

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra zoologie a rybářství

Vliv albinismu na kognitivní funkce a welfare u okrasných ryb

.....
doktorská disertační práce

Autor: **Mgr. Kristína Svitačová**
Školitel: **prof. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.**
Konzultant: **doc. Ing. Pavel Horký, Ph.D.**

Praha 2024

Já, Kristína Svitačová, tímto prohlašuji, že jsem disertační práci napsala sama, využívajíc výsledky vlastní práce nebo spolupráce s kolegy a s pomocí dalších publikovaných zdrojů, které jsou řádně citovány.

Dále prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., ve znění pozdějších předpisů, souhlasím se zveřejněním své disertační práce v plném znění elektronicky v veřejně přístupné části databáze UIS provozované Českou zemědělskou univerzitou v Praze na jejích internetových stránkách, s tím, že si zachovávám autorská práva k předloženému textu této disertační práce. Souhlasím také s tím, aby stejným elektronickým způsobem, v souladu s výše uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb., byly zveřejněny posudky vedoucího práce a oponentů práce, jakož i záznam o průběhu a výsledku obhajoby disertační práce. Souhlasím také s porovnáním textu své disertační práce s databází závěrečných prací „Theses.cz“ provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem pro odhalování plagiátů.

V Praze 30. října 2024

Poděkování

Na tomto místě bych ráda vyjádřila své upřímné poděkování všem, kteří mě na cestě k dokončení této práce podporovali a pomáhali mi.

Především děkuji svému školiteli a vedoucímu práce, panu profesorovi Ondřeji Slavíkovi, za jeho odborné vedení, trpělivost, cenné rady a hlavně neuvěřitelně lidský přístup po celou dobu mého studia. Velké poděkování patří také konzultantovi práce, docentu Pavlovi Horkému, za jeho podporu a podnětné připomínky, které mi pomohly rozvíjet mé myšlenky a přistupovat k tématu s větším rozhledem.

Mé upřímné díky patří také mým kolegům a kolegyním, ale především Terezce Valchářové a Pavle Hubené, za jejich pomoc, podporu a neocenitelnou společnost během celého studia. Jejich přátelství, podpora a nekonečné rady a nápady byly pro mě důležitým zdrojem motivace.

Dále bych ráda poděkovala profesorovi Svantemu Winbergovi za jedinečnou příležitost účastnit se jeho projektu během mé stáže na Uppsala University ve Švédsku, která mi přinesla mnoho nových zkušeností a možnost pokračovat v práci na zajímavých výzkumech.

Mé velké díky patří také mé rodině, přátelům a partnerovi, kteří mě celou dobu podporovali a dodávali mi sílu k dosažení tohoto cíle. Bez jejich pochopení a trvalé podpory by tato práce nemohla vzniknout.

Tahle práce byla finančně podporována od:

- European Regional Development Fund; (No. CZ.02.1.01/0.0/0.0/16_019/0000845)
- Applied research program of the Ministry of Agriculture QK21010207
- VVI CENAKVA Research Infrastructure (ID 90099, MEYS CR, 2019-2022).

Obsah

1. Úvod	7
2. Přehled o současném stavu problematiky	8
2.1 Welfare ryb a sociální prostředí	8
2.2 Fyziologické funkce pigmentace	9
2.3 Ochrana před predátory a pomoc při lovu kořisti	10
2.4 Pigmentace a agonistické interakce	11
2.5 Vliv pigmentace na fitness	13
2.6 Vliv pigmentace na hejnové chování	14
2.7 Pleiotropní účinky pigmentace	15
2.8 Vazba mezi domestikací a pigmentací	17
3. Cíle a hypotéza disertační práce	18
4. Zvolené metody zpracování	19
4.1 Review: Pigmentace potenciálně ovlivňuje welfare ryb v akvakultuře	19
4.2 Experiment 1: Rozdíly v pohybové aktivitě, průzkumném chování a lateralitě mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci	19
4.2.1 Experimentální zvířata	20
4.2.2 Provedení experimentu	21
4.2.3 Statistická analýza	24
4.3 Experiment 2: Behaviorální vzorce a kognitivní schopnosti u kaprů: rozdíl mezi méně domestikovaným typem s „divokým“ fenotypem pigmentace a více domestikovaným fenotypem „koi“	25
4.3.1 Experimentální zvířata	26
4.3.2 Provedení experimentu	27
4.3.3 Datová analýza	29
4.3.4 Statistická analýza	30
5. Výsledky disertační práce s uvedením nových poznatků	32
5.1 Review: Pigmentace potenciálně ovlivňuje welfare ryb v akvakultuře	32
5.1.1 Chov směsi pigmentovaných fenotypů jako ve volné přírodě	32
5.1.2 Nasazování pouze podobnými a/nebo stejně pigmentovanými fenotypy	32
5.1.3 Nasazování podobných a/nebo divokých fenotypů s několika odlišně zbarvenými fenotypy	32
5.1.4 Nasazování podobných fenotypů několika extrémně zbarvenými fenotypy (albínskými nebo melanistickými jedinci)	33
5.1.5 Chov pouze extrémně zbarvených fenotypů (albínských nebo melanistických jedinců)	33

5.2 Experiment 1: Rozdíly v pohybové aktivitě, průzkumném chování a lateralitě mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci	35
5.2.1.1 Výsledky – chování v chovné nádrži.....	35
5.2.1.2 Výsledky – chování v labyrintu tvaru Y	37
5.2.2.1 Diskuze	40
5.2.2.2 Diskuze – chování v chovné nádrži.....	41
5.2.2.3 Diskuze – chování v labyrintu tvaru Y	42
5.2.3 Závěr	43
5.3 Experiment 2: Rozdíly v behaviorálních vzorcích a kognitivních schopnostech mezi divokými a koi kapry	44
5.3.1.1 Výsledky – Obecné vzorce chování.....	44
5.3.1.2 Výsledky – Kognitivní schopnosti.....	45
5.3.1.3 Výsledky – Lateralizace.....	48
5.3.1.4 Výsledky – Behaviorální syndromy.....	49
5.3.1.5 Výsledky – Biochemické ukazatele	51
5.3.2.1 Diskuze	53
5.3.2.2 Diskuze – stresová odpověď	53
5.3.2.3 Diskuze – Aktivita v labyrintu a v terénu	54
5.3.2.4 Diskuze – Explorační chování a kognice.....	54
5.3.2.5 Diskuze – Lateralizace	55
5.3.2.6 Diskuze – Behaviorální vlastnosti a teplota.....	56
5.3.3 Závěr	56
6. Závěr.....	58
7. Seznam použité literatury.....	60
8. Informace o autorce	83
8.1 Seznam publikací.....	83
8.2 Mezinárodní konference	83
8.3 Zahraniční stáže	83
8.4 Pedagogické aktivity.....	84
8.4 Jiné související aktivity.....	84
9. Přílohy.....	85
9.1 Publikace 1: Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture.....	85
9.2 Publikace 2: Pigment matters: Behavior and lateralization of albino and pigmented fish (Bronze Corydoras) in aquaculture.....	86
9.3 Publikace 3: The costs of beauty: Common carp with different colour phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability.....	87

1. Úvod

Koncept dobrých životních podmínek zvířat, známý jako welfare, byl až donedávna zaměřen převážně na suchozemské teplokrevné obratlovce, přičemž jen málo pozornosti bylo věnováno dobrým životním podmínkám ryb. Současné studie však jednoznačně potvrzují, že ryby jsou behaviorálně komplexní organismy schopné cítit bolest a prožívat mentální utrpení. To vede k rostoucímu zájmu o welfare ryb mezi odbornou i laickou veřejností v posledních letech.

Jedním z faktorů ovlivňujících sociální prostředí ryb je jejich tělesné zbarvení. Pigmentace je klíčovým biologickým nástrojem pro komunikaci a přežití ve vodním prostředí. Zbarvení hraje důležitou roli při maskování a úniku před predátory, lovu kořisti, termoregulaci, ochraně před slunečním zářením a výběru sexuálního partnera. Zbarvení také usnadňuje hejnové chování ryb, protože barva je používána jako identifikační klíč a signál pro shlukování stejně zbarvených jedinců. U ryb hraje klíčovou roli při sociální komunikaci mezi barevnými fenotypy, protože ryby mohou dočasně změnit zbarvení, aby naznačily své postavení v sociální hierarchii.

Vztah mezi pigmentací a chováním ryb lze jasně pozorovat např. u extrémně zbarvených fenotypů, tj. albínů a melanistických jedinců. Podle melanokortinové hypotézy jsou fenotypy s intenzivnější/tmavší pigmentací agresivnější, reprodukčně aktivnější, odolnější vůči stresu a mají celkově lepší zdravotní stav. Naopak albinotičtí jedinci jsou citlivější na stres, méně agresivní, a protože jsou náchylní k fyziologickým omezením, jako je zhoršený zrak, nejsou schopni účinně bránit zdroje ve srovnání s pigmentovanými fenotypy. Oba tyto extrémně zbarvené fenotypy navíc nejsou schopny signalizovat své postavení v sociální hierarchii změnou zbarvení, což může vést ke konfliktu mezi jejich psychickým stavem a postavením v sociální hierarchii a/nebo ke snaze změnit své sociální postavení.

Podobné vztahy mezi pigmentací a chováním lze sledovat i u domestikovaných rybích fenotypů. V důsledku tzv. syndromu domestikace mohou v přírodním prostředí být domestikované ryby znevýhodněny kvůli své nadměrné agresivitě, riskujícímu chování, snížené zvědavosti a celkově horším kognitivním schopnostem.

Takové znevýhodnění by se následně mohlo projevit v odlišném vnímání okolního prostředí jak pro extrémně zbarvené, tak pro domestikované fenotypy a snížením kvality jejich života, tzv. welfare. Cílem práce je proto analýza chování a kognitivních funkcí albinotických jedinců a domestikovaných fenotypů ve srovnání s divokým fenotypem stejného druhu a odhad vlivu případných odchylek na jejich welfare.

2. Přehled o současném stavu problematiky

2.1 Welfare ryb a sociální prostředí

Jedním z aspektů pohody zvířat je prostředí, ve kterém chované zvíře prosperuje (Broom, 1991). Broom (1991) dále definuje význam adekvátních podmínek welfare pro dosažení zdravých a prosperujících zvířat; naopak zvířata, která jsou vystavena stresu, mají zdravotní problémy a nemůžou se vyrovnat se svým prostředím, jinými slovy mají špatné podmínky welfare. Dříve se péče o dobré životní podmínky zvířat soustředila na suchozemské teplokrevné obratlovce a méně pozornosti se věnovalo welfare ryb (Braithwaite & Boulcott, 2008). V současnosti jsou ryby vnímány jako behaviorálně komplexní organismy schopné pociťovat bolest a duševní utrpení (Braithwaite, 2010; Sneddon, 2007). Z těchto důvodů se zájem o welfare ryb zvyšuje v posledních desetiletích mezi veřejností a v akvakultuře (Walster, 2008, Ellis et al., 2012). Nejdůležitější faktory welfare ryb zahrnují kvalitu vody, prostředí chovu, zdravotní stav, manipulaci, transport, krmení a osvětlení (shrnuté v Branson, 2008; Huntingford et al., 2006; Segner et al., 2019; Stevens et al., 2017). Mnoho studií zaměřených na welfare ryb zdůrazňuje také důležité aspekty sociálního prostředí, jako je hustota obsazení v akvakultuře, nucené vnitrodruhové a/nebo mezidruhové sociální kontakty, vystavení predátorům a izolace od jedinců stejného druhu (Huntingford et al., 2006; Morgan & Tromborg, 2007; Stevens et al., 2017). Nicméně v minulosti bylo sociální prostředí jedinců sledováno především za účelem posouzení jejich fyzického zdraví a zanedbával se jejich duševní stav a vztahy ve hejnech (Huntingford et al., 2006). Nedávno bylo zjištěno, že dosažení prahové hustoty specifické pro daný druh mění sociální chování ryb (Berlinghieri et al., 2021; Martins et al., 2012). Mezi tyto změny patří zvýšená agresivita, snížené nebo zvýšené hledání potravy a/nebo plavání a stereotypní nebo abnormální chování; toto chování je ukazatelem snížené pohody a negativních emocí (Castanheira et al., 2017; Martins et al., 2012). Naopak přirozené chování při plavání, průzkumné chování nebo anticipační aktivita (zvýšená pohybová aktivita v očekávání potravy) před krmením mohou být spojeny s přiměřenými podmínkami a pozitivními emocemi. Nevhodné sociální prostředí zvyšuje akutní nebo chronický stres, oslabuje imunitu a celkově snižuje kondici jedinců (Castanheira et al., 2017; Martins et al., 2012). Jedním z důležitých aspektů, který ovlivňuje vztahy v hejnu, je morfologie jedinců, protože se může vytvořit hierarchie založená na velikosti (Nelissen, 1992) nebo pigmentaci (Peichel, 2004). Kromě toho je pigmentace morfologickým rysem, který je pro vytváření sociálních vztahů mezi zvířaty nezbytný (Peichel, 2004). Pigmentace dále hraje důležitou roli v přežití jedince, protože přispívá k různým funkcím, jako je teplotní regulace (Rudh & Qvarnström, 2013), ochrana před UV zářením (Lin & Fisher, 2007), nebo ochrana před predátory a schopnost lovit kořist (Cheney et al., 2008; Duarte et al., 2017). Pigmentace je důležitá pro sociální komunikaci mezi

rybami, protože přímo ovlivňuje jejich chování, například agresivitu, reprodukci nebo hejnové chování (Price et al., 2008). Intenzita pigmentace také může ukázat celkovou kondici jedince a jeho pozici v hierarchii (Ducrest et al., 2008; Price et al., 2008). Navíc je pigmentace důležitá pro "extrémně" pigmentované fenotypy ryb, jako jsou melaničtí a albinotičtí jedinci, či více domestikované fenotypy ryb, kteří se liší od typicky pigmentovaných "divokých" fenotypů nejen v pigmentaci, ale také ve fyziologii a chování (Horth, 2004, 2003; Ren et al., 2002; Slavík et al., 2022, 2016b; Valchářová et al., 2022; Svitačová et al., 2024). I když existuje mnoho studií zabývajících se pigmentací ryb a jejím vlivem na sociální strukturu hejna, data týkající se dopadu pigmentace na welfare ryb v akvakultuře jsou poměrně vzácná. Navíc v posledních letech dochází k rychlému nárůstu produkční akvakultury a obchodu s okrasnými rybami (FAO 2020; Novák et al., 2022, 2020), proto jsme se zaměřili na welfare ryb s různou pigmentací v hejnu a možné důsledky pro akvakulturu.

2.2 Fyziologické funkce pigmentace

Zbarvení ryb představuje vícesložkové a vícevrstvé signály, které často obsahují různé typy pigmentů a strukturálních prvků (Grether et al., 2004). Základními jednotkami rybiho zbarvení jsou chromatofory, velké hvězdčité buňky, které vznikají v buňkách neurální lišty během embryonálního vývoje a následně migrují do *epidermis* a *dermis* (Oliveira & Franco-Belussi, 2012), ale nacházejí se také v očích a uvnitř těla, například kolem různých orgánů, kde se usazují a diferencují (Sköld et al., 2013; 2015). Barva chromatoforové buňky závisí na absorpci světla pigmenty nebo na interferenčním efektu založeném na látkách odrážejících světlo chromatofory (Bagnara & Matsumoto, 2006.; Burton, 2011; Luo et al., 2021). Chromatofory se skládají z několika typů pigmentových buněk, které jsou obvykle rozděleny do podtypů v závislosti na barvě pigmentu v buňce (Sköld et al., 2016): žluté xantofory (které obsahují karotenoidy a pteridiny a absorbují modré světlo), červené erytrofory (které obsahují karotenoidy a pteridiny), stříbřité nebo modré iridofory (které obsahují guaninové granule zodpovědné za odraz světla), černé melanofory (které obsahují melanin a absorbují světlo v celém spektru) a bílé leukofory (které obsahují purinové granule zodpovědné za odraz světla) (Nüsslein-Volhard & Singh, 2017; Oliveira & Franco-Belussi, 2012; Price et al., 2008). Zatímco melanofory, iridofory, erytrofory a xantofory jsou široce rozšířeny u teleostů (Schartl et al., 2016), leukofory jsou méně hojné (Nagao et al., 2018). Karotenoidy (které obvykle produkují žluté, oranžové a červené barvy), pteridiny (které produkují podobné barvy jako karotenoidy) a melanin (který produkuje hnědou, černou a šedou barvu) jsou pigmenty, které absorbují různé vlnové délky světla a přispívají k individuálnímu zbarvení a vzorům (Grether et al., 2001; Nüsslein-Volhard Singh, 2017; Price et al., 2008). Souhrnně lze poznamenat, že pigmentový vzor kůže ryb je výsledkem hustoty a rozmístění různých typů chromatoforů, které dávají rybám možnost vykazovat mnoho různých barev (Fujii, 2000; Sköld et al., 2016). Pigmentace je důležitá

pro termoregulaci, protože melanin hraje klíčovou roli v termoregulaci všech ektotermních živočichů; konkrétně tmavá těla absorbují více světla (tepla), zatímco světlejší těla absorbují méně světla, a tak mohou předejít přehřívání (Rudh & Qvarnström, 2013). Podle Rudh & Qvarnström (2013) jsou tmavé fenotypy účinněji ohřívány slunečním zářením. Navíc tato pigmentace chrání kůži před ultrafialovým (UV) zářením, protože melanofory absorbováním záření brání genotoxickému stresu (Lin & Fisher, 2007). Experimenty s UV ozařováním intenzivně a slabě pigmentovaných hybridních ryb *Xiphophorus* (Heckel, 1848) ukázaly, že melaninová pigmentace může skutečně hrát ochrannou roli, protože tmavší ryby vykazovaly menší poškození DNA způsobené UV zářením (Ahmed & Setlow, 1993). Navíc albinští platýsi *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel, 1846) vystavení UV ozařování vykazovali výrazně nižší přežití než jedinci s přirozeným zbarvením (Fukunishi et al., 2017). Pigmentace chrání kůži a oči před chemickými stresory (Meredith & Sarna, 2006) a melaninové pigmenty mohou také působit jako antioxidanty (Sköld et al., 2013). Proto mohou fenotypy albínů chovaných v akvakultuře trpět nevratnými zdravotními dopady, jako je poškození DNA, kůže nebo očí, nebo dokonce smrt, v důsledku vystavení přímému slunečnímu záření, pokud jsou chovány ve volné vodě, a jejich životní podmínky mohou být ve srovnání s normálně zbarvenými fenotypy sníženy. Tito jedinci by měli být při chovu v otevřených vodách pečlivě sledováni a měly by jim být poskytnuty možnosti úkrytu specifické pro daný druh.

2.3 Ochrana před predátory a pomoc při lovu kořisti

Pigmentace ovlivňuje schopnost skrýt se před potenciálními predátory nebo konkurenty (Duarte et al., 2017; Ryer et al., 2008). Krypse neboli kamufláž je běžná taktika při ochraně před predátory (Sköld et al., 2013), při níž ryby během několika minut změni pigmentaci tak, aby odpovídala jejich vizuálnímu pozadí, což jim umožňuje zvládnout případné změny v prostředí (Sköld et al., 2013, Duarte et al., 2017). Například když byly duhovky jižní *Melanotaenia australis* (Castelnau, 1878) po dobu dvou týdnů chovány v tmavých nebo světlých akváriích, změnily své zbarvení, aby se přizpůsobily zbarvení akvária (Rodgers et al., 2010). Podobně i hlaváči malí *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) vykazovali změněnou pigmentaci očí i těla (Sköld et al., 2015). Experimenty s platýsem tichomořským *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1984) navíc potvrdily, že ryby jsou zranitelnější vůči predátorům, pokud se krypticky nepřizpůsobují svému pozadí a aktivně nevyhledávají odpovídající sediment (Ryer et al., 2008). Hlaváče pestré *Gobius paganellus* (Linnaeus, 1758) také využívají kombinaci morfologických a behaviorálních prostředků k dosažení maskování (Smithers et al., 2018). Změny zbarvení navíc slouží nejen k tomu, aby se ryby predátorům vyhnuli, ale také k tomu, aby se jako predátoři podobali kořisti, kterou pak mohou snadno chytit. Tato schopnost přepínat mezi mimickými a nemimickými barvami během několika minut se nazývá fakultativní (nebo dynamické) mimikry (Cheney et al., 2008; Côté & Cheney, 2005). Podle

Cheney et al. (2008) jsou fakultativní mimikry neobvyklou strategií, ale byly prokázány u mořské ryby, slizouna modropásého *Plagiotremus rhinorhynchus* (Bleeker, 1852), který napodobuje zbarvení juvenilních pyskounů rozpůlených *Labroides dimidiatus* (Valenciennes, 1839) a využívá tuto mimikry k jejich lovu. Lze shrnout, že změny zbarvení ryb jsou důležitým faktorem ovlivňujícím přežití ve vodním prostředí, protože poskytují ochranu před predátory a zároveň usnadňují lov kořisti. Tyto závěry mají uplatnění pro welfare ryb v akvakultuře, protože jedinci pigmentovaní jinak, než jejich pozadí mohou být více stresováni kvůli své preadaptaci na ochranu před predátory (Strand et al., 2007). Například juvenilní jedinci pakambaly velké *Scophthalmus maximus* (Linnaeus, 1758) a mořana příčnopruhého *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758) jednoznačně preferovali světlejší barvy pozadí, protože vykazovali nejvyšší rychlost růstu, příjem krmiva a rychlost metabolismu pod modrým a bílým pozadím (Karakatsouli et al., 2007; Li et al., 2016). Naproti tomu sumeček africký *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) dával přednost černým nádržím a v těchto podmínkách vykazoval vyšší denní příjem potravy a lepší růstové výsledky (Okomoda et al., 2017). Vzhledem k výše uvedeným zjištěním se doporučuje, aby barva zázemí chovaných ryb odrážela druhově specifické vlastnosti, a zvláštní pozornost je třeba věnovat extrémně zbarveným fenotypům, tj. albinotičtí jedinci by měli být chováni na světlém zázemí a melanističtí jedinci na tmavém zázemí.

2.4 Pigmentace a agonistické interakce

Pigmentace přispívá k vytváření vnitrodruhových i mezidruhových vztahů, zejména tím, že ovlivňuje agresivitu ryb (Price et al., 2008) nebo výběr partnera (Amundsen & Forsgren, 2001; Gardner, 2010). Agresivita je u ryb důležitou vlastností při soupeření o omezené zdroje, např. potravu, partnery a teritoria pro tření, protože hraje roli při vytváření teritorií a hierarchie dominance (Filby et al., 2010). Souvislost mezi pigmentací a dominancí v chování byla zaznamenána u mnoha druhů, včetně cichlid *Neochromis omnicaeruleus* (Seehausen & Bouton, 1998) a druhů rodu *Pundamilia* (Dijkstra et al., 2010; 2009a). Agrese navíc může hrát roli ve frekvenčně závislé selekci (Dijkstra et al., 2010), protože mezi běžnými fenotypy dochází k častější konkurenci mezi samci a typická je agresivita vůči jedincům stejného fenotypu; tento vzorec poskytuje potenciální negativní frekvenčně-závislou fitness výhodu vzácnějším fenotypům nebo odlišně pigmentovaným jedincům (Dijkstra et al., 2009b; Pauers et al., 2008; Seehausen & Schluter, 2004). Zjednodušeně vyjádřeno, agresivita je častější vůči běžně barevným než proti vzácným fenotypům. U živorodek byla prokázána frekvenčně závislá výhoda pigmentace, neboť bylo zjištěno, že jedinci se vzácnými barevnými vzory mají výhodu v přežití ve srovnání s jedinci běžných fenotypů (Olendorf et al., 2006). Kromě toho hraje agresivní chování druhů významnou roli také v evoluci barevných vzorů a koexistenci barevných fenotypů (Lehtonen, 2014). Předpojatosti v agresivním chování mohou ve skutečnosti napomáhat vzniku nových barevných fenotypů a usnadňovat vznik druhů buď přímým přínosem, nebo v

důsledku selekce, která zvýhodňuje jakýkoli nízkofrekvenční fenotyp (Mikami et al., 2004; Seehausen & Schluter, 2004). Například u dvou druhů cichlid, které se liší pigmentací, červené *Pundamilia nyererei* a modré *Pundamilia pundamilia* (Seehausen & Bouton, 1998), může konkurence samců usnadnit invazi nového barevného fenotypu (Dijkstra et al., 2005). Studie prokázala, že jasně červený svatební šat *P. nyererei* poskytuje samcům výhodu v samčí konkurenci, protože jasnost jejich pigmentace zastrahuje modré samce, a může tak usnadnit invazi nových červených morfů do modrých populací. Soutěže samců o místa k rozmnožování také podporují barevnou rozmanitost (svatební šat od modré nebo žluté po červenou) a následně vznik nových druhů u cichlid Viktoriina jezera (Lehtonen, 2014). Proto je svatební šat samců důležitý při výběru samic a hraje významnou roli při vzniku druhů (Pauers et al., 2008, 2004; Seehausen et al., 2008; Tinghitella et al., 2018a). Navíc je svatební šat využíván ostatními samci k identifikaci konkurentů v období rozmnožování (Tinghitella et al., 2018b) a je následován agresivitou zaměřenou na podobně pigmentované protivníky (Seehausen & Schluter, 2004, Pauers et al., 2008, Dijkstra et al., 2009b). Například u dvou blízce příbuzných druhů haplochromních cichlid se samci liší pigmentací; jeden druh je modrý a druhý červený (Seehausen & van Alphen, 1998). Studie prokázala, že samice obou druhů vykazují druhově asortativní výběr partnera, když jsou rozdíly v pigmentaci samců viditelné, ale ne tehdy, když světelné podmínky pigmentaci samců zakrývají – v takových podmínkách samice obou druhů reagovaly častěji na modré samce, kteří jsou větší a viditelnější, než samci červení. Seehausen & van Alphen (1998) dále popsali, že samice si mohou vybírat partnera na základě míry výskytu, velikosti nebo obojího, pokud pigmentace není viditelná; pokud je však pigmentace viditelná, má její informace přednost před ostatními aspekty. Kromě toho se u hlaváčů žlutavých *Gobiussculus flavescens* (J. C. Fabricius, 1779) v období rozmnožování objevují u samic jasně žluto-oranžová břicha, která slouží jako známka připravenosti na tření; samci dávají přednost výrazně pigmentovaným samicím, což se projevuje tím, že vůči takovým samicím projevují mnohem více námluv (Amundsen & Forsgren, 2001; Sköld et al., 2008). Odlišně nebo nedostatečně pigmentovaní jedinci v hejnu mohou mít proto omezenou šanci na reprodukci a jejich fitness a welfare mohou být sníženy.

Pigmentace ryb je navíc spojena s postavením v sociálním žebříčku a teritoriálními souboji prostřednictvím dočasných vizuálních signálů, které se objevují během kompetitivního a agresivního chování mezi zvířaty (O'Connor et al., 1999). Například podřízené lososovité ryby (O'Connor et al., 1999; Suter, 2002) nebo cichlidy (Miyai et al., 2011; Volpato et al., 2003) měly tendenci vykazovat rychlé dočasné změny pigmentace do tmavších odstínů těla a očí, zatímco dominantní jedinci si spíše zachovávali světlejší barvy. Jakmile totiž podřízený jedinec ztmavl, agresivita dominantního jedince se snížila. Změna zbarvení poražené ryby je tedy spojena s podřízeností; takové signály by mohly minimalizovat potenciálně nákladné souboje zmírněním agrese dominantní/vítězné ryby (O'Connor

et al., 1999, Miyai et al., 2011). Extrémně zbarvené fenotypy (tj. albínští nebo melanističtí jedinci) však nejsou schopny sociální komunikace prostřednictvím změny pigmentace (Cohen et al., 2018; Slavík et al., 2020, 2015). Tito jedinci tedy nemusí být schopni signalizovat podřízení se prostřednictvím změny zbarvení, což může vést ke konfliktu mezi jejich psychickým stavem a postavením v sociální hierarchii a/nebo ke snaze o změnu sociálního postavení. Navíc v důsledku neschopnosti snížit agresivitu dominantních jedinců může dojít k vystupňovaným konfliktům, které mohou vést k vážným zraněním nebo dokonce smrti.

Souhrnně lze říct, že zatímco vzácně zbarvení jedinci nejsou přednostně vystaveni agonistickým útokům, některá zbarvení (např. červená) mohou být výhodná pro vnitrodruhové a mezidruhové interakce. Je zapotřebí dalšího výzkumu, který by určil, jak pigmentace ovlivňuje welfare ryb v akvakultuře. Pro podporu dobrých životních podmínek ryb v akvakultuře by měla být zachována druhově typická rozmanitost barevných fenotypů; mělo by se však zabránit společnému chovu typických i extrémně zbarvených fenotypů v akvakultuře.

2.5 Vliv pigmentace na fitness

Pigmentace, primárně karotenoidní pigmenty, souvisí s fitness, který je obecně definován jako schopnost organismů přežít a rozmnožovat se v aktuálním prostředí (Kodric-Brown, 1989; Maan et al., 2006; Orr, 2009). Karotenoidy zlepšují antioxidační a imunitní schopnosti ryb, což má za výsledek lepší přežití, růstovou výkonnost, odolnost vůči nemocem a kvalitu jiker; kromě toho suplementace karotenoidů u matek zvyšuje přežití a růst potomstva (Brown et al., 2014; Nakano & Wiegertjes, 2020). Nicméně ryby obvykle nejsou schopny syntetizovat karotenoidní pigmenty přímo, a proto je musí přijímat potravou (Kodric-Brown, 1989). Proto ryby s větším přístupem k potravním zdrojům bohatým na karotenoidy mají pravděpodobně červenější zbarvení a jsou v lepším zdravotním stavu, agresivnější, teritoriálnější a častěji vítězí v agonistických soubojích; proto mohou být pravděpodobněji dominantní v sociální hierarchii (Price et al., 2008; Sefc et al., 2014), jak ukázaly experimenty s cichlidami (Evans & Norris, 1996; Sefc et al., 2014; Ziegelbecker et al., 2021). Intenzivnější karotenoidní pigmentace je navíc spojena s vyšší úspěšností při výběru partnera; například u živorodek *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) trávili samci, kterým byla poskytnuta strava bohatá na karotenoidy, výrazně více času v blízkosti samic, které samecům dávaly přednost v testech vizuálního výběru (Grether, 2000; Kodric-Brown, 1989). Podobný výsledek v úspěšnosti páření byl pozorován u cichlid s intenzivnější karotenoidní pigmentací; tito samci byli častěji preferováni samicemi (Maan et al., 2006, Sefc et al., 2014). Intenzivnější karotenoidní pigmentace byla navíc spojena s nižší mírou napadení parazity, což je další znak, který ovlivňuje výběr samicemi (Kolluru et al., 2009, 2006; Maan et al., 2006; Stephenson et al., 2020). Přestože pigmentace založená na karotenoidech je ve většině případů spojena se zvýšenou odolností vůči stresu a celkově vyšší kondicí,

existují výjimky. Některé druhy ryb s větším množstvím karotenoidních skvrn vykazovaly vyšší citlivost vůči stresu a byly častěji sociálně podřízené; například u sivena severního *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) signalizovala pigmentace na bázi karotenoidů nižší agresivitu a odolnost vůči stresu (Backström et al., 2015, 2014). V akvakultuře může doplňování karotenoidů v potravě ovlivnit welfare ryb, proto by měl být pro zamezení nadměrné sociální nerovnováhy ve skupině zajištěn rovnoměrný a pravidelný příjem potravy bohaté na karotenoidy pro všechny ryby. Rovnoměrný příjem lze zajistit změnou aspektů prostředí, například vytvořením širší škály krmných stanovišť.

2.6 Vliv pigmentace na hejnové chování

Pigmentace usnadňuje hejnové chování ryb, protože je používána pro identifikaci a signalizuje jednotlivým fenotypům, aby se seskupovaly s podobnými jedinci (McRobert & Bradner, 1998). Jednou z významných výhod života ve skupinách zvířat včetně ryb je spolupráce při včasném odhalení predátora a úniku před ním (Cattelan & Griggio, 2018). Pokud jsou členové hejna vzhledově homogenní (např. co do velikosti nebo pigmentace), je zřetelně vidět snížené riziko predace (Krakauer, 1995), protože predátoři se nemohou zaměřit na jednoho konkrétního jedince. Tato taktika kořisti žijící v hejnech nebo skupinách je známa jako tzv. efekt zmatení (Krakauer, 1995; Landeau & Terborgh, 1986). V důsledku toho je jedinec, který se vzhledově liší od většiny skupiny, vystaven vyššímu riziku predace, protože je pro predátory nápadnější (tzv. efekt zvláštnosti, Theodorakis, 1989). Ryby si tedy obvykle vybírají hejno s jedinci podobného vzhledu (velikost/ barva těla) (Godin, 1986; Gómez-Laplaza, 2009; Rodgers et al., 2010). Například tmavě zbarvení jedinci duhovky jižní preferovali tmavě pigmentovaný fenotyp, a naopak světle zbarvení jedinci světlý fenotyp (Rodgers et al., 2010). Podobně i živorodky širokoploutvé *Poecilia latipinna* (Lesueur, 1821) preferovali hejna s podobnými barevnými fenotypy, přičemž černé ryby preferovaly jiné černé jedince a bílé ryby jiné bílé jedince (McRobert & Bradner, 1998). Podobně i samice halančíkovce pruhovaného *Aphanius fasciatus* (Valenciennes, 1821) preferovaly hejno s nejvyšší fenotypovou homogenitou (Cattelan & Griggio, 2018). Juvenilní skaláry amazonské *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823) se při vytváření vnitrodruhových hejn spoléhají na pigmentaci těla; nedávné seznámení se specificky pigmentovanými jedinci však může ovlivnit barevně asortativní preference hejn (Gómez-Laplaza, 2009). Odlišně pigmentovaní jedinci v hejnu, např. albíni, se zdají být ohroženi ostrakizací ze strany skupiny divoce zbarvených jedinců (Slavík et al., 2015). Jinými slovy albíni nebyli přijímáni do socializované skupiny divoce zbarvených jedinců, což může potenciálně vést ke snížení welfare těchto jedinců (omezení přístupu ke zdrojům jako jsou potrava a úkryty). Lze shrnout, že pigmentace je důležitým faktorem při tvorbě hejna. Aby se zabránilo snížení welfare ryb v akvakultuře (především vzájemné agresivitě), měly by být společně chovány podobně pigmentované fenotypy.

2.7 Pleiotropní účinky pigmentace

Melanokortinový systém je neuroendokrinní systém, který reguluje řadu fyziologických a behaviorálních procesů (Ducrest et al., 2008). Melanokortinový systém se skládá a) z melanokortinových peptidů, endogenních agonistů, které stimulují melanokortinové receptory a jsou odvozeny od proopiomelanokortinového genu (POMC) - α -, β - a γ -melanocyty stimulujících hormonů (α -, β -, γ -MSH) a adrenokortikotropního hormonu (ACTH), b) pět G-proteinových podtypů melanokortinových receptorů (MC1R-MC5R), které zprostředkovávají různorodé působení melanokortinu, a c) z endogenních antagonistů, mezi něž patří agouti signalling protein (ASIP) a agouti-related protein (AGRP), které konkurují melanokortinovým peptidům vazbou na MC receptory (Cal et al., 2017; Cerdá-Reverter et al., 2011; Metz et al., 2006). Melanokortinový receptor MC2R váže ACTH, ale vyžaduje účast akcesorních proteinů (MRAP), aby dosáhl svého funkčního projevu (Cerdá-Reverter et al., 2011). Melanokortinové receptory MC1R, MC3R, MC4R a MC5R jsou specifické pro vazbu MSH. Interakce α -MSH a MC1R hraje klíčovou roli v řízení pigmentace a mutace v MC1R jsou zodpovědné za sníženou melanizaci. Melanokortinové receptory MC4R i MC5R jsou exprimovány v hypotalamu a předpokládá se, že centrální exprese MC4R reguluje energetickou rovnováhu prostřednictvím modulace potravního chování (Cal et al., 2017; Cerdá-Reverter et al., 2011; Dijkstra et al., 2017). Melanokortinová hypotéza předpokládá, že melanokortinové dráhy mají pleiotropní účinky, které spojují expresi pigmentace na bázi melaninu s variabilitou fyziologických a behaviorálních znaků (Cal et al., 2017; Ducrest et al., 2008,). Předpokladem této hypotézy je, že tmavěji pigmentované fenotypy jsou agresivnější, odolnější vůči stresu, mají větší imunitu a jsou sexuálně aktivnější než světleji pigmentované fenotypy, protože melanokortinový systém zvyšuje plodnost, sexuální vnímavost samic, sexuální motivaci a výkonnost samců a produkci sexuálních hormonů (Dijkstra et al., 2017; Ducrest et al., 2008). Melanokortinový systém je spojen s imunitním systémem; předpokládá se tedy, že tmavší fenotypy mají lepší protizánětlivé, antipyretické a antioxidační reakce než světlejší fenotypy (Ducrest et al., 2008). Například u lososovitých ryb, jako je losos obecný *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) nebo pstruh duhový *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), vykazovali jedinci s větším počtem černých teček sníženou behaviorální reakci na stresovou událost a měli významně nižší hladinu kortizolu, což souvisí s odolností nebo tolerancí vůči stresu, než jedinci s menším počtem teček nebo bez nich (Kittilsen et al., 2009). Podobně u polymorfní pigmentované cichlidy *Astatotilapia burtoni* (Günther, 1894) reguluje melanokortinový systém jak pigmentaci těla, tak chování. Tento systém je diferencielně aktivován u modrých a žlutých samců; dominantní samci (jasně modří nebo žlutí) brání teritorium tření, zatímco podřízené samci (bledě modří nebo žlutí) jsou neteritoriální; navíc žlutí dominantní samci bývají agresivnější než modří dominantní samci a modří samci mají vyšší hladiny kortizolu než žlutí samci (Dijkstra et al., 2017). Naproti tomu studie, která zkoumala melanokortinovou

hypotézu u samců živorodek, nezjistila žádné korelace chování (aktivita, krmení, smělost, námluvní projevy a pronásledování) s reakcemi na stres a pigmentaci (Santostefano et al., 2019).

Kromě toho je důležité vzít v úvahu extrémně zbarvené fenotypy, které se v mnoha charakteristikách výrazně liší od typicky pigmentovaných fenotypů. Melanistické fenotypy mají abnormální množství tmavé pigmentace charakterizované nadměrným ukládáním melaninu (Culumber et al., 2014; Horth, 2003), zatímco albinotické fenotypy se vyznačují absencí pigmentace v kůži a očích (Kayış et al., 2017; Oetting & King, 1999). Albinotičtí jedinci obvykle vykazují nižší agresivitu, méně reprodukčního chování a menší tendenci k vytváření hejn (Cohen et al., 2018; Slavík et al., 2015; 2016b); tyto vzorce chování mohou být strategií, jak se vyhnout vystupňované agresi ze strany svých druhů. Neschopnost albinotických jedinců měnit pigmentaci však vede k vyššímu riziku predace (Ellegren et al., 1997; viz však Stephenson et al., 2022). Albinotický fenotyp je navíc spojen s fyziologickými omezeními, jako jsou snížené zrakové schopnosti a/nebo zvýšená hladina stresu (Kittilsen et al., 2009; Pavlidis et al., 2013; Ren et al., 2002; Slavík et al., 2022, 2020; Valchářová et al., 2022), ačkoli rychlost růstu albínských a divokých jedinců se nelišila (Bondari, 1984a, 1984b). Albinotický fenotyp může být také náchylnější k infekčním chorobám a negativním vlivům ze strany svého druhu, jak bylo pozorováno u druhu tlamovce příčnopruhého *Metriaclima zebra* (Boulenger, 1899); u tohoto druhu trpěli albinotičtí jedinci vyšší mírou parazitismu na výtěrech než divocí jedinci stejného druhu (Cohen et al., 2018). U kančíků příčnopruhých *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther, 1867), všichni albínští jedinci uhynuli v důsledku infekce (Kayış et al., 2017). Naopak melanistické fenotypy jsou agresivnější a reprodukčně aktivnější než jejich běžně zbarvené jedince stejného druhu (Horth, 2004; 2003), jak bylo prokázáno u samců gambusie holbrookovi *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859), u nichž melanističtí jedinci projevovali větší agresivitu vůči samicím během pronásledování a častěji se pokoušeli rozmnožovat než typicky pigmentovaní stříbrní samci; samice se však pokusům o páření melanistických samců vyhýbaly více než pokusům stříbrných samců (Horth, 2003). Podobně u živorodkovitých ryb typicky pigmentované samice nevykazovaly žádné preference nebo se dokonce vyhýbaly melanistickým samcům, zatímco melanistické samice preferovaly melanistické samce (Culumber et al., 2014). Tyto příklady ukazují rozporuplnost extrémního zbarvení, neboť vyšší agresivita melanistického fenotypu může být výhodná, např. pro vyhnutí se predaci (Horth, 2004), ale také nevýhodná, např. pro úspěšnou reprodukci (Culumber et al., 2014; Horth, 2003).

Lze shrnout, že pigmentovanější anebo melanistické fenotypy jsou obvykle dominantnější a agresivnější a vykazují vyšší odolnost vůči stresu než světlejší, méně skvrnité a nebo albinotické fenotypy. Proto by se v zájmu zlepšení welfare ryb v akvakultuře měly minimalizovat velké rozdíly v barevných fenotypech a extrémně zbarvené fenotypy by neměly být zařazovány do smíšených hejn s typicky pigmentovanými jedinci.

3.8 Vazba mezi domestikací a pigmentací

Proces domestikace se týká chovu zvířat v zajetí, kde jsou pod kontrolou proměnné jako rozmnožování, dostupný prostor a příjem potravy (Clutton-Brock, 1999; Price, 1999). Během tohoto procesu zvířata (Diamond, 2002; Driscoll et al., 2009; Cieslak et al., 2011), včetně ryb (Fleming et al., 1994; Hindar et al., 2006; Jonsson & Jonsson, 2006), získávají dědičné, geneticky určené vlastnosti, kterými se liší od svých divokých protějšků. Domestikované ryby jsou vypouštěny do volné přírody na podporu rekreačního rybolovu a vyčerpaných divokých populací a/nebo unikají do volné přírody z akvakultury (McGinnity et al., 2003; Jonsson & Jonsson, 2006; Arlinghaus et al., 2007). Domestikovaní jedinci se liší od svých divokých protějšků; například ve svých zkušenostech, přežívání a úmrtnosti, a výběr jejich dědičných behaviorálních vlastností se mění napříč generacemi (Price, 1999; Huntingford & Adams, 2005; Huntingford et al., 2010; Johnsson et al., 2014). Ve volné přírodě mohou být jedinci handicapováni svými behaviorálními vlastnostmi (Araki et al., 2008; Islam et al., 2020), například vysokou agresivitou, riskantním chováním (Huntingford, 2004; Wilson & McLaughlin, 2007; Klefoth et al., 2017), vyšší odolností vůči stresu (Lepage et al., 2000; Tanck et al., 2001; 2002) a/nebo sníženým průzkumným chováním (Wilson & Godin, 2009) a nižšími kognitivními schopnostmi (Brown & Laland, 2001; Marchetti & Nevitt, 2003). Změna pigmentace je jednou z nejčastějších morfologických změn, která doprovází domestikaci zvířat (Cieslak et al., 2011; Clutton-Brock, 1999). Pleiotropický vliv genů pro pigmentaci je často asociován s určitým typem životní strategie a fyziologickými a behaviorálními vlastnostmi. (Ducrest et al., 2008; Pryke et al., 2007). Pleiotropický vliv genů pro pigmentaci má evoluční důsledky (Caro, 2005; Endler & Mappes, 2017), které se při chovu zvířat v zajetí projevují jako tzv. syndrom domestikace (Ahmad et al., 2020; Wheat et al., 2019), prokázaný i u ryb (Huntingford & Adams, 2005; Anastasiadi et al., 2022). Intenzita pigmentace může být uvažována jako pravdivý signál o fitness jedince vysvětlující proč jedinci s více pigmentem (např. karotenoidů nebo melaninů) jsou často úspěšnější při soutěži o zdroje. Vzato dohromady, fyziologické a behaviorální vlastnosti jsou spojeny s geneticky určenou a dědičnou intenzitou pigmentace, avšak pigmentací podmíněný syndrom domestikace u ryb byl málo zkoumán.

3. Cíle a hypotéza disertační práce

Na základě uvedených údajů lze předpokládat, že barevný fenotyp má vliv na sociální chování ryb. Společný chov jedinců z odlišně zbarvených fenotypů pak může být důvodem pro snížení welfare, především u těch jedinců, jejichž fenotyp je ve skupině v menšině. Cílem disertační práce je zodpovědět na otázky: i) je odlišné zbarvení jedinců jednoho druhu (fenotypu) spojené s různými kognitivní schopnosti a chováním, ii) zda chov odlišných fenotypů ve společném prostředí vyvolává fenotypově specifickou stresovou odezvu. K ověření předpokladu byly použity albinotické a šlechtěné barevné fenotypy, které lze jednoznačně charakterizovat ve srovnání s více variabilním pigmentovaným „divokým“ fenotypem. Fenotypy byly porovnány s ohledem na behaviorální vzorce, lateralizaci chování a dále kognitivní chování jako je např. schopnost řešit úlohy, objevitelské chování a sociální učení.

Byla testována obecná hypotéza, že při společném chovu, jedinci s abnormálním zbarvením jako jsou albinotický a domestikovaný barevný fenotyp vykazují vyšší stresovou odezvu a snížení welfare. Pro dílčí studie byly formulovány podrobné hypotézy.

4. Zvolené metody zpracování

4.1 Review: Pigmentace potenciálně ovlivňuje welfare ryb v akvakultuře

Na základě vyhodnocení dostupné vědecké literatury jsme vypracovali přehled, který shrnuje fyziologické aspekty pigmentace, její nejdůležitější funkce a zaměřuje se především na možnost, že pigmentace může mít přímý vliv na welfare ryb, protože se přímo podílí na zprostředkování komunikace mezi rybami. Naše práce se z velké části zaměřuje na potenciální rizika pro welfare spojená s chovem extrémně pigmentovaných fenotypů (albíni, melanisté) v akvakultuře.

4.2 Experiment 1: Rozdíly v pohybové aktivitě, průzkumném chování a lateralitě mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci

Většina zvířat, včetně ryb, vykazuje denní behaviorální rytmy a vykazuje aktivitu během dne nebo noci, spíše než po celý 24hodinový den (Boujard & Leatherland, 1992). V přirozených stanovištích není potrava neustále dostupná a její dostupnost je často omezena na konkrétní časová období během dne, což lze napodobit v laboratorních podmínkách implementací krmného rozvrhu (Sánchez et al., 2009). Když jsou zvířata vystavena denním rutinám s omezenou dostupností potravy, většina z nich vykazuje anticipační aktivitu související s potravou (FAA) (Folkedal et al., 2012, Lall & Tibbetts, 2009). Tento jev se vyznačuje zvýšením lokomoční aktivity několik hodin před krmením (Davis, 1964, Folkedal et al., 2012, Fortes-Silva et al., 2010; Sánchez-Vázquez & Madrid, 2001; Sánchez-Vázquez et al., 1997). V přítomnosti dostupné potravy ryby často vykazují počáteční fázi zvýšené aktivity krmení, charakterizovanou zrychlenou mírou příjmu potravy (Assan et al., 2021). Postupem času se jejich chuť k jídlu postupně snižuje, což vede k poklesu nebo úplnému zastavení příjmu potravy (Assan et al., 2021). Běžné chování po krmení zahrnuje sníženou aktivitu, známky sytosti, trávení a odpočinek v klidných oblastech, potenciální pokračování ve vyhledávání potravy nebo průzkumu, zapojení se do sociálních interakcí a čistící chování (Assan et al., 2021, Gilannejad et al., 2019, Lall & Tibbetts, 2009, Volkoff & Peter, 2006).

Dostupnost úkrytů hraje klíčovou roli v přežití divokých ryb tím, že jim umožňuje překonávat nepříznivé podmínky prostředí (Valdimarsson et al., 1997) a/nebo se vyhnout riziku predace (Valdimarsson & Metcalfe, 1998). V akvakultuře úkryty pomáhají snižovat spotřebu energie a urychlovat začátek krmení (Alanärä, 1993, Benhaïm et al., 2009), podporují růst ryb (Coulibaly et al., 2007, Hossain et al., 1998) a snižují agresivitu (Hecht & Appelbaum, 1988, Hossain et al., 1998), což může vést ke zvýšení přežití. Dostupnost úkrytů a boje o úkryty v akvakultuře však může zvyšovat agresivitu ryb, což může potenciálně vést ke snížení dobrých životních podmínek (Slavík et al., 2012).

Průzkumné chování ryb zahrnuje zvědavost a ochotu vydávat se do nových oblastí, shromažďovat informace o nových objektech nebo různých stanovištích, hledat zdroje, zapojovat se do sociálních interakcí a přizpůsobovat se měnícím se podmínkám prostředí (Baker et al., 2018, Budaev, 1997, Mazue et al., 2015, Sommer-Trembo et al., 2022, Toms et al., 2010). Ryby mohou vykazovat konzistentní lateralizované preference v průzkumném chování při používání levé a/nebo pravé strany (Bisazza & Brown, 2011, Dadda et al., 2010a), a jejich lateralizované reakce se mohou v průběhu času měnit, jak získávají zkušenosti (Sovrano, 1999). Stupeň lateralizace v průzkumném chování se může mezi jednotlivými druhy lišit (Brown et al., 2004, Miklósi & Andrew, 1999, Nepomnyashchikh & Izvekov, 2006, Petrazzini et al., 2020, Takeuchi, 2023). Lateralizace u ryb je úzce spojena s osobnostními rysy a emocemi, např. agresivitou a strachem, což má významné důsledky pro dobré životní podmínky zvířat (Byrnes et al., 2016); proto může hodnocení lateralizace sloužit jako cenný ukazatel dobrých životních podmínek ryb (Berlinghieri et al., 2021, Bisazza & Brown, 2011).

Naším cílem bylo zkoumat a porovnávat lokomoční aktivitu související s krmením, úkryty a průzkumným chováním a lateralizací chování ve vztahu k barevnému fenotypu a distribuci těchto fenotypů v hejnech albínů a pigmentovaných pancéřníčků zelených (*Corydoras aeneus*) (Gill, 1858). Experimenty byly prováděny v nádržích a bludištích tvaru Y. Předpokládali jsme, že ryby ve smíšených hejnech (složených z albínů a pigmentovaných ryb) budou vykazovat behaviorální rozdíly ve srovnání s rybami v homogenních hejnech (pouze albíni a/nebo pouze pigmentované ryby) a zkoumali jsme, jak mohou tyto variace přispět k rozdílům v dobrých životních podmínkách ryb.

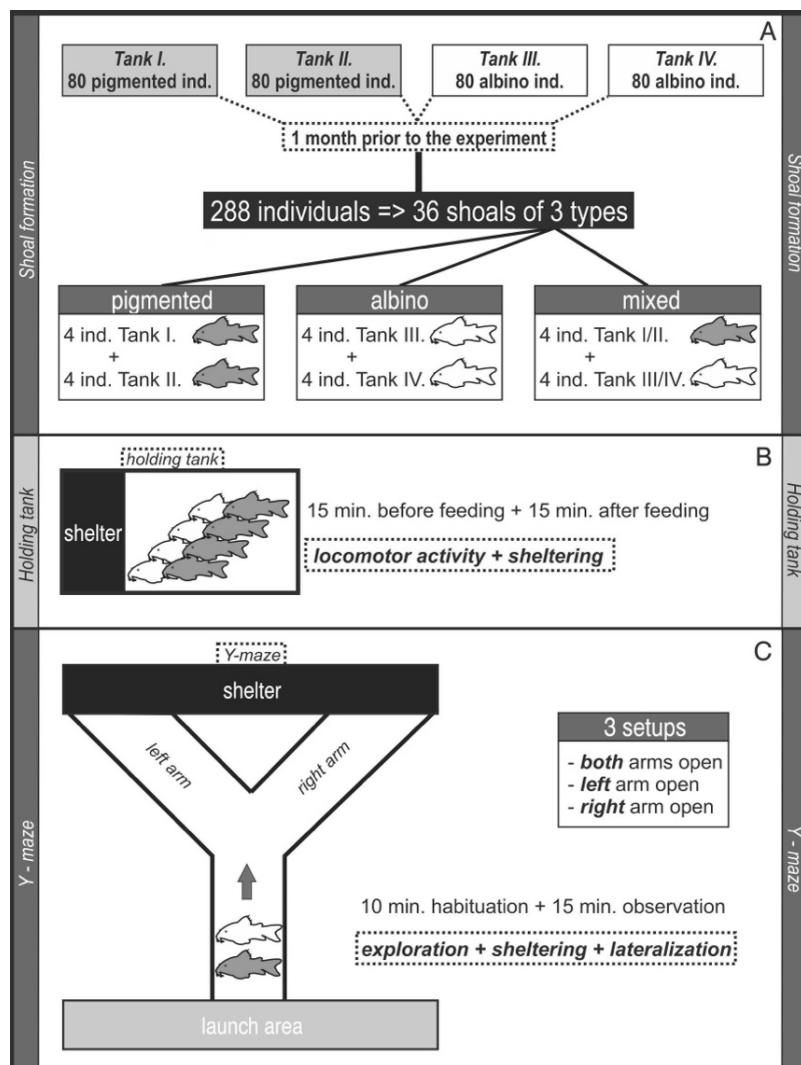
4.2.1 Experimentální zvířata

Albíni (160 jedinců; průměrná hmotnost 0,962 g, rozmezí 0,563–1,622 g; průměrná celková délka 35,4 mm, rozmezí 29–42 mm) a pigmentovaní jedinci (160 jedinců; průměrná hmotnost 0,833 g, rozmezí 0,572–1,444 g; průměrná celková délka 36,7 mm, rozmezí 32–48 mm) pancéřníčků zelených (*Corydoras aeneus*) byli získáni od místního dodavatele ryb (PETRA-AQUA s.r.o., Velké Přílepy, Česká republika). Ryby byly rozděleny do čtyř samostatných 450litrových nádrží (v každé nádrži bylo náhodně vybráno 80 ryb se stejným fenotypem) za účelem aklimatizace. Měsíc před začátkem experimentu byly ryby přemístěny do menších 60litrových nádrží, čímž vznikla hejna po 8 rybách na nádrž. Byly vytvořeny následující typy hejn: albíni (4 albíni z jedné nádrže + 4 albíni z jiné nádrže), pigmentovaní (4 pigmentovaní jedinci z jedné nádrže + 4 pigmentovaní jedinci z jiné nádrže) a smíšená hejna (4 albíni z jedné nádrže + 4 pigmentovaní jedinci z jiné nádrže). Bylo provedeno 12 opakování pro každý typ hejna, což vedlo k celkovému počtu 36 hejn a 288 jedinců použitých během celého experimentu. Výzkum byl proveden ve čtyřech po sobě jdoucích pokusech, z nichž každý obsahoval 9 experimentálních hejn/nádrží (tj. 3 nádrže na typ hejna). Každý jedinec byl testován

pouze jednou (tj. v jednom hejnu) během celého experimentu. Během aklimatizace i během pobytu v 60litrových nádržích byly ryby drženy ve stejném režimu. Ryby byly krmeny ad libitum peletami (BioMar Group, Dánsko) jednou denně (během celého experimentu vždy v poledne) a byl udržován světelný režim 12 hodin světla/12 hodin tmy. Každá nádrž byla vybavena externím filtrem a vzduchovacím kamenem. Denně bylo vyměněno 20 % objemu vody za odstátou dechlorovanou vodovodní vodu z místního zdroje. Teplota vody byla automaticky regulována a udržována na průměrné hodnotě 26,5 °C.

4.2.2 Provedení experimentu

Byly provedeny dva experimenty, každý v jiném prostředí (v chovní nádrži a v bludištích tvaru Y) (obr. 1). Chování v nádrži bylo pozorováno po dobu šesti po sobě jdoucích dnů, přičemž denně byly pozorovány tři nádrže (jedna na typ hejna). Tři nádrže byly pravidelně střídány, což vedlo ke dvěma záznamům na jednotlivou nádrž během šesti po sobě jdoucích dnů pozorování. Po jednom dni odpočinku začala pozorování v bludišti se třemi varianty. Všechna experimentální hejna byla pozorována jeden den v jedné variantě, po čemž následoval den odpočinku, druhá sada pozorování varianty atd. Po posledním pozorování v labyrintu Y byl proveden další pokus s 9 pokusnými hejny.



Obr. 1: Experimentální schéma znázorňující proces experimentální tvorby hejn (A) a základní uspořádání chovné nádrže (B) a bludiště tvaru Y (C).

Provedení experimentu – chování v chovné nádrži

Každá 60litrová nádrž o rozměrech dna 30×60 cm byla vybavena jednotným přístřeškem (plocha 30×10 cm) umístěným podél kratší strany nádrže (obr. 2). Úkryt byl vyroben z černého plastu, který nepropouštěl světlo, a vytvářel tak v nádrži vizuálně izolované prostředí. Pod dno nádrže jsme umístili síť stejně velkých čtvercových buněk (cca 4×4 cm), které sloužily ke zjišťování aktivity jednotlivých ryb. Po jednom měsíci bylo chování ryb v 60litrových nádržích 15 minut před a 15 minut po krmení zaznamenáno pomocí kamery GoPro Hero umístěné nad nádrží. Pro následné analýzy jsme použili sekvenční fotografie, zachycující jeden snímek za sekundu. Lokomotorická aktivita byla zpočátku přiřazena jako počet jednotlivých pohybů ryb na jeden snímek (tj. jednu sekundu). Pohyb byl navržen jako stav, kdy se jednotlivá ryba přesunula z jedné buňky mřížky do druhé. Následně byl počet jednotlivých pohybů za sekundu vydělen počtem ryb ve viditelné části nádrže (tj. mimo úkryt), aby se získaly standardizované a vzájemně srovnatelné hodnoty průměrné individuální lokomoční

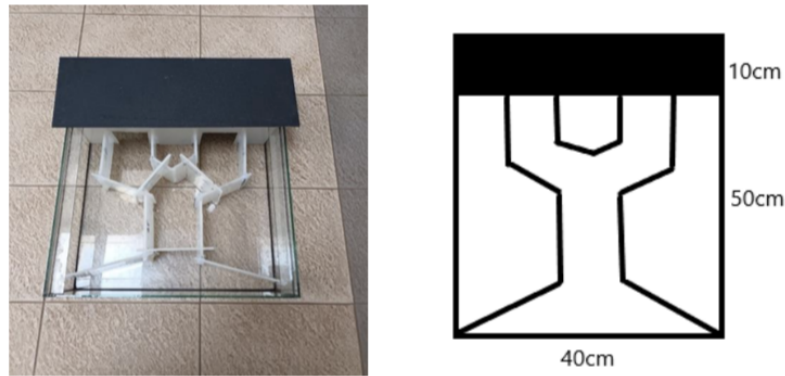
aktivity. Kromě toho byl zaznamenán také počet jedinců v úkrytu. Ve smíšených hejnech byla lokomoční aktivita a úkryt hodnocena zvlášť pro albínské a pigmentované fenotypy a standardizována na počet jedinců, aby se získaly vzájemně srovnatelné hodnoty pro albínské a pigmentované hejno.



Obr. 2: Nádrž, ve které probíhal experiment a rozměry nádrže.

Provedení experimentu – chování v labyrintu tvaru Y

Bylo zkonstruováno několik stejných labyrintů tvaru Y (obr. 3). Šířka ramen byla 8 cm a délka 20 cm. V počáteční fázi pokusu bylo celé pokusné hejno (8 jedinců) přeneseno z nádrže do startovacího prostoru spojeného se vstupním ramenem labyrintu přes „gilotinové“ dveře. Po desetiminutové aklimatizaci byla dvířka opatrně otevřena a chování ryb bylo následujících 15 minut zaznamenáváno shora pomocí kamery GoPro Hero. Na konci obou ramen (levého i pravého) bludiště Y byl použit úkryt, který byl replikou původního úkrytu v chovném zařízení; ryby tedy po úspěšném průchodu celým bludištěm skončily v úkrytu. Byly použity tři varianty bludiště – obě ramena otevřená, levé rameno otevřené a pravé rameno otevřené. Lateralizace byla hodnocena pouze tehdy, když byla otevřena obě ramena bludiště; a hodnotilo se jako počet průchodů levým nebo pravým ramenem. V rámci všech variant byly také přiřazeny následující proměnné. Explorační chování bylo hodnoceno dvěma proměnnými: I) počet jedinců, kteří prošli celé bludiště ze startovacího prostoru do úkrytu, a II) počet jedinců, kteří neopustili startovací prostor (tj. neochota vstoupit do bludiště). Úkrytové chování bylo hodnoceno jako počet jedinců, kteří po dosažení úkrytu v něm zůstali. Ve smíšených hejnech byly všechny proměnné hodnoceny zvlášť pro albínské a pigmentované fenotypy a standardizovány na počet jedinců, aby byly získány vzájemně srovnatelné hodnoty pro albínské a pigmentované hejno. Před umístěním nového hejna do labyrintu bylo bludiště důkladně opláchnuto, vyčištěno a naplněno čistou okysličenou a temperovanou odstátou vodou z vodovodu.



Obr. 3: Bludiště tvaru Y a rozměry bludiště

4.2.3 Statistická analýza

Statistické analýzy byly provedeny pomocí softwarového balíku SAS (SAS Institute, Inc., verze 9.4; www.sas.com). K analýze závislých proměnných byly použity zobecněné lineární smíšené modely (GLMM; funkce SAS PROC GLIMMIX) s Poissonovým rozdělením. ID chovné nádrže bylo použito jako náhodný faktor pro všechny modely. Vysvětlující proměnné popisující přítomnost potravy, typ hejna a uspořádání labyrintu Y byly použity jako fixní faktory. Významnost vysvětlujících proměnných a jejich případných interakcí byla posouzena pomocí F testů. Pro třídy třídních proměnných byly následně vypočteny průměry nejmenších čtverců (dále označované a zaznamenávané ve sloupcových grafech jako „upravené průměry“ modelových předpovědí). Rozdíly mezi třídami byly stanoveny pomocí t-testu a pro vícenásobná srovnání byla použita Tukey-Kramerova úprava. Stupně volnosti byly vypočteny pomocí Kenwardovy-Rogerovy metody (Kenward a Roger, 1997).

4.3 Experiment 2: Behaviorální vzorce a kognitivní schopnosti u kaprů: rozdíl mezi méně domestikovaným typem s „divokým“ fenotypem pigmentace a více domestikovaným fenotypem „koi“

Změny v pigmentaci jsou dobře známými morfologickými adaptacemi, které se vyskytují během domestikace zvířat (Clutton-Brock, 1999; Cieslak et al., 2011). Pleiotropní vliv genů zapojených do pigmentace je spojen s mnoha fyziologickými a behaviorálními vlastnostmi a je korelován se životní strategií jedince (Pryke et al., 2007; Ducrest et al., 2008) s potenciálními evolučními důsledky (Caro, 2005; Endler & Mappes, 2017). Intenzita individuální pigmentace může být považována za upřímný signál o zdatnosti jedince, například o větším úspěchu v alokaci zdrojů u více pigmentovaných jedinců.

Tyto změny jsou patrné u nejstaršího známého domestikovaného druhu ryby, kapra obecného *Cyprinus carpio* (L. 1758) (Balon, 2004; Vilizzi et al., 2015), u něhož více domestikované linie vykazují vlastnosti, jako je nižší kognitivní schopnost hledat stanoviště a potravu a schopnost ukrývání se k minimalizaci rizika predace (Matsuzaki et al., 2009), což usnadňuje jejich ulovení rybáři (Beukema, 1969; Raat, 1985; Klefoth et al., 2013). Nižší kognitivní schopnosti jsou spojeny s vlastnostmi získanými během domestikace, například zvýšenou aktivitou související s potravou, jako je rychlejší příjem potravy, vyšší míra vyhledávání potravy a odvážnější chování při vyhledávání potravy (Klefoth et al., 2012; 2013; 2017), které jsou během domestikace posíleny díky změněnému výběru pro rychlejší růst (Price, 1999; Huntingford et al., 2010; Johnsson et al., 2014).

Fyziologické a behaviorální vlastnosti jsou běžně spojovány s intenzitou pigmentace; avšak korelace mezi vlastnostmi jedinců a tělesnou pigmentací byla u ryb zřídka studována. Proto jsme v naší studii provedli experimenty v bludišti a v terénu a shromáždili komplexní data o chování a fyziologické reakci na stres u dvou fenotypů kapra obecného: fenotypu divoce zbarveného a fenotypu oranžově zbarveného. Pohybová aktivita je považována za ukazatel adaptivních vlastností (Reebs, 2002; Kronfeld-Schor & Dayan, 2003) a závisí například na úrovni stresu (Lima & Bednekoff, 1999) a dostupnosti zdrojů (Larranaga & Steingrímsson, 2015). Konkrétně byla pozorována variabilita pohybové aktivity kapra obecného v různých stanovištích; maximální pohybová aktivita byla zaznamenána buď během dne (Rahman & Meyer, 2009; Benito et al., 2015), nebo v noci (Žák, 2021; Hundt et al., 2022). Průzkumné chování je reakcí jedince na nový podnět (Réale et al., 2007; Conrad et al., 2011) a jeho vyšší úroveň naznačuje lepší schopnost jedince rozšířit svůj rozsah pohybu (Dingemanse et al., 2003), najít zdroje, jako je potrava a/nebo úkryty (Schmitz et al., 2015; Germano et al., 2017), a vykazovat větší odolnost vůči stresu (Eronen et al., 2023).

V naší studii jsme testovali hypotézu, že oranžově zbarvení koi kapři budou vykazovat i) nižší průzkumné chování a ii) nižší citlivost na stres než ti s fenotypem divoce zbarveným. Abychom tuto

hypotézu otestovali, byli jedinci obou fenotypů vypuštěni do experimentálního bludiště, kde byla pozorována jejich pohybová aktivita a průzkumné chování. Následně byly ryby vystaveny stresovým podnětům a byly odebrány vzorky krve pro analýzu fyziologického stavu experimentálních jedinců. Poté byly rybám implantovány vysílačky se senzory teploty a aktivity, aby byla pozorována jejich pohybová aktivita během 24hodinového cyklu, po kterém byly ryby vypuštěny do neznámého říčního prostředí.

4.3.1 Experimentální zvířata

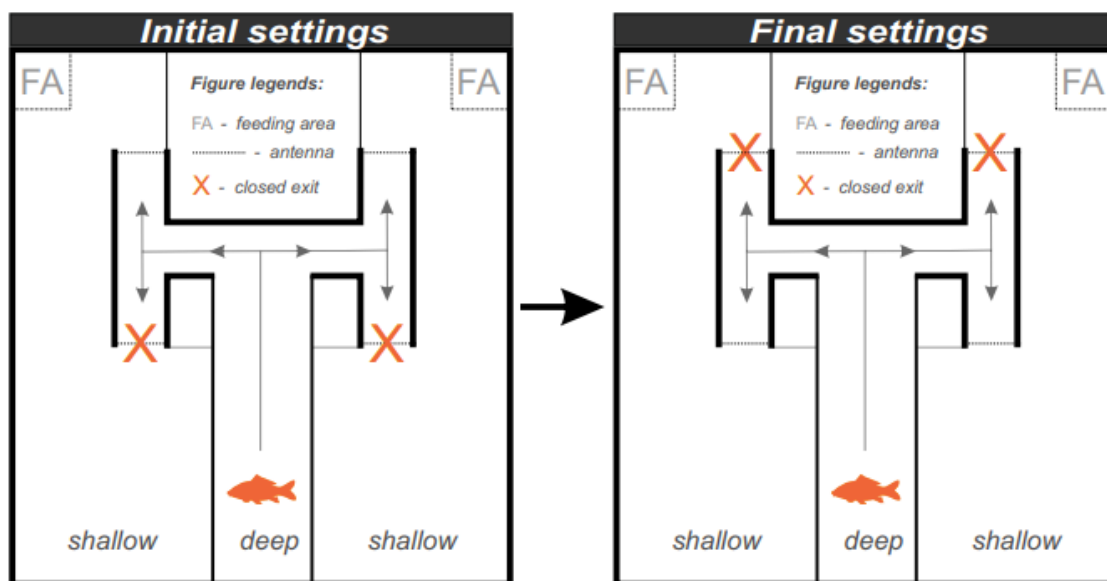
Použité experimentální ryby byly kapři obecní dvou fenotypů (fenotyp divoce zbarvený a oranžově zbarvený fenotyp, koi ve varietě Orenji ogon) získaní od místního dodavatele ryb (Czech Fishery Ltd.; Česká republika). Před experimentem byly oba fenotypy chovány za stejných podmínek ve stejném zařízení přibližně jeden rok. Byly umístěny ve dvou identických sousedících rybnících (jeden pro divoce zbarvený fenotyp 49°09'18.3"N 14°09'58.5"E a druhý pro fenotyp koi 49°09'19.0"N 14°09'57.2"E; nadmořská výška 398 m; rozměry 36x23 m a průměrná hloubka 80 cm každý). Rybníky byly napájeny z řeky Blanice. V každém rybníku bylo sto exemplářů. Ryby byly krmeny peletami De Heus (www.deheus.cz). Krmení probíhalo 5 dní v týdnu (pondělí – pátek). Současně byla kontrolována spotřeba krmné dávky z předchozího dne. Oblast je oplocena a chráněna před suchozemskými predátory, avšak občas se mohou vyskytnout ptačí predátoři, jako jsou volavky. Náhodně vybraní jedinci byli opatrně odchytáváni sítí a podrobeni následujícím procedurám čtyři týdny před zahájením experimentu. Ryby byly označeny pasivním integrovaným transpondérem (PIT; Trovan ID 100, hmotnost: 0,1 g ve vzduchu, rozměry: 12 mm × 2,1 mm; EID Aalten B.V., Aalten, Nizozemsko) po anestezii 2-fenoxyetanolem (0,2 ml l–1; Merck KGaA, Německo). PIT byly zavedeny do dorzálního svalstva pomocí injekční stříkačky. Celkem bylo použito 31 koi (průměrná hmotnost 239 g, rozmezí 140–362 g) a 31 divoce zbarvených juvenilních kaprů (průměrná hmotnost 297 g, rozmezí 139–524 g). Mezi kapry fenotypu koi a divoce zbarveným fenotypem nebyly zjištěny významné rozdíly ve velikosti ($P > 0,1$). Dva chovné mezokosmy (jeden pro každý fenotyp) byly použity k vytvoření fenotypicky segregovaných hejn známých jedinců. Mezokosmy (plocha 6 × 12 m, hloubka ve střední části 1,5 m, hloubka mělčin na obou stranách 0,5 m) měly přirozený substrát dna (písek a štěrk) a umělé stěny z betonu. Voda byla nepřetržitě obnovována přítokovým systémem a teplota během aklimatizačního období se pohybovala mezi 14,4 a 20,1 °C. Ryby byly drženy za přirozeného světelného režimu a krmeny peletami De Heus (www.deheus.cz) jednou denně. Zdraví ryb, definované jako normální vzhled a chování, včetně normální polohy těla, pohybu a příjmu potravy (FAO, 1983), bylo denně sledováno.

4.3.2 Provedení experimentu

Provedení experimentu – chování v experimentálním labyrintu

Experimentální bludiště bylo postaveno v samostatném mezokosmu než byly mezokosmy pro chov (plocha 5×6 m; hloubka ve střední části 1 m; hloubka mělčin na obou stranách 0,3 m; ostatní vlastnosti, jako substrát a obnova vody, byly stejné jako u chovných mezokosmů). Celý mezokosmos byl přizpůsoben tak, aby představoval komplexní T-bludiště s několika T-křižovatkami (obr. 4). Levá a pravá část bludiště byly osově symetrické, tj. identické. Průchod z hluboké centrální části na mělčiny byl umožněn pouze přes T-křižovatky (šířka 0,5 m, délka každého ramene 1 m). Jedna T-křižovatka byla na levé straně a druhá na pravé straně rohu hluboké sekce. První rozhodnutí, zda se otočit doleva nebo doprava, bylo tedy učiněno v hluboké části, a druhé rozhodnutí v T-křižovatce. Aby byl pohyb ryb bludištěm zkoumán, byl použit systém PIT s 8 anténami (vnitřní plocha $0,4 \times 0,4$ m; navrženo jako rámy, které detekovaly plavání ryb). Antény byly připojeny k záznamovému zařízení, které ukládalo detekční informace (kód PIT vysílačky, datum, čas a číslo antény) do své vnitřní paměti. Jedna anténa systému PIT byla umístěna na každém konci každé T-křižovatky (celkem 4 antény), aby bylo zjištěno, kam ryba vstoupila do mělké části. Krmné body umístěné na mělčinách byly ohraničeny vždy 2 anténami, aby byla zkoumána přítomnost ryb v této oblasti zájmu. Kognitivní schopnosti byly zaznamenávány podle behaviorálních reakcí na dvě pozměněná nastavení experimentálního bludiště. V původním nastavení byly výjezdy z T-křižovatek blíže ke krmné oblasti otevřené a ostatní byly uzavřené, což vedlo ke vzniku průchozích drah se zatáčkami vlevo/vpravo a vpravo/vlevo. Konečné nastavení bylo opačné, tj. výjezdy z T-křižovatek dále od krmné oblasti byly otevřené a ostatní byly uzavřené, což vedlo k průjezdním drahám s levými/levými a pravými/pravými zatáčkami. Před každým nastavením byli všichni jedinci jednoho fenotypu umístěni do hluboké části labyrintu se zavřenými vchody do T-křižovatek. Tyto vchody byly následně otevřeny a ryby byly ponechány prozkoumávat bludiště po dobu následujících sedmi dnů. Na konci tohoto období byly vchody do T-křižovatek znovu uzavřeny, všichni jedinci byli jemně přemístěni do hluboké části bludiště a bludiště bylo změněno na konečné nastavení. Poté byly vchody opět otevřeny a ryby měly možnost prozkoumávat celé bludiště po dalších sedm dní. Po tomto období byli jedinci přesunuti do svého původního mezokosmu a stejný postup byl použit pro ryby druhého fenotypu, což vedlo k celkovým 28 dnům nepřetržitého sledování. Fenotyp koi byl pozorován jako první, následoval fenotyp divoce zbarvený. Pořadí bylo určeno náhodně. Všichni jedinci jednoho fenotypu byli ihned uvedeni do bludiště, aby bylo umožněno jejich přirozené chování v hejnách (např. Köhler, 1976; Huntingford et al., 2010). Sledování probíhalo v plném létě (polovina června – polovina července), aby byla zajištěna minimální variabilita prostředí, zejména co se týče teploty a délky dne. Teplota vody byla měřena kontinuálně pomocí automatického záznamníku. Mezi monitoringovými událostmi

fenotypu koi (průměr 18,32 °C; rozmezí 14,9–25,0 °C) a fenotypu divoce zbarveného (průměr 18,44 °C; rozmezí 15,6–23,1 °C) nebyly zjištěny žádné významné rozdíly v teplotě ($P > 0,1$).



Obr. 4: Původní a konečné nastavení experimentálního labyrintu.

Na konci experimentu byly všechny ryby znovu odchyceny pomocí sítí a šetrně přemístěny do venkovní chovné nádrže s tekoucí vodou. Následně byly odebrány vzorky krve od každého jedince pro hematologické a biochemické analýzy. Krev byla odebrána z *vena caudalis* pomocí heparinizované stříkačky (heparin inj., Léčiva, Česká republika) podle sjednocených metod pro hematologické vyšetření ryb (Borges et al., 2007; Sudová et al., 2009). Pro biochemickou analýzu plazmy byla krev oddělena centrifugací při 12 000 $\times g$ po dobu 10 minut při 4 °C a vzorky plazmy byly uchovávány při –80 °C do doby analýzy. Biochemické ukazatele byly získány pomocí analyzátoru krevních plynů ABL90 FLEX (RadiometerMedical ApS, Brønshøj, Dánsko) a analyzátoru VETTEST 8008 (IDEXX Laboratories, Inc., Westbrook, ME, USA; Gallardo et al., 2010; Li et al., 2011). Kompletní seznam analyzovaných hematologických a biochemických ukazatelů lze nalézt v tabulce 1.

Provedení experimentu – chování v říčním prostředí

Druhý experiment měl za cíl zhodnotit chování kapra obecného po nasazení do říčního prostředí, což je běžná manažerská praxe v České republice. Nejprve byly ryby ponechány v klidovém stavu v chovných mezokosmech po dobu 14 dní po prvním experimentu. Následně, po anestezii 2-fenoxyetanolem (0,2 ml l–1; Merck KGaA, Německo), byly ryby označeny radiotelemetrickými vysílačkami s teplotními a pohybovými senzory (MST-720-MT, hmotnost: 1,8 g ve vzduchu, s provozní životností cca 140 dní; Lotek Engineering, Inc., Kanada). Vysílačky byly

implantovány do tělní dutiny každé ryby prostřednictvím středové ventrální incize, která byla uzavřena třemi nebo čtyřmi samostatnými stehy pomocí sterilního, opleteného, vstřebatelného stehu (Ethicon-coated VICRYL). Poté byly ryby umístěny do klecí ponořených v chovných nádržích přibližně na 30 minut po implantaci vysílačky, aby jim bylo umožněno zotavení. Nakonec byly vypuštěny do řeky Berounky (povodí Labe; 49°559 N; 14°149 E; dlouhodobý průměrný průtok Q330 = 36 m³s⁻¹; šířka mezi 68 a 127 m; pro úplný popis místa viz Slavík et al., 2007).

Ryby byly sledovány přibližně 2 měsíce po vypuštění (29. července – 11. září). Všechny ryby v oblasti studie byly sledovány pro kontrolu jejich polohy, a skupina náhodně vybraných jedinců obou fenotypů byla sledována jednou za 7 dní během 24hodinového cyklu. Během každého 24hodinového cyklu bylo sledováno 18 až 35 jedinců, přičemž fenotypy koi a divoce zbarvené byly zastoupeny co nejrovnoměrněji, v závislosti na podmínkách sledování. Sledovací vybavení zahrnovalo dva radiopřijímače (Lotek SRX_600; Lotek Engineering, Inc., Ontario, Kanada) a tříprvkovou Yagi anténu vybavenou kompasem. Směry kompasu byly zaznamenávány ve směru vysílače z míst určených pomocí GPS (GPS map 76S, Garmin Ltd., USA). Pro získání souřadnic polohy ryb a jejich zakreslení na mapu byla použita metoda biangulace navržená Whiteem a Garrotem (1990). Pozice ryb byly určovány během 8 po sobě jdoucích 3hodinových intervalů (06:00–08:59, 09:00–11:59, 12:00–14:59, 15:00–17:59, 18:00–20:59, 21:00–23:59, 24:00–02:59 a 03:00–05:59 h). Teplota (průměr 21,6 °C, rozmezí 10,8–28,6 °C; Extech EC400, FLIR Commercial Systems, Inc., USA) a průtok (průměr 10,5 m³s⁻¹, rozmezí 5,6–20 m³s⁻¹; poskytováno místními vodohospodářskými orgány) byly měřeny během sledovacích seancí. Teplotní a pohybová data ze sensorových vysílačů byla automaticky ukládána a následně stahována z přijímače.

4.3.3 Datová analýza

Datová analýza – chování v experimentálním labyrintu

Z experimentálního bludiště bylo získáno více než 800 tisíc nezpracovaných datových bodů. Počet průchodů jednotlivých antén definujeme jako obecné měřítko individuální pohybové aktivity, založené na měřeních aktivity juvenilních jeliců tloušťů *Squalius cephalus* (L. 1758) (Horký et al., 2014) nebo sumců velkých *Silurus glanis* (L. 1758) (Slavík et al., 2016a). K řešení struktury závislosti typu M skryté v datech jsme použili přístup pravidelného 5minutového okna (např. Moon a Velasco, 2013). M-závislost se týká závislých strukturovaných proměnných, které lze transformovat na nezávislé proměnné odstraněním po sobě jdoucích pozorování. V našem případě byla závislost M způsobena více záznamy na jednu rybu během krátkého období. Aktivita v bludišti pro jednotlivé ryby byla tedy vypočítána jako počet umělých kanálových jednotek prošlých v rámci 5minutového časového okna. K popisu denní aktivity byly použity tři světelné intervaly (den, soumrak a noc) podle

Slavík et al. (2007). Průzkumné chování bylo považováno za schopnost jedince nalézt potravu prozkoumáváním cesty v bludišti, včetně změny umístění potravy v bludišti během experimentu. Průzkum byl definován jako čas (v sekundách) potřebný k prozkoumání celého bludiště, tj. čas mezi počáteční detekcí jedince první a poslední anténou (bez ohledu na jejich pořadí). Využití krmné oblasti bylo definováno jako binomická proměnná, která indikovala, zda byl jedinec detekován (1) nebo ne (0) v krmné oblasti. Výskyt vlevo byl definován jako binomická proměnná, která indikovala, zda byl jedinec detekován (1) nebo ne (0) v levé části celého bludiště. Stejně tak bylo definováno, zda byl jedinec detekován „první vlevo“ v části celého bludiště (1) nebo ne (0) po zahájení sledování. Poslední dvě proměnné byly použity k popisu laterality druhů.

Datová analýza - chování v říčním prostředí

Více než 1400 nezpracovaných datových bodů z radiotelemetrie od 39 jedinců (19 koi a 20 jedinců s fenotypem divoce zbarveným) bylo zahrnuto do našich analýz. Čtyři exempláře byly krátce po označení uloveny volavkami. Dalších 19 jedinců během studie zmizelo z oblasti výzkumu. Tyto exempláře se mohly přesunout po proudu mimo 3,5 km dlouhý úsek studie ohraničený jezy, nebo také padly za oběť predátorům. Obě možnosti jsou běžné osudy ryb odchovaných v líhni po vysazení (např. Thompson et al., 2016). Pohyb během 24hodinového cyklu byl stanoven jako vzdálenost (m) mezi pozicemi ryb ve dvou následných 3hodinových intervalech a je dále označován jako „terénní aktivita“. Tři „světelné intervaly“ (den, soumrak a noc) byly použity k popisu denní aktivity, stejně jako v prvním experimentu. Teplota (v rozmezí od -6 do 34 °C; 50 postupných hodnot teploty, tj. přesnost na $0,8$ °C) a pohyb (binomická proměnná; 0 – nehybnost; 1 – pohyb) byly automaticky zaznamenávány senzory vysílaček každých 10s. Abychom se vyhnuli závislosti následných bodů v nepřetržitých hrubých datech, jak je uvedeno výše (typ struktury závislosti M; Moon a Velasco, 2013), každé rybě byla přiřazena jedna průměrná hodnota teploty a pohybu v každém intervalu denního pozorování (8 po sobě jdoucích 3hodinových intervalů). Konečná sensorová data jsou dále označována jako „tělesná teplota“ a „pohyb“.

4.3.4 Statistická analýza

Statistické analýzy byly provedeny pomocí softwarového balíčku SAS (SAS Institute, Inc., verze 9.4; www.sas.com). Byly sestaveny samostatné zobecněné lineární smíšené modely s náhodnými faktory pro analýzu proměnných „aktivita v bludišti“, „terénní aktivita“, „průzkum“, „výskyt vlevo“, „první vlevo“ a „využití krmné oblasti“. Smíšené modely jsou zobecněním standardních modelů, např. GLM, kde zobecnění znamená, že data mohou vykazovat korelaci a nekonstantní variabilitu. Tato metoda se používá k řešení experimentů s opakovanými měřeními, kde jsou subjekty lidé nebo zvířata, a tyto subjekty jsou deklarovány jako náhodné, protože jsou vybírány

z větší populace, ve které jsou vyžadována zobecnění (SAS Institute Inc., 2004). Proto byly v této studii aplikovány faktory pro zohlednění opakovaných měření zavedených použitím stejných experimentálních jednotek (tj. jednotlivých ryb). Podrobnější informace o smíšených modelech lze nalézt jinde (např. Searle et al., 1992; Breslow & Clayton, 1993; SAS Institute Inc., 2004). Zobecněný lineární smíšený model (GLMM; procedura SAS PROC GLIMMIX) s Poissonovým rozdělením byl aplikován k analýze proměnné „aktivita v bludišti“ a GLMM s binárním rozdělením byl aplikován k analýze proměnných „výskyt vlevo“, „první vlevo“ a „využití krmné oblasti“. GLMM s normálním rozdělením (procedura SAS PROC MIXED) byl aplikován k analýze „průzkumu“ a „terénní aktivity“, log10-transformované, aby splňovaly požadavky na normalitu před analýzami. Význam vysvětlujících proměnných a jejich interakcí byl hodnocen pomocí F-testů. Následně byly vypočítány průměry nejmenších čtverců (dále označované a v sloupcových grafech prezentované jako „upravené průměry“ modelových predikcí) pro různé třídy kategoriálních proměnných. Rozdíly mezi třídami byly určeny pomocí t-testu a pro vícenásobná porovnání byla použita úprava Tukey–Kramer. Stupně volnosti byly vypočteny metodou Kenward–Roger (Kenward & Roger, 1997).

Hematologické a biochemické ukazatele byly analyzovány pomocí přístupu multivariační analýzy rozptylu (MANOVA) v proceduře GLM. Data byla logaritmicky transformována (log10) nebo převedena na druhou odmocninu pro splnění podmínek normality před GLM analýzami, pokud to bylo potřeba. Wilksova lambda statistika byla testována pomocí aproximací založených na F rozdělení jako míra celkového vlivu fenotypu (koi, divoce zbarvený) na biochemické údaje. Následně byla provedena samostatná analýza rozptylu pro každou hematologickou/biochemickou proměnnou pomocí F-testů. Aby bylo zohledněno opakované měření u stejných experimentálních jednotek (jednotlivé ryby), použili jsme prohlášení REPEATED.

Pro testování korelací mezi vlastnostmi jsme použili Spearmanovy korelace podle Brodin et al. (2013). Každému jedinci byla přiřazena jedna průměrná hodnota na vlastnost (tj. „aktivita v bludišti“, „terénní aktivita“, „průzkum“, „pohyb“ nebo „tělesná teplota“). Korelace mezi vlastnostmi pro každý fenotyp (koi a divoce zbarvený) byly testovány zvlášť. Významný vztah indikoval výskyt behaviorálního syndromu mezi dvěma testovanými individuálními vlastnostmi.

5. Výsledky disertační práce s uvedením nových poznatků

5.1 Review: Pigmentace potenciálně ovlivňuje welfare ryb v akvakultuře

Na základě přehledu literatury jsme dospěli k závěru, že v rámci chovu různě/stejně pigmentovaných fenotypů ve stejném prostředí může nastat několik různých scénářů (obr. 5) (Svitačová et al., 2023). Na základě těchto scénářů jsme vyvinuly krátká doporučení pro zamezení možných negativních důsledků pro welfare ryb v akvakultuře:

5.1.1 Chov směsi pigmentovaných fenotypů jako ve volné přírodě

Nejlepším dostupným scénářem je rovnoměrné rozložení fenotypů blížící se přírodním podmínkám. Takové podmínky umožňují rybám vybírat si partnery k hejnování i sexuální partnery a snižuje se potenciální riziko predace. Agresivita mezi rybami je rovnoměrně rozložena, i když je možná předpojatá agresivita vůči jedincům podobných fenotypů. Pozornost je třeba věnovat hustotě populace a podmínkám prostředí v chovném prostředí.

5.1.2 Nasazování pouze podobnými a/nebo stejně pigmentovanými fenotypy

Chov a nasazování podobně pigmentovaných jedinců je častým scénářem, protože ryby tvoří hejna s dalšími jedinci podobného vzhledu. Aby se zlepšily životní podmínky ryb a předešlo se agresí zaměřené na podobně pigmentované fenotypy, je třeba věnovat zvláštní pozornost hustotě populace a podmínkám prostředí chovného prostředí. Kromě toho by měl být proveden výzkum, který by určil ideální hustotu daného druhu, a měly by být podniknuty kroky k vytvoření hejn, které zamezí zvýšenému riziku konfliktů mezi jedinci při obraně teritorií a míst tření nebo během období rozmnožování.

5.1.3 Nasazování podobných a/nebo divokých fenotypů s několika odlišně zbarvenými fenotypy

Tento nevhodný scénář může nastat, pokud se chovatel rozhodne vytvořit hejno s jedním nebo několika málo odlišně zbarvenými jedinci mezi většinou podobně zbarvených fenotypů. Menšinové fenotypy mohou zažívat snížené životní podmínky v důsledku ostrakizace ze strany většinového fenotypu, jejich pravděpodobnost reprodukce je mnohem nižší než u většinových fenotypů a mohou mít omezený přístup k potravě nebo prostoru (např. úkrytu), protože většinový fenotyp obsadí jak krmná místa, tak úkryty. V důsledku toho budou mít vzácné fenotypy snížené sociální postavení a tito jedinci budou pravděpodobně podřízení. Kromě toho budou vzácné fenotypy vystaveny zvýšenému riziku predace v důsledku efektu zvláštnosti. Závěrem lze říct, že welfare odlišně pigmentovaných fenotypů bude ve srovnání s většinovým fenotypem snížený. Proto je třeba se

vyhnout nasazování nebo chovu ryb s pouze několika odlišně zbarvenými fenotypy a/nebo je pečlivě zvážit.

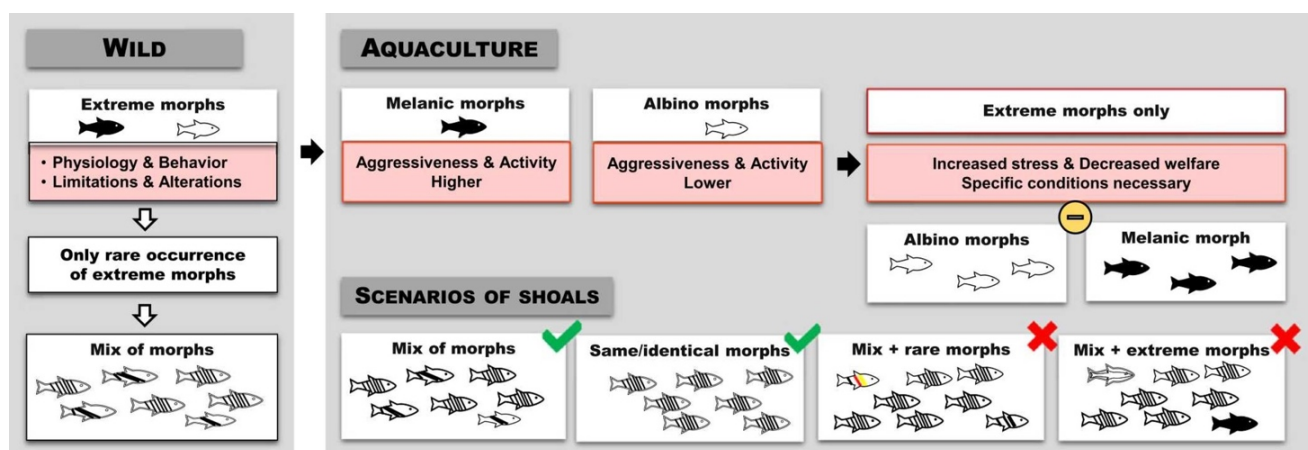
5.1.4 Nasazování podobných fenotypů několika extrémně zbarvenými fenotypy (albínskými nebo melanistickými jedinci)

Tomuhle nevhodnému scénáři je třeba se vyhnout. Obecně je chov extrémně zbarvených fenotypů považován za neetický. Albinotičtí jedinci jsou obvykle méně agresivní, méně často se hejnují a jsou podřízenější; je u nich tedy větší pravděpodobnost agrese ze strany jiných jedinců, neefektivního reprodukčního chování, vyššího rizika predace a vyššího rizika nákazy než u typicky pigmentovaných fenotypů. Albinotický fenotyp je také doprovázen změnami fyziologickými funkcemi, např. sníženým viděním a zvýšenou hladinou stresu. Naopak melanistické fenotypy jsou agresivnější a reprodukčně aktivnější než jejich typicky pigmentovaní soukmenovci; samice se však pokusům o páření melanistických samců vyhýbají více než pokusům o páření divokých jedinců. Melanistické fenotypy navíc vykazují zvýšenou agresivitu vůči méně pigmentovaným fenotypům, což může vést ke snížení welfare na obou stranách. Závěrem lze říct, že chov extrémně pigmentovaných fenotypů mezi typicky pigmentovanými fenotypy povede ke snížení welfare; proto je třeba se vyhnout chovu albínských a/nebo melanistických jedinců s typicky pigmentovanými fenotypy.

5.1.5 Chov pouze extrémně zbarvených fenotypů (albínských nebo melanistických jedinců)

Chov extrémně zbarvených fenotypů je považován za neetický, pokud nejsou zajištěny specifické podmínky. Scénáře chovu a/nebo nasazování by měly být pečlivě vyhodnoceny podle aktuálních poznatků o fyziologických a behaviorálních omezeních extrémně pigmentovaných fenotypů. Oba fenotypy by měly být při chovu přísně odděleny. Podmínky prostředí chovu, jako je zbarvení stěn, dostupnost úkrytů a osvětlení, je třeba přizpůsobit specifickým požadavkům fenotypu.

K ověření výše nastíněného vztahu mezi pigmentací ryb a welfare je zapotřebí dalšího výzkumu s využitím vhodných ukazatelů welfare ryb (Barreto et al., 2022).



Obr. 5: Scénáře chovu různě/stejně pigmentovaných fenotypů ve společném prostředí.

5.2 Experiment 1: Rozdíly v pohybové aktivitě, průzkumném chování a lateralitě mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci

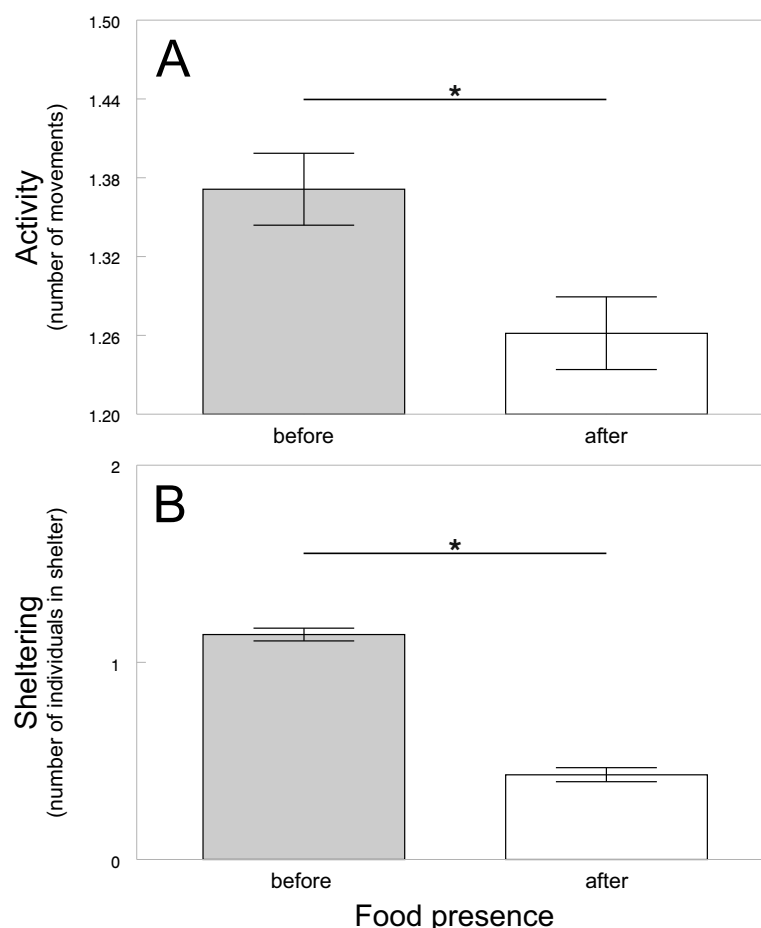
5.2.1.1 Výsledky – chování v chovné nádrži

Statistické výsledky konečných modelů jsou shrnuty v tabulce 2.

Dependent Variable	Fixed Effect	Significance	Related Figure
<i>Activity</i>	<i>food presence</i>	$F_{1, 2705} = 28.67, P < 0.0001$	Fig. 2A
	<i>food presence * shoal type</i>	$F_{6, 74.12} = 46.82, P < 0.0001$	Fig. 3A
<i>Sheltering</i>	<i>food presence</i>	$F_{1, 2572} = 722.9, P < 0.0001$	Fig. 2B
	<i>food presence * shoal type</i>	$F_{6, 56.35} = 25.22, P < 0.0001$	Fig. 3B
<i>Lateralization</i>	<i>Y-maze arm * shoal type</i>	$F_{7, 39.34} = 8.34, P < 0.0001$	Fig. 4
<i>No. of individuals traversed the Y-maze</i>	<i>shoal type (both arms open)</i>	$F_{3, 23.14} = 5.07, P < 0.01$	Fig. 5A
	<i>shoal type (left arm open)</i>	$F_{3, 43} = 4.39, P < 0.01$	Fig. 5B
	<i>shoal type (right arm open)</i>	$F_{3, 21.59} = 2.98, P > 0.05$	n.a.
<i>No. of individuals remained in shelter</i>	<i>shoal type</i>	$F_{3, 138} = 4.36, P < 0.01$	Fig. 6A
<i>Traversal of the Y-maze (only ind. who entered it)</i>	<i>shoal type</i>	$F_{3, 138} = 2.47, P > 0.06$	n.a.
<i>Reluctance to enter the Y-maze</i>	<i>shoal type</i>	$F_{3, 138} = 8.12, P < 0.0001$	Fig. 6B

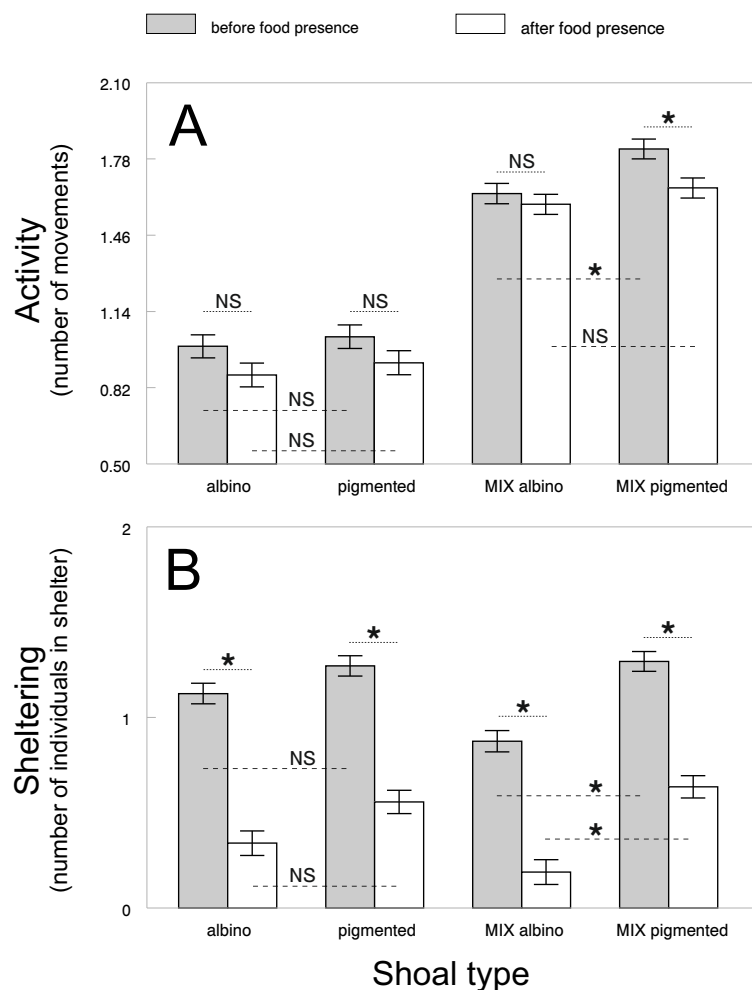
Tab. 2: Ukazuje výsledky analýz smíšeného modelu, kde je závislá proměnná uvedena spolu s fixním efektem a její významnost je vyjádřena výsledkem F testu. Uvedeny jsou související číselné údaje.

Krmení prováděné v odchovných nádržích mělo významný vliv na chování a úroveň aktivity sledovaných ryb. Celková aktivita v odchovných nádržích se po krmení snížila (graf 1A) a došlo ke snížení počtu ryb v úkrytu (graf 1B).



Graf 1: Aktivita (A) a počet jedinců v úkrytu (B) v odchovné nádrži před a po krmení. Hvězdička označuje signifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci.

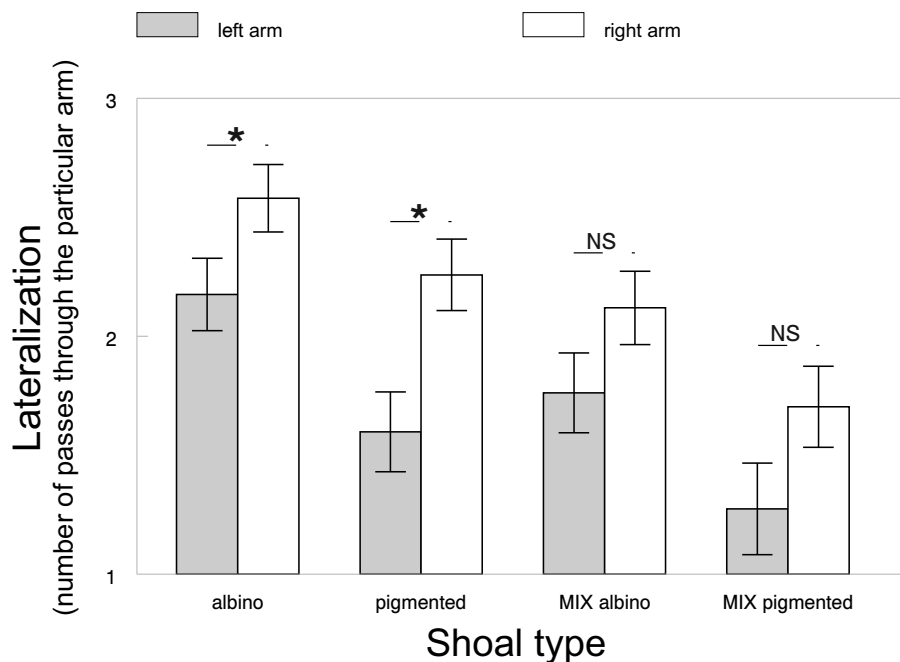
Složení studovaných hejn, fenotypový typ, ovlivnilo aktivitu a chování v úkrytu. U homogenních hejn (pigmentovaných nebo albínských) byla lokomoční aktivita nižší ve srovnání s hejny se směsí fenotypů (graf 2A). V rámci homogenních hejn nebyl zjištěn významný rozdíl v úrovni aktivity během fáze krmení. Ve smíšených hejnech vykazoval pigmentovaný fenotyp vyšší úroveň aktivity před krmením ve srovnání s albínským fenotypem. Po krmení se u pigmentovaného fenotypu snížila pohybová aktivita, což se shodovalo s úrovní aktivity albínského fenotypu. Všechny hejna (homogenní i smíšená) vykazovala po krmení významné snížení počtu ryb, které se ukrývaly (graf 2B). U homogenních hejn nebyl zjištěn žádný rozdíl v intenzitě ukrývání mezi albínskými a pigmentovanými fenotypy bez ohledu na krmení. Ve smíšených hejnech se během fáze krmení ukrýval vyšší počet pigmentovaných fenotypů (graf 2B).



Graf 2: Aktivita (A) a počet jedinců v úkrytu (B) v odchovné nádrži ve vztahu k variantám uspořádání skupin (ALBINO – pouze albinotičtí jedinci; PIGMENTED - pouze pigmentovaní jedinci; MIX ALBINO – albinotičtí jedinci ze smíšené skupiny; MIX PIGMENTED – pigmentovaní jedinci ze smíšené skupiny). Proměnné jsou vyjádřené před (šedé sloupce) a po (bílé sloupce) krmení. Hvězdička označuje signifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci. NS označuje nesignifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci.

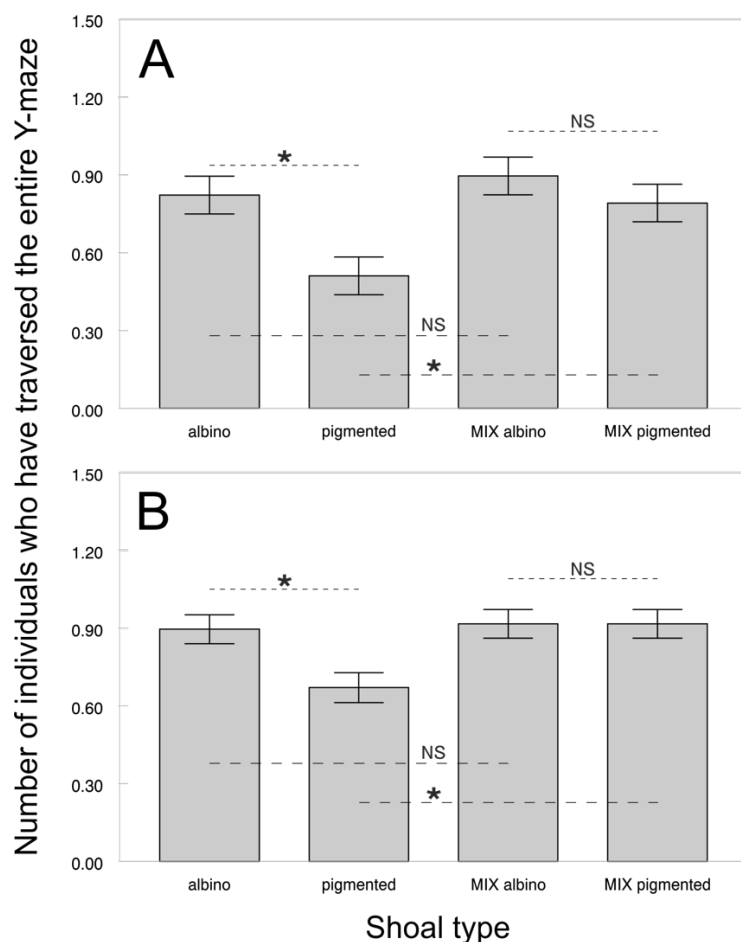
5.2.1.2 Výsledky – chování v labyrintu tvaru Y

Když byla otevřena obě ramena bludiště, pravé rameno bylo obecně preferováno v 61 % všech průchodů. U homogenních hejn byla zaznamenána výrazná preference pravého ramene bludiště (graf 3), což svědčí o pravé lateralizaci. Tendence k výběru pravého ramene byla pozorována také u smíšených hejn (graf 3), i když tento rozdíl nebyl statisticky významný.



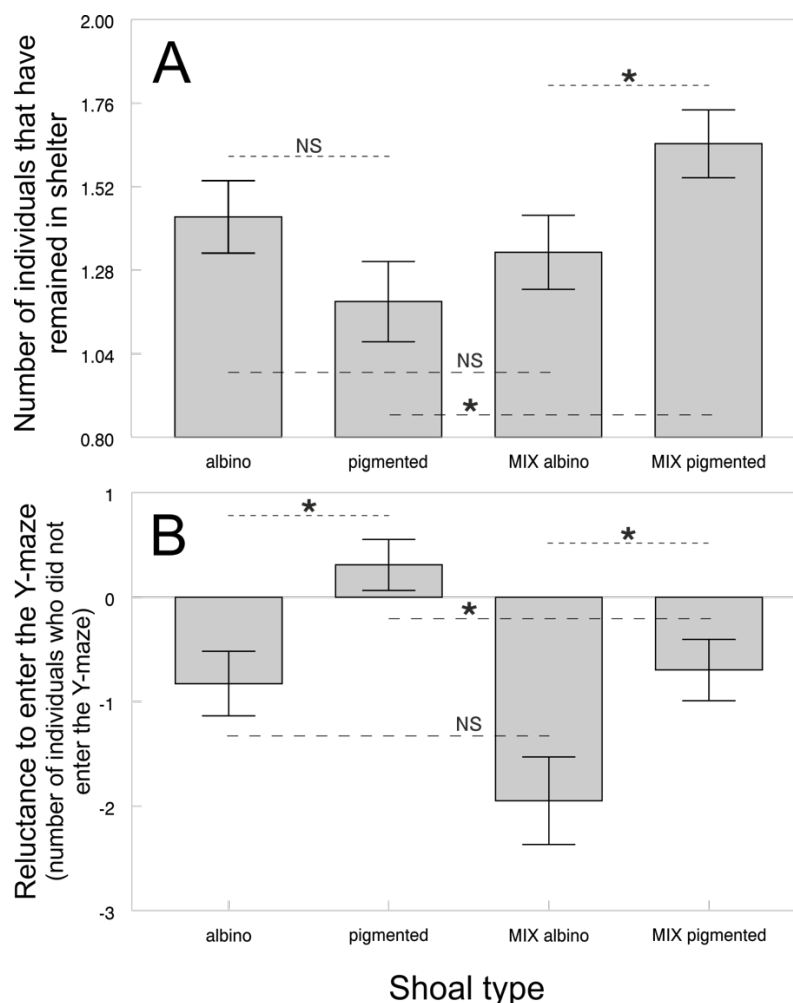
Graf 3: Lateralizace vyjádřená jako počet průjezdů levou a pravou částí labyrintu ve vztahu k variantám uspořádání skupin (ALBINO - pouze albinotičtí jedinci; PIGMENTED - pouze pigmentovaní jedinci; MIX ALBINO – albinotičtí jedinci ze smíšené skupiny; MIX PIGMENTED – pigmentovaní jedinci ze smíšené skupiny). Lateralizaci doleva zobrazují šedé sloupce, lateralizaci doprava zobrazují bílé sloupce. Hvězdička označuje signifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci. NS označuje nesignifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci.

Když byla obě ramena Y-bludiště volně přístupná, dosáhl úkrytu na konci bludiště vyšší počet albínů z fenotypově homogenních hejn ve srovnání s fenotypy pigmentovaných (graf 4A). U fenotypově smíšených hejn nebyl mezi albínskými a pigmentovanými fenotypy pozorován žádný rozdíl (graf 4A). Zatímco úspěšnost fenotypu albínů ve smíšených hejnech zůstala ve srovnání s homogenními hejny nezměněna, u fenotypu pigmentovaných se úspěšnost zvýšila. Tato zjištění se opakovala, když bylo otevřeno pouze levé rameno Y-bludiště (graf 4B). Když bylo otevřeno pouze pravé rameno Y-bludiště, rozdíly mezi hejny nebyly významné.



Graf 4: Počet jedinců, kteří projeli celý labyrint Y za situace, kdy je celý průchozí (A) a když je otevřená jeho levá část (B) labyrintu ve vztahu k variantám uspořádání skupin (ALBINO - pouze albinotičtí jedinci; PIGMENTED - pouze pigmentovaní jedinci; MIX ALBINO – albinotičtí jedinci ze smíšené skupiny; MIX PIGMENTED – pigmentovaní jedinci ze smíšené skupiny). Hvězdička označuje signifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci. NS označuje nesignifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci.

Počet ryb, které po prozkoumání bludiště zůstaly na jeho konci v úkrytu, byl u fenotypově homogenních hejn srovnatelný mezi albíny a pigmentovanými fenotypy, ale u pigmentovaných jedinců ve smíšených hejnech se nápadně zvýšil (graf 5A). Úspěšnost průzkumu bludiště se u ryb, které vstoupily do bludiště, mezi hejny významně nelišila. Fenotyp pigmentovaných ryb vykazoval vyšší neochotu vstoupit do bludiště napříč fenotypově homogenními i smíšenými hejny (graf 5B). Pozoruhodné je, že neochota pigmentovaného fenotypu vstoupit do bludiště byla snížena ve smíšených hejnech (graf 5B).



Graf 5: Počet jedinců, kteří zůstali v úkrytu na konci labyrintu (A) a kteří do labyrintu vůbec nevstoupili (B) ve vztahu k variantám uspořádání skupin (ALBINO - pouze albinotičtí jedinci; PIGMENTED - pouze pigmentovaní jedinci; MIX ALBINO – albinotičtí jedinci ze smíšené skupiny; MIX PIGMENTED – pigmentovaní jedinci ze smíšené skupiny). Hvězdička označuje signifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci. NS označuje nesignifikantní rozdíl mezi třídami/sloupci.

5.2.2.1 Diskuze

Rozdíly v chování mezi různě zbarvenými fenotypy stejného druhu jsou tématem, kterému se věnovalo mnoho studií (Dijkstra et al., 2017, Olendorf et al., 2006), a vztah mezi pigmentací a dominancí v chování byl prokázán u mnoha druhů ryb (Dijkstra et al., 2009a, 2009b, 2010). Různě pigmentované fenotypy mohou mít výhodu ve zdatnosti díky snížené agresi (Dijkstra et al., 2009b, Pauers et al., 2008, Seehausen & Schluter, 2004), protože jedinci s podobným vzhledem mezi sebou bojují častěji (Dijkstra et al., 2010). Naopak extrémně zbarvené fenotypy, např. albíni, se od svých normálně pigmentovaných soukmenovců odlišují nejen fyzickými charakteristikami (Kayaş et al., 2017, Kittilsen et al., 2009, Pavlidis et al., 2013, Ren et al., 2002), ale také chováním, což může mít za následek specifická hlediska týkající se jejich welfare (Cohen et al., 2018, Slavík et al., 2015,

2016). Naše výsledky ukázaly rozdílné chování v různorodých a homogenních hejnech a potvrdily rozdíly v chování albínských a pigmentovaných fenotypů ve všech hejnech.

5.2.2.2 Diskuze – chování v chovné nádrži

Lokomotorická aktivita obou fenotypů byla ovlivněna harmonogramem krmení. Po krmení došlo k významnému snížení celkové aktivity, doprovázené snížením počtu ryb v úkrytu. To lze přičíst vzájemnému působení mezi dostupností potravy a anticipačním chováním. Ryby vykazovaly zvýšenou lokomotorickou aktivitu při očekávání krmení, po konzumaci potravy následovalo snížení aktivity, což je v souladu s konceptem FAA (Galhardo et al., 2011, Martins et al., 2012). Pozorované snížení používání úkrytů po krmení naznačuje instinkt ryb aktivně hledat potravu, když je dostupná, spíše než se schovávat (Larranaga & Steingrimsson, 2015). Anticipační reakce ryb na krmení lze považovat za indikátor dobrého zdravotního stavu a adaptivních schopností (Martins et al., 2012); zvýšená plavecká aktivita před a během krmení však může také naznačovat podvýživu nebo nevhodně nastavený režim krmení (Andrew et al., 2004, Noble et al., 2007a, 2007b). Udržení rovnováhy v krmných praktikách je klíčové pro zajištění optimálního zdraví a welfare ryb.

Bylo zjištěno, že aktivita ryb a jejich využívání úkrytů jsou ovlivněny fenotypem. Jedním z možných důvodů pro pozorovanou nižší lokomotorickou aktivitu v homogenních hejnech (buď pigmentovaných, nebo albínských) ve srovnání se smíšenými hejny může být strategie vyhýbání se predátorům a sociální dynamika (Hoare et al., 2000, Pitcher, 1986). Ryby vytvářejí vizuálně homogenní hejna, aby se chránily před predátory (Pitcher, 1986). Hejna složená z ryb s různými fenotypy mohou zvýšit zranitelnost vůči predaci. V důsledku toho mohou ryby ve smíšených hejnech vykazovat aktivnější lokomotorické chování jako strategii ke snížení šance být odhaleny predátory. Několik studií naznačuje, že ryby mohou utvářet složení hejn na základě raného sociálního učení, zejména pokud jde o vizuální charakteristiky soukmenovců (Lachlan et al., 1998, Slavík et al., 2022, Snekser et al., 2006). Nedávné zkušenosti v sociálním prostředí, kdy jsou dostupné pouze vizuální informace, silně ovlivňují projev preferencí (Gómez-Laplaza, 2009; Gómez-Laplaza & Fuente, 2007). Ryby použité v této studii byly během adaptační fáze původně drženy odděleně podle fenotypu, což mohlo vést k asociacím prostřednictvím raných zkušeností.

Ve smíšených hejnech pigmentované ryby vykazovaly vyšší úroveň aktivity před krmením než albínské ryby. Kromě toho bylo pozorováno větší množství pigmentovaných ryb v úkrytech, bez ohledu na přítomnost potravy. To by mohlo být přičítáno jejich dominantnímu postavení v hejnu. Ryby s různým sociálním postavením vykazují odlišné vzorce chování, zejména pokud jde o krmení a lokomotorickou aktivitu (Gómez-Laplaza, 2006, Gómez-Laplaza & Morgan, 2003). Hierarchická struktura je běžně pozorována v prostředích s omezenými zdroji potravy, možnostmi úkrytu a malým výběrem sexuálních partnerů, kde dominantní ryby zaujímají výhodné pozice (Reddon et al., 2019,

Sloman & Armstrong, 2002). Dominance a agrese navíc často korelují (Chang et al., 2012). Bylo zjištěno, že albínské ryby vykazují nižší agresivitu a vyšší úroveň stresu v reakci na environmentální a sociální variabilitu (Slavík et al., 2016, 2020, 2022, Valchářová et al., 2022). Nižší úrovně aktivity a používání úkrytů pozorované u albínských ryb mohou tedy naznačovat submisivní chování vůči dominantnímu pigmentovanému fenotypu ve smíšených hejnech.

5.2.2.3 Diskuze – chování v labyrintu tvaru Y

Jak albínské, tak pigmentované ryby projevíly preferenci k pravému rameni v homogenních hejnech, což naznačuje silnou lateralizovanou preferenci. Ryby ve smíšených hejnech také vykazovaly tendenci upřednostňovat pravé rameno Y-bludiště, i když tato preference nebyla významná. Je běžné, že jedinci stejného druhu vykazují variabilitu v rozsahu své lateralizace (Bisazza & Brown, 2011, Chivers et al., 2016). Jedinci s pravostrannou preferencí vykazovali lepší únikový výkon ve srovnání s těmi s levostrannou preferencí (Chivers et al., 2016, 2017) a jedinci se stejnou preferencí směru otáčení vykazovali lepší únikový výkon ve srovnání s těmi, jejichž preferovaná strana se lišila od preferencí hejna (Chivers et al., 2016, 2017, Dadda et al., 2010b). Navíc vysoce lateralizované ryby vykazují lepší schopnosti učení (Bibost & Brown, 2014).

Albínské ryby z homogenních hejn dosáhly úkrytu na konci Y-bludiště častěji než pigmentované ryby. Albínští jedinci vykazují fyziologické změny, které ovlivňují jejich zrakový systém (Ren et al., 2002). Tyto změny zahrnují nedostatečně vyvinutou centrální část sítnice, která je zodpovědná za vysoce přesné vidění, a snížení počtu tyčinek (Jeffery, 1997, Prusky et al., 2002). V důsledku toho mají albínští jedinci sníženou zrakovou ostrost (Balkema & Dräger, 1991, Buhusi et al., 2005) a zvýšenou citlivost na světlo (Valchářová et al., 2022). S ohledem na tyto fyziologické omezení lze předpokládat, že albínští jedinci mají větší tendenci dosáhnout úkrytu na konci Y-bludiště, aby se vyhnuli jasně osvětleným oblastem. U albínských ryb byly pozorovány behaviorální charakteristiky, jako je vyhýbání se světlu a snížená lokomotorická aktivita během dne (Valchářová et al., 2022). Albínské ryby vykazují nižší úroveň aktivity, sníženou odvahu a explorační chování v novém prostředí (Egan et al., 2009, Miyamoto, 2016). Je možné, že albínské ryby procházejí Y-bludištěm rychleji kvůli stresu způsobenému otevřenými prostory a setkáním s neznámým prostředím. Několik studií prokázalo změněné reakce na stres, včetně zvýšených hladin biochemických ukazatelů, jako je kortizol nebo glukóza, u albínských ryb (Kittilsen et al., 2009, Pavlidis et al., 2013, Valchářová et al., 2022).

Zajímavé je, že ve smíšených hejnech si albíni udrželi svou úspěšnost při průchodu Y-bludištěm, zatímco pigmentované fenotypy vykazovaly zvýšenou úspěšnost. Tento náález naznačuje, že pigmentované ryby měly lepší schopnost učit se a přizpůsobit se změnám v jejich prostředí. Předchozí studie na jiných druzích, jako je tetra *Hemigrammus caudovittatus* (Ahl, 1928), a na

zvířatech, myších a potkanech ukázaly, že albínští jedinci obecně vykazují snížené schopnosti učení a paměti, pravděpodobně kvůli zrakovému postižení (Kumar et al., 2015, Martis et al., 2018; O'Leary & Brown, 2022; Zhuikov, 1991). Další výzkum je však potřebný k potvrzení tohoto tvrzení a k porozumění specifickým kognitivním rozdílům mezi jedinci s pigmentovaným a albínským fenotypem.

V homogenních hejnech byl počet ryb, které zůstaly v úkrytu po úspěšném průchodu Y-bludištěm, podobný pro oba fenotypy, albínské i pigmentované. Nicméně ve smíšených hejnech bylo pozorováno významné zvýšení využívání úkrytů mezi pigmentovanými fenotypy. To lze přičíst jejich dominantnímu postavení a zvýšené agresí v hejnu, protože albínské ryby mají tendenci vykazovat vzorce chování, které se vyhýbají eskalované agresí od soukmenovců (Slavík et al., 2015, 2016). V důsledku toho albínské ryby ve smíšených hejnech zaujímají nižší postavení v sociální hierarchii a mají menší přístup k zdrojům, jako jsou úkryty nebo krmné oblasti. Mohou také zažívat zvýšenou zranitelnost a potenciální stres kvůli jejich omezené schopnosti vyhledávat úkryty.

Pigmentované ryby vykazovaly větší zdrženlivost při vstupu do Y-bludiště. Můžeme předpokládat, že navzdory jejich fyzickým omezením, nižší agresí a sociálnímu postavení (Slavík et al., 2015, 2016), albínské ryby mohou v tomto stresovém scénáři projevovat aktivnější styl zvládání situací. Tyto nálezy však odporují zjištěním, že albínské ryby mají tendenci vykazovat vyšší úroveň stresu než pigmentované ryby (Slavík et al., 2020, 2022, Valchářová et al., 2022) a vykazují snížené explorační chování a sníženou odvahu v nových prostředích (Egan et al., 2009, Miyamoto, 2016). Tyto protichůdné výsledky zdůrazňují potřebu dalšího výzkumu hodnotícího styly zvládání stresu u ryb, který by zahrnoval širší škálu druhů ryb a zohledňoval různé fenotypy.

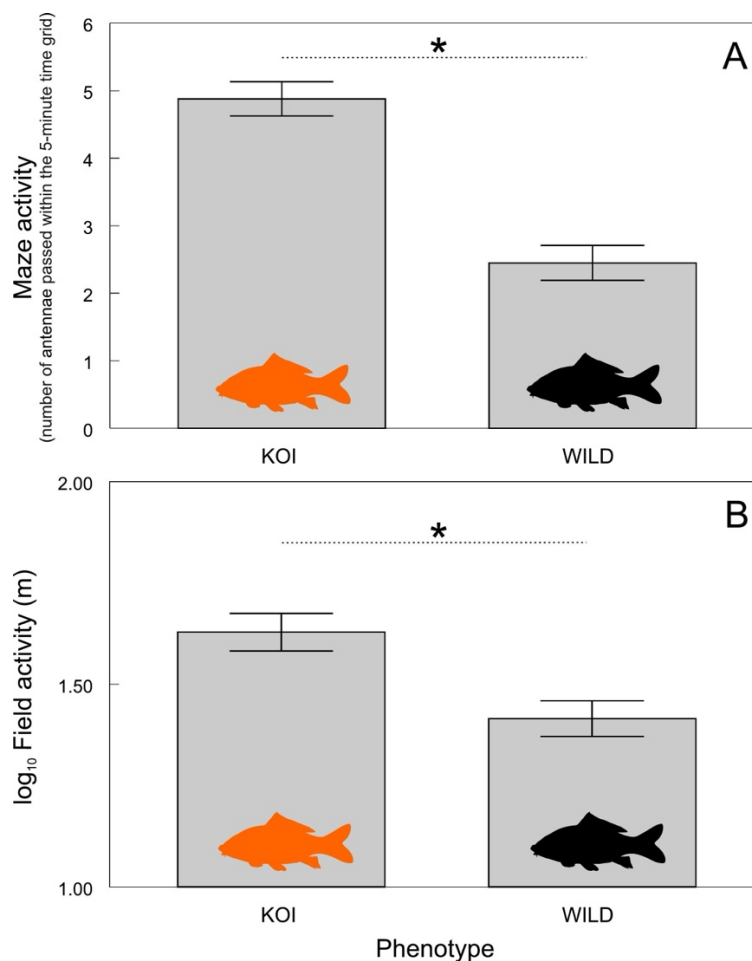
5.2.3 Závěr

Závěrem naše studie odhalila rozdíly v chování mezi pigmentovanými a albínskými fenotypy ryb, jak uvnitř, tak mezi hejny. Tyto rozdíly mohou vést ke změnám ve welfare, protože albínské ryby pravděpodobněji čelí behaviorálním a fyziologickým omezením a stresu souvisejícímu s dominancí, což může ovlivnit jejich celkovou pohodu. Porozumění těmto rozdílům a jejich zohlednění při řízení rybích populací v akvakultuře a chovu okrasných ryb je zásadní pro podporu welfare chovaných ryb. Uznáním jedinečných potřeb a možných zranitelností každého fenotypu můžeme vytvořit vhodnější prostředí a postupy pro zlepšení welfare ryb a zajištění jejich dlouhodobého přežití.

5.3 Experiment 2: Rozdíly v behaviorálních vzorcích a kognitivních schopnostech mezi divokými a koi kapry

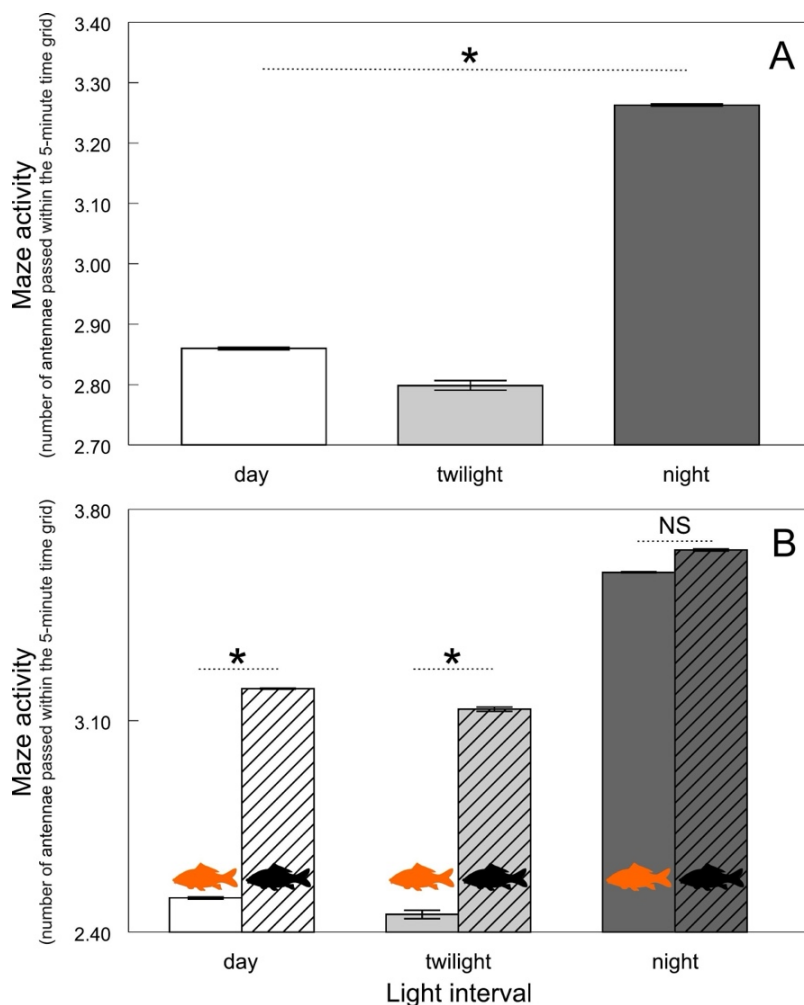
5.3.1.1 Výsledky – Obecné vzorce chování

Fenotyp koi vykazoval vyšší aktivitu než divoce zbarvený fenotyp v experimentálním bludišti (F1, 61.97 = 45.59, $p < 0,0001$; graf 6A), stejně jako po vysazení do říčního prostředí (F1, 42.2 = 12.33, $p < 0,0011$; graf 6B).



Graf 6: Labyrintová (A) a terénní (B) aktivita napříč fenotypem kapra. Hodnoty jsou upravené průměry (+/- S.E.) předpovězené z konkrétního smíšeného modelu. Hvězdičky označují významné rozdíly ($p < 0,05$).

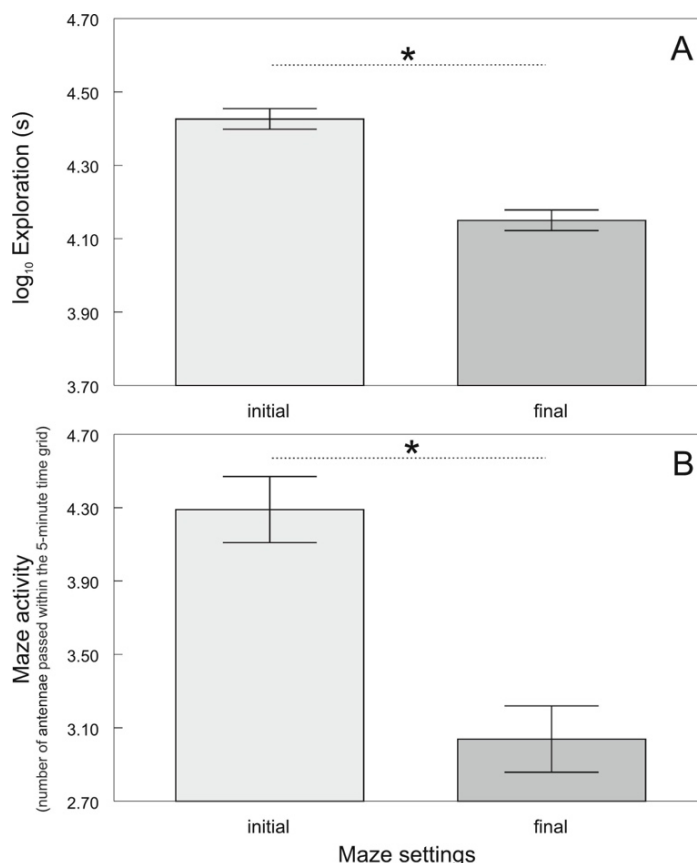
Byl pozorován společný vrchol v noční aktivitě v experimentálním bludišti ($F_{2, 1} = 36\,562,5$, $p < 0,0037$; graf 7A). Zatímco v noci nebyl mezi fenotypy žádný významný rozdíl v aktivitě, fenotyp koi byl méně aktivní během dne ($F_{3, 1} = 9915,37$, $p < 0,0074$; graf 7B).



Graf 7: Aktivita v labyrintu napříč světelnými intervaly. Zobrazeny jsou obecné (A) a konkrétní fenotypové (B; KOI - oranžová silueta, prázdný sloupec; WILD - černá silueta, šrafovaný sloupec) vzorce. Hodnoty jsou upravené průměry ($\pm$ S.E.) předpovězené z konkrétního smíšeného modelu. Hvězdičky označují významné rozdíly ($p < 0,05$).

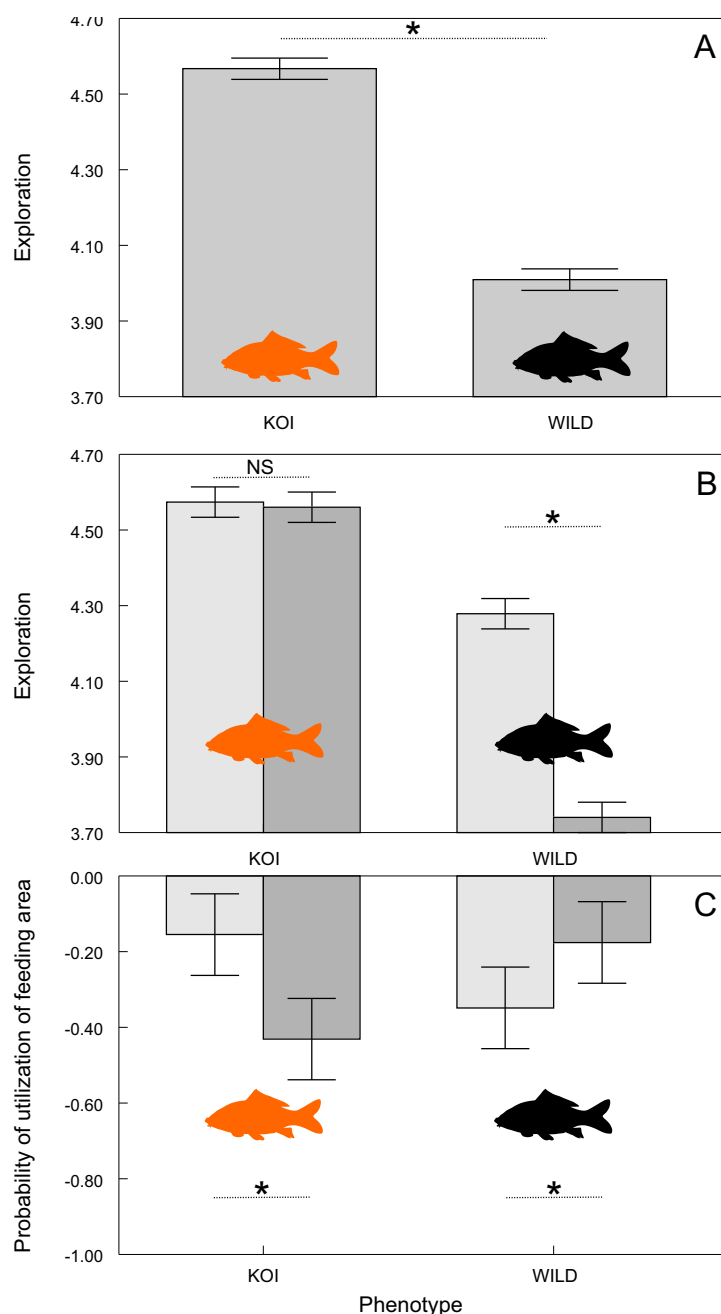
5.3.1.2 Výsledky – Kognitivní schopnosti

Kognitivní schopnosti byly zaznamenány jako behaviorální reakce na změněná nastavení experimentálního bludiště, stejně jako reakce na neznámé říční prostředí. Kapři vykazovali stejnou schopnost využívat své kognitivní schopnosti, protože čas potřebný k prozkoumání celého bludiště ($F_{1, 124} = 47.67$, $p < 0,0001$; graf 8A) a jejich aktivita ($F_{1, 124} = 2195.76$, $p < 0,0001$; graf 8B) byly nižší v počátečním nastavení než v konečném nastavení.



Graf 8: Průzkum (A) a aktivita v labyrintu (B) v počátečním a konečném nastavení labyrintu. Hodnoty jsou upravené průměry (+/- S.E.) předpovězené z konkrétního smíšeného modelu. Hvězdičky označují významné rozdíly ($p < 0,05$).

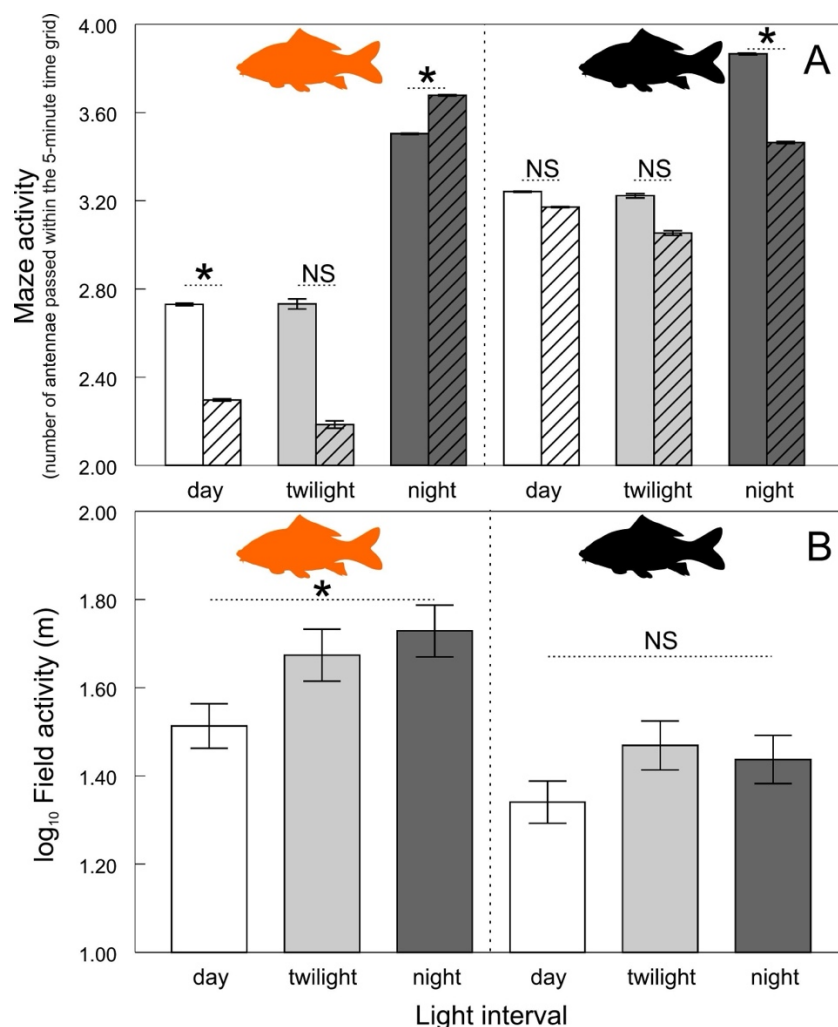
Fenotyp koi potřeboval více času na prozkoumání celého bludiště ($F_{1, 124} = 194.04$, $p < 0,0001$; graf 9A) a jejich čas průzkumu se mezi nastaveními bludiště neměnil ($F_{1, 124} = 43.02$, $p < 0,0001$; graf 9B). Naopak, divoce zbarvený fenotyp byl schopen zlepšit svůj výkon, což vedlo ke snížení doby průzkumu od počátečního do konečného nastavení (graf 9B). Zlepšený průzkum u divoce zbarveného fenotypu byl také doprovázen zvýšeným využitím krmné oblasti během konečných nastavení experimentálního bludiště, zatímco u koi fenotypu tomu bylo naopak ($F_{2, 159.3} = 1019.55$, $p < 0,0001$; graf 9C). Jinými slovy, divoce zbarvený fenotyp využíval předchozí znalosti bludiště ke zvýšení své přítomnosti v krmné oblasti.



Graf 9: Průzkum (A, B) a využití potravní plochy (C) u různých fenotypů kaprů. Zobrazeny jsou obecné (A) a konkrétní nastavení labyrintu (B, C; INITIAL - světle šedý pruh; FINAL - tmavě šedý pruh) vzorce. Hodnoty jsou upravené průměry ($\pm$ S.E.) předpovězené z konkrétního smíšeného modelu. Hvězdičky označují významné rozdíly ($p < 0,05$).

Zlepšený průzkum divokého fenotypu byl také doprovázen snížením noční aktivity od počátečního do konečného nastavení labyrintu, stejně jako vzorcem aktivity bez vrcholu v říčním prostředí. Na druhé straně zhoršená explorace fenotypu koi vedla k nárůstu noční aktivity od počátečního do konečného nastavení labyrintu, stejně jako k udržení vrcholu noční aktivity po nasazení v říčním prostředí.

Zlepšený průzkum u divoce zbarveného fenotypu byl také doprovázen snížením noční aktivity od počátečního do konečného nastavení bludiště (F6, 1 = 1546.2, $p < 0,0195$; graf 10A) a rovněž vzorcem aktivity bez vrcholu v říčním prostředí (F4, 1398 = 7.04, $p < 0,0001$; graf 6B). Naopak, zhoršený průzkum u fenotypu koi vedl ke zvýšení noční aktivity od počátečního do konečného nastavení bludiště (graf 10A) stejně jako k udržení vrcholu noční aktivity po nasazení v říčním prostředí (obr. 10B).



Graf 10: Aktivita v bludišti (A) a v terénu (B) napříč fenotypy a světelnými intervaly. Aktivita v bludišti (A) je dále zobrazena napříč nastaveními bludiště (INITIAL - prázdný sloupec; FINAL - šrafovaný sloupec). Hodnoty jsou upravené průměry (+/- S.E.) předpovězené ze smíšeného modelu. Hvězdičky označují významné rozdíly (Adj. $p < 0,05$).

5.3.1.3 Výsledky – Lateralizace

Pravděpodobnost výskytu v levé části bludiště se zvýšila od počátečního do konečného nastavení u obou fenotypů (F3, 298.4 = 283.93, $p < 0,0001$). Konečné nastavení se skládalo z dráhy průchodu vlevo/vlevo a vpravo/vpravo, což naznačovalo snazší průchod bludištěm pro jedince s

laterální orientací. V souladu s tím byla pravděpodobnost, že jedinec bude poprvé po zahájení pozorování detekován v levé části bludiště, vyšší během závěrečných nastavení u ryb divoce zbarveného fenotypu ($F_{3, 120} = 3,61, p < 0,0154$), což naznačuje, že jejich tendence k obcházení překážky se přednostně projevovala vlevo.

5.3.1.4 Výsledky – Behaviorální syndromy

Mezi fenotypy kaprů byl patrný rozdíl v projevech behaviorálních syndromů, protože fenotyp koi vykazoval pouze jeden významný vztah mezi znaky, zatímco fenotyp divokých barevných kaprů vykazoval osm významných vztahů mezi znaky z deseti možných kombinací (tabulka 3). Zatímco kapr koi vykazoval významný pozitivní vztah mezi aktivitou v říčním prostředí a aktivitou v experimentálním bludišti, divoce zbarvený kapr vykazoval opačný vztah (tj. negativní korelaci) mezi těmito proměnnými. Kapři s fenotypem koi navíc nevykazovali žádný vztah mezi průzkumem a aktivitou v bludišti, zatímco jejich divoce zbarvení soukmenovci vykazovali negativní vztah mezi těmito proměnnými. Jinými slovy, čím více byly divoce zbarvené ryby aktivní, tím méně času potřebovaly k prozkoumání bludiště, což naznačuje, že jejich aktivita souvisela s efektivním průzkumem. Tělesná teplota u divoce zbarveného fenotypu významně souvisela se všemi ostatními sledovanými proměnnými. Naproti tomu u fenotypu koi nebyl zjištěn žádný významný vztah mezi tělesnou teplotou a ostatními proměnnými.

	Field activity		Body temperature		Motion (sensor)		Exploration		Maze activity	
Field activity	KOI	WILD								
	$\rho=1.00$	$\rho=1.00$								
	$n=19$	$n=20$								
	N.A.	N. A.								
Body temperature	KOI	WILD	KOI	WILD						
	$\rho=-0.30$	$\rho=0.69$	$\rho=1.00$	$\rho=1.00$						
	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$						
	$p<0.21$	$p<0.01$	N.A.	N. A.						
Motion (sensor)	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD				
	$\rho=0.08$	$\rho=0.72$	$\rho=0.43$	$\rho=0.68$	$\rho=1.00$	$\rho=1.00$				
	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$				
	$p<0.75$	$p<0.01$	$p<0.07$	$p<0.01$	N.A.	N. A.				
Exploration	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD		
	$\rho=-0.2$	$\rho=0.38$	$\rho=-0.25$	$\rho=0.52$	$\rho=0.02$	$\rho=0.38$	$\rho=1.00$	$\rho=1.00$		
	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$	$n=31$	$n=31$		
	$p<0.42$	$p<0.1$	$p<0.31$	$p<0.05$	$p<0.93$	$p<0.1$	N.A.	N. A.		
Maze activity	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD
	$\rho=0.60$	$\rho=-0.49$	$\rho=-0.17$	$\rho=-0.70$	$\rho=-0.22$	$\rho=-0.51$	$\rho=-0.05$	$\rho=-0.59$	$\rho=1.00$	$\rho=1.00$
	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$	$n=19$	$n=20$	$n=31$	$n=31$	$n=31$	$n=31$
	$p<0.01$	$p<0.05$	$p<0.49$	$p<0.01$	$p<0.36$	$p<0.05$	$p<0.79$	$p<0.01$	N.A.	N. A.

Tab. 3: Tabulka křížové korelace vlastností ukazující Spearmanovy korelační koeficienty pro všechny pozorované vlastnosti. Významné vztahy ($p < 0,05$) jsou zvýrazněny tučně a naznačují existenci behaviorálního syndromu mezi dvěma jednotlivými vlastnostmi fenotypů koi a divoce zbarvených kaprů.

5.3.1.5 Výsledky – Biochemické ukazatele

Hematologická a biochemická data naznačují, že fenotyp má celkový vliv na enzymatickou aktivitu a koncentrace iontů v plazmě u kaprů (F32, 15 = 7,55, $p < 0,0001$). Konkrétně byly zjištěny významné rozdíly u 19 z 31 indexů (tabulka 1). S výjimkou hladin draslíku, které vykazovaly mírně vyšší hodnoty u divoce zbarveného fenotypu než u fenotypu koi, byly všechny ostatní indexy vyšší u fenotypu koi. Mimo jiné lze hladiny kortizolu (oranžově zbarvený fenotyp: $80,84 \pm 39,66$ ng/ml; divoce zbarvený fenotyp: $61,74 \pm 26,06$ ng/ml) a erytrocytů (oranžově zbarvený fenotyp: $1,63 \pm 0,21$ T/l; divoce zbarvený fenotyp: $1,47 \pm 0,21$ T/l) považovat za indikátory zvýšeného stresu u fenotypu koi, zatímco jiné indexy, jako je alaninaminotransferáza a aspartátaminotransferáza, kreatinin nebo hladiny bilirubinu, pravděpodobně naznačují poškození vnitřních orgánů fenotypu koi.

Table 1

Variable	Significance	KOI (mean $\pm$ S.D.)	WILD (mean $\pm$ S.D.)
Hematocrit (l/l)	$F=24.78$; $p < 0.0001$	0.37 ± 0.04	0.32 ± 0.04
Hemoglobin concentration (g/l)	$F=1.08$; $p > 0.3037$	94.24 ± 29.91	87.09 ± 27.74
Erythrocyte count (T/l)	$F=13.74$; $p > 0.0006$	1.63 ± 0.21	1.47 ± 0.21
Leukocyte count (G/l)	$F=0.25$; $p > 0.6178$	33.12 ± 9.99	31.56 ± 12.94
Mean erythrocyte hemoglobin (pg)	$F=0.16$; $p > 0.6943$	57.89 ± 16.35	59.77 ± 17.16
Mean erythrocyte volume (fl)	$F=0.58$; $p > 0.4495$	230.06 ± 26.29	218.65 ± 28.47
Mean erythrocyte hemoglobin (pg)	$F=0.37$; $p > 0.5454$	255.01 ± 83.11	274.07 ± 67.49
Lymphocyte (%)	$F=14.24$; $p > 0.0005$	92.6 ± 3.31	88.82 ± 5.54
Monocyte (%)	$F=2.60$; $p > 0.1134$	3.54 ± 1.73	4.04 ± 2.69
Segment neutrophils (%)	$F=4.64$; $p > 0.0364$	1.77 ± 1.41	0.8 ± 0.95
Band neutrophils (%)	$F=0.18$; $p > 0.6761$	0.2 ± 0.3	0.29 ± 0.53
Cortisol (ng/ml)	$F=4.68$; $p > 0.0358$	80.84 ± 39.66	61.74 ± 26.06
Albumin (g/l)	$F=5.22$; $p > 0.0270$	11.74 ± 1.06	11.06 ± 0.96
Globulin (g/l)	$F=4.02$; $p > 0.0508$	23.09 ± 2.65	21.61 ± 2.61
Urea (mmol/l)	$F=0.00$; $p > 0.9872$	2.71 ± 0.38	2.7 ± 0.49
Alanine aminotransferase (μkat/l)	$F=17.97$; $p > 0.0001$	1.17 ± 0.28	0.81 ± 0.29
Aspartate aminotransferase (μkat/l)	$F=14.02$; $p > 0.0005$	3.52 ± 0.98	2.53 ± 0.68
Calcium (mmol/l)	$F=10.83$; $p > 0.0019$	2.11 ± 0.17	2.01 ± 0.29
Phosphorus (mmol/l)	$F=15.49$; $p > 0.0003$	2.64 ± 0.42	2.09 ± 0.54
Total protein (g/l)	$F=5.44$; $p > 0.0241$	34.87 ± 3.17	32.67 ± 3.21
Glucose (mmol/l)	$F=0.03$; $p > 0.8725$	4.62 ± 0.81	4.66 ± 1.22
Ammonia (μ mol/l)	$F=2.74$; $p > 0.1044$	181.03 ± 41.78	221.16 ± 76.38
Magnesium (mmol/l)	$F=8.3$; $p > 0.0060$	1.21 ± 0.09	1.13 ± 0.11
Triglyceride (mmol/l)	$F=95.11$; $p < 0.0001$	3.78 ± 0.57	2.23 ± 0.53
Lactate (mmol/l)	$F=1.86$; $p > 0.1789$	6.46 ± 1.81	5.55 ± 1.61
Creatinine (μmol/l)	$F=28.82$; $p < 0.0001$	36 ± 9.59	20.74 ± 7.73
Chloride (mmol/l)	$F=11.49$; $p > 0.0014$	105.61 ± 3.49	99.96 ± 10.04
Potassium (mmol/l)	$F=4.75$; $p > 0.0345$	1.90 ± 0.33	2.11 ± 0.41
Sodium (mmol/l)	$F=13.68$; $p > 0.0006$	137.32 ± 8.7	125.38 ± 9.43
Total bilirubin (μmol/l)	$F=35.80$; $p < 0.0001$	4.77 ± 2.53	2.12 ± 1.06
Cholesterol (mmol/l)	$F=77.89$; $p < 0.0001$	3.13 ± 0.54	1.74 ± 0.48

Tab.1: Hematologické a biochemické ukazatele fenotypů koi a divoce zbarvených kaprů.

Tabulka ukazuje variabilitu mezi fenotypy (významné vztahy jsou zvýrazněny tučně),

včetně průměrných hrubých ($\pm$ S.D.) hodnot proměnných (významně vyšší hodnoty jsou zvýrazněny tučně).

5.3.2.1 Diskuze

Genetické regulační mechanismy, které ovlivňují zbarvení kůže a pigmentaci ryb, jsou stále relativně neprobádané (Luo et al., 2021). Specifické zbarvení během ontogenetického vývoje a vztah individuálního zbarvení k behaviorálním a fyziologickým výkonům je však zdokumentován (Sköld et al., 2016). Intenzita zbarvení úzce souvisí s behaviorálními vlastnostmi, jako je agresivita (Horth, 2003; Ziegelbecker et al., 2021) a/nebo odolnost vůči stresu (Kittilsen et al., 2009; Nakano & Wiegertjes, 2020). Další výzkum souvisejících genů je zapotřebí k podpoře genetických studií asociací s fenotypovými vlastnostmi, jako je barva kůže, vzory zbarvení, fyziologické dráhy a behaviorální vzorce (Luo et al., 2021).

Naše výsledky odhalily vztahy mezi fyziologií a behaviorálním výkonem obou barevných fenotypů kapra. Oranžově zbarvený koi kapr vykazoval snížené explorační chování, nižší schopnost opakovaně využívat dřívější znalosti o tom, jak se dostat k potravě, nižší aktivitu během denního světla a menší lateralizaci chování v bludišti než divoce zbarvený kapr. V říčním prostředí chování koi kapra nesouviselo s teplotou, zatímco u jeho divoce zbarvených protějšků ano. Navíc, v rozporu s našimi předpoklady, oranžově zbarvený fenotyp vykazoval větší citlivost na stres, jak ukazují hematologické a biochemické indexy. Behaviorální a fyziologický výkon koi kapra odpovídal koncepci kompenzačního stylu, ve které je behaviorální výkon odrazem fyziologického stavu (Øverli et al., 2005; Winberg & Schjolden, 2007; Castanheira et al., 2017). Podle toho lze v naší studii výkon koi kapra považovat za reaktivní kompenzační styl, zatímco divoce zbarvený fenotyp lze považovat za proaktivní kompenzační styl (Pottinger & Carrick, 1999, 2001), což může mít negativní důsledky pro řízení a produkci v akvakultuře.

5.3.2.2 Diskuze – stresová odpověď

Fyziologická reakce kapra na různé stresory, jako je manipulace, omezení, přehuštní a/nebo sportovní rybolov, byla pozorována (Ruane et al., 2002; Saeij et al., 2003; Arlinghaus et al., 2007; Rapp et al., 2012). Jedinci kapra s domestikovaným fenotypem vykazují sníženou citlivost na stresory ve srovnání se svými divokými protějšky (Hancz et al., 2000; Tanck et al., 2002), podobně jako to bylo pozorováno u lososovitých ryb (Lepage et al., 2000) a obecně u ryb (Milla et al., 2021). V naší studii analýzy biochemických ukazatelů, např. hladiny kortizolu v plazmě po stresu, který je považován za důležitý indikátor stresu (Pottinger & Carrick, 1999; Winberg & Sneddon, 2022), počtu erytrocytů (Velíšek et al., 2013; Kondera & Witeska, 2019) a hladiny draslíku (Martemyanov, 2014; Slavík et al., 2017), mimo jiné, ukázaly silné stresové reakce u fenotypu oranžově zbarveného koi kapra, zatímco tyto reakce byly zanedbatelné u jejich divoce zbarvených protějšků. Vyšší citlivost

těchto ryb na stres se zdála být spojena s jejich zbarvením. Například extrémně zbarvené albínské fenotypy, které nejsou schopny syntetizovat melanin (Oetting & King, 1999), vykazují větší citlivost na stres (Parodi et al., 2014; Slavík et al., 2022; Valchářová et al., 2022) a parazitickou citlivost (Bondari, 1984a; Cohen et al., 2018) než jejich pigmentovaní protějšky.

5.3.2.3 Diskuze – Aktivita v labyrintu a v terénu

V říčním prostředí nebyly mezi dvěma fenotypy zaznamenány významné rozdíly v aktivitě. V bludišti nebyly během noci pozorovány významné rozdíly v aktivitě, zatímco během dne byla pozorována nižší aktivita u koi kaprů. Pohybová aktivita kaprů se lišila v závislosti na různých prostředích, přičemž k vrcholům docházelo buď během dne (Rahman & Meyer, 2009; Benito et al., 2015), nebo v noci (Žák, 2021; Hundt et al., 2022). Rozdíly v behaviorálních vlastnostech byly zaznamenány u ryb s různými charakteristikami aktivity během denního cyklu (Martorell-Barceló et al., 2023). Ve volné přírodě plasticita pohybové aktivity odráží hledání rozptýlených zdrojů (např. Schoener, 1981). V bludišti však byla dostupnost potravy stejná pro oba fenotypy; proto může být nižší denní aktivita koi kapra spojena s vyhýbáním se dravým ptákům požírajícím ryby v chovných rybnících. Jak je obecně známo, kapři si vybírají stanoviště na základě své schopnosti uniknout predátorům (Bajer et al., 2012, 2015; Banet et al., 2022); navíc nápadně zbarvené živočišné fenotypy, včetně ryb, např. albíni, jsou během dne stresovány a proto snižují svou aktivitu (Stryjek et al., 2013; Valchářová et al., 2022). Protože rozdílná citlivost dvou fenotypů na riziko predace může být spojena s podmínkami prostředí (Klefoth et al., 2012), lze předpokládat, že experimentální podmínky v bludišti neposkytly koi kaprům pohodlné prostředí, protože ti nevykazovali významné rozdíly v aktivitě během dne ve volné přírodě, kde je dostatek úkrytů, včetně hlubokých tůní. Byly zaznamenány změny v antipredačních chováních zahrnujících světlo a/nebo oranžové zbarvení u mlžů a ostnokožců (Kehas et al., 2005; Roussel et al., 2019).

5.3.2.4 Diskuze – Explorační chování a kognice

Explorační chování ryb se během experimentu v bludišti snižovalo. Koi kapři potřebovali více času na prozkoumání celého bludiště a nalezení potravy, a jejich explorační chování bylo stabilní, na rozdíl od divoce zbarveného fenotypu. Exploračnější zvířata jsou obvykle odvážnější (Petersson & Järvi, 2006; Araki et al., 2008), protože odvaha může být důsledkem omezených potravních zdrojů a nízkého rizika predace (Réale et al., 2007; Conrad et al., 2011; Härkönen et al., 2014). Barva těla, konkrétně akumulace karotenoidů, souvisí buď s nárůstem, nebo s žádným vlivem na explorační chování (Rowe et al., 2015; Kelleher et al., 2022). Naše zjištění o sníženém exploračním chování u koi kaprů lze vysvětlit vztahem mezi exploračním chováním, stresovou reakcí a kognitivními schopnostmi.

Kromě sníženého exploračního chování vykazovali koi kapři výrazně vyšší hladiny stresu než jejich divoce zbarvení protějšci. Chování koi kaprů se zdá být více korelováno s chováním albínů, které je obvykle doprovázeno sníženým exploračním chováním a nižší pohybovou aktivitou (Pisula et al., 2012; Elipot et al., 2013; Slavík et al., 2016b), plachostí a vyšší citlivostí na stres (Parodi et al., 2014; Valchářová et al., 2022) a sníženými kognitivními schopnostmi (Harker & Wishaw, 2002; Ren et al., 2002) než u jejich pigmentovaných protějšků. V naší studii byly zaznamenány vyšší aktivita a hladiny stresu u koi kaprů. Lze předpokládat, že snížená schopnost najít krmné místo vedoucí k nárůstu stresu může být doprovázena nevyzpytatelným chováním (Slavík et al., 2022), které se projevuje vyšší aktivitou koi kaprů v bludišti. Naopak, explorační chování je spojeno se snížením stresu (Øverli et al., 2002; Conrad et al., 2011; Eronen et al., 2023) a chováním spojeným s odvahou při hledání potravy (Wilson & Godin, 2009; Huntingford et al., 2010; Klefoth et al., 2012), což bylo v naší studii pozorováno u divoce zbarveného fenotypu. Pleiotropní účinky genů odpovědných za zbarvení se projevují ve fyziologii a chování jedinců (Horth, 2003; Ducrest et al., 2008; Cal et al., 2017; Li et al., 2017; Cho et al., 2020). V naší studii se kognitivní schopnosti koi kaprů projevily tím, že byli pomalejší při hledání potravy než jejich divoce zbarvení protějšci. Efekt domestikace se může projevit sníženými kognitivními schopnostmi (Brown & Laland, 2001; Marchetti & Nevitt, 2003; Matsuzaki et al., 2009; Klefoth et al., 2012, 2017), zatímco exploranější jedinci se mají tendenci učit rychleji (Kniel et al., 2020).

5.3.2.5 Diskuze – Lateralizace

Naše zjištění odhalila rostoucí pravděpodobnost výskytu ryb v levém rameni bludiště během experimentálního období, což bylo významně častější u divoce zbarveného fenotypu, což naznačuje, že tento fenotyp preferuje obcházení překážek na levé straně. Lateralizované chování odráží asymetrii mozku, která je spojena s výhodami při současném zpracování různých informací a řešení paralelních úkolů (Petrazzini et al., 2020). Lze předpokládat, že orientace na levou stranu odráží hejnové chování kaprů, protože levé oko (a pravá hemisféra) se používá k pozorování jejich soukmenovců (Bisazza et al., 1999; Sovrano et al., 2001; Salva et al., 2012), zatímco pravostranná orientace může být použita k obcházení překážek (Bisazza et al., 1998). Jelikož kapři jsou hejnové ryby, můžeme spekulovat, že divoce zbarvený fenotyp usnadnil hledání potravy pomocí sociálně sdílených informací více než koi kapr. Ačkoli je zapotřebí více pozorování a dat pro zobecnění lateralizovaného chování obou fenotypů, zdá se, že rozdíly zaznamenané mezi těmito dvěma fenotypy ukazují na další rozdíly v chování na základě zbarvení těla.

5.3.2.6 Diskuze – Behaviorální vlastnosti a teplota

Vztahy mezi vlastnostmi chování, např. pohybovou aktivitou a exploračním chováním, nám umožňují vymezit opakovatelné chování ryb v průběhu času a napříč scénáři (Réale et al., 2007; Wilson & Godin, 2009; Mazue et al., 2015; DePasquale et al., 2022). Naše výsledky odhalily pozitivní korelaci mezi aktivitou koi kapra ve volné přírodě (terénní aktivita) a v bludišti. Dále v bludišti nebyl žádný vztah mezi exploračním chováním a aktivitou. Naproti tomu divoce zbarvený fenotyp vykazoval negativní korelaci mezi terénní a bludišťovou aktivitou. Podobně byla v bludišti zaznamenána negativní korelace mezi exploračním chováním a aktivitou; tedy čím více byli jedinci divoce zbarveného fenotypu aktivní, tím méně času potřebovali k prozkoumání bludiště, což naznačuje, že jejich aktivita byla spojena s efektivním průzkumem. Divoký fenotyp vykazoval stejný trend v chování v neznámém říčním prostředí. Tělesná teplota u divoce zbarveného fenotypu byla významně spojena s průzkumem a aktivitou v bludišti a pohybem v terénu. Ve volné přírodě kapři často preferují krmení, odpočinek a rozmnožování na mělkých zaplavovaných územích s vyššími teplotami (Bajer et al., 2010; Bajer & Sorensen, 2010; Benito et al., 2015; Banet et al., 2022). Naproti tomu v případě koi kaprů nebyl zjištěn žádný významný vztah s tělesnou teplotou. Naše výsledky odhalily rozdíly ve vztahu mezi chováním a preferencí teploty, což odpovídá zaznamenanému vztahu mezi preferovanými teplotami a osobnostními rysy, odhalujícími preferenci vyšších teplot u proaktivních jedinců oproti reaktivním jedincům (Cerqueira et al., 2016).

5.3.3 Závěr

Naše výsledky ukázaly rozdíly v behaviorálních a fyziologických vlastnostech mezi různě zbarvenými fenotypy u ryb. Divoce zbarvený fenotyp kapra vykazoval aktivitu po dobu 24 hodin v obou pozorovaných prostředích, tj. v říčním prostředí a experimentálním bludišti, a vykazoval vyšší odolnost vůči stresu a lateralizaci na levou stranu. Dále jedinci, kteří efektivněji prozkoumávali prostředí, prokázali lepší kognitivní schopnosti při hledání potravy a preferovali vyšší teploty pro některé behaviorální vlastnosti. Zaznamenaný behaviorální výkon divoce zbarveného fenotypu koreloval s proaktivním kompenzačním stylem, zatímco oranžově zbarvený fenotyp koi kapra, u kterého byla zjištěna vyšší citlivost na stres, převážně noční aktivita, snížené zkoumavé chování a žádný vztah ke zvyšující se teplotě, vykazoval spíše reaktivní kompenzační styl. Zbarvení těla a související vlastnosti, např. citlivost na parazity a/nebo stres, se zdají hrát důležitou roli ve welfare ryb (Kittilsen et al., 2012; Bolnick et al., 2015; Nakano, 2020; Nakano & Wiegertjes, 2020; Parejo & Avilés, 2020; Svitačová et al., 2023). Míchání různě zbarvených ryb může snížit welfare fenotypů, které jsou citlivější na stres a mají snížené schopnosti konkurence. Naše výsledky naznačují tento trend pro smíšená hejna koi a divoce zbarvených kaprů v akvakultuře. Další výzkum genetických

regulačních mechanismů souvisejících se zbarvením je potřebný pro podporu genetických studií asociací s fenotypovými vlastnostmi, fyziologickými drahami a behaviorálními vzorci.

6. Závěr

Rozdíly v chování mezi odlišně zbarvenými fenotypy téhož druhu jsou tématem, které bylo v mnoha případech řešeno a potvrzeno (Dijkstra et al., 2017, 2010, 2009; Olendorf et al., 2006). Pigmentace hraje významnou roli při utváření vnitrodruhových i mezidruhových interakcí mezi rybami (Svitačová et al., 2023). Ovlivňuje zejména agonistické interakce (Miyai et al., 2011; O'Connor et al., 1999; Price et al., 2008), výběr partnera (Amundsen & Forsgren, 2001; Gardner, 2010) nebo hejnování (Gómez-Laplaza, 2009; McRobert & Bradner, 1998; Rodgers et al., 2010). U řady druhů, například u cichlid, byla prokázána souvislost mezi pigmentací a dominancí v chování (Dijkstra et al., 2010, 2009). Pro zajištění optimální pohody ryb v akvakultuře je důležité zachovat přirozenou rozmanitost barevných fenotypů, které jsou pro daný druh charakteristické. Je však vhodné upustit od společného chovu typických i abnormálně zbarvených fenotypů v akvakulturním prostředí (Svitačová et al., 2023). Albinotické ryby slouží jako typický příklad abnormálního fenotypu, který je často chován v akvakultuře a okrasném chovu (Slavík et al., 2016; Svitačová et al., 2023). Tyto ryby se odchyľují od svých normálně pigmentovaných jedinců nejen z hlediska fyzikálních vlastností, ale také chováním, což může vést k odlišným aspektům welfare (Slavík et al., 2016, 2015; Valchářová et al., 2022). Fenotypy albínů se vyznačují nedostatkem pigmentace kůže a očí (Kayış et al., 2017; Oetting & King, 1999) a obvykle vykazují nižší úroveň agresivity, snížené reprodukční chování a menší sklon k hejnování (Cohen et al., 2018; Slavík et al., 2016, 2015). Tyto rysy chování mohou sloužit jako strategie, jak se vyhnout zvýšené agresi ze strany příslušníků stejného druhu. Neschopnost albínů měnit pigmentaci je však vystavuje většímu riziku predace (Ellegren et al., 1997; Stephenson et al., 2022). Fenotyp albína je navíc spojen s fyziologickými omezeními, jako jsou zhoršené zrakové schopnosti a/nebo zvýšená hladina stresu (Kittilsen et al., 2009; Pavlidis et al., 2013; Ren et al., 2002; Slavík et al., 2020; Valchářová et al., 2022). Albíni mohou být navíc náchylnější k infekčním chorobám a negativním vlivům ze strany svého druhu (Cohen et al., 2018; Kayış et al., 2017). Experiment s kapry potvrdil zajímavé rozdíly v chování fenotypů, které se lišily jak v pohybových a potravních aktivitách, tak ve schopnosti učit se a zapamatovat si nové dovednosti. Fenotyp koi vykazoval sníženou schopnost učit se a zapamatovat si nové dovednosti, což bylo kompenzováno zvýšenou aktivitou v laboratorním i říčním prostředí. Podobně Matsuzaki et al. (2009) porovnávali divoké nedomestikované a domestikované kmeny kapra a potvrdili větší schopnost detekce kořisti a její vyšší míru konzumace, lepší plavecké schopnosti, vyšší opatrnost při útocích predátorů a častější využívání úkrytu u divokého kmene. Obdobně vysoce domestikovaní zrcadloví kapři vykazovali v laboratorních nádržích a rybnících celkově vyšší potravní aktivitu ve srovnání s nedomestikovanými kapry šupinatými, což však vedlo k jejich větší zranitelnosti rybářským náradím, protože trávili více času na krmných místech (Klefoth et al., 2017, 2013, 2012). Závěrem lze říct, že naše výsledky potvrdily rozdíly v chování mezi fenotypy normálně

pigmentovaných, albinotických ryb a domestikovaných ryb. Tyto rozdíly mohou vést ke změně životních podmínek, protože hlavně abnormálně zbarvené fenotypy budou s větší pravděpodobností čelit problémům, jako jsou stres spojený s dominancí, behaviorální a fyziologická omezení, což může ovlivnit jejich celkový welfare. Pochopení těchto rozdílů a jejich zohlednění při řízení rybích populací, zejména v akvakultuře a chovu okrasných ryb, má zásadní význam pro podporu dobrých životních podmínek těchto zvířat. Uvědomíme-li si jedinečné potřeby a potenciální zranitelnost každého fenotypu, můžeme pracovat na vytvoření vhodnějšího prostředí a postupů, které zvýší jejich welfare a zajistí jejich dlouhodobé přežití.

7. Seznam použité literatury

- Ahmad, H.I., Ahmad, M.J., Jabbar, F., Ahmar, S., Ahmad, N., Elokil, A.A., Chen, J., 2020. The Domestication Makeup: Evolution, Survival, and Challenges. *Front Ecol Evol* 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00103>
- Ahmed, F.E., Setlow, R.B., 1993. Ultraviolet radiation-induced DNA damage and its photorepair in the skin of the platyfish *Xiphophorus*. *Cancer Res* 53, 2249–55.
- Alanärä, A., 1993. Significance of substrate and the timing of start-feeding in alevins of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture* 116, 47–55. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90221-j](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90221-j).
- Amundsen, T., Forsgren, E., 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 13155–13160. <https://doi.org/10.1073/pnas.211439298>
- Anastasiadi, D., Piferrer, F., Wellenreuther, M., Benítez Burraco, A., 2022. Fish as Model Systems to Study Epigenetic Drivers in Human Self-Domestication and Neurodevelopmental Cognitive Disorders. *Genes (Basel)* 13, 987. <https://doi.org/10.3390/genes13060987>
- Andrew, J.E., Holm, J., Kadri, S., Huntingford, F.A., 2004. The effect of competition on the feeding efficiency and feed handling behaviour in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) held in tanks. *Aquaculture* 232, 317–331. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(03\)00528-3](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(03)00528-3).
- Araki, H., Berejikian, B.A., Ford, M.J., Blouin, M.S., 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evol Appl* 1, 342–355. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00026.x>
- Arlinghaus, R., Cooke, S.J., Lyman, J., Policansky, D., Schwab, A., Suski, C., Sutton, S.G., Thorstad, E.B., 2007. Understanding the complexity of catch-and-release in recreational fishing: an integrative synthesis of global knowledge from historical, ethical, social, and biological perspectives. *Rev. Fish. Sci.* 15, 75–167. <https://doi.org/10.1080/10641260601149432>
- Assan, D., Huang, Y., Mustapha, U.F., Addah, M.N., Li, G., Chen, H., 2021. Fish Feed Intake, Feeding Behavior, and the Physiological Response of Apelin to Fasting and Refeeding. *Front Endocrinol (Lausanne)* 12. <https://doi.org/10.3389/fendo.2021.798903>
- Backström, T., Brännäs, E., Nilsson, J., Magnhagen, C., 2014. Behaviour, physiology and carotenoid pigmentation in Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *J Fish Biol* 84, 1–9. <https://doi.org/10.1111/jfb.12240>
- Backström, T., Heynen, M., Brännäs, E., Nilsson, J., Winberg, S., Magnhagen, C., 2015. Social stress effects on pigmentation and monoamines in Arctic charr. *Behavioural Brain Research* 291, 103–107. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.05.011>
- Bajer, P.G., Chizinski, C.J., Silbernagel, J.J., Sorensen, P.W., 2012. Variation in native micro-predator abundance explains recruitment of a mobile invasive fish, the common carp, in a naturally unstable environment. *Biol Invasions* 14, 1919–1929. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0203-3>

- Bajer, P.G., Lim, H., Travaline, M.J., Miller, B.D., Sorensen, P.W., 2010. Cognitive aspects of food searching behavior in free-ranging wild Common Carp. *Environ Biol Fishes* 88, 295–300. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9643-8>
- Bajer, P.G., Parker, J.E., Cross, T.K., Venturelli, P.A., Sorensen, P.W., 2015. Partial migration to seasonally-unstable habitat facilitates biological invasions in a predator-dominated system. *Oikos* 124, 1520–1526. <https://doi.org/10.1111/oik.01795>
- Bajer, P.G., Sorensen, P.W., 2010. Recruitment and abundance of an invasive fish, the common carp, is driven by its propensity to invade and reproduce in basins that experience winter-time hypoxia in interconnected lakes. *Biol Invasions* 12, 1101–1112. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9528-y>
- Banet, N. V., Fieberg, J., Sorensen, P.W., 2022. Migration, homing and spatial ecology of common carp in interconnected lakes. *Ecol Freshw Fish* 31, 164–176. <https://doi.org/10.1111/eff.12622>
- Bagnara, J.T., Matsumoto, J., n.d. Comparative Anatomy and Physiology of Pigment Cells in Nonmammalian Tissues, in: *The Pigmentary System*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 11–59. <https://doi.org/10.1002/9780470987100.ch2>
- Baker, M.R., Goodman, A.C., Santo, J.B., Wong, R.Y., 2018. Repeatability and reliability of exploratory behavior in proactive and reactive zebrafish, *Danio rerio*. *Sci Rep* 8, 12114. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30630-3>
- Balkema, G.W., Dräger, U.C., 1991. Impaired visual thresholds in hypopigmented animals. *Vis. Neurosci.* 6, 577–585. <https://doi.org/10.1017/s095252380000256x>.
- Balon, E.K., 2004. About the oldest domesticates among fishes. *J Fish Biol* 65, 1–27. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00563.x>
- Barreto, M.O., Rey Planellas, S., Yang, Y., Phillips, C., Descovich, K., 2022. Emerging indicators of fish welfare in aquaculture. *Rev Aquac* 14, 343–361. <https://doi.org/10.1111/raq.12601>
- Benhaïm, D., Leblanc, C.A., Lucas, G., 2009. Impact of a new artificial shelter on Arctic charr (*Salvelinus alpinus*, L.) behaviour and culture performance during the endogenous feeding period. *Aquaculture* 295, 38–43. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.06.024>.
- Benito, J., Benejam, L., Zamora, L., García-Berthou, E., 2015. Diel Cycle and Effects of Water Flow on Activity and Use of Depth by Common Carp. *Trans Am Fish Soc* 144, 491–501. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1017656>
- Berlinghieri, F., Panizzon, P., Penry-Williams, I.L., Brown, C., 2021. Laterality and fish welfare - A review. *Appl Anim Behav Sci* 236, 105239. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105239>
- Beukema, J.J., 1969. Angling experiments with carp (*Cyprinus carpio* L.). I. Differences between wild, domesticated and hybrid strains. *Netherlands Journal of Zoology* 596–609.
- Bibost, A.L., Brown, C., 2014. Laterality influences cognitive performance in rainbowfish *Melanotaenia duboulayi*. *Anim. Cogn.* 17, 1045–1051. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0734-3>.

- Bisazza, A., De Santi, A., Vallortigara, G., 1999. Laterality and cooperation: mosquitofish move closer to a predator when the companion is on their left side. *Anim Behav* 57, 1145–1149. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1075>
- Bisazza, A., Facchin, L., Pignatti, R., Vallortigara, G., 1998. Lateralization of detour behaviour in poeciliid fish: The effect of species, gender and sexual motivation. *Behavioural Brain Research* 91, 157–164. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(97\)00114-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(97)00114-9)
- Bisazza, A., Brown, C., 2011. Lateralization of cognitive functions in fish, in: Brown, C., Laland, K., Krause, J. (Eds.), *Fish Cognition and Behavior*. Wiley, Oxford, UK, pp. 298–324.
- Bolnick, D.I., Shim, K.C., Scherer, M., Brock, C.D., 2015. Population-Specific Covariation between Immune Function and Color of Nesting Male Threespine Stickleback. *PLoS One* 10, e0126000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126000>
- Bondari, K., 1984a. Performance of Albino and Normal Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*) in Different Water Temperatures. *Aquac Res* 15, 131–140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1984.tb00844.x>
- Bondari, K., 1984b. Comparative performance of albino and normally pigmented channel catfish in tanks, cages, and ponds. *Aquaculture* 37, 293–301. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90295-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90295-3)
- Borges, A., Scotti, L. V., Siqueira, D.R., Zanini, R., Amaral, F. do, Jurinitz, D.F., Wassermann, G.F., 2007. Changes in hematological and serum biochemical values in jundiá *Rhamdia quelen* due to sub-lethal toxicity of cypermethrin. *Chemosphere* 69, 920–926. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.05.068>
- Boujard, T., Leatherland, J.F., 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environ Biol Fishes* 35, 109–131. <https://doi.org/10.1007/BF00002186>
- Braithwaite, V., 2010. *Do Fish Feel Pain?*, 1st edition. ed. Oxford University Press, New York.
- Braithwaite, V.A., Boulcott, P., 2008. Can Fish Suffer?, in: *Fish Welfare*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 78–92. <https://doi.org/10.1002/9780470697610.ch5>
- Branson, E.J., 2008. *Fish Welfare*. Wiley-Blackwell, Ames, Iowa.
- Breslow, N.E., Clayton, D.G., 1993. Approximate Inference in Generalized Linear Mixed Models. *J Am Stat Assoc* 88, 9–25. <https://doi.org/10.1080/01621459.1993.10594284>
- Brodin, T., Fick, J., Jonsson, M., Klaminder, J., 2013. Dilute Concentrations of a Psychiatric Drug Alter Behavior of Fish from Natural Populations. *Science* (1979) 339, 814–815. <https://doi.org/10.1126/science.1226850>
- Broom, D.M., 1991. Animal welfare: concepts and measurement. *J Anim Sci* 69, 4167–4175. <https://doi.org/10.2527/1991.69104167x>
- Brown, C., Gardner, C., Braithwaite, V.A., 2004. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyraphis episcopi*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, S455–S457. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0222>

- Brown, A.C., Leonard, H.M., McGraw, K.J., Clotfelter, E.D., 2014. Maternal effects of carotenoid supplementation in an ornamented cichlid fish. *Funct Ecol* 28, 612–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12205>
- Brown, C., Laland, K., 2001. Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *J Fish Biol* 59, 471–493. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02354.x>
- Budaev, S.V., 1997. Personality in the guppy (*Poecilia reticulata*): a correlational study of exploratory behavior and social tendency. *J Comp Psychol* 111, 399–411. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.4.399>
- Buhusi, C.V., Perera, D., Meck, W.H., 2005. Memory for timing visual and auditory signals in albino and pigmented rats. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 31, 18–30. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.31.1.18>.
- Burton, D., 2011. THE SKIN | Coloration and Chromatophores in Fishes, in: *Encyclopedia of Fish Physiology*. Elsevier, pp. 489–496. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00041-1>
- Byrnes, E.E., Vila Pouca, C., Brown, C., 2016. Laterality strength is linked to stress reactivity in Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*). *Behav. Brain Res.* 305, 239–246. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.02.033>.
- Cal, L., Suarez-Bregua, P., Cerdá-Reverter, J.M., Braasch, I., Rotllant, J., 2017. Fish pigmentation and the melanocortin system. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 211, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.06.001>
- Caro, T., 2005. The Adaptive Significance of Coloration in Mammals. *Bioscience* 55, 125–136. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0125:TASOCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0125:TASOCI]2.0.CO;2)
- Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.-L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2017. Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Rev Aquac* 9, 23–41. <https://doi.org/10.1111/raq.12100>
- Cattelan, S., Griggio, M., 2018. Within-shoal phenotypic homogeneity affects shoaling preference in a killifish. *Biol Lett* 14, 20180293. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0293>
- Cerdá-Reverter, J.M., Agulleiro, M.J., R, R.G., Sánchez, E., Ceinos, R., Rotllant, J., 2011. Fish melanocortin system. *Eur J Pharmacol* 660, 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2010.10.108>
- Cerqueira, M., Rey, S., Silva, T., Featherstone, Z., Crumlish, M., MacKenzie, S., 2016. Thermal preference predicts animal personality in Nile tilapia <sc>O</sc> reochromis niloticus . *Journal of Animal Ecology* 85, 1389–1400. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12555>
- Chang, C., Li, C.Y., Earley, R.L., Hsu, Y., 2012. Aggression and related behavioral traits: the impact of winning and losing and the role of hormones. *Integr. Comp. Biol.* 52, 801–813. <https://doi.org/10.1093/icb/ics057>.

- Cheney, K.L., Grutter, A.S., Marshall, N.J., 2008. Facultative mimicry: cues for colour change and colour accuracy in a coral reef fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 117–122. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0966>
- Chivers, D.P., McCormick, M.I., Allan, B.J.M., Mitchell, M.D., Gonçalves, E.J., Bryshun, R., Ferrari, M.C.O., 2016. At odds with the group: changes in lateralization and escape performance reveal conformity and conflict in fish schools. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20161127. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1127>.
- Chivers, D.P., McCormick, M.I., Warren, D.T., Allan, B.J.M., Ramasamy, R.A., Arvizu, B.K., Glue, M., Ferrari, M.C.O., 2017. Competitive superiority versus predation savvy: the two sides of behavioural lateralization. *Anim. Behav.* 130, 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.006>.
- Cieslak, M., Reissmann, M., Hofreiter, M., Ludwig, A., 2011. Colours of domestication. *Biological Reviews* 86, 885–899. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00177.x>
- Clutton-Brock, J., 1999. *A Natural History of Domesticated Mammals*. Cambridge University Press.
- Coulibaly, A., Kone, T., Ouattara, I.N., Valentin, N., Snoeks, J., Kouamélan, E.P., Gouli, G.B., 2007. Evaluation of a man/made shelter s effects on survival and growth of *Heterobranchus longifilis* fry under cage culture. *Belg. J. Zool.* 137, 157–164
- Cohen, M.S., Hawkins, M.B., Knox-Hayes, J., Vinton, A.C., Cruz, A., 2018. A laboratory study of host use by the cuckoo catfish *Synodontis multipunctatus*. *Environ Biol Fishes* 101, 1417–1425. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0788-1>
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *J Fish Biol* 78, 395–435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>
- Côté, I.M., Cheney, K.L., 2005. Choosing when to be a cleaner-fish mimic. *Nature* 433, 211–212. <https://doi.org/10.1038/433211a>
- Culumber, Z.W., Bautista-Hernández, C.E., Monks, S., Arias-Rodriguez, L., Tobler, M., 2014. Variation in Melanism and Female Preference in Proximate but Ecologically Distinct Environments. *Ethology* 120, 1090–1100. <https://doi.org/10.1111/eth.12282>
- Dadda, M., Domenichini, A., Piffer, L., Argenton, F., Bisazza, A., 2010a. Early differences in epithalamic left–right asymmetry influence lateralization and personality of adult zebrafish. *Behav. Brain Res.* 206, 208–215. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.09.019>.
- Dadda, M., Koolhaas, W.H., Domenici, P., 2010b. Behavioural asymmetry affects escape performance in a teleost fish. *Biol. Lett.* 6, 414–417. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0904>.
- Davis, R.E., 1964. Daily “predawn” peak of locomotion in fish. *Anim Behav* 12, 272–283. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(64\)90014-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(64)90014-4)

- DePasquale, C., Franklin, K., Jia, Z., Jhaveri, K., Buderman, F.E., 2022. The effects of exploratory behavior on physical activity in a common animal model of human disease, zebrafish (*Danio rerio*). *Front Behav Neurosci* 16. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.1020837>
- Diamond, J., 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418, 700–707. <https://doi.org/10.1038/nature01019>
- Dijkstra, P. D., Hemelrijk, C., Seehausen, O., Groothuis, T.G.G., 2009a. Color polymorphism and intrasexual competition in assemblages of cichlid fish. *Behavioral Ecology* 20, 138–144. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn125>
- Dijkstra, P.D., Lindström, J., Metcalfe, N.B., Hemelrijk, C.K., Brendel, M., Seehausen, O., Groothuis, T.G.G., 2010. FREQUENCY-DEPENDENT SOCIAL DOMINANCE IN A COLOR POLYMORPHIC CICHLID FISH. *Evolution* (N Y) no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01046.x>
- Dijkstra, P.D., Maguire, S.M., Harris, R.M., Rodriguez, A.A., DeAngelis, R.S., Flores, S.A., Hofmann, H.A., 2017. The melanocortin system regulates body pigmentation and social behaviour in a colour polymorphic cichlid fish [.]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284, 20162838. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2838>
- 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* 58, 136–143. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0919-5>
- Dijkstra, Peter D., van Dijk, S., Groothuis, T.G.G., Pierotti, M.E.R., Seehausen, O., 2009b. Behavioral dominance between female color morphs of a Lake Victoria cichlid fish. *Behavioral Ecology* 20, 593–600. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp036>
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270, 741–747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>
- Driscoll, C.A., Macdonald, D.W., O'Brien, S.J., 2009. From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 9971–9978. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901586106>
- Duarte, R.C., Flores, A.A. V., Stevens, M., 2017. Camouflage through colour change: mechanisms, adaptive value and ecological significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160342. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0342>
- DUCREST, A., KELLER, L., ROULIN, A., 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol Evol* 23, 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>
- Egan, R.J., Bergner, C.L., Hart, P.C., Cachat, J.M., Canavello, P.R., Elegante, M.F., Elkhayat, S.I., Bartels, B.K., Tien, A.K., Tien, D.H., Mohnot, S., Beeson, E., Glasgow, E., Amri, H., Zukowska, Z., Kalueff,

- A.V., 2009. Understanding behavioral and physiological phenotypes of stress and anxiety in zebrafish. *Behav. Brain Res.* 205, 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.06.022>.
- Ellis, T., Yildiz, H.Y., López-Olmeda, J., Spedicato, M.T., Tort, L., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2012. Cortisol and finfish welfare. *Fish. Physiol. Biochem.* 38, 163–188. 10.1007/s10695-011-9568-y
- Elipot, Y., Hinaux, H., Callebert, J., Rétaux, S., 2013. Evolutionary Shift from Fighting to Foraging in Blind Cavefish through Changes in the Serotonin Network. *Current Biology* 23, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.10.044>
- Ellegren, H., Lindgren, G., Primmer, C.R., Møller, A.P., 1997. Fitness loss and germline mutations in barn swallows breeding in Chernobyl. *Nature* 389, 593–596. <https://doi.org/10.1038/39303>
- Endler, J.A., Mappes, J., 2017. The current and future state of animal coloration research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160352. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0352>
- Eronen, A., Hyvärinen, P., Janhunen, M., Kekäläinen, J., Kortet, R., 2023. Postrelease exploration and stress tolerance of landlocked and anadromous Atlantic salmon and their hybrids. *Conserv Sci Pract* 5. <https://doi.org/10.1111/csp2.12893>
- Evans, M.R., Norris, K., 1996. The importance of carotenoids in signaling during aggressive interactions between male firemouth cichlids (*Cichlasoma meeki*). *Behavioral Ecology* 7, 1–6. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.1.1>
- FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics 2018/FAO annuaire. Statistiques des pêches et de l'aquaculture 2018/FAO anuario. Estadísticas de pesca y acuicultura 2018, 2020. . FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1213t>
- FAO, 1983. Manual for animal health auxiliary personnel. Food & Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Filby, A.L., Paull, G.C., Hickmore, T.F., Tyler, C.R., 2010. Unravelling the neurophysiological basis of aggression in a fish model. *BMC Genomics* 11, 498. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-498>
- Fleming, I.A., Jonsson, B., Gross, M.R., 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 2808–2824. <https://doi.org/10.1139/f94-280>
- Folkedal, O., Stien, L.H., Torgersen, T., Oppedal, F., Olsen, R.E., Fosseidengen, J.E., Braithwaite, V.A., Kristiansen, T.S., 2012. Food anticipatory behaviour as an indicator of stress response and recovery in Atlantic salmon post-smolt after exposure to acute temperature fluctuation. *Physiol Behav* 105, 350–356. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.08.008>
- Fortes-Silva, R., Martínez, F.J., Villarroel, M., Sánchez-Vázquez, F.J., 2010. Daily rhythms of locomotor activity, feeding behavior and dietary selection in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 156, 445–450. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.03.031>

- FUJII, R., 2000. The Regulation of Motile Activity in Fish Chromatophores. *Pigment Cell Res* 13, 300–319. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0749.2000.130502.x>
- Fukunishi, Y., Yamashita Yoh, Masuda Reiji, Seikai Tadahisa, Nakamura Mitsuo, Tagawa Masatomo, 2017. Comparison of UV-B tolerance between wild-type and albino Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles. *Aquaculture Science* 65, 149–152.
- Galhardo, L., Vital, J., Oliveira, R.F., 2011. The role of predictability in the stress response of a cichlid fish. *Physiol. Behav.* 102, 367–372. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2010.11.035>.
- Gallardo, J.M., Alavi, S.M.H., Adámek, Z., Drozd, B., 2010. External damage and changes in blood parameters in female tench, *Tinca Tinca* (L.) retained in anglers' keepnets. *Rev Fish Biol Fisher* 20, 403–408. <https://doi.org/10.1007/s11160-009-9149-7>
- Gardner, H., 2010. Mate choice in fish: a review, *The Plymouth Student Scientist*.
- Germano, J.M., Nafus, M.G., Perry, J.A., Hall, D.B., Swaisgood, R.R., 2017. Predicting translocation outcomes with personality for desert tortoises. *Behavioral Ecology* 28, 1075–1084. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx064>
- Gilannejad, N., Silva, T., Martínez-Rodríguez, G., Yúfera, M., 2019. Effect of feeding time and frequency on gut transit and feed digestibility in two fish species with different feeding behaviours, gilthead seabream and Senegalese sole. *Aquaculture* 513, 734438. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734438>
- Godin, J.-G.J., 1986. Risk of predation and foraging behaviour in shoaling banded killifish (*Fundulus diaphanus*). *Can J Zool* 64, 1675–1678. <https://doi.org/10.1139/z86-251>
- Gómez-Laplaza, L.M., 2006. Shoal choice in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*): effects of social status and activity. *Ethol. Ecol. Evol.* 18, 261–273. <https://doi.org/10.1080/08927014.2006.9522695>.
- Gómez-Laplaza, L.M., 2009. Recent social environment affects colour-assortative shoaling in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Behav. Process.* 82, 39–44. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.04.002>.
- Gómez-Laplaza, L.M., Morgan, E., 2003. The influence of social rank in the angelfish, *Pterophyllum scalare*, on locomotor and feeding activities in a novel environment. *Lab. Anim.* 37, 108–120. <https://doi.org/10.1258/00236770360563741>.
- Gómez-Laplaza, L.M., Fuente, A., 2007. Shoaling decisions in angelfish: the roles of social status and familiarity. *Ethology* 113, 847–855. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01397.x>.
- Grether, G.F., 2000. CAROTENOID LIMITATION AND MATE PREFERENCE EVOLUTION: A TEST OF THE INDICATOR HYPOTHESIS IN GUPPIES (*POECILIA RETICULATA*). *Evolution* (N Y) 54, 1712–1724. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00715.x>

- Grether, G.F., Hudon, J., Endler, J.A., 2001. Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 268, 1245–1253. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1624>
- Grether, G.F., Kolluru, G.R., Nersissian, K., 2004. Individual colour patches as multicomponent signals. *Biological Reviews* 79, 583–610. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006390>
- Harker, K., Whishaw, I.Q., 2002. Place and matching-to-place spatial learning affected by rat inbreeding (Dark–Agouti, Fischer 344) and albinism (Wistar, Sprague–Dawley) but not domestication (wild rat vs. Long–Evans, Fischer–Norway). *Behavioural Brain Research* 134, 467–477. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00083-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00083-9)
- Hancz, C., Berchényi, M., Magyary, I., Molnár, T., Knoch, L., Müller, T., Horn, P., 2000. Comparison of stress response of two different carp (*Cyprinus carpio*, L.) genotypes. *Acta Agraria Kaposváriensis* 4, 35–40.
- Härkönen, L., Hyvärinen, P., Paappanen, J., Vainikka, A., 2014. Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71, 1900–1909. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0221>
- Hecht, T., Appelbaum, S., 1988. Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *J. Zool.* 214, 21–44. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb04984.x>.
- Hindar, K., Fleming, I.A., McGinnity, P., Diserud, O., 2006. Genetic and ecological effects of salmon farming on wild salmon: modelling from experimental results. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1234–1247. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.025>
- Hoare, D.J., Krause, J., Peuhkuri, N., Godin, J.G.J., 2000. Body size and shoaling in fish. *J. Fish Biol.* 57, 1351–1366. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x>.
- Horký, P., Douda, K., Maciak, M., Závorka, L., Slavík, O., 2014. Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish: the effects of glochidia on host dispersal. *Freshw Biol* 59, 1452–1461. <https://doi.org/10.1111/fwb.12357>
- Horth, L., 2004. Predation and the persistence of melanic male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *J Evol Biol* 17, 672–679. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00710.x>
- Horth, L., 2003. Melanic body colour and aggressive mating behaviour are correlated traits in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270, 1033–1040. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2348>
- Hossain, M.A.R., Beveridge, M.C.M., Haylor, G.S., 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. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(97\)00250-0](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(97)00250-0).

- Hundt, P.J., White, L.A., Craft, M.E., Bajer, P.G., 2022. Social associations in common carp (*Cyprinus carpio*): Insights from induced feeding aggregations for targeted management strategies. *Ecol Evol* 12. <https://doi.org/10.1002/ece3.8666>
- Huntingford, F.A., 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *J Fish Biol* 65, 122–142. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00562.x>
- Huntingford, F., Adams, C., 2005. Behavioural syndromes in farmed fish: implications for production and welfare. *Behaviour* 142, 1207–1221. <https://doi.org/10.1163/156853905774539382>
- Huntingford, F.A., Adams, C., Braithwaite, V.A., Kadri, S., Pottinger, T.G., Sandoe, P., Turnbull, J.F., 2006. Current issues in fish welfare. *J Fish Biol* 68, 332–372. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.001046.x>
- Huntingford, F.A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S.M., Pilarczyk, M., Kadri, S., 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *J. Fish Biol.* 76, 1576-1591. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02582.x>
- Islam, S.S., Wringe, B.F., Bradbury, I.R., Fleming, I.A., 2020. Behavioural variation among divergent European and north American farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 230, 105029. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.105029>
- Jeffery, G., 1997. The albino retina: an abnormality that provides insight into normal retinal development. *Trends Neurosci.* 20, 165–169. [https://doi.org/10.1016/s0166-2236\(96\)10080-1](https://doi.org/10.1016/s0166-2236(96)10080-1).
- Johnsson, J.I., Brockmark, S., Näslund, J., 2014. Environmental effects on behavioural development consequences for fitness of captive-reared fishes in the wild. *J. Fish Biol.* 85, 1946-1971. <https://doi.org/10.1111/jfb.12547>
- Jonsson, B., Jonsson, N., 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1162-1181. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.03.004>
- Karakatsouli, N., Papoutsoglou, S.E., Manoleosos, G., 2007. Combined effects of rearing density and tank colour on the growth and welfare of juvenile white sea bream *Diplodus sargus* L. in a recirculating water system. *Aquac Res* 38, 1152–1160. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01780.x>
- Kayış, Ş., Er, A., İpek, Z.Z., 2017. Effects of albinism on *Pseudomonas putida* infection on convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Journal of Anatolian Environmental and Animal Sciences* 2, 51–52. <https://doi.org/10.35229/jaes.351597>
- Kehas, A.J., Theoharides, K.A., Gilbert, J.J., 2005. Effect of sunlight intensity and albinism on the covering response of the Caribbean sea urchin *Tripneustes ventricosus*. *Mar Biol* 146, 1111–1117. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1514-4>

- Kelleher, S.R., Silla, A.J., Hunter, D.A., McFadden, M.S., Byrne, P.G., 2022. Captive diet does not influence exploration behavior upon reintroduction to the wild in a critically endangered amphibian. *Frontiers in Conservation Science* 3. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2022.985545>
- Kenward, M.G., Roger, J.H., 1997. Small sample inference for fixed effects from restricted maximum likelihood. *Biometrics* 53, 983. <https://doi.org/10.2307/2533558>.
- Kittilsen, S., Schjolden, J., Beitnes-Johansen, I., Shaw, J.C., Pottinger, T.G., Sørensen, C., Braastad, B.O., Bakken, M., Øverli, Ø., 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Horm Behav* 56, 292–298. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.06.006>
- Klefoth, T., Pieterek, T., Arlinghaus, R., 2013. Impacts of domestication on angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio* : the role of learning, foraging behaviour and food preferences. *Fish Manag Ecol* 20, 174–186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2012.00865.x>
- Klefoth, T., Skov, C., Krause, J., Arlinghaus, R., 2012. The role of ecological context and predation risk-stimuli in revealing the true picture about the genetic basis of boldness evolution in fish. *Behav Ecol Sociobiol* 66, 547–559. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1303-2>
- Klefoth, T., Skov, C., Kuparinen, A., Arlinghaus, R., 2017. Toward a mechanistic understanding of vulnerability to hook-and-line fishing: Boldness as the basic target of angling-induced selection. *Evol Appl* 10, 994–1006. <https://doi.org/10.1111/eva.12504>
- Kniel, N., Guenther, A., Godin, J.-G.J., 2020. Individual personality does not predict learning performance in a foraging context in female guppies, *Poecilia reticulata*. *Anim Behav* 167, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.007>
- Kodric-Brown, A., 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav Ecol Sociobiol* 25, 393–401. <https://doi.org/10.1007/BF00300185>
- Kolluru, G.R., Grether, G.F., Dunlop, E., South, S.H., 2009. Food availability and parasite infection influence mating tactics in guppies (*Poecilia reticulata*).
- Kolluru, G.R., Grether, G.F., South, S.H., Dunlop, E., Cardinali, A., Liu, L., Carapiet, A., 2006. The effects of carotenoid and food availability on resistance to a naturally occurring parasite (*Gyrodactylus turnbulli*) in guppies (*Poecilia reticulata*), *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Köhler, D., 1976. The interaction between conditioned fish and naive schools of juvenile carp (*Cyprinus carpio*, pisces). *Behavioural Processes* 1, 267–275. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(76\)90027-9](https://doi.org/10.1016/0376-6357(76)90027-9)
- Kondera, E., Witeska, M., 2019. The effects of rearing conditions on hematology and susceptibility of common carp to experimental manipulation stress. *Annals of Warsaw University of Life Sciences - SGGW - Animal Science* 58, 91–99. <https://doi.org/10.22630/AAS.2019.58.1.10>
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T., 2003. Partitioning of Time as an Ecological Resource. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34, 153–181. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>

- Krakauer, D.C., 1995. Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect. *Behav Ecol Sociobiol* 36, 421–429. <https://doi.org/10.1007/BF00177338>
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T., 2003. Partitioning of Time as an Ecological Resource. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34, 153–181. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>
- Kumar, G., Talpos, J., Steckler, T., 2015. Strain-dependent effects on acquisition and reversal of visual and spatial tasks in a rat touchscreen battery of cognition. *Physiol. Behav.* 144, 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.03.001>.
- Lachlan, R.F., Crooks, L., Laland, K.N., 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Anim. Behav.* 56, 181–190. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0760>.
- Lall, S.P., Tibbetts, S.M., 2009. Nutrition, Feeding, and Behavior of Fish. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* 12, 361–372. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2009.01.005>
- Landeau, L., Terborgh, J., 1986. Oddity and the ‘confusion effect’ in predation. *Anim Behav* 34, 1372–1380. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1)
- Larranaga, N., Steingrimsson, S.O., 2015. Shelter availability alters diel activity and space use in a stream fish. *Behavioral Ecology* 26, 578–586. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru234>
- Lehtonen, T.K., 2014. Colour biases in territorial aggression in a Neotropical cichlid fish. *Oecologia* 175, 85–93. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2879-1>
- Lepage, O., Øverli, Ø., Petersson, E., Järvi, T., Winberg, S., 2000. Differential stress coping in wild and domesticated sea trout. *Brain Behav. Ecol.* 56, 259–268. <https://doi.org/10.1159/000047209>
- Li, Z.H., Velisek, J., Zlabek, V., Grabic, R., Machova, J., Kolarova, J., 2011. Chronic toxicity of verapamil on juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): effects on morphological indices, hematological parameters and antioxidant responses. *J Hazard Mater* 185, 870–880. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.09.102>
- Li, X., Chi, L., Tian, H., Meng, L., Zheng, J., Gao, X., Liu, Y., 2016. Colour preferences of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Physiol Behav* 156, 64–70. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.01.007>
- Lima, S.L., Bednekoff, P.A., 1999. Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behavior: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *Am Nat* 153, 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>
- Lin, J.Y., Fisher, D.E., 2007. Melanocyte biology and skin pigmentation. *Nature* 445, 843–850. <https://doi.org/10.1038/nature05660>
- Luo, M., Lu, G., Yin, H., Wang, L., Atuganile, M., Dong, Z., 2021. Fish pigmentation and coloration: Molecular mechanisms and aquaculture perspectives. *Rev Aquac* 13, 2395–2412. <https://doi.org/10.1111/raq.12583>

- Maan, M.E., van der Spoel, M., Jimenez, P.Q., van Alphen, J.J.M., Seehausen, O., 2006. Fitness correlates of male coloration in a Lake Victoria cichlid fish. *Behavioral Ecology* 17, 691–699. <https://doi.org/10.1093/beheco/ark020>
- Marchetti, M.P., Nevitt, G.A., 2003. Effects of hatchery rearing on brain structures of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Environ. Biol. Fish* 66, 9–14. <https://doi.org/10.1023/A:1023269221678>
- Martemyanov, V.I., 2014. Dynamics of sodium and potassium in plasma, erythrocytes, and muscles of freshwater species under the effect of long-term combined stress. *Inland Water Biol* 7, 389–393. <https://doi.org/10.1134/S1995082914030122>
- Martorell-Barceló, M., Signaroli, M., Barcelo-Serra, M., Lana, A., Aspillaga, E., Grau, A., Arlinghaus, R., Alós, J., 2023. Chronotypes-personality behavioural syndromes in wild marine fish. *Sci Rep* 13, 20281. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-45579-1>
- Martins, C.I.M., Galhardo, L., Noble, C., Damsgård, B., Spedicato, M.T., Zupa, W., Beauchaud, M., Kulczykowska, E., Massabuau, J.-C., Carter, T., Planellas, S.R., Kristiansen, T., 2012. Behavioural indicators of welfare in farmed fish. *Fish Physiol Biochem* 38, 17–41. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9518-8>
- Martis, L.S., Krog, S., Tran, T.P., Bouzinova, E., Christiansen, S.L., Møller, A., Holmes, M.C., Wiborg, O., 2018. The effect of rat strain and stress exposure on performance in touchscreen tasks. *Physiol. Behav.* 184, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.11.010>
- Matsuzaki, S.S., Mabuchi, K., Takamura, N., Nishida, M., Washitani, I., 2009. Behavioural and morphological differences between feral and domesticated strains of common carp *Cyprinus carpio*. *J Fish Biol* 75, 1206–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02345.x>
- Mazue, G.P.F., Dechaume-Moncharmont, F.X., Godin, J.G.J., 2015. Boldness-exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behav Ecol* 26, 900–908. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv030>
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, N.Ö., Maoiléigh, N., Baker, D., Cotter, B., O’Hea, D., Cooke, G., Rogan, J., Taggart, T., Cross, T., 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci* 270, 2443–2450. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2520>
- McRobert, S.P., Bradner, J., 1998. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Anim Behav* 56, 611–615. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0846>
- Meredith, P., Sarna, T., 2006. The physical and chemical properties of eumelanin. *Pigment Cell Res* 19, 572–594. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0749.2006.00345.x>
- Mery, F., Kawecki, T.J., 2003. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 270, 2465–2469. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2548>

- Metz, J.R., Peters, J.J.M., Flik, G., 2006. Molecular biology and physiology of the melanocortin system in fish: A review. *Gen Comp Endocrinol* 148, 150–162. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.03.001>
- Mikami, Osamu K., Kohda, M., Kawata, M., 2004. A new hypothesis for species coexistence: male?male repulsion promotes coexistence of competing species. *Popul Ecol* 46. <https://doi.org/10.1007/s10144-004-0189-5>
- Miklósi, Á., Andrew, R.J., 1999. Right eye use associated with decision to bite in zebrafish. *Behav. Brain Res.* 105, 199–205. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(99\)00071-6](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(99)00071-6).
- Milla, S., Pasquet, A., El Mohajer, L., Fontaine, P., 2021. How domestication alters fish phenotypes. *Rev Aquac* 13, 388–405. <https://doi.org/10.1111/raq.12480>
- Miyai, C.A., Carretero Sanches, F.H., Costa, T.M., Colpo, K.D., Volpato, G.L., Barreto, R.E., 2011. The correlation between subordinate fish eye colour and received attacks: a negative social feedback mechanism for the reduction of aggression during the formation of dominance hierarchies. *Zoology* 114, 335–339. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.07.001>
- Miyamoto, K., 2016. Effects of body color luminance and behavioral characteristics on predation risk in salmonid fishes. *Hydrobiologia* 783, 249–256. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2573-x>.
- Moon, S., Velasco, C., 2013. Tests for -dependence based on sample splitting methods. *J Econom* 173, 143–159. <https://doi.org/10.1016/j.jeconom.2012.11.005>
- Morgan, K.N., Tromborg, C.T., 2007. Sources of stress in captivity. *Appl Anim Behav Sci* 102, 262–302. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.032>
- Nagao, Y., Takada, H., Miyadai, M., Adachi, T., Seki, R., Kamei, Y., Hara, I., Taniguchi, Y., Naruse, K., Hibi, M., Kelsh, R.N., Hashimoto, H., 2018. Distinct interactions of Sox5 and Sox10 in fate specification of pigment cells in medaka and zebrafish. *PLoS Genet* 14, e1007260. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007260>
- Nakano, T., 2020. Stress in Fish and Application of Carotenoid for Aquafeed as an Antistress Supplement, in: *Encyclopedia of Marine Biotechnology*. Wiley, pp. 2999–3019. <https://doi.org/10.1002/9781119143802.ch134>
- Nakano, T., Wiegertjes, G., 2020. Properties of Carotenoids in Fish Fitness: A Review. *Mar Drugs* 18, 568. <https://doi.org/10.3390/md18110568>
- Nelissen, M.H.J., 1992. Does body size affect the ranking of a cichlid fish in a dominance hierarchy? *J Ethol* 10, 153–156. <https://doi.org/10.1007/BF02350121>
- Nepomnyashchikh, V.A., Izvekov, E.I., 2006. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces). *J. Ichthyol.* 46, S235–S242. <https://doi.org/10.1134/s0032945206110142>.
- Nilsson Sköld, H., Aspengren, S., Wallin, M., 2013. Rapid color change in fish and amphibians - function, regulation, and emerging applications. *Pigment Cell Melanoma Res* 26, 29–38. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12040>

- Noble, C., Kadri, S., Mitchell, D.F., Huntingford, F.A., 2007a. The effect of feed regime on the growth and behaviour of 1+ Atlantic salmon post-smolts (*Salmo salar* L.) in semi-commercial sea cages. *Aquac. Res.* 38, 1686–1691. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01833.x>.
- Noble, C., Kadri, S., Mitchell, D.F., Huntingford, F.A., 2007b. Influence of feeding regime on intraspecific competition, fin damage and growth in 1+ Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) held in freshwater production cages. *Aquac. Res.* 38, 1137–1143. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01777.x>.
- Novák, J., Hofmann, J., Hohl, D., Magalhães, A.L.B., Patoka, J., 2022. Enigmatic armoured catfishes (Siluriformes: Callichthyidae and Loricariidae) in ornamental aquaculture: A new insight into Neotropical fish diversity. *Aquaculture* 547, 737460. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737460>
- Novák, J., Kalous, L., Patoka, J., 2020. Modern ornamental aquaculture in Europe: early history of freshwater fish imports. *Rev Aquac* 12, 2042–2060. <https://doi.org/10.1111/raq.12421>
- Nüsslein-Volhard, C., Singh, A.P., 2017. How fish color their skin: A paradigm for development and evolution of adult patterns. *BioEssays* 39, 1600231. <https://doi.org/10.1002/bies.201600231>
- O'Connor, K.I., Metcalfe, N.B., Taylor, A.C., 1999. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*? *Anim Behav* 58, 1269–1276. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1260>
- Oetting, W.S., King, R.A., 1999. Molecular basis of albinism: Mutations and polymorphisms of pigmentation genes associated with albinism. *Hum Mutat* 13, 99–115. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1004\(1999\)13:2<99::AID-HUMU2>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1004(1999)13:2<99::AID-HUMU2>3.0.CO;2-C)
- Okomoda, V.T., Tiamiyu, L.O., Wase, G., 2017. Effects of Tank Background Colour on Growth Performance and Feed Utilization of African Catfish *Clarias Gariepinus* (Burchell, 1822) Fingerlings. *Croatian Journal of Fisheries* 75, 5–11. <https://doi.org/10.1515/cjf-2017-0002>
- O'Leary, T.P., Brown, R.E., 2022. Visuo-spatial learning and memory impairments in the 5xFAD mouse model of Alzheimer's disease: effects of age, sex, albinism, and motor impairments. *Genes Brain Behav.* 21, e12794. <https://doi.org/10.1111/gbb.12794>.
- Olendorf, R., Rodd, F.H., Punzalan, D., Houde, A.E., Hurt, C., Reznick, D.N., Hughes, K.A., 2006. Frequency-dependent survival in natural guppy populations. *Nature* 441, 633–636. <https://doi.org/10.1038/nature04646>
- Oliveira, C., Franco-Belussi, F., 2012. Melanic pigmentation in ectothermic vertebrates: Occurrence and function, in: Ma, X.P., Sun, X.X. (Eds.), *Melanin: Biosynthesis, Functions and Health Effects*. Nova Science Publishers, New York, pp. 213–226.
- Orr, H.A., 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat Rev Genet* 10, 531–539. <https://doi.org/10.1038/nrg2603>

- Øverli, Ø., Pottinger, T.G., Carrick, T.R., Øverli, E., Winberg, S., 2002. Differences in behaviour between rainbow trout selected for high- and low-stress responsiveness. *Journal of Experimental Biology* 205, 391–395. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.3.391>
- Øverli, Ø., Winberg, S., Pottinger, T.G., 2005. Behavioral and Neuroendocrine Correlates of Selection for Stress Responsiveness in Rainbow Trout--a Review. *Integr Comp Biol* 45, 463–474. <https://doi.org/10.1093/icb/45.3.463>
- Parejo, D., Avilés, J.M., 2020. Melanism influences the use of social information in a polymorphic owl. *Sci Rep* 10, 1869. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58826-6>
- Parodi, T. V., Cunha, M.A., Becker, A.G., Zeppenfeld, C.C., Martins, D.I., Koakoski, G., Barcellos, L.G., Heinzmann, B.M., Baldisserotto, B., 2014. Anesthetic activity of the essential oil of *Aloysia triphylla* and effectiveness in reducing stress during transport of albino and gray strains of silver catfish, *Rhamdia quelen*. *Fish Physiol Biochem* 40, 323–334. <https://doi.org/10.1007/s10695-013-9845-z>
- Pauers, M.J., Kapfer, J.M., Fendos, C.E., Berg, C.S., 2008. Aggressive biases towards similarly coloured males in Lake Malawi cichlid fishes. *Biol Lett* 4, 156–159. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0581>
- Pauers, M.J., McKinnon, J.S., Ehlinger, T.J., 2004. Directional sexual selection on chroma and within-pattern colour contrast in *Labeotropheus fuelleborni*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0215>
- Pavlidis, M., Digka, N., Theodoridi, A., Campo, A., Barsakis, K., Skouradakis, G., Samaras, A., Tsalafouta, A., 2013. Husbandry of Zebrafish, *Danio Rerio*, and the Cortisol Stress Response. *Zebrafish* 10, 524–531. <https://doi.org/10.1089/zeb.2012.0819>
- Peichel, C.L., 2004. Social Behavior: How Do Fish Find Their Shoal Mate? *Current Biology* 14, R503–R504. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.037>
- Petersson, E., Järvi, T., 2006. Anti-predator response in wild and sea-ranched brown trout and their crosses. *Aquaculture* 253, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.08.012>
- Petrazzini, M.E.M., Sovrano, V.A., Vallortigara, G., Messina, A., 2020. Brain and behavioral asymmetry: a lesson from fish. *Front. Neuroanat.* 14, 11. <https://doi.org/10.3389/fnana.2020.00011>.
- Pitcher, T.J., 1986. Functions of shoaling behaviour in teleosts, in: Pitcher, T.J. (Ed.), *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA, pp. 294–337.
- Pisula, W., Turlejski, K., Stryjek, R., Nałęcz-Tolak, A., Grabiec, M., Djavadian, R.L., 2012. Response to novelty in the laboratory Wistar rat, wild-captive WWCPs rat, and the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *Behavioural Processes* 91, 145–151. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.06.010>
- Pottinger, T.G., Carrick, T.R., 2001. Stress Responsiveness Affects Dominant–Subordinate Relationships in Rainbow Trout. *Horm Behav* 40, 419–427. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1707>

- Pottinger, T.G., Carrick, T.R., 1999. Modification of the Plasma Cortisol Response to Stress in Rainbow Trout by Selective Breeding. *Gen Comp Endocrinol* 116, 122–132. <https://doi.org/10.1006/gcen.1999.7355>
- Price, A.C., Weadick, C.J., Shim, J., Rodd, F.H., 2008. Pigments, Patterns, and Fish Behavior. *Zebrafish* 5, 297–307. <https://doi.org/10.1089/zeb.2008.0551>
- Price, E.O., 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl Anim Behav Sci* 65, 245–271. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00087-8](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00087-8)
- Prusky, G.T., Harker, K.T., Douglas, R.M., Whishaw, I.Q., 2002. Variation in visual acuity within pigmented, and between pigmented and albino rat strains. *Behav. Brain Res.* 136, 339–348. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(02\)00126-2](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(02)00126-2).
- Pryke, S.R., Astheimer, L.B., Buttemer, W.A., Griffith, S.C., 2007. Frequency-dependent physiological trade-offs between competing colour morphs. *Biol Lett* 3, 494–497. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0213>
- Raat, A.J.P., 1985. Analysis of angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio* L., in catch-and-release angling in ponds. *Aquac Res* 16, 171–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1985.tb00305.x>
- Rahman, M.M., Meyer, C.G., 2009. Effects of food type on diel behaviours of common carp *Cyprinus carpio* in simulated aquaculture pond conditions. *J Fish Biol* 74, 2269–2278. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02236.x>
- Rapp, T., Hallermann, J., Cooke, S.J., Hetz, S.K., Wuertz, S., Arlinghaus, R., 2012. Physiological and behavioural consequences of capture and retention in carp sacks on common carp (*Cyprinus carpio* L.), with implications for catch-and-release recreational fishing. *Fish Res* 125–126, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.01.025>
- Ren, J.Q., McCarthy, W.R., Zhang, H., Adolph, A.R., Li, L., 2002. Behavioral visual responses of wild-type and hypopigmented zebrafish. *Vision Res* 42, 293–299. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00284-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00284-X)
- Reebs, S.G., 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Rev Fish Biol Fish* 12, 349–371. <https://doi.org/10.1023/A:1025371804611>
- Reddon, A.R., Dey, C.J., Balshine, S., 2019. Submissive behaviour is mediated by sex, social status, relative body size and shelter availability in a social fish. *Anim. Behav.* 155, 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.026>.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>

- Rodgers, G.M., Kelley, J.L., Morrell, L.J., 2010. Colour change and assortment in the western rainbowfish. *Anim Behav* 79, 1025–1030. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.01.017>
- Roussel, S., Bisch, T., Lachambre, S., Boudry, P., Gervois, J., Lambert, C., Huchette, S., Day, R., 2019. Anti-predator response of *Haliotis tuberculata* is modified after only one generation of domestication. *Aquac Environ Interact* 11, 129–142. <https://doi.org/10.3354/aei00300>
- Rowe, M., Pierson, K.L., McGraw, K.J., 2015. Exploratory behavior is associated with plasma carotenoid accumulation in two congeneric species of waterfowl. *Behavioural Processes* 115, 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.04.008>
- Ruane, N.M., Carballo, E.C., Komen, J., 2002. Increased stocking density influences the acute physiological stress response of common carp *Cyprinus carpio* (L.). *Aquac Res* 33, 777–784. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2002.00717.x>
- Rudh, A., Qvarnström, A., 2013. Adaptive colouration in amphibians. *Semin Cell Dev Biol* 24, 553–561. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.05.004>
- Ryer, C.H., Lemke, J.L., Boersma, K., Levas, S., 2008. Adaptive coloration, behavior and predation vulnerability in three juvenile north Pacific flatfishes. *J Exp Mar Biol Ecol* 359, 62–66. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.02.017>
- Saeij, J.P.J., Verburg-van Kemenade, L.B.M., van Muiswinkel, W.B., Wiegertjes, G.F., 2003. Daily handling stress reduces resistance of carp to *Trypanoplasma borreli*: in vitro modulatory effects of cortisol on leukocyte function and apoptosis. *Dev Comp Immunol* 27, 233–245. [https://doi.org/10.1016/S0145-305X\(02\)00093-9](https://doi.org/10.1016/S0145-305X(02)00093-9)
- Salva, O., Regolin, L., Mascalzoni, E., Vallortigara, G., 2012. Cerebral and Behavioural Asymmetries in Animal Social Recognition. *Comp Cogn Behav Rev* 7, 110–138. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2012.70006>
- Santostefano, F., Fanson, K. V., Endler, J.A., Biro, P.A., 2019. Behavioral, energetic, and color trait integration in male guppies: testing the melanocortin hypothesis. *Behavioral Ecology* 30, 1539–1547. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz109>
- SAS Institute Inc., 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide.
- Schmitz, P., Caspers, S., Warren, P., Witte, K., 2015. First Steps into the Wild – Exploration Behavior of European Bison after the First Reintroduction in Western Europe. *PLoS One* 10, e0143046. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143046>
- Schoener, T.W., 1981. An empirically based estimate of home range. *Theor Popul Biol* 20, 281–325. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(81\)90049-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(81)90049-6)
- Sánchez, J.A., López-Olmeda, J.F., Blanco-Vives, B., Sánchez-Vázquez, F.J., 2009. Effects of feeding schedule on locomotor activity rhythms and stress response in sea bream. *Physiol Behav* 98, 125–129. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.04.020>

- Sánchez-Vázquez, F.J., Madrid, J.A., 2001. Feeding anticipatory activity, in: Houlihan, D., Boujard, T., Jobling, M. (Eds.), *Food Intake in Fish*. Blackwell Science, pp. 216–232.
- Sánchez-Vázquez, F.J., Madrid, J.A., Zamora, S., Tabata, M., 1997. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms in the goldfish is mediated by a feeding-entrainable circadian oscillator. *J Comp Physiol A* 181, 121–132. <https://doi.org/10.1007/s003590050099>
- Schartl, M., Larue, L., Goda, M., Bosenberg, M.W., Hashimoto, H., Kelsh, R.N., 2016. What is a vertebrate pigment cell? *Pigment Cell Melanoma Res* 29, 8–14. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12409>
- Searle, S.R., Casella, G., McCulloch, C.E., 1992. Analysis of Variance Estimation for Unbalanced Data, in: *Probability and Statistics*. New York, pp. 168–231. <https://doi.org/10.1002/9780470316856.ch5>
- Seehausen, O., Schluter, D., 2004. Male–male competition and nuptial–colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271, 1345–1353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2737>
- Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, I.S., Carleton, K.L., Mrosso, H.D.J., Miyagi, R., van der Sluijs, I., Schneider, M. V., Maan, M.E., Tachida, H., Imai, H., Okada, N., 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455, 620–626. <https://doi.org/10.1038/nature07285>
- Seehausen, O., van Alphen, J.J.M., 1998. The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex). *Behav Ecol Sociobiol* 42, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s002650050405>
- Sefc, K.M., Brown, A.C., Clotfelter, E.D., 2014. Carotenoid-based coloration in cichlid fishes. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 173, 42–51. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.03.006>
- Segner, H., Reiser, S., Ruane, N., Rösch, R., Steinhagen, D., Vehanen, T., 2019. Welfare of Fishes in Aquaculture. *FAO Fisheries and Aquaculture Circular* 1189.
- SKOLD, H., AMUNDSEN, T., SVENSSON, P., MAYER, I., BJELVENMARK, J., FORSGREN, E., 2008. Hormonal regulation of female nuptial coloration in a fish. *Horm Behav* 54, 549–556. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.05.018>
- Sköld, H.N., Aspengren, S., Cheney, K.L., Wallin, M., 2016. Fish Chromatophores—From Molecular Motors to Animal Behavior. pp. 171–219. <https://doi.org/10.1016/bs.ircmb.2015.09.005>
- Sköld, H.N., Yngsell, D., Mubashishir, M., Wallin, M., 2015. Hormonal regulation of colour change in eyes of a cryptic fish. *Biol Open* 4, 206–211. <https://doi.org/10.1242/bio.20149993>
- Slavík, O., Horký, P., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T., 2007. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *J Fish Biol* 71, 101–114. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01471.x>
- Slavík, O., Horký, P., Maciak, M., 2015. Ostracism of an Albino Individual by a Group of Pigmented Catfish. *PLoS One* 10, e0128279. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128279>

- Slavík, O., Horký, P., Valchářová, T., Pfauserová, N., Velíšek, J., 2022. Comparative study of stress responses, laterality and familiarity recognition between albino and pigmented fish. *Zoology* 150, 125982. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125982>
- Slavík, O., Horký, P., Velíšek, J., Valchářová, T., 2020. Pupil size variation as a response to stress in European catfish and its application for social stress detection in albino conspecifics. *PLoS One* 15, e0244017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244017>
- Slavík, O., Horký, P., Maciak, M., Wackermannová, M., 2016a. Familiarity, prior residency, resource availability and body mass as predictors of the movement activity of the European catfish. *J Ethol* 34, 23–30. <https://doi.org/10.1007/s10164-015-0441-9>
- Slavík, O., Horký, P., Wackermannová, M., 2016b. How does agonistic behaviour differ in albino and pigmented fish? *PeerJ* 4, e1937. <https://doi.org/10.7717/peerj.1937>
- Slavík, O., Maciak, M., Horký, P., 2012. Shelter use of familiar and unfamiliar groups of juvenile European catfish *Silurus glanis*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 142, 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2012.09.005>.
- Sloman, K.A., Armstrong, J.D., 2002. Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts or natural phenomena? *J. Fish Biol.* 61, 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01733.x>.
- Smithers, S.P., Rooney, R., Wilson, A., Stevens, M., 2018. Rock pool fish use a combination of colour change and substrate choice to improve camouflage. *Anim Behav* 144, 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.08.004>
- Sneddon, L.U., 2007. Fish behaviour and welfare. *Appl Anim Behav Sci* 104, 173–175. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.09.006>
- Snekser, J.L., McRobert, S.P., Murphy, C.E., Clotfelter, E.D., 2006. Aggregation behavior in wildtype and transgenic zebrafish. *Ethology* 112, 181–187. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01139.x>.
- Sommer-Trembo, C., Oliver, C., Wolf, L., Garcia, C., Salzburger, W., 2022. Does the presence of conspecifics facilitate exploratory behaviour in a cichlid fish (*Etilia suratiensis*)? *Behaviour* 159, 899–914. <https://doi.org/10.1163/1568539x-bja10156>.
- Sovrano, V., 1999. Roots of brain specializations: preferential left-eye use during mirror-image inspection in six species of teleost fish. *Behav. Brain Res.* 106, 175–180. [https://doi.org/10.1016/s0166-4328\(99\)00105-9](https://doi.org/10.1016/s0166-4328(99)00105-9).
- Sovrano, V.A., Bisazza, A., Vallortigara, G., 2001. Lateralization of response to social stimuli in fishes: A comparison between different methods and species. *Physiol Behav* 74, 237–244. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(01\)00552-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(01)00552-2)
- Stephenson, B.P., Velani, Z., Ihász, N., 2022. The effect of albinism on avian predator attack rates in eastern garter snakes. *Zoology* 150, 125987. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125987>

- Stephenson, J.F., Stevens, M., Troscianko, J., Jokela, J., 2020. The Size, Symmetry, and Color Saturation of a Male Guppy's Ornaments Forecast His Resistance to Parasites. *Am Nat* 196, 597–608. <https://doi.org/10.1086/711033>
- Stevens, C.H., Croft, D.P., Paull, G.C., Tyler, C.R., 2017. Stress and welfare in ornamental fishes: what can be learned from aquaculture? *J Fish Biol* 91, 409–428. <https://doi.org/10.1111/jfb.13377>
- Strand, Å., Alanärä, A., Staffan, F., Magnhagen, C., 2007. Effects of tank colour and light intensity on feed intake, growth rate and energy expenditure of juvenile Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L. *Aquaculture* 272, 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.08.052>
- Stryjek, R., Modlińska, K., Turlejski, K., Pisula, W., 2013. Circadian Rhythm of Outside-Nest Activity in Wild (WWCPS), Albino and Pigmented Laboratory Rats. *PLoS One* 8, e66055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066055>
- Suter, H., 2002. Eye colour in juvenile Atlantic salmon: effects of social status, aggression and foraging success. *J Fish Biol* 61, 606–614. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2084>
- Svitačová, K., Slavík, O., Horký, P., 2023. Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture. *Appl Anim Behav Sci* 262, 105903. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105903>
- Svitačová, K., Slavík, O., Velíšek, J., Lepič, P., Randák, T., Horký, P., 2024. The costs of beauty: Common carp with different phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability. *Aquaculture* 594, 741413. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741413>
- Sudová, E., Piačková, V., Kroupová, H., Pijáček, M., Svobodová, Z., 2009. The effect of praziquantel applied per os on selected haematological and biochemical indices in common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Fish Physiol Biochem* 35, 599–605. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9269-3>
- Takeuchi, Y., 2023. Developmental process of a pronounced laterality in the scale-eating cichlid fish *Perissodus microlepis* in Lake Tanganyika. *Zool. Sci.* 40, 160–167. <https://doi.org/10.2108/zs220078>
- Tanck, M.W.T., Vermeulen, K.J., Bovenhuis, H., Komen, H., 2001. Heredity of stress-related cortisol response in androgenetic common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture* 199, 283–294. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00518-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00518-X)
- Tanck, M.W.T., Claes, T., Bovenhuis, H., Kamen, J., 2002. Exploring the genetic background of stress using isogenic progenies of common carp selected for high or low stress-related cortisol response. *Aquaculture* 204, 419–434. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00828-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00828-6)
- Theodorakis, C.W., 1989. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Anim Behav* 38, 496–502. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80042-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80042-9)
- Thompson, B.C., Porak, W.F., Leone, E.H., Allen, M.S., 2016. Using Radiotelemetry to Compare the Initial Behavior and Mortality of Hatchery-Reared and Wild Juvenile Florida Bass. *Trans Am Fish Soc* 145, 374–385. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1131739>

- Tinghitella, R.M., Lackey, A.C.R., Martin, M., Dijkstra, P.D., Drury, J.P., Heathcote, R., Keagy, J., Scordato, E.S.C., Tyers, A.M., 2018a. On the role of male competition in speciation: a review and research agenda. *Behavioral Ecology* 29, 783–797. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx151>
- Tinghitella, R.M., Lehto, W.R., Lierheimer, V.F., 2018b. Color and behavior differently predict competitive outcomes for divergent stickleback color morphs. *Curr Zool* 64, 115–123. <https://doi.org/10.1093/cz/zox070>
- Toms, C.N., Echevarria, D.J., Jouandot, D.J., 2010. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior. *Int. J. Comp. Psychol.* 23, 1–25. <https://doi.org/10.46867/ijcp.2010.23.01.08>.
- Valchářová, T., Slavík, O., Horký, P., Stará, A., Hrušková, I., Maciak, M., Pešta, M., Velíšek, J., 2022. Stressful Daylight: Differences in Diel Rhythmicity Between Albino and Pigmented Fish. *Front Ecol Evol* 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.890874>
- Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *J. Fish Biol.* 52, 42–49. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01551.x>.
- Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E., Huntingford, F.A., 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Anim. Behav.* 54, 1405–1412. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0550>.
- Velíšek, J., Stara, A., Zuskova, E., Svobodova, Z., 2013. Use of biometric, hematologic, and plasma biochemical variables, and histopathology to assess the chronic effects of the herbicide prometryn on Common Carp. *Vet Clin Pathol* 42, 508–515. <https://doi.org/10.1111/vcp.12081>
- Vilizzi, L., Tarkan, A.S., Copp, G.H., 2015. Experimental Evidence from Causal Criteria Analysis for the Effects of Common Carp *Cyprinus carpio* on Freshwater Ecosystems: A Global Perspective. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* 23, 253–290. <https://doi.org/10.1080/23308249.2015.1051214>
- Volkoff, H., Peter, R.E., 2006. Feeding Behavior of Fish and Its Control. *Zebrafish* 3, 131–140. <https://doi.org/10.1089/zeb.2006.3.131>
- Volpato, G.L., Luchiarri, A.C., Duarte, C.R.A., Barreto, R.E., Ramanzini, G.C., 2003. Eye color as an indicator of social rank in the fish Nile tilapia. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 36, 1659–1663. <https://doi.org/10.1590/S0100-879X2003001200007>
- Walster, C., 2008. The welfare of ornamental fish. E.J. Branson (Ed.). *Fish Welfare*, Blackwell Publishing Ltd. Oxford. 271–290.
- Wheat, C., Fitzpatrick, J.L., Rogell, B., Temrin, H., 2019. Behavioural correlations of the domestication syndrome are decoupled in modern dog breeds. *Nat Commun* 10, 2422. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10426-3>
- White, G.C., Garrot, R.A., 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02726-3>

- Wilson, A.D.M., Godin, J.-G.J., 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology* 20, 231–237. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp018>
- Wilson, A.D.M., McLaughlin, R.L., 2007. Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Anim Behav* 74, 689–698. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.009>
- Winberg, S., Schjolden, J., Øverli, Ø., Pottinger, T., 2007. Stress and stress coping in fish, behavioural correlates and neuroendocrine mechanisms. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 146, S77. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.719>
- Winberg, S., Sneddon, L., 2022. Impact of intraspecific variation in teleost fishes: aggression, dominance status and stress physiology. *Journal of Experimental Biology* 225. <https://doi.org/10.1242/jeb.169250>
- Ziegelbecker, A., Remele, K., Pfeifhofer, H.W., Sefc, K.M., 2021. Wasteful carotenoid coloration and its effects on territorial behavior in a cichlid fish. *Hydrobiologia* 848, 3683–3698. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04354-3>
- Zhuikov, A.Y., 1991. Differences in learning ability of two strains of *Hemigrammus caudovittatus*. *Bull. Psychon. Soc.* 29, 547–548. <https://doi.org/10.3758/bf03334778>.
- Žák, J., 2021. Diel pattern in common carp landings from angling competitions corresponds to their assumed foraging activity. *Fish Res* 243, 106086. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106086>

8. Informace o autorce

8.1 Seznam publikací

Svitačová, K., Slavík, O., Horký, P., 2023. Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture. Appl Anim Behav Sci 262, 105903. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105903> (IF 2024 = 2.2; Q2)

Počet citací (WOS): 6

Počet čtení (RG): 86

Svitačová, K., Horký, P., Valchářová, T., Slavík, O., 2024. Pigment matters: Behavior and lateralization of albino and pigmented fish (Bronze Corydoras) in aquaculture. Appl Anim Behav Sci 272, 106205. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106205> (IF 2024 = 2.2; Q2)

Počet citací (WOS): 1

Počet čtení (RG): 143

Svitačová, K., Slavík, O., Velíšek, J., Lepič, P., Randák, T., Horký, P., 2024. The costs of beauty: Common carp with different phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability. Aquaculture 594, 741413. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741413> (IF 2024 = 3.9; Q1)

Počet citací (WOS): 0

Počet čtení (RG): 46

8.2 Mezinárodní konference

Svitačová, K., Slavík, O., Velíšek, J., Lepič, P., Randák, T., Horký, P., 2024. The costs of beauty: Common carp with different phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability. XVII European Congress of Ichthyology. 4-8 September 2023, Prague, Czech republic.

8.3 Zahraniční stáže

prof. Svante Winberg, Ph.D., Department of Medical Cell Biology, Uppsala, Uppsala University, Sweden. (June – July 2024; Optimizing environmental enrichment for zebrafish)

8.4 Pedagogické aktivity

Výuka bakalářských studentů v předmětu Zoologie v zimním semestru (2 hodiny týdně, 2020-2024)

Výuka studentů projektu Erasmus v předmětu Aquaculture v zimním semestru (1 hodina, 2020-2024)

Praktická výuka bakalářských studentů v předmětu Zoologie v letním semestru (2020-2024)

Oponování bakalářských prací (2020-2024)

8.4 Jiné související aktivity

Tajemník na státních závěrečných zkouškách (2022-2023)

Spolupráce s neziskovou organizací Compassion in world farming (CIWF) týkající se prodeje živých kaprů v období Vánoc a vypracování stanoviska zabírajícího se rizik snížení welfare kaprů při stánkovém prodeji:

Svitačová, K., Slavík, O., 2021. Rizika snížení welfare kaprů při stánkovém prodeji. Česká zemědělská univerzita, Praha. <https://www.ciwf.cz/media/7457857/welfare-vanocnich-kapru-a4-web.pdf>

Jednání na Ministerstvu zemědělství v spolupráci s neziskovou organizací Obránci zvířat (OBRAZ) – diskuse zaměřena na změnu legislativy a připravovaných vyhlášek

9. Přílohy

9.1 Publikace 1: Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture

Svitačová, K., Slavík, O., Horký, P., 2023. Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture. *Appl Anim Behav Sci* 262, 105903. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105903>



Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture

Kristína Svitačová^{*}, Ondřej Slavík, Pavel Horký

Department of Zoology and Fisheries, Faculty of Agrobiology, Food and Natural Resources, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Prague 6, Suchbát 165 21, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Melanocortin hypothesis
Melanin
Carotenoids
Social environment
Melanism
Albinism

ABSTRACT

Pigmentation is an important factor for the survival of organisms in different environments; in fish, it plays a key role in social communication and shoal formation. Pigmentation mediates communication among colour phenotypes, as fish may temporarily change colouring to indicate their position in a social hierarchy. Although some colour phenotypes may be more common, less frequent colourations do not appear to significantly impact fish welfare, as aggression is directed more towards common, typically pigmented phenotypes than rare phenotypes. The relationship between pigmentation and fish behaviour can be clearly observed with extremely coloured phenotypes, i.e., albino and melanistic individuals. The melanocortin hypothesis states that phenotypes with more pigmentation are more aggressive, reproductively active, and resistant to stress as well as having better overall health. However, the high levels of aggression expressed by melanistic phenotypes may reduce the well-being of less intensely pigmented phenotypes if these individuals are kept together. In contrast, albino individuals are more sensitive to stress, less aggressive, and, as they are prone to physiological constraints such as impaired vision, are unable to effectively defend resources compared to pigmented phenotypes. Moreover, both these extremely coloured phenotypes are unable to signal their position in the social hierarchy by changing colours, which can result in conflict between their mental state and position in a social hierarchy and/or attempt to change their social rank. In summary, colour variation is a consequence of physiological conditions, especially stress, rather than a cause of such conditions. The breeding and propagation of albino and melanistic fish is generally unethical and should not be considered in aquaculture unless these phenotypes are bred separately under specific conditions, i.e., not kept with typically pigmented conspecifics.

1. Fish welfare and the social environment

One aspect of animal well-being is the environment in which a farmed animal thrives (Broom, 1991). Broom (1991) further defined the importance of adequate welfare conditions for achieving healthy and thriving animals; conversely, an animal that is stressed or has health problems and cannot cope with its environment has poor welfare conditions. Previously, animal welfare concerns focused on terrestrial animals, and less attention was given to the welfare of fish (Braithwaite and Boulcott, 2008). Currently, fish are known as behaviourally complex organisms capable of feeling pain and mental suffering (Sneddon, 2007; Braithwaite, 2010; White et al., 2017). For these reasons, interest in fish welfare has been increasing over the last decade among the general public and in aquaculture (Walster, 2008; Ellis et al., 2012). The most important factors for fish welfare include the water quality, breeding environment, health status, handling, transport, feeding and lighting (summarized in Huntingford et al., 2006; Branson, 2008; Stevens et al.,

2017; Segner et al., 2019). Many studies of fish welfare also highlight important aspects of the social environment, such as stocking density, enforced intra- and/or interspecies social contacts, exposure to predators, and isolation from conspecifics (Huntingford et al., 2006; Morgan and Tromborg, 2007; Stevens et al., 2017). However, in the past, the social environment of individuals was monitored primarily to assess their physical health, neglecting their mental state and relationships in shoals (Huntingford et al., 2006). Recently, achieving the species-specific density threshold was found to alter the social behaviour of fish (Martins et al., 2012; Brown and Dorey, 2019; Berlinghieri et al., 2021). These changes include increased aggressiveness, reduced or increased foraging and/or swimming, and stereotypic or abnormal behaviour; these behaviours are indicators of reduced welfare and negative emotions (Martins et al., 2012; Castanheira et al., 2017). Conversely, natural swimming behaviour, exploratory behaviour or feeding anticipatory activity may be linked to adequate welfare and positive emotions. Inappropriate social environments increase acute or

^{*} Corresponding author.

E-mail address: svitacova@af.czu.cz (K. Svitačová).

<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105903>

Received 12 October 2022; Received in revised form 13 March 2023; Accepted 18 March 2023

Available online 20 March 2023

0168-1591/© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

chronic stress, weaken immunity, and overall decrease the fitness of individuals (Martins et al., 2012; Castanheira et al., 2017). One important aspect that affects relationships within a shoal is the morphology of individuals, as a hierarchy may form based on size (Nelissen, 1992). Furthermore, pigmentation is a morphological trait essential to the formation of social relationships among animals (Peichel, 2004) and plays an important role in survival, as it contributes to various functions, such as thermoregulation (Rudh and Qvarnström, 2013), protection from UV radiation (Lin and Fisher, 2007), protection from predators, and the ability to hunt prey (Cheney et al., 2008; Duarte et al., 2017). Pigmentation is important for social communication among fishes, as it directly influences their behaviour, e.g., aggressiveness, reproduction, or shoaling behaviour (Price et al., 2008). The intensity of pigmentation can also demonstrate the overall fitness of an individual and its position in the hierarchy (Ducrest et al., 2008; Price et al., 2008). Moreover, pigmentation is important for “extremely” pigmented phenotypes of fishes such as melanistic and albino individuals, which differ from typically pigmented “wild” phenotypes not only in pigmentation but also in physiology and behaviour (Horth, 2003, 2016, 2020). Although there are many studies of fish pigmentation and its impact on the social structure of a shoal, data regarding the effects of pigmentation on fish welfare in aquaculture are rare. Additionally, in recent years, production aquaculture and the ornamental fish trade have exhibited rapid increases (FAO, 2020; Novák et al., 2020, 2022); hence, we focused on the welfare of differently pigmented fish in a shoal and the possible consequences for aquaculture.

2. Physiological functions of pigmentation

Colour patterns in fish are multicomponent and multilayer signals that often contain multiple pigment types and structural features (Grether et al., 2004). The basic units of fish colouring are chromatophores, large and stellate cells, which arise in the neural crest cells during embryonic development and then relocate to the epidermis and dermis (Oliveira and Franco-Belussi, 2012), but are also found in the eyes and internally such as around various organs, where they settle and differentiate (Sköld et al., 2013, 2016; Bronner and LeDouarin, 2012). The colour of chromatophore cell depends on light absorbance of pigments or interference effect based on light reflecting substances with chromatophores (Bagnara and Matsumoto, 2006; Burton, 2011; Luo et al., 2021). Chromatophore cells are comprised of several types of pigment cells, which are usually divided into subtypes depending on the colour of the pigment in the cell (Sköld et al., 2016): yellow xanthophores (which contain carotenoids and pteridines and absorb blue light), red erythrophores (which contain carotenoids and pteridines), silvery or blue iridophores (which contain guanine granules responsible for reflection of light), black melanophores (which contain melanin and absorb light across the spectrum) and white pigmented leucophores (which contain purine granules responsible for reflection of light) (Price et al., 2008; Oliveira and Franco-Belussi, 2012; Nüsslein-Volhard and Singh, 2017). While melanophores, iridophores, erythrophores and xanthophores are widely distributed in teleosts (Schartl et al., 2016), leucophores are less abundant (Nagao et al., 2018). Carotenoids (which usually produce yellows, oranges and reds), pteridines (which produce similar colours as carotenoids) and melanin (which produces browns, blacks, and greys) are pigments that absorb different wavelengths of light and contribute to individual colouration and patterns (Grether et al., 2001; Price et al., 2008; Nüsslein-Volhard and Singh, 2017). In summary, the skin pigment pattern of fish is the result of the density and distribution of different types of chromatophores, giving the fish the possibility to exhibit many different colours (Fujii, 2000; Sköld et al., 2016). Pigmentation is important for thermoregulation, as melanin plays a key role in the thermoregulation of all ectothermic animals; specifically, darker bodies absorb more light (warmth), while lighter bodies absorb less light and can thus possibly avoid overheating (Rudh and Qvarnström, 2013). According to Rudh and Qvarnström (2013),

darker phenotypes are more efficiently heated by solar radiation. Moreover, such pigmentation prevents ultraviolet (UV) radiation of the skin, as melanophores absorb radiation, which is responsible for genotoxic stress (Lin and Fisher, 2007). UV experiments with intensively and lightly pigmented *Xiphophorus* (Heckel, 1848) hybrids showed that melanin pigmentation may indeed play a protective role, as darker fish displayed less UV-induced damage of DNA (Ahmed and Setlow, 1993). Furthermore, UV-treated albino olive flounders (*Paralichthys olivaceus*; Temminck & Schlegel, 1846) showed significantly lower survival rates than UV-treated wild-type individuals (Fukunishi et al., 2017). Pigmentation protects the skin and eyes from chemical stressors (Meredith and Sarna, 2006), and melanin pigments can also act as antioxidants (Sköld et al., 2013). Therefore, albino phenotypes bred in aquaculture can suffer irreversible health impacts, such as damage to DNA, skin, or eyes or even death, from exposure to direct sunlight when kept in open water, and their welfare may be reduced compared to wild phenotypes. These individuals should be closely monitored when stocked in open water and species-specific shelter options should be provided.

3. Protection from predators and help hunting prey

Pigmentation influences the ability to hide from potential predators or competitors (Ryer et al., 2008; Duarte et al., 2017). Crypsis or camouflage is a common antipredator tactic (Sköld et al., 2013) in which fish change their pigmentation to match their visual background within a few minutes, enabling them to handle any changes that arise (Sköld et al., 2013; Duarte et al., 2017). For example, when western rainbowfish (*Melanotaenia australis*; Castelnau, 1878) were kept in dark or pale aquaria for two weeks, they altered their colour patterns to adapt to the colouration of the aquarium (Rodgers et al., 2010). Similarly, sand goby (*Pomatoschistus minutus*; Pallas, 1770) displayed altered pigmentation of both their eyes and body (Sköld et al., 2015). Moreover, experiments with the Pacific halibut (*Hypoglossus stenolepis*; Schmidt, 1984) confirmed that fish are more vulnerable to predation when they do not cryptically match their background and actively search for matching sediment (Ryer et al., 2008). Rock gobies (*Gobius paganellus*; Linnaeus, 1758) also use a combination of morphological and behavioural means to achieve camouflage (Smithers et al., 2018). Moreover, changes in colouration are not only used to avoid predators but also used by predators to resemble prey, which can then be easily caught. This ability to switch between mimic and nonmimic colours in the span of a few minutes is called facultative (or dynamic) mimicry (Côté and Cheney, 2005; Cheney et al., 2008). According to Cheney et al. (2008), facultative mimicry is an uncommon strategy but has been demonstrated in a marine fish, the bluestriped fangblenny (*Plagiotremus rhinorhynchus*; Bleeker, 1852), which mimics the colour of juvenile bluestreak cleaner wrasse (*Labroides dimidiatus*; Valenciennes, 1839) and uses this mimicry to prey on them. In summary, colour changes in fish are an important factor influencing survival in aquatic environments, as they provide both protection against predators and facilitate prey hunting. These conclusions have applications for fish welfare in aquaculture, as individuals pigmented differently than their background may become more stressed because of their preadaptation to protect themselves from predators (Strand et al., 2007). For example, juveniles of the turbot (*Scophthalmus maximus*; Linnaeus, 1758) and white sea bream (*Diplodus sargus*; Linnaeus, 1758) clearly preferred lighter background colours, as they showed the highest growth rate, feed intake and metabolic rates under blue and white backgrounds (Karakatsouli et al., 2007; Li et al., 2016). In contrast, the African catfish (*Clarias gariepinus*; Burchell, 1822) preferred black tanks, showing higher daily food intake and better growth performance in such conditions (Okomoda et al., 2017). Considering the abovementioned findings, the background colour of stocked fish is recommended to reflect species-specific characteristics, and extra attention is warranted for extremely coloured phenotypes, i.e., albino individuals should be kept with light backgrounds, and melanistic

individuals should be kept with dark backgrounds.

4. Pigmentation and agonistic interactions

Pigmentation contributes to the formation of both intraspecific and interspecific relationships, specifically by affecting fish aggressiveness (Price et al., 2008) or mate choice (Amundsen and Forsgren, 2001; Gardner, 2010). In fish, aggression is an important trait when competing for limited resources, e.g., food, mates, and spawning territories, as it plays a role in the establishment of territories and dominance hierarchies (Filby et al., 2010). An association between pigmentation and behavioural dominance has been recorded in many species, including in cichlids *Neochromis omnicaruleus* (Seehausen and Bouton, 1998) and *Pundamilia* species (Dijkstra et al., 2009a, 2010). Moreover, aggression can play a role in frequency-dependent selection (Dijkstra et al., 2010), as male–male competition is more frequent between common phenotypes, and aggressive bias against individuals of the same phenotype is typical; this pattern provides a potential negative frequency-dependent fitness advantage for rarer phenotypes or differently pigmented individuals (Seehausen and Schluter, 2004; Pauers et al., 2008; Dijkstra et al., 2009b). A frequency-dependent advantage of pigmentation has been demonstrated in guppies, as individuals with rare colour patterns were found to have a survival advantage compared to those with common phenotypes (Olendorf et al., 2006). Furthermore, aggressive behaviour in species also plays a significant role in the evolution of colour patterns and the coexistence of colour morphs (Lehtonen, 2014). In fact, biases in aggressive behaviour can help to establish new colour morphs and facilitate species emergence either through direct benefits or as a result of selection that benefits any low-frequency phenotype (Mikami et al., 2004; Seehausen and Schluter, 2004). For example, in two species of cichlids that differ in pigmentation, red *Pundamilia nyererei* and blue *Pundamilia pundamilia* (Seehausen and Bouton, 1998), male–male competition may facilitate invasion of a new colour phenotype (Dijkstra et al., 2005). The study demonstrated that the bright red nuptial pigmentation of *P. nyererei* provides males with an advantage in male–male competition because the brightness of their pigmentation intimidates blue males and thus may facilitate the invasion of blue populations by novel red morphs. Male competitions for breeding sites also promote colour diversity (nuptial colour patterns of either blue or yellow to red) and consequently speciation in cichlids of Lake Victoria (Lehtonen, 2014). Therefore, male nuptial pigmentation is important in female mate selection and plays a significant role in speciation (Pauers et al., 2004, 2008; Seehausen et al., 2008; Tinghitella et al., 2018a). Moreover, nuptial pigmentation is used by other males to identify competitors during the breeding season (Tinghitella et al., 2018b) due to aggressiveness biased towards similarly pigmented opponents (Seehausen and Schluter, 2004; Pauers et al., 2008; Dijkstra et al., 2009b). For example, in two closely related species of haplochromine cichlid, males differ in pigmentation; one species is blue and the other is red (Seehausen and van Alphen, 1998). The study demonstrated that females of both species exhibit species-assortative mate choice when differences in male pigmentation are visible but not when light conditions conceal male pigmentation – in such conditions, females of both species responded more frequently to blue males, which are larger and more visible than the red males. Seehausen and van Alphen (1998) further described females may choose a mate based on display rates, size, or both when pigmentation is not visible; however, if pigmentation is visible, its information takes precedence over other aspects. Furthermore, in two-spotted gobies, females develop bright yellow–orange bellies during the breeding season, which serve as a sign of preparedness for spawning; males prefer distinctly pigmented females as indicated by exhibiting far more courtship displays towards such females (Amundsen and Forsgren, 2001; Sköld et al., 2008). Hence, a differently or insufficiently pigmented individual in a shoal may have a limited chance to reproduce, and their fitness rates and welfare may be reduced.

Furthermore, fish pigmentation is linked to social status and

territorial contests through temporary visual signals that occur during competitive and aggressive behaviour among animals (O'Connor et al., 1999). For example, subordinate salmonids (O'Connor et al., 1999; Suter, 2002) or cichlids (Volpato et al., 2003; Miyai et al., 2011) tended to show rapid temporary changes in pigmentation to darker shades of the body and eyes, while dominant individuals were more likely to maintain their lighter colours. Indeed, as the subordinate individual darkened in pigmentation of the body or eyes, the aggression of the dominant individual decreased. Thus, the colour change of the losing fish is associated with submission; such signals could minimize potentially costly fights by mitigating aggression from the dominant/winning fish (O'Connor et al., 1999; Miyai et al., 2011). Extremely coloured phenotypes (i.e., albino or melanistic individuals), however, are unable to socially communicate through pigmentation variability (Cohen, 2018; Slavík et al., 2015, 2020). Thus, these individuals may be unable to signal submission through colour changes, which can result in conflict between their mental state and position in a social hierarchy and/or attempt to change their social rank. Moreover, due to inability to decrease the aggressiveness of dominant individuals, escalated conflicts may occur, potentially leading to serious injury or even death.

In summary, while rarely coloured individuals are not preferentially exposed to agonistic attacks from conspecifics, some colourations (e.g., red) can be advantageous for intra- and interspecific interactions. Further research is needed to determine how pigmentation affects fish welfare in aquaculture. Species-typical diversity of coloured phenotypes should be maintained to support fish welfare in aquaculture; however, breeding of both typical and extremely coloured phenotypes together in aquaculture should be avoided.

5. Impacts on fitness

Pigmentation, specifically carotenoid pigments, are associated with fitness, which is generally defined as the ability of organisms to survive and reproduce in their current environment (Kodric-Brown, 1989; Maan et al., 2006; Orr, 2009). Carotenoids improve antioxidative and immune function in fish, resulting in improved survival, growth performance, disease resistance, and egg quality; additionally, maternal carotenoid supplementation increases the survival and growth of offspring (Brown et al., 2014; Nakano and Wiegertjes, 2020). Nevertheless, fish are typically unable to synthesize carotenoid pigments directly and thus must ingest them through food (Kodric-Brown, 1989). Therefore, fish with greater access to carotenoid-rich food resources presumably have redder colouration and are in better health, more aggressive, more territorial, and more often winners of agonistic contests; therefore, they may be more likely to be dominant in a social hierarchy (Price et al., 2008; Sefc et al., 2014), as demonstrated in experiments with cichlids (Evans and Norris, 1996; Sefc et al., 2014; Ziegelbecker et al., 2021). Furthermore, more intense carotenoid pigmentation is linked to higher success in mate selection; for example, in the guppy (*Poecilia reticulata*; Peters, 1859), males provided with a carotenoid-rich diet spent significantly more time near females and were preferred by females in visual choice tests (Kodric-Brown, 1989; Grether, 2000). A similar outcome in mating success was observed in cichlids with more intense carotenoid pigmentation; these males were more likely to be preferred by females (Maan et al., 2006; Sefc et al., 2014). In addition, more intense carotenoid pigmentation was associated with lower rates of parasite infestation, another trait that influences female choice (Kolluru et al., 2006, 2009; Maan et al., 2006; Stephenson et al., 2020). Although carotenoid-based pigmentation is associated with increased stress resistance and overall higher fitness in most cases, there are some exceptions. In some species, fish with more carotenoid spots displayed higher sensitivity to stress and were more likely to be subordinate; for example, in the Arctic char (*Salvelinus alpinus*; Linnaeus, 1758), carotenoid-based pigmentation signalled lower aggression and stress resilience (Backström et al., 2014, 2015). In aquaculture, dietary supplementation of carotenoids may influence fish welfare; therefore, to

avoid excessive social imbalance within a group, an even and regular intake of carotenoid-rich food for all fish should be ensured. Equal intake can be guaranteed by altering aspects of the environment, such as by creating a wider range of feeding habitats.

6. Shoaling behaviour

Pigmentation facilitates shoaling behaviour in fish, as it is used for identification and signals phenotypes to cluster with similar individuals (McRobert and Bradner, 1998). The most important advantage of living in groups may be the antipredator benefits, including enhanced vigilance and early predator detection (Cattelan and Griggio, 2018). If members of a shoal are homogenous in appearance (e.g., in size or pigmentation), this further reduces the risk of predation (Krakauer, 1995) because predators are not able to focus on one individual at a time, the so-called “confusion effect” (Landeau and Terborgh, 1986; Krakauer, 1995). Consequently, an individual who differs in appearance from most of the group is at a higher risk of predation, as it is more noticeable to predators (the “oddity effect”, Theodorakis, 1989). Thus, fish generally choose to shoal with individuals similar in appearance to their own body size and colour (Godin, 1986; Gómez-Laplaza, 2009; Rodgers et al., 2010). For example, in western rainbowfishes, dark-pigmented phenotypes preferred dark phenotypes, and light-pigmented phenotypes preferred light phenotypes (Rodgers et al., 2010). Similarly, the sailfin molly (*Poecilia latipinna*; Lesueur, 1821) preferentially shoaled with similar colour phenotypes, with black fish preferring other black individuals and white fish preferring other white individuals (McRobert and Bradner, 1998). Similarly, Mediterranean killifish (*Aphanius fasciatus*; Valenciennes, 1821) females preferred the shoal with the highest phenotypic homogeneity (Cattelan and Griggio, 2018). Juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*; Lichtenstein, 1823) rely on body pigmentation to form intraspecific shoals; however, recent familiarization with specifically pigmented conspecifics can influence colour-assortative shoaling preferences (Gómez-Laplaza, 2009). Differently pigmented individuals in a shoal, e.g., albino fish, appear at risk of being ostracized by a group (Slavík et al., 2015), i.e., they will not be accepted into a shoal, which can potentially result in reduced welfare of these individuals. In conclusion, pigmentation is an important factor in

shoal formation, and to avoid a decrease in fish welfare in aquaculture, similarly pigmented phenotypes should be stocked together.

7. Pleiotropic effects of pigmentation

The melanocortin system is a neuroendocrine system that regulates several physiological and behavioural processes (Ducrest et al., 2008), as schematically expressed in Fig. 1. The melanocortin system consists of a) melanocortin peptides, endogenous agonists, which stimulate melanocortin receptors and are derived from the proopiomelanocortin gene (POMC) – α -, β - and γ -melanocyte-stimulating hormones (α -, β -, γ -MSH) and adrenocorticotrophic hormone (ACTH), b) five G-protein melanocortin receptor subtypes (MC₁R–MC₅R), which mediate the diverse actions of melanocortin and c) endogenous antagonists that include agouti signalling protein (ASIP) and agouti-related protein (AGRP), which compete with melanocortin peptides by binding to MC receptors (Metz et al., 2006; Cerdá-Reverter et al., 2011; Cal et al., 2017). Melanocortin receptor MC₂R binds ACTH but requires the participation of accessory proteins (MRAP) to reach its functional expression (Cerdá-Reverter et al., 2011). Melanocortin receptors MC₁R, MC₃R, MC₄R and MC₅R are specific for binding MSHs. The interaction of α -MSH and the MC₁R plays a crucial role in controlling pigmentation, and mutations in the MC₁R are responsible for reduced melanisation. Both the melanocortin receptor MC₄R and MC₅R are expressed in the hypothalamus, and it is hypothesized that central expression of the MC₄R regulates energy balance through modulation of feeding behaviour (Cerdá-Reverter et al., 2011; Cal et al., 2017; Dijkstra et al., 2017). The melanocortin hypothesis suggests that melanocortin pathways have pleiotropic effects, linking the expression of melanin-based pigmentation with variation in physiological and behavioural traits (Ducrest et al., 2008; Cal et al., 2017). The premise of this hypothesis is that darker-pigmented phenotypes are more aggressive, are more resistant to stress, have greater immunity, and are more sexually active than lighter-pigmented phenotypes because the melanocortin system enhances fertility, female sexual receptivity, male sexual motivation and performance, and the production of sexual hormones (Ducrest et al., 2008; Dijkstra et al., 2017). Melanocortin system is linked to the immune system; thus, darker phenotypes are assumed to have better anti-inflammatory,

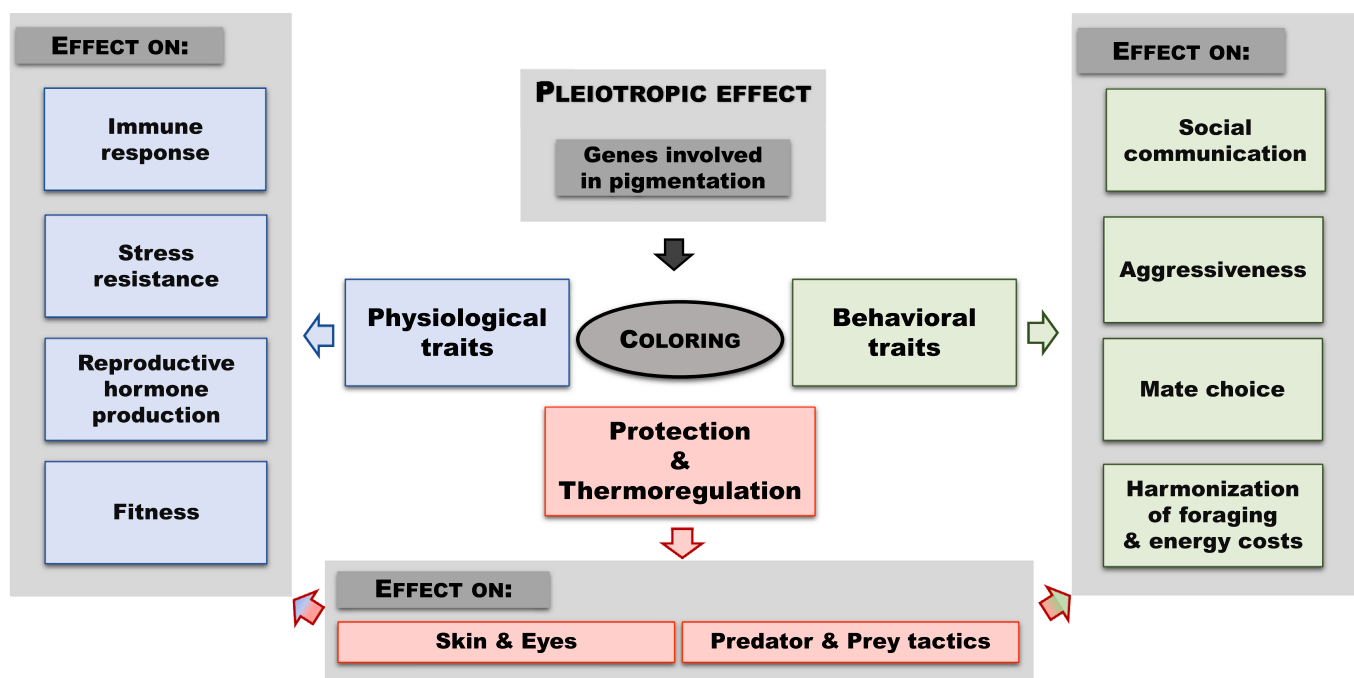


Fig. 1. Illustrative diagram of the pleiotropic effect of genes involved in animal pigmentation.

antipyretic and antioxidative responses than lighter phenotypes (Ducres et al., 2008). For example, in salmonid fishes, such as the Atlantic salmon (*Salmo salar*; Linnaeus, 1758) or rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*; Walbaum, 1792), individuals with more spots showed a reduced behavioural response to a stressful event and had significantly lower post-stress cortisol levels, which is associated with resistance or tolerance to stress, than conspecifics with fewer or no spots (Kittilsen et al., 2009). Similarly, in the polymorphic pigmented cichlid fish *Astatotilapia burtoni* (Günther, 1894), the melanocortin system regulates both body pigmentation and behaviour. This system is differentially activated in blue and yellow males; dominant males (bright blue or yellow) defend a spawning territory, while subordinate males (pale blue or yellow) are nonterritorial; additionally, yellow dominant males tend to be more aggressive than blue dominant males, and blue males have higher cortisol levels than yellow males (Dijkstra et al., 2017). In contrast, a study that examined the melanocortin hypothesis with male guppies found no correlations of behaviour (activity, feeding, boldness, and courtship displays and chases) with stress responses and pigmentation (Santostefano et al., 2019).

Furthermore, it is important to consider extremely coloured phenotypes, which significantly differ from typically pigmented phenotypes in many characteristics. Melanistic phenotypes possess abnormal amounts of dark pigmentation characterized by excessive deposits of melanin (Horth, 2003; Culumber et al., 2014), while albino phenotypes are characterized by the absence of pigmentation in the skin and eyes (Oetting and King, 1999; Kayış et al., 2017). Albino individuals usually display lower aggressiveness, less reproductive behaviour and reduced tendency to shoal (Slavík et al., 2015, 2018); these behavioural patterns may be a strategy to avoid escalated aggression from conspecifics. The inability of albino individuals to change their pigmentation, however, results in a higher predation risk (Ellegren et al., 1997; but see Stephenson et al., 2021). Furthermore, the albino phenotype is associated with physiological limitations such as reduced visual capabilities and/or elevated stress levels (Ren et al., 2002; Kittilsen et al., 2009; Pavlidis et al., 2013; Slavík et al., 2020, 2022; Valchářová et al., 2022), although the growth rates of albino and wild-type individuals did not differ (Bondari, 1984). The albino phenotype may also be more susceptible to infectious diseases and negative impacts from conspecifics, as observed in *Metriacroma zebra* (Boulenger, 1899); in this species, albino individuals suffered from a higher rate of brood parasitism than wild conspecifics (Cohen et al., 2018). In convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther, 1867), all albino individuals died due to infection (Kayış et al., 2017). In contrast, melanistic phenotypes are more aggressive and reproductively active than their wild-type conspecifics (Horth, 2003, 2004), as demonstrated in males of the eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*; Girard, 1859), in which melanistic individuals displayed more aggression towards females during chases and attempted to reproduce more frequently than typically-pigmented silver males; however, females avoided the mating attempts of melanistic males more than those of silver males (Horth, 2003). Similarly, in poeciliid fish, typically pigmented females showed either no preference or even avoidance of melanistic males, while melanistic females preferred melanistic males (Culumber et al., 2014). These examples display the contradictory nature of extreme colouring, as higher aggressivity of melanistic phenotype can be advantageous, e.g., to avoid predation (Horth, 2004) but also disadvantageous, e.g., to successful reproduction (Horth, 2003; Culumber et al., 2014).

In summary, more pigmented and/or melanistic phenotypes are usually more dominant and aggressive and display higher stress resistance than paler, lesser spotted and/or albino phenotypes. Hence, to improve fish welfare in aquaculture, large differences in colour phenotypes should be minimized, and extremely coloured phenotypes should not be included in mixed shoals with typically pigmented individuals.

8. Implications for aquaculture

This section focuses on aquaculture applications that could prevent or reduce the negative consequences of stocking variable pigmented phenotypes within the same environment. Based on this review of the literature, we concluded that several different scenarios may arise:

1. *Stocking a mix of pigmented phenotypes, as in the wild.* The best available scenario is an equal distribution of phenotypes approaching natural conditions. Such conditions allow fish to choose their shoaling mates as well as sexual partners, and potential predation risk is reduced. Aggression among fish is equally distributed, although biased aggression towards individuals of similar phenotypes is possible. Attention should be given to the population density and environmental conditions of breeding environments.
2. *Stocking only similar and/or identically pigmented phenotypes.* Breeding and stocking similarly pigmented individuals is a frequent scenario, as fish form shoals with others of similar appearance. To improve fish welfare and to avoid aggression biased towards similarly pigmented phenotypes, special attention should be given to population density and the environmental conditions of breeding environments. Additionally, research should be conducted to determine the ideal density of a species, and steps should be taken to form shoals that avoid increased risk of conflict among individuals during the defence of territories and spawning sites or during the breeding season.
3. *Stocking similar and/or wild-type phenotypes with a few differently coloured phenotypes.* This unsuitable scenario may occur when a breeder chooses to create a shoal with only one or a few differently pigmented individuals among a majority of similarly coloured phenotypes. The minority phenotypes may experience reduced welfare due to ostracization by a majority phenotypes, their likelihood of reproduction is much lower than that of the majority phenotypes, and they might have reduced access to food or space (e.g., shelter), as the majority phenotype will occupy both feeding locations and shelters. Consequently, rare phenotypes will have reduced social status, and these individuals will likely be subordinate. Moreover, rare phenotypes will experience increased predation risk due to the oddity effect. In conclusion, welfare of differently pigmented phenotypes will be reduced compared to that of the majority phenotype. Therefore, the stocking or breeding of fish with only a few differently coloured phenotypes should be avoided and/or carefully considered.
4. *Stocking similar phenotypes with a few extremely coloured phenotypes (albino or melanistic individuals).* The unsuitable scenario should be avoided. In general, the breeding of extremely coloured phenotypes is considered unethical. Albino individuals are usually less aggressive, less likely to shoal, and more subordinate; hence, they are more likely to suffer aggression, exhibit ineffective reproductive behaviour, experience higher predation risk, and experience higher risk of being infected than typically pigmented phenotypes. The albino phenotype is also accompanied by altered physiological function, e.g., reduced vision and elevated stress levels. Conversely, melanistic phenotypes are more aggressive and reproductively active than their typically pigmented conspecifics; however, females avoid the mating attempts of melanistic males more than those of wild-type individuals. Moreover, melanistic phenotypes show increased aggressiveness towards less pigmented phenotypes, which may lead to reduced welfare on both sides. In conclusion, the breeding of extremely pigmented phenotypes among typically pigmented phenotypes will lead to reduced welfare; therefore, stocking albino individuals and/or melanistic individuals with typically pigmented phenotypes should be avoided.

Stocking only extremely coloured phenotypes (albino individuals or melanistic individuals). Breeding extremely coloured phenotypes is considered unethical unless specific conditions are provided. Breeding and/or stocking scenarios should be carefully evaluated according to up-

to-date knowledge of the physiological and behavioural limitations of extremely pigmented phenotypes. Both phenotypes should be kept strictly separated for breeding. The environmental conditions of the breeding environment, such as the colouring of walls, shelter availability, and lighting, need to be adjusted to specific requirements of the phenotype.

Further research using adequate indicators of fish welfare (Barreto et al., 2021) is needed to verify the relationship between fish pigmentation and welfare outlined above.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgment

This work was supported by the European Regional Development Fund; (No. CZ.02.1.01/0.0/0.0/16_019/0000845). We thank two anonymous referees for their valuable comments and A. Slavíková for providing assistance with earlier versions of the manuscript.

References

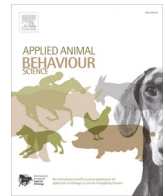
- Ahmed, F.E., Setlow, R.B., 1993. Ultraviolet radiation-induced DNA damage and its photorepair in the skin of the platyfish *Xiphophorus*. *Cancer Res.* 53, 2249–2255.
- Amundsen, T., Forsgren, E., 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 13155–13160. <https://doi.org/10.1073/pnas.211439298>.
- Backström, T., Brännäs, E., Nilsson, J., Magnhagen, C., 2014. Behaviour, physiology and carotenoid pigmentation in Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *J. Fish. Biol.* 84, 1–9. <https://doi.org/10.1111/jfb.12240>.
- Backström, T., Heynen, M., Brännäs, E., Nilsson, J., Winberg, S., Magnhagen, C., 2015. Social stress effects on pigmentation and monoamines in Arctic charr. *Behav. Brain Res.* 291, 103–107. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.05.011>.
- Bagnara, J.T., Matsumoto, J., 2006. Comparative anatomy and physiology of pigment cells in nonmammalian tissues. In: Nordlund, J.J., Boissy, R.E., Hearing, V.J., King, R.A., Ortonne, J.P. (Eds.), *Pigmentary System*. Oxford University Press, Oxford, pp. 11–59.
- Barreto, M.C., Planellas, S.R., Yang, Y., Phillips, C., Descovich, K., 2021. Emerging indicators of fish welfare in aquaculture. *Rev. Aquac.* 14, 343–361. <https://doi.org/10.1111/raq.12601>.
- Berlinghieri, F., Panizzon, P., Penry-Williams, I.L., Brown, C., 2021. Laterality and fish welfare – a review. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 236, 105239. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105239>.
- Bondari, K., 1984. Performance of Albino and Normal Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*) in different water temperatures. *Aquac. Res.* 15, 131–140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1984.tb00844.x>.
- Braithwaite, V., 2010. *Do Fish Feel Pain?*, 1st ed. Oxford University Press, New York.
- Braithwaite, V.A., Boulcott, P., 2008. Can Fish Suffer? In: *Fish Welfare*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 78–92. <https://doi.org/10.1002/9780470697610.ch5>.
- Branson, E.J., 2008. *Fish Welfare*. Wiley-Blackwell, Ames, Iowa.
- Bronner, M.E., LeDouarin, N.M., 2012. Development and evolution of the neural crest: an overview. *Dev. Biol.* 366, 2–9. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2011.12.042>.
- Broom, D.M., 1991. Animal welfare: concepts and measurement. *J. Anim. Sci.* 69, 4167–4175. <https://doi.org/10.2527/1991.69104167x>.
- Brown, A.C., Leonard, H.M., McGraw, K.J., Clotfelter, E.D., 2014. Maternal effects of carotenoid supplementation in an ornamented cichlid fish. *Funct. Ecol.* 28, 612–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12205>.
- Brown, C., Dorey, C., 2019. Pain and emotion in fishes – fish welfare implications for fisheries and aquaculture. *Anim. Stud. J.* 8, 175–201. <https://doi.org/10.14453/asj.v8i2.12>.
- Burton, D., 2011. Coloration and chromatophores in fish. In: Farrell, A.P. (Ed.), *The Encyclopedia of Fish Physiology. From Genome to Environment*. Academic Press, Amsterdam, pp. 489–496.
- Cal, L., Suarez-Bregua, P., Cerdá-Reverter, J.M., Braasch, I., Rotllant, J., 2017. Fish pigmentation and the melanocortin system. *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol.* 211, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.06.001>.
- Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.-L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2017. Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Rev. Aquac.* 9, 23–41. <https://doi.org/10.1111/raq.12100>.
- Cattelan, S., Griggio, M., 2018. Within-shoal phenotypic homogeneity affects shoaling preference in a killifish. *Biol. Lett.* 14, 20180293. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0293>.
- Cerdá-Reverter, J.M., Agulleiro, M.J., Guillot, R.R., Sánchez, E., Ceinos, R., Rotllant, J., 2011. Fish melanocortin system. *Eur. J. Pharmacol.* 660, 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2010.10.108>.
- Cheney, K.L., Grutter, A.S., Marshall, N.J., 2008. Facultative mimicry: cues for colour change and colour accuracy in a coral reef fish. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 275, 117–122. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0966>.
- Cohen, M.S., Hawkins, M.B., Knox-Hayes, J., Vinton, A.C., Cruz, A., 2018. A laboratory study of host use by the cuckoo catfish *Synodontis multipunctatus*. *Environ. Biol. Fishes* 101, 1417–1425. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0788-1>.
- Côté, I.M., Cheney, K.L., 2005. Choosing when to be a cleaner-fish mimic. *Nature* 433, 211–212. <https://doi.org/10.1038/433211a>.
- Culumber, Z.W., Bautista-Hernández, C.E., Monks, S., Arias-Rodriguez, L., Tobler, M., 2014. Variation in melanism and female preference in proximate but ecologically distinct environments. *Ethology* 120, 1090–1100. <https://doi.org/10.1111/eth.12282>.
- 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.* 58, 136–143. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0919-5>.
- Dijkstra, P.D., Hemelrijk, C., Seehausen, O., Groothuis, T.G.G., 2009b. Color polymorphism and intrasexual competition in assemblages of cichlid fish. *Behav. Ecol.* 20, 138–144. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn125>.
- Dijkstra, P.D., Lindström, J., Metcalfe, N.B., Hemelrijk, C.K., Brendel, M., Seehausen, O., Groothuis, T.G.G., 2010. Frequency-dependent social dominance in a color polymorphic cichlid fish. *Evol. (N.Y.) no-no*. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01046.x>.
- Dijkstra, P.D., Maguire, S.M., Harris, R.M., Rodríguez, A.A., DeAngelis, R.S., Flores, S.A., Hofmann, H.A., 2017. The melanocortin system regulates body pigmentation and social behaviour in a colour polymorphic cichlid fish. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 284, 20162838. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2838>.
- Dijkstra, Peter D., van Dijk, S., Groothuis, T.G.G., Pierotti, M.E.R., Seehausen, O., 2009a. Behavioral dominance between female color morphs of a Lake Victoria cichlid fish. *Behav. Ecol.* 20, 593–600. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp036>.
- Duarte, R.C., Flores, A.A. v, Stevens, M., 2017. Camouflage through colour change: mechanisms, adaptive value and ecological significance. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 372, 20160342. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0342>.
- Ducrest, A., Keller, L., Roulin, A., 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol. Evol.* 23, 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>.
- Ellegren, H., Lindgren, G., Primmer, C.R., Möller, A.P., 1997. Fitness loss and germline mutations in barn swallows breeding in Chernobyl. *Nature* 389, 593–596. <https://doi.org/10.1038/39303>.
- Ellis, T., Yildiz, H.Y., López-Olmeda, J., Spedicato, M.T., Tort, L., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2012. Cortisol and finfish welfare. *Fish. Physiol. Biochem.* 38, 163–188. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9568-y>.
- Evans, M.R., Norris, K., 1996. The importance of carotenoids in signaling during aggressive interactions between male firemouth cichlids (*Cichlasoma meeki*). *Behav. Ecol.* 7, 1–6. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.1.1>.
- FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics 2018/FAO annuaire. Statistiques des pêches et de l'aquaculture 2018/FAO anuario. Estadísticas de pesca y acuicultura 2018, 2020. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1213t>.
- Filby, Amy L., Paull, G.C., Hickmore, T.F., Tyler, C.R., 2010. Unravelling the neurophysiological basis of aggression in a fish model. *BMC Genom.* 11, 498. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-498>.
- Fujii, R., 2000. The regulation of motile activity in fish chromatophores. *Pigment Cell Res.* 13, 300–319. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0749.2000.130502.x>.
- Fukunishi, Y., Masuda, R., Seikai, T., Nakamura, M., Tagawa, M., Yamashita, Y., 2017. Comparison of UV-B tolerance between wild-type and albino Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles. *Aquac. Sci.* 65, 149–152. <https://doi.org/10.1123/aquaculturesci.65.149>.
- Gardner, H., 2010. Mate choice in fish: a review, The Plymouth Student Scientist.
- Godin, J.-G.J., 1986. Risk of predation and foraging behaviour in shoaling banded killifish (*Fundulus diaphanus*). *Can. J. Zool.* 64, 1675–1678. <https://doi.org/10.1139/z86-251>.
- Gómez-Laplaza, L.M., 2009. Recent social environment affects colour-assortative shoaling in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Behav. Process.* 82, 39–44. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.04.002>.
- Grether, G.F., 2000. Carotenoid limitation and mate preference evolution: A test of the indicator hypothesis in guppies (*Poecilia reticulata*). *Evol. (N.Y.)* 54, 1712–1724. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00715.x>.
- Grether, G.F., Hudon, J., Endler, J.A., 2001. Carotenoid scarcity, synthetic pteridine pigments and the evolution of sexual coloration in guppies (*Poecilia reticulata*). *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B: Biol. Sci.* 268, 1245–1253. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1624>.
- Grether, G.F., Kolluru, G.R., Nersissian, K., 2004. Individual colour patches as multicomponent signals. *Biol. Rev.* 79, 583–610. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006390>.
- Horth, L., 2003. Melanic body colour and aggressive mating behaviour are correlated traits in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B: Biol. Sci.* 270, 1033–1040. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2348>.
- Horth, L., 2004. Predation and the persistence of melanic male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *J. Evol. Biol.* 17, 672–679. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00710.x>.
- Huntingford, F.A., Adams, C., Braithwaite, V.A., Kadri, S., Pottinger, T.G., Sandoe, P., Turnbull, J.F., 2006. Current issues in fish welfare. *J. Fish. Biol.* 68, 332–372. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.001046.x>.

- Karakatsoulis, N., Papoutsoglou, S.E., Manolios, G., 2007. Combined effects of rearing density and tank colour on the growth and welfare of juvenile white sea bream *Diplodus sargus* L. in a recirculating water system. *Aquac. Res.* 38, 1152–1160. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01780.x>.
- Kayis, S., Er, A., İpek, Z.Z., 2017. Effects of albinism on *Pseudomonas putida* infection on convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *J. Anatol. Environ. Anim. Sci.* 2, 51–52. <https://doi.org/10.35229/jaes.351597>.
- Kittilsen, S., Schjolden, J., Beites-Johansen, I., Shaw, J.C., Pottinger, T.G., Sørensen, C., Braastad, B.O., Bakken, M., Øverli, Ø., 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Horm. Behav.* 56, 292–298. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.06.006>.
- Kodric-Brown, A., 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25, 393–401. <https://doi.org/10.1007/BF00300185>.
- Kolluru, G.R., Grether, G.F., South, S.H., Dunlop, E., Cardinali, A., Liu, L., Carapiet, A., 2006. The effects of carotenoid and food availability on resistance to a naturally occurring parasite (*Gyrodactylus turnbulli*) in guppies (*Poecilia reticulata*). *Biol. J. Linn. Soc.* 89, 301–309. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00675.x>.
- Kolluru, G.R., Grether, G.F., Dunlop, E., South, S.H., 2009. Food availability and parasite infection influence mating tactics in guppies (*Poecilia reticulata*). *Behav. Ecol.* 20, 131–137. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn124>.
- Krakauer, D.C., 1995. Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36, 421–429. <https://doi.org/10.1007/BF00177338>.
- Landeau, L., Terborgh, J., 1986. Oddity and the ‘confusion effect’ in predation. *Anim. Behav.* 34, 1372–1380. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1).
- Lehtonen, T.K., 2014. Colour biases in territorial aggression in a Neotropical cichlid fish. *Oecologia* 175, 85–93. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2879-1>.
- Li, X., Chi, L., Tian, H., Meng, L., Zheng, J., Gao, X., Liu, Y., 2016. Colour preferences of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Physiol. Behav.* 156, 64–70. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.01.007>.
- Lin, J.Y., Fisher, D.E., 2007. Melanocyte biology and skin pigmentation. *Nature* 445, 843–850. <https://doi.org/10.1038/nature05660>.
- Luo, M., Lu, G., Y, H., Wang, L., Atuganile, M., Dong, Z., 2021. Fish pigmentation and coloration: Molecular mechanisms and aquaculture perspectives. *Rev. Aquac.* 1–18. <https://doi.org/10.1111/raq.12583>.
- Maan, M.E., van der Spoel, M., Jimenez, P.Q., van Alphen, J.J.M., Seehausen, O., 2006. Fitness correlates of male coloration in a Lake Victoria cichlid fish. *Behav. Ecol.* 17, 691–699. <https://doi.org/10.1093/beheco/ark020>.
- Martins, C.L.M., Galhardo, L., Noble, C., Damsgård, B., Spedicato, M.T., Zupa, W., Beauchaud, M., Kulczykowska, E., Massabau, J.-C., Carter, T., Planellas, S.R., Kristiansen, T., 2012. Behavioural indicators of welfare in farmed fish. *Fish. Physiol. Biochem.* 38, 17–41. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9518-8>.
- McRobert, S.P., Bradner, J., 1998. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Anim. Behav.* 56, 611–615. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0846>.
- Meredith, P., Sarna, T., 2006. The physical and chemical properties of eumelanin. *Pigment Cell Res.* 19, 572–594. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0749.2006.00345.x>.
- Metz, J.R., Peters, J.J.M., Flik, G., 2006. Molecular biology and physiology of the melanocortin system in fish: a review. *Gen. Comp. Endocrinol.* 148, 150–162. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.03.001>.
- Mikami, O.K., Kohda, M., Kawata, M., 2004. A new hypothesis for species coexistence: male repulsion promotes coexistence of competing species. *Popul. Ecol.* 46. <https://doi.org/10.1007/s10144-004-0189-5>.
- Miyai, C.A., Carretero Sanches, F.H., Costa, T.M., Colpo, K.D., Volpato, G.L., Barreto, R. E., 2011. The correlation between subordinate fish eye colour and received attacks: a negative social feedback mechanism for the reduction of aggression during the formation of dominance hierarchies. *Zoology* 114, 335–339. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.07.001>.
- Morgan, K.N., Tromborg, C.T., 2007. Sources of stress in captivity. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 102, 262–302. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.05.032>.
- Nagao, Y., Takada, H., Miyadai, M., Adachi, T., Seki, R., Kamei, Y., Hara, I., Taniguchi, Y., Naruse, K., Hibi, M., Kelsh, R.N., Hashimoto, H., 2018. Distinct interactions of Sox5 and Sox10 in fate specification of pigment cells in medaka and zebrafish. *PLoS Genet.* 14, e1007260. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007260>.
- Nakano, T., Wiegertjes, G., 2020. Properties of carotenoids in fish fitness: a review. *Mar. Drugs* 18, 568. <https://doi.org/10.3390/md18110568>.
- Nelissen, M.H.J., 1992. Does body size affect the ranking of a cichlid fish in a dominance hierarchy. *J. Ethol.* 10, 153–156. <https://doi.org/10.1007/BF02350121>.
- Novák, J., Kalous, L., Patoka, J., 2020. Modern ornamental aquaculture in Europe: early history of freshwater fish imports. *Rev. Aquac.* 12, 2042–2060. <https://doi.org/10.1111/raq.12421>.
- Novák, J., Hofmann, J., Hohl, D., Magalhães, A.L.B., Patoka, J., 2022. Enigmatic armoured catfishes (Siluriformes: Callichthyidae and Loricariidae) in ornamental aquaculture: a new insight into Neotropical fish diversity. *Aquaculture* 547, 737460. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737460>.
- Nüsslein-Volhard, C., Singh, A.P., 2017. How fish color their skin: a paradigm for development and evolution of adult patterns. *BioEssays* 39, 1600231. <https://doi.org/10.1002/bies.201600231>.
- O'Connor, K.I., Metcalfe, N.B., Taylor, A.C., 1999. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*? *Anim. Behav.* 58, 1269–1276. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1260>.
- Oetting, W.S., King, R.A., 1999. Molecular basis of albinism: mutations and polymorphisms of pigmentation genes associated with albinism. *Hum. Mutat.* 13, 99–115. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1004\(1999\)13:2<99::AID-HUMU2>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1004(1999)13:2<99::AID-HUMU2>3.0.CO;2-C).
- Okomodu, V.T., Tiamiyu, L.O., Wase, G., 2017. Effects of tank background colour on growth performance and feed utilization of African Catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) Fingerlings. *Croat. J. Fish.* 75, 5–11. <https://doi.org/10.1515/cj-f-2017-0002>.
- Olendorf, R., Rodd, F.H., Punzalan, D., Houde, A.E., Hurt, C., Reznick, D.N., Hughes, K. A., 2006. Frequency-dependent survival in natural guppy populations. *Nature* 441, 633–636. <https://doi.org/10.1038/nature04646>.
- Oliveira, C., Franco-Belussi, F., 2012. Melanic pigmentation in ectothermic vertebrates: occurrence and function. In: Ma, X.P., Sun, X.X. (Eds.), *Melanin: Biosynthesis, Functions and Health Effects*. Nova Science Publishers, New York, pp. 213–226.
- Orr, H.A., 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat. Rev. Genet.* 10, 531–539. <https://doi.org/10.1038/nrg2603>.
- Pauers, M.J., McKinnon, J.S., Ehlinger, T.J., 2004. Directional sexual selection on chroma and within-pattern colour contrast in *Labetropheus fueleborni*. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B: Biol. Sci.* 271. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0215>.
- Pauers, M.J., Kapfer, J.M., Fendos, C.E., Berg, C.S., 2008. Aggressive biases towards similarly coloured males in Lake Malawi cichlid fishes. *Biol. Lett.* 4, 156–159. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0581>.
- Pavlidis, M., Digka, N., Theodoridi, A., Campo, A., Barsakis, K., Skouradakis, G., Samaras, A., Tsalafouta, A., 2013. Husbandry of zebrafish, *Danio rerio*, and the cortisol stress response. *Zebrafish* 10, 524–531. <https://doi.org/10.1089/zeb.2012.0819>.
- Peichel, C.L., 2004. Social behavior: how do fish find their shoal mate? *Curr. Biol.* 14, R503–R504. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.037>.
- Price, A.C., Weadick, C.J., Shim, J., Rodd, F.H., 2008. Pigments, patterns, and fish behavior. *Zebrafish* 5, 297–307. <https://doi.org/10.1089/zeb.2008.0551>.
- Ren, J.Q., McCarthy, W.R., Zhang, H., Adolph, A.R., Li, L., 2002. Behavioral visual responses of wild-type and hypopigmented zebrafish. *Vis. Res.* 42, 293–299. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00284-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00284-X).
- Rodgers, G.M., Kelley, J.L., Morrell, L.J., 2010. Colour change and assortment in the western rainforest. *Anim. Behav.* 79, 1025–1030. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.01.017>.
- Rudh, A., Qvarnström, A., 2013. Adaptive colouration in amphibians. *Semin. Cell Dev. Biol.* 24, 553–561. <https://doi.org/10.1016/j.semedb.2013.05.004>.
- Ryer, C.H., Lemke, J.L., Boersma, K., Levas, S., 2008. Adaptive coloration, behavior and predation vulnerability in three juvenile north Pacific flatfishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 359, 62–66. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.02.017>.
- Santostefano, F., Fanson, K. v., Endler, J.A., Biro, P.A., 2019. Behavioral, energetic, and color trait integration in male guppies: testing the melanocortin hypothesis. *Behav. Ecol.* 30, 1539–1547. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz109>.
- Schartl, M., Larue, L., Goda, M., Bosenberg, M.W., Hashimoto, H., Kelsh, R.N., 2016. What is a vertebrate pigment cell? *Pigment Cell Melanoma Res.* 29, 8–14. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12409>.
- Seehausen, O., Schluter, D., 2004. Male–male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, 1345–1353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2737>.
- Seehausen, O., van Alphen, J.J.M., 1998. The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s002650050405>.
- Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, I.S., Carleton, K.L., Mrosso, H.D.J., Miyagi, R., van der Sluis, I., Schneider, M. v., Maan, M.E., Tachida, H., Imai, H., Okada, N., 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455, 620–626. <https://doi.org/10.1038/nature07285>.
- Sefc, K.M., Brown, A.C., Clotfelter, E.D., 2014. Carotenoid-based coloration in cichlid fishes. *Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol.* 173, 42–51. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.03.006>.
- Segner, H., Reiser, S., Ruane, N., Rösch, R., Steinhagen, D., Vehanen, T., 2019. Welfare of fishes in aquaculture. *FAO Fish. Aquac. Circ.* 1189.
- Sköld, H.N., Amundsen, T., Svensson, P., Mayer, I., Bjelvenmark, J., Forgsen, E., 2008. Hormonal regulation of female nuptial coloration in a fish. *Horm. Behav.* 54, 549–556. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.05.018>.
- Sköld, H.N., Aspöngren, S., Wallin, M., 2013. Rapid color change in fish and amphibians - function, regulation, and emerging applications. *Pigment Cell Melanoma Res.* 26, 29–38. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12040>.
- Sköld, H.N., Yngsall, D., Mubashishir, M., Wallin, M., 2015. Hormonal regulation of colour change in eyes of a cryptic fish. *Biol. Open* 4, 206–211. <https://doi.org/10.1242/bio.20149993>.
- Sköld, H.N., Aspöngren, S., Cheney, K.L., Wallin, M., 2016. Fish chromatophores – from molecular motors to animal behavior. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 321, 171–219. <https://doi.org/10.1016/b.s.ircmb.2015.09.005>.
- Slavík, O., Horký, P., Maciak, M., 2015. Ostracism of an Albino individual by a group of pigmented Catfish. *PLoS One* 10, e0128279. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128279>.
- Slavík, O., Horký, P., Wackermannová, M., 2016. How does agonistic behaviour differ in albino and pigmented fish? *PeerJ* 4, e1937. <https://doi.org/10.7717/peerj.1937>.
- Slavík, O., Horký, P., Velíšek, J., Valchářová, T., 2020. Pupil size variation as a response to stress in European catfish and its application for social stress detection in albino conspecifics. *PLoS One* 15, e0244017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244017>.
- Slavík, O., Horký, P., Valchářová, T., Páuerová, N., Velíšek, J., 2022. Comparative study of stress responses, laterality and familiarity recognition between albino and pigmented fish. *Zoology* 150, 125982. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125982>.

- Smithers, S.P., Rooney, R., Wilson, A., Stevens, M., 2018. Rock pool fish use a combination of colour change and substrate choice to improve camouflage. *Anim. Behav.* 144, 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.08.004>.
- Sneddon, L.U., 2007. Fish behaviour and welfare. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 104, 173–175. [doi: 10.1016/j.applanim.2006.09.006](https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.09.006).
- Stephenson, B.P., Velani, Z., Ihász, N., 2021. The effect of albinism on avian predator attack rates in eastern garter snakes. *Zoology* 150, 125987. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125987>.
- Stephenson, J.F., Stevens, M., Troscianko, J., Jokela, J., 2020. The size, symmetry, and color saturation of a male guppy's ornaments forecast his resistance to parasites. *Am. Nat.* 196, 597–608. <https://doi.org/10.1086/711033>.
- Stevens, C.H., Croft, D.P., Paull, G.C., Tyler, C.R., 2017. Stress and welfare in ornamental fishes: what can be learned from aquaculture? *J. Fish. Biol.* 91, 409–428. <https://doi.org/10.1111/jfb.13377>.
- Strand, Å., Alanärä, A., Staffan, F., Magnhagen, C., 2007. Effects of tank colour and light intensity on feed intake, growth rate and energy expenditure of juvenile Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L. *Aquaculture* 272, 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.08.052>.
- Suter, H., 2002. Eye colour in juvenile Atlantic salmon: effects of social status, aggression and foraging success. *J. Fish. Biol.* 61, 606–614. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2084>.
- Theodorakis, C.W., 1989. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Anim. Behav.* 38, 496–502. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80042-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80042-9).
- Tinghitella, R.M., Lackey, A.C.R., Martin, M., Dijkstra, P.D., Drury, J.P., Heathcote, R., Keagy, J., Scordato, E.S.C., Tyers, A.M., 2018a. On the role of male competition in speciation: a review and research agenda. *Behav. Ecol.* 29, 783–797. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx151>.
- Tinghitella, R.M., Lehto, W.R., Lierheimer, V.F., 2018b. Color and behavior differently predict competitive outcomes for divergent stickleback color morphs. *Curr. Zool.* 64, 115–123. <https://doi.org/10.1093/cz/zox070>.
- Valchářová, T., Slavík, O., Horký, P., Stará, A., Hrušková, I., Maciak, M., Pešta, M., Velfšek, J., 2022. Stressful daylight: differences in diel rhythmicity between albino and pigmented fish. *Front. Ecol. Evol.* 10, 890874. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.890874>.
- Volpato, G.L., Luchiar, A.C., Duarte, C.R.A., Barreto, R.E., Ramanzini, G.C., 2003. Eye color as an indicator of social rank in the fish Nile tilapia. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 36, 1659–1663. <https://doi.org/10.1590/S0100-879X2003001200007>.
- Walster, C., 2008. The welfare of ornamental fish. In: Branson, E.J. (Ed.), *Fish Welfare*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, pp. 271–290.
- White, L., Thomson, J.S., Pounder, K.C., Coleman, R.C., Sneddon, L.U., 2017. The impact of social context on behaviour and the recovery from welfare challenges in zebrafish, *Danio rerio*. *Anim. Behav.* 132, 189–199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.08.017>.
- Ziegelbecker, A., Remele, K., Pfeifhofer, H.W., Sefc, K.M., 2021. Wasteful carotenoid coloration and its effects on territorial behavior in a cichlid fish. *Hydrobiologia* 848, 3683–3698. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04354-3>.

9.2 Publikace 2: Pigment matters: Behavior and lateralization of albino and pigmented fish (Bronze Corydoras) in aquaculture

Svitačová, K., Horký, P., Valchářová, T., Slavík, O., 2024. Pigment matters: Behavior and lateralization of albino and pigmented fish (Bronze Corydoras) in aquaculture. *Appl Anim Behav Sci* 272, 106205. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106205>



Pigment matters: Behavior and lateralization of albino and pigmented fish (Bronze Corydoras) in aquaculture

Kristína Svitačová^{*}, Pavel Horký, Tereza Valchářová, Ondřej Slavík

Department of Zoology and Fisheries, Faculty of Agrobiological, Food and Natural Resources, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Suchbát, Prague 6 165 21, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Pigmentation
Locomotor activity
Exploration
Lateralization
Social environment
Fish welfare

ABSTRACT

Animal welfare science recognizes fish as sentient beings capable of experiencing pain, stress, and various emotions. As social interactions and mutual relationships are essential for fish welfare, the social environment in aquacultures is important for fish welfare. Pigmentation influences fish social behavior, e.g., communication and/or shoaling behavior. We investigated how pigmentation and shoal phenotypic composition affect locomotor activity in relation to feeding, exploratory behavior, sheltering and lateralization in holding tanks and Y-mazes in pigmented and albino Bronze Corydoras (*Corydoras aeneus*). The fish were divided into three treatment groups: pigm only, alb only, and mix groups. Each group comprised 12 shoals, with a total of 288 fish distributed across 36 shoals, each containing eight individuals. The study revealed behavioral differences between fish with pigmented and albino phenotypes, both within and among shoals. For both phenotypes, an increase in locomotor activity before feeding was followed by a decrease in activity after food consumption, indicating an anticipatory response and a shift from foraging to postfeeding behavior. In the mixed shoals, pigmented fish exhibited greater activity and sheltering behavior than albino fish. Both albino and pigmented fish showed lateralization toward the right arm of the Y-maze; however, in the mixed shoals, the preference for the right arm was not significant. Albino fish reached the shelter at the end of the Y-maze more often; however, in the mixed shoals, albino fish maintained their success rate in exploring the maze, while pigmented fish showed an increased success rate. We emphasize the significance of considering phenotypic variation and shoal composition when evaluating fish behavior and welfare. Such insights can inform the management of practices in aquaculture and ornamental breeding to ensure optimal fish welfare and enhance their overall quality of life.

1. Introduction

Animal welfare refers to the state of quality of life experienced by animals (Broom, 1991; Ohl and van der Staay, 2012). In fish, welfare encompasses physical and mental aspects of health, e.g., their behaviors, emotions, and/or ability to engage in natural activities (Branson, 2008; Huntingford et al., 2006), and fish are recognized as sentient beings capable of experiencing pain, stress, and a range of negative and/or positive emotions (Braithwaite, 2010; Sneddon, 2007). The social environment, e.g., stocking density and/or mutual relationships among individuals, affects fish welfare (Cavallino et al., 2023; Huntingford et al., 2006; Stevens et al., 2017), and poor social conditions may increase both acute and chronic stress levels, which compromises the immune system and results in an overall decrease in fitness (Castanheira

et al., 2017; Martins et al., 2012). Individual morphology influences mutual interactions within a shoal, as a social hierarchy can develop based on the size (Nelissen, 1992) and/or pigmentation (Price et al., 2008) of conspecifics. Pigmentation affects mutual communication, the level of aggression, and/or mate choice (Price et al., 2008) and simultaneously facilitates shoaling behavior by enabling identification and signaling of phenotypes that attract similar individuals (Cattelan and Griggio, 2018; Gómez-Laplaza, 2009; McRobert and Bradner, 1998; Rodgers et al., 2010). Individuals with extreme coloration in a shoal, e.g., albino fish, may be ostracized by conspecifics (Slavík et al., 2015), which may result in a decrease in their welfare (Svitačová et al., 2023). Potential implications of pigmentation for other aspects of fish behavior, e.g., locomotor activity, sheltering behavior and/or exploratory behavior, in relation to fish welfare remain poorly understood.

^{*} Correspondence to: Department of Zoology and Fisheries, Faculty of Agrobiological, Food and Natural Resources, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Suchbát, Prague 6, 165 21, Czech Republic.

E-mail address: svitacova@af.czu.cz (K. Svitačová).

<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106205>

Received 10 September 2023; Received in revised form 7 February 2024; Accepted 18 February 2024

Available online 20 February 2024

0168-1591/© 2024 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Most animals, including fish, exhibit daily behavioral rhythms and display activity during the day or night rather than throughout the entire 24-hour period (Boujard and Leatherland, 1992). In natural habitats, food is not consistently available, and availability is often restricted to specific periods during the day, a condition that can be replicated in laboratory settings by implementing a feeding schedule (Sánchez et al., 2009). When animals are subjected to daily routines involving limited food availability, most exhibit food anticipatory activity (FAA) (Folkedal et al., 2012; Lall and Tibbets, 2009). This phenomenon is characterized by an increase in locomotor activity occurring several hours prior to feeding (Davis, 1964; Folkedal et al., 2012; Fortes-Silva et al., 2010; Sánchez-Vázquez and Madrid, 2001; Sánchez-Vázquez et al., 1997). In the presence of available food, fish often exhibit an initial phase of increased feeding activity characterized by an accelerated feeding rate (Assan et al., 2021). Over time, their appetite gradually decreases, leading to a decline in or the cessation of feeding behavior altogether (Assan et al., 2021). Common postfeeding behaviors include reduced activity, signs of satiety, digestion and rest in quiet areas, potential continuation of foraging or exploring, engagement in social interactions, and cleaning behaviors (Assan et al., 2021; Gilannejad et al., 2019; Lall and Tibbets, 2009; Volkoff and Peter, 2006).

Shelter availability plays a key role in the survival of wild fish by allowing them to overcome adverse environmental conditions (Valdimarsson et al., 1997) and/or avoid predation risk (Valdimarsson and Metcalfe, 1998). In aquaculture, shelters help to decrease energy consumption and accelerate the start of exogenous feeding (Alanärä, 1993; Benhaïm et al., 2009), support fish growth (Coulibaly et al., 2007; Hossain et al., 1998), and decrease aggressiveness (Hecht and Appelbaum, 1988; Hossain et al., 1998), which can result in increased survival. However, shelter availability and competition for shelter in aquaculture can increase the aggressiveness of stocked fish, potentially leading to a decrease in fish welfare (Slavík et al., 2012).

Exploratory behavior in fish involves curiosity and willingness to venture into new areas, gather information about novel objects or different habitats, search for resources, engage in social interactions and adapt to changing environmental conditions (Baker et al., 2018; Budaev, 1997; Mazue et al., 2015; Sommer-Trembo et al., 2022; Toms et al., 2010). Fish may exhibit consistent lateralized preferences in terms of exploratory behavior using their left and/or right sides (Bisazza and Brown, 2011; Dadda et al., 2010a), and their lateralized responses may change over time as they gain experience (Sovrano, 1999). The degree of laterality in exploratory behavior can vary among fish species (Brown et al., 2004; Miklósi and Andrew, 1999; Nepomnyashchikh and Izvekov, 2006; Petrazzini et al., 2020; Takeuchi, 2023). Lateralization in fish is closely linked to personality traits and emotions, e.g., aggression and fear, which have important implications for animal welfare (Byrnes et al., 2016); hence, the assessment of lateralization may serve as a valuable indicator of fish welfare (Berlinghieri et al., 2021; Bisazza and Brown, 2011).

Our aim was to examine and compare locomotor activity related to feeding, sheltering and exploratory behavior and behavioral lateralization in relation to the color phenotype and the distribution of these phenotypes within shoals of albino and pigmented Bronze Corydoras (*Corydoras aeneus*) (Gill, 1858). The experiments were conducted in holding tanks and Y-mazes. We assumed that fish in mixed shoals (consisting of albino and pigmented fish) would exhibit behavioral differences compared to fish in homogenous shoals (only albino and/or only pigmented fish) and explored how these variations may contribute to differences in fish welfare.

2. Materials and methods

2.1. Experimental animals

Albino (160 spec.; mean weight, 0.962 g, range, 0.563–1.622 g; mean total length, 35.4 mm, range, 29–42 mm) and pigmented (160

spec.; mean weight, 0.833 g, range, 0.572–1.444 g; mean total length, 36.7 mm, range, 32–48 mm) Bronze Corydoras (*Corydoras aeneus*) were obtained from a local fish supplier (PETRA-AQUA s.r.o., Velké Přílepy, Czech Republic). The fish were divided into four separate 450-l holding tanks (each tank had 80 randomly selected fish with the same phenotype) for acclimatization. A month prior to the experiment, the fish were transferred to smaller 60-l holding tanks, creating shoals with 8 fish per tank. The following shoal types were created: albino (4 albino spec. from one tank + 4 albino spec. from another tank), pigmented (4 pigmented spec. from one tank + 4 pigmented spec. from another tank) and mixed (4 albino spec. from one tank + 4 pigmented spec. from another tank) shoals. There were 12 replications per shoal type, resulting in a total of 36 shoals and 288 individuals being used during the whole experiment. The research was conducted in four subsequent trials, each containing 9 experimental shoals/holding tanks (i.e., 3 tanks per shoal type). Every individual was tested only once (i.e., in one shoal) during the whole experiment. During acclimatization as well as while in the 60-l holding tanks, the fish were kept under the same regime. The fish were fed ad libitum on food pellets (BioMar Group, Denmark) once per day (throughout the experiment, always at noon), and a photoperiod of 12 hours of light/12 hours of darkness was maintained. Every tank was equipped with an external filter and air stone. Twenty percent of the water volume was replaced with aged dechlorinated municipal tap water every day. The water temperature was controlled automatically and held at an average of 26.5°C.

2.2. Experimental design

Two experiments, each in a different environment (a holding tank and Y-maze), were conducted (Fig. 1). Behavior in a holding tank was

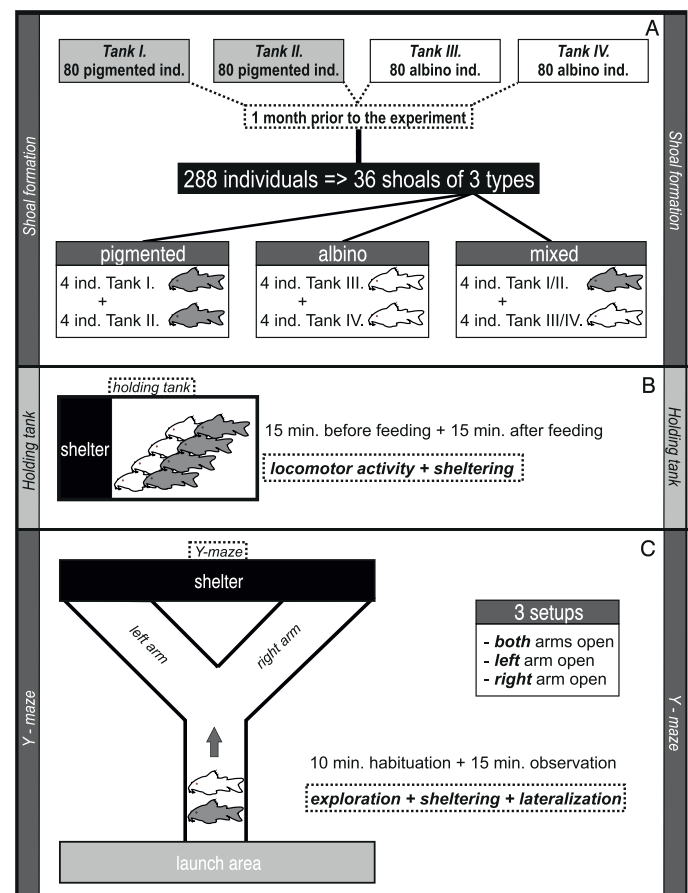


Fig. 1. Experimental schema showing the process of experimental shoal formation (A) and the basic arrangement of the holding tank (B) and Y-maze (C).

observed for six consecutive days using three holding tanks (one per shoal type) daily. The three tanks were regularly switched, resulting in two records per individual tank during six consecutive days of observation. After a one-day rest period, the observations started in a Y-maze with three setups. All the experimental shoals were observed for one day under one setup, followed by one day of rest, a second set of setup observations, etc. After the last Y-maze setup observations, another trial with 9 experimental shoals was performed.

2.2.1. Experimental design – behavior in the holding tank

Each 60-l holding tank with a bottom dimension of 30 × 60 cm was equipped with a unified shelter (area: 30 × 10 cm) positioned along the shorter side of the tank. The shelter was constructed using black plastic that did not allow light to pass through, creating a visually isolated environment within the tank. Below the bottom of the tank, we placed a grid of equally sized square cells (ca. 4 × 4 cm) that were used to detect the activity of individual fish. After one month, the behavior of the fish in the 60-l holding tanks 15 min before and 15 min after feeding (distinguishing a class variable food presence) was recorded using a GoPro Hero camera placed above the tank. We used sequential photographs, capturing one frame per second, for the follow-up analyses. Locomotor activity was initially assigned as the number of individual fish movements per frame (i.e., one second). Movement was suggested as a condition where an individual fish moved from one grid cell to another. Subsequently, the number of individual movements per second was divided by the number of fish in the visible part of the tank (i.e., outside of the shelter) to obtain standardized and mutually comparable values of mean individual locomotor activity. Furthermore, the number of individuals in the shelter was also recorded. In the mixed shoals, locomotor activity and sheltering were assessed for albino and pigmented conspecifics separately and standardized to the number of individuals to obtain mutually comparable values for the albino and pigmented shoals. To avoid the dependence of consecutive points in the raw continuous data (a type of M-dependence structure), a regular interval grid approach was applied. Thus, every variable was assigned one mean value per minute.

2.2.2. Experimental design – behavior in the Y-maze

Several identical Y-mazes were constructed. The width and length of the arms were 8 and 20 cm, respectively. During the initial phase of the experiment, the entire experimental shoal (8 spec.) was transferred from the holding tank to the launch area connected to the entry arm of the Y-maze through a “guillotine” door. After a 10-min acclimatization period, the door was gently opened, and fish behavior was recorded for the following 15 minutes from above using a GoPro Hero camera. At the end of both arms (left and right) of the Y-maze, a shelter that was a replica of the original shelter in the holding tank was used; thus, after successful traversal through the whole maze, the fish ended up in the shelter. Three Y-maze setups were used—both arms open, the left arm open and the right arm open. Lateralization was evaluated only when both arms of the Y-maze were open; this was the first setup used, and it was evaluated as the number of passes through the left or right arm. The following variables were also assigned within all the setups. Exploratory behavior was evaluated by two variables: I) the number of individuals who traversed the entire Y-maze from the launch area to the shelter and II) the number of individuals who did not leave the launch area (i.e., reluctance to enter the Y-maze). Sheltering behavior was evaluated as the number of individuals who remained in the shelter after reaching it. In the mixed shoals, all variables were assessed for albino and pigmented conspecifics separately and standardized to the number of individuals to obtain mutually comparable values for the albino and pigmented shoals. The Y-maze was thoroughly rinsed, cleaned, and filled with clean oxygenated and tempered aged tap water before a new shoal was placed in the maze.

2.3. Statistical analysis

The statistical analyses were performed using the SAS software package (SAS Institute, Inc., version 9.4; www.sas.com). Generalized linear mixed models (GLMMs; SAS function PROC GLIMMIX) with a Poisson distribution were used to analyze the dependent variables. The rearing tank ID was used as a random factor for all the models. Explanatory variables describing food presence, shoal type and Y-Maze setup were used as fixed factors. The significance of the explanatory variables and their possible interactions were assessed using F tests. Least-squares means (henceforth referred to and noted in bar charts as ‘adjusted means’ of model predictions) were subsequently computed for the classes of class variables. Differences between the classes were determined with a t test, and a Tukey–Kramer adjustment was used for multiple comparisons. The degrees of freedom were calculated using the Kenward–Roger method (Kenward and Roger, 1997).

2.4. Ethics statement

All the experimental procedures complied with the pertinent legislative regulations (law no. 246/1992, §19, art. 1, letter c), derived from Directive 2010/63/EU. The Departmental Expert Committee supervised the welfare of the animals. The maintenance staff was trained by law in animal care to maintain the quality of the experiment. The number of experimental animals and all methods used complied with the requirements for the reduction, replacement, and refinement of animal experimentation.

3. Results

3.1. Results – behavior in the holding tank

The statistical results of the final models are summarized in Table 1. Feeding significantly impacted the behavior and activity levels of the observed fish. Overall activity decreased after feeding (Fig. 2A), and there was a decrease in the number of fish in the shelter (Fig. 2B). The

Table 1
shows the results of the mixed model analyses, where the dependent variable is reported along with the fixed effect and its significance expressed by the F test result. Related figures are indicated.

Dependent Variable	Fixed Effect	Significance	Related Figure
Activity	food presence	$F_{1, 2705} = 28.67, P < 0.0001$	Fig. 2A
	food presence * shoal type	$F_{6, 74.12} = 46.82, P < 0.0001$	Fig. 3A
Sheltering	food presence	$F_{1, 2572} = 722.9, P < 0.0001$	Fig. 2B
	food presence * shoal type	$F_{6, 56.35} = 25.22, P < 0.0001$	Fig. 3B
Lateralization	Y-maze arm * shoal type	$F_{7, 39.34} = 8.34, P < 0.0001$	Fig. 4
No. of individuals traversed the Y-maze	shoal type (both arms open)	$F_{3, 23.14} = 5.07, P < 0.01$	Fig. 5A
	shoal type (left arm open)	$F_{3, 43} = 4.39, P < 0.01$	Fig. 5B
	shoal type (right arm open)	$F_{3, 21.59} = 2.98, P > 0.05$	n.a.
	shoal type	$F_{3, 138} = 4.36, P < 0.01$	Fig. 6A
No. of individuals remained in shelter	shoal type	$F_{3, 138} = 2.47, P > 0.06$	n.a.
Traversal of the Y-maze (only ind. who entered it)	shoal type	$F_{3, 138} = 8.12, P < 0.0001$	Fig. 6B

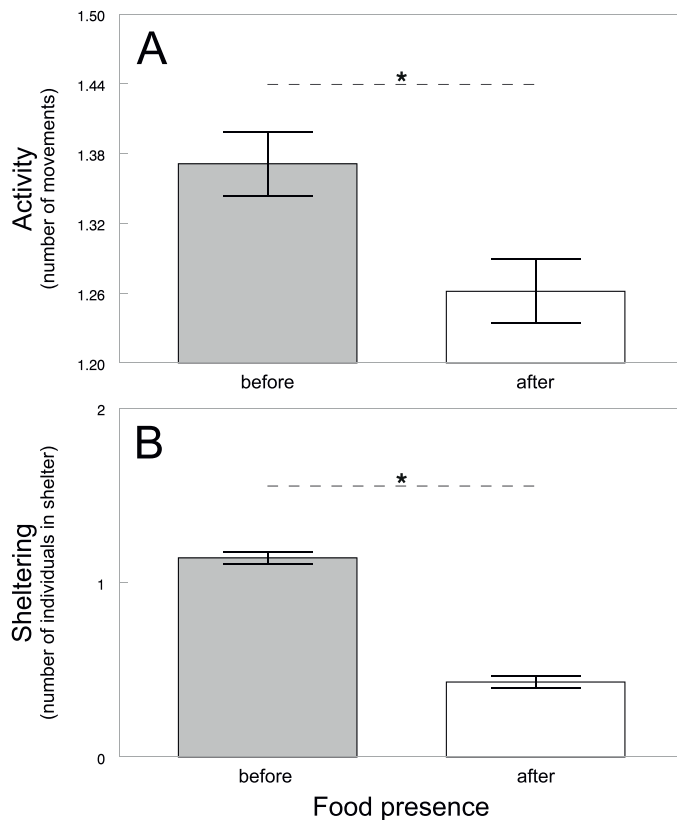


Fig. 2. Activity (A) and sheltering (B) in the holding tank across food presence. Values (+/- S.E.) were predicted from a particular mixed model. Significant differences between classes (adjusted $P < 0.01$) are indicated with an asterisk.

shoal type also influenced activity and sheltering behaviors. In homogenous shoals (either pigmented or albino), locomotor activity was lower than that in shoals with a mixture of phenotypes (Fig. 3A). In the homogenous shoals, there was no significant difference in activity levels related to food presence. In the mixed shoals, pigmented fish exhibited higher activity levels before feeding than did albino fish. After feeding, pigmented fish showed a reduction in locomotor activity to a level consistent with that of albino fish. All shoals (homogenous and mixed) demonstrated a significant reduction in the number of fish sheltering after feeding (Fig. 3B). In the homogenous shoals, there was no difference in the intensity of sheltering between albino and pigmented fish. In the mixed shoals, there was a higher number of pigmented fish sheltering, irrespective of the presence of food (Fig. 3B).

3.2. Results – behavior in the Y-maze

When both arms of the Y-maze were open, the right arm was generally preferred in 61% of all passes. In the homogenous shoals, there was a significant preference toward the right arm of the Y-maze (Fig. 4), indicating right lateralization. A tendency to select the right arm was also observed in the mixed shoals (Fig. 4), although this difference was not statistically significant.

When both arms of the Y-maze were open, a higher number of albino phenotype in phenotypically homogeneous shoals traversed the entire Y-maze compared to the pigmented phenotype (Fig. 5A). In the phenotypically mixed shoals, no difference was observed between albino and pigmented phenotypes (Fig. 5A). While the success rate of albino phenotype in the mixed shoals remained unchanged compared to that in the homogenous shoals, pigmented phenotype demonstrated an increased success rate. Similar trends were found when only the left arm of the Y-maze was open (Fig. 5B). When only the right arm of the Y-maze was open, the differences between shoals were nonsignificant.

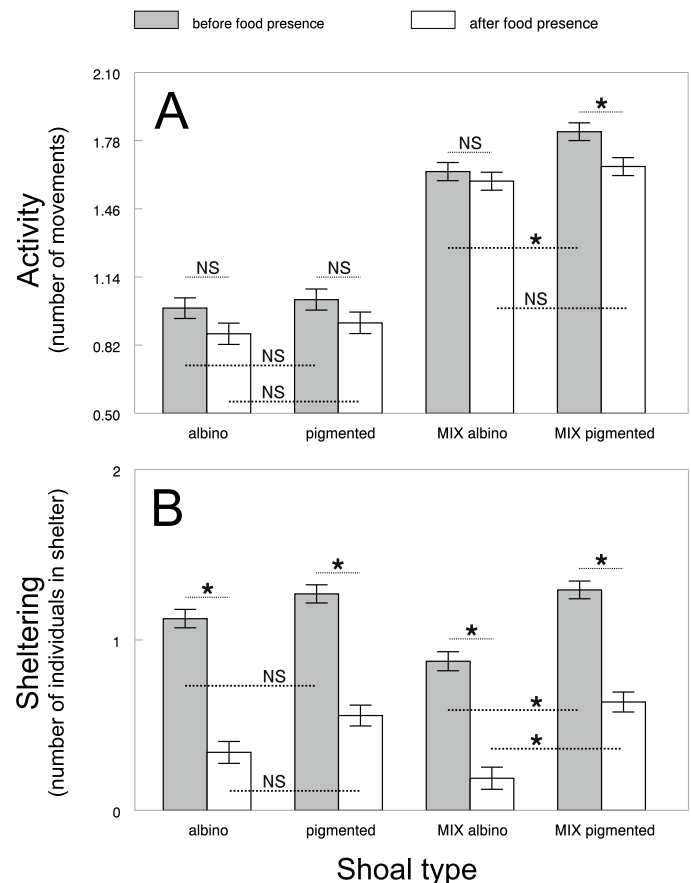


Fig. 3. Activity (A) and sheltering (B) in the holding tank across shoal type and food presence. Values (+/- S.E.) were predicted from a particular mixed model. Significant differences between classes (adjusted $P < 0.01$) are indicated with an asterisk.

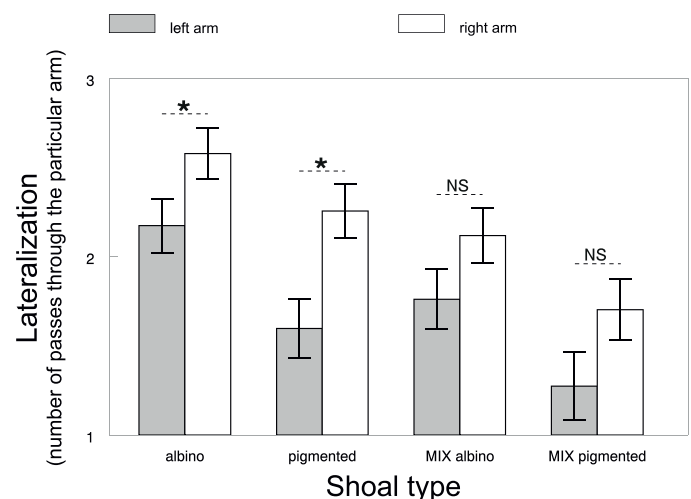


Fig. 4. Lateralization in the Y-maze with both arms (left and right) open across shoal type. Values (+/- S.E.) were predicted from a particular mixed model. Significant differences between classes (adjusted $P < 0.01$) are indicated with an asterisk.

The number of fish that remained in the shelter at the end of the maze after exploring the maze was comparable between albino and pigmented phenotypes in the phenotypically homogeneous shoals but was notably increased for pigmented fish in the mixed shoals (Fig. 6A). Because the ability to traverse the whole Y-maze did not differ among shoals when

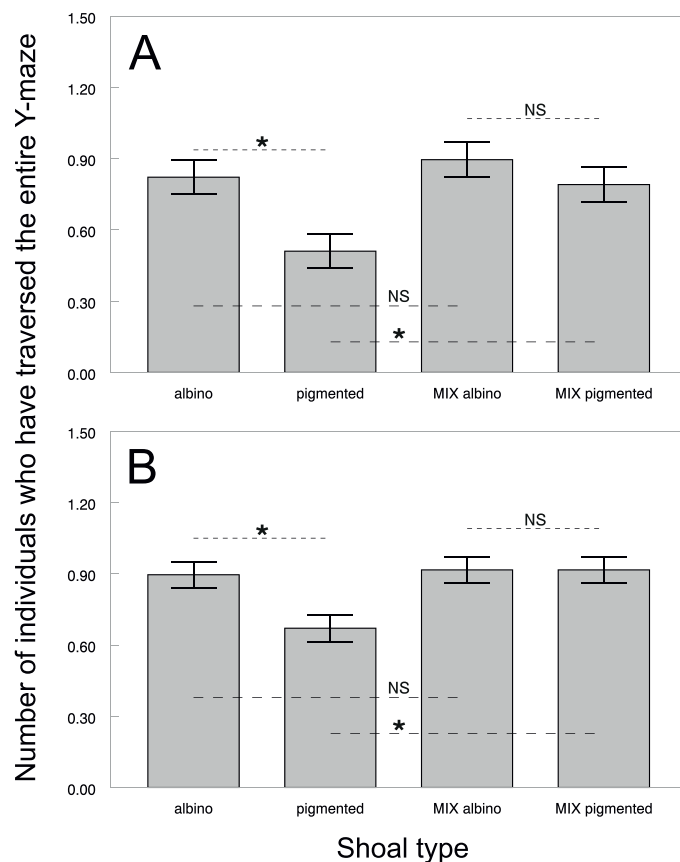


Fig. 5. Number of individuals who traversed the entire Y-maze when both arms were open (A) and when the left arm (B) was open across shoal type. Values (+/- S.E.) were predicted from a particular mixed model. Significant differences between classes (adjusted $P < 0.01$) are indicated with an asterisk.

accounting for only individuals who entered the maze, the cognitive abilities of the shoals were comparable. Exploration variability is suggested as a possible driver of the observed overall differences, as pigmented fish exhibited greater reluctance to enter the maze across both the phenotypically homogeneous and mixed shoals (Fig. 6B). Notably, the reluctance of pigmented fish to enter the maze was lower in the mixed shoals than in the homogenous shoals (Fig. 6B).

4. Discussion

Differences in behavior among differently colored phenotypes of the same species are a topic that has been addressed by many studies (Dijkstra et al., 2017; Olendorf et al., 2006), and a relationship between pigmentation and dominance in behavior has been shown for numerous fish species (Dijkstra et al., 2009a, 2009b, 2010). Differently pigmented phenotypes may have a fitness advantage due to reduced aggression (Dijkstra et al., 2009b; Pauers et al., 2008; Seehausen and Schluter, 2004), as individuals with similar appearances compete among themselves more frequently (Dijkstra et al., 2010). In contrast, extreme-colored phenotypes, e.g., albinos, deviate from their normally pigmented conspecifics, not only in terms of their physical characteristics (Kayış et al., 2017; Kittilsen et al., 2009; Pavlidis et al., 2013; Ren et al., 2002) but also in terms of their behavior, potentially resulting in distinct welfare considerations (Cohen et al., 2018; Slavík et al., 2015, 2016). Our results showed distinct behaviors in mixed and homogenous shoals and confirmed differences in the behavior of albino and pigmented phenotypes in all shoals.

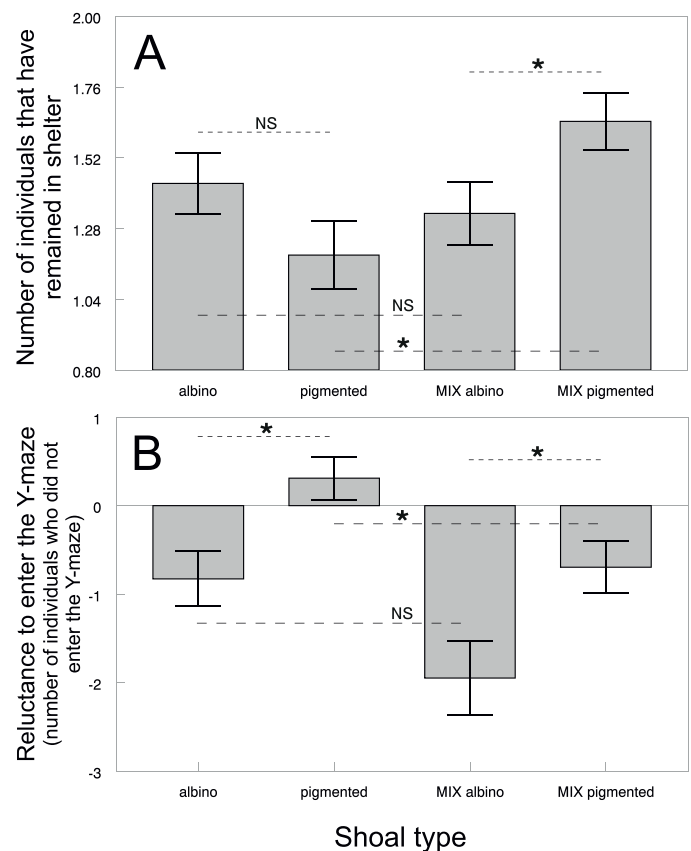


Fig. 6. Number of individuals who remained in the shelter at the end of the Y-maze (A) and who were reluctant to enter the Y-maze across shoal type. Values (+/- S.E.) were predicted from a particular mixed model. Significant differences between classes (adjusted $P < 0.01$) are indicated with an asterisk.

4.1. Behavior in the holding tank

The locomotor activity of both phenotypes was influenced by the feeding schedule. There was a significant decrease in total activity after feeding, accompanied by a decrease in the number of fish in the shelter. This may be attributed to the interplay between food availability and anticipatory behavior. Fish showed increased locomotor activity when anticipating feeding, followed by a decrease in activity after food consumption, which is consistent with the FAA concept (Galhardo et al., 2011; Martins et al., 2012). The observed decrease in shelter use after feeding indicates the instinct of fish to actively forage rather than seek shelter when food becomes available (Larranaga and Steingrimsdottir, 2015). The anticipatory response of fish to feeding can be considered an indicator of good health and adaptive capabilities (Martins et al., 2012); however, increased swimming activity before and during feeding can also signify underfeeding or an inadequately designed feeding regimen (Andrew et al., 2004; Noble et al., 2007a, 2007b). Striking a balance in feeding practices is crucial to ensure optimal fish health and welfare.

Fish activity and sheltering were found to be influenced by phenotype. One possible reason for the observed lower locomotor activity in the homogenous shoals (either pigmented or albino) than in the mixed shoals could be related to predator avoidance strategies and social dynamics (Hoare et al., 2000; Pitcher, 1986). Fish create visually homogenous shoals to protect themselves against predators (Pitcher, 1986). Shoals consisting of fish with different phenotypes may increase vulnerability to predation. As a result, fish in mixed shoals may exhibit more active locomotor behavior as a strategy to reduce the chances of being detected by predators. Several studies suggest that fish can shape shoal composition based on early social learning, particularly regarding the visual characteristics of conspecifics (Lachlan et al., 1998; Slavík

et al., 2022; Snekser et al., 2006). Recent experiences in a social setting, when only visual information is available, strongly impact preference expression (Gómez-Laplaza, 2009; Gómez-Laplaza and Fuente, 2007). The fish used in this study were initially kept separated according to their phenotype during the adaptation phase, potentially leading to associations through early experiences.

In the mixed shoals, pigmented fish demonstrated higher activity levels prior to feeding than did albino fish. Furthermore, a greater number of pigmented fish was consistently observed in shelters, irrespective of food presence. This could be attributed to their dominant status within the shoal. Fish with different social statuses exhibit distinct behavioral patterns, particularly in terms of feeding and locomotor activity (Gómez-Laplaza, 2006; Gómez-Laplaza and Morgan, 2003). Hierarchical structure is commonly observed in environments with limited food resources, shelter options, and a small selection of sexual partners, where dominant fish occupy favorable positions (Reddon et al., 2019; Sloman and Armstrong, 2002). Moreover, dominance and aggression often correlate with each other (Chang et al., 2012). Albino fish have been found to display lower aggression and higher stress levels in response to environmental and social variability (Slavík et al., 2016, 2020, 2022; Valchářová et al., 2022). Therefore, the lower activity levels and shelter use observed in albino fish may be indicative of submissive behavior toward the dominant pigmented phenotype in mixed shoals.

4.2. Exploratory behavior and lateralization

Both albino and pigmented fish showed a preference toward the right arm in phenotypically homogenous shoals, indicating a strong lateralized preference. Fish in the mixed shoals also tended to favor the right arm of the Y-maze, although this preference was not significant. It is common for individuals of the same species to exhibit variation in the extent of their lateralization (Bisazza and Brown, 2011; Chivers et al., 2016). Individuals with a right-sided bias exhibited enhanced escape performance compared to those with a left-sided bias (Chivers et al., 2016, 2017) and individuals who shared the same turning bias demonstrated enhanced escape performance compared to individuals whose turning bias differed from that of the shoal (Chivers et al., 2016, 2017; Dadda et al., 2010b). Furthermore, highly lateralized fish exhibit enhanced learning capabilities (Bibost and Brown, 2014).

Albino fish from homogenous shoals reached the shelter at the end of the Y-maze more often than pigmented fish. Albino animals exhibit physiological changes that affect the visual system (Ren et al., 2002). These alterations include an underdeveloped central part of the retina responsible for high-acuity vision and a reduction in rod number (Jeffery, 1997; Prusky et al., 2002). Consequently, albino individuals experience reduced visual acuity (Balkema and Dräger, 1991; Buhusi et al., 2005) and increased sensitivity to light (Valchářová et al., 2022). Considering these physiological limitations, we can assume that albino individuals are more likely to reach and hide in shelters at the end of the Y-maze to avoid brightly lit areas. In albino fish, behavioral characteristics such as light avoidance and decreased locomotor activity during the day were observed (Valchářová et al., 2022). Albino fish exhibit lower activity levels, reduced boldness, and less exploratory behavior in novel environments (Egan et al., 2009; Miyamoto, 2016). It is possible that albino fish navigate through the Y-maze faster due to the stress of being exposed to open spaces and encountering unfamiliar surroundings. Several studies have shown altered stress responses, including increased levels of biochemical indicators, such as cortisol or glucose, in albino fish (Kittilsen et al., 2009; Pavlidis et al., 2013; Valchářová et al., 2022).

Interestingly, in mixed shoals, albinos maintained their success rate in exploring the Y-maze, while pigmented phenotype showed an increased success rate. This finding suggested that pigmented fish had an enhanced ability to learn and adapt to changes in their environmental conditions. Previous studies on other species, such as Buenos Aires tetra (*Hemigrammus caudovittatus*) (Ahl, 1928) and animals, mice, and rats,

have shown that albino individuals generally exhibit reduced learning and memorization abilities, likely due to visual impairment (Kumar et al., 2015; Martis et al., 2018; O'Leary and Brown, 2022; Zhuikov, 1991). However, further research is needed to validate this assertion and understand the specific cognitive differences between individuals with pigmented and albino phenotypes.

In homogeneous shoals, the number of fish that remained in the shelter after successfully navigating the Y-maze was similar for both albino and pigmented phenotypes. However, there was a notable increase in shelter usage among pigmented phenotypes in the mixed shoals. This can be attributed to their dominant position and increased aggression within the shoal, as albino fish tend to exhibit behavioral patterns to avoid escalated aggression from conspecifics (Slavík et al., 2015, 2016). Consequently, albino fish in mixed shoals occupy lower positions in the social hierarchy and have less access to resources such as shelters or feeding areas. They may also experience increased vulnerability and potential stress due to their reduced ability to seek shelter.

Pigmented fish displayed greater hesitance to enter the Y-maze. We can hypothesize that, despite their physical limitations, lower aggression, and social status (Slavík et al., 2015, 2016), albino fish may exhibit a more proactive coping style in this stressful scenario. However, these findings contradict the findings that albino fish tend to exhibit higher stress levels than pigmented fish (Slavík et al., 2020, 2022; Valchářová et al., 2022) and exhibit less exploratory behavior and boldness in novel environments (Egan et al., 2009; Miyamoto, 2016). These contradictory findings highlight the need for further research evaluating fish coping styles, encompassing a wider range of fish species and considering different phenotypes.

5. Conclusion

In conclusion, our study revealed differences in behaviors between pigmented and albino fish phenotypes, both within and among shoals. These differences may lead to altered welfare, as albino fish are more likely to face behavioral and physiological limitations and dominance-related stress, which may affect their overall welfare. Understanding these differences and considering them when managing fish populations in aquaculture and ornamental fish breeding are crucial for promoting the welfare of reared fish. By recognizing the unique needs and potential vulnerabilities of each phenotype, we can create more suitable environments and practices to enhance fish welfare and ensure long-term survival.

Funding

The funding sources of our study were the European Regional Development Fund (No. CZ.02.1.01/0.0/0.0/16_019/0000845) and the Applied research program of the Ministry of Agriculture QK21010207.

CRediT authorship contribution statement

Pavel Horký: Visualization, Supervision, Methodology, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **Tereza Valchářová:** Writing – review & editing, Data curation, Conceptualization. **Ondřej Slavík:** Writing – review & editing, Supervision, Resources, Project administration, Methodology, Data curation, Conceptualization. **Kristína Svitačová:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation, Conceptualization.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

The authors wish to thank referees for their valuable comments, M. Bendová for the data processing and A. Slavíková for help with earlier versions of the manuscript.

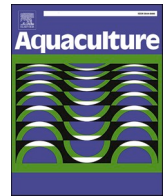
References

- Alanärä, A., 1993. Significance of substrate and the timing of start-feeding in alevins of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture* 116, 47–55. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90221-j](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90221-j).
- Andrew, J.E., Holm, J., Kadri, S., Huntingford, F.A., 2004. The effect of competition on the feeding efficiency and feed handling behaviour in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) held in tanks. *Aquaculture* 232, 317–331. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00528-3).
- Assan, D., Huang, Y., Mustapha, U.F., Addah, M.N., Li, G., Chen, H., 2021. Fish feed intake, feeding behavior, and the physiological response of apelin to fasting and refeeding. *Front. Endocrinol.* 12, 798903. <https://doi.org/10.3389/fendo.2021.798903>.
- Baker, M.R., Goodman, A.C., Santo, J.B., Wong, R.Y., 2018. Repeatability and reliability of exploratory behavior in proactive and reactive zebrafish, *Danio rerio*. *Sci. Rep.* 8, 12114. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30630-3>.
- Balkema, G.W., Dräger, U.C., 1991. Impaired visual thresholds in hypopigmented animals. *Vis. Neurosci.* 6, 577–585. <https://doi.org/10.1017/S095252380000256x>.
- Benhaïm, D., Leblanc, C.A., Lucas, G., 2009. Impact of a new artificial shelter on Arctic charr (*Salvelinus alpinus*, L.) behaviour and culture performance during the endogenous feeding period. *Aquaculture* 295, 38–43. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.06.024>.
- Berlinghieri, F., Panizzon, P., Penry-Williams, I.L., Brown, C., 2021. Laterality and fish welfare - a review. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 236, 105239. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105239>.
- Bibost, A.L., Brown, C., 2014. Laterality influences cognitive performance in rainbowfish *Melanoaenia duboulayi*. *Anim. Cogn.* 17, 1045–1051. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0734-3>.
- Bisazza, A., Brown, C., 2011. Lateralization of cognitive functions in fish. In: Brown, C., Laland, K., Krause, J. (Eds.), *Fish Cognition and Behavior*. Wiley, Oxford, UK, pp. 298–324.
- Boujard, L., Leatherland, J.F., 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environ. Biol. Fishes* 35, 109–131. <https://doi.org/10.1007/bf00002186>.
- Braithwaite, V.A., 2010. *Do Fish Feel Pain?* Oxford University Press, New York.
- Branson, E.J., 2008. *Fish Welfare*. Wiley, Ames, Iowa.
- Broom, D.M., 1991. Animal welfare: concepts and measurement. *J. Anim. Sci.* 69, 4167–4175. <https://doi.org/10.2527/1991.69104167x>.
- Brown, C., Gardner, C., Braithwaite, V.A., 2004. Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyraphis episcopi*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, S455–S457. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0222>.
- Budaev, S.V., 1997. Personality in the guppy (*Poecilia reticulata*): a correlational study of exploratory behavior and social tendency. *J. Comp. Psychol.* 111, 399–411. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.4.399>.
- Buhisi, C.V., Perera, D., Meck, W.H., 2005. Memory for timing visual and auditory signals in albino and pigmented rats. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 31, 18–30. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.31.1.18>.
- Byrnes, E.E., Vila Pouca, C., Brown, C., 2016. Laterality strength is linked to stress reactivity in Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*). *Behav. Brain Res.* 305, 239–246. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.02.033>.
- Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2017. Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Rev. Aquac.* 9, 23–41. <https://doi.org/10.1111/raq.12100>.
- Cattelan, S., Griggio, M., 2018. Within-shoal phenotypic homogeneity affects shoaling preference in a killifish. *Biol. Lett.* 14, 20180293. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0293>.
- Cavallino, L., Rincón, L., Scaia, M.F., 2023. Social behaviors as welfare indicators in teleost fish. *Front. Vet. Sci.* 10, 1050510. <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1050510>.
- Chang, C., Li, C.Y., Earley, R.L., Hsu, Y., 2012. Aggression and related behavioral traits: the impact of winning and losing and the role of hormones. *Integr. Comp. Biol.* 52, 801–813. <https://doi.org/10.1093/icb/ics057>.
- Chivers, D.P., McCormick, M.I., Allan, B.J.M., Mitchell, M.D., Gonçalves, E.J., Bryshun, R., Ferrari, M.C.O., 2016. At odds with the group: changes in lateralization and escape performance reveal conformity and conflict in fish schools. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20161127. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1127>.
- Chivers, D.P., McCormick, M.I., Warren, D.T., Allan, B.J.M., Ramasamy, R.A., Arvizu, B. K., Glue, M., Ferrari, M.C.O., 2017. Competitive superiority versus predation savvy: the two sides of behavioural lateralization. *Anim. Behav.* 130, 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.006>.
- Cohen, M.S., Hawkins, M.B., Knox-Hayes, J., Vinton, A.C., Cruz, A., 2018. A laboratory study of host use by the cuckoo catfish *Synodontis multipunctatus*. *Environ. Biol. Fishes* 101, 1417–1425. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0788-1>.
- Coulibaly, A., Kone, T., Ouattara, I.N., Valentin, N., Snoeks, J., Kouamélan, E.P., Gouli, G.B., 2007. Evaluation of a man/made shelter s effects on survival and growth of *Heterobranchius longifilis* fry under cage culture. *Belg. J. Zool.* 137, 157–164.
- Dadda, M., Domenichini, A., Piffer, L., Argenton, F., Bisazza, A., 2010a. Early differences in epithalamic left-right asymmetry influence lateralization and personality of adult zebrafish. *Behav. Brain Res.* 206, 208–215. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.09.019>.
- Dadda, M., Koolhaas, W.H., Domenici, P., 2010b. Behavioural asymmetry affects escape performance in a teleost fish. *Biol. Lett.* 6, 414–417. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0904>.
- Davis, R.E., 1964. Daily “predawn” peak of locomotion in fish. *Anim. Behav.* 12, 272–283. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(64\)90014-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(64)90014-4).
- Dijkstra, P.D., Hemelrijk, C., Seehausen, O., Groothuis, T.G.G., 2009a. Color polymorphism and intrasexual competition in assemblages of cichlid fish. *Behav. Ecol.* 20, 138–144. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn125>.
- Dijkstra, P.D., Lindström, J., Metcalfe, N.B., Hemelrijk, C.K., Brendel, M., Seehausen, O., Groothuis, T.G.G., 2010. Frequency-dependent social dominance in a color polymorphic cichlid fish. *Evolution* 64, 2797–2807. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01046.x>.
- Dijkstra, P.D., Maguire, S.M., Harris, R.M., Rodriguez, A.A., DeAngelis, R.S., Flores, S.A., Hofmann, H.A., 2017. The melanocortin system regulates body pigmentation and social behaviour in a colour polymorphic cichlid fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20162838. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2838>.
- Dijkstra, P.D., van Dijk, S., Groothuis, T.G.G., Pierotti, M.E.R., Seehausen, O., 2009b. Behavioral dominance between female color morphs of a Lake Victoria cichlid fish. *Behav. Ecol.* 20, 593–600. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp036>.
- Egan, R.J., Bergner, C.L., Hart, P.C., Cachat, J.M., Canavello, P.R., Elegante, M.F., Elkhayati, S.I., Bartels, B.K., Tien, A.K., Tien, D.H., Mohnot, S., Beeson, E., Glasgow, E., Amri, H., Zukowska, Z., Kalueff, A.V., 2009. Understanding behavioral and physiological phenotypes of stress and anxiety in zebrafish. *Behav. Brain Res.* 205, 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.06.022>.
- Folkedal, O., Stien, L.H., Torgersen, T., Oppedal, F., Olsen, R.E., Fosseidengen, J.E., Braithwaite, V.A., Kristiansen, T.S., 2012. Food anticipatory behaviour as an indicator of stress response and recovery in Atlantic salmon post-smolt after exposure to acute temperature fluctuation. *Physiol. Behav.* 105, 350–356. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.08.008>.
- Fortes-Silva, R., Martínez, F.J., Villarroel, M., Sánchez-Vázquez, F.J., 2010. Daily rhythms of locomotor activity, feeding behavior and dietary selection in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 156, 445–450. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.03.031>.
- Galhardo, L., Vital, J., Oliveira, R.F., 2011. The role of predictability in the stress response of a cichlid fish. *Physiol. Behav.* 102, 367–372. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2010.11.035>.
- Gilannejad, N., Silva, T., Martínez-Rodríguez, G., Yúfera, M., 2019. Effect of feeding time and frequency on gut transit and feed digestibility in two fish species with different feeding behaviours, gilthead seabream and *Senegalese sole*. *Aquaculture* 513, 734438. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734438>.
- Gómez-Laplaza, L.M., 2006. Shoal choice in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*): effects of social status and activity. *Ethol. Ecol. Evol.* 18, 261–273. <https://doi.org/10.1080/08927014.2006.9522695>.
- Gómez-Laplaza, L.M., 2009. Recent social environment affects colour-assortative shoaling in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Behav. Process.* 82, 39–44. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.04.002>.
- Gómez-Laplaza, L.M., Morgan, E., 2003. The influence of social rank in the angelfish, *Pterophyllum scalare*, on locomotor and feeding activities in a novel environment. *Lab. Anim.* 37, 108–120. <https://doi.org/10.1258/00236770360563741>.
- Gómez-Laplaza, L.M., Fuente, A., 2007. Shoaling decisions in angelfish: the roles of social status and familiarity. *Ethology* 113, 847–855. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01397.x>.
- Hecht, T., Appelbaum, S., 1988. Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Claeas gariepinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *J. Zool.* 214, 21–44. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb04984.x>.
- Hoare, D.J., Krause, J., Peuhkuri, N., Godin, J.G.J., 2000. Body size and shoaling in fish. *J. Fish. Biol.* 57, 1351–1366. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x>.
- Hossain, M.A.R., Beveridge, M.C.M., Haylor, G.S., 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. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00250-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00250-0).
- Huntingford, F.A., Adams, C., Braithwaite, V.A., Kadri, S., Pottinger, T.G., Sandøe, P., Turnbull, J.F., 2006. Current issues in fish welfare. *J. Fish. Biol.* 68, 332–372. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.001046.x>.
- Jeffery, G., 1997. The albino retina: an abnormality that provides insight into normal retinal development. *Trends Neurosci.* 20, 165–169. [https://doi.org/10.1016/S0166-2236\(96\)10080-1](https://doi.org/10.1016/S0166-2236(96)10080-1).
- Kayış, Ş., Er, A., İpek, Z.Z., 2017. Effects of albinism on *Pseudomonas putida* infection on convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *J. Anatol. Environ. Anim. Sci.* 2, 51–52. <https://doi.org/10.35229/jaes.351597>.
- Kenward, M.G., Roger, J.H., 1997. Small sample inference for fixed effects from restricted maximum likelihood. *Biometrics* 53, 983. <https://doi.org/10.2307/2533558>.
- Kittilsen, S., Schjolden, J., Beites-Johansen, I., Shaw, J.C., Pottinger, T.G., Sørensen, C., Braastad, B.O., Bakken, M., Øverli, Ø., 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Horm. Behav.* 56, 292–298. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.06.006>.
- Kumar, G., Talpos, J., Steckler, T., 2015. Strain-dependent effects on acquisition and reversal of visual and spatial tasks in a rat touchscreen battery of cognition. *Physiol. Behav.* 144, 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.03.001>.
- Lachlan, R.F., Crooks, L., Laland, K.N., 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Anim. Behav.* 56, 181–190. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0760>.

- Lall, S.P., Tibbetts, S.M., 2009. Nutrition, feeding, and behavior of fish. *Vet. Clin. N. Am. Exot. Anim. Pract.* 12, 361–372. <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2009.01.005>.
- Larranaga, N., Steingrimsdóttir, S.O., 2015. Shelter availability alters diel activity and space use in a stream fish. *Behav. Ecol.* 26, 578–586. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru234>.
- Martins, C.I.M., Galhardo, L., Noble, C., Damsgård, B., Spedicato, M.T., Zupa, W., Beauchaud, M., Kulczykowska, E., Massabuau, J.C., Carter, T., Planellas, S.R., Kristiansen, T., 2012. Behavioural indicators of welfare in farmed fish. *Fish. Physiol. Biochem.* 38, 17–41. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9518-8>.
- Martins, L.S., Krog, S., Tran, T.P., Bouzinova, E., Christiansen, S.L., Möller, A., Holmes, M. C., Wiborg, O., 2018. The effect of rat strain and stress exposure on performance in touchscreen tasks. *Physiol. Behav.* 184, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.11.010>.
- Mazue, G.P.F., Dechaume-Moncharmont, F.X., Godin, J.G.J., 2015. Boldness-exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behav. Ecol.* 26, 900–908. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv030>.
- McRobert, S.P., Bradner, J., 1998. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Anim. Behav.* 56, 611–615. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0846>.
- Miklósi, Á., Andrew, R.J., 1999. Right eye use associated with decision to bite in zebrafish. *Behav. Brain Res.* 105, 199–205. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00071-6](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00071-6).
- Miyamoto, K., 2016. Effects of body color luminance and behavioral characteristics on predation risk in salmonid fishes. *Hydrobiologia* 783, 249–256. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2573-x>.
- Nelissen, M.H.J., 1992. Does body size affect the ranking of a cichlid fish in a dominance hierarchy? *J. Ethol.* 10, 153–156. <https://doi.org/10.1007/bf02350121>.
- Nepomnyashchikh, V.A., Izvekov, E.I., 2006. Variability of the behavioral laterality in Teleostei (Pisces). *J. Ichthyol.* 46, S235–S242. <https://doi.org/10.1134/s0032945206110142>.
- Noble, C., Kadri, S., Mitchell, D.F., Huntingford, F.A., 2007a. The effect of feed regime on the growth and behaviour of 1+ Atlantic salmon post-smolts (*Salmo salar* L.) in semi-commercial sea cages. *Aquac. Res.* 38, 1686–1691. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01833.x>.
- Noble, C., Kadri, S., Mitchell, D.F., Huntingford, F.A., 2007b. Influence of feeding regime on intraspecific competition, fin damage and growth in 1+ Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) held in freshwater production cages. *Aquac. Res.* 38, 1137–1143. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01777.x>.
- O'Leary, T.P., Brown, R.E., 2022. Visuo-spatial learning and memory impairments in the 5xFAD mouse model of Alzheimer's disease: effects of age, sex, albinism, and motor impairments. *Genes Brain Behav.* 21, e12794 <https://doi.org/10.1111/gbb.12794>.
- Ohl, F., van der Staay, F.J., 2012. Animal welfare: at the interface between science and society. *Vet. J.* 192, 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2011.05.019>.
- Olendorf, R., Rodd, F.H., Punzalan, D., Houde, A.E., Hurt, C., Reznick, D.N., Hughes, K. A., 2006. Frequency-dependent survival in natural guppy populations. *Nature* 441, 633–636. <https://doi.org/10.1038/nature04646>.
- Pauers, M.J., Kapfer, J.M., Fendos, C.E., Berg, C.S., 2008. Aggressive biases towards similarly coloured males in Lake Malawi cichlid fishes. *Biol. Lett.* 4, 156–159. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0581>.
- Pavlidis, M., Digka, N., Theodoridi, A., Campo, A., Barsakis, K., Skouradakis, G., Samaras, A., Tsalafouta, A., 2013. Husbandry of zebrafish, *Danio rerio*, and the cortisol stress response. *Zebrafish* 10, 524–531. <https://doi.org/10.1089/zeb.2012.0819>.
- Petrzini, M.E.M., Sovrano, V.A., Vallortigara, G., Messina, A., 2020. Brain and behavioral asymmetry: a lesson from fish. *Front. Neuroanat.* 14, 11. <https://doi.org/10.3389/fnana.2020.00011>.
- Pitcher, T.J., 1986. Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: Pitcher, T.J. (Ed.), *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA, pp. 294–337.
- Price, A.C., Weadick, C.J., Shim, J., Rodd, F.H., 2008. Pigments, patterns, and fish behavior. *Zebrafish* 5, 297–307. <https://doi.org/10.1089/zeb.2008.0551>.
- Prusky, G.T., Harker, K.T., Douglas, R.M., Wishaw, I.Q., 2002. Variation in visual acuity within pigmented, and between pigmented and albino rat strains. *Behav. Brain Res.* 136, 339–348. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00126-2](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00126-2).
- Reddon, A.R., Dey, C.J., Balshine, S., 2019. Submissive behaviour is mediated by sex, social status, relative body size and shelter availability in a social fish. *Anim. Behav.* 155, 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.026>.
- Ren, J.Q., McCarthy, W.R., Zhang, H., Adolph, A.R., Li, L., 2002. Behavioral visual responses of wild-type and hypopigmented zebrafish. *Vis. Res.* 42, 293–299. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00284-x](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00284-x).
- Rodgers, G.M., Kelley, J.L., Morrell, L.J., 2010. Colour change and assortment in the western rainbowfish. *Anim. Behav.* 79, 1025–1030. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.01.017>.
- Sánchez-Vázquez, F.J., Madrid, J.A., 2001. Feeding anticipatory activity. In: Houlihan, D., Boujard, T., Jobling, M. (Eds.), *Food Intake in Fish*. Wiley, Oxford, pp. 216–232.
- Sánchez-Vázquez, F.J., Madrid, J.A., Zamora, S., Tabata, M., 1997. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms in the goldfish is mediated by a feeding-entrainable circadian oscillator. *J. Comp. Physiol. A Sens. Neural Behav. Physiol.* 181, 121–132. <https://doi.org/10.1007/s003590050099>.
- Sánchez, J.A., López-Olmeda, J.F., Blanco-Vives, B., Sánchez-Vázquez, F.J., 2009. Effects of feeding schedule on locomotor activity rhythms and stress response in sea bream. *Physiol. Behav.* 98, 125–129. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.04.020>.
- Seehausen, O., Schluter, D., 2004. Male-male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271, 1345–1353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2737>.
- Slavík, O., Horký, P., Maciak, M., 2015. Ostracism of an albino individual by a group of pigmented catfish. *PLoS One* 10, e0128279. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128279>.
- Slavík, O., Horký, P., Valchářová, T., Pfauserová, N., Velíšek, J., 2022. Comparative study of stress responses, laterality and familiarity recognition between albino and pigmented fish. *Zoology* 150, 125982. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125982>.
- Slavík, O., Horký, P., Velíšek, J., Valchářová, T., 2020. Pupil size variation as a response to stress in European catfish and its application for social stress detection in albino conspecifics. *PLoS One* 15, e0244017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244017>.
- Slavík, O., Horký, P., Wackermannová, M., 2016. How does agonistic behaviour differ in albino and pigmented fish? *PeerJ* 4, e1937. <https://doi.org/10.7717/peerj.1937>.
- Slavík, O., Maciak, M., Horký, P., 2012. Shelter use of familiar and unfamiliar groups of juvenile European catfish *Silurus glanis*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 142, 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2012.09.005>.
- Sloman, K.A., Armstrong, J.D., 2002. Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts or natural phenomena? *J. Fish. Biol.* 61, 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01733.x>.
- Sneddon, L.U., 2007. Fish behaviour and welfare. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 104, 173–175. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2006.09.006>.
- Snekser, J.L., McRobert, S.P., Murphy, C.E., Clotfelter, E.D., 2006. Aggregation behavior in wildtype and transgenic zebrafish. *Ethology* 112, 181–187. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01139.x>.
- Sommer-Trembo, C., Oliver, C., Wolf, L., Garcia, C., Salzburger, W., 2022. Does the presence of conspecifics facilitate exploratory behaviour in a cichlid fish (*Ethiops suratanensis*)? *Behaviour* 159, 899–914. <https://doi.org/10.1163/1568539x-bja10156>.
- Sovrano, V., 1999. Roots of brain specializations: preferential left-eye use during mirror-image inspection in six species of teleost fish. *Behav. Brain Res.* 106, 175–180. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00105-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00105-9).
- Stevens, C.H., Croft, D.P., Paull, G.C., Tyler, C.R., 2017. Stress and welfare in ornamental fishes: what can be learned from aquaculture? *J. Fish. Biol.* 91, 409–428. <https://doi.org/10.1111/jfb.13377>.
- Svitačová, K., Slavík, O., Horký, P., 2023. Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 262, 105903 <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105903>.
- Takeuchi, Y., 2023. Developmental process of a pronounced laterality in the scale-eating cichlid fish *Perissodus microlepis* in Lake Tanganyika. *Zool. Sci.* 40, 160–167. <https://doi.org/10.1016/j.zs.2020078>.
- Toms, C.N., Echevarria, D.J., Jouandot, D.J., 2010. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior. *Int. J. Comp. Psychol.* 23 (1), 25. <https://doi.org/10.46867/ijcp.2010.23.01.08>.
- Valchářová, T., Slavík, O., Horký, P., Stará, A., Hrušková, I., Maciak, M., Pešta, M., Velíšek, J., 2022. Stressful daylight: differences in diel rhythmicity between albino and pigmented fish. *Front. Ecol. Evol.* 10, 890874 <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.890874>.
- Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *J. Fish. Biol.* 52, 42–49. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01551.x>.
- Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E., Huntingford, F.A., 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Anim. Behav.* 54, 1405–1412. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0550>.
- Volkoff, H., Peter, R.E., 2006. Feeding behavior of fish and its control. *Zebrafish* 3, 131–140. <https://doi.org/10.1089/zeb.2006.3.131>.
- Zhuikov, A.Y., 1991. Differences in learning ability of two strains of *Hemigrammus caudovittatus*. *Bull. Psychon. Soc.* 29, 547–548. <https://doi.org/10.3758/bf03334778>.

9.3 Publikace 3: The costs of beauty: Common carp with different colour phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability

Svitačová, K., Slavík, O., Velíšek, J., Lepič, P., Randák, T., Horký, P., 2024. The costs of beauty: Common carp with different phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability. *Aquaculture* 594, 741413. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741413>



The costs of beauty: Common carp with different colour phenotypes differ in behavioural response and cognitive ability

Kristína Svitačová^a, Ondřej Slavík^{a,*}, Josef Velíšek^b, Pavel Lepič^b, Tomáš Randák^b, Pavel Horký^a

^a Department of Zoology and Fisheries, Faculty of Agrobiological Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Prague 6, Suchbátka 165 21, Czech Republic

^b Research Institute of Fish Culture and Hydrobiology, South Bohemia Research Center of Aquaculture and Biodiversity of Hydrocenoses, Faculty of Fisheries and Protection of Waters, University of South Bohemia in České Budějovice, Vodňany, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Radiotelemetry
Maze
River
Preferred temperature
Biochemical indices
Diurnal activity

ABSTRACT

Domestication is a process in which animals are bred in captivity under controlled resource availability. Compared with wild-type phenotypes, animals with domesticated phenotypes exhibit reduced stress sensitivity and cognitive abilities. The pigmentation of domesticated phenotype animals is a morphological change, one of those that is considered a “domestication syndrome”. In fish, the impact of pigmentation on behaviour and physiology has rarely been examined. We compared the performance of two phenotypes of the common carp *Cyprinus carpio*: a wild-coloured phenotype and an orange-coloured phenotype of koi carp. The fish were exposed to short-term stress conditions, after which blood samples were collected to obtain biochemical indices. The maze and field experiments were used to observe individuals' movement activity, exploratory behaviour, and ability to find food in the experimental maze. The fish were equipped with radio tags for the field experiment. In the riverine environment, movement activity and preferred temperatures during light/dark cycles were observed. Presuming that the orange-coloured carp exhibit reduced cognitive ability, we hypothesized that they would exhibit i) reduced exploratory behaviour and ii) lower stress sensitivity than wild-coloured carp. Our results revealed mostly nocturnal activity in koi carp. The koi carp needed more time to explore the maze, as expected, but contrary to our assumption they showed greater stress levels accompanied by greater movement activity. This behaviour was similar for different maze setting. The wild-coloured carp were active during both day and night and exhibited greater left-sided lateralization and cognitive skills, allowing them to find food faster. For the wild-coloured phenotype, body temperature was significantly correlated with all the other observed variables. Our results suggest potentially lower welfare of the koi carp in mixed aquaculture, e.g., a lower ability to use feeding resources than the wild-coloured carp.

1. Introduction

The process of domestication refers to breeding animals in captivity where reproduction, available space and food intake variables are under control (Clutton-Brock, 1999; Price, 1999). During this process, animals (Diamond, 2002; Driscoll et al., 2009; Cieslak et al., 2011), including fish (Fleming et al., 1994; Hindar et al., 2006; Jonsson and Jonsson, 2006), acquire heritable, genetically determined traits in which they differ from their wild counterparts. Domesticated fish are released into the wild to support recreational fishing and exhausted wild populations and/or escape to the wild from aquaculture (McGinnity et al., 2003;

Jonsson and Jonsson, 2006; Arlinghaus et al., 2007). Domesticated individuals differ from their wild counterparts; e.g., in their experience, survival and mortality, and selection of their heritable behavioural characteristics changes across generations (Price, 1999; Huntingford and Adams, 2005; Huntingford et al., 2010; Johnsson et al., 2014). In the wild, individuals can be handicapped by their behavioural traits (Araki et al., 2008; Islam et al., 2020), e.g., high aggressivity, risky behaviour (Huntingford, 2004; Wilson and McLaughlin, 2007; Klefoth et al., 2017), greater stress resistance (Lepage et al., 2000; Tanck et al., 2001, 2002) and/or reduced exploratory behaviour (Wilson and Godin, 2009) and lower cognitive abilities (Brown and Laland, 2001; Marchetti and Nevitt,

* Corresponding author.

E-mail address: oslavik@af.czu.cz (O. Slavík).

<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741413>

Received 14 March 2024; Received in revised form 18 July 2024; Accepted 28 July 2024

Available online 30 July 2024

0044-8486/© 2024 Elsevier B.V. All rights are reserved, including those for text and data mining, AI training, and similar technologies.

2003). These changes are apparent in the oldest well-known domesticated fish species, the common carp *Cyprinus carpio* (L. 1758) (Balon, 2004; Vilizzi et al., 2015), of which more-domesticated lines show traits such as lower cognitive ability to search for habitats and food, and of concealment to avoid predation risk (Matsuzaki et al., 2009), which makes it easier for them to be caught by fishermen (Beukema, 1969; Raat, 1985; Klefoth et al., 2013). Lower cognitive abilities are associated with traits acquired during the domestication process, e.g., increased food-related activity such as faster ingestion of food items, higher foraging rates and bolder-foraging behaviour (Klefoth et al., 2012, 2013, 2017), which are strengthened during domestication because of modified selection for faster growth (Price, 1999; Huntingford et al., 2010; Johnsson et al., 2014).

Changes in pigmentation are well-known morphological adaptations that occur during the domestication of animals (Clutton-Brock, 1999; Cieslak et al., 2011). The pleiotropic impact of genes involved in pigmentation is associated with many physiological and behavioural traits and is correlated with the life strategy of an individual (Pryke et al., 2007; Ducrest et al., 2008), with potential evolutionary consequences (Caro, 2005; Endler and Mappes, 2017). The intensity of individual pigmentation can be considered an honest signal of the fitness of an individual, e.g., greater success in resource allocation by more pigmented individuals. For example, higher amounts of carotenoid pigments, which cannot be synthesized directly in the body and must be taken through food (Kodric-Brown, 1989), are usually linked to better health status (Kolluru et al., 2006, 2009; Maan et al., 2006; Stephenson et al., 2020), greater social status (Blount and McGraw, 2008; Sefc et al., 2014), success in mate selection (Kodric-Brown, 1989; Grether, 2000; Sefc et al., 2014), higher aggressiveness (Evans and Norris, 1996; Price et al., 2008; et al., 2021) or greater resistance to stress (Nakano, 2020; Nakano and Wiegertjes, 2020). Similarly, melanin-based pigmentation is linked to individual quality and fitness (Ducrest et al., 2008; Da Silva et al., 2013). The melanocortin hypothesis suggests that coloration phenotypes alter animal physiology and behaviour (Ducrest et al., 2008; Cal et al., 2017). Darker-pigmented phenotypes usually show higher aggressiveness (Horth, 2003; Roulin and Ducrest, 2011; Dijkstra et al., 2017), higher resistance to stress (Ducrest et al., 2008; Kittilsen et al., 2009; Khan et al., 2016), and to parasites and overall better immune systems (Ducrest et al., 2008; Kittilsen et al., 2012; Parejo and Avilés, 2020) and higher sexual activity than lighter-pigmented phenotypes (Horth, 2003, 2004; Roulin and Ducrest, 2011; Culumber et al., 2014).

Physiological and behavioural traits are commonly associated with the intensity of pigmentation; however, the correlation between individuals' traits and body pigmentation has rarely been studied in fish. Hence, in our study, we performed maze and field experiments and collected complex data about the behaviour and physiological response to stress of two scale phenotypes of the common carp: the wild-coloured phenotype and the orange-coloured phenotype. Movement activity is considered to display adaptive characteristics (Reebs, 2002; Kronfeld-Schor and Dayan, 2003) and be dependent, for example, on the stress level (Lima and Bednekoff, 1999) and resource availability (Larranaga and Steingrímsson, 2015). Specifically, variability in the movement activity of common carp was observed in different habitats; with the maximum movement activity recorded either during daylight (Rahman and Meyer, 2009; Benito et al., 2015) or at night (Žák, 2021; Hundt et al., 2022). Exploratory behaviour is an individual's response to a novel stimulus (Réale et al., 2007; Conrad et al., 2011) and its higher level indicates a better ability of an individual to expand its range of movement (Dingemanse et al., 2003), to find resources such as food and/or concealments (Schmitz et al., 2015; Germano et al., 2017), and to display greater resistance to stress (Eronen et al., 2023).

In our study, we tested the hypothesis that orange-coloured koi carp would exhibit i) lower exploratory behaviour and ii) lower sensitivity to stress than would those with wild-coloured phenotype. To test this hypothesis, individuals of both phenotypes were released into the experimental maze, and movement activity and exploratory behaviour were

observed. Subsequently, the fish were exposed to stress stimuli, and blood samples were collected to analyse the physiological status of the experimental individuals. Afterwards, radio tags with temperature and activity sensors were implanted into the fish to observe movement activity during a 24-h cycle, after which the fish were released into an unfamiliar riverine environment. The gathered data revealed physiological and behavioural differences between the observed phenotypes and facilitated discussion of their potentially different abilities to use resources in aquaculture and in the wild.

2. Material and methods

2.1. Experimental animals

The experimental fish used were hatchery-reared common carp of two phenotypes (wild-coloured phenotype and the orange-coloured phenotype, Koi in the variety Orenji ogon) obtained from a local fish supplier (Czech Fishery Ltd.; Czech Republic). Before the experiment, both phenotypes were handled equally in the same facility for ca. one year. They were held in two identical adjacent ponds (one for wild-coloured phenotype 49°09'18.3"N 14°09'58.5"E and one for koi phenotype 49°09'19.0"N 14°09'57.2"E; 398 m a.s.l.; dimensions 36x23m and average depth 80 cm each). The ponds were fed from the Blanice River. Every pond included one hundred specimens. The fish were fed De Heus pellets (www.deheus.cz). The fish were fed 5 days a week (Mon – Fri). At the same time, there was a check on the consumption of the feed ration from the previous day. The area is fenced and protected from terrestrial predators, however, avian predators such as herons may occasionally occur. Randomly selected individuals were carefully netted and subjected to the following procedures four weeks prior to the start of the experiment. Fish were tagged with a passive integrated transponder (PIT; Trovan ID 100, mass: 0.1 g in air, dimensions: 12 mm × 2.1 mm; EID Aalten B.V., Aalten, Netherlands) after being anaesthetized with 2-phenoxyethanol (0.2 ml l⁻¹; Merck KGaA, Germany). The PITs were inserted into the dorsal musculature using a syringe. A total of 31 koi (mean weight 239 g, range 140–362 g) and 31 wild-coloured (mean weight 297 g, range 139–524 g) juvenile carp were used. No significant differences in size were detected between the koi and wild-coloured phenotype carp ($P > 0.1$). Two holding mesocosms (one per phenotype) were used to create phenotypically segregated shoals of familiar individuals. The mesocosms (footprint 6 × 12 m, depth in the central part 1.5 m, depth of shallows on both sides 0.5 m) had a natural bottom substrate (sand and gravel) and artificial walls made of concrete. The water was continuously renewed by an inflow system, and the temperature during the acclimatization period varied between 14.4 and 20.1 °C. The fish were held under a natural photoperiod and fed De Heus pellets (www.deheus.cz) once per day. Fish health, defined as a normal appearance and behaviour, including normal body position, movement, and food intake (FAO, 1983), was monitored daily.

2.2. Experimental design

All the procedures and measurements were designed to reduce the suffering and manipulation of the experimental animals according to the EU-Harmonized Animal Welfare Act of the Czech Republic (Law no. 246/1992, § 19, letter c) and were carried out with the relevant permission (MZE-13122/2022-13114).

2.2.1. Experiment I: Experimental maze

The experimental maze was constructed in a separate mesocosm than the holding mesocosms (footprint 5 × 6 m; depth in the central part 1 m; depth of shallows on both sides 0.3 m; other features, such as substrate and water renewal, were identical to those of holding mesocosms). The whole mesocosm was adopted to represent a complex T-maze with several T-junctions (Fig. 1). The left and right parts of the maze were axisymmetric, i.e., identical. The passage from the deep central part to

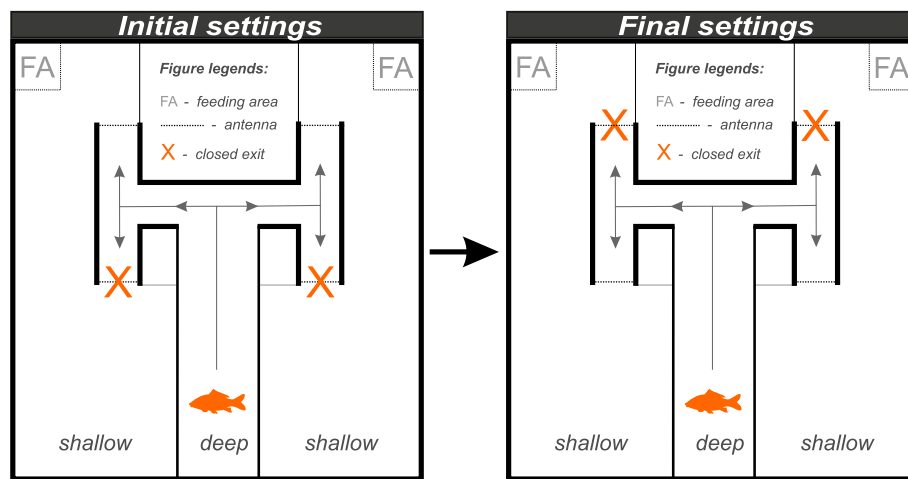


Fig. 1. Illustrative figure of mesocosm with a complex T-maze with several T-junctions. Initial and final settings are displayed.

the shallows was allowed only through the T-junctions (width 0.5 m, length of every arm 1 m). One T-junction was on the left side, and the other was on the right side of the corner of the deep section. Therefore, the first decision on whether to turn left or right was made in the deep part, and the second decision was made in the T-junction. To examine the movement of the fish through the maze, a PIT system with 8 antennas (inner area 0.4×0.4 m; designed as frames that detected the fish swimming through) was used. The antennas were connected to a recorder that stored the detection information (PIT tag code, date, time, and antenna number) in its internal memory. An antenna of the PIT system was placed at each end of every T-junction (4 antennas in all) to examine where the individual fish entered the shallow part. Feeding points placed in the shallows were bounded by 2 antennas each to examine the presence of fish in this area of interest. Cognitive skills were recorded according to behavioural responses to the two altered settings of the experimental maze. In the initial settings, the exits from the T-junctions closer to the feeding area were open, and the other exits were closed, resulting in left/right and right/left turn throughput tracks. The final settings were the opposite, i.e., the exits from the T-junctions further to the feeding area were opened, and the other exits were closed, resulting in left/left and right/right turn throughput tracks. Before initiating exploration at each setting instance, all individuals of one phenotype were placed in the deep section of the maze with the entrances to the T-junctions closed. These entrances were subsequently opened, and the fish were allowed to explore the maze for seven subsequent days. At the end of this period, the entrances to T-junctions were closed again, all individuals were gently moved to the deep section of the maze, and the maze was altered to the final setting. Thereafter, the entrances were opened again, and the fish were allowed to explore the whole maze for another seven days. After this period, individuals were relocated to their original mesocosm, and the same procedure was applied for fish of the second phenotype, resulting in a total of 28 days of continuous monitoring. The koi phenotype was observed first, followed by the wild-coloured phenotype. The order was determined randomly. All individuals of one phenotype were immediately introduced to the maze to enable their natural schooling behaviour (e.g., Köhler, 1976; Huntingford et al., 2010). Monitoring took place in high summer (mid-June–mid-July) to ensure minimal environmental variability, especially in terms of temperature and day length. The water temperature was measured continuously using an automatic logger. No significant temperature differences were detected between the koi (mean 18.32 °C; range 14.9 – 25.0 °C) and the wild-coloured (mean 18.44 °C; range 15.6 – 23.1 °C) phenotype monitoring events ($P > 0.1$).

At the end of the experiment, all the fish were recaptured using nets and gently removed to an outdoor holding tank with flowing water. Subsequently, blood samples were taken from every individual for

haematological and biochemical analyses. Blood was extracted from the vena caudalis using a heparinized syringe (heparin inj., Leciva, Czech Republic) according to unified methods for the haematological examination of fish (Borges et al., 2007; Sudová et al., 2009). For biochemical plasma analysis, blood was separated via centrifugation at $12,000 \times g$ for 10 min at 4 °C, and plasma samples were stored at -80 °C until analysis. Biochemical indices were obtained using an ABL90 FLEX blood gas analyser (RadiometerMedical ApS, Brønshøj, Denmark) and a VETTEST 8008 analyser (IDEXX Laboratories, Inc., Westbrook, ME, USA; Gallardo et al., 2010; Li et al., 2011). The complete list of analysed haematological and biochemical indices can be found in Table 1.

2.2.2. Experiment II: Behaviour in the riverine environment

The second experiment aimed to assess common carp behaviour after stocking in a riverine environment, which is a common management practice in the Czech Republic. First, the fish were left undisturbed in the holding mesocosms for 14 days after Experiment I. Subsequently, after being anaesthetized with 2-phenoxyethanol (0.2 ml l^{-1} ; Merck KGaA, Germany), the fish were tagged with radio telemetry transmitters with temperature and activity sensors (MST-720-MT, mass: 1.8 g in air, with an operational life of c. 140 days; Lotek Engineering, Inc., Canada). Transmitters were implanted in the body cavity of each fish through a mid-ventral incision that was closed with three or four separate stitches using a sterile, braided, absorbable suture (Ethicon-coated VICRYL). Then, individuals were kept in cages immersed in the holding tanks for approximately 30 min after transmitter implantation to allow them to recover. Finally, they were then stocked in the Berounka River (Elbe catchment area; $49^{\circ}559$ N; $14^{\circ}149$ E; long-term average flow $Q_{330} = 36$ $m^3 s^{-1}$; width between 68 and 127 m; for a full site description, see Slavík et al., 2007).

The fish were monitored for approximately 2 months after release (29th July - 11th September). All the fish within the study site were tracked to check their position, and a group of randomly selected individuals of both phenotypes was tracked once every 7 days during a 24-h cycle. Eighteen to thirty-five specimens were tracked during every 24-h cycle, with the koi and wild-coloured phenotypes represented as equally as possible, depending on the tracking conditions. The tracking equipment included two radio receivers (Lotek SRX_600; Lotek Engineering, Inc., Ontario, Canada) and a three-element Yagi antenna equipped with a compass. Compass bearings were taken in the transmitter direction from locations positioned with the help of a GPS (GPS map 76S, Garmin Ltd., USA). A computer program was developed to obtain fish position coordinates and to plot them on a map using the biangulation method proposed by White and Garrot (1990). The positions of the fish were determined during 8 subsequent 3-h intervals (06:00–08:59, 09:00–11:59, 12:00–14:59, 15:00–17:59, 18:00–20:59,

Table 1

Haematological and biochemical indices of koi and wild-coloured carp phenotypes. The table shows variabilities across the phenotypes (significant relationships highlighted as bold) including mean raw ($\pm$ S.D.) values of the variables (significantly higher values highlighted as bold).

Variable	Significance	KOI (mean $\pm$ S. D.)	WILD (mean $\pm$ S. D.)
Haematocrit (l/l)	$F = 24.78$; $p < 0.0001$	0.37 ± 0.04	0.32 ± 0.04
Haemoglobin concentration (g/l)	$F = 1.08$; $p > 0.3037$	94.24 ± 29.91	87.09 ± 27.74
Erythrocyte count (T/l)	$F = 13.74$; $p > 0.0006$	1.63 ± 0.21	1.47 ± 0.21
Leukocyte count (G/l)	$F = 0.25$; $p > 0.6178$	33.12 ± 9.99	31.56 ± 12.94
Mean erythrocyte haemoglobin (pg)	$F = 0.16$; $p > 0.6943$	57.89 ± 16.35	59.77 ± 17.16
Mean erythrocyte volume (fl)	$F = 0.58$; $p > 0.4495$	230.06 ± 26.29	218.65 ± 28.47
Mean erythrocyte haemoglobin (pg)	$F = 0.37$; $p > 0.5454$	255.01 ± 83.11	274.07 ± 67.49
Lymphocyte (%)	$F = 14.24$; $p > 0.0005$	92.6 ± 3.31	88.82 ± 5.54
Monocyte (%)	$F = 2.60$; $p > 0.1134$	3.54 ± 1.73	4.04 ± 2.69
Segment neutrophils (%)	$F = 4.64$; $p > 0.0364$	1.77 ± 1.41	0.8 ± 0.95
Band neutrophils (%)	$F = 0.18$; $p > 0.6761$	0.2 ± 0.3	0.29 ± 0.53
Cortisol (ng/ml)	$F = 4.68$; $p > 0.0358$	80.84 ± 39.66	61.74 ± 26.06
Albumin (g/l)	$F = 5.22$; $p > 0.0270$	11.74 ± 1.06	11.06 ± 0.96
Globulin (g/l)	$F = 4.02$; $p > 0.0508$	23.09 ± 2.65	21.61 ± 2.61
Urea (mmol/l)	$F = 0.00$; $p > 0.9872$	2.71 ± 0.38	2.7 ± 0.49
Alanine aminotransferase (μ kat/l)	$F = 17.97$; $p > 0.0001$	1.17 ± 0.28	0.81 ± 0.29
Aspartate aminotransferase (μ kat/l)	$F = 14.02$; $p > 0.0005$	3.52 ± 0.98	2.53 ± 0.68
Calcium (mmol/l)	$F = 10.83$; $p > 0.0019$	2.11 ± 0.17	2.01 ± 0.29
Phosphorus (mmol/l)	$F = 15.49$; $p > 0.0003$	2.64 ± 0.42	2.09 ± 0.54
Total protein (g/l)	$F = 5.44$; $p > 0.0241$	34.87 ± 3.17	32.67 ± 3.21
Glucose (mmol/l)	$F = 0.03$; $p > 0.8725$	4.62 ± 0.81	4.66 ± 1.22
Ammonia (μ mol/l)	$F = 2.74$; $p > 0.1044$	181.03 ± 41.78	221.16 ± 76.38
Magnesium (mmol/l)	$F = 8.3$; $p > 0.0060$	1.21 ± 0.09	1.13 ± 0.11
Triglyceride (mmol/l)	$F = 95.11$; $p < 0.0001$	3.78 ± 0.57	2.23 ± 0.53
Lactate (mmol/l)	$F = 1.86$; $p > 0.1789$	6.46 ± 1.81	5.55 ± 1.61
Creatinine (μ mol/l)	$F = 28.82$; $p < 0.0001$	36 ± 9.59	20.74 ± 7.73
Chloride (mmol/l)	$F = 11.49$; $p > 0.0014$	105.61 ± 3.49	99.96 ± 10.04
Potassium (mmol/l)	$F = 4.75$; $p > 0.0345$	1.90 ± 0.33	2.11 ± 0.41
Sodium (mmol/l)	$F = 13.68$; $p > 0.0006$	137.32 ± 8.7	125.38 ± 9.43
Total bilirubin (μ mol/l)	$F = 35.80$; $p < 0.0001$	4.77 ± 2.53	2.12 ± 1.06
Cholesterol (mmol/l)	$F = 77.89$; $p < 0.0001$	3.13 ± 0.54	1.74 ± 0.48

21:00–23:59, 24:00–02:59 and 03:00–05:59 h). The temperature (mean 21.6°C , range 10.8 – 28.6°C ; Extech EC400, FLIR Commercial Systems, Inc., U.S.A.) and flow (mean $10.5\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ range 5.6 – $20\text{ m}^3\text{s}^{-1}$; provided by the local river authority) were measured during the tracking sessions. Temperature and motion data from the sensor transmitters were

automatically stored and subsequently downloaded from the receiver.

2.3. Data analyses

2.3.1. Experiment I

Over 800 thousand raw data points were obtained from the experimental maze. We defined the number of times antennas were passed by an individual as a general measure of individual movement activity based on the activity measurements of juvenile chubs *Squalius cephalus* (L. 1758) (Horký et al., 2014) or catfish *Silurus glanis* (L. 1758) (Slavík et al., 2016a). We employed a regular 5-min grid approach to address a kind of M-dependence structure hidden within the data (e.g., Moon and Velasco, 2013). The M-dependence refers to dependent structured variables that can be transformed into independent variables by removing consecutive observations. In our case, M-dependence was caused by multiple records per fish within a short period. Thus, the ‘maze activity’ of individual fish was calculated as the number of artificial channel units passed within the 5-min time grid. Three light intervals (day, twilight and night) were used to describe the diel activity patterns according to Slavík et al. (2007). Exploratory behaviour was considered the ability of an individual to find food by exploring the path in the maze, including the change in food positioning in the maze during the experiment. ‘Exploration’ was defined as the time (s) needed to explore the whole maze, i.e., the time between the initial detection of an individual by the first and last antenna (regardless of their order). Utilization of the feeding area was defined as the binomial variable indicating whether the individual was detected (1) or not (0) in the feeding area. ‘Occurrence in the left’ was defined as the binomial variable indicating whether the individual was detected (1) or not (0) in the left part of the whole maze. Accordingly, it was defined whether the individual was detected ‘first in the left’ part of the whole maze (1) or not (0) after initiating monitoring. The last two variables were used to describe laterality of the species.

2.3.2. Experiment II

Over 1400 raw radiotelemetry data points from 39 individuals (19 koi and 20 wild-coloured phenotype individuals) were included in our analyses. Four specimens were caught by herons shortly after tagging. Another 19 specimens disappeared from the study site throughout the duration of the study. These specimens may have relocated downstream from the 3.5 km long study stretch bounded by weirs, or they were also predated upon. Both options are common fates for hatchery-reared fish after stocking (e.g., Thompson et al., 2016). Movement during a 24-h cycle was determined as the distance (m) between fish positions at two subsequent 3-h intervals and is henceforth referred to as ‘field activity’. Three ‘light intervals’ (day, twilight and night) were used to describe the diel activity patterns just as in Experiment I. The temperature (ranging from -6 to 34°C ; 50 stepwise temperature values, i.e., accuracy to 0.8°C) and motion (binomial variable; 0 – nonmotion; 1 – motion) sensor transmitters automatically saved individual data every 10 s. To avoid the dependence of consecutive points in the raw continuous data, as noted above (a type of M-dependence structure; Moon and Velasco, 2013), every fish was assigned one mean temperature and motion value in every interval of diel observation (8 subsequent 3 h intervals). The final sensor data are further referred to as ‘body temperature’ and ‘motion’.

2.4. Statistical analyses

Statistical analyses were performed using the SAS software package (SAS Institute, Inc., version 9.4; www.sas.com). Separate generalized linear mixed models with random factors were fitted to analyse the variables ‘maze activity’, ‘field activity’, ‘exploration’, ‘occurrence in the left’, ‘first in the left’ and ‘utilization of the feeding area’. Mixed models are a generalization of standard models, e.g., GLM, with generalization indicating that the data are permitted to exhibit correlation and nonconstant variability. This method is used to cope with repeated

measures experiments in which people or animals are the subjects and the subjects are declared random because they are selected from a larger population in which generalizations are required (SAS Institute Inc., 2004). Therefore, in the present study, factors were applied to account for the repeated measures introduced by using the same experimental units (i.e., individual fish). More detailed information about the mixed models can be found elsewhere (e.g., Searle et al., 1992; Breslow and Clayton, 1993; SAS Institute Inc., 2004). A generalized linear mixed model (GLMM; SAS procedure PROC GLIMMIX) with a Poisson distribution was applied to analyse the variable ‘maze activity’, and GLMM with a binary distribution was applied to analyse the variables ‘occurrence in the left’, ‘first in the left’ and ‘utilization of the feeding area’. A GLMM with a normal distribution (SAS procedure PROC MIXED) was applied to analyse ‘exploration’ and ‘field activity’, log₁₀-transformed to meet normality requirements prior to the analyses. The significance of the explanatory variables and their interactions were assessed using F tests. Least-squares means (henceforth referred to and in bar charts presented as the ‘adjusted mean’ of model predictions) were subsequently computed for the different classes of class variables. Differences between the classes were determined with a *t*-test, and the Tukey–Kramer adjustment was used for multiple comparisons. The degree of

freedom was calculated using the Kenward–Roger method (Kenward and Roger, 1997).

Haematological and biochemical indices were analysed using a multivariate analysis of variance (MANOVA) approach in a GLM procedure. The data were log₁₀ or square-root transformed for normality prior to the GLM analyses when needed. Wilks' lambda statistic was tested with approximations based on the F distribution as a measure of the overall effect of phenotype (koi, wild-coloured) on biochemical data. A separate analysis of variance was subsequently performed for each haematological/biochemical variable using F tests. To account for the repeated measurements collected for the same experimental units (individual fish), we used a REPEATED statement.

To test cross-trait correlations, we used Spearman correlations according to Brodin et al. (2013). Every individual was assigned one mean value per trait (i.e., ‘maze activity’, ‘field activity’, ‘exploration’, ‘motion’ or ‘body temperature’). Cross-trait correlations for each phenotype (koi and wild-coloured) were tested separately. A significant relationship indicated the occurrence of a behavioural syndrome between the two individual traits tested.

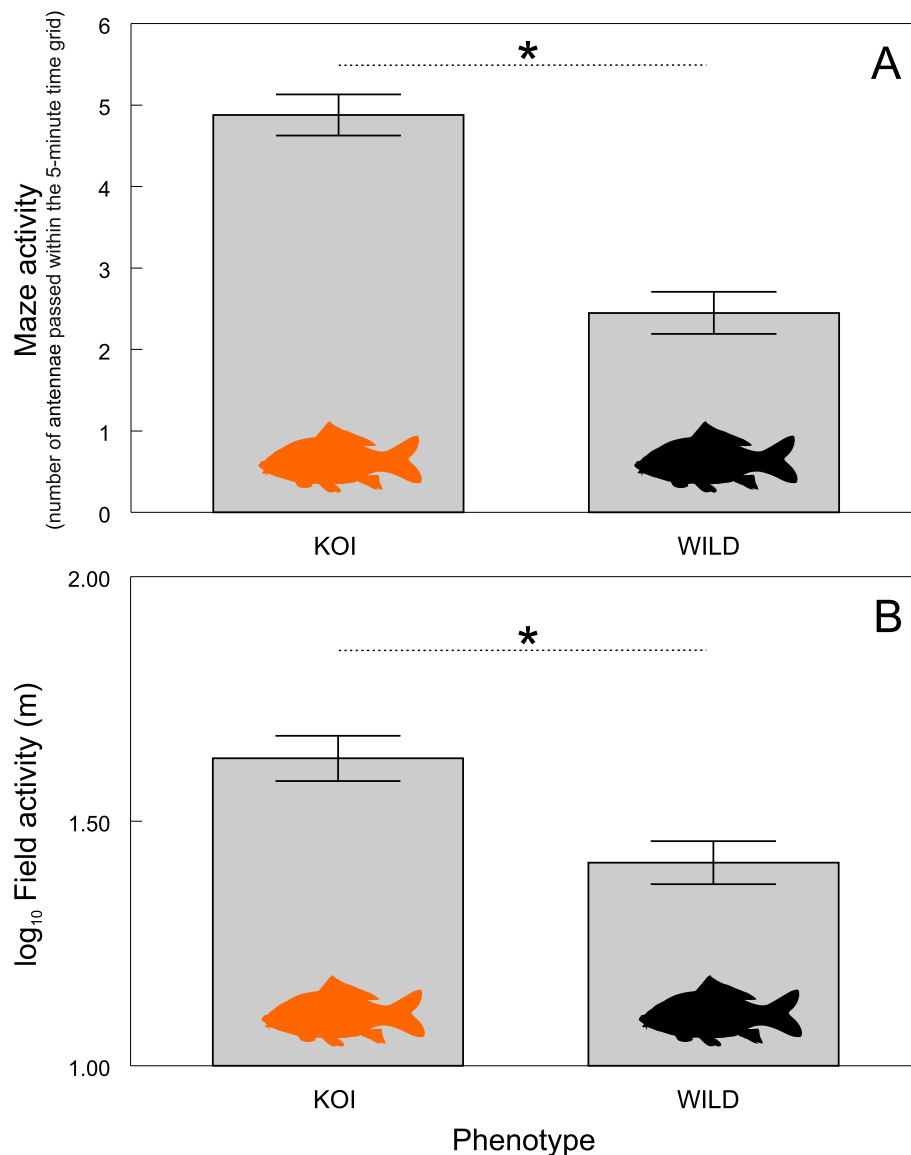


Fig. 2. Maze (A) and field (B) activity across the carp phenotype. Values are adjusted means ($\pm$ S.E.) predicted from the mixed model. Asterisks indicate significant differences (Adj. *p* < 0.05).

3. Results

3.1. General behavioural patterns

The koi phenotype exhibited greater activity than did the wild-coloured conspecifics in the experimental maze ($F_{1, 61.97} = 45.59$, $p < 0.0001$; Fig. 2A) as well as after stocking in the riverine environment ($F_{1, 42.2} = 12.33$, $p < 0.0011$; Fig. 2B). A common peak in nocturnal activity in the experimental maze was observed ($F_{2, 1} = 36,562.5$, $p < 0.0037$; Fig. 3A). While there was no significant difference in the activity of either phenotype at night, the koi phenotype was less active during the daytime ($F_{3, 1} = 9915.37$, $p < 0.0074$; Fig. 3B).

3.2. Cognitive skills

Cognitive skills were recorded as a behavioural response to the altered settings of the experimental maze as well as a response to the unknown riverine environment. Carps commonly utilized their cognitive skills as the time needed to explore the whole maze ($F_{1, 124} = 47.67$, $p < 0.0001$; Fig. 4A), and their activity ($F_{1, 124} = 2195.76$, $p < 0.0001$; Fig. 4B) was lower in the initial setting than in the final setting. The koi

phenotype needed more time to explore the whole maze ($F_{1, 124} = 194.04$, $p < 0.0001$; Fig. 5A), and their exploration time did not change between the maze settings ($F_{1, 124} = 43.02$, $p < 0.0001$; Fig. 5B). However, the wild-coloured conspecifics were able to improve their performance, which resulted in a decrease in exploration time from the initial to the final setting (Fig. 5B). Improved exploration by the wild-coloured phenotype was also accompanied by increased utilization of the feeding area during the final settings of the experimental maze, while the opposite was true for the koi conspecifics ($F_{2, 159.3} = 1019.55$, $p < 0.0001$; Fig. 5C). In other words, the wild-coloured phenotype utilized previous knowledge of the maze to increase its presence in the feeding area. Improved exploration by the wild-coloured phenotype was also accompanied by a decrease in nocturnal activity from the initial to the final maze settings ($F_{6, 1} = 1546.2$, $p < 0.0195$; Fig. 6A) as well as a peakless activity pattern in the riverine environment ($F_{4, 1398} = 7.04$, $p < 0.0001$; Fig. 6B). In contrast, impaired exploration of the koi phenotype resulted in an increase in nocturnal activity from the initial to the final maze settings (Fig. 6A) as well as maintenance of the nocturnal activity peak after stocking in the riverine environment (Fig. 6B).

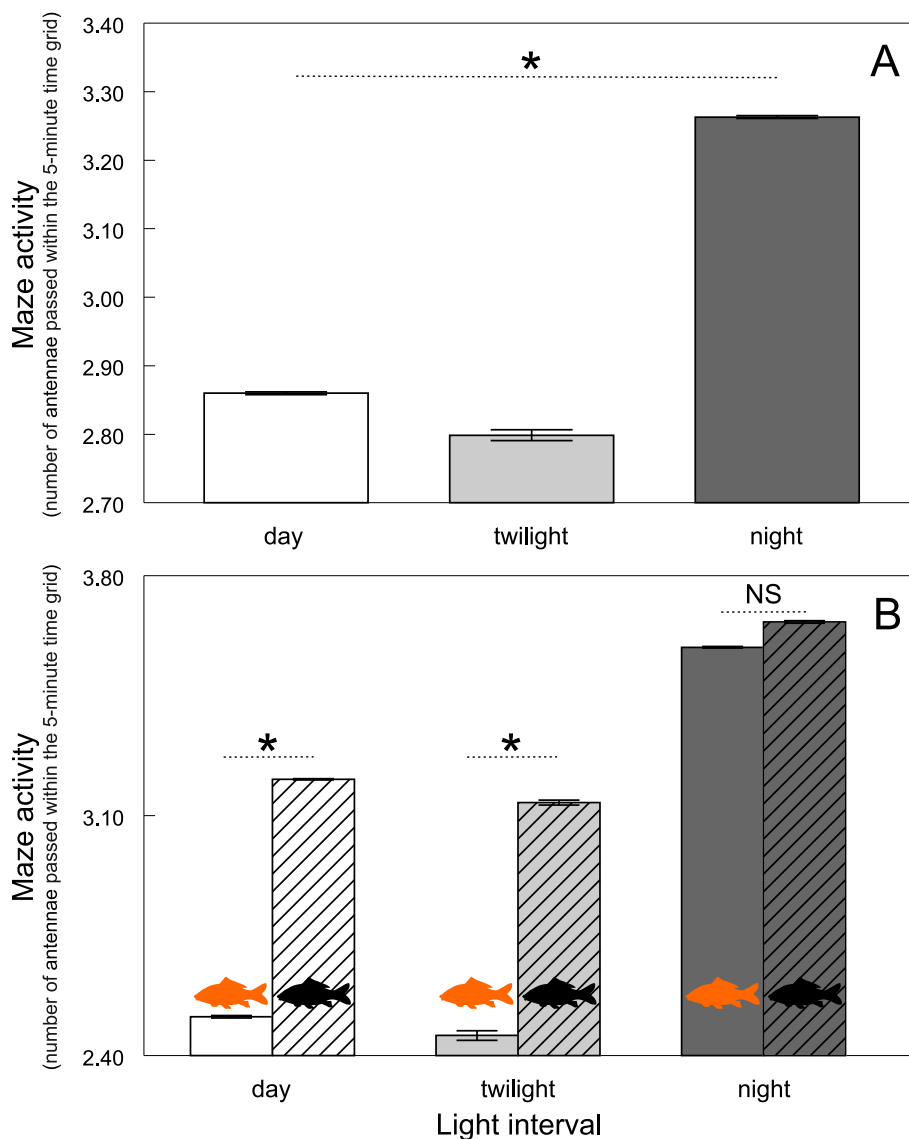


Fig. 3. Maze activity across light intervals. General (A) and carp phenotype (B; KOI – orange silhouette, empty bar; WILD – black silhouette, hatched bar) patterns are displayed. Values are adjusted means ($\pm$ S.E.) predicted from the mixed model. Asterisks indicate significant differences (Adj. $p < 0.05$).

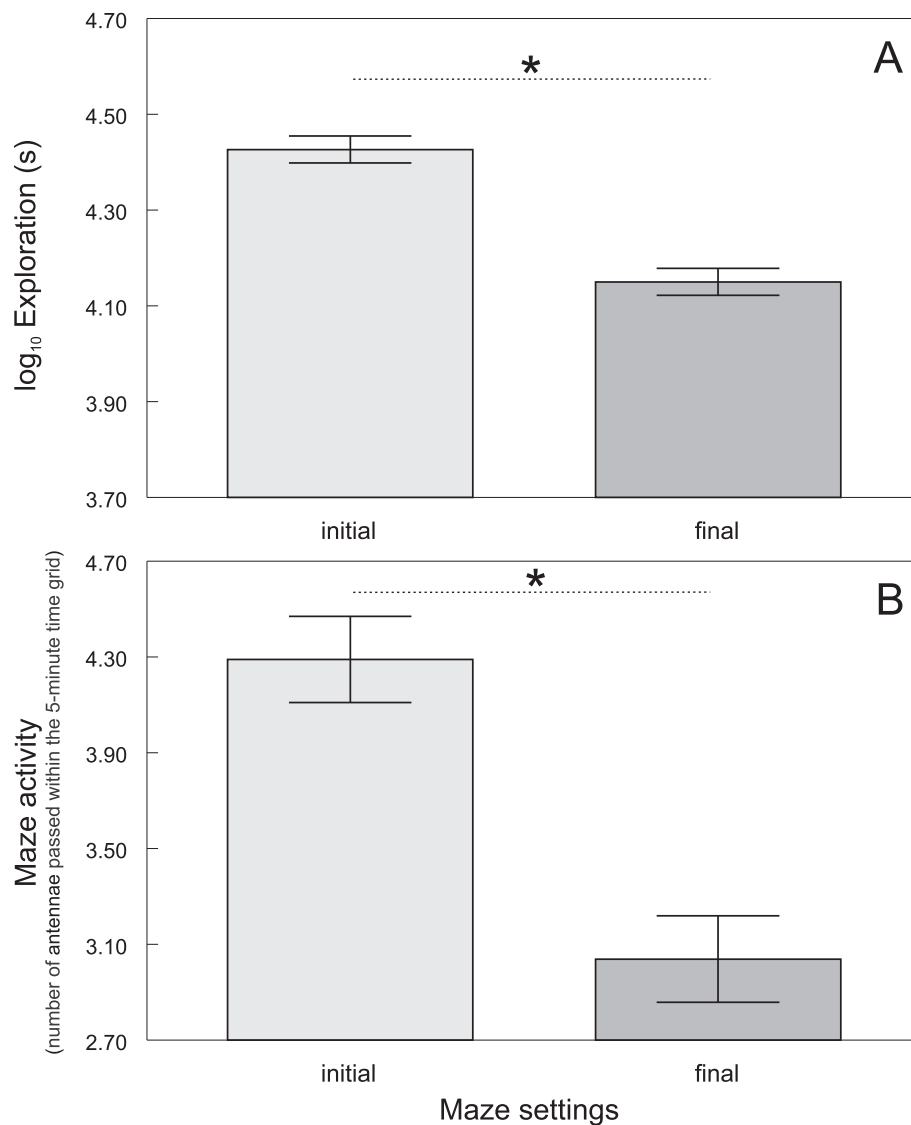


Fig. 4. Exploration (A) and maze activity (B) across initial and final maze settings. Values are adjusted means ($\pm$ S.E.) predicted from the mixed model. Asterisks indicate significant differences (Adj. $p < 0.05$).

3.3. Laterality

The probability of occurrence in the left part of the maze increased from the initial to the final settings for both phenotypes ($F_{3, 298.4} = 283.93$, $p < 0.0001$). The final settings consisted of left/left and right/right turn throughput tracks, suggesting an easier way for a lateral biased individual to get through the maze. Accordingly, the probability that the individual would be detected in the left part of the maze for the first time after the beginning of observations was greater during the final settings for the wild-coloured phenotype fish ($F_{3, 120} = 3.61$, $p < 0.0154$), suggesting that their bias towards detouring a barrier preferentially occurred leftwise.

3.4. Behavioural syndromes

There was a general difference between the carp phenotypes in the expression of the behavioural syndromes, as the koi phenotype exhibited only one significant relationship between traits, whereas the wild-coloured phenotype exhibited eight significant relationships between traits from ten possible combinations (Table 2). While koi carp exhibited a significant positive relationship between activity in the riverine environment and that in the experimental maze, the wild-coloured carp

exhibited the opposite relationship (i.e., negative correlation) between these variables. Furthermore, carp with the koi phenotype exhibited no relationship between exploration and activity in the maze, while their wild-coloured conspecifics exhibited a negative relationship between these variables. In other words, the more the wild-coloured fish were active, the less time they needed to explore the maze, suggesting that their activity was related to efficient exploration. Body temperature in the wild-coloured phenotype was significantly related to all the other observed variables. In contrast, there was no significant relationship between body temperature and the other variables in the koi phenotype.

3.5. Biochemical indices

Haematological and biochemical data suggest that the phenotype has an overall effect on the enzyme activities and plasma ion concentrations in carp ($F_{32, 15} = 7.55$, $p < 0.0001$). Specifically, significant differences were detected in 19 of the 31 indices (Table 1). Except for the potassium levels, which showed slightly higher values in the wild-coloured phenotype than in the koi phenotype, all the other indices were higher in the koi phenotype. Inter alia, cortisol (orange coloured phenotype: 80.84 ± 39.66 ng/ml; wild-coloured phenotype: 61.74 ± 26.06 ng/ml) and erythrocyte levels (orange-coloured phenotype: 1.63 ± 0.21 T/l;

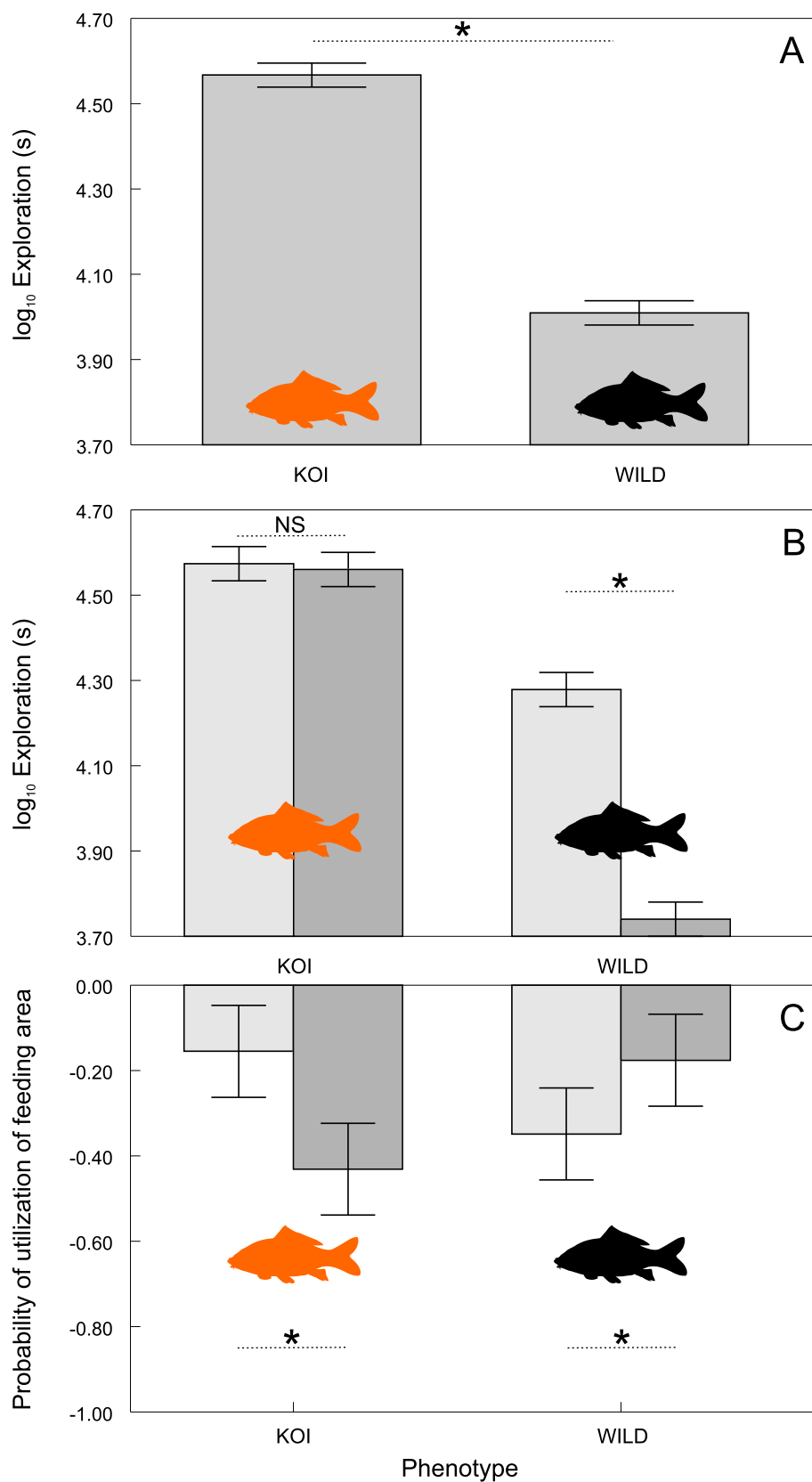


Fig. 5. Exploration (A, B) and utilization of feeding area (C) across carp phenotypes. General (A) and maze settings (B, C; INITIAL – light grey bar; FINAL – dark grey bar) patterns are displayed. Values are adjusted means ($\pm$ S.E.) predicted from the mixed model. Asterisks indicate significant differences ($Adj. p < 0.05$).

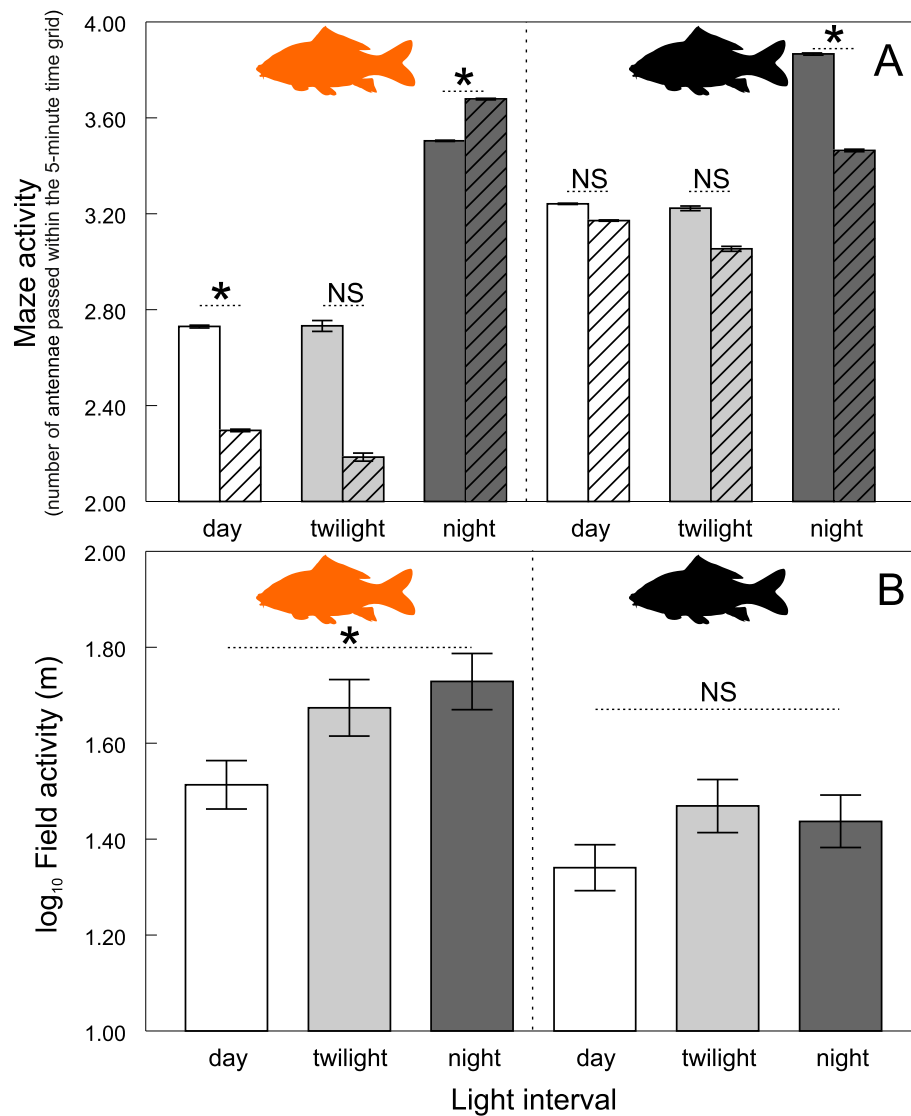


Fig. 6. Maze (A) and field (B) activity across phenotypes and light intervals. Maze activity (A) is further displayed across the maze settings (INITIAL – empty bar; FINAL – hatched bar). Values are adjusted means (+/– S.E.) predicted from the mixed model. Asterisks indicate significant differences (Adj. $p < 0.05$).

Table 2

The cross-trait correlation table showing the Spearman correlation coefficients for all observed traits. Significant relationships ($p < 0.05$) are highlighted in bold and indicate the existence of a behavioural syndrome between two individual traits of the koi and wild-coloured carp phenotypes.

	Field activity		Body temperature		Motion (sensor)		Exploration		Maze activity	
Field activity	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD
	$\rho = 1.00$	$\rho = 1.00$								
	$n = 19$	$n = 20$								
Body temperature	N.A.	N. A.	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD
	$\rho = -0.30$	$\rho = 0.69$								
	$n = 19$	$n = 20$								
Motion (sensor)	$p < 0.21$	$p < 0.01$	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD
	$\rho = 0.08$	$\rho = 0.72$								
	$n = 19$	$n = 20$								
Exploration	$p < 0.75$	$p < 0.01$	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD
	$\rho = -0.2$	$\rho = 0.38$								
	$n = 19$	$n = 20$								
Maze activity	$p < 0.42$	$p < 0.1$	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD	KOI	WILD
	$\rho = 0.60$	$\rho = -0.49$								
	$n = 19$	$n = 20$								
	$p < 0.01$	$p < 0.05$	$p < 0.49$	$p < 0.01$	$p < 0.36$	$p < 0.05$	$p < 0.79$	$p < 0.01$	N.A.	N. A.

wild-coloured phenotype: 1.47 ± 0.21 T/l) can be suggested as indicators of increased stress in the koi phenotype, while other indices, such as alanine and aspartate aminotransferases, creatinine or bilirubin levels, presumably indicate impairment of internal organs of the koi phenotype.

4. Discussion

The genetic regulatory mechanisms underlying fish skin coloration and pigmentation are still relatively unexplained (Luo et al., 2021; Luo et al., 2021). Specific coloration during ontogenetic development and relation of individual coloration to behavioural and physiological performances are, however, documented (Sköld et al., 2016). The intensity of coloration is closely related to behavioural traits, such as aggressiveness (Horth, 2003; Ziegelbecker et al., 2021) and/or stress resistance (Kittelsen et al., 2009; Nakano and Wiegertjes, 2020). Further research into the related genes is needed to promote genetic association studies with phenotypic traits such as skin colour, coloration patterns, physiological pathways and behavioural patterns (Luo et al., 2021), such as documented, e.g., for the specific behavioural performance of albino fish influenced by pleiotropic function of the *oca2* gene (O'Gorman et al., 2021).

Our results revealed the relationships between the physiology and behavioural performance of both coloured phenotypes of the carp. The orange-coloured koi carp exhibited a reduced exploratory behaviour, lower ability to use previous knowledge on how to repeatedly reach food, lower activity during daylight and less lateralization of their behaviour in the maze than did the wild-coloured carp. In the riverine environment, the behaviour of the koi carp was not related to temperature, while for their wild-coloured counterparts, it was. Furthermore, contrary to our assumptions, the orange-coloured phenotype displayed greater sensitivity to stress, as shown by haematological and biochemical indices. The behavioural and physiological performance of the koi carp corresponded with the copy style conception, in which behavioural performance is reflected in physiological conditions (Øverli et al., 2005; Winberg and Schjolden, 2007; Castanheira et al., 2017). Accordingly, in our study, the performance of the koi carp can be considered a reactive coping style, while the wild-coloured phenotype can be considered a proactive coping style (Pottinger and Carrick, 1999, 2001), which can have negative consequences for management and aquaculture production.

4.1. Stress response

A physiological response of the carp to various stressors, e.g., handling, confinement, crowding and/or sportfishing capture, was observed (Ruane et al., 2002; Saeij et al., 2003; Arlinghaus et al., 2007; Rapp et al., 2012). Carp individuals with a domesticated phenotype exhibit reduced responsiveness to stressors compared to their wild conspecifics (Hancz et al., 2000; Tanck et al., 2002), similar to what has been observed in salmonids (Lepage et al., 2000) and in fish in general (Milla et al., 2021). In our study, analyses of biochemical indices, e.g., poststress plasma cortisol levels, which is considered an important stress indicator (Pottinger and Carrick, 1999; Winberg and Sneddon, 2022), the number of erythrocytes (Velisek et al., 2013; Kondera and Witeska, 2019); and potassium levels (Martemyanov, 2014; Slavík et al., 2017), among others, showed strong stress responses in the orange-coloured koi carp phenotype, while these responses were negligible for their wild-coloured counterparts. The higher stress sensitivity of these fish appeared to be related to their coloration. For example, extremely coloured albino phenotypes, which are not able to synthesise melanin (Oetting and King, 1999), exhibit greater stress (Parodi et al., 2014; Slavík et al., 2022; Valchářová et al., 2022) and parasitic (Bondari, 1984; Cohen et al., 2018) sensitivities than their pigmented counterparts.

4.2. Field and maze activity

In the riverine environment, there was no significant differences in activity between the two phenotypes. In the maze, there was no significant differences in nighttime activity, while a lower activity of the koi carp was observed during the day. The movement activity of the carp varied for different environments, with peaks occurring either during the day (Rahman and Meyer, 2009; Benito et al., 2015) or at night (Žák, 2021; Hundt et al., 2022). Differences in behavioural traits have been recorded in fish with different activity traits during a diurnal cycle (Martorell-Barceló et al., 2023). In the wild, plasticity in movement activity reflects the search for dispersed resources (e.g., Schoener, 1981). In the maze, however, food availability was the same for both phenotypes; hence, the lower daylight activity of the koi carp may be related to the avoidance of fish-eating avian predators in rearing ponds. As is generally known, carps choose habitats based on their ability to escape from predators (Bajer et al., 2012, 2015; Banet et al., 2022); moreover, conspicuously coloured animal phenotypes, including those of fish, e.g., albinos, are stressed during daytime and therefore reduce daytime activities (Stryjek et al., 2013; Valchářová et al., 2022). As the different sensitivities of the two phenotypes to predation risk can be related to environmental conditions (Klefoth et al., 2012), it can be assumed that the experimental conditions in the maze did not provide a comfortable environment to koi carp because these showed no significant differences in activity during daytime in the wild, where there are sufficient concealments, including deep pools. Changes in antipredator behaviours involving light and/or orange colorations in bivalves and echinoderms have been reported (Kehas et al., 2005; Roussel et al., 2019).

4.3. Exploratory behaviour and cognition

The exploratory behaviour of the fish decreased during the experiment in the maze. Koi carp needed more time to explore the whole maze and to find food, and their exploratory behaviour was stable, contrary to that of the wild-coloured phenotype. More exploratory animals are usually bolder (Petersson and Järvi, 2006; Araki et al., 2008), as boldness can be a consequence of limited food resources and low predation risk (Réale et al., 2007; Conrad et al., 2011; Härkönen et al., 2014). Body colouring, specifically the accumulation of carotenoids, is related to either an increase in or no effect on exploratory behaviour (Rowe et al., 2015; Kelleher et al., 2022). Our finding of decreased exploratory behaviour in koi carp can be explained by the relationships among exploratory behaviour, stress response and cognitive abilities.

In addition to the reduced exploratory behaviour, the koi carp displayed significantly greater stress levels than did the wild-coloured phenotype of carp. The behavioural performance of koi carp appears to be more correlated with the behaviour of albinos, which is usually accompanied by reduced exploratory behaviour and lower movement activity (Pisula et al., 2012; Elipot et al., 2013; Slavík et al., 2016b), shyness and greater stress sensitivity (Parodi et al., 2014; Valchářová et al., 2022) and reduced cognitive capabilities (Harker and Whishaw, 2002; Ren et al., 2002) than to those of their pigmented counterparts. In our study, higher activity and stress levels in the koi carp were recorded. It can be assumed that lowered ability to find a feeding area resulting in stress increase can be accompanied by erratic behaviour (Slavík et al., 2022) displayed by higher activity of the koi carp in the maze. In opposite, exploratory behaviour is associated with reduced stress (Øverli et al., 2002; Conrad et al., 2011; Eronen et al., 2023) and boldness-foraging behaviour (Wilson and Godin, 2009; Huntingford et al., 2010; Klefoth et al., 2012), which was displayed by the wild-coloured phenotype in our study. The pleiotropic effects of the genes responsible for coloration are exhibited by the physiology and behaviour of individuals (Horth, 2003; Ducrest et al., 2008; Cal et al., 2017; Li et al., 2017; Cho et al., 2020). In our study, the cognitive capabilities of the koi carp resulted in them being slower to find food than did their wild-

coloured counterparts. The effect of domestication can be manifested in reduced cognitive capabilities (Brown and Laland, 2001; Marchetti and Nevitt, 2003; Matsuzaki et al., 2009; Klefoth et al., 2012, 2017), while more explorative individuals tend to learn faster (Kniel et al., 2020).

4.4. Lateralization

Our findings revealed an increasing probability of fish occurring in the left arm of the maze during the experimental period, which was significantly greater for the wild-coloured phenotype, suggesting that this phenotype presents an interest in getting around the barrier, preferably on the left side. Lateralized behaviour reflects brain asymmetry accompanied by advantages in processing different information simultaneously and solving parallel tasks (Petrazzini et al., 2020). It can be assumed that the left-sided orientation reflects the shoaling behaviour of carps, as the left eye (and right hemisphere) are used for observations of their counterparts (Bisazza et al., 1999; Sovrano et al., 2001; Salva et al., 2012), while the right-sided orientation can be used to bypass barriers (Bisazza et al., 1998). As carps are shoal fish, we can speculate that the wild-coloured phenotype facilitated food searching by using socially shared information more than did the koi carp. Although more observations and data are needed for generalization of the lateralized behaviour of both phenotypes, the differences recorded between the two phenotypes seem to show other behavioural differences between the two phenotypes based on the body colouring.

4.5. Behavioural traits and temperature

The relationships between behavioural traits, e.g., movement activity and exploratory behaviour, allow us to delineate repeatable fish behaviour over time and across scenarios (Réale et al., 2007; Wilson and Godin, 2009; Mazué et al., 2015; DePasquale et al., 2022). Our results revealed a positive correlation between the activity of the koi carp in the wild (field activity) and in the maze. Furthermore, in the maze, there was no relationship between exploratory behaviour and activity. In contrast, the wild-coloured phenotype showed negative correlation between the field and maze activity. Similarly, in the maze, there was a negative correlation between exploratory behaviour and activity; i.e., the more the wild-coloured phenotype individuals were active, the less time they needed to explore the maze, suggesting that their activity was related to efficient exploration. The wild-coloured phenotype showed the same trend in behavioural performance in the unknown riverine environment. Body temperature in the wild-coloured phenotype was significantly related to exploration and activity in the maze and to motion in the field. In the wild, carps often prefer feeding, resting and reproductive locations in shallow floodplain areas with higher temperatures (Bajer et al., 2010; Bajer and Sorensen, 2010; Benito et al., 2015; Banet et al., 2022). In contrast, there were no significant relationship with body temperature in the case of koi carp. Our results revealed differences in the relationship between behavioural performance and temperature preference, which corresponds with the recorded relationship between preferred temperatures and personal traits, revealing a preference for higher temperatures in proactive individuals than in reactive individuals (Cerqueira et al., 2016).

5. Conclusions

Our results showed differences in behavioural and physiological traits between differently coloured phenotypes in fish. The wild-coloured phenotype of the carp displayed activity for 24 h in both observed environments, i.e., in the riverine environment and experimental maze, and showed greater stress resistance and left-sided lateralization. Furthermore, individuals who explored the environment more effectively showed better cognitive skills while searching for food and preferred higher temperatures for some behavioural traits. The recorded behavioural performance of the wild-coloured phenotype correlated

with a proactive coping style, while that of the orange-coloured koi phenotype, e.g., higher sensitivity to stress, mostly nocturnal activity, reduced exploratory behaviour and no relationship with increasing temperature, tended to fit with a reactive coping style. Body colouring and related traits, e.g., sensitivity to parasites and/or stress, appear to play an important role in fish welfare (Kittilsen et al., 2012; Bolnick et al., 2015; Nakano, 2020; Nakano and Wiegertjes, 2020; Parejo and Avilés, 2020; Svitačová et al., 2023). Mixing of differently coloured fish may reduce the welfare of phenotypes more sensitive to stress with reduced competing abilities. Our results suggest this trend for mixed shoals of koi and wild-coloured carp in aquaculture. Further research into genetic regulatory mechanisms relating to coloration is needed to promote genetic association studies with phenotypic traits, physiological pathways and behavioural patterns.

Funding

The funding sources of our study were the European Regional Development Fund (No. CZ.02.1.01/0.0/0.0/16_019/0000845), the Applied research program of the Ministry of Agriculture of the Czech Republic QK21010207 and the VVI CENAKVA Research Infrastructure (ID 90099, MEYS CR, 2019-2022).

Role of the funding source

The authors declare no role of the funding sources in the study design, data collection, analysis and interpretation and writing the article.

Author contributions

Conceptualization: O.S.; methodology: P.H., J.V. and O.S.; validation: K.S., O.S., J.V., and P.H.; formal analysis: P.H.; investigation: O.S., P.H., and J.V.; data curation: K.S.; writing—original draft: K.S., O.S., and P.H.; writing—review and editing: O.S., P.H., J.V., P.L., and T.R.

Ethics approval

All the procedures and measurements were designed to reduce the suffering and manipulation of the experimental animals according to the EU-Harmonized Animal Welfare Act of the Czech Republic (Law no. 246/1992, § 19, art. 1, letter c) and were carried out with the relevant permission (MZE-13122/2022–13,114).

CRediT authorship contribution statement

Kristína Svitačová: Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Data curation. **Ondřej Slavík:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Supervision, Project administration, Investigation, Funding acquisition, Conceptualization. **Josef Velíšek:** Writing – review & editing, Validation, Methodology, Investigation. **Pavel Lepič:** Writing – review & editing. **Tomáš Randák:** Writing – review & editing. **Pavel Horký:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Methodology, Investigation, Formal analysis.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Svitačová, K., Slavík, O., Velíšek, J., Horký, P., 2023. The costs of beauty: colour phenotypes of the common carp differ in behavioural

response and cognition abilities. Mendeley Data V1. <https://doi.org/10.17632/zdp9vvbjgm.1>

Acknowledgements

The authors wish to thank two anonymous referees for their valuable comments and A. Slavíková for help with earlier versions of the manuscript.

References

- Araki, H., Berejikian, B.A., Ford, M.J., Blouin, M.S., 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evol. Appl.* 1, 342–355. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00026.x>.
- Arlinghaus, R., Cooke, S.J., Lyman, J., Policansky, D., Schwab, A., Suski, C., Sutton, S.G., Thorstad, E.B., 2007. Understanding the complexity of catch-and-release in recreational fishing: an integrative synthesis of global knowledge from historical, ethical, social, and biological perspectives. *Rev. Fish. Sci.* 15, 75–167. <https://doi.org/10.1080/10641260601149432>.
- Bajer, P.G., Sorensen, P.W., 2010. Recruitment and abundance of an invasive fish, the common carp, is driven by its propensity to invade and reproduce in basins that experience winter-time hypoxia in interconnected lakes. *Biol. Invasions* 12, 1101–1112. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9528-y>.
- Bajer, P.G., Lim, H., Travaline, M.J., Miller, B.D., Sorensen, P.W., 2010. Cognitive aspects of food searching behavior in free-ranging wild common carp. *Environ. Biol. Fish.* 88, 295–300. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9643-8>.
- Bajer, P.G., Chizinski, C.J., Silbernagel, J.J., Sorensen, P.W., 2012. Variation in native micro-predator abundance explains recruitment of a mobile invasive fish, the common carp, in a naturally unstable environment. *Biol. Invasions* 14, 1919–1929. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0203-3>.
- Bajer, P.G., Parker, J.E., Cross, T.K., Venturelli, P.A., Sorensen, P.W., 2015. Partial migration to seasonally-unstable habitat facilitates biological invasions in a predator-dominated system. *Oikos* 124, 1520–1526. <https://doi.org/10.1111/oik.01795>.
- Balon, E.K., 2004. About the oldest domesticates among fishes. *J. Fish Biol.* 65, 1–27. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00563.x>.
- Banet, N.V., Fieberg, J., Sorensen, P.W., 2022. Migration, homing and spatial ecology of common carp in interconnected lakes. *Ecol. Freshw. Fish* 31, 164–176. <https://doi.org/10.1111/eff.12622>.
- Benito, J., Benjam, L., Zamora, L., García-Berthou, E., 2015. Diel cycle and effects of water flow on activity and use of depth by common carp. *Trans. Am. Fish. Soc.* 144, 491–501. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1017656>.
- Beukema, J.J., 1969. Angling experiments with carp (*Cyprinus carpio* L.). *Neth. J. Zool.* 19, 596–609. <https://doi.org/10.1163/002829669X00044>.
- Bisazza, A., Facchin, L., Pignatti, R., Vallortigara, G., 1998. Lateralization of detour behaviour in poeciliid fish: the effect of species, gender and sexual motivation. *Behav. Brain Res.* 91, 157–164. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(97\)00114-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(97)00114-9).
- Bisazza, A., De Santi, A., Vallortigara, G., 1999. Laterality and cooperation: mosquitofish move closer to a predator when the companion is on their left side. *Anim. Behav.* 57, 1145–1149. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1075>.
- Blount, J.D., McGraw, K.J., 2008. Signal functions of carotenoid colouration. In: Britton, G., Liaaen-Jensen, S., Pfander, H. (Eds.), *Carotenoids: Natural Functions*. Birkhäuser, Basel, Switzerland, pp. 213–236.
- Bolnick, D.I., Shim, K.C., Schmerer, M., Brock, C.D., 2015. Population-specific covariation between immune function and color of nesting male threespine stickleback. *PLoS One* 10, e0126000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126000>.
- Bondari, K., 1984. Comparative performance of albino and normally pigmented channel catfish in tanks, cages, and ponds. *Aquaculture* 37, 293–301. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90295-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90295-3).
- Borges, A., Scotti, L.V., Siqueira, P.W., Zanini, R., Amaral, F.D., Jurinitz, D.F., Wassermann, G.F., 2007. Changes in hematological and serum biochemical values in jundiá *Rhamdia quelen* due to sub-lethal toxicity of cypermethrin. *Chemosphere* 69, 920–926. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.05.068>.
- Breslow, N.E., Clayton, D.G., 1993. Approximate inference in generalized linear mixed models. *J. Am. Stat. Assoc.* 88, 9–25. <https://doi.org/10.1080/01621459.1993.10594284>.
- Brodin, T., Fick, J., Jonsson, M., Klaminder, J., 2013. Dilute concentrations of a psychiatric drug alter behavior of fish from natural populations. *Science* 339, 814–815. <https://doi.org/10.1126/science.1226850>.
- Brown, C., Laland, K., 2001. Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *J. Fish Biol.* 59, 471–493. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02354.x>.
- Cal, L., Suarez-Bregua, P., Cerdá-Reverter, J.M., Braasch, I., Rotllant, J., 2017. Fish pigmentation and the melanocortin system. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 211, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.06.001>.
- Caro, T., 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience* 55, 125–136. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0125:TASOCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0125:TASOCI]2.0.CO;2).
- Castanheira, M.F., Conceição, L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø., Martins, C.I.M., 2017. Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Rev. Aquac.* 9, 23–41. <https://doi.org/10.1111/raq.12100>.
- Cerqueira, M., Rey, S., Silva, T., Featherstone, Z., Crumlish, M., MacKenzie, S., 2016. Thermal preference predicts animal personality in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *J. Anim. Ecol.* 85, 1389–1400. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12555>.
- Cho, K., Ryu, C.S., Jeong, S., Kim, Y., 2020. Potential adverse effect of tyrosinase inhibitors on teleosts: a review. *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* 228, 108655. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2019.108655>.
- Cieslak, M., Reissmann, M., Hofreiter, M., Ludwig, A., 2011. Colours of domestication. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86, 885–899. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00177.x>.
- Clutton-Brock, J., 1999. *A Natural History of Domesticated Mammals*, second ed. Cambridge University Press, Cambridge, NY.
- Cohen, M.S., Hawkins, M.B., Knox-Hayes, J., Vinton, A.C., Cruz, A., 2018. A laboratory study of host use by the cuckoo catfish *Synodontis multipunctatus*. *Environ. Biol. Fish.* 101, 1417–1425. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0788-1>.
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *J. Fish Biol.* 78, 395–435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02874.x>.
- Culumber, Z.W., Bautista-Hernández, C.E., Monks, S., Arias-Rodriguez, L., Tobler, M., 2014. Variation in melanism and female preference in proximate but ecologically distinct environments. *Ethology* 120, 1090–1100. <https://doi.org/10.1111/eth.12282>.
- Da Silva, A., Van den Brink, V., Emaresi, G., Luzio, E., Bize, P., Dreiss, A.N., Roulin, A., 2013. Melanin-based colour polymorphism signals aggressive personality in nest and territory defence in the tawny owl (*Strix aluco*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67, 1041–1052. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1529-2>.
- DePasquale, C., Franklin, K., Jia, Z., Jhaveri, K., Buderman, F.E., 2022. The effects of exploratory behavior on physical activity in a common animal model of human disease, zebrafish (*Danio rerio*). *Front. Behav. Neurosci.* 16, 1020837. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.1020837>.
- Diamond, J., 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418, 700–707. <https://doi.org/10.1038/nature01019>.
- Dijkstra, P.D., Maguire, S.M., Harris, R.M., Rodriguez, A.A., DeAngelis, R.S., Flores, S.A., Hofmann, H.A., 2017. The melanocortin system regulates body pigmentation and social behaviour in a colour polymorphic cichlid fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20162838. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2838>.
- Dingemans, N.J., Both, C., Van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 741–747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>.
- Driscoll, C.A., Macdonald, D.W., O'Brien, S.J., 2009. From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 9971–9978. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901586106>.
- Ducres, A.L., Keller, L., Roulin, A., 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol. Evol.* 23, 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>.
- Elipot, Y., Hinaux, H., Callebort, J., Rétaux, S., 2013. Evolutionary shift from fighting to foraging in blind cavefish through changes in the serotonin network. *Curr. Biol.* 23, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.10.044>.
- Endler, J.A., Mappes, J., 2017. The current and future state of animal coloration research. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 20160352. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0352>.
- Eronen, A., Hyvärinen, P., Janhunen, M., Kekäläinen, J., Kortet, R., 2023. Postrelease exploration and stress tolerance of landlocked and anadromous Atlantic salmon and their hybrids. *Conserv. Sci. Pract.* 5, e12893. <https://doi.org/10.1111/csp2.12893>.
- Evans, M.R., Norris, K., 1996. The importance of carotenoids in signaling during aggressive interactions between male firemouth cichlids (*Cichlasoma meeki*). *Behav. Ecol.* 7, 1–6. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.1.1>.
- FAO, 1983. *Manual for Animal Health Auxiliary Personnel. Food & Agriculture Organization of the United Nations*, Rome, Italy.
- Fleming, I.A., Jonsson, B., Gross, M.R., 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 2808–2824. <https://doi.org/10.1139/f94-280>.
- Gallardo, J.M., Alavi, S.M.H., Adamek, Z., Drozd, B., 2010. External damage and changes in blood parameters in female tench, *Tinca tinca* (L.) retained in anglers' keepnets. *Rev. Fish. Fish.* 20, 403–408. <https://doi.org/10.1007/s11160-009-9149-7>.
- Germano, J.M., Nafus, M.G., Perry, J.A., Hall, D.B., Swaisgood, R.R., 2017. Predicting translocation outcomes with personality for desert tortoises. *Behav. Ecol.* 28, 1075–1084. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx064>.
- Grether, G.F., 2000. Carotenoid limitation and mate preference evolution: a test of the indicator hypothesis in guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 54, 1712–1724. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00715.x>.
- Hancz, C., Bercsényi, M., Magyari, I., Molnár, T., Konch, L., Müller, T., Horn, P., 2000. Comparison of stress response of two different carp (*Cyprinus carpio* L.) genotypes. *Acta Agrar. Kaposváriensis* 4, 35–40.
- Harker, K.T., Whishaw, I.Q., 2002. Place and matching-to-place spatial learning affected by rat inbreeding (Dark-Agouti, Fischer 344) and albinism (Wistar, Sprague-Dawley) but not domestication (wild rat vs. Long-Evans, Fischer-Norway). *Behav. Brain Res.* 134, 467–477. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00083-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00083-9).
- Härkönen, L., Hyvärinen, P., Paappanen, J., Vainikka, A., 2014. Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71, 1900–1909. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0221>.
- Hindar, K., Fleming, I.A., McGinnity, P., Diserud, O., 2006. Genetic and ecological effects of salmon farming on wild salmon: modelling from experimental results. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1234–1247. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.025>.

- Horký, P., Douda, K., Maciak, M., Závorka, L., Slavík, O., 2014. Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish: the effects of glochidia on host dispersal. *Freshw. Biol.* 59, 1452–1461. <https://doi.org/10.1111/fwb.12357>.
- Horth, L., 2003. Melanic body colour and aggressive mating behaviour are correlated traits in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1033–1040. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2348>.
- Horth, L., 2004. Predation and the persistence of melanic male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *J. Evol. Biol.* 17, 672–679. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00710.x>.
- Hundt, P.J., White, L.A., Craft, M.E., Bajer, P.G., 2022. Social associations in common carp (*Cyprinus carpio*): insights from induced feeding aggregations for targeted management strategies. *Ecol. Evol.* 12, e8666 <https://doi.org/10.1002/ece3.8666>.
- Huntingford, F.A., 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *J. Fish Biol.* 65, 122–142. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00562.x>.
- Huntingford, F., Adams, C., 2005. Behavioural syndromes in farmed fish: implications for production and welfare. *Behaviour* 142, 1207–1221. <https://doi.org/10.1163/156853905774539382>.
- Huntingford, F.A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S.M., Pilarczyk, M., Kadri, S., 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *J. Fish Biol.* 76, 1576–1591. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02582.x>.
- Islam, S.S., Wringe, B.F., Bradbury, I.R., Fleming, I.A., 2020. Behavioural variation among divergent European and north American farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 230, 105029 <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.105029>.
- Johnsson, J.I., Brockmark, S., Näslund, J., 2014. Environmental effects on behavioural development consequences for fitness of captive-reared fishes in the wild. *J. Fish Biol.* 85, 1946–1971. <https://doi.org/10.1111/jfb.12547>.
- Jonsson, B., Jonsson, N., 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 1162–1181. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.03.004>.
- Kehas, A.J., Theoharides, K.A., Gilbert, J.J., 2005. Effect of sunlight intensity and albinism on the covering response of the Caribbean Sea urchin *Triptena ventricosa*. *Mar. Biol.* 146, 1111–1117. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1514-4>.
- Kelleher, S.R., Silla, A.J., Hunter, D.A., McFadden, M.S., Byrne, P.G., 2022. Captive diet does not influence exploration behavior upon reintroduction to the wild in a critically endangered amphibian. *Front. Conserv. Sci.* 3, 985545 <https://doi.org/10.3389/fcsc.2022.985545>.
- Kenward, M.G., Roger, J.H., 1997. Small sample inference for fixed effects from restricted maximum likelihood. *Biometrics* 53, 983–997. <https://doi.org/10.2307/2533558>.
- Khan, U.W., Øverli, Ø., Hinkle, P.M., Pasha, F.A., Johansen, I.B., Berget, I., Silva, P.I.M., Kittilsen, S., Höglund, E., Omholt, S.W., Våge, D.I., 2016. A novel role for pigment genes in the stress response in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Sci. Rep.* 6, 28969. <https://doi.org/10.1038/srep28969>.
- Kittilsen, S., Schjolden, J., Beitnes-Johansen, I., Shaw, J.C., Pottinger, T.G., Sørensen, C., Braastad, B.O., Bakken, M., Øverli, Ø., 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Horm. Behav.* 56, 292–298. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.06.006>.
- Kittilsen, S., Johansen, I.B., Braastad, B.O., Øverli, Ø., 2012. Pigments, parasites and personality: towards a unifying role for steroid hormones? *PLoS One* 7, e34281. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034281>.
- Klefoth, T., Skov, C., Krause, J., Arlinghaus, R., 2012. The role of ecological context and predation risk-stimuli in revealing the true picture about the genetic basis of boldness evolution in fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66, 547–559. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1303-2>.
- Klefoth, T., Pieterek, T., Arlinghaus, R., 2013. Impacts of domestication on angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio*: the role of learning, foraging behaviour and food preferences. *Fish. Manag. Ecol.* 20, 174–186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2012.00865.x>.
- Klefoth, T., Skov, C., Kuparinen, A., Arlinghaus, R., 2017. Toward a mechanistic understanding of vulnerability to hook-and-line fishing: boldness as the basic target of angling-induced selection. *Evol. Appl.* 10, 994–1006. <https://doi.org/10.1111/eva.12504>.
- Kniel, N., Guenther, A., Godin, J.G.J., 2020. Individual personality does not predict learning performance in a foraging context in female guppies, *Poecilia reticulata*. *Anim. Behav.* 167, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.007>.
- Kodric-Brown, A., 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25, 393–401. <https://doi.org/10.1007/BF00300185>.
- Köhler, D., 1976. The interaction between conditioned fish and naive schools of juvenile carp (*Cyprinus carpio*, pisces). *Behav. Process.* 1, 267–275. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(76\)90027-9](https://doi.org/10.1016/0376-6357(76)90027-9).
- Kolluru, G.R., Grether, G.F., South, S.H., Dunlop, E., Cardinali, A., Liu, L., Carapiet, A., 2006. The effects of carotenoid and food availability on resistance to a naturally occurring parasite (*Gyrodactylus turnbulli*) in guppies (*Poecilia reticulata*). *Biol. J. Linn. Soc.* 89, 301–309. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00675.x>.
- Kolluru, G.R., Grether, G.F., Dunlop, E., South, S.H., 2009. Food availability and parasite infection influence mating tactics in guppies (*Poecilia reticulata*). *Behav. Ecol.* 20, 131–137. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm124>.
- Ruane, N.M., Carballo, E.C., Komen, J., 2002. Increased stocking density influences the acute physiological stress response of common carp *Cyprinus carpio* (L.). *Aquac. Res.* 33, 777–784. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2002.00717.x>.
- Kondera, E., Witeska, M., 2019. The effects of rearing conditions on hematology and susceptibility of common carp to experimental manipulation stress. *Ann. Wars. Univ. Life Sci. SGGW. Anim. Sci.* 58, 91–99. <https://doi.org/10.22630/AAS.2019.58.1.10>.
- Kronfeld-Schor, N., Dayan, T., 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 153–181. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>.
- Larranaga, N., Steingrimsdóttir, S., 2015. Shelter availability alters diel activity and space use in a stream fish. *Behav. Ecol.* 26, 578–586. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru234>.
- Lepage, O., Øverli, Ø., Petersson, E., Järvi, T., Winberg, S., 2000. Differential stress coping in wild and domesticated sea trout. *Brain Behav. Evol.* 56, 259–268. <https://doi.org/10.1159/000047209>.
- Li, Z.H., Velisek, J., Zlabek, V., Grabic, R., Machova, J., Kolarova, J., Li, P., Randak, T., 2011. Chronic toxicity of verapamil on juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): effects on morphological indices, hematological parameters and antioxidant responses. *J. Hazard. Mater.* 185, 870–880. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.09.102>.
- Li, Y., Geng, X., Bao, L., Elasad, A., Huggins, K.W., Dunham, R., Liu, Z., 2017. A deletion in the Hermansky-Pudlak syndrome 4 (*Hps4*) gene appears to be responsible for albinism in channel catfish. *Mol. Gen. Genomics* 292, 663–670. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1302-8>.
- Lima, S.L., Bednekoff, P.A., 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *Am. Nat.* 153, 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>.
- Luo, M., Lu, G., Yin, H., Wang, L., Atuganile, M., Dong, Z., 2021. Fish pigmentation and coloration: molecular mechanisms and aquaculture perspectives. *Rev. Aquac.* 13, 2395–2440. <https://doi.org/10.1111/raq.12583>.
- Maan, M.E., Van der Spoel, M., Jimenez, P.Q., Van Alphen, J.J.M., Seehausen, O., 2006. Fitness correlates of male coloration in a Lake Victoria cichlid fish. *Behav. Ecol.* 17, 691–699. <https://doi.org/10.1093/beheco/ark020>.
- Marchetti, M.P., Nevitt, G.A., 2003. Effects of hatchery rearing on brain structures of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Environ. Biol. Fish* 66, 9–14. <https://doi.org/10.1023/A:1023269221678>.
- Martemyanov, V.I., 2014. Dynamics of sodium and potassium in plasma, erythrocytes, and muscles of freshwater species under the effect of long-term combined stress. *Inland Water Biol.* 7, 389–393. <https://doi.org/10.1134/S1995082914030122>.
- Martorell-Barceló, M., Signaroli, M., Barceló-Serra, M., Lana, A., Aspíllaga, E., Grau, A., Arlinghaus, R., Alós, J., 2023. Chronotypes-personality behavioural syndromes in wild marine fish. *Sci. Rep.* 13, 20281. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-45579-1>.
- Matsuzaki, S.S., Mabuchi, K., Takamura, N., Nishida, M., Washitani, I., 2009. Behavioural and morphological differences between feral and domesticated strains of common carp *Cyprinus carpio*. *J. Fish Biol.* 75, 1206–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02345.x>.
- Mazué, G.P.F., Dechaume-Moncharmont, F.X., Godin, J.G.J., 2015. Boldness–exploration behavioural syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behav. Ecol.* 26, 900–908. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv030>.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoileidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O’Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J., Cross, T., 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 2443–2450. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2520>.
- Millá, S., Pasquet, A., El Mohajer, L., Fontaine, P., 2021. How domestication alters fish phenotypes. *Rev. Aquac.* 13, 388–405. <https://doi.org/10.1111/raq.12480>.
- Moon, S., Velasco, C., 2013. Tests for *m*-dependence based on sample splitting methods. *J. Econ.* 173, 143–159. <https://doi.org/10.1016/j.jeconom.2012.11.005>.
- Nakano, T., 2020. Stress in fish and application of carotenoid for aquafeed as an antioxidant supplement. In: Kim, S.K. (Ed.), *Encyclopedia of Marine Biotechnology*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, pp. 2999–3019.
- Nakano, T., Wiegertjes, G., 2020. Properties of carotenoids in fish fitness: a review. *Mar. Drugs* 18, 568. <https://doi.org/10.3390/md18110568>.
- Oetting, W.S., King, R.A., 1999. Molecular basis of albinism: mutations and polymorphisms of pigmentation genes associated with albinism. *Hum. Mutat.* 13, 99–115. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1004\(1999\)13:2<99::AID-HUMU2>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1004(1999)13:2<99::AID-HUMU2>3.0.CO;2-C).
- Øverli, Ø., Pottinger, T.G., Carrick, T.R., Øverli, E., Winberg, S., 2002. Differences in behaviour between rainbow trout selected for high- and low-stress responsiveness. *J. Exp. Biol.* 205, 391–395. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.3.391>.
- Øverli, Ø., Winberg, S., Pottinger, T.G., 2005. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout—a review. *Integr. Comp. Biol.* 45, 463–474. <https://doi.org/10.1093/icb/45.3.463>.
- Parejo, D., Avilés, J.M., 2020. Melanism influences the use of social information in a polymorphic owl. *Sci. Rep.* 10, 1869. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58826-6>.
- Parodi, T.V., Cunha, M.A., Becker, A.G., Zeppenfeld, C.C., Martins, D.L., Koakoski, G., Barcellos, L.G., Heinzmann, B.M., Baldisserotto, B., 2014. Anesthetic activity of the essential oil of *Aloysia triphylla* and effectiveness in reducing stress during transport of albino and gray strains of silver catfish, *Rhamdia quelen*. *Fish Physiol. Biochem.* 40, 323–334. <https://doi.org/10.1007/s10695-013-9845-z>.
- Petersson, E., Järvi, T., 2006. Anti-predator response in wild and sea-ranched brown trout and their crosses. *Aquaculture* 253, 218–228. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.08.012>.
- Petrzini, M.E.M., Sovrano, V.A., Vallortigara, G., Messina, A., 2020. Brain and behavioral asymmetry: a lesson from fish. *Front. Neuroanat.* 14, 11. <https://doi.org/10.3389/fnana.2020.00011>.

- Pisula, W., Turlejski, K., Stryjek, R., Nalecz-Tolak, A., Grabiec, M., Djavadian, R.L., 2012. Response to novelty in the laboratory Wistar rat, wild-captive WWCPs rat, and the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *Behav. Process.* 91, 145–151. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.06.010>.
- Pottinger, T.G., Carrick, T.R., 1999. Modification of the plasma cortisol response to stress in rainbow trout by selective breeding. *Gen. Comp. Endocrinol.* 116, 122–132. <https://doi.org/10.1006/gcen.1999.7355>.
- Pottinger, T.G., Carrick, T.R., 2001. Stress responsiveness affects dominant-subordinate relationships in rainbow trout. *Horm. Behav.* 40, 419–427. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1707>.
- Price, E.O., 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 65, 245–271. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00087-8](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00087-8).
- Price, A.C., Weadick, C.J., Shim, J., Rodd, F.H., 2008. Pigments, patterns, and fish behavior. *Zebrafish* 5, 297–307. <https://doi.org/10.1089/zeb.2008.0551>.
- Pryke, S.R., Asstheimer, L.B., Buttemer, W.A., Griffith, S.C., 2007. Frequency-dependent physiological trade-offs between competing colour morphs. *Biol. Lett.* 3, 494–497. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0213>.
- Raat, A.J.P., 1985. Analysis of angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio* L., in catch-and-release angling in ponds. *Aquac. Res.* 16, 171–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1985.tb00305.x>.
- Rahman, M.M., Meyer, C.G., 2009. Effects of food type on diel behaviours of common carp *Cyprinus carpio* in simulated aquaculture pond conditions. *J. Fish Biol.* 74, 2269–2278. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02236.x>.
- Rapp, T., Hallermann, J., Cooke, S.J., Hetz, S.K., Wuertz, S., Arlinghaus, R., 2012. Physiological and behavioural consequences of capture and retention in carp sacks on common carp (*Cyprinus carpio* L.), with implications for catch-and-release recreational fishing. *Fish. Res.* 125–126, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.01.025>.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>.
- Reeb, S.G., 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 12, 349–371. <https://doi.org/10.1023/A:1025371804611>.
- Ren, J.Q., McCarthy, W.R., Zhang, H., Adolph, A.R., Li, L., 2002. Behavioral visual responses of wild-type and hypopigmented zebrafish. *Vis. Res.* 42, 293–299. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(01\)00284-X](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00284-X).
- Roulin, A., Ducrest, A.L., 2011. Association between melanism, physiology and behaviour: a role for the melanocortin system. *Eur. J. Pharmacol.* 660, 226–233. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2011.01.036>.
- Roussel, S., Bisch, T., Lachambre, S., Boudry, P., Gervois, J.L., Lambert, C., Huchette, S., Day, R., 2019. Anti-predator response of *Haliotis tuberculata* is modified after only one generation of domestication. *Aquac. Environ. Interact.* 11, 129–142. <https://doi.org/10.3354/aei00300>.
- Rowe, M., Pierson, K.L., McGraw, K.J., 2015. Exploratory behavior is associated with plasma carotenoid accumulation in two congeneric species of waterfowl. *Behav. Process.* 115, 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.04.008>.
- Saeij, J.P.J., Verburg-Van Kemenade, L.B.M., Van Muiswinkel, W.B., Wiegertjes, G.F., 2003. Daily handling stress reduces resistance of carp to *Trypanoplasma borreli*: in vitro modulatory effects of cortisol on leukocyte function and apoptosis. *Dev. Comp. Immunol.* 27, 233–245. [https://doi.org/10.1016/S0145-305X\(02\)00093-9](https://doi.org/10.1016/S0145-305X(02)00093-9).
- Salva, O.R., Regolin, L., Mascalonzi, E., Vallortigara, G., 2012. Cerebral and behavioural asymmetries in animal social recognition. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* 7, 110–138. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2012.70006>.
- SAS Institute Inc., 2004. *SAS/STAT® 9.1 User's Guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schmitz, P., Caspers, S., Warren, P., Witte, K., 2015. First steps into the wild – exploration behavior of European bison after the first reintroduction in Western Europe. *PLoS One* 10, e0143046. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143046>.
- Schoener, T.W., 1981. An empirically based estimate of home range. *Theor. Popul. Biol.* 20, 281–325. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(81\)90049-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(81)90049-6).
- Searle, S.R., Casella, G., McCulloch, C.E., 1992. Analysis of variance estimation for unbalanced data. In: Searle, S.R., Casella, G., McCulloch, C.E. (Eds.), *Variance Components*. John Wiley & Sons, New York, NY, pp. 168–231.
- Sefc, K.M., Brown, A.C., Clotfelter, E.D., 2014. Carotenoid-based coloration in cichlid fishes. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 173, 42–51. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.03.006>.
- Sköld, H.N., Aspöngren, S., Cheney, K.L., Wallin, M., 2016. Fish chromatophores—from molecular motors to animal behavior. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 321, 171–219. <https://doi.org/10.1016/bs.ircmb.2015.09.005>.
- Slavík, O., Horký, P., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T., 2007. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the river Berounka, Czech Republic. *J. Fish Biol.* 71, 101–114. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01471.x>.
- Slavík, O., Horký, P., Maciak, M., Wackermannová, M., 2016a. Familiarity, prior residency, resource availability and body mass as predictors of the movement activity of the European catfish. *J. Ethol.* 34, 23–30. <https://doi.org/10.1007/s10164-015-0441-9>.
- Slavík, O., Horký, P., Wackermannová, M., 2016b. How does agonistic behaviour differ in albino and pigmented fish? *PeerJ* 4, e1937. <https://doi.org/10.7717/peerj.1937>.
- Slavík, O., Horký, P., Douda, K., Velíšek, J., Kolářová, J., Lepič, P., 2017. Parasite-induced increases in the energy costs of movement of host freshwater fish. *Physiol. Behav.* 171, 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.01.010>.
- Slavík, O., Horký, P., Valchářová, T., Pfauserová, N., Velíšek, J., 2022. Comparative study of stress responses, laterality and familiarity recognition between albino and pigmented fish. *Zoology* 150, 125982. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125982>.
- Sovrano, V.A., Bisazza, A., Vallortigara, G., 2001. Lateralization of response to social stimuli in fishes: a comparison between different methods and species. *Physiol. Behav.* 74, 237–244. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(01\)00552-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(01)00552-2).
- Stephenson, J.F., Stevens, M., Troschianko, J., Jokela, J., 2020. The size, symmetry, and color saturation of a male guppy's ornaments forecast his resistance to parasites. *Am. Nat.* 196, 597–608. <https://doi.org/10.1086/711033>.
- Stryjek, R., Modlińska, K., Turlejski, K., Pisula, W., 2013. Circadian rhythm of outside-nest activity in wild (WWCPs), albino and pigmented laboratory rats. *PLoS One* 8, e66055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066055>.
- Sudová, E., Píacková, V., Kroupová, H., Pijáček, M., Svobodová, Z., 2009. The effect of praziquantel applied per os on selected haematological and biochemical indices in common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Fish Physiol. Biochem.* 35, 599–605. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9269-3>.
- Svitačová, K., Slavík, O., Horký, P., 2023. Pigmentation potentially influences fish welfare in aquaculture. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 262, 105903. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105903>.
- Tanck, M.W.T., Vermeulen, K.J., Bovenhuis, H., Komen, H., 2001. Heredity of stress-related cortisol response in androgenetic common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture* 199, 283–294. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00518-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00518-X).
- Tanck, M.W.T., Claes, T., Bovenhuis, H., Komen, J., 2002. Exploring the genetic background of stress using isogenic progenies of common carp selected for high or low stress-related cortisol response. *Aquaculture* 204, 419–434. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00828-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00828-6).
- Thompson, B.C., Porak, W.F., Leone, E.H., Allen, M.S., 2016. Using radiotelemetry to compare the initial behavior and mortality of hatchery-reared and wild juvenile Florida bass. *Trans. Am. Fish. Soc.* 145, 374–385. <https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1131739>.
- Valchářová, T., Slavík, O., Horký, P., Stará, A., Hrušková, I., Maciak, M., Pešta, M., Velíšek, J., 2022. Stressful daylight: differences in diel rhythmicity between albino and pigmented fish. *Front. Ecol. Evol.* 10, 890874. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.890874>.
- Velisek, J., Stara, A., Zuskova, E., Svobodova, Z., 2013. Use of biometric, hematologic, and plasma biochemical variables, and histopathology to assess the chronic effects of the herbicide prometryn on common carp. *Vet. Clin. Pathol.* 42, 508–515. <https://doi.org/10.1111/vcp.12081>.
- Vilizzi, L., Tarkan, A.S., Copp, G.H., 2015. Experimental evidence from causal criteria analysis for the effects of common carp *Cyprinus carpio* on freshwater ecosystems: a global perspective. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 23, 253–290. <https://doi.org/10.1080/23308249.2015.1051214>.
- White, G.C., Garrot, R.A., 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Elsevier, New York, NY.
- Wilson, A.D.M., Godin, J.G.J., 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behav. Ecol.* 20, 231–237. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp018>.
- Wilson, A.D.M., McLaughlin, R.L., 2007. Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Anim. Behav.* 74, 689–698. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.009>.
- Winberg, S., Schjolden, J., Overli, O., Pottinger, T., 2007. Stress and stress coping in fish, behavioural correlates and neuroendocrine mechanisms. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 146, S77. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.719>.
- Winberg, S., Sneddon, L., 2022. Impact of intraspecific variation in teleost fishes: aggression, dominance status and stress physiology. *J. Exp. Biol.* 225, jeb169250. <https://doi.org/10.1242/jeb.169250>.
- Žák, J., 2021. Diel pattern in common carp landings from angling competitions corresponds to their assumed foraging activity. *Fish. Res.* 243, 106086. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106086>.
- Ziegelbecker, A., Remele, K., Pfeifhofer, H.W., Sefc, K.M., 2021. Wasteful carotenoid coloration and its effects on territorial behavior in a cichlid fish. *Hydrobiologia* 848, 3683–3698. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04354-3>.
- O'Gorman, M., Thakur, S., Imrie, G., Moran, L.R., Choy, S., Sifuentes-Romero, I., et al., 2021. Pleiotropic function of the oca2 gene underlies the evolution of sleep loss and albinism in cavefish. *Curr. Biol.* 31, 3694–3701. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.077>.