

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Sociální chování albinotických jedinců u ryb**

**Diplomová práce**

**Bc. Tereza Valchářová**

**Zájmové chovy zvířat**

**prof. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.**

© 2020 ČZU v Praze

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sociální chování albinotických jedinců u ryb" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 1.7.2020

\_\_\_\_\_

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala prof. Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D. za laskavý přístup, ochotu, cenné rady a čas, který mi věnoval. Dále bych chtěla poděkovat doc. Ing. Pavlovi Horkému, Ph.D. za pomoc s metodikou pokusu a panu Mgr. Matúši Maciakovi, Ph.D. za pomoc se statistickým zpracováním dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své babičce za pomoc s korekturou práce a svým rodičům a příteli za bezmeznou podporu a trpělivost.

# Sociální chování albinotických jedinců u ryb

## Souhrn

V předkládané diplomové práci jsem se spolu s kolegy zaměřila na zodpovězení otázky, zda lze nalézt rozdíly v agresivním chování albinotických a pigmentovaných sumců během 24 hodin. Nižší úroveň agresivity u albinotických sumců byla podle dřívějších prací očekávána, ale vliv střídání světla a tmy dosud zkoumán nebyl. Podle očekávání byla nižší agresivita albínů potvrzena, a navíc celkově vykazovala nižší variabilitu během času, např. odpoledne a v první části noci byla téměř neznatelná. Naše práce tak ukázala, že agresivita měla odlišný časový průběh pro obě rozdílně pigmentované formy.

Dále jsem se pokusila zodpovědět otázku, zda lze hodnoty agresivity dávat i do souvislosti s fyziologickými parametry obou odlišně pigmentovaných forem. Vybrala jsem parametry, které jsou dávány do souvislosti se stresem a analyzovala vzorky krevní plazmy (glukóza a ALT) a mozku (kataláza). Výsledky ukázaly, že průběh hodnot glukózy byl shodný pro obě barevné formy a zvyšoval se v souvislosti s agresivními projevy jedinců. Podobně hodnoty ALT byly shodné pro obě barevné formy, ale závislost byla negativní. To naznačuje, že některé fyziologické parametry spojené se stresem nemusí být ovlivněny albinismem. Naopak oxidativní stres byl odlišný pro obě barevné formy, kdy albíni vykazovali odlišné rozložení hodnot. Hodnoty katalázy vykazaly negativní vztah k hodnotám agresivity a podle vzácných literárních podkladů může být pokles katalázy dáván do souvislosti se stresem jedinců.

Lze tak souhrnně konstatovat, že byly prokázány další odlišnosti mezi agresivním chováním albinotických a pigmentovaných sumců, které byly doloženy i odpovídající změnou fyziologických parametrů dokládající sociální stres. Původní vědecké představy dávaly nízký počet albínů v přírodě do souvislosti pouze s jejich snadnou detekcí od predátorů. Ačkoliv není třeba toto jistě správné stanovisko zpochybňovat, je zřejmé, že albíni vykazují složitá behaviorální a fyziologická omezení, která jejich vzácný výskyt v přírodě doprovázejí.

**Klíčová slova:** albinismus, sociální vztahy, pohybová aktivita, soutěž o zdroje, diurnální rytmus

# Social behaviour in albino fish

## Summary

In this diploma thesis, along with my colleagues we focused on answering the question, whether there are any behavioural differences between albino and pigmented catfish within 24 hours cycle. According to previous studies, the lower level of aggression in albino catfish was to be expected, but the impact of changing light and darkness had not been examined yet. As expected, the lower aggressivity level in albinos was confirmed and in addition, the aggressivity was less variable during time, e.g. in the afternoon and the first part of the night it was nearly imperceptible. Our work thus showed that aggression had different course for both differently pigmented forms.

Furthermore, I tried to answer the question, if it is possible to relate values of aggression to physiological parameters of both differently pigmented forms. I chose parameters that are related to stress and analysed sample of blood plasma (glucose and ALT) and brain (catalase). The results showed that the course of glucose levels was identical for both coloured forms and increased when the aggressive manifestations of individual behaviour occurred. Similarly, the ALT values were identical for both coloured forms, but the dependence was negative. It suggests that some physiological parameters related to stress may not be influenced by albinism. On the contrary, oxidative stress was different for both coloured forms, when albinos showed different distribution of values. Values of catalase activity showed a negative relationship to aggression values and according to scarce literature, a decrease in catalase may relate to stress in individuals.

In summary, other differences between the aggressive behaviour of albino and pigmented catfish have been observed and have been substantiated by an examination of corresponding change in physiological parameters demonstrating social stress. Initial scientific claims attributed the low number of albinos in the nature to their easy detection by predators. Although it is not necessary to question this in all likelihood accurate standpoint, it is clear that albinos show complex behavioural and physiological limitations which accompany their rare occurrence in nature.

**Keywords:** albinism, social relationships, movement activity, competition for resources, diurnal rhythm

# Obsah

1	Úvod .....	7
2	Vědecká hypotéza a cíle práce .....	8
3	Přehled literatury .....	9
3.1	Albinismus .....	9
3.1.1	Obecná charakteristika albinismu .....	9
3.1.2	Vznik albinismu .....	9
3.1.3	Fyziologické a behaviorální abnormality albinotických lidí a zvířat .....	11
3.2	Agresivita u ryb .....	13
3.2.1	Definice .....	13
3.2.2	Teritorialita a dominance .....	14
3.2.3	Faktory ovlivňující míru agresivity .....	14
3.3	Rybí souboje .....	16
3.3.1	Faktory ovlivňující průběh souboje .....	16
3.3.2	Náklady a přínosy (Cost and Benefits) souboje .....	18
3.3.3	Winner a loser efekt (efekt vítěze a poraženého) .....	19
3.3.4	Průběh souboje .....	20
3.4	Fyziologické parametry spojené se stresem a agresivitou .....	22
3.4.1	Fyziologické parametry měřené z krve .....	22
3.4.2	Oxidativní stres .....	27
3.5	Cirkadiánní rytmy u ryb .....	28
3.5.1	Vliv přítomnosti úkrytů na denní aktivitu ryb .....	29
3.5.2	Aktivita během dne u sumce velkého <i>Silurus glanis</i> .....	29
4	Materiál a metoda .....	30
5	Výsledky .....	33
5.1	Agresivita .....	33
5.2	Kataláza (CAT) .....	35
5.3	Glukóza (GLU) a alanin-amino-transferáza (ALT) .....	37
6	Diskuze .....	41
6.1	Agresivita .....	41
6.2	Glukóza .....	43
6.3	ALT .....	45
6.4	Oxidativní stres .....	45
7	Závěr .....	47
8	Literatura .....	48

# 1 Úvod

Předkládaná diplomová práce se věnuje srovnání agresivních projevů a důsledků sociálního stresu albinotických a pigmentovaných jedinců sumce velkého *Silurus glanis* Linnaeus 1758 během diurnálního cyklu. Agresivita je chování, při kterém jedinec omezuje jiného jedince nebo se snaží o jeho poškození (Huntingford et al. 2012). Agresivní chování se úzce pojí se stresem a větší míru stresu způsobuje agresivita především u submisivních jedinců (Overli et al. 2003). V důsledku sociálního stresu submisivní jedinci vykazují více tmavého zbarvení způsobené pigmentem melaninem nebo karotenoidy (Höglund et al. 2000; Kittilsen et al. 2009; Backström et al. 2015). Oba typy barviv jsou na těle ryb viditelné především jako tečky. Podobně i albinismus může mít vliv na agresivní chování jedince. Slavík et al. (2016) zaznamenali u albinotických sumců sníženou míru agresivity. Podobně absence agresivního chování byla zaznamenána u slepých albinotických jeskynních teter (troglobiontů), žijících v podmínkách trvalé tmy (Elipot et al. 2013). Avšak albinismus troglobiontů a organismů žijících na zemském povrchu má odlišný evoluční původ i fyziologický mechanismus. Agresivní chování albinotických organismů žijících v povrchových vodách bylo paradoxně zkoumáno mnohem méně než u troglobiontů.

Výskyt agresivního chování je ovlivňován řadou faktorů. Mezi tyto faktory lze řadit střídání dne a noci sledované jako vliv různé intenzity světla (Kadri et al. 1996; Valdimarsson & Metcalfe 2000). Různé druhy ryb vykazují rozdíly v aktivitě a zároveň i v agresivních projevech v závislosti na denní době. Sumec velký je považován spíše za druh ryby s noční aktivitou, avšak lze nalézt velké rozdíly v pohybové aktivitě během sezónních cyklů (Slavík et al. 2007) Některé studie popisují rozdílnou aktivitu albinotických a pigmentovaných jedinců během 24hodinového cyklu (Fuller 1967; DeFries 1969; Stryjek et al. 2012). Zároveň doposud nebylo sledováno, jak se diurnální rytmus projevuje na intenzitě agresivních projevů u albinotických ryb, a proto bych se chtěla tomuto tématu více věnovat.

Agresivní chování vyvolává sociální stres, který má významný vliv na fyziologii jedince a zároveň i samotné chování ovlivňuje hladinu některých fyziologických parametrů (Damsgard & Huntingford 2012). Předkládaná diplomová práce proto vyhodnocuje vztah mezi diurnální úrovní agresivity, sociálním stresem a fyziologií jedinců. Jak agresivita vzbuzuje u ryb stresovou reakci, toto chování může projevit ve zvýšené hladině krevní glukózy (Barreto & Volpato 2006), hormonů – především kortizolu (Damsgard & Huntingford 2012), některých enzymů (Wells et al. 1986) a dalších látek. V rámci experimentu byl skupině albinotických i pigmentovaných jedinců odebrán vzorek krve a mozkové tkáně, z nichž byly následně měřeny hladiny vybraných fyziologických parametrů. Tyto parametry byly porovnány s pozorovanými projevy agresivity.

## 2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem této diplomové práce bylo zaznamenat frekvenci agresivních interakcí a fyziologické projevy sociálního stresu u albinotických a pigmentovaných jedinců sumce velkého *Silurus glanis* během diurnálního cyklu. Na základě literárních údajů bylo možné předpokládat, že albinotičtí jedinci vykazují nižší úroveň agresivity oproti pigmentovaným jedincům. Dále byly sledovány změny v agresivitě během diurnálního rytmu světla a tmy. Posledním z cílů práce bylo porovnat fyziologické parametry vyvolané sociálním stresem u albínů a pigmentovaných jedinců. Jako fyziologické charakteristiky stresu byly stanoveny především kortizol a glukóza měřené analýzou krevní plazmy a dále především enzym kataláza získaný z mozkové tkáně. Diurnální průběh fyziologických parametrů vyvolaných sociálním stresem nebyl doposud u albinotických ryb sledován.

V rámci této diplomové práce byly testovány následující hypotézy:

- 1) H1: Albinotičtí jedinci budou vykazovat nižší frekvenci agresivních interakcí než pigmentovaní jedinci

H0: Albinotičtí a pigmentovaní jedinci se nebudou lišit ve frekvenci agresivních interakcí

- 2) H2: Frekvence agresivních interakcí se bude měnit v průběhu 24 hodin

H0: Nebude rozdíl ve frekvenci agresivních interakcí v průběhu 24 hodin

- 3) H3: U albinotických jedinců budou naměřeny změny hodnot fyziologických parametrů značících stres než u pigmentovaných jedinců

H0: Hodnoty vybraných fyziologických parametrů značících stres se nebudou lišit u albinotických a pigmentovaných jedinců



## 3 Přehled literatury

### 3.1 Albinismus

#### 3.1.1 Obecná charakteristika albinismu

Albinismus lze definovat jako vzácně se objevující genetickou poruchu tvorby enzymu tyrozinázy, která se na fenotypu jedince projevuje částečnou či úplnou ztrátou pigmentu (hypopigmentací). Většina autorů rozeznává dvě hlavní formy albinismu. Pokud albinismus zasahuje pouze oči jedince, je nazýván jako tzv. okulární albinismus (OA; Oetting & King 1999). Pokud je kromě očí zasažena i kůže a vlasy, jedná se o okulokutánní formu albinismu (OCA; Oetting & King 1999; Martínéz-García & Montoliu 2014). Albinotické organismy mají světlou kůži a všechny ostatní tělní pokrvy. Barva duhovky se pohybuje od růžové či červené až po nevýrazně šedo-modrou. Růžová barva očí typická pro albinismus je způsobena prosvítáním choroidálních kapilár za sítnicí (Fertl & Rosel 2009). Vzhledem k nedostatku pigmentu v duhovce oka postižených jedinců jsou tyto kapiláry viditelné. Albinismus byl popsán u bezobratlých živočichů i obratlovců včetně člověka a až na výjimky se albinismus vyskytuje v přírodě velmi vzácně (Van Grow 2006; Fertl & Rosel 2009). Jedinci postižení albinismem se často potýkají s různými znevýhodněními, která s sebou tato genetická odchylka nese, jako např. různé poruchy vidění (Prusky et al. 2002) či lepší detekce predátory (Lee & Grant 1986), jak bude podrobně rozebráno dále.

Někteří autoři pracují také s pojmem částečný albinismus (partial albinism), který se stejně jako pravý albinismus projevuje nedostatkem pigmentu, nicméně na rozdíl od něj částečný albinismus nikdy nepostihuje jiné tělní orgány než kůži a tělní pokrvy a za jeho vznikem stojí autozomálně dominantní dědičnost (Campbell & Swift 1962). Fertl a Rosel (2009) jsou přesvědčeni, že albinismus definuje především hypopigmentace očí, která bývá spojena s nejrůznějšími poruchami vidění, spíše než abnormality v pigmentaci kůže. Vzhledem k tomu, že částečný albinismus nezasahuje nijak oční orgány, je toto označení poněkud zavádějící a mnoho autorů se přiklání k používání jiných termínů pro tento typ zbarvení, jako je leucismus či piebaldismus (Smith & Schulz 1955; Van Grow 2006).

Kromě albinismu a leucismu se lze setkat i s tzv. periodickým albinismem, který popsala Hoperskaya (1975) u žáby drápatky vodní *Xenopus laevis* (Daudin 1802). Ten způsobuje úplnou absenci melaninu u oocytů a embryí žab. V larválním stádiu se však melanin na krátkou dobu objeví a po metamorfóze jeho syntéza znovu ustává. Dospělci jsou tak znovu plně albinotičtí.

#### 3.1.2 Vznik albinismu

Albinismus je autosomálně recesivně dědičné onemocnění. Aby se u jedince albinismus projevil, musí zdědit recesivní alelu od obou rodičů.

Jedněmi z nejnápadnějších a celkově nejrozšířenějších pigmentových buněk u obratlovců jsou melanocyty (Yamaguchi et al. 2007). U ryb zastávají stejnou funkci melanofory (Bolker & Hill 2000). Melanocyty i melanofory vznikají z buněk melanoblastů.

V dendritických výběžcích melanocytů či melanoforů se nacházejí orgány melanosomy, blízké příbuzné lysozomům. V melanosomech se syntetizují tmavé pigmenty – melaniny – z jejich prekursoru, esenciální aminokyseliny L-tyrozinu, a dále se zde hromadí. Tvorba pigmentu melaninu je známá jako *melanogeneze* a u savců byl tento děj intenzivně zkoumán. Klíčovou roli v tomto biochemickém řetězci hraje enzym tyrozináza, který katalyzuje hydroxylaci L-tyrozinu na 3,4-dihydroxyfenylalanin (L-DOPA) a dále oxidaci L-DOPA na dopachinon. Tento proces reguluje tyrozinázový protein (tyrosinase related protein 1, TRP1) a membránový transportní protein (membrane associated transporter protein, MATP). Dopachinon je prekurzorem obou typů melaninu. Přeměnou dopachinonu na dopachrom vzniká za účasti TRP1 eumelanin černé či hnědé barvy. Konjugací dopachinonu s cystinem nebo glutationem se syntetizuje feomelanin mající barvu od žluté po načervenalé hnědou (Yamaguchi et al. 2007; Hercogová et al. 2013). Při běžných fyziologických podmínkách má melanin pozitivní vliv na ochranu lidské kůže proti škodlivému UV záření a zastává důležitou evoluční roli u zvířat v podobě ochranného zbarvení. (Hearing 2003).

Genetický původ albinismu byl často zkoumán u lidí. Montoliu et al. (2014) popisuje celkem osmnáct objevených genů souvisejících se vznikem albinismu u člověka. Obvykle se albinismus rozlišuje na okulokutánní albinismus (OCA), který postihuje jak oči, tak kůži, vlasy i řasy a okulární albinismus (OA), který postihuje pouze oči. OCA se dále dělí na čtyři doposud známé typy (OCA1, OCA2, OCA3 a OCA4). Na evropském kontinentě nejčastější typ OCA1 se dále rozděluje na podtyp OCA 1a a OCA 1b. U lidí postižených OCA 1a je kvůli mutaci zcela inaktivována tyrozináza, a jedná se tak o *tyrozináza negativní typ OCA*. U tohoto typu albinismu se vzhledem k narušení zásadního enzymu melaninové biosyntézy nevytváří pigment během celého života jedince. U typu OCA1b je sice syntéza tyrozinázy narušena, ale minimální aktivita enzymu je zachována. Proto se tento typ nazývá také jako *tyrozináza pozitivní typ OCA*. U okulokutánního albinismu typu 2 (OCA 2) dochází díky mutaci v genu kódujícím membránové proteiny melanosomu k nesprávné funkci a transportu tyrozinázy. Zvláštními syndromickými formami albinismu, které postihují normální funkci dalších orgánů, jsou Hermansky-Pudlak syndrom (HPS1-9; kromě albinismu se projevuje zvýšenou krvácivostí) a Chediak-Higashi syndrom (CHS1; způsobuje hnisavé infekce kůže a dýchacích cest). Vznik těchto syndromů je zapříčiněn poruchou tvorby melanosomů a transportu melaninu do keratocytů (Hercogová et al. 2013).

Původ albinismu u jeskynních forem tří druhů brazilských ryb se pokoušeli zjistit např. Felice et al. (2008). Z jejich práce vyplývá, že tetra slepooká *Stygichthys typhlops* (Brittan & Böhlke 1965) a krunýřovec formosonský *Ancistrus formoso* (Sabino & Trajano 1997) mají sice melanofory, nicméně nejsou schopni přeměňovat L-tyrosin na L-DOPA, což vede k zastavení melaninového řetězce. U anténovky rodu *Rhamdiopsis sp.* (Haseman 1911) stejně tak jako u kandiru itacarambinského *Trichomycterus itacarambiensis* (Trajano & de Pinna 1996) se předpokládá, že k přerušení melaninového řetězce dochází již někde na počátku a dost možná u těchto jedinců nejsou vůbec vyvinuty melanofory. Protas et al. (2006) se ve své práci zabývali genetickou příčinou albinismu u často zkoumané ryby *Astyanax mexicanus* (de Filippi 1853). Jejich studie vedla k objevu mutace v genu *Oca2*, který stojí také za vznikem okulokutánního albinismu u člověka (Montoliu et al. 2014). Zvláštním typem albinismu je tzv. teplotně senzitivní albinismus (OCA 1TS). U tohoto typu přestává být enzym tyrozináza aktivní při vyšších teplotách, a tak se vyskytuje hypopigmentace na teplých částech těla, zatímco na chladnějších, koncových částech se melanin normálně produkuje. S tímto typem albinismu se

můžeme setkat např. u himalájské mutace myši domácí, siamských koček, ale i u lidí (King et al. 1991).

### 3.1.3 Fyziologické a behaviorální abnormality albinotických lidí a zvířat

Při zkoumání albinotických jedinců různých druhů zvířat byly objeveny fyziologické a behaviorální zvláštnosti, kterými se albinotičtí jedinci od svých pigmentovaných příbuzných. Často se však vědci snažící se zkoumat tyto odchylky potýkají s nedostatkem studijního materiálu. Jelikož se albinismus vyskytuje u většiny druhů velmi vzácně, probíhá značná část studií na speciálních albinotických kmenech hlodavců vyšlechtěných pro laboratorní účely. Zde je však těžké rozlišit, zda je dané chování či jiná odchylka od pigmentované populace způsobena samotným albinismem, či vznikla jako vedlejší produkt domestikace a umělé selekce na určité znaky (Himmler et al. 2013; 2014). Další hojně zkoumanou skupinou albinotických zvířat jsou jeskynní albíni. Jelikož u těchto druhů živočichů vznikl albinismus zcela specifickou evoluční cestou, je třeba jisté opatrnosti při aplikování takto získaných poznatků na klasické albíny (Slavík et al. 2016).

#### Fyziologické odchylky albínů

Vzhledem k tomu, že se albinismus vyznačuje hypopigmentací oční duhovky i dalších očních orgánů, zaměřuje se značná část studií zabývajících se fyziologií albinotických zvířat a lidí právě na poruchy zraku u těchto jedinců. Prusky et al. (2002) zaznamenal u očí albinotických hlodavců sníženou adaptaci na světlo vedoucí až k degradaci fotoreceptorů. Ve své studii porovnával ostrost vidění divokých potkanů s pigmentovanými laboratorními kmeny potkanů (Dark Agouti, Fisher Norway a Long-Evans) a albinotickými laboratorními kmeny (Fisher-344, Sprague-Dawley a Wistar). Výsledky studie ukázaly, že dva pigmentované kmene Dark Agouti a Long-Evans se v ostrosti vidění neliší od divokých potkanů a kmen Fisher Norway prokázal dokonce lepší zrak než jeho divocí předci. Autor tento jev přikládá selekci. Naopak všechny tři albinotické kmene potkanů vykazovaly signifikantně horší ostrost vidění oproti divokým a pigmentovaným laboratorním potkanům. Kuchyňka et al. (2007) zmiňují možné poruchy zraku spojené s okulokutánním albinismem u lidí. U tohoto onemocnění vzniká již v prvních měsících života nystagmus (nekontrolovatelný, kmitavý pohyb očních bulv). Postižení lidé trpí stejně jako albinotičtí potkani zhoršenou ostrostití vidění. Dále se u nich můžeme setkat s fotofobií (světloplachostí), strabismem (šilháním) či astigmatismem (refrakční oční vada způsobená nepravidelným zakřivením rohovky).

Kromě očních vad se u albinismu lze setkat s řadou dalších fyziologických abnormalit. Keeler (1942) popsal u potkanů zhoršený čich. Některé studie uvádějí u různých druhů zvířat, především savců, zhoršení sluchu. Např. byly zaznamenány nižší prahové hodnoty u albinotických morčat, některé albinotické kočky také vykazují určité sluchové anomálie (Creel et al. 1983; Conlee et al. 1986). Lechner & Ladich (2011) zkoumali sluch u sumce velkého *Silurus glanis* a pancéřníčka zeleného *Corydoras aeneus* (Gill 1858), nicméně žádné abnormality nebyly u těchto druhů ryb objeveny. Benca et al. (1998) dále zaznamenali u potkanů albínů delší REM fáze (rapid eye movement - fáze spánku charakteristická rychlými pohyby očí) během spánku.

V neposlední řadě může mít albinismus vliv na samotné přežití jedince. Vzhledem k tomu, že albinismem postižení jedinci často přichází spolu s pigmentem i o schopnost splývat

s prostředím, stávají se snadněji kořistí predátorů a jejich délka života je často kratší než u pigmentovaných jedinců (Lee & Grant 1986; Laikre et al. 1996; Krecsák 2008).

### **Behaviorální odchylky albínů**

Kromě fyziologických abnormalit má albinismus dopad také na chování postižených jedinců. Zrakové defekty mohou vést k fotofobii (strachu ze světla) či akrofobii (strachu z výšek; Van Abeelen and Kroes 1967). Na nedostatek melaninu chránícím před slunečními paprsky reagují albinotické ježovky *Tripneustes ventricosus* (Lamarck 1816). Pigmentované i albinotické ježovky se chrání před slunečním zářením tím, že se přikrývají částmi rostlin a jinými objekty. Avšak u albinotických jedinců se přikrývání projevuje v mnohem větší míře nejen při normální, ale i snížené světelné intenzitě (Kehas et al. 2005).

Zajímavé jsou studie zabývající se aktivitou albínů v průběhu dne. Dle těchto studií vykazují albinotické myši nižší aktivitu ve srovnání s pigmentovanými jedinci (Fuller 1967; DeFries 1969). Zkoumaní albinotičtí potkani jsou pak aktivnější méně během dne a více během noci oproti pigmentovaným jedincům a také častěji spí v noci mimo hnízda (Stryjek et al. 2013). De Fries (1969) ve své studii testoval odolnost albinotických myši vůči stresu. Albíny a pigmentované jedince vystavil stresoru ve formě otevřené plochy. Albinotické myši se dle očekávání vyhýbaly otevřené ploše ve větší míře než ty pigmentované.

Slavík et al. (2016) srovnávali agonistické chování normálně pigmentovaných a albinotických juvenilních sumců velkých. U albinotických jedinců bylo zaznamenáno méně agresivních interakcí než u pigmentovaných jedinců. Studie dále ukázala, že albíni na rozdíl od pigmentovaných sumců měli menší tendence ke shlukování se a daleko více se separovali od dalších albinotických jedinců. U stejného druhu ryb bylo také pozorováno sociální vyloučení albínů, při kterém nebyli přijati skupinou navzájem známých, normálně pigmentovaných sumců, zatímco neznámí pigmentovaní sumci ano (Slavík et al. 2015)

### **Změny ve fyziologii a chování troglobiontů**

Albinismus se ve zvýšené míře objevuje u živočichů žijících v jeskynních ekosystémech v prostředí absolutní tmy. Takovéto živočichy označujeme termínem *troglobionti*. Tito živočichové tráví svůj život v nehostinných jeskynních vodách, prostých jakéhokoli světla a často velmi chudých na potravní zdroje. U mnoha jeskynních druhů ryb po celém světě lze pozorovat jako reakci na tyto abnormální podmínky ztrátu pigmentace a často i zraku.

Jednou z nejlépe prozkoumaných jeskynních ryb je tetra mexická *Astyanax mexicanus*, která se dá snadno chovat v laboratorních podmínkách. Tato relativně oblíbená akvarijní ryba původem z Mexika a z Texasu se vyskytuje ve dvou formách. Jeskynní albinotická forma se silně redukovánými očima má svého předka v normálně vidoucí, pigmentované tetře trvale obývající povrchové vody. Na rozdíl od povrchové formy vykazuje jeskynní tetra zajímavé fyziologické adaptace, které jí pomáhají přežít v podmínkách trvalé tmy s omezeným přístupem k potravním zdrojům. Těmito adaptacemi mohou být např. vyšší počet chuťových pohárků (Yamamoto et al. 2009), citlivější senzory postranní čáry (Yoshizawa et al. 2014), ztráta hejnového chování (Kowalko et al. 2013), dominantní hierarchie či agresivity (Elipot et al. 2013) nebo kratší doba spánku (Duboué 2011). Tyto specifické adaptace, jak se ukazuje, mohou často souviset s druhově specifickou vazbou na potravní zdroje. U rychle se pohybujících, aktivních teter je klíčová schopnost ojedinele potravu lokalizovat a ulovit. Jelikož ve tmě není

pro rybu při získávání potravy spolupráce s jinými jedinci efektivní, je pro ni evolučně výhodnější rozvinutí individuálních a senzorických vlastností.

Trajano (1991) zkoumala míru agresivity u dvou blízce příbuzných druhů sumců. Anténovka Kroneova *Pimelodella kronei* (Miranda Ribeiro 1907) je sumec s nízkou pohyblivostí žijící u dna jeskynních ekosystémů. Anténovka iguapeská *Pimelodella transitoria* (Miranda Ribeiro 1907) obývá povrchové vody, avšak stejně jako její jeskynní příbuzná žije skrytým životem při dně. Oba tyto druhy tak mají velmi podobný životní styl a dle závěrů studie vykazují i podobnou míru agresivity.

U jeskynních ryb se objevily různé adaptace, které jim pomáhají přežít v prostředí bez světla. Otázkou zůstává, jaký smysl má ztráta zraku a pigmentace u některých jeskynních druhů, jelikož jak se zdá, tyto vlastnosti nemají pro ryby žádné evoluční výhody. V roce 1907 formuloval Banta teorii, že jeskynní zvířata nepostrádají melanin a zrak, protože žijí v jeskynním prostředí, nýbrž že je to obráceně. Zvířata byla dle této teorie nejprve slepá a bez pigmentu, a tudíž jim nezbyvalo nic jiného než žít v jeskyních, kde bylo menší riziko predace a konkurence v podobě jejich pigmentovaných a vidoucích příbuzných. Kosswig (1948) přišel s poněkud sofistikovanějším vysvětlením, a to s neutrální teorií molekulárních mutací. Dle této teorie není díky odlišnému životnímu prostředí vyvíjen na znaky jako je pigmentace či funkční struktura oka selekční tlak, který by za normálních okolností nedovolil rozšíření zmutovaných alel v populaci. Díky temnému prostředí, kde najednou není zrak vlastností důležitou pro přežití a rozmnožení jedince a stejně tak ztráta pigmentace živočicha nijak neznevýhodňuje, se z těchto normálně selektivně negativních mutací stávají mutace selektivně neutrální a dochází k jejich šíření v populaci. Aby se pak stala celá jeskynní populace albinotickou, musí časem dojít ke snížení variability kvůli genetickému driftu. U fylogeneticky starých druhů zvířat toto mohlo vést k homozygotnosti alel, což znemožnilo, aby se v populaci nadále vyskytovali pigmentovaní jedinci (Wilkens 1988). Ostatní vlastnosti specifické pro troglobionty, jako je kratší doba spánku, citlivější postranní čára či ztráta hejnového chování, se v populaci objevily pravděpodobně na základě přirozeného výběru. Alely, které byly nejvhodnější pro život v jeskyních, se v populaci rozšířily a způsobily tak diametrální odlišnost mezi jeskynní a povrchovou populací. Poslední faktor, který je důležitý pro vyvinutí speciálních vlastností u troglobiontů je zamezení genetickému toku mezi populacemi (Poulson 1963).

## 3.2 Agresivita u ryb

### 3.2.1 Definice

Agresivita je chování, při kterém jedinec poškozují nebo se snaží o poškození jiného jedince (Huntingford et al. 2012). Agresivní chování jedinec používá jako mechanismus k získání a udržení si přístupu ke klíčovým zdrojům. Těmito zdroji může být např. potrava, sexuální partner, úkryt či vhodné místo k rozmnožování. Agresivní chování nezahrnuje zabíjení jiných zvířat pro potravu či útok na potenciálního predátora. Agresivita bývá nejčastěji vnitrodruhová, ale běžné jsou projevy i mezidruhové agresivity. Mezi tu lze řadit pouze chování, kdy jedinec napadá jedince jiného druhu za účelem odstranění konkurence. Jako příklad lze uvést agresivní interakce mezi ploskozubcem červenoočným *Sparisoma chrysopteryum* (Bloch & Schneider 1801) a ploskozubcem červenopruhým *Sparisoma aurofrenatum* (Valenciennes 1840), jejichž domovské okrsky (home range) se značně překrývají a oba druhy se živí stejným druhem mořské řasy (Muñoz & Motta 2000).

### 3.2.2 Teritorialita a dominance

S agresivitou je úzce spojená teritorialita. Přítomnost zdrojů je mnohdy vázaná na konkrétní území a jedinci se toto území snaží bránit před možnými vetřelci, a to především, jsou-li stejného druhu a pohlaví. Toto bráněné území se nazývá teritorium (Grant 1997). Obrana potravního teritoria není příliš běžná u sladkovodních ryb či druhů vyskytujících se ve volném oceánu, avšak často se vyskytuje u ryb obývajících mořské útesy. Tento jev lze vysvětlit tím, že na útesech, na rozdíl od volného oceánu, jsou potrava a jiné zdroje více vázané na konkrétní místa, která mají ryby tendenci bránit. Naprostá většina rybích samců, ať už se vyskytují v jakémkoli prostředí, brání trdliště v době tření. Tření ryb se často odehrává pouze ve velmi krátkém časovém úseku a pro samce skýtá jedinečnou šanci zplodit potomstvo a předat své geny následující generaci. Proto má většina samců velmi vážný důvod trdliště bránit (Damsgard & Huntingford 2012).

Podobně jako někteří jedinci brání svá teritoria, tak příslušníci některých druhů bojují o dominantní postavení ve skupině. To jim zajišťuje kontrolu nad ostatními submisivními jedinci ve skupině a umožňuje přednostní přístup ke klíčovým zdrojům. Při agresivním střetnutí dvou jedinců je jeden jedinec obvykle vítězem a zaujímá nad poraženým soupeřem dominantní postavení. Poražený jedinec je oproti vítězovi v submisivním (subordinátním) postavení. Submisivní jedinec má v ustálené hierarchii tendenci se dominantnímu jedinci nadále vyhýbat. Ve velkých skupinách ryb se na základě tohoto vztahu dominantní-submisivní utváří často složitá dominantní hierarchie. Méně či více stabilní hierarchie, umožňující dominantním rybám přednostní přístup k potravě, lze pozorovat např. u lososovitých ryb jako u lososa obecného (Symons 2011), lososa kičuce *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum 1792) (EJike & Shreck 1980) sivena arktického (Winberg at al. 1991) či pstruha duhového (Pottinger & Carrick 2001; Overli et al. 2004). Vzhledem k tomu, že jsou tyto druhy ryb často chovány a loveny pro lidskou konzumaci, je výzkumu jejich sociálního chování věnováno nejvíce pozornosti. Avšak i u mnoha jiných druhů ryb se lze setkat s tímto sociálním uspořádáním. Jmenovitě např. u slunečnice pestré *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Erickson 1967), slunečnice zelené *Lepomis cyanellus* Rafinesque, 1819 (McDonald et al. 1968), pestřence zubatého *Neolamprologus pulcher* (Trewavas & Poll 1952) (Jordan et al. 2009) a tilápie nilské *Oreochromis niloticus* (Linnaeus 1778) (Correa at al. 2003).

### 3.2.3 Faktory ovlivňující míru agresivity

#### Vnější prostředí

Míra agresivity se u ryb, stejně jako u jiných zvířat, liší druh od druhu a závisí kromě jiného na hustotě populace a dostupnosti klíčových zdrojů (Grant 1997; Huntingford et al. 2012). Odlišná míra agresivity a razance útoků u různých druhů se pravděpodobně vyvinula v důsledku rozdílných podmínek prostředí. Druhy, které se vyvíjely v prostředí s menší dostupností zdrojů, byly v průběhu evoluce vystaveny velkému selektivnímu tlaku na agresivnější chování, aby mohly čelit větší konkurenci a vybojovat si ke zdrojům přístup. Zvláště vysokou míru agresivity lze pozorovat u mnoha druhů obývajících prostorově omezená území, jakým je již zmiňovaný mořský korálový útes. Naopak nejméně agresivními rybami bývají mobilní pelagické druhy, které nejsou vázané na žádné konkrétní místo (Damsgard & Huntingford, 2012). Ryby, které se pohybují určitou část života v prostorově omezeném prostředí a část života v pelagiálu, kterými jsou např. mnozí lososovití *Salmonidae*, mohou míru

agresivity měnit v závislosti na prostředí, ve kterém se zrovna nacházejí (Hutchinson & Iwata 1998;2001).

### **Cirkadiánní a anuální rytmy**

Agresivita se u ryb může měnit i v závislosti na denní době či ročním období. Kadri et al. (1996) zaznamenali u lososa obecného změny v agresivitě během jara až podzimu. Na jaře a na podzim vykazovali lososi největší agresivitu v ranních hodinách, kdy se začaly objevovat první sluneční paprsky. Během léta se ranní agresivita u ryb neobjevila a celkově byly ryby výrazně méně agresivní než v ostatních sledovaných obdobích.

### **Rozdíly mezi pohlavími**

Lze se též setkat s rozdíly v agresivitě mezi pohlavími, přičemž samci bývají obecně více agresivní než samice. To je možné vysvětlit vyšší hladinou androgenů, přesněji testosteronu a 11-ketotestosteronu u samců. Tyto hormony pravděpodobně stojí za zvýšenou samčí agresivitou i dominancí (Taves et al. 2010).

### **Rozdíly mezi populacemi a jedinci**

Jelikož se na agresivitě ryb odrážejí i podmínky vnějšího prostředí, lze zaznamenat variabilitu v agresivitě u ryb stejného druhu, ale z různých populací. I ve stejné populaci ryb se však míra agresivity může lišit na základě rozdílných vlastností konkrétních jedinců. U ryb lze stejně jako u člověka či jiných druhů zvířat pozorovat rozdílné povahové rysy u různých jedinců. V odborné literatuře je pro tento soubor charakteristik chování používán termín behaviorální syndromy (Sih et al. 2004), zahrnující projevy jako je plachost – statečnost (Wilson et al. 1994), osobnost (Gosling 2001) či temperament (Francis 1990). Koolhas et al. (1999) popisují u ryb dva hlavní typy souborů chování, které se významně liší svými projevy. Reaktivní neagresivní typ jedince, který se vyznačuje nižší odolností vůči stresu a většinou zaujímá submisivní postavení. Naopak proaktivní typ jedince se vyznačuje zvýšenou agresivitou i odolností vůči stresu a při soubojích bývá častěji vítězem.

### **Barva těla**

Významným faktorem ovlivňující míru agresivity jedinců některých druhů je barva kůže. Z různých studií vyplývá, že tmavá barva u ryb tlumí agresivní chování, zatímco světlá ho podporuje (O'Connor et al. 1999; 2000). Jinými slovy, submisivní jedinci pomocí tmavého zbarvení vysílají signál dominantním jedincům k odvrácení agresivity. Tento jev byl popsán u některých lososovitých ryb (Suter & Huntingford 2002) a cichlid (Volpato et al. 2003; Miayi et al. 2011). V případě obsahu barviva melaninu je vyšší počet tmavých teček projevem submisivity a vyšší citlivosti ke stresu (Höglund et al. 2000; Kittilsen et al. 2009; 2012). Podobně u sivena arktického množství karotenoidových skvrn ovlivňuje agresivní chování a odolnost vůči stresu. Více skvrnití jedinci jsou méně agresivní a mají vyšší hladinu kortizolu oproti méně skvrnitým jedincům (Backström et al 2015). Studie na albinotických sumcích velkých ukázala, že jedinci trpící ztrátou pigmentu vykazují daleko menší míru agresivity než normálně pigmentovaní jedinci (Slavík et al. 2016).

### 3.3 Rybí souboje

#### 3.3.1 Faktory ovlivňující průběh souboje

Souboje o zdroje jsou všudypřítomné u mnoha druhů ryb a bývají zprostředkovány skrz agresivní interakce. Agrese nebo hrozba jsou tak velmi důležitým aspektem v sociálním chování ryb. Agresivita je potenciálně nebezpečná pro oba soupeře, protože souboj může vyústit ve zranění jedince (Abbot & Dill 1985; Neat et al. 1998). Jestli, jak a s jakou intenzitou se jedinec účastní souboje, je ovlivněno mnoha okolnostmi a mechanismy, které kontrolují agresivní chování. Potenciální soupeř vysílá svému protivníkovi signály o jeho kondici, ze kterých může jedinec odhadnout, zda je výhodné riskovat souboj s oponentem, jaká je cena souboje a pravděpodobnost vítězství (Huntingford et al. 2012). Skutečnost, zda souboj bude zahájen, nezávisí pouze na hodnotě soutěženého zdroje, ale také často závisí na kondici a vnitřním stavu obou oponentů. Poměr sil se také mění, často významně, během samotného souboje (Damsgard & Huntingford 2012).

#### Vliv vlastností soupeře

Jedním z rozhodujících faktorů pro začátek a vývoj souboje je velikost těla obou soupeřů. Rowland (1989) pozoroval tento jev u koljušek tříostných *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 a zjistil, že již 15% rozdíl ve velikosti těla byl dostatečný k ovlivnění výsledku souboje ve prospěch většího soupeře. Vrubozubec paví *Astronotus ocellatus* (Agassiz 1831) pronásleduje a kouše jedince, kteří jsou menší než on, avšak sám se vyhýbá větším vrubozubcům (Beeching 1992). Obecně lze konstatovat, že souboje, které se odehrávají mezi jedinci stejné velikosti, bývají delší a intenzivnější než ty, kde je mezi jedinci jasný velikostní nepoměr (Huntingford and Turner 1987).

Dalším faktorem, který může zásadně ovlivňovat průběh souboje, je příbuznost mezi soupeři. Např. ve skupině navzájem nepříbuzných lososů obecných a pstruhů obecných je možno pozorovat silnější projevy agresivity, než u skupiny příbuzných jedinců (Brown & Brown, 1996). Jedná se o tzv. příbuzenskou preferenci, při které se se vzrůstající podobnosti genové výbavy vzrůstá i míra preference, např. projevující se agresivitou chování (Hamilton 1964). Jedinci nemusí být vždy nutně příbuzní, aby se u nich vyskytla snížená míra agrese (tzv. nepříbuzenská preference). Někdy stačí, aby se navzájem znali a byli zvyklí na svou přítomnost. Např. snížená četnost soubojů byla popsána u skupiny juvenilních pstruhů, kteří byli dlouhodobě chováni ve společných nádržích. Naopak v nádrži, kde dochází k opakovanému střídání jedinců, bývají rezidenti k nově příchozím značně agresivní (Ward & Hart 2003). Höjesjö et al. (1998) pozorovali, že pstruzi mají větší šanci vyhrát souboj se známým jedincem než s jedincem, se kterým se setkali poprvé. To může být způsobené tím, že si jedinci pamatují předešlý souboj s konkrétním jedincem, zatímco nový jedinec může používat neznámou taktiku. Navíc souboj s neznámým jedincem představuje i vyšší riziko přímé agresivity a zranění. Dále bylo zjištěno, že pokud jedinec pstruha zahájí souboj s již známým soupeřem, bojuje méně agresivně než v případě neznámého jedince (Johnsson 1997). To vypořezoval i Thresher (1978) při experimentu s volně žijícími, teritoriálními sapíny žlutohnědými. Pro účely své studie nejprve určil teritoria sapínu a následně umístil do jejich teritoria uzavřenou skleněnou nádobu s jiným sapínem. Zaznamenal přitom výrazně větší projev agresivity vůči sapínům, kteří byli pro vlastníka teritoria neznámí, než vůči jeho sousedům. Celou problematiku dobře shrnuje teorie drahého nepřítele („dear enemy theory“



Ydenberg et al. 1988), která říká, že vůči známým jedincům (např. sousedům) se držitelé teritorií chovají s nižší agresivitou než k neznámým.

### **Vliv prostředí na agresivitu**

Nejen vlastnosti a kondice soupeře, nýbrž i vlastnosti prostředí a kontext (okolnosti, souvislosti), ve kterém se ryby nacházejí, podstatně ovlivňují míru agresivity a vývoj souboje. Důležitým faktorem je doba, po kterou se jedinec zdržuje na svém aktuálním stanovišti. Jedinec vyskytující se ve známém prostředí má oproti protivníkovi výhodu a častěji bývá vítězem souboje. Johnsson et al. (1998) popsali tento jev u pstruha duhového. Pstruzi, kteří byli na území rezidentní, vyhráli souboj v 85 % případů, pokud bojovali s oponentem stejné velikosti.

Síla efektu závisí také na kvalitě území, ve kterém se ryba vyskytuje. U pstruha, který se vyskytoval na preferovaném substrátu, jímž byl šterk, byl zaznamenán větší počet vítězství než u jedince, který v nádrži preferovaný substrát postrádal (Johnsson et al. 2000). Množství rybích druhů přizpůsobuje svou agresivitu tomu, o jak cenný zdroj se bojuje. V případě pstruhů stojí bojovat za nádrž se šterkem, který je u nich ceněným substrátem. Prostor je schopné modifikovat chování ryb velmi zřetelným způsobem.

Některé druhy ryb potřebují velmi specifické podmínky, aby projevily agresivní teritoriální chování. Pokud takovéto podmínky nemá např. siven arktický, změní své chování z teritoriálního na hejnové, které je doprovázeno velmi nízkou úrovní agresivity (Mikheev et al. 1996). Zajímavým jevem je změna chování v závislosti na změně barvy prostředí u některých druhů ryb. Je známo, že tmavá barva u ryb agresivitu tlumí, zatímco světlá ji podporuje. Když se již zmíněný siven arktický přemístí do nádrže s tmavým šterkem, také sami ztmavnou, čímž dojde u ryb k potlačení agresivity (Höglund et al 2002).

### **Vliv izolace na agresivitu**

Jedním z faktorů, které mohou ovlivňovat agresivní chování zvířat je doba, po kterou jedinci žijí v odloučení bez možnosti spolu bojovat. Laureát Nobelovy ceny Konrád Lorenz otevřel teorii, podle které zvířata mají vrozený určitý agresivní zápal (drive). V případě, že jedinci nemají po dlouhou dobu možnost svou agresivitu vybit, agrese se v nich nakumuluje a souboj posléze může spustit i mnohem slabší stimul, než který by byl potřeba za normálních podmínek. V praxi by to znamenalo, že držení zvířat v izolaci u nich vyvolává agresivní chování a pro udržení nízké hladiny agresivity by bylo třeba držet zvířata pohromadě a dát jim tak možnost si svůj agresivní zápal mezi sebou vybit. Earley et al. (2006) ve své studii pozorovali více intenzivní souboje jedinců ryb, kteří byli před soubojem vystaveni izolaci než u jedinců, kteří byli chováni v nádržích s více jedinci. Anders (1978) zkoumal agresivitu u tlamovce jikroskvrnného *Astatotilapia burtoni* (Günther 1894) po různě dlouhých dobách izolace od 15 minut do 12 dní. Ukázalo se, že po 2 a 7 hodinách izolace výrazně vzrostl počet útoků na soupeře oproti stavu před izolací. Avšak při dlouhodobé izolaci 12 dní se počet útoků na soupeře naopak snížil. Na agresivitu jedince tak nemusí mít vliv pouze samotná izolace, ale i doba, po kterou je jedinec izolaci vystaven.

Při pohledu z jiného úhlu však tato teorie platit nemusí. Agresivita se u zvířat objevuje i v případech, pokud např. do jejich teritoria vnikne vetřelec a dojde tak k narušení jejich ideálních životních podmínek. To vede k rychlému nárůstu agrese a útoku, motivovaného vyhnáním vetřelce z teritoria (Damsgard & Huntingford 2012).

## Vliv intenzity metabolismu a produkce hormonů

Boj je energicky velmi náročnou aktivitou. Dochází při něm ke spalování energetických zásob a produkci metabolických exkretů. Proto je metabolický stav a kondice zvířete důležitým faktorem při soubojích a z velké části ovlivňuje razanci, se kterou ryba bojuje. Rychlost klidového metabolismu se liší od jedince k jedinci. Obecně lze říci, že jedinci s rychlejším klidovým metabolismem vykazují lepší kapacitu pro energetické činnosti, jakou je právě boj (Damsgard & Huntingford 2012).

Důležitou roli v řízení chování včetně agresivity hrají hormony. Jedněmi z nejvýznamnějších hormonů ovlivňujících agresivitu jsou testosteron a 11-ketotestosteron. Tyto androgeny ovlivňují kromě agresivity také reprodukci a u samců jsou vylučovány ve větší míře než u samic (Taves et al. 2010). Krátkodobé působení kortizolu může také způsobit nárůst agrese (Dunlap et al. 2002). Avšak dlouhodobě vyšší hladiny kortizolu se obecně vyskytují u v hierarchii dominance níže postavených a neagresivních jedinců (Overli et al. 2003). Zajímavé je působení melanocyty-stimulujícího hormonu (MSH), jehož zvýšená produkce způsobuje u ryb tmavé zbarvení a zároveň pokles agresivity (Höglung et al. 2000). Hormony štítné žlázy řídí u lososovitých ryb tzv. smoltifikaci – změnu, při které se ryby začínají shlukovat a připravují se na reprodukční migraci. Toto období bývá u losovitých spojeno se ztrátou agresivního chování (Hutchinson & Iwata 1998). K agresivitě u ryb má vztah i hormon vazotocin, který je ekvivalentem k savčímu a ptačímu vazopresinu. U kněžička dvoupruhého *Thalassoma bifasciatum* (Bloch 1791) zvyšuje vazotocin agresivitu u neteritoriálních jedinců obou pohlaví a na druhou stranu potlačuje agresi teritoriálních samčích jedinců (Semsar et al. 2001).

### 3.3.2 Náklady a přínosy (Cost and Benefits) souboje

Na střetnutí s potenciálním soupeřem lze nahlížet jako na sled jednotlivých rozhodnutí. Každý moment situace se zvíře rozhoduje – jestli začít boj, pokračovat v něm, či jestli je již čas boj vzdát. Všechna tato rozhodnutí zvažuje jedinec na základě možných výhod, které z rozhodnutí plynou, ale také možných ztrát, které může dané rozhodnutí skýtat. Schopnost jedince dělat pro danou chvíli nejvhodnější rozhodnutí může mít pozitivní vliv na jeho fitness (Damsgard & Huntingford 2012).

#### Přínosy vítězství v souboji

Agrese je jedna z možností, jak se vyrovnat s konkurenčním tlakem o limitované zdroje. Benefitem pro agresivní zvířata v případě výhry v souboji je exkluzivní (jedinečný) přístup k zdrojům. Možnost získání hodnotného zdroje může být pro zvíře motivací souboj iniciovat (Hsu et al. 2011). U divokých ryb bývá těmito zdroji často možnost se rozmnožovat. Samec, který zvítězí v souboji, může získat exkluzivní přístup k oplození samice. Vysoká míra agresivity a dominance je doprovázena úspěchem při reprodukci např. u samců dáňka pruhovaného *Danio rerio* (Hamilton 1822) (Paull et al. 2010).

Jak lze předpokládat, nedospělí jedinci bojují o zdroje bez sexuální souvislosti. Juvenilní jedinci pstruha duhového bojují během zimy o přístup k úkrytům, přičemž většinou vyhrávají větší ryby, které z úkrytu vypudí menší jedince (Gregory & Griffith 1996). Jelikož je růst kritickou vlastností důležitou pro fitness jedince, je u nedospělých ryb největším přínosem při výhře v souboji získání potravy. Jedinec může bojovat o potravu přímo, nebo může výhrou v boji získat teritorium, kde si lze potravu úspěšně zajistit. Další možností je získání

dominantního postavení v sociální hierarchii (Damsgard & Huntingford 2012). Větší denní přírůstky a lepší živinové rezervy byly zaznamenány u dominantních jedinců sivena arktického (Le Francois et al. 2005) a také u divokého lososa masu *Oncorhynchus masou* (Brevoort 1856) (Nakano 1995). U tilápie nilské souvisí dominantní sociální status s přednostním přístupem k potravě (Cruz & Brown 2007).

### Náklady vynaložené na souboj

Souboje mezi rybami nepřinášejí vždy pouze jen přínosy, ale také zahrnují náklady, se kterými musí jedinec počítat, když se rozhodne iniciovat souboj (Huntingford et al. 2012). Primárním nákladem na souboj je čas, který mohl jedinec využít jiným způsobem např. sháněním potravy, hlídkováním před predátory nebo staráním se o potomstvo. Obzvláště ztráta ostražitosti vůči predátorům může mít pro bojujícího jedince fatální následky (Damsgard & Huntingford 2012). Jakobssen et al. (1995) ve své studii zkoumali ostražitost akarek zelených *Nannacara anomala* Regan 1905 vůči predátorům během soubojů. Zjistili, že pokud byla zvířata zaneprázdněna soubojem, mohl se predátor přiblížit k rybám blíže, než když se souboji zrovna nevěnovala. Čím intenzivnější byl souboj mezi jedinci, tím blíže se k nim predátor dokázal přiblížit. Navíc jsou souboje obecně velmi energeticky náročnou aktivitou (Damsgard & Huntingford 2012). U tilápie *Tilapia zillii* (Gervais 1848) bylo zjištěno zvýšené množství laktátu, a naopak vyčerpání zdrojů glykogenu po souboji u obou soupeřů, avšak více u poraženého (Neat et al. 1998). V neposlední řadě je třeba zmínit možné riziko zranění, které musejí ryby podstoupit. Boj může eskalovat v intenzivní prohánění a kousání soupeře. U pstruha duhového bývá často při soubojích poničena ocasní a hřbetní ploutev (Abbot & Dill 1985). U lososa obecného dochází u velkých, agresivních jedinců k častějším poraněním než u méně agresivních, menších jedinců. Některé ryby mají vyvinuty adaptace, které jim pomáhají zmírnit následky soubojů, např. tvrdší kůže u lososa nerka, nicméně i tak zůstává riziko zranění stále významným negativem soubojů. V neposlední řadě s sebou nese boj další nevýhodu ve formě možných dlouhotrvajících následků na fyziologii zvířete (Damsgard & Huntingford 2012).

### 3.3.3 Winner a loser efekt (efekt vítěze a poraženého)

Kromě výše zmíněných přínosů a nákladů lze popsat ještě dva důležité jevy ovlivňující fitness soupeřů. Při prohře v souboji můžeme pozorovat nárůst kortizolu v krvi jedince a zároveň snížení hladiny testosteronu. To vede často k dalším neúspěchům v následujících soubojích. Tomuto jevu říkáme *loser efekt*. Existuje i obrácený jev – *winner efekt* – kdy po výhře v souboji dojde naopak ke snížení kortizolu a zvýšení testosteronu a zvyšuje se pravděpodobnost výhry v dalším souboji (Hsu et al. 2006). Vítězové souboje mají též větší tendenci k agresivnějšímu chování než poražení, kteří vykazují submisivní chování. Míra projevu winner či loser efektu bývá druhově specifická a u některých živočišných druhů se může projevit pouze jeden z efektů, či se nemusí projevit ani jeden. Obecným trendem je, že loser efekt se projevuje daleko častěji než winner efekt a má také silnější a déletrvající dopad na jedince (Hsu et al. 2011). Byl popsán výrazný rozdíl v projevu winner efektu mezi silně teritoriálním křečkem kalifornským *Peromyscus californicus* (Gambel 1848) a jeho promiskuitním, nepříliš teritoriálním příbuzným křečkem bělonohým *Peromyscus leucopus* (Rafinesque 1818). U prvně zmíněného druhu lze pozorovat vysokou míru winner efektu, zatímco u křečka bělonohého nebyl žádný winner efekt zaznamenán, ani nebyla naměřena změněná hladina testosteronu. Tato studie by mohla naznačovat, že za podstatou winner či loser

efektu stojí míra teritoriality daného druhu. Studie ukázala ještě jeden pozoruhodný jev. Winner efekt u křečka kalifornského se projevoval znatelně více, pokud vyhrál souboj na svém teritoriu než na neznámém území (Fuxjager & Marler 2009).

Winner a loser efekty nevedou pouze k fyziologickým změnám zvířete, ale dokážou ovlivnit budoucí strategii jedince v následujícím souboji. Vítězové souboje mají tendenci v budoucnu projevovat agresivnější chování. Naopak jedinec se zkušeností z prohraného souboje, se začne chovat více submisivně. Lan & Hsu (2011) pozorovali změnu bojové strategie u druhu ryby rivulus mramorovaný *Kryptolebias marmoratus* (Poey 1880) po prohraném souboji. V pozadí tohoto chování nestojí až tak vědomé jednání zvířete, jako hormony, především z řad glukokortikoidů (kortizol) a androgenů (testosteron a 11-ketotestosteron). Nízká hladina těchto hormonů způsobuje u ryb déletrvajícím efekt poraženého, což vede k delší rekonvalescenci z předešlé prohry.

Agresivní chování zahrnuje jak náklady, tak i cenné benefity pro vítěze. Protože obojí, náklady i benefity, závisejí na prostředí, ve kterém se souboj odehrává, mají zvířata tendenci přizpůsobovat svoje chování během souboje aktuálním podmínkám. Jedinci se tak v každou chvíli musí rozhodovat, zda se jim agresivita vyplatí či nikoliv. Brown (1964) přišel s teorií ekonomicky obhajitelných zdrojů. Dle této teorie bude jedinec ochoten bránit zdroj, pokud mu toto chování přinese zisk. Z této myšlenky vyplývá, že zvířata jsou v každé jednotlivé chvíli souboje informována o potenciálních nákladech a přínosech pro jejich fitness a dokáží s touto informací pracovat a přizpůsobovat jí své chování (Hsu et al. 2011).

### 3.3.4 Průběh souboje

Souboj mezi rybími jedinci nezahrnuje pouze přímé útoky, jako je kousání, ale má velkou variabilitu v různých hrozebných postojích a držení těla. Různé druhy ryb se liší v detailech svých agresivních postojů, nicméně u všech ryb můžeme sledovat podobný vzorec soubojů. Ty obvykle začínají mírnějšími projevy agrese a až později přicházejí na řadu prudší výpady spojené s fyzickým napadením soupeře. Tyto výpady jsou pro ryby velmi energeticky náročné a riskují v nich možnost zranění ve formě poškození ploutví či ztráty šupin. Jak může takovýto souboj vypadat, lze demonstrovat na následujících dvou příkladech. Interakce dvou samců akary pruhované *Cichlasoma portalegreense* Hensel 1870 začíná, když se k sobě samci buď čelně nebo laterálně přiblíží (tzv. frontal/lateral display) a vystavují své vztyčené hřbetní ploutve. Toto chování můžeme označit jako hrozebný postoj, který signalizuje záměr samce zaútočit a má za úkol druhého samce varovat. Pokud se druhý samec nezalekne, mohou se ryby přesunout k energičtějšímu chování, kdy se nastaveny stranami těla směrem k sobě bijí vzájemně svými ocasí a vytvářejí prudký proud vody. Pokud po této fázi stále není jasný výsledek souboje, rivalové se zakousnou jeden druhému do horní či spodní čelisti a takto zakousnutí soupeří, dokud se jeden ze soupeřů nevzdá, nestáhne ploutve a nezahájí ústup (Eibl-Eibesfeldt 1961). Jakobsson et al. 1979 popisují agresivní chování u dvou dospělých samců akarky zelené. Na počátku souboje se jeden z rivalů laterálně přiblíží ke druhému a ukazuje své roztažené, zářivě barevné ploutve. V další fázi oba oponenti vykazují vysokou míru agresivity doprovázenou údery ocasní ploutve. Pokud toto chování nevede k rezignaci jednoho ze soupeřů, přechází samci k prudkému kroužení okolo sebe, přičemž se fyzicky napadají a uštěďují si vzájemně kousance do boku. V určitý moment tohoto soupeření se dříve či později jeden ze soků stáhne, svésí ploutve a ztmavnutím dá najevo své submisivní postavení.

## Signály vysílané před a během souboje

Soupeři si navzájem před a během souboje vyměňují vizuální signály, jako jsou zářivě zbarvené ploutve nebo rozšířené skřele (Eibl-Eibesfeldt 1961; Jakobsson et al. 1979). Dále používají také mechanické signály, jako je proud vody vznikající při švihání ocasy (Eibl-Eibesfeldt 1961), nebo akustické signály, kterými může být např. zvuk produkovaný skřípěním požerákových zubů (Schwarz, 1974). Jako signalizační prostředek může rybám sloužit také elektrický proud. U slabě elektrických ryb, kterými je např. jihoamerická břicholemka močálová *Brachyhypopomus pinnicaudatus* Hopkins 1991 zahrnují souboje samců výměnu elektrických signálů, které se liší u dominantního a submisivního samce (Perrone et al. 2009). Některé druhy ryb vysílají olfaktorické signály soupeři. Např. samec karase zlatého produkuje v době tření velké množství hormonu androstenedionu v močové trubici, který zvyšuje agresivitu u jiných samců (Sorensen et al. 2005). Barata et al. (2007) měřili množství moči vyprodukované dominantními a submisivními samci tilápe mosambické *Oreochromis mossambicus* (Peters 1852) během souboje. Ukázalo se, že dominantní samci vylučují více moči s feromony než ti submisivní.

Některé signály vyměňované během souboje vyvolávají u soupeře vyšší míru agresivity, zatímco jiné slouží jako inhibitory agresivního chování. Schwarz (1974) popsal u samců vrubozubcovité ryby *Cichlasoma centrarchus* Gill 1877 krátké zvuky s dlouhotrvajícími mezerami stimulující u soupeře agresivní chování, zatímco dlouhé opakující se zvuky mají za úkol toto chování tlumit. Po skončení souboje může jak u vítěze, tak u poraženého dojít ke změně těchto signálů.

Dobře pozorovatelným projevem chování jsou barevné změny u ryb po soubojích. Mečovka cortezova *Xiphophorus cortezi* Rosen 1960 se vyznačuje vertikálními pruhy na bocích. Intenzita těchto pruhů se může měnit přímo v průběhu boje, např. při kousnutí soupeřem mohou pruhy ztmavnout. Tmavé pruhy tlumí u oponenta agresí. Odstraněním těchto pruhů docílili Moretz & Moris (2003) zvýšené agresivity soupeře proti takto upravené rybě. U sivena arktického stejně jako u jiných lososovitých ryb má důležitou signalizační funkci barva oční duhovky. Tmavá duhovka se objevuje u submisivních jedinců, zatímco dominantní ryby mají duhovku světlou. Tmavá duhovka submisivních ryb tlumí podobně jako v přechodném případě agresivitu u dominantních ryb (O'Connor et al. 1999). Také u tilápie nilské barva duhovky u poraženého ztmavne, zatímco u vítěze jsou oči světlejší (Volpato et al. 2003).

## Nejčastější projevy agresivního chování

Níže uvedené projevy agresivního chování patří mezi ty výraznější, které se dají snadno pozorovat. Většinou jim však předchází různé méně nápadné náznaky zahrnující pomalé či rychlejší přibližování se k soupeři, natáčení těla, vztyčování ploutví, různě intenzivní kontakt s protivníkem apod. Výčet všech těchto projevů chování by byl velmi dlouhý a vzhledem k tomu, že se tyto projevy mohou méně či více lišit u jednotlivých druhů ryb i populací, by rozhodně nebyl nikdy zcela úplný. Proto zde předkládám pouze některé vybrané projevy agresivního chování.

**Frontal display** Soupeři zaujímají pozici hlavami proti sobě (Jönsson et al. 1997; Barki & Volpato 1998)

<b>Mouth wrestling</b>	Soupeři zaujímají pozici hlavami proti sobě, přičemž jsou vzájemně zakousnuté do protivníkovy horního či spodního pysku (Barki & Volpato 1998)
<b>Lateral display</b>	Soupeři zaujímají pozici laterálně vedle sebe s hlavami orientovanými stejným směrem, mohou takto vedle sebe plavat se vztyčenými ploutvemi či zůstat na místě, často se vzájemně bijí ocasy (Simpson 1968; Jönsson et al. 1997; Barki & Volpato 1998)
<b>Tail-beating</b>	Ryby jsou v laterální pozici a vzájemně se bijí ocasy (Simpson, 1968; Barki & Volpato 1998)
<b>Circling</b>	Protivníci rychle plavou v malém kroužku se vztyčenými ploutvemi, pronásledují vzájemně své ocasy (Jönsson et al. 1997; Barki & Volpato 1998)
<b>Chasing</b>	Jedinec pronásleduje přecházejícího oponenta (Jönsson et al. 1997; Barki & Volpato 1998)
<b>Biting</b>	Jedinec kousne svého protivníka (Simpson 1968; Jönsson et al. 1997; Barki & Volpato 1998)
<b>Pivot</b>	Jedinec se otáčí dozadu a dopředu kolem své osy a natáčí hlavu směrem k svému soupeři (Morgan & Fine 2019)
<b>Lateral head contact with pivot</b>	Jedinec se otáčí kolem své osy v blízkosti soupeře, přičemž naráží hlavou do soupeře, čímž ho mírně popostrkává (Morgan & Fine 2019)

### 3.4 Fyziologické parametry spojené se stresem a agresivitou

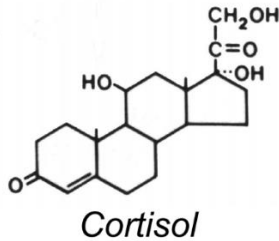
Změny v chování se často odráží na fyziologickém stavu organismu a zároveň se změna ve fyziologii organismu může projevit na jeho chování. Znalost fyziologických parametrů tak pomáhá vysvětlit chování testovaných zvířat. Agresivita je stav, který je u zvířat spojen s nárůstem či poklesem mnoha fyziologických parametrů. V této kapitole jsou zmíněny nejčastěji používané fyziologické parametry studií zabývajících se agresivitou.

#### 3.4.1 Fyziologické parametry měřené z krve

##### Kortizol

Kortizol je hormon patřící mezi skupinu glukokortikoidů. Jeho tvorba probíhá z cholesterolu v kůře nadledvin v oblasti zvané *zona fasciculata*. Zde vzniká z prekurzorů pregnenolonu a progesteronu a dále je exocytózou vylučován do krevního oběhu, kde je navázán na transportní bílkovinu transkortin (CBG). Syntéza kortizolu je řízena adrenokortikotropním hormonem (ACTH), který je vylučován nejvíce v ranních hodinách. Proto i koncentrace kortizolu je nejvyšší ráno a poté klesá. Reverzibilní dehydrataci se může

kortizol přeměnit na kortizon, který na jedenáctém uhlíku nese místo hydroxylové skupiny oxoskupinu, a je tak hormonálně nefunkční (Koolman & Röhms 2012).



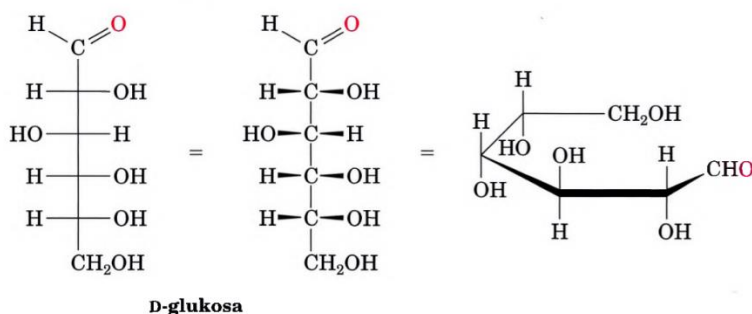
**Obr. 1.** Kortizol (Kirschbaum & Hellhammer 2000)

Kortizol je jedním z hlavních hormonů účastnících se stresové reakce. Vylučování kortizolu do krve začíná cca po pěti minutách od působení stresoru. V porovnání s adrenalinem (epinefrinem), který se do krve dostává již po pár sekundách, je vylučování kortizolu relativně pomalé. Vzhledem k této časové prodlevě, dlouhé životnosti kortizolu v krvi (trvá cca 1 hodinu, než se přemění na kortizon) a jednoduchému postupu, jak kortizol detekovat, je měření hladiny kortizolu jednou z nejpoužívanějších a nejpresnějších metod měření stresu u ryb. Hladina kortizolu v krvi se může lišit v závislosti na rybím druhu a síle stresoru. Kortizol se obvykle pohybuje při bazální hladině od 5 do 30 nmol až přes 400 nmol při akutní stresové reakci. U chronického stresu bývají hladiny kortizolu dvakrát až pětkrát vyšší než při normálním stavu (Bonga 2011).

Damsgard & Huntingford (2012) uvádí, že některé hormony účastnící se stresové reakce, jako je právě kortizol, mohou mít vliv na agresivitu. Krátkodobý vzestup hladiny kortizolu způsobuje u ryb nárůst agresivity. Např. u ryby nožovky tenkonosé *Apteronotus leptorhynchus* (Ellis 1912) způsobila injekce kortizolů nárůst signálů značících agresivní chování (Dunlap et al. 2002). Naopak u chronického stresu může dlouhodobě zvýšená hladina kortizolu potlačit agresivitu a snížit u ryb šanci na výhru v následujících soubojích (Damsgard & Huntingford 2012). Rozdíly v hladině kortizolu se mohou u různých jedinců lišit. Pstruzi z linie šlechtěné na vysokou citlivost vůči kortizolu prohráli ve srovnání se pstruhy z linie odolnější vůči kortizolu více soubojů (Pottinger & Carrick 2001).

## Glukóza (GLU)

Glukóza je jedním z nejvýznamnějších monosacharidů. Z chemického hlediska se jedná o aldohexosu. Volnou D-glukózu lze najít v rostlinách jako produkt fotosyntézy, v medu, v krvi vyšších živočichů a dále také vázanou v glykolipidech. Matouš (2010).



**Obr. 2.** D-Glukóza (McMurry 2004)

Glukóza slouží tělu jako hlavní zdroj energie. Při nedostatku glukózy v krvi se může její hladina opět zvýšit štěpením zásobního polysacharidu glykogenu při tzv. glykogenolýze. Glykogen se vyskytuje především v játrech a svalech. V případě vyčerpání zásob glykogenu začne v organismu probíhat tvorba glukózy pomocí glukoneogeneze. Hladina glukózy v krvi je úzce spojena s vylučováním stresového hormonu kortizolu. Kortizol zajišťuje tvorbu glykogenu a jeho ukládání v játrech a dále podporuje glukoneogenezi, čímž přispívá ke zvyšování hladiny krevní glukózy (Matouš 2010). Z toho důvodu je zvýšená glykémie považována za relativně spolehlivý indikátor stresu. U ryb se tato hodnota pohybuje v rozmezí (10–30 mmol.l<sub>-1</sub>). Výrazný pokles glukózy v krvi je indikátorem náhlého vyčerpání glykogenu, v jehož důsledku dochází k akutnímu selhání jater (Velíšek & Kolářová 2012).

Kromě kortizolu způsobuje nárůst krevní glukózy i řada jiných hormonů, mj. glukagon, GLP-1 (glucagon-like peptid 1), somatotropin, melatonin, serotonin či cholecystikinin. Naopak pokles hladiny krevní glukózy bývá spojován s potravní deprivací či hypoxií a je vyvolán vyloučením hormonu inzulinu a Somatomedinu C (IGF-1, insulin-like growth factor-1; Polakof et al. 2012).

Barreto & Volpato (2006) zkoumali, jak se liší hladina kortizolu a glukózy při vystavení samců tilápie nilské dvěma rozdílným stresorům. První skupina ryb byla stresována elektrošoky, zatímco samci z druhé skupiny museli čelit sociálnímu stresoru ve formě střetu s větším rezidentním samcem. U obou těchto stresorů byly testovány dvě skupiny. Hladina kortizolu a glukózy u první skupiny byla měřena po 60 minutách (T60), zatímco u druhé skupiny byly parametry měřeny již po 30 minutách (T90). U kortizolu byl pozorován signifikantní nárůst pro oba stresory u obou skupin, jak T60, tak T90. U glukózy byl významný nárůst u T60 i T90 po elektrošoku, avšak u sociálního stresoru byl naměřen nárůst pouze u T90. Z toho by mohlo vyplývat, že na rozdíl od kortizolu jsou výsledky glukózy ovlivňovány typem stresoru, kterému je organismus vystaven.

Vztahem mezi sociálním stresem po soubojích a změnou ve fyziologii se zabývali také Copeland et al. (2011). Mimo jiné měřili glukózu u vítězů a u poražených samců kančíka příčnopruhého *Amatitlania nigrofasciata* (Günther 1867). Ukázalo se, že poražení jedinci měli na rozdíl od vítězů zvýšené hladiny glukózy.

**Tab. 1.** Rozsah hodnot GLU (mmol.l<sub>-1</sub>) u vybraných druhů ryb (Velíšek a Kolářová 2012)

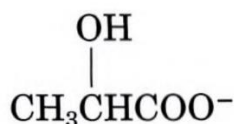
Kapr obecný ( <i>Cyprinus carpio</i> )	1,3–6,9
Pstruh duhový ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	2,6–6,0
Sumec velký ( <i>Silurus glanis</i> )	3,4–12,5
Okoun říční ( <i>Perca fluviatilis</i> )	3,5–6,9
Candát obecný ( <i>Sander lucioperca</i> )	5,0–10,0
Jeseter sibiřský ( <i>Acipenser baerii</i> )	1,0–3,6
Tilapie nilská ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	3,1–5,6

## Laktát

Laktát vzniká přeměnou pyruvátu za pomoci LHD (laktát dehydrogenázy) při anaerobní glykolýze. Z biochemického hlediska se jedná o sůl kyseliny mléčné. K tvorbě laktátu dochází především v kůži, červených krvinkách, mozku, svalech, střevní sliznici, bílých krvinkách



a krevních destičkách. Z těchto orgánů je pak přenášen krví do jater (a v menší míře i do ledvin), kde je odbouráván při procesu glukoneogeneze. Hladina laktátu v krvi závisí na poměru mezi jeho tvorbou a odbouráváním. Zvýšená tvorba laktátu nebo jeho nedostatečné využití organismem může způsobit hyperlaktatémii. Příčinou tohoto stavu bývá často vysoká fyzická zátěž organismu, která vede k tkáňové hypoxii, a organismus tak získává energii pomocí anaerobní glykolýzy. Nahromaděný laktát ve svalch vede k svalové únavě a bolesti. Další možnou příčinou zvýšené hladiny laktátu může být laktátová acidóza. Ta vzniká jako důsledek respirační nedostatečnosti, poruchy periferního oběhového systému, šoku, sepsi nebo při otravě oxidem uhelnatým či kyanidy (Schneiderka 2000).



**Obr. 3. Laktát (McMurry 2004)**

Laktát může sloužit jako ukazatel stresu u zvířat a používá se i ve studiích zaměřených na agresivní chování jedinců. Schuett & Grober (2000) měřili hladiny laktátu a kortikosteronu po soubojích samců ploskolebce amerického *Agkistrodon contortrix* (Linnaeus 1766). Po 60 minutách od skončení souboje byly změřeny tyto dva ukazatele u vítěze i poraženého. Výsledky studie ukázaly, že zatímco hladiny laktátu i kortikosteronu u vítěze souboje se po této době pohybovaly ve stejných hladinách jako před soubojem, u poraženého jedince byl zaznamenán signifikantní nárůst jak laktátu, tak kortikosteronu. Mezi těmito dvěma ukazateli je možno najít kauzalitu. Zvýšená hladina kortikosteronu zpomaluje obnovu metabolismu, a tak zůstává hladina laktátu i po 60 minutách stále vysoká.

**Tab. 2. Rozsah hodnot LACT (mmol.l-1) u vybraných druhů ryb (Velíšek a Kolářová 2012)**

Kapr obecný ( <i>Cyprinus carpio</i> )	0,52–6,32
Pstruh duhový ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	0,60–9,58
Candát obecný ( <i>Sander lucioperca</i> )	1,90–5,90
Tilapie nilská ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	0,20–5,50

**Alanin aminotransferáza (ALT)**

Alanin aminotransferáza je cytoplazmatický enzym nacházející se především v jaterních buňkách, nicméně ho lze nalézt v menším množství i v srdeční a kosterní svalovině. ALT katalyzuje transaminační reakci, při které dochází k přenosu aminoskupiny alaninu na 2-oxoglutarát. Výsledkem této reakce je vznik pyruvátu a glutamátu. Vzniklý pyruvát je potřebný pro glukoneogenezi. Už při mírném poškození jaterní buňky se zvyšuje permeabilita (propustnost) cytoplazmatické membrány a ALT se dostává do krevního oběhu. Odbourání enzymu z krve trvá v průměru dva dny. Zvýšená aktivita ALT se objevuje při toxickém poškození jaterních buněk a metabolických vadách spojených s činností jater (Matouš et al. 2010; Velíšek & Kolářová 2012)

ALT slouží jako jeden z ukazatelů stresu u ryb. Hodnoty ALT měřili Wells et al. (1986) u stresovaných pražmanů zlatých *Chrysophrys auratus* Schneider 1801. Stresovaní pražmani měli oproti kontrolní skupině signifikantně zvýšené hodnoty ALT v krevní plazmě.

**Tab. 3.** Rozsah aktivity ALT ( $\mu\text{kat.l-1}$ ) u vybraných druhů ryb (Velíšek & Kolářová 2012)

Kapr obecný ( <i>Cyprinus carpio</i> )	0,10–1,60
Pstruh duhový ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	0,08–1,42
Sumec velký ( <i>Silurus glanis</i> )	0,10–0,40
Okoun říční ( <i>Perca fluviatilis</i> )	0,15–1,23
Candát obecný ( <i>Sander lucioperca</i> )	0,08–1,43
Jeseter sibiřský ( <i>Acipenser baerii</i> )	0,08–0,35
Parma obecná ( <i>Barbus barbus</i> )	1,60–1,90
Siven americký ( <i>Salvelinus fontinalis</i> )	0,18–0,60

### Alkalická fosfatáza (ALP)

Alkalická fosfatáza je enzym vyskytující se výhradně v cytoplasmatických membránách různých tkání těla. Nejvýznamnější je výskyt ALP v kostech, střevech a játrech, kde je ALP součástí membrán výstek žlučových cest. ALP je pro organismus důležitá z hlediska jejího vlivu na metabolismus glykogenu, syntézu proteinů a membránový transport. Zvýšená hladina alkalické fosfatázy v krevní plazmě se může vyskytovat po podání některých léků, např. antibiotik, nebo při dlouhodobém hladovění či anémii (Velíšek & Kolářová 2012).

**Tab. 4.** Rozsah aktivity ALP ( $\mu\text{kat.l-1}$ ) u vybraných druhů ryb (Velíšek a Kolářová 2012)

Kapr obecný ( <i>Cyprinus carpio</i> )	0,05–1,72
Pstruh duhový ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	0,13–1,44
Okoun říční ( <i>Perca fluviatilis</i> )	0,13–0,89
Candát obecný ( <i>Sander lucioperca</i> )	0,60–1,20
Jeseter sibiřský ( <i>Acipenser baerii</i> )	0,42–1,32

### Amoniak (NH<sub>3</sub>)

Amoniak vzniká v organismu jako katabolický produkt trávení deaminací aminokyselin. Pro organismus je amoniak silně toxický, dráždí sliznice a poškozuje centrální nervovou soustavu. Proto musí být z organismu neprodleně odstraňován. V játrech dochází k jeho detoxikaci vazbou na alfa-ketoglutarovou kyselinu za vzniku kyseliny glutamové a glutaminu. Tyto aminokyseliny jsou odvedeny krevním řečištěm do žaber, kde se deaminací uvolněný amoniak vyloučí žabrami. Hodnoty amoniaku v krvi ryb jsou velmi variabilní a závisí na vnitřních i vnějších faktorech. Zvýšená hladina amoniaku může indikovat funkční selhání jater nebo poruchu metabolismu amoniaku v citrátovém cyklu (Velíšek & Kolářová 2012).

Hladina amoniaku v krvi je úzce spojená s hladinou kortizolu. Při stresové reakci dochází k nárůstu kortizolu v krvi. Ten podporuje kromě tvorby glykogenu a glukoneogeneze také rozklad proteinů, čímž zároveň dochází ke zvýšené tvorbě amoniaku. K nárůstu katabolismu proteinů přispívá zároveň i zvýšená fyzická námaha nebo potravní deprivace (Randall & Tsui 2002).

**Tab. 5.** Rozsah hodnot  $NH_3$  ( $\mu\text{mol.l}^{-1}$ ) u kontrolních (zdravých) ryb z vybraných testů (Velíšek a Kolářová 2012)

Kapr obecný ( <i>Cyprinus carpio</i> )	28–700
Pstruh duhový ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	132–903
Sumec velký ( <i>Silurus glanis</i> )	600–990
Okoun říční ( <i>Perca fluviatilis</i> )	130–430
Candát obecný ( <i>Sander lucioperca</i> )	330–960
Jeseter sibiřský ( <i>Acipenser baerii</i> )	129–675
Tilapie nilská ( <i>Oreochromis niloticus</i> )	154–593

### 3.4.2 Oxidativní stres

Oxidativní stres vzniká v organismu, pokud množství volných kyslíkových a dusíkových radikálů převáží nad množstvím antioxidantů. Volné radikály jsou reaktivní formy kyslíku a dusíku vznikající při metabolických pochodech organismu. Tyto sloučeniny obsahují ve valenční vrstvě jeden či několik nepárových elektronů. To je příčinou, proč volné radikály ochotně reagují s jinými molekulami, především z řad mastných kyselin, aminokyselin, lipidů, proteinů, enzymů a DNA. Při reakci radikálu s jinou molekulou dojde k její změně také na volný radikál, čímž je tato molekula poškozena. Nadměrnému působení volných radikálů v organismu zabraňují antioxidanty. Ty buď přeměňují reaktivní formy kyslíku a dusíku na formy neradikálové nebo na stabilní radikály, případně dokážou stabilizovat volné radikály poskytnutím volného kyslíku (Nohel et al. 2011).

Costantini et al. (2008) našli statisticky významný rozdíl v hodnotách antioxidační kapacity séra u dvou speciálně vyšlechtěných myších linií. Tyto dvě linie vykazovaly rozdílné osobnostní rysy, tzv. coping styles. U linie plachých, málo agresivních myší (tzv. reaktivní typ, nebo také LAL – long attack latency) byla naměřena vyšší antioxidační kapacita séra než u linie průbojných a agresivních myší (proaktivní typ, SAL – short attack latency). Reaktivní linie navíc disponuje vyšší hladinou glukokortikoidů a větší náchylností na stres. Autoři studie proto předpokládají, že vyšší antioxidační kapacita u této linie je součástí strategie, jak připravit organismus na vysoké hladiny stresu a reagovat na zvýšenou produkci volných radikálů. Kromě antioxidační kapacity séra zkoumali autoři navíc hodnoty reaktivních kyslíkových částic (reactive oxygen species, ROS), avšak nenašli žádný rozdíl mezi hodnotami ROS u reaktivní a proaktivní linie.

Rammal et al. (2009) se ve své studii zaměřili na intracelulární ROS v granulocytech myší. Spolu s touto hodnotou pak u každého jedince sledovali míru agresivního chování. Na rozdíl od předchozí studie byly u agresivnějších jedinců naměřeny vyšší hodnoty ROS než u těch méně agresivních a jejich granulocyty tak vykazovaly vyšší míru oxidativního stresu.

### Kataláza (CAT)

Kataláza představuje primární antioxidační obranný komponent, který v organismu likviduje peroxid vodíku přeměnou na vodu a kyslík a zároveň likviduje neradikální ROS, které mají schopnost pronikat do biologických membrán buněk a inaktivovat některé enzymy (Gülüzar et al. 2006).

Při vystavení tilápie nilské oxidativnímu stresu způsobenému zvýšenými koncentracemi vybraných kovů ve vodním prostředí, lze pozorovat snížení aktivity katalázy v různých orgánech (Gülüzar et al. 2006). Aktivita CAT je dle Vinagre et al. (2012) závislá na teplotě prostředí. U morčáka evropského *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus 1758) je aktivita katalázy nejnižší při 24 °C, což představuje pro morčáka teplotní optimum. Vychýlením se z tohoto optima na obě strany dochází k významnému nárůstu aktivity CAT.

Almeida et al. (2009) zkoumali souvislost mezi agresivitou, sociálním postavením a oxidativním stresem u tilápií vystavených určité dávce kadmia. Z jejich pozorování vyplynulo několik závěrů. Zaprvé zjistili, že kadmium způsobuje u ryb snížení agresivity. Aktivita katalázy u ryb vystavených kadmiu byla vyšší než u ryb z kontrolní skupiny. Co se týče sociálního postavení, aktivita katalázy a superoxid dismutázy (SOD) u ryb z kontrolního vzorku byla významně nižší u subordinátních jedinců a vyšší u dominantních. U ryb vystavených kadmiu nebyl mezi subordinátními a dominantními jedinci zaznamenán žádný rozdíl.

### **Superoxid dismutáza (SOD)**

Superoxid dismutáza je dalším z antioxidantů, které pomáhají organismu v boji proti oxidativnímu stresu. SOD má za úkol katalyzovat destrukci velmi toxických superoxidových radikálů  $O_2^-$  přeměnou na peroxid vodíku. Ten je již méně toxický a v dalším kroku je znovu přeměňován pomocí dalších antioxidantů, především katalázy (Almeida et al. 2009).

## **3.5 Cirkadiánní rytmy u ryb**

Ryby se přizpůsobují dennímu či nočnímu životu z mnoha příčin, např. v reakci na zvýšené množství dostupné potravy v určitou denní dobu, odlišné fyzikální podmínky, jakými jsou např. rozdílná teplota či světelná intenzita během dne a noci a dále je může motivovat vyhnout se podobně aktivním konkurentům a predátorům (Kronfeld-Schor & Dayan 2003).

Rozdíly v denní aktivitě lze nalézt nejen mezi druhy, ale i mezi různými populacemi, věkovými kategoriemi i jednotlivci (Reebs 2011). Např. Fox & Bellwood (2011) porovnávali aktivitu během 24 hodin u dvou populací králíčekovce pruhovaného *Siganus lineatus* Valenciennes, 1835 z Velkého bariérového útesu. Králíčekovci ze skalnatého pobřeží vykazovali rozdílnou denní dobu aktivity v porovnání s populací králíčekovců obývajících korálový útes. Zatímco pobřežní jedinci sháněli potravu během denních hodin a v noci trávili čas schovaní v úkrytech, jedinci z korálového útesu dávali při hledání potravy přednost nočním hodinám a během dne vykazovali minimální aktivitu. Tento příklad výrazné změny v denní aktivitě pravděpodobně souvisí s větší mezidruhovou kompeticí a predací na korálovém útesu oproti skalnatému pobřeží.

Mezidruhová i vnitrodruhová kompetice je častým důvodem vedoucím ke změně denní aktivity. Pokud dominantní jedinci obsadí v určitou denní dobu nejvýhodnější místa pro získání potravy, submisivní jedinci jsou buď omezeni v dostupnosti potravy na méně výhodných potravních pozicích, nebo se přizpůsobí změnou své denní aktivity. Např. galaxie velká *Galaxias argenteus* Gmelin 1789 preferuje noční aktivitu před denní. V noci se ve vodním proudu výrazně zvyšuje přítomnost vodních bezobratlých, kterými se galaxie živí, a proto jsou nejlepší loviště během noci okupovány dominantními jedinci. David et al. (2007)

předpokládali, že po odstranění dominantních jedinců budou submisivní jedinci více aktivní v nočních hodinách. Z výsledků experimentu je patrné, že se níže postavené galaxie opravdu přizpůsobily nepřítomnosti dominantních galaxií zabráním jejich lovišť během noci, avšak zároveň si ponechaly i denní aktivitu a byly tak celkově aktivní po delší část dne oproti dominantním jedincům.

### **3.5.1 Vliv přítomnosti úkrytů na denní aktivitu ryb**

Na aktivitu ryb během dne může mít také vliv přítomnost či absence úkrytů. Úkryt představuje pro rybu útočiště před predátory a zároveň slouží jako vizuální bariéra před kompetitory, čímž tlumí agresivní chování (Höjesjö et al. 2004). Navíc chrání jedince před nepříznivými klimatickými podmínkami. V prostředí, kde se nevyskytuje mnoho úkrytů (dostupnost úkrytů je omezená), se organismy často shlukují do velkých skupin a tím se chrání proti predačnímu riziku. Další možnou příčinou shlukování se do skupin může být i následování jiných jedinců stejného druhu, kteří mají potencionálně lepší informace o dostupných úkrytech (citace). Larranaga & Steingrímsson (2015) studovali vliv přítomnosti úkrytů na denní aktivitu u sivena arktického. Z výsledků studie vyplývá, že v prostředí, kde se nacházelo méně úkrytů, vykazovali siveni převážně denní aktivitu a zároveň byli aktivní během širšího časového rozpětí ve srovnání s jedinci, kteří pocházeli z prostředí s dostatkem úkrytů.

### **3.5.2 Aktivita během dne u sumce velkého *Silurus glanis***

Sumec velký byl donedávna považován za rybu s převážně noční aktivitou. Carol et al. (2007) zaznamenal zvýšenou aktivitu během noci u sumců v přehradní nádrži na řece Ebro. Boujard (1995) pozoroval u sumců v laboratorních podmínkách preferenci krmení během nočních hodin. Na noční život je sumec též adaptován vyvinutými non-vizuálními sensory (např. olfaktorické receptory, chuťové orgány, Weberův aparát, postranní čára), které mu umožňují orientovat se i v naprosté tmě (Pohlmann et al. 2001). Avšak, jak zjistili Slavík et al. (2007), aktivita sumců v určité denní dobu se může značně lišit v závislosti na ročním období. Při telemetrickém výzkumu sumců velkých na Berounce byla pozorována přísně noční aktivita pouze u dospělých sumců během podzimu, zatímco v zimě a na jaře byla největší aktivita pozorována během dne. Během léta, kdy voda v Berounce dosahuje teplotního optima sumců (25-27 °C), vykazovali zvýšenou aktivitu během celého dne. Daněk et al. (2016) zkoumali, zda juvenilní jedinci vykazují podobné rozdíly během ročních období jako dospělci. Zjistili, že u juvenilních sumců se nevyskytuje denní aktivita v žádném z ročních období a jejich aktivita byla pouze noční nebo krepuskulární (soumravná). V zimě pak tyto jedinci nevykazovali žádnou aktivitu během 24h cyklu. Noční aktivita může dle autorů u juvenilních jedinců sloužit jako antipredační strategie.

## 4 Materiál a metoda

### Experimentální ryby

Juvenilní sumci byli získáni ze zařízení produkční akvakultury Rybářství Hodonín a.s. Obě barevné formy měly pigmentované rodiče. Juvenilní sumci o průměrné velikosti 15 cm byli chováni ve 4 nádržích o objemu 450 l. Nádrže byly vybaveny filtrem a vzduchovacím zařízením. V každé nádrži bylo 20 ks ryb a ne všichni jedinci byli použiti k experimentu, aby nedocházelo k sociální izolaci zbývajících jedinců v nádrži. Dvě nádrže byly obsazeny albinotickými a dvě pigmentovanými jedinci. Ryby byly krmeny 2 x denně (v 9:00 a 15:00) umělými peletami. Nespotřebované pelety byly odstraněny z nádrže při denní výměně 20 % objemu vody. Ryby měly nastavený světelný a noční režim na 12:12 hodin. V nočním režimu bylo udržováno osvětlení o hodnotě 0,05 luxu, které odpovídá nejnižší obvyklé hodnotě měsíčního svitu v přírodních podmínkách (Kyba et al. 2017). Tato hodnota nenarušovala přirozený světelný režim a zároveň umožňovala pozorování pomocí citlivých kamerových systémů (viz. níže).

### Experiment I, nahrávání agresivních interakcí během 24 hodin

Z každé nádrže byly postupně použity 4 ks sumců, střídavě albinotických a pigmentovaných. Sumci byli vloženi do experimentální arény o rozměrech 30 x 30 cm s jedním úkrytem ve tvaru roury o rozměrech 5 x 15 cm. Jak bylo dříve ověřeno, sumci o tento úkryt soutěží a po soutěži zůstává v úkrytu vítězný jedinec (Slavík et al. 2012). Agresivní chování jedinců bylo nahráváno kamerou Bosh Dinion IP Starlight, umožňující záznam i při hodnotách osvětlení odpovídající noční fázi 24hodinového cyklu. Bylo provedeno 14 opakování měření agresivních interakcí albinotických a 14 opakování pigmentovaných skupin jedinců. Během každého opakování byl každou hodinu automaticky nahráván videozáznam dlouhý 5 minut.

### Experiment II, odběr vzorků pro stanovení fyziologických parametrů během 24 hodin

Podle předchozího experimentu I byl dodržen světelný režim 12:12 světla a tmy. Do arény bylo postupně vloženo 8 skupin po 4 ks albinotických (celkově 32 ks) nebo pigmentovaných sumců (celkově 32 ks). Během 24 hodiny byly v 8 3- hodinových intervalech sumcům odebrány vzorky krve a mozku pro stanovení fyziologických parametrů. Vzorky byly odebírány tak, že první skupině sumců byly vzorky odebrány po intervalu 0:00 – 03:59, druhé skupině v intervalu 04:00 – 07:59 a dále (08:00 – 11:59, 12:00 – 15:59, 16:00 – 19:59, 20:00 – 24:00). Vzorek krve z ocasní žíly a tkáň mozku byly odebrány ze všech 4 jedinců v aréně.

### Analýza dat agresivního chování

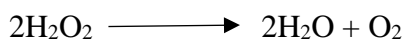
Analýza agresivního chování probíhala na základě pořízených videozáznamů. Každý typ chování byl zaznamenán, kdykoli se vyskytl. Z těchto typů agresivního chování jsme pozorovali lateral display, frontal display, chasing a biting. Tyto typy chování popisují např. Jönsson et al. (1997) nebo Dijkstra et al. (2008). Slavík et al. (2016) popisují tyto typy chování přímo u sumce velkého. Podrobný popis jednotlivých typů chování lze nalézt

v teoretické části této diplomové práce. Pro účely následné analýzy vlivu sledovaných parametrů na agresivitu byla získaná data použita jako souhrnný počet všech agonistických interakcí všech jedinců ve skupině. Kromě agresivního chování jsme zaznamenávali také počet výměn jedinců v úkrytu, abychom mohli zjistit, zda souvisí počet agonistických interakcí se změnou využívání tohoto zdroje.

### **Analýza vzorků pro stanovení fyziologických parametrů**

Stanovení hladiny krevních parametrů probíhalo na základě metody Velíška a Kolářové (2012). Krev pro analýzu GLU a ALT byla testovaným rybám odebrána z ocasních cév (*vena caudalis*, *arteria caudalis*). Pro získání krevní plazmy byl odběrový materiál ošetřen roztokem heparinu, který zabraňuje srážení krve, a odstředěn na centrifuze (1–2 minuty při 12 000–16 000 rpm). Analýza krevních parametrů u testovaných ryb byla prováděna za použití přístroje VETTEST 8008. Na tomto přístroji lze měřit hodnoty celkem 19 parametrů včetně GLU a ALT. Pro stanovení každého jednotlivého parametru bylo použito 10  $\mu$ l krevní plazmy.

Pro určení enzymatické aktivity katalázy byly rybám odebrány vzorky mozku, které byly před dalším zpracováním uchovávány při teplotě  $-80^{\circ}\text{C}$ . Metoda pro určení enzymatické aktivity katalázy je založena na schopnosti kataláz rozkládat peroxid vodíku na kyslík a vodu. Tato schopnost rozkladu je zjišťována měřením poklesu absorbance směsi vzorku s  $\text{H}_2\text{O}_2$  v UV mikrotitračních destičkách při 240 nm (Aebi 1984).



Před samotným měřením aktivity CAT byly vzorky 5 min homogenizovány na rotačním homogenizátoru za použití homogenizačního PP pufru. Na 100mg tkáně byl použit 1 ml pufru. Z homogenizovaných vzorků bylo odebráno 30  $\mu$ l pro stanovení proteinu ve vzorku a zbytek homogenitu byl použit pro měření aktivity CAT. Tento homogenit byl následně centrifugován 30 min při 15 000 rpm a  $4^{\circ}\text{C}$ . Vzniklý supernatan byl následně po zředění PP pufrům (v poměru 60  $\mu$ l supernatanu: 440  $\mu$ l PP pufr) použit pro samotné stanovení CAT. Do UV mikrotitrační destičky bylo postupně pipetováno 50  $\mu$ l supernatantu vzorku (pro blank 50  $\mu$ l PP pufru) a 250  $\mu$ l 0,09 %  $\text{H}_2\text{O}_2$  v TRIS-EDTA pufru. Mikrotitrační destička byla následně vložena do spektrofotometru a po dobu 1 min byla měřena kinetika reakce s 5s intervaly při 240 nm. Každý vzorek byl měřen ve 3 opakováních. Koncentrace proteinů byla měřena metodou dle Bradforda (1976) za použití BSA (*bovine serum albumine*) jako standardu pro kalibraci proteinu, vzniklá koncentrace je měřena spektrofotometricky při 562 nm. Výsledná aktivita katalázy byla vypočítána dle rovnice:

$$\text{CAT aktivita} = (\text{Směrnice křivky}/39,4*0,54*(\text{mg/ml protein}))*10^3 = \mu\text{mol H}_2\text{O}_2/\text{min}$$

### **Statistické zpracování dat**

Ke statistickému vyhodnocení dat byl použitý statistický software R (Team Development Core, 2019). Vliv sledovaných proměnných na agresivitu sumce byl modelovaný pomocí zobecněného lineárního modelu s Poissonovým rozdělením (počet agresivních interakcí) a s využitím náhodných efektů identifikujících opakované měření v rámci jedné

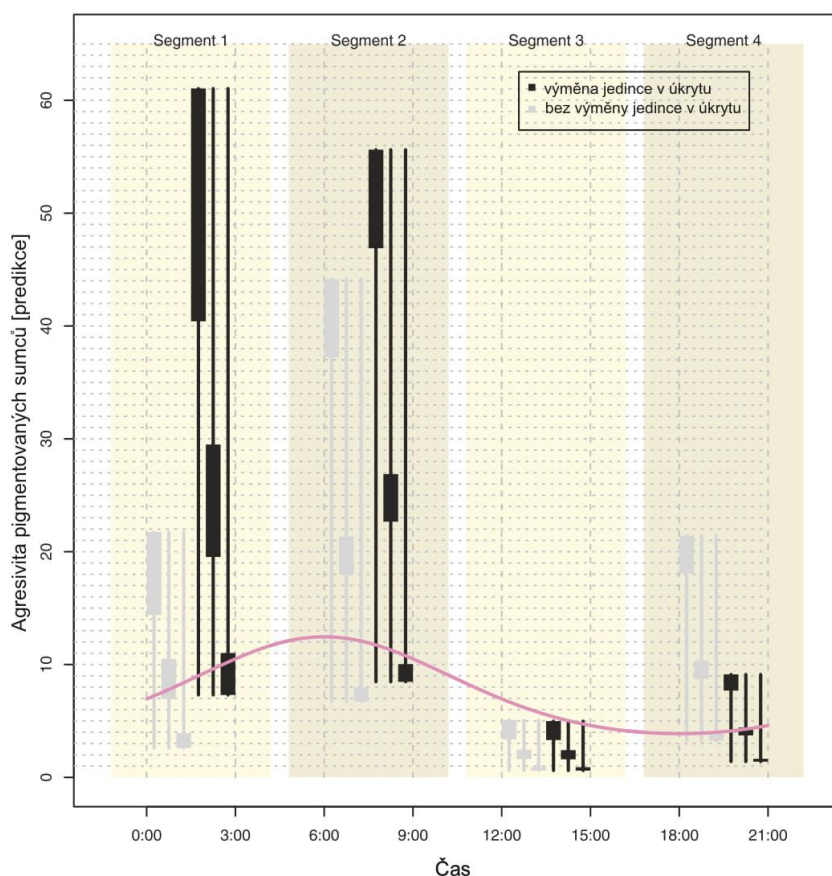
experimentální nádrže v průběhu testu. Na základě explorační analýzy dat byl jako první do modelu vložený vliv času (během 24 hodin) modelovaný pomocí sinusoidy. Následně byly přidávány proměnné popisující jednotlivé fyziologické parametry, změnu ve využívání úkrytu a jejich vzájemné interakce. Výměna jedinců v úkrytu byla na základě explorační analýzy získaných dat použita jako binární proměnná nabývající hodnot 0 (neproběhla změna využívání úkrytu během intervalu sledování agonistických interakcí) a 1 (proběhla změna využívání úkrytu během intervalu sledování agonistických interakcí). Ve finálním modelu byly použité pouze proměnné, jejichž vliv na agresivitu sumce byl signifikantní (statisticky průkazný).



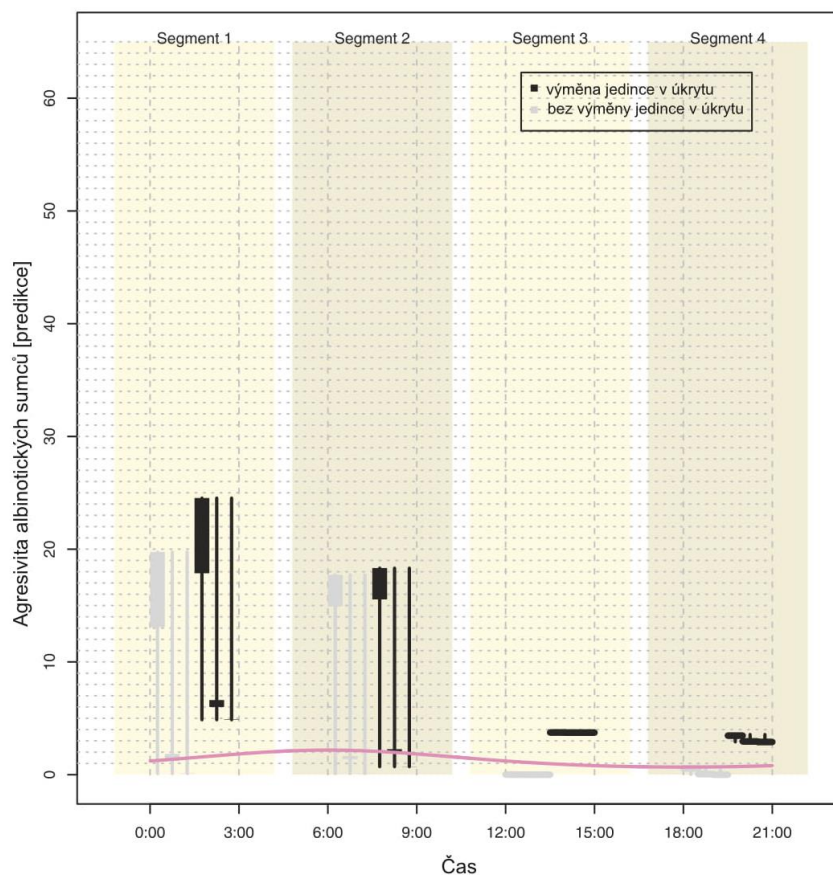
## 5 Výsledky

### 5.1 Agresivita

Agresivita sumců vykazovala signifikantní průběh po sinusoidě ( $z=2.157$ ;  $p = 0.0310$ ), kdy maximum agresivity bylo zjištěno v ranních hodinách (06:00 – 08:00) po přechodu pokusu na světelnou fázi dne a minimální hodnoty agresivity byly zjištěny během přechodu na tmavou fázi dne (16:00 – 20:00), tedy v pozdním odpolední a začátkem noci (Graf 1a, b, fialová křivka). Agresivita byla odlišná pro pigmentované a albinotické jedince, kdy pro pigmentované jedince byla přibližně 30 x vyšší ( $z=-3.283$ ;  $p < 0.0001$ , graf 1a) než pro albinotické jedince. Albinotičtí jedinci vykazovali nízkou agresivitu především v odpoledních a v pozdních nočních hodinách (Graf 1b). Agresivita sumců byla rovněž obecně vyšší, když během sledování proběhla změna ve využívání úkrytu ( $z=6.085$ ;  $p < 0.0001$ , graf 1a, b).



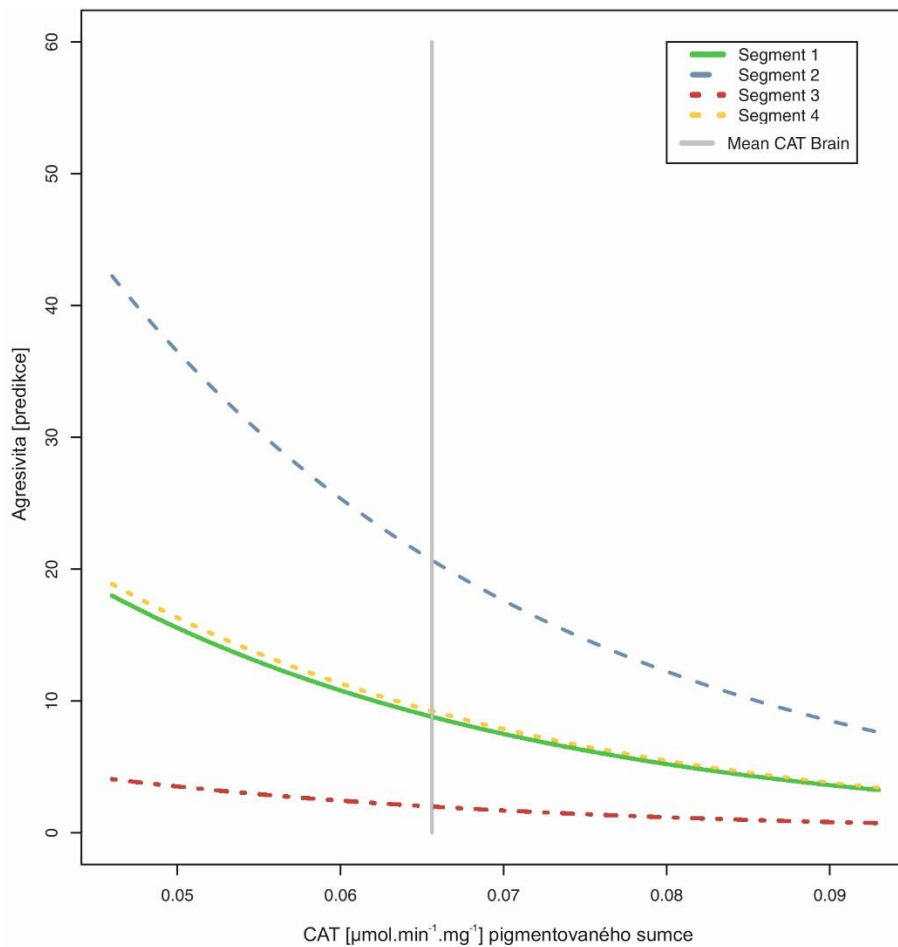
**Graf 1a.** Vývoj agresivity pigmentovaných sumců během 24 hodin v závislosti na výměně v úkrytu (šedé sloupce – bez výměny; černé sloupce – s výměnou) a hodnotě katalázy. Trojice sloupců v jednotlivých časových segmentech zobrazují agresivitu při minimální (sloupec vlevo), mediánové (sloupec uprostřed) a maximální (sloupec vpravo) hodnotě katalázy v daném časovém segmentu.



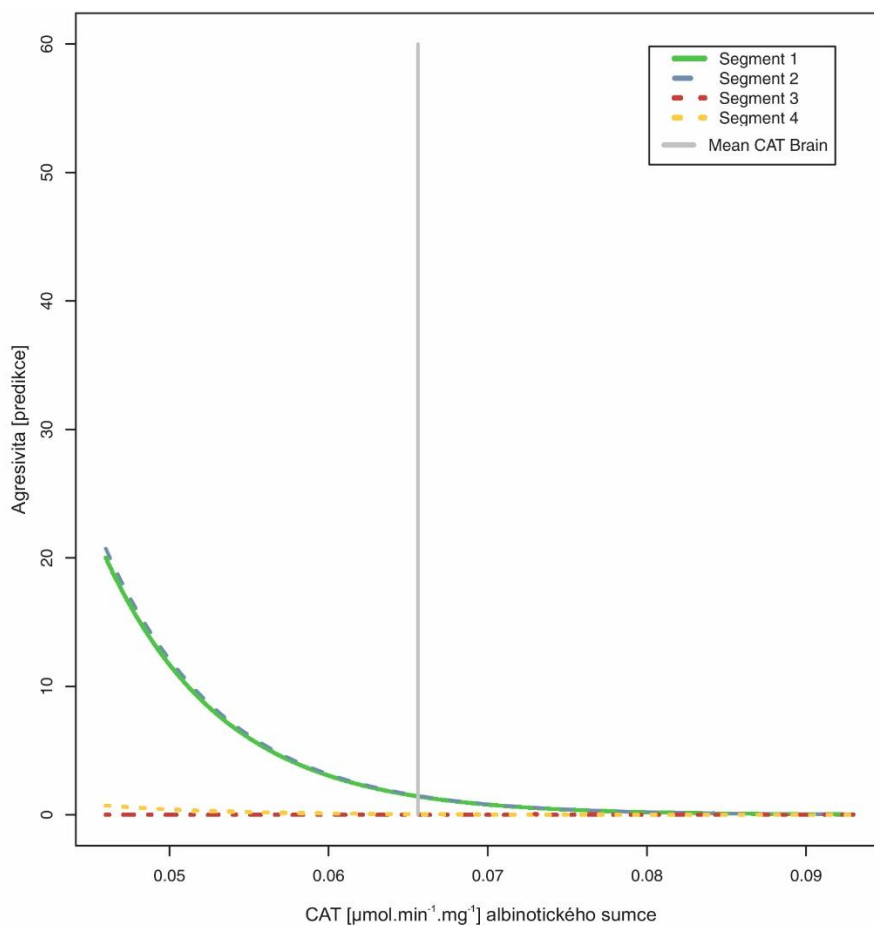
**Graf 1b.** Vývoj agresivity albinotických sumců během 24 hodin v závislosti na výměně v úkrytu (šedé sloupce – bez výměny; černé sloupce – s výměnou) a hodnotě katalázy. Trojice sloupců v jednotlivých časových segmentech zobrazují vždy agresivitu při minimální (sloupec vlevo), mediánové (sloupec uprostřed) a maximální (sloupec vpravo) hodnotě katalázy v daném časovém segmentu.

## 5.2 Kataláza (CAT)

Celkově byl mezi hodnotami agresivity a katalázy nalezen negativní vztah ( $z=-7.640$ ;  $p < 0.0001$ ), jinými slovy se vzrůstající hodnotou katalázy klesala agresivita. Tento vztah obecně platil pro albinotické i pigmentované jedince (Graf 2a, b), ale u albinotických jedinců byl vliv katalázy silnější ( $z=4.730$ ;  $p < 0.0001$ ). Zatímco u pigmentovaných jedinců došlo při změně katalázy o jednu jednotku přibližně k 40 % změně v úrovni agresivity, u albinotických jedinců to byla změna čtyřnásobná.



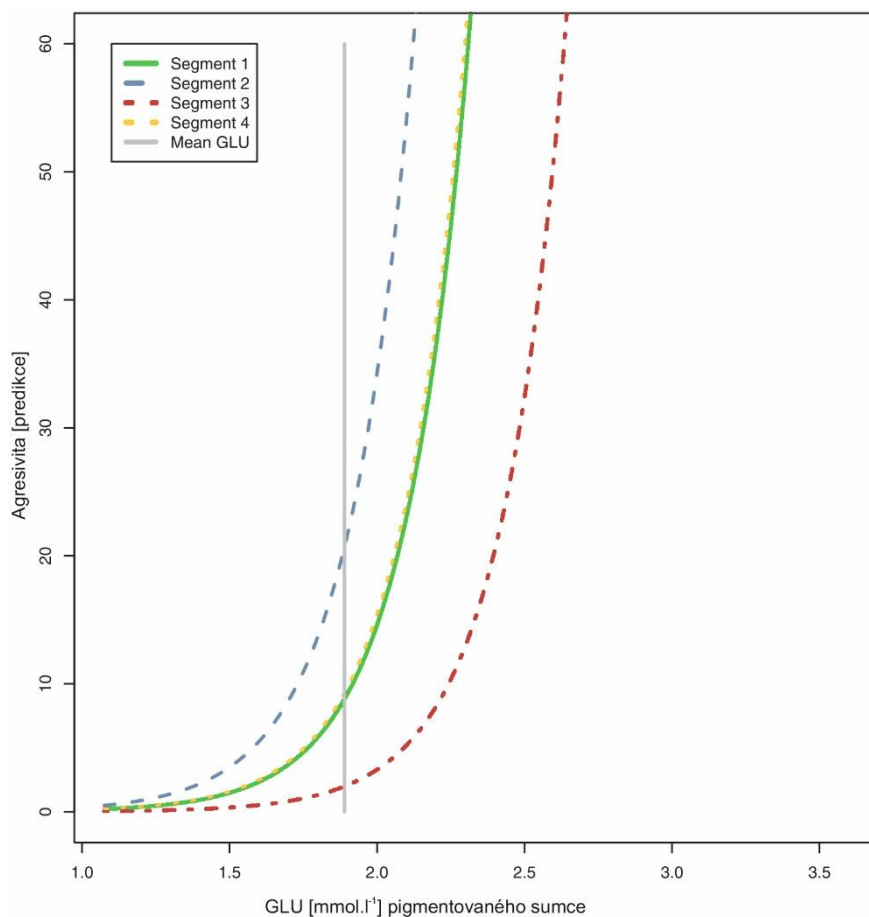
**Graf 2a.** Vztah mezi agresivitou a aktivitou CAT u pigmentovaných sumců. Jednotlivé křivky zobrazují vývoj tohoto vztahu během různých časových segmentů (intervalů).



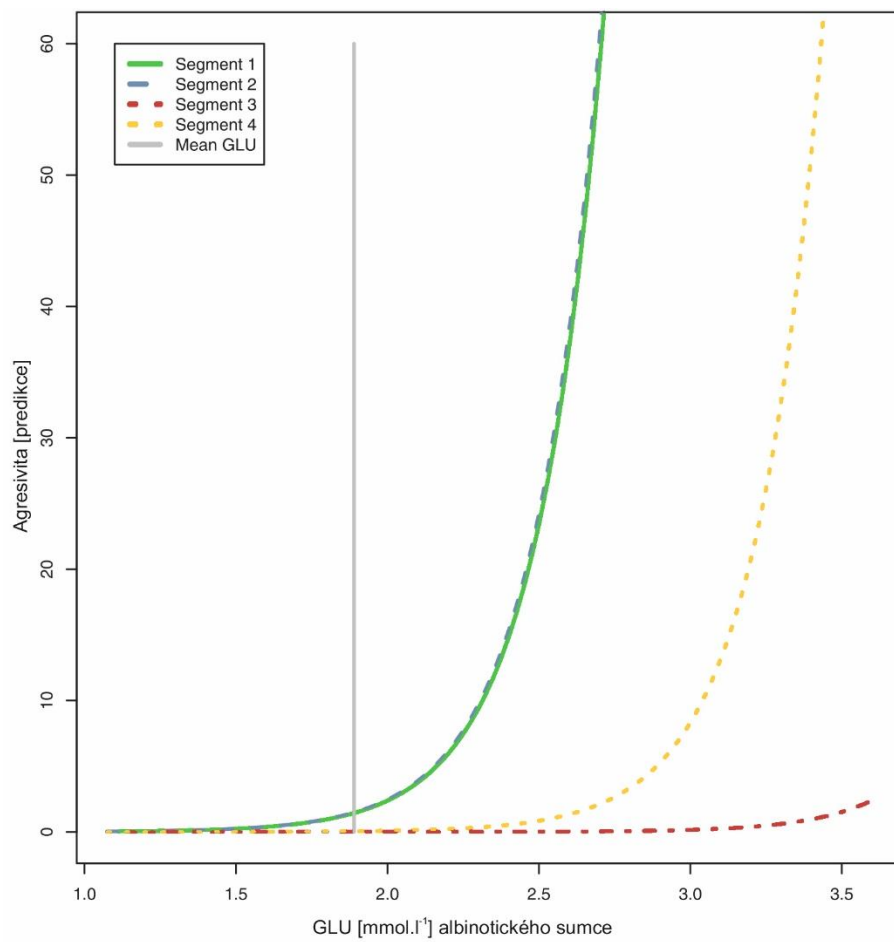
**Graf 2b.** Vztah mezi agresivitou a aktivitou CAT u albinotických sumců. Jednotlivé křivky zobrazují vývoj tohoto vztahu během různých časových segmentů (intervalů).

### 5.3 Glukóza (GLU) a alanin-amino-transferza (ALT)

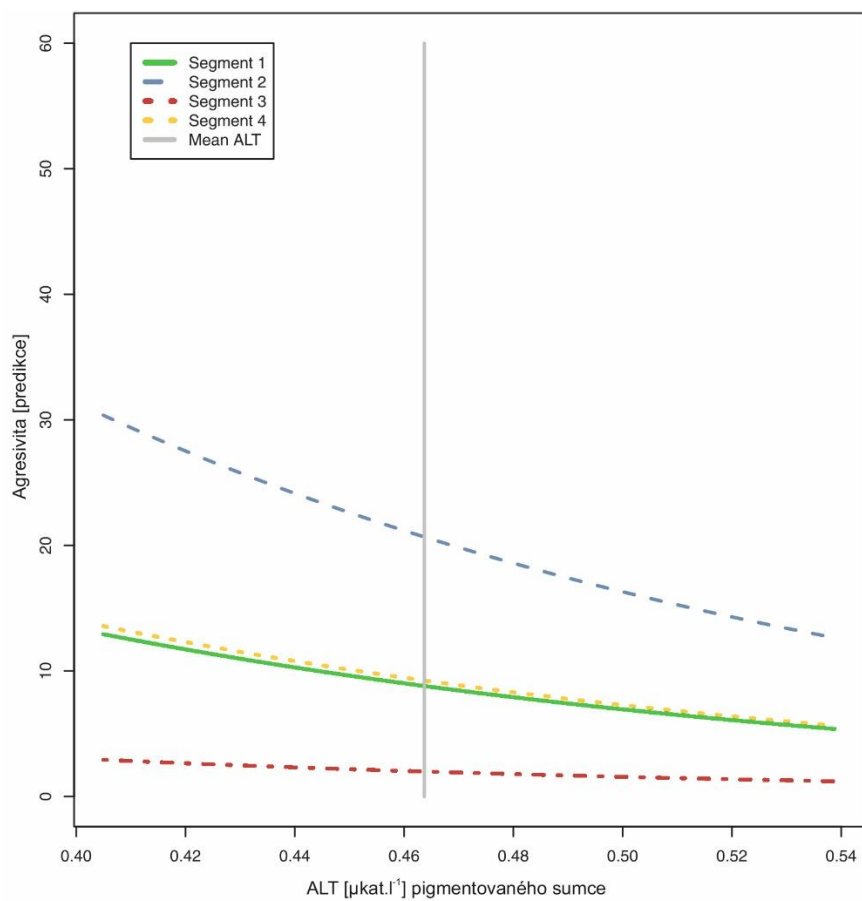
Agresivita vzrůstala se stoupajícím obsahem glukózy v krvi ( $z=6.898$ ;  $p < 0.0001$ ), u pigmentovaných (Graf 3a) i albinotických jedinců (Graf 3b). Naopak u transferázy byla závislost negativní ( $z=-2.640$ ;  $p = 0.0083$ ). Jinými slovy při vyšších hodnotách ALT agresivita klesala a to jak pro pigmentované (Graf. 4a), tak i albinotické jedince (Graf 4b). Relativní změna hodnot transferázy u albinotických jedinců byla ale velmi nízká (Graf 4b).



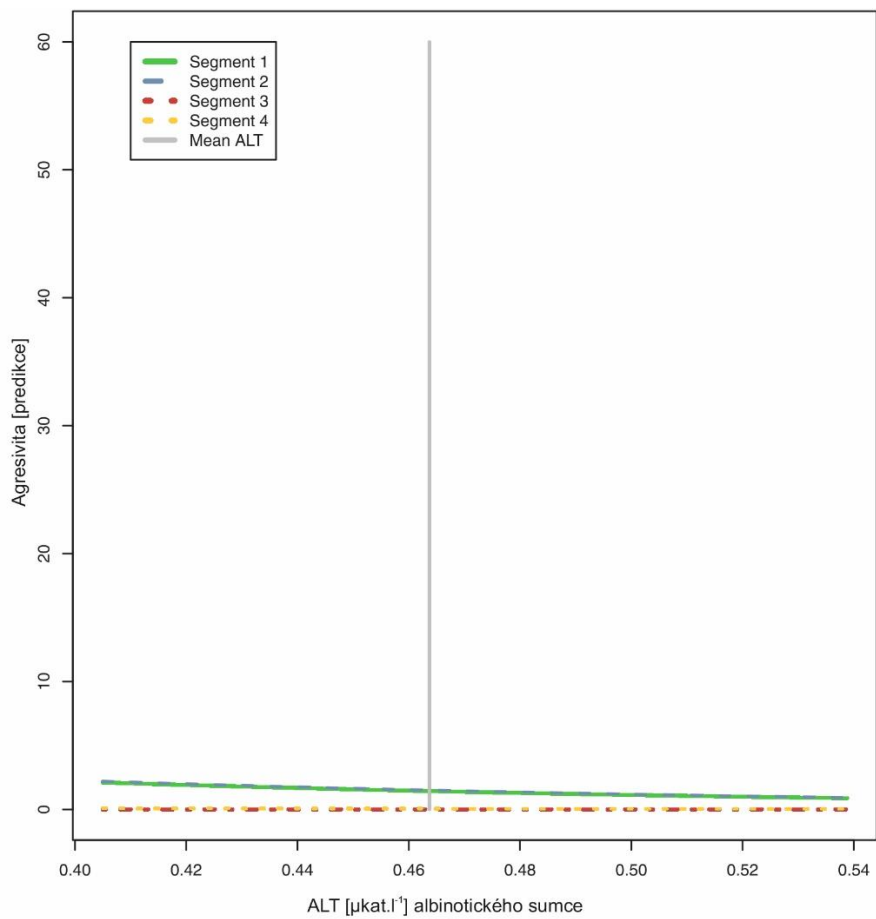
**Graf 3a.** Vztah mezi agresivitou a hodnotou glukózy u pigmentovaných sumců. Jednotlivé křivky zobrazují vývoj tohoto vztahu během různých časových segmentů (intervalů).



**Graf 3b.** Vztah mezi agresivitou a hodnotou glukózy u albinotických sumců. Jednotlivé křivky zobrazují vývoj tohoto vztahu během různých časových segmentů (intervalů).



**Graf 4a.** Vztah mezi agresivitou a hodnotou ALT u pigmentovaných sumců. Jednotlivé křivky zobrazují vývoj tohoto vztahu během různých časových segmentů (intervalů).



**Graf 4b.** Vztah mezi agresivitou a hodnotou ALT u albinotických sumců. Jednotlivé křivky zobrazují vývoj tohoto vztahu během různých časových segmentů (intervalů).



## 6 Diskuze

Cílem tohoto experimentu bylo porovnat frekvenci agresivních interakcí u albinotických a pigmentovaných jedinců sumce velkého *Silurus glanis* během diurnálního cyklu a sledovat vliv střídání světla a tmy na tyto interakce. Hypotézy byly formulovány na základě předchozích studií zabývajících se behaviorálními odchylkami spojenými s albinismem u zvířat a vlivem zbarvení na agresivní chování a dominanci u ryb. Slavík et al. (2016) popsali ve své studii sníženou frekvenci agresivních projevů u albinotických sumců *S. glanis*. V našem experimentu byla také porovnávána frekvence agresivních projevů albínů a pigmentovaných jedinců, avšak tento experiment byl na rozdíl od zmíněné studie rozšířen o sledování těchto agresivních projevů v rámci diurnálního cyklu. Navíc byly testovaným rybám odebrány vzorky krve a mozkové tkáně pro fyziologickou analýzu. Jelikož agresivní interakce mohou u jedinců způsobovat stres, byly z těchto vzorků měřeny hodnoty fyziologických parametrů souvisejících se stresovou reakcí. Výsledky experimentu potvrdily sníženou frekvenci agresivních interakcí u albinotických jedinců. Dále je z výsledků patrné, že agresivní projevy se u pigmentovaných jedinců objevují již během noci a brzkého rána a vrcholí kolem šesté hodiny ranní, kdy dochází ke střídání tmy a světla. V tuto dobu jsou nejvíce agresivní i albíni, avšak frekvence agresivních interakcí je u nich výrazně nižší ve srovnání s pigmentovanými jedinci. Během noci nebyly u albínů zaznamenány žádné agresivní interakce. Z fyziologických parametrů potvrdil signifikantní nárůst krevní glukózy stres u obou skupin sumců. Glukóza je považována za jeden z nejspolehlivějších parametrů měřených při stresu, jak dokládají některé studie (Pottinger & Carrick 1999; Jentoft et al. 2005; Barreto & Volpato 2006). Proti našemu očekávání byl u ALT při výskytu agresivních projevů naměřen pokles v jejích hodnotách. Podobně i aktivita katalázy, která se v organismu objevuje při oxidativním stresu, měla při výskytu agresivity klesající tendenci. U katalázy byl také zaznamenán statisticky významný rozdíl mezi pigmentovanou a albinotickou skupinou sumců, kdy průběh u albínů byl mírnější než u pigmentovaných jedinců.

### 6.1 Agresivita

V našem experimentu byla v první řadě porovnávána celková frekvence agresivních projevů u pigmentovaných a albinotických jedinců. Albinismus se kromě absence pigmentu projevuje různými fyziologickými, sociálními a behaviorálními odchylkami. Z dřívějších studií na albínech je již známo, že albíni projevují menší míru agresivity (Slavík et al. 2016) a bývají také méně aktivní než pigmentovaní jedinci stejného druhu (Fuller 1967; DeFries 1969). Někteří autoři zabývající se agresivitou a dominancí u ryb popsali souvislost mezi zbarvením, agresivitou a sociálním postavením jedince. Tmavá barva signalizuje ostatním jedincům submisivní pozici jedince a potlačuje tak agresivní chování soupeře. Intenzitu zbarvení mohou ryby měnit v závislosti na momentálním postavení v hierarchii. Např. u mečovky *X. cortezii* bylo popsáno ztmavnutí pruhů na těle, pokud prohrávala v souboji s jiným jedincem (Moretz and Moris 2003). Kittilsen et al. (2009) popsali u níže postavených pstruhů *O. mykiss* a lososů *S. salar* více tmavých skvrn v porovnání s dominantními jedinci. Více pigmentovaní jedinci projevovali také nižší agresivitu než ti méně pigmentovaní. Podobné výsledky zveřejnila

studie Backströma et al. (2015) na sivenech arktických *S. alpinus*, jejichž pigmentace je založena na karotenoidech. Situace u albinotických ryb je v tomto ohledu složitější, jelikož nemají žádný pigment, a nemohou tak vyjádřit svoji pozici změnou zbarvení. Avšak mohou dát tuto pozici najevo změnou barvy duhovky. Tento jev popsali Volpato et al. 2003 u tilápií *O. niloticus*. Tilápie, které vykazovaly submisivní chování měly tmavší barvu duhovky než dominantní tilápie. Suter & Huntingford (2002) popsali podobný jev také u lososů obecných *S. salar*. Albinotičtí jedinci se vyznačují řadou behaviorálních odchylek od pigmentovaných jedinců. Vztahem mezi albinotickými živočichy a sociálním chováním se zabývaly některé studie. Např. Slavík et al. (2015) zaznamenali u albinotických sumců *S. glanis* sociální vyloučení ze strany pigmentovaných jedinců i nižší projev hejnového chování (Slavík et al. 2016). Ve stejné studii se autoři zabývali vztahem mezi albinismem a agresivitou. Ve své studii popsali výrazně nižší frekvenci agresivních interakcí u albinotických sumců ve srovnání s pigmentovanými jedinci. Elipot et al. (2013) popsal u albinotické jeskynní formy tetry mexické *A. mexicanus* úplnou ztrátu agresivity a dominantní hierarchie. Tato tetra však patří mezi jeskynní albíny (tzv. troglobionty), kteří dospěli k albinismu podstatně jinou evoluční cestou než klasičtí albinotičtí živočichové. Proto vyžaduje aplikování těchto výsledků na klasické albíny zvýšenou opatrnost.

Dále byl sledován výskyt agresivních projevů v průběhu dne a souvislost mezi výskytem agresivního chování a střídání světla a tmy. Ryby stejně jako ostatní živočichové vykazují určité kolísání aktivity v průběhu diurnálního cyklu, které může být ovlivňováno změnou světelné intenzity. Tento cyklus se může lišit v průběhu roku v závislosti na ročním období, kdy se mění fyzikální i chemické podmínky vnějšího prostředí (Kronfeld-Schor & Dayan 2003). Jedinci obecně upřednostňují aktivitu v tu denní dobu, která je pro ně nejvýhodnější ať už z hlediska zvýšeného množství potravy, sníženého rizika predace či obojího. Pokud je ve výhodnou denní dobu přítomna příliš velká konkurence, mohou méně průbojní jedinci přizpůsobit svoji aktivitu jiné denní době, a tím se konkurenci vyhnout. Jako příklad lze uvést galaxii velkou *G. argenteus* preferující aktivitu během nočních hodin, kdy se ve vodě vyskytuje nejvíce potravy. Nejvýhodnější loviště jsou však tuto dobu okupovány dominantními jedinci a submisivní jedinci tak využívají loviště převážně během denních hodin (David et al. 2007). V našem experimentu byl testován sumec velký *S. glanis*. Sumec je dle mnoha studií považovaný za převážně noční rybu (Boujard 1995; Pohlmann et al. 2001; Carol et al. 2007). Avšak Slavík et al. (2007) popsali rozdílnou diurnální aktivitu sumce v průběhu roku. Výhradně noční aktivitu popsali u sumce pouze během podzimu, zatímco v jiných ročních obdobích vykazoval sumec aktivitu během dne a v létě byl aktivní jak ve dne, tak v noci. Podobně jako se během dne mění aktivita jedinců, kolísá i frekvence projevů agresivity v průběhu denního cyklu (Bukacinska & Bukacinski 1994). Denní aktivita se může lišit mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci, jak naznačují některé studie na albinotických hlodavcích. Studie na myších albínech *M. musculus* zaznamenaly u těchto jedinců nižší aktivitu v průběhu diurnálního cyklu na rozdíl od pigmentovaných jedinců (Fuller 1967; DeFries 1969). Albinotičtí potkani *R. norvegicus* vykazovali aktivitu v průběhu jiné části dne než pigmentovaní potkani (Stryjek et al. 2013). Tato rozdílná aktivita by mohla mít hormonální základ, jak naznačuje studie Laubera & Vrienda (1989). Ti naměřili u albinotické křepelky japonské *Coturnix japonica* Temminck & Schlegel 1849 a křečka zlatého

*Mesocricetus auratus* (Waterhouse 1839) snížené hladiny melatoninu ve srovnání s divoce zbarvenými jedinci. Melatonin je hormon, který je u živočichů zodpovědný za řízení cirkadiánních rytmů, a tak může mít jeho rozdílná hladina u albínů vliv na jejich aktivitu během diurnálního cyklu (Tosini 2000). Nicméně studie, která by jednoznačně popsala souvislost mezi rozdílnými hladinami melatoninu a změněnou aktivitou u albínů zatím chybí.

Kromě samotného střídání světla a tmy jsme sledovali, jaký vliv má na frekvenci agresivních projevů přítomnost úkrytu v nádrži. Úkryt je pro ryby výhodný, protože přináší možnost schovat se před predátory (Lima 1998) a vyhnout se ostatním jedincům stejného druhu (McCoy & Bell 1991). Přítomnost dostatečného množství úkrytů umožňuje jedincům vyhnout se vizuálnímu kontaktu s jinými jedinci stejného druhu, a tak snižuje vnitrodruhovou agresivitu uvnitř skupiny (Höjesjö et al. 2004). Jelikož jsou ryby z výše popsaných důvodů silně motivované využívat úkryty, jejich nedostatek může vést u některých jedinců ke změnám v aktivitě i v jejím rozložení během 24hodinového cyklu (Walsh & Downie 2005; Larranga et al. 2015). Na základě těchto studií jsme předpokládali, že limitovaná přítomnost úkrytů bude mít u sumců vliv také na výskyt agresivního chování, jelikož pro ně bude úkryt představovat cenný zdroj, o který budou motivováni bojovat.

Z výsledků experimentu vyplynuly následující závěry. Za prvé byla u pigmentovaných sumců naměřena vyšší frekvence agresivních projevů ve srovnání s albinotickými sumci. Albíni sice také vykazovali v určitou část dne zvýšenou agresivitu, avšak tento nárůst byl na rozdíl od pigmentovaných jedinců mírnější. Tento výsledek jsme předpokládali již na základě jiných studií zabývajících se agresivitou u albinotických zvířat. U pigmentovaných jedinců byl nárůst agresivních projevů zaznamenán během noci a brzkého rána. Tento nárůst agresivity vrcholil okolo šesté hodiny ranní, kdy se již začalo objevovat světlo. Přes den byla celková aktivita sumců velmi nízká, a tak nebyl zaznamenán ani žádný nárůst agresivity v tuto dobu. Během ranních hodin, kdy agresivita sumců dosahovala svého vrcholu, byl u těchto jedinců pozorován také zvýšený zájem o úkryt ve formě roury, v níž proběhlo několik výměn. Z tohoto pozorování vyplývá, že nejvyšší nárůst agresivity u pigmentovaných sumců souvisí s přítomností úkrytu. V době svítání sumci pravděpodobně začínají vyhledávat úkryt, kde by mohli strávit svoji dobu neaktivity. V tuto chvíli je motivace sumců obsadit úkryt velmi silná, a dochází tak u nich k více agresivním výpadům proti ostatním jedincům. Zatímco během noci byl úkryt často obsazen jen jedním dominantním jedincem, s příchodem světla se o obsazení úkrytu snažili i jedinci, kteří o něj během noci nejevili zájem. U albinotických jedinců byl také zaznamenán nejvyšší nárůst agresivity během rána, avšak tento nárůst nebyl tak strmý jako u pigmentovaných jedinců. Během noci albíni nevykazovali na rozdíl od pigmentovaných jedinců projevy agresivity. Také přítomnost úkrytu neměla na agresivitu u albínů zjevně významný vliv. Při výměně jedinců v rouře nebyl zaznamenán vyšší nárůst agresivity než při situaci, kdy k výměně v rouře nedocházelo. Dle očekávání tak albíni vykazují ve srovnání s pigmentovanými jedinci nižší projevy agresivity, tyto projevy trvají kratší část dne a nejsou nijak eskalovány vlivem přítomnosti úkrytu v nádrži.

## 6.2 Glukóza

Dále byl v této diplomové práci porovnáván výskyt agresivních interakcí s fyziologickými parametry. Prvním parametrem, který byl měřen z krevní plasmy, byla

glukóza. Glukóza slouží organismu jako primární zdroj energie, a tak se její dočasně zvýšená hladina často objevuje při stresu a zvýšené fyzické aktivitě (Bonga 2011). Souvislost mezi zvýšenou glykemií a stresem byla doložena mimo jiné např. u pstruha duhového *O. mykiss* (Pottinger & Carrick 1999; Jentoft et al. 2005), tilápie nilské *O. niloticus* (Barreto & Volpato 2006), smuhy červené *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus, 1766) (Robertson et al. 1987), jesetera hvězdnatého *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 (Bayunova et al. 2002), jesetera ruského *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt & Ratzeburg, 1833 (Bayunova et al. 2002), kančíka příčnopruhého *A. nigrofasciata* (Copeland et al. 2010) a okouna říčního *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 (Jentoft et al. 2005). Zvyšování glukózy v krvi zajišťuje děj zvaný glykogenolýza, při kterém dochází k rozkladu jaterního a svalového glykogenu. Glykogenolýza je řízena hormonem glukagonem a katecholaminy (epinefrin, norepinefrin), které se uvolňují při stresové reakci již po několika sekundách od začátku působení stresoru (Bonga 2011). Druhým způsobem, jak zvýšit hladinu glukózy v krvi, je využití tukových a bílkovinných zásob k syntéze glukózy. Tomuto procesu se říká glukoneogeneze a obvykle bývá využívána až jako druhá možnost po vypotřebování zásob glykogenu (Matouš 2010). Glukoneogenezi řídí převážně glukokortikoidy (kortizol, kortikosteron), které se obdobně jako katecholaminy uvolňují při stresové zátěži, avšak jejich nástup je pomalejší (kortizol se uvolňuje cca po 5 minutách od začátku působení stresoru) a zůstávají v organismu po delší dobu než epinefrin (Bonga 2011). Z tohoto důvodu bývá kortizol nejčastěji používaným fyziologickým parametrem na detekci stresu. Některé výzkumy tak při studiu stresu zkoumají hladiny obou parametrů (Robertson et al. 1987; Bayunova et al. 2002; Barreto & Volpato 2006).

V našem experimentu byl naměřen statisticky významný nárůst glukózy při výskytu agresivního chování. Tato hladina se výrazně nelišila mezi pigmentovanými a albinotickými jedinci. Obě skupiny jedinců tak dle výsledků měření zažívají při agresivním střetnutí podobné hladiny stresu. O stresu u albínů je toho známo velmi málo. Dřívější studie na albínech zjistily u těchto jedinců nižší agresivitu ve srovnání s pigmentovanými jedinci. Nižší agresivita často souvisí s nižším sociálním postavením v dominantní hierarchii (Overli et al. 2004) a nižší sociální postavení může souviset s větší náchylností ke stresu, jak ukázaly některé dřívější studie. Těmito souvislostmi se zabývali zejména Pottinger & Carrick (2011), kteří popsali u pstruha *O. mykiss* dva odlišné osobnostní typy. Tzv. proaktivní typ jedince je dominantní, agresivnější a vykazuje nižší stresovou odpověď. Reaktivní typ je naopak submisivní, málo agresivní a jeho stresová odpověď je vyšší. Avšak co platí pro pigmentované pstruhy, nemusí platit pro albinotické sumce. Navíc Pottinger & Carrick (2011) měřili stresovou odpověď na základě změn v hodnotách kortizolu. Ten v naší studii nevyšel signifikantně rozdílně ani pro albíny ani pro pigmentované jedince. Odpověď na otázku, proč nebyl nárůst glukózy provázen také nárůstem kortizolu, jako je tomu v některých již zmíněných studiích, bychom mohli nalézt ve studii Pottingera & Carricka (1999). Tato studie na pstruzích duhových *O. mykiss* měla za úkol roztrždit skupinu jedinců na dvě skupiny podle citlivosti na stres. Autoři studie porovnávali dvě metody tohoto třídění. První metoda třídila ryby dle nárůstu kortizolu krátce po působení stresoru, zatímco druhá metoda třídila ryby na základě změn v hladině glukózy. Autoři předpokládali, že výsledky obou metod budou podobné, avšak ukázalo se, že obě tyto metody vytvořily zcela jinak složené skupiny jedinců. To vedlo autory studie k domněnce, že sympatický nervový systém zajišťující produkci katecholaminů a hypothalamo-hypofyzární

osa řídící produkci glukokortikoidů jsou ve skutečnosti méně propojenými dráhami, než se obecně předpokládá.

### 6.3 ALT

Dalším sledovaným parametrem v experimentu byla alanin-amino transferáza, enzym katalyzující přenos aminoskupiny (tzv. transaminaci). Konkrétně ALT katalyzuje přenos alaninu na 2-oxoglutarát za vzniku pyruvátu a glutamátu. Vzniklý pyruvát je nezbytnou součástí pro tvorbu glukózy při glukoneogenezi, a proto se stres u jedince může projevit zvýšenými hodnotami ALT v krevní plasmě (Matouš et al. 2010). Na základě studií, které používaly ALT jako indikátor stresu jsme předpokládali, že agresivní chování způsobí nárůst hladiny ALT. Např. Wells et al. (1986) naměřili u stresovaných pražmanů zlatých *Ch. auratus* zvýšené hodnoty ALT proti klidovému stavu. Dále mohou zvýšené hodnoty ALT značit poškození jater. Některé studie využívají zvýšené ALT k detekci stresu způsobeného různými chemickými látkami. Např. Smet & Blust (2001) zaznamenali nárůst ALT u kapra *Cyprinus carpio* Linnaeus 1758 při vystavení zvýšené dávce kadmia. Suresh et al. (1991) naměřili u stejného druhu zvýšené hodnoty ALT při stresu způsobeném přítomností rtuti ve vnějším prostředí.

Proti našemu očekávání byly u sumců při výskytu agresivního chování naměřeny signifikantně nižší hodnoty ALT než ve stavu, kdy se agresivita neobjevovala. Tyto hodnoty se nijak významně nelišily mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci. Je tedy zjevné, že agresivita ovlivňuje hodnoty ALT, avšak není známo, proč mají tyto hodnoty klesající průběh. Kromě studií, které popsaly při stresu zvýšené hodnoty ALT, existuje řada studií, které souvislost mezi ALT a agresivitou neprokázaly. Např. Trenzado et al. (2006) neobjevili žádný rozdíl v hladinách ALT u pstruhů *O. mykiss*, kteří byli vystaveni stresu ve formě zvýšené hustoty jedinců v nádrži. Podobně studie Aragao et al. (2008) nezaznamenala žádný rozdíl v ALT u stresovaného jazyka senegalského *Solea senegalensis* Kaup 1858. Nicméně žádná z těchto studií nezaznamenala při stresové zátěži pokles v hodnotách ALT.

### 6.4 Oxidativní stres

Kromě výše zmíněných krevních parametrů byla v tomto experimentu použita též kataláza jako parametr oxidativního stresu. Oxidativní stres je stav, ve kterém množství volných kyslíkových a dusíkových radikálů převažuje nad množstvím antioxidantů v organismu. Oxidativní stres je úzce spojen s produkcí některých hormonů účastnících se stresové reakce. Zvýšená produkce volných radikálů se objevuje při nárůstu katecholaminů (Smythies & Galzigna 1998), kortizolu i glukózy, které jsou spojené se zvýšenou produkcí energie (McIntosh et al. 1998; Liu & Mori 1999). Rozdíly v hodnotách některých antioxidantů mohou sloužit k indikaci oxidativního stresu. Např. Costantini et al. (2008) popsal zvýšenou antioxidační kapacitu séra u skupiny myši tzv. reaktivního typu. Podobně jako již zmínění pstruzi se tyto myši vyznačují nízkou agresivitou, plachostí a větší náchylností ke stresu. U tzv. proaktivního typu, který bývá agresivnější a vykazuje menší stresovou odpověď, byla antioxidační kapacita nižší. Zvýšená antioxidační kapacita u reaktivních jedinců tak může být strategií, jak se vypořádat s vysokými hladinami stresu. Parametry oxidativního stresu se též mohou lišit v závislosti na sociálním postavení jedince. Almeida et al. (2009) popsal rozdílnou

aktivitu katalázy (CAT) a superoxid dismutázy (SOD) u dominantních a submisivních tilápií *O. niloticus*. U dominantních tilápií byly naměřeny vyšší hodnoty obou parametrů ve srovnání s níže postavenými jedinci.

V našem experimentu byly u testovaných ryb měřeny hodnoty aktivity katalázy. Kataláza slouží v organismu jako antioxidant, který přeměňuje škodlivý peroxid vodíku na kyslík a vodu. Zároveň odstraňuje z organismu reaktivní kyslíkové částice, které poškozují některé buněčné enzymy (Gülüzar et al. 2006). Hodnoty aktivity katalázy byly měřeny ze vzorku mozkové tkáně, která byla rybám odebrána po skončení experimentu. Mozek je vzhledem k jeho vysoké metabolické oxidativní aktivitě, intenzivní produkci reaktivních kyslíkových částic a relativně nízké antioxidační kapacitě, velmi náchylný na oxidativní poškození (Evans 1993). Naše měření vycházelo z předpokladu, že agresivní chování bude u ryb způsobovat nárůst volných kyslíkových a dusíkových radikálů, a tím i oxidativní stres. Proto byly předpokládány i změny v aktivitě katalázy jako reakci na tento stav. Z našeho měření vyplývá, že nárůst agresivního chování je jak u albínů, tak u pigmentovaných jedinců provázen poklesem aktivity CAT. Tato změna aktivity CAT by mohla znamenat, že sumci obou zbarvení podléhají při zvýšené agresivitě oxidativnímu stresu. Oxidativní stres nemusí být vždy doprovázen pouze nárůstem fyziologických parametrů, ale může být provázen i jejich poklesem, jak naznačuje studie Djordjevice et al. (2010). Ti vystavili albinotický kmen potkanů Wistar chronickému stresu ve formě dlouhodobého sociálního odloučení. Takto stresovaní potkani vykazovali pokles v aktivitě enzymu glutation peroxidáze (GPx). Zároveň došlo k nárůstu aktivity glutation reduktázy (GLR). Oba tyto enzymy se používají jako indikátory oxidativního stresu. Zároveň nebyly zaznamenány žádné změny v aktivitě CAT a SOD. Poté následoval další experiment, při kterém byli tito chronicky stresovaní potkani vystaveni akutnímu stresu, který trval po dobu 30 minut. Po tomto experimentu byl u dříve chronicky stresovaných potkanů zaznamenán signifikantní pokles aktivity GPx a CAT. U kontrolní skupiny, která nebyla předtím chronicky stresována, byl naopak zaznamenán nárůst aktivity těchto enzymů. Z tohoto výzkumu vyplývá, že odpověď enzymů na oxidativní stres může být ovlivněna v důsledku fyziologických změn během chronického stresu. Vzhledem k tomu, že byli námi testovaní sumci vystaveni neznámému prostředí a sociálnímu kontaktu s jinými sumci po dobu jednoho celého denního cyklu, mohla tato okolnost ovlivnit akutní stres ve formě zvýšené agresivity. To by mohlo být vysvětlením pro sníženou aktivitu katalázy během zvýšené agresivity u sumců, avšak pro podložení této teorie by byl zapotřebí cílený výzkum na toto téma. Kromě obecného poklesu aktivity CAT u testovaných sumců byl též zaznamenán rozdíl mezi albinotickými a pigmentovanými jedinci. Albinotičtí sumci vykazovali při agresivních interakcích nižší aktivitu CAT, než tomu bylo u pigmentovaných sumců. Tato skutečnost není vzhledem k již zmíněným studiím o albinismu nijak překvapivá.

## 7 Závěr

V předkládané diplomové práci byla sledována frekvence agonistických projevů u albinotických a pigmentovaných sumců velkých *Silurus glanis* za vlivu střídání světla a tmy a zároveň byly tyto agresivní projevy podloženy hodnotami fyziologických parametrů vztahujících se ke stresu. Hypotézy byly formulovány na základě předchozích prací o vlivu zbarvení ryb a albinismu na sociální chování. Měření fyziologických parametrů probíhalo na základě studií dokazující souvislost těchto parametrů se stresem u ryb. První naše hypotéza předpokládala, že albinotičtí jedinci budou vykazovat nižší frekvenci agresivních projevů než pigmentovaní jedinci. Tato hypotéza byla potvrzena. Celková frekvence agresivních projevů u albínů byla nižší než u pigmentovaných. Dále jsme předpokládali, že se tato frekvence bude lišit v průběhu 24hodinového denního cyklu. Tato hypotéza byla také potvrzena. Z výsledků je patrné, že obě barevné formy sumců vykazovaly největší agresivitu během rána, kdy docházelo ke střídání tmy a světla. Zároveň vykazovali pigmentovaní sumci projevy agresivity i během noci. Poslední hypotéza předpokládala, že se bude při výskytu agresivity objevovat u ryb stres, který bude doložen zvýšenými fyziologickými parametry. Ačkoli byly u dvou parametrů stresu (ALT, CAT) naměřeny při zvýšené agresivitě jejich snížené hodnoty, zvýšená hodnota glukózy, která je považována za velmi spolehlivý indikátor stresu, tuto hypotézu potvrdily.

## 8 Literatura

- Abbott JC, Dill LM. 1985. Patterns of aggressive attack in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). Canadian journal of fisheries and aquatic sciences **42(11)**: 1702-1706.
- Aebi H. 1984. Catalase Invitro. Methods in Enzymology **105**: 121-126.
- Almeida JA, Barreto RE, Novelli EL, Castro FJ, Moron SE. 2009. Oxidative stress biomarkers and aggressive behavior in fish exposed to aquatic cadmium contamination. Neotropical ichthyology **7(1)**: 103-108.
- Anders F. 1978. The effect of social isolation on the aggressive and sexual behaviour in a cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. Behaviour **65(1-2)**: 43-61.
- Aragao C, Corte-Real J, Costas B, Dinis MT, Conceição LEC. 2008. Stress response and changes in amino acid requirements in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup 1858). Amino Acids **34(1)**: 143-148.
- Atli G, Alptekin Ö, Tükel S, Canli M. 2006. Response of catalase activity to Ag<sup>+</sup>, Cd<sup>2+</sup>, Cr<sup>6+</sup>, Cu<sup>2+</sup> and Zn<sup>2+</sup> in five tissues of freshwater fish *Oreochromis niloticus*. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology **143(2)**: 218-224.
- 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.
- Banta AM. 1907. The Fauna of Mayfield's Cave. Carnegie Institution of Washington **67**: 114.
- Barata EN, Hubbard PC, Almeida OG, Miranda A, Canário AV. 2007. Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). BMC biology **5(1)**: 54.
- Barreto RE, Volpato GL. 2006. Stress responses of the fish Nile tilapia subjected to electroshock and social stressors. Brazilian Journal of Medical and Biological Research **39(12)**: 1605-1612.
- Bayunova L, Barannikova I, Semenkova T. 2002. Sturgeon stress reactions in aquaculture. Journal of Applied Ichthyology **18(4-6)**: 397-404.
- Beeching SC. 1992. Visual assessment of relative body size in a cichlid fish, the oscar, *Astronotus ocellatus*. Ethology **90(3)**: 177-186.
- Benca RM, Gilliland MA, Obermeyer WH. 1998. Effects of lighting conditions on sleep and wakefulness in albino Lewis and pigmented Brown Norway rats. SLEEP-NEW YORK **21**: 451-461
- Bolker JA, Hill CR. 2000. Pigmentation development in hatchery-reared flatfishes. Journal of Fish Biology **56(5)**: 1029-1052.
- Boujard T. 1995. Diel rhythms of feeding activity in the European catfish, *Silurus glanis*. Physiology & behavior **58(4)**: 641-645.



- Brasford MM. 1976. A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem* **72**: 248-254.
- Brown GE, Brown JA. 1996. Kin discrimination in salmonids. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **6(2)** 201-219.
- Bukacińska M, Bukaciński D. 1994. Seasonal and Diurnal Changes in Aggression and Territory Size in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) on Islands in the Middle Reaches of the Vistula River. *Ethology* **97(4)**: 329-339.
- Campbell B, Swift S. 1962. Partial albinism: nine cases in six generations. *Jama* **181(13)**: 1103-1106.
- Carol J, Zamora L, García-Berthou E. 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of freshwater fish* **16(3)**: 450-456.
- Conlee JW, Abdul-Baqi KJ, McCandless GA, Creel DJ. 1986. Differential susceptibility to noise-induced permanent threshold shift between albino and pigmented guinea pigs. *Hearing research* **23(1)**: 81-91.
- Copeland DL, Levay B, Sivaraman B, Beebe-Fugloni C, Earley RL. 2011. Metabolic costs of fighting are driven by contest performance in male convict cichlid fish. *Animal Behaviour* **82(2)**: 271-280.
- Corrêa SA, Fernandes MO, Iseki KK., Negrão JA. 2003. Effect of the establishment of dominance relationships on cortisol and other metabolic parameters in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* **36(12)**: 1725-1731.
- Costantini D, Carere C, Caramaschi D, Koolhaas JM. 2008. Aggressive and non-aggressive personalities differ in oxidative status in selected lines of mice (*Mus musculus*). *Biology Letters* **4(1)**: 119-122.
- Creel D, Conlee JW, Parks TN. 1983. Auditory brainstem anomalies in albino cats. I. Evoked potential studies. *Brain research* **260(1)**: 1-9.
- Cruz EMV, Brown CL. 2007. The influence of social status on the rate of growth, eye color pattern and insulin-like growth factor-I gene expression in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Hormones and Behavior* **51(5)**: 611-619.
- Damsgård B, Huntingford F. 2012. Fighting and Aggression pages 248-285 in Huntingford F, Jobling M, Kadri S, editors. *Aquaculture and behavior*. Blackwell Publishing, Ames
- Daněk T, Horký P, Kalous L, Filinger K, Břicháček V, Slavík O. 2016. Seasonal changes in diel activity of juvenile European catfish *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) in Byšická Lake, Central Bohemia. *Journal of Applied Ichthyology* **32(6)**: 1093-1098.
- David BO, Closs GP, Crow SK, Hansen EA. 2007. Is diel activity determined by social rank in a drift-feeding stream fish dominance hierarchy?. *Animal Behaviour* **74(2)**: 259-263.
- De Smet H, Blust R. 2001. Stress responses and changes in protein metabolism in carp *Cyprinus carpio* during cadmium exposure. *Ecotoxicology and environmental safety* **48(3)**: 255-262.

- DeFries JC. 1969. Pleiotropic effects of albinism on open field behaviour in mice. *Nature* **221(5175)**: 65-66.
- Djordjevic J, Djordjevic A, Adzic M, Niciforovic A, Radojic MB. 2010. Chronic stress differentially affects antioxidant enzymes and modifies the acute stress response in liver of Wistar rats. *Physiological Research* **59(5)**: 729.
- Duboué ER, Keene AC, Borowsky RL. 2011. Evolutionary convergence on sleep loss in cavefish populations. *Current biology*. **21(8)**: 671-676
- Dunlap KD, Pelczar PL, Knapp R. 2002. Social interactions and cortisol treatment increase the production of aggressive electrocommunication signals in male electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Hormones and behavior* **42(2)**: 97-108.
- Earley RL, Edwards JT, Aseem O, Felton K, Blumer LS, Karom M, Grober MS. 2006. Social interactions tune aggression and stress responsiveness in a territorial cichlid fish (*Archocentrus nigrofasciatus*). *Physiology & Behavior* **88(4-5)**: 353-363.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1961. The fighting behavior of animals. *Scientific American* **205(6)**: 112-123.
- Ejike C, Schreck CB. 1980. Stress and social hierarchy rank in coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **109(4)**: 423-426..
- 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)**: 1-10.
- Erickson JG. 1967. Social hierarchy, territoriality, and stress reactions in sunfish. *Physiological Zoology* **40(1)**: 40-48.
- Evans PH. 1993. Free radicals in brain metabolism and pathology. *British medical bulletin* **49(3)**: 577-587.
- Felice V, Visconti MA, Trajano E. 2008. Mechanisms of pigmentation loss in subterranean fishes. *Neotropical Ichthyology* **6(4)**: 657-662.
- Fertl D, Rosel PE. 2009. Albinism. Pages 24-26 In Perrin, WF, Würsig B, Thewissen JGM, editors. *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego.
- Fox RJ, Bellwood DR. 2011. Unconstrained by the clock? Plasticity of diel activity rhythm in a tropical reef fish, *Siganus lineatus*. *Functional Ecology* **25(5)**: 1096-1105.
- Francis RC. 1990. Temperament in a fish: a longitudinal study of the development of individual differences in aggression and social rank in the Midas cichlid. *Ethology* **86(4)**: 311-325.
- Fuller JL. 1967. Effects of the albino gene upon behaviour of mice. *Animal behaviour* **15(4)**: 467-470
- Fuxjager MJ, Marler CA. 2010. How and why the winner effect forms: influences of contest environment and species differences. *Behavioral Ecology* **21(1)**: 37-45.
- Gosling SD. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin* **127(1)**: 45.
- Grant JWA. 1997. Territoriality. Pages 81-103 in Godin JDJ, editor. *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford University Press, New York.

- Gregory JS, Griffith JS. 1996. Aggressive behaviour of underyearling rainbow trout in simulated winter concealment habitat. *Journal of Fish biology* **49(2)**: 237-245.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology* **7(1)**: 17-52.
- Hercogová J, Sečnicková Z, Džambová M, Rob F, Křížková V. 2013. Genetické poruchy pigmentace. *Česká dermatovenerologie* **3(4)**: 211-230
- Himmler BT, Stryjek R, Modlinska K, Derksen SM, Pisula W, Pellis SM. 2013. How domestication modulates play behavior: A comparative analysis between wild rats and a laboratory strain of *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology* **127 (4)**: 453.
- Himmler SM, Modlinska K, Stryjek R, Himmler BT, Pisula W, Pellis SM. 2014. Domestication and diversification: A comparative analysis of the play fighting of the Brown Norway, Sprague-Dawley, and Wistar laboratory strains of (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology* **128(3)**: 318.
- Hoglund E, Balm PH, Winberg S. 2000. Skin darkening, a potential social signal in subordinate arctic charr (*Salvelinus alpinus*): the regulatory role of brain monoamines and pro-opiomelanocortin-derived peptides. *Journal of Experimental Biology* **203(11)**: 1711-1721.
- Höglund E, Balm PH, Winberg S. 2002. Behavioural and neuroendocrine effects of environmental background colour and social interaction in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Journal of Experimental Biology* **205(16)**: 2535-2543.
- Höjesjö J, Johnsson J, Bohlin T. 2004. Habitat complexity reduces the growth of aggressive and dominant brown trout (*Salmo trutta*) relative to subordinates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**: 286–289.
- Höjesjö J, Johnsson JI, Petersson E, Järvi T. 1998. The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology* **9(5)**: 445-451.
- Hoperskaya OA. 1975. The development of animals homozygous for a mutation causing periodic albinism (ap) in *Xenopus laevis*. *Development* **34(1)**: 253-264.
- Hsu Y, Earley RL, Wolf LL. 2006. Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews* **81(1)**: 33-74.
- Hsu Y, Earley RL, Wolf LL. 2011. Aggressive behaviour in fish: integrating information about contest costs. Pages 108-134 in Brown C, Krause J, Laland KN, editors. *Fish cognition and behavior*. Wiley-Blackwell, Ames.
- Huntingford F. 2012. *The study of animal behaviour*. Springer Science & Business Media, Berlin.
- Huntingford F, Turner AK. 1987. *Animal Conflict*. Chapman and Hall, New York.
- Hutchinson MJ, Iwata M. 1997. VI. Decreased aggressive behavior in masu salmon (*oncorhynchus masou*) during the parr-smolt transformation. *Memoirs of the faculty of fisheries hokkaido university* **44(1)**: 22-25.
- Hutchison MJ, Iwata M. 1998. Effect of thyroxine on the decrease of aggressive behaviour of four salmonids during the parr-smolt transformation. *Aquaculture* **168(1-4)**: 169-175.

- Jakobsson S, Brick O, Kullberg C. 1995. Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour* **49(1)**: 235-239.
- Jakobsson S, Radesäter T, Järvi T. 1979. On the fighting behaviour of *Nannacara anomala* (*Pisces, Cichlidae*)♂♂. *Zeitschrift für tierpsychologie* **49(2)**: 210-220.
- Jentoft S, Aastveit AH, Torjesen PA, Andersen Ø. 2005. Effects of stress on growth, cortisol and glucose levels in non-domesticated Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **141(3)**: 353-358.
- Johnsson JI. 1997. Individual recognition affects aggression and dominance relations in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology* **103(4)**: 267-282.
- Johnsson JI, Carlsson M, Sundström LF. 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48(5)**: 373-377.
- Johnsson JI, Nöbbelin F, Bohlin T. 1999. Territorial competition among wild brown trout fry: effects of ownership and body size. *Journal of Fish Biology* **54(2)**: 469-472.
- Jönsson E, Johnsson JI, Björnsson BT. 1998. Growth hormone increases aggressive behavior in juvenile rainbow trout. *Hormones and Behavior* **33(1)**: 9-15.
- Jordan LA, Wong MY, Balshine SS. 2010. The effects of familiarity and social hierarchy on group membership decisions in a social fish. *Biology Letters* **6(3)**: 301-303.
- Kadri S, Huntingford FA, Metcalfe NB, Thorpe JE. 1996. Social interactions and the distribution of food among one-sea-winter Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a sea-cage. *Aquaculture* **139(1-2)**: 1-10.
- Keeler CE. 1942. The association of the black (non-agouti) gene with behavior in the Norway rat. *Journal of Heredity* **33 (11)**: 371-384.
- Kehas AJ, Theoharides KA, Gilbert JJ. 2005. Effect of sunlight intensity and albinism on the covering response of the Caribbean sea urchin *Tripneustes ventricosus*. *Marine Biology* **146(6)**: 1111-1117
- King RA, Townsend D, Oetting W, Summers CG, Olds DP, White JG, Spritz RA. 1991. Temperature-sensitive tyrosinase associated with peripheral pigmentation in oculocutaneous albinism. *The Journal of clinical investigation* **87(3)**: 1046-1053.
- Kirschbaum C, Hellhammer DH. 2000. Salivary cortisol. *Encyclopedia of stress* **3**: 379-383.
- Kittilsen S, Johansen IB, Braastad BO, Øverli Ø. 2012. Pigments, parasites and personality: towards a unifying role for steroid hormones?. *PloS one* **7** (e34281) DOI: 10.1371/journal.pone.0034281
- Kittilsen S, Schjolden J, Beitnes-Johansen I, Shaw JC, Pottinger TG, Sørensen C, Øverli Ø. 2009. Melanin-based skin spots reflect stress responsiveness in salmonid fish. *Hormones and behavior* **56(3)**: 292-298.
- Kolářová J, Velíšek J. 2012. Stanovení a vyhodnocení biochemického profilu krve ryb. Jihočeská univerzita, Fakulta rybářství a ochrany vod, České Budějovice.

- Koolman J, Röhm KH. 2012. Barevný atlas biochemie. Grada, Praha.
- Kosswig C. 1948. Genetische Beiträge zur Präadaptationstheorie. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul(B) **13**: 176-209.
- Kowalko JE, Rohner N, Rompani SB, Peterson BK, Linden TA., Yoshizawa M, Borowsky R. 2013. Loss of schooling behavior in cavefish through sight-dependent and sight-independent mechanisms. *Current Biology*. **23 (19)**: 1874-1883.
- Krecsák L. 2008. Albinism and leucism among European *Viperinae*: a review. *Russian journal of Herpetology* **15(2)**: 97-102.
- Kronfeld-Schor N, Dayan T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **34(1)**: 153-181.
- Kuchyňka P. 2007. Oční lékařství. Grada, Praha.
- Kyba C, Mohar A, Posch T. 2017. How bright is moonlight. *Astronomy & Geophysics* **58**: 31-32.
- Laikre L, Andrén R, Larsson HO, Ryman N. 1996. Inbreeding depression in brown bear *Ursus arctos*. *Biological conservation* **76(1)**: 69-72.
- Lan YT, Hsu Y. 2011. Prior contest experience exerts a long-term influence on subsequent winner and loser effects. *Frontiers in zoology* **8(1)**: 28.
- Larranaga N, Steingrímsson SÓ. 2015. Shelter availability alters diel activity and space use in a stream fish. *Behavioral Ecology* **26(2)**: 578-586.
- Lauber JK, Vriend J. 1989. Melatonin reduction by lithium and albinism in quail and hamsters. *General and comparative endocrinology* **76(3)**: 414-420.
- Lee DS, Grant GS. 1986. An albino Greater Shearwater: feather abrasion and flight energetics. *The Wilson Bulletin* **98(3)**: 488-490.
- Lechner W, Ladich F. 2011. How do albino fish hear?. *Journal of Zoology* **283(3)**: 186-192.
- Lima SL. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* **48(1)**: 25-34.
- Liu J, Mori A. 1999. Stress, aging, and brain oxidative damage. *Neurochemical research* **24(11)**: 1479-1497.
- Mártinez-García M, Montoliu L. 2013. Albinism in Europe. *The Journal of dermatology* **40(5)**: 319-324.
- Matouš B. 2010. Základy lékařské chemie a biochemie. Galén, Praha.
- McCoy ED, Bell SS. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. Pages 3-27 in Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR, editors. *Habitat structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*. Springer, Dordrecht.
- McDonald AL, Heimstra NW, Damkot DK. 1968. Social modification of agonistic behaviour in fish. *Animal Behaviour* **16(4)**: 437-441.

- McIntosh LJ, Hong KE, Sapolsky RM. 1998. Glucocorticoids may alter antioxidant enzyme capacity in the brain: baseline studies. *Brain research* **791(1-2)**: 209-214.
- McMurry J. 2015. *Organická chemie*. Vutium, VŠCHT, Praha.
- Mikheev VN, Adams CE, Huntingford FA, Thorpe JE. 1996. Behavioural responses of benthic and pelagic Arctic charr to substratum heterogeneity. *Journal of Fish Biology* **49(3)**: 494-500.
- Miyai CA, Sanches FHC, Costa TM, Colpo KD, Volpato GL, Barreto RE. 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(6)**: 335-339.
- Montoliu L, Grønsvov K, Wei AH, Martínez-García M, Fernández A, Arveiler B, Rosenberg, T. 2014. Increasing the complexity: new genes and new types of albinism. *Pigment cell & melanoma research* **27(1)**: 11-18.
- Moretz JA, Morris MR. 2003. Evolutionarily labile responses to a signal of aggressive intent. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270(1530)**: 2271-2277.
- Morgan LD, Fine ML. 2019. Agonistic behavior in juvenile blue catfish *Ictalurus furcatus*. *Journal of Ethology* **38(1)**: 29-40.
- Muñoz RC, Motta PJ. 2000. Interspecific aggression between two parrotfishes (*Sparisoma, Scaridae*) in the Florida Keys. *Copeia* **2000(3)**: 674-683.
- Nakano S. 1995. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat. *Journal of Animal Ecology* **64(1)**: 75-84.
- Neat FC, Taylor AC, Huntingford FA. 1998. Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. *Animal Behaviour* **55(4)**: 875-882.
- O'Connor KI, Metcalfe NB, Taylor AC. 1999. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*?. *Animal Behaviour* **58(6)**: 1269-1276.
- O'Connor KI, Metcalfe NB, Taylor AC. 2000. Familiarity influences body darkening in territorial disputes between juvenile salmon. *Animal Behaviour* **59(6)**: 1095-1101.
- Oetting WS, King RA. 1999. Molecular basis of albinism: mutations and polymorphisms of pigmentation genes associated with albinism. *Human mutation* **13(2)**: 99-115.
- Øverli Ø, Korzan WJ, Höglund E, Winberg S, Bollig H, Watt M, Summers CH. 2004. Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Hormones and behavior* **45(4)**: 235-241.
- Paull GC, Filby AL, Giddins HG, Coe TS, Hamilton PB, Tyler CR. 2010. Dominance hierarchies in zebrafish (*Danio rerio*) and their relationship with reproductive success. *Zebrafish* **7(1)**: 109-117.
- Pemmasani JK, Pottinger TG, Cairns MT. 2011. Analysis of stress-induced hepatic gene expression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) selected for high-and low-responsiveness

- to stress. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics* **6(4)**: 406-419.
- Perrone R., Macadar O, Silva A. 2009. Social electric signals in freely moving dyads of *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *Journal of Comparative Physiology A* **195(5)**: 501-514.
- Nohel P, Rokyta R, Holeček V, Vlasák R. 2011. Oxidační stres, jeho stanovení, nemoci jím způsobené a jeho snižování antioxidanty. *Vesmír*. **90(141)**: 357-359
- Pohlmann K, Grasso FW, Breithaupt T. 2001. Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98(13)**: 7371-7374.
- Polakof S, Panserat S, Soengas JL, Moon TW. 2012. Glucose metabolism in fish: a review. *Journal of Comparative Physiology B* **182(8)**: 1015-1045.
- Pottinger TG, Carrick TR. 1999. A comparison of plasma glucose and plasma cortisol as selection markers for high and low stress-responsiveness in female rainbow trout. *Aquaculture* **175(3-4)**: 351-363.
- Pottinger TG, Carrick TR. 2001. Stress responsiveness affects dominant-subordinate relationships in rainbow trout. *Hormones and Behavior* **40(3)**: 419-427.
- Poulson TL. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. *American Midland Naturalist* **70(2)**: 257-290.
- Protas ME, Hersey C, Kochanek D, Zhou Y, Wilkens H, Jeffery WR, Tabin CJ. 2006. Genetic analysis of cavefish reveals molecular convergence in the evolution of albinism. *Nature genetics* **38(1)**: 107-111.
- Prusky GT, Harker KT, Douglas RM, Wishaw IQ. 2002. Variation in visual acuity within pigmented, and between pigmented and albino rat strains. *Behavioural brain research* **136(2)**: 339-348.
- Rammal H, Bouayed J, Soulimani R. 2010. A direct relationship between aggressive behavior in the resident/intruder test and cell oxidative status in adult male mice. *European journal of pharmacology* **627(1-3)**: 173-176.
- Randall DJ, Tsui TKN. 2002. Ammonia toxicity in fish. *Marine pollution bulletin* **45(1-12)**: 17-23.
- Reebs SG. 2011. Sensory systems, perception, and learning. *Circadian Rhythms in Fish*. Pages 736-743 in Farrel AP, Stevens ED, Cech JJ, Richards JG, editors. *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. Academic Press, an imprint of Elsevier, Waltham.
- Robertson L, Thomas P, Arnold CR, Trant JM. 1987. Plasma cortisol and secondary stress responses of red drum to handling, transport, rearing density, and a disease outbreak. *The Progressive Fish-Culturist* **49(1)**: 1-12.
- Rowland WJ. 1989. The effects of body size, aggression and nuptial coloration on competition for territories in male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* **37**: 282-289.

- Semsar K, Kandel FL, Godwin J. 2001. Manipulations of the AVT system shift social status and related courtship and aggressive behavior in the bluehead wrasse. *Hormones and Behavior* **40(1)**: 21-31.
- Schneiderka P. 2000. Kapitoly z klinické biochemie. Karolinum, Praha.
- Schuett GW, Grober MS. 2000. Post-fight levels of plasma lactate and corticosterone in male copperheads, *Agkistrodon contortrix* (*Serpentes, Viperidae*): differences between winners and losers. *Physiology & behavior* **71(3-4)**: 335-341.
- Schwarz A. 1974. The inhibition of aggressive behavior by sound in the cichlid fish, *Cichlasoma centrarchus*. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* **35(5)**: 508-517.
- Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution* **19(7)**: 372-378.
- Simpson MJA. 1968. The display of the Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Animal Behaviour Monographs* **1**: 1-73.
- 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. *Journal of Fish Biology* **71(1)**: 101-114.
- Slavík O, Horký P, Maciak M. 2015. Ostracism of an albino individual by a group of pigmented catfish. *Plos one* (e0128279) DOI: 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) DOI: 10.7717/peerj.1937
- Smith NG, Schulz J. 1955. Partial albinism. *AMA archives of dermatology* **71(4)**: 468-470.
- Smythies J, Galzigna L. 1998. The oxidative metabolism of catecholamines in the brain: a review. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects* **1380(2)**: 159-162.
- Sorensen PW, Pinillos M, Scott AP. 2005. Sexually mature male goldfish release large quantities of androstenedione into the water where it functions as a pheromone. *General and comparative endocrinology* **140(3)**: 164-175.
- 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) DOI: 10.1371/journal.pone.0066055
- Suresh A, Sivaramakrishna B, Victoriamma PC, Radhakrishnaiah K. 1991. Shifts in protein metabolism in some organs of freshwater fish, *Cyprinus carpio* under mercury stress. *Biochemistry international* **24(2)**: 379-389.
- Suter HC, Huntingford FA. 2002. Eye colour in juvenile Atlantic salmon: effects of social status, aggression and foraging success. *Journal of Fish Biology* **61(3)**: 606-614.
- Taves MD, Desjardins JK, Mishra S, Balshine S. 2009. Androgens and dominance: sex-specific patterns in a highly social fish (*Neolamprologus pulcher*). *General and Comparative Endocrinology* **161(2)**: 202-207.



- Thresher RE. 1979. The role of individual recognition in the territorial behaviour of the threespot damselfish, *Eupomacentrus planifrons*. *Marine & Freshwater Behaviour & Phy*, **6(2)**: 83-93.
- Tosini G. 2000. Melatonin circadian rhythm in the retina of mammals. *Chronobiology international* **17(5)**: 599-612.
- Trajano E. 1991. The agonistic behaviour of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from Southeastern Brazil (*Siluriformes, Pimelodidae*). *Behavioural processes* **23(2)**: 113-124
- Trenzado CE, Morales AE, de la Higuera M. 2006. Physiological effects of crowding in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, selected for low and high stress responsiveness. *Aquaculture* **258(1-4)**: 583-593.
- Van Abeelen JHF, Kroes HW. 1967. Albinism and mouse behaviour. *Genetica* **38(1)**: 419-429.
- Van Grouw H. 2006. Not every white bird is an albino: sense and nonsense about colour aberrations in birds. *Dutch Birding* **28(2)**: 79-89.
- Vinagre C, Madeira D, Narciso L, Cabral HN, Diniz M. 2012. Effect of temperature on oxidative stress in fish: lipid peroxidation and catalase activity in the muscle of juvenile seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Ecological Indicators* **23**: 274-279.
- Volpato GL, Luchiaro AC, Duarte CRA, Barreto RE, Ramanzini GC. 2003. Eye color as an indicator of social rank in the fish Nile tilapia. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* **36(12)**: 1659-1663.
- Volpato G, Barki A. 1998. Early social environment and the fighting behaviour of young *Oreochromis niloticus* (*Pisces, Cichlidae*). *Behaviour* **135(7)**: 913-929.
- Walsh PT, Downie JR. 2005. The effects of shelter availability and substrate quality on behaviour and post-metamorphic growth in three species of anurans: implications for captive breeding. *The Herpetological Journal* **15(4)**: 245-255.
- Ward AJ, Hart PJ. 2003. The effects of kin and familiarity on interactions between fish. *Fish and Fisheries* **4(4)**: 348-358.
- Wells RM, McIntyre RH, Morgan AK, Davie PS. 1986. Physiological stress responses in big gamefish after capture: observations on plasma chemistry and blood factors. *Comparative biochemistry and physiology. A, Comparative physiology* **84(3)**: 565-571.
- Wendelaar Bonga SE. 2011. Hormonal responses to stress. Pages 1515-1523 in Farrel AP, Stevens ED, Cech JJ, Richards JG, editors. *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. Academic Press, an imprint of Elsevier, Waltham..
- Wilkens H. 1988. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (*Characidae, Pisces*). *Evolutionary biology* **23**: 271-367
- Wilson DS, Clark AB, Coleman K, Dearstyne T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* **9(11)**: 442-446.
- Winberg S, Nilsson GE, Olsén KH. 1991. Social rank and brain levels of monoamines and monoamine metabolites in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Comparative Physiology A* **168(2)**: 241-246.

- Yamaguchi Y, Passeron T, Watabe H, Yasumoto KI, Rouzaud F, Hoashi T, Hearing VJ. 2007. The effects of dickkopf 1 on gene expression and Wnt signaling by melanocytes: mechanisms underlying its suppression of melanocyte function and proliferation. *Journal of Investigative Dermatology* **127(5)**: 1217-1225.
- Yamamoto Y, Byerly MS, Jackman WR, Jeffery WR. 2009. Pleiotropic functions of embryonic sonic hedgehog expression link jaw and taste bud amplification with eye loss during cavefish evolution. *Developmental biology* **330(1)**: 200-211.
- Ydenberg RC, Giraldeau LA, Falls JB. 1988. Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour* **36(2)**: 343-347.
- Yoshizawa M, Jeffery WR, van Netten SM, McHenry MJ. 2014. The sensitivity of lateral line receptors and their role in the behavior of Mexican blind cavefish (*Astyanax mexicanus*). *Journal of Experimental Biology* **217(6)**: 886-895