

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta tropického zemědělství



Česká zemědělská univerzita v Praze

**Fakulta tropického
zemědělství**

Vliv socializace na agresivní chování ryb

Bakalářská práce

Praha 2016

Vedoucí diplomové práce:

Ing. Tamara Fedorova, Ph. D.

Vypracovala:

Veronika Ledvinová

Prohlášení

Čestně prohlašuji, že jsem tuto práci na téma Vliv socializace na agresivní chování ryb vypracovala samostatně a všechny použité literární prameny jsem řádně uvedla v referencích.

V Praze dne 14. dubna 2016

.....
Veronika Ledvinová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí mé práce Ing. Tamaře Fedorové, Ph.D. za vstřícný přístup, trpělivost při konzultacích a cenné rady, které mi poskytla. Dále bych chtěla poděkovat mé rodině za finanční a emoční podporu, kterou mi poskytovala během mého studia.

Abstrakt

Cílem bakalářské práce bylo shrnutí a porovnání studií zaměřených na socializaci a její vztah k agresivnímu chování ryb. Práce byla soustředěna převážně na rody *Betta*, *Astronotus* a *Poecilia*, u kterých je toto téma nejčastěji zkoumáno, vzhledem k jednoduchosti jejich chovu a jejich zajímavým projevům agresivního chování. Chování zvířat je ovlivněno jejich fyzickým stavem a sociálním prostředím. Toto prostředí je obzvláště důležité, neboť jedinci musí reagovat na omezení stanovená jedinci stejného druhu a jejich přítomnost ovlivňuje spoustu druhů chování včetně agresivity. Jako agresivní chování se označuje takové chování, které způsobuje zranění jinému zvířeti, většinou stejného druhu. V některých studiích bylo zjišťováno, jaký vliv má na agresivitu ryb sociální izolace. Porovnání studií ukázalo, že sociální izolace může značně ovlivnit agresivní chování u bojovnice pestré i u vrubozubce pavího. Izolované ryby byly agresivnější než neizolované, ať už byly ryby odděleny v raném věku, či v pozdější době. Ve vybraných studiích se často objevoval efekt publika, jak se označuje jev, kdy přihlížející ryby mohou pouhým pozorováním útočných signálních interakcí mezi ostatními rybami získávat důležité informace o příslušnících stejného druhu, aniž by se samy jakkoliv zapojily. Tento jev někdy námluvné chování podpoří, jako je tomu u samců bojovnice pestré a někdy se ho naopak jedinci snaží před rivalem skrývat, jak tomu bývá u živorodek. Tento mezidruhový rozdíl je pravděpodobně způsoben tím, že živorodky reagují na riziko konkurence spermií. Efekt publika může působit i na interakce mezi samcem a samicí. Přihlížející ryby mohou také zvýšit svou agresivitu jako následek pozorování souboje dvou samců. Toto chování se nazývá jako „priming efekt“ a bylo pozorováno například u samců bojovnice pestré.

Klíčová slova: sociální chování, *Betta splendens*, *Astronotus ocellatus*, *Poecilia* sp., gupka, bojovnice pestrá, živorodka

Author's abstract

The aim of the bachelor thesis was to summarize and compare studies focused on socialization and its relation to fish aggressive behavior. The thesis was predominantly focused on *Betta*, *Astronotus* and *Poecilia* species, which are often used for studies about this subject, because of their easy breeding and their interesting displays of aggressive behavior. Animal behavior is influenced by their physical condition and social background. This background is especially important, because individuals have to respond to constraints imposed by conspecifics and their presence affects many behaviors including aggressiveness. We can describe aggressive behavior as a behavior which causes injury to another animal, mostly conspecific. In some studies was examined the influence of social isolation on fish aggressiveness. Comparing these studies revealed that social isolation can considerably affect aggressive behavior in Siamese fighting fish and the "Oscar fish". Isolated fish were more aggressive than non-isolated fish, whether the fish were separated at an early age or later. In selected studies often appeared an audience effect, how we can call the phenomenon, when bystander fish can receive an important information about conspecifics simply by observing aggressive signal interactions between them without getting involved in any way. This effect sometimes increases courtship behavior as is the case of male Siamese fighting fish and sometimes males conversely try to hide this behavior in front of rival, as is the case of livebearer fish. This interspecific difference is probably caused by livebearer fish which respond to possible sperm competition risk. The audience effect can affect male-female interactions too. Bystander fish can also increase their aggressiveness after observing male fights. This behavior is called priming effect and it was detected for example at male Siamese fighting fish.

Key words: social behavior, *Betta splendens*, *Astronotus ocellatus*, *Poecilia* sp., guppy, Siamese fighting fish, livebearer

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíl práce	2
3. Metodika	3
4. Literární rešerše	4
4.1. Vybrané druhy ryb	4
4.1.1. Živorodka duhová (<i>Poecilia reticulata</i>) a živorodka mexická (<i>Poecilia mexicana</i>)	4
4.1.1.1. Původ a rozšíření	4
4.1.1.2. Popis	4
4.1.1.3. Chov	7
4.1.1.4. Rozmnožování	7
4.1.2. Bojovnice pestrá (<i>Betta splendens</i>)	7
4.1.2.1. Původ a rozšíření	9
4.1.2.2. Popis	9
4.1.2.3. Chov	9
4.1.2.4. Rozmnožování	12
4.1.3. Vrubozubec paví (<i>Astronotus ocellatus</i>)	12
4.1.3.1. Původ a rozšíření	12
4.1.3.2. Popis	12
4.1.3.3. Chov	13
4.1.3.4. Rozmnožování	13
4.2. Základy etologie a sociálního chování	14
4.2.1. Etologie	14
4.2.2. Kaspar-Hauserovy pokusy	15
4.2.3. Sociální chování ryb	15
4.2.3.1. Dominance	16
4.2.3.2. Teritorialita	17
4.3. Agresivní chování	18
4.3.1. Teorie vzniku agresivního chování	19
4.3.2. Bojovné chování a hrozby	19
4.3.3. Lateralita	21
4.3.4. Nervové a humorální řízení agresivity	21
4.3.5. Faktory prostředí ovlivňující agresivitu	22
4.3.5.1. Počet jedinců	22
4.3.5.2. Velikost těla	22
4.3.5.3. Zdroje potravy	22
4.3.5.4. Možnost úkrytu	22
4.4. Agresivní chování v souvislosti se socializací ryb	22
4.4.1. Vliv sociální izolace na agresivitu ryb	24
4.4.2. Efekt publika a tajné sledování	25
4.4.3. Priming efekt	28
5. Závěr	30
Reference	31

Seznam obrázků:

Obrázek 1: Samec živorodky duhové.....	5
Obrázek 2: Samice živorodky duhové.....	5
Obrázek 3: Samec živorodky mexické.....	6
Obrázek 4: Samice živorodky mexické.....	6
Obrázek 5: Souboj dvou samců bojovnic.....	8
Obrázek 6: Pestře zbarvený samec bojovnice pestré.....	10
Obrázek 7: Pestře zbarvený samec bojovnice pestré.....	10
Obrázek 8: Samice bojovnice pestré.....	11
Obrázek 9: Samec bojovnice pestré s černým zbarvením.....	11
Obrázek 10: Mladý vrubozubec paví.....	13
Obrázek 11: Kančík červenohrdlý	20
Obrázek 12: Rozzlobený samec bojovnice.....	20
Obrázek 13: Schéma experimentu zaměřeného na efekt publika u bojovnic.....	28

1. Úvod

Studium agresivního chování, které je projevem socializace některých druhů ryb, se těší stále větší oblibě. Jako sociální chování označujeme chování, které vyplývá z kontaktu dvou či více jedinců a může být nejen pozitivní, ale i negativní, jako je například vzájemná agresivita mezi jedinci (Veselovský, 2005). Termín socializace poukazuje na procesy, kdy se jedinec začleňuje do společnosti. Tento postup je důležitý k tomu, aby se přizpůsobil a mohl tak fungovat s dalším jedincem či větší sociální skupinou (Grusec & Hastings, 2015). Ke zvýšené agresivitě ryb může vést několik faktorů, jako je například dominance nebo podřízená zkušenost (Nelissen & Andries, 1988), hladina androgenů (Rankin et al., 1983) či sociální izolace (Gómez-Laplaza & Morgan, 2000). Co se týče posledního činitele, můžeme pozorovat různé účinky v závislosti na druhu ryb, délce izolace a dalších faktorech souvisejících se sociální organizací (Gonçalves-de-Freitas & Mariguela, 2006). Způsob chovu tedy může značně ovlivnit agresivní chování jedinců, čímž se zabývala řada studií, které pro výzkum využívají akvarijní ryby, jako modelové organismy. Převážná většina studií, zabývajících se vlivem socializace na agresivní chování, používala druhy ryb, které mají společné vlastnosti a hodí se tak k těmto účelům. Patří mezi ně živorodka druhová (*Poecilia reticulata*), živorodka mexická (*Poecilia mexicana*), bojovnice pestrá (*Betta splendens*) a vrubozubec paví (*Astronotus ocellatus*). Co mají tyto ryby společného? Všechny tyto druhy akvarijních ryb jsou poměrně nenáročné na chov, nevyžadují příliš mnoho zkušeností a nemají vysoké nároky na chovné prostředí. Dalším společným znakem jsou jejich sociální projevy, jako je zvýšená agresivita při různých podnětech. Agresivní interakce se mezi rybami často objevují během namlouvacích rituálů a tření za přítomnosti třetí strany v podobě rivala či atrapy (Dzieweczynski et al., 2009; Ziege et al., 2009; Plath et al., 2010). Vybrala jsem si jako téma pro svou bakalářskou práci agresivní chování ryb, které je v uveřejněných pracích často zmiňováno, avšak výzkum této oblasti v souvislosti se socializací byl prováděn pouze ojedinele.

2. Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je zpracování odborné literární rešerše, zabývající se vlivem socializace na agresivní chování ryb. V první části bude práce zaměřena na biologii vybraných druhů ryb, základy etologie, sociální chování ryb, agresivitu a charakteristiky, které je ovlivňují. V druhé části práce budou shrnuty a porovnávány výsledky studií zabývajících se vztahem mezi agresivitou ryb a socializací.

3. Metodika

Hlavní metodou v této bakalářské práci bylo zpracování literární rešerše s využitím aktuálních zdrojů zejména z článků z vědeckých databází (např. Web of Knowledge, Scopus). Práce byla zaměřena převážně na rody *Betta*, *Astronotus* a *Poecilia*, u kterých je toto téma nejčastěji zkoumáno. Výsledky odborných publikací byly zhodnoceny a vzájemně porovnány. V práci byla použita závazná forma citací podle Pravidel citování FTZ (2014) a byla zpracována na základě doporučení v Manuálu pro psaní bakalářských prací FTZ (2016).

4. Literární rešerše

4.1. Vybrané druhy ryb

4.1.1. Živorodka duhová (*Poecilia reticulata*) a živorodka mexická (*Poecilia mexicana*)

Živorodka duhová (gupka, paví očko) i živorodka mexická (Atlantic molly), patří do čeledi živorodkovití (Poeciliidae) a podčeledi živorodky (Poeciliinae), mají mnoho společných znaků. U živorodých ryb, jak už název napovídá, jsou rozena živá mláďata. Živorodky v přírodě žijí pospolu v hejnech, nicméně v akváriu se většinou vytvoří sociální žebříček, kdy nejsilnější samec je označován jako zvíře alfa. Dominantní samci obvykle agresivně brání hejna samic (Hieronimus, 2015). Oba tyto druhy mají klidnou, mírumilovnou a společenskou povahu (Alderton, 2006).

4.1.1.1. Původ a rozšíření

Prvotně obývali živorodkovití výhradně celou Ameriku (od USA až po Argentinu), časem však byly některé druhy vysazeny v různých státech světa, až se rozšířily téměř do všech sladkých vod tropů a subtropů po celém světě. Dnes je můžeme nalézt dokonce na spoustě míst jižní Evropy a paví očko dokonce i v teplejších potůčcích střední Evropy – Německo (Hieronimus, 2015).

Konkrétně živorodka duhová je původem z Brazílie a Barbadosu a je velice přizpůsobivá, neboť gupky dnes žijí nejen ve sladké a brakické vodě, ale také v mořské vodě (Verhoef, 2010).

Živorodka mexická, jak již její druhový název vypovídá, pochází ze střední Ameriky. Nalezneme ji ve vodách severního Mexika i Guatemaly a Hondurasu (Alderton, 2006).

4.1.1.2. Popis

Paví očko měří okolo 5 cm a existuje několik tisíc různých variant fenotypových projevů, lišících se v barvách, kresbě i tvaru ploutví a které jsou od svých divokých předků velice odlišné. Samci jsou, podobně jako je tomu u bojovnic, pestřeji zbarvení než samice, jak je tomu patrné z Obrázku 1 a 2. Samečci bývají také menší a štíhlejší.

Nejznámější variety gupek mají vlajkový či trojúhelníkový typ ocasu a mezi nejčastější druhy zbarvení těchto ryb patří červené, černé a pestré. Samečci, chováni akvaristy, mají mnohdy dlouhé ploutve a jsou tak snadnými cíly pro nepřátelské druhy ryb (Alderton, 2006; Verhoef, 2010). Samice bývají téměř vždy jednobarevné, mívají béžově šedé zbarvení (Hieronimus, 2015). Ve volné přírodě můžeme nalézt hlavně formu divokou, která se vyznačuje krátkou ocasní ploutví. Zbarvení divokých gupek jsou také velice rozmanitá (Verhoef, 2010).



Obrázek 1: Samec živorodky duhové (zdroj:http://www.chovzvirat.cz/images/zvirata/zivorodka-duhova_rse65kz.jpg).



**Obrázek 2: Samice živorodky duhové (zdroj:
<http://www.segrestfarms.com/images/products/19601813.jpg>).**

Živorodky mexické jsou poněkud větší, měří asi 8,5 cm a jejich zbarvení v přírodě je značně variabilní – od modrých tónů přes žlutou až po odstíny stříbrné. Někteří jedinci mívají i tmavší barevné odstíny (Alderton, 2006). Na Obrázku 3 a 4 je dobře viditelný rozdíl ve zbarvení a stavbě těla mezi samcem a samicí.



Obrázek 3: Samec živorodky mexické (zdroj: http://blogs.scientificamerican.com/not-bad-science/files/2011/07/poecilia_mexicana.jpg).



Obrázek 4: Samice živorodky mexické (zdroj: http://i.telegraph.co.uk/multimedia/archive/02425/B336DJ_2425392b.jpg).

4.1.1.3. Chov

Chov pavích oček je velice jednoduchý. Délka jejich života bývá okolo 3 let. Voda určená k chovu by měla mít teplotu mezi 24-26°C (Hieronimus, 2015), postačí i 17°C. Optimální prostředí je neutrální pH a měkká voda. Měli bychom přidávat alespoň trošku mořské soli (Verhoef, 2010). Gupky jsou všežravci a lze je chovat i v menších akváriích (Verhoef, 2010; Hieronimus, 2015).

Živorodka mexická je středně náročná na chov. Dožívá se 5 let. Vyžaduje teplotu mezi 24 a 27°C, tvrdou a zásaditou vodu. Je také všežravec - jako potravu můžeme použít umělé, rostlinné a menší živé krmivo (Alderton, 2006).

4.1.1.4. Rozmnožování

Při námluvách samec před samicí předvádí krásný tanec, při kterém je prohnutý a má napnuté ploutve (Hieronimus, 2015). Typickou vlastností těchto ryb je způsob, kterým se rozmnožují. Samci přenášejí do samice sperma pomocným pohlavním orgánem (gonopodiem) a jikry jsou tak oplozeny přímo uvnitř těla, kde se v bezpečí vyvíjí (Alderton, 2006; Hieronimus, 2015). Samice živorodek mohou skladovat spermie pro několik po sobě jdoucích vrhů. Nepotřebují tedy k oplodnění znovu samce, a proto je tu riziko konkurence spermií vysoké (Smith, 1984). Množí se rychle a malou vodní nádrž tak v krátké době zcela zaplní (Kothe, 2009). Samice gupek začínají rodit asi měsíc po páření a rodí 50-100 mlád'at v jednom vrhu, u živorodky mexické to může být dokonce až 300 mlád'at za jeden vrh. Po porodu jsou mlád'ata ihned požírána samicí, pokud před ní nemají možnost úniku, neboť jsou mnohdy považována za potravu (Alderton, 2006).

4.1.2. Bojovnice pestrá (*Betta splendens*)

Bojovnice pestrá, neboli „beta“ je fakultativní sladkovodní ryba, často používaná pro studium agresivního chování (Verhoef, 2010). Bojovnice slouží perfektně pro různé studie sociálního chování ryb, neboť jejich agresivní chování je stereotypní a dobře zdokumentovatelné (Halperin et al., 1992). U ryb tohoto druhu můžeme často pozorovat zvláštnosti, jako je efekt publika, priming efekt a také efekt tajného sledování (Doutrelant & McGregor, 2000). Tyto typy chování jsou podrobněji popsány v kapitole 4.4. Agresivní chování v souvislosti se socializací ryb. Je též oblíbenou rybou mezi

akvaristy a v Thajsku jsou chovány již více než 200 let. Bojovnice patří do třídy paprskoploutvých ryb (Actinopterygii), podtřídy kostnatí (Teleostei), řádu ostnoploutví (Perciformes) a do podřádu labyrintky (Anabantoidei). Tento druh můžeme zařadit do čeledi guramovití (Osphronemidae) společně s čichavci a rájovci (Kothe, 2009), někteří autoři však tento druh řadí do čeledi labyrintkovití (Belontiidae), neboť charakteristickým znakem této skupiny ryb je specifický přídavný orgán zvaný labyrint, který rybám umožňuje dýchat přímo vzduch nad vodní hladinou. Tyto ryby musí mít tedy volný přístup k hladině (Verhoef, 2010)

Latinský název *Betta splendens* znamená „nádherný bojovník“ a vznikl tak kvůli kráse a bojovné povaze samců. V Thajsku je tradicí sledovat a sázet na dva bojující samce, kdy souboje někdy končí i smrtí. Jeden z těchto soubojů je zobrazen na Obrázku 5, kde jsou patrné otrhané ploutve bojujících samců. Obchod s tímto druhem ryb, který trvá již od nepaměti, se příliš nezměnil ani v dnešní době. Ryby chované k boji jsou selektovány pro jejich velké a silné tělo s tvrdými šupinami a menší ploutve, které slouží jako ochrana proti kousnutí soupeřem. Barevné vzory zde mají až druhořadý význam (Monvises et al., 2009).



Obrázek 5: Souboj dvou samců bojovnic (zdroj: <http://cdn.c.photoshelter.com/img-get/I0000f.jNkgXLfVQ/s/500/400/BY05-117z.jpg>).

4.1.2.1. Původ a rozšíření

Bojovnice pestrá byla v roce 1874 importována z tehdejšího Siamu (nynější Thajsko) do Francie. O 19 let později francouzský akvarista Jeunet popsal rozmnožování bojovnic, což mělo za následek rychlé rozšíření těchto ryb po celé Evropě. V roce 1910 byly živé exempláře exportovány do Spojených států, kde se staly okamžitým hitem mezi akvaristy. V 19. i 20. století byly bojovnice známé pod různými názvy, jako například *Betta pugnax* či *Betta cambodia*, avšak vždy se jednalo o druh *Betta splendens*, pouze chybně pojmenovaný (Goldstein, 2004). Volně žijící bojovnice obývají především klidnější tekoucí nebo stojaté vody v Asii, zejména v Thajsku, Vietnamu a Kambodži (Kothe, 2009). Často se nacházejí v kanálech nebo stokách protékajících thajskými městy. S jistotou se nedá určit prvotní areál těchto ryb či jejich původní zbarvení, neboť rozličné kmeny vnikly křížením jedinců z celého Thajska (Alderton, 2006).

4.1.2.2. Popis

Obě pohlaví mají velikost okolo 6 cm, rozdíl však můžeme pozorovat u zbarvení a délky ploutví. Samečci mívají sytější zbarvení a nápadně prodloužené ploutve (Kothe, 2009). V současné době můžeme najít spoustu vyšlechtěných, rozmanitě zbarvených mutací v akvaristických prodejnách, sahajících od bílé přes žlutou až k purpurové. Některé barevné varianty samců jsou vyobrazeny na Obrázku 6 a 7, nepřilíš výrazná samička je poté vyobrazena na Obrázku 8. Existuje také černé zbarvení, zobrazené na Obrázku 9. Černá barva bojovnic však není mezi akvaristy příliš oblíbená, neboť nositelem této barvy je u bojovnic letální gen. Pokud se tedy vytřou dva černě zbarvení jedinci, část potomků uhyne. Základní druhy se potom rozeznávají podle variant ploutví (Alderton, 2006).

4.1.2.3. Chov

Ani bojovnice nejsou příliš náročné na chov, dobře se cítí ve větších i v menších akváriích. Ryby preferují stojatou vodu o teplotě 25-28 °C a mají rády svůj klid. Krmit je můžeme jak suchou potravou v podobě vloček, tak i živou potravou, jako jsou komáří larvy nebo nitěnky (Verhoef, 2010). Délka života bojovnice dosahuje průměrně pouze okolo dvou let (Alderton, 2006).



Obrázek 6: Pestře zbarvený samec bojovnice pestré (zdroj: http://nd05.jxs.cz/582/108/3c42ec5cb0_83890595_o2.jpg).



Obrázek 7: Pestře zbarvený samec bojovnice pestré (zdroj: http://aquariumfish.net/images_01/betta_male_blue_120125a2_w0640.jpg).



Obrázek 8: Samice bojovnice pestré (zdroj: https://www.livefish.com.au/media/catalog/product/cache/1/image/5a36e75c8f388e10b51d0a36f0f80b96/f/e/female_betta_2.jpg).



Obrázek 9: Samec bojovnice pestré s černým zbarvením (zdroj: <https://s-media-cache-ak0.pinimg.com/736x/c2/55/08/c25508cb15882c184a0b2846f7f4cdf1.jpg>).

4.1.2.4. Rozmnožování

Chovný pár bojovnic je vhodné přesunout do samostatné třecí nádrže, která by měla být relativně mělká, kolem 20 cm (Alderton, 2006), avšak postačí i 10-15 cm (Verhoef, 2010). Ryby jsou při tření omotané kolem sebe a celé tření trvá okolo dvou hodin. Samec bojovnice staví pěnová hnízda, do kterých nosí v tlamě posbírané jikry, dokud všechny neposbírá. Poté by se samička měla ihned separovat, neboť samec ochraňuje pěnové hnízdo a mohl by na ní zaútočit. Mláďata se vylíhnou po 48 hodinách a začnou plavat po dalších čtyřech dnech (Alderton, 2006).

4.1.3. Vrubozubec paví (*Astronotus ocellatus*)

Vrubozubci paví patří do čeledi vrubozubcovití (Cichlidae) a této cichlidě se mezi akvaristy často nazývají také „Oskar“ (Kothe, 2009). Pohlaví se u vrubozubce pavího poznává velmi těžko. Nejlépe to lze v době tření, protože samičky mají viditelnou genitální papilu. Je vhodné je chovat pouze v párech, neboť samec a samice mezi sebou mají opravdu silné pouto (Alderton, 2006). Tyto ryby nastolují sociální hierarchii a chrání si svá teritoria (Beeching, 1997). V prodejnách se zvířaty vrubozubce paví často vidíme v izolaci, vzhledem k jejich velké agresivitě (Gonçalves-de-Freitas & Mariguela, 2006).

4.1.3.1 Původ a rozšíření

Tato cichlida je původem z povodí Amazonky a Orinoka směrem na jih až do Paraguaye (Alderton, 2006). Další známou oblastí výskytu je Francouzská Guyana (Kothe, 2009).

4.1.3.2. Popis

Vrubozubec může měřit na délku až 40 cm, běžně však mívá délku do 30 cm (Verhoef, 2010). Existuje mnoho rozličných forem této ryby. Základní zbarvení je tmavší, zelenohnědé s červenooranžovými stopami, které tvoří kresbu. Tato kresba však není pravidelná a je velmi proměnlivá (Alderton, 2006). Mladé ryby mají krásné a jasné zbarvení (Obrázek 10), ale s růstem a přibývajícím věkem ztrácí barvy a dostávají šedohnědé zbarvení s vybledlejšími oranžovými prvky. K názvu vrubozubec paví vedla černá tečka, kterou mají na ocasní ploutvi a která jim zůstává po celý život (Verhoef, 2010).



Obrázek 10: Mladý vrubozubec paví (zdroj: <https://i.ytimg.com/vi/FTwtZjLhFOM/hqdefault.jpg>).

4.1.3.3. Chov

Tyto ryby velmi rychle rostou a potřebují tak velké akvárium. Nejsou náročné na složení vody a vyžadují její teplotu mezi 22 a 25 °C. Přijímají obrovské množství potravy v podobě krmiva pro cichlidy, řas a živého krmiva. Jejich typickou vlastností je „žebření“ o krmivo. Když se ochočí, přijmou potravu od člověka také z ruky, a proto jsou mezi akvaristy velmi oblíbené (Verhoef, 2010).

4.1.3.4. Rozmnožování

V době tření jsou tyto teritoriálně se chovající ryby velmi nesnášlivé a s oblibou vyrývají ze dna všechny rostliny (Kothe, 2009). Vrubozubci jsou velice plodní a dobře pečují o své potomky. Starají se o jikry a potěr a ochraňují je před vetřelci (Verhoef, 2010).

4.2. Základy etologie a sociálního chování

4.2.1. Etologie

Pod pojmem etologie rozumíme biologii chování živočichů. Tento vědní obor studuje chování zvířat za pomoci biologických metod. Pod chování zvířat spadá velmi mnoho projevů, které jsou většinou pro daný druh typické a téměř neměnné. Existují dva druhy chování – zděděné a naučené. U prvního typu chování se zvíře chová podle dědičných informací uložených v genomu. Jedná se o režim „druhovému paměti“ a informace se tak předávají z generace na generaci v rámci jednoho druhu zvířat. Druhý typ chování je podmíněn získanými zkušenostmi a tento systém, který je otevřený a měnitelný se označuje jako „paměť individuální“ (Veselovský, 2005). Oba tyto typy chování se vyvíjí v závislosti na prostředí, ve kterém daný druh žije (Oyama, 1985).

Dříve bylo mezi vědci předpokládáno, že chování ryb je téměř výhradně vrozené a je automatické. Etologové jejich projevy charakterizovali jako řadu neměnných modelů chování, založených na reakcích na okolní podněty, avšak v několika posledních desetiletích byl tento omyl vyvrácen. Bylo zjištěno, že se ryby projevují širokou škálou sofistikovaného chování a že učení hraje stěžejní roli ve vývoji chování ryb, podobně jako je tomu u ostatních obratlovců (Brown et al., 2001).

Zvířata svým chováním interagují s prostředím, ve kterém žijí a snaží se na něj adaptovat, zajišťují tak spojení mezi fyziologickými a ekologickými činy. Například, když se koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*) utká s potenciálním predátorem, jako je štika, přestane přijímat potravu, zvedne své ochranné ostny a začne opatrně prozkoumávat větší rybu. Dále záleží na okolnostech – může se pomalu vzdálit pryč od predátora, možná se přidat ke skupině dalších koljušek, či uprchnout rychle do úkrytu. Tyto odezvy jsou doprovázeny pozoruhodnými fyziologickými změnami, ale klíčové reakce jsou behaviorální (Huntingford et al., 2012).

Chování lze zkoumat z různých perspektiv. Behaviorální variabilita může být způsobena například rozdíly mezi jednotlivci v genech, věku, velikosti, pohlaví, historii vývoje a morfologických či fyziologických omezeních. Dále může také souviset s prostředím, s nímž se jedinec setkává nebo již setkal a vyplývat z jeho předešlých

zkušeností. Každý z výše zmiňovaných faktorů ovlivní chování jedince v určitém čase a na určitém místě, nicméně více komplexní pochopení druhů chování se ukáže pouze tehdy, když tyto různé perspektivy spojíme (Brown et al., 2011).

4.2.2. Kaspar-Hauserovy pokusy

Jednou z metod, kterou můžeme zjistit, zda je dané chování podmíněné geneticky, je zabránit chovanému jedinci, aby čerpal v průběhu vývoje zkušenosti učení. Tato metoda se nazývá Kaspar-Hauserův experiment a byla pojmenována podle chlapce, který se náhle a záhadně objevil v roce 1828 v německém městě Norimberk. Hauser byl evidentně „divoké dítě“. Své dětství údajně prožil v tmavém pokoji, aniž by přišel do kontaktu s jiným člověkem a vždy po probuzení nacházel vodu a potraviny, které někdo tajně přinášel. Jeho projevy chování byly podivné a zmatené a jeho původ nebyl nikdy dostatečně vyjasněn. Podobně jako tohoto chlapce, může izolace zvířecího jedince od okolí trvale poznamenat a poškodit a nelze je poté nezaujatě porovnávat s běžně vychovanými jednotlivci. Kaspar-Hauserovy pokusy byly založeny na spontánních přednostech odděleně chovaných zvířat. Pokud chceme například vědět, zda má zkoumaný druh preferenci pro specifickou potravu, postačí, když mu při tomto pokusu nedovolíme získat s touto potravou zkušenost. Pokud jí i tak dá zvíře přednost, dá se předpokládat, že preference je vrozená (Veselovský, 2005; Roeckelein, 2006).

Podle modelu Kaspar-Hauser odchoval Seitz (1940, 1942) v izolaci několik samců tlamovce (*Haplochromis strigigena*) a sledoval poté jejich reakce na sexuální protějšek. Samci odchovaní tímto způsobem nevěděli, jak by partnerka měla vypadat a reagovali imponováním i na kuličku vyrobenou z šedé plastelíny.

Byl také proveden experiment, při kterém bylo odchováno několik druhů ryb, žijících běžně v hejnech, v izolaci a zároveň jim nebylo umožněno vidět svůj odraz ve skle nádrže a ve vodní hladině. Takto odchované ryby nebyly později schopné začlenit se do hejna (Aronson et al., 1970).

4.2.3. Sociální chování ryb

Chování lze skutečně chápat pouze tehdy, pokud pochopíme souvislost mezi individuálním fyzickým a sociálním prostředím. V různém prostředí mohou být projevována různá chování. Sociální prostředí je obzvláště důležité, protože jednotlivci

musí reagovat na omezení stanovená jedinci stejného druhu, která se mohou rychle a často měnit. Přítomnost ostatních jedinců ovlivňuje mnoho druhů chování, od potravního až po agresivní a ovlivní jak projev chování jedince, tak i jeho načasování a lokaci. Sociální prostředí může ovlivnit nejen námluvy, ale i úspěch reprodukce (Dzieweczynski et al., 2009).

Samci ryb vykazují množství projevů, směřovaných k samicím, jako je kroužení či kličkování a používají další druhy chování ke komunikaci s jinými samci i samicemi (Clayton & Hinde, 1967). To umožňuje samcům komunikovat s více jedinci současně a měnit při tom úmysl signálu. Mnoho studií ukázalo, že samec bojovnice upravuje své agresivní projevy chování k rivalovi, pokud je pozorován příslušníky stejného druhu – publikem (Doutrelant et al., 2001; Matos & McGregor, 2002). Zatímco tyto studie byly zaměřeny na vliv sociálního prostředí na interakce mezi dvěma samci, je pravděpodobné, že sociální prostředí vyvíjí tlak i na interakce mezi samci a samicemi bojovnic (Dzieweczynski et al., 2009). Rivalové mohou škodit úspěšnosti námluv, protože mohou napadat samce, bránícího své území a vést s ním energeticky náročný souboj, nebo mohou dokonce ukrást oplodněné jikry. Samci, kteří se samicí dvoří o samotě, mají více úspěšných pokusů o reprodukci než samci, dvořící se v přítomnosti soupeře (Wong, 2004).

4.2.3.1. Dominance

Drews (1993) definuje dominanci jako vzor opakujících se agonistických interakcí mezi dvěma jednotlivci, který se vyznačuje shodnými výsledky ve prospěch stále stejného jedince z dané dvojice a vede spíše k ústupu jeho oponenta, než k vystupňování oponentova nepřátelského chování. Dominantní postavení má neměnný vítěz a poražený má tedy pozici podřízenou, submisivní. Tato definice se perfektně hodí pro dominanci měřenou v její nejprostší formě - mezi párem ryb, kde jeden z jedinců bude vyvolávat opakovaně souboje a druhý se stane submisivním (Abbott & Dill, 1989). Jednoduchost provedení tohoto experimentu je důkazem, že tyto etologické aspekty mohou být snadno pozorovány a je snadné brzy rozpoznat, které zvíře je dominantní (Sloman et al., 2006).

Status dominance může být ve skupinách ryb rychle hodnocen pomocí jednoduché sériové techniky oddělování. Jedná se o techniku, kdy je u ryb sledováno,

který jedinec monopolizuje zdroj potravy. Tento jedinec je poté oddělen od ostatních a označen jako dominantní. Další ryba, která převezme monopol odebraného dominantního jedince je označena jako druhý dominantní jedinec a následně je také oddělena od celé skupiny. Tímto způsobem se postupuje dále, dokud nejsou všechny ryby seřazeny podle dominance (Huntingford & Leaniz, 1997). Přestože během této techniky oddělování mohla být zaznamenána i agresivita ryb, důraz je kladen převážně na schopnost ryb monopolizovat zdroj potravy. Proto zde hlavním předpokladem k dominanci může být přednostní přístup ke zdrojům potravy při situacích, kdy si ryby konkurují (Bateson & Hinde, 1976). Dominance může být ve skupině ryb také zjištěna pozorováním této skupiny. Obvykle bývá zjišťována jak míra monopolizace zdrojů, tak i míra agresivity a pozorování mohou být prováděna v jednoduchých laboratorních akváriích, v nádržích s proudem, navržených tak, aby simulovaly přirozené prostředí ryb (Harwood et al., 2002) nebo dokonce přímo v přírodním prostředí (Nakano, 1995). Jedním z problémů při pozorování větších skupin ryb je, že některá zvířata mohou zůstat neaktivní nebo neprojevat agresivní interakce. Proto je při přidělování sociálního postavení níže hodnocených ryb nezbytné přikládat větší váhu parametrům jejich chování. Nicméně lineární hierarchická struktura při této technice není předpokladem, jako je tomu u sériové techniky oddělování, a existují proto statistické metody pro přiřazování postavení ryb i při těchto podmínkách. Tyto metody zahrnují informace o interakcích, které vedou k výhrám, prohrám či nerozhodným výsledkům v soubojích a generují hlavní index hodnoty dominance (Boyd & Silk, 1983). Hlavní index je založen na metodě porovnávání párů, používané například psychology (Luce, 1959).

Soužití různých druhů ryb v jednom akváriu může v extrémních případech vést k dominanci jednoho druhu a způsobit tak stres subdominantní skupině ryb, čímž se zvyšuje riziko jejich onemocnění. Měli bychom tedy důkladně zvážit sestavu různých druhů ryb v nádrži (Kraut, 2008).

4.2.3.2. Teritorialita

Jako teritorium obvykle označujeme jakékoliv chráněné území a obvykle je bráněno jednotlivcem nebo párem. Ryby mohou chránit jeden či více zdrojů najednou a nejčastěji brání úkryt, potravu, partnera, místo výtěru nebo potomstvo. Cílem

agresivity ryb ochraňujících své teritorium bývá nejčastěji případný predátor potomstva nebo jiný druh s podobnými nároky na životní prostředí (Reebs, 2008).

V teritoriálních soubojích často vyhrává ryba větší, někdy je však důležitá i motivace ryb, kterou můžeme nejčastěji pozorovat u cichlid, které chrání své potomstvo nebo jikry a jen zřídka jsou rodičovské cichlidy vypuzeny z hnízda. Když se v teritoriu jedné ryby ocitne ryba cizí, většinou platí, že při vzájemném souboji vyhraje ryba domácí právě díky své větší motivaci (Veselý, 2012).

4.3. Agresivní chování

Agresivita u zvířat je přirozeným chováním, které skutečně nebo potenciálně způsobuje zranění jinému zvířeti většinou stejného druhu. Případy bojů mezi různými druhy zvířat můžeme vidět pouze v případě, že spolu soupeří o různé zdroje – např. o potravu či úkryt. Některé druhy ryb jsou přirozeně agresivnější než jiné, což je pravděpodobně způsobeno evolucí, neboť různé druhy ryb se přizpůsobovaly odlišným prostředím. Rozdíl je i mezi pohlavími - samice ryb bývají obvykle méně agresivní než samci (Huntingford et al., 2012). Agonistické chování, které je někdy nesprávně zaměňováno za agresivní chování, představuje termín nadřazený, pod který spadá nejen agresivní chování, ale i všechny projevy, kterými si jednotlivci vzájemně vyhrožují. Etologické projevy agresivního chování u zvířat můžeme rozdělit na dvě části – útok a útěk (Veselovský, 2005).

Ve volné přírodě si samci bojovnic vytvářejí a hájí svá teritoria, která by mohla přilákat větší množství samic (Jaroensutasinee & Jaroensutasinee, 2001). Samci, kteří toto teritorium naruší, ohrožují jak jikry v hnízdě samce, tak jeho držení teritoria. To je důvod, proč jsou samci chránící své území více agresivní k jiným samcům než k samicím (Jaroensutasinee & Jaroensutasinee 2003).

Oliveira et al. (2001) zjistil, že samci cichlid - tlamouna mosambického (*Oreochromis mossambicus*) se projevovali výrazným zvýšením cirkulující hladiny androgenů poté, co sledovali vnitrodruhové souboje. V jiné studii Oliviera et al. uvádí (1998), že samci bojovnic reagovali po sledování souboje jedinců stejného druhu jinak na „vítěze“ než na „poraženého“.

4.3.1. Teorie vzniku agresivního chování

Jsou známy čtyři teorie vysvětlující agresivní projevy a chování, nicméně žádná z nich nebyla zatím důvěryhodně prokázána.

Jedna z těchto teorií pojednává o agresi vrozené. Tato teorie je postavena na myšlence, že se agresivita v jedinci nahromadí a poté je uvolněna. S postupem času mohou být agresivní projevy daného jedince spouštěny stále slabšími podněty (Lorenz, 1966). Hayes (2013) předpokládá, že agresivní chování je naučené. Agresivita může být naučena napodobováním v době dospívání podle vlastní zkušenosti či prostým pozorováním ostatních jedinců. Další teorie říká, že agresivita je vyvolávána frustrací. Pokud jedinci nemohou vyhovět svým určitým požadavkům, je agresivita odpovědí na jejich neuspokojenost (Dollard et al., 1939). Poslední teorie se nazývá reaktivní a podle ní jsou agresivní projevy odezvou na vnitřní i vnější stimuly (Hunt, 2010). Zillmann (1979) říká, že agrese je způsobena kombinací všech již zmiňovaných vlivů a je jejich výsledným projevem. Tvrzení, že je ovlivněna několika faktory spíše než pouze jedním, je nejvíce pravděpodobné (Hayes, 2013).

4.3.2. Bojovné chování a hrozby

Vnitrodruhově se bojovné chování nejčastěji projevuje v období rozmnožování, a je proto někdy nazýváno jako reprodukční souboj. Některé souboje zase souvisí s dominantními vztahy ve skupině. Mnoho druhů ryb jako je například bojovnice pestrá (McGregor et al., 2001), tlamoun mosambický (Ros et al., 2006) či akarka zelená - *Nannacara anomala* (Jakobsson et al., 1979) spolu bojuje vrháním mohutných vln vody směrem k oponentovi pomocí prudkých pohybů ocasní ploutve. Přestože se vlastně ryby navzájem během souboje nedotknou, pohyb ve vodě vyvolaný údery ocasem dává silný podnět vysoce citlivým bočně umístěným orgánům oponenta. U samců hořavek (*Rhodeus*) vznikají na jaře rohovitě bradavice na hlavě a snaží se tak jimi trknout navzájem. Je relativně vzácné vidět dva jedince doopravdy zapojené do smrtícího souboje a zraňovat se. Většinou pouze usilují o zmatení nepřítele či mu vyhrožují a snaží se ho tak zahnat (Tinbergen, 1990). U rozličně velkých a silných jednotlivců často stačí pouze přítomnost silnějšího k ústupu slabšího (Veselovský, 2005). Efekt hrozby je víceméně stejný jako samotný souboj – vede k rozmístění jedinců, neboť se vzájemně odpuzují. Optické zvětšení těla je velmi účinné při zastrašování protivníka.

Ryby roztáhnou co nejvíce své ploutve, což je běžné například u některých cichlid, které při projevech hrozby zvedají své skřele. Kančík červenohrdlý (*Thorichthys meeki* – Obrázek 11), který je jednou z nejhezčích amerických cichlid, a také perlovka červená (*Hemichromis guttatus*) mají tyto skřele zkrášleny velmi jasnými černými skvrnami, ohraničenými zlatým prstencem a dobře jim slouží ke zmohutnění hlavy (Tinbergen, 1990). Během vzájemného zastrašování plavou ryby vedle sebe tak, aby se působivost hrozby zvýšila. Také samci bojovnic pestrých roztahují své skřele, aby opticky zvětšili své tělo a zastrašili tím protivníka, což je zobrazeno na Obrázku 12. Samci koljušek se zase ve vodě staví téměř hlavou dolů a současně zastrašují protivníka křiklavě červenou barvou břicha (Veselovský, 2005).



Obrázek 11: Kančík červenohrdlý (zdroj: <http://www.seriouslyfish.com/wp-content/uploads/2014/06/Thorichthys-meeki-UM-1.jpg>).



Obrázek 12: Rozzlobený samec bojovnice (zdroj: <http://i.imgur.com/0Uk2tiS.jpg>).

Chování jedince ovlivňují bojovné signály, které o svém postavení vydává případný rival. Dominantními se stanou ty ryby, které v soubojích uspěly, a jejich posun na stupnici dominance můžeme zaregistrovat i na hladině neuroendokrinní soustavy (Huntingford et al., 2012). Signály mohou příjemce buď dráždit a vyvolávat větší agresivitu nebo naopak agresivitu utlumovat. Příkladem může být druh cichlidy (*Cichlasoma centrarchus*). Při souboji dvou samců tohoto druhu jeden z nich vydává zvuky s delšími pauzami a podněcuje tím agresivitu a útok protivníka, avšak když vydává zvuky s kratšími pauzami, efekt je opačný a agresivitu oponenta naopak potlačuje (Schwarz, 1974).

Na agresivitu ryb může mít vliv i prostředí, ve kterém je chováme. Ryby mohou reagovat na stejné opakované podněty v neměnném prostředí různými způsoby. Zaútočí pouze v některých případech a s různou intenzitou, což je způsobeno vnitřním stavem jedince (Huntingford & Turner, 1986).

4.3.3. Lateralita

Lateralizací agresivního chování rozumíme preferenci některých druhů zvířat k využívání levé či pravé vizuální sféry při různých činnostech jako je například útěk, hledání potravy či agonistické chování (Vallortigara et al., 2005). S tím také souvisí upřednostňování levého nebo pravého oka u některých druhů ryb obzvláště u druhů s laterálně umístěnými očima. Za intenzivní emoce jako je agresivní a nepřátelské chování zvířat nese zodpovědnost pravá hemisféra mozku (Vallortigara et al., 1998).

U některých druhů ryb byla tendence k lateralitě taktéž prokázána. V těchto případech byla preferována pravá hemisféra během útěku před predátory (Vallortigara et al., 1999).

4.3.4. Nervové a humorální řízení agresivity

Útočnost, stejně tak jako další stimulační oblasti, je řízena nervově i humorálně. Útoky jsou stupňovány s vyšší hladinou androgenů, zejména pak 5 α -dihydrotestosteron a proto v průběhu roku intenzita agresivity kolísá. Nejsilnější bývá při soubojích o teritoria a samice. Na agresivitu mají vliv také gonadotropní hormony z hypofýzy (Veselovský, 2005).

4.3.5. Faktory prostředí ovlivňující agresivitu

4.3.5.1. Počet jedinců

Počet ryb na jednotku plochy může mít značný vliv na agresivní chování. Bylo předpokládáno, že čím bude větší hustota ryb v nádrži, tím bude stupeň agresivity stoupat až do určitého bodu a poté znovu klesne, neboť začnou převažovat náklady na obranu vůči soupeřům nad přínosy (Huntingford et al., 2012). Hossain et al. (1998) tvrdí, že ryby v hustě obsazených nádržích mají menší sklony k agresivitě a kanibalismu.

4.3.5.2. Velikost těla

Velikost těla je také důležitým faktorem ovlivňujícím agresivitu. Některé druhy ryb jako je například vrubozubec paví, útočí pouze na menší jedince a před většími utíkají (Beeching, 1992). Také v případě, kdy jsou všechny ryby v nádrži stejně velké, můžeme pozorovat vyšší míru agresivity, protože se podobně velcí jednotlivci pokouší o stanovení sociálního žebříčku (Martins et al., 2006).

4.3.5.3. Zdroje potravy

Soupeření o potravu je velice časté jak vnitrodruhově, tak i mezi jednotlivými druhy ryb (Cutts et al., 2002). Jsou-li ryby krátkodobě bez přístupu k potravě, stávají se velmi agresivními (Andersson & Ahlund, 1991). Dlouhodobé hladovění u ryb vede naopak k menší agresivitě, neboť ryby se snaží o zachování své energie a boje by je více vyčerpaly (Huntingford et al., 2012).

4.3.5.4. Možnost úkrytu

Pro ryby je možnost úkrytu velice důležitá, protože jim poskytuje ochranu před predátory a přestání nepříznivých podmínek (Valdimarsson & Metcalfe, 1998). Jestliže není pro rybu dostupný přijatelný úkryt, roste míra stresu i v nepřítomnosti predátora (Fischer, 2000) a s tím souvisí i zvýšená agresivita jedinců (Hossain et al., 1998).

4.4. Agresivní chování v souvislosti se socializací ryb

Mimo faktory prostředí agresivitu ovlivňují i sociální faktory, které jsou ovlivněny interakcemi a vztahy mezi jedinci.

Mnohem agresivnější jsou mláďata, která musela v časném věku o potravu soupeřit s dalšími jedinci a také mláďata, která byla v prvních dvou až třech měsících uměle odchovaná, tj. bez kontaktu s matkou. Bojovná zůstávají i přesto, že mají dostatek potravy a nejsou tedy hladová (Veselovský, 2005).

Spousta zvířat používá informace z předchozích sociálních zkušeností a upravuje tomu své další chování a reakce na nové situace. S tím je spojen i fakt, že sociální zkušenost může ovlivnit výsledek následujícího souboje. Vítěz souboje s větší pravděpodobností znovu opět vyhraje a poražený opět prohraje, a to i s jinými soupeři. Tento efekt vítěze a poraženého podporuje utváření lineární hierarchie (Rutte et al., 2006). Prohra jedince u něj totiž snižuje pravděpodobnost podněcování dalšího souboje. Případná výhra v jedinci naopak vyvolává agresivní útoky při dalším boji. Vítěz má také tendenci vstupovat do boje s většími soupeři (Archer, 1988). Hsu a Wolf (1999) uvádí, že zkušenosti ze soubojů u jedinců přetrvávají minimálně 48 hodin, u poraženého vždy o něco déle než u vítěze.

Analýza chování zvířat vzhledem k sociálnímu prostředí se v posledních letech stala široce akceptovanou. Především se mnoho interakcí při páření neděje v soukromí, ale ve veřejném prostoru, což vyvolává otázku, jaký vliv to může mít na fokálního jedince i na přihlížejícího jedince (Plath et al., 2010).

Většina vybraných studií, zabývajících se agresivním chováním a jeho spojitostí se socializací byla zaměřena na efekt publika či funkční skupiny v sociálním chování ryb.

Jako efekt publika můžeme označit jev, kdy přihlížející ryby mohou pouhým pozorováním útočných signálních interakcí mezi ostatními rybami získávat důležité informace o příslušnících stejného druhu, aniž by se samy jakkoliv zapojily. Na druhou stranu pářící dvojice může také přizpůsobit a změnit své chování kvůli přítomnosti diváka (Bertucci et al., 2014). Bylo například zjišťováno, zda jsou přihlížející jedinci důvodem ke zvýšené agresivitě interagujících ryb při různých vnitrodruhových interakcích, jako je soupeření dvou samců, námluvné chování či preference při výběru partnera (Plath et al., 2007; Dzieweczynski et al., 2009; Ziege et al., 2009), což je podrobněji vysvětleno v následujících kapitolách.

V některých ze studií se také objevil tzv. priming efekt. Termínem priming označujeme mechanismus, během kterého má zpracování původní specifické informace vliv na další činnost a chování jedince. Tento efekt se často používá například k aktivaci různých stereotypů (Franěk, 2009).

Přihlížející jednotlivci mohou také během svého pozorování ostatních ryb při výběru partnera získat informace, které využijí k posouzení kvality potenciálního partnera (Mennill et al., 2003). Například samice raků červených (*Procambarus clarkii*) tajně sledují informace při soubojích samců a upřednostňují poté při výběru partnera ty samce, kteří v soubojích vyhráli (Aquiloni et al., 2008).

4.4.1. Vliv sociální izolace na agresivitu ryb

U vrubozubců pavích a u perleťovek (*Satanoperca jurupari*) byla pozorována agresivita hyper-agresivních jedinců. Takovýto jedinec útočí na ryby bez vymezení teritoria v prostoru celé nádrže. Výsledkem sledování ryb bylo to, že uměle odchovaná mláďata obou druhů byla agresivnější než mláďata odchovaná přirozeně (Novák, 2004).

Vliv sociální izolace na agresivní chování ryb byl podobně testován při jiném experimentu, taktéž u mláďat vrubozubce pavího. Vybraní jedinci byli izolováni a bylo jim zamezeno vizuálním vztahům s ostatními. Agresivní projevy chování byly testovány pomocí zrcadel, na která ryby útočily. Jejich chování bylo pozorováno v různých časových intervalech a bylo zjištěno, že s přibývajícím dobou izolace se snižovala latence útoků, ale zvyšovala se frekvence ústních soubojů (Gonçalves-de-Freitas & Mariguela, 2006).

Podobný experiment byl proveden i u druhu bojovnice pestré. Ryby byly izolovány od ostatních po dobu 0-7 týdnů a poté u nich byly hodnoceny agresivní projevy. Izolované ryby vykazovaly mnohem silnější projevy agresivity než ryby neizolované. Čím delší dobu byly ryby v izolaci, tím byly jejich projevy větší (Halperin et al., 1992).

Při další studii byla opět mláďata vrubozubců pavích nejprve chována ve skupinách po deseti jedincích. Po dosažení jejich sexuální dospělosti byli od sebe jedinci odděleni a izolováni minimálně po dobu tří týdnů. Pozorovaným jedincům byl

dovolen vizuální kontakt s rybou v sousedním akváriu až do 48 hodin před samotným třením. Poté mezi ně byly nainstalovány neprůhledné clony tak, aby byl každý jedinec vizuálně izolován. Před samotnými testy byly ryby seznámeny s atrapou. Každý den byla vložena doprostřed akvária zkoumaného jedince na 2-5 minut, dokud v rybách nevyvolala agresivní chování, projevující se například kousáním. Tato příprava vyžadovala jeden až tři dny a poté vědci začali se samotným testováním. Bylo zjištěno, že vzory chování jako jsou útoky a hnízdění nejsou vzájemně inhibiční. Tato studie naznačuje evoluční zachování funkčního uspořádání sociálního chování (Beeching, 1997).

U sociálně izolovaných bojovnic pestrých byl proveden pokus, kdy ryby mohly pozorovat krátké záblesky modelů ryb nebo zrcadel, což vedlo k tomu, že se ryby staly extrémně hyper-agresivní. Tyto krátké záblesky jsou pod prahem hodnoty pro spouštění agresivních projevů a byly proto považovány za podprahové stimuly. Tato hyper-agresivita trvala několik týdnů (Halperin et al., 1997).

Izolovaný způsob odchovu mladých ryb i jejich sociální izolace v pozdějším věku může tedy značně ovlivnit agresivní chování jedinců, které se nejčastěji projevuje u cichlid a u bojovnic pestrých. Přírozně odchované ryby byly ve všech experimentech méně agresivní, než ryby odchované odděleně od ostatních jedinců. U bojovnic byla agresivita tím větší, čím déle byly ryby v izolaci.

4.4.2. Efekt publika a tajné sledování

Jak již bylo zmíněno, efekt publika je mnohdy opomíjeným, avšak důležitým jevem, který může mít značný vliv nejen na chování interagujících ryb, ale i na samotného pozorovatele.

Bojovnice pestré mění své námluvné chování v přítomnosti rivala. Vědci předpokládali, že samci budou své chování k samici měnit tak, aby ho před rivalem skryli a vyvarovali se tak přerušení námluv. Samcům byly poskytnuty zábrany v podobě strukturálního prostředí a bylo předpokládáno, že je využijí ke své výhodě a ke skrývání projevů svého námluvného chování, avšak samci bariéry nepoužívali a naopak své námluvné chování ještě zvýšili. V přítomnosti rivala si také více střežili svá hnízda. Všechny projevy chování se však nevykazovaly stejným zvýšením. Zatímco

roztahování ploutví a kličkování bylo touto změnou ovlivněno, frekvence kroužení a úderů ocasem se v přítomnosti rivala nijak nezměnila. Toto zvýšené námluvné chování je kontrastní k většině podobně zaměřených studií (Dzieweczynski et al., 2009).

Samci živorodky mexické naopak vykazují menší projevy preferencí při páření, jsou-li pozorováni rivalem. Může to být způsobeno adaptací na snížení nebezpečí konkurence spermií, která vzniká proto, že běžně preferovaným fenotypům samic bude věnována pozornost také od ostatních samců a protože ostatní samci mohou kopírovat výběr samice od fokálního samce. Dalo by se říci, že velký efekt publika můžeme pozorovat u živorodek pouze v případě, kdy přihlízející samec pozoruje fokálního samce během výběru samice a to naznačuje, že se fokální samci opravdu snaží skrýt své preference při páření, aby tím zabránili okolním samcům v napodobování jejich volby partnerky (Ziege et al., 2009).

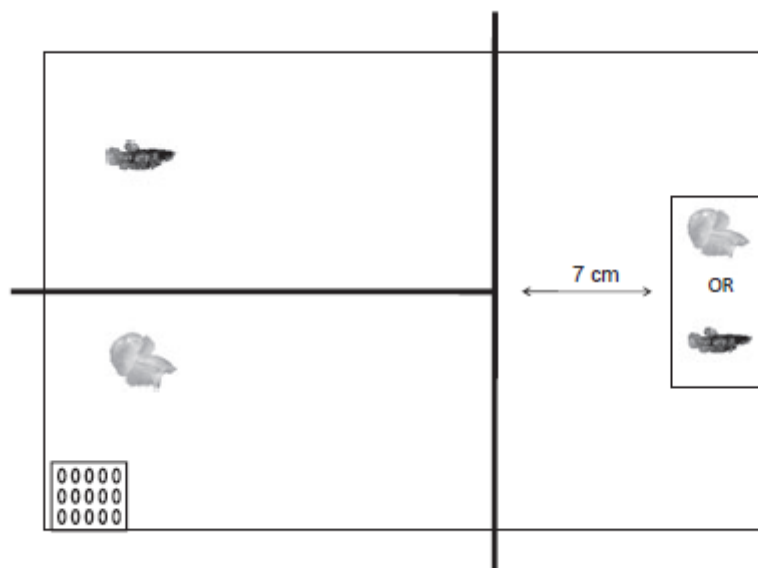
V dalším experimentu vědci zkoumali, zda efekt publika ovlivní výběr samce živorodky mexické při páření. Při prvním pokusu dali samcům možnost výběru mezi samicí stejného druhu a samicí jiného druhu – živorodkou kříženou (*Poecilia formosa*). Při druhém pokusu si samci mohli vybírat mezi větší nebo menší samicí. V obou případech byl zaznamenáván čas samců strávený v asociaci s oběma druhy samic. Během druhé části každého testu byl vizuálně prezentován samec přihlízející fokálnímu samci a byla porovnána doba asociace samců mezi těmito dvěma částmi. V obou pokusech po představení publika v podobě samce stejného druhu strávili kontaktní samci méně času v blízkosti původně upřednostňované samice a naopak více času v blízkosti nepreferované samice. Když však byl místo přihlízejícího samce stejného druhu prezentován samec jiného druhu (mečovka mexická - *Xiphophorus hellerii*), změny v preferencích samců byly výrazně nižší. Pro kontrolu byly pokusy provedeny i bez publika a samci vykazovali velmi shodné preference. Studie tedy poukazuje na to, že sociální prostředí má významný vliv na výběr samců při páření a dokonce i pouhá vizuální přítomnost rivala stejného druhu může ovlivnit vyjádření preferencí páření (Plath et al., 2007).

Také u divokých pavích oček bylo studováno, zda jsou preference samců pro různé velikosti těla samic ovlivněny přítomností publika v podobě jiného samce.

Při tomto experimentu bylo mimo jiné zjišťováno, zda byl i přihlízející samec ovlivněn interakcemi, které pozoroval. Tyto dva aspekty spolu běžně studovány nebývají. Vědci se kromě těchto dvou hledisek zaměřili i na otázku, jak dlouho mohou trvat změny v chování přihlízejícího samce. Zjistilo se, že projevy preferencí samců byly v přítomnosti publika opět nižší. Pokud byli přihlízející samci testováni ihned po interakci s fokálním samcem, nevykazovali žádné preference pro větší samice, nicméně po 24 hodinách se již vrátili ke svým obvyklým preferencím pro větší partnerky (Plath et al., 2010).

Dalo by se tedy říci, že ryby z čeledi živorodkovití na rozdíl od bojovnic pestrých své námluvné chování spíše skrývají a mění své preference při páření, pokud je přítomen jiný přihlízející samec stejného druhu. Toto chování je možné chápat jako reakci na možné riziko konkurence spermií, které je pro živorodky typické. Efekt publika se tedy projevuje u více druhů ryb, avšak někdy spíše podpoří námluvné chování samců a někdy se ho ryby snaží skrýt, nebo ho záměrně změnit.

Zatímco agresivní interakce v závislosti na efektu publika byly zkoumány rozsáhle, interakce mezi samci a samicemi byly často přehlíženy. Kromě toho je známo jen málo o tom, jak status reprodukce ovlivní podstatu efektu publika. Proto byla provedena další studie, kde se vědci pokoušeli určit, zda přítomnost přihlízejícího ovlivní chování interagujícího páru ryb. Představili jim při jednom experimentu publikum - buď dalšího samce nebo další samici a poté žádné publikum. V rámci těchto tří typů publika byly čtyři podmínky reprodukčního statusu s vnímavostí indikovanou přítomností hnízda u samců a reprodukční bariérou u samic. Schéma tohoto pokusu je zobrazeno na Obrázku 13. Předpokládalo se, že interakce mezi párem ryb bude ovlivněna přítomností přihlízejícího, zvláště když obě interagující ryby jsou velmi vnímavé, jak bylo zjištěno z interakcí mezi dvěma samci tohoto druhu. Výsledky naznačily, že přítomnost publika v kombinaci s reprodukčním statutem ovlivní interakce mezi samcem a samicí, ale pouze v chování k sobě navzájem. Těmito faktory nebylo rovnocenně ovlivněno veškeré chování – například údery ocasem byly největší v přítomnosti přihlízející samice a obě interagující ryby byly vnímavější, to však neplatilo pro rozšiřování skřelí (Dzieweczynski & Walsh, 2011).



Obrázek 13: Schéma experimentu zaměřeného na efekt publika u bojovnic (zdroj: Dzieweczynski & Walsh, 2011).

4.4.3. Priming efekt

Druhy projevů, které můžeme pozorovat u samců bojovnice pestré, kteří spolu soupeří o teritorium, se liší v závislosti na tom, zda je pozoruje samec nebo samice (Doutrelant et al., 2001). V některých případech mohou přihlížející ryby měnit své chování jako následek pozorování souboje dvou samců. Pokud ryby zvýší svou agresivitu v důsledku této zkušenosti, nazýváme to jako již zmíněný „priming efekt“ (Bronstein, 1989).

Vědci během jedné studie použili samce bojovnice pestré k otestování hypotézy, která udávala, že odhalení vnitrodruhové agresivity připraví přihlížející ryby na zvýšenou útočnost a tím v nich navodí vítězný efekt. Konkrétně bylo předpokládáno, že samci bojovnic, kteří sledovali souboj mezi příslušníky stejného druhu, by v souboji porazili jinak podobně silného rivala, který však takový stimul nepozoroval. Byly provedeny dva pokusy, ve kterých vědci jednoho samce bojovnice označili jako přihlížejícího a umožnili mu sledovat agresivní souboje mezi páry samců stejného druhu. Další samec, který byl označen jako „naivní“, pozoroval prázdné akvárium nebo dva samce, kteří nebyli agresivní. Po tomto experimentu bylo jak přihlížejícímu samci, tak i „naivnímu“ samci ihned umožněno spolu v neutrálním prostoru interagovat.

Samec, který přihlížel agresivnímu chování, byl z 80 % nebo více dominantní nad „naivním“ samcem a projevoval také mnohem větší agresivitu (pronásledování, kousání). Tyto rozdíly v dominanci nebyly způsobeny velikostí těla a tato zjištění tedy dokazují, že vystavení ryb agresivnímu chování mezi jedinci stejného druhu zvyšuje agresivní motivaci u samců bojovnic, kteří těmto soubojům přihlíží. Jinými slovy, priming způsobil u přihlížejících ryb vítězný efekt (Clotfelter & Paolino, 2003).

5. Závěr

Závěrem by se dalo konstatovat, že priming efekt, efekt publika i tajné sledování komplikují posuzování interakcí mezi rybami. Výsledky studií, zabývajících se socializací ve vztahu k agresivnímu chování, byly porovnány a bylo zjištěno, že sociální izolace může značně ovlivnit agresivní chování jedinců, ať už byly ryby odděleny v raném věku či v pozdější době. Nejčastěji se projevuje u cichlid a u bojovnic pestrých. Čím déle jsou ryby v izolaci, tím jsou agresivnější. Jev nazývaný jako efekt publika se projevuje u více druhů ryb, někdy však námluvné chování podpoří, jako je tomu u samců bojovnice pestré a někdy se ho naopak jedinci snaží před rivalem skrývat, jak tomu bývá u ryb z čeledi živorodkovití. Tento mezidruhový rozdíl je pravděpodobně způsoben tím, že živorodky reagují na riziko konkurence spermií. Při hodnocení efektu publika na interakce mezi samcem a samicí bylo zjištěno, že přítomnost publika v kombinaci se stavem reprodukce působí pouze na chování tohoto páru ryb k sobě navzájem. Dále bylo zjištěno, že vystavení samců bojovnice pestré agresivním projevům jedinců stejného druhu u nich vyvolává větší motivaci k agresivitě a způsobuje tak u nich vítězný efekt. Přestože studie prokázaly, že chování ryb je ovlivněno přítomností přihlížejících ryb stejného druhu, stále se toho příliš neví o mechanismech chování, které mohou ryby použít, aby redukovaly negativní účinky, jež mohou vznikat v důsledku přítomnosti publika při různých vnitrodruhových interakcích, jako jsou souboje, námluvy či páření. Tyto mechanismy by mohly sloužit jako zajímavý předmět pro další studie chování ryb.

Reference

- Abbott JC, Dill LM. 1989. The relative growth of dominant and subordinate juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) fed equal rations. *Behaviour* 108: 104-113.
- Alderton D. 2006. *Akvarijní a jezírkové ryby*. Praha: Knižní klub. 400 p.
- Andersson S, Åhlund M. 1991. Hunger affects dominance among strangers in house sparrows. *Animal Behaviour* 41: 895-897.
- Aquiloni L, Buřič M, Gherardi F. 2008. Crayfish females eavesdrop on fighting males before choosing the dominant mate. *Current Biology* 18: R462-R463.
- Archer J. 1988. *The behavioural biology of aggression*. New York: Cambridge University Press. 272 p.
- Aronson LR, Tobach E, Lehrman DS, Rosenblatt DS. 1970. *Development and Evolution of Behaviour*. San Francisco: Freeman. 452 p.
- Bateson P, Hinde RA. 1976. *Growing points in ethology: based on a conference sponsored by St. John's College and King's College, Cambridge*. New York: Cambridge University Press. 558 p.
- Beeching SC. 1992. Visual Assessment of Relative Body Size in a Cichlid Fish, the Oscar, *Astronotus ocellatus*. *Ethology* 90: 177-186.
- Beeching SC. 1997. Functional groups in the social behavior of a cichlid fish, the Oscar, *Astronotus ocellatus*. *Behavioural Processes* 39: 85-93.
- Bertucci F, Matos RJ, Dabelsteen T. 2014. Knowing your audience affects male–male interactions in Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Animal Cognition* 17: 229-236.
- Boyd R, Silk JB. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour* 31: 45-58.
- Bronstein PM. 1989. The priming and retention of agonistic motivation in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Animal Behaviour* 37: 165-166.
- Brown C, Krause J, Laland KN. 2011. *Fish cognition and behavior*. Ames, Iowa: Wiley-Blackwell. 472 p.
- Clayton FL, Hinde RA. 1967. The Habituation and Recovery of Aggressive Display in *Betta Splendens*. *Behaviour* 30: 96-105.
- Clotfelter ED, Paolino AD. 2003. Bystanders to contests between conspecifics are primed for increased aggression in male fighting fish. *Animal Behaviour* 66: 343-347.

- Cutts CJ, Metcalfe NB, Taylor AC. 2002. Fish may fight rather than feed in a novel environment: metabolic rate and feeding motivation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 61: 1540-1548.
- Dollard J, Doob LW, Miller NE, Mowrer OH, Sears RR. 1939. *Frustrations and Aggression*. New Haven: Yale University Press. 209 p.
- Doutrelant C, McGregor PK. 2000. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour* 137: 1655-1668.
- Doutrelant C, McGregor PK, Oliveira RF. 2001. The effect of an audience on intrasexual communication in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioral Ecology* 12: 283-286.
- Drews C. 1993. The concept and definition of dominance behavior. *Behaviour* 125: 284-313.
- Dzieweczynski TL, Lyman S, Poor EA. 2009. Male Siamese Fighting Fish, *Betta splendens*, Increase Rather than Conceal Courtship Behavior when a Rival is Present. *Ethology* 115: 186-195.
- Dzieweczynski TL, Walsh MM. 2011. Audience Type and Receptivity Affect Male-Female Interactions in Siamese Fighting Fish. *Ethology* 117: 10-18.
- Fischer P. 2000. An experimental test of metabolic and behavioural responses of benthic fish species to different types of substrate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2336-2344.
- Franěk M. 2009. Priming aktivující sociální stereotypy a výkon v mentálním testu. *E-psychologie* 3: 1-9.
- FTZ. 2014. *Pravidla citování FTZ*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze. 18 p.
- FTZ. 2016. *Manuál pro psaní bakalářských prací FTZ*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze. 15 p.
- Goldstein RJ. 2004. *The betta handbook*. Hauppauge, N.Y.: Barron's. 169 p.
- Gómez-Laplaza LM, Morgan E. 2000. Laboratory studies of the effects of short-term isolation on aggressive behaviour in fish. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 33: 63-102.
- Gonçalves-de-Freitas E, Mariguela TC. 2006. Social isolation and aggressiveness in the Amazonian juvenile fish *Astronotus ocellatus*. *Brazilian Journal of Biology* 66: 233-238.
- Grusec JE, Hastings PD. 2015. *Handbook of socialization: theory and research*. New York: The Guilford Press. 717 p.

- Halperin JRP, Dunham DW, Ye S. 1992. Social isolation increases social display after priming in *Betta splendens* but decreases aggressive readiness. *Behavioural Processes* 28: 13-31.
- Halperin JRP, Giri T, Dunham DW. 1997. Different aggressive behaviours are exaggerated by facing vs. broadside subliminal stimuli shown to socially isolated Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioural Processes* 40: 1-11.
- Harwood AJ, Metcalfe NB, Griffiths SW, Armstrong JD. 2002. Intra- and inter-specific competition for winter concealment habitat in juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1515-1523.
- Hayes N. 2013. *Základy sociální psychologie*. Praha: Portál. 166.
- Hieronimus H. 2015. *Živorodky: pořízení, péče, krmení, nemoci, chování, zvláštní část: chov*. Praha: Vašut. 72 p.
- Hinkel TJ, Maier R. 1974. Isolation and aggression in siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Psychological Reports* 34: 1323-1326.
- Hossain MAR, Beveridge MCM, Haylor GS. 1998. The effects of density, light and shelter on the growth and survival of African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell, 1822) fingerlings. *Aquaculture* 160: 251-258.
- Hsu Y, Wolf LL. 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour* 57: 903-910.
- Hunt M. 2010. *Dějiny psychologie*. Praha: Portál. 712 p.
- Huntingford FA, Jobling M, Kadri S. 2012. *Aquaculture and behavior*. Ames, Iowa: Wiley-Blackwell. 358 p.
- Huntingford FA, Leaniz CG. 1997. Social dominance, prior residence and the acquisition of profitable feeding sites in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 51: 1009-1014.
- Huntingford FA, Turner AK. 1987. *Animal Conflict*. Dordrecht: Springer Netherlands. 448 p.
- Jakobsson S, Radesäter T, Järvi T. 1979. On the Fighting Behaviour of *Nannacara anomala* (Pisces, Cichlidae) ♂♂. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49: 210-220.
- Jaroensutasinee M, Jaroensutasinee K. 2001. Bubble nest habitat characteristics of wild Siamese fighting fish. *Journal of Fish Biology* 58: 1311-1319.
- Jaroensutasinee M, Jaroensutasinee K. 2003. Type of intruder and reproductive phase influence male territorial defence in wild-caught Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioural Processes* 64: 23-29.
- Kothe HW. 2009. *250 druhů akvarijských ryb: určování, chov, péče*. Praha: Knižní klub. 287 p.

- Kraut M. 2008. Tlamovci v akváriu. Praha: Grada. 152 p.
- Lorenz K. 1966. On Aggression. New York: Harcourt Brace Jovanovich. 324 p.
- Luce RD. 1959. Individual choice behavior: a theoretical analysis. Mineola, New York: Dover Publications. 176 p.
- Martins MIC, Schrama WJ, Verreth JAJ. 2006. The effect of group composition on the welfare of African catfish (*Clarias gariepinus*). Applied Animal Behaviour Science 97: 323-334.
- Matos R, McGregor P. 2002. The effect of the sex of an audience on male–male displays of Siamese fighting fish (*Betta splendens*). Behaviour 139: 1211-1221.
- McGregor PK, Peake TM, Lampe HM. 2001. Fighting fish *Betta splendens* extract relative information from apparent interactions: what happens when what you see is not what you get. Animal Behaviour 62: 1059-1065.
- Mennill DJ, Boag PT, Ratcliffe LM. 2003. The reproductive choices of eavesdropping female black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. Naturwissenschaften 90: 577-582.
- Monvises A, Nuangsaeng B, Sriwattanarothai N, Panijpan B. 2009. The Siamese fighting fish: Well-known generally but little-known scientifically. ScienceAsia 35: 8-16.
- Nakano S. 1995. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat. Canadian Journal of Zoology 73: 1845-1854.
- Nelissen MHJ, Andries S. 1988. Does prior experience affect the ranking of cichlid fish in a dominance hierarchy? Annales de la Société royale zoologique de Belgique 118: 41-50.
- Novák J. 2004. Deprivanti u ryb. Akvárium terárium 47: 48-52.
- Oliveira RF, Lopes M, Carneiro LA, Canário AVM. 2001. Watching fights raises fish hormone levels. Nature 409: 475-475.
- Oliveira RF, McGregor PK, Latruffe C. 1998. Know thine enemy: fighting fish gather information from observing conspecific interactions. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 265: 1045-1049.
- Oyama S. 2000. The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution. Durham, North Carolina: Duke University Press. 296 p.
- Plath M, Blum D, Schlupp I, Tiedemann R. 2007. Audience effect alters mating preferences in a livebearing fish, the Atlantic molly, *Poecilia mexicana*. Animal Behaviour 75: 21-29.

Plath M, Schlupp I, Makowicz AM. 2010. Male guppies (*Poecilia reticulata*) adjust their mate choice behaviour to the presence of an audience. *Behaviour* 147: 1657-1674.

Rankin JC, Pitcher TJ, Duggan RT. 1983. *Control processes in fish physiology*. London: Croom Helm. 307 p.

Reebs GS. 2008. *Aggression in fishes*. Université de Moncton, Canada: 13 p.

Roeckelein JE. 2006. *Elsevier's dictionary of psychological theories*. Boston: Elsevier. 692 p.

Ros AFH, Becker K, Oliveira RF. 2006. Aggressive behaviour and energy metabolism in a cichlid fish, *Oreochromis mossambicus*. *Physiology & Behavior* 89: 164-170.

Rutte C, Taborsky M, Brinkhof MWG. 2006. What sets the odds of winning and losing? *Trends in Ecology & Evolution* 21: 16-21.

Schwarz A. 1974. The Inhibition of Aggressive Behavior by Sound in the Cichlid Fish, *Cichlasoma centrarchus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 35: 508-517.

Seitz A. 1940. Die Paarbildung bei einigen Cichliden. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 4: 40-84.

Seitz A. 1942. Die Paarbildung bei einigen Cichliden. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 5: 74-101.

Sloman KA, Wilson RW, Balshine S. 2006. *Behaviour and physiology of fish*. Boston: Elsevier Academic Press. 480 p.

Smith RL. 1984. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Orlando: Academic Press. 710 p.

Tinbergen N. 1990. *Social behaviour in animals, with special reference to vertebrates*. New York: Chapman and Hall. 184 p.

Valdimarsson SK, Metcalfe NB. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *Journal of Fish Biology* 52: 42-49.

Vallortigara G, Rogers LJ. 2005. Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences* 28: 575-589.

Vallortigara G, Rogers LJ, Bisazza A. 1999. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Research Reviews* 30: 164-175.

Vallortigara G, Rogers LJ, Bisazza A, Lippolis G, Robins A. 1998. Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. *NeuroReport* 9: 3341-3344.

Verhoef E. 2010. *Akvarijní ryby: praktická encyklopedie : [tropické akvariijní ryby od A do Z]*. Čestlice: Rebo. 255 p.

- Veselovský Z. 2005. Etologie: biologie chování zvířat. Praha: Academia. 408 p.
- Veselý M. 2012. Sociální deprivace u ryb na příkladu tlamovců čeledi Cichlidae [MSc.]. České Budějovice: Jihočeská univerzita. 52 p.
- Wong BBM. 2004. Male competition is disruptive to courtship in the Pacific blue-eye. *Journal of Fish Biology* 65: 333-341.
- Ziege M, Mahlow K, Hennige-Schulz C, Kronmarck C, Tiedemann R, Streit B, Plath M. 2009. Audience effects in the Atlantic molly (*Poecilia mexicana*)—prudent male mate choice in response to perceived sperm competition risk? *Frontiers in Zoology* 6: 10.1186/1742-9994-6-17.
- Zillmann D. 1979. *Hostility and Aggression*. Hillside, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Inc. 422 p.