

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Projevy agresivního chování jelce tlouště**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Pavla Hubená**

**Vedoucí práce: Ing. Pavel Horký, Ph.D.**

**© 2016 ČZU v Praze**

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Projevy agresivního chování jelce tlouště" 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 15.4.2016

---

### **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu své práce Ing. Pavlu Horkému, Ph.D. za ochotu, vstřícnost, cenné rady a hlavně za trpělivost při kontrole práce. Také bych chtěla poděkovat za statistické zpracování údajů a návrh schématu pokusů svému vedoucímu. Děkuji také paní Kristýně Paulové, Mgr. za cenné rady při psaní bakalářské práce a také své rodině za psychickou podporu.

# Projevy agresivního chování jelce tlouště

## Souhrn

Jelec tloušť (*Squalius cephalus*, Linnaeus, 1758) je hojný v celé Evropě. Ačkoli je poměrně dobře popsán jeho rozmnožování, migrace a hejnové chování, znalosti o jeho agresivním chování nejsou známé. V této práci jsem zpracovala dostupné informace o chování tohoto druhu. Ačkoli je známý jako plachá a opatrná ryba, měli jsme předpoklad, že projevuje agresivní chování stejně, jako jiné druhy kaprovitých ryb i jiných čeledí, u kterých bylo agresivní chování popsáno. Realizovali jsme dva laboratorní testy, přičemž první byl testem reakce jedince na zrcadlo a v druhém testu se hodnotila reakce na reálného oponenta. Celkem byly u tlouště identifikovány čtyři základní typy agresivního chování, které byly dříve popsány u jiných druhů ryb. Výsledky ukázaly, že nejhojnějším a zároveň nejdéle trvajícím agonistickým projevem byla lateralizace. Mezi využitím levé a pravé strany při lateralizaci nebyl nalezen významný rozdíl. Často zastoupený byl rovněž přímý útok a vertikální plavání. Naopak nejméně časté a nejkratší bylo kruhové plavání. V průběhu experimentu se u některých jedinců projevovalo i přeskokové chování.

**Klíčová slova:** kaprovití, zrcadlový test, oponent

# Aggressive behaviour of chub

## Summary

Chub (*Squalius cephalus*, L.) is widely spread across the Europe. Even though the evidence about its breeding, migration and shoaling is well-known, the information about its aggressive behaviour is unavailable. I have compiled available data about behaviour of this specie in this final thesis. Although chub is known as careful fish, we had a presumption that it exhibits aggressive behaviour as well as other families of fish, which behaviour has been described. We conducted two scientific experiments, including a mirror test and second test focused on interaction with a real opponent. In general, there was identified four basic types of aggressive behaviour, which has been outlined earlier in other families of fish. The results showed, that the most common and the longest occurring agonistic behaviour was lateralization. There was no noticeable difference between using the right and the left side during lateralization. However the frontal display and vertical swimming was frequently used aswell. Remarkably, the circle swimming appeared the least and the shortest time. There was an evidence of flashover behaviour during experiments.

**Keywords:** opponent, mirror test, cyprinids

## Obsah

1 Úvod.....	7
2 Cíl práce.....	8
3 Přehled literatury.....	9
3.1 Biologie jelce tlouště ( <i>Squalius cephalus</i> ).....	9
3.1.1 Popis těla a růst .....	9
3.1.2 Prostředí, rozšíření a potravní zdroje .....	10
3.1.3 Rozmnožování.....	11
4 Behaviorální charakteristiky jelce tlouště.....	12
4.1 Migrace .....	12
4.2 Diurnální aktivita.....	12
4.3 Hejnové chování.....	12
4.4 Agresivní chování .....	13
5 Agresivita.....	14
5.1 Definice agresivity .....	14
5.2 Příčiny agonistického chování .....	14
5.3 Agresivní projevy.....	15
Agresivita ryb .....	17
5.4 Typy agresivního chování ryb.....	17
5.5 Agresivní chování kaprovitých ryb .....	19
5.6 Vnější faktory ovlivňující agresivitu ryb.....	19
5.7 Vnitřní faktory ovlivňující agresivitu ryb .....	22
6 Shrnutí úvodní části .....	24
7 Materiál a metody .....	25
7.1 Experimentální ryby .....	25
7.2 Popis experimentu .....	25
7.3 Analýza dat .....	27
8 Výsledky .....	28
9 Diskuze .....	32
10 Závěr .....	34
11 Souhrn použité literatury .....	35

# 1 Úvod

Agresivní chování lze považovat za rozšířenou a běžnou odpověď na konkurenci u mnoha druhů zvířat včetně ryb. Důsledkem agrese může být fyzické poškození účastníků, ale i změna jejich sociálního statutu a s tím související změna dostupnosti zdrojů (potravních, prostorových apod.). Projevy a intenzita agresivního chování se mezidruhově značně odlišují. U ryb jsou skupiny druhů/čeledě, u kterých jsou znalosti o způsobech projevů agresivního chování v podstatě nedostupné. Mezi ně lze zařadit i zástupce kaprovitých ryb, z nichž byl pro účely této práce jako cílový druh vybrán jelec tloušť (*Squalius cephalus*, L.). Tloušť patří mezi nejhojnější ryby v Evropě. Jeho rozšíření je pravděpodobně důsledkem jeho adaptability, související s využíváním různorodých zdrojů potravy, ale i schopností přežít v poměrně znečištěných tocích. Je populární mezi sportovními rybáři díky své přirozené opatrnosti, ale v akvakultuře se nevyužívá. O tloušťovi jsou zpracovány poznatky o jeho rozmnožování a využívaném habitatu, ale údaje o jeho agresivním chování nejsou známé. Výsledky této práce tak mohou rozšířit znalosti o chování tohoto druhu.

## 2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je popsat jednotlivé projevy agresivního chování jelce tlouště a frekvenci jejich výskytu. Bude testována hypotéza, že projevy agresivního chování jelce tlouště jsou shodné s projevy agresivního chování u jiných druhů ryb. Z toho důvodu je tato práce rozdělena na dvě části. První část se zabývá zpracováním literatury na téma projevů agresivního chování ryb. Druhou částí této práce je vlastní studie projevů chování jelce tlouště.



## 3 Přehled literatury

### 3.1 Biologie jelce tlouště (*Squalius cephalus*)

#### 3.1.1 Popis těla a růst

Jelec tloušť (*Squalius cephalus*; Linnaeus, 1758) náleží do řádu máloostní (Cypriniformes), čeledi kaprovití (Cyprinidae). Mezi hlavní rozpoznávací znaky jelce tlouště patří zavalité tělo proudnicového tvaru pokryté velkými šupinami s tmavým okrajem a relativně široká hlava s velkými a širokými ústy (Baruš a Oliva, 1995). Barva těla tlouště je převážně zelenohnědá, v mnoha případech převládá stříbřitá žlut, přičemž hřbet je tmavý a spodní strana světlejší (Baruš a Oliva, 1995). Kotte,at and Freyhof (2007) dodávají, že dospělci tloušťů mohou mít na těle černé pigmentové skvrny. Ploutve tlouště jsou bez ostnů, ale s tvrdšími paprsky, které je připomínají. Dospělec má ve hřbetní ploutvi sedm až deset tvrdých paprsků, zatímco ocasní ploutev může mít až devatenáct paprsků a je homocerkní (Kottelat and Freyhof, 2007). Břišní ploutve a výrazně zaoblená řitní ploutev jsou u dospělců zbarvené do jasně červené barvy (Baruš a Oliva, 1995). Zbarvení prsních ploutví je více variabilní a pohybuje se mezi žlutou a červenou barvou (Kottelat and Freyhof, 2007). Baruš a Oliva (1995) uvádí, že tloušť má tzv. Weberův aparát, který zajišťuje přenos zvuku plynovým měchýřem sloužícím jako rezonátor do vnitřního ucha. Plynový měchýř je v případě tlouště volný, dvojkomorový. Tloušť má dopředu posunutý mozek a jednu až tři řady požerákových zubů. Stavba jeho požerákových zubů je vhodná pro přijímání rozmanité potravy (Balestrieri et al., 2006; Kottelat and Freyhof, 2007). Kottelat and Freyhof (2007) dodávají, že barva duhovky komorového oka je bělavá.

Tloušť může dosahovat celkové délky těla 60 cm s hmotností 5 kg (Baruš a Oliva, 1995), ale běžně se objevují o polovinu menší jedinci. Tloušť dospívá ve třech až čtyřech letech (Nicolas et al., 1994). Někteří autoři zjednodušeně posuzují dospělost podle délky těla a jako dospělé označují tlouště od délky 20 cm (Rinchard, 1996). Růst tlouště je stejně jako u ostatních druhů ryb ovlivněn mnoha faktory, mezi které dle Tedesca (2009) patří zejména teplota vody, celková struktura životního prostředí a jeho stabilita, zdroje potravy, diverzita a hustota populací, překážky v toku a celkové změny jeho morfologie či mikrobiologické parametry vody v toku. U dospělých jedinců stejného stáří lze na základě velikosti rozlišit pohlaví, protože samice jsou větší než samci (Libosvářský a Baruš, 1978).



**Obrázek 1. Jelec tloušť (zdroj: <http://www.rybolov-krasovice.cz/ryby-nasich-vod/>)**

### **3.1.2 Prostředí, rozšíření a potravní zdroje**

Tloušť se vyskytuje téměř ve všech typech vod od nižších pstruhových úseků až po celkové toky typu Labe (Baruš a Oliva, 1995). I když jako reofilní druh preferuje proudící vodu (Schiemer and Waidbacher, 1992), lze ho výjimečně nalézt i v jezerech (Kottelat and Freyhof, 2007). Areál jeho výskytu pokrývá v podstatě celou Evropu od Itálie po Skandinávský poloostrov (Ward et al., 2002). Východní hranice rozšíření sahá až do Turecka, Gruzie či Ázerbajdžínu (Kottelat and Freyhof, 2007). Bianco (2014) se domnívá, že původ tlouště je v centrální a severní Itálii, odkud se rozšířil do celé Evropy. I když je tloušť převážně sladkovodní ryba, vyskytovat se může i ve vodě brakické (Lucas et al, 1999). Poměrně široký areál rozšíření souvisí i s drobnými odlišnostmi ve vzhledu tlouště mezi jednotlivými lokalitami (Baruš a Oliva, 1995).

Tloušť je v přirozeném prostředí vázaný na dostatek různých úkrytů, jako jsou kameny nebo balvany (Balon, 1981). Jako úkryt lze využít různé břehové struktury, vlnění proudu, barvu substrátu či mrtvé dřevo (Allouche, 2001). Baruš a Oliva (1995) poznamenává, že tloušť vniká i do znečištěných toků, pokud obsahují dostatečnou hladinu kyslíku.

Tloušť je považovaný za všežravce, který je schopen využívat různorodé zdroje potravy (Baruš a Oliva, 1995; Allouche et al., 1999). Juvenilní jedinci často loví drobné bezobratlé živočichy (Balestrieri et al., 2006), ale zároveň přijímají i semena rostlin (Baruš a Oliva, 1995). Obdobně dospělci obvykle preferují živočišnou potravu, jako jsou drobné ryby, žáby, savci nebo hmyz, ale zároveň jsou schopní jako potravní zdroj využít i různou rostlinnou potravu jako je např. ovoce (Baruš a Oliva, 1995). I když někteří autoři uvádějí, že tloušť přijímá potravu výhradně u dna (Ward et al, 2002), tak je spíše obecně přijímaná

skutečnost, že potravu přijímá i ve vodním sloupci nebo u hladiny (Balestrieri et al., 2006). Příjem potravy tlouště není omezený ročním obdobím (Balestrieri et al., 2006).

### 3.1.3 Rozmnožování

Z evropských kaprovitých ryb, kterých je přibližně 205, bylo rozmnožovací chování podrobně popsáno jen u devíti (Freyhof and Brooks, 2011). Přesto jsou o většině z nich známy alespoň základní údaje. Tloušť se například uvádí jako litofilní ryba preferující šterkovitý třecí substrát s velikostí zrn větších než 5 mm (Balon, 1981; Baras and Nindaba, 1998), za kterým migruje na poměrně velké vzdálenosti (Lucas et al., 1998). Reprodukční období tlouště začíná v dubnu při teplotě vody přesahující 15 °C (Baruš a Oliva, 1995; Baras and Nindaba, 1998; Hohausová a kol., 2003; Rinchara a Kestemont, 1996), výjimečně i při teplotách o několik stupňů nižších (Krejszeff et al., 2008). Rozmnožovací chování ovlivňuje nejen teplota vody, ale i osvětlení a rychlost proudu (Hohausová a kol., 2003). Nástup tření je spojovaný s nárůstem hladiny  $17\beta$  - estradiolu (E2) a androgenů v těle samic (Guerriero, 2007). V době tření mají samci na hlavě a okrajích šupin epiteliární bradavky, tzv. třecí vyrážku, která může být v menší míře a pouze na hlavě přítomná i u samic (Baruš a Oliva, 1995). Pro rozmnožování tlouště je typický tzv. porcionální, opakovaný výtěr (Baruš a Oliva, 1995). Tloušť se tak obvykle vytírá opakovaně od dubna do června (Libosvářský, 1979). Jikry tlouště jsou matně žlutavé (Ward, 2002) a s postupující dobou výtěru se zvětšuje i jejich velikost (Unver, 2012).



Obrázek 2 Jelec tloušť - v přirozeném prostředí ( zdroj: <http://www.naturfoto.cz/jelec-tloust-fotografie-20637.html> )

## 4 Behaviorální charakteristiky jelce tlouště

### 4.1 Migrace

Obdobně jako u většiny kaprovitých ryb se i u jelce tlouště projevuje tzv. migrační cyklus, při kterém se pravidelně střídají reprodukční, potravní a úkrytové migrace. Jarní reprodukční migrace tlouště směřuje ze zimovišť na výše položená místa toku, která mohou být i desítky kilometrů vzdálená (Lelek, 1987). Tyto výše položené toky jsou vyhledávány zejména z důvodu nalezení vhodného substrátu ke tření (Lucas and Batley, 1996). Po reprodukční migraci v ročním cyklu následuje migrace potravní, která většinou nemá jednotný charakter a je tak ovlivněná velkou variabilitou mezi jedinci jak v rozsahu, tak v načasování (Baras and Nindaba, 1998). Migrační cyklus tlouště uzavírá zimní úkrytová migrace do níže položených hlubších partií řek (Allouche et al., 1999). Těto zimní migrace se účastní i juvenilní jedinci (Lucas et al., 1998).

### 4.2 Diurnální aktivita

Diurnální aktivita ryb je závislá na podmínkách prostředí a plasticky se tak mění (Metcalf et al., 1998). U tlouště byla obecně zaznamenána nejvyšší aktivita za úsvitu, soumraku a v noci, tedy v období se sníženou světelnou intenzitou (Horký et al., 2007; Lucas et al., 2001). Diurnálnost tlouště je však ovlivněna nejen osvětlením a teplotou, ale i stářím jedince (Baras and Nindaba, 1998). Autoři uvádějí, že juvenilní jedinci připlouvali na místo potravního zdroje brzy ráno, zatímco starší jedinci připlouvali později. Lucas et al. (1999) dále uvádí, že tloušť se obvykle denně přesunuje za zdrojem potravy, která je základem jeho fitness (Gross, 1991). Tloušť využívá definovaný domovský okrsek, který se v zimním období zmenšuje, i když tloušť zůstává aktivní při nízkých teplotách vody kolem 6 °C (Allouche et al., 1999).

### 4.3 Hejnové chování

Tvorba hejn je jednou z nejdůležitějších strategií přežití tloušťů pro obranu před predátory (Allouche et al., 1999). Juvenilní jedinci tvoří hejna, kterými zmírňují individuální rizika spojená s predací (Ward et al., 2002), zatímco dospělci se často pohybují i osaměle (Kottelat and Freyhof, 2007). Tvorba hejn ovlivňuje i dostupnost potravy, a proto jedinci v hejnech pomaleji rostou a dosahují později dospělosti (Ward et al., 2002).

#### **4.4 Agresivní chování**

O agresivitě tlouště a typech jeho agresivního chování nejsou dosud známé žádné podrobné informace. Vzhledem k tomu, že se tloušť a zejména jeho juvenilní stádia pohybují v hejnech (Ward et al., 2002) lze usuzovat, že se u něj budou projevy agresivního chování vyskytovat.

## 5 Agresivita

### 5.1 Definice agresivity

Agresivita je dle Damsgård and Huntingford (2011) chování, které má za účel poranit jedince. Na druhou stranu Lorenz (2003) uvádí, že agresivita je útočnost zvířete i člověka, která je namířena proti příslušníkům vlastního druhu, ale zároveň svým účinkem slouží k zachování druhu. Silva et al.(2013) vysvětluje, že základními stimuly agonistického chování je teritoriální agrese, agrese v období reprodukce a agrese související s vylepšením svého postavení ve skupině. Agresivita a její druhy závisí na oné sociální struktuře, ve které se jedinec nachází (Silva et al., 2013). Agresivita a její druhy závisí na sociální struktuře, ve které se jedinec nachází (Silva et al., 2013). Agresivita se často odehrává v rámci sociální hierarchie, ve které má jedinec zvýšenou ochranu před predátory, avšak sníženou dostupnost potravních zdrojů. Souboj mezi dvěma jedinci se odehrává obvykle podle vzoru – 1.vyhodnocení situace, 2.vlastní boj, 3.vyhodnocení výsledku boje a řešení (Silva et al., 2013). Lorenz (2003) uvádí, že agresivita má za úkol právě udržet jedince v určité vzdálenosti kvůli dostupnosti zdrojů.

### 5.2 Příčiny agonistického chování

Agresivita je pud (Lorenz 2003). Znamená to, že klesá prahová hodnota, která ho vyvolává, pokud není užívaný. Příčinou agonistického chování je ochrana zdrojů jedince pro naplnění základních potřeb. Těmito základními potřebami lze rozumět potravní zdroje, postavení v hierarchii či rozmnožovací pud (Sousa-Santos et al., 2014). Pro tuto ochranu si někteří jedinci tvoří určitý prostor, který aktivně brání, tzv. teritorium (Arora a Kanta, 2009). Teritorium je součástí domovského okrsku, což je plocha, kterou jedinec obývá za jednotku času a užívá ji k běžným aktivitám (Arora a Kanta, 2009). Držitel teritoria si ho brání před ostatními jedinci svého druhu (Lugli, 1997), ale i před jinými jedinci jiných druhů, kteří mají podobný nárok na zdroje, či podobný vzhled či tvar (Lorenz, 2003). Teritorium obvykle obsahuje veškeré zdroje, které jedinec potřebuje k životu (Arora a Kanta, 2009). Při ochraně jsou používány různé typy výstrah (Lorenz, 2003). Ptáci preferují zvuk, savci pachové stopy a ryby obvykle vizuální odlišení pomocí pestrých barev (Lorenz,2003; Cheney, 2013). Obvykle jsou ryby agresivnější vůči jinému jedinci majícímu podobné zbarvení (Lehtonen, 2014). Pestré barvy mohou přinést výhodu v podobě zvýšení šance na získání partnera, ale zároveň mohou zvýšit risk predace (Dijkstra et al., 2005). S tímto názorem nesouhlasí Cheney (2013),

který dokázal, že risk predace lze snížit, pokud jedinec napodobuje svými pestrými barvami jedince jiných druhů, které jsou určitým způsobem nebezpečné. Tento jev je známý jako tzv. Batesovské mimikry. V obecné míře ale u barevného odlišení závisí i na barvě světla v dané lokalitě a čase, která může změnit viditelnost a výraznost jednotlivých barev (Dijkstra et al., 2005). Teritoriální živočichové udržují hranice teritoria tím, že je hlídají a vysílají výhružné signály, přičemž boj nemusí probíhat jen o území, ale i o skupinu jedinců (Damsgård and Huntingford, 2011). Výstrahy slouží také k tomu, aby druhý jedinec byl schopen rozlišit teritorium dalšího a vyhnout se mu, protože by jedno teritorium nemuselo být schopné uživit více jedinců (Arora a Kanta, 2009). Každý jedinec je nejvíce agresivní v centru svého okrsku a se zvyšující se vzdáleností slábnou i jeho útoky (Damsgård and Huntingford, 2011; Lorenz, 2003). Teritorialita ale není obecným jevem a někteří živočichové z různých důvodů preferují neteritoriální chování (Arora a Kanta, 2009).

### 5.3 Agresivní projevy

Agresivita je mezi živočichy široce rozšířena, přičemž každý druh má specifické projevy agresivního chování (Benelli et al., 2015). Agresivita zahrnuje nejen útoky, ale i výhružky a další signály nepřátelství mezi dvěma nebo více jedinci (Damsgård and Huntingford, 2011). Jedním z druhů agresivity je útok predátora na kořist. Nicméně to není typický agresivní projev, protože kořist v lovcu nevyvolává nepřátelství. Prvním projevem připomínajícím agresivitu v mezidruhové interakci je zahrnutí kořisti do kouta lovcem, kdy nastává u kořisti defenzivní reakce (Lorenz, 2003). Dalším způsobem agresivity je vnitrodruhová agrese, která je nejčastější, a zahrnuje agresi dvou jedinců soupeřících o zdroje (Damsgård and Huntingford, 2011).

Cílem agresivních interakcí není soupeře zabít, i když někdy může eskalace agresivity v úmrtí vyústit. Zabraňuje tomu ritualizace některých typů chování, což jsou ta chování, které ztratila v průběhu fylogeneze svoji funkci a stala se jen tzv. ceremoniály. Dalším projevem zabraňujícím agresi je i přeorientování útoku (Lorenz, 2003), které umožňují vybit agresivitu bez poškození těla. Neposledním projevem je přeskokové jednání, kterým se jedinec snaží v kritické situaci ukázat svoji lhostejnost a provede akci, která zdánlivě nemá s agresivním chováním nic společného. Pro některé živočichy – zvláště primáty – některé sexuální chování je brané jako submisivní a u nich je významný i ‚grooming‘, tedy péče o tělo druhého (Arora a Kanta, 2009). Lorenz (2003) uvádí, že některé druhy se dokonce navzájem ignorují, aby zabránili agresi, zároveň však boje mezi soky zvyšují odolnost jedinců a tím i stáda či hejna.

Gesta zabraňující agresi jsou významná zvláště z toho důvodu, že boj by mohl vést ke zranění či smrti druhého jedince a zároveň i k možnému přiblížení samice a samce (Arora a Kanta, 2009), například některých výrazně agresivních druhů. Boj mezi soky může zvýšit i úspěšnost samce i samic. Lorenz (2003) zároveň zvýraznil vztahy v sociálních hierarchiích, kdy dominantní jedinec či malá skupinka jedinců mají přednost před zbytkem. Tato skupinka silných jedinců zamezuje bojům uvnitř stáda, neboť tato energie vynaložená na boj je třeba pro nalezení zdrojů potravy. Hierarchie umožňuje ochranu slabších jedinců, ale zároveň každý jedinec touží zlepšit své postavení, které tvoří napětí ve skupině. Boj se odehrává jen tehdy, kdy zvíře může něco získat. Přímé hledění do očí druhého jedince je například překládané jako útočný signál. Boj mezi dvěma jedinci je založen na útoku a úniku (Damsgård and Huntingford, 2011). Delší boje jsou vzácné, v přírodě se většinou tomu slabšímu podaří uniknout, ještě než je silně poškozen.



## Agresivita ryb

Ačkoli je teritorialita u ryb častá, není přítomná u všech druhů a ve všech prostředích. Obecně se teritorialita ve smyslu ochrany potravních zdrojů nejčastěji vyskytuje u korálových ryb, méně již u ryb ve sladkovodních tocích nebo žijících ve volném moři (Lorenz, 2003). Agresivita ryb se mění i při přechodu mezi těmito prostředími. Například juvenilní lososi snižují svojí agresivitu po přesunu ze sladkovodních toků do moře a opětovně ji zvyšují při reprodukční migraci zpět do sladkovodních ekosystémů (Damsgård and Huntingford, 2011). Bylo prokázáno, že jejich agresivní projevy nezávisí jen na salinitě vody, ale i na teplotě (Carmona-Catot et al., 2013). Damsgard and Huntingford (2011) popisují, že ve větší skupině ryb jsou vztahy komplexnější než u jiných obratlovců. Většina aktivních pelagických ryb není tolik agresivní jako ryby, které jsou určitým způsobem prostorově omezeny a vytváří si lineární nebo despoticou sociální hierarchii (Damsgard and Huntingford, 2011). Lineární hierarchie určuje souvislé sociální pořadí jedinců, zatímco despoticá hierarchie vytváří sociální prostor, kde dominuje celá skupina jedinců (Damsgard and Huntingford, 2011). Postavení jedince v hierarchii je v mnoha aspektech velmi důležité, protože mu zajišťuje například přístup k potravě. Získat zdroje je ale možné i jinak než bojem. Znamé je například plížení ke zdroji a následný zisk jeho části, když dominantní jedinec bojuje s jiným konkurentem (Damsgard and Huntingford, 2011). Tyto techniky byly například u lososa obecného (*Salmo salar*, L.) popsány i během reprodukce, kdy se mladí samci skrývají poblíž samic a čekají, až dominantní samec odkloní svou pozornost, aby mohli oplodnit jikry (Damsgard and Huntingford, 2011).

### 5.4 Typy agresivního chování ryb

Boj u ryb nezahrnuje pouze přímé útoky jako je kousnutí nebo útoky ocasem, ale i mnoho nepřímých hrozeb v podobě různých postojů. K jednomu z nejdůležitějších typů nepřímých hrozeb patří tzv. lateralizace neboli boční postoj. Boční postoj má za účel předvádění ploutví s vlněním těla, popsány například u vějířovky charruy (*Austrolebias charrua*, Costa and Cheffe, 2001) (Passos et al., 2013). Lateralizace ukazuje oponentovi zejména šíři ploutví a jejich oscilaci, které souvisí s velikostí těla a lze na jejich základě odhadnout kompetiční možnosti (Passos et al., 2013; Raffinger and Ladich, 2009). Dalším důležitým signálem je víření vody ocasem, tělem a postoje, které oponent zaujímá (Damsgard and Huntingford, 2011). Projevuje se ovšem i sigmoidní postoj, který se projevuje rychlým vlněním těla (Raffinger and Ladich, 2009; Passos et al., 2013). Ryby různými nepřímými

hrozbami postojí předvádějí oponentovi svojí tělesnou kondici, motivaci a dokonce i motorické schopnosti (Passos et al., 2013).

Navazujícím agresivním projevem, který již nepatří mezi výhružné, ale přímo útočné, patří například rychlé přiřnutí jedince přímo čelem proti oponentovi se sklopenými skřelemi, zářivými barvami a roztaženými ploutvemi (Persson and Alanara, 2014). Toto chování bylo popsáno například u jelce pyrenejského (*Squalius pyrenaicus*, Günther, 1868)(Sousa-Santos et al., 2014). Čelní postoj je ale také popsán jako postoj, kdy je samec otočený čelem k oponentovi a přitom na něj neútočí (Kierl and Johnston, 2010). Pokud neprojevuje žádný útok, je toto chování známé jako sedenterní agrese (Phillips and Johnston, 2008). Tento přímý útok tvoří u některých druhů významnou součást boje, které se pak nazývá jako boj typu ‚kyvadlo‘ (Arora a Kanta, 2009; Damsgard and Huntingford, 2011). Kyvadlo je typické zejména pro cichlidy, které přímým útokem překračují neviditelnou hranici svého teritoria a opět se do něj vrací stejnou rychlostí. Zároveň dva samci cichlid zpomalují čelem k sobě s otevřenými skřelemi na znamení hrozby (Damsgard and Huntingford, 2011). Tlamoun mosambický (*Tilapia natalensis*, Peters, 1852) v souboji vykazuje rychlé přiblížení se k oponentovi s ústy otevřenými, a poté se sklapnou jejich čelisti a táhnou svým tělem každý na svou stranu (Arora a Kanta, 2009; Phillips and Johnston, 2008; Silva et al., 2013). Toto chování se nazývá ‚lip lock‘ nebo ‚jaw lock‘. Součástí tohoto přímého útoku mohou být jakékoli pokusy o kousnutí a vyhnání unikajícího oponenta od zdroje nebo teritoria. Toto chování bylo popsáno například u jelce pyrenejského (*Squalius pyrenaicus*) (Sousa-Santos et al., 2014), *Cottus paulus*, Williams, 2000 (Kierl and Johnston, 2010) a sekavky žlutoploutvé (*Yasuhikotakia modesta*, Bleeker, 1864) (Raffinger and Ladich, 2009). Kierl and Johnston (2010) zařadil do přímého útoku i kruhovitou plavbu, která spočívá v předvádění tělesné kondice a kvantitativních vlastností těla v poměrně rychlé plavbě, při které se jedinci obeplouvají, ale přitom mění směr plavby.

Dalším výhružným chováním může být i produkce zvuku požerákovými zuby (Damsgard and Huntingford, 2011; Ladich a Myberg, 2006; Kierl and Johnston, 2010). Tyto signály ovšem nejsou mezi rybami příliš rozšířené. Tyto zvukové projevy stojí méně energie. Ovšem pouze u dvou sladkovodních ryb byla zaznamenána produkce zvuků podle Ladich (1990), a to je evropská vranka obecná (*Cottus gobio*, L., 1758) a *Cottus bairdii* (Girard, 1850), avšak je známé více sladkovodních druhů, u kterých se produkce zvuku objevuje. Raffinger and Ladich (2008) uvádí příklady dalších rodů, které jsou schopné se projevovat akutickými signály a to je *Cyprinella* sp., *Codoma* sp., *Pimephales* sp., *Gobio* sp. (Ladich 1988),

*Syncrossus* sp., *Yasuhikotakia* sp., *Coosa* sp. (Johnston, 2007). Zvukové signály byly zaznamenány i u samců jelčika jikrnoskvrnného (*Cyprinella galactura*, Cope, 1868) (Phillips and Johnston, 2008). Tyto akustické signály mají různou frekvenci (Phillips and Johnston, 2008) i dobu trvání (Raffinger and Ladich, 2009). Frekvence zvuků při agresivním chování je nižší, než frekvence zvuků při rozmnožování (Phillips and Johnston, 2008). Intenzita zvukových projevů zároveň klesá s nárůstající intenzitou boje (Phillips and Johnston, 2008). Specifickým způsobem je řízené agonistické chování i u *Gymnotus omarorum*, Richer-de-Forges, Campton and Albert, 2009 (Silva et al., 2013), u kterých se vyskytuje i kousání do abdomenu, ocasu a projevování dominance pomocí elektrických výbojů (Phillips, 2008; Silva et al., 2013).

## 5.5 Agresivní chování kaprovitých ryb

Agonistické chování kaprovitých je ve vztahu k ostatním druhům, zejména lososovitým, málo prozkoumané (Katano, 1996). Přesto je známo, že kaprovití vykazují podobné znaky agresivního chování jako ostatní druhy. Jednou z kaprovitých ryb, u které byly agresivní interakce nejpodrobněji popsány, je jelčik běloocasý (*Cyprinella galactura*) (Phillips and Johnston, 2009). Agonistické chování u jelčika je obvykle zahájené ochranou teritoria ze vzdálenosti, tzv. sedenterní agresí (Phillips and Johnston, 2009). Následovalo pomalé přibližování se k oponentovi. Tyto vizuální hrozby vyústily v boční postoje (lateralizaci) s roztaženými ploutvemi a antiparalelní plavbu s roztaženými ploutvemi (Phillips and Johnston, 2008; Cruz and Oliveira, 2015). Poté byl iniciován vlastní boj, který se skládal z honby oponenta, kruhovitých plaveb, „lip locks“ a kousání (Phillips and Johnston, 2008; Cruz and Oliveira, 2015; Kiesel et al., 2012). Významným specifickým signálem hrozeb u jelčika jsou zvukové signály samců (Phillips and Johnston, 2008). U dalších druhů kaprovitých, jako je např. *Danio rerio* (Hamilton, 1822) a jiné druhy rodu *Danio* spp., bylo popsáno ustanovení sociální hierarchie, která je právě agresí silně ovlivněna (Kiesel et al., 2012). Tato agrese se zmenšuje, pokud je jedinec vystaven souboji s oponentem v přítomnosti více přihlížejících jedinců (Cruz and Oliveira, 2015).

## 5.6 Vnější faktory ovlivňující agresivitu ryb

Agresivní projevy mohou být ovlivněny fyzickými rozdíly (například velikost a síla) nebo motivací k útoku související s přítomností zdrojů, sociálním postupem, fyzickým vyčerpáním nebo zkušeností v předchozím boji (Benelli et al., 2015). Agresivitu ryb významným způsobem ovlivňuje sociální prostředí, ve kterém se nachází. Mezi jeden

z nejdůležitějších faktorů patří i tzv. familiarita, tedy známost mezi jedinci (Závorka et al., 2015). Díky familiaritě dochází k menší intenzitě agresivních projevů mezi známými jedinci (Arora a Kanta, 2009), i když přirozenou selekci v hejně nijak neovlivňuje (Závorka et al., 2015). Familiarita sice intenzitu agresivních projevů obecně snižuje (Kurvers et al., 2013), ale ve výjimečných situacích jako je soupeření o vzácné zdroje může naopak agresivitu zvyšovat (Granroth-Wilding and Magurran, 2013).

K poměření s oponentem jsou pro ryby důležité různé smyslové vjemy, které se mezidruhově liší. Například u cichlid je nejvýznamnější zrak, protože soupeřící jedinci mezi sebou porovnávají jas svých barev (Persson and Alanara, 2014). Jasně barvy však nemusí být po celém těle, ale jen na specifických místech, které poté bývají nejčastěji cílem útoku ze strany oponenta. Například černý pigment pod okem je cílem útoku u volně žijících i uměle odchovávaných samců tlamovce jikroskvrnného (*Haplochromis burtoni*; Gunter, 1894) (Damsgard and Huntingford, 2011). Tento fakt dokazuje, že některé typy agresivity nebo způsoby boje jsou již vrozené. Damsgard and Huntingford (2011) se domnívají, že se jedná o důsledky změn na chromozómu Y.

Ryby neútočí pouze na jedince stejného druhu, ale i na jedince podobného tvaru těla (Lorenz, 2003). Míru agresivních projevů ovlivňuje i přítomnost gravidní samice (Silva et al., 2013), kdy bylo zjištěno na bojovnici pestré (*Betta splendens*), že útoky v tomto případě byly prudší (Damsgard and Huntingford, 2011). Na agresivitu má vliv i míra dostupného kyslíku v prostředí, kdy pokusy dokázaly u dánie pruhovaného (*Danio rerio*), že ryby vyrůstající v prostředí s menším množstvím kyslíku jsou méně agresivní než ty, které měly doporučenou míru. Nebyla u nich sledována žádná změna chování, ani když byly později chované ve vodách s normální mírou kyslíku (Damsgard and Huntingford, 2011). Některé vlivy vnějšího prostředí jsou však nepřímé, jako je množství potravy v prostředí, která ovlivňuje velikost vajec a velikost larev po vyklubání se. Se zbarvením souvisí i dominance, přičemž světlejší jedinci jsou dominantní (Damsgard and Huntingford, 2011; Silva et al., 2013). To je problematické při umělém obchovu ryb, protože uměle odchovaní jedinci jsou vždy světlejší a po vysazení do přirozeného prostředí nejsou schopni ztmavnout a opakovaně tak vysílají divokým jedincům signály dominance (Damsgard and Huntingford, 2011)



Obrázek 3 *Betta splendens* (zdroj: <http://www.rybkabettasplendens.blogspot.sk/>)

Významný vliv má pro rybu i zkušenost a výsledek z minulého souboje (Dijkstra et al., 2011; Hsu and Wolf, 2000). Například je-li ryba chovaná určitou dobu v hejně s jedinci, kteří jsou ovlivněni mutací a nemohou vydávat signály agresivity, je poté pomalejší v bojích s plně vyvinutými jedinci (Damsgard and Huntingford, 2011). Stejně jako ryba pocházející z agresivnější skupiny stále vysílá agresivní signály se stejnou intenzitou i v nové méně agresivní skupině. Zkušenost z výhry podněcuje pravděpodobnost nového útoku (Damsgård and Huntingford, 2011; Archer, 1988). Zkušenost z boje může být stejně jako i přímým soubojem stimulována sledováním souboje jiných ryb. Vítěz z minulého souboje má větší pravděpodobnost zvítězit opět (Rutte a kol., 2006; Hsu and Wolf, 2000). Prohra zároveň snižuje pravděpodobnost iniciace dalšího boje (Hsu and Wolf, 2000). Pro vyšší pravděpodobnost vítězství má ale význam i zkušenost boje například proti zrcadlovému odrazu (Dijkstra et al., 2011), neboť tato situace stimuluje produkci androgenů v těle ryby, i když nenastane pocit vítězství či ztráty.

Cena souboje zahrnuje výdej energie, čas souboje a riziko zranění (Smith and Parker, 1976; Morris et al., 1995). Čas strávený soubojem může ryba využít například hledáním potravy, sledováním predátorů v okolí nebo péčí o potomstvo. Čím intenzivněji boj probíhá, tím blíže se může přiblížit predátor. V některých podmínkách může poražený začít útok v menší, ale stabilní úrovni agresivity a vyčerpat tímto způsobem svého oponenta (Payne,

1997). Tento způsob boje byl popsán u halančíka oranžového (*Aphyosemion striatum*, Boulenger, 1911).

## 5.7 Vnitřní faktory ovlivňující agresivitu ryb

Vnější faktory jsou obvykle rozhodující stimuly, které vyvolávají agresivní reakci, nicméně na míře reakce se podílí i endogenní faktory. Arora a Kanta (2009) popsal, že pokud je jedinec vystaven stresu či určité konfliktní situaci, stoupá v jeho krvi hladina adrenalinu a v důsledku toho se zvyšuje srdeční tep, zrychluje se dech a krev se dostává zvýšenou mírou do svalů. Důsledkem je zvýšená tendence k útoku, útěku či sexualitě. Pokud se jedná jen o akutní stres, adrenalin se opět vstřebá, avšak pokud tato situace trvá delší dobu, začne se vytvářet i další hormon, adeno-kortikotropní hormon (ACTH). Spolu s adrenalinem mohou způsobit onemocnění zvířete i jeho úhyn (Damsgard and Huntingford, 2011; Silva et al., 2013). Situaci, která tento stav může vyvolat je například nemožnost uniknutí z teritoria dominantního jednotlivce nebo příliš mnoho jedinců v omezeném prostoru (Damsgard and Huntingford, 2011). Newman (1999) uvádí, že centry agresivity v mozku jsou mediální preoptický prostor, boční septum, přední hypothalamus, ventromediální hypothalamus a mediální amygdala. Arora a Kanta (2009) uvádí, že agrese je ovlivněna pohlavím i obdobím páření/tření. Zvýšenou agresi samců ovlivňují androgeny, ačkoli kastrování samci měli reakci podobnou jako nekastrovaní. Hladinu androgenů v krvi je ovlivněna i zkušeností v souboji (Hsu and Wolf, 2000). Agresivita se akumuluje v jedinci postupně, a proto držení ryb v určitých vzdálenostech nevede k vymizení agresivity, ale tato hranice může být překročena do takové míry, že samec napadne samici (Damsgård and Huntingford, 2011). Je zde však i další možnost, že časem ryba zapomene na předchozí prohry, a proto útočí na nového oponenta agresivněji a zároveň je možné, že bez protivníka se ryby naučí znát svůj domovský okrsek lépe, a proto ho brání s vyšší intenzitou. Boj i pro vítěze znamená spotřebování energetických zásob (Damsgård and Huntingford (2011) a produkci metabolitů, které musí být vyloučeny. Tento fakt podporuje teorii, že ryby, které mají zvýšenou rychlost metabolických procesů, mají větší možnost vyhrát souboj (Damsgard and Huntingford, 2011). Zvýšená rychlost metabolických procesů znamená i zvýšenou aktivitu enzymů v dýchací soustavě a ve svalech. Ryby s rychlým metabolismem na druhou stranu potřebují větší dávku potravy a také rychleji cítí hlad, což může více podporovat jejich agresivitu. V případě boje o potravu (Damsgård and Huntingford, 2011), nezávisí až tolik na možnosti vítězství v boji, jako na efektu hladu. V případě agrese v rozmnožovacím období je zásadní metabolit testosteronu 11-ketotestosterone (11-KT), který se podílí na určování úrovně agresivity u

samců, kteří mezi sebou bojují. Zvýšená hladina tohoto hormonu způsobuje vyšší agresivitu například u sivena arktického (*Salvelinus alpinus alpinus*, L.). Avšak i hormony štítné žlázy ovlivňují agresivitu (Damsgard and Huntingford, 2011). Hormon melanotropin, zároveň způsobuje tmavší zbarvení těla, které snižuje agresivitu o ostatních vůči tomuto jedinci, který se zdá být submisivní. Krátkodobě zvýšená hladina kortizolu ze stresu může na rybě zvyšovat agresivitu, na druhou stranu ale ryby trpící chronicky zvýšenou hladinou kortizolu v krvi mají nižší šanci vyhrát souboj. Hormon serotonin se úzce podílí na efektu stresu v těle, a to i na kortizolem zmírněný efekt agresivity, proto se považuje za inhibitor agresivity a to nejen u ryb, ale i u jiných obratlovců (Silva et al., 2013). Silva et al.(2013) uvádí, že agonistické chování z velké míry závisí i na homologních nervových obvodech, které jsou ovlivňovány neuroendokrinními mediátory (transmitery). Mezi nimi je nejdůležitější kromě serotoninu právě i arginin vasotocin (AVT), který zvýrazňuje sexuální, sociální i individuální rozdíly v chování obratlovců i ryb. Zároveň je každý jedinec ovlivněn i dědičným zatížením (Damsgard and Huntingford, 2011).

## 6 Shrnutí úvodní části

Agresivita ryb je ovlivněná řadou vnějších i vnitřních faktorů, které vedou k různým typům agresivního chování. Mezi nejčastější z nich patří přímý útok související s kousáním nebo kruhovitě plavání a nepřímé hrozby, mezi které je řazena zejména lateralizace (boční postoj). U jelce tlouště nebyly dosud žádné agresivní projevy popsány. S ohledem k chování známému u jiných kaprovitých ryb lze předpokládat, že i tloušť bude agresivní a bude projevovat shodné typy agresivního chování, které byly popsány u jiných druhů (přímý útok, kruhovitě plavání, lateralizace).



## 7 Materiál a metody

### 7.1 Experimentální ryby

Pro tento experiment bylo použito celkem 50 juvenilních jedinců jelce tlouště. Tloušti byli uměle oodchováni v květnu 2015. Samotný experiment probíhal v týdenních intervalech od listopadu 2015 do února 2016 v laboratorních podmínkách. Tloušti byli v průběhu experimentu krmeni jednou denně *ad libitum* komerčně dostupným krmivem. Pro identifikaci jedinců byly tloušťům implantovány mikročipy s unikátním kódem (Trovan ID100, 0,1 g in air, 12 x 2,1mm; EID Aalten B.V., Aalten, Netherlands). Tloušti byli po celou dobu experimentu chováni v jednom akváriu o objemu 380 litrů, kde byla udržovaná stálá teplota 20 °C a voda byla čištěná pomocí biologického filtru s UV zářičem (Pressure-Flo 5000, Rolf C.Hagen Inc., [www.lagunaponds.com](http://www.lagunaponds.com)).

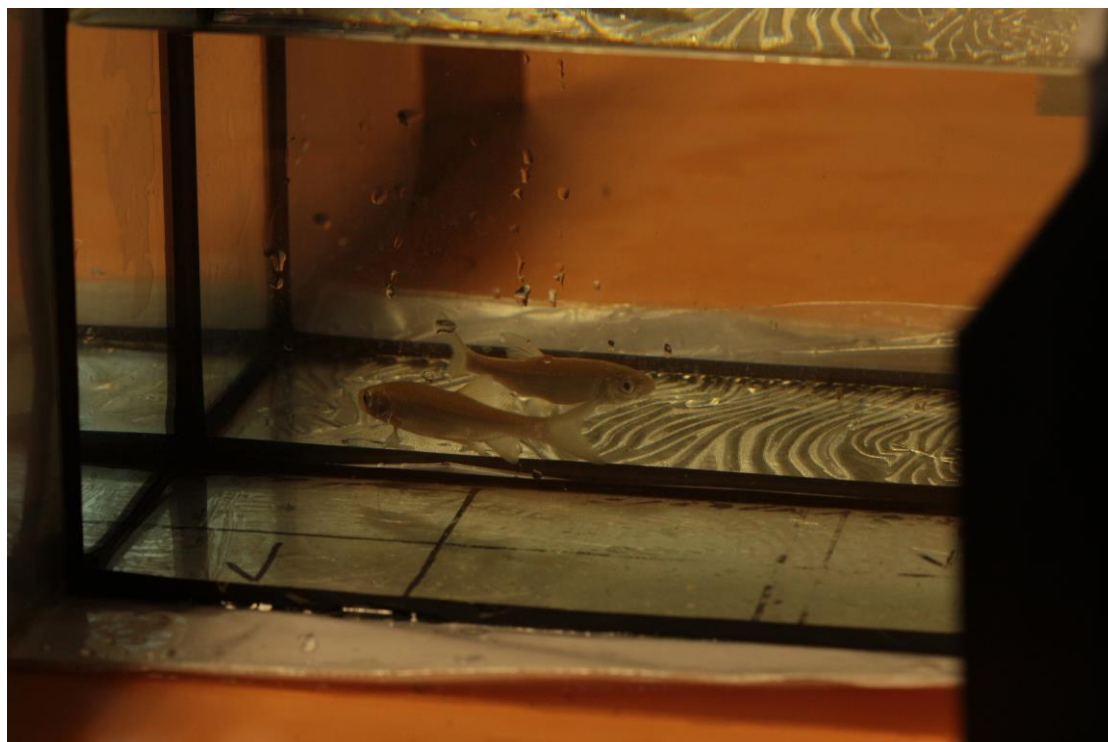
### 7.2 Popis experimentu

Tloušťům bylo v průběhu experimentu zamezeno přímému kontaktu, a proto lze vyloučit vliv jakýchkoliv hlasových nebo čichových projevů. Ty nebyly součástí tohoto experimentu, ale není vyloučeno, že by k nim v případě přímého kontaktu nemohlo docházet. Zároveň tak bylo zamezeno riziku fyzického poškození jedinců. Sledování agresivního chování tloušťů probíhalo v experimentálních akváriích o šířce 30 cm, hloubce 15 cm a výšce 20 cm. Každý jedinec byl vždy umístěn samostatně do jednoho akvária. Dvě akvária k sobě byla položena delší stranou a mezi nimi bylo dvoustranné zrcadlo, z obou stran zakryté odstranitelnou světle šedou clonou. Další clony shodné barvy se nacházely i po dvou kratších stranách akvária. Z druhé delší strany každého akvária se nacházela digitální kamera GoPro HD Hero (<https://gopro.com/>), která zaznamenávala agonistické projevy tloušťů. Voda v obou akváriích měla stejnou stabilní teplotu 20 °C. Experiment se zrcadlem byl použit pro zmírnění rizika fyzického poškození jedince, ale i pro jeho schopnost vybudit agresivní chování, ačkoli nedává jedinci stejné behaviorální odpovědi jako skutečný oponent (Elwood et al., 2014). Zrcadlo představuje osově souměrného oponenta, který na jednu stranu představuje přesně totožného oponenta jako jedinec, avšak v průběhu lateralizace neodpovídá skutečnému oponentovi, který by v realitě volil stejnou stranu k lateralizaci jako jedinec. Dle Elwood et al. (2014) se jedinec může pokoušet docílit správného postoje vůči zrcadlu, což může způsobit zkrácení bočních postojů s delší dobou předvádění pravé strany, která byla vyhodnocena jako strana ukazující více individualitu jedince, než interakci s oponentem.

Po vylovení náhodného tlouště z akvária byl pomocí přenosné čtečky identifikovaný jeho čip a následně byl jedinec vložen do experimentálního akvária, kde byl nechaný tři minuty pro seznámení s prostředím. Poté byla zapnuta kamera a odhaleno zrcadlo. Chování tlouště bylo následně zaznamenáváno po dobu šesti minut. Po ukončení experimentu byla testovanému jedinci vždy změřena délka těla (průměr 68 mm, rozsah 55-86 mm) a určena celková hmotnost (průměr 4,4 g, rozsah 1,8-7,62 g).

Poté, co byli všichni jedinci podrobena zrcadlovému testu, byli použiti pro druhou část experimentu, aby bylo možné porovnat jejich reakce na různé podněty. Každý jedinec byl opakovaně testovaný po uplynutí minimálně jednoho týdne. Druhá část experimentu probíhala shodným způsobem jako zrcadlový test, ale mezi akvárii nebylo umístěné zrcadlo, takže testovaný jedinec po odstranění clony svým chováním reagoval na živého oponenta, jehož chování bylo rovněž zaznamenáváno.

Bylo očekáváno, že jedinec v interakci s oponentem bude volit při bočních postojích více levou stranu, která ukazuje více interakci s oponentem.



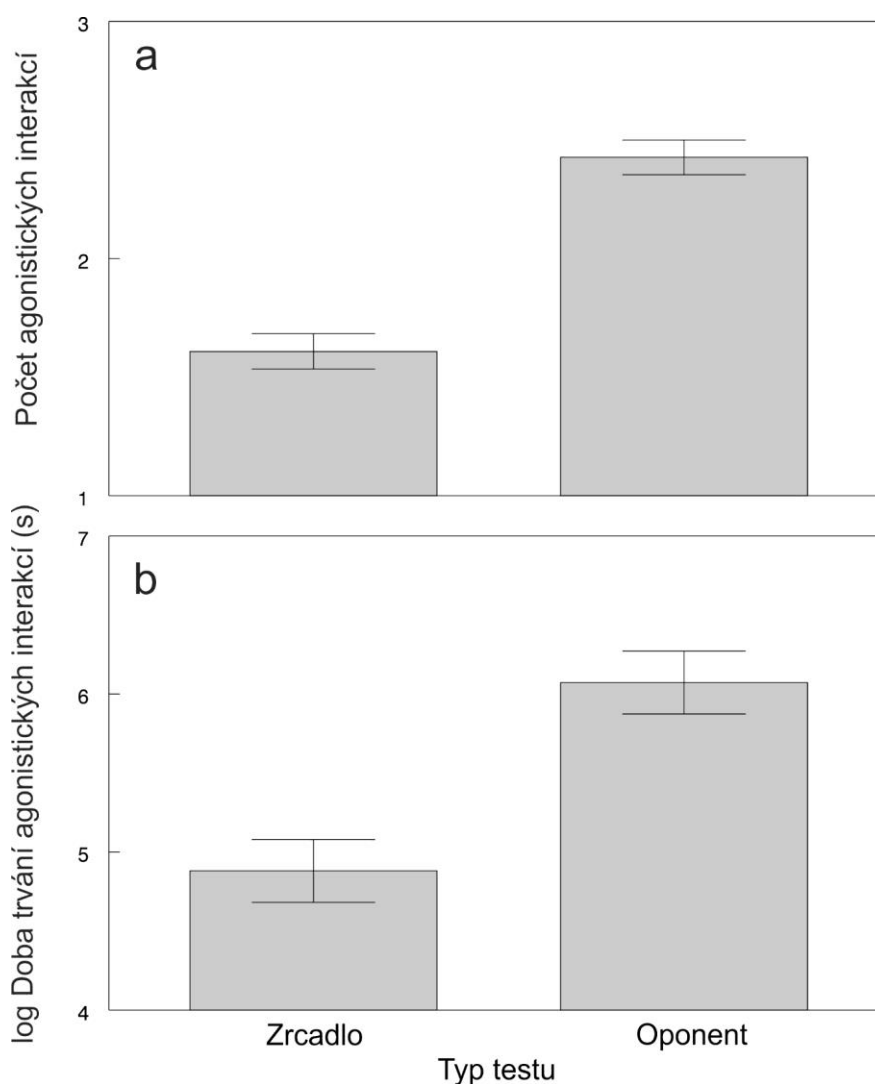
**Obr. 4:** Interakce s oponentem při experimentu

### 7.3 Analýza dat

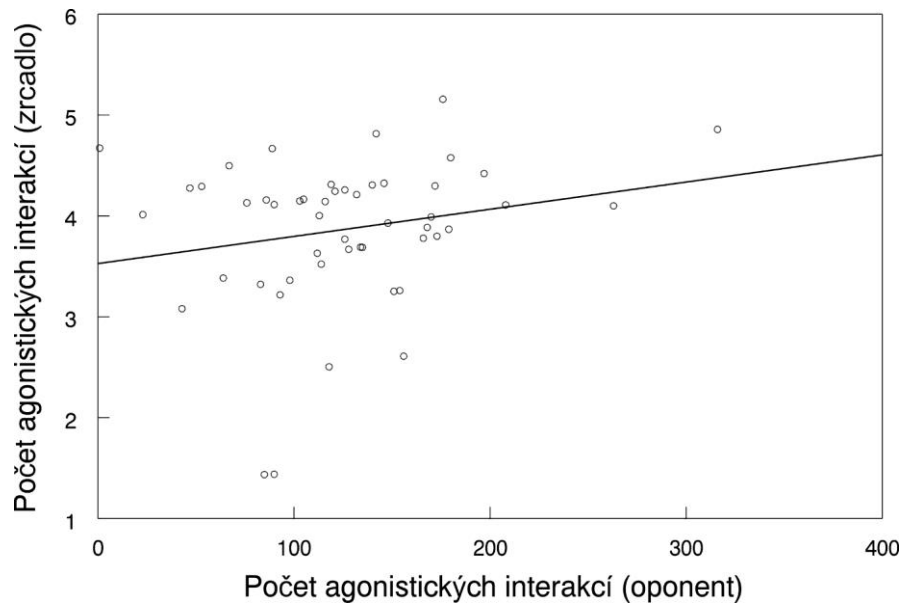
Zpracování a analýza dat byly realizované pomocí programu SAS verze 9.4 (Statistical Analyses System; [www.sas.com](http://www.sas.com)). Data o agresivitě sledovaných jedinců byla analyzována jako počet agresivních projevů a doba jejich trvání. Vzhledem k odlišnému charakteru těchto dvou proměnných byl pro každou z nich použitý odlišný model. Počet agresivních projevů byl vyhodnocený procedurou GLIMMIX s Poissonovým rozdělením, zatímco doba trvání agresivních projevů, stejně jako reakční doba, byly vyhodnocené pomocí procedury MIXED. V obou procedurách byly závislé proměnné modelované se započítáním náhodných faktorů a jako vysvětlující (fixní) faktory byla testovaná hmotnost jedince, typ testu a typ chování.

## 8 Výsledky

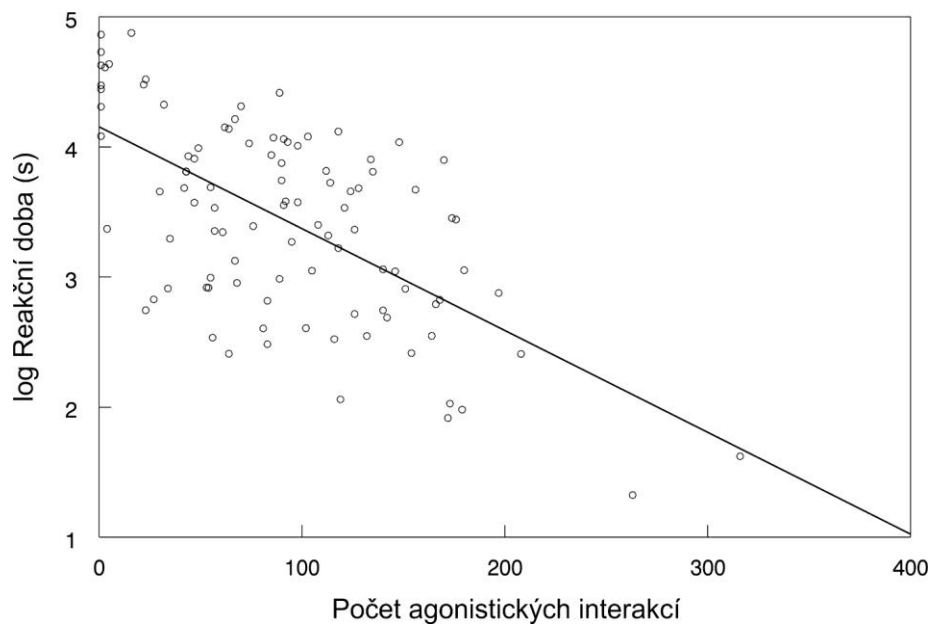
Celkem bylo v průběhu experimentu u testovaných ryb zaznamenáno 9 493 agresivních projevů. Test s živým oponentem způsobil větší stimulaci sledovaných jedinců, která se projevila větším počtem agonistických interakcí ( $F_{1,499}=1252.29$ ,  $P<0.0001$ ; obr. č. 5 a) i delší dobou jejich trvání ( $F_{1,473}=31.26$ ,  $P<0.0001$ ; obr. č. 5 b) než u zrcadlového testu. Mezi oběma typy testů byla signifikantní závislost ( $F_{1,48}=39.8$ ,  $P<0.0001$ ; obr. č. 6), která naznačuje, že na počet agresivních interakcí má kromě typu testu vliv i individualita každého jedince. Jinými slovy jedinec, u kterého bylo pozorováno málo agresivních projevů v prvním testu, byl s velkou pravděpodobností málo agresivní i při druhém testu a naopak. Počet agonistických interakcí ovlivňoval i za jak dlouho od začátku experimentu začal jedinec projevovat svojí agresivitu ( $F_{1,78.2}=8.68$ ,  $P<0.0042$ ; obr. č. 7). Reakční doba byla tím kratší, čím více agresivních interakcí bylo u jedince zaznamenáno. Počet agresivních interakcí se mezi jedinci výrazně lišil. Od žádné interakce až po 315 interakcí v průběhu 360 vteřin.



Obr. 5: Počet agonistických projevů (a) a doba jejich trvání (b) ve vztahu k typu testu.



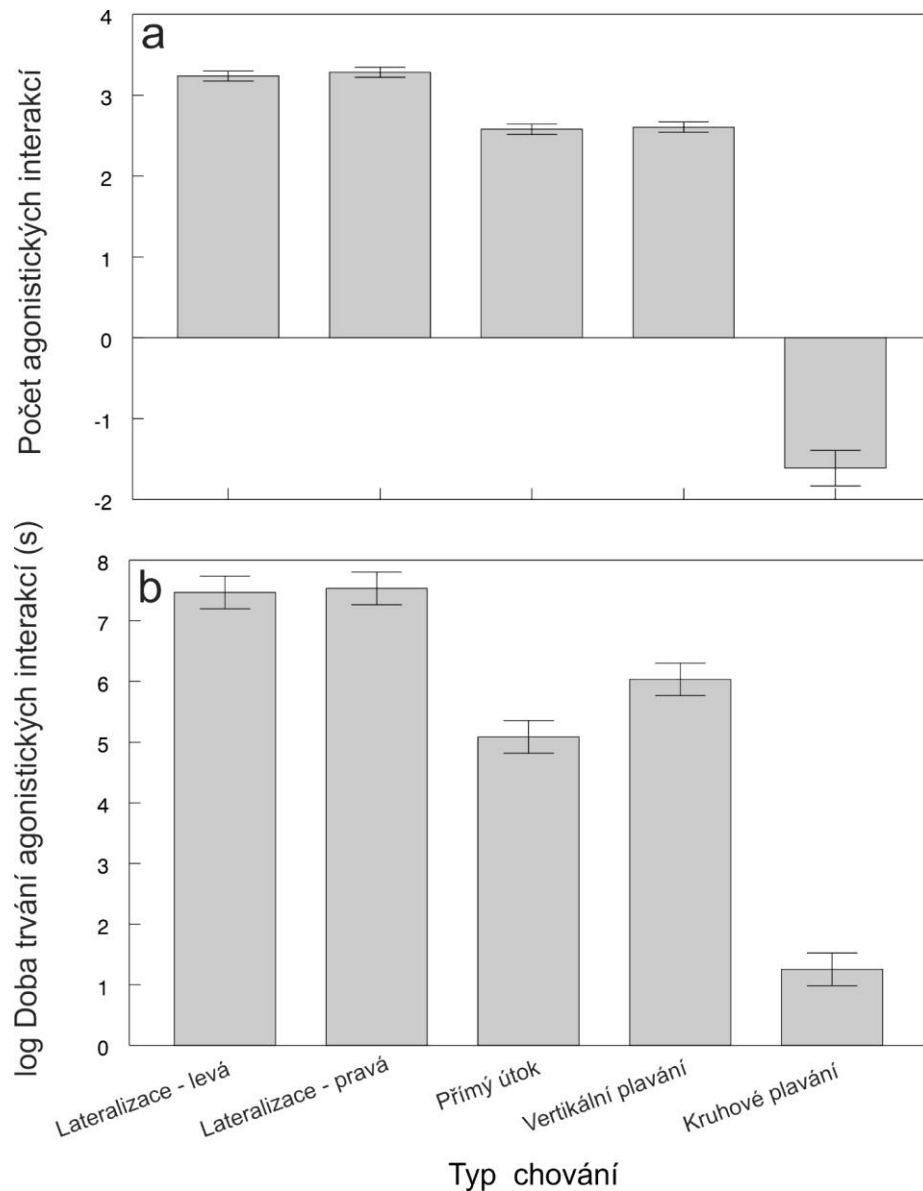
**Obr. 6: Vztah mezi počtem agonistických interakcí u zrcadlového testu a testu s využitím oponenta.**



**Obr. 7: Vztah mezi reakční dobou a počtem agonistických interakcí.**

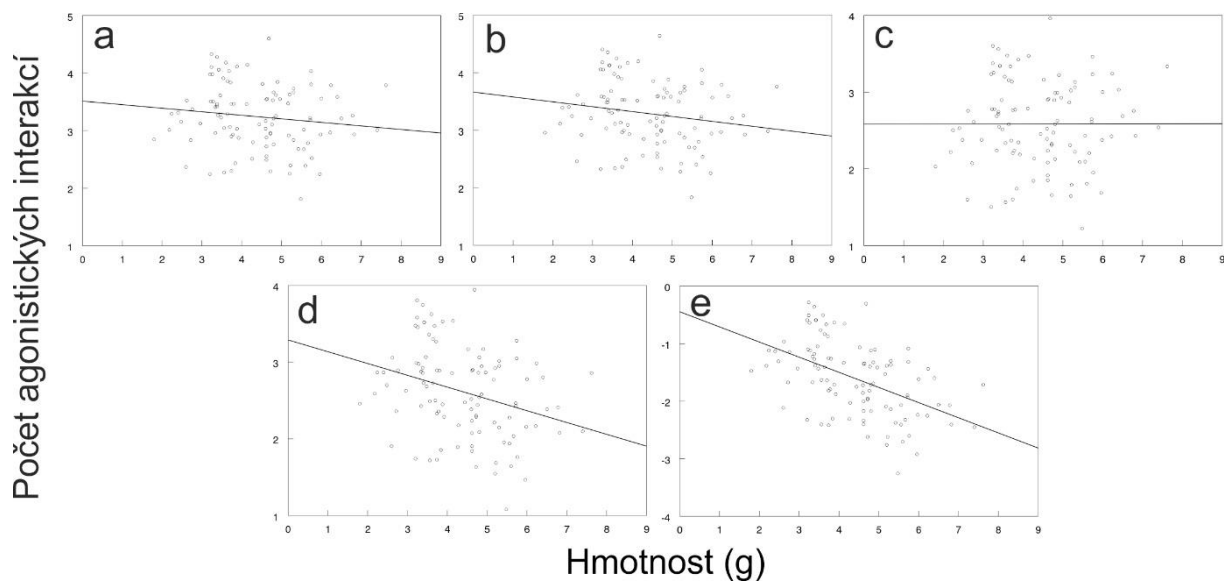
Jelec tloušť projevoval v průběhu našeho experimentu různé agresivní chování. Celkem u něj byly popsány čtyři základní typy - přímý útok, vertikální plavání, lateralizace a kruhové plavání. Přímý útok lze popsat jako snahu čelně napadnout oponenta často doprovázenou pokusy o jeho kousnutí. V našem experimentu se jednalo o nejagresivnější typ chování. Přímý útok často vyústil ve vertikální plavání, při kterém se jedinci vzájemně následovali při opakovaném plavání k hladině a zpět ke dnu akvária. Lateralizace (boční postoj) byla dále

rozdělená na lateralizaci levou a pravou, podle toho, z které strany se ryba k oponentovi přiblížila. Posledním prvkem agresivního chování bylo tzv. kruhové plavání. Tento typ agresivní interakce lze řadit mezi lateralizaci a jedná se v podstatě o plavání, kdy se ryby v bočním postoji točí okolo sebe. V případě našeho experimentu nemohlo kruhové plavání proběhnout zcela, protože oponenti byli odděleni stěnou akvária. Počet jednotlivých typů chování ( $F_{4,499}=28.34$ ,  $P<0.0001$ ; obr. č. 8 a) i doba jejich trvání ( $F_{4,458}=14.03$ ,  $P<0.0001$ ; obr. č. 8 b) se významně lišily. Nejhojnějším a zároveň nejdéle trvajícím agonistickým projevem byla lateralizace. Mezi využitím levé a pravé strany při lateralizaci nebyl nalezen významný rozdíl. Často zastoupený byl rovněž přímý útok a vertikální plavání. Naopak nejméně časté a nejkratší bylo kruhové plavání. V několika případech bylo v průběhu experimentu zaznamenáno i přeskokové chování.

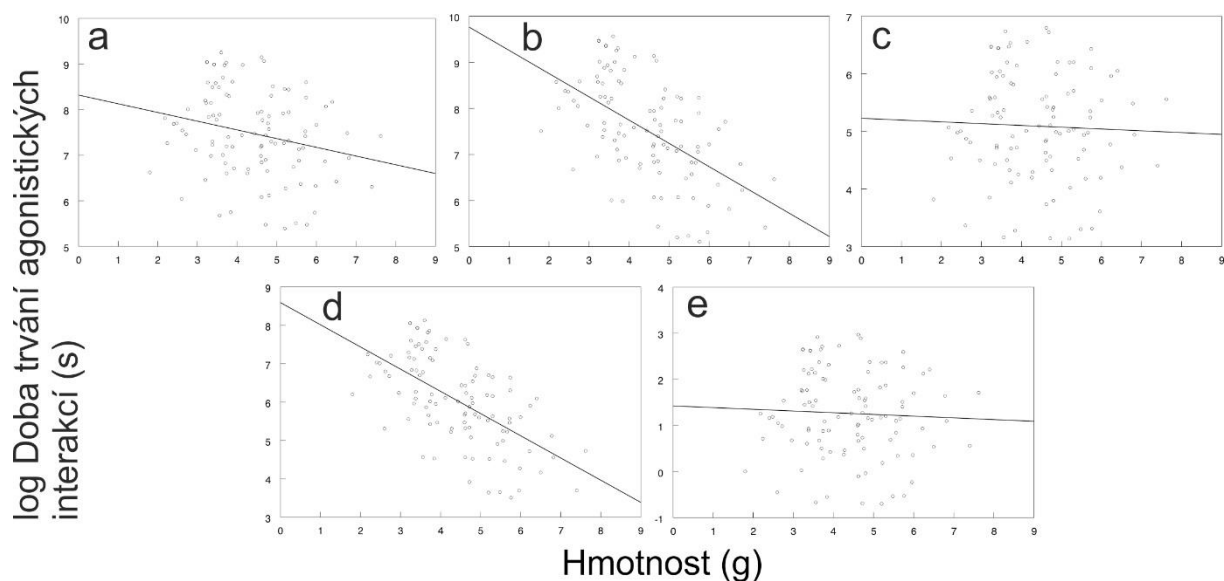


**Obr. 8:** Počet agonistických projevů (a) a doba jejich trvání (b) ve vztahu k typu chování.

Počet jednotlivých typů agresivního chování a doby jejich trvání byl závislý i na hmotnosti jedince ( $F_{5,499}=14.82$ ,  $P<0.0001$ ; obr. č. 9; resp.  $F_{5,383}=3.32$ ,  $P<0.006$ ; obr. č. 10). Obecně lze říci, že s rostoucí velikostí klesal počet agresivních interakcí, i když vliv hmotnosti se mezi jednotlivými typy chování lišil od minimálního vlivu u přímého útoku (obr. č. 9 c a obr. č. 10 c) po významný vliv u vertikálního plavání (obr. č. 9 d a obr. č. 10 d) nebo lateralizace (obr. č. 9 b a obr. č. 10 b).



**Obr. 9:** Vztah mezi počtem agonistických interakcí a hmotností u lateralizace z levé (a) a pravé (b) strany, přímého útoku (c), vertikálního plavání (d) a kruhového plavání (e).



**Obr. 10:** Vztah mezi dobou trvání agonistických interakcí a hmotností u lateralizace z levé (a) a pravé (b) strany, přímého útoku (c), vertikálního plavání (d) a kruhového plavání (e).

## 9 Diskuze

Na základě našeho pokusu bylo prokázáno, že jelec tloušť se chová agresivně a projevuje čtyři základní typy agresivního chování, které byly dříve popsány u jiných druhů ryb. Přímý útok byl v našem experimentu definován jako rychlé připlutí se sklopenými skřelemi a roztaženými ploutvemi proti oponentovi (Kierl and Johnston, 2010; Passos et al., 2013; Raffinger and Ladich, 2008). Součástí přímého útoku byly i pokusy o kousnutí oponenta. Přímý útok byl jedním z nejagresivnějších projevů agonistického chování tlouště a často vyústil ve vertikální plavání. Tento typ plavání by se pravděpodobně neobjevoval v prostředí bez fyzických překážek oddělujících jedince, a předpokládáme, že se jedná o reakci na omezení fyzického kontaktu mezi oponenty. Mezi mírnější projevy agresivního chování patří boční postoje (lateralizace; Passos et al, 2013; Phillips and Johnston, 2007; Raffinger and Ladich, 2008), které obsahují i sigmoidní postoje popsány například od Passos et al.(2013). Sigmoidní postoje jsou poměrně rychlý pohyb, který by mohl vyjadřovat tělesnou kondici či motorické schopnosti jedince. Dalším typem chování bylo kruhové plavání (tzv. “carousseling“), které se projevovalo tak, že ryby po bočním přiblížení rychle měnily strany. Každá se tak v podstatě točila na svojí straně akvária. V průběhu souboje se objevovalo i přeskokové chování, které se projevovalo tím, že jedinec v konfliktní situaci začal vyhledávat zdroje potravy na dně akvária.

Experiment s reálným oponentem se většinou vyvíjel podle níže popsaného schématu. Na začátku se ryby mezi sebou poměřovaly a odhadovaly sílu oponenta pomocí bočních postojů, které rychle přešly v nejagresivnější postoje a přímý útok. Po předpokládaném vyhodnocení souboje poražený ukončil agonistické chování a vzdálil se od oponenta. Nicméně když ho vítěz nemohl pronásledovat, často prodlužoval dobu souboje vyčerpáváním dominantního jedince tím, že se přibližoval k fyzické hranici mezi jejich akvárii a projevoval znovu boční postoje. Dominantní jedinec na tyto znovuiniciované souboje reagoval rovnou nejagresivnějšími postoji. Tento styl souboje popsal například Payne (1997) u halančíka oranžového (*Aphyosemion striatum*).

V průběhu našeho experimentu se projevil vliv hmotnosti jedince na míru jeho agonistických projevů. S rostoucí hmotností tak klesal počet určitých agonistických projevů, zejména lateralizace nebo vertikálního plavání. Například u cichlidy vrubozubce plavého (*Astronotus ocellatus*; Agassiz 1831) útočí jedinci pouze na menší jedince. Lze spekulovat, že snížení agresivity u větších jedinců může souviset s tím, že jsou obvykle dominantnější



(Passos et al., 2013 Rincón, 2001) a k vyřešení konfliktní situace potřebují méně agrese. Tuto domněnku podporuje i chování cichlidy vrubozobce plavého (*Astronotus ocellatus*; Agassiz, 1831). Vrubozobec útočí pouze na menší jedince svého druhu a vyhýbá se protivníkům větším, což způsobuje intenzivnější boje mezi jedinci stejné nebo podobné velikosti (Damsgard and Huntingford, 2011).

Z výsledků experimentu jsme zjistili, že pokusy se zrcadlem nestimulovaly tolik agonistických projevů jako pokusy s reálným oponentem. Tato situace pravděpodobně nastala z toho důvodu, který uvádí Earley et al.(2000) a Elwood et al.(2014). Ti tvrdí, že zrcadlo představuje oponenta, který se nechová tak, jak by se v dané situaci choval reálný oponent, a proto při těchto pokusech může docházet spíše k frustraci jedince, který se snaží zaujmout správnou pózu vůči oponentovi v zrcadle. Pokus se zrcadlem ovšem vyvolal v jedincích stejnou zkušenost v boji s oponentem, i když postrádali pocit vítězství nebo prohry (Dijkstra et al., 2011).

Intenzita agonistických projevů našeho pokusu byla pravděpodobně ovlivněná familiaritou (Hojesjo, 1998) a předpokládanou sociální hierarchií testovaných tloušťů (Kochlann et al., 2015), kteří spolu sdíleli akvárium. Pokud proběhne souboj mezi dvěma jedinci, kteří se dostanou do konfliktu později znovu, druhý souboj je již méně agresivní (Johnsson, 1997). Důsledkem tohoto jevu v průběhu experimentu mohla být snížená míra agonistických projevů, míra napnutí ploutví i s tím spojeného stresu (Závorka et al., 2015). Pro dominantní jedince byl efekt familiarity v předchozích studiích nejvýhodnější, protože mohla způsobit jejich rychlejší růst (Závorka et al., 2015).

## 10 Závěr

Závěrem lze konstatovat, že během pokusu projevovali jedinci jelce tlouště agresivní chování, jak bylo předpokládáno. Agresivní projevy měly menší intenzitu v experimentu se zrcadlem oproti experimentu s reálným oponentem. Celkem byly u tlouště identifikovány čtyři základní typy agresivního chování, které byly již dříve popsány u jiných druhů ryb. Nejhojnějším a zároveň nejdéle trvajícím agonistickým projevem byla lateralizace. Mezi využitím levé a pravé strany při lateralizaci nebyl nalezen významný rozdíl. Často zastoupený byl rovněž přímý útok a vertikální plavání. Naopak nejméně časté a nejkratší bylo kruhové plavání. V několika případech se objevovalo přeskokové chování. Reakční doba, tedy doba od začátku experimentu do zahájení agresivních projevů, byla tím kratší, čím agresivněji se jedinec choval. Množství a doba agresivních projevů byla obecně ovlivněna hmotností jedince, i když vliv hmotnosti se mezi jednotlivými typy chování lišil od minimálního vlivu u přímého útoku po významný vliv u vertikálního plavání nebo lateralizace. Lze shrnout, že agresivní projevy tlouště se podobaly agresivním projevům popsaným u několika druhů kaprovitých i jiných čeledí ryb. Výsledky této práce rozšiřují znalosti o chování jelce tlouště a mohou být využité v navazujících experimentech.

## 11 Souhrn použité literatury

**Allouche, S.** 2001. Nature and functions of cover for riverine fish. Bull. Fr. Pêche Piscic. [online]. Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux, Université Cl. Bernard Lyon 1, F-69622 VILLEURBANNE Cedex, France. 2002. 297-324. DOI: 10.1051/kmae:2002037. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Allouche, S., Gaudin, P.** 2001. Effects of avian predation threat, water flow and cover on growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. Oikos [online]. Ecologie des Hydrosystèmes Flu\_x0001\_iaux. Copenhagen. 2001 (94). 482-491. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2001.940310.x. ISSN: 0030-1299. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Allouche, S., Thévenet, A., Gaudin, P.** 1999. Habitat use by chub (*Leuciscus cephalus* L.) in a large river, the French Upper Rhone, as determined by radiotelemetry. Arch. Hydrobiol. [online]. Ecologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves, Université Claude Bernard Lyon 1, F-69622 Villeurbanne Cedex, France. Stuttgart. 1999 (145). 219-236. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Archer, J.** 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press. New York. x, 257 p. ISBN: 0521347904.

**Arora, M. P., Kanta, C.** 2009. Territoriality, Aggression and Conflict Behaviour [online]. Animal behaviour. Rev. ed. Himalaya Pub. House. Mumbai [India]. 431 p. ISBN: 8178667754.

**Balestrieri, A., Prigioni, C., Remonti, L., Sgrosso, S., Priore, G.** 2006. Feeding ecology of *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rubilio* in southern Italy. Italian Journal of Zoology [online]. Dipartimento di Biologia Animale, Università degli Studi di Pavia, Pavia, Italy. 73 (2). 129-135. DOI: 10.1080/11250000600679561. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Balon, E. K.** 1981. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. Environmental Biology of Fishes [online]. 6 (3-4). 377-389. DOI: 10.1007/BF00005769. ISSN: 03781909. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Baras, E., Cherry, B.** 1990. Seasonal activities of female barbel *Barbus barbus* (L.) in the River Ourthe (Southern Belgium), as revealed by radio tracking. Aquatic Living Resources [online]. 3 (4). 283-294. DOI: 10.1051/alr:1990029. ISSN: 09907440. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

- Baras, E., Nindaba, J.** 1998. Seasonal and diel utilisation of inshore microhabitats by larvae and juveniles of *Luciscus cephalus* and *Leuciscus leuciscus*. *Environmental Biology of Fishes* [online]. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 1999 (56). 183-197. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Barber, I., Hoare, D., Krause, J.** 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* [online]. 10 (2). 131-165. DOI: 10.1023/A:1016658224470. ISSN: 09603166. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Baruš, V., Oliva, O.** 1995. *Mihulovci - Petromyzontes a ryby - Osteichthyes*. Vyd. 1. Ilustrace Miriam Baradlaiová. Academia. Praha. 623 s. , barev. fot. na příl. Fauna ČR a SR. ISBN: 8020005005.
- Benelli, G., Desneux, N., Romano, D., Conte, G., Messing, R. H., Canale, A.** 2015-3-20. Contest experience enhances aggressive behaviour in a fly: when losers learn to win. *Scientific Reports* [online]. 5. 9347-. DOI: 10.1038/srep09347. ISSN: 20452322. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Bianco, P. G.** 2014. An update on the status of native and exotic freshwater fishes of Italy. *Journal of Applied Ichthyology* [online]. 30 (1). 62-77. DOI: 10.1111/jai.12291. ISSN: 01758659. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Carmona-Catot, G., Magellan K., García-Berthou, E.** 2013-1-23. Temperature-Specific Competition between Invasive Mosquitofish and an Endangered Cyprinodontid Fish. *PLoS ONE* [online]. 8 (1). e54734-. [cit. 2016-03-20]. DOI: 10.1371/journal.pone.0054734. ISSN: 19326203. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Cruz, A. S., Oliveira, R. F.** 2015. Audience effects and aggressive priming in agonistic behaviour of male zebrafish, *Danio rerio*. *Elsevier: Animal Behaviour* [online]. 2015 (107). 269-276. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Damsgard, Borge and Felicity Huntingford.** 2012. *Fighting and Aggression*. Aquaculture and behavior [online]. First Edition. Wiley-Blackwell. Ames, Iowa. s. 248-285. ISBN: 9781444354614.
- Dijkstra, P. D., Seehausen, O., Groothuis, T. G. G.** 2005. Direct male-male competition can facilitate invasion of new colour types in Lake Victoria cichlids. *Behav Ecol Sociobiol* [online]. Springer-Verlag. 2005 (58). 136-143. DOI: 10.1007/s00265-005-0919-5. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Dijkstra, P. D., Schaafsma, S. M., Hofmann, H. A., Groothuis, T. G. G.** 2011. Winner effect without winning: Unresolved social conflicts increase the probability of winning a subsequent contest in a cichlid fish. *Physiology & Behavior* [online]. 2012 (105). 489-492.

**Earley, R. L., Hsu, Y., Wolf, L. L.** 2000. The Use of Standard Aggression Testing Methods to Predict Combat Behaviour and Contest Outcome in Rivulus marmoratus Dyads "Teleostei] Cyprinodontidae#. *Ethology* [online]. Blackwell Wissenschafts-Verlag. Berlin. 2000 (106). 743-761. ISSN: 9068\_x0001\_0502. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Elwood, R. W., Stoilova, V., McDonnell, A., Earley, R. L., Arnott, G.** 2014. Do mirrors reflect reality in agonistic encounters? A test of mutual cooperation in displays. *Animal Behaviour* [online]. 2014 (97). 63-67. DOI: 10.1016/j.anbehav.2014.07.028. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Freyhof, J., Brooks, E.** 2011. European red list of freshwater fishes [online]. IUCN. Gland, Switzerland. viii, 60 p. IUCN red list of threatened species. ISBN: 92-792-0200-6.

**Granroth-Wilding, H. M. V., Magurran, A. E.** 2013. Asymmetry in pay-off predicts how familiar individuals respond to one another. *Biology Letters* [online]. 9 (3). 20130025-20130025. [cit. 2016-03-20]. DOI: 10.1098/rsbl.2013.0025. ISSN: 17449561. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Gross, M. R.** 1991. Evolution of Alternative Reproductive Strategies: Frequency-Dependent Sexual Selection in Male Bluegill Sunfish. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 332 (1262). 59-66. DOI: 10.1098/rstb.1991.0033. ISSN: 09628436.

**Guerrero, G.** 2007. Seasonal steroids variations and maturity stages in the female chub, *Leuciscus cephalus* L. (Pisces, Cyprinidae). *Italian Journal of Zoology* [online]. 74 (4). 317-324. DOI: 10.1080/11250000701448262. ISSN: 11250003. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Hohausová, E., Copp, G. H., Jankovský, P.** 2002. Movement of fish between a river and its backwater: diel activity and relation to environmental gradients. *Ecology of Freshwater Fish* [online]. 2003 (12). 107-117. DOI: 10.1034/j.1600-0633.2003.00014.x. ISSN: 0906-6691. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Höjesjö, J., Johnsson, J. I., Petersson, E., Jarvi, T.** 1998. The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology* [online]. 9 (5). 445-451. [cit. 2016-04-12]. DOI: 10.1093/beheco/9.5.445. ISSN: 10452249. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

- Horký, P., Slavík, O., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T.** 2006. Behavioural pattern in cyprinid fish below a weir as detected by radio telemetry. *J. Appl. Ichthyol.* [online]. 2007 (23). 679-683. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2007.00848.x. ISSN: 0175-8659. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Hsu, Y., Wolf, L. L.** 1998. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour* [online]. 1999 (57). 903-910. DOI: 10.1006/anbe.1998.1049. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Hsu, Y., Wolf, L. L.** 2000. The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced? *Animal Behaviour* [online]. 2001 (61). 777-786. DOI: 10.1006/anbe.2000.1650. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Cheney, K. L.** 2013. Cleaner fish coloration decreases predation risk in aggressive fangblenny mimics. *Behavioral Ecology* [online]. 24 (5). 1161-1165. DOI: 10.1093/beheco/art043. ISSN: 1045-2249. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Johnsson, J. I.** 1997. Individual Recognition Affects Aggression and Dominance Relations in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology* [online]. 103 (4). 267-282. [cit. 2016-04-11]. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1997.tb00017.x. ISSN: 01791613. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Johnston, C. E., Bolling, M. K., Holt, D. E., Phillips, C. T.** 2008. Production of acoustic signals during aggression in *Coosa bass*, *Micropterus coosae*. *Environmental Biology of Fishes* [online]. 82 (1). 17-20. DOI: 10.1007/s10641-007-9232-7. ISSN: 03781909. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Katano, O.** 1996. Foraging tactics and home range of dark chub in a Japanese river. *Oecologia* [online]. 106 (2). 199-205. DOI: 10.1007/BF00328599. ISSN: 00298549. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Kierl, N. C., Johnston, C. E.** 2010. Sound production in the pygmy sculpin *Cottus paulus* (Cottidae) during courtship and agonistic behaviours. *Journal of Fish Biology* [online]. 77 (6). 1268-1281. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02745.x. ISSN: 00221112. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Kiesel, A. L., Snekser, J. L., Ruhl, N., McRobert, S. P.** 2012. Behavioural syndromes and shoaling: connections between aggression, boldness and social behaviour in three different Danios. *Brill: Behaviour* [online]. 2012 (149). 1155-1175. DOI: 10.1163/1568539X-00003015. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Kochhann, D., Campos, D. F., Val, A. L.** 2015. Experimentally increased temperature and hypoxia affect stability of social hierarchy and metabolism of the Amazonian cichlid *Apistogramma agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [online]. 190. 54-60. [cit. 2016-04-12]. DOI: 10.1016/j.cbpa.2015.09.006. ISSN: 10956433. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>>

**Kottelat, M., Freyhof, J.** 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat. Cornol. xiii, 646 s. ISBN: 9782839902984. Dostupné také z: <http://fishbase.org/search.php>

**Krejszeff, S., Kucharczyk, D., Kupren, K., Targónska, K., Mamcarz, A., Kujawa, R., Kaczkowski, Z., Ratajski, S.** 2008. Reproduction of chub, *Leuciscus cephalus* L., under controlled conditions. *Aquaculture Research* [online]. 39 (9). 907-912. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2008.01942.x. ISSN: 1355557x. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Kurvers, R. H. J. M., Adamczyk, V. M. A. P., Kraus, R. H. S., Hoffman, J. I., van Wieren, S. E., van der Jeugd, H. P., Amos, W., Prins, H. H., Jonker, R. M.** 2013. Contrasting context dependence of familiarity and kinship in animal social networks. *Animal Behaviour* [online]. 86 (5). 993-1001. [cit. 2016-03-20]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2013.09.001. ISSN: 00033472. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Ladich, F.** 1988. Sound production by the gudgeon, *Gobio gobio* L., a common European freshwater fish (Cyprinidae, Teleostei). *Journal of Fish Biology* [online]. 32 (5). 707-715. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1988.tb05411.x. ISSN: 00221112.

**Ladich, F., Myrberg, A. A.** 2006. *Agonistic Behavior and Acoustic Communication*. Vienna, Austria.

**Ladich, F.** 1990. Vocalization during Agonistic Behaviour in *Cottus gobio* L. (Cottidae): An Acoustic Threat Display. *Ethology* [online]. 84 (3). 193-201. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1990.tb00797.x. ISSN: 01791613.

**Lahti, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J.** 2001. Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. *Animal Behaviour* [online]. 62 (5). 935-944. [cit. 2016-03-20]. DOI: 10.1006/anbe.2001.1821. ISSN: 00033472. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Lehtonen, T. K.** 2014. Colour biases in territorial aggression in a Neotropical cichlid fish. *Oecologia* [online]. 175 (1). 85-93. DOI: 10.1007/s00442-013-2879-1. ISSN: 0029-8549. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

- Leidy, R. A., Moyle, P. B.** 1998. Conservation Status of the World's Fish Fauna: An Overview. Conservation Biology [online]. Springer US. Boston, MA. s. 187. DOI: 10.1007/978-1-4757-2880-4\_8. ISBN: 9781475728828.
- Lelek, A.** 1987. Threatened fishes of Europe. AULA-Verlag. Wiesbaden. ISBN: 3891040482.
- Libosvářský J. et Baruš V.,** 1978: Computed growth and survival of chub, *Leuciscus cephalus* from the Rokytná stream. Acta Sci. Nat. Brno, 12 (7): 1 – 45.
- Libosvářský, J.** 1979. Gonad weight and egg numbers in chub, *Leuciscus-cephalus*, from the Rokytna stream. Folia Zoologica [online]. 27 (1). p 35-42. ISSN: 0139-7893. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Lorenz, K.** 2003. Takzvané zlo. Vyd. 2., V nakladatelství Academia 1. Překlad Alena Veselovská. Academia. Praha. 234 s. ISBN: 802001098X.
- Lucas, M., Mercer, T., Batley, E., Frear, P., Peirson, G., Duncan, A., Kubečka, J.** 1998. Spatio-temporal variations in the distribution and abundance of fish in the Yorkshire Ouse system. Science of The Total Environment [online]. 210-211. 437-455. DOI: 10.1016/S0048-9697(98)00030-8. ISSN: 00489697. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Lucas, M. C., Baras, E., Thom, T. J., Duncan, A., Slavík, O.** 2001. Migration of Freshwater Fishes. Migration of freshwater fishes [online]. Blackwell Science. Malden, MA. s. 440. ISBN: 0632057548.
- Lucas, M. C., Batley, E.** 1996. Seasonal Movements and Behaviour of Adult Barbel *Barbus barbus*, a Riverine Cyprinid Fish: Implications for River Management. The Journal of Applied Ecology [online]. 33 (6). 1345-. DOI: 10.2307/2404775. ISSN: 00218901. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Lucas, M. C., Mercer, T., Armstrong, J. D., McGinty, S., Rycroft, P.** 1999. Use of a flat-bed passive integrated transponder antenna array to study the migration and behaviour of lowland river fishes at a fish pass. Elsevier: Fisheries Research [online]. 1999 (44). 183-191. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Lugli, M.** 1997. Response of Male Goby, *Padogobius martensii*, To Aggressive Sound Playback Following Pre-Experimental Visual Stimulation. Behaviour [online]. 134 (15). 1175-1188. DOI: 10.1163/156853997X00115. ISSN: 00057959.
- Martins, C. I. M., Trenovski, M., Schrama, J. W., Verreth, J. A. J.** 2006. Comparison of feed intake behaviour and stress response in isolated and non-isolated African catfish. Journal of Fish



Biology [online]. 69 (2). 629-636. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01121.x. ISSN: 00221112.

Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Metcalf, N. B., Frazer, N. H. C., Burns, M. D.** 1998. State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences [online]. vol 265 (1405). p1503-1507. [cit. 2016-03-20]. ISSN: 0962-8452. Dostupné z:

<<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Morris, M. R., Gass, L., Ryan, M. R.** 1995. Assessment and individual recognition of opponents in the pygmy swordtails *Xiphophorus nigrensis* and *X. multilineatus*. Behavioral Ecology and Sociobiology [online]. vol 37 (5). pp303-310. Dostupné z:

<<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Newman, S. W.** 1999. The Medial Extended Amygdala in Male Reproductive Behavior A Node in the Mammalian Social Behavior Network. Annals of the New York Academy of Sciences [online]. 877 (1 ADVANCING FRO). 242-257. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1999.tb09271.x. ISSN: 00778923.

**Nicolas, Y., Pont, D., Lambrechts, A.** 1994. Using gamma-emitting artificial radionuclides, released by nuclear plants, as markers of restricted movements by chub, *Leuciscus cephalus*, in a large river, the Lower Rhone. Environmental Biology of Fishes [online]. 39 (4). 399-409. DOI:

10.1007/BF00004809. ISSN: 0378-1909. Dostupné z:

<<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Olla, N. L., Samet, C.** 1974. Fish-to-fish attraction and the facilitation of feeding behavior as mediated by visual stimuli in striped mullet, *Mugil cephalus*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada [online]. 31. 1621-1630. [cit. 2016-03-20]. Dostupné z:

<<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Passos, C., Tassino, B., Loureiro, M., Rosenthal, G. G.** 2013. Intra- and intersexual selection on male body size in the annual killifish *Austrolebias charrua*. Elsevier: Behavioural Processes [online]. 2013 (96). 20-26. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Payne, R. J. H.** 1997. Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. Animal Behaviour [online]. 1998 (56). 651-662. Dostupné z:

<<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Persson, L., Alanärä, A.** 2014. The effect of shelter on welfare of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* reared under a feed restriction regimen. Journal of Fish Biology [online]. 85 (3). 645-656. DOI: 10.1111/jfb.12443. ISSN: 00221112. Dostupné z:

<<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

- Phillips, C. T., Johnston, C. E.** 2008. Sound production and associated behaviors in *Cyprinella galactura*. *Environmental Biology of Fishes* [online]. 82 (3). 265-275. DOI: 10.1007/s10641-007-9279-5. ISSN: 0378-1909. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Raffinger, E., Ladich, F.** 2009. Acoustic threat displays and agonistic behaviour in the red-finned loach *Yasuhikotakia modesta*. *Journal of Ethology* [online]. 27 (2). 239-247. DOI: 10.1007/s10164-008-0109-9. ISSN: 0289-0771. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Rincón, P.** 2001. Intraspecific aggression in rosyside dace, a drift-feeding stream cyprinid. *Journal of Fish Biology* [online]. 59 (4). 968-986. DOI: 10.1006/jfbi.2001.1711. ISSN: 00221112. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Rinchard, J.** 1996. Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *Journal of Fish Biology* [online]. 49 (5). 883-894. DOI: 10.1006/jfbi.1996.0219. ISSN: 00221112. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Rinchard, J., Kestemont, P.** 1996. Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *Journal of Fish Biology* [online]. 49 (5). 883-894. DOI: 10.1006/jfbi.1996.0219. ISSN: 00221112. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Rutte, C., Taborsky, M., Brinkhof, M. W. G.** 2006. What sets the odds of winning and losing? *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 21 (1). 16-21. DOI: 10.1016/j.tree.2005.10.014. ISSN: 01695347. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>
- Schiemer, F. & Waidbacher, H.** 1992. Strategies for Conservation of a Danubian Fish Fauna. - In: Boon, P. J., Calow, P. & Petts, G. J. (eds.): *River Conservation and Management*. John Wiley & Sons Ltd.: 363-382.
- Silva, A. C., Perrone, R., Zubizarreta, L., Batista, G., Stoddard, P. K.** 2013. Neuromodulation of the agonistic behavior in two species of weakly electric fish that display different types of aggression. *Journal of Experimental Biology* [online]. The Company of Biologists Ltd. (216). 2412-2420. DOI: 10.1242/jeb.082180. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>
- Smith, J. M., Parker, G. A.** 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* [online]. 24 (1). 159-175. DOI: 10.1016/S0003-3472(76)80110-8. ISSN: 00033472. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>>

**Sousa-Santos, C., Robalo, J., Almada, V.** 2014. Spawning behaviour of a threatened Iberian cyprinid and its implications for conservation. *Acta ethologica* [online]. 17 (2). 99-106. DOI: 10.1007/s10211-014-0185-5. ISSN: 0873-9749. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Tedesco, P. A., Sagnes, P., Laroche, J.** 2009. Variability in the growth rate of chub *Leuciscus cephalus* along a longitudinal river gradient. *Journal of Fish Biology* [online]. 74 (1). 312-319. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2008.02134.x. ISSN: 00221112. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Unver, B., Kekilli, S.** 2012. Reproduction biology of chub living in Lake Hafik. *Iranian Journal of Fisheries Sciences* [online]. vol 11 (3). p681-692. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Ward, A., Axford, S., Krause, J.** 2002. Mixed-species shoaling in fish: the sensory mechanisms and costs of shoal choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 52 (3). 182-187. DOI: 10.1007/s00265-002-0505-z. ISSN: 0340-5443. Dostupné z: <http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Závorka, L., Naslund, J., Aldvén, D., Hojesjo, J., Johnson, J. I., Wright, J.** 2015. Effects of Familiarity and Population Density on Competitive Interactions and Growth: An Experimental Study on a Territorial Salmonid Fish. *Ethology* [online]. 121 (12). 1202-1211. DOI: 10.1111/eth.12436. ISSN: 01791613. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>

**Zubizarreta, L., Stoddard, P. K., Silva, A., Koenig, W.** 2015. Aggression Levels Affect Social Interaction in the Non-Breeding Territorial Aggression of the Weakly Electric Fish, *Gymnotus omarorum*. *Ethology* [online]. 121 (1). 8-16. DOI: 10.1111/eth.12299. ISSN: 01791613. Dostupné z: <<http://apps.webofknowledge.com.infozdroje.czu.cz/>