

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv odchovu ryb v akvakultuře na jejich kognitivní  
funkce**

**Bakalářská práce**

**Ludmila Dostálová**

**Zoorehabilitace a asistenční aktivity se zvířaty**

**prof. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.**

© 2023/2024 ČZU v Praze

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv odchovu ryb v akvakultuře na jejich kognitivní funkce" jsem vypracovala 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 autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18.4.2024

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala prof. Mgr. Ondřeji Slavíkovi Ph.D. za odborné vedení této práce, cenné rady, které mi byly vždy poskytnuty a za vstřícnost. Také bych ráda poděkovala rodině za podporu.

# Vliv odchovu ryb v akvakultuře na jejich kognitivní funkce

## Souhrn

V bakalářské práci jsem se zabývala otázkou, jak chov ryb v akvakultuře ovlivňuje chování jedinců jako např. agresivitu a kognitivní funkce, tedy schopnost učit se, pamatovat si a řešit úkoly. Akvakultura je jedním z podpůrných systémů pro volně žijící populace ryb, ale zároveň prostředí, které je odlišné od přirozeného ve volných vodách. Právě rozdíly mezi typy prostředí a metodický způsob chovu mohou ovlivňovat kognitivní funkce ryb. Pokud jsou ryby chované v zajetí vysazovány do volných vod, vlastnosti, které získaly, mohou negativně ovlivňovat jejich schopnost přežít. Ryby odchované v zajetí mohou také svým chováním ovlivnit divoké jedince, a tak snížit vitalitu celé populace. Jedním z nejznámějších příkladů je chov ryb v mnohonásobně vyšší hustotách, než se je obvyklé v divokých populacích. Chov v příliš vysokých hustotách je pro ryby stresující, a proto po vysazení do divoké přírody dochází např. ke změně jejich přirozené agresivity (polarizované chování), dále obtížněji hledají potravu a pomaleji rostou. Celý problém vysazování ryb odchovaných v zajetí do volné přírody lze vysvětlit na tzv. principu *reakční normy*, což je rozsah v zajetí naučeného chování, které nedostačuje potřebné variabilitě chování v přírodě. V přírodě je chování ryb formováno variabilní nabídkou potravy, dostupným prostorem, optimální rychlostí proudění a velkou členitostí prostředí s úkryty. Naopak v akvakultuře jsou tyto faktory velmi uniformní, málo variabilní nebo dokonce nevhodně nastavené. Umělý odchov proto může vést k morfologickým a fyziologickým změnám jako jsou například snížení velikosti mozku ryb, ploutví, očí, čelistí, hlavy, počtu krvinek atd. Tyto změny pak mohou narušovat chování a v důsledku vést i k omezení schopnosti učit se a pamatovat si. Také reprodukce je v akvakultuře řízena umělým výběrem partnerů a selekcí vlastností, jako je vyšší rychlost růstu, agresivita a více riskující chování, které ve volné přírodě mohou vést např. k vyšší mortalitě způsobené predátory. Podle zjištěných údajů lze konstatovat, že uniformní prostředí v akvakultuře a selekční tlak pro rychlý růst, jsou hlavními faktory, které jedince vysazené do volné přírody znevýhodňují pro další růst a přežívání. Proto by ryby odchované v akvakultuře měly být používány pouze pro konzumní účely, a ne pro vysazování do volné přírody, zatímco divoké populace by měly být podporovány vyšší ochranou a zlepšováním stavu životního prostředí.

**Klíčová slova:** akvakultura, ryby, reakční normy, hustota, agresivita, fyziologie, morfologické změny, management

# **The effect of fish farming in aquaculture on their cognitive function**

## **Summary**

In my bachelor's thesis I examined the question of how fish farming in aquaculture affects the behaviour of individuals, such as aggression and cognitive functions, i.e., the ability to learn, remember, and solve tasks. Aquaculture is one of the support systems for wild fish populations, but at the same time, it is an environment that is different from the natural one in open waters. The differences between types of environments and methodical ways of breeding can influence the cognitive functions of fish. If fish reared in captivity are released into open waters, the traits they acquired may negatively affect their ability to survive. Fish reared in captivity can also influence the behaviour of wild individuals, thus reducing the vitality of the entire population. One of the most well-known examples is the farming of fish at much higher densities than is usual in wild populations. Farming at excessively high densities is stressful for fish, and therefore, for example, after being released into the wild, there is a change in their natural aggression (polarized behavior), they find food is more difficult for them and they grow more slowly. The entire problem of releasing fish reared in captivity into the wild can be explained by the so-called principle of reaction norms, which is the range of learned behaviour in captivity that does not suffice for the necessary variability of behaviour in nature. In nature, fish behaviour is shaped by a variable food supply, available space, optimal flow rate, and a highly complex environment with hiding places. In contrast, in aquaculture, these factors are very uniform, less variable, or even inappropriately set. Artificial rearing can therefore lead to morphological and physiological changes such as the reduction in the size of fish brains, fins, eyes, jaws, heads, the number of blood cells, etc. These changes can then disrupt behaviour and consequently lead to a reduction in the ability to learn and remember. Reproduction in aquaculture is also controlled by artificial selection of partners and traits such as higher growth rates, aggression, and more risk-taking behaviour, which in the wild can lead to higher mortality caused by predators. According to the findings, it can be stated that the uniform environment in aquaculture and the selection pressure for rapid growth are the main factors that disadvantage individuals released into the wild for further growth and survival. Therefore, fish reared in aquaculture should only be used for consumption purposes and not for release into the wild, while wild populations should be supported by higher protection and improvement of environmental conditions.

**Keywords:** aquaculture, fish, reaction norms, density, aggressiveness, physiology, morphological changes, management

# Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>9</b>
<b>2 Cíl práce</b> .....	<b>10</b>
<b>3 Literární rešerše</b> .....	<b>11</b>
<b>3.1 Tradiční management a důsledky pro divoké populace ryb</b> .....	<b>11</b>
3.1.1 Využívání úkrytů .....	11
3.1.2 Rychlost proudění vody .....	13
3.1.3 Hustota.....	14
3.1.4 Změna potravy .....	15
3.1.5 Socializace .....	15
3.1.6 Reprodukce .....	16
3.1.6.1 Výběr partnera .....	16
3.1.6.2 Odlišnost farmových ryb v přirozeném prostředí .....	17
<b>3.2 Vliv prostředí na vývoj a chování</b> .....	<b>20</b>
3.2.1 Reakční normy chování .....	20
3.2.1.1 Rozdíly v chování mezi farmovými a divokými rybami .....	20
3.2.1.2 Schopnost učení .....	21
3.2.1.3 Agresivita.....	23
<b>3.3 Fyziologické a morfologické důsledky chovu v zajetí</b> .....	<b>25</b>
3.3.1 Morfologické důsledky v chovu v zajetí .....	26
3.3.1.1 Morfologické změny ploutví .....	26
3.3.1.2 Morfologické změny mozku.....	27
3.3.1.3 Morfologie barvy kůže .....	29
3.3.1.4 Morfologie očí .....	31
3.3.1.5 Morfologie lebky a čelistí .....	31
3.3.2 Fyziologické důsledky v chovu v zajetí.....	32
3.3.2.1 Počet krvinek .....	33
3.3.2.2 Stres a hormon kortizol.....	33
<b>3.4 Diskuse důsledků pro management</b> .....	<b>34</b>
<b>4 Metodika</b> .....	<b>38</b>
<b>5 Závěr</b> .....	<b>39</b>
<b>6 Literatura</b> .....	<b>40</b>



# 1 Úvod

Chov ryb v umělém prostředí, v akvakultuře, byl historicky určen pro produkci rybí svaloviny ke konzumním účelům. V souvislosti se snížením kvality a poškozením životního prostředí ve volných vodách a příliš intenzivnímu rybolovu došlo ke snížení vitality divokých populací ryb. Současně však v důsledku zlepšení technologie chovu vzrůstala produkce ryb v akvakultuře. Část akvakulturní produkce začala být používána k vysazování do volné přírody, za účelem doplnění početnosti ubývajících divokých populací ryb. Nicméně, zda tato metoda skutečně zvyšuje početnost divokých populací, zůstává nejasné, a naopak jsou stále čtenější údaje, že chov ryb v zajetí snižuje jejich kognitivní funkce, welfare, schopnost přežívání v přírodě, a nakonec i vitalitu původních divokých populací (Araki et al. 2009). V předkládané bakalářské práci jsem se zaměřila právě na vliv umělého odchovu v akvakultuře na kognitivní funkce ryb. Tradiční akvakultura běžně maximalizuje počet chovaných ryb, jinými slovy ryby jsou chovány v mnohonásobně vyšších hustotách, než se vyskytují v přírodě, což má za následek zvýšení stresu a obecně zhoršení životních podmínek (Johnsson et al. 2014). Tyto faktory mohou negativně ovlivnit kognitivní funkce ryb, tedy jejich schopnosti, pamatovat si, učit se, včetně vnitrodruhových a mezidruhových sociálních kontaktů. Fyzické prostředí akvakultury se liší od přirozeného prostředí ryb. Rychlosti proudění vody, dostupnost prostoru, potravy a úkrytů hrají klíčovou roli v kognitivním vývoji ryb. Umělé prostředí může narušit vývoj mozku a chování ryb, což dále ovlivňuje jejich kognitivní schopnosti (Burns et al. 2009). Také lze nalézt významné odlišnosti mezi reprodukční strategií farmových a divokých ryb. V zajetí dochází k umělému odchovu mláďat a umělému výběru partnerů, což narušuje jejich přirozené vzory chování a negativně ovlivňuje kognitivní vývoj (Ford 2002). Chov v zajetí může mít také fyziologické a morfologické důsledky, protože se rybám snižuje velikost mozku, ploutví, očí, lebky a čelistí, a také dochází ke změně fyziologických parametrů jako je např. změna barvy a poklesu počtu krvinek (Browman 1989). Také změny v hormonální hladině, struktuře mozku a smyslových orgánů mohou narušit schopnost ryb odchovaných v zajetí vnímat a reagovat na okolní podněty (Ashley 2007). Pochopení vlivu akvakultury na kognitivní funkce ryb je zásadní pro zlepšení welfare v zajetí chovaných jedinců a pojmenování možných rizik při jejich vysazování do volné přírody, které jsou významné pro ochranu divokých populací.

## 2 Cíl práce

Cílem mé bakalářské práce je literární rešerše možných rizik pro divoké populace ryb, ke kterým dochází při vysazování v zajetí odchovaných jedinců do volných vod. Divoké populace ryb v řekách jsou trvale ohroženy změnami původního prostředí a příliš intenzivním rekreačním rybolovem. Jedním z hlavních nástrojů managementu pro podporu divokých populací je vysazování uměle odchovaných ryb v líhních a farmách. Tato metoda však v sobě zahrnuje řadu rizikových faktorů jako je např. změna chování pod vlivem dřívějšího života umělém prostředí farem a dále pozdější schopnost přijímat přirozenou potravu v divoké přírodě, schopnost nalézt zde úkryty, vhodné reprodukční partnery a vyhýbat se predátorům. V práci jsem se proto zaměřila i na návrh alternativní možnosti managementu kterou je přímé zvýšení ochrany divokých populací ryb v tekoucích vodách.

## 3 Literární rešerše

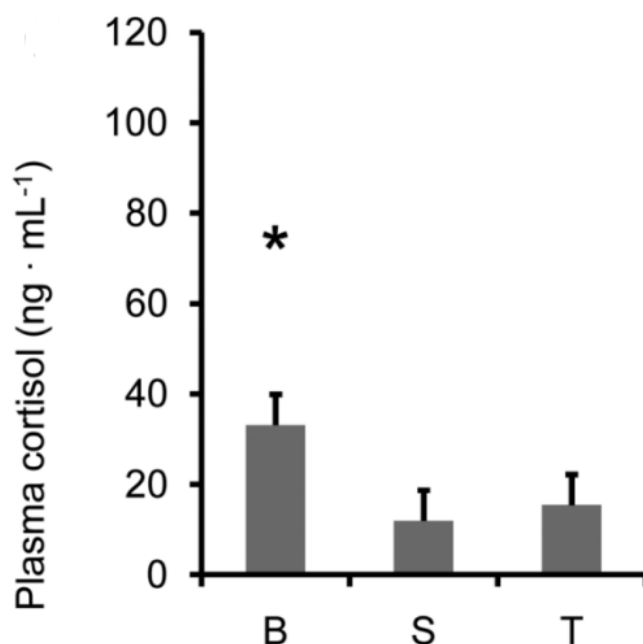
### 3.1 Tradiční management a důsledky pro divoké populace ryb

Populace ryb v tekoucích vodách jsou vystaveny mnoha stresovým faktorům jako je např. regulace průtoku, (Sundh et al. 2010), kanalizace říčního koryta (Malik et al. 2020), fragmentace toku příčnými překážkami (Zarri et al. 2020), výstavba přehrad (Roni et al. 2006), znečištění (Parvin et al. 2021), šíření nepůvodních druhů (Pfauserová et al. 2021) a příliš intenzivní rybolov (Härkönen et al. 2014). Tyto změny oslabují možnost ryb přirozeně se rozmnožovat a zachovat populace v čase (Araki et al. 2007a). Tradiční přístupy v managementu divokých populací se zaměřují na ochranu kriticky ohrožených druhů (Araki et al. 2008) a také podporu druhů, které jsou komerčně loveny jako jsou např. lososi (Bailey & Eggereide 2020). V mnoha zemích, respektive ve vnitrozemských sladkovodních systémech, není komerční rybolov provozován (jako např. ČR, Rakousko, Německo), ale významný tlak na divoké populace ryb představuje rekreační rybolov. Jako kompenzační opatření za ulovené a poškozené divoké ryby je v managementu používáno vysazování uměle odchovaných ryb (Hess et al. 2012). V praxi to znamená, že rodičovské (tzv. generační) ryby jsou chovány v líhních a dalších akvakulturních zařízeních a po dosažení dospělosti jsou uměle rozmnoženy (Lorenzen et al. 2012). Výběr partnerů určených k reprodukci provádí chovatel a není tedy přirozenou partnerskou volbou (Ford 2002). Nové generace ryb jsou následně chovány v umělém prostředí líhni a farem a po několika měsících nebo dokonce po 1-2 letech jsou vypuštěny do tekoucích vod pro podporu místních divokých populací (Lorenzen et al. 2012). Podle stále čtenějších údajů, se tento přístup nezdá vhodný, protože v zajetí se mění fyziologické, morfologické i behaviorální vlastnosti jedinců (tzv. farmových ryb) a jejich schopnost přežívání, pokud jsou vysazeny do divoké přírody (Johnsson et al. 2014). Navíc po vysazení do volné přírody se farmové ryby dostávají do kontaktu s divokými jedinci a tyto interakce jsou pro přirozený vývoj divokých populací škodlivé (Araki et al. 2007b). V dalším textu jsou podrobně vysvětleny jednotlivé důsledky odchovu ryb v zajetí.

#### 3.1.1 Využívání úkrytů

Ryby v přírodním prostředí využívají úkryty např. před intenzivním slunečním světlem (Valdimarsson & Metcalfe 2002), příliš vysokými rychlostmi proudění (Hocley et al. 2013), před predátory (Näslund 2021) nebo do úkrytů ukrývají jikry a potomstvo (Juntti & Fernald 2016). Podobně jako v přírodě, ryby chované v zajetí mají také tendenci využívat úkryty (Johnsson et al. 2014). Pokud úkryty nejsou dostupné, ryby mohou být stresovány, což lze např. zjistit prokázáním vyšší hodnoty hormonu kortizolu, který je při stresu uvolňován. Např. hodnoty kortizolu u ryb, které v zajetí úkryty využívaly jsou nižší než u ryb bez úkrytů, což značí, že úkryt ovlivňuje stresovou hladinu ryb (Johnsson et al. 2014). Např. Näslund et al. (2013) sledovali hodnoty kortizolu u lososa obecného *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) ve třech různých podmínkách chovu charakterizovanými typem úkrytu. První nádrž neobsahovala obohacené prostředí, druhá nádrž obsahovala černé rozdrcené plastové pytle a třetí nádrž byla

obohacena plastovými trubkami. Z níže uvedeného grafu (Graf 1) lze pozorovat, že ryby v prostředí bez obohacení (bez úkrytů) mají nejvyšší hladinu kortizolu.



**Graf 1:** Hodnota kortizolu lososů obecných ve třech odlišných nádržích. Plasma cortisol – plazmatický kortizol, B – hodnota kortizolu v nádrži bez obohacení, S – hodnota kortizolu v nádrži s rozdrčeným černým pytle, T – hodnota kortizolu v nádrži s plastovými trubkami (Näslund et al. 2013).

Bylo zjištěno, že úkryt v nádrži také ovlivňuje míru agresivity ryb (Huntingford et al. 2012). Ryby odchované v nádrži s úkryty mají méně poškozené ploutve než ryby odchované v nádrži bez úkrytů, to značí, že ryby v nádrži s obohacením se méně napadají a jejich agresivita je nižší (Berejikian et al. 2001). Toto tvrzení potvrdila studie Zhang et al. (2021). Autoři této studie popsali experiment na skalnicích černých *Sebastes schlegelii* (Temminck & Schlegel, 1850). Skalníky černé rozdělili do čtyř nádržích. První s vysokým počtem úkrytů, druhá se středním počtem úkrytů, třetí s nízkým počtem úkrytů a čtvrtá bez úkrytů. Míru agresivity porovnávali se čtvrtým typem, a to nádrží bez úkrytů. Ryby v nádržích se středním a nízkým počtem úkrytů nevykazovaly žádný rozdíl v agresivním chování oproti nádrži bez úkrytů, ale ryby v nádrži s vysokým počtem úkrytů vykazovaly nižší míru agresivity. Ryby odchované v prostředí s úkryty pak následně vyhledávají úkryty i ve volné přírodě a také vykazují větší míru přežívání (Svåsand 1993). Také přidání kamenů a šterku do nádrže ve které jsou ryby odchovávány má za následek rychlejší růst ryb a vyšší míru přežívání submisivních jedinců, kteří jsou vystaveni méně častým útokům od dominantních jedinců (Araki et al. 2007a). Tuto hypotézu potvrzuje studie Batzina & Karakatsouli (2012). Tato studie se zabývala vlivem substrátu na dně nádrže na růst juvenilních jedinců mořanů zlatých *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758). Juvenilní jedinci mořanů zlatých byli chováni po dobu 84 dní v nádrži s vrstvou jednobarevného šterkového substrátu a porovnávali se skupinou juvenilních jedinců chovaných na skleněném dně nádrže. Ve výsledku juvenilní jedinci se substrátem prosperovali lépe. Měli vyšší konečnou hmotnost, specifickou rychlost růstu, hmotnostní přírůstek a vyšší míru

konzumace a hledání potravy. V souhrnu lze uvést, že obohacení nádrže úkryty, ve které jsou ryby odchovány, je velmi důležité, protože snižuje úroveň agresivity, stresu a po vypuštění do volné přírody zvyšuje míru přežívání (Johnsson et al. 2014).

### 3.1.2 Rychlost proudění vody

Rychlosti proudění jsou v prostředí farem velmi odlišné od přírodního prostředí tekoucích vod (Vehanen & Huusko 2011). Obecně je ve farmách rychlost proudění méně diverzifikovaná, jinými slovy chybí zde vysoké i nízké rychlosti. Ryby proto mají omezenou možnost si vybírat v jednoduché škále proudění a mohou být stresovány, pokud jsou rychlosti např. moc vysoké (Sveen et al. 2016). Naopak ryby ve volné přírodě jsou vystaveny různým rychlostem proudění vod a různým, často se měnícím turbulencím. Toto ryby využívají pro svůj prospěch, protože si vybírají oblasti, které nepředstavují zátěž, jinými slovy minimalizují výdej energie pro překonání proudu a maximalizují energetický zisk v podobě získané potravy (Hockley et al 2013). V korytě toku se vyskytují mnohé fyzické překážky jako balvany, dřeviny, ale také i mostní pilíře, jezy a další umělé úpravy. Bylo prokázáno, že obnovování původního charakteru koryta, např. řízeným umístěním balvanů se zvyšuje počet tůní a u druhů ryb, které upřednostňují tato místa, se zvyšuje i jejich početnost (Roni et al. 2006). Např. zvýšení diverzity prostředí vkládáním balvanů do toku na vliv lososa obecného a pstruha obecného *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) se zabývala studie Hockley et al. (2013). Jak autoři podrobně popisují, v závislosti na síle a četnosti turbulencí a vírů může být vliv na ryby jak pozitivní, tak negativní. Ryby obsazující pozice v určitých oblastech se orientují proti proudu řeky (tzv. pozitivní orientace). Pozitivní orientace je používána z důvodu minimalizace námahy a maximalizace úspory energie. Výdej energie je kompatibilní s velikostí proudového víru i velikostí ryby. Pokud vír, který je vytvořen nějakým tělesem, například balvanem, je malý v poměru velikosti ryby, je síla a energie rovnoměrně rozložena v těle ryby a rovnováha není ovlivněna. Pokud je velikost víru stejná nebo vyšší, než je velikost ryby, rovnováha se narušuje a ryba má tendence ztrácet rovnováhu. Proto se ryby ve svém přirozeném prostředí vyhýbají prostředím, kde dochází k velkým výkyvům rychlosti. Vodní elektrárny, rotující turbíny vytvářejí tzv. turbulentní proudění což je promíchávání proudů při kterých vznikají již zmiňované víry. Při extrémních podmínkách může nastat i úhyn ryb z důvodů vyčerpání, ztráty orientace nebo mechanických zranění. Avšak turbulentní proudění a víry nemusí mít vždy negativní dopad. Některé druhy ryb zachycují energii vírů, aby se mohly pohybovat proti proudu (Hockley et al. 2013). V další studii byla zmapována početnost lososa obecného a pstruha obecného v prostředí obohaceném balvany. Jezy, které byly obohaceny balvany, vytvářely více tůní a prokazovaly vyšší početnost lososů a pstruhů (Roni et al. 2006). Instalace balvanů na říční dno zjednodušovala candátům obecným *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) migrace mezi různým říčním prostředím, a i migrace mezi hlavním tokem a přítoky (Branco et al. 2012).

Uvedené příklady v souhrnu ukazují, že ryby žijící v zajetí nejsou vystaveny vlivu turbulentního proudění a vírů. Po vypuštění do volné přírody je tento aspekt nejen stresuje, ale nastává i problém v období migrace. Ryby z farmových chovů jsou pomalejší a v místech tření je nalezneme na odlišných místech oproti volně žijícím rybám (Sundh et al. 2010). Chen et al. (2021) provedli experiment na okouncích pstruhových *Micropterus salmoides* (Georgesem &

Cuvierem, 1819), které chovali ve třech nádržích s vysokým rychlostem proudění (18 cm/s), střední rychlostí proudění (11 cm/s aktuální rychlost proudění vody v akvakultuře) a nízkým prouděním (4 cm/s). Výsledkem této studie je, že okounci pstruhový s nejvyšší rychlosti proudění nejlépe konzumovali potravu a nejvíce prosperovali. Další experiment Enders et al. (2004) zabývající se lososy obecnými našli, že farmovní jedinci jsou ve volné přírodě méně aktivní a spotřebovávají více energie vlivem chybějící variability proudění během jejich vývoje v akvakultuře. Tato studie porovnávala tři skupiny lososů obecných a hodnotila energetické náklady na plavání. První skupina se skládala z divokých ryb, druhá skupina se skládala z potomku divokých ryb chovaných ve farmovém chovu a třetí skupina se skládala z ryb sedmé generace farmového chovu. Závěrem této studie je, že sedmá generace farmových ryb spotřebovala až o 30 % více energie než divoké ryby a první generace divokých ryb chovaných ve farmovém chovu.

### 3.1.3 Hustota

Z ekonomických důvodů je hustota obsádky ryb téměř vždy vyšší při chovu v zajetí než lze nalézt u divokých populací v přírodě. Snížení hustoty vede k přiblížení se podmínkám ve volné přírodě. Hustota osídlení má vliv na stres ryb (vyšší hodnoty kortizolu), i na vývoj jejich chování (např. úroveň agresivity) (Johnsson et al. 2014). Chov ve snížené hustotě obsádky, byl sledován na pstruzích obecných Brockmark et al. (2010). Pstruzi obecní chovaní ve třech různých hustotách byli vypuštěni do volné přírody a znovu po 33 dnech zpětně odchyceni. Pstruzi obecní, kteří byli původně chováni v obsádce s nižší hustotou vykazovali rychlejší pohybovou reakci, rychleji vyhledávali potravu a konzumovali kořist, vykazovali účinnější chování při vyhýbání se predátorům, a snadněji nacházeli úkryty. Vysvětlení vlivu hustoty obsádky na chování lze hledat u využívání potravních zdrojů v přírodě. Zde jsou zdroje potravy proměnlivé a pstruzi obecní musejí vykazovat vysokou flexibilitu při vyhledávání potravy. Proto pstruzi obecní odchovaní v obsádce s nízkou hustotou mají vyšší prostor k aktivnímu vyhledávání potravy, což se po vypuštění do volné přírody projeví vyšší mírou přežití. Studie také prokázala, že pstruzi obecní chovaní v přirozené hustotě osídlení vykazovali aktivnější a rychlejší adaptaci na nový typ potravy než pstruzi v hustě osídlené nádrži (Brockmark et al. 2010). U mnoha druhů lososovitých ryb byly zjištěny negativní účinky vysoké hustoty populace, např. snížení přežití, změna příjmu potravy nebo změna růstu (Johnsson et al. 2014). Například u platýse obecného *Hippoglossus hippoglossus* (Linnaeus, 1758) byl zjištěn pomalejší růst z důvodu vysoké hustoty obsádky. Platýsi obecní jsou orientováni na dno nádrže a při vysoké hustotě osídlení je omezují rozměry dna nádrže nezávisle na dostatku prostoru ve vodním sloupci (Fairchild & Howell 2004). Studie Björnsson et al. (2012) experimentovala s hustotou obsádky tresky obecné *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758). Hustota obsádky tresek obecných byla v tomto experimentu nízká (21 kg/ m<sup>3</sup>), střední (54 kg/ m<sup>3</sup>) a vysoká (95 kg/ m<sup>3</sup>). Na konci experimentu průměrná hmotnost tresek obecných byla 242 gramů při nízké hustotě, 221 gramů při střední hustotě a 205 gramů při vysoké hustotě. Průměrná mortalita při nízké hustotě byla 1,8 %, při střední hustotě 4,2 % a při vysoké hustotě 7,3 %. Nejen že tresky obecné nejlépe přibývaly na hmotnosti, ale i průměrná mortalita byla nejnižší při nízké hustotě osídlení. Tyto výsledky potvrdila studie Liu et al. (2017), která také studovala účinky hustoty po dobu 66 dní na lososech obecných. Hustota obsazení nádrží nabývala tří úrovní - nízkou (18,41

kg/ m<sup>3</sup>), střední (36,96 kg/ m<sup>3</sup>) a vysokou (53,54 kg/ m<sup>3</sup>). Nejvyšší nárůst hmotnosti a nejnižší mortalita byla pozorována u lososů obecných s nízkou hustotou obsádky. Tato studie také posuzovala hodnoty kortizolu. Výsledkem bylo, že ryby v nádrži s nejnižší hustotou měly také nejnižší hodnoty kortizolu, a tedy nejnižší stresovou hladinu.

### 3.1.4 Změna potravy

Ryby odchované v zajetí jsou krmeny granulovanou potravou, která má identický tvar, složení a v přírodě se samozřejmě nevyskytuje. Po vysazení do volné přírody pak ryby nejsou schopny najít přirozenou potravu nebo na ni velmi obtížně přecházejí. Proto je důležité, aby se při chovu v zajetí potrava pravidelně měnila. Variabilita potravy v zajetí nejen motivuje jedince vyhledávat různorodou potravu ve volné přírodě, ale také chování jedinci se učí, že potrava může být různorodá, což při vysazení do volné přírody zvyšuje šance na přežívání (Brockmark et al. 2010). Např. Sundström & Johnsson (2001) popsali rozdílné reakce pstruhů obecných z líhně a jedinců odchycených z divoké přírody na živou potravu. Během sedmi dnů bylo všem jedincům podáváno stejné množství granulované potravy a následně jim byla podána živá potrava (cvrčci). Pstruzi obecní odchyceni z volné přírody konzumovali větší množství cvrčků a rychleji je vyhledávali. Jedním z předpokladů pozorovaného jevu, byla dřívější zkušenost s tímto typem potravy. Druhou možností bylo, že pstruzi obecní z volné přírody byli schopni využít i neznámou živou potravu, protože se rychleji adaptují na nový druh potravy.

Rybám je v zajetí často podáváno více potravy, než nezbytně potřebují k uhrazení svých energetických nároků (Johnsson et al. 2014). Jinými slovy, ryby dostávají nadměrné množství granulovaného krmiva, protože se snadno získává i používá (na rozdíl od potencionálního použití živé potravy). Ve standardních produkčních farmách jsou proto vytvořené podmínky k překrmování (Moberg et al. 2011). Jak autoři studie zjistili, řešením je snížit dávky potravy. Při studiu potravního chování tresek obecných zjistili, že pokud se sníží přísun potravy na polovinu, ryby rychleji a efektivněji hledají potravu. Tresky obecné také změnily i způsoby, jak potravu nalézt. Zatímco tresky obecné, které byly krmeny pouze peletovým krmivem a ve standartním množství, hledaly potravu pouze na hladině, tresky obecné, které měly potravu méně se snažili vyhledávat potravu i jinými způsoby například u dna. Jak uvádějí Brockmark et al. (2010) a Johnsson et al. (2014), jedinci, kteří jsou překrmováni na farmách, nejsou schopni dostatečně úspěšně vyhledávat a lovit potravu ve volné přírodě. Autoři se domnívají, že tento problém je výsledkem neochoty (nebo neschopnosti) farmového jedince nalézt nový typ potravy.

Při příjmu potravy ve vysokých hustotách si ryby při krmení navzájem překáží a potrava často propadává ke dnu nádrže kde je následně znehodnocena. V takových případech sociálně slabší jedinci strádají, protože se k potravě nedostanou. V důsledku toho pomaleji rostou, při vypuštění do volné přírody nejsou schopni potravu obhájit před dominantními jedinci, a proto je u nich očekávána vyšší mortalita (Brockmark et al. 2010; Johnsson et al. 2014).

### 3.1.5 Socializace

Snížená hustota ryb v chovných nádržích, která je podobná hustotě v přírodě vede k rychlejšímu a aktivnějšímu vyhledávání kořisti, k účinnějšímu antipredačnímu chování a také vyšší konkurenční schopnosti (Näslund 2021). Pozitivní vliv má také v individuální rovině,

protože podporuje osobní rozvoj a individuální rozhodování chovaných ryb (Näslund 2021). Prostředí s vysokou hustotou může omezovat schopnost navazovat interakce založené na sociálních vztazích a koordinovat behaviorální interakce s konkrétními jedinci (Brockmark et al. 2010). Například pstruzi obecní chovaní v nádrži se čtvrtinovou hustotou, než je obvyklá norma, vykazovali zvýšenou schopnost žít se novou kořistí, vylepšené prostorové orientace a efektivnější chování proti predátorům. Jedinci, kteří byli odchováni ve vysoké hustotě se hůře adaptovali na novou potravu a jakmile byli separováni od dalších jedinců měli pomalejší reakce. Vyhledávání potravy, nalezení úkrytů při útěku před predátorem a adaptace na novou potravu jim trvalo déle než pstruhům obecným, kteří byli chovaní v nádrži s nižší hustotou (Johnsson et al. 2014). Také bylo prokázáno, že vysoká hustota populace znehodnocuje antipredační chování jedince. Jedinci, kteří byli chovaní v nižší hustotě se rychleji učili od ostatních pstruhů obecných a konzumovali novou potravu efektivněji než pstruzi, kteří nebyli schopni vyvíjet sociální chování a učit se z důvodu vysoké obsádky (Sundström & Johnsson 2001). Je zajímavé, že studie sociálního chování u lidí ukazují, že jedinci reagují na výskyt v prostředí s vysokou hustotou jako jsou např. tzv. „tlačence“. Reakcí na takové prostředí je postupné omezení individuální kontroly (Bell et al. 2001). Tedy podmínky trvalé vysoké hustoty mohou vést ke konformitě. To znamená, že se přizpůsobí názorům a chování většiny a ztratí schopnost samostatně se rozhodovat. Po vypuštění do volných vod, ryby odchované v menší hustotě osídlení, jsou schopné lepší socializace. Hustota ovlivňuje kognitivní a behaviorální znaky obecně. Snižování hustoty činí sociální prostředí podobnějším přírodním podmínkám, což snižuje rozdělení pozornosti a umožňuje lepší individuální rozhodování, učení se o obraně zdrojů, a individuální rozeznání konkurentů. To znamená že ryby, které jsou vypuštěny do volné přírody a byly před tím chované v nádržích s nižší hustotou, lépe vyhodnocují sociální prostředí. Například lépe odhadují, že jejich konkurent je silnější a následně proti němu nevyvolávají souboj nebo naopak je jejich konkurent slabší a vyplatí se proti němu hájit své teritorium (Näslund 2021).

### **3.1.6 Reprodukce**

V rámci příliš intenzivního čerpání přírodních zdrojů, dochází poklesu početnosti divokých populací ryb, které jsou podporovány vysazováním jedinců odchovaných v zajetí (např. Dolman et al. 2021). Tyto programy jsou velmi často využívány např. pro zvýšení početnosti lososů obecných (Bailey & Eggereide 2020). Nicméně, zda tato podpora skutečně zvyšuje početnost divokých populací, zůstává nejasné a hypotéza, že jedinci odchovaní v zajetí snižují zdatnost divokých ryb, zůstávají nevyzkoušeny (Araki et al. 2008). Teoretické studie však naznačují, že vitalita organismů odchovaných v zajetí je snížena v důsledku procesu domestikace (Lynch & O'Hely 2001; Ford 2002; Frankham et al. 2002).

#### **3.1.6.1 Výběr partnera**

Výběr partnerů v zajetí je umělý, protože chovatel vybírá partnery, kteří se budou rozmnožovat. Výběr, který nastane v zajetí, může být škodlivý, protože vlastnosti, které jsou výhodné v umělém prostředí nemusí být výhodné ve volné přírodě (Ford 2002). Rozložení individuálních vlastností v divoké populaci se nachází v optimálním stavu, který byl utvářen přírodním výběrem, je přirozeně selektován a rozmnožují se jedinci, kteří jsou schopni přežít.



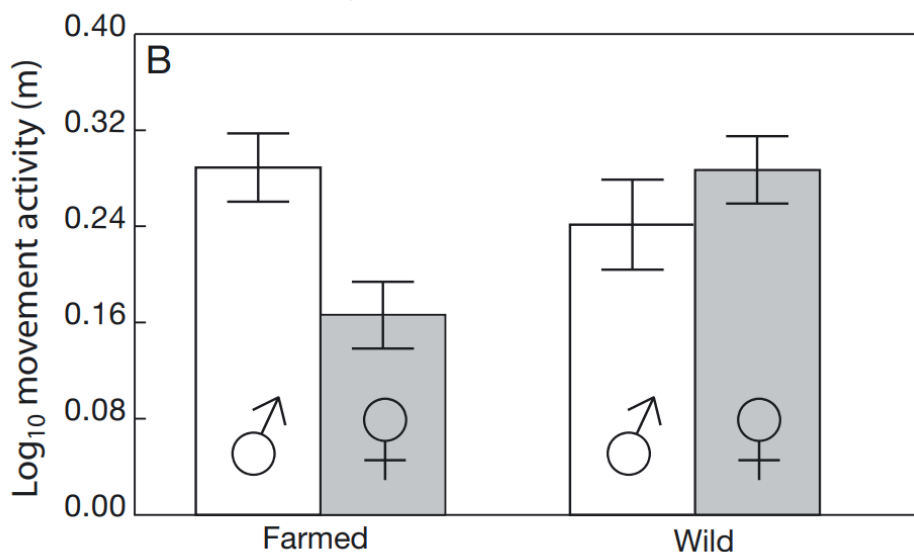
Jedinci, kteří mají odlišné schopnosti v důsledku výběru v zajetí, budou mít za následek snížení průměrné zdatnosti populace. Pokud podpurný chov probíhá po mnoho generací, rozložení vlastností přirozené populace se může vyvinout jiným směrem a optimální struktura populace ve volné přírodě se může změnit (Ford 2002). Například studie pojednávající o kondici následujících generací pstruhů obecných uvádí, že potomci jedinců chovaných v zajetí mají o 8 % nižší kondici, než jedinci přirozeně se rozmnožující ve volné přírodě (Araki et al. 2009).

Studie, které pojednávají o kondici ryb v následných generacích ukazují, že jedinci v líhních mají nižší kondici než jedinci z přirozeného prostředí. K tomuto poklesu kondice může dojít velmi rychle, někdy i po jen jedné nebo dvou generacích odchovu v zajetí. Studie naznačují, že ryby z líhni se velmi špatně rozmnožují ve volné přírodě. Líhně, které využívají ryby, odchycené z přirozeného prostředí pro odchov v zajetí, si obecně vedou lépe, než líhně s umělým výběrem partnerů v populaci (Araki et al. 2008).

Také je velmi důležité zachovat genetickou rozmanitost mezi druhy i uvnitř druhu. Genetická diverzita zachovává maximalizaci potenciálu druhů nebo populací vyvíjet se tak, aby se vyrovnali změnám daného prostředí, ve kterém žijí (Pauls et al. 2013). Diverzita je také podporována přírodním výběrem, který také ovlivňuje obnovu ekosystému po dočasných změnách prostředí zapříčiněném vnějšími vlivy (Reusch et al. 2005). Důsledky snížené genetické diverzity silně posilují demografické procesy a společně vedou k vymírání druhů. Umělé chovy by měly zajistit dostatečnou genetickou rozmanitost, ale jedním z problémů je nedostatek plochy, na které se ryby chovají a také vlivem vymírání populací v přírodě v důsledku nadměrného rybolovu je omezený výběr genetického materiálu (Pinsky & Palumbi 2014). V zajetí se tedy chovají malé části populací a ty mnohem rychleji ztrácejí genetickou diverzitu než populace volně žijící, které mají přístup k silnějšímu genetickému toku. Menší populace také mají větší potenciál k příbuzenské plemenitbě, a tedy rychleji nastává inbrední deprese (snížená schopnost populace přežít z biologického hlediska). Populace v zajetí jsou také malé z důvodů nerovnoměrného poměru pohlaví v chovné populaci, variability ve velikosti rodin a kolísající velikosti populace (Fraser 2008). Jedním z řešení zachování genetické rozmanitosti je odebírat genetické vzorky z divokých populací, tedy obohacovat chov v zajetí divokými jedinci. Dalším řešením je použití molekulárních genetických markerů k minimalizaci příbuzenské plemenitby (Fraser 2008).

### 3.1.6.2 Odlišnost farmových ryb v přirozeném prostředí

V zajetí odchované ryby následně vypuštěné do původního prostředí mohou vykazovat odlišné chování při tření v porovnání s volně žijícími jedinci. Například po vypuštění do volné přírody samice z farmových chovů vykazují nižší pohybovou aktivitu a nižší spotřebu energie než samice z přirozeného prostředí. Naopak samci z farmových chovů vykazují vyšší aktivitu a vyšší spotřebu energie než samci z přirozeného prostředí (Graf 2,3, Slavík & Horký 2021).



**Graf 2:** Pohybová aktivita mníka jednovousého *Lota lota* (Linnaeus, 1758) v období tření. Movement activity – pohybová aktivita, Farmed – ryby z farmových chovů, Wild – ryby ve volné přírodě. ♂ – samec, ♀ – samice (Slavík & Horký 2021).



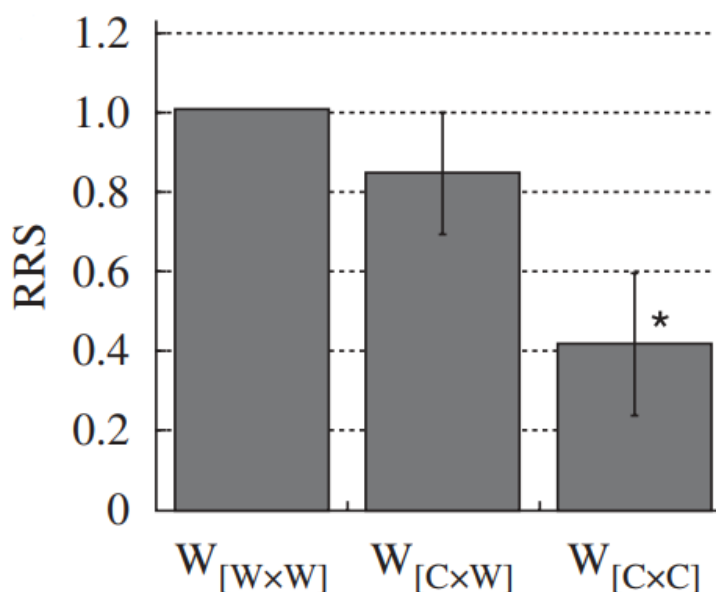
**Graf 3:** Spotřeba energie mníka jednovousého *Lota lota* (Linnaeus, 1758) v období tření. Energy consumption – spotřeba energie, Farmed – ryby z farmových chovů, Wild – ryby ve volné přírodě. ♂ – samec, ♀ – samice (Slavík & Horký 2021).

Autoři dále popisují, že během období reprodukce mníci jednovousý *Lota lota* (Linnaeus, 1758) odchovaní v líhni vykazovali rozdílné prostorové rozmístění ve srovnání s volně žijícími jedinci. Byla zjištěna vyšší prostorová separace mezi jednotlivci ve skupině, přičemž nejbližší vzdálenost byla mezi volně žijícími samci a samicemi, zatímco u chovaných ryb, byla nejbližší vzdálenost mezi samicemi (Slavík & Horký 2021). Dále bylo zjištěno, že divocí lososi obecní se v období reprodukce nacházejí blíže pramenným úsekům řek, naproti tomu jedinci z farmových chovů se shlukují v dolní částech povodí, kde jsou přírodní podmínky podobnější těm v líhni (např. nižší rychlosti proudění) (Hughes & Murdoch 2017). Odlišná

prostorová distribuce farmových ryb byla prokázána i v mořském prostředí. Např. samice tresek obecných z farmových chovů často nedokáží nalézt historická trdliště, kde se divoké tresky obecné běžně rozmnožují a samci po vypuštění do volné přírody dokáží obhajovat menší teritorium než samci z volné přírody (Meager et al. 2010).

V zajetí chované ryby obvykle investují více energie do teritoriálních konfliktů než volně žijící ryby, a to i přes skutečnost že se pravděpodobnost vítězství a udržení si potravy vždy nezvyšuje (Deverill et al. 1999; Sundström et al. 2003; Lorenzen et al. 2012). Podobně jedinci odchovaní v zajetí investují více energie do souboje, přestože v něm mají malou pravděpodobnost zvítězit (Fleming & Petersson 2001; Weir et al. 2004; Jonsson & Jonsson 2006). Naopak divocí jedinci ve volné přírodě jsou schopni rozpoznat, kdy souboj bude progresivní a kdy naopak regresivní, jinými slovy jsou schopni odhadovat své šance na výhru a obhájení zdrojů.

V důsledku odlišného chování je u jedinců z líhní snížena reprodukční úspěšnost. Např. na základě tříleté studie byla porovnávána úspěšnost reprodukce pstruha obecného z farmových chovů a volné přírody (Araki et al. 2007b). Autoři uvádějí, že pstruzi obecní z farmových chovů měli pouze 55% úspěšnost reprodukce v porovnání s rodiči z volné přírody. Další studie popisuje, že potomci jedinců odchovaných ve farmových chovech mají pouze 37% úspěšnost reprodukce oproti pstruhům obecným z volné přírody (Araki et al. 2009).



**Graf 4:** Úspěšnost reprodukce pstruhů obecných *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758). RRS – úspěšnost reprodukce,  $W_{(W \times W)}$  – úspěšnost reprodukce rodičů z volné přírody,  $W_{(C \times W)}$  – úspěšnost reprodukce rodiče z volné přírody a rodiče z farmového chovu,  $W_{(C \times C)}$  – úspěšnost reprodukce rodičů z farmových chovů (Araki et al. 2009).

Lze shrnout, že programy pro zvýšení početnosti populace ryb, založené na vysazování v zajetí odchovaných ryb do volné přírody mohou mít negativní dopad na budoucí populace, která se může projevit jako změny v chování (např. Meager et al. 2010; Slavík & Horký 2021), úspěšnost reprodukce (Araki et al. 2009; Weir et al. 2004) nebo snížení kondice (Ford 2002) a vedou spíše k snížení početnosti a kondice populace (Araki et al. 2008).

## 3.2 Vliv prostředí na vývoj a chování

### 3.2.1 Reakční normy chování

Reakční norma popisuje reakce organismů na různé podmínky prostředí. Jinými slovy, reakční norma představuje reakce organismu na určité podmínky nebo faktory ve svém prostředí (Pigliucci 2001). Tato norma může být vyjádřena jako funkce různých proměnných vyskytujících se v daném prostředí a může zahrnovat různé biologické, behaviorální nebo fyziologické aspekty organismu. Reakční norma je tedy soubor chování, které je založeno na variabilitě prostředí, a tedy chování se utváří vlivem prostředí, ve kterém ryby žijí (Huntingford & Kardi 2014). Do reakčních norem se řadí různé typy chování a také reakce na teplotu vody, krmivo, fotoperiodu, salinitu, kvalitu vody nebo stres. Optimální teplota vody pro růst se například u pstruhů duhových *Oncorhynchus mykiss* (Gloger, 1836) pohybuje mezi 15-20 °C. Při teplotách vyšších 20 °C se růst pstruhů duhových zpomaluje (Brett 1971). U lososů obecných obsah bílkovin v krmivu zvyšuje jejich hmotnost, avšak při nadměrném příjmu bílkovin dochází k poruchám metabolismu (Cho & Bureau 2001). Čím delší je světelná část dne, tím vyšší je počet jiker. Toto bylo prokázáno u kaprů obecných *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Kolářová et al. 2014). U morčáků evropských *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) bylo prokázáno, že se snížením salinity vody klesá mortalita larev (Lazo et al. 2001). Klesající kvalitou vody se zvyšuje výskyt parazitů a bakteriálních onemocnění (Segner et al. 2012). Hluk a manipulace s rybami zvyšuje stres (Szokolczai 1997). Reakční normy jsou důležité pro pochopení, jak se farmové ryby adaptují na různé podmínky prostředí. Znalost reakčních norem umožňuje chovatelům optimalizovat podmínky chovu a maximalizovat produkci ryb.

Rozdíl mezi reakčními normami u farmových ryb a volně žijícími rybami je patrný. Farmové ryby jsou často vystaveny stabilnějším podmínkám, které jsou uměle vytvořeny, což může vést k odlišným reakcím v chování ve srovnání s rybami žijícími ve volné přírodě (Johnsson et al. 2014). Například farmové ryby mají odlišné reakce na potravu, stresové podněty nebo agresivní chování ve srovnání s rybami, které žijí ve volné přírodě. Tyto rozdíly mohou být důležité pro plánování a řízení chovu farmových ryb s cílem maximalizovat jejich zdraví, produktivitu a následné úspěšné vypuštění do volné přírody (Näslund 2021).

#### 3.2.1.1 Rozdíly v chování mezi farmovými a divokými rybami

Chování v období tření, teritoriální chování, sociální interakce, potravní chování a reakce na stres jsou parametry řadící se do reakčních norem. Tyto aspekty jsou důležité pro chování ryb a jsou rozdílné mezi farmovými rybami a rybami z volné přírody (Näslund 2021).

Rybolov a predační chování jsou důležitými znaky pro přežití ve volné přírodě. Ryby z farmových chovů mají obecně větší míru zranitelnosti vůči rybolovu (Härkönen et al. 2014). Jednou z možností, proč jsou ryby z líhní náchylnější k rybolovu je potrava. Potrava v líhních je podobná návnadám, které používají rybáři. Rybám z farmových chovů je tato potrava blízká a častěji reagují na návnady rybářů (Härkönen et al. 2014). Dalším důvodem je nižší kondice. Ryby z farmových chovů jsou pomalejší a méně aktivní, proto se častěji chytají do návnad rybářů (Sutter et al. 2014).

Ryby z farmových chovů mají také problém se adaptovat na přirozenou potravu (Sundström & Johnsson 2001). Jejich chování se odlišuje nižší aktivitou při hledání potravy, nižší adaptací na jinou potravu a nižší vynalézavostí při hledání potravy. Například ryby z volné přírody mají různé strategie jako hledání potravy u dna nebo na hladině. Tato variabilita se u ryb z farmových chovů ztrácí.

Chování ryb z farmových chovů může podpořit rozvoj nepříznivého chování, které zvyšuje predaci vysazených ryb do volné přírody (Kelley et al. 2004). Například vlivem vyšší míry agrese v teritoriálních soubojích jsou ryby vystaveny predaci. Ryby z farmových chovů se pouštějí do soubojů častěji, a proto je jejich míra přežití nižší. Ryby odchované ve farmových chovech jsou méně opatrné a více se přibližují k predátorům (Kelley et al. 2004).

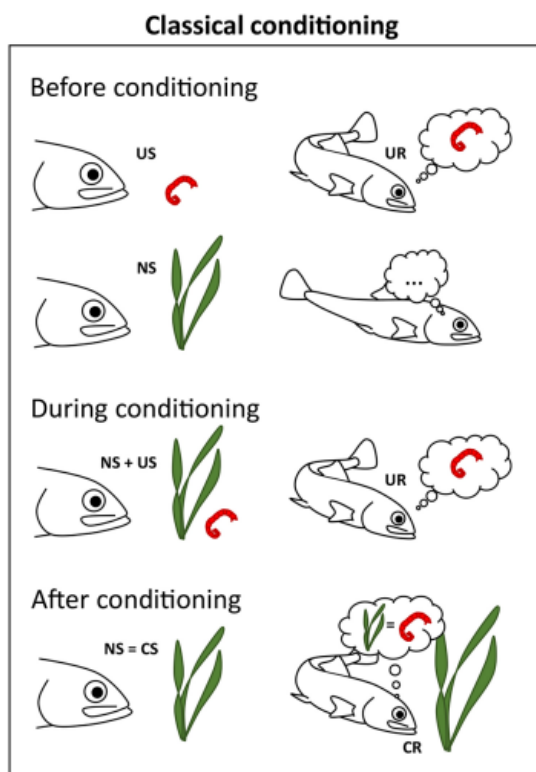
Reakce ryb z farmových chovů a ryb z volné přírody na predátory se liší. Ryby z farmových chovů mají pomalejší reakce a pomalejší aktivitu úniku. Důležitým aspektem je také zkušenost. Ryby z volné přírody mají zkušenosti s různými predátory, zatímco ryby z farmových chovů tyto zkušenosti nemají a jsou tedy náchylnější k útokům (Alvarez & Nicieza 2003). Například studie na morčácích evropských prokázala, že únik divokých morčáků před predátorem je rychlejší o dvacet sekund oproti rybám z líhni. Také se ukázalo, že ryby z volné přírody kontrolují predátora z bližší vzdálenosti než ryby z farmových chovů (Malavasi et al. 2004). Platýsi obecní ve farmovém prostředí jsou krmeni na hladině, což u nich vyvolává nepřírodně vysokou úroveň pohybové aktivity k hladině po vypuštění, čímž se zvyšuje jejich citlivost k nebezpečí od predátorů (Furuta 1996).

Citlivost jedinců k predaci (Alvarez & Nicieza 2003), rekreačnímu rybolovu (Härkönen et al. 2014) a potravní chování (Sundström & Johnsson 2001) jsou nedílnou součástí pro úspěšné vypuštění ryb do volné přírody. Zmírnění vlivu těchto faktorů lze předcházet obohacením prostředí, ve kterém ryby žijí v zajetí, aby se více podobalo přirozeným podmínkám a pomocí učení při tréninku např. podávání variabilní potravy (Mesquita & Young 2007).

### 3.2.1.2 Schopnost učení

Učení, rychlé změny nepředvídatelných událostí v životním prostředí vyžadují flexibilní schopnosti, s nimiž ryby mohou očekávat biologicky významné události a modifikovat své chování v očekávání těchto událostí (např. Näslund 2021). Existuje několik forem učení.

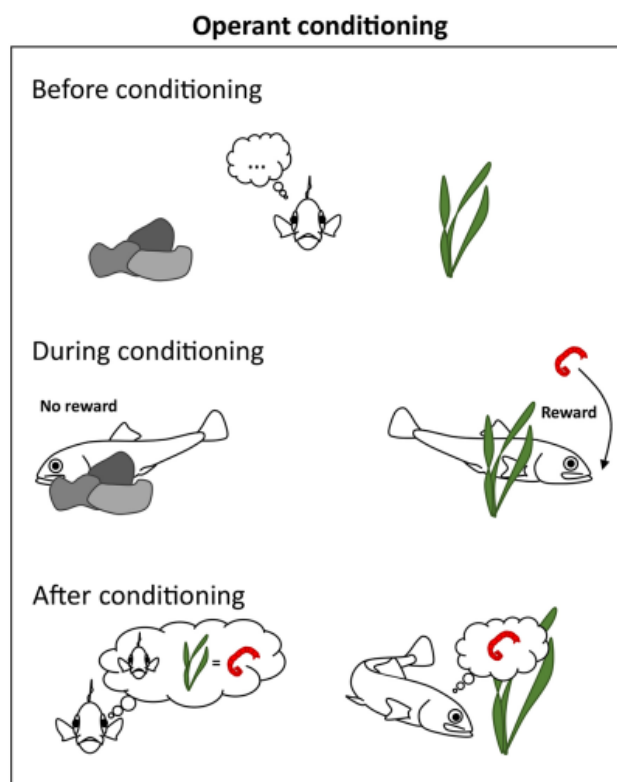
Habituační je pojem týkající se neasociativního učení a znamená, že opakované vystavení podnětu, zejména nevýznamnému, vede k oslabení vrozené reakce na podnět (Grissom & Bhatnagar 2009). Dalším pojmem důležitým v tréninku životních dovedností je generalizace. Generalizace je schopnost využít dovednosti a znalosti naučené v jedné situaci v podobných situacích. Například ryba, která se naučila uniknout před dravcem, bude unikat i před predátory, které dříve neviděla (Ferrari & Chivers 2011). Klasické podmiňování jedinec spojuje podměty s jinými, a proto se ryby učí pomocí spojování podnětů upravovat své reakce v závislosti na minulých zkušenostech (Näslund 2021). Například obrázek č. 1 vysvětluje klasické podmiňování v závislosti na potravě. Ryba nalézá potravu u rostliny. Po několika opakováních (nálezu potravy u rostliny) ryba vyvíjí potravní chování, když nalezne rostlinu, bez závislosti na přítomnosti potravy.



**Obrázek 1:** Klasické podmiňování v závislosti na potravě a rostliny. Classical conditioning – klasické podmiňování, (before conditionig – před pomiňováním, US – nepodmíněný podnět, UR – nepodmíněná reakce, NS – neutrální podnět, during conditioning – během podmiňování, NS – neutrální podnět + US – nepodmíněný podnět = nepodmíněná reakce, after conditioning – po podmiňování, NS – neutrální podnět = CS – podmíněný podnět, CR – podmíněná reakce) (Näslund 2021)

Mesquito & Young (2007) použili klasické podmiňování u tlamounů nilských *Oreochromis niloticus* (Sonnerat, 1758) k tréninku proti útokům predátorů. Tlamouni nilští odchovaní v zajetí byli vystaveni klasickému podmiňování a v průběhu pokusu vykazovali úspěšné antipredační chování, vyjádřené rychlým únikem do stran. Tato studie naznačuje, že je možné trénovat ryby odchované v zajetí, aby rozvíjely své antipredační schopnosti a lépe se adaptovaly na život ve volné přírodě

Operantní podmiňování je druh učení, při kterém negativní nebo pozitivní důsledky určitého chování vedou ke změně pravděpodobnosti jeho dalšího výskytu (Dragoi 1997). Principem je odměna nebo trest. Cílem odměny je posílit dané chování a principem trestu je oslabit danou asociaci. Cílem operantního podmiňování je stimulačním podnětem se dopracovat k podnícení zvířete k určité akci a následně toto chování potrestat nebo odměnit (Näslund 2021).



**Obrázek 2:** Operantní podmiňování principem je odměna v podobě potravy. Operant conditioning – Operantní podmiňování (before conditioning – před podmiňováním, during conditioning – během podmiňování, no reward – bez odměny, reward – odměna, after conditioning – po podmiňování) (Näslund 2021).

Rychlost a efektivita učení závisí na těchto faktorech typ a síla určitých podnětů (jak moc je podnět pro zvíře zajímavý), pozornost a motivační stav zvířete a předchozí zkušenosti zvířete (Näslund 2021).

Učení je úzce spjato s obohacováním prostředí. Jestliže je v prostředí více objektů ryby se učí s nimi pracovat například, kde se schovat, kde hledat potravu, kde může být predátor atd. (Strand et al. 2010). Například ryby z farmových chovů v obohaceném prostředí zvládají mnohem rychleji plnit úkoly než ryby z prostředí bez obohacení. Úkoly jako najít v bludišti potravu, jak reagovat, když se objeví predátor a rychleji měnit své chování na základě předchozí zkušenosti (Cogliati et al. 2019). Juvenilní jedinci lososa obecného, kteří byli vystaveni predaci se vyhýbali útokům rychleji, zaregistrovali je dříve a jejich úspěch přežít byl vyšší (Fujikawa & Sasaki 2001).

### 3.2.1.3 Agresivita

Agresivita je chování, které skutečné nebo potenciálně způsobuje újmu jinému zvířeti a je funkčně spojená s obhajobou teritoria a sociální hierarchií (Huntingford et al. 2012). Ryby bojují o zdroje, jako je potravu, místo krmení, úkryt, partner nebo místo tření. V důsledku těchto soubojů dochází např. k poškození ploutví (Torrezani et al. 2013), očí (Brockmark et al. 2010) či poškození kůže nebo ztrátě šupin (Masud et al. 2020). U některých druhů lososovitých ryb je důležitější plocha dna nádrže než objem (Johnsson et al. 2014). Embrya ryb se udržují blízko

dna až do larvální periody (která je zahájena příjmem potravy z vnějšího prostředí) a například v mořské akvakultuře často chování platýsi obecní žijí pouze u dna (Merino et al. 2022). Pokud je dno nádrže příliš malé na počet jedinců, kteří jen za cenu agresivního chování mohou vyjádřit své přirozené chování. Musejí se proto přizpůsobit vysoké hustotě osídlení za současného vzestupu agresivity i zastoupení submisivních jedinců, chování se tedy polarizuje (Näslund et al. 2013). Právě v umělém prostředí jsou proto ryby agresivnější, a naopak ve volné přírodě jsou agresivní méně, protože mají k dispozici více dostupné plochy při celkově nižší počtu ryb (Johnsson et al. 2014). Agresivita se zvyšuje rostoucím počtem jedinců v nádrži, ale od určité hustoty se skokově sníží (Näslund 2021). Toto náhlé snížení agresivity po překročení určité vysoké hodnoty hustoty se běžně nazývá jako „hustotní práh“. Jinými slovy, když je hustota konkurentů v nádrži vysoká, tak se agresivita z počátku zvyšuje, ale jakmile se zvýší nad prahovou úroveň (vysoký počet jedinců v nádrži), agresivita začne klesat (Huntingford et al. 2012). To je vysvětlováno jako ekonomická nevýhodnost obrany exkluzivního prostoru, protože energetické náklady na agresivní interakce převáží nad energetickými náklady pro růst (Laursen et al. 2015). Jak bylo prokázáno např. na lososech obecných. Navíc dochází k poškození ploutví, kůže a očí, což dále použití agresivních modelů chování znevýhodňuje (Abbott & Dill 1985). Existence hustotního prahu byla potvrzena u kančků příčnopruhých *Archocentrus nigrofasciatus* (Günther, 1864) a mnoha dalších druhů (Noël et al. 2005).

Místo, které ryby obhajují před vetřelci se nazývá teritorium (Al-Jandal & Wilson 2011). Například efekt předchozího stanoviště spadající do teritoriálního chování je zajímavým jevem v akvakultuře i v divoké přírodě. Principem je znalost určitého teritoria delší období, což představuje výhodu a také vyšší motivaci toto místo obhajovat. Tato konkurenční výhoda, kdy první příchozí neboli držitelé úspěšně obhajují své teritorium před pozdějšími příchozími neboli vetřelci se vysvětluje několika způsoby (Arches et al. 2007). Předpokládá se, že vlastníci vítězí častěji z důvodů lepších bojových vlastností jako je například velikost a zbarvení těla, nebo agresivnější chování. Teritorium pro vlastníka má větší hodnotu, takže do obrany svého teritoria vkládá více úsilí než vetřelec. Vlastník má větší přehled o zdrojích v daném teritoriu. I podle zdrojů teritoria se jedinec rozhoduje, zda teritorium za obranu stojí, či nikoli. S vyšší kvalitou zdrojů v teritoriu se zvedá motivace jedince bránit své území a vyhrávat souboje (Kvingedal et al. 2011). Například pstruzi obecní žijící na šterkovém substrátu hájí své teritorium agresivněji, častěji a efektivněji než pstruzi obecní na rovinatém substrátu (Johnsson et al. 2000). Studie na pstruzích obecných ukázala že jedinci, kteří znají své teritorium jsou agresivnější a vkládají více energie do obrany. Deveril et al. (1999) na pstruzích obecných ukázali, že je doba strávená na stanovišti důležitá pro jeho obhajobu a vitalitu držitele. V experimentu studovali dvě skupiny pstruhů obecných. První skupina byla vypuštěna do řeky, kde si následně vyhledala a obsadila teritoria. Následně byla vypuštěna skupina druhá. První skupina hájila svá teritoria agresivněji a s vyšší efektivitou, než skupina druhá, také více rostla a přijímala více potravy.

Při chovu v akvakultuře se původně předpokládalo, že pokud je dostatek potravy, ryby nebudou agresivní (Huntingford et al. 2001). Bohužel, tento předpoklad není správný, protože u ryb běžně dochází ke změnám dominance a submisivity, tedy polarizovanému chování i bez přímého vztahu k potravě. Například tresky obecné, chované při běžných konvenčních hustotách jsou velmi agresivní před před krměním a poškozují si tak ploutve a šupiny (Forbes et al. 2007), což bylo prokázáno i u lososovitých ryb (Moutou et al. 1998). Dominantní jedinci více mezi sebou bojují o potravu (Moutou et al. 1998), zatímco méně dominantní jedinci bojují

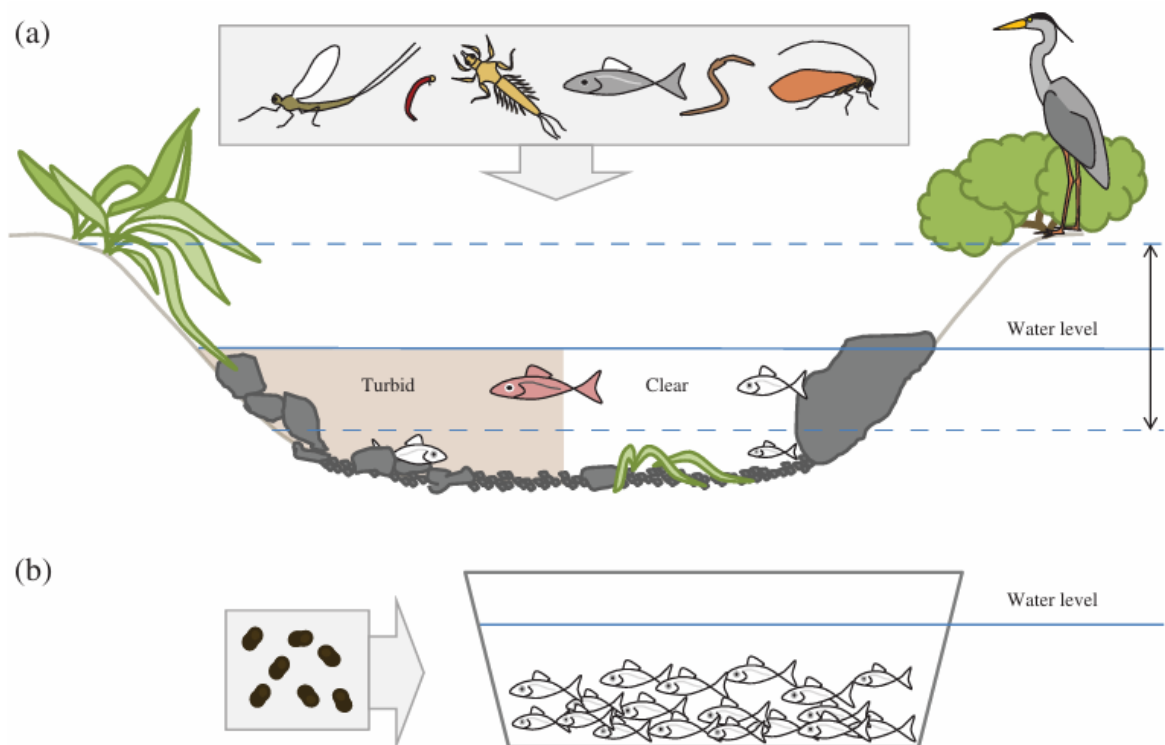


méně, mají méně poškozené ploutve, ale nedostávají se k potravě a pomaleji rostou (MacLean et al. 2000). Předchozí příklady ukázaly, že navzdory relativně bohaté nabídce potravy se agrese vyskytuje běžně v systémech chovu ryb a často se polarizuje, což naznačuje vztahy dominance-podřízenost. To může v mnoha ohledech ohrozit produkční cíle chovu. Problémy vyplývající z agresivity mezi rybami, které jsou chovány, zahrnují nerovnoměrné rozdělení potravy, využití energie, která by mohla být vložena do růstu, fyzické zranění a úmrtnost, akutní a chronický stres a imunosuprese související se stresem (Huntingford et al. 2001).

Agresivita jedinců z líhni je vyšší než u ryb ve volné přírodě. Ve volné přírodě ryby tvoří jemně odstupňované sociální hierarchie (Mesa 1991). Tyto sociální hierarchie brání nadměrné agresivitě a podporují úsporu energie. Ryby v umělých podmínkách líhni jsou chovány ve velkých hustotách, netvoří sociální vztahy a bojují o potravu, což v důsledku zvyšuje jejich agresivitu (Deveril et al. 1999).

### 3.3 Fyziologické a morfologické důsledky chovu v zajetí

U ryb z farmových chovů jsou patrné morfologické a fyziologické rozdíly. Jedním z vysvětlení těchto abnormalit jsou velmi rozdílné podmínky, ve kterých jsou ryby chovány. Například typ substrátu, nízké proudění, rozdílná potrava, nepřítomnost rostlin atd. Obrázek č. 3 demonstruje příklad rozdílného prostředí (Huntingford et al. 2012).



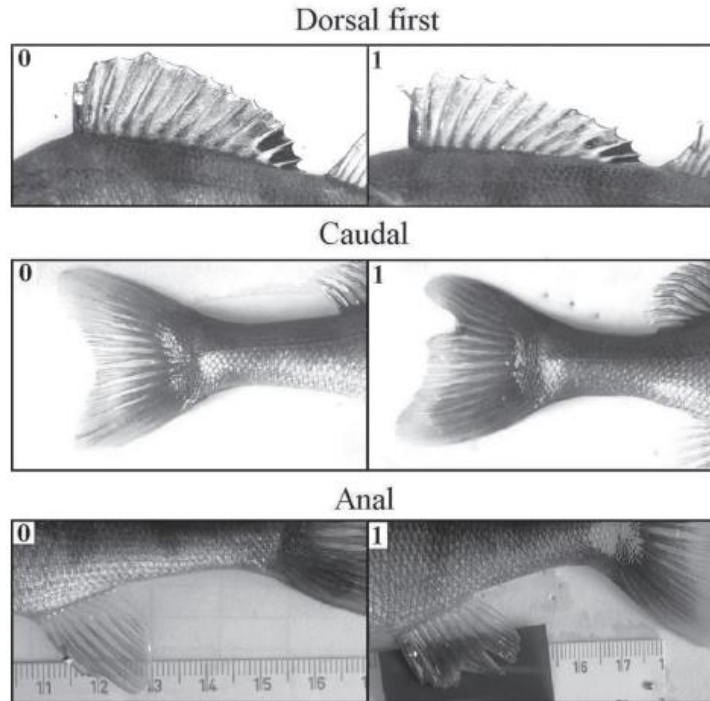
**Obrázek 3:** Rozdíl mezi přirozeným a farmovým prostředím. (a) – Přirozené prostředí ryb, water level – hladina vody, turbid – zakalená voda, clear – čistá voda (b) – farmové prostředí, water level – hladina vody (Johnsson et al. 2014).

### 3.3.1 Morfologické důsledky v chovu v zajetí

Morfologické znaky, jako jsou například velikost ploutví, velikost mozku, barva, velikost očí, hlavy nebo čelistí se často mění v různých podmínkách prostředí (Browman 1989). Morfologie ryb z farmových chovů a ryb z volné přírody je často rozdílná. Problémem je, že změna znaků dělá ryby náchylnější vůči predaci, zhoršuje přísun potravy a geneticky působí na volně žijící populace, bohužel negativně (Svåsand 1993).

#### 3.3.1.1 Morfologické změny ploutví

K poškození ploutví dochází z různých důvodů, mezi které může patřit otěr s drsným povrchem, agresivní kontakty s oponenty, nutriční nedostatky a bakteriální infekce. Např. pstruh duhový *Oncorhynchus mykiss* (Gloger, 1836) chovaný v nádrži s různými typy podkladu vykazoval nižší poškození ploutví než pstruzi z konvenčního chovu bez podkladu, protože pstruzi chovaní nad štěrkovým substrátem měli méně poškozené ploutve a stejné výsledky byly zjištěny v prostředí s vodními rostlinami (Arndt et al. 2002). Také pokud jsou ryby chovány v rychlostech proudění, které jsou podobné přírodnímu prostředí mají méně poškozené ploutve (Berejikian et al. 2001). Testování pstruhů obecných v konvenčních líhních a líhních s proudem vody podobným přirozenému prostředí, přineslo výsledky v oblasti poškozených ploutví ryb. Pstruzi obecní v obohaceném prostředí měli méně poškozené ploutve (Berejikian et al. 2001). Poškození ploutví snižuje schopnost přežívání ryb vypuštěných do volné přírody (Maan et al. 2001). Preventivní opatření pro kontrolu eroze ploutví v líhních zahrnují: krmení ryb do nasycení, zvýšení proudění vody, duokultura (chov dvou druhů současně v jedné nádrži) ke snížení vnitrodruhové agrese, použití pískového nebo dlažebního substrátu na dně chovných nádrží pro snížení otěru a konstrukce nádrže (Latremouille 2003). Santurtun et al. (2018) uvádějí, že vlivem snížení hustoty mají lososi obecní méně poškozené ploutve. Noble et al. (2007) testovali vliv podávání potravy na poškození ploutví. První skupina dostávala potravu pravidelně v desetiminutovém rozptylu a druhá skupina dostávala potravu pouze na vyžádání. Poškození hřbetní ploutve bylo výrazně nižší u skupiny, která dostávala potravu pouze na vyžádání. Experiment na juvenilních jedincích pstruha duhového hodnotí poškození ploutví a obohacení prostředí pomocí úkrytů. Autoři studovali dvě skupiny pstruhů duhových se dvěma typy úkrytů. První typ úkrytů byl tvořen nepropustnou zástěnou a druhý propustnou. Všechny výsledky porovnávali se pstruhy duhovými z konvenční líhně bez obohacení. Propustný úkryt neměl vliv na poškození ploutví v porovnání se pstruhy duhovými z konvenční líhně, ale pstruzi s nepropustnými úkryty měli méně poškozené ploutve v porovnání s oběma skupinami (Gesto & Jokumsen 2022). Experiment, který uskutečnili Bosakowski & Wagner (1995) porovnával erozi ploutví na odlišných substrátech u pstruhů duhových. Hodnotili erozi ploutví na přirozeném substrátu (štěrk, kameny) a na betonu. Pstruzi na přirozeném substrátu vykazovali nižší erozi ploutví. Na betonovém substrátu docházelo ke zkrácení ocasních, prsních a řitních ploutví. Z tohoto experimentu je zřejmé, že v závislosti na erozi ploutví je pro chov pstruhů duhových vhodnější přirozený substrát nádrže než beton.



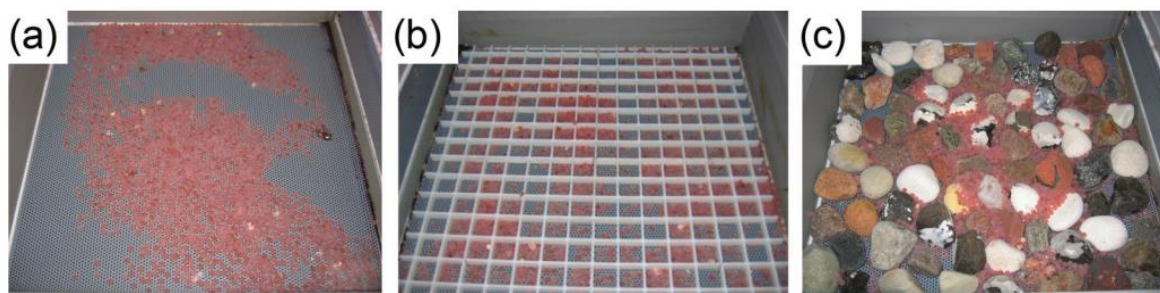
**Obrázek 4:** Popis poškození ploutví okouna říčního *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), který byl odchycen z volné přírody a následně chován po dobu 60 dní ve farmovém chovu (Stejskal et al. 2011).

Kromě nevhodných podmínek v prostředí farem má na poškození ploutví negativní vliv také domestikace. Během domestikace dochází ke zmenšení ploutví v důsledku nižší pohybové aktivity, která je typická právě pro prostředí farmové akvakultury (Arndt et al. 2001). Např. populace pstruha duhového po 29 letech domestikace vykazovala závažné poškození hřbetní ploutve Wagner (1996), což je obecně popisováno i z mnoha dalších farmových chovů (Kindschi et al. 1991). Autoři i detailně popisují zmenšování délky ploutví v průběhu času, kdy nejdříve docházelo ke zmenšování hřbetní ploutve, následované poté zmenšením prsních a ocasních ploutví. Tento jev byl popisován také u dalších druhů lososovitých ryb (Abbott & Dill 1985). Pokud se jedinci s genetickou výbavou pro zmenšení ploutví kříží s divokými populacemi, výsledné generace mohou být vážně omezeny ve schopnosti plavání a s tím spojenými formami chování.

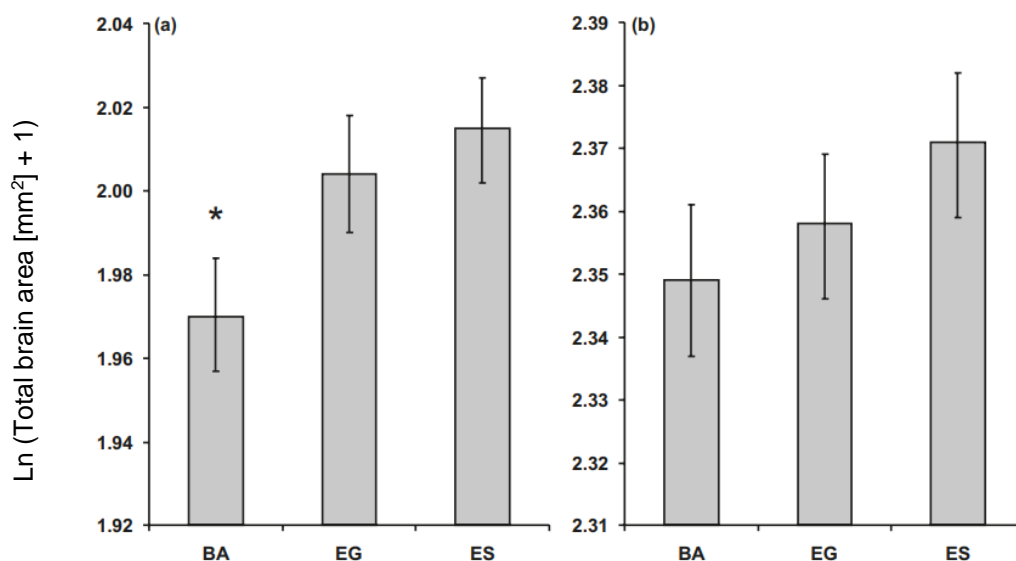
### 3.3.1.2 Morfologické změny mozku

Zvířata chovaná v zajetí mají často menší mozek a chovají se jinak než jejich divoké protějšky. Rozdíly ve velikosti mozku byly přisuzovány genetickým změnám vyplývajícím z příbuzenské plemenitby a účinkům umělého výběru pro vlastnosti, jako je např. poslušnost (Mayer et al. 2011). Zásadní otázkou však je, zda jsou tyto rozdíly ve velikosti mozku způsobeny reakcemi na životní prostředí nebo pouze genetickými změnami (Burns et al. 2009). Například již první generace živorodek duhových *Poecilia reticulata* (Peters, 1850) chovaných v zajetí má o 17 % menší mozek než jejich divoké protějšky (Burns et al. 2009). DePasquale et al. (2019) tři měsíce sledovali dania pruhované *Danio rerio* (Hamilton, 1822) v obohaceném

prostředí standardizovanými strukturami a v prostředí bez obohacení. Magnetická rezonance mozku danií pruhovaných potvrdila, že variabilita prostředí pozitivně působí na velikost mozku. Ryby, které byly chovány v obohaceném prostředí vykazovaly větší mozek než ryby chované v nádrži bez obohacení. Další studie, která prokázala, že životní prostředí ovlivňuje velikost mozku testovala lososy obecné. Experiment byl proveden na lososech obecných v obohaceném prostředí kameny, v prostředí s umělým obohacením a v konvenčních podmínkách líhně bez obohacení. Výsledek testování ukázal největší mozek lososů obecných chovaných v obohaceném prostředí kameny. Zajímavé je, že po přesunu do konvenční nádrže tyto morfologické změny mozku vymizely (Näslund et al. 2012).



**Obrázek 5:** Obrázky nádrží, ve kterých byly odchovány jikry lososů obecných *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) ze studie: Näslund et al. (2012). (a) – standartní prostředí líhně (b) – umělé obohacení sítí (c) – obohacení kameny.



**Graf 5:** Výsledky velikosti mozku v závislosti na věku ryb. Ln (Total brain area [mm<sup>2</sup>] + 1) – celková plocha mozku, a) – počáteční obohacování při odběru alevinu b) – vzorkování plůdků BA – standartní prostředí líhně EG – umělé obohacení sítí ES – obohacení kameny (Näslund et al. 2012).

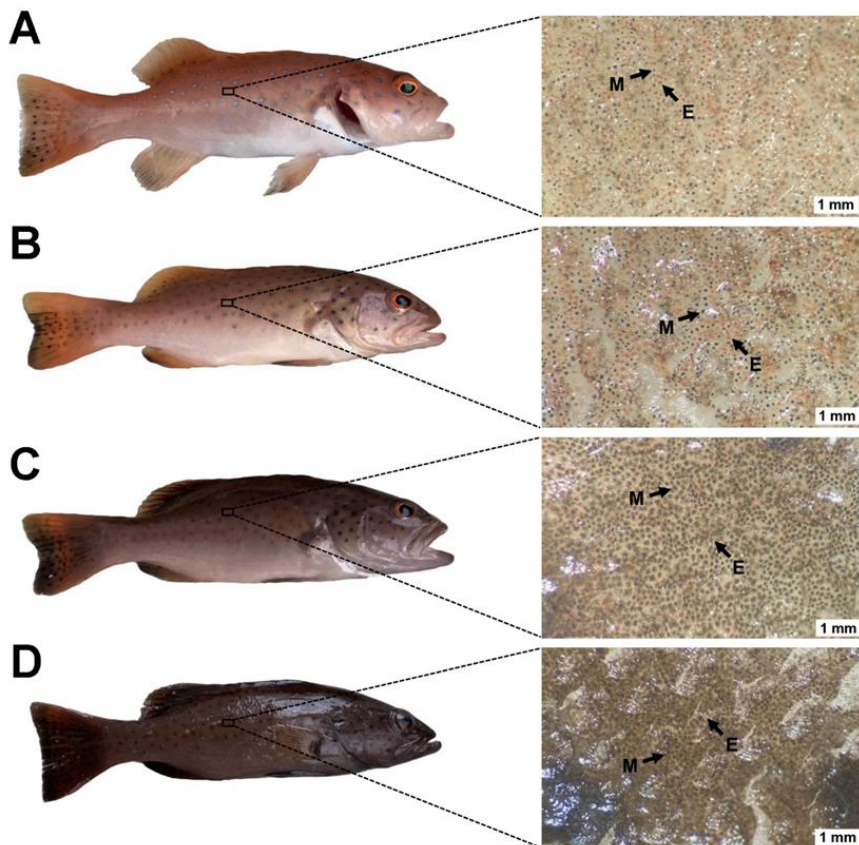
Podobně studie na treskách obecných objevila negativní vliv domestikace na velikost mozku. Již po jedné generaci měly tresky obecné výrazně menší mozek než jejich divoké protějšky (Mayer et al. 2011). Dle příkladů uvedených výše, lze říci, že ryby chované v líhních mají nižší kondici ve srovnání s jejich divokými protějšky, a že primární faktory zodpovědné

za pozorovaný rozdíl ve velikosti mozku mezi chovanými a volně žijícími rybami jsou spíše výsledkem rozdílu v životním prostředí než v důsledku odlišné genetické informace (Mayer et al. 2011).

### 3.3.1.3 Morfologie barvy kůže

Zbarvení ryb může mít mnoho funkcí, mezi kterými lze uvést maskování, signály při volbě partnera, odstrašení konkurentů a získání informací o jejich agresivitě a vzájemném sdílení informací o predátorech (Protas & Patel 2008; Westley et al. 2013; Yaripour et al. 2020). Také v podmínkách akvakultury často dochází ke změnám barvy ryb. Tento jev může být např. vyvolán barvou prostředí, ve kterém jsou ryby chovány. V akvakultuře se často používají nádrže s bílým, modrým nebo černým pozadím. Ryby dokážou v souvislosti s pozadím změnit barvu kůže, a tedy změnit svou morfologii podle životního prostředí (Song et al. 2022). Změna barvy kůže ryb je dána hormonem  $\alpha$ MSH (alfa-melanotropin) během adaptace na změnu pH vody. Alfa-melanotropin se řadí do kortikotropních hormonů a ovlivňuje stresovou hladinu ryb (Van der Salm et al. 2005). Například vlivem tohoto hormonu může dojít ke chronickému stresu a následnému ztmavnutí kůže (Höglund et al. 2000). Tmavší zbarvení ryb signalizuje sociální podřízenost, a tedy ryby s tmavším zbarvením představují menší hrozbu a vyvolávají nižší míru agresivity, než ryby se světlejším zbarvením (Höglund et al. 2002). Například siveni američtí *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) byli testováni na světlém a tmavém pozadí. Ryby na světlém pozadí vykazovaly vyšší agresivitu a u submisivních jedinců tmavší zbarvení, které naznačuje podřízenost (Höglund et al. 2002). Dalším příkladem je studie Van der Salmp et al. (2005) v této studii byli sumci *Lophiosilurus alexandri* (Gray, 1840) testováni na bílé, žluté, modré, hnědé a černé pozadí. Na černém a hnědém pozadí měli sumci více černých skvrn a tmavší zbarvení kůže a projevovala se u nich nižší agresivita než u sumců s bílým a žlutým pozadím.





**Obrázek 6:** Testování barevného pozadí na barvu kůže kaniců pardálích *Plectropomus leopardus* (Cuvier, 1828) A – počáteční barva kůže kaniců pardálích B – barva kůže kaniců pardálích na bílém pozadí C – barva kůže kaniců pardálích na modrém pozadí D – barva kůže kaniců pardálích na černém pozadí M – melanofory (skvrny obsahující černé barvivo) E – erytrofory (skvrny obsahující červené barvivo) (Song et al. 2022).

Na obrázku č. 6 lze pozorovat, ovlivnění barvy kůže prostředím. Kanic pardálí *Plectropomus leopardus* (Cuvier, 1828) na obrázku A je o mnoho světlejší než kanic pardálí na obrázku C a D. Jedinci B, C a D strávili na bílém, modrém a černém pozadí 56 dní a jejich změna kůže je velmi výrazná (Song et al. 2022). Zbarvení kůže ryb hraje velkou roli při vypuštění do volné přírody. Bylo prokázáno, že chov v obohaceném prostředí podporuje vývoj přirozené barvy kůže ryb (Maynard et al. 1995). Další studie na pstruzích obecných prokázala, že barva jedinců chovaných v obohaceném prostředí je méně citlivá k rybožravým predátorům (Donnelly & Whoriskey 1991). Maynard et al. (1995) uvádí, že pstruzi obecní chovaní v obohaceném prostředí mají barvu kůže podobnější divokým jedincům a až o 50 % vyšší míru přežití po vypuštění do volné přírody. Fenotypová variabilita se vyvíjí již v juvenilní periodě a ovlivňuje barvu dospělých jedinců. Yaripour et al. (2020) se také zabývali vlivem obohaceného prostředí na barvu těla. V experimentu potěr pstruhů obecných rozdělili na polovinu. První polovina byla chována v konvenčních podmínkách bez obohacení a druhá polovina v obohaceném prostředí. Autoři prokázali, že pstruzi z obohaceného chovu měli v dospělosti více hnědých skvrn a sytější zbarvení břicha.

### 3.3.1.4 Morfologie očí

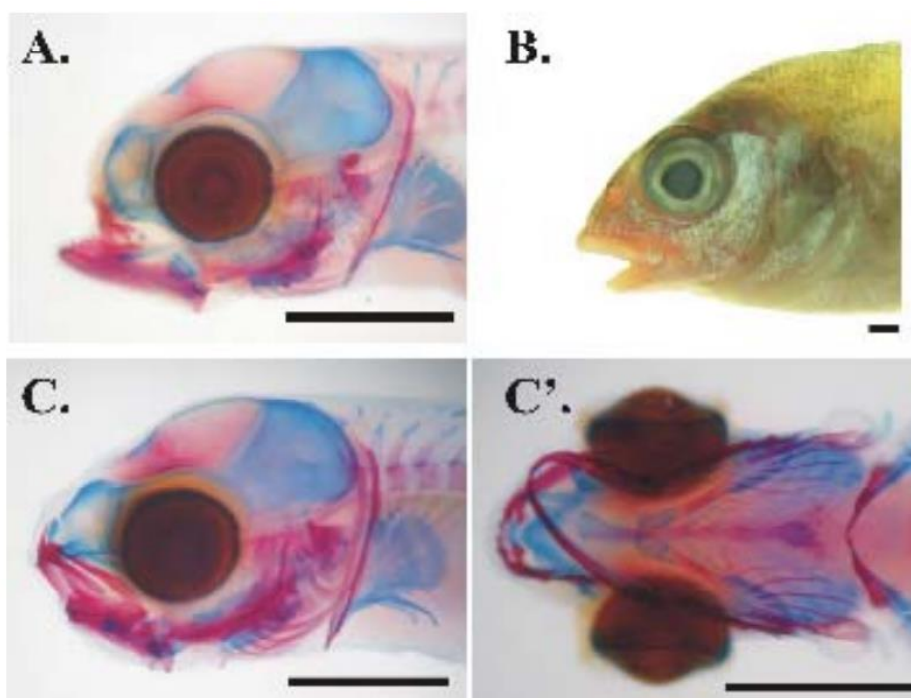
Většina obratlovců včetně ryb je závislá na vizuálních podnětech využívaných při hledání potravy, vyhýbání se predátorům, sociálním chování a při výběru partnera. Změny v morfologii očí usnadňují lepší shromažďování vizuálních podnětů. Například mezi vizuálně orientujícími se útesovými rybami je velikost zornice v noci větší než za dne za účelem dosažení lepší citlivosti na světlo (Schmitz & Wainwright 2011). Většina ryb má zornice, kterým chybí významná flexibilita, a tedy zornice de facto určují velikost oka (Douglas 2018). Kromě zvýšení citlivosti na světlo, větší oči také poskytují zrakovou ostrost (Caves et al. 2017). Proto mají ryby živící se zooplanktonem větší oči v porovnání s velikostí očí ryb, které přijímají větší potravu (Mercer et al. 2020). Kromě příjmu potravy jsou vizuální podněty důležité pro pohyb ryb (Brierley 2014; Häfker et al. 2017). Vizuální podněty se také podílí na interakcích mezi predátorem a jeho kořistí. Velké oči krakatice obrovské *Architeuthis dux* (Steenstrup, 1857) dosahuje velikosti až 27 centimetrů, je výsledkem potřeby zvýšené citlivosti na světlo v prostředí trvalé tmy (Nilsson et al. 2012). Experimentální důkaz vztahu mezi zvětšující se velikostí oka a zornic u kořisti pod vlivem predačního tlaku (adaptivní plastická reakce) byl u ryb několikrát prokázán, například na jelečcích duhových *Notropis chromus* (Meuthen et al. 2019), koljuškách tříostrých *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) (Ab Ghani et al. 2016) nebo karasech obecných *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Vinterstare et al. 2020). Z toho lze usuzovat, že velikost očí je pod silným přirozeným výběrem, ale stává se geneticky fixovanou vlastností v rámci populace.

Bylo prokázáno, že ryby odchované v akvakultuře mají menší oči než jejich volně žijící protějšky (Perry et al. 2021). V podmínkách umělého chovu ryb, mělo potomstvo chovaných ryb menší oči ve srovnání s potomstvem divokých ryb. Tento trend byl shodný napříč farmami zapojenými do experimentu provedeném v Irsku a Norsku (Perry et al. 2021). Menší velikostí očí byly také pozorovány u pstruhů a lososů chovaných v zajetí (Devlin et al. 2012). Tyto studie podporují hypotézu, že ryby v líhních mají menší oči než ryby žijící ve volné přírodě. Jaký je ale důvod této změny? Jedna z možností je, že krmivo, které podporuje růst těla nepůsobí stejně na růst dalších orgánů jako je třeba oko (Casarosa et al. 1997). Také se nabízí možnost, že menší oči jsou důsledkem příbuzenské plemenitby a umělým výběrem partnerů pro reprodukci nebo důsledkem peletové potravy a omezené možnosti aktivně lovit (Harvey et al. 2016). Dalším vysvětlením této abnormality jsou speciální světelné režimy, které se používají v umělých chovech. Například u lososa obecného se umělé světlo používá k potlačení raného dospívání, protože tento vývoj je spojen se sníženou rychlostí růstu (Schulz et al. 2018). Zmenšení velikosti očí u ryb chovaných v zajetí tak snižuje jejich schopnost přežít ve volné přírodě a případné rozmnožování s divokými rybami může poškozovat genetickou výbavu divokých populací.

### 3.3.1.5 Morfologie lebky a čelistí

Bylo prokázáno, že extrémní hodnoty prostředí mohou způsobovat deformace kostry. Např. jsou k dispozici údaje, že teplota, hypoxie, pH, salinita, průtok vody, světelné podmínky, toxické látky, podvýživa, záření atd. působící během embryonálních nebo larválních

stádií obecně vyvolávají kosterní deformity (Perry et al. 2019). Ryby jsou vysoce variabilní a přizpůsobivé okolí, ve kterém žijí a v průběhu ontogeneze se jejich fenotyp mění. Proto není překvapením, že jedinci chovaní v zajetí mohou vykazovat morfologické odchylky od jedinců z divoké přírody. Prokázány byly např. změny ve velikosti obou čelistí, zmenšení nebo naopak zvětšení jedné z nich, zakřivení jejich skusu apod. (Wintzer & Motta 2005; Koumoundouros 2010).



**Obrázek 7:** Deformace čelisti mořanů zlatých *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758).

A – buldočí hlava, B – snížená dolní čelist, C, C' – zkřížený skus (Koumoundouros 2010).

V akvakultuře variabilitám čelistí dochází v důsledku podávání potravy s nepřirozenou strukturou. Například cichlidy *Cichlidae* (Bonaparte, 1835) chované na vločkové stravě nepotřebují větší čelist, protože potrava se snadno konzumuje (Mayer 1987). Tento typ potravy je uzpůsoben pro podporu sacího mechanismu než kousacího. Naopak ryby, které jsou krmené peletami si vyvinuly větší rozsah čelistí a vyšší sílu skusu, aby mohly pelety rozdrtit a pozřít (Wainwright 1999).

### 3.3.2 Fyziologické důsledky v chovu v zajetí

Chov v akvakultuře neovlivňuje pouze morfologii ryb, ale také fyziologii, jinými slovy komplexní funkci organismu. Fyziologické znaky, jakou jsou hematokrit, množství barviva hemoglobinu, počet červených a bílých krvinek nebo produkce hormonu kortizolu (je uvolňován do krve při stresu) jsou ukazateli zdraví ryb (Houston 2004). Obecně je známo, že divoké ryby a ryby z farmových chovů mají odlišnou fyziologii a tyto rozdíly jsou důsledkem oproti volné přírodě změněných nebo dokonce nevhodných a škodlivých podmínek v líhních, které se často stávají i příčinou neúspěšného vypuštění ryb do volné přírody (Lupi et al. 2010).



### 3.3.2.1 Počet krvinek

Hematologické parametry jako je hematokrit (podíl červených krvinek na celkový objem krve), hemoglobin (červené barvivo), počet erytrocytů (červené krvinky) a počet leukocytů (bílé krvinky) jsou relevantními ukazateli zdraví ryb (Houston 2004). Hematokrit souvisí s rozpuštěným kyslíkem ve vodě (Pichavant et al. 2001), teplotou vody (Lupi et al. 2010) a délkou světla (Kavadias et al. 2004). Také souvisí s příliš vysokou hustotou, stres způsobující obsádkou (Carbonara et al. 2020) a s méně vhodnou potravou (Iqbal et al. 2017). Všechny tyto aspekty jsou rozdílné v prostředí farmových ryb a ve volné přírodě. Například studie na piskořích pruhovaných *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) uvádí, že hodnoty hemoglobinu a červených krvinek jsou vyšší u jedinců chovaných v líhních a naproti tomu se ukázalo, že hodnoty bílých krvinek jsou významně nižší než u jejich divokých protějšků (Zhou et al. 2009). Podobný rozdíl byl prokázán také u druhů ryb jako jsou např. parmička thajská *Epalzeorhynchus frenatum* (Fowler, 1934), kapr obecný, amur bílý *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) a tolstolobik bílý *Hypophthalmichthys molitrix* (Nordmann, 1844) (Habib et al. 2022). Červené krvinky jsou důležité pro správné okysličení těla a bílé krvinky podporují imunitu. Hodnoty krvinek by měly být ve srovnání s divokými rybami stejné, aby bylo možné teoreticky předpokládat úspěšné přežití farmových ryb ve volné přírodě.

### 3.3.2.2 Stres a hormon kortizol

Welfare je souhrnné označení pro spokojený život v zajetí chovaných jedinců (Ashley 2007). Existuje mnoho možných ukazatelů nedostatečného welfare. Patří mezi ně např. špatný fyziologický stav a obecně zdraví, jehož snížený stav může být poměrně snadno vizuálně rozpoznatelný; naopak např. snížení imunity je pro běžného pozorovatele méně zřejmé a může být prokázáno pouze analytickými metodami (Huntingford et al. 2012). Jedním z fyziologických ukazatelů při hodnocení stresu jsou hladiny hormonů v krvi, zejména kortizolu, což je hlavní stresový hormon ryb (Adams et al. 2002). Kortizol náleží do skupiny steroidní hormonů, které vznikají z cholesterolu a je řízen negativní zpětnou vazbou (Huntingford 2012). Primární stresové reakce, uvolňují katecholaminy a kortizol, spouštějí širokou škálu biochemických a fyziologických změn, které vedou ke změnám v chování, kardiovaskulárních, dýchacích a imunitních funkcí, změny množství krvinek a koncentrace hemoglobinu (Ashley 2007).

Vystavení ryb mnoha typům environmentálních stresorů může mít za následek zvýšenou náchylnost k širokému spektru patogenů, včetně virů, bakterií, hub, prvoků atd. Náchylnost k nemocem je výsledkem spojení mezi kortizolem a imunitním systémem. Zvýšené plazmatické koncentrace kortizolu mohou vést k imunosupresi (proces, který tlumí imunitní reakce organismu) (Adams et al. 2002). Kortizol může mít i vliv na buňky, a to programovanou buněčnou smrt (apoptóza). Vystavení stresorům vede ke snížení konzumace potravy, růstu i reprodukční úspěšnosti (produkce menšího potomstva, menší jikry, nižší počet spermií u samců, snížená míra oplodnění). Například jikry stresovaných samic sapínů tečkovaných *Pomacentrus amboinensis* (Bloch, 1790) z korálových útesů často obsahují více kortizolu a produkují menší potomstvo než u nestresovaných samic (McCormick 1999). Brzké vystavení vysokým hladinám kortizolu má potenciálně řadu účinků na chování ryb. Studie na pstruzích

obecných ukázala, že jedinci z jiker vystavených účinkům kortizolu vykazují horší schopnosti učení ve srovnání s jedinci vylíhnutými z jiker, které nebyly vystavené stresové reakci (Sloman 2010).

V akvakultuře jsou ryby vystavovány různým stresorům jako jsou obecně nevhodné podmínky chovu, uzavřený prostor, vysoká hustota obsádky, špatná kvalita vody a výskyt patogenů (Huntingford et al. 2006). V důsledku těchto stresorů jsou důležité adaptivní reakce, které brání chronickému stresu nebo dokonce úhynu. K potlačení stresu je nezbytná energie, která následně může chybět u jiných fyziologických funkcí jako je například růst či rozmnožování (Anderson et al. 2011). Krátkodobý, akutní stres v podmínkách chovu ryb představuje například odchycení nebo krátkodobá přeprava (Szokolczai 1997). U úhořů říčních *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) sociální stres způsobuje atrofii žaludečního epitelu a degenerace žaludeční žlázy (Peters 1982) a u kaprů obecných, stres z odchycení a transportu způsobuje ztrátu buněk produkující střevní hlen (Szokolczai 1997). Sociální stres snižuje ochotu přijímat potravu a rychlost růstu u lososovitých ryb (Olsen & Ringø 1999). Akutní stres vede ke ztrátě střevního hlenu a poškození srdečních funkcí u lososa obecného (Olsen et al. 2003). Nevhodný způsob podání nebo složení potravy může ovlivnit reakci na stres a poškození střev. Například u lososa obecného je primární stresová reakce vyšší u jedinců, kteří mají omezený přístup k potravě než u krmených jedinců, ale jedinci, kteří jsou krmeni mají vyšší stresem způsobené střevní poškození (Olsen et al. 2005). U pstruha duhového chovaného bez přístupu k potravě byla zvýšená propustnost střev patrná již po dvou dnech chovu ve stresu, zatímco u krmených ryb byla zanedbatelná (Olsen et al. 2008).

### 3.4 Diskuse důsledků pro management

V důsledku příliš intenzivního rybolovu, globálních environmentálních změn a antropogenních vlivů na původní přírodní prostředí (např. kanalizace koryta řek, regulace průtoku, znečištění) populace ryb neustále ztrácejí svou vitalitu jako je např. schopnost reprodukce, přežívání a přirozené početnosti. Jedním z nejpoužívanějších nástrojů k podpoře divokých populací je uměle řízený odchov ryb a jejich následné vypuštění do volné přírody. Tato metoda je však velmi často kritizována pro nízkou průkaznost výsledků a další možná rizika pro kondici divokých populací (Araki et al. 2008). Je naopak k dispozici mnoho údajů, které dokazují, že místo aby byly divoké populace podporovány vysazenými jedinci odchovanými v zajetí, v řadě případů dochází k opačnému efektu.

Lze nějakým způsobem zobecnit možné pochybení při tomto způsobu managementu? Nejlépe lze problém shrnout na základě tzv. reakčních norem, což je vlastně „průnik dvou množin chování“ v divoké přírodě a při chovu v zajetí (Johnsson et al. 2014). Variabilita prostředí v akvakultuře je velmi nízká a ryby zde chované si tak vytvářejí odpovídající (velmi nízkou) škálu chování. V případě, že jsou vypuštěny do volné přírody, variabilita chování osvojeného v akvakultuře nedostačuje pro variabilitu přírodního prostředí. Např. ryby ve volné přírodě využívají úkryty v ochraně před vysokými rychlostmi proudění (Hocley et al. 2013), slunečním světlem (Valdimarsson & Metcalfe 2002), před predátory (Näslund 2021) nebo zde ukrývají své jikry (Juntti & Fernald 2016) V konvenčních líhních ryby úkryty nemají a nemohou je tedy využívat a mění se tedy i jejich chování. V důsledku nedostatku úkrytů se

zvysuje jejich hladina kortizolu a jsou stresovány (Adams et al. 2002). Ryby odchované v zajetí neumějí vyhledávat a používat úkryty a z tohoto důvodu se stávají velmi často obětí predace.

Kromě schopnosti vyhledávat a využívat úkryty, lze u farmových ryb nalézt i odlišnou vazbu na rychlost proudění (Vehanen & Huusko 2011). Ve farmových chovech je rychlost proudění přímočará a velmi nízká. Naopak ryby ve volné přírodě jsou vystaveny vysokým rychlostem (silné proudy, peřeje, turbulence atd.). Jedinci z farmového prostředí se s těmito jevy nikdy nesetkali, a proto se vyšším rychlostem vyhýbají, nejsou jim schopny déle odolávat nebo nejsou ochotni migrovat (Sveen et al. 2016). Jedním z nástrojů, jak snížit u farmových ryb citlivost k vysokým rychlostem proudění je obecně zvýšit variabilitu rychlostí a v důsledku i přežívání vysazených ryb ve volné přírodě.

Dalším aspektem nepříznivého vlivu chovu v zajetí je vysoká hustota osazení nádrže (Brockmark et al. 2010). V důsledku snahy maximalizovat produkci ryb je téměř vždy hustota obsádky několikanásobně vyšší než ve volné přírodě. Vysoká hustota zapříčiňuje vyšší míru stresu, poškození ploutví, kůže, očí a výskyt polarizovaného chování (snížení či zvýšení agresivity), poškození sociálních interakcí a úmrtnost slabších jedinců (Hockley et al. 2013). Odborné studie doporučují konvenční hustotu obsádky snížit alespoň o dvě třetiny, aby se zvýšila možnost přirozeného chování a následné úspěšné vypuštění jedinců do volné přírody.

V důsledku podávání málo pestré, většinou peletové potravy v zajetí se ryby po vysazení do volné přírody často neadaptují na přirozenou potravu (Sundström & Johnsson 2001). Je běžné, že tyto jedinci nejsou schopni nalézt nejen vhodný druh potravy, ale ani si nezajistí její dostatečné množství a v důsledku hynou vyčerpáním. Potrava ve farmových chovech je také velmi bohatá na bílkoviny, aby byl podpořen hmotnostní růst (Moberg et al. 2011). V důsledku vysoké hmotnosti vykazují jedinci odchovaní v zajetí nižší pohybové schopnosti, což se projeví ve vyšší míře úspěšné predace. V souhrnu tak lze konstatovat, že pokud jsou ryby v zajetí chovány v nízkých hustotách, vyšších rychlostech proudění a je jim podávána pestřejší potrava, jejich pravděpodobnost přežívání po vysazení do volné přírody se zvýší. Obecně je důležité, aby se fyzické faktory ve farmových chovech podobaly volné přírodě, právě pro maximalizaci úspěšného vypuštění do volné přírody. Jinými slovy je nezbytné zajistit, aby se reakční normy v zajetí odchovaných ryb v maximální míře shodovaly s rozsahem norem používaných rybami ve volné přírodě.

Významně se také liší reprodukční strategie ryb ve farmových chovech a u ryb z volné přírody, protože ve farmových chovech jsou reprodukční partneři vybíráni uměle (Araki et al. 2008). Ve farmových chovech partnery vybírá chovatel, jsou uměle selektovány vlastnosti, které jsou žádoucí v akvakultuře (především rychlý růst), ale ve volné přírodě nejsou nezbytné pro přežívání (Ford 2002). Známým důsledkem chovu ryb v zajetí je ztráta strachu z přítomnosti lidí a celkově pozitivní chování k nim. Pokud jsou farmové ryby vysazeny do volného prostředí jsou snáze loveny rekreačními rybáři. Ryby z farmových chovů se ve volné přírodě také obtížně rozmnožují, protože během reprodukce spotřebovávají více energie, obtížně určují optimální místa pro tření, často mají nižší objem pohlavních produktů (spermii a jiker) a obecně nižší reprodukční úspěšnost (Slavík & Horký 2021).

Protože ryby jsou organismy s vysokou schopností se adaptovat, v prostředí akvakultury se mění i jejich morfologické a fyziologické vlastnosti. Příkladem může být změna velikostí ploutví (Berejikian et al. 2001), mozku (Burns et al. 2009), barvy kůže (Höglund et al. 2000), velikosti očí (Perry et al. 2021), lebky (Perry et al. 2019) a čelistí (Wintzer & Motta 2005),

počtu krvinek (Zhou et al. 2009) a hladiny hormonů (Huntingford et al. 2012). Odstranění těchto nevodných změn je však velmi obtížné. Jak již bylo dříve zmíněno, v akvakultuře např. dochází k častým poškozením ploutví (Berejikian et al. 2001). Snížení eroze ploutví lze dosáhnout obohacením prostředí například úkryty, přírodním substrátem, rostlinami apod. Ke zmenšování ploutví však dochází také vlivem domestikace. Obecně tak pro ryby odchované v zajetí a vysazené do volné přírody platí, že mají menší ploutve. Po vysazení do volné přírody se kříží s volně žijícími jedinci, což se negativně projevuje na zmenšení ploutví u volně žijících populací (Abbott & Dill 1985).

Nižší variabilita prostředí v akvakultuře zmenšuje mozek zde odchovávaných ryb, který je v důsledku menší než u ryb z divokých populací (Burns et al. 2009). Avšak Gonda et al. (2011) uvádějí opačný poměr, což vysvětlují příjmem potravy bohaté na bílkoviny, která se nachází ve farmovém prostředí. Ryby ve farmovém prostředí tedy dorůstají do větších velikostí než ryby ve volné přírodě a mohou mít také větší mozek. Problém, ale tkví ve využívání kapacity mozku. Jak autoři studie uvádějí, ryby ve volné přírodě sice mohou mít menší mozek, ale jeho kapacitu využívají více z důvodu vyšší variability prostředí (vysoká pravděpodobnost predace, různé strategie hledání potravy a pestré sociální interakce). Obecně lze tedy shrnout, že ryby z farmových chovů mohou tedy mít větší mozek, ale nevyužívají jeho plnou kapacitu.

Zbarvení ryb hraje velkou roli v sociální komunikaci, např. vyjádření dominantního a subdominantního statutu (Höglund et al. 2000). Ve farmovém prostředí se ryby často chovají na černém, modrém nebo bílém pozadí a jejich submisivita nebo dominance je proto určena bez jakýchkoli sociálních interakcí, protože ryby reagují na barvu nádrží podprahově (Song et al. 2022). Protože barva těla kopíruje barvu nádrží, po vysazení do volné přírody jsou jedinci s tmavým (submisivním) zbarvením více napadáni, mají více poškozené ploutve, kvalitativně horší teritoria a nižší predikce k reprodukci.

Mnoho studií poukazuje na menší velikost očí farmových ryb oproti divokým populacím (Perry et al. 2021). Menší oči vedou k obtížnějšímu hledání potravy, vyšší hladině stresu, vyšší predaci, snížení růstu a reprodukce. Různé abnormality ve velikosti lebky a čelistí jako je zakřivení, horní nebo dolní čelisti, menší nebo větší dolní nebo horní čelist vedou ke zmenšení mozku, snížené úspěšnosti konzumace potravy, nižší aktivitě atd. (Perry et al. 2019). Ryby s farmových chovu mají rozdílné množství krevních komponentů v krvi (Huntingford et al. 2012). To může být např. následkem nízké kvality vody, ve které jsou chovány. Důsledkem je vyšší náchylnost k nemocem, nízký růst, gastrointestinální problémy, problémy s dýchacím ústrojím a srdcem. Nemocní jedinci se nepodílejí na konečné produkci akvakultury a po vysazení do volné přírody v naprosté většině případů uhynou.

Lze konstatovat, že prostředí akvakultury je odlišné od prostředí ve volných vodách. V zajetí proto ryby získávají odlišné behaviorální, morfologické a fyziologické vlastnosti. Především lze jmenovat polarizované chování a omezení kognitivních schopností jako např. sníženou schopnost nalézt úkryty, získat potravu a reprodukční partnery (Huntingford et al. 2012). Postupný proces domestikace zvyšuje hmotnost těla, ale zmenšuje velikost extremít, jakou jsou např. ploutve. Menší oči znesnadňují příjem potravy a nižší počet červených krvinek schopnost saturace organismu kyslíkem, což dále omezuje vytrvalost při aktivním pohybu. Pokud se ryby odchované v zajetí dostanou do volné přírody, je zřejmé, že rizika přenosu jejich vlastností na divoké populace jsou vysoká (Araki et al. 2009). V zajetí odchované ryby mají také velmi nízkou pravděpodobnost přežití ve volné přírodě, protože mají poškozené

fyziologické funkce. Proto je zřejmé, že ryby odchované v zajetí by měly sloužit k produkci svaloviny určené ke konzumaci, zatímco podpora divokých populací by měla spočívat ve vyšší ochraně životního prostředí a omezení rybolovu. Je proto důležité, aby management farmových chovů byl seznámen s těmito skutečnostmi (Einum & Fleming 2001).

## **4 Metodika**

Literární rešerše byla vypracována na základě odborné literatury. Odborná literatura byla hledána na různých odborných databázích (Web of Science; Research Gate a Google Scholar) za pomoci klíčových slov. Odborné články byly citovány do této bakalářské práce v souladu s citačními pravidly České Zemědělské univerzity v Praze.

## 5 Závěr

Tato bakalářská práce se zabývala zkoumáním vlivu umělého odchovu ryb v akvakultuře na jejich kognitivní funkce, fyziologii a morfologii. Práce také shromáždila informace o důsledcích konvenčního managementu na chování jedince i v rámci sociálních interakcí. Na základě dostupných informací bylo potvrzeno, že akvakultura má často negativní dopad na kognitivní funkce ryb, které lze sledovat v různých projevech chování. V akvakultuře je tradiční management orientován na vysokou hustotou obsádky v nádržích, jinými slovy vysokou produkci. Tento způsob hospodaření je často provázen nejen zhoršenými životními podmínkami (ve smyslu zdraví, stresu a tedy welfare), ale jsou také narušeny kognitivní funkce ryb, včetně jejich schopnosti pamatovat si, učit se a sociálně interagovat s ostatními jedinci (Sundström & Johnsson 2001; Brockmark et al. 2010; Vehanen & Huusko 2011; Johnsson et al. 2014). Změna kognitivních funkcí je zároveň doprovázena změnou morfologie a fyziologie jako jsou např. změny velikosti mozku, zmenšení hlavy, očí, čelistí a ploutví a pokles počtu červených krvinek (např. Buns et al 2009).

Tato skutečnost je pak nabývá na ekologickém významu, pokud jsou jedinci z akvakultury vysazováni do volných vod pro podporu divokých populací, které strádají nevhodnými změnami životního prostředí a nadměrným rybolovem. Hlavním omezením pro jedince chované v akvakultuře je odlišnost tzv. reakčních norem, jinými slovy – variabilita prostředí při chovu v zajetí je mnohem nižší než ve volných vodách. Ryby pak reagují na podněty životního prostředí úměrně naučeným schématům z akvakultury a nejsou schopny reagovat (v celé škále variability) na podmínky ve volných vodách. Toto omezení je patrné v celé řadě projevů chování ryb, jako je schopnost najít reprodukční místa a partnery, ochotě migrovat, vyhledávat kvalitní úkryty, zdroje potravy a měnit tyto zdroje podle sezónních a ročních cyklů. Pokud se navíc dostávají do kontaktu divocí a jedinci odchovaní v zajetí, mohou se spolu rozmnožovat. V takovém případě přecházejí behaviorální, fyziologické i morfologické změny získané v akvakultuře do genové výbavy divokých populací. Protože charakteristiky získané v akvakultuře jsou nevhodné pro život ve volných vodách, dochází k významnému a mnohdy nevratnému poškození divokých populací (Einum & Fleming 2001; Araki et al. 2007a, 2007b; 2008; Huntingford et al., 2012; Lorenzen et al. 2012). Z toho vyplývá, že ryby chované v zajetí by měly být přednostně využity ke konzumaci lidskou společností, zatímco pro podporu divokých populací by se měly hledat alternativní způsoby ochrany jako je např. zpřísnění podmínek rekreačního rybolovu a účinnější ochrana životního prostředí.

## 6 Literatura

- Abbott JC, Dill LM. 1985. Patterns of aggressive attack in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**:1702-1706.
- Ab Ghani NI, Herczeg G, Merilä J. 2016. Effects of perceived predation risk and social environment on the development of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* **118**:520-535.
- Adams SM, Barton B, MacKinley D. 2002. Environmental stress and health in fish. American Fisheries Society, Canada.
- Alvarez D, Nicieza GA. 2003. Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology* **63**:1565-1577.
- Al-Jandal NJ, Wilson RW. 2011. A comparison of osmoregulatory responses in plasma and tissues of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) following acute salinity challenges. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. **159**:175-81.
- Anderson PA, Berzins IK, Fogarty F, Hamlin HJ, Gillette LJ. 2011. Sound stress, and sea horses: the consequences of a noisy environment to animal health. *Aquaculture* **311**:129-138.
- Araki H, Berejikian AB, Ford JM, Blouin SM. 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evolutionary Applications* **1**:342-355.
- Araki H, Cooper CB, Blouin SM. 2009. Carry-over effect of captive breeding reduces reproductive fitness of wild-born descendants in the wild. *Conservation Biology* **5**:621-624.
- Araki H, Ardren RW, Olsen E, Cooper B, Blou SM. 2007a. Reproductive success of captive-bred steelhead trout in the wild: evaluation of three hatchery programs in the hood river. *Conservation Biology* **21**:181-190.
- Araki H, Cooper B, Blouin SM. 2007b. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* **318**:100-103.
- Arndt RE, Routledge MD, Wagner EJ, Mellenthin RF. 2001. Influence of raceway substrate and design on fin erosion and hatchery performance of rainbow trout. *North American Journal of Aquaculture* **63**:312-320.
- Arndt RE, Routledge MD, Wagner EJ, Mellenthin RF. 2002. The use of aquamats<sup>®</sup> to enhance growth and improve fin condition among raceway cultured rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *Aquaculture Research* **33**:359-367.
- Ashley PJ. 2007. Fish welfare: current issues in aquaculture. *Applied Animal Behaviour Science* **104**:199-235.
- Bailey JL, Eggereide SS. 2020. Indicating sustainable salmon farming: The case of the new Norwegian aquaculture management scheme. *Marine Policy* **117**:103-925.
- Batzina A, Karakatsouli N. 2012. The presence of substrate as a means of environmental enrichment in intensively reared gilthead seabream *Sparus aurata*: Growth and behavioral effects. *Aquaculture* **370**:54-60.
- Bell PA, Greene TC, Fisher JD, Baum A. 2001. *Environmental Psychology*. Harcourt College Publishers, Orlando.
- Berejikian BA, Tezak EP, Riley SC, LaRae AL. 2001. Social behavior and competitive ability of juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) reared in enriched and conventional hatchery tanks and a stream environment. *Journal of Fish Biology* **59**:1600-1613.
- Björnsson B, Steinarsson A, Oddgeirsson M, Ólafsdóttir SR. 2012. Optimal stocking density of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) reared in a land-based farm. *Aquaculture* **356**:342-350.



- Bosakowski T, Wagner EJ. 1995. Experimental use of cobble substrates in concrete raceways for improving fin condition of cutthroat (*Oncorhynchus clarki*) and rainbow trout (*O. mykiss*). *Aquaculture* **130**:159-165.
- Branco P, Boavida I, Santos JM, Pinheiro A, Ferreira MT. 2012 Boulders as building blocks: improving habitat and river connectivity for stream fish. *Ecohydrology* **6**:627-634.
- Brett JR. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* **11**:99-113.
- Brierley AS. 2014. Diel vertical migration. *Current Biology* **24**:1074-1076.
- Brockmark S, Adriaenssens B, Johnsson JI. 2010. Less is more: density influences the development of behavioural life skills in trout. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**:3035-3043.
- Browman HI. 1989. Embryology, ethology and ecology of ontogenetic critical periods in fish. *Brain. Behavior and Evolution* **34**:5-12.
- Burns JG, Saravanan A, Helen Rodd F. 2009. Rearing environment affects the brain size of guppies: Lab-reared guppies have smaller brains than wild-caught guppies. *Ethology* **115**:122-133.
- Carbonara P, Alfonso S, Gai F, Gasco L, Palmegiano G, Spedicato MT, Zupa W, Lembo G. 2020. Moderate stocking density does not influence the behavioural and physiological responses of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in organic aquaculture. *Aquaculture Research* **51**:3007-3016.
- Casarosa S, Andreazzoli M, Simeone A, Barsacchi G. 1997. Xrx1, a novel *Xenopus* homeobox gene expressed during eye and pineal gland development. *Mechanisms of Development* **61**:187-198.
- Caves EM, Sutton TT, Johnsen S. 2017. Visual acuity in ray-finned fishes correlates with eye size and habitat. *Journal of Experimental Biology* **220**:1586-1596.
- Chen Z, Ye Z, Ji M, Zhou F, Ding X, Zhu S, Zhao J. 2021. Effects of flow velocity on growth and physiology of juvenile largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in recirculating aquaculture systems. *Aquaculture Research* **52**:3093-3100.
- Cogliati KM, Unrein JR, Schreck CB, Noakes DL. 2019. Rearing environment affects spatial learning in juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Journal of Fish Biology* **95**:870-880.
- DePasquale C, Neuberger T, Hirrlinger AM, Braithwaite VA. 2016. The influence of complex and threatening environments in early life on brain size and behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**:2015-2564.
- Deverill JI, Adams CE, Bean CW. 1999. Prior residence, aggression and territory acquisition in hatchery-reared and wild brown trout. *Journal of Fish Biology* **55**:868-875.
- Devlin RH, Vandersteen WE, Uh M, Stevens ED. 2012. Genetically modified growth affects allometry of eye and brain in salmonids. *Canadian Journal of Zoology* **90**:193-202.
- Dolman PM, Burnside RJ, Scotland KM, Collar NJ. 2021. Captive breeding and the conservation of the threatened houbara bustards. *Endangered Species Research* **46**:161-173.
- Donnelly WA, Whoriskey JrFG. 1991. Background-color acclimation of brook trout for crypsis reduces risk of predation by hooded mergansers (*Lophodytes cucullatus*). *North American Journal of Fisheries Management* **11**:206-211.
- Douglas RH. 2018. The pupillary light responses of animals; A review of their distribution, dynamics, mechanisms and functions. *Progress in Retinal and Eye Research* **66**:17-48.
- Dragoi V. 1997. A dynamic theory of acquisition and extinction in operant learning. *Neural Networks* **10**:201-229.

- Einum S, Fleming IA. 2001. Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research* **75**:56-70.
- Enders EC, Boisclair D, Roy AG. 2004. Differences in the energetic cost of swimming in turbulent flow between wild, farmed and domesticated juvenile Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* **65**:317-317.
- Fairchild EA, Howell WH. 2004. Factors affecting the postrelease survival of cultured juvenile *Pseudopleuronectes americanus*. *Journal of Fish Biology* **65**:69-87.
- Ferrari MC, Chivers DP. 2011. Learning about non-predators and safe places: the forgotten elements of risk assessment. *Animal cognition* **14**:309-316.
- Fleming IA, Petersson E. 2001. The ability of released hatchery salmonids to breed and contribute to the natural productivity of wild populations. *Nordic Journal of Freshwater Research* **75**:71-98.
- Forbes H. 2007. Individual variability in the behaviour and morphology of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*, L.) [PhD Thesis]. University of Glasgow, Glasgow.
- Ford MJ. 2002. Selection in captivity during supportive breeding may reduce fitness in the wild. *Conservation Biology* **16**:815-825.
- Frankham R, Briscoe AD, Ballou DJ. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge/New York.
- Fraser DJ. 2008. How well can captive breeding programs conserve biodiversity?. *Evolutionary Applications* **1**:535-586.
- Fujikawa Y, Sasaki T. 2001. Learning effect on predator avoidance in hatchery-reared juveniles of the red sea bream, *Pagrus major*. *Suisan Zoshoku* **49**:151-156.
- Furuta S. 1996. Predation on juvenile Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) by diurnal piscivorous fish: field observations and laboratory experiments. In: Watanabe Y, Yamashita Y, Oozeki Y (eds) *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, pp. 285–294. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Gesto M, Jokumsen A. 2022. Effects of simple shelters on growth performance and welfare of rainbow trout juveniles. *Aquaculture* **551**:737-930.
- Gonda A, Herczeg G, Merilä J. 2011. Population variation in brain size of nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)-local adaptation or environmentally induced variation?. *BMC evolutionary biology* **11**:1-11.
- Grissom N, Bhatnagar S. 2009. Habituation to repeated stress: get used to it. *Neurobiology of learning and memory* **92**:215-224.
- Habib SS, Naz S, Nawaz S, Ameer I, Khatoon A, Rehman HU, Jawad MS, Ali H. 2022. Comparative analysis of hematological parameters of some farmed and wild fish species. *Zoological Society of Pakistan* **53**:6184-6192.
- Harvey AC, Solberg MF, Glover KA, Taylor MI, Creer S, Carvalho GR. 2016. Plasticity in response to feed availability: Does feeding regime influence the relative growth performance of domesticated, wild and hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr?. *Journal of Fish Biology* **89**:1754-1768.
- Häfker NS, Meyer B, Last KS, Pond DW, Hüppe L, Teschke M. 2017. Circadian clock involvement in zooplankton diel vertical migration. *Current Biology* **27**:2194-2201.
- Härkönen L, Hyvärinen P, Paappanen J, Vainikka A. 2014. Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). *Can J Fish Aquat Sci* **71**:1900-1909.
- Hess MA, Rabe CD, Vogel JL, Stephenson JJ, Nelson DD, Narum SR. 2012. Supportive breeding boosts natural population abundance with minimal negative impacts on fitness of a wild population of Chinook salmon. *Molecular Ecology* **21**:5236-5250.

- Hockley FA, Wilson CAME, Brew A, Cable J. 2014. Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load. *Journal of the Royal Society Interface* **11**:20130814.
- Houston AH. 2004. Are the Classical Hematological Variables Acceptable Indicators of Fish Health?. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**:879-894.
- Höglund E, Balm PHM, Winberg S. 2000. Skin darkening, a potential social signal in subordinate Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): The regulatory role of brain monoamines and pro-opiomelanocortin-derived peptides. *Journal of Experimental Biology* **203**:1711-1721.
- Höglund E, Balm PH, Winberg S. 2002. Behavioural and neuroendocrine effects of environmental background colour and social interaction in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Journal of Experimental Biology* **205**:2535-2543.
- Hughes MS, Murdoch AR. 2017. Spawning habitat of hatchery spring Chinook salmon and possible mechanisms contributing to lower reproductive success. *Trans Am Fish Soc* **146**:1016-1027.
- Huntingford FA, Adams C, Braithwaite VA, Kadri S, Pottinger TG, Sandoe P, Turnbull JF. 2006. Current issues in fish welfare. *J Fish Biol* **68**:332-372.
- Huntingford FA, Jobling M, Kadri S. 2012. Conclusions: Aquaculture and behaviour. *Aquaculture and behavior*. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK, **10**:322-332.
- Huntingford FA, Kadri S. 2014. Defining, assessing and promoting the welfare of farmed fish. *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)* **33**:233-244.
- Cho CY, Bureau DP. 2001. Effects of dietary protein and lipid levels on growth, feed efficiency and body composition of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **193**:155-166.
- Iqbal S, Atique U, Mughal MS, Khan N, Haider MS, Iqbal JK, Akmal M, 2017. Effect of selenium incorporated in feed on the hematological profile of tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Journal of Aquaculture Research & Development* **8**:513.
- Johnsson JJ, Brockmark S, Näslund J. 2014. Environmental effects on behavioural development consequences for fitness of captive-reared fishes in the wild. *Journal of Fish Biology* **85**:1946-1971.
- Johnsson JJ, Carlsson M, Sundstrom L.F. 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology & Sociobiology* **48**:373-377.
- Juntti SA, Fernald RD. 2016. Timing reproduction in teleost fish: Cues and mechanisms. *Curr Opin Neurobiol* **38**:57-62.
- Kavadias S, Castritsi-Catharios J, Dessypris A, Miliou H. 2004. Seasonal variation in steroid hormones and blood parameters in cage-farmed European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Journal of Applied Ichthyology* **17**:115-20.
- Kelley JL, Magurran AE, Macías-García C. 2005. The influence of rearing experience on the behaviour of an endangered Mexican fish, *Skiffia multipunctata*. *Biological Conservation* **122**: 223-230.
- Kindschi GA, Shaw HT, Bruhn DS. 1991. Effect of diet on performance, fin quality and dorsal lesions in steelhead. *Journal of Applied Aquaculture* **1**:113-120.
- Kolářová A, Zvára J, Bartošová L. 2014. Effect of photoperiod on the reproductive cycle of common carp (*Cyprinus carpio*). *Journal of Applied Ichthyology* **30**:354-360.
- Koumoundouros G. 2010. Morpho-anatomical abnormalities in Mediterranean marine aquaculture. *Recent advances in aquaculture research* **661**:125-148.
- Kvingedal E, Einum S. 2011. Prior residency advantage for Atlantic salmon in the wild: effects of habitat quality. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **65**:1295-1303.

- Latremouille DN. 2003. Fin erosion in aquaculture and natural environments. *Reviews in Fisheries Science* **11**:315-335.
- Laursen DC, Larsen BK, Skov PV, Höglund E. 2015. Improved growth performance in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* reared at high densities is linked to increased energy retention. *Aquaculture* **442**:69-73.
- Lazo JP, et al. 2001. Effects of salinity on growth, survival and osmoregulation of juvenile sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture* **193**:167-178.
- Liu B, Liu Y, Sun G. 2017. Effects of stocking density on growth performance and welfare-related physiological parameters of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in recirculating aquaculture system. *Aquaculture Research* **48**:2133-2144.
- Lorenzen K, Beverige MCM, Mangel M. 2012. Cultured fish: integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish. *Biol Rev Camb Philos Soc* **87**:639-660.
- Lupi P, Vigiani V, Mecatti M, Bozzi R. 2010. First haematic results for the sea bass (*Dicentrarchus labrax*) metabolic profile assessment. *Journal of Animal Science* **4**:167-76.
- Lynch M, O' Hely M. 2001. Captive breeding and the genetic fitness of natural populations. *Conservation Genetics* **2**:363-378.
- Maan ME, Groothuis, TGG, Wittenberg J. 2001. Escalated fighting despite predictors of conflict outcome: solving the paradox in a South American cichlid fish. *Animal Behaviour* **62**:623-634.
- MacLean A, Metcalfe NB, Mitchell D. 2000. Alternative competitive strategies in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): evidence from fin damage. *Aquaculture* **184**:291-302.
- Malavasi S, Georgalas V, Lugli M, Torricelli P, Mainardi D. 2004. Differences in the pattern of antipredator behaviour between hatchery-reared and wild European sea bass juveniles. *Journal of fish Biology* **65**:143-155.
- Malik DS, Sharma AK, Sharma AK, Thakur R, Sharma M. 2020. A review on impact of water pollution on freshwater fish species and their aquatic environment. *Advances in environmental pollution management: wastewater impacts and treatment technologies* **1**:10-28.
- Masud N, Ellison A, Pope EC, Cable J. 2020. Cost of a deprived environment—increased intraspecific aggression and susceptibility to pathogen infections. *Journal of Experimental Biology* **223**:229-450.
- McCormick MI. 1999. Experimental test of the effect of maternal hormones on larval quality of a coral reef fish. *Oecologia* **118**:412-422.
- Mayer A. 1987. Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. *Evolution* **41**:1357-1369.
- Mayer I, Meager J, Skjæraasen JE, Rodewald P, Sverdrup G, Fernö A. 2011. Domestication causes rapid changes in heart and brain morphology in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Environmental Biology of Fishes* **92**:181-186.
- Maynard DJ, Flagg TA, Mahnken CVW, 1995. A review of innovative culture strategies for enhancing the postrelease survival of anadromous salmonids. *American Fisheries Society symposium* **15**:307-314.
- Meager JJ, Skjæraasen JE, Fernö A, Løkkeborg S. 2010. Reproductive interactions between fugitive farmed and wild Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the field. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**:1221-1231.
- Mercer M, Searle PC, Cifuentes R, Habit E, Belk MC. 2020. Morphometric response of *Galaxias maculatus* (Jenyns) to lake colonization in Chile. *Diversity* **12**:219.

- Merino GE, Conklin DE, Piedrahita RH. 2022. Allometric relationships and growth patterns for California halibut (*Paralichthys californicus*) under land-base farm-like conditions. *Aquaculture* **547**:737468.
- Mesa MG. 1991. Variation in feeding, aggression and position choice between hatchery and wild cutthroat trout in an artificial stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **120**:723-727.
- Mesquita F de O, Young RJ. 2007. The behavioural responses of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to anti-predator training. *Appl Anim Behav Sci* **106**:144-154.
- Meuthen D, Ferrari MC, Lane T, Chivers DP. 2019. Predation risk induces age- and sex-specific morphological plastic responses in the fathead minnow *Pimephales promelas*. *Scientific Reports* **9**:15378.
- Moberg O, Braithwaite VA, Jensen KH, Salvanes AGV. 2011. Effects of habitat enrichment and food availability on the foraging behaviour of juvenile Atlantic Cod (*Gadus morhua* L.). *Environmental Biology of Fishes* **91**:449-457.
- Moutou KA, McCarthy IO, Houlihan DF. 1998 The effect of ration level and social rank on the development of fin damage in juvenile rainbow trout. *Journal of fish Biology* **52**:756-770.
- Näslund J, Aarestrup K, Thomassen ST, Johnsson, JI. 2012. Early enrichment effects on brain development in hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*): no evidence for a critical period. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **69**:1481-1490.
- Näslund J, Rosengren M, Del Villar, D, Gansel L, Norrgård JR, Persson L, Kvingedal E. 2013. Hatchery tank enrichment affects cortisol levels and shelter-seeking in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **70**:585-590.
- Näslund J. 2021. Reared to become wild-like: addressing behavioral and cognitive deficits in cultured aquatic animals destined for stocking into natural environments—a critical review. *Bulletin of Marine Science* **97**:489-538.
- Nilsson DE, Warrant EJ, Johnsen S, Hanlon R, Shashar N. 2012. A unique advantage for giant eyes in giant squid. *Current Biology* **22**:683-688.
- Noble C, Kadri S, Mitchell DF, Huntingford FA. 2007. Influence of feeding regime on intraspecific competition, fin damage and growth in 1+ Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) held in freshwater production cages. *Aquaculture research* **38**:1137-1143.
- Noël MV, Grant JW, Carrigan JG. 2005. Effects of competitor-to-resource ratio on aggression and size variation within groups of convict cichlids. *Animal Behaviour* **69**:1157-1163.
- Olsen RE, Ringø E. 1999. Dominance hierarchies formation in Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.). Nutrient digestibility of subordinate and dominant fish. *Aquacultured Research* **30**:667-671.
- Olsen RE, Sundell K, Hansen T, Hemre GI, Myklebust R, Mayhew TM, Ringø E. 2003. Acute stress alters the intestinal lining of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. An electron microscopical study. *Fish Physiol. Biochem.* **26**:211-221.
- Olsen RE, Sundell K, Myklebust R, Ringø E. 2005. Acute stress alters intestinal function of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (W). *Aquaculture* **250**:480-495.
- Olsen RE, Sundell K, Ringø E, Myklebust R, Hemre GI, Hansen T, Karlsen Ø. 2008. The acute stress response in fed and food deprived Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *Aquaculture* **280**:232-241.
- Parvin F, Jannat S, Tareq SM. 2021. Abundance, characteristics and variation of microplastics in different freshwater fish species from Bangladesh. *Science of the Total Environment* **784**:147-137.
- Pauls SU, Nowak C, Bálint M, Pfenninger M. 2013. The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular ecology* **22**:925-946.

- Perry WB, et al. 2021. Domestication-induced reduction in eye size revealed in multiple common garden experiments: The case of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Evolutionary Applications* **14**:2319-2332.
- Perry WB, et al. 2019. Evolutionary drivers of kype size in Atlantic salmon (*Salmo salar*): domestication, age and genetics. *Royal Society Open Science* **6**:190021.
- Peters G. 1982. The effect of stress on the stomach of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology* **21**:497-512.
- Pfauserová N, Slavík O, Horký P, Turek J, Randák T. 2021. Spatial distribution of native fish species in tributaries is altered by the dispersal of non-native species from reservoirs. *Science of the Total Environment* **755**:143-108.
- Pigliucci M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Pichavant K, Person-Le-Ruyet J, LeBayon N, Severe A, LeRoux A, Boeuf G. 2001. Comparative effects of long-term hypoxia on growth, feeding and oxygen consumption in juvenile turbot and European sea bass. *Journal of Fish Biology* **59**:875-83.
- Pinsky ML, Palumbi SR. 2014. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. *Molecular ecology* **23**:29-39.
- Protas ME, Patel NH, 2008. Evolution of coloration patterns. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* **24**:425-446.
- Reusch TB, Ehlers A, Hämmerli A, Worm B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:2826-2831.
- Roni P, Bennett T, Morley S, Pess GR, Hanson K, Slyke DV, Olmstead P. 2006. Rehabilitation of bedrock stream channels: the effects of boulder weir placement on aquatic habitat and biota. *River Research and Applications* **22**:967-980.
- Santurtun E, Broom DM, Phillips CJC. 2018. A review of factors affecting the welfare of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Animal Welfare* **27**:193-204.
- Segner H, et al. 2012. Health of farmed fish: its relation to fish welfare and its utility as welfare indicator. *Fish physiology and biochemistry* **38**:85-105.
- Schmitz L, Wainwright PC. 2011. Nocturnality constrains morphological and functional diversity in the eyes of reef fishes. *BMC Evolutionary Biology* **11**:1-14.
- Schulz RW, Andersson E, Taranger GL. 2018. Photoperiod manipulation can stimulate or inhibit pubertal testis maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Animal Reproduction* **3**:121-126.
- Slavík O, Horký P. 2021. Wild and farmed burbot *Lota lota*: differences in energy consumption and behavior during the spawning season. *Aquaculture Environment Interactions* **13**:51-63.
- Sloman KA. 2010. Exposure of ova to cortisol pre-fertilisation affects subsequent behaviour and physiology of brown trout. *Hormones and Behavior* **58**:433-439.
- Song F, Wang L, Yang Z, Shi L, Zheng D, Zhang K, Luo J. 2022. Transcriptome Analysis Reveals the Complex Regulatory Pathway of Background Color in Juvenile *Plectropomus leopardus* Skin Color Variation. *International Journal of Molecular Sciences* **23**:11186.
- Stejskal V, Policar T, Křišťan J, Kouřil J, Hamáčková J. 2011. Fin condition in intensively cultured Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Folia Zoologica* **60**:122-128.
- Strand DA, Utne-Palm AC, Jakobsen PJ, Braithwaite VA, Jensen KH, Salvanes AG. 2010. Enrichment promotes learning in fish. *Marine Ecology Progress Series* **412**:273-282.
- Sundh H, Kvamme BO, Fridell F, Olsen RE, Ellis T, Taranger GL, Sundell K. 2010. Intestinal barrier function of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post smolts is reduced

- by common sea cage environments and suggested as a possible physiological welfare indicator. *BMC physiology* **10**:1-13.
- Sundström LF, Johnsson JI. 2001. Experience and social environment influence the ability of young brown trout to forage on live novel prey. *Animal behaviour* **61**:249-255.
- Sundström LF, Löhmus M, Johnsson JI. 2003. Investment in territorial defence depends on rearing environment in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**:249-255.
- Sutter DAH, Suski CD, Philipp DP, Klefoth T, Wahl DH, Kersten P, Cooke SJ, Arlinghaus R. 2012. Recreational fishing selectively captures individuals with the highest fitness potential. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**:20960–20965.
- Svåsand T. 1993. Are reared juveniles suited for release? ICES Council Meeting F34, 1-3 (mimeogr.).
- Sveen LR, et al. 2016. Impact of fish density and specific water flow on skin properties in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts. *Aquaculture* **464**:629-637.
- Szakolczai J. 1997. Histopathological changes induced by environmental stress in common carp, Japanese coloured carp, European eel, and African catfish. *Acta Veterinaria Hungarica* **45**:1-10
- Torrezani CS, Pinho-Neto CF, Miyai CA, Sanches FHC, Barreto RE. 2013. Structural enrichment reduces aggression in *Tilapia rendalli*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **46**:183-190.
- Valdimarsson SK, Metcalfe NB. 2001. Is the level of aggression and dispersion in territorial fish dependent on light intensity?. *Animal Behaviour* **61**:1143-1149.
- Van der Salm AL, Spanings FAT, Gresnigt R, Bonga SW, Flik G. 2005. Background adaptation and water acidification affect pigmentation and stress physiology of tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *General and Comparative Endocrinology* **144**:51-59.
- Vehanen T, Huusko A. 2011. Brown trout *Salmo trutta* express different morphometrics due to divergence in the rearing environment. *Journal of fish Biology* **79**:1167-1181.
- Vinterstare J, Hulthén K, Nilsson DE, Nilsson PA, Brönmark C. 2020. More than meets the eye: Predator- induced pupil size plasticity in a teleost fish. *Journal of Animal Ecology* **89**:2258-2267.
- Wagner EJ. 1996. History and fluctuating asymmetry of Utah salmonid broodstocks. *The Progressive Fish-Culturist* **58**:92-103.
- Wainwright PC. 1999. Ecomorphology of prey capture in fishes. *Advances in Ichthyological Research* 375-387.
- Wintzer AP, Motta PJ. 2005. Diet-induced phenotypic plasticity in the skull morphology of hatchery-reared Florida largemouth bass, *Micropterus salmoides floridanus*. *Ecology of Freshwater Fish* **14**:311-318.
- Weir LK, Hutchings JA, Fleming IA, Einum S. 2004. Dominance relationships and behavioural correlates of individual spawning success in farmed and wild male Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **73**:1069-1079.
- Westley PA, Stanley R, Fleming IA. 2013. Experimental tests for heritable morphological color plasticity in non-native brown trout (*Salmo trutta*) populations. *PLoS ONE* **8**(e80401) DOI: [10.1371/journal.pone.0080401](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080401).
- Yaripour S, Kekäläinen J, Hyvärinen P, Kaunisto S, Piironen J, Vainikka A, Kortet R. 2020. Does enriched rearing during early life affect sperm quality or skin colouration in the adult brown trout?. *Aquaculture* **529**:735-648.
- Zarri LJ, Palkovacs EP, Post DM, Therkildsen NO, Flecker AS. 2022. The evolutionary consequences of dams and other barriers for riverine fishes. *BioScience* **72**:431-448.
- Zhang Z, Fu Y, Zhang Z, Zhang X, Chen S. 2021. A comparative study on two territorial fishes: the influence of physical enrichment on aggressive behavior. *Animals* **11**:1868.

Zhou X, Li M, Abbas K, Wang W. 2009. Comparison of haematology and serum biochemistry of cultured and wild Dojo loach *Misgurnus anguillicaudatus*. *Fish Physiology and Biochemistry* **35**:435-441.



