

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vizuální komunikace u ryb**

**Bakalářská práce**

**Jiří Šíma**

**Akvakultura a péče o vodní ekosystémy**

**Vedoucí práce Ing. Miloslav Petrtýl, Ph.D.**

**© 2024 ČZU v Praze**

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vizuální komunikace ryb" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 24.4.2024

---

## **Poděkování**

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Miloslavovi Petrtýlovi, Ph.D. za věcné rady a za odborný přístup k vedení práce. Dále bych chtěl poděkovat celé své rodině za bezmeznou podporu při psaní této bakalářské práce a v průběhu celého života. Zvláštní dík poté patří mé přítelkyni.

# Vizuální komunikace u ryb

## Souhrn

Tato práce byla zpracována jako literární rešerše zabývající se komunikačními systémy ryb s důrazem na vizuální formu komunikace.

Na začátku práce byla uvedena problematika komunikačních systémů používaných ve zvířecí říši s důrazem právě na ryby. Z informací zde uvedených by mělo vyplývat jaké komunikační systémy rozlišujeme a k čemu slouží. Následující část práce pojednala přímo o významu, způsobu a efektu vizuální komunikace. Dále zde byly obsaženy informace o očním aparátu, schopnosti komplexního barevného vidění u ryb a vizuálních podmínkách, které se vyskytují ve vodním prostředí. V těchto kapitolách byly shrnuty aspekty vizuální vybavenosti ryb, které zdůvodňují rozsáhlé využívání právě vizuálního způsobu komunikace. Zmíněn zde byl i jasný efekt přítomnosti predátora na způsob komunikace mezi jedinci.

Důležitým bodem práce bylo zmínění výskytu primárně antropogenních změn ve vodním prostředí. Tyto změny totiž ve značné míře ovlivňují schopnost přenosu informací napříč všemi komunikačními systémy. Spolu s tím byla zmíněna i důležitost multimodálního způsobu komunikace. Při použití tohoto způsobu jsou druhy schopny lépe reagovat na přítomné změny v prostředí a zvyšují tím zejména svou reprodukční úspěšnost.

V další kapitole byla popsána čeleď Cichlidae. Její druhová variabilita a vlastnosti zdůrazňují vhodnost použití druhů z této čeledi jakožto vhodných modelových organismů pro studii vizuální komunikace. V samotném závěru práce byl na konkrétních studiích fakticky vyzdvihnut význam této formy komunikace pro sociální interakce mezi jedinci. Jednalo se o studii sociálních interakcí probíhajících mezi rodiči a potomky první dny po vykulení potěru druhu kančíka příčnopruhého (*Amatitlania nigrofasciata* Günther, 1867) a vlivu vizuálních signálů ve vztahu k reprodukčnímu chování a následné plodnosti jedinců druhu tlamouna nilského (*Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758).

**Klíčová slova:** smysly, zrak, komunikační systémy, reprodukční chování, Cichlidae

# Visual communication of fish

## Summary

This thesis is a literature summary about fish communication systems with accent on the visual form of communication.

At the beginning of the thesis were introduced the problems of communication systems used in the animal kingdom with accent on fish. The information presented here should indicate what communication systems are present in fish and what they are used for. The next part of this thesis summarized information about meaning, method and effect of visual communication. It also included information about the ocular apparatus, the ability of complex color vision in fish, and the visual conditions that occur in the aquatic environment. These chapters summarized aspects of the visual facilities of fish that justify the extensive use of visual communication. Also there was mentioned the clear effect of predator presence on the style of communication between individuals.

An important part of this thesis was mentioning of the occurrence of primarily anthropogenic changes in the aquatic environment. This is because these changes greatly affect the ability to transmit information across all communication systems. Along with this, the importance of multimodal communication was also mentioned. When using this type of communication, species are able to better respond to changes in the environment and hence increase their reproductive success.

In the next chapter, there was provided description of the family Cichlidae. Its species variation and characteristics highlight the suitability of using these species as a suitable model of organisms used for the study of visual communication. At the end of the thesis, the importance of this form of communication for social interactions between individuals was factually highlighted with the use of specific studies. First study provided facts from the study of the social interactions taking place between parents and offspring during the first days of free swimming fry of convict cichlid and second study proved the influence of visual signals in relation to reproductive behaviour and subsequent fecundity in Nile tilapia.

**Keywords:** senses, sight, systems of communication, reproductive behaviour, Cichlidae

# 1 Obsah

|       |  |    |
|-------|--|----|
| 2     | Úvod.....  | 7  |
| 3     | Cíl práce.....   | 8  |
| 4     | Úvod do vizuální komunikace ryb .....                                      | 9  |
| 4.1   | Komunikace u zvířat.....   | 9  |
| 4.2   | Komunikace u kostnatých ryb .....  | 10 |
| 4.3   | Vizuální komunikace ryb .....  | 14 |
| 4.4   | Popis zrakového aparátu kostnatých ryb .....                               | 17 |
| 4.5   | Co ovlivňuje viditelnost pod vodou .....                                   | 22 |
| 4.6   | Změny v komunikaci ryb při predáční hrozbě.....                            | 25 |
| 4.7   | Vlastnosti vodního prostředí ovlivňující chování predátora a kořisti ..... | 28 |
| 5     | Komunikační systémy ryb v souvislosti se změnami prostředí.....            | 30 |
| 5.1.1 | Ovlivnění chemické komunikace .....  | 30 |
| 5.1.2 | Ovlivnění elektrické komunikace.....                                       | 32 |
| 5.1.3 | Ovlivnění akustické komunikace .....                                       | 33 |
| 5.1.4 | Ovlivnění vizuální komunikace .....  | 34 |
| 6     | Vizuální komunikace u čeledi Cichlidae .....                               | 37 |
| 7     | Závěr .....  | 42 |
| 8     | Literatura.....  | 43 |

## 2 Úvod

Schopnost komunikace je pro většinu zvířecích druhů důležitou součástí života a ani u ryb tomu není jinak. Odborná literatura rozděluje rybami vysílané a přijímané signály do příslušných komunikačních systémů. Komunikačními systémy rozumíme kombinované vyjadřování, přenos a příjem signálů v různých formách, konkrétně pak ve formě vizuální, chemické, akustické, elektrické a hmatové (Sluijs et al. 2010). V případě, kdy je signál tvořen prvky víceřých komunikačních systémů, hovoříme o takzvané multimodální komunikaci (Candolin 2003). Základem úspěšné komunikace je odeslání signálu ze strany odesílatele a následný příjem nepozměněného signálu na straně příjemce. Narušování a změny ve vodním prostředí vlivem primárně antropogenní činnosti vedou ke změně funkčnosti určitých forem komunikace. Může to být třeba zvýšená eutrofizace vod splachem z polí, změna světelných podmínek, nebo rychlosti proudění vody (Seehausen et al. 1997). Například stavba příčných překážek mění dostupnost chemických signálů v říčních tocích a tím se snižuje efektivita použití těchto signálů (Webster a Weissburg 2009). Ryby jsou proto nuceny hledat nové způsoby, jak spolu efektivně komunikovat (Sluijs et al. 2010). V případě, kdy ryby nenaleznou efektivní náhradní způsob komunikace, například k účelům reprodukce, může docházet k postupné hybridizaci příbuzných druhů a k pozvolnému vymizení čistých genetických linií. Tento případ ve své studii popsal (Fisher et al. 2006).

Při reprodukčním chování je v odborné literatuře nejvíce zmiňovanou formou komunikace právě vizuální komunikace. Mezi skupiny ryb, u kterých se ve studiích nejčastěji pozoruje vizuální komunikace, patří čeleď Cichlidae. Je to dáno její velkou diverzitou v barevných fenotypových variantách a komplexním systémem namlouvání. Dvě třetiny všech známých druhů cichlid obývají velká jezera v Africe (Viktoriino, Malawi a Tanganika). Právě díky dobrým viditelnostním podmínkám v těchto jezerech (hlavně Malawi) se u cichlid staly vizuální signály důležitou formou komunikace. Ta jim slouží primárně k mezidruhovému odlišení, dále k předání informací při namlouvání a k teritoriálním soubojům hlavně mezi samci stejného druhu (Flores 2015). Kromě již zmíněné vizuální komunikace sledované během reprodukčního chování se studie často zabývají i následnou vizuální komunikací mezi potomky a rodiči. Pro uhlídání volně plovoucího potěru se tento typ komunikace zdá být nenahraditelnou formou, kdy při jeho absenci rapidně klesá počet narozených jedinců, kteří se dostanou do juvenilní fáze života. Přínosné jsou i studie zabývající se změnami chování ryb při teritoriálních soubojích a v reprodukčním chování za přítomnosti predátora.

### **3 Cíl práce**

Cílem práce bylo vytvořit souhrn informací týkající se komunikačních systémů ryb se zaměřením na komunikaci vizuální. Práce má uvést čtenáře do problematiky komunikačních systémů a na konkrétních studiích popsat hlavně přínos vizuální komunikace pro rybí druhy a spektrum jejího použití pro interakce mezi jedinci. Dalším cílem bylo upozornit na problematiku změn podmínek ve vodních ekosystémech vlivem antropogenní činnosti, a s tím souvisejících dopadů na komunikační systémy ryb. Závěrem práce byly popsány vybrané studie u druhů z čeledi Cichlidae jakožto vhodném modelovém organismu pro studii vizuální komunikace.



## 4 Úvod do vizuální komunikace ryb

### 4.1 Komunikace u zvířat

Stejně jako je tomu u lidí, i u většiny ostatních zvířecích taxonů tvoří dorozumívání se mezi sebou důležitou součást jejich života, a to jak na úrovni vnitrodruhové, tak i mezidruhové. U zvířat se proto vyvinuly různé způsoby, jak mezi sebou komunikovat. Hovoříme o komunikačních systémech. Těmi rozumíme kombinované vyjadřování, přenos a příjem signálů v různých formách, konkrétně pak ve formě vizuální, chemické, akustické, elektrické a hmatové (Sluijs et al. 2010). Evoluce komunikačních systémů, které zvířata používají nejen při rozmnožování je složitá: signály a smyslové systémy mohou být ovlivňovány nezávisle na sobě jak procesem přirozeného, tak i pohlavního výběru (Andersson 1994). Kromě toho mohou být projevy a příjem signálů geneticky podmíněné nebo plastické, a to například díky závislosti na kondici jedince kdy lepší kondice vede k větší propracovanosti určitých znaků (Price 2006).

Schopnost efektivně komunikovat s konspecifickými a heterospecifickými druhy hraje v životě všech zvířat významnou roli (Gilliam 2011). Ryby komunikují v různých podmínkách, kde prakticky vždy najdeme nějaká ekologická omezení, která mohou bránit přenosu signálu a následně představovat riziko nechtěného odhalení (Ladich 2019). Predace představuje jednu z hlavních výzev v životě ryb a je důležitým faktorem ovlivňujícím využívání stanovišť a teritorií, stejně jako potravní a jiné chování u všech druhů (Bessey & Heithaus 2013).

Predátoři mohou na živočichy působit vícerymi způsoby než jen tím, že na ně zaútočí. U lovených zvířat se proto vyvinuly různé obranné mechanismy. Konkrétně jsou to behaviorální a fyziologické reakce na stres, zvyšující šanci na přežití. Vysoce hlasově aktivní taxony, jakými jsou například ptáci nebo kytovci, vykazují jasné reakce i adaptace v hlasovém i sociálním chování při konfrontaci s predátory (Jakobsson et al. 1995). Například ve studiích mezi zástupci velryb bylo zjištěno, že vorvani (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758), plejtváci šedí (*Eschrichtius robustus* Lilljeborg, 1861) a běluhy (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776), reagují na zvuk volání kosatek (*Orcinus orca* Linnaeus, 1758) změnou svého sociálního chování, snížením aktivity spojené s hledáním potravy a omezením vydávání zvuků (Cummings & Thompson 1971; Fish & Vania 1971; Curé et al. 2013). U zástupců ryb konkrétně u druhu šprot obecný (*Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758) a makrela obecná (*Scomber scombrus* Linnaeus, 1758) byly sledovány tyto reakce na zvuky potenciální hrozby. V klidné pobřežní lokalitě byla při experimentu hejna zmíněných druhů vystavena krátkým sekvencím opakovaných impulzních zvuků. Použitou nahrávkou byl zvuk dopadu beranidla používaného ve stavitelství. Výskyt behaviorálních reakcí hejn se zvyšoval s rostoucí hladinou hlasitosti použité nahrávky. Výsledkem byly následné reakce. Hejna šprotů se ve většině případů rozptylovala do prostoru a hejna (*Scomber scombrus*) měnila hloubku, ve které se pohybovala (Hawkins et al. 2014). Ryby tedy reagují na zvuky, a s tím spojené potencionální nebezpečí, obdobně jako již zmíněné taxony velryb a ptáků a je proto potřeba na komunikaci mezi rybami nahlížet obdobně jako u zmíněných savců a ptáků.

## 4.2 Komunikace u kostnatých ryb

U kostnatých ryb, na které se zaměřuje tato práce, je tomu stejně, jako bylo popsáno předešlé kapitole. Různé komunikační systémy slouží rybám v různých situacích a většina ryb je proto vybavena možností používat vícero těchto systémů, což se jeví jako nejvýhodnější komunikační forma. Mluvíme o takzvaných multimodálních signálech. Multimodální signál je takový signál, který se skládá z vícero signálů, které pocházejí z nejméně dvou různých komunikačních systémů, například by to bylo při současném použití chemického a vizuálního signálu (Candolin 2003). Tyto signály nejlépe kompenzují změny podmínek okolního prostředí a zvyšují šanci na úspěšné doručení komunikačního signálu (Bro-Jørgensen 2010). Akustické signály rybám například usnadňují vnitrodruhové rozpoznávání a urychlují tření (Marshall 1972). Použití chemických signálů je mezi rybami široce rozšířeno, což je dáno zejména usnadněnou rozpustností a jednodušším šířením chemických látek ve vodě (Sorensen & Stacey 2004). Ryby využívají chemické signály například při rozpoznávání druhů během páření (Smadja & Butlin 2009), při rozhodování se, kterého partnera si z dostupných jedinců svého druhu vybrat (Wong et al. 2005; Milinski 2006) a při synchronizaci reprodukčního chování (Sorensen & Stacey 2004).

Feromony jsou tedy častým smyslovým prostředkem ovlivňujícím reprodukci ryb (Stacey 2003). U čeledi Cyprinidae, se jedná konkrétně o feromon „4-pregnen-17 $\alpha$ ,20 $\beta$ -diol-3-on (17,20 $\beta$ P)“ vypouštěný do prostředí z moči samic, tento feromon synchronizuje dobu tření a zvyšuje produkci spermií u samců (Dulka et al. 1987). V rámci vnitrodruhové vizuální komunikace vede zpozorování samce samicí k zvýšení frekvence jejich ovulací. Děje se tak konkrétně například u druhů ryb: tlamoun mosambický (*Oreochromis mossambicus* Peters, 1852) (Silverman 1978), čichavec šedý (*Trichopodus trichopterus* Pallas, 1770) (Kramer 1972) a dánio pruhované (*Danio rerio* Hamilton, 1822) (Eaton & Farley 1974). Méně běžnou formu komunikace využívají zástupci africké čeledi Mormyridae, například mezi akvaristy oblíbený druh rypoun Petersův (*Gnathonemus petersii* Günther, 1862). Tento druh je skoro slepý, ale díky elektrickému orgánu je schopný komunikovat a orientovat se i v naprosté tmě. Naopak raritní druh mezi akvaristy, paúhoř elektrický (*Electrophorus electricus* Linnaeus, 1766), zástupce jihoamerické čeledi Gymnotidae, dokáže vyprodukovat tak silný elektrický výboj (až 650 V), že je s ním schopný omračovat svou kořist. Jeho elektrický orgán mu tedy neslouží pouze k orientaci a komunikaci, ale z velké části i k lovu. Tyto čeledi ryb dokáží produkovat elektrické náboje prostřednictvím pro ně specifického orgánu, díky němuž jsou schopny využívat elektrické formy komunikace, která jim slouží například k rozpoznání konspecifických a heterospecifických jedinců, a také konkrétních jedinců svého druhu (Zakon et al. 2002; Arnegard et al. 2006; Feulner et al. 2009; Fugère a Krahe 2010).

Studie zabývající se komunikací ryb, se zaměřením na evoluční diverzifikaci, mají tendence zdůrazňovat důležitost vizuálních signálů ve spojitosti s výběrem partnera, soupeřením o dané partnery a zastrahováním potenciálního predátora. Nejvíce zmiňovanými druhy, které hojně využívají vizuálních signálů jsou zástupci čeledi Cichlidae, ale i jiné druhy, kterými je například (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758), nebo (*Poecilia reticulata* Peters, 1859); (Endler 1983; Seehausen et al. 1997; Boughman 2001; Albert et al. 2007; Kemp et al. 2008; Seehausen et al. 2008).

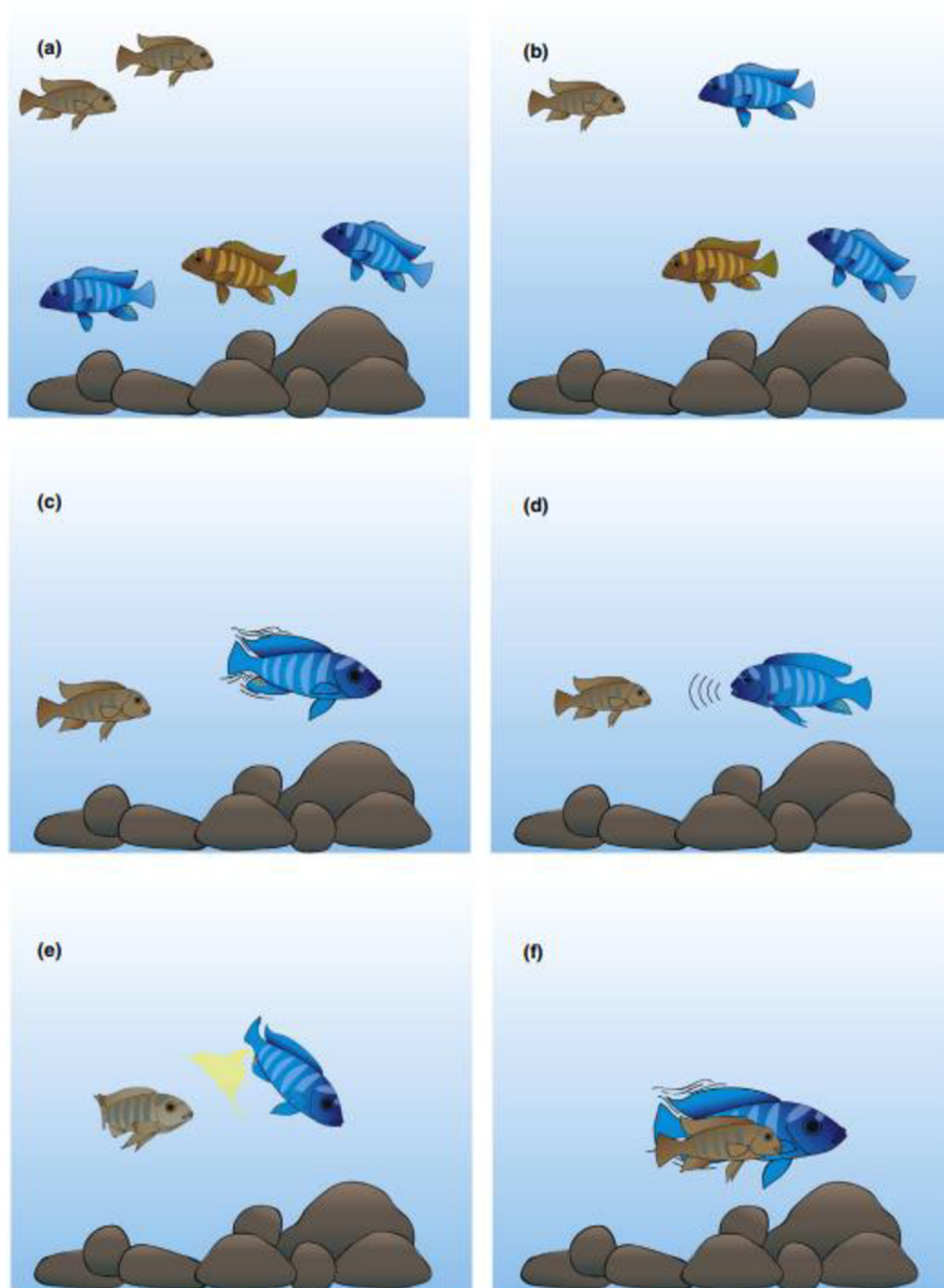
Ryby používají k vizuální komunikaci různé dynamické projevy, jako je změna barvy nebo pohyb určitými částmi těla (Helfman et al. 2009). Mezi nejpoužívanější tělesné pohyby patří vztyčování ploutví nebo rozevírání skřelí. Tyto dva pohyby jsou nejvíce užívány v případě teritoriálních soubojů. Oproti tomu mávání nebo třesení ploutvemi může sloužit k vícero účelům. Jedním z nich může být vymezení prostoru pro čerstvě vykulený potěr, hojně využíváno například druhem (*Amatitlania nigrofasciata* Günther, 1867). Další funkcí pohybu ploutví může být vyslání agresivně nebo submisivně laděných signálů a signalizace konspecifickým jedincům v rámci hejna. Například Keenleyside (1955) ve své studii zjistil, že pokud by rybka druhu tetra průsvitná (*Pristella riddlei* Meek, 1907) dnes používaný název (*Pristella maxillaris* Ulrey, 1894) přišla o černobílé zbarvení na špičce své hřbetní ploutve názorné na Obrázku 1, nebyla by už nikdy přijata zpět do hejna.



## **Pristella riddlei (characid)**

**Obrázek 1** Znázornění černobílé skvrny na hřbetní ploutvi u tetry průsvitné. Upraveno dle Keenleyside (1955).

Vizuální komunikace ovlivňuje širokou řadu sociálních interakcí. Například během reprodukce u mnohých druhů ryb jedinci používají komplexní systém namlouvání, který usnadňuje vzájemné sexuální rozpoznání samců od samic, poskytuje informace o reprodukčních kvalitách partnera, stimuluje reprodukci a synchronizuje tření (NR 1983; Candolin & Wong 2008). Během interakcí mezi samci a samicemi používají množící se páry nejen vizuální ale i jiné smyslové signály, které ovlivňují jejich reprodukční chování a stav pohlavních gonád. Celý proces namlouvání za použití multimodálních signálů je na Obrázku 2 konkrétně u druhu (*Metriaclima zebra* Boulenger, 1899).



**Obrázek 2** Průběh namlouvacího procesu u druhu (*Metriaclima zebra*). Upraveno dle Escobar-Camacho a Carleton (2015).

Na obrázku je znázorněn průběh namlouvání u modelového druhu (*Metriaclima zebra*). Na začátku (a) plavou samice ve skupině nad teritoriím daného samce. Poté (b) samec vystoupí za samicemi a snaží se je nalákat do svého teritoria. Předpokládá se, že k výběru dané samice slouží právě vizuální podnět. Při zájmu ze strany samice začne samec proces dvoření, pohybem těla a ploutví „natřásáním se“ ilustruje samici jeho fyzickou kondici (c). Souvisle s pohybem těla zapojuje i akustické signály (d). Jako další zapojí samec chemický signál, kdy před samicí vypustí moč, která stimuluje dozrávání jiker u samic a poukazuje na jeho sociální status. Finálním krokem namlouvání je pohyb těla samce v blízkosti samice, což potencionálně stimuluje receptory postranní čáry. Popsaný způsob namlouvání se může mezi ostatními druhy cichlid více či méně lišit (Escobar-Camacho a Carleton 2015).

Jak již bylo několikrát v práci zmíněno, ve většině případů probíhá komunikace mezi jedinci formou multimodálních signálů. Tedy že k předání informace slouží souběžné použití vizuální, chemické, hmatové nebo elektrické složky signálu. U druhů rodu *Oncorhynchus*, jsou to například vizuální a mechanické signály vysílané ze strany samic, které spouštějí u samců tvorbu spermií (Satou et al. 1987).

### 4.3 Vizuální komunikace ryb

Navzdory obecně nižší kvalitě a schopnosti vidění pod vodou oproti terestrickým (suchozemským) ekosystémům, jsou ryby ve vodních ekosystémech napříč druhy do vcelku vysoké míry závislé na zraku jakožto zdroji smyslových informací.

Obecně může rybám zrak sloužit například k namlouvání, reprodukci, únikové reakci, hledání potravy, povědomí o prostoru kolem nich.

Většina rybích druhů má zrak dobře vyvinutý, výjimky tvoří například zástupci čeledi Siluridae nebo některé druhy ryb žijící v jeskyních, například tetra slepá (*Astyanax jordani* Hubbs & Innes, 1936). Způsob příjmu vizuálních signálů může být napříč rybími druhy pozměněn, jelikož vizuální systémy bývají přizpůsobeny spektrálnímu prostředí, ve kterém dané druhy žijí (Loew & Lythgoe 1978; Levine & MacNichol 1982). Například vizuální výkon druhů žijících v kalných vodách nebo v hlubokomořských podmínkách byl podpořen vývojem sítnice se seskupenými fotoreceptory. Stalo se tak například u druhu (*Gnathonemus petersii*), který obývá ve většině případů vody s utlumenými světelnými podmínkami (Landsberger et al. 2008).

U druhů ryb, které obývají prostředí s čistou vodou, nalezneme širokou škálu rozmanitých barevných vzorů a specifických pohybů. Toto je nejvíce patrné u afrických zástupců čeledi Cichlidae z jezera Malawi. Zmíněná plasticita v barevných formách a pohybech nabízí srovnání dokonce s těmi nejvíce vizuálně orientovanými druhy ptáků a savců.

Vzhledem k fyzikální povaze světla a jeho komplexním interakcím s prostředím lze rozlišovat celou řadu různých vlastností u viditelných objektů, tedy i těl ryb. Ty se mohou lišit především jasnou, odstínem, texturou, obrysem anebo stupněm určitého znaku např. velikostí dané skvrny nebo úrovní zrnitosti vzoru. U námluvných zbarvení ryb můžeme jednoduše odlišovat vlastnosti, jakými jsou např. barevný kontrast, jasnost a sytost barev. Jednotlivé vizuální vlastnosti ryb jsou poté závislé na podmínkách daného vodního prostředí (Guthrie 1986).

Zrak je pro přežití převážně většiny zvířat jednou z těch nejdůležitějších schopností. Zrakové signály slouží zvířatům napříč všemi druhy k orientaci, hledání kořisti, povědomí o predátorech a komunikaci. Vizuální proces začíná tím, že zrakové pigmenty v oku absorbují světlo a započnou fotochemickou kaskádu, která vede k následné nervové signalizaci, vnímání, vyhodnocení zrakového vjemu, a nakonec k odpovídající reakci organismu na podnět.

Běžnou metodou pro studium vidění je měření spektrální citlivosti.

Spektrální citlivost je relativní účinnost detekce světla v závislosti na vlnové délce a používá se k popisu vlastností zrakových pigmentů nacházejících se v čípkových fotoreceptorech sítnice. Spektrální citlivost je zvláště užitečná při popisu mechanismů barevného vidění (Lisney et al. 2010; Parkyn & Hawryshyn 2000)

Nedávné studie východoafrických zástupců čeledi Cichlidae potvrdily, že odlišné světelné prostředí, ve kterém se konkrétní druhy pohybují vedlo během evoluce k přizpůsobení se vývojem rozdílných sítnicových pigmentů a jejich expresních vzorců (Hofmann et al. 2009). Kromě toho, jsou zrakové systémy ryb fenotypově plastické nejen mezidruhově, ale i mezi konkrétními jedinci stejného druhu, jak popsali na zástupcích čeledi Nothobranchiidae Fuller et al. (2005) a na zástupcích čeledi Cichlidae Wagner a Kroger (2005). Fenotypová plasticita (označuje schopnost jednoho genotypu produkovat více různých typů fenotypu) zrakových systémů umožňuje rybám v reakci na změnu podmínek prostředí iniciovat okamžitě

morfologické a fyziologické změny. Zda je však tato reakce dostatečně rychlá a vizuální systémy ryb dokáží příslušně reagovat tak, aby si zachovaly účinnou komunikaci během extrémních antropogenních změn, není dosud z velké části známo. Kolaps mnohých druhů z čeledi Cichlidae obývajících Viktoriino jezero však naznačuje, že tato schopnost má své meze (Seehausen et al. 1997, 2008). Ke kolapsu populací zmíněných druhů zde došlo kvůli zvýšené eutrofizaci Viktoriina jezera a kvůli introdukci nepůvodního rybního druhu robala nilského (*Lates niloticus* Linnaeus, 1758).

Srovnávací studie napříč různými druhy obratlovců prokázaly přítomnost čtyř spektrálně odlišných tříd zrakových pigmentů u čípků na sítnici rybního oka. Tyto třídy jsou produkovány několika různými opsinovými geny (opsiny jsou molekuly umožňující zvířatům i lidem detekovat světlo, díky čemuž jsme schopni vidět (Casey a Gilman 1988)): první třídou je SWS1, třída citlivá na ultrafialové/fialové záření v rozmezí 355-440 nm, druhou je SWS2, třída citlivá na krátké vlnové délky v rozmezí 410-490 nm, dále RH2 je třída citlivá na střední vlnové délky v rozmezí 470-530 nm a poslední LWS je třída citlivá na dlouhé vlnové délky v rozmezí 495-570 nm (Yokoyama & Yokoyama 1996; Bowmaker 2008).

Expresí různých podskupin těchto genů mezi druhy a jednotlivci u nich vytváří rozdílnou spektrální citlivost a mechanismus fungování jejich barevného vidění (Carleton & Kocher 2001; Parry et al. 2005; Shand et al. 2008).

Ve studii Sabbah et al. (2010) přišli autoři s konkrétními důkazy v rozdílech mezi pohlavími v expresi opsinových genů a tedy pravděpodobně i ve spektrální citlivosti jednotlivých cichlid. Ačkoli velikost vzorku v elektrofyziologických studiích bývá nízká, bylo možno upozorovat určitý vzorec diferenciací mezi samci a samicemi. Velká rozmanitost podskupin pigmentů čípků zjištěná u jednotlivých druhů z určité části souvisela s rozdíly mezi pohlavími. To spolu s rozdíly ve frekvenci pigmentů a významnými rozdíly v expresi genů pro opsin čípků naznačuje určitou možnost pohlavních rozdílů ve zrakovém systému některých druhů cichlid z jezera Malawi (Sabbah et al. 2010)

Již zmínění zástupci čeledi Cichlidae z jezera Malawi jsou vynikajícím modelovým organismem pro zkoumání variability barevného vidění. V tomto jezeře se nachází 700 až 800 druhů z čeledi Cichlidae (Fryer 1972; Salzburger 2009; Turner et al. 2001). Tyto druhy se zde vyvinuly ze společného předka během poměrně krátkého rozmezí během evoluce (Genner et al. 2007) a jsou pro nás zajímavé právě svou rozmanitostí v samčích barevných vzorcích, pohlavním dimorfismem a rozsáhlými vizuálně-komunikačními procesy, které pomáhají jedincům s výběrem partnera (Danley & Kocher 2001; Kocher 2004; Jordan et al. 2003). Tyto druhy prošly několikanásobnou duplikací opsinových genů, čímž u nich došlo k vzniku celkem sedm tříd čípkových opsinových genů (Parry et al. 2005; Spady et al. 2006). Těchto sedm opsinových genů zahrnuje opsin citlivý na ultrafialové záření (SWS1), dva opsiny citlivé na krátkou vlnovou délku (SWS2a a SWS2b), tři opsiny citlivé na střední vlnovou délku (RH2aa, RH2ab, RH2b) a opsiny citlivé na dlouhou vlnovou délku (LWS). Zajímavostí je, že druhy cichlid z jezera Malawi vykazují rozdílnou expresi tří z těchto sedmi dostupných genů (Carleton & Kocher 2001; Carleton et al. 2008; Hofmann et al. 2009).

Na přiložené tabulce v Obrázku 3 je znázorněno 11 různých skupin vzorců čípkových pigmentů zjištěných u jedinců napříč třemi druhy afrických cichlid. Konkrétními zkoumanými druhy jsou tlamovec příčnopruhý (*Metriacroma zebra*), tlamovec pestrý (*Melanochromis auratus* Boulenger, 1897) a utaka protáhlá (*Protomelas taeniolatus* Trewavas, 1935).

|                       | Subset | Individuals | Visual pigment |       |         |         |         | Cones   | Frequency (%) |      |
|-----------------------|--------|-------------|----------------|-------|---------|---------|---------|---------|---------------|------|
|                       |        |             | SWS1           | SWS2b | SWS2a   | RH2b    | RH2a    |         |               | LWS  |
| <i>M. zebra</i>       | 1      | 3           | 382 ± 1        | 427   |         | 492 ± 2 | 537 ± 3 |         | 4             | 27.3 |
|                       | 2      | 8           | 380 ± 4        |       | 460 ± 2 | 490 ± 4 | 535 ± 7 |         | 4             | 72.7 |
| <i>M. auratus</i>     | 3      | 4           | 374            | 424   |         | 485     | 525     | 561     | 5             | 36.4 |
|                       | 4      | 1           | 380            |       | 463     | 494     | 543     |         | 4             | 9.1  |
|                       | 5      | 1           |                | 429   |         | 497     | 547     |         | 3             | 9.1  |
|                       | 6      | 1           | 374            |       | 457     | 485     | 525     | 561     | 5             | 9.1  |
|                       | 7      | 1           |                | 424   | 457     | 485     | 526     | 562     | 5             | 9.1  |
|                       | 8      | 2           |                | 424   |         | 485     | 525     | 561     | 4             | 18.2 |
|                       | 9      | 1           |                |       | 457     | 485     | 525     | 561     | 4             | 9.1  |
| <i>P. taeniolatus</i> | 6      | 3           | 379 ± 1        |       | 457     | 488 ± 3 | 530 ± 2 | 567 ± 8 | 5             | 25.0 |
|                       | 7      | 5           |                | 428   | 457     | 489 ± 2 | 532 ± 2 | 574 ± 3 | 5             | 41.7 |
|                       | 9      | 2           |                | 428   | 457     | 487 ± 1 |         | 567 ± 6 | 4             | 16.7 |
|                       | 10     | 1           |                | 428   | 457     | 494     |         | 571     | 4             | 8.3  |
|                       | 11     | 1           |                | 428   | 457     |         | 529     | 571     | 4             | 8.3  |

**Obrázek 3** Ve studii Sabbah et al. (2010) bylo napříč zkoumanými druhy zaznamenáno celkem 11 různých podskupin čípkových pigmentů. V tabulce najdeme počty jedinců, u kterých byla zjištěna příslušná podskupina pigmentů, dále počet tříd čípkových pigmentů, které se nacházely v dané podskupině a četnost každé podskupiny čípkových pigmentů u jednotlivých druhů. Poslední hodnotou čitelnou z tabulky jsou hodnoty lambda-max v nm udávané vlnové délky spadající pod určité skupiny pigmentů čípků. Znárodněny jsou průměry ± odchylky. Upraveno dle Sabbah et al. (2010).

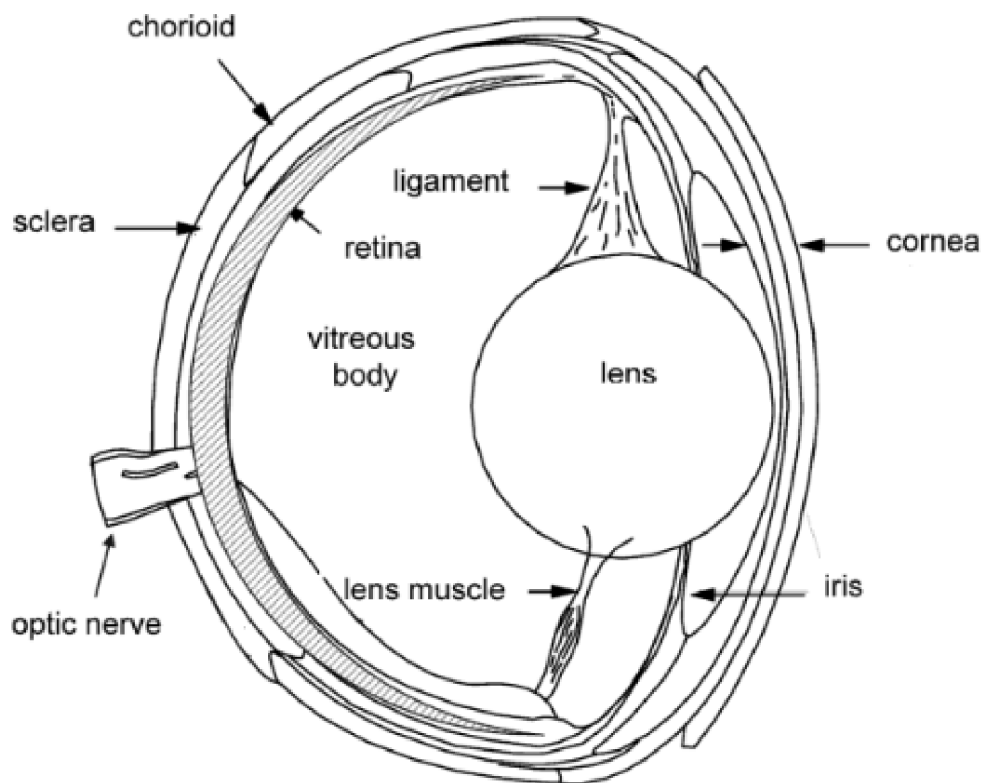
Z tabulky nám vyplývá, že odlišné druhy mají odlišné zastoupení vizuálních pigmentů, viditelné na odlišné stavbě jejich vizuálního vzorce. Co je ale zvláště zajímavé, je odlišná stavba vizuálního vzorce i mezi jedinci stejného druhu. Například u druhu (*Protomelas taeniolatus*) je u třech zkoumaných jedinců zastoupen opsin citlivý na ultrafialové záření (SWS1) a zároveň u nich chybí opsin citlivý na krátkou vlnovou délku (SWS2b). U ostatních 9 jedinců tohoto druhu to bylo přesně obráceně, kdy byl přítomen opsin (SWS2b) a chyběl opsin (SWS1). Tento fakt vypovídá o rozdílném barevném vnímání mezi konspecifickými jedinci, což může ovlivňovat jejich preference při výběru partnera po vizuální stránce. Kdy tyto ryby mohou upřednostňovat jiné barevné zastoupení ve fenotypu protějšku.



#### 4.4 Popis zrakového aparátu kostnatých ryb

Samotné vidění u ryb začíná pohlcením světla do oka. Světlo se následně v rybím oku soustředí na sítnici pomocí velké sferické čočky s vysokou schopností zaostření, kde je zachyceno dvěma druhy fotoreceptorů, konkrétně tyčinkami a čípkami (Rodieck 1998). Vizuální pigmenty fotoreceptorů se skládají z opsinového proteinu navázaného na světlo citlivé chromofory, například se jedná o „11-cis-retinal“. Díky porovnávání výstupů z čípků na neurální bázi je ryba schopna vnímat barvy. Behaviorální experimenty dokonce ukázaly, že ryby lze vycvičit k rozpoznání určitých barev, a proto můžeme s jistotou tvrdit, že mají schopnost od sebe jednotlivé barvy odlišovat (Yokoyama 2008).

Oko se u kostnatých ryb (Teleostei) na přiloženém Obrázku 4 podobá oku obratlovců. Stejně jako oko obratlovců se totiž skládá ze subsferické (oválné) komory obsahující obrácenou sítnici (s receptory směřujícími ven) a čočku, která je na rozdíl od lidského oka čistě kulová (Guthrie 1986). Její index lomu (schopnost ohýbat světlo) je větší než u kterékoli jiné skupiny obratlovců. Kromě toho má rybí čočka pevný tvar, což znamená, že její tvar nelze upravovat tak, aby usnadňovala zaostřování na bližší nebo vzdálenější předměty. Protože rozhraní mezi rohovkou a vodou nijak významně nepomáhá se zaostřováním předmětů, je rybí čočka vysoce refrakční kulovitý objekt ležící vpředu v oční bulvě ryby. Refrakce je optický jev, kdy dochází k ohybu světelného paprsku na dvou optických prostředích. Z toho vyplývá, že akomodace čočky probíhá pohybem vnějších svalů pohybem směrem dopředu nebo dozadu, a nikoliv změnou tvaru čočky jako je tomu například u savců. U kostnatých ryb je čočka přitahována zpět k sítnici pomocí svalů zvaných retraktory. Zatímco u žraloků a rejnoků ji od sítnice odtahují svaly zvané protraktory. Když se tyto svaly uvolní, čočka se přirozeně vrátí do své normální polohy (Arimoto et al. 2010).

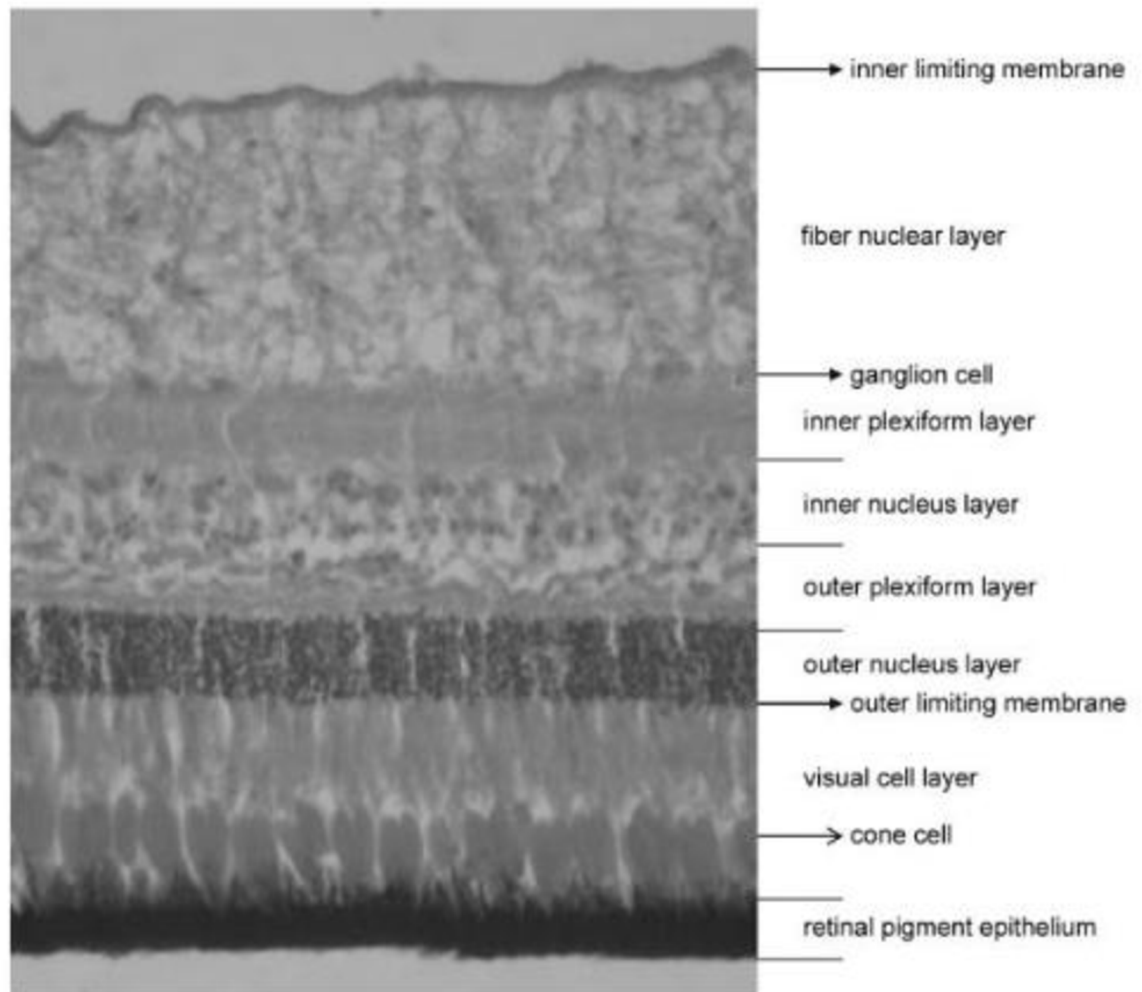


**Obrázek 4** Názorná struktura rybiho oka. Upraveno dle Arimoto et al. (2010).

Další částí rybiho oka je oční sítnice (struktura viditelná na Obrázku 5). Obecně rybí sítnice vykazuje napříč druhy stejné charakteristiky a liší se od sebe v detailech. Tyto rozdíly jsou dány různými podmínkami, ve kterých konkrétní druhy ryb žijí (Arimoto et al. 2010). Rybí sítnice se skládá z vnější vrstvy pigmentového epitelu, která kryje vrstvu fotoreceptorů a vnitřní vrstvy nervové tkáně. Kostnaté ryby mají obvykle čípky i tyčinky. Tyčinky jsou tvořeny pouze jedním pigmentem a jsou používány pro vidění za tmy nebo v tmavých místech (jeskyně). Čípky jsou oproti tyčinkám tvořeny většinou čtyřmi pigmenty, ale mohou se vyskytovat i výjimky obsahující těchto pigmentů více, jak je popsáno v kapitole 4.3 této práce. Čípky tedy slouží k barevnému vidění a vidění za světla. Obvykle se v oku ryb nachází více typů čípků, které obsahují různé zrkové pigmenty, každý tento pigment poté absorbuje světlo v různých částech světelného spektra (Yokoyama 2008). Kvůli adaptaci na široké rozpětí světelné intenzity hlavně v mořském prostředí jsou prováděny funkční změny mezi čípkovými a tyčinkovými buňkami na sítnici prostřednictvím změny pozic zrkových buněk v závislosti na intenzitě světla dopadajícího v daný moment (takzvaná retinomotor response). Díky těmto funkčním změnám v rybím oku a již zmíněnému rozdílnému rozhraní funkčnosti tyčinek (noc) a čípků (den) jsou ryby schopny dobře vidět napříč širokým spektrem světelné intenzity. Čípky mohou být dvojité (citlivé na delší vlnové délky) nebo samostatné (citlivé na kratší vlnové délky), u některých druhů mohou být dokonce až trojnásobné či čtyřnásobné. U druhů, u kterých se vyskytuje vícero čípků, mohou být tyto od sebe strukturálně odlišené, a mohou dokonce obsahovat rozdílné pigmenty (Arimoto et al. 2010).

Nervové vrstvy se u sítnice skládají z nukleové, gangliové a plexiformní vrstvy. Cesta vizuálního signálu vede ze sítnice, kam putuje z fotoreceptorů do bipolární buňky a odtud dále

do gangliových buněk, kde je v průběhu své cesty postupně modifikován horizontálními, amakryními a vnitřními plexiformními buňkami (Wagner 1990).



**Obrázek 5** Struktura sítnice popsaná na sajře tichomořské (*Cololabis saira* Brevoort, 1856). Upraveno dle Arimoto et al. (2010).

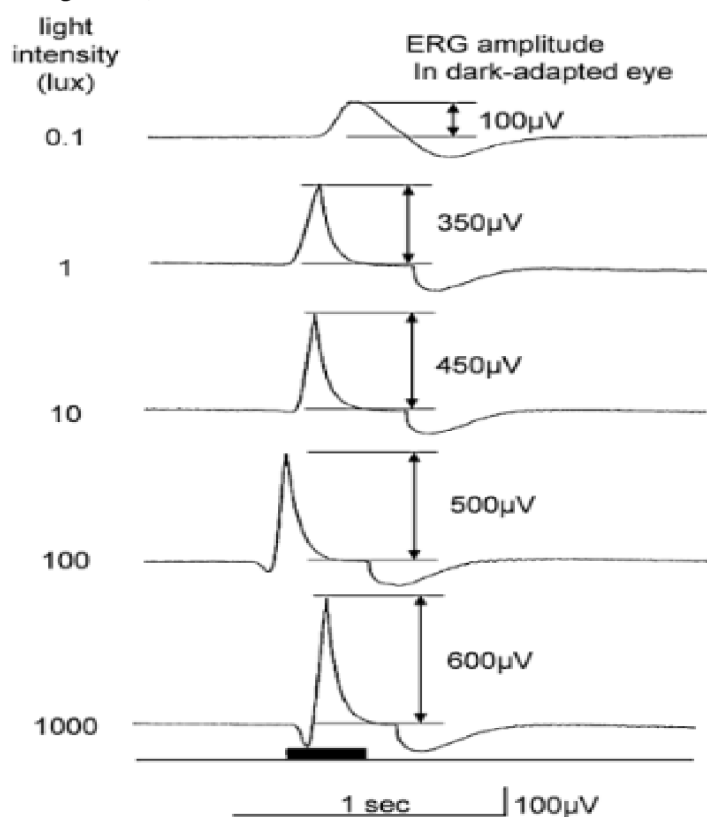
Pro ryby jsou typické duplexní sítnice, které jsou charakteristické dvěma typy uspořádání čípků, a to jejich nepravidelným uspořádáním, nebo, jako je tomu u mnoha vyšších taxonů dravých druhů ryb, pravidelnou mozaikou s rozetami dvojitých čípků uspořádaných v řadách. U některých hlubokomořských druhů jsou shluky receptorů uspořádány do pigmentově oddělených skupin. Větší čípky zde často tvoří protilehlé dvojice. Jednotlivě umístěné čípky se nachází buď uprostřed růžice čípků (jako v případě dlouhých centrálních čípků), nebo nepravidelně na okraji skupiny (jako je tomu v případě krátkých doplňkových čípků). Tyčinky jsou dobře viditelné při provedení tangenciálního řezu sítnicí rybího oka. U okouna říčního (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) a jemu podobných ryb se tyčinky zobrazí jako deset až dvacet malých profilů doprovázejících každý pár čípků. Absorpční křivky receptorových pigmentů u ryb mají značný význam v souvislosti s barevným viděním a spektrální kvalitou dostupného světla (Guthrie 1986).

Jak již bylo uvedeno, většina rybích druhů dokáže rozlišovat minimálně některé barvy. Rybám k barevnému vidění slouží čípky s citlivostí na červené, zelené a modré spektrum barev. Pro rozpoznání barev je potřeba přítomnost alespoň dvou těchto typů čípků. U některých druhů

sladkovodních ryb (cichlidy z jezera Malawi) a mořských ryb žijících v mělčinách se objevuje čtvrtý typ čípků, umožňující rozpoznávat ultra-fialové záření. Ve studii Marshall (1996) kvantifikoval 159 druhů napříč 26 čeleděmi mořských ryb žijících u korálových útes, kde až 100 druhů ze zmíněných 159 obsahovalo ve svém čípkovém barevném vzorci nejméně jednu barvu obsahující ultrafialové vlnové délky. Toto zjištění naznačuje používání UV barev při vizuální komunikaci mezi určitými rybími druhy (Marshall 1996).

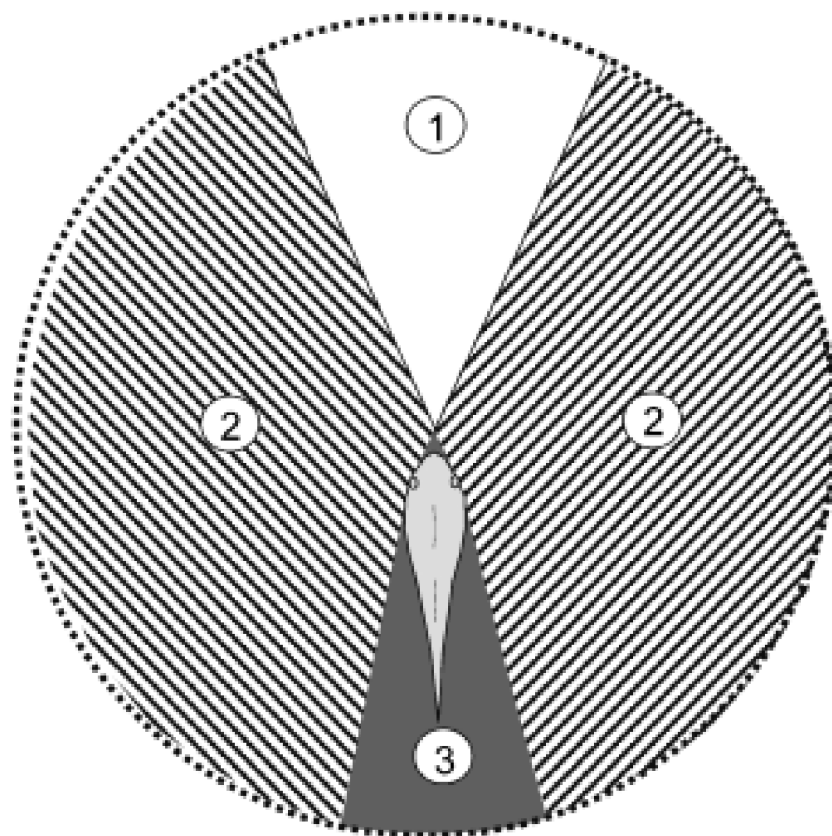
Oproti tomu u mnoha hlubokomořských druhů ryb je sítnice složena pouze z tyčinek, a proto o nich hovoříme jako o rybách bez barevného vidění (Arimoto et al. 2010).

K určení spektrální citlivosti rybiho oka se používá elektroretinogram (ERG), který monitoruje odezvu sítnice na stimulaci různými vlnovými délkami světla (tedy rozdílnými barvami). Na Obrázku 6 najdeme pro představu zaznamenané vlnové vzorce z elektroretinogramu u temnu adaptovaných očí tresky pestré (*Theragra chalcogramma* Pallas, 1814) (Zhang 1992).



**Obrázek 6** Vlnový vzorec z elektroretinogramu. Upraveno dle Zhang (1992).

Pár očí umístěných zpravidla na opačných stranách hlavy, poskytuje rybám široké zorné pole s rozsáhlým monokulárním zorným polem na každé straně a poměrně úzkým binokulárním zorným polem směřujícím směrem vpřed, jak je znázorněné na Obrázku 7, zároveň s tím se však kvůli postavení očí u ryb nachází malé slepé místo před ústy, a větší plocha vedoucí směrem za tělo, kam ryba nevidí (Wardle 1993).



**Obrázek 7** Znázornění binokulárního vidění (1), monokulárního vidění (2) a slepé zóny (3) u typické kostnaté ryby. Upraveno dle Arimoto et al. (2010).

## 4.5 Co ovlivňuje viditelnost pod vodou

Viditelnost pod vodní hladinou ovlivňuje více faktorů. Zejména se jedná o dané množství dopadajícího světla na vodní hladinu, množství rozpuštěných látek a množství pevných částic ve vodním sloupci.

V některých částech našich oceánů a ve skupině tzv. dystrofních jezer je obsaženo velmi malé množství přítomných suspendovaných látek. Sluneční záření v těchto vodních masách může pronikat do větších hloubek až za hranici 100 metrů, avšak i u těchto vod je ultrafialové záření a záření o dlouhých vlnových délkách zeslabováno molekulami vody. Spektrum světla, která se dostane do největší vzdálenosti pod hladinu je v rozmezí vlnových délek mezi 400 a 500 nm. V důsledku toho mají tyto vody zpravidla namodralý vzhled (Guthrie 1986).

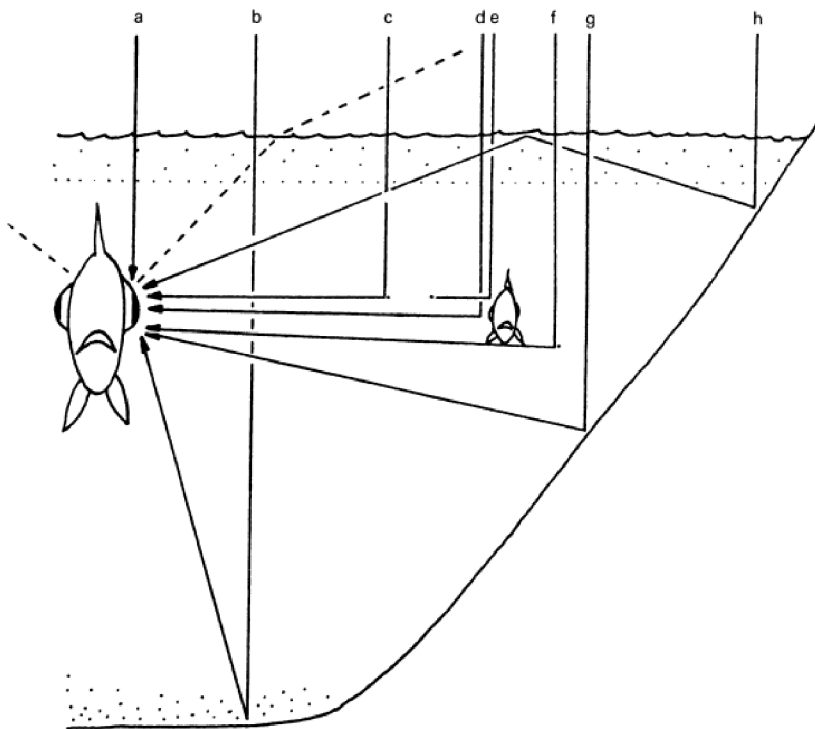
Mnohem hojnější zvlášť napříč vodami mírného pásu jsou vodní plochy, které obsahují značné množství minerálních a organických látek, které jsou v nich rozpuštěny. Často obsahují značné množství chlorofylu obsaženého v tzv. vodním květu (okem patrné přemnožení řas a zejména sinic). Vodní květ posouvá světelné spektrální složení do pásma mezi 500 a 600 nm, čímž voda získává nazelenalý nebo nažloutlý nádech (Guthrie 1986). Do této kategorie spadá většina pobřežních vod a v České republice hojně zastoupené oligotrofní (s nízkým obsahem živin) a nejběžnější eutrofní (s vysokým obsahem živin) rybníky a řeky.

Méně časté jsou poté vody, převážně sladké, s vysokou koncentrací produktů rozkladu rostlin, které jim dodávají nahnědlý až načervenalý vzhled. Tyto vody za standardních podmínek neobsahují vodu kalící částice rozvrstvené ve vodním sloupci. Ve své podstatě se jedná o průzračné vody, ale kvůli vysoké koncentraci huminových látek, které silně zabarvují vodu, do hloubky pod 3 m proniká minimální množství světla. Jediné spektrum světla, které do těchto vod pronikne, je většinou světlo o vlnové délce nad 600 nm. Odborná literatura o tomto typu vod mluví jako o „černých“ (Muntz 1973), například řeka Rio Negro, nebo „infračervených“ vodách (Levine et al. 1980) znázorněných na Obrázku 8. Tyto vody se nacházejí hlavně v tropickém pásmu Jižní Ameriky. Silně zabarvené, ale přesto průhledné řeky, obvykle s vysokou kyselostí, kontrastují s běžně barevnými „světlými“ vodami, které jsou často součástí stejného říčního systému (soutok Rio Negro s Amazonkou). Je zřejmé, že ryby žijící v těchto typech vod se pohybují za zvláštních vizuálních podmínek. A musí k tomu být speciálním způsobem uzpůsobeny (Guthrie 1986).



**Obrázek 8** Ukázka takzvané „černé“ vody, anglicky nazývané „black water“ na biotopovém akváriu reflektujícím podmínky v řece Rio Negro. Dostupné z <https://biotope-aquarium.info/aquariums/black-water-stream-of-the-rio-negro-240-1/#>

Jak upozornili ve své práci Levine et al. (1980), množství a spektrální rozhraní světla vstupující do rybího oka se liší podle toho, v jaké zorné linii se nachází. Různé linie dopadu světla jsou viditelné na Obrázku 9. Při pohledu seshora je délka optické dráhy nejkratší, a proto je útlum jasu světla a spektrální posun nejmenší.



**Obrázek 9** Rozdílné cesty, kterými světlo vstupuje do rybího oka Upraveno dle Guthrie (1986).

Šipky od „a“ do „h“ směrem zleva: a - přímá cesta světla dopadající kolmo nad hlavou (vysoká intenzita, spektrum denního světla); b - dlouhá cesta rozptýlená ode dna (nízká intenzita, modifikované spektrum); c - světlo rozptýlené od suspendovaných částic (tzv. závojové světlo); d - světlo rozptýlené od ponořeného objektu; e - cesta jako v bodě d, ale světlo je z velké části pohlceno suspendovanou látkou, proto se nedostane zpět k pozorovateli; f - stejná dráha jako c, ale delší dráha světla (spektrální posun je větší, jas se vzdáleností menší); g - jako b, ale kratší dráha snižuje spektrální posun způsobený rozdílnou absorpcí a odrazem; h - stejná dráha jako g a b, ale došlo k odrazu obrazu od vodní hladiny a spektrální posun je zde větší v důsledku dlouhé dráhy vedoucí přes zakalený epilimnion (povrchovou vrstvu). Tečkované oblasti označují epilimnion bohatý na organické částice na hladině a zónu huminových částic a organického materiálu u dna. Tečkovaná čára označuje hranice celkové odrazivosti takzvané Snellovo okno které je znázorněno na Obrázku 12 a Obrázku 13 Guthrie (1986).



## 4.6 Změny v komunikaci ryb při predační hrozbě

Vícero dosavadních studií se zabývá vlivem predátorů na ryby v pozici kořisti. Tyto studie prokazují, že ryby jsou schopné naučit se vyhýbat nebezpečným potravním okrskům, měnit vzorce své aktivity nebo různě přizpůsobovat své chování ve snaze snížit predační riziko (Brown et al. 2011; Kelley & Magurran 2011).

Chivers a Smith (1998) popsali krátkodobé behaviorální reakce různých kořistných ryb na chemické poplašné signály vyskytující se ve vodě. Nejčastější popisovanou reakcí bylo ztuhnutí nebo snížení aktivity vyvíjené směrem k hledání potravy a s tím spojená snížená spotřeba potravy v přítomnosti vizuálně detekovaných vzdušných a vodních predátorů. Například druhy koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*) (Milinski 1985) a živorodka duhová (*Poecilia reticulata*) (Dugatkin & Godin 1992) disponují řadou naučených antipredačních vzorců chování, kterými vyvažují riziko krmení a predace. U hejnových ryb stanoviště s vysokým výskytem predátorů ovlivňují následnou sociální dynamiku a sociální interakce jedinců mezi sebou (Herbert-Read et al. 2017; Ioannou et al. 2017). Zajímavou taktiku můžeme pozorovat u druhu (*Danio rerio*). Tento druh ryby se naučil odposlouchávat chování konspicivních jedinců, kteří jsou vizuálně vystaveni predátorovi. Ve studii byl použit v roli predátora vrubozubec paví (*Astronotus ocellatus* Agassiz, 1831). Jedinci druhu (*Danio rerio*) se touto metodou učí konkrétnímu obrannému chování proti predátorovi a jsou schopni ho v případě budoucí konfrontace sami použít (Oliveira et al. 2017).

U pestřence zlatového (*Pelvicachromis taeniatus* Boulenger, 1901) přispívá vysoké riziko predace během vývoje k udržení variability v párovacích preferencích a pohlavních znacích (Meuthen et al. 2019). U juvenilních jedinců kančíka příčnopruhého (*Amatitlania nigrofasciata*) se projevilo riziko predace na snížení agresivity jedinců (snížení vizuální komunikace, ochrana menšího teritoria) a větší variabilitě ve velikosti těl jedinců. Jelikož menší tělesný rámec může jedinci nabízet více možných použitelných úkrytů a tím zvyšuje šanci na přežití (Kim et al. 2004).

U většiny živočichů se kvůli predační hrozbě, zvláště při namlouvání nastolila jemná rovnováha selektivních sil balancující mezi účinnou signalizací konspicivním druhům a nechtěným vysláním těchto signálů predátorům. Endler (1978) to ve své studii názorně dokázal na volně žijících populacích druhu (*Poecilia reticulata*). Červené či oranžové skvrny vyskytující se ve zbarvení samců jakožto znak pohlavního dimorfismu tohoto druhu, jsou mnohem hojněji zastoupené a výrazné tam, kde je jediným přirozeným predátorem těchto ryb daný druh sladkovodního raka. Rak totiž nemá uzpůsobené oči tak, aby byl schopný vnímat vlnové délky červené a oranžové barvy a tudíž samec, který má barevné skvrny, se tím nevystavuje zvýšenému nebezpečí ze strany raků.

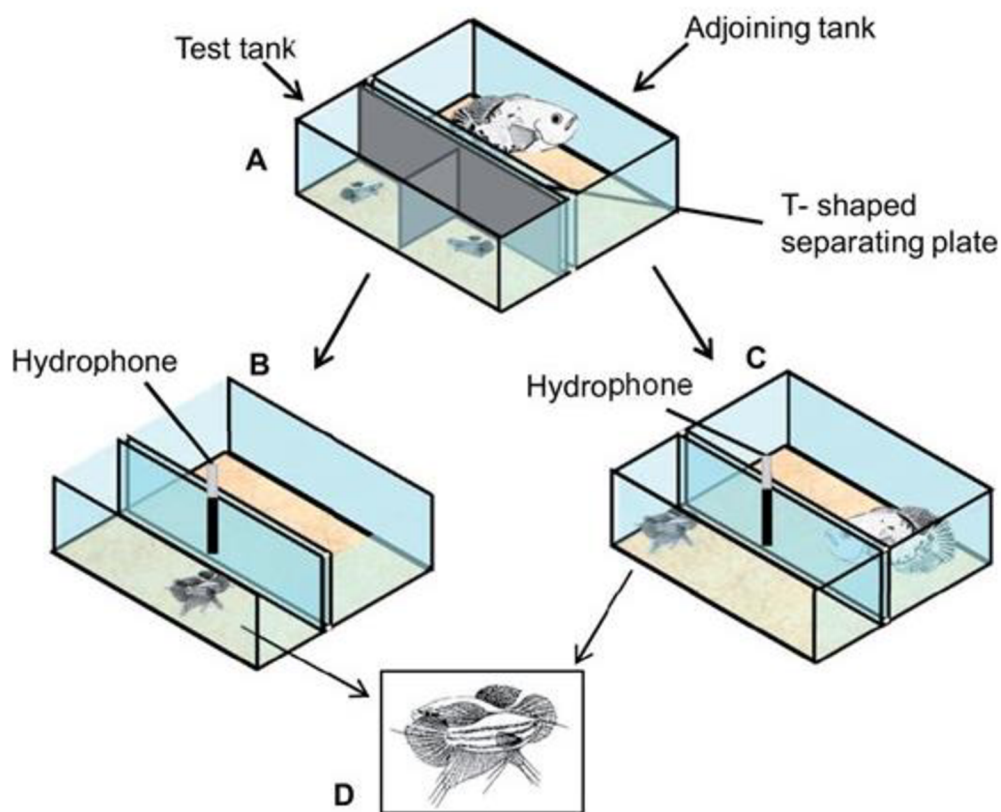
Maskovací znaky, které lze nalézt u mnoha rybích druhů jsou tvořeny například takzvaným obráceným stínováním, kde hřbet je tmavý tvořený melanofory (buňky s černým pigmentem) a břicho je poté světlejší tvořeno guaninem (látkou tvořící stříbrné, či světlé zbarvení ryb). Navíc u mnoha druhů například z čeledi Clupeidae byl popsán jev, kdy jejich šupiny odrážejí dopadající světlo, čímž rybě pomáhají lépe splýnout s okolním prostředím (Denton 1970).

Jako názorný příklad změny v akustickém a vizuálním projevu v reakci na predační nebezpečí slouží studie autorů Maiditsch a Ladich (2022) prováděná na vrčivce pruhované

(*Trichopsis vittata* Cuvier, 1831) v roli kořisti za použití modelového predátora (*Astronotus ocellatus*).

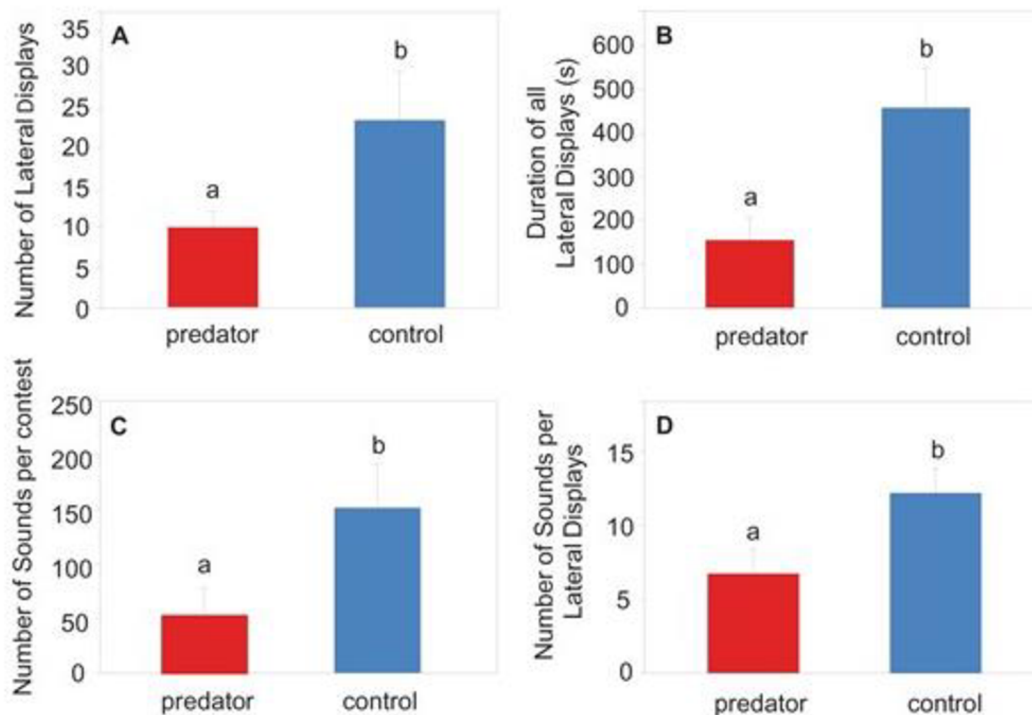
Sledovanou veličinou byl počet a délka trvání vizuálních a akustických projevů během teritoriálního „souboje“ mezi dvěma samicemi. A následné porovnání výsledků pokusů za vizuální přítomnosti predátora a bez jeho přítomnosti.

Experiment probíhal v akvariálních podmínkách při rozložení viditelném na přiloženém Obrázku 10.



**Obrázek 10** schematicky naznačené rozložení experimentálních podmínek-A) všechny ryby od sebe oddělené separační neprůhlednou deskou ve tvaru T. B) pozorování bez přítomnosti (*Astronotus ocellatus*) a C) pozorování za přítomnosti (*Astronotus ocellatus*). D) boční teritoriální projevy obou jedinců (*Trichopsis vittata*) upraveno dle Maiditsch a Ladich (2022).

Na přiloženém Obrázku 11 je graficky znázorněn výsledek studie a rozdíly mezi chováním při výskytu predátora a následně bez jeho přítomnosti.



**Obrázek 11** Čtyři grafy, znázorňující výsledky studie. Červené sloupce ukazují výsledné souhrnné hodnoty všech pokusů za přítomnosti predátora a modré sloupce hodnoty bez přítomného predátora. Upraveno dle Maiditsch a Ladich (2022).

Ve všech čtyřech grafech je jasně viditelná velká početní převaha zvukových i vizuálních projevů v pokusech za nepřítomnosti (*Astronotus ocellatus*). V grafu (A) na celkovém počtu bočních projevů, v grafu (B) na době trvání všech bočních projevů, v grafu (C) na počtu zvuků vydaných během bočních projevů a v grafu (D) na poměru celkového počtu vydaných zvuků ku jednomu bočnímu projevu.

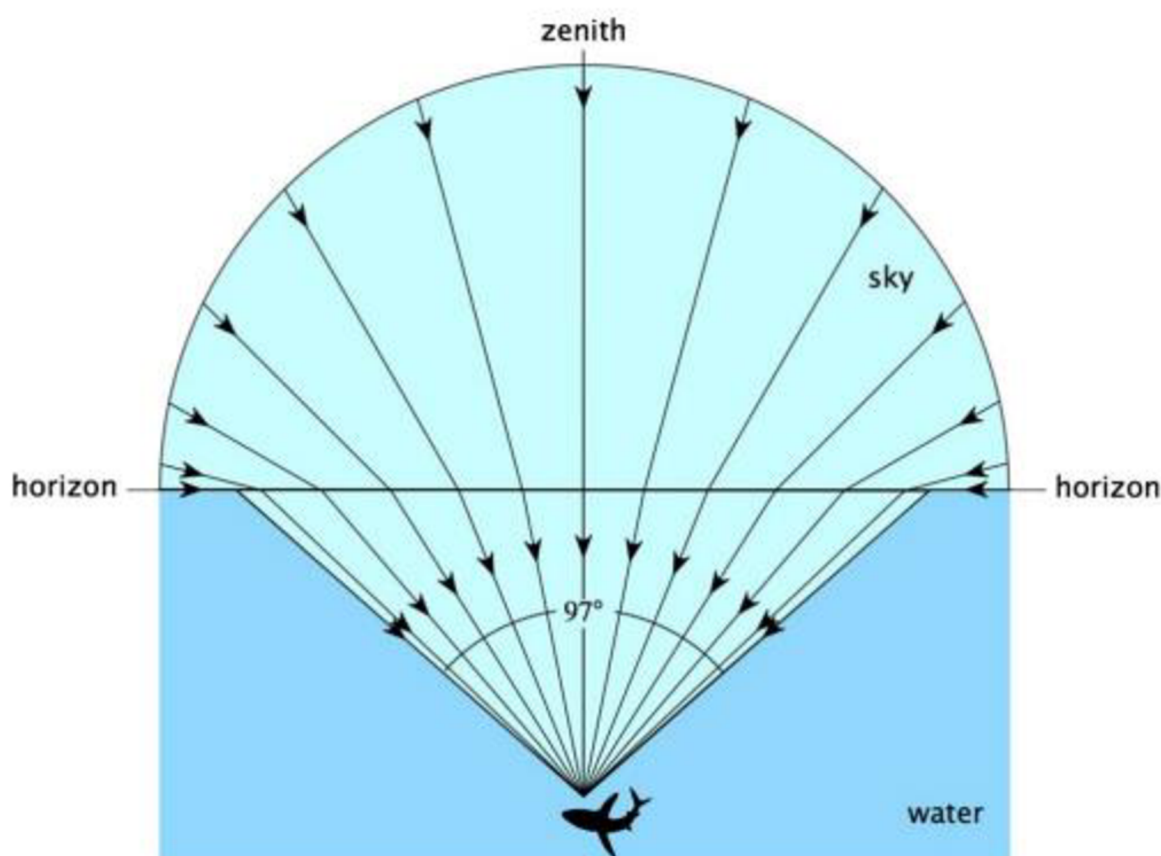
Zajímavou zjištěnou hodnotou byla také delší prodleva do začátku teritoriálního „souboje“. Za přítomnosti (*Astronotus ocellatus*) se jednalo průměrně o 133 vteřin po odstranění překážky, než samice začaly soupeřit. Zatímco v jeho nepřítomnosti došlo k začátku souboje už 110 vteřin po odstranění překážky. Souběžně s tím si soupeřící ryby dopřávaly větších pauz mezi „souboji“ během přítomné hrozby než v opačném případě. Konkrétně to bylo průměrně 120 vteřin pauzy na 78 vteřin (Maiditsch a Ladich 2022).

## 4.7 Vlastnosti vodního prostředí ovlivňující chování predátora a kořisti

Mnoho druhů kostnatých ryb využívá vodní hladinu jakožto médium, které jim ulehčuje lov a sběr hmyzí kořisti. Na druhou stranu se krmení u vodní hladiny stává pro ryby nebezpečnou situací, což je dáno hlavně výskytem dravých ptáků specializujících se na lov pod vodní hladinou. Jako příklad lze uvést ledňáčka říčního (*Alcedo atthis* Linnaeus, 1758) či pro ČR exotičtější druh, orla bělohlavého (*Haliaeetus leucocephalus* Linnaeus, 1766). Určitou ochranu pro ryby pohybující se v blízkosti hladiny poskytuje vlnění vodní hladiny, jak v mořských vodních systémech, tak i v těch sladkovodních. Při běžných rychlostech větru pro dané prostředí dochází při pohledu shora ke zkreslení, rozmazání až ztrátě zdánlivého jasu objektů, které jsou pozorovány (Guthrie 1986).

Za slunečných dní se na hladině vytváří zdánlivý pohyblivý obrazec tvořený odrazem světlých a tmavých částí oblohy. Zároveň se stíny dna vznikají pro predátora složitě čitelné světelné podmínky, a tak je pro ně obtížnější udržet vizuální kontakt s kořistí.

Naopak rybám zůstávají ptáci přelétající nad klidnou hladinou vody skryti až do doby, dokud se neobjeví ve výšce úhlu  $97^\circ$  (Obrázek 12) přímo nad jejich hlavou a nejsou za těchto podmínek viděni takzvaným Snellovým oknem (reálný pohled ryby na oblohu zpod vodní hladiny na Obrázku 13) (Guthrie 1986)



**Obrázek 12** Znázorněná výše Snellova okna při klidné hladině v úhlu  $97^\circ$  ve které lze vcelku jasně vidět objekty nad vodní hladinou. Upraveno dle Lynch (2015).



**Obrázek 13** Reálný pohled Snellovým oknem z pod hladiny, dokazující, že mimo okno není jasně vidět na objekty nad hladinou. Upraveno dle Simon Higton dostupné z: Lynch (2015).

Snellův zákon, ze kterého vychází výše zmíněné Snellovo okno, je jedním ze základních zákonů, který popisuje šíření vlnění, které prochází takzvaným lomem přes rozhraní jednoho prostředí, do prostředí druhého. Při tomto přechodu se skokově mění optické vlastnosti daných prostředí (Reichl & Všetická 2006). V případě interakce mezi rybou a ptákem, který ji loví, se jedná o přechod z prostředí ve směru vzduch-voda, nebo voda-vzduch.

I přes všechny faktory pomáhající rybám se splynutím v prostředí, se většina druhů přibližuje k hladině s vysokou opatrností a na otřesy či jiné vibrace v okolí a pohyb jakýchkoli předmětů nad hladinou reaguje hromadnou úlekovou reakcí, nejen v rámci jednoho druhu, ale i napříč jinými druhy, nacházejícími se blízko sebe (Eaton & Bombardieri 1978).

Helfman (1981) ve své práci upozornil na fakt, že mnoho druhů ryb mírného pásma se intuitivně shlukuje pod plovoucími objekty na hladině. Domnívá se, že to rybám pomáhá splynout s okolím. Spolu s tím zůstávají ryby pod plovoucí překážkou chráněné před predací směřovanou z hladiny a stávají se hůře viditelnými, čímž unikají pozornosti predátora z otevřené vody. Současně s tím jsou takto se ukrývající ryby méně oslněné světlem a mají proto lepší pozorovací podmínky, vidí ze stínu pod objektem predátora, který se blíží z volné vody, dříve, než on vidí je. Ukryté ryby benefitují i z faktu, že pod překážku dopadá menší množství světla, a tak jsou obecně hůře vidět (Helfman 1981).

## 5 Komunikační systémy ryb v souvislosti se změnami prostředí

S narůstajícím tlakem ze strany lidské populace na vodní toky získává stále více na důležitosti téma kapacit čistíček odpadních vod pro konkrétní regiony tak, aby byla dosažena požadovaná hodnota látek ve vodě, která je vypouštěna zpět do vodních toků. Dalším aktuálním problémem je existence antropogenních příčných překážek nacházejících se na většině vodních toků po celém světě a jejich dopad na populace ryb žijících v těchto řekách. Příčnými překážkami jsou myšleny především výstavby vodních elektráren, přehrad a jiných vodních děl. S touto problematikou je úzce spjata nutnost výstavby rybích přechodů jakožto nápravného řešení. Bohužel se takovéto lidské zásahy do vodních systémů odráží i na funkčnosti komunikačních systémů ryb, které se u nich v průběhu evoluce vyvinuly. Rybám tedy v dnešních podmínkách nezbyvá, než se se změnami svého vodního prostředí vypořádat a samotnou komunikaci vzniklým změnám uzpůsobit.

### 5.1.1 Ovlivnění chemické komunikace

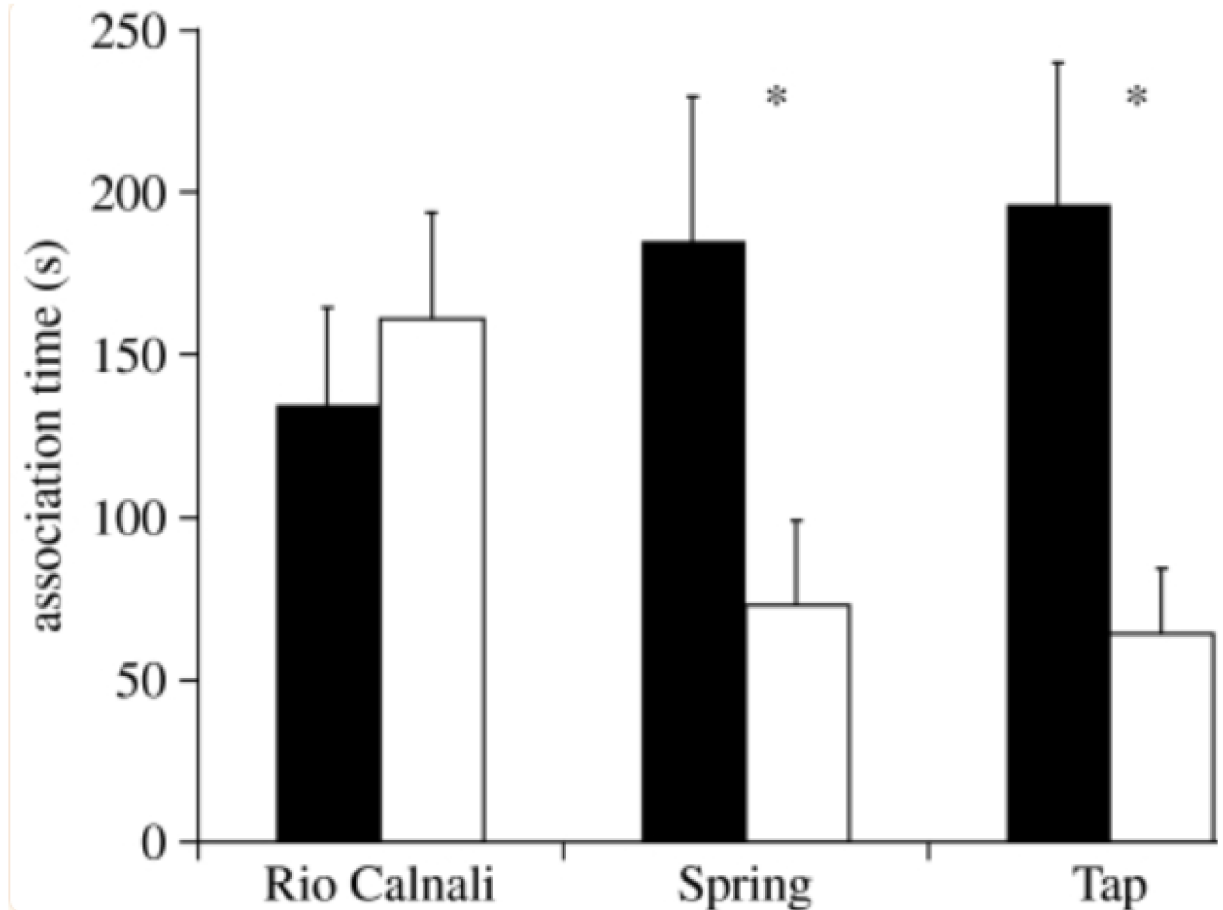
Při **chemické komunikaci** je přenos chemických signálů ovlivňován zejména změnami průtokových režimů, které mění přenos a přetrvávání chemických signálů v prostředí (Webster & Weissburg 2009). Je to dáno hlavně tím, že průtokový režim se podílí na určování prostorové a časové dostupnosti chemických signálů, a přeneseně se tak podílí i na zprostředkování chemické komunikaci mezi jedinci. Antropogenní změny v průtokovém režimu mohou v horším případě úplně zastavit, nebo v tom lepším zčásti pozměnit, účinnost chemické signalizace. Například už jen mírné zvýšení průtoku vody přispívá k rozptýlení chemických signálů na větší vzdálenosti, čímž se zvyšuje dosah tohoto signálu, a tím pádem ovlivní více jedinců směrem po proudu. Na druhé straně výstavba příčných překážek může způsobit snížení či úplné zastavení průtoku vody, a tím i její turbulentní pohyb, který rozptyluje pachové signály (Webster & Weissburg 2009).

Mnoho studií prokázalo, že pesticidy a další antropogenně vyrobené znečišťující látky mohou způsobit okamžité reakce na čichových receptorech ryb, které v reakci na expozici těmto látkám brání přijímání dalších chemických signálů a chemická komunikace mezi jedinci je tím přerušena nebo přinejmenším významně narušena (Zala & Penn 2004; Tierney et al. 2007). Příkladem ve studii Fisher et al. (2006), bylo prokázáno narušení preferencí samic k pachovým signálům vysílaným konspicivními samci. To může vést ke křížení s jiným rybím druhem (Fisher et al. 2006). Tato událost byla popsána na hybridizaci mezi dvěma blízkými příbuznými zástupci čeledi Poeciliidae, kteří pocházejí z oblasti Río Calnali v Mexiku, konkrétně se jednalo o druhy mečovka Birchmannova (*Xiphophorus birchmanni* Lechner & Radda, 1987) a plata horská (*Xiphophorus malinche* Rauchenberger, Kallman & Morizot, 1990), přičemž většina vzniklých hybridních potomků pocházela od samic druhu (*X. birchmanni*) (Rosenthal et al. 2003). Fisher et al. (2006) experimentálně potvrdili, že samice druhu (*X. birchmanni*) dávají v chemicky neznečištěné vodě přednost konspicivním samcům před heterospicivními, avšak při testování za použití vody z řeky tuto preferenci ryby ztrácejí a vyberou si svého partnera i z řad heterospicivních samců.

Tento jev byl sledován i při kontaktu ryb s kyselinou huminovou, která je známá jako pojivo rybích feromonů. Tato kyselina se do řek dostává z odpadních vod, které jsou na říční

sít' napojené. Ztráta preference samic k pachovým signálům konspecifických samců byla po vystavení této kyselině stejná, jako při testování za použití vody z řeky (Fisher et al. 2006). Je tedy pravděpodobné, že za pozorovanou hybridizaci stojí narušení buď přenosu nebo příjmu signálu, což vede k nerozpoznání druhu jednoho od druhého.

Popsaný experiment shrnuje ve studii názorné schéma na Obrázku 14.



**Obrázek 14** Preference samic (*X. birchmanni*) při použití vody z Rio Calnali, z pramene a z vodovodu. Upraveno dle Fisher et al. (2006).

Ukázalo se, že samice mečovek druhu (*X. birchmanni*) dávají v čisté vodě správně přednost chemickým signálům od konspecifických samců (černé pruhy) před heterospecifickými samci (bílé pruhy). Avšak ve vodě znečištěné odpadními látkami (např. splachy z polí, napojení vodního systému na odpadní vody) dávají naopak ve většině případů přednost signálům heterospecifických samců druhu (*X. malinche*). Samice jsou při narušení chemické komunikace odkázány na výběr protějšku pouze za pomoci vizuálních podnětů. Fenotyp samců je viditelný na Obrázku 15.



**Obrázek 15** Fenotyp samců druhu (*X. malinche*) a (*X. birchmanni*). Upraveno dle Fisher et al. (2006).

Jak bylo dokázáno ve vícerých studiích (Ryan & Wagner 1987; Hankison & Morris 2003), samice rodu *Xiphophorus* často vykazují preference vůči vizuálním signálům jiných druhů, ale je to právě chemická složka signálu, podle které jsou schopny upřednostnit samce svého druhu. Výsledek této studie nám tedy dává představu o tom, jak důležité je využívání multimodálních systémů komunikace. Důležitost multimodálního přenosu signálu je poté ještě umocněna na území, které obývají příbuzné druhy ryb, jako právě druhy v této studii.

### 5.1.2 Ovlivnění elektrické komunikace

**Elektrická komunikace** je ze všech systémů komunikace ryb nejvzácnějším typem, jelikož jen malé zastoupení rybích druhů touto schopností vydávání elektrických nábojů disponuje. Konkrétně jsou to slabě elektrické skupiny ryb, z africké čeledi Mormyridae a jihoamerické silněji elektrické čeledi Gymnotidae. Tyto čeledi tvoří velmi malý podíl na celkové rozmanitosti ryb, konkrétně je to asi 1,5 % (Moller 2006).

Zástupci již zmíněných čeledí vytvářejí elektrické pole vybíjením elektrického orgánu. Anglicky se tento jev nazývá Electric Organ Discharge (zkratka EOD), který tvoří elektrické pole kolem jejich těla. Následkem narušení tohoto pole mohou ryby detekovat pohyby potenciální kořisti, dále od sebe dokážou rozpoznat konspecifické a heterospecifické jedince, samce od samic a konkrétní jedince svého druhu (Zakon et al. 2002; Arnegard et al. 2006; Feulner et al. 2009; Fuge`re a Krahe 2010). V přítomnosti predátora spolu tyto druhy komunikují méně riskantním způsobem, a to tak, že snižují amplitudy nízkofrekvenčních elektrických signálů. (Stoddard et al. 2019).

Vývoj EOD byl v minulosti výrazně ovlivněn ekologickými parametry (Crampton & Albert 2006). Ryby s pulzním typem EOD (tento typ se vyznačuje krátkými pulzy, které jsou odděleny delšími, a často proměnlivými, pauzami,) snášejí nízkou hladinu kyslíku a dokáží se rychle přizpůsobit výrazným změnám teplot, a tak se často vyskytují v prostředí s nízkým průtokem vody.

Naopak ryby s vlnovým typem EOD (tento typ se vyznačuje pulzy v obdobně dlouhých intervalech) jsou oproti přechozí skupině velmi citlivé na změny teploty a vyskytují se většinou v rychle tekoucích vodách s vysokým obsahem kyslíku. (Dunlap et al. 2000; Silva et al. 2007).

Při změnách prostředí, ať už lidským zásahem nebo přirozeně, bylo prokázáno, že při rychlých změnách vodivosti vody se vlnové formy vydávané elektrickým orgánem výrazně mění. Bylo to dokázáno na dvou afrických druzích z čeledi Mormyridae, konkrétně se jednalo o druhy rypoun tamandua (*Campylomormyrus tamandua* Günther, 1864) a rypoun zobanitý (*Campylomormyrus rhynchophorus* Boulenger, 1898). Přibližně do dvou dnů od změny vlnových forem v reakci na skokovou změnu vodivosti vody se však vrátila vydávaná vlnová forma zpět do běžného tvaru (Kramer & Kuhn 1993). V experimentu v rozsahu přirozených změn vodivosti vody (Baier 2008) rovněž pozoroval změny tvaru vln sourozeneckých druhů (*Pollimyrus castelnaui* Boulenger, 1911) a (*Pollimyrus marianne* Kramer, van der Bank, Flint, Sauer-Gürth & Wink, 2003), ale jejich druhově specifické rozdíly mezi signály zůstaly stabilní. Tato zjištění naznačují, že změny vodivosti vody mohou mít jen malý vliv na rozpoznávání druhově a pohlavně specifických elektrických signálů. Oproti tomu zvýšení vodivosti vede ke značnému zmenšení prostorového rozsahu elektrokomunikace (Squire & Moller 1982).



### 5.1.3 Ovlivnění akustické komunikace

**Akustická komunikace** je asi nepoužívanějším a nejvíce analyzovaným odvětvím systému rybí komunikace. U ryb se napříč druhy vyvinuly velmi rozmanité mechanismy, kterými ryby vydávají zvuky (Ladich & Fine 2006).

Většina zvuků vydávaných rybami určených ke vzájemné intraspecifické i interspecifické komunikaci je fyziologicky utvářena zvukovými svaly a akustickými vlastnostmi plynového měchýře, který zastává funkci jakéhosi rezonátoru. Nejběžnějším způsobem vydávání zvuku bývá rozvibrování plynového měchýře prostřednictvím kontrakce zvukových svalů (Ladich & Fine 2006). Vydávané zvuky mají obvykle nízkou frekvenci, menší než 1000 Hz, a ve většině případů se jedná o pulzující a opakované signály (Amorim 2006). Zvukové rozdíly napříč druhy jsou dané různými sociálními kontexty a jsou způsobeny především časovou úpravou ve vzorcích kontrakce zvukových svalů (Ladich & Fine 2006).

Variabilita vydávaného zvuku je tedy ve většině případů založena na rozdílech v počtu a rychlosti zvukových pulzů. Můžeme najít i jiné rozdíly, mezi které například patří rozdíl v hlavní frekvenci zvuku. Většina akustických signálů ryb má nízkou amplitudu (nízký rozsah vibrací či kmitů) a jsou vydávány a používány převážně na krátkou vzdálenost během námluv a agonistického chování, tedy chování zahrnující v sobě prvky aktivního a pasivního bojového chování (Winn 1964).

Bylo zjištěno, že akustické signály ryb mohou hrát významnou roli i při výběru partnera. Například samice druhů z čeledi Pomacentridae dávají obecně přednost zvukům s nižší frekvencí, která pro ně naznačuje větší tělesnou velikost příslušného samce, který vydává konkrétní zvuk a tím tedy i lepší genetickou informaci pro jejich budoucí potomstvo (Myrberg et al. 1986). Takovéto signály mohou být důležité i pro rozpoznávání druhů, jak se ukázalo u některých druhů z již zmíněné čeledi Pomacentridae žijících na stejném geografickém území (Myrberg et al. 1978) a jak bylo naznačeno napříč druhy z čeledi Cichlidae žijícími v jezeře Malawi (Lobel 1998; Amorim et al. 2004, 2008).

V rovině akustické komunikace se díky vlivu antropogenně vydávaných zvuků, kterými mohou být například hluky vydávané výletními čluny, loděmi či aktivními sonary ponorek a jiných plavidel nebo stavebními činnostmi (např. těžební plošiny). Akustický smog může kolidovat s vokalizačním rozsahem a rozsahem slyšení ryb (Vasconcelos et al. 2007; Popper & Hastings 2009). Tento jev může ohrozit jak příjem, přenos, tak i vnímání akustických signálů. Vystavení antropogennímu hluku může mít řadu negativních efektů na život ryb. Například to mohou být endokrinologické stresové reakce, dočasné nebo trvalé ztráty sluchu a v extrémních situacích může hluk klidně zranit až usmrtit ryby (Wysocki et al. 2006; Popper & Hastings 2009). Jako příklad z praxe akvaristů lze uvést vysokou citlivost na otřesy některých zástupců čeledi Osphronemidae (čeledi mezi chovateli oblíbené a vyhledávané), u které byl zaznamenán úhyn ryb v reakci na nečekané, silné otřesy v okolí akvária.

Vliv hlukového znečištění na komunikaci ryb závisí mimo jiné i na délce, frekvenci expozice hluku, míře překrývání zvukového frekvenčního spektra a vzdálenosti od zdroje hluku. Hlukový smog může potenciálně zhoršovat detekci konspicivních námluvných signálů, protože může překrýt námluvné volání na větší vzdálenosti (Vasconcelos et al. 2007; Popper & Hastings 2009). Například studie Sebastianutto et al. (unpubl.) provádějící pokusy s přehráváním hluku vydávaným rekreačními loděmi na hlaváči krvavém (*Gobius cruentatus*

Gmelin, 1789) ukázala, že vystavení hluku z rekreačních lodí snižuje schopnost rezidentních samců vymezit a udržet si teritorium, a to pravděpodobně proto, že je narušena akustická komunikace mezi samci a jejich teritorií (Sluijs et al. 2010).

#### 5.1.4 Ovlivnění vizuální komunikace

V rovině **vizuální komunikace** poté sledujeme následující změny v reakci na změny prostředí. V případech, kdy je intenzita nebo barva dostupného světla změněna například kvůli rozpuštěným částicím rozptylujícím světlo, vizuální komunikace je narušena. Při znalosti spektrálního obsahu signálu, vlastností přenosu signálu skrz konkrétní vodní těleso a vizuální citlivosti příjemce se dá předpovědět, jak změny vizuálního prostředí ovlivní následný vývoj vizuální komunikace v reakci na toto narušení (Endler 1992; Gray & McKinnon 2007).

Účinnost vizuálních signálů závisí na intenzitě a spektrálním složení světla dopadajícího na odesílatele, následném odrazu od povrchu těla odesílatele, podmínkách průchodu světla prostředím, světelném pozadí a v neposlední řadě na schopnosti detekce zrakovým systémem příjemce. Pokud je intenzita nebo barva dostupného světla změněna například kvůli rozpuštěným částicím, které rozptylují světlo, bude vizuální signál, a tím i celá vizuální komunikace, narušena (Sluijs et al. 2010). Konkrétně jev zvýšené kalnosti vody může být způsoben přísunem sedimentů v důsledku odlesňování nebo povodní a eutrofizací zapříčiněnou přísunem živin ze zemědělských splachů nebo přítokem odpadních vod. Následný zákal přítomný ve vodním sloupci vede ke snížení dostupného okolního světla (životní prostor ryb se stává tmavším), a tím se posouvají vlnové délky světla, které voda propustí (tzn. mění se barva vody), tento efekt se umocňuje zejména s hloubkou a vzdáleností od břehu (Evans et al. 2005; Donohue & Molinos 2009).

Expres vizuálních signálů může být přímo ovlivněna změnou okolního prostředí, například v důsledku hormonálních změn. Příkladem je expozice syntetickými estrogény, které se do vodního oběhu dostanou z fungicidních přípravků. Tyto estrogény způsobují zmenšení velikosti karotenoidních oranžových skvrn samců z čeledi Poeciliidae (Baatrup & Junge 2001), což je jejich charakteristický sekundární pohlavní znak, který při svém přirozeném výběru partnera upřednostňují samice tohoto druhu (Endler 1983).

Dalším příkladem jsou samci koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*), kteří byli ve studii vystaveni působení chlorované organické chemické látky (EDC-ethylendichlorid) narušující hormonální systém těchto ryb. Po kontaktu s EDC ryby vykazovali sníženou sníženou agresivitu i aktivitu při stavbě hnízda, což jsou jedny z nejdůležitějších vlastností pro reprodukční úspěch jedinců (Bell 2001).

Dalším faktorem ovlivňujícím vizuální signály může být změna v jídelníčku druhu. Například intenzita lesních porostů rostoucích kolem břehů negativně koreluje s dostupností jednobuněčných řas ve vodě kvůli omezenému dopadu slunečních paprsků korunami stromů. Jednobuněčné řasy jsou důležitým zdrojem karotenoidů v potravě samců druhu (*Poecilia reticulata*). Změna v hustotě zalesnění v okolí vodního tělesa by tedy mohla ovlivnit projev pohlavního znaku vodního organismu a znemožnila pohlavní selekci podle tohoto znaku (Grether et al. 1999; Grether 2000; Schwartz & Hendry 2010).

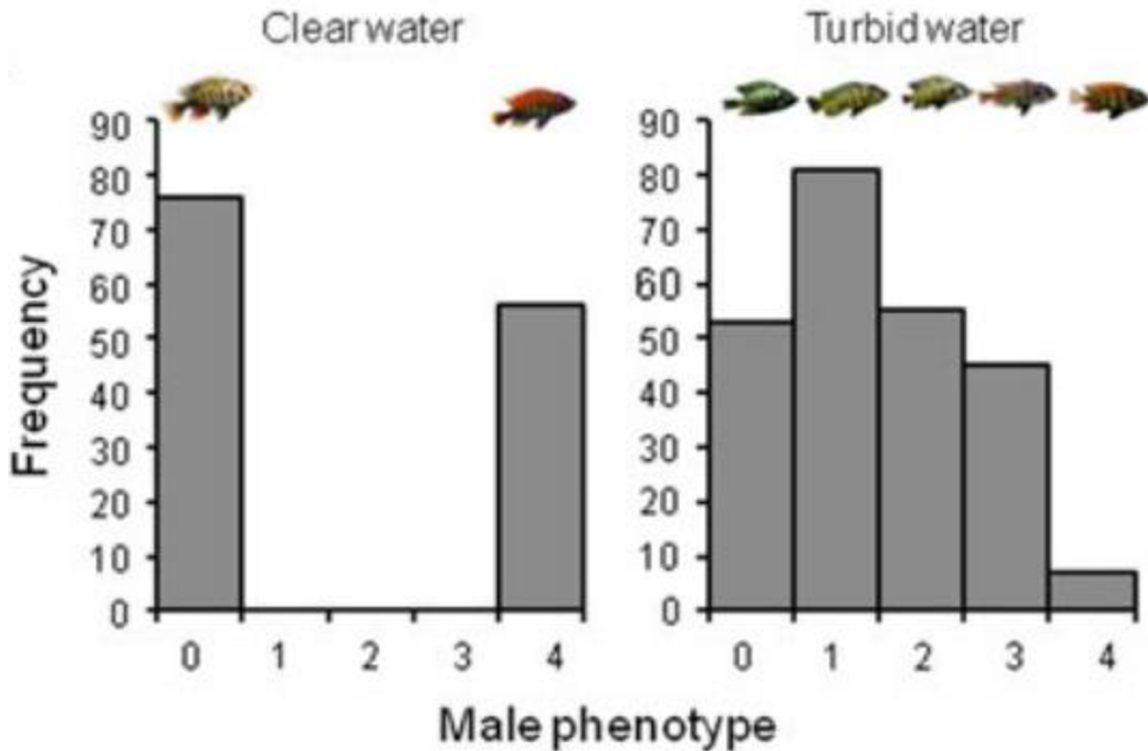
Důležitým parametrem vodního prostředí, který může ovlivnit vizuální signalizaci, je rychlost proudění vody. Rybami, které jsou ovlivněny rychlostí proudění vody, jsou

například samci druhu z čeledi Poeciliidae v pramenných oblastech trinidadských potoků. Samci se zde ochotně dvoří v rychle tekoucích částech vod, zatímco samci stejného druhu nacházející se v nižších polohách po proudu, dávají přednost dvoření se v pomalu tekoucích částech těchto vod (Kodric-Brown & Nicoletto 2005). Jakákoli změna průtokového režimu bude mít proto pravděpodobně důsledky na namlouvací projevy samců a následné preference samic.

Na Obrázku 16 vidíme názorně rozdílné fenotypy samců druhu tlamovce obecného (*Pundamilia pundamilia* Seehausen & Bouton, 1998) a tlamovce Nyerereho (*Pundamilia nyererei* Witte-Maas & Witte, 1985) v čisté a špinavé vodě Viktoriina jezera. Značná míra eutrofizace zmíněného jezera se dává do souvislosti s vznikem vícerých fenotypových variant u samců. Počet koexistujících barevných variant a frekvence jejich zastoupení je viditelná na Obrázku 17 (Seehausen et al. 1997; Seehausen et al. 2008; Maan et al. 2010).



**Obrázek 16** Názorná variace fenotypových variant u samců, se kterými pracuje obrázek 17. Zde v pořadí seshora dolů, na obrázku 17 zleva doprava. Upraveno dle Seehausen et al. (2008).



**Obrázek 17** - Na grafu vlevo frekvence zastoupení typických fenotypových variant samců v čisté vodě u tlamovce obecného (*Pundamilia pundamilia*) na sloupci vlevo a u tlamovce Nyerereho (*Pundamilia nyererei*) na sloupci vpravo. Pravý graf poté znázorňuje fenotypové zastoupení samců v zakalené vodě. Upraveno dle Sluijs et al. (2010)Nature).

Z grafu je patrné, že v zakalené vodě se vyskytuje více fenotypových variant. Pro čistou vodu typický „originální“ fenotyp je zde proto zastoupen v menší míře. Za běžných podmínek ryby používají zbarvení a vzorů těla k předávání důležitých informací mezi jedinci, ať k odlišení jedinců téhož druhu, v rámci mezidruhového rozlišení, určení pohlaví anebo k vyslání informace o reprodukčním stavu a náladě. Rozmělnění a do určité míry splynutí fenotypových variant v rámci konspecifických i heterospecifických jedinců je problémem pro vizuální komunikaci. V kombinaci s eutrofizací Viktoriina jezera může tento fakt vést k nejednoznačnosti až nefunkčnosti vizuální komunikace.

## 6 Vizuální komunikace u čeledi Cichlidae

Pro studium různých forem vizuální komunikace se čeleď Cichlidae jeví vhodnou modelovou skupinou kostnatých ryb. Jedná se o jednu z největších čeledí kostnatých ryb zahrnující přes dva tisíce druhů. Ty obývají vodní plochy Afriky, Jižní Asie a Střední a Jižní Ameriky, přičemž ve vodách afrických velkých jezer se nachází až dvě třetiny všech druhů cichlid. S množstvím existujících druhů je spjata i značná mezidruhová variabilita v jejich etologii a ekologii. Příkladem mezidruhové variability je potravní specializace sahající od rybožravých druhů, druhů preferujících rostlinnou složku potravy nebo nejběžnější všežravé druhy. Rozmanité jsou také systémy jejich rozmnožování. Známé druhy monogamní, polygamní nebo harémově se pářící druhy (Escobar-Camacho a Carleton 2015). Rozdílná je i následná péče o potomstvo, kterou lze členit na mateřskou, otcovskou nebo rodičovskou, podle toho, zda se ve starání střídají oba rodiče, nebo odpovědnost převezme pouze jeden z nich. Zajímavým typem odchovu mladých je způsob, ve kterém si samec nebo samice nasbírají oplodněné jikry do pusy a následně je nosí, dokud se plůdek nevylihne. Oproti klasickému naklazení jiker na substrát se jedná o jeden z nejdůmyslnějších typů ochrany potomstva. Cichlidy jsou dlouhodobě studovaným organismem, a proto je už v dnešní době známé množství informací o jejich ekologii, etologii, morfologii a smyslových systémech (Maruska a Fernald 2013; Maan a Sefc 2013; Kocher 2004).

Rozmanitá škála používaných komunikačních signálů, hlavně při páření, z nich dělá ideální studijní model pro studie smyslových a komunikačních systémů. Jsou to většinou pohlavně dimorfní ryby a jejich párovací preference se utvářejí jak přirozeným, tak pohlavním výběrem. Právě tyto párovací preference jsou stimulovány různými signály používanými během námluv, jak již bylo zmíněno výše, jedná se o signály akustické, chemické, vizuální a hmatové. Souběžné použití vícerych signálů (multimodální signály) může usnadnit výběr partnera v proměnlivých podmínkách a může snížit energetické náklady vynaložené na výběr partnera a celkový proces páření (Candolin 2003).

Samotná vizuální komunikace u druhů ryb z čeledi Cichlidae patří mezi jednu z nejcitovanějších v odborné literatuře. Nejvíce patrná pro pozorování je v období namlouvání, respektive při reprodukčním chování. Samci soupeřící o samice procházejí sekvencí různých vizuálních projevů. Nejdříve vedle sebe „tancují“ v těsném kruhu a vztyčují hřbetní ploutve ve snaze zastrašit svého soka. Dalším prvkem souboje může být tlačení vody ocasem jeden na druhého, přičemž vznikla oprávněná domněnka, že toto chování slouží k odhadnutí síly protivníka. Pokud jeden ze soupeřů neustoupí, dochází následně ke kousání do těla soupeře (Flores 2015). Například u čichavce líbajícího (*Helostoma temminckii* Cuvier, 1829) se tento způsob boje promítl do jeho pojmenování, přičemž se o žádné líbání nejedná, ale jde o již zmíněný způsob boje. Souboje v drtivé většině případů končí bez vážných úrazů ustoupením jedné strany, kdy dotyčný jedinec svěsí ploutve, změní barvu a odpluje (Flores 2015). Zrak je u druhů čeledi Cichlidae zpravidla dobře vyvinutý a ve spojitosti s dobrou viditelností v jezeře Malawi je zvláště u druhů pocházejících z tohoto jezera (Douglas & Hawryshyn 1990) vizuální komunikace důležitou a dobře pozorovatelnou součástí jejich sociálních a hlavně reprodukčních interakcí (Venesky et al. 2005). U cichlid byla spolu s vizuální komunikací zaznamenána i chemická forma, jakožto důležitá součást reprodukční komunikace. Tento fakt naznačuje, že vizuální a chemický způsob předávání informací je u cichlid důležitý v závislosti

na příslušné fázi života jedinců. U cichlid podobně jako u řady dalších rybích druhů tedy můžeme sledovat multimodální způsob komunikace, který napomáhá k přesnějšímu předání a přijmutí dané informace (Candolin & Wong 2008).

Komunikačním způsobům používaným ve vztahu mezi rodičem a potomkem se ve své studii věnovala Flores (2015). Modelovým druhem pro tuto studii se stal kančík příčnopruhý (*Amatitlania nigrofasciata*). Jedná se o druh sladkovodní vzrůstově menší ryby obývající jezera a potoky ve Střední Americe (Barley & Coleman 2010). Tento druh tvoří monogamní páry, kde se následně oba rodiče starají o potomky (Rangeley & Godin 1992) a je navíc jednoduše rozmnožitelný a nevyžaduje žádné speciální podmínky pro odchov, proto jej vědci již dlouhodobě hojně využívají pro studijní účely (Barley & Coleman 2010).

Vizuální komunikace je pro reprodukční úspěch tohoto druhu obzvláště důležitá v momentě, kdy se potěr stane volně plovoucím. Dospělé ryby mají na svém těle černo bíle pruhované vzory, které se při odchovu potěru zvýrazní a pomáhají mu poznat a najít rodiče.

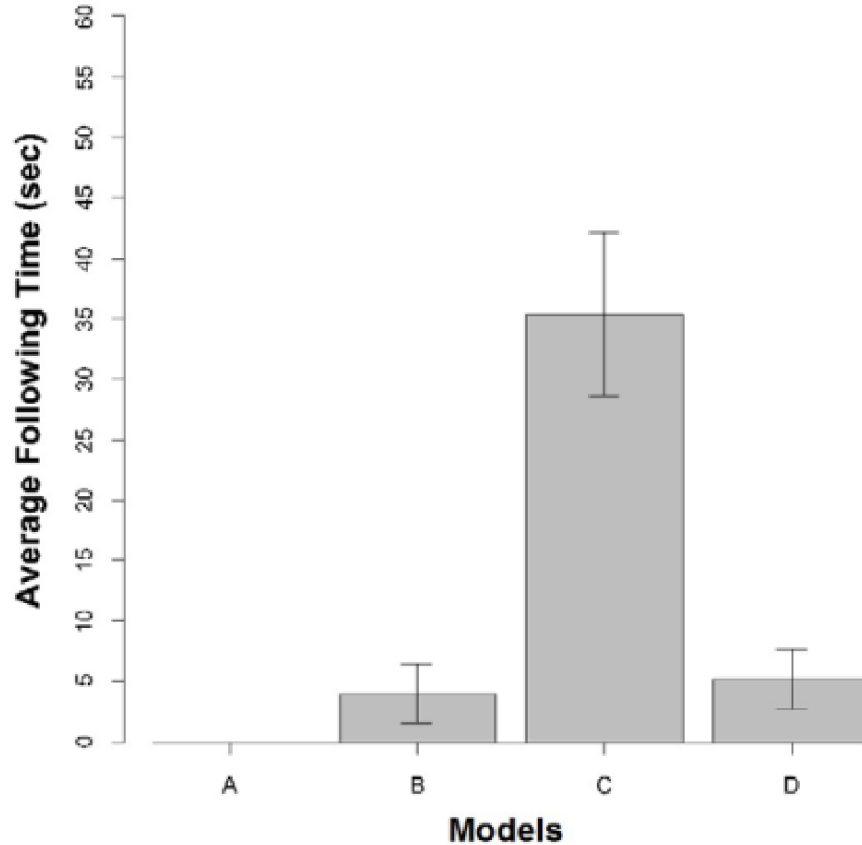
Flores (2015) použila ve studii celkem 4 umělé modely tvarově připomínající dospělé ryby přítomné na Obrázku 18. Modely byly vyrobeny z gumy pocházející z rybářských nástrah a jednalo se o A) model bez zbarvení a bez ploutví, B) model bez zbarvení se stacionárními ploutvemi, C) model bez zbarvení s mechanicky ovládanými ploutvemi a model D) s pruhovým zbarvením bez ploutví.



Obrázek 18 Čtyři modely „rodičů“ použitých v pokusu. Upraveno dle Flores (2015).

Během prvních čtyř dnů, kdy se stal potěr volně plovoucím, bylo na deseti skupinách potěru od různých rodičů, za použití již zmíněných modelů testováno, zda a jak dlouho budou daný model následovat. Modely byly distribuovány do 8 různých sekvencí pro zajištění určité

náhodnosti. Každý model byl testován v dané sekvenci po dobu dvou minut krouživým pohybem po akváriu. Mezi modely byla stanovena pauza 5 minut a sledovanou veličinou bylo, zda potěr sleduje či nesleduje model a případně jak dlouho. Výsledkem pokusu je grafické znázornění na Obrázku 19.

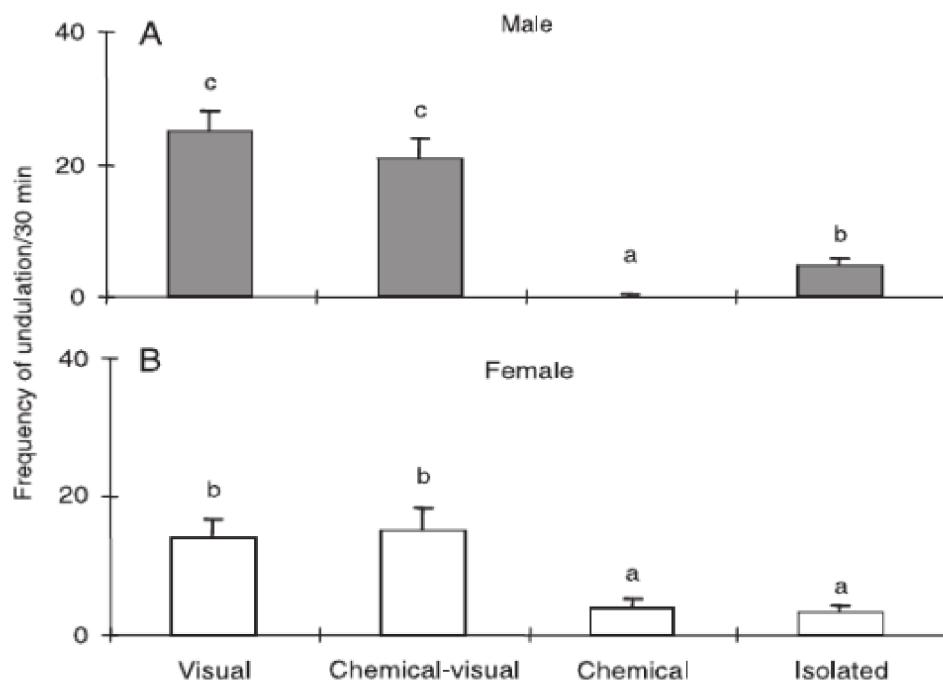


**Obrázek 19** Průměrný čas, po který potěr sledoval daný model při pokusu. Upraveno dle Flores (2015).

Výsledkem pokusu byla jasná dominance modelu C, tento model s pohyblivými pánevními ploutvemi byl následován ve dvaceti pěti případech při průměrném čase následování 35,4 vteřiny. Oproti tomu nejméně úspěšný byl model A, který nebyl následován ani v jednom případě. Model D měl poté lehkou převahu o jedno následování nad modelem B. Z pokusu tedy můžeme vyvodit fakt, že pohyb pánevními ploutvemi dospělce je u druhu (*Amatitlania nigrofasciata*) pro potěr nejdůležitější a patrně nenahraditelnou formou vizuální komunikace (Flores 2015). Absence pohybu ploutví by tedy v realitě mohla vést k neschopnosti potěru udržet se u rodičů, což může znamenat následné snížení v počtu přeživších jedinců, kteří dospěli do pohlavní dospělosti.

Dalším sledovaným typem vizuální komunikace je chování úzce spjaté s namlouváním u tlamouna nilského (*Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758) (Gonçalves-de-Freitas & Nishida 1998), a dalších ryb z čeledi Cichlidae (Venesky et al. 2005). Jedná se o takzvané „natřásání“ se samce před samicí a obráceně. K tomu dochází, když ryba prudce škube ocasem do stran, čímž rozvlí své tělo a napíná své hřbetní a prsní ploutve. „Natřásání“ napomáhá k ilustraci fyzické kondice jedince a má vést k navázání „vztahu“ reprodukční dvojice.

„Natřásání“ je jednoduše pozorovatelné, a proto se na něj, mimo jiné, ve své studii zaměřili Castro et al. (2009). Výsledkem studie byla tabulka na Obrázku 20.

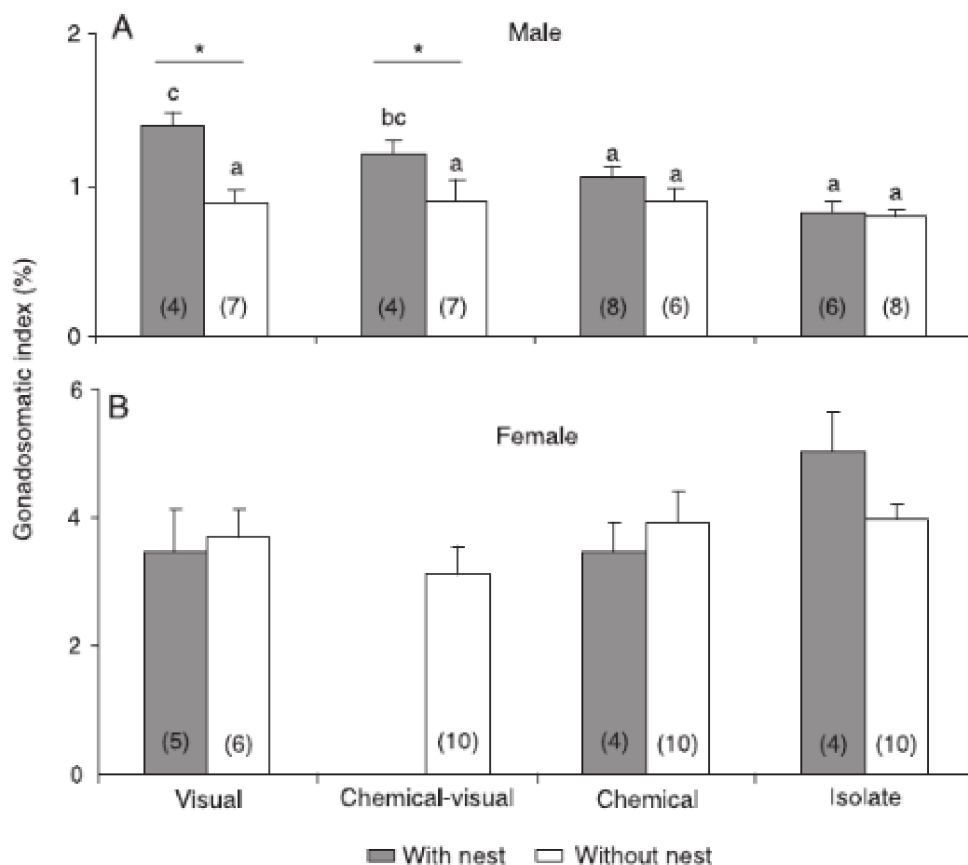


**Obrázek 20** Znázorňuje vztah mezi typem komunikace a frekvencí vizuálních projevů „natřásání se“ během 30minutových expozic. Po každou podmínku bylo zkoumáno shodně 14 párů (*Oreochromis niloticus*). Upraveno dle Castro et al. (2009).

Z Obrázku 20 můžeme vyčíst fakt, že jak samci, tak samice druhu (*Oreochromis niloticus*) byli nejvíce stimulováni k námluvným pohybům právě při vizuálním kontaktu s opačným pohlavím, dále pak při spojení vizuálního a chemického kontaktu. Jelikož byla frekvence pohybů při samostatné chemické stimulaci nižší než při vizuální, dá se předpokládat, že vizuální kontakt je důležitější pro námluvné chování nežli kontakt chemický.

Dále při studii tohoto druhu (*Oreochromis niloticus*) došlo k obdobné observaci při hodnocení efektu komunikačních signálů na GSI (index ukazující reprodukční zralost ryb) u samců. Bylo zde zjištěno, že vizuální komunikace mezi sexuálními partnery ovlivňuje reprodukční chování těchto ryb největší měrou, a to jak aktivací a podpořením námluvného chování, tak vývojem spermií u samců a fyziologické přípravě na tření u samic. Ovšem je potřeba podotknout, že vliv multimodálních signálů (chemicko-vizuálních) zde není zanedbatelný. Funkčnost vizuální komunikace zde potvrzuje frekvence tření, chování při námluvách a již zmíněný Gonadosomatický index (GSI) samců kteří staví hnízda, což je ve studii výsledky na grafu v Obrázku 20 doloženo.





**Obrázek 21** Hodnoty gonadostomatického indexu u samců a samic (*Oreochromis niloticus*). Upraveno dle Castro et al. (2009).

Na Obrázku 21 vidíme procentuální hodnoty GSI připadající k příslušnému typu stimulace, popsanému pod tabulkou, vždy v případě hnízdících a nehnízdících ryb. Z hodnot je patrné, že vizuální kontakt mezi samci a samicemi byl nejdůležitější k zvýšení hodnot GSI u samců. Jelikož byli použiti samci ve stejném stádiu dospívání a vzhledem k tomu, že spermatogeneze je kontinuální proces, následná zvýšená hodnota GSI jasně dokazuje zvýšení produkce spermatu a jeho množství (Jalabert a Zohar 1982).

## 7 Závěr

Tato bakalářská práce měla čtenáři přinést ucelený vhled do problematiky komunikačních systémů ryb s důrazem na komunikaci vizuální. Stanovené cíle práce byly naplněny.

Bylo zjištěno, že komunikační systémy a přenos informací skrze dané signály, je pro ryby důležitou součástí většiny sociálních interakcí, ať už při namlouvání, během páření, při teritoriálních soubojích mezi jedinci nebo při kontaktu s predátory. Dopad změn životního prostředí vlivem antropogenní činnosti na komunikační systémy ryb se zdá být značný. Druhy dotčené změnami prostředí jsou nuceny použít jiný způsob komunikace, což se ne vždy povede. V případech, kdy ryby nedokáží nahradit původní komunikační vzorec, může docházet k hybridizaci s příbuznými druhy vlivem nerozpoznání konspecifických druhů od heterospecifických, což vede ke ztrátě reprodukční úspěšnosti a v krajním případě až ke kolapsu daného druhu.

Bylo také zjištěno, že při většině sociálních interakcí spoléhají ryby na multimodální způsob přenosu informace, kdy kombinují nejčastěji vizuální a chemickou složku signálu. Zároveň se zde ukázala možná odlišná důležitost určitých forem komunikace v konkrétních fázích vývoje jedince a s tím spojená určitá hierarchie signálů v multimodální komunikaci, kdy jedna složka signálu je důležitější než druhá. Což znamená, že by jedna složka fungovala sama o sobě, byť třeba se zeslabeným efektem a druhá složka vůbec. Nicméně jejich kombinace má nejlepší efekt.

Na příkladů studií u kostnatých ryb, a hlavně u ryb čeledi Cichlidae byla vizuální komunikace stanovena jako jedna z nejdůležitějších komunikačních forem, ne-li nejdůležitější. Podstatné bylo zjištění, že vizuální forma komunikace má nejsignifikantnější efekt při namlouvacím procesu během reprodukční fáze života. Byly naznačeny mnohé pozitivní efekty v rámci stimulace dozrávání pohlavních buněk jak u samců, tak u samic. Následný význam vizuálních signálů během odchovu volně plovoucího potěru v prvních dnech života byl shledán jako nenahraditelný v porovnání s ostatními způsoby komunikace. Další zkoumání způsobů a významu vizuální komunikace v průběhu celého života určitého jedince by mohlo přinést komplexní hlubší vhled na tuto problematiku a mohlo by odpovědět, zda ryba v průběhu svého života mění styl vizuální komunikace na základě zkušenosti.

## 8 Literatura

- ALBERT, Arianne YK, Nathan P MILLAR a Dolph SCHLUTER, 2007. Character displacement of male nuptial colour in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **91**(1), 37–48. ISSN 0024-4066. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00777.x>
- AMORIM, M Clara P, 2006. Diversity of sound production in fish. *Communication in fishes*. **1**, 71–104.
- AMORIM, Maria Clara Pessoa, Mairi E KNIGHT, Yorgos STRATOUDAKIS a George F TURNER, 2004. Differences in sounds made by courting males of three closely related Lake Malawi cichlid species. *Journal of Fish Biology* [online]. **65**(5), 1358–1371. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00535.x>
- AMORIM, Maria Clara Pessoa, José Miguel SIMÕES, Paulo Jorge FONSECA a George F TURNER, 2008. Species differences in courtship acoustic signals among five Lake Malawi cichlid species (*Pseudotropheus* spp.). *Journal of Fish Biology* [online]. **72**(6), 1355–1368. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01802.x>
- ANDERSSON, Malte, 1994. *Sexual selection*. B.m.: Princeton University Press. ISBN 0-691-00057-3.
- ARIMOTO, Takafumi, Christopher W GLASS a Xiumei ZHANG, 2010. Fish vision and its role in fish capture. *Behavior of marine fishes: capture processes and conservation challenges* [online]. 25–44. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1002/9780813810966.ch2>
- ARNEGARD, Matthew E, B Scott JACKSON a Carl D HOPKINS, 2006. Time-domain signal divergence and discrimination without receptor modification in sympatric morphs of electric fishes. *Journal of Experimental Biology* [online]. **209**(11), 2182–2198. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.02239>
- BAATRUP, Erik a Mette JUNGE, 2001. Antiandrogenic pesticides disrupt sexual characteristics in the adult male guppy *Poecilia reticulata*. *Environmental health perspectives* [online]. **109**(10), 1063–1070. ISSN 0091-6765. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1289/ehp.011091063>
- BAIER, Bernd, 2008. Effect of conductivity changes on the stability of electric signal waveforms in dwarf stonebushers (*Mormyridae*; *Pollimyrus castelnaui*, *P. marianne*). *Journal of Comparative Physiology A* [online]. **194**, 915–919. ISSN 0340-7594. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/s00359-008-0360-0>
- BARLEY, Anthony a Ronald COLEMAN, 2010. Habitat structure directly affects aggression in convict cichlids *Archocentrus nigrofasciatus*. *Curr. Zool.* [online]. **56**, 52–56. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1093/czoolo/56.1.52>
- BELL, Alison M, 2001. Effects of an endocrine disrupter on courtship and aggressive behaviour of male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* [online]. **62**(4), 775–780. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1824>
- BESSEY, Cindy a Michael R HEITHAUS, 2013. Alarm call production and temporal variation in predator encounter rates for a facultative teleost grazer in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Journal of experimental marine biology and ecology* [online]. **449**, 135–141. ISSN 0022-0981. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.09.008>
- BOUGHMAN, Janette Wenrick, 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature* [online]. **411**(6840), 944–948. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1038/35082064>
- BOWMAKER, James K, 2008. Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision research* [online]. **48**(20), 2022–2041. ISSN 0042-6989. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.03.025>

BRO-JØRGENSEN, Jakob, 2010. Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **25**(5), 292–300. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:[10.1016/j.tree.2009.11.003](https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.11.003)

BROOKS, Robert a Vanessa COULDRIDGE, 1999. Multiple sexual ornaments coevolve with multiple mating preferences. *The American Naturalist*. **154**(1), 37–45. ISSN 0003-0147.

BROWN, Culum, Kevin LALAND a Jens KRAUSE, 2011. *Fish cognition and behavior*. B.m.: John Wiley & Sons. ISBN 1-4443-4251-7.

CANDOLIN, Ulrika, 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological reviews* [online]. **78**(4), 575–595. ISSN 1469-185X. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1017/S1464793103006158>

CANDOLIN, Ulrika a Bob BM WONG, 2008. Mate choice. *Fish behaviour. New Hampshire: Science Publishers* [online]. 337–376. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1201/b10757-12>

CARLETON, Karen L a Thomas D KOCHER, 2001. Cone opsin genes of African cichlid fishes: tuning spectral sensitivity by differential gene expression. *Molecular biology and evolution* [online]. **18**(8), 1540–1550. ISSN 1537-1719. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1093/OXFORDJOURNALS.MOLBEV.A003940>

CARLETON, Karen L, Tyrone C SPADY, J Todd STREELMAN, Michael R KIDD, William N MCFARLAND a Ellis R LOEW, 2008. Visual sensitivities tuned by heterochronic shifts in opsin gene expression. *BMC biology* [online]. **6**, 1–14. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1186%2F1741-7007-6-22>

CASEY, Patrick J a Alfred G GILMAN, 1988. G protein involvement in receptor-effector coupling. *Journal of Biological Chemistry* [online]. **263**(6), 2577–2580. ISSN 0021-9258. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)69103-3](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)69103-3)

CASTRO, André, Eliane GONÇALVES-DE-FREITAS, Gilson VOLPATO a Classius OLIVEIRA, 2009. Visual communication stimulates reproduction in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Brazilian journal of medical and biological research = Revista brasileira de pesquisas médicas e biológicas / Sociedade Brasileira de Biofísica ... [et al.]* [online]. **42**, 368–74. Dostupné z: doi:[10.1590/S0100-879X2009000400009](https://doi.org/10.1590/S0100-879X2009000400009)

CRAMPTON, WGR a JS ALBERT, 2006. Evolution of electric signal diversity in gymnotiform fishes. *Communication in fishes*. **2**, 647–731.

CUMMINGS, William C a Paul O THOMPSON, 1971. Gray whales, *Eschrichtius robustus*, avoid the underwater sounds of killer whales, *Orcinus orca*. *Fishery Bulletin*. **69**(3), 525–530.

CURÉ, Charlotte, Ricardo ANTUNES, Ana Catarina ALVES, Fleur VISSER, Petter H KVADSHEIM a Patrick JO MILLER, 2013. Responses of male sperm whales (*Physeter macrocephalus*) to killer whale sounds: implications for anti-predator strategies. *Scientific Reports* [online]. **3**(1), 1579. ISSN 2045-2322. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1038/srep01579>

DANLEY, Patrick D a Thomas D KOCHER, 2001. Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi. *Molecular Ecology* [online]. **10**(5), 1075–1086. ISSN 0962-1083. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01283.x>

DENTON, Eric James, 1970. Review lecture: on the organization of reflecting surfaces in some marine animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* [online]. **258**(824), 285–313. ISSN 0080-4622. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1098/rstb.1970.0037>

DONOHUE, Ian a Jorge GARCIA MOLINOS, 2009. Impacts of increased sediment loads on the ecology of lakes. *Biological reviews* [online]. **84**(4), 517–531. ISSN 1464-7931. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00081.x>

DOUGLAS, Ron H a Craig W HAWRYSHYN, 1990. Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. In: *The visual system of fish*. B.m.: Springer, s. 373–418.

DUGATKIN, Lee A a Jean-Guy J GODIN, 1992. Predator inspection, shoaling and foraging under predation hazard in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Environmental Biology of Fishes* [online]. **34**, 265–276. ISSN 0378-1909. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/BF00004773>

DULKA, JG, NE STACEY, PW SORENSEN a GJ Van Der KRAAK, 1987. A steroid sex pheromone synchronizes male–female spawning readiness in goldfish. *Nature* [online]. **325**(6101), 251–253. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1038/325251a0>

DUNLAP, KD, GT SMITH a A YEKTA, 2000. Temperature dependence of electrocommunication signals and their underlying neural rhythms in the weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Brain Behavior and Evolution* [online]. **55**(3), 152–162. ISSN 0006-8977. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1159/000006649>

EATON, RC a RA BOMBARDIERI, 1978. Behavioral functions of the Mauthner neuron. *Neurobiology of the Mauthner cell*. 221–244.

EATON, Robert C a Roger D FARLEY, 1974. Spawning cycle and egg production of zebrafish, *Brachydanio rerio*, in the laboratory. *Copeia* [online]. 195–204. ISSN 0045-8511. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.2307/1443023>

ENDLER, John, 1978. A Predator's View of Animal Color Patterns. *Evolutionary Biology* [online]. **11**, 319–364. ISSN 978-1-4615-6958-9. Dostupné z: doi:[10.1007/978-1-4615-6956-5\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6956-5_5)

ENDLER, John A, 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. In: *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes: Proceedings of the 1st international symposium on systematics and evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes, held at DeKalb, Illinois, USA, June 14–18, 1982* [online]. B.m.: Springer, s. 95–111. ISBN 90-481-8524-6. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/BF00690861>

ENDLER, John A, 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*. **139**, S125–S153. ISSN 0003-0147.

ESCOBAR-CAMACHO, Daniel a Karen L CARLETON, 2015. Sensory modalities in cichlid fish behavior. *The integrative study of animal behavior* [online]. **6**, 115–124. ISSN 2352-1546. Dostupné z: doi:[10.1016/j.cobeha.2015.11.002](https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.11.002)

EVANS, CD, DT MONTEITH a DM COOPER, 2005. Long-term increases in surface water dissolved organic carbon: observations, possible causes and environmental impacts. *Environmental pollution* [online]. **137**(1), 55–71. ISSN 0269-7491. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.12.031>

FEULNER, Philine GD, Martin PLATH, Jacob ENGELMANN, Frank KIRSCHBAUM a Ralph TIEDEMANN, 2009. Electrifying love: electric fish use species-specific discharge for mate recognition. *Biology Letters* [online]. **5**(2), 225–228. ISSN 1744-9561. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0566>

FISH, James F a John S VANIA, 1971. Killer whale, *orcinus-orca*, sounds repel white whales, *delphinapterus-leucas*. *Fishery Bulletin of the National Oceanic and Atmospheric Administration*. **69**(3), 531.

FISHER, Heidi S, Bob BM WONG a Gil G ROSENTHAL, 2006. Alteration of the chemical environment disrupts communication in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **273**(1591), 1187–1193. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3406>

FLORES, Natalie, 2015. Parent-Offspring Communication in Convict Cichlids (*Archocentrus nigrofasciatus*). *Sacramento State McNair Scholars Journal*. **16**, 61–75.

FRYER, Geoffrey, 1972. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa. *Their Biology and Evolution*. [online]. **641**. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.2307/3800184>

FUGÈRE, V a R KRAHE, 2010. Electric signals and species recognition in the wave-type gymnotiform fish *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Experimental Biology* [online]. **213**(2), 225–236. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.034751>

FULLER, Rebecca C, David HOULE a Joseph TRAVIS, 2005. Sensory bias as an explanation for the evolution of mate preferences. *The American Naturalist* [online]. **166**(4), 437–446. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1086/444443>

GENNER, Martin J, Ole SEEHAUSEN, David H LUNT, Domino A JOYCE, Paul W SHAW, Gary R CARVALHO a George F TURNER, 2007. Age of cichlids: new dates for ancient lake fish radiations. *Molecular Biology and Evolution* [online]. **24**(5), 1269–1282. ISSN 0737-4038. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1093/molbev/msm050>

GILLIAM, Erin, 2011. An introduction to animal communication. *Nature Education Knowledge*. **3**.

GONÇALVES-DE-FREITAS, E a SM NISHIDA, 1998. Sneaking behaviour of the Nile tilapia. *Boletim Técnico do CEPTA*. **11**, 71–79.

GRAY, Suzanne M a Jeffrey S MCKINNON, 2007. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in ecology & evolution* [online]. **22**(2), 71–79. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.005>

GRETHER, Gregory F, 2000. Carotenoid limitation and mate preference evolution: a test of the indicator hypothesis in guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* [online]. **54**(5), 1712–1724. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00715.x>

GRETHER, Gregory F, Jocelyn HUDON a David F MILLIE, 1999. Carotenoid limitation of sexual coloration along an environmental gradient in guppies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **266**(1426), 1317–1322. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0781>

GUTHRIE, DM, 1986. Role of vision in fish behaviour. In: *The behaviour of Teleost fishes*. B.m.: Springer, s. 75–113.

HANKISON, Shala J a Molly R MORRIS, 2003. Avoiding a compromise between sexual selection and species recognition: female swordtail fish assess multiple species-specific cues. *Behavioral Ecology* [online]. **14**(2), 282–287. ISSN 1465-7279. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1093/beheco/14.2.282>

HAWKINS, Anthony D., Louise ROBERTS a Samuel CHEESMAN, 2014. Responses of free-living coastal pelagic fish to impulsive sounds. *The Journal of the Acoustical Society of America* [online]. **135**(5), 3101–3116. ISSN 0001-4966. Dostupné z: doi:[10.1121/1.4870697](https://doi.org/10.1121/1.4870697)

HELFMAN, Gene, Bruce COLLETTE, Douglas FACEY a Brian BOWEN, 2009. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. ISBN 978-1-4051-2494-2.

HELFMAN, Gene S, 1981. The advantage to fishes of hovering in shade. *Copeia* [online]. 392–400. ISSN 0045-8511. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.2307/1444228>

HERBERT-READ, James E, Emil ROSÉN, Alex SZORKOVSKY, Christos C IOANNOU, Björn ROGELL, Andrea PERNA, Indar W RAMNARINE, Alexander KOTRSCHAL, Niclas KOLM a Jens KRAUSE, 2017. How predation shapes the social interaction rules of shoaling fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **284**(1861), 20171126. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1126>

HOFMANN, Christopher M, Kelly E O'QUIN, N Justin MARSHALL, Thomas W CRONIN, Ole SEEHAUSEN a Karen L CARLETON, 2009. The eyes have it: regulatory and structural changes both underlie cichlid visual pigment diversity. *PLoS biology* [online]. **7**(12), e1000266. ISSN 1544-9173. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000266>

CHIVERS, Douglas P a R Jan F SMITH, 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience* [online]. **5**(3), 338–352. ISSN 1195-6860. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1080/11956860.1998.11682471>

- IOANNOU, Christos C, Indar W RAMNARINE a Colin J TORNEY, 2017. High-predation habitats affect the social dynamics of collective exploration in a shoaling fish. *Science advances* [online]. **3**(5), e1602682. ISSN 2375-2548. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1126/sciadv.1602682>
- JAKOBSSON, Sven, Olle BRICK a Cecilia KULLBERG, 1995. Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour* [online]. **49**(1), 235–239. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:[http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80172-3](http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472(95)80172-3)
- JALABERT, Bernard a Yonathan ZOHAR, 1982. Reproductive physiology in cichlid fishes, with particular reference to Tilapia and Sarotherodon. *The biology and culture of tilapias*. np.
- JAROSLAV REICHL a VŠETIČKA MARTIN, 2006. Encyklopedie fyziky. *Encyklopedie fyziky* [online]. Dostupné z: <http://fyzika.jreichl.com/main/article/view/438-lom-refrakce-svetla>
- JORDAN, Rebecca, Karen KELLOGG, Francis JUANES a Jay STAUFFER JR, 2003. Evaluation of female mate choice cues in a group of Lake Malawi mbuna (Cichlidae). *Copeia* [online]. **2003**(1), 181–186. ISSN 0045-8511. Dostupné z: doi:[http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511\(2003\)003\[0181:EOFMCC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511(2003)003[0181:EOFMCC]2.0.CO;2)
- KEENLEYSIDE, H. L., 1955. Administrative Problems of the United Nations Technical Assistance Administration. *Public Administration* [online]. **33**(3), 241–268. ISSN 0033-3298. Dostupné z: doi:[10.1111/j.1467-9299.1955.tb01452.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-9299.1955.tb01452.x)
- KELLEY, Jennifer L a Anne E MAGURRAN, 2011. Learned defences and counterdefences in predator–prey interactions. *Fish cognition and behavior* [online]. 36–58. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1002/9781444342536.ch3>
- KEMP, Darrell J, David N REZNICK a Gregory F GRETHER, 2008. Ornamental evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*): insights from sensory processing-based analyses of entire colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **95**(4), 734–747. ISSN 1095-8312. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01112.x>
- KIM, Jae-Woo, Grant E BROWN a James WA GRANT, 2004. Interactions between patch size and predation risk affect competitive aggression and size variation in juvenile convict cichlids. *Animal Behaviour* [online]. **68**(5), 1181–1187. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.11.017>
- KODRIC-BROWN, Astrid a Paul F NICOLETTO, 2005. Courtship behavior, swimming performance, and microhabitat use of Trinidadian guppies. *Environmental Biology of Fishes* [online]. **73**, 299–307. ISSN 0378-1909. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/s10641-005-1598-9>
- KOCHER, Thomas D., 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics* [online]. **5**(4), 288–298. ISSN 1471-0064. Dostupné z: doi:[10.1038/nrg1316](https://doi.org/10.1038/nrg1316)
- KRAMER, Bernd a Birgit KUHN, 1993. Electric signaling and impedance matching in a variable environment. *Naturwissenschaften* [online]. **80**(1), 43–46. ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1007/BF01139760>
- KRAMER, DL, 1972. The role of androgens in the parental behaviour of the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces, Belontiidae). *Animal Behaviour* [online]. **20**(4), 798–807. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80154-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80154-4)
- LADICH, Friedrich, 2019. Ecology of sound communication in fishes. *Fish and fisheries* [online]. **20**(3), 552–563. ISSN 1467-2960. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1111/faf.12368>
- LADICH, Friedrich a Michael L FINE, 2006. Sound-generating mechanisms in fishes: a unique diversity in vertebrates. *Communication in fishes*. **1**, 3–43.
- LANDSBERGER, Meik, Gerhard VON DER EMDE, Dorothee HAVERKATE, Stefan SCHUSTER, Janina GENTSCH, Elke ULBRICHT, Andreas REICHENBACH, Felix

MAKAROV a Hans-Joachim WAGNER, 2008. Dim light vision–morphological and functional adaptations of the eye of the mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*. *Journal of Physiology-Paris* [online]. **102**(4–6), 291–303. ISSN 0928-4257. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2008.10.015>

LEVINE, Joseph, Phillip LOBEL a Edward MACNICHOL, 1980. Visual Communication in Fishes. In: [online]. s. 447–475. ISBN 978-1-4899-3661-5. Dostupné z: doi:[10.1007/978-1-4899-3659-2\\_17](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3659-2_17)

LEVINE, Joseph S. a Edward F. MACNICHOL, 1982. Color vision in fishes. *Scientific American* [online]. **246**(2), 140–149. ISSN 0036-8733(Print). Dostupné z: doi:[10.1038/scientificamerican0282-140](https://doi.org/10.1038/scientificamerican0282-140)

LISNEY, TJ, E STUDD a CW HAWRYSHYN, 2010. Electrophysiological assessment of spectral sensitivity in adult Nile tilapia *Oreochromis niloticus*: evidence for violet sensitivity. *Journal of Experimental Biology* [online]. **213**(9), 1453–1463. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.036897>

LOBEL, Phillip S, 1998. Possible species specific courtship sounds by two sympatric cichlid fishes in Lake Malawi, Africa. *Environmental Biology of Fishes* [online]. **52**, 443–452. ISSN 0378-1909. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1023/A:1007467818465>

LOEW, ER a JN LYTGOE, 1978. The ecology of cone pigments in teleost fishes. *Vision research* [online]. **18**(6), 715–722. ISSN 0042-6989. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/0042-6989\(78\)90150-5](https://doi.org/10.1016/0042-6989(78)90150-5)

LYNCH, David K, 2015. Snell’s window in wavy water. *Applied optics* [online]. **54**(4), B8–B11. ISSN 2155-3165. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1364/AO.54.0000B8>

MAAN, Martine E, OLE SEEHAUSEN a Jacques JM VAN ALPHEN, 2010. Female mating preferences and male coloration covary with water transparency in a Lake Victoria cichlid fish. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **99**(2), 398–406. ISSN 0024-4066. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01368.x>

MAAN, Martine E. a Kristina M. SEFC, 2013. Colour variation in cichlid fish: Developmental mechanisms, selective pressures and evolutionary consequences. *Genetic basis and evolutionary causes of colour variation in vertebrates* [online]. **24**(6), 516–528. ISSN 1084-9521. Dostupné z: doi:[10.1016/j.semcdb.2013.05.003](https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.05.003)

MAIDITSCH, Isabelle Pia a Friedrich LADICH, 2022. Acoustic and visual adaptations to predation risk: a predator affects communication in vocal female fish. *Current Zoology* [online]. **68**(2), 149–157. ISSN 2396-9814. Dostupné z: doi:[10.1093/cz/zoab049](https://doi.org/10.1093/cz/zoab049)

MARSHALL, JA, 1972. INFLUENCE OF MALE SOUND PRODUCTION ON OVIPOSITION IN FEMALE TILAPIA-MOSSAMBICA (PISCES, CICHLIDAE). In: *American Zoologist*. B.m.: AMER SOC ZOOLOGISTS 1041 NEW HAMPSHIRE ST, LAWRENCE, KS 66044, s. 663–664. ISBN 0003-1569.

MARSHALL, NJ, 1996. Measuring colours around a coral reef. *Biophotonics International*. **3**(4), 52–56.

MARUSKA, Karen P. a Russell D. FERNALD, 2013. Social Regulation of Male Reproductive Plasticity in an African Cichlid Fish. *Integrative and Comparative Biology* [online]. **53**(6), 938–950. ISSN 1540-7063. Dostupné z: doi:[10.1093/icb/ict017](https://doi.org/10.1093/icb/ict017)

MEUTHEN, Denis, Sebastian A BALDAUF, Theo CM BAKKER a Timo THÜNKEN, 2019. High perceived predation risk during development affects mutual mate choice in a cichlid fish. *Animal behaviour* [online]. **158**, 227–237. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.10.019>

MILINSKI, Manfred, 1985. Risk of predation of parasitized sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) under competition for food. *Behaviour* [online]. **93**(1–4), 203–216. ISSN 0005-7959. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1163/156853986X00883>



- MILINSKI, Manfred, 2006. The major histocompatibility complex, sexual selection, and mate choice. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* [online]. **37**, 159–186. ISSN 1543-592X. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110242>
- MOLLER, Peter, 2006. Electrocommunication: history, insights, and new questions. *Communication in fishes. Science Publishers, Enfield.* 579–598.
- MUNTZ, WRA, 1973. Yellow filters and the absorption of light by the visual pigments of some Amazonian fishes. *Vision Research* [online]. **13**(12), 2235–2254. ISSN 0042-6989. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/0042-6989\(73\)90225-3](https://doi.org/10.1016/0042-6989(73)90225-3)
- MYRBERG JR, Arthur A, Martin MOHLER a John D CATALA, 1986. Sound production by males of a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*): its significance to females. *Animal Behaviour* [online]. **34**(3), 913–923. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80077-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80077-X)
- NR, LILEY, 1983. Hormones, pheromones, and reproductive behavior in fish. *Fish physiology* [online]. 1–63. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60301-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60301-5)
- OLIVEIRA, Thiago Acosta, Renan IDALENCIO, Fabiana KALICHAK, João Gabriel DOS SANTOS ROSA, Gessi KOAKOSKI, Murilo Sander DE ABREU, Ana Cristina Varrone GIACOMINI, Darlan GUSSO, Denis Brook ROSEMBERG a Rodrigo Egydio BARRETO, 2017. Stress responses to conspecific visual cues of predation risk in zebrafish. *PeerJ* [online]. **5**, e3739. ISSN 2167-8359. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.7717/peerj.3739>
- PARKYN, Daryl C a Craig W HAWRYSHYN, 2000. Spectral and ultraviolet-polarisation sensitivity in juvenile salmonids: a comparative analysis using electrophysiology. *Journal of Experimental Biology* [online]. **203**(7), 1173–1191. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.203.7.1173>
- PARRY, Juliet WL, Karen L CARLETON, Tyrone SPADY, Aba CARBOO, David M HUNT a James K BOWMAKER, 2005. Mix and match color vision: tuning spectral sensitivity by differential opsin gene expression in Lake Malawi cichlids. *Current Biology* [online]. **15**(19), 1734–1739. ISSN 0960-9822. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.08.010>
- POPPER, Arthur N a MC HASTINGS, 2009. The effects of anthropogenic sources of sound on fishes. *Journal of fish biology* [online]. **75**(3), 455–489. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02319.x>
- PRICE, Trevor D, 2006. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. *Journal of Experimental Biology* [online]. **209**(12), 2368–2376. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.02183>
- RANGELEY, Robert a Jean-Guy GODIN, 1992. The Effects of a Trade-Off Between Foraging and Brood Defense On Parental Behaviour in the Convict Cichlid Fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behaviour* [online]. **120**, 123–138. Dostupné z: doi:[10.1163/156853992X00246](https://doi.org/10.1163/156853992X00246)
- RODIECK, Robert W, 1998. *The first steps in seeing*. B.m.: Sinauer Associates. ISBN 0-87893-757-9.
- ROSENTHAL, Gil G, Xochitl F DE LA ROSA REYNA, Steven KAZIANIS, Matthew J STEPHENS, Donald C MORIZOT, Michael J RYAN a Francisco J GARCÍA DE LEÓN, 2003. Dissolution of sexual signal complexes in a hybrid zone between the swordtails *Xiphophorus birchmanni* and *Xiphophorus malinche* (Poeciliidae). *Copeia* [online]. **2003**(2), 299–307. ISSN 0045-8511. Dostupné z: doi:[http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511\(2003\)003\[0299:DOSSCI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511(2003)003[0299:DOSSCI]2.0.CO;2)
- RYAN, Michael J a William E WAGNER JR, 1987. Asymmetries in mating preferences between species: female swordtails prefer heterospecific males. *Science* [online]. **236**(4801), 595–597. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1098%2Frspsb.2005.3406>

SABBAH, Shai, Raico Lamela LARIA, Suzanne M. GRAY a Craig W. HAWRYSHYN, 2010. Functional diversity in the color vision of cichlid fishes. *BMC Biology* [online]. **8**(1), 133. ISSN 1741-7007. Dostupné z: doi:[10.1186/1741-7007-8-133](https://doi.org/10.1186/1741-7007-8-133)

SALZBURGER, Walter, 2009. The interaction of sexually and naturally selected traits in the adaptive radiations of cichlid fishes. *Molecular ecology* [online]. **18**(2), 169–185. ISSN 0962-1083. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03981.x>

SATOU, Masahiko, Hiroaki TAKEUCHI, Kohtaro TAKEI, Takeshi HASEGAWA, Naoto OKUMOTO a Kazuo UEDA, 1987. Involvement of vibrational and visual cues in eliciting spawning behaviour in male himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *Animal behaviour* [online]. ISSN 1095-8282. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80027-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80027-1)

SEEHAUSEN, Ole, Jacques JM van ALPHEN a Frans WITTE, 1997. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* [online]. **277**(5333), 1808–1811. ISSN 1095-9203. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1126/science.277.5333.1808>

SEEHAUSEN, Ole, Yohey TERAJ, Isabel S MAGALHAES, Karen L CARLETON, Hillary DJ MROSSO, Ryutaro MIYAGI, Inke VAN DER SLUIJS, Maria V SCHNEIDER, Martine E MAAN a Hidenori TACHIDA, 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* [online]. **455**(7213), 620–626. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1038/nature07285>

SHAND, Julia, Wayne L DAVIES, Nicole THOMAS, Lois BALMER, Jill A COWING, Marie POINTER, Livia S CARVALHO, Ann EO TREZISE, Shaun P COLLIN a Lyn D BEAZLEY, 2008. The influence of ontogeny and light environment on the expression of visual pigment opsins in the retina of the black bream, *Acanthopagrus butcheri*. *Journal of Experimental Biology* [online]. **211**(9), 1495–1503. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.012047>

SCHWARTZ, Amy K a Andrew P HENDRY, 2010. Testing the influence of local forest canopy clearing on phenotypic variation in Trinidadian guppies. *Functional Ecology* [online]. **24**(2), 354–364. ISSN 0269-8463. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01652.x>

SILVA, Ana, Rossana PERRONE a Omar MACADAR, 2007. Environmental, seasonal, and social modulations of basal activity in a weakly electric fish. *Physiology & behavior* [online]. **90**(2–3), 525–536. ISSN 0031-9384. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.11.003>

SILVERMAN, Harold I, 1978. Effects of different levels of sensory contact upon reproductive activity of adult male and female *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters); Pisces: Cichlidae. *Animal Behaviour* [online]. **26**, 1081–1090. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90097-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90097-0)

SLUIJS, Inke, Suzanne GRAY, M. Clara AMORIM, Iain BARBER, Ulrika CANDOLIN, Andrew HENDRY, Rüdiger KRAHE, Martine MAAN, Anne PALM, Hans-Joachim WAGNER a Bob WONG, 2010. Communication in troubled waters: Responses of fish communication systems to changing environments. *Evolutionary Ecology* [online]. **25**, 623–640. Dostupné z: doi:[10.1007/s10682-010-9450-x](https://doi.org/10.1007/s10682-010-9450-x)

SMADJA, Carole a RK BUTLIN, 2009. On the scent of speciation: the chemosensory system and its role in premating isolation. *Heredity* [online]. **102**(1), 77–97. ISSN 1365-2540. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1038/hdy.2008.55>

SORENSEN, Peter W a Norm E STACEY, 2004. Brief review of fish pheromones and discussion of their possible uses in the control of non-indigenous teleost fishes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* [online]. **38**(3), 399–417. ISSN 0028-8330. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1080/00288330.2004.9517248>

SPADY, Tyrone C, Juliet WL PARRY, Phyllis R ROBINSON, David M HUNT, James K BOWMAKER a Karen L CARLETON, 2006. Evolution of the cichlid visual palette through ontogenetic subfunctionalization of the opsin gene arrays. *Molecular biology and evolution* [online]. **23**(8), 1538–1547. ISSN 1537-1719. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1093/molbev/msl014>

SQUIRE, Ann a Peter MOLLER, 1982. Effects of water conductivity on electrocommunication in the weak-electric fish *Brienomyrus niger* (Mormyriiformes). *Animal Behaviour* [online]. **30**(2), 375–382. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80048-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80048-1)

STACEY, Norm, 2003. Hormones, pheromones and reproductive behavior. *Fish Physiology and biochemistry* [online]. **28**, 229–235. ISSN 0920-1742. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030540.99732.2c>

STODDARD, Philip K, Alex TRAN a Rüdiger KRAHE, 2019. Predation and crypsis in the evolution of electric signaling in weakly electric fishes. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. **7**, 264. ISSN 2296-701X. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.3389/fevo.2019.00264>

TIERNEY, Keith B, Christopher R SINGH, Peter S ROSS a Christopher J KENNEDY, 2007. Relating olfactory neurotoxicity to altered olfactory-mediated behaviors in rainbow trout exposed to three currently-used pesticides. *Aquatic Toxicology* [online]. **81**(1), 55–64. ISSN 0166-445X. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.11.006>

TURNER, George F, Ole SEEHAUSEN, Mairi E KNIGHT, Charlotte J ALLENDER a Rosanna L ROBINSON, 2001. How many species of cichlid fishes are there in African lakes? *Molecular ecology* [online]. **10**(3), 793–806. ISSN 0962-1083. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01200.x>

VASCONCELOS, Raquel O, M Clara P AMORIM a Friedrich LADICH, 2007. Effects of ship noise on the detectability of communication signals in the Lusitanian toadfish. *Journal of Experimental Biology* [online]. **210**(12), 2104–2112. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1242/jeb.004317>

VENESKY, Matthew D, Gregory M ANDRASO a Steven J ROPSKI, 2005. Behavior of male Kenyi Cichlids, *Pseudotropheus lombardoi*, in response to visual and olfactory cues from females. *Bios* [online]. 77–83. ISSN 0005-3155. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1893/0005-3155%282005%29076%5B0077%3ARABOMK%5D2.0.CO%3B2>

WAGNER, Hans-Joachim, 1990. Retinal structure of fishes. In: *The visual system of fish*. B.m.: Springer, s. 109–157.

WAGNER, Hans-Joachim a Ronald HH KRÖGER, 2005. Adaptive plasticity during the development of colour vision. *Progress in retinal and eye research* [online]. **24**(4), 521–536. ISSN 1350-9462. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2005.01.002>

WAGNER, H-J, 1976. Patterns of Golgi-impregnated neurons in a predator-type fish retina. In: *Neural principles in vision*. B.m.: Springer, s. 7–25.

WARDLE CS, 1993. Behavior of Teleost Fishes. In: *Fish behavior and fishing gear*. 2. vyd. London: Chapman & Hall, 1, s. 609–643.

WEBSTER, DR a MJ WEISSBURG, 2009. The hydrodynamics of chemical cues among aquatic organisms. *Annual Review of Fluid Mechanics* [online]. **41**, 73–90. ISSN 0066-4189. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.fluid.010908.165240>

WINN, Howard E, 1964. The biological significance of fish sounds. *Marine bio-acoustics*. **2**, 213–231.

WONG, Bob BM, Heidi S FISHER a Gil G ROSENTHAL, 2005. Species recognition by male swordtails via chemical cues. *Behavioral Ecology* [online]. **16**(4), 818–822. ISSN 1465-7279. Dostupné z: doi:<http://dx.doi.org/10.1093/beheco/ari058>

WYSOCKI, Lidia Eva, John P DITTAMI a Friedrich LADICH, 2006. Ship noise and cortisol secretion in European freshwater fishes. *Biological conservation* [online]. **128**(4), 501–508. ISSN 0006-3207. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.020>

YOKOYAMA, Shozo, 2008. *Evolution of Dim-Light and Color Vision Pigments* [online]. 2008. B.m.: Annual Reviews. ISSN 1545-293X. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1146/annurev.genom.9.081307.164228>

YOKOYAMA, Shozo a Ruth YOKOYAMA, 1996. Adaptive evolution of photoreceptors and visual pigments in vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. **27**(1), 543–567. ISSN 0066-4162. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.27.1.543>

ZAKON, Harold, Joerg OESTREICH, Sara TALLAROVIC a Frank TRIEFENBACH, 2002. EOD modulations of brown ghost electric fish: JARs, chirps, rises, and dips. *Journal of Physiology-Paris* [online]. **96**(5–6), 451–458. ISSN 0928-4257. Dostupné z: doi:[https://doi.org/10.1016/S0928-4257\(03\)00012-3](https://doi.org/10.1016/S0928-4257(03)00012-3)

ZALA, Sarah M a Dustin J PENN, 2004. Abnormal behaviours induced by chemical pollution: a review of the evidence and new challenges. *Animal Behaviour* [online]. **68**(4), 649–664. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.01.005>

ZHANG, XM, 1992. Study on Visual Physiology of Fish for Applying Trawl Net Operation.

