlivy (Vitousek a kol., 1997). Tyto změny pak vytvářejí ekonomické náklady spojené se ztrátami komodit a služeb, stejně tak i s odstraněním a zmírňováním vlivu nepůvodních druhů (Pimentel a kol., 2000). Zrychlující růst globální ekonomiky a mezinárodního obchodu úzce souvisí s nárůstem míry invaze cizích druhů (Hulme, 2009; Meyerson a Mooney, 2007). Ne všechny biologické invaze by měly být klasifikovány jako abnormální či škodlivé události, avšak nedávné zrychlení zavádění druhů do nepůvodních oblastí lidmi, vedlo k celosvětové homogenizaci druhů.

Narušená, nebo lidmi uměle vytvořená stanoviště, jsou obecně považována za náchylnější ke kolonizaci a šíření nepůvodních druhů a také hrají klíčovou roli jako koridory pro nové invaze (Pyšek, 2012). Dopad nepůvodních druhů je navíc těžko předvídatelný, jelikož jejich účinky často působí synergicky s mnoha dalšími antropogenními změnami prostředí, jako je znečištění vody, degradace stanovišť a snížení ekologické konektivity (Leprieur a kol., 2006; Rahel, 2007). Bohatost nepůvodních druhů často koreluje s lidskou hustotou a aktivitou (McKinney, 2001; Stohlgren a kol., 2006). Nicméně i regiony s nízkým lidským dopadem nejsou zcela odolné vůči invazím (Deutschewitz a kol., 2003; Wu a kol., 2010).

Negativní dopad nepůvodních druhů na původní organismy se projevuje především kompeticí o potravní zdroje a stanoviště s původními druhy, nebo dojde k introdukcím nových patogenů, což je obvykle doprovázeno devastujícími následky pro populace nativních druhů (Johnsen a Jenser, 1991). Pokles původních populací způsobený

konkurencí s nepůvodními druhy byl dokumentován v mnoha studiích (Balshine a kol., 2005; Bruno a kol., 2004; Janssen a Jude, 2001).

2.1.1 Invazní druhy

Invazní druhy jsou druhy, které se nekontrolovaně šíří mimo areál původního výskytu, produkují reprodukce schopné potomstvo (často ve velkém počtu), mají potenciál rozšířit se na značnou plochu a vytlačují druhy původní. Mohou se rozšířit přirozeně nebo pomocí člověka (Richardson a kol., 2000). Jejich zavlečení nepříznivě ovlivňuje přirozené fungování ekosystémů (Humphries a kol., 1991), způsobuje nebo může způsobit hospodářské a environmentální škody, nebo poškozuje lidského zdraví (Richardson a kol., 2000). Proces invaze byl popsán jako řada etap, které jsou vzájemně propojeny (Carlton, 1985; Kolar a Lodge, 2001; Richardson a kol., 2000; Williamson a Fitter, 1996). Někdy je invaze dělena na kolonizaci nového území, naturalizaci druhu a rozšíření (Williamson a Fitter, 1996).

Úroveň invaze se liší podle gradientů prostředí a mezi stanovišti (Chytrý a kol., 2008; Richardson a Pyšek, 2006; Vicente a kol., 2010). Riziko (ekologické i ekonomické) je, že zavedené nepůvodní druhy mohou vést k vymizení původních nebo endemických druhů, což vede k celkovému poklesu biologické rozmanitosti (Lodge, 1993). Velkou hrozbou jsou také pro druhy, které jsou již na seznamu ohrožených druhů (Blackburn a kol., 2004; Burbidge a Manly, 2002). Dle Pimentela (2000) jsou vážným ohrožením přírodních oblastí lesů, pastvin, zemědělské půdy a mnoha dalších stanovišť. Pokud je méně úspěšný původní druh přemístěn vlivem invaze mimo optimální podmínky prostředí, často nastává pokles efektivity hledání potravy a rychlosti růstu, vzhledem k vlastnostem biotopů (Crowder a Cooper, 1982; Mittelbach, 1981; Werner a kol., 1983). Navíc v takovém alternativním stanovišti může být růst negativně ovlivněn také zvýšeným metabolismem vyvolaným nedostatkem úkrytů a jejich aktivním vyhledáváním (Diehl, 1988).

Invaze hlaváčovitých ryb je charakterizována rychlou adaptací na místní stanoviště (Björklund a Almqvist, 2010). Důvodem jejich úspěšného šíření je tolerance k široké škále environmentálních faktorů, jako jsou spektrum potravy, agresivní chování, fenotypová plasticita, schopnost několikanásobného rozmnožování během roku, hlídání

oplozených jiker a větší velikost těla ve srovnání s druhy podobného bentického způsobu života (Charlebois a kol., 1997; MacInnis a Corkum, 2000). Postinvazní genetická divergence na území, ve kterém jsou již začleněni, také naznačuje schopnost rychlé adaptace na lokální stanoviště (Brown a Stepien, 2009). I proto se hlaváčovitá ryby šíří během posledních desetiletí několika významnými evropskými říčními systémy (Harka a Bíró, 2007).

2.1.2 Nepůvodní akvatické druhy

Globální homogenizace bioty má škodlivé následky, zejména pak ve vodním prostředí (Moorhouse a Macdonald, 2015). Některé z největších ekologických katastrof vodních ekosystémů jsou následky invazí nepůvodních akvatických druhů (Mills a kol., 1994), které změnilly habitat, narušily potravní sítě a způsobily lokální vyhynutí původních druhů (Ricciardi a MacIsaac, 2000). Nedávné analýzy naznačují, že biologická rozmanitost ve sladkých vodách klesá mnohem rychleji než v nejvíce zasažených suchozemských ekosystémech (Ricciardi a Rasmussen, 1999) a že biotická homogenizace v několika sladkovodních systémech se zrychluje (Rahel, 2000). Tyto ekosystémy jsou přitom citlivější na změnu druhového složení, protože jejich geografická izolace, podobně jako na ostrovech, vedla k místním adaptacím a někdy k nízké druhové bohatosti (Sala a kol., 2000). Invaze akvatických druhů jsou zprostředkovány především transportem v balastní vodě nákladních lodí (Carlton a Geller, 1993; Charlebois a kol., 1997) a následným vypuštěním do nového prostředí (Jude a DeBoe, 1996). Propojení říčních systémů plavebními kanály zrychlujícími dopravu současně umožnilo nepůvodním akvatickým druhům následnou disperzi v rámci kontinentu (Bij De Vaate a kol., 2002). Následné snížení diverzity akvatické bioty vede k dominanci druhů s vysokou ekologickou plasticitou (Lodge, 1993), která těmto druhům umožňuje přizpůsobit se měnícím se faktorům životního prostředí (Smith a Skúlason, 1996). Úprava managementu zacházení s balastní vodou v tancích nákladních lodí (především při vnitrozemské plavbě), může pomoci omezit šíření zavedených druhů po jejich prvotním zavlečení v systémech, jako jsou Velká jezera a Baltské moře (LaRue a kol., 2011).

Sladkovodní systémy jsou vysoce náchylné jak ke kolonizaci nepůvodními druhy, tak i k jejich následnému šíření. To je důsledek silného antropogenního tlaku na tyto ekosystémy. Na tekoucích vodách člověk ovlivňuje akvatické organismy především přehrazením toku (Beisel, 2001; Gherardi, 2000; Lodge a kol., 1998). I když lidé pomohli nepůvodním druhům dostat se přes přehradu prostřednictvím náhodné introdukce do několika vnitrozemských jezer a řek, mohou přehradu pomoci omezit šíření těchto druhů do vnitrozemských oblastí. Předpokládaným mechanismem disperze přes přehradu je přenos cizích druhů používaných jako nástrahy rybáři nebo obchodníky prodávajícími nástrahy (Kornis a Vander Zanden, 2010).

2.1.3 Nepůvodní ryby v České republice

V České republice bylo zaznamenáno 42 nepůvodních druhů ryb patřících do 14 různých čeledí. Většina z nich byla introdukována v letech 1960 až 1995. V současné době se nachází v našich vodních ekosystémech 20 nepůvodních druhů ryb. Nejvíce nepůvodních akvatických druhů na našem území je původem ze Severní Ameriky (17 druhů), ostatní druhy pochází z Asie (12 druhů), Evropy (9 druhů) a z Afriky (4 druhy). Jako hlavní vektory disperze těchto druhů byly označeny lidské aktivity. Nepůvodní druhy byly introdukovány do České republiky z důvodu využití v akvakultuře, sportovním rybolovu nebo byly zavlečeny náhodně. Nicméně ekologické dopady většiny zavlečených ryb jsou neznámé a studie interakcí mezi nepůvodní a nativní ichtyofaunou jsou stále omezené a vzácné (Musil a kol., 2010).

V posledních letech byly na našem území objeveny dvě nepůvodní hlaváčovitě ryby, hlaváč černoústý a hlavačka mramorovaná, které se nadále nekontrolovaně šíří vodními ekosystémy (Vašek a kol., 2014).

2.2 Hlavačka mramorovaná

2.2.1 Popis druhu

Z taxonomického hlediska je hlavačka mramorovaná (*Proterorhinus marmoratus*) Pallas, 1814 *sensu lato*, řazena do třídy paprskoploutví (Actinopterygii), řádu

ostnoploutví (Perciformes) a čeledi hlaváčovití (Gobiidae). V současnosti byl tento druh taxonomicky rozdělen na tři samostatné druhy. Hlavačka mramorovaná, *P. marmoratus* (Pallas, 1814) obývající brakické a slané vody úmoří Černého moře. Dalším druhem je *P. semipellucidus* (Kessler, 1877), který obývá sladké vody v úmoří Kaspického moře. Čistě sladkovodním druhem z úmoří Černého moře je pak hlavačka poloměsíčitá, *P. semilunaris* (Heckel, 1837) (Neilson a Stepien, 2009). Právě tento druh je objektem předložené BP. Literární přehled však pojednává o hlavačce mramorované *sensu lato* (dle dřívějších vědomostí).

Hlavačka mramorovaná představuje kryptický, benticky žijící, sladkovodní rybí druh. Dorůstá do délky až 11 cm, v nepůvodních oblastech však často dosahuje menšího vzrůstu (Jude a DeBoe, 1996). Nemá plynový měchýř, což způsobuje skákavý pohyb u dna. Břišní ploutve jsou srostlé v přísavný terč. Tělo je laterálně zploštělé, pokryté ktenoidními a cykloidními šupinami. Na dorzální straně těla se člení dvě hřbetní ploutve (viz Obrázek č. 1). Typickým znakem hlavaček jsou vnější nozdry trubičkovitého tvaru, které jsou mezi hlaváčovitými rybami výjimečné. Hlava je mohutná a široká. Čelisti jsou opatřeny drobnými zuby. Zbarvení těla hlavačky je žlutošedé až hnědošedé s tmavě hnědými pruhy nebo skvrnami na bocích. Většina ploutví má šedé zbarvení s jemným pruhováním, břišní ploutve jsou však výrazně světlejší. Zbarvení také může variabilní se změnou prostředí (Baruš a Oliva, 1995).

2.2.2 Přírozená reprodukce

Pohlavní dospělosti dosahují hlavačky již v prvních dvou letech života. Během rozmnožovacího období se reprodukce opakuje několikrát (duben až červen). Samci vytváří hnízda, hlídají oplozené jikry a jsou velice teritoriální. Po prvním období tření převážná většina jedinců hyne (Marchetti a kol., 2004; Ruesink, 2005). U hlavaček chybí larvální stádium. V juvenilním stádiu se již hlavačkám začínají formovat nosní trubičky. Pohlavní dimorfismus je patrný na urogenitální papile. Samec má urogenitální papilu výrazně delší zašpičatělou a v reprodukčním období zbarvenou do černa. Naopak samičí papila je tupě zakončená a vystupují z ní drobné bradavky.



Obrázek č. 1: Hlavačka mramorovaná, *Proterorhinus semilunaris* (foto: Lukáš Jurek)

2.2.3 Potrava

Nejhojnější přirozenou potravou hlavaček jsou korýši (Crustacea), larvy vodního hmyzu, bentičtí různonožci (Amphipoda), drobní krabi (Brachyura) a mnohoštětinatí kroužkovci (Polychaeta) (Shorygin, 1939). V nepůvodním areálu výskytu jsou dominantní potravou obvykle korýši (Crustacea), různé larvy vodních druhů hmyzu nebo zooplankton (Adámek a kol., 2010; French a Jude, 2001; Vašek a kol., 2011). Všetičková a kol. (2014) ve své studii konstatují, že v řece Dyji jsou nejdůležitějšími druhy potravy hlavaček chrostíci (Trichoptera), zooplankton a larvy pakomárů (Chironomidae). Zároveň je ale výběr potravy ovlivněn sezónní dostupností konkrétního zdroje potravy (Vašek a kol., 2014).

2.2.4 Habitat

Ve svém původním areálu výskytu je hlavačka mramorovaná spojena s vodními rostlinami a s kořeny příbřežní vegetace v řekách, ale v jezerech se nachází na tvrdém

substrátu. Obývá jak lotické, tak i lentické vody (Baruš a Oliva, 1995). Mimo jejich původní území se často vyskytují ve skalnatých břehových partiích a kamenech (Adámek a kol., 2010; Ahnelt a kol., 1998; Grabowska a kol., 2008; Janáč a kol., 2013; Jude a DeBoe, 1996; Wiesner, 2005). Hlavačka mramorovaná disponuje vysokým stupněm adaptability a poměrně vysokou tolerancí k širokému spektru podmínek stanoviště (Ahnelt a kol., 1998). To jí umožňuje obývání, jezer, ústí řek, uměle vytvořených kanálů i postranních ramen řek (Erös a kol., 2005). Zvláště úspěšná je hlavačka v kolonizaci vnitrozemských vodních cest, kde se vyskytují kamenné záhozy poskytující úkryt (Ahnelt a kol., 1998). Jude a DeBoe (1996) pozorovali vyšší výskyt hlavaček v kamenném záhozu v porovnání s písčnými stanovišti a se stanovišti s výskytem makrofyt. Kocovsky a kol. (2011) naopak uvádí, že je početnost hlavačky mramorované často nejvyšší na lokalitách s výskytem hustých akvatických makrofyt. Janáč a kol. (2012) ve své studii uvádí, že přítomnost a šíření hlavaček také významně ovlivňuje rychlost proudění vody a výskyt přirozených úkrytů. Nicméně však stále chybí podrobná znalost nároků hlavačky mramorované na biotopy, která jsou nezbytné pro předpovídání jejich schopnosti šíření a možného dopadu na původní druhy.

2.2.5 Původní rozšíření

Hlavačka mramorovaná je původní rybí druh v oblasti Černého, Azovského a Kaspického moře a v povodí řek Marica (Bulharsko, Řecko, Turecko) a Struma (Bulharsko, Řecko), které ústí do Egejského moře (Manné a Poulet, 2008). Některými autory je hlavačka rovněž považována za původní druh také ve střední a horní části Dunaje (Holčík, 2002). Přesto ale není jasné, zdali je v této oblasti nativní (Baruš a Oliva, 1995).

2.2.6 Recentní rozšíření

První zdokumentovaná zpráva o výskytu hlavačky mramorované pochází z roku 1872, kdy byla nalezena v malém potoce, který ústí do Dunaje poblíž Budapešti (Maďarsko). Krátce poté byla pozorována v blízkosti Bratislavy (Slovenská republika) (Koelbel, 1874) a následně v Neziderském jezeře (Maďarsko, Rakousko) (Mika a Breuer, 1928) a v jezeře Balaton (Maďarsko) (Vutskits, 1911). V roce 1957 byla

zaznamenána v jednom z hlavních přítoků Dunaje, v řece Tise (Maďarsko) (Berinkey, 1972). Mezi lety 1947 a 1968 byly pravidelně hlášeny nálezy hlavaček z bočních ramen a v inundační oblasti slovenského úseku Dunaje, ale i v ústí přítoků Dunaje, jako jsou řeky Morava (Slovenská republika, Rakousko), Nitra (Slovenská republika), Hron (Slovenská republika), Ipel (Slovenská republika) a v přilehlých kanálech (Holčík, 2002). Pohyb mimo výše zmíněný rozsah byl nejprve zaznamenán v roce 1965, kdy se začala pohybovat po proudu řeky Dunaj (Ahnelt a kol., 1998). Dokončením výstavby kanálu propojující řeky Rýn, Mohan a Dunaj v roce 1992 bylo hlavačce mramorované umožněno šíření do nižších a středních oblastí Rýna a do řeky Mohan (Německo), kde se její výskyt rovněž potvrdil (Manné a kol., 2013). Její disperze pokračovala v řekách Koros (Rumunsko) a Dráva (Chorvatsko) (Harka a Bíró, 2007). V srpnu roku 1997 byla nalezena ve vyrovnávací nádrži Roth (Německo), která přijímá vodu z tohoto kanálu (von Landwüst, 2006). O pět let později byl její výskyt potvrzen na území Nizozemí (Manné a Poulet, 2008). Následovaly nálezy hlavaček v řekách Mosela (jeden z hlavních přítoků Rýna, Německo) (von Landwüst, 2006) a Rench (Německo), která se vlévá do Rýna u Gamsheimu (Manné a Poulet, 2008). V roce 2010 byla hlavačka objevena na území Belgie, kam se rozšířila z Nizozemí (Cammaerts a kol., 2012).

Vedle rozšíření hlavačky v Evropě byla zavlečena také do Velkých jezer (Severní Amerika), kde byla poté pozorována pomalá přirozená kolonizace (Grant a kol., 2012; Ricciardi a MacIsaac, 2000). Kolonizace Velkých jezer je způsobena zejména lodní dopravou (Jude a Deboe, 1996). Nedávné studie naznačují, že důležitým disperzním faktorem hlavaček v nově kolonizovaných oblastech je rovněž poproudový drift jejich juvenilních stádií (Zitek a kol., 2004).

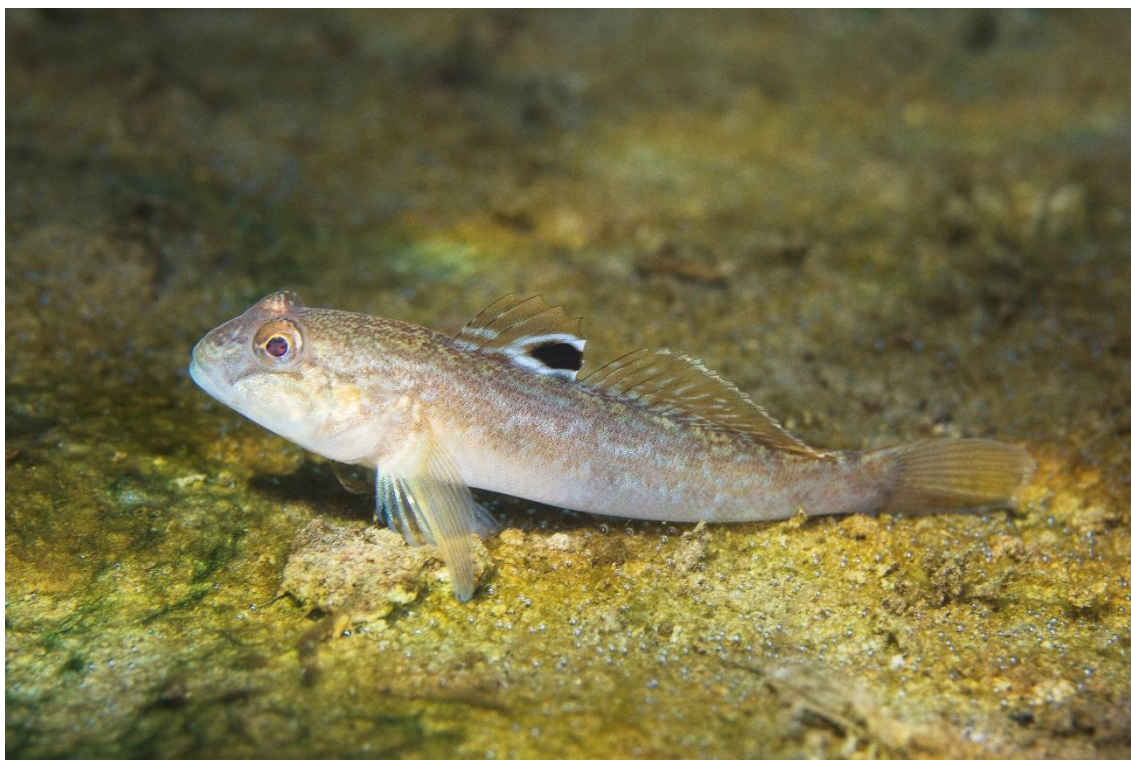
Na území České republiky byla hlavačka mramorovaná poprvé zaznamenána v roce 1994 v Mušovské přehradě (jižní Morava), která se nachází na řece Dyji. Odtud se potom rychle rozšířila po i proti proudu v důsledku přirozené expanze a neúmyslného zavlečení rybáři. Zde je disperze loděmi vyloučena, jelikož Morava ani Dyje nejsou splavnými řekami. (Lusk a Halačka, 1995). Brzy poté se objevila v samotné řece Dyji a následně se rychle šířila po soutok Dyje s řekou Moravou (přítok Dunaje). Od té doby pomalu pokračuje v šíření řekou Moravou (Janáč a kol., 2012, Prášek a Jurajda, 2005). V současné době je zaznamenán výskyt hlavaček v řece Jevišovce, Svratce a Jihlavě, které jsou rovněž přítoky Dyje (Vašek a kol., 2011).

2.3 Hlaváč černoústý

2.3.1 Popis druhu

Hlaváč černoústý *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) je z taxonomického hlediska řazen do třídy paprskoploutví (Actinopterygii), řádu ostnoploutví (Perciformes) a čeledi hlaváčovití (Gobiidae).

Tělo hlaváče je podlouhlé a válcovité s širokou hlavou opatřenou koncovými mohutnými ústy (Kornis a kol., 2012), ve kterých se nachází dva páry faryngálních zubních destiček, kterými drtí potravu (Ghedotti a kol., 1995). Nemá plynový měchýř (Kornis a Vander Zanden, 2010; Phillips a kol., 2003). Dorůstá do délky až 25 cm (Jude a DeBoe, 1996). Rychlost růstu je vysoce variabilní a specifická pro danou lokalitu (Corkum a kol., 2004; Stepien a Tumeo, 2006). Postranní čára obsahuje velké množství povrchových neuromastů, které umožňují detekovat a získávat potravu efektivně za nízkého nebo žádného světla. Na dorzální straně jsou dvě zřetelně oddělené hřbetní ploutve. Břišní ploutve jsou spojeny tak, že tvoří přísavný terč, který dosahuje až k močopohlavní papile (Jude a kol., 1992). Hřbet, hrdlo, ventrální a laterální strana těla a část skřelového víčka jsou pokryty ktenoidními a cykloidními šupinami (Charlebois a kol., 1997). Tělo je variabilně pigmentováno šedou, hnědou nebo žlutozelenou barvou s velkými tmavě hnědými skvrnami na bocích. Hlava je obvykle tmavší než zbytek těla. Ploutve jsou převážně tmavě šedé. Typickým znakem hlaváče černoústého je černá skvrna, která se nachází na zadní části první hřbetní ploutve (viz Obrázek č. 2). U dospělých samců mohou být během reprodukční sezóny tělo a ploutve téměř zcela černé, s bílými nebo nažloutlými prsními ploutvemi (Kornis a kol., 2012).



Obrázek č. 2: Hlaváč černoústý, *Neogobius melanostomus* (foto: Rostislav Štefánek)

2.3.2 Přirozená reprodukce

Pohlavní dimorfismus je patrný na urogenitální papile. Samičí papila je široká a tupá (0,3-0,5 cm široká; 0,2-0,4 cm dlouhá), zatímco samčí papila je delší (0,3-0,6 cm dlouhá), špičatá a má koncovou štěrbinu. Zároveň jsou dospělí samci větší než samice, mají širší hlavu a tmavší zbarvení těla (Kornis a kol., 2012). V původním areálu rozšíření se během reprodukčního období (od dubna do září) dokáže rozmnožovat v intervalu 3 až 4 týdny při teplotě vody 9-26 °C (Charlebois a kol., 1997). Samci dospívají ve věku 3 až 4 let a samice ve věku 2 až 3 let (MacInnis a Corkum, 2000). Před třením (až 10 dní před ukládáním jiker) samci vyhrabují ploutvemi hnízdo (Meunier a kol., 2009), následně hnízda chrání a nepřijímají potravu, dokud se z jiker nevykulí noví jedinci. To je nejspíše příčina jejich zvýšeného úhynu po období tření (Charlebois a kol., 1997). Jejich hnízda staví na tvrdých substrátech (Hayden a Miner, 2009; Hensler a Jude, 2007). Ve hnízdě může být přítomno až 10 000 vajíček od čtyř až šesti samic a míra oplození může být až 95% (Charlebois a kol., 1997). Juvenilní hlaváči se živí zooplanktonem na vodním povrchu nebo v jeho blízkosti (Hayden a Miner, 2009; Hensler a Jude, 2007). Většina juvenilních i dospělých hlaváčů preferuje

skalnaté nebo kamenité substráty (Ray a Corkum, 2001). Hlaváč je více teritoriální a agresivní než jiné druhy, které zaujímají podobné úkryty (Dubs a Corkum, 1996; Chotkowski a Marsden, 1999).

2.3.3 Potrava

Hlavní potravou v jeho původní oblasti výskytu je slávička mnohotvárná (*Dreissena polymorpha*). V lotických vodách se hlaváči živí obvykle bentickými bezobratlými (Carman a kol., 2006). Potrava hlaváčů ale zahrnuje také zooplankton. Druh potravy je ovlivňován stanovištěm, denním a ročním obdobím a velikostí těla (Coulter a kol., 2011). Potravní rozmanitost mezi populacemi ukazuje, že je schopen se přizpůsobit lokálním potravinovým zdrojům, což usnadňuje invazi tohoto druhu (Carman a kol., 2006). Diggins a kol. (2002) uvádí, že volba potravy hlaváče černoústého se mění podle dostupnosti potravního zdroje.

2.3.4 Habitat

Hlaváči jsou spojeni se skalnatými příbřežními oblastmi (Jude a DeBoe 1996). Snáší širokou škálu podmínek biotopů, což potenciálně přispělo k jeho rozsáhlému šíření v nepůvodních habitatech. Jeho tolerance většího rozmezí salinity mu umožňuje obývat sladké, brakické i mořské vody (Cross a Rawding, 2009; Skóra a Stolarski, 1993). Je schopen snášet velmi nízkou hladinu rozpuštěného kyslíku (Charlebois a kol., 1997) a toleruje také široké spektrum teplot v rozmezí -1 až 30 ° C (Moskal'kova, 1996), ale upřednostňuje teplejší vodu (Lee a Johnson, 2005). Nejhojněji se vyskytuje ve skalnatých stanovištích. V nepůvodních regulovaných oblastech obývá kamenné záhozy (Kornis a kol., 2012). Experimenty v prostředí s měkkými substráty (písčité nebo bahnitě dno) ukázaly, že otevřená stanoviště bez úkrytů představují pro hlaváče vyšší riziko predace (Belanger a Corkum, 2003). I když upřednostňuje tvrdý substrát, dokáže kolonizovat i lokality s výskytem měkkých substrátů (Johnson a kol., 2005; Taraborelli a kol., 2009). Jeho hojnost může korelovat s hloubkou a hustotou vodní vegetace. Pravděpodobně se vyhýbá příbřežní zóně vody, ale během doby rozmnožování naopak mělké vody upřednostňuje (Kornis a kol., 2012). Šíření v říčních

systemech pravděpodobně souvisí s lidskými aktivitami, jako jsou regulace toků, propojení souvislých povodí kanály nebo lodní přeprava (Copp a kol., 2005).

2.3.5 Původní rozšíření

Původním areálem výskytu hlaváče černoústého je Ponto-Kaspická oblast. Tato oblast zahrnuje Černé, Azovské a Kaspické moře (Roche a kol., 2013; Wolter a Roehr, 2010).

2.3.6 Recentní rozšíření

Poprvé byl objeven hlaváč černoústý mimo svůj původní areál výskytu v roce 1990 v Baltském moři (Skóra a Stolarski, 1993) a také v řece Saint Clair (Severní Amerika), která spojuje Erijské a Huronské jezero. V letech 1990 až 1992 bylo v řece St. Clair zachyceno pouze 14 hlaváčů černoústých, nicméně již v roce 1995 byly zaznamenány lokality s početností více než 3000 jedinců hlaváčů, pocházejícími z jezera Erie. Rovněž se rozšířil na menší jezera a řeky sousedící s Velkými jezery (Severní Amerika) (Kornis a Vander Zanden, 2010). Rychlost jeho šíření Velkými jezery je vyšší v porovnání s jinými invazními rybami (Jude a kol., 1992). Jikry, juvenilní stádia nebo dospělí jedinci hlaváčů byli pravděpodobně zavlečeni jak do Gdaňského zálivu (Rusko, Polsko) v Baltském moři, tak do Velkých jezer v Severní Americe v balastních tancích nákladních lodí, které připluly z Ponto-Kaspické oblasti. Genetická analýza ukazuje na řeku Dněpr v Kersonu na Ukrajině, kde se nachází významný přístav Černého moře s častou výměnou balastní vody (Brown a Stepien, 2009). V nově kolonizovaných ekosystémech se hlaváč rozšířil jak přirozenou expanzí, tak prostřednictvím komerční dopravy.

Průzkum podélného toku Dunaje a dolního Rýna ukázal, že se hlaváči nevyskytují v celé oblasti toku, ale pouze v některých úsecích řeky, což jen potvrzuje předpoklad o stratifikovaném šíření hlaváčů lodní dopravou (Jurajda a kol., 2005; Polačik a kol., 2008). Přirozeně mohl hlaváč migrovat do Gdaňského zálivu z Černého moře řekami Dněpr (Rusko, Bělorusko, Ukrajina), Pripjať (Ukrajina, Bělorusko), Pina (Bělorusko), Bug (Ukrajina), Visla (Polsko) a Dněpersko-bugským kanálem (Bělorusko) nebo delší cestou z Kaspického moře do Finského zálivu přes řeku Volhu (Rusko), Rybinskou

přehradu (Rusko), Oněžské jezero (Rusko) a Ladožské jezero (Rusko) (Skóra a Stolarski, 1993). Relativně nové populace byly nalezeny v západním Baltském moři podél pobřeží Německa (Sapota, 2004) a ve východním Baltském moři podél pobřeží Lotyšska a Estonska (Ojaveer, 2006). Hlaváč byl také zachycen podél jižního pobřeží Švédska a Finska (Björklund a Almqvist, 2010), v řece Lek v Holandsku (van Beek, 2006), v ústí řeky Odry v západním Baltském moři (Czugała a Woźniczka, 2010). V řece Šeldě a v Albertově kanálu v Belgii byl výskyt hlaváčů potvrzen v roce 2010 (Verreycken a kol., 2011). V Evropě je rovněž zaznamenán společný výskyt vranky obecné (*Cottus gobio*) a nepůvodních hlaváčů v řekách Dunaj (Německo, Rakousko, Slovenská republika, Maďarsko, Chorvatsko) (Ahnelt a kol., 1998; Polačik a kol., 2008; Wiesner 2005), Rýn (Německo, Francie, Holandsko) (Manné a Poulet, 2008), Mosela (Německo, Francie) (von Landwüst, 2006), Máza (Francie) (van Kessel a kol., 2011) a Brda (Polsko) (Kakareko a kol., 2016). Zpočátku byla rychlost šíření mnohem menší než ve Velkých jezerech (Almqvist a kol., 2010; Sapota a Skóra, 2005), nicméně se hlaváč v posledním desetiletí rychle rozšířil a dosáhl v některých oblastech vysoké hustoty populací (Karlson a kol., 2007).

V České republice byl poprvé hlaváč černoústý zaznamenán v červenci 2008 v řece Dyji (povodí Dunaje), kam se rozšířil pravděpodobně přirozenou expanzí (Lusk a kol., 2008). V případě řeky Labe byl výskyt hlaváče černoústého poprvé potvrzen v blízkosti ústí řeky v Hamburku (Německo) a několik kilometrů proti proudu v Geesthachtu (Německo) (Hempel a Thiel, 2013). Bylo očekáváno další přirozené šíření proti proudu, ale překvapivě nebylo dosud zjištěno. Další hlaváči však byli nalezeni až cca 600 km od Geesthachtu proti proudu v srpnu 2015 při odběru zoobentosu v části řeky Labe poblíž Ústí nad Labem. Výskyt hlaváčů v této oblasti byl také potvrzen úlovky sportovních rybářů. (Buřič a kol., 2015; Roche a kol., 2015). To jen podpořilo domněnku o šíření hlaváčů lodní dopravou v Labi. Nejpravděpodobnější způsob disperze do této oblasti je tedy přeprava jiker, juvenilů nebo dospělých hlaváčů v balastních vodách loděmi a jejich následné vypuštění poblíž Střekovského údolí v Ústí nad Labem. Hlaváči se zde úspěšně přizpůsobili prostředí. S nárůstem hustoty populace hlaváčů v české části řeky Labe se předpokládá další šíření nejen po proudu driftem juvenilních stádií, ale i proti proudu přirozenou migrací či případnou další přepravou v balastních vodách (Buřič a kol., 2015; Roche a kol., 2015).

2.4 Vliv hlaváčovitých ryb

Hlaváčovité ryby často způsobují devastující změny v nově kolonizovaných ekosystémech (např. Dubs a Corkum, 1996; van Kessel a kol., 2016) a negativně ovlivňují početnost původních druhů vodních organismů, především ryb (Janssen a Jude, 2001). Kromě citelných zásahů do potravních sítí v nejrůznějších trofických úrovních (Almqvist a kol., 2010; Krakowiak a Pennuto, 2008), byl pozorován v mnoha případech i stanovištní a potravní překryv s nativní ichtyofaunou (Skóra a Rzeznik, 2001). V ekosystémech kolonizovaných hlaváčovitými rybami, v nichž jejich početnost následně rychle vzrostla, dochází ve většině případů ke kompetici o limitující zdroje s původními druhy (von Landwüst, 2006).

2.4.1 Predace

Kornis a kol. (2012) ve své souhrnné práci konstatují, že početnost některých chráněných původních druhů ryb může být snížena vlivem predace jiker a plůdku hlaváčovitými rybami. Chotkowski a Marsden (1999) zjistili, že hlaváč černoústý významně snížil úspěch přežití plůdku sivena obrovského (*Salvelinus namaycush*) v laboratorních experimentech tím, že konzumoval jak oplozené jikry, tak i vlastní plůdek. Autoři studie tak na základě svých laboratorních výsledků konstatují, že k podobným jevům, tj. predace jiker a raných vývojových stádií původních druhů ryb, v hlaváčem černoústým invadovaných oblastech potenciálně může docházet. Nichols a kol. (2003) ke stejným závěrům dochází v případě jiker jesetera jezerního (*Acipenser fulvescens*), který představuje v Severní Americe ohrožený druh. Ray a Corkum (1997) v laboratorních podmínkách zaznamenali, že dospělí hlaváči zkonsumovali významně více jedinců slávičky mnohotvárné (*Dreissena polymorpha*) než juvenilní hlaváči. Toto zjištění naznačuje, že juvenilní hlaváči mohou predovat jiný druh potravy než dospělci. Gebauer a kol. (2018) v laboratorních podmínkách zaznamenali, že jak hlaváč černoústý, tak hlavačka poloměsíčitá ochotně konzumovali jikry kaprovitých ryb. Poos a kol. (2010) uvádí, že hlaváčovité druhy ryb (obzvláště pak hlaváč černoústý) přímou predací ovlivňují také početnost některých druhů měkkýšů (především slávičku mnohotvárnou), tj. v lentických vodách hlavní složky potravy (Kornis a kol., 2012). Pro srovnání, popř. nalezení odlišností, dopadu hlaváče černoústého a hlavačky

poloměsíčitě na původní společenstva lze opět vycházet pouze z výsledků laboratorních pokusů. Gebauer a kol. (2018) nezaznamenali ve své studii žádné významné rozdíly mezi oběma druhy v dopadu na početnost kořisti. Odlišnost byla nalezena jen v závislosti na teplotě vody, kdy při vyšší teplotě měl hlaváč černoústý větší dopad na kořist. Obecně však platí, že hlavačka poloměsíčitá v napadených ekosystémech nedosahuje takové početnosti jako hlaváč černoústý (Janáč a kol., 2018; van Kessel a kol., 2016). Proto již hlavačka není některými vědci považována za významnou hrozbu pro původní akvatická společenstva (Borcherding a kol., 2011). Na druhou stranu však hlavačka dosahuje velké početnosti v mělkých, na vodní vegetaci bohatých stanovištích (Kocovsky a kol., 2011). Zde tak může představovat reálnou hrozbu pro fytofilní faunu, včetně predace na jikrách a raných vývojových stádiích kaprovitých ryb (Gebauer a kol., 2018)

2.4.2 Kompetice

Hlaváčovité ryby kompetují s mnoha ostatními, původními, druhy prostřednictvím konkurence především o zdroje potravy a dále o stanoviště. Tím pak vytlačují tyto druhy do jiného, alternativního či také suboptimálního, prostředí (Kornis a kol., 2012). Bergstrom a Mensinger (2009) uvádějí, že hlaváč černoústý vítězil v kompetici o potravní zdroje v laboratorních experimentech v porovnání s ostatními, původními, druhy ryb – vrankami *Cottus cognatus* a *C. ricei* a okounovitou rybou *Percina caprodes*. To implikuje pravděpodobný silně negativní dopad na tyto původní, velikostně drobné, druhy v přírodních podmínkách skrze konkurenci o zdroje. Vytlačení nativních druhů z optimálních podmínek hlaváčem černoústým vlivem kompetice o úkryt je podpořeno rovněž dalšími laboratorními experimenty (např. Balshine a kol., 2005; Dubs a Corkum, 1996). Výsledky těchto laboratorních pozorování pravděpodobně vysvětlují pozorované změny v přírodě v početnosti a druhové diverzitě původních druhů ryb v mnoha oblastech, kam se hlaváčovité ryby rozšířily. V některých lokalitách dokonce některé původní druhy zcela vymizely po invazi hlaváčovitých ryb (Janssen a Jude, 2001). Například Poos a kol. (2010) uvádí, že hlaváč černoústý ohrožuje svým kompetičním a predačním tlakem 7 chráněných živočichů v přítocích jezera Ontario (Severní Amerika) a další, dnes legislativou nechráněné bentické druhy. Hlaváčovité ryby také omezují využití biotopů jinými druhy a tím i dostupnost potravy

(Karlson a kol., 2007). Kornis a kol. (2012) také zmiňují, že míru dopadu hlaváčovitých ryb na původní druhy v důsledku kompetice o zdroje ovlivňují důležité biotické a abiotické faktory, jako jsou především početnost populace, teplota vody, dostupnost potravy a také dostupnost vhodných biotopů.

3. Cíl práce

Jedním z cílů této bakalářské práce je shrnutí dosavadních literárních informací o problematice kompetice a agresivního chování původních a nepůvodních akvatických organismů se zaměřením na hlaváčovité ryby. Cílem experimentální části práce bylo zhodnocení míry kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým v závislosti na vybraných parametrech.

Dílčí cíle experimentální části BP:

- Porovnání délky pobytu v úkrytu v závislosti na denní době
- Zhodnocení délky pobytu v závislosti na typu úkrytu
- Porovnání délky pobytu v závislosti na pohlaví
- Zhodnocení délky pobytu v závislosti na druhu ryby.

4. Materiál a metodika

Experimentální část BP kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým probíhal od 28. 6. 2017 do 6. 8. 2017 v akvarijní místnosti Ústavu akvakultury a ochrany vod FROV JU v Českých Budějovicích.

4.1 Odlov a transport ryb

Ryby byly odloveny pomocí elektrického agregátu (FEG 1500, EFKO, Lautkirch, Germany) (viz Příloha č. 1). Hlaváči byli odloveni 29. 5. 2017 v dolním úseku řeky Labe v intervalu města Ústí nad Labem (50°39'7" N, 14°2'41" E). Hlavačky byly získány 30. 5. 2017 z řeky Jevišovky u Božic (48°49'27" N, 16°27'59" E). Následně byly ryby z obou lokalit převezeny v přepravní nádrži o objemu 400 l s přívodem kyslíku z tlakové láhve do akvarijní místnosti Ústavu akvakultury a ochrany vod v Českých Budějovicích k aklimatizaci. Během transportu byla saturace kyslíkem udržována nad hranicí 90 %.

4.2 Aklimatizace ryb

Aklimatizace ryb probíhala po dobu 30 dnů při pokojové teplotě 21°C v aklimatizačních nádržích. Ryby byly rozděleny dle druhu do dvou recirkulačních akvakulturních systémů bez substrátu, naplněných dechlorinovanou vodovodní vodou. Před umístěním ryb do nádrží byly nainstalovány úkryty (více úkrytů než počet ryb), aby nedocházelo k agresivním aktům mezi aklimatizovanými rybami. Úkryty byly vyrobeny z půlených PVC trubek, které byly zatíženy plastickou hmotou Lukopren. Po celou dobu aklimatizace byly měřeny dvakrát denně fyzikální a chemické parametry vody: teplota (průměr \pm SE = 20,4 \pm 0,1 °C), rozpuštěný kyslík (> 90% nasycení) a pH (7,1-8,0), a to digitálním multimetrem HQ40d (Hach Lange GmbH). Dvakrát denně byly ryby krmeny mraženými larvami pakomárů *ad libitum*. 24 hodin před začátkem samotného experimentu bylo ukončeno krmení pro dosažení stejných podmínek v následném experimentu.

4.3 Experimentální systém

Experimentální systém se skládal z 16 nádrží, kde jednotlivé nádrže měly objem 20 litrů (Příloha č. 2). Nádrže byly od sebe izolované tak, aby se ryby nemohly navzájem ovlivňovat. Součástí nádrží, byly uměle vytvořené úkryty z půlených PVC trubek dvojího typu. Jeden představoval kamenitý úkryt (typ úkrytu „trubka“) (Příloha č. 3) a druhý imitoval travní porost (typ úkrytu „rostlina“) (Příloha č. 4). Oba druhy úkrytů byly zatíženy plastickou hmotou Lukopren, aby nedocházelo k odplavení úkrytu nebo k posunutí úkrytu rybami. Úkryty byly instalovány uprostřed nádrží. Po instalaci úkrytů do jednotlivých nádrží následovalo napuštění nádrží dechlorinovanou odstátou vodovodní vodou. Nádrže byly osvětleny LED světlem AQUANTIS EASY, 1450 mm, 72 W (100 lux/m²) se světelným režimem 12 hodin světlo : 12 hodin tma. Nádrže byly snímány kamerami typu EBM EN-CI20K-70A-U s nočním snímáním (Příloha č. 5), které pořizovaly 24-hodinový záznam.

4.4 Průběh pokusů

Série experimentů probíhala podle modifikované metodiky Błońska a kol. (2016). Od 28. 6. do 6. 8. 2017 proběhlo celkem jedenáct kol experimentů, každý dílčí experiment trval 48 hodin. Pro každé kolo experimentů byly použity nové (nezkušené) ryby. Před zahájením pokusu byly ryby uspány v hřebíčkovém oleji (0,03 ml×l⁻¹), poté byly změřeny morfometrické parametry ryb, aby byla při párování dodržena podobná velikost ryb (morfometrické parametry v experimentech použitých ryb jsou uvedeny v Příloze č. 6). V každém dílčím experimentu (kole) sloužila hlavačka mramorovaná jako soliterní druh (v případě pokusů s 1 rybou) a také rezidentní druh (v případě pokusů s 2 rybami). Ve čtyřech kolech pokusů byl narušitelem hlaváč, ve třech kolech hlavačka a ve čtyřech kolech pak buď hlaváč, nebo hlavačka. V každém kole pak bylo 16 opakování (nádrží).

Pro vyhodnocení pořízených videozáznamů byly vybrány čtyři jednu hodinu trávající časové úseky. Dva intervaly probíhaly ve dne (od 14:00 hodin do 15:00 hodin a od 17:00 hodin do 18:00 hodin) a další dva intervaly následovaly v nočních hodinách (od 00:00 hodin do 01:00 hodin a od 03:00 hodin do 04:00 hodin.). V těchto časových úsecích byl nejprve sledován čas strávený v úkrytu rybami, které byly v nádrži samy

a byly tak označeny jako solitér. Tato iniciální fáze experimentu trvala prvních 24 hodin. Následně byl zaznamenán čas strávený v úkrytu ve stejných intervalech po nasazení druhé ryby do nádrže. Druh, který již nádrž obýval, byl označen jako rezident (z *angl.* resident) a ryba, která byla nasazena po 24 hodinách k rezidentovi, byla označena jako narušitel (z *angl.* intruder). Tato fáze trvala dalších 24 hodin. Poté byl každý dílčí experiment ukončen.

4.5 Analýza dat

Statistické vyhodnocení získaných dat proběhlo v programu STATISTICA 12.0. Pro kontrolu normální distribuce velikosti solitérních ryb (hlavaček) byl použit Kolmogorov-Smirnovův test normality. Pro vyhodnocení homogenity velikosti solitérních ryb (hlavaček), byl použit Levenův test shodnosti rozptylů, který je ekvivalentem jednocestného ANOVA testu. Rozdíl v celkové délce, délce těla a hmotnosti mezi rezidentem a narušitelem byl vyhodnocen párovým t-testem. Test normality dat pro výsledky vnitrodruhové kompetice (hlavačka vs. hlavačka), byl vyhodnocen Kolmogorov-Smirnovovým testem. Vzhledem k tomu, že nebyla potvrzena normalita dat, musel být aplikován Scheirer-Ray-Hareův test, který je neparametrickým ekvivalentem dvoucestného ANOVA testu s opakováním. Testování normality pro mezidruhovou kompetici (hlavačka vs. hlaváč), bylo vyhodnoceno Kolmogorov-Smirnovým testem. Protože byla normalita dat potvrzena pouze u jedné skupiny dat, musel být použit neparametrický Mann-Whitneyův U test. Za statisticky průkazný rozdíl byla považována hladina významnosti $p < 0,05$.

5. Výsledky

5.1 Velikost ryb

V rámci žádného dílčího experimentu nebyl nalezen statisticky průkazný rozdíl ve velikosti (celková délka, délka těla, hmotnost) ryb použitých v daném experimentálním kole proti sobě, tzn., že žádné rozdíly (dále popsané) v chování nemohly být způsobeny vlivem rozdílné velikosti použitých ryb v experimentální aréně (viz Tabulka č. 1).

Tabulka č. 1: Test homogenity velikosti ryb. t – testovací kritérium, df – počet stupňů volnosti, p -value – hladina významnosti.

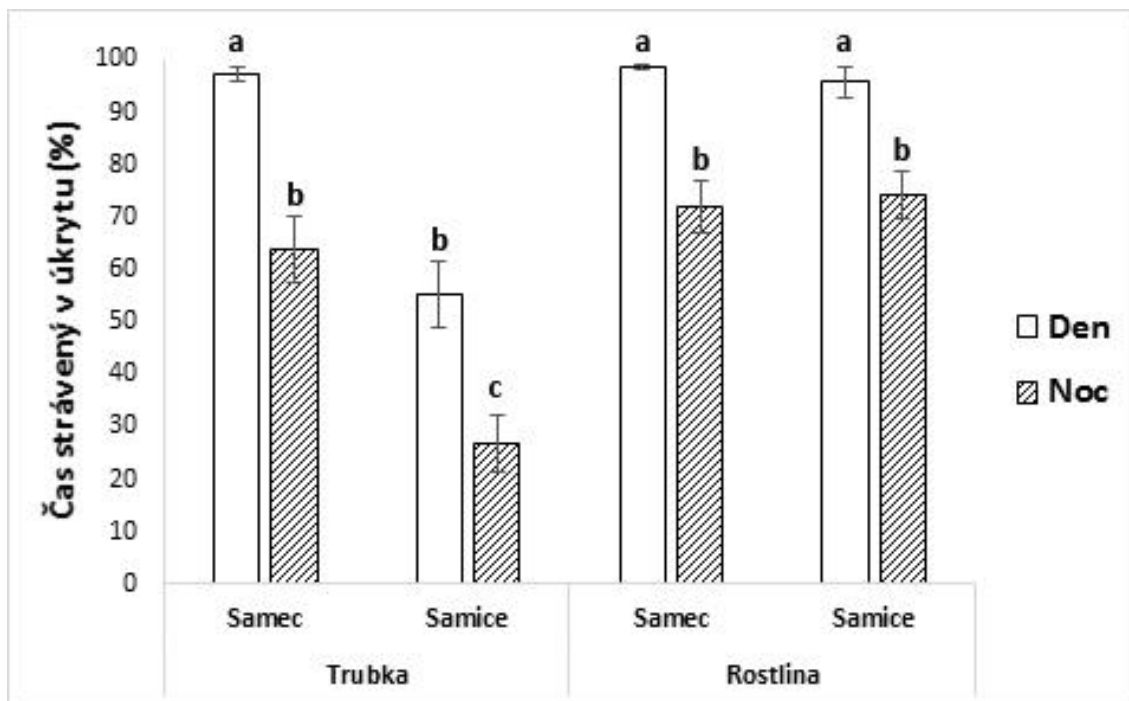
Faktory	t	df	p -value	Signifikantní rozdíl
Rezident-narušitel TL	-0,679	151	0,498	Ne
Rezident-narušitel SL	-1,391	151	0,166	Ne
Rezident-narušitel W	-1,959	151	0,052	Ne

5.2 Čas strávený v úkrytu solitérní rybou

Využití úkrytu v závislosti na jeho typu, pohlaví a denní době ve fázi pokusu, kdy byla v nádrži jedna ryba (podmínky solitérnosti), zachycuje Graf č. 1. Čas strávený v úkrytu typu trubka solitérní rybou (hlavačkou) byl signifikantně odlišný jak v závislosti na pohlaví ($SS/MS=33$; $df=1$; $p<0,001$), tak na denní době ($SS/MS=24$; $df=1$; $p<0,001$). Trend ve využívání úkrytu v čase (zvláště hodnocen den a noc) se mezi pohlavími nelišil ($SS/MS=1,9$; $df=1$; $p=0,170$), tzn., že samci a samice vykazovali podobnou úroveň obsazenosti úkrytu. Obě pohlaví pak trávila více času v úkrytu ve dne než v noci.

Čas strávený v úkrytu typu rostlina solitérní rybou se statisticky průkazně lišil v závislosti na denní době, tj. mezi dnem a nocí ($SS/MS=43$; $df=1$; $p<0,001$). Obsazenost úkrytu se však nelišila v závislosti na pohlaví ($SS/MS=3,5$; $df=1$; $p=0,06$). Trend ve využívání úkrytu v čase (zvláště hodnocen den a noc) se mezi pohlavími nelišil

($SS/MS=1,3$; $df=1$; $p=0,250$), tzn., že samci a samice vykazovali podobnou úroveň obsazenosti úkrytu. Obě pohlaví pak trávila více času v úkrytu ve dne než v noci.



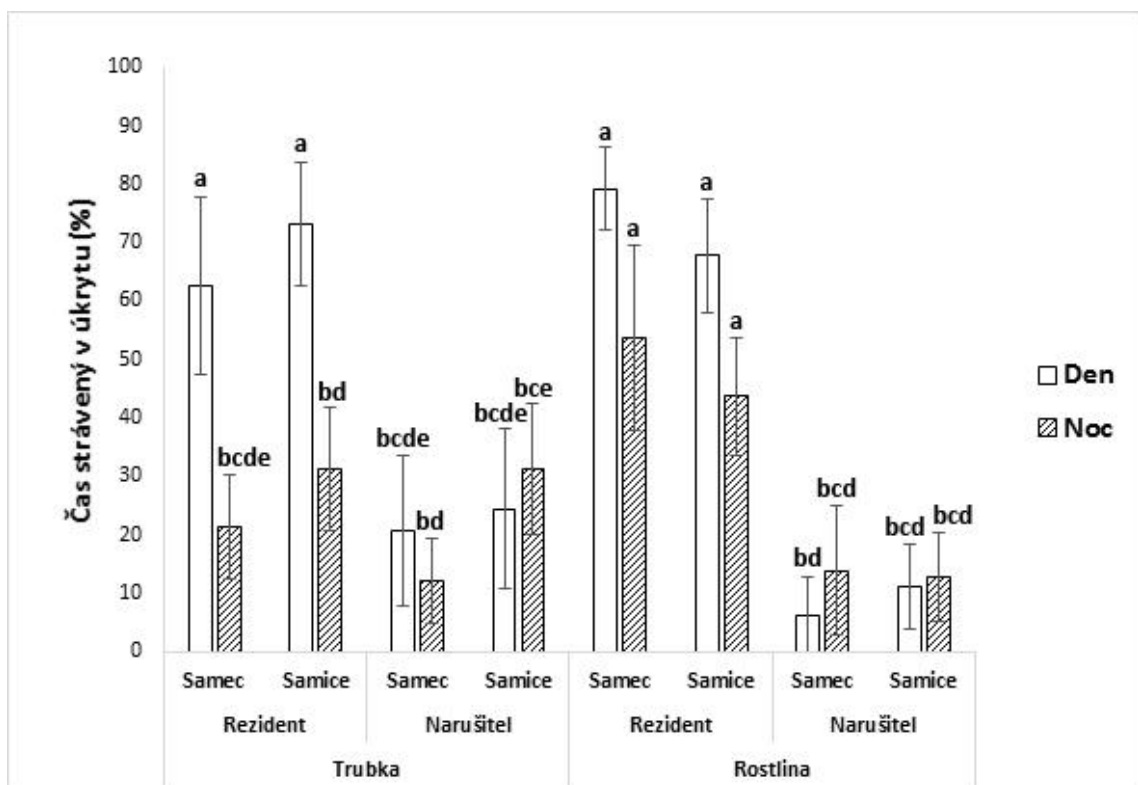
Graf č. 1: Čas strávený v úkrytu (trubka, rostlina) soliterní rybou – hlavačkou poloměsíčitou (*Proterorhinus semilunaris*). Bílý sloupec – představuje čas strávený v úkrytu ve dne, šrafovaný sloupec - vykazuje čas strávený v úkrytu během noci. Skupiny se stejným malým písmenem se od sebe statisticky průkazně neliší ($p < 0,05$).

5.3 Vnitrodruhová kompetice o úkryt

Využití úkrytu v závislosti na jeho typu, pohlaví a denní době v podmínkách vnitrodruhové kompetice, kdy v nádrži byly přítomny dvě ryby (rezident a narušitel) stejného druhu (hlavačky poloměsíčité) zachycuje Graf č. 2. Statisticky průkazný rozdíl byl nalezen v čase stráveném v úkrytu typu trubka mezi rezidentním samcem a narušitelským samcem během dne ($U=18$; $p=0,050$), rezidentní samice a narušitelským samcem ve dne ($U=13,5$; $p=0,050$) a mezi rezidentním samcem a narušitelskou samicí v noci ($U=53$; $p=0,028$). Čas strávený v úkrytu trubka, kdy byla rezidentem i narušitelem samice, se signifikantně lišil jak v průběhu dne, tak i v noci ($U=25-30$;

$p < 0,047$). U všech ostatních sledovaných kombinací nebyly nalezeny statisticky průkazné rozdíly.

Čas strávený v úkrytu typu rostlina se signifikantně lišil mezi rezidentním samcem a narušitelským samcem ve dne ($U < 0,001$; $p < 0,001$) i během noci ($U = 18,5$; $p = 0,001$). Statisticky průkazný rozdíl vykazoval čas strávený v úkrytu typu rostlina mezi rezidentní samicí a narušitelským samcem během dne ($U = 6,5$; $p = 0,005$) a během noci ($U = 8$; $p = 0,01$). Signifikantní rozdíl byl také v čase stráveném v úkrytu typu rostlina mezi rezidentním samcem a narušitelskou samicí ($U < 0,001$; $p = 0,008$) během dne. U všech ostatních sledovaných kombinací nebyly nalezeny statisticky průkazné rozdíly.

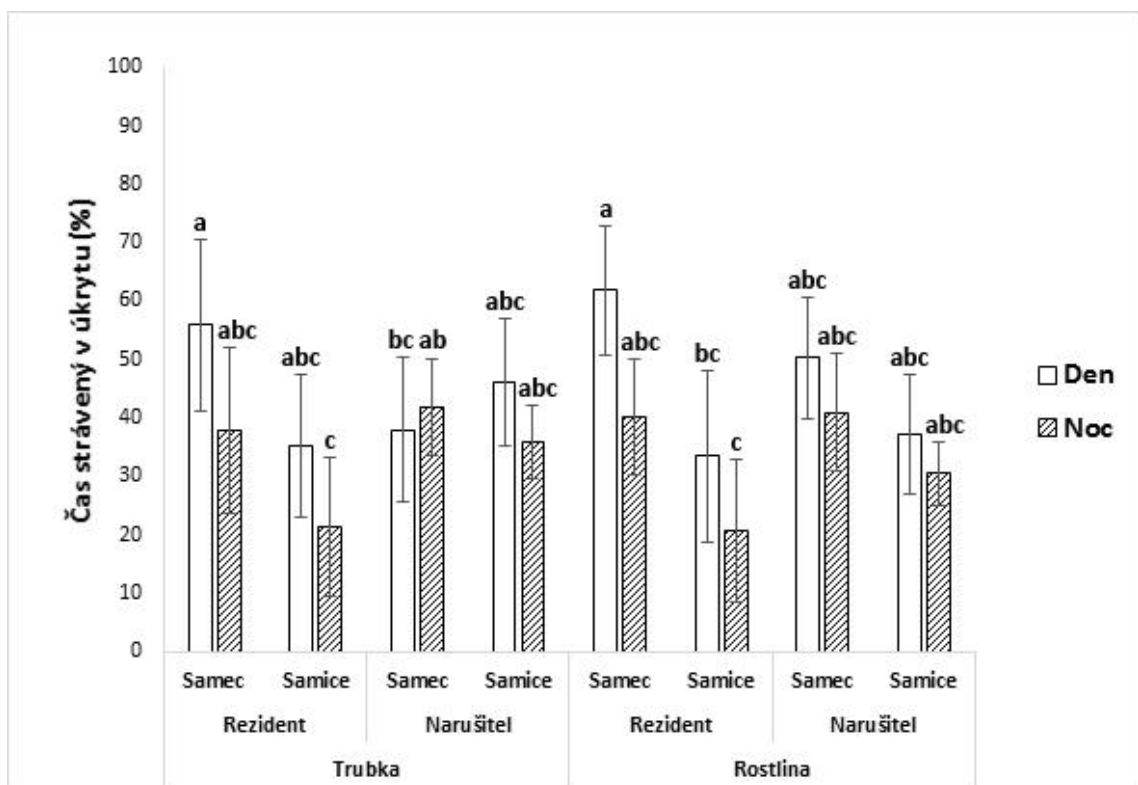


Graf č. 2: Čas strávený v úkrytu (trubka, rostlina) rezidentem hlavačkou poloměsíčitou (*Proterorhinus semilunaris*) a narušitelem téhož druhu. Bílý sloupec – představuje čas strávený v úkrytu ve dne, šrafovaný sloupec - vykazuje čas strávený v úkrytu během noci. Skupiny se stejným malým písmenem se od sebe statisticky průkazně neliší ($p < 0,05$).

5.4 Mezidruhová kompetice o úkryt

Využití úkrytu v závislosti na jeho typu, pohlaví a denní době v podmínkách mezidruhové kompetice, kdy v nádrži byly přítomny dvě ryby a to hlavačka poloměsíčitá (rezident) a hlaváč černoústý (narušitel) zachycuje Graf č. 3. Statisticky průkazný rozdíl byl nalezen v čase stráveném v úkrytu typu trubka mezi rezidentním samcem a narušitelským samcem ($U=18,5$; $p=0,015$) ve dne. Čas strávený v úkrytu typu trubka se signifikantně lišil mezi rezidentní samicí a narušitelským samcem ($U=63,5$; $p=0,04$) v noci.

Čas strávený v úkrytu typu rostlina byl statisticky průkazně rozdílný mezi rezidentním samcem a narušitelskou samicí ($U=45$; $p=0,004$) během dne.



Graf č. 3: Čas strávený v úkrytu (trubka, rostlina) rezidentem hlavačkou poloměsíčitou (*Proterorhinus semilunaris*) a narušitelem hlaváčem černoústým (*Neogobius melanostomus*). Bílý sloupec – představuje čas strávený v úkrytu ve dne, šrafovaný sloupec - vykazuje čas strávený v úkrytu během noci. Skupiny se stejným malým písmenem se od sebe statisticky průkazně neliší ($p<0,05$).

6. Diskuze

V posledních desetiletích představuje šíření nepůvodních druhů velice závažný globální problém. Tyto druhy mají převážně negativní dopad na původní druhy. Nejčastěji se jedná o predaci, kompetici o limitující zdroje (potravu, úkryt, životní prostor), nebo sekundárně i o zavlékání nových patogenů (Balshine a kol., 2005; Johnsen a Jenser, 1991; van Kessel a kol., 2011; Kornis a kol., 2012). Takové interakce pak mají negativní dopad nejen na jednotlivé druhy, ale také pro fungování celého ekosystému (Jude a DeBoe, 1996; Kipp a Ricciardi, 2012; Mikl a kol., 2017; Ricciardi a MacIsaac, 2000). K vzájemným interakcím nedochází jen mezi původními a nepůvodními druhy, ale také samozřejmě i mezi samotnými nepůvodními druhy navzájem (Janáč a kol., 2018; van Kessel a kol., 2016).

Cílem experimentální části bakalářské práce tak bylo zhodnotit míru kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým v závislosti na denní době, typu úkrytu, pohlaví a druhu ryby. Jedním z důvodů vypracování BP pak bylo zajistit prvotní podklady pro vysvětlení, proč je dnes hlaváč černoústý početnější na lokalitách současného sympatrického výskytu než hlavačka poloměsíčitá, tj. na lokalitách, kde byla hlavačka dříve (myšleno před zavléčení hlaváče) početnějším druhem, jak uvádí ve své studii Vašek a kol. (2014). V současné době navíc existuje jen malé množství studií, které vedly k objasnění interakcí mezi nepůvodními hlaváčovitými rybami a ostatními druhy ryb (např. Błońska a kol., 2016; Dubs a Corkum, 1996; Grabowska a kol., 2016; van Kessel, 2011). Většina stávajících studií předpokládala, že pokles populací původních druhů může být následkem predace nebo kompetice o stanoviště a potravní zdroje vlivem rozšíření nepůvodních hlaváčovitých ryb. Tato bakalářská práce je tak ojedinělou studií pojednávající o kompetici o úkryt mezi hlavačkou poloměsíčitou a hlaváčem černoústým provedenou v experimentálních podmínkách.

Jak pro nepůvodní hlaváčovité ryby, tak i pro nativní druhy ryb s podobnými environmentálními nároky, je stanoviště a potažmo úkryt předmětem kompetičních bojů, a to především během reprodukčního období, jelikož úkryt představuje potenciální místo výtěru a místo uložení oplozených jiker. Důležitým celoročním významem úkrytu

je pak rovněž ochrana před predátory, což zvyšuje nejen míru přežívání kořisti, ale snižuje také míru stresu vyvolaného predací (Belanger a Corkum, 2003).

Z výsledků BP vyplývá, že obsazenost úkrytu hlavačkou poloměsíčitou byla signifikantně větší během dne a více aktivity projevovala v noci, což koreluje s ostatními studii (např. Błońska a kol., 2016). V přírodních podmínkách tak lze rovněž očekávat noční aktivitu hlavaček poloměsíčitých. Rovněž byl zaznamenán rozdíl v čase stráveném hlavačkami v úkrytu v závislosti na typu úkrytu, kdy byl upřednostňován úkryt typu rostlina. To naznačuje v přírodě pozorovanou fytofilní preferenci habitatu (Baruš a Oliva, 1995). Při vnitrodruhové kompetici (hlavačka vs. hlavačka) si byla rezidentní hlavačka schopna úspěšně ubránit úkryt před narušitelskou hlavačkou. Z toho vyplývá, že ve volné přírodě se tak hlavačka může úspěšně vyhnout kompetici o úkryt se stejným druhem a snížit také riziko míry predace. Když byl v nádrži přítomen narušitelský hlaváč černoústý, rezidentní hlavačka strávila v úkrytu mnohem méně času v porovnání s dobou strávenou v úkrytu během vnitrodruhové kompetice. Toto zjištění naznačuje, že v lokalitách invadovaných hlaváčem černoústým může být právě hlaváč silnějším konkurentem o úkryt. Zároveň narušitelský hlaváč strávil delší dobu v úkrytu v porovnání s časem stráveným v úkrytu narušitelskou hlavačkou, což v přírodě implikuje, že je hlaváč černoústý agresivnější než hlavačka poloměsíčitá. Navíc v přítomnosti narušitelského hlaváče byl sledován pokles času stráveného v úkrytu rezidentní hlavačkou v porovnání, kdy byla hlavačka v nádrži sama (soliterní ryba). V přirozených podmínkách tak hlaváč zvyšuje stres u hlavačky a vyvolává větší spotřebu energie, v důsledku bránění či hlídání úkrytu, popřípadě hledání úkrytu nového.

V experimentálních pokusech Błońskiej a kol. (2016), zabývajících se mezidruhovou konkurencí mezi vrankou obecnou *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 a hlaváčovitými rybami, hlavačkou poloměsíčitou a hlaváčem říčním (*Neogobius fluviatilis*), měla hlavačka tendenci obsadit úkryt během celého roku, zatímco hlaváč říční se pokoušel úkryt převzít především na jaře, tj. během reprodukčního období. To je možný důvod, proč v této studii strávila rezidentní vranka více času v úkrytu na jaře (bez ohledu na druh narušitele) v porovnání se situací, kdy nebyl v nádrži přítomen narušitel. Jak hlavačka, tak hlaváč říční nebyli schopni v těchto pokusech vytlačit vranku obecnou z úkrytu, ale jejich vliv na obsazenost úkrytu rezidentní vrankou byl stejný, jako vliv

narušitelské vranky. Zároveň bylo sledováno více agresivních aktů rezidentní vranky u vnitrodruhové kompetice. To může být také důvod, proč během experimentů podniknutých v rámci předložené BP strávila hlavačka poloměsíčitá delší dobu v úkrytu u vnitrodruhové kompetice, než když byl jako narušitel přítomen hlaváč černoústý.

Podobná situace byla pozorována ve studii Jermacze a kol. (2015), kde byla sledována větší agrese hlaváče holokrkého (*Babka gymnotrachelus*) v rámci stejného druhu oproti mezidruhové kompetici o úkryt s vrankou. Zajímavé je, že když byla potrava více limitujícím zdrojem než úkryt, hlaváč holokrký vykazoval podobnou agresivitu jak ve vnitrodruhových, tak v mezidruhových experimentálních podmínkách (Kakareko a kol., 2013). To ukazuje, že typ limitujícího zdroje může také významně ovlivňovat interakce mezi organismy. Tato domněnka byla potvrzena i v našem experimentu, jelikož byl zaznamenán rozdíl v čase stráveném v úkrytu v závislosti na denní době, pohlaví, typu úkrytu a druhu narušitelské ryby.

Z výsledků Błońska a kol. 2016 dále vyplývá, že hlaváčovité ryby nebyly silnějším kompetitorem, jelikož nebyly schopné vytlačit rezidentní vranku z úkrytu, ani výrazně neovlivnily čas strávený v úkrytu vrankou, ačkoliv v pokusech se soliterními rybami tyto druhy vykazovaly podobnou cirkadiánní aktivitu. Proto Błońska a kol. (2016) konstatují, že hlavačka poloměsíčitá ani hlaváč říční nemají pravděpodobně negativní vliv v přírodních podmínkách na původní druh - vranku obecnou. Tyto výsledky jsou však v přímém rozporu s předchozími studiemi. Například van Kessel a kol. (2011) zaznamenali, že hlavačka poloměsíčitá v pokusech vytlačila vranku obecnou do méně preferovaného prostředí. Podobná nadřazená pozice v kompetici o úkryt a potravu byla pozorována u hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*) v práci Dubs a Corkum (1996) a u hlaváče holokrkého ve studiích Kakareka a kol. (2013) a Grabowské a kol. (2016). Jelikož je z výsledků BP patrné, že hlaváč černoústý je agresivnější než hlavačka poloměsíčitá, lze v přírodních podmínkách také očekávat vysoký kompetiční tlak hlaváčů na původní druhy podobného způsobu života, ale také i vůči hlavačkám v lokalitách, kde se tyto nepůvodní hlaváčovité ryby vyskytují společně.

Tuto hypotézu podporuje rovněž výzkum van Kessela a kol. (2016), kde rychlý pokles populací původní vranky britské (*Cottus perifretum*, Freyhof, Kottelat a Nolte, 2005) korespondoval s expanzí invazního hlaváče černoústého v řece Máze (Holandsko). Naproti tomu početnost vranky britské zůstala stabilní nebo stoupla na

lokalitách, kde výskyt hlaváče černoústého nebyl zaznamenán. Tato zjištění podporují hypotézu, že kolonizace řeky Mázy hlaváčem černoústým v roce 2012 má silný negativní dopad nejen na původní vranku britskou. Ve stejném roce však řeku Mázu kolonizovaly další dva nepůvodní druhy hlaváčovitých ryb, hlavačka poloměsíčitá a hlaváč Kesslerův (*Ponticola kessleri*), které rovněž mohly ovlivnit hustotu původních druhů. Podobně jako u hlaváče černoústého se v následujících letech výrazně zvýšila početnost populací těchto nepůvodních druhů, což pravděpodobně souvisí s poklesem vranky britské v invadovaných lokalitách. Avšak v oblastech, kde se tyto tři nepůvodní hlaváčovité ryby vyskytovaly společně, byla zaznamenána stagnace růstu populací hlavačky poloměsíčité a hlaváče Kesslerova. Další údaje z průzkumu v následujících letech ukázaly, že v lokalitách, kde byl hlaváč černoústý pevně začleněn v ekosystému, populace vranky britské vymizely. Na místech, kde nebyly přítomny tyto druhy hlaváčovitých ryb, však zůstal počet populací vranky britské na stejné úrovni. Tato data podporují hypotézu, že pokles vranky tak nebyl způsoben meziročními přirozenými výkyvy populace tohoto druhu. Výskyt hlaváče černoústého také korespondoval s poklesem hustoty ostatních nepůvodních hlaváčovitých ryb. To naznačuje, že je hlaváč černoústý v přírodě silným kompetitorem nejen pro původní druhy. Tento závěr také podporují výsledky předložené BP, kdy hlaváč černoústý významně ovlivnil čas strávený v úkrytu hlavačkou poloměsíčitou a vykazoval větší konkurenční schopnosti než hlavačka.

V experimentálních podmínkách Balshine a kol. 2005 zjistili, že hlaváči černoústí jsou celkově agresivnější než původní severoamerický druh okounovitých ryb *Percina caprodes* (Rafinesque, 1818). Zároveň tento druh hlaváč černoústý vytlačuje z úkrytu bez ohledu na rezidentní postavení ryby. Na základě těchto výsledků autoři konstatují, že ve volné přírodě jsou hlaváči černoústí rovněž schopni převzít úkryty těchto okounovitých ryb. Dále jsou hlaváči v laboratorních podmínkách schopni usmrtit a zkonzumovat tento původní druh. Výsledky této studie rovněž ukazují, že jak agresivita, tak dominance v kompetici o úkryt, byly ovlivněny rozdílnou velikostí mezi konkurenčními rybami. Rozdíl v chování ryb, který byl pravděpodobně ovlivněn velikostí ryb, je podle všeho v souladu s interakcemi v přírodních podmínkách, jelikož jsou hlaváči černoústí v přírodě v průměru větší než zástupci *Percina caprodes*. Z toho vyplývá, že úspěšné šíření hlaváčů černoústých do nových lokalit ovlivňuje i velikostní převaha oproti konkurenčním rybám. Jelikož v pokusech podniknutých v rámci

předložené BP byly proti sobě nasazeny ryby stejné velikosti, lze tak očekávat, že vliv hlaváče černoústého na obsazenost úkrytu hlavačkou poloměsíčitou a vliv na další, původní druhy ryb s podobnými ekologickými nároky, bude v přírodních podmínkách tedy mnohem větší vlivem častého rozdílu tělesné velikosti, než tomu bylo v laboratorních podmínkách.

Hlavačka poloměsíčitá invadovala dolní oblast řeky Dyje dříve než hlaváč černoústý. Krátce po expanzi se její počet prudce zvýšil (Prášek a Jurajda, 2005). V poslední době ovšem hlaváč černoústý dosahuje větší početnosti než hlavačka (Vašek a kol., 2014). Jelikož hlaváč černoústý převyšuje v řece Dyji svou početností hlavačku a vykazuje agresivnější chování vůči jiným rybám, očekával Vašek a kol. (2014) ve své studii zaměřené na složení potravy hlaváčovitých ryb, že hlaváč černoústý bude mít výrazně negativní dopad na hlavačku poloměsíčitou také vlivem predace vytřených jiker a raných ontogenetických stádií hlavaček. Tato očekávání však nebyla potvrzena, jelikož potrava obou hlaváčovitých ryb se během reprodukční sezóny z velké části skládala především z bentických bezobratlých živočichů. Z toho je patrné, že početní stavy hlaváče černoústého a hlavačky poloměsíčité budou v řece Dyji spíše ovlivňovány prostřednictvím kompetice o potravu, místa pro reprodukci nebo místa sloužící jako úkryt, než prostřednictvím přímé predace. Proto potenciální negativní dopad hlaváčovitých ryb na původní druhy ryb tak bude spíše spočívat v konkurenci o limitující zdroj, než v přímé predaci jiker a potomstva.

Velká část vodních toků Evropy byla v minulosti napříměna (Vašek a kol., 2014), přičemž břehy byly zpevněny především kamenitým záhozem. Právě tyto kamenité násypy představují nový biotop, který poskytuje invazním hlaváčovitým rybám příležitost k vytvoření početných populací, jelikož hlaváčovití pravděpodobně využívají vytvořené prostory mezi kameny a zároveň dostupnou potravu mnohem efektivněji než původní ryby. Jakmile se hlaváčovité ryby začlení do těchto prostor, mohou pokračovat v další kolonizaci ekosystému, a tím se také zvyšuje konkurence s původními rybami (Prášek a Jurajda, 2005). Z výsledků předložené BP je patrné, že hlaváč černoústý nevykazoval žádnou výraznou habitatovou preferenci v rámci použitých typů úkrytů. V kamenitých záhozech tak může být hlaváč černoústý konkurenčně zvýhodněn v kompetici o úkryt oproti hlavačce mramorované, která preferuje spíše rostlinné úkryty.

Na základě výsledků předložené BP lze tak shrnout, že hlaváči černoústí jsou (alespoň v laboratorních podmínkách) agresivnější v boji o vhodný úkryt než hlavačky poloměsíčité. Právě kombinace tohoto zjištění s vysoce agresivním chováním při kompetici o další limitující zdroje a také široké spektrum potravy hlaváčů mohou pomoci vysvětlit, proč se hlaváči černoústí úspěšně šíří českými vodními ekosystémy a na lokalitách sympatrického výskytu poráží hlavačku poloměsíčitou, která se na území České republiky rozšířila dříve než hlaváč černoústý. Avšak ke specifikování dalších vzájemných mezidruhových interakcí, stejně jako pro objasnění přesného vlivu těchto nepůvodních druhů na původní organismy akvatických ekosystémů v ČR je však nutné provést další experimenty, především pak v přirozených podmínkách.

7. Závěr

- Obsazenost úkrytu solitérními rybami byla rozdílná v závislosti na denní době. Ryby strávily více času v úkrytu během dne. Na základě těchto výsledků lze tvrdit, že je hlavačka poloměsíčitá druh s noční aktivitou.
- Čas strávený v úkrytu solitérní samicí hlavačky poloměsíčité byl ovlivněn typem úkrytu. Samice hlavačky upřednostňovaly úkryt typu rostlina před úkrytem typu trubka. V přírodních podmínkách můžeme předpokládat, že budou samice hlavaček vyhledávat primárně rostlinné úkryty.
- Rezidentní hlavačky strávily více času v úkrytu během vnitrodruhové kompetice, než když byl narušitelem hlaváč. Díky tomuto výsledku lze říci, že je hlaváč silnějším kompetitorem o úkryt než hlavačka.
- U vnitrodruhové kompetice strávily rezidentní hlavačky celkově více času v úkrytu než narušitelské hlavačky. Tento výsledek naznačuje, že hlavačky dokáží v přírodních podmínkách ubránit své teritorium před narušitelem stejného druhu, čímž nejsou vystavovány predačnímu tlaku a šetří energii.
- Osídlení úkrytu rezidentními hlavačkami u vnitrodruhové kompetice bylo ovlivněno typem úkrytu během noci. Rezidentní hlavačky v noci upřednostňovaly úkryt typu rostlina, což v přírodních podmínkách může znamenat, že jsou samice hlavaček více závislé na typu úkrytu než samci.
- Jelikož rezidentní hlavačky strávily méně času v úkrytu během vnitrodruhové kompetice v porovnání, když byla hlavačka v nádrži sama, lze předpokládat, že tento rozdíl byl způsoben přítomností narušitele.
- Čas strávený v úkrytu rezidentními rybami u mezidruhové kompetice během dne, byl výrazně menší v porovnání s časem stráveným v úkrytu solitérní rybou. To znamená, že ryby vlivem mezidruhové kompetice trpí stresem a musí vynakládat energii na hlídání a obranu úkrytu.
- Vzhledem k rozdílu v čase stráveném v úkrytu narušitelskými rybami mezi vnitrodruhovou a mezidruhovou kompeticí, lze usuzovat, že je hlaváč černoústý agresivnější než hlavačka poloměsíčitá, jelikož narušitelský hlaváč strávil v úkrytu více času, než narušitelská hlavačka bez ohledu na pohlaví, typ úkrytu a denní dobu.

8. Přehled použité literatury

- Adámek, Z., Jurajda, P., Prášek, V., Sukop, I. 2010. Seasonal diet pattern of non-native tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in a lowland reservoir (Mušov, Czech Republic). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 397, 2.
- Ahnelt, H., Banareescu, P. M., Spolwind, R., Harka, A., Waidbacher, H. 1998. Occurrence and distribution of three gobiid species (*Pisces, Gobiidae*) in the middle and upper Danube region-examples of different dispersal patterns? *Biologia*, 53, 665-678.
- Almqvist, G., Strandmark, A. K., Appelber, M. 2010. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food webs? *Environmental Biology of Fishes*, 89, 79-93.
- Balshine, S., Verma, A., Chant, V., Theysmeyer, T. 2005. Competitive interactions between round gobies and logperch. *Journal of Great Lakes Research*, 31, 68-77.
- Baruš, V., Oliva, O. 1995. Fauna ČR a SR, Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes). *Academia, Praha*, č. 2, 698 s.
- van Beek, G. C. W. 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions*, 1, 42-43.
- Beisel, J. N. 2001. The elusive model of a biological invasion process: Time to take differences among aquatic and terrestrial ecosystems into account? *Ethology Ecology and Evolution*, 13, 193-195.
- Belanger, R. M., Corkum, L. D. 2003. Susceptibility of tethered round gobies (*Neogobius melanostomus*) to predation in habitats with and without shelters. *Journal of Great Lakes Research*, 29, 588-593.
- Bergstrom, M. A., Mensinger, A. F. 2009. Interspecific resource competition between the invasive round goby and three native species: logperch, slimy sculpin, and spoonhead sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138, 1009-1017.

- Berinkey, L. 1972. Freshwater fishes of Hungary and adjacent regions in the collection of the Museum of Natural History. *Vertebrata Hungarica*, 13, 3-24.
- Bij De Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A. M., Gollasch, S., Van Der Velde G. 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1159-1174.
- Björklund, M., Almqvist, G. 2010. Rapid spatial genetic differentiation in an invasive species, the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 12, 2609-2618.
- Blackburn, T. M., Cassey, P., Duncan, R. P., Evans, K. L., Gaston, K. J. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science*, 305, 1955-1958.
- Błońska, D., Kobak, J., Grabowska, J. 2016. Shelter competition between the invasive western tubenose goby and the native stone loach is mediated by sex. *Journal of Limnology*, 76, 221-229.
- Borcherdig, J., Staas, S., Krüger, S., Ondračková, M., Šlapanský, L., Jurajda, P. 2011. Non-native Gobiid species in the lower River Rhine (Germany): Recent range extensions and densities. *Journal of Applied Ichthyology*, 27, 153-155.
- Brown, J. E., Stepien, C. A. 2009. Invasion genetics of the Eurasian round goby in North America: tracing sources and spread patterns. *Molecular Ecology*, 18, 64-79.
- Bruno, J. F., Kennedy, C. W., Rand, T. A., Grant, M. B. 2004. Landscape-scale patterns of biological invasions in shoreline plant communities. *Oikos*, 107, 531-540.
- Burbidge, A. A., Manly, F. J. 2002. Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. *Journal Biogeography*, 29, 465-473.
- Buřič, M., Bláha, M., Kouba, A., Drozd, B. 2015. Upstream expansion of round goby (*Neogobius Melanostomus*) – first record in the upper reaches of the Elbe river. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 416, 32.

- Cammaerts, R., Spikmans, F., van Kessel, N., Verreycken, H., Chérot, F., Demol, T., Richez, S. 2012. Colonization of the Border Meuse area (The Netherlands and Belgium) by the non-native western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) (Teleostei, Gobiidae). *Aquatic Invasions*, 2, 251-258.
- Carlton, J. T. 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 23, 313-374.
- Carlton, J. T., Geller, J. B. 1993. Ecological roulette: The global transport of non-indigenous marine organisms. *Science*, 261, 78-82.
- Carman, S. M., Janssen, J., Jude, D. J., Berg, M. B. 2006. Diel interactions between prey behaviour and feeding in an invasive fish, the round goby, in a North American river. *Freshwater Biology*, 51, 742-755.
- Copp, G. H., Bianco, P. G., Bogutskaya, N., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M. T., Fox, M. G., Freyhof, J., Gozlan, R. E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A. M., Peňáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I. C., Stakenas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C. 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 242-262.
- Corkum, L. D., Sapota, M. R., Skóra, K. E. 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions*, 6, 173-181.
- Coulter, D. P., Murry, B. A., Webster, W. C., Uzarski, D. G. 2011. Effects of dreissenid mussels, chironomids, fishes, and zooplankton on growth of round goby in experimental aquaria. *Journal of Freshwater Ecology*, 26, 155-162.
- Cross, E. E., Rawding, R. S. 2009. Acute thermal tolerance in the round goby, *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Thermal Biology*, 34, 85-92.
- Crowder, L. B., Cooper, W. E. 1982. Habitat structural complexity and the interactions between bluegills and their prey. *Ecology*, 63, 1802-1813.

- Czugala, A., Woźniczka, A. 2010. The River Odra estuary – another Baltic Sea area colonized by the round goby *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811. *Aquatic Invasions*, 5, 61-65.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I., Klotz, S. 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 299-311.
- Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53, 207-214.
- Diggins, T. P., Kauer, J., Chakraborti, R. K., DePinto, J. V. 2002. Diet choice by the exotic round goby (*Neogobius melanostomus*) as influenced by prey motility and environmental complexity. *Journal of the Great Lakes Research*, 28, 411-420.
- Dubs, D. O. L., Corkum, L. D. 1996. Behavioral interactions between round gobies (*Neogobius melanostomus*) and mottled sculpins (*Cottus bairdi*). *Journal of Great Lakes Research*, 22, 838-844.
- Erős, T., Sevcsik, A., Tóth, B. 2005. Abundance and nighttime habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 350-357.
- French, J. R. P., Jude, D. J. 2001. Diets and diet overlap of nonindigenous gobies and small benthic native fishes co-inhabiting the St. Clair River, Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 27, 300-311.
- Gebauer, R., Veselý, L., Kouba, A., Buřič, M., Drozd, B. 2018. Forecasting impact of existing and emerging invasive gobiids under temperature change using comparative functional responses. *Aquatic Invasions*, 13, 289–297.
- Ghedotti, M. J., Smihula, J. C., Smith, G. R. 1995. Zebra mussel predation by round gobies in the laboratory. *Journal of Great Lakes Research*, 21, 665-669.

- Gherardi, F., Raddi, A., Barbaresi, S., Salvi, G. 2000. Life history patterns of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in an irrigation ditch in Tuscany, Italy. *Crustacean Issues*, 12, 9-108.
- Grabowska, J., Kakareko, T., Błońska, D., Przybylski, M., Kobak, J., Copp, G. H. 2016. Interspecific competition for a shelter between non-native racer goby and native European bullhead under experimental conditions-effects of season, fish size and light conditions. *Limnologica* 56, 30-38.
- Grabowska, J., Pietraszewski, D., Ondračková, M. 2008. Tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) has joint three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland). *Aquatic Invasions*, 3, 250-254.
- Grant, K. A., Kelly, A., Shadle, M. J., Andraso, G. 2012. First report of tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in the eastern basin of Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 38, 821-824.
- Harka, Á., Bíró, P. 2007. New patterns in Danubian distribution of Ponto-Caspian gobies – a result of global climatic change and/or canalization? *Electronic Journal of Ichthyology*, 1, 1-14.
- Hayden, T. A., Miner, J. G. 2009. Rapid dispersal and establishment of a benthic Ponto-Caspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby. *Biological Invasions*, 11, 1767-1776.
- Hempel, M., Thiel, R. 2013. First records of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Elbe River, Germany. *BioInvasions Records*, 2, 291-295.
- Hensler, S. R., Jude, D. J. 2007. Diel vertical migration of round goby larvae in the Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 33, 295-302.
- Holčík, J. 2002. Our gobies and how to distinguish them. *Biodiverzita ichtyofauny České republiky, Ústav biologie obratlovců AV ČR Brno, č. 4, 73-78 s.*
- Hulme, P. E. 2009. Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18.

- Humphries, S. E., Groves, R. H., Mitchell, D. S. 1991. Plant invasions of Australian ecosystems. *Kowari*, 2, 1-134.
- Charlebois, P. M., Marsden, J. E., Goettel, R. G., Wolfe, R. K., Jude, D. J., Rudnicka, S. 1997. The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas), a review of European and North American literature. Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. Illinois Natural History Survey Special Publication, 20, 76.
- Chotkowski, M. A., Marsden, J. E. 1999. Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments. *Journal of Great Lakes Research*, 25, 26-35.
- Chytrý, M., Jarošík, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L., Danihelka, J. 2008. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89, 1541-1553.
- Janáč, M., Roche, K., Šlapanský, L., Polačik, M, Jurajda, P. 2018. Long-term monitoring of native bullhead and invasive gobiids in the Danubian rip-rap zone. *Hydrobiologia*, 807, 263-275.
- Janáč, M., Šlapanský, L., Valová, Z., Jurajda, P. 2013. Downstream drift of round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in their non-native area. *Ecology of Freshwater Fish*, 22, 430-438.
- Janáč, M., Valová, Z., Jurajda P. 2012. Range expansion and habitat preferences of nonnative 0+ tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in two lowland rivers in the Danube basin. *Fundamental and Applied Limnology*, 181, 73-85.
- Janssen, J., Jude, D. J. 2001. Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, southern Lake Michigan, induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Great Lakes Research*, 27, 319-328.
- Jermacz, Ł., Kobak, J., Dzierżyńska, A., Kakareko, T. 2015. The effect of flow on the competition between the alien racer goby and native European bullhead. *Ecology of Freshwater Fish*, 24, 467-477.

- Johnsen, B. O., Jenser, A. J. 1991. The *Gyrodactylus* story in Norway. *Aquaculture*, 98, 289-302.
- Johnson, T. B., Allen, M., Corkum, L. D., Lee, V. A. 2005. Comparison of methods needed to estimate population size of round gobies (*Neogobius melanostomus*) in western Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 31, 78-86.
- Jude, D. J., DeBoe, S. F. 1996. Possible impact of gobies and other introduced species on habitat restoration efforts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 136-141.
- Jude, D. J., Reider, R. H., Smith, G. R. 1992. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 416-421.
- Jurajda, P., Černý, J., Polačik, M., Valová, Z., Janáč, M., Blažek, R., Ondračková, M. 2005. The recent distribution and abundance of non-native *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 319-323.
- Kakareko, T., Kobak, J., Grabowska, J., Jermacz, Ł., Przybylski, M., Poznańska, M., Pietraszewski, D., Copp, G. H. 2013. Competitive interactions for food resources between invasive racer goby *Babka gymnotrachelus* and native European bullhead *Cottus gobio*. *Biological Invasions*, 15, 2519-2530.
- Kakareko, T., Kobak, J., Poznańska, M., Jermacz, Ł., Copp, G. H. 2016. Underwater evaluation of habitat partitioning in a European river between a non-native invader, the racer goby and a threatened native fish, the European bullhead. *Ecology of Freshwater Fish*, 25, 60-71.
- Karlson, A. M. L., Almqvist, G., Skóra, K. E., Appelberg, M. 2007. Indications of competition between non indigenous round goby and native flounder in the Baltic Sea. *Journal of Marine Science*, 64, 479-486.
- van Kessel, N., Dorenbosch, M., De Boer, M. R. M., Leuven, R. S. E. W., Van der Velde, G. 2011. Competition for shelter between four invasive gobiids and two native benthic fish species. *Current Zoology*, 57, 844-851.

- van Kessel, N., Dorenbosch, M., Kranenbarg, J., van der Velde, G., Leuven, R. S. E. W. 2016. Invasive Ponto-Caspian gobies rapidly reduce the abundance of protected native bullhead. *Aquatic Invasions*, 11, 179-188.
- Kipp, R., Ricciardi, A. 2012. Impact of the Eurasian round goby (*Neogobius melanostomus*) on benthic communities in the upper St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69, 469-486.
- Kocovsky, P. M., Tallman, J. A., Jude, D. J., Murphy, D. M., Brown, J. E., Stepien, C. A. 2011. Expansion of tubenose gobies *Proterorhinus semilunaris* into western Lake Erie and potential effects on native species. *Biological Invasions*, 13, 2775–2784.
- Koelbel C., 1874. Über die Identität der *Gobius semilunaris* Heck. Und *G. rubromaculatus* Kreisch mit *G. marmoratus* Pallas. *Zoologisch-Botanischen Gesellschaft, Víděň*, 24, 569-574.
- Kolar, C. S., Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 199-204.
- Kornis, M. S., Mercado-Silva, N., Vander Zanden, M. J. 2012. Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of Fish Biology*, 80, 235-285.
- Kornis, M. S., Vander Zanden, M. J. 2010. Forecasting the distribution of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in Wisconsin tributaries to Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 553-562.
- Krakowiak, P. J., Pennuto, C. M. 2008. Fish and macroinvertebrate communities in tributary streams of eastern Lake Erie with and without round gobies (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814). *Journal of Great Lakes Research*, 34, 675-689.
- von Landwüst, C. 2006. Expansion of *Proterorhinus marmoratus* (*Teleostei, Gobiidae*) into River Moselle (Germany). *Folia Zoologica*, 55, 107-111.

- LaRue, E. A., Ruetz, C. R., Stacey, M. B., Thum, R. A. 2011. Population genetic structure of the round goby in Lake Michigan: implications for dispersal of invasive species. *Hydrobiologia*, 663, 71-82.
- Lee, V. A., Johnson, T. B. 2005. Development of a bioenergetics model for the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 31, 125-134.
- Leprieur, F., Hickey, M. A., Arbuckle, C. J., Closs, G. P., Brosse, S., Townsend, C. R. 2006. Hydrological disturbance benefits a native fish at the expense of an exotic fish. *Journal of Applied Ecology*, 43, 930-939.
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 133-137.
- Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. P., Bronmark, C., Garvey, J. E., Klosiewski, S. P. 1998. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: Challenges in spatial scaling. *Austral Journal of Ecology*, 23, 53-67.
- Lusk, S., Halačka, K., 1995. The first finding of the tubenose goby, *Proterorhinus marmoratus*, in the Czech Republic. *Folia Zoologica*, 44, 90-92.
- Lusk, S., Vetešník, L., Halačka, K., Lusková, V., Pekárik, L., Tomeček, J. 2008. První záznam o průniku hlaváče černoústého *Neogobius melanostomus* do oblasti soutoku Moravy a Dyje (Česká republika). *Biodiverzita ichtyofauny České republiky, Ústav biologie obratlovců AV ČR Brno, č. 7*, 114-118 s.
- MacInnis, A. J., Corkum, L. D. 2000. Fecundity and reproductive season of the round goby *Neogobius melanostomus* in the Upper Detroit River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129, 136-144.
- Manné, S., Poulet, N. 2008. First record of the western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) in France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 389, 3.

- Manné, S., Poulet, N., Dembski, S. 2013. Colonisation of the Rhine basin by non-native gobiids: an update of the situation in France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 411, 2.
- Marchetti, M. P., Light, T., Moyle, P. B., Viers, J. H. 2004. Fish invasions in California watersheds: Testing hypotheses using landscape patterns. *Ecological Applications*, 14, 1507-1525.
- McKinney, M. L. 2001. Effects of human population, area, and time on non-native plant and fish diversity in the United States. *Biological Conservation*, 100, 243-252.
- Meunier, B., Yavno, S., Ahmed, S., Corkum, L. D. 2009. First documentation of sparing and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 35, 608-612.
- Meyerson, L. A., Mooney, H. A. 2007. Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 199-208.
- Mika, F., Breuer, G., 1928. Die fische und Fischerei des ungarischen Fertö (Neusiedlersees). *Archivum Balatonicum (Tihany)*, 2, 116-131.
- Mikl, L., Adámek, Z., Všeticková, L., Janáč, M., Roche, K., Šlapanský, L., Jurajda, P. 2017. Response of benthic macroinvertebrate assemblages to round (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) and tubenose (*Proterorhinus semilunaris*, Heckel 1837) goby predation pressure. *Hydrobiologia*, 785, 219-232.
- Mills, E. L., Joseph, H. L., Carlton, J. T., Secor, C. L. 1994. Exotic species and the integrity of the Great Lakes: lessons from the past. *BioScience*, 44, 666-676.
- Mittelbach, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology*, 2, 1370-1386.
- Mlíkovský, J., Stýblo, P. 2006. Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. Český svaz ochránců přírody, Praha, 12 s.

- Moorhouse, T. P., Macdonald, D. W. 2015. Are invasives worse in freshwater than terrestrial ecosystems? *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 2, 1-8.
- Moskal'kova, K. I. 1996. Ecological and morphophysiological prerequisites to range extension in the round goby *Neogobius melanostomus* under conditions of anthropogenic pollution. *Journal of Ichthyology*, 36, 584-590.
- Musil, J., Jurajda, P., Z. Adámek, Horký, P., Slavík, O. 2010. Non-native fish introductions in the Czech Republic – species inventory, facts and future perspectives. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 38-45.
- Neilson, M. E., Stepien, C. A. 2009. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 664-684.
- Nichols, S. J., Kennedy, G., Crawford, E., Allen, J., French, J., Black, G., Blouin, M., Hickey, J., Chernyák, S., Haas, R., Thomas, M. 2003. Assessment of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) spawning efforts in the lower St. Clair River, Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 29, 383-391.
- Ojaveer, H. 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* is colonizing the NE Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1, 44-45.
- Phillips, E. C., Washek, M. E., Hertel, A. W., Niebel, B. M. 2003. The round goby (*Neogobius melanostomus*) in Pennsylvania tributary streams of Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 29, 34-40.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D. 2000. Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *BioScience*, 50, 53-65.
- Polačik, M., Janáč, M., Trichkova, T., Vassilev, M., Keckeis, H., Jurajda, P. 2008. The distribution and abundance of *Neogobius* fishes in their native range (Bulgaria) with notes on the non-native range in the Danube River. *Archiv Hydrobiologie Supplements Large Rivers*, 18, 193-208.

- Poos, M., Dextrase, A. J., Schwalb, A. N., Ackerman, J. D. 2010. Secondary invasion of the round goby into high diversity Great Lakes tributaries and species at risk hotspots: potential new concerns for endangered freshwater species. *Biological Invasions*, 12, 1269-1284.
- Prášek, V., Jurajda, P. 2005. Expansion of *Proterorhinus marmoratus* in the Morava River basin (Czech Republic, Danube R. watershed). *Folia Zoologica*, 54, 189-192.
- Pyšek, P., Chytrý, M., Pergl, J., Sádlo, J., Wild, J. 2012. Plant invasions in the Czech Republic: Current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. *Preslia*, 84, 575-629.
- Rahel, F. J. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288, 854-856.
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small word after all. *Freshwater Biology*, 52, 696-710.
- Ray, W. J., Corkum, L. D. 1997. Predation of zebra mussels by round gobies, *Neogobius melanostomus*. *Environmental Biology of Fishes*, 50, 267-273.
- Ray, W. J., Corkum, L. D. 2001. Habitat and site affinity of the round goby. *Journal of Great Lakes Research*, 27, 329-334.
- Ricciardi, A., MacIsaac, H. J. 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 62-65.
- Ricciardi, A., Rasmussen, J. B. 1999. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13, 1220-1222.
- Richardson, D. M., Pyšek, P. 2006. Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409-431.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F., West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93-107.

- Roche, K., Janač, M., Jurajda, P. 2013. A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor – geopolitical change as a driver for invasion. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 416, 23.
- Roche, K. F., Janač, M., Šlapanský, L., Mikl, L., Kopeček, L., Jurajda, P. 2015. A newly established round goby (*Neogobius melanostomus*) population in the upper stretch of the river Elbe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 416, 11.
- Ruesink, J. L. 2005. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology*, 19, 1883-1893.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sannwald, E., Huenneke, L., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., Wall, D. H. 2000. Biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Sapota, M. R. 2004. The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdańsk – a species introduction into the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 514, 219-224.
- Sapota, M. R., Skóra, K. E. 2005. Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdańsk (south Baltic). *Biological Invasions*, 7, 157-164.
- Shorygin, A. A. 1939. Food and food preference of some Gobiidae of the Caspian Sea. *Zoological Journal*, 18, 27-53.
- Skóra, K. E., Rzeznik, J. 2001. Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). *Journal of Great Lakes Research*, 27, 290-299.
- Skóra, K. E., Stolarski, J. 1993. New fish species in the Gulf of Gdansk. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute*. Gdynia, 1, 83.

- Smith, T. B., Skúlason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 111-133.
- Stepien, C. A., Tumeo, M. A. 2006. Invasion genetics of Ponto-Caspian gobies in the Great Lakes: a 'cryptic' species, absence of founder effects, and comparative risk analysis. *Biological Invasions*, 8, 61-78.
- Stohlgren, T. J., Barnett, D., Flather, C., Fuller, P., Peterjohn, B., Kartesz, J., Master, L. L. 2006. Species richness and patterns of invasion in plants, birds, and fishes in the United States. *Biological Invasions*, 8, 427-447.
- Taraborelli, A. C., Fox, M. G., Schaner, T., Johnson, T. B. 2009. Density and habitat use by the round goby (*Apollonia melanostoma*) in the Bay of Quinte, Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 35, 266-271.
- Vašek, M., Jůza, T., Čech, M., Kratochvíl, M., Prchalová, M., Frouzová J., Říha, M., Tušer, M., Seía, J., Kubečka, J. 2011. The occurrence of non-native tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* in the pelagic 0+ year fish assemblage of a central European reservoir. *Journal of Fish Biology*, 78, 953-961.
- Vašek, M., Všetická, L., Roche, K., Jurajda, P. 2014. Diet of two invading gobiid species (*Proterorhinus semilunaris* and *Neogobius melanostomus*) during the breeding and hatching season: No field evidence of extensive predation on fish eggs and fry. *Limnologica*, 46, 31-36.
- Verreycken, H., Breine, J. J., Snoeks, J., Belpaire, C. 2011. First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) in Belgium. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 41, 137-140.
- Vicente, J., Alves, P., Randin, C., Guisan, A., Honrado, J. 2010. What drives invasibility? A multi-model inference test and spatial modelling of alien plant species richness patterns in northern Portugal. *Ecography*, 33, 1081-1092.

- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M., Westbrooks, R. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 1-16.
- Všetická, L., Janáč, M., Vašek, M., Roche, K., Jurajda, P. 2014. Non-native western tubenose gobies *Proterorhinus semilunaris* show distinct site, sex and age-related differences in diet. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 414, 19.
- Vutskits, G. Y. 1911. A new fish species of our fauna. *Állattani Közlemények*, 31-44.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F., Hall, D. J., Mittelbach, G. G. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64, 1540-1548.
- Wiesner, C. 2005. New records of non-indigenous gobies (*Neogobius spp.*) in the Austrian Danube. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 324-327.
- Williamson, M., Fitter, A. 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.
- Wolter, C., Roehr, F. 2010. Distribution history of non-native freshwater fish species in Germany: how invasive are they? *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 19-27.
- Wu, S. H., Sun, H. T., Teng, Y. C., Rejmánek, M., Chaw, S. M., Yang, T. Y. A., Hsieh, C. F. 2010. Patterns of plant invasions in China: Taxonomic, biogeographic, climatic approaches and anthropogenic effects. *Biological Invasions*, 12, 2179-2206.
- Zitek, A., Schmutz, S., Ploner, A. 2004. Fish drift in a Danube sidearm-system: II. Seasonal and diurnal patterns. *Journal of Fish Biology*, 65, 1339-1357.

9. Přílohy



Příloha č. 1: Odlov ryb elektrickým agregátem (Foto: Pavel Sojka)



Příloha č. 2: Experimentální systém nádrží (Foto: Autor).



Příloha č. 3: Úkryt typu trubka (Foto: Autor).



Příloha č. 4: Úkryt typu rostlina (Foto: Autor).



Příloha č. 5: Experimentální kamera s nočním snímáním (Foto: Autor).

Příloha č. 6: Morfometrické parametry ryb. TL – celková délka (z *angl.* Total Length), SL – délka těla (z *angl.* Standard Length), W – hmotnost (z *angl.* Weight), F – samice (z *angl.* Female), M – samec (z *angl.* Male), PS – hlavačka poloměsíčitá (z *lat.* *Proterorhinus semilunaris*), NM – hlaváč černoústý (z *lat.* *Neogobius melanostomus*).

Kolo	Nádrž	Typ úkrytu	Rezident					Narušitel				
			Druh	Pohlaví	TL (mm)	SL (mm)	W (g)	Druh	Pohlaví	TL (mm)	SL (mm)	W (g)
1	1	Trubka	PS	F	51,2	43,8	1,34	NM	M	52,1	43,2	1,41
1	2	Trubka	PS	M	54,4	44,2	1,66	NM	F	51,4	44,1	1,54
1	3	Trubka	PS	M	58,6	46,1	2,45	NM	M	53	45,4	2,29
1	4	Trubka	PS	F	48	38	1,04	NM	M	45,6	38,1	1,05
1	5	Trubka	PS	F	56,4	47	2,34	NM	M	55,4	46	2,19
1	6	Trubka	PS	F	52,5	43,2	1,55	NM	M	51,8	43,7	1,55
1	7	Trubka	PS	M	52	41,9	1,63	NM	M	50,9	42,6	1,57
1	8	Trubka	PS	M	44,9	37,5	1,07	NM	F	45,5	36	1,07
1	9	Trubka	PS	M	46,3	37,2	1,08	NM	F	47,5	39,6	1,22
1	10	Trubka	PS	F	48,1	41,3	1,06	NM	F	48,9	40,5	1,25
1	11	Trubka	PS	F	47,6	40,4	1,18	NM	F	49,9	41,4	1,29
1	12	Trubka	PS	F	45,2	36,7	0,85	NM	F	44,2	37,5	1,02
1	13	Trubka	PS	F	47,7	39,6	1,05	NM	F	47,1	40,2	1,09

1	14	Trubka	PS	F	52,6	43,1	1,2	NM	F	49,6	42,1	1,41
1	15	Trubka	PS	F	44,5	36	0,84	NM	F	42,7	35,8	0,94
1	16	Trubka	PS	F	43,8	36,6	0,85	NM	F	42,3	35,8	1,05
2	1	Trubka	PS	F	49,4	42,6	1,31	PS	F	50,5	41,8	1,26
2	2	Trubka	PS	M	47,4	38,6	1,08	PS	F	47,1	38,4	1,06
2	3	Trubka	PS	F	50,2	41,1	1,17	PS	M	49,7	40,4	1,2
2	4	Trubka	PS	M	54,9	43,8	1,65	PS	M	55	45,4	1,62
2	5	Trubka	PS	F	45	35,7	0,86	PS	M	46,1	37,5	0,85
2	6	Trubka	PS	F	46,9	38,4	1,09	PS	F	48,8	40,7	1,12
2	7	Trubka	PS	F	46,9	35,4	0,83	PS	F	46,9	38,3	0,86
2	8	Trubka	PS	M	54,6	43,7	1,51	PS	F	52,4	43,8	1,43
2	9	Trubka	PS	M	54	44,6	1,52	PS	F	54	45,3	1,52
2	10	Trubka	PS	M	50,3	40,8	1,32	PS	M	52,9	42,7	1,33
2	11	Trubka	PS	F	44,9	36,9	0,89	PS	F	45,8	36,4	0,95
2	12	Trubka	PS	F	43,7	35	0,74	PS	M	46,2	38,7	0,77
2	13	Trubka	PS	F	46,8	38,8	0,97	PS	M	46,8	38,9	0,91
2	14	Trubka	PS	M	52,1	43,1	1,5	PS	M	52,9	44,3	1,44
2	15	Trubka	PS	M	47,9	40,4	1,19	PS	F	47,8	40,1	1,13
2	16	Trubka	PS	M	49,1	40,2	1,28	PS	F	49,7	41	1,22
3	1	Rostlina	PS	M	59,5	49,5	2,42	NM	M	60,1	49,1	2,39
3	2	Rostlina	PS	F	57	45,4	1,87	NM	M	57,3	48,3	1,93
3	3	Rostlina	PS	M	56,9	47,5	2,05	NM	M	56,4	47	2,05
3	4	Rostlina	PS	M	51,1	42,5	1,34	NM	M	52,4	41,9	1,47
3	5	Rostlina	PS	M	60,6	49,7	2,23	NM	M	56,2	46,6	2,28
3	6	Rostlina	PS	M	60,8	50	2,29	NM	F	60	49,4	2,43
3	7	Rostlina	PS	F	48,4	39	1,09	NM	M	47,2	39,1	1,17
3	8	Rostlina	PS	M	56,9	49	2,12	NM	F	57,2	46,9	1,98
3	9	Rostlina	PS	M	60	48,6	2,36	NM	F	60,1	50,5	2,37
3	10	Rostlina	PS	M	50,9	41,9	1,2	NM	M	49,9	41,8	1,22
3	11	Rostlina	PS	M	55,9	44,9	1,64	NM	M	54,2	46,1	1,64
3	12	Rostlina	PS	M	61,2	51	2,63	NM	F	62,4	50,7	2,6
3	13	Rostlina	PS	M	55,8	45,5	1,75	NM	M	57,3	46,4	2,76
3	14	Rostlina	PS	M	60,8	49,5	2,78	NM	F	61,4	51,3	2,74
3	15	Rostlina	PS	M	52,8	43	1,36	NM	M	51,6	43,9	1,33
3	16	Rostlina	PS	F	53,1	44,2	1,55	NM	M	52,6	43,5	1,45
4	1	Rostlina	PS	M	51,3	41,8	1,44	NM	M	50,8	41,6	1,45
4	2	Trubka	PS	M	51,6	42,5	1,55	NM	M	52,2	43,6	1,55
4	3	Rostlina	PS	F	51,8	41,8	1,47	NM	M	49,5	42,7	1,4
4	4	Rostlina	PS	M	55,1	46,3	1,92	NM	M	54	43,7	1,86
4	5	Rostlina	PS	F	47,1	38,5	1,14	NM	M	48,1	38,5	1,14
4	6	Rostlina	PS	M	53,3	43,7	1,66	NM	M	52,1	44,6	1,61
4	7	Rostlina	PS	M	50,1	41,2	1,39	NM	M	52,1	41,5	1,29
4	8	Rostlina	PS	M	58	46,7	2,06	NM	M	56,8	45,1	2,12
4	10	Rostlina	PS	M	60,7	48,3	2,5	NM	M	62,5	52,6	2,6
4	11	Trubka	PS	M	51,3	42,6	1,52	NM	M	51,5	43,5	1,54

4	12	Trubka	PS	M	53,9	43,8	1,67	NM	M	53,4	42,9	1,69
4	13	Trubka	PS	M	44,1	36,4	0,88	NM	M	44,4	37	0,88
4	14	Trubka	PS	F	49,1	40,3	1,22	NM	M	48,8	41,5	1,21
4	15	Trubka	PS	M	64	51,3	2,8	NM	F	64,9	52,9	2,86
4	16	Trubka	PS	M	47,3	38,2	1,02	NM	M	45,5	37,3	1,02
5	1	Trubka	PS	F	53,7	44,7	1,39	NM	M	52,3	42,7	1,38
5	2	Trubka	PS	M	57,7	47,1	2,38	NM	M	56,8	48,3	2,26
5	3	Trubka	PS	M	52,3	41,9	1,54	NM	M	53,2	41,9	1,67
5	4	Trubka	PS	F	56,4	47,8	1,93	NM	M	54,2	45,8	1,81
5	6	Trubka	PS	M	48,3	39,4	1,21	NM	M	49,1	39,7	1,31
5	7	Trubka	PS	M	58,1	47,3	1,99	NM	F	58,6	47	2,04
5	8	Trubka	PS	F	52,6	42,5	1,43	NM	F	51,2	43	1,38
5	9	Trubka	PS	F	49,4	40,7	1,2	NM	M	51,4	40,9	1,23
5	10	Rostlina	PS	M	64,2	54,2	3,03	NM	F	66,2	56	3,12
5	12	Rostlina	PS	F	50,1	40,8	1,18	NM	M	49,9	41,4	1,18
5	14	Rostlina	PS	F	50,7	42,4	1,45	NM	F	52,5	43	1,56
5	16	Rostlina	PS	M	54,3	44,4	1,78	NM	F	55,2	45,7	1,8
6	4	Rostlina	PS	M	58,3	48,2	2,27	NM	F	57,9	48,7	2,25
6	6	Rostlina	PS	F	52	41,5	1,51	NM	M	50,9	42,9	1,5
6	7	Rostlina	PS	F	50,2	41,4	1,39	PS	F	46,3	39,2	1,32
6	11	Rostlina	PS	F	51,4	42,3	1,28	NM	F	49,3	41,7	1,28
6	13	Rostlina	PS	M	55,1	44,3	2,08	PS	M	58,7	47,2	2,19
6	14	Trubka	PS	F	46,9	39,5	1,12	PS	F	49,3	40,6	1,17
6	15	Trubka	PS	F	45,3	37,3	1,04	PS	M	48,3	40,1	1,06
6	16	Trubka	PS	F	50,5	40,5	1,39	PS	M	50,6	40,3	1,35
7	1	Rostlina	PS	M	54,3	44,1	1,83	PS	F	53,3	43,8	1,78
7	2	Rostlina	PS	M	51,5	41,4	1,49	PS	F	50,6	40,8	1,54
7	3	Rostlina	PS	M	57,3	47,3	2,1	PS	F	58	47,2	2,1
7	4	Rostlina	PS	F	50,6	41,1	1,5	PS	F	50,6	41,6	1,51
7	5	Rostlina	PS	M	55,5	45,5	1,94	PS	M	54,4	44,3	1,99
7	6	Rostlina	PS	F	52,2	42	1,54	PS	F	53,5	43,4	1,58
7	7	Rostlina	PS	F	46,6	37,3	1,09	PS	M	47,8	38,1	1,14
7	8	Rostlina	PS	F	50,6	40,7	1,32	PS	F	50,4	40,9	1,28
7	9	Rostlina	PS	M	55,8	45,6	2,08	PS	M	57,3	46,5	2,13
7	10	Rostlina	PS	F	52,8	43,1	1,71	PS	F	53,6	42,7	1,66
7	11	Trubka	PS	M	52,4	42,8	1,48	PS	F	51,6	43,2	1,54
7	13	Trubka	PS	F	55	44,8	1,85	PS	M	55	44,1	1,92
7	14	Trubka	PS	F	56	38,2	1,03	PS	F	45,3	37,6	0,98
7	15	Trubka	PS	F	53,3	43,5	1,69	PS	F	53,6	43,5	1,66
7	16	Trubka	PS	F	51,6	41	1,33	PS	F	50,9	41,8	1,32
8	1	Rostlina	PS	F	61,1	51,8	2,23	NM	M	59,1	49,8	2,32
8	2	Rostlina	PS	F	55,4	46,5	1,88	NM	F	54,9	46,4	1,85
8	3	Rostlina	PS	F	53,6	43,9	1,59	NM	M	53,3	42,3	1,7
8	4	Rostlina	PS	M	55,5	45,6	1,95	NM	F	58,5	48,1	2
8	5	Rostlina	PS	M	61,3	50,5	2,67	NM	F	62,5	51,2	2,64

8	6	Rostlina	PS	M	56,4	56,2	2,01	NM	F	56,5	47,6	2,08
8	7	Rostlina	PS	F	55,9	45,5	1,92	NM	M	56,9	46,2	1,89
8	8	Rostlina	PS	F	53,9	44,3	1,48	PS	M	54,1	44,6	1,54
8	9	Rostlina	PS	M	61,3	51,3	2,43	PS	M	60,6	50,1	2,39
8	10	Rostlina	PS	M	60	49,5	2,28	PS	M	59,9	49,2	2,27
8	11	Trubka	PS	M	58,1	47,6	2,01	PS	M	58,2	46,9	1,98
8	12	Trubka	PS	M	51,1	41	1,28	PS	M	51	41,5	1,22
8	13	Trubka	PS	F	55,4	45,6	1,65	PS	M	56,2	45,5	1,66
8	14	Trubka	PS	M	62,5	51,9	2,7	NM	F	63,1	52,5	2,7
9	1	Rostlina	PS	F	52,2	41,6	1,44	NM	F	52,5	43,9	1,53
9	3	Rostlina	PS	M	64,9	52,9	3,14	NM	F	65,7	53,5	3,12
9	4	Rostlina	PS	M	64,5	53,2	2,94	NM	F	63,9	54,2	2,94
9	5	Rostlina	PS	F	53,9	44,4	1,55	NM	M	53,4	43,7	1,61
9	6	Rostlina	PS	M	62,1	50,5	2,81	PS	M	63,7	51,6	2,72
9	7	Rostlina	PS	M	56,1	45,9	1,87	PS	M	57,3	46,8	1,82
9	8	Rostlina	PS	M	56,1	46,2	2,11	PS	M	58,4	47,2	2,2
9	9	Rostlina	PS	M	60,9	50,4	2,3	PS	F	60,4	49,8	2,27
9	10	Rostlina	PS	F	57,6	47,1	2,09	PS	M	58,8	48,6	2,13
9	11	Trubka	PS	M	62	50,7	2,58	NM	F	63,1	51,6	2,57
9	12	Trubka	PS	F	56,3	46,6	2	NM	M	55,4	46,2	2
9	13	Trubka	PS	F	58,3	48,5	2,17	NM	F	57,9	47,5	2,17
9	14	Trubka	PS	M	60,3	50,6	2,26	PS	M	60,4	50,4	2,3
9	15	Rostlina	PS	M	57,7	47,7	2,19	PS	M	58,5	48,4	2,08
9	16	Rostlina	PS	M	51,2	41,6	1,31	PS	M	52,6	42,1	1,36
10	1	Rostlina	PS	F	66,1	53,9	3,07	NM	F	65	55	2,99
10	2	Rostlina	PS	M	64,9	53,6	3,06	NM	F	64,6	52,5	3,1
10	3	Rostlina	PS	F	65	52,4	2,98	NM	F	65,4	53,8	3,02
10	4	Rostlina	PS	F	67,3	56,2	2,91	NM	F	66,6	55,8	2,96
10	5	Rostlina	PS	M	10	57,4	3,32	NM	F	68,6	58,2	3,35
10	6	Rostlina	PS	F	62,6	51,3	2,51	NM	F	62,1	52,9	2,54
10	7	Rostlina	PS	F	54,5	45,7	1,55	PS	F	56	46,4	1,6
10	9	Rostlina	PS	F	55,1	44,5	1,72	PS	M	55	44,5	1,81
10	10	Rostlina	PS	F	50,5	41,5	1,42	PS	M	52,3	42,7	1,41
10	11	Trubka	PS	M	51,8	43,5	1,5	PS	F	52,3	42,5	1,44
10	12	Trubka	PS	F	56,3	46,4	1,79	PS	F	55,5	45,6	1,73
10	14	Trubka	PS	M	58,7	48,3	1,99	PS	F	56,8	47,2	2,02
10	16	Trubka	PS	M	61,7	50,3	2,71	PS	M	60,2	49,7	2,61
11	2	Rostlina	PS	M	53,2	43,5	1,57	PS	F	53,1	43,3	1,63
11	3	Rostlina	PS	M	60,1	48,7	2,54	PS	F	58,2	47,7	2,48
11	4	Rostlina	PS	M	59,2	48,6	2,13	PS	F	57,6	47,7	2,02
11	5	Rostlina	PS	M	57,2	47	1,88	PS	F	56	45,7	1,88
11	6	Rostlina	PS	F	56,6	47,3	2,05	PS	M	57,8	47,3	2,09
11	7	Rostlina	PS	F	54,3	45	1,79	PS	M	54,9	45	1,88
11	8	Rostlina	PS	F	56,2	46,5	1,84	PS	M	56,1	45,4	1,87
11	9	Rostlina	PS	F	55,4	46,4	1,52	PS	M	54,6	44,9	1,52

11	10	Rostlina	PS	F	51,9	42,5	1,21	PS	F	51	41,5	1,29
11	12	Rostlina	PS	F	55,6	44,7	1,73	PS	F	55,2	45,2	1,71
11	13	Trubka	PS	F	49,8	41,7	1,23	PS	F	49,4	41,1	1,3
11	14	Trubka	PS	F	51,6	41,4	1,46	PS	F	52,4	42,7	1,54

10. Abstrakt

Kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou a hlaváčem černoústým

Nepůvodní druhy ryb často způsobují snížení početnosti nebo úplné vytlačení druhů původních. Jedním z důvodů tohoto fenoménu je kompetice o stanovitě a úkryt. Pro bentické a především pak speleofilní druhy ryb je přítom úkryt zásadní pro udržení stabilních populací. Kompetice o úkryt však neprobíhá jenom mezi nepůvodní a původní ichtyofaunou, ale také mezi nepůvodními druhy navzájem. Cílem bakalářské práce bylo experimentální vyhodnocení kompetice o úkryt mezi hlavačkou mramorovanou – poloměsíčitou (*Proterorhinus semilunaris*) a hlaváčem černoústým (*Neogobius melanostomus*) v závislosti na typu úkrytu, denní době, pohlaví a druhu ryby. Experimentální část zahrnovala jedenáct kol experimentů. V každém dílčím kole experimentu proběhlo 16 opakování (nádrží). Ve všech dílčích kolech experimentů byly jako rezidentní ryby nasazeny hlavačky poloměsíčité. Pro sledování mezidruhové konkurence o úkryt byl jako narušitel do nádrží přidán hlaváč černoústý. Nádrže byly osazeny úkryty dvojího typu (úkryt typu „rostlina“, úkryt typu „trubka“). Pro sledování interakcí ryb byly zvoleny 4 časové intervaly (2 během dne, 2 během noci). Průběh experimentu byl zaznamenán kamerami s nočním snímáním. Z pořízených videozáznamů byl vyhodnocen čas strávený v úkrytu. Soliterní ryba (bez přítomnosti narušitele) strávila signifikantně delší dobu v úkrytu ve dne bez ohledu na pohlaví a typ úkrytu. U vnitrodruhové kompetice (hlavačka vs. hlavačka) strávila více času v úkrytu rezidentní ryba oproti narušiteli. U mezidruhové kompetice (hlavačka vs. hlaváč) byl však čas strávený v úkrytu narušitelem delší v porovnání se situacemi, kdy byly narušitelskými rybami hlavačky.

Na základě těchto výsledků lze usuzovat, že je hlaváč černoústý agresivnějším druhem než hlavačka poloměsíčitá, což může také vysvětlovat jeho úspěšné šíření v přírodních podmínkách.

Klíčová slova: disperze, invaze, kompetice, nepůvodní ryby, hlaváčovití

11. Abstract

Shelter competition between western tubenose goby and round goby

Non-native species very often causes reduction of quantity or they completely replace the native species. One of reasons of this phenomenon is competition for habitat and shelter. Shelter is essential for benthic and primarily for speleophilous fish species to keep stable populations. Non-native species compete for shelter not only with native fauna, but also with other non-natives species too. The aim of the B. Sc. thesis was experimental evaluation of shelter competition between western tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) and round goby (*Neogobius melanostomus*) in dependence upon shelter type, time of the day, sex and species. The experiment was conducted in eleven trials with 16 repetitions (tanks) in each trial. Western tubenose goby was always the resident fish in each trial. Invader was either conspecific (intraspecific competition) or round goby (interspecific competition). Two types of shelter were used (“plant imitation” and “rocky substratum imitation”). Shelter occupancy was evaluated in four 1-hour intervals (two intervals during the day and two during the night). The course of experiment was recorded by cameras with infrared illumination. Solitary fish (without intruder) spent significantly longer time in shelter during the day regardless of sex and shelter type. In the intraspecific competition (western tubenose goby vs. western tubenose goby), the resident fish spent more time in the shelter than the intruder. In the interspecific competition (western tubenose goby vs. round goby), the intruder spent more time in the shelter compared to situations when western tubenose goby was intruder.

In conclusion, round goby could be considered more aggressive species than western tubenose goby. It could explain successful spread of round goby in the natural conditions.

Key words: dispersion, competition, gobiids, invasion, non-native fish