

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Česká zemědělská  
univerzita v Praze**

**Pohybová aktivita a lateralizace chování u albinotického  
a divokého fenotypu pancéřníčka *Corydoras aeneus*.**

**Diplomová práce**

**Bc. Martina Bendová**

**Zájmové chovy**

**prof. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.**

**© 2023 ČZU v Praze**

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou diplomovou práci Pohybová aktivita a lateralizace potravního chování u albinotického a divokého fenotypu pancéřníčka *Corydoras aeneus* 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 14.4.2023

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala panu profesoru Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D. za odborné vedení a cenné rady v průběhu zpracovávání experimentu a diplomové práce. Za poskytnutí odborných knih a jiných materiálů a také za propůjčení své laboratoře a vybavení potřebného k realizaci měření. Dále chci poděkovat docentu Ing. Pavlu Horkému, Ph.D. za pomoc při statistickém vyhodnocení pokusu a výrobu bludiště nezbytného k provedení měření lateralizace. V neposlední řadě také děkuji doktorce Pavle Hubené, Ing. Tereze Valchářové a Mgr. Kristíně Svitačové za spolupráci na realizaci experimentu.

# Pohybová aktivita a lateralizace chování u albinotického a divokého fenotypu pancéřníčka *Corydoras aeneus*.

## Souhrn

Albinismus je u ryb spojen s množstvím fyziologických a behaviorálních odchylek. Je prokázáno, že albinotičtí jedinci jsou např. méně agresivní či pohybově aktivní. Především jsou citliví na stres vyvolaný změnou přírodního a sociálního prostředí. Pohybová aktivita a lateralizace pohybu jsou do jisté míry ovlivněny stresem. Proto jsem společně s kolegy provedla experimentální měření pohybové aktivity a lateralizace u třech různých skupin (albinotické, pigmentované a smíšené). Pohybová aktivita byla měřena kamerovým záznamem před a po pravidelném krmení. Lateralita se zkoumala pomocí videozáznamu v pokusném labyrintu, kdy měly ryby na výběr buď pouze pravou, pouze levou nebo obě trasy. Pozorovala jsem, kterou stranu k průplavu zvolí a v jakém počtu se dostanou až na konec labyrintu do úkrytu. Premisou bylo, že ryby budou těžit z morfologické a behaviorální podobnosti. Skupiny složené ze stejně barevných jedinců budou efektivněji vyhledávat zdroje (úkryt a potravu) než skupiny složené ze dvou odlišných fenotypů. Výsledky potvrdily, že barevný fenotyp hrál důležitou roli při pohybové aktivitě před a po pravidelném podání potravy. Stejně tak barva i lateralizace se významně podílely na schopnosti ryb projet experimentálním labyrintem a najít úkryt. Tato práce tedy poukazuje na fakt, že divoce zbarvení jedinci negativně ovlivňují welfare albinotických jedinců, kteří mají řadu fyziologických a behaviorálních omezení. Stejně tak však přítomnost albinotických jedinců nevhodně působí na chování pigmentovaných ryb. Pro zlepšení welfaru ryb v okrasné akvaristice by měla být hejna skládána z morfologicky velmi podobných jedinců.

**Klíčová slova:** ryby, sociální chování, albinismus, welfare, stres

# **Movement activity and lateralization of behavior in the albino and wild phenotype of bronze corydoras *Corydoras aeneus*.**

## **Summary**

Albinism in fish is associated with several physiological and behavioural abnormalities. It has been shown that albino fish are, for example, less aggressive or less active. Above all, they are sensitive to stress caused by changes in the natural and social environment. Locomotor activity and lateralization of movement are, to some extent, influenced by stress. Therefore, with my colleagues, I conducted experimental measurements of motor activity and lateralization in three groups (albinotic, pigmented and mixed). Movement activity was measured by camera recording before and after regular feeding. Laterality was investigated by video recording in an experimental maze where fish chose either right only, left only or both routes. We observed which side of the passage they chose and in what numbers they reached the end of the labyrinth to the shelter. Our premise was that the fish would benefit from morphological and behavioural similarities. Groups composed of identically coloured individuals will be more efficient in their search for resources (shelter and food) than groups composed of two different phenotypes. Our results confirmed that colour phenotype was significant in locomotor activity before and after regular food provisioning. Similarly, colour and lateralization were significantly involved in the ability of fish to traverse the experimental labyrinth and find shelter. Thus, this work highlights that wildly coloured individuals negatively affect the welfare of albinotic individuals, which have several physiological and behavioural constraints. Equally, however, the presence of albinotic individuals inappropriately affects the behaviour of pigmented fish. In order to improve the welfare of fish in ornamental aquaria, shoals should be composed of morphologically very similar individuals.

**Keywords:** fish, social behaviour, albinism, welfare, stress



## Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Vědecká hypotéza a cíle práce</b> .....	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>Literární rešerše</b> .....	<b>4</b>
<b>3.1</b>	<b>Corydoras aeneus</b> .....	<b>4</b>
3.1.1	Anatomie a morfologie těla .....	5
3.1.2	Potrava .....	6
3.1.3	Behaviorální charakteristiky .....	6
3.1.4	Rozmnožování.....	8
3.1.5	Fenotypy .....	9
<b>3.2</b>	<b>Pohybová aktivita</b> .....	<b>12</b>
<b>3.3</b>	<b>Lateralizace chování</b> .....	<b>13</b>
<b>4</b>	<b>Hypotéza</b> .....	<b>17</b>
<b>5</b>	<b>Metodika</b> .....	<b>18</b>
<b>5.1</b>	<b>Pokusná zvířata</b> .....	<b>19</b>
<b>5.2</b>	<b>Popis experimentu</b> .....	<b>19</b>
5.2.1	Popis experimentu – aktivita .....	20
5.2.2	Popis experimentu – lateralita.....	21
<b>5.3</b>	<b>Statistická analýza</b> .....	<b>22</b>
<b>6</b>	<b>Výsledky</b> .....	<b>24</b>
<b>6.1</b>	<b>Pohybová aktivita</b> .....	<b>24</b>
<b>6.2</b>	<b>Lateralizace chování</b> .....	<b>26</b>
<b>7</b>	<b>Diskuse</b> .....	<b>30</b>
<b>8</b>	<b>Závěr</b> .....	<b>36</b>
<b>9</b>	<b>Literatura</b> .....	<b>37</b>

# 1 Úvod

Předpokládá se, že pro chování ryb ve skupině je výhodná morfologická (např. barva), fyziologická a behaviorální podobnost (reakce na podněty podmíněná lateralizací). Mezi albíny a pigmentovanými rybami spočívají hlavní rozdíly v přítomnosti nebo nepřítomnosti melaninu, což je pigment, který dodává barvu kůži, šupinám a očím ryb (Ren et al. 2002). Albíni nemají melanin kvůli genetické mutaci, která brání tvorbě tohoto pigmentu. V důsledku toho mají ryby albíni bílou nebo narůžovělou kůži, šupiny a oči (Carden et al. 1998). Naproti tomu pigmentované ryby mají melanin a další pigmenty, například karotenoidy, které jim dodávají charakteristické barvy a vzory (Schartl et al. 2015). Absence melaninu u albínských ryb může také ovlivnit jejich zrak a celkový zdravotní stav. Jsou citlivější na světlo a náchylnější k problémům se zrakem (Ren et al. 2002). Kromě toho ztráta pigmentu ovlivňuje i chování. Albinotické ryby více podléhají stresu a mohou být zranitelnější vůči predátorům, protože kvůli nedostatku pigmentu jsou lépe viditelné a hůře se maskují nebo splývají s okolím (Slavík et al. 2015; 2016b; 2020).

Lokomoční aktivita ryb se týká jejich pohybu a průzkumu okolí (Sfakiotakis et al. 1999). Ryby se přizpůsobily nejrůznějším vodním prostředím a jejich pohybová aktivita se může lišit v závislosti na druhu, prostředí a chování. Vědci studují pohybovou aktivitu ryb z různých důvodů, mimo jiné proto, aby pochopili, jak se ryby přizpůsobují různým prostředím (Boulos & Terman 1980) nebo jak interagují s jinými druhy, ale i mezi sebou (Slavík et al. 2016a). V laboratorních studiích lze pohybovou aktivitu měřit pomocí různých technik, například sledováním pohybu ryb skrze videokamery, analýzou načasování a frekvence pohybů ryb nebo sledováním změn v metabolismu či spotřebě kyslíku (Sadoul et al. 2014). Porozumění pohybové aktivitě ryb je důležité zejména pro welfare, a to včetně řízení rybolovu, ochrany přírody a akvakultury.

Lateralita u ryb označuje tendenci používat přednostně jednu stranu těla před druhou. Tato preference se často projevuje ve způsobu, jakým ryby plavou nebo se krmí, přičemž někteří jedinci dávají přednost otáčení se doleva nebo doprava (Bisazza et al. 1998b). Přesné důvody laterality u ryb nejsou zcela známy, ale předpokládá se, že souvisí s lateralizací mozku, kdy jsou určité funkce zpracovávány silněji na jedné straně mozku než na druhé. To může souviset se způsobem, jakým ryby vnímají své prostředí nebo zpracovávají smyslové informace (Vallortigara & Andrew 1991). Mozková lateralita má, co dočinění i s vnímáním sociálního členění ve skupině (Salva et al. 2012). Poznání laterality u ryb je důležité z mnoha důvodů, včetně jejího potenciálního vlivu na schopnost přizpůsobit se měnícímu se prostředí a jejího možného využití v akvakultuře ke zlepšení welfaru, krmení a rychlosti růstu.



## 2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem práce je zaznamenat pohybovou aktivitu a lateralizaci chování v závislosti na počtu jedinců ve skupině a barevném fenotypu (albinotický/divoký) u ryby pancéřníčka zeleného. Albinotický fenotyp u ryb je znám množstvím fyziologických a behaviorálních odchylek od projevů pigmentovaných jedinců. Albinotičtí jedinci jsou například méně agresivní (Slavík et al. 2015), pohybově aktivní (Slavík et al. 2016a), mají poškozený zrak (Ren et al. 2002), především jsou citliví na stres vyvolaný změnou přírodního a sociálního prostředí (Slavík et al. 2020). Lateralizace a pohybová aktivita jsou obecně známé faktory, které jsou ovlivněné strukturou skupiny (Bisazza & Brown 2011) a které se navíc mění např. při stresových podmínkách. Jedním ze stresorů může být i kontakt odlišných barevných forem (Slavík et al. 2020). Proto jsem testovala hypotézu, že skupina složená z obou fenotypů negativně ovlivní schopnost orientace při průchodu experimentálním prostorem a stejně tak pohybovou aktivitu a využívání úkrytu. Práce by tak měla přinést nové informace o sociálním chování a welfare ryb v potencionálně stresujících podmínkách okrasné akvakultury.

### 3 Literární rešerše

#### 3.1 *Corydoras aeneus*

Pancéřníček zelený *Corydoras aeneus* (Gill, 1858) je sladkovodní druh ryby obývající vodní toky v Jižní Americe. Patří do čeledi Callichthyidae a rodu *Corydoras* Lacépède, 1803. Jedná se o bentický druh ryb, které dávají přednost pomalu se pohybující mělké vodě. Občas se vydávají k hladině, aby se nadechly vzdušného kyslíku. Tyto ryby jsou známé pro svou výraznou společenskou povahu. Ve volné přírodě žijí ve smíšených skupinách samců, samic i juvenilních jedinců. *Corydoras aeneus* je velmi oblíbeným druhem okrasné akvaristiky. Není příliš náročný na teplotu a v zajetí se celkem dobře rozmnožuje. Vhodné parametry vody pro tento druh jsou: teplota v rozmezí 20 až 22 °C, pH mírně kyselé 6,7 až 7,5 a tvrdost 5 až 20 °dGH (Kahl 2018). Pancéřníčci se chovají v nádržích střední velikosti okolo 100 litrů. Akvárium by mělo být hustě osázené rostlinami s možností úkrytu. Přístup k hladině by měl zůstat volný, aby mohly ryby využívat své střevní dýchání vzdušného kyslíku. Nejvíce času tráví pancéřníčci u dna, akvarijní substrát by tedy neměl být příliš ostrý. Při nevhodné zrnitosti může dojít ke zranění ryby (Frank 2000; Riley et al. 2019b).



**Obr. 1:** *Corydoras aeneus* - divoký fenotyp. Photo: Lubomír Klátil. 2011. Dostupné z <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id161191/?taxonid=15750&type=1>.



**Obř. 2:** *Corydoras aeneus* – albinotický fenotyp. Photo: Gabriel Resende Veiga. 2017. Dostupné z [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Corydoras\\_aeneus\\_01.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Corydoras_aeneus_01.jpg).

### 3.1.1 Anatomie a morfologie těla

Dospělý samec *C. aeneus* je v průměru 6,5 cm dlouhý. Samice je o něco robustnější, dorůstá délky okolo 7 cm. Rozdíl ve velikosti pohlaví je dán tím, že samice má větší oblast břicha. Dorzální strana těla těchto ryb je zbarvena zeleně, kraniálním směrem se barva mění na hnědou. Vertikálním směrem barva přechází do žluté a břišní strana může být i zcela bílá (Khoda et al. 2002; Elson & Lucanus 2003).

Tělo pancéřníčků je obrněno sadou na sebe nasedajících kostěných destiček, které ho chrání před mechanickým poškozením. Na hřbetní, břišní a prsní ploutvi mají na obranu k dispozici jedové ostny. Všechny tyto modifikace dělají z daných tvorů obtížně dosažitelnou kořist. Pancéřníčci mají spodně postavená malá ústa s dvěma až čtyřmi vousky. Dalším znakem je dvoudílný plynový měchýř, který je chráněn zkostnatělým obalem (Riley et al. 2019b; Frank 2000).

*C. aeneus* žije v tropických sladkovodních vodách, kde je běžná sezónní hypoxie. Zajímavé je, že v případě nízké hladiny obsahu rozpuštěného kyslíku ve vodě používá k přežití dýchání pomocí střeva. Nádech probíhá rychlým pohybem směrem k hladině. Vzduch je inspirován během 0,06-0,07 sekund ústní dutinou. K expiraci dochází řitním otvorem při ponoru. Nádech je proveden při parciálních tlacích rozpuštěného kyslíku od 0 Torrů (1 Torr = 133,322 Pa) do nejméně 140 Torrů. *C. aeneus* dokáže za normoxických podmínek přežít

nejméně 9 dní bez nádechu. Množství přijatého vzduchu je významně ovlivněno kolísáním hloubky a pohybovou aktivitou. Při ponoru do hlubší vody se snižuje frekvence nádechů, a naopak se zvyšuje množství přijatého kyslíku. Při zvýšené aktivitě roste počet nádechů z důvodu vyšší energetické potřeby (Kramer & McClure 1980; Kramer & Braun 1983).

### 3.1.2 Potrava

Získávání potravy u ryb je proces, který obvykle zahrnuje hledání, detekci, odchyt a požití. Každý druh prochází při hledání potravy dvěma fázemi. První fáze zahrnuje počáteční období vzrušení nebo excitace, kterou doprovází zvýšená lokomoční aktivita. Při druhé fázi dochází k hledání či průzkumu za účelem nalezení zdroje potravy (Hara 2006).

*C. aeneus* je potravní oportunist. Nejčastěji loví drobné bentické bezobratlé organismy, ale konzumuje i rostlinné zbytky a řasy. Řadí se však mezi všežravce. U tohoto druhu pancéřníčka byla zaznamenána tolerance k náhlým teplotním změnám (Rocha et al. 2009). Kvůli prostředí, které *C. aeneus* obývá (kalná voda s nízkým obsahem rozpuštěného kyslíku), se jeho kořisti stávají zejména nejrůznější druhy vodních bezobratlých živočichů. Studie uvádí, že potrava těchto ryb ve volné přírodě je poměrně rozmanitá, např. obsahuje různé druhy hlístic, které tvoří u pancéřníčka až 54 % denního příjmu potravy. Vodní bezobratlé živočichy konzumují pancéřníčci pomocí filtrace ze substrátu dna. Potravu hledají pomocí velmi citlivých fousků v blízkosti ústní dutiny (Majdi et al. 2018).

Tento druh se velmi hojně používá v okrasné akvaristice, je proto předmětem komerčního zájmu. Bylo zjištěno, že velmi dobrou náhražkou běžné kořisti ve volné přírodě jsou pro tyto ryby dva druhy hlístic. Druh *Panagrolaimus thienemanni* Hirschmann, 1952 a *Panagrellus redivivus* (Linnaeus, 1767). Tito živočichové byli kladně zhodnoceni jako relativní náhrada za živou potravu v akvakultuře rybích larev. Hlístice se snadno kultivují a poskytují dobrou hmotnost sušiny. Vhodné je také kombinovat tento druh potravy například s řasami (Majdi et al. 2018).

### 3.1.3 Behaviorální charakteristiky

#### 3.1.3.1 Sociální chování

*Corydoras aeneus* ve volné přírodě i v zajetí vytváří početné skupiny. Více společenší (sociálně organizovaní ve skupinách) živočichové mají v důsledku sdružování do skupin snížené riziko predace a jedinci ve skupině profitují z informací, které jim při útoku poskytují jejich kolegové (Riley et al. 2020). U *C. aeneus* bylo zaznamenáno taktilní informační chování, které lze označit za jakési poštuchování. Toto chování podstatně modifikovalo skupinovou reakci na potenciální hrozbu. Bylo zjištěno, že v momentě, kdy některý jedinec ze skupiny zaznamená nějakou formu ohrožení, začne „poštuchovat“ ostatní, což vyústí v určitou reakci. Nejčastěji toto chování podnítl zvýšenou soudržnost skupiny (Davis et al. 2014). Pro pancéřníčka je sociální chování velmi důležité. Tento druh ryby obývá mělké kalné vody a má omezené zrakové vnímání. Hmatová interakce s ostatními jedinci pro něj může být tedy jediným

zdrojem informací o potenciální predační hrozbě. Hmatové interakce také slouží k udržení skupiny po hromadě a vede k její větší soudržnosti. Jakmile by se jeden jedinec oddělil od zbytku skupiny, bylo by pro něj již obtížné své druhy znovu nalézt. Vystavil by se tak většímu riziku, že bude uloven (Riley et al. 2019a).

Mnoho sociálně žijících zvířat si osvojuje sociální chování již během raného vývoje (Atzil et al. 2018). Právě tato sociální zkušenost může mít zásadní význam pro osvojení potřebného sociálního chování v dospělosti. U pancéřníčka zeleného byl prozkoumán vývoj charakteristického taktilního interakčního chování, takzvaného „pošťuchování“, díky kterému dospělí jedinci vzájemně taktilně komunikují při shánění potravy a při skupinových reakcích na hrozby. Bylo zjištěno, že juvenilní stádia pancéřníků méně často reagují na hmatovou stimulaci útekem (Desbiez et al. 2018). Spíše koordinují pohyb skupiny a jsou více soudržní. Z toho vyplývá, že sociální expozice v raném věku ovlivňuje vývoj taktilního chování. U izolovaných juvenilních jedinců je větší pravděpodobnost, že budou na taktilní interakci v dospělosti reagovat právě útekem. To naznačuje, že sociální expozice je důležitá pro vývoj sociálního chování při taktilních interakcích, a zdůrazňuje zvláštní význam raných zkušeností pro sociální vývoj (Riley et al. 2020).

### 3.1.3.2 Explorační chování

Vstup na nová místa a jejich zkoumání podporuje a zvyšuje šance na nalezení nových věcí, které vyvolávají kladnou reakci, jako jsou například úkryty, únikové cesty, potrava, partner (Arechavala-Lopez et al. 2020). Současně takové chování způsobí, že se zvíře stává zranitelnější vůči predátorům, z důvodu opuštění úkrytu a vydání se na novou neprobádanou půdu, kde může číhat potenciální nebezpečí (Crusio 2001).

Schopnost pohybovat se ve známém prostoru je pro živočicha zásadní, ať se jedná o hledání potravy, vyhýbání se predátorům či teritorialitu (Börger et al. 2008). Jedním ze způsobů, jak se zvířata mohou efektivně orientovat a prozkoumávat okolí, je naučit se a zapamatovat si signály z prostředí a zakódovat je do reprezentace prostoru. Bylo prokázáno, že bentické ryby včetně pancéřníčka zeleného se lépe učí zaznamenávat vertikální informace z prostoru než ty horizontální (Davis et al. 2014). Což je zvláštní vzhledem k tomu, že se jedná o benticky žijící rybu, která se nejvíce pohybuje právě v horizontální pozici při prozkoumávání dna. Lze to zřejmě vysvětlit tím, že vertikální zkoumání a mapování prostoru bylo zaznamenáno i u jiných druhů rodu *Corydoras*. Tento rod jej nejspíš převzal od společného předka. Bentické ryby si své území mapují díky parciálnímu tlaku. Ten se mění směrem k hladině, a právě proto se pancéřníkům daleko lépe zaznamenávají informace z vertikální osy trojrozměrného prostředí (Davis et al. 2014).

### 3.1.3.3 Agresivní chování

Agresivitu můžeme popsat jako chování, kdy zvíře skutečně či pouze potenciálně způsobí újmu jinému zvířeti (Huntingford et al. 2011). Jedná se o přirozený mechanismus chování, který zvířatům pomáhá přežít, protože je nutí bojovat o omezené zdroje. Nejčastěji

se agresivita projevuje v boji o potravu, partnera či teritorium. Agresivní chování lze rozdělit na vnitrodruhové, kam se řadí například boj o potenciálního partnera, nebo mezidruhové, které se týká spíše zdrojů potravy a teritorií. Ryby mají různé bojové strategie, což je zřejmé dáno evolučním vývojem a adaptací na různá prostředí. Nejvíce agresivní jsou ryby, které čelí nějakému prostorovému omezení, což může být zjevné i v okrasné akvaristice či akvakulturách (Villegas-Ríos et al. 2018). Bylo potvrzeno, že nejméně agresivní jsou ryby, které žijí na otevřeném moři, takzvané pelagické druhy (Fishelson et al. 1974). Agresivita u ryb má mnoho projevů, nejzákladnější je klasické přímé napadání, které však překvapivě nebývá používáno příliš často. Důvodem je snaha vyhnout se mechanickému poranění soupeřů (Filby et al. 2010). Proto je většina agresivních projevů ritualizována, což znamená, že agresivita je omezena na demonstraci dobré kondice (Goncalves & Radford 2022). Dobrým příkladem schematizovaného projevu agrese je samec ryby bojovnice pestré *Betta splendens* Regan, 1910. Samci nejdříve demonstrují konkurenční schopnosti a kondici roztažením ploutví a imponováním soupeři a teprve následně dochází k přímé agresi (Srikulnath et al. 2021). Souboje mezi rybami vedou stejně jako u jiných zvířat k mnoha úrazům, dále také ke ztrátě hmotnosti či snížení plodnosti. Právě k posledně zmiňovaným dvěma příkladům dochází v důsledku vystavení stresu, který je výsledkem agresivního chování (Huntingford et al. 2011).

U pancéřníčků zelených nikdy nebyly prokázány známky agresivního chování, a to ani v laboratorních či zájmových chovech (Khoda et al. 2002). Při jednom experimentu bylo zjištěno, že ani v době tření si samci nebudují teritoria a nebojují s jinými samci o samice. Tento fakt je zřejmě dán tím, že se jedná o sociální druh ryby, který je na svém hejnu silně závislý, hlavně co se týká obrany před predátory (Khoda et al. 2002).

### 3.1.4 Rozmnožování

*Corydoras aeneus* má poněkud jedinečné reprodukční chování. Jak již bylo zmíněno, u tohoto druhu nejsou žádné pohlavní rozdíly ve zbarvení. Samička je pouze o několik málo centimetrů větší než samec, a to zřejmě jen díky větší velikosti břišní oblasti. I přes svou nenápadnost se ale samci samicím dvoří a to tak, že předvádějí boční stranu svého těla (Franceschini-Vicentini et al. 2007). Samotný akt probíhá tak, že samička přikládá ústa k řitnímu otvoru samečka a doslova vypije jím vyprodukované mlíčí. Spermie posléze projdou střevem samice a jsou vypuštěny do vaku vedle řitního otvoru. Krátce po přidání spermií do vaku se v něm objeví snůška cca 30 vajíček, která mají průměr okolo 1,5 mm. Všechna vajíčka jsou oplodněna stejným samcem, se kterým došlo k páření. Oplodněná vajíčka jsou samicí uložena na substrát. U jedinců držených v zajetí samička lepí vajíčka na stěnu akvária, kterou samec před tím pečlivě očistil svými vousky. Uložená vajíčka nejsou hlídána. Po cca pěti minutách dochází k dalšímu páření. Ke tření dochází posupně desetkrát až dvacetkrát po dobu jedné až dvou hodin (Khoda et al. 2002).

Většina samců rodu *Corydoras* má v pohlavním ústrojí přídatnou žlázu, která se nazývá semenný váček. Ukázalo se, že struktura i složení tekutiny v semenném váčku se u jednotlivých druhů značně liší (Spadella et al. 2017). V důsledku toho se různily také názory na možnou roli semenné tekutiny v organismu. U pancéřníčka zeleného semenné váčky vykazovaly systém

anastomózovaných sekrečních kanálků, které vytvářely vezikulární kolektivní síť, z níž ústily vezikulární kanálky. Ty se spojovaly s kanálky varlat a tvořily společně spermatické kanálky. Poté, co spermie dosáhly spermatických kanálků, došlo k jejich pokrytí tekutinou semenných váčků. Histochemické studie prokázaly přítomnost neutrálních a kyselých glykosaminoglykanů v semenné tekutině. Kvůli reprodukčnímu chování pancéřníčka zeleného se předpokládá, že tato tekutina zajišťuje integritu spermií během průchodu pohlavním ústrojím samce i střevem samice až do oplození (Franceschini-Vicentini et al. 2007).

Mnoho sumců vydává v případě vyrušení či ohrožení určité zvuky pomocí stridulace. U neotropických sumců rodu *Corydoras* byly tyto stridulační zvuky zaznamenány i při reprodukční aktivitě. Slouží zřejmě k zaujetí samice při námluvách. Stridulační zvuky vydává samec sumceka mikroskopickými kostěnými hřebínky umístěnými na distálním konci těla. Hřebínky se třou o stěnu ploutví, což vytváří zvuk. Bylo zjištěno, že pancéřníček zelený vydává přes 40 různých zvuků při páření (Kaatz & Lobel 1999).

### 3.1.5 Fenotypy

#### 3.1.5.1 Divoký fenotyp

Divokým fenotypem je v této práci míněno zbarvení jedinců, kteří se vyskytují ve volné přírodě; je charakteristické pro volně žijící jedince (Hawkes 1974). Zbarvení kůže je jednou z fenotypových charakteristik vysoce polymorfních organismů (Wang et al. 2022). Barevné vzory na bázi pigmentu mají u ryb stejný význam jako u ostatních obratlovců. Jedná se zejména o kamufláž či mimikry, které napomáhají vyhýbat se predátorům. Dále pigment přispívá k sociálním interakcím a hodnocení potenciálního partnera. Také chrání organismus před UV zářením (Parichy 2021).

Obecné formy zbarvení se klasifikují podle vzhledu (např. kryptické vs. nápadné) a zjevné funkce (např. nápadné zbarvení související s pářením). Povaha pigmentových vzorů je závislá nejen na dynamice vývoje vzorů a fyziologické regulaci, ale také na behaviorální úrovni, kterou tyto vzory hrají v současné i minulé době (Bagnara et al. 2007; Price et al. 2008).

Pigmentové vzory savců závisí na jediném typu pigmentových buněk, melanocytech. Tyto buňky produkují kožní barvivo melanin. U ektotermních živočichů však barvy a vzory závisí na několika třídách pigmentových buněk takzvaných chromatoforech. Tyto buňky uchovávají své pigmenty intracelulárně (Schartl et al. 2015). U ryb se obecně rozlišuje šest typů chromatoforů: melanofory (černé nebo hnědé), erytrofory (červené až oranžové), xantofory (oranžové až žluté), iridofory (duhové, modré nebo stříbrné), kyanofory (azurové) a leukofory (reflexní nebo bílé) (Sathyaruban et al. 2021; Wang et al. 2022). Chromatofory absorbují určité světelné vlnové délky, což přispívá k biologické barvě pigmentu. Krátkovlnná (modré, fialové a stříbřité) zbarvení jsou u obratlovců téměř vždy výsledkem selektivního rozptylu světelných paprsků v důsledku proměnlivého lomu světla uvnitř integumentu (Price et al. 2008; Das & Biswas 2016). Dvě třídy pigmentů, které jsou u ryb běžně studovány, jsou karotenoidy (obvykle žluté a oranžové) a melaniny (hnědé, černé a šedé). Tyto pigmenty jsou uloženy v pokožce. Karotenoidy na rozdíl od melaninu nelze syntetizovat a musí být získávány

ze stravy v přirozené nebo syntetické formě. V mnoha případech je tedy množství pigmentu závislé na úspěšnosti jedince při hledání potravy a fyziologické účinnosti. Úroveň zbarvení jedince může poukazovat na jeho kvalitu jako potenciálního partnera, konkurenta, nebo na jeho únikový potenciál před predátory (Alonso-Alvarez et al. 2008; Backström et al. 2015). Kromě potravy ovlivňuje projev pigmentu také ontogeneze. Mláďata mohou mít barevné vzory velmi odlišné od zbarvení dospělců (Price et al. 2008). Běžnějším mechanismem změny barvy u ryb je přechod intenzity a plochy černé, hnědé nebo šedé barvy prostřednictvím stimulace melanocytů. Podráždění, které je vyvoláno hormonálně, zapříčiní disperzi melaninových granul v melanocytech. Jejich velikost a tvar se mění v závislosti na velikosti a tvaru melaninu. Buňky obsahující pigment jsou řízeny nejen endokrinním ale také nervovým systémem. Ke změně dochází během několika sekund, přičemž v průměru dispergovaných a zcela agregovaných buněk je několikanásobný rozdíl (Mathger 2003). U pigmentovaných jedinců hrají důležitou roli také různě barevné skvrny. Mezi rybami jsou rozšířeny zejména skvrny oranžové a červené. Tyto barevné prvky na těle ryb jsou důležité zejména v kontextu rozpoznávání partnera, páření a v aposematické komunikaci mezi predátorem a kořistí. Barevné skvrny se dělí do tří kategorií, a to na skvrny trvalé, které jsou přítomny po celý rok a mají stálou rozlohu i intenzitu, dále sezónní, ty jsou přítomny pouze v určitém ročním období. A efemerní, které jsou flexibilně vyjádřeny a signalizují receptivitu nebo pohlavní zralost. Mohou být změněny během několika sekund a jsou pod neuro-hormonálním vlivem (Fujii 2000).

### 3.1.5.2 Albinotický fenotyp

O albinismu lze pojednávat jako o evoluční adaptaci, která je výsledkem expozice životu v trvale tmavých podmínkách, jako je například ekosystém jeskyní (Protas et al. 2006). Za normálních světelných podmínek, jaké jsou na povrchu Země, je albinismus výsledkem kombinací homozygotních recesivních mutací pigmentovaných rodičů (Carden et al. 1998). V obou prostředích nejsou albinotické organismy schopny syntetizovat enzym tyrozinázu, který je zodpovědný za syntézu hormonu melatoninu, což vede k hypopigmentaci tkání (Cho et al. 2019). Albinotické organismy vykazují fyziologická omezení, která vyvolávají stres a jsou doprovázena změnami chování. Například albinotičtí hlodavci mají ve srovnání se svými pigmentovanými soukmenovci horší sluch (Lechner & Ladich 2011), sníženou zrakovou ostrost (Buhusi et al. 2005) a horší vnímání pohybu (Hupfeld & Hoffmann 2006). Tato fyziologická omezení nakonec vedou k fotofobii a akrofobii, snížené pohybové aktivitě, převažující noční aktivitě a potřebě delšího období hlubokého spánku (Owen et al. 1970; Stryjek et al. 2013).

Hypopigmentace a jí vyvolané změny ve fyziologii a chování byly studovány i u ryb. Konkrétním příkladem může být studie provedena na zebříčkách *Danio rerio* (Hamilton, 1822). Pomocí behaviorálního testu založeného na vizuálně zprostředkovaných únikových reakcích se v této studii měřily vizuální reakce na snížené a jasné světlo u plně a částečně pigmentovaných zebříček. Bylo zjištěno, že u ryb divokého typu může být jasné světlo v oku absorbováno melanofory. Při absenci melanoforů může nadměrná intenzita světla v sítnici narušovat schopnost ryb detekovat pohybující se objekt. Snížení zrakové citlivosti může být



také důsledkem morfologických defektů sítnice. Pod světelným mikroskopem nebyly na sítnici albínů zaznamenány žádné zjevné strukturální defekty. I když byly přítomny všechny typy buněk sítnice, tloušťka sítnice albínů byla ve srovnání s klasicky pigmentovanou rybou snížena. Za zmínku stojí, že u mutací roy, albino a ruby byla poněkud snížena tloušťka interplexiformní vrstvy. To naznačuje, že synaptická spojení mezi vnitřními neurony sítnice a vnitřní jadernou vrstvou gangliových buněk jsou snížena. Nelze vyloučit, že v sítnici mutantů může dojít k jemným strukturálním změnám, zejména po adaptaci na jasné světlo (Ren et al. 2002).

Jak již bylo zmíněno, poruchy pigmentace, jako je albinismus, jsou u savců příležitostně spojovány s poruchami sluchu. Byla proto provedena studie i na obratlovcích, kteří nejsou savci. Jednalo se o dva druhy ryb. Prvním byl sumec velký *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 a druhým *Corydoras aeneus*. Ke stanovení prahových hodnot sluchu při 10 frekvencích od 0,05 do 5 kHz byla použita neinvazivní technika záznamu sluchového evokovaného potenciálu (AEP). Sluchová citlivost ani tvar vln AEP se u obou druhů nelišily mezi normálně pigmentovanými a albinotickými jedinci na žádné testované frekvenci. Tato studie nenaznačuje žádnou souvislost mezi albinismem a sluchovou schopností u ryb. Zřejmě je to dáno tím, že ve vnitřním uchu ryb chybí melanin, proto je pravděpodobnost ovlivnění sluchu albinismem u ryb menší než u savců (Lechner & Ladich 2011).

Fyziologické změny vyvolané hypopigmentací mají vliv také na behaviorální (Hupfeld & Hoffmann 2006). Předpokládá se, že albinismus je spojen s různou mírou agrese a také druhy s rozmanitou úrovní zbarvení mohou vykazovat odlišnou úroveň agrese (Pryke & Griffith 2006). Bylo zjištěno, že albinotičtí jedinci produkují ve svém těle hormony, které mohou ovlivňovat jak pigmentaci kůže, tak agresivní chování. Stejně tak zvýšená melanokortinová aktivita je spojena např. se zvýšenou fyziologickou aktivitou či agresivitou (Ducrest et al. 2008). Zvýšená agresivita byla zaznamenána např. u melanické formy komárů. Předpokládá se tedy, že agresivní chování koreluje se změnami v syntéze melaninu. Proto může být albinismus na rozdíl od melanismu obecně spojen s nižší agresivitou (Horth 2003). Konkrétní studie sledovala agonistické chování u albínů a pigmentovaných juvenilních sumečků *S. glanis*. Bylo zjištěno, že celkový počet agresivních interakcí byl nižší u albínů než u pigmentovaných sumců. Analyzována byla také pohybová vzdálenost mezi konspecifickými jedinci a u albínů byla zjištěna tendence k většímu oddělování od stejně zbarvených jedinců téhož druhu ve srovnání se sumečky pigmentovanými. Tyto výsledky ukazují, že albinismus může být spojen s nižší agresivitou a se sníženou preferencí hejna, což se projevuje tendencí k většímu oddělování albínů od soukmenovců (Slavík et al. 2016b).

Dále byl zjištěn vztah mezi zbarvením a citlivostí na stres, který byl běžně zaznamenáván u různých živočichů včetně ryb (Santostefano et al. 2019). Byla provedena studie, kdy albinotičtí sumci umístění ve stresových podmínkách vykazovali vyšší dechovou frekvenci než jejich pigmentovaní soukmenovci, což jsou běžné známky stresové reakce (Barreto & Volpato 2011). Albíni navíc také častěji měnili směr plavání než pigmentované ryby a toto nevyzpytatelné chování bylo popsáno jako reakce na manipulaci a omezení prostoru (Slavík et al. 2022).

Sociální důsledky albinismu byly popsány u lidí v průběhu ontogeneze, které se projevují náboženskou stigmatizací a ostrakizací komunity (Hong et al. 2006). Ostrakismus se nevyhnul ani živočišné říši. Prvním důkazem sociálních důsledků albinismu u zvířat byla studie na *S. glanis*. Sumci žijí ve skupinách (Boulétreau et al. 2011) a skupina známých jedinců je schopna činit kolektivní rozhodnutí (Griffiths et al. 2004). K testování sociálních interakcí byla použita skupina známých pigmentovaných sumců s neznámými albínskými a pigmentovanými jedinci stejného druhu. Bylo zjištěno, že albínský jedinec byl více vzdálen od skupiny pigmentovaných ryb a tento vztah se v průběhu času vyvíjel. Pravděpodobnost, že albinotická ryba bude izolována v odděleném sektoru umělého toku, byla dvakrát vyšší než u pigmentovaného jedince. Skupina známých sumců byla navíc v přítomnosti albína soudržnější, což mohlo naznačit jednotu jako možnou strategii, jak se vyhnout kontaktu s albínem (Slavík et al. 2015).

### 3.2 Pohybová aktivita

Mnoho ryb vytváří při plavání zpětné vlny se zvyšující se amplitudou, které jim napomáhají při pohybu vpřed. Tato hnací vlna je poháněna axiálním svalstvem a její síla závisí především na materiálových vlastnostech a tvaru těla (Sfakiotakis et al. 1999). Během plavání vzniká ve vodě odpor, který přemísťuje ryby viskózními a setrvačnými silami. Obě síly hrají důležitou roli v lokomotorickém chování. Jsou ovlivněny také velikostí ryby. Během dospívání jedince dochází k postupné změně režimu proudění. V režimu inerciálního proudění nemusí ryby pohybovat celým tělem, aby vytvořily potřebný tah (Huysentruyt et al. 2009). Při karangiformním plavání se vlní pouze poslední zadní třetina těla. Přední část těla se používá ke generování hnacích sil, které se přenášejí na kořen ocasu a ploutve, které vytváří rotační pohyb (Mchenry et al. 1995). Na pohyby ryb mají vliv také fyziologické faktory a ontogeneze (Sfakiotakis et al. 1999). Během růstu larvy ztrácejí stávající přídatné systémy (např. žloutkový váček) a získávají nové struktury (např. plně vyvinuté různé typy ploutví). Vyvíjí se nervový systém, což zapříčiňuje přeměnu notochord na páteř a mohou také nastat změny typu svalových vláken a morfologie axiálních svalů (Webb & Weihs 1986). Studie na ontogenezi pohybu byla provedena i u larev pancéřníčka zeleného. Na základě této studie, bylo prokázáno, že amplituda pohybu má tendenci exponenciálně narůstat v zadní části těla ryby. Závěrem tedy je, že plavecký režim druhu *Corydoras aeneus* je karangiformní (Mauguit et al. 2010).

Pohybová aktivita je jednou ze základních a charakteristických složek chování daného druhu. Všechny organismy mají během dne a noci určité cirkadiální rytmy, které ovlivňují i jejich pohybovou aktivitu (Rivkees 2007).

Lokomotorická aktivita, krmení, tělesná teplota a plazmatický kortikosteron patří mezi behaviorální a fyziologické proměnné, které vykazuje denní rytmus a které mohou být u vyšších živočichů podřízeny cyklu krmení (Boulos & Terman 1980). Na denní režim má největší dopad střídání světla a tmy. Jsou synchronizátorem rytmů aktivity. Při absenci světelného cyklu je denní aktivita řízena pouze krmením (Stephan & Davidson 1998). V případě pravidelného podávání potravy (např. denním krmením cyklu) vyvíjí většina zvířat během

několika dnů při pravidelném krmení určitou aktivitu v očekávání nadcházející potravy (Kotrschal & Essler 1995). Zvířata se stávají aktivní několik hodin před krmením a mohou vykazovat rostoucí aktivitu, která je třikrát až stokrát vyšší než základní trvalá aktivita. Aktivní část trvá nejméně 30 minut a po ní nenásleduje období odpočinku v rozmezí 60 až 90 minut. Tento jev je znám jako "aktivita předvídající krmení" (Houlihan et al. 2001). Zajímavým rysem předvídané aktivity při krmení je její postupný výskyt. Když jsou ryby krmeny každý den v přesný čas, vykazují (s postupem času) stále větší aktivitu. Dalším rysem anticipační aktivity při krmení je její přetrvávání při nedostatku potravy a její vymizení při krmení ad libitum (Sánchez-Vázquez et al. 1997). Také bylo zaznamenáno, že po přiblížení k místům krmení se výskyt aktivity v nádrži značně zvýší. Vyšší aktivita při očekávání krmení může poskytnout informace o sytosti hejna. Bylo prokázáno, že ryby, které vykazují silné anticipační chování, pravděpodobně chytají krmné pelety s větší intenzitou, než druhy krmeny nepravidelně (Houlihan et al. 2001).

S denní aktivitou jsou spjaty sezónní i denní výkyvy. Sezónní umožňují rybám vyrovnat se s předvídatelnými změnami prostředí (Heggenes et al. 1993), zatímco denní aktivita je důsledkem potřeby nalézt nejvhodnější dobu, kdy je rovnováha mezi dostupností potravy a rizikem predace (Alanärä & Brännäs 1997). Příkladem mohou být lososovité ryby, které lze zařadit mezi druhy s denní aktivitou, přičemž nejvyšší aktivita byla zaznamenána v době svítání a soumraku (Heggenes et al. 1993) Tento vzorec se však vyskytuje pouze na jaře, v létě a na podzim. V zimě, se rytmus obrátí a většina druhů lososovitých ryb je aktivních pouze v noci. Změny denní aktivity pravděpodobně souvisejí se sezónními změnami v hustotě kořisti i predátorů (Eriksson 1973).

Aktivita zvířat je dále ovlivňována vzájemnými interakcemi a odráží sociální status jedince. Dominantní jedinci jsou aktivní v době vhodné pro příjem potravy a při nízkém riziku predace, zatímco subdominantní jedinci jsou čilí po celý den (David et al. 2007). Skupiny obsahující jedince, kteří jsou si dobře známí, jsou aktivnější, lépe využívají zdroje potravy a účinněji se vyhýbají predaci (Liebgold & Dibble 2011). Aktivní jedinci jsou účinnější v obraně teritoria než méně činorodí konspicivní jedinci (Sikkel & Kramer 2005). Zvířata vykazují sníženou aktivitu v přítomnosti známých predátorů nebo dominantních jedinců, kteří jim způsobují stres (Brodin et al. 2006). Výsledky ukázaly, že známost předpovídá nízkou pohybovou aktivitu. Toto zjištění koresponduje s předchozími studiemi, které ukázaly, že známé ryby efektivněji využívají zdroje (Griffiths et al. 2004), protože poznání sociálních partnerů usnadňuje vyhnout se neefektivnímu využití času a energie, zranění a riziku predace (Slavík et al. 2016a).

### ***3.3 Lateralizace chování***

Klíčovou otázkou moderní neurovědy je asymetrie mozkových funkcí a její evoluční původ (Bisazza et al. 1998b). Mozek je považován za asymetrický (nebo lateralizovaný) pokud je hemisféra nebo jiná oblast mozku strukturálně odlišná od druhé anebo plní odlišné funkce. Například u člověka je tvorba jazyka a řeči řízena levou hemisférou mozku (Wolf & Goodale 1987). Naopak pravá hemisféra se zřejmě podílí především na různých emočních činnostech a

prostorových funkcích. Každá hemisféra ovládá opačnou stranu těla, včetně svalů obličeje. Hrubé anatomické asymetrie lidského mozku jsou patrné i na pohled pouhým okem. Levá hemisféra bývá širší v přední oblasti mozku, zatímco pravá hemisféra v zadní části mozku. Tyto asymetrie se projevují i na vnitřní straně lebky, byly pozorovány i na lebečních kostech fosilních jedinců hominidů (Holloway & LaCoste-Lareymondie 1982). Mozková lateralita má co dočinění i s vnímáním sociálního členění ve skupině. Bylo zjištěno, že zejména pro rozlišování členů sociální skupiny a rozpoznávání jednotlivců (na základě známosti) je dominantnější pravá mozková hemisféra. Levá polovina mozku je v tomto ohledu slabší (Vallortigara & Andrew 1991; Vallortigara & Andrew 1994; Salva et al. 2012). Dlouhou dobu byla lateralizace mozku považována za jedinečnou vlastnost lidského druhu, která je spojena s jazykem a rukopisem. V posledních několika letech se však nahromadilo velké množství důkazů o tom, že i zvířata mají lateralizaci mozkových funkcí. Důkazy o lateralizaci jsou nyní rozšířené jak u savců (Collins et al. 1993), tak u ptáků (Andrew & Brennan 1983; Singh 2010). V poslední době vzniká i mnoho studií levo-pravé asymetrie v anatomii mozku u nižších obratlovců (ryby, obojživelníci a plazi). Výzkumy tohoto jevu u nižších obratlovců by byly klíčové pro pochopení toho, zda lateralita u ptáků a savců odráží konvergentní vývoj, evoluci nebo byla zděděna od některého společného předka (Bisazza et al. 1997a; Bisazza et al. 1998b). Rozšířenost laterality mezi obratlovcy, a dokonce i mezi některými bezobratlými naznačuje, že tento znak je výhodný evolučně. Mezi výhody spojené s lateralitou patří lepší kognitivní kapacita a multitasking. Nicméně, navzdory těmto přínosům studie zkoumající lateralitu také odhalily velké rozdíly v rámci populací i mezi nimi. Existence takové variability naznačuje její velkou energetickou náročnost (Rogers 2000; Vallortigara & Rogers 2005; Roche et al. 2020).

Zkoumání laterality u nižších obratlovců ukázalo, že ropucha obecná *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) preferuje používání pravé přední končetiny k odstranění překážky (Bisazza et al. 1996). Preference v používání končetin jsou tradičně považovány za jedinečné pro lidský druh. Toto tvrzení však bylo zpochybněno (Rogers 2002). Nyní existují důkazy o upřednostňování jedné z končetin u obojživelníků. Byl proveden experiment Bisazza et al. (1997a), při kterém se o přední část těla experimentálních subjektů otíral buďto papír anebo plastový balónek a zkoumalo se, kterou končetinu žába k odstranění předmětu použije. Stejně preference pravé přední končetiny byly získány i u druhu *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758), zatímco u druhu *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890) už tomu tak nebylo. Tento druh nevykazoval žádné známky významné preference předních končetin. Motorická lateralizace je také spojena s potravním chováním. Bylo prokázáno, že *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) si při požívání larev přednostně pomáhá levou přední končetinou. Tři různé druhy ropuch (*R. marina*, *B. bufo* a *B. viridis*) byly v rámci výzkumu testovány na reakci při převrácení na záda. Výsledky ukázaly, že preference končetin při přetáčení těla je druhově specifická. *B. marinus* a *B. bufo* přednostně používaly pravou zadní končetinu, zatímco *B. viridis* používala k přetočení levou zadní končetinu. U stromových žab byly zkoumány jejich preference předních končetin při šplhání (Robins 2005) a výsledky ukázaly výraznou preferenci pravé přední končetiny jako dominantní při šplhání. Celkově dostupná data tedy naznačují, že ačkoli je lateralizace

končetin u obojživelníků, konkrétně žab, běžným znakem, směr lateralizace se může u jednotlivých druhů lišit (Malashichev 2006; Stancher et al. 2018).

Při studiu lateralizace u ryb od Bisazza et al. (1997a) byl navrhnout jednoduchý behaviorální test, který se jeví jako vhodný k odhalení funkčnosti lateralizace u různých druhů ryb. Samci *Gambusia holbrooki* Girard, 1859, kteří se ocitli tváří v tvář překážce (bariéře formu svislé tyče) za níž byla vidět skupina samic, obeplouvali překážku přednostně zleva. Stejná tendence byla pozorována při použití simulovaného predátora. Laterální asymetrie byla závislá na podnětu: zmizela, když byly ryby nuceny ztratit vizuální kontakt s cílem (tj. překážkou ve tvaru U) nebo při použití méně atraktivních cílů (tj. skupiny samců nebo prázdného prostředí). Bisazza et al. (1998b) porovnávali obchvatové reakce *G. holbrooki* a *Girardinus falcatus* (Eigenmann, 1903), kteří čelili vertikální tyčové bariéře, přes kterou byli viditelní jedinci různého pohlaví nebo atrapa predátora. Oba druhy vykazovaly konzistentní tendenci stáčet se při setkání s predátorem doleva. Sexuální podněty vyvolávaly u samic, které byly po dobu dvou měsíců zbaveny přítomnosti samců, tendenci otáčet se doleva, zatímco u samic, které přítomnosti samců zbaveny nebyly, se tato tendence neprojevila. Byla provedena další mezidruhová srovnání. U samců pěti druhů poeciliidních ryb byl změřen pravolevý směr obeplouvání (Bisazza et al. 1997b). Při správném vyhodnocení motivačních faktorů vykazovalo všech pět druhů lateralizaci stejným směrem (Bisazza et al. 1997b; Bisazza et al. 1998b). Tyto výsledky naznačují, že směr laterální asymetrie v obeplutí překážky bývá u blízce příbuzných druhů nápadně podobný, přinejmenším u čeledi Poeciliidae. To bylo potvrzeno v rozsáhlejší studii zahrnující 16 druhů ryb patřících do různých čeledí, všechny druhy ryb vykazovaly gregarické chování. Studie tak odhalila lateralitu na úrovni populace (u solitérních druhů se naopak projevovала lateralita na úrovni jedince), a přestože se směr lateralizace mohl u různých druhů lišit, u většiny blízce příbuzných druhů zůstával pozoruhodně podobný (Bisazza et al. 2000).

Co se týká spojení lateralizace a únikového chování, byl u ryb zaznamenán nepřímý důkaz funkční lateralizace z pozorování asymetrického rozložení vnějších žizev vzniklých v důsledku neúspěšných pokusů o predaci. U druhů *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) a *C. clupeaformis* (Mitchill, 1818) se ukázalo, že žizvy se v daleko větší míře nacházejí na břišní části těla z levé strany pod postranní čarou (Reist et al. 1987). Na ověření tohoto důkazu byla provedena studie Bisazza et al. (1998a), která potvrdila předchozí tvrzení. Při experimentu, kdy byly jak juvenilní, tak později i dospělé ryby vystaveny interakci s uměle vytvořeným predátorem, se zjistilo, že i když nejprve ryby reagovaly na přítomnost predátora útekem doprava, po několika opakováních se situace změnila a většina jedinců preferovala útek doleva. Není zcela jasné, co tuto reakci způsobilo. Ale je možné, že útek doleva je spojen s tím, že právě pravá hemisféra, která ovládá levou stranu těla, je řízena emocemi. A jednou z emocí je i strach z potenciální hrozby ve formě predátora. Pravá hemisféra se podílí na emočních reakcích u celé řady druhů ptáků i savců (Corballis 1994).

Studie o lateralizaci chování na úrovni populace ve způsobu používání očí byla provedena Miklòsi et al. (1998). Dospělí jedinci druhu *Danio rerio* (Hamilton, 1822) byli umístěni do dlouhé, úzké nádrže. Po obou koncích nádrže se nacházela zrcadla. Po několika

pokusech začaly ryby plavat sem a tam a často se zastavovaly, aby si (zřejmě) prohlédly svůj odraz na obou koncích. Po několika opakováních začaly ryby při proplouvání okolo zrcadla používat k jeho sledování levé oko. Autoři se domnívají, že je pravděpodobné, že pohled do zrcadla levým okem souvisel s pokusy nalézt konspicivního jedince. Naproti tomu při první prezentaci komplexního cizího prostředí (tvořeného relativně přesnou kopií umělých vodních rostlin), bylo přednostně používáno pravé oko. Zdá se tedy, že pravé oko je používáno, když je třeba se rozhodnout, zda se vyhnout nějakému cizímu tělesu, či nikoliv (Bisazza et al. 1998a).

Zejména v okrasné akvaristice a akvakultuře se lidé snaží zajistit rybám co nejlepší životní podmínky. Lateralita hraje ve vývoji a evoluci chování ryb klíčovou roli (Bisazza & Brown 2011). Vzhledem k těmto souvislostem může být lateralita dobrým indikátorem welfaru ryb (Berlinghieri et al. 2021).

## 4 Hypotéza

Na základě známých údajů o vlivu pigmentace na chování zvířat včetně ryb lze shrnout, že složení hejna a skupiny z barevně podobných a shodně lateralizovaných jedinců je výhodné pro komunikaci uvnitř skupiny při hledání zdrojů jako je např. potrava a úkryt. Lze se tak domnívat, že pohybová aktivita a lateralizace pohybu pancéřníčků bude odlišná u skupin složených pouze z albinotických jedinců ve srovnání se skupinou složenou z obou fenotypů. Proto jsem testovala hypotézu, že skupina složená z obou fenotypů negativně ovlivní schopnost orientace při průchodu experimentálním prostorem a stejně tak pohybovou aktivitu a využívání úkrytu.

## 5 Metodika

K pozorování pohybové aktivity u ryb se používají manuální metody, které spočívají v zapisování jednotlivých pozorování. Ryby lze pozorovat buď přímo, nebo prostřednictvím videozáznamů. Nahrávání je sice časově náročné, ale zůstává jediným spolehlivým způsobem, jak zjistit výskyt určitého specifického chování. Pomocí videozáznamu lze změřit rychlost pohybu, změnu směru, či dobu strávenou pohybem (Sadoul et al. 2014). Chování ryb ve skupinách je stále velmi náročné vyhodnotit, protože ryby se pohybují v trojrozměrném prostoru, který je pro vizuální pozorování obtížně přístupný. Metody, které umožňují sledovat několik ryb v jedné nádrži, jsou buď invazivní, nebo neinvazivní. Jako invazivní lze uvést metodu, při které se používá elektronické značení, které se chirurgickým zákrokem zabuduje do těla ryby. Tato metoda je spolehlivá a účinná. Počet sledovaných jedinců je však nízký, a navíc existuje pravděpodobné zkreslení chování ryb v důsledku chirurgického zákroku (David et al. 2007). Při hodnocení skupiny je vždy lepší mít menší počet jedinců v omezeném prostoru, aby byl kamerový záznam spolehlivý (Sadoul et al. 2014). Zkoumání pohybové aktivity je jedním z nejčastěji používaných metodických postupů pro stanovení individuální nebo skupinové charakteristiky ryb, neboť pohybová aktivita jednotlivců odráží sociální uspořádání skupiny (Slavík et al. 2016b; David et al. 2007). Dále pak lze pomocí pohybové aktivity sledovat denní i sezónní výkyvy (Heggenes et al. 1993). A dokonce lze krmením v určitých pravidelných intervalech ovlivnit pohybovou aktivitu a ovlivnit tak chování jednotlivců i skupiny (Houlihan et al. 2001).

K našemu experimentu jsme zvolili neinvazivní metodu analýzy kamerového záznamu (uplavaná vzdálenost za časovou jednotku). K určení vzdálenosti nám sloužila podložka umístěná pod akváriem, která obsahovala čtvercovou síť. Počet čtverců, které ryba za určitý časový úsek překonala, byl následně zaznamenán a statisticky vyhodnocen. Stejně tak se také měřil počet jedinců uvnitř úkrytu a mimo něj.

Lateralizace u ryb se běžně hodnotí vizuálně pomocí takzvaného “obeplouvacího” testu (Bisazza & Brown 2011). Tato metodika je typická tím, že jedinec opakovaně plave koridorem, kde se setká s překážkou nebo podnětem, který ho nutí rozhodnout se, zda odbočit doprava nebo doleva. V řadě prací od Bisazza et al. (1997b; 1998b; 2000) je prokázáno, že ryby mají tendenci obeplouvat překážku z určité strany nebo pozorovat zdánlivě lákavý (skupina potenciálních partnerů) nebo naopak nebezpečný (predátor) podnět konkrétním okem, natáčejí se k němu tedy z určité strany (Irving & Brown 2013). Vzhledem k tomu, že se optická pole mnoha druhů ryb nepřekrývají a optické nervy jsou primárně napojeny na kontralaterální hemisféru (Miletto Petrazzini et al. 2020), lze směr a intenzitu lateralizace hodnotit prostřednictvím jejich směrové behaviorální reakce (Bisazza & Brown 2011). Často se však využívá i řada dalších měřítek, jako jsou oční preference při sledování určitých scén (např. konspecifických zvířat, predátorů nebo nových objektů), které obvykle korelují s obeplouvacím testem (Sovrano et al. 2001). Kromě toho se zdá, že lateralizovaná reakce na určitý objekt nebo kontext je silně ovlivněna i emocemi a může se měnit v průběhu času se zkušenostmi (Sovrano 2004). Důležité je, že mnoho osobnostních rysů a emocí, jako je agrese a strach, je silně lateralizováno. Zdá se tedy, že mezi lateralitou, osobností, emoční reaktivitou a stresem



existuje úzká souvislost (Byrnes et al. 2016), která může mít důsledky pro posuzování welfare zvířat (Berlinghieri et al. 2021).

Lateralizaci jsme u pancéřníčků měřili pomocí speciálně upraveného akvária, které připomínalo bludiště. Cílem bylo, aby se skupina ryb dostala na konec tohoto akvária, kde byl umístěn úkryt. Pomocí videozáznamu se zkoumalo, zda poplavou ryby individuálně, či ve skupinách. Dále pak, kterou stranu si při průplavu bludištěm vyberou, či kterou budou vícenásobně preferovat.

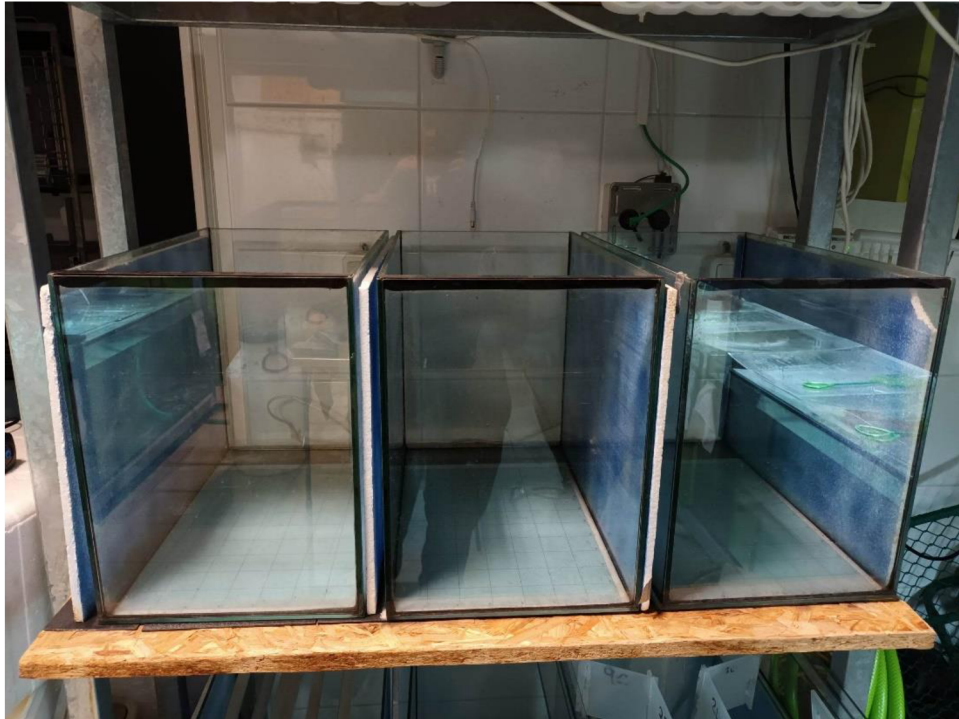
## **5.1 Pokusná zvířata**

Pancéřníčci *Corydoras aeneus* byli zakoupeni ve Firmě PETRA-AQUA s.r.o., se sídlem ve Velkých Přílepech 799, 252 64, Praha. Celkem se jednalo o 240 kusů, z toho bylo 120 jedinců albinotických a 120 pigmentovaných. Průměrná délka ryb byla u albínů i s ocasem 35,4mm a bez ocasu 26,7mm, průměrná hmotnost pak 0,962g. Pigmentovaní jedinci měli průměrnou délku s ocasem 36,7mm, bez ocasu 27,3 a průměrnou hmotnost 0,833g. Ryby byly následně drženy ve čtyřech nádržích o objemu 450 l po 60 kusech, vždy dvě akvária s albíny a dvě s pigmentovanými jedinci. V těchto nádržích probíhala aklimatizace před pokusem po dobu jednoho měsíce. Ryby byly krmeny jednou denně umělými peletami. Nespotřebované pelety byly odstraněny z nádrže při denní výměně 20 % objemu vody. Ryby měly nastavený světelný režim 12 hodin světlo a 12 hodin tma. Měsíc před experimentem byly ryby přesunuty do menších akvárií (objem 60 l), v každém bylo osm kusů. Akvárií bylo celkem devět (tři na jedno měření). Byla osázena následovně: první obsahovalo pouze albíny, druhé mix čtyř albínů a čtyř pigmentovaných jedinců a třetí pouze pigmentované jedince. V každé nádrži byl umístěn úkryt (30x10cm), filtrace, vzduchovací kamínek a topítko (teplota vody: 24 °C). Ryby byly krmeny jednou denně 4 umělými peletkami. Každý den se měnila ¼ objemu vody v akváriu a odstraňovala se hnědá řasa. Světelný režim byl stále stejný: 12 hodin světlo a 12 hodin tma.

## **5.2 Popis experimentu**

Experiment probíhal od 8.3.2021 do 7.5.2021. Měření aktivity se konalo každý den s tím, že vždy byla nahrávána pouze tři akvária. Ve trojici muselo být zastoupeno akvárium pouze s albíny, mix obou fenotypů a nádrž pouze s pigmentovanými jedinci. K pozorování jsme využívali celkem 9 akvárií (tj. 3 trojice). Celkem proběhlo 60 opakování (20 na každé trojici).

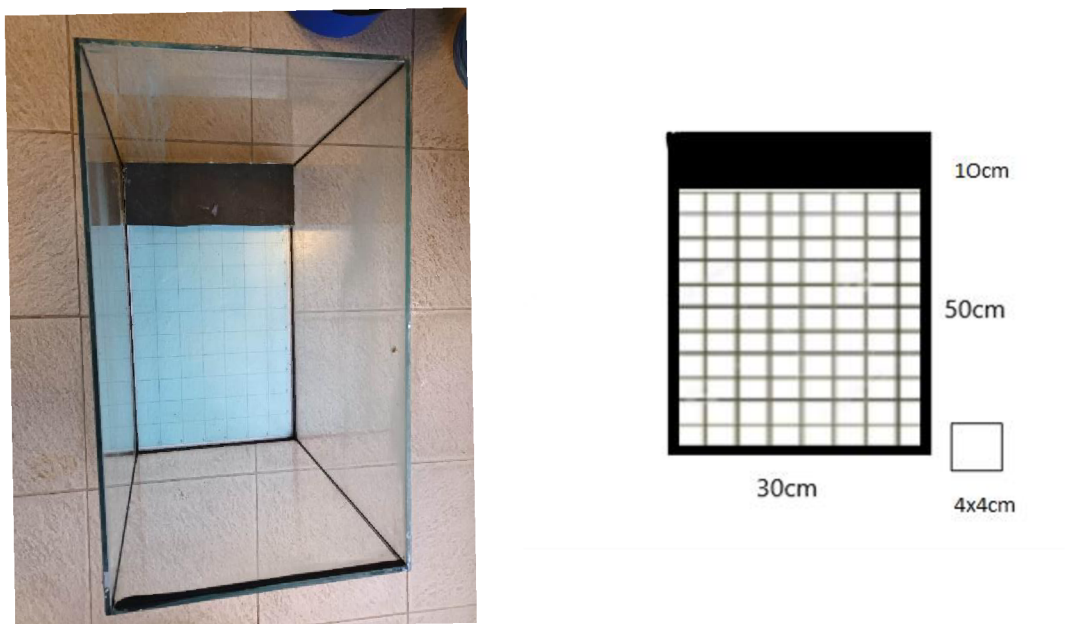
Lateralita se zkoumala třikrát týdně. Stejně jako při měření aktivity se při lateralitě používala trojice akvárií. Celkem proběhlo 18 opakování (6 na každou trojici).



**Obr. 3:** Trojice akvárií, ve kterých probíhal experiment.

### **5.2.1 Popis experimentu – aktivita**

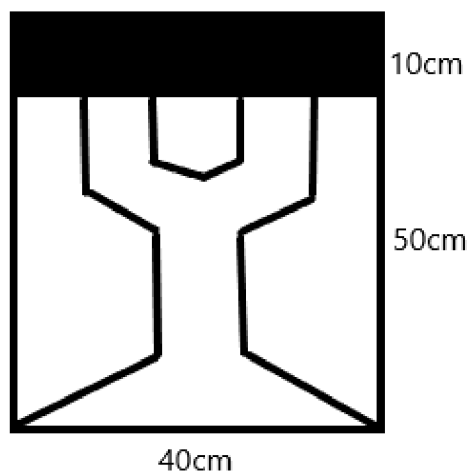
Měření pohybové aktivity probíhalo vždy ve 3 akváriích, aby byla zaznamenána jak aktivita albinotických, tak mixovaných i pigmentovaných jedinců. Kamery (GoPro Hero) se umístily přímo nad akvária, aby byly schopny obsáhnout celou jeho plochu včetně úkrytu. V 11:00 byly ryby nakrmeny čtyřmi umělými peletkami a spustilo se nahrávání, které trvalo jednu hodinu. Nahrával se záznam ve formě sériových fotografií vždy po jedné sekundě. Ve 12:00 se kamery vypnuly a nahraný obsah se posléze začal přesouvat na externí disk ADATA HD710 Pro. Každý den po nahrávání proběhla výměna 20 l vody a odstranění hnědé řasy. Následně se voda do akvária doplnila zpět z vodovodního řádu.



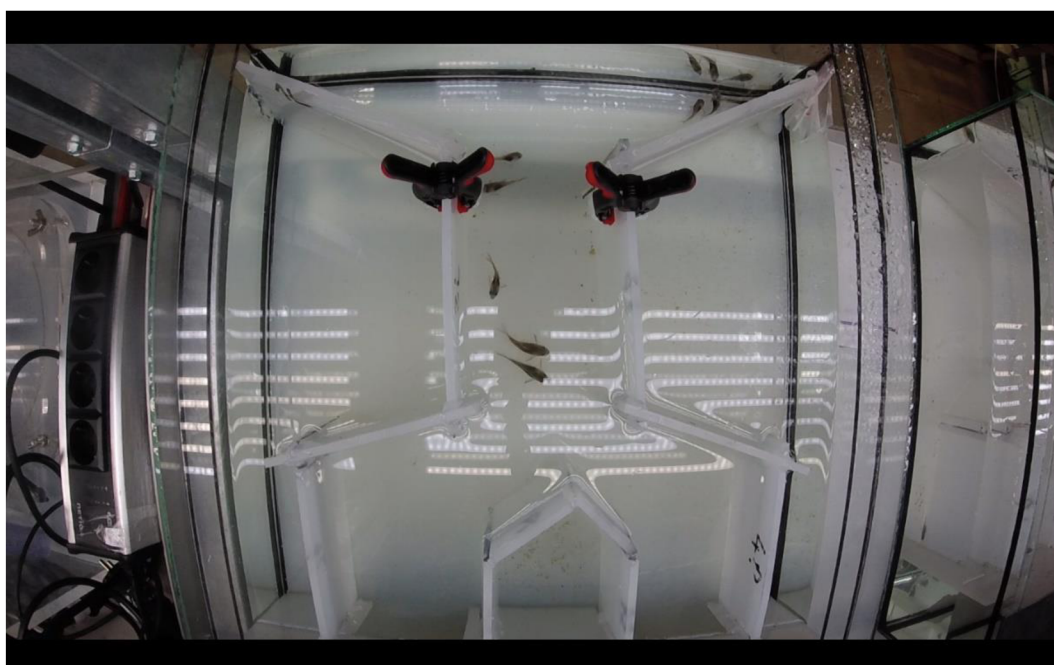
**Obr. 4:** Experimentální akvárium a jeho schéma s kódy rozměrů.

### **5.2.2 Popis experimentu – lateralita**

Experiment začal 8.3.2021. Tento experiment se odehrával v nádrži s labyrintem. Do nádrže se napustila 24 hodin odstátá voda. Ryby byly odchyceny pomocí akvarijní sítě z příslušných akvárií. Opět se postupně testovali jak albinotičtí jedinci, tak mix i pigmentovaní. Prvních osm jedinců bylo přesunuto do labyrintu, kde probíhala 10 minut jejich aklimatizace. Následně byla odstraněna zábrana, což rybám umožnilo začít se pohybovat po labyrintu. Měření probíhalo ve třech variantách. Buďto byly v labyrintu zpřístupněny obě cesty (levá i pravá), nebo pouze levá či naopak pouze pravá. Kamerový záznam ve formě videa trval 15 minut. Opět byla k nahrávání použita kamera GoPro Hero. Po uplynutí intervalu byly ryby opět odloveny a vráceny do jejich příslušného akvária. V labyrintu proběhla výměna vody a pokračovalo se v měření s další skupinou. Po všech třech měřeních se labyrint vyčistil a nahraná videa se z kamer přetáhla na externí disk ADATA HD710 Pro.



**Obr. 5:** Nádrž s labyrintem a její schéma s kódy rozměrů.



**Obr. 6:** Pohled kamery na nádrž s labyrintem.

### 5.3 *Statistická analýza*

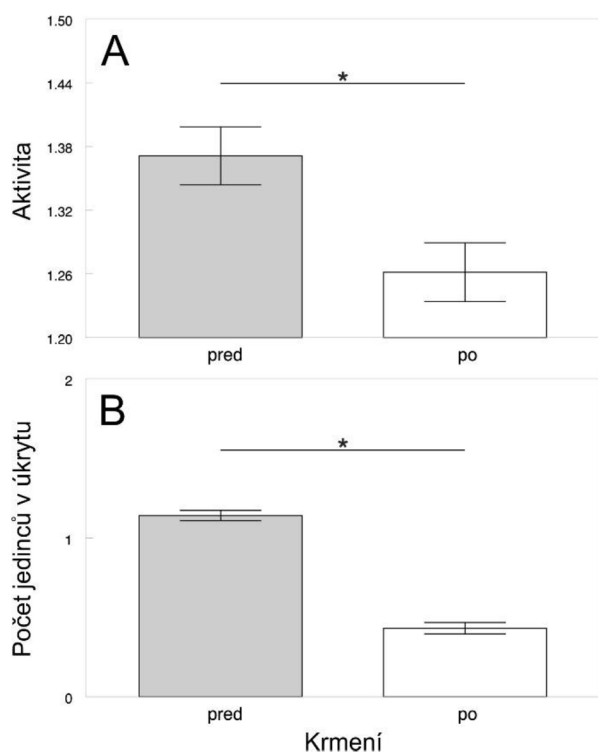
Získaná data byla uložena do programu Excel, odkud byla dále exportována do programu SAS (Statistical Analyses System; [www.sas.com](http://www.sas.com)) k následné statistické analýze. Jednotlivé proměnné byly vyhodnocené samostatnými smíšenými (tzv. mixed) modely s využitím procedury GLIMMIX. Společně se závislými proměnnými byly modelovány i náhodné faktory identifikující experimentální nádrž v průběhu testu. Rozdíly mezi třídami byly vyhodnocené podle Tukey-Kramerovy metody. Pro výpočet stupňů volnosti byla použita metoda dle Kenward & Rogera (1997). Podrobnější informace o smíšených modelech popisuje například

Searle et al. (1992) nebo Breslow & Clayton (1993), ale i celá řada dalších odborných publikací včetně manuálů ke statistickým programům (SAS Institute Inc. 2004).

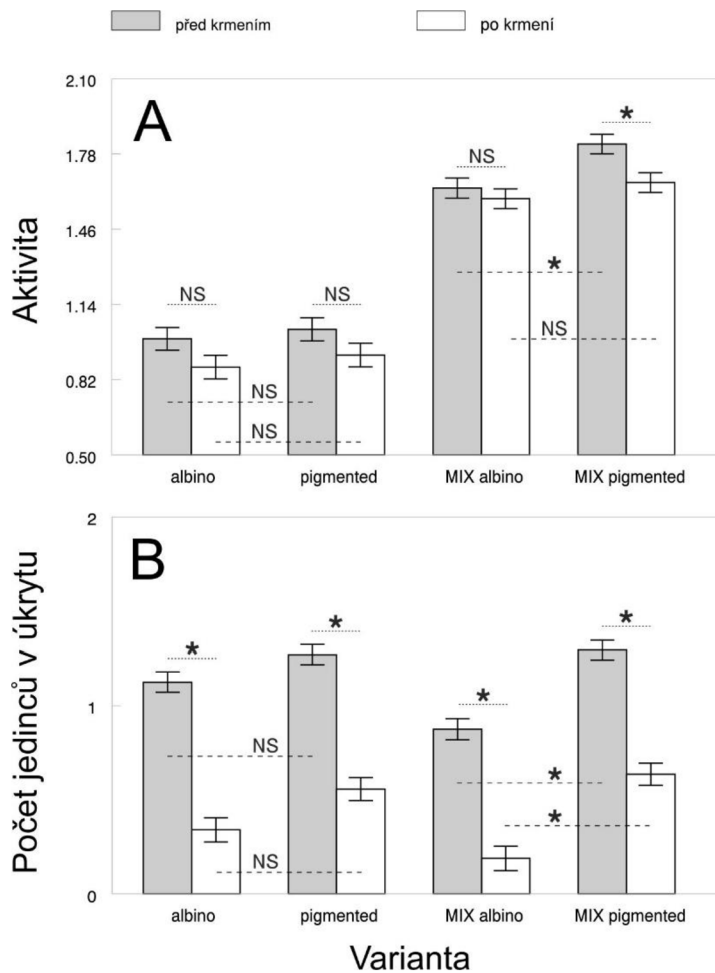
## 6 Výsledky

### 6.1 Pohybová aktivita

Krmení, které probíhalo v odchovné nádrži, ovlivňovalo aktivitu i úkrytové chování sledovaných jedinců. Aktivita v odchovné nádrži se po zahájení krmení celkově snížila ( $F_1, 2705=28.67, P < 0.0001$ ; Graf 1A) a zároveň se snížil i počet jedinců v úkrytu ( $F_1, 2752=722.90, P < 0.0001$ ; Graf 1B). Na aktivitu a úkrytové chování mělo vliv i fenotypové složení skupiny sledovaných jedinců. Pokud byli ve skupině pouze jedinci stejného fenotypu (tzn. pigmentovaní nebo albíni), byla jejich pohybová aktivita vždy nižší, než u skupiny složené z obou fenotypů ( $F_6, 74.12=46.82, P < 0.0001$ ; Graf 2A). U stejných fenotypů nebyl rovněž prokazatelný rozdíl mezi aktivitou před krmením a po něm. Naopak ve smíšené skupině složené z obou fenotypů byli pigmentovaní jedinci před krmením aktivnější než jedinci albinotičtí. Po krmení došlo u pigmentovaných jedinců k prokazatelnému poklesu pohybové aktivity, a to na úroveň jedinců albinotických. U všech skupin došlo po krmení k prokazatelnému poklesu počtu jedinců v úkrytu ( $F_6, 56.35=25.22, P < 0.0001$ ; Graf 2B). Pokud byli ve skupině pouze jedinci stejného fenotypu, tak se intenzita úkrytového chování mezi albíny a pigmentovanými jedinci bez ohledu na krmení nelišila. Nicméně u skupiny složené z obou fenotypů byl před krmením i po něm v úkrytu vždy prokazatelně vyšší počet pigmentovaných jedinců (Graf 2B). Lze usuzovat, že tento efekt byl způsobený kompeticí o úkryt.



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



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

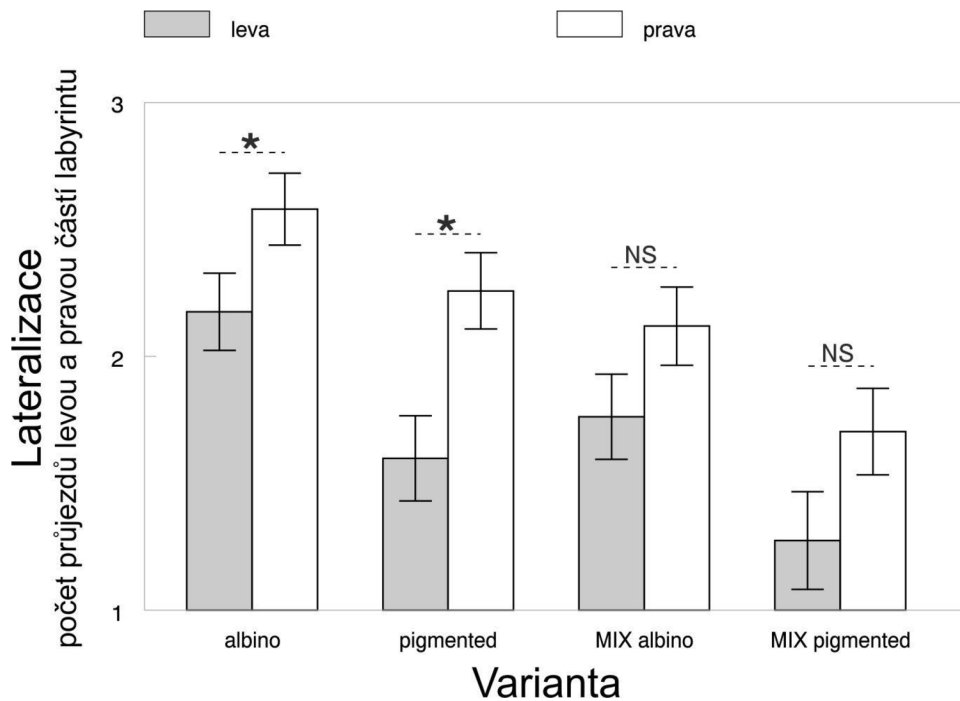
## 6.2 Lateralizace chování

Lateralizace byla hodnocena jako využití levého nebo pravého výstupu v labyrintu tvaru Y v situaci, kdy byly obě větve labyrintu volně průchozí. Celkově byl v 61 % průchodů preferovaný pravý výstup z labyrintu. Ve skupinách, kde byli pouze albinotičtí nebo pouze pigmentovaní jedinci, docházelo při průchodu labyrintem k preferenci jeho pravé větve ( $F_7, 39.34=8.34, P < 0.0001$ ; Graf 3). Jinými slovy byli albinotičtí i pigmentovaní jedinci, pokud byli společně s jedinci stejného fenotypu, lateralizováni doprava. Tendence k průchodu pravou větví labyrintu byla patrná i ve skupině složené z obou fenotypů, nicméně tento rozdíl nebyl signifikantní (Graf 3). Pigmentované i albinotické jedince tak lze ve skupině složené z obou fenotypů hodnotit jako nelateralizované. Lze usuzovat, že preference pro pravou stranu byla ovlivněna přítomností jedinců odlišného fenotypu ve skupině.

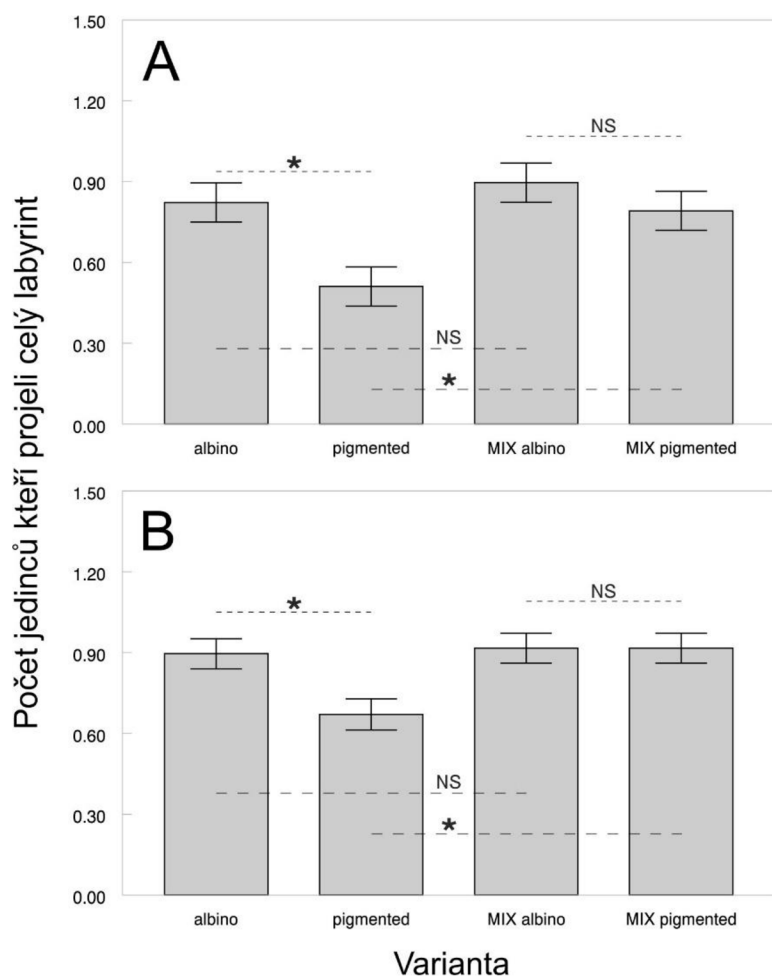
Za situace, kdy byly obě větve labyrintu volně průchozí, projelo až do úkrytu na jeho konci více albinotických než pigmentovaných jedinců z fenotypově unifikovaných skupin ( $F_3, 23.14=5.07, P < 0.01$ ; Graf 4A). Naopak ve fenotypově smíšené skupině nebyl mezi albíny a pigmentovanými jedinci rozdíl (Graf 4A). Zatímco úspěšnost albinotických jedinců ve smíšené skupině byla stejná jako v unifikované skupině, úspěšnost pigmentovaných jedinců ve smíšené skupině prokazatelně vzrostla. Zcela totožné výsledky byly pozorované i za situace, kdy byla otevřena pouze levá strana labyrintu tvaru Y ( $F_3, 43=4.39, P < 0.01$ ; Graf 4B). Pokud byla otevřena pouze pravá strana labyrintu, byly rozdíly mezi skupinami neprůkazné ( $F_3, 21.59=2.98, P > 0.05$ ). Jinými slovy otevření pouze pravé z pohledu lateralizace preferované cesty odstranilo rozdíly v průchodu labyrintem mezi skupinami.

Na základě dostupných výsledků (Fig. 4 A, B) lze usuzovat, že albinotičtí jedinci, kteří překonali labyrint ve vyšším počtu, svojí přítomností k překonání labyrintu ve smíšené skupině více motivovali i pigmentované jedince. Je otázka, zda byl rozdíl způsobený zvýšeným exploračním chováním albínů, jejich lepšími kognitivními schopnostmi při procházení labyrintem, nebo zvýšeným strachem ze setrvání v otevřeném neznámém prostoru. Vzhledem k tomu, že počet jedinců, kteří po projetí labyrintem zůstali v úkrytu na jeho konci, se mezi albíny a pigmentovanými jedinci z fenotypově unifikovaných skupin nelišil a ve smíšené skupině byl naopak zvýšený u pigmentovaných jedinců ( $F_3, 138=4.36, P < 0.01$ ; Fig. 5 A) lze usuzovat, že úkrytové chování nebylo při průchodu labyrintem u albinotických jedinců primární motivací. Na základě faktu, že úspěšnost průchodu labyrintem se u jedinců, kteří do něj vstoupili, mezi skupinami prokazatelně nelišila ( $F_3, 138=2.47, P > 0.06$ ) lze usuzovat, že kognitivní schopnosti hodnocených skupin při průchodu labyrintem byly srovnatelné a nehrály podstatnou roli. Jako možné vysvětlení se tak nabízejí odlišnosti v exploračním chování, protože u pigmentovaných jedinců byla vyšší neochota do labyrintu vůbec vstupovat. A to jak ve fenotypově unifikované, tak ve smíšené skupině ( $F_3, 138=8.12, P < 0.0001$ ; Graf 5B). Ve smíšené skupině byla neochota pigmentovaných jedinců vstoupit do labyrintu nižší (Graf 5B). Na základě výše uvedených výsledků lze usuzovat, že rozdíly v počtu jedinců, kteří projeli celým labyrintem, byly způsobené zejména zvýšenou intenzitou exploračního chování albinotických jedinců.

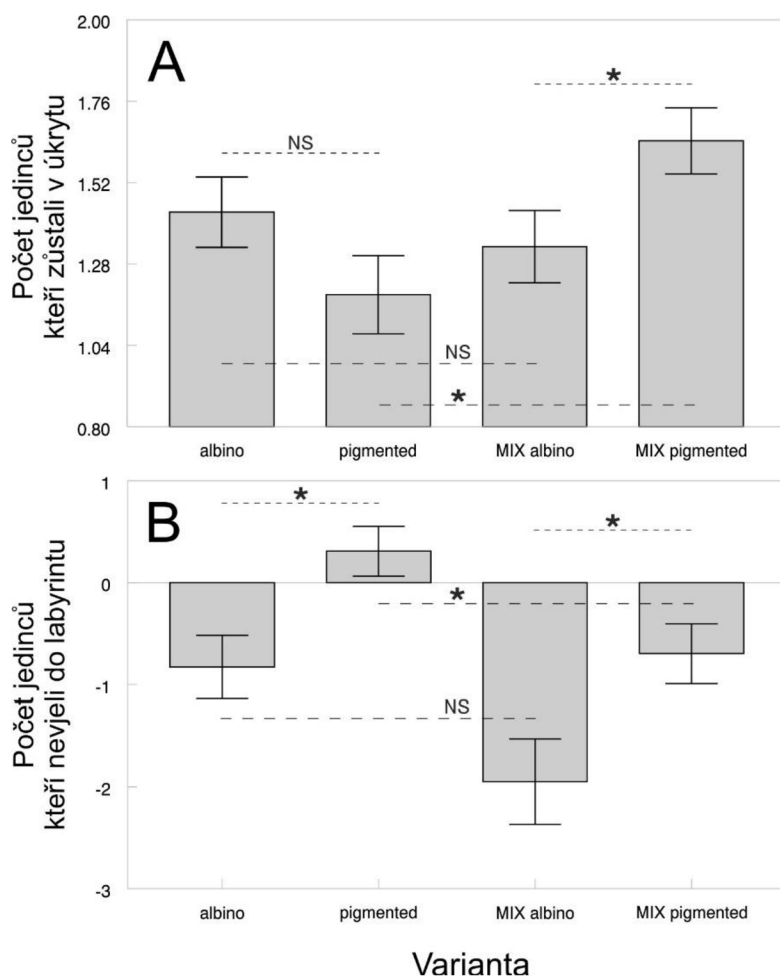




**Graf 3:** Lateralizace vyjádřená jako počet průjezdů levou a pravou částí labyrintu ve vztahu k variantám uspořádání skupin (ALBINO – pouze albinotičtí jedinci; PIGMENTED – pouze pigmentovaní jedinci; MIX ALBINO – albinotičtí jedinci ze smíšené skupiny; MIX PIGMENTED – pigmentovaní jedinci ze smíšené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



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



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

## 7 Diskuse

### Aktivita a využívání úkrytu u pancéřníčků

Našli jsme, že aktivita různě zbarvených fenotypů pancéřníčků se v odchovné nádrži po zahájení krmení snížila a stejně tak i počet jedinců v úkrytu. Pokud byli ve skupině pouze jedinci stejného fenotypu (tzn. pigmentovaní nebo albíni), byla jejich pohybová aktivita vždy nižší než u skupiny složené z obou fenotypů. U stejných fenotypů nebyl rovněž prokazatelný rozdíl mezi aktivitou před krmením a po něm. Naopak ve smíšené skupině složené z obou fenotypů byli pigmentovaní jedinci před krmením aktivnější než jedinci albinotičtí. Z čehož vyplývá, že skupina z obou fenotypů ovlivňuje pohybovou aktivitu ryb a potvrzuje se tam naše hypotéza. Pokud byli ve skupině pouze jedinci stejného fenotypu, tak se intenzita úkrytového chování mezi albíny a pigmentovanými jedinci bez ohledu na krmení nelišila. Nicméně u skupiny složené z obou fenotypů byl před krmením i po něm v úkrytu vždy prokazatelně vyšší počet pigmentovaných jedinců. Což opět vede k potvrzení naší hypotézy.

Na základě získaných výsledků lze konstatovat, že pohybová aktivita je ovlivněna anticipatorním chováním, které se u ryb obvykle projevuje zvýšením aktivity několik hodin před očekávanou dávkou krmení (Sánchez-Vázquez et al. 1997; Spruijt et al. 2001; Chen & Tabata 2002). Navzdory širokému spektru různorodých experimentů se obecně ukazuje, že ryby reagují na krmení tím, že mění své vzorce aktivity v závislosti na době krmení (Brown et al. 2006). Například *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) má tendenci vyvíjet vyšší denní aktivitu v případě krmení během dne a noční aktivitu při krmení v noci (Sánchez-Vázquez et al. 1997). Anticipatorní aktivita byla také prokázána ve studii na potkanech Richter (1922). Pro pokus byla použita zvukotěsná tmavá místnost, v níž byla udržována konstantní teplota a pachy byly eliminovány pomocí ventilačního systému. Výsledky měření aktivity u potkanů ukázaly, že spontánní aktivita potkana je periodická a že s rostoucím věkem zvířete se období aktivity zkracuje a jsou méně časté. Když byla zvířata hladověna po dobu osmi dnů, byl v prvních dvou nebo třech dnech pozorován značný nárůst aktivity právě v období, kdy byla zvířata předtím pravidelně krmena. Po osmi dnech následoval trvalý pokles až k téměř úplné nečinnosti. Podobné studie byly provedeny i u ryb, konkrétně na druhu *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1776) (Davis & Bardach 1965). Ryby byly krmeny denně v přesný čas a po několika dnech se aktivita před danou dobou krmení výrazně zvýšila. Pokusy probíhaly při umělém osvětlení. Světelný režim byl nataven na 12 hodin jasného a 12 hodin tlumeného světla. Ukázalo se, že načasování aktivity před krmením je ovlivněno posuny světelného cyklu a doby krmení. Když se doba krmení při stálém osvětlení posunula o 6 hodin, předkrmová aktivita se také v rozmezí jednoho až tří dnů posunula přibližně o 6 hodin. Z výsledků autoři vyvodili závěr, že aktivita před krmením je důsledkem endogenního signálu, který je sám koordinován dobou krmení nebo denními změnami světla.

Existují přesvědčivé důkazy o tom, že periodická dostupnost potravy synchronizuje u ryb mnoho behaviorálních projevů. Jak již bylo zmíněno, ryby obvykle reagují na denní krmný rozvrh zvýšením své aktivity několik hodin před krmením (tzv. anticipatorní chování). Skutečnost, že anticipace krmení přetrvává a nadále se vyskytuje i u hladovějících zvířat za konstantních podmínek, denní rytmy se re-synchronizují a udržují si stabilní fázový poměr po

posunu doby krmení, naznačuje, že krmný proces je řízen endogenně vnitřním časovým systémem (tzv. krmným oscilátorem) (Sánchez-Vázquez et al. 1997). Ryby obvykle nepřijímají potravu nepřetržitě po celých 24 hodin, ale pouze v určitou denní dobu. Pravidelná doba krmení způsobuje změny v chování i ve fyziologii. Například může mít pravidelný krmný režim zásadní vliv na růst ryb (Boujard & Leatherland 1992). Nicméně některé otázky zůstávají stále nevyřešené a je třeba dalšího zkoumání.

### **Vliv fenotypu na pohybovou aktivitu a využívání úkrytu u pancéřníčků**

Z našich výsledků je dále jasně patrné, že na pohybovou aktivitu má značný vliv i fenotypové složení skupiny. Tím se potvrzuje výše stanovená hypotéza, že skupina složená z obou fenotypů bude mít vliv na pohybovou aktivitu. Hejnové chování s sebou přináší mnohé benefity. Mezi ně se řadí skupinová obrana, kolektivní ostražitost, zmírnění útoku a také efekt zmatení (Tremblay & FitzGerald 1979). Všechny tyto strategie těží z faktu, že predátoři mají potíže soustředit se na jednoho jedince (Krause & Godin 1995). Předpokládá se, že efektivnost této formy obrany je zesílena fenotypovou shodou členů hejna. Barevná shoda ztěžuje loveckou účinnost vizuálně orientovaných predátorů (Theodorakis 1989). V případě, že se v hejnu nachází fenotypově odlišný jedinec, bývá to právě on, který upoutá predátorovu pozornost. Odlišnost tedy zvyšuje šanci napadení (Landeau & Terborgh 1986). V důsledku toho lze fenotyp považovat za důležitý faktor při sestavování hejna. Přiklání se k tomu i závěry některých dalších vědeckých prací. Například Engeszer et al. (2004) ve své studii uvádí, že parmičky si vybírají členy svého hejna podle morfologicky shodné velikosti pruhů. Pravidla výběru mohou být velmi plastická a nevyjadřují se jako pevně stanovené preference. Jiné studie se opírají o teorii, že ryby jsou schopny se rozhodovat o složení hejna spíše skrze ranou zkušenost (tj. sociálním učením o vizuálních vlastnostech společníků) (Lachlan et al. 1998; Snekser et al. 2006). Nedávné zkušenosti s určitým sociálním prostředím mohou podstatně ovlivnit vyjádření preferencí, zejména pokud jsou k dispozici pouze vizuální informace (Gómez-Laplaza 2009). Ryby, respektive barevně odlišné fenotypové skupiny, použité k této studii byly původně v adaptační fázi drženy odděleně dle daného fenotypu. Lze předpokládat, že důvod výskytu vyššího počtu pigmentovaných jedinců v úkrytu byl dán právě tímto faktorem. Mohly vnímat albinotické ryby jako "odlišné" členy hejna, kvůli kterým by mohlo dojít k upoutání pozornosti predátora. Můžeme se jen domnívat, že by mohly být naše výsledky pozměněny v případě, že by se spolu ryby držely pohromadě již od fáze raného vývoje. Nicméně testovanou hypotézu, že skupina složená z obou fenotypů ovlivní využívání úkrytů můžeme potvrdit.

Skutečnost, že hejna ryb se skládají z podobně zbarvených jedinců, je dobře známa (McRobert & Bradner 1998; Rodgers et al. 2010; Cattelan & Griggio 2018). Ani v hejnech složených ze známých a podobně zbarvených jedinců nemusí být vynaložená energie a z ní vyplývající přínos rovnoměrně rozdělen mezi všechny členy. Hejna mohou být hierarchicky strukturovaná a relativní sociální status jednotlivých členů může být různý. Postavení jednotlivce může mít významný vliv na jeho přežití a potravní či reprodukční úspěch (Ellis 1995). Jedinci s různým sociálním statutem vykazují jasné rozdíly v chování, což se odráží zejména v potravní a pohybové aktivitě (Gómez-Laplaza & Morgan 2003). Gómez-Laplaza &

Fuente (2007) ve své studii uvádí, že ryby jsou schopné rozpoznat známé druhy podle vizuálního vjemu a současně rozlišit jejich sociální status. Rozpoznávací schopnosti založené na předchozích interakcích mohou usnadnit rozlišování členů hejna podle sociálního postavení. To, že byli pigmentovaní jedinci ve smíšené skupině před krmením více aktivní než albíni, i to, že byl jejich počet v úkrytu vyšší, může být následek jejich dominantního postavení ve skupině. Tento názor podporují i behaviorální studie ryb, které poukazují na existenci sociálních interakcí, které vedou k hierarchickému uspořádání skupiny. Nejvíce k tomu dochází v prostředí, kde jsou omezené zdroje potravy, možnosti úkrytu a malý výběr sexuálních partnerů. Ryby, které se stanou dominantní, obsadí většinu těchto pozic (Sloman & Armstrong 2002). U albínů byla prokázána nižší míra agresivity (Slavík et al. 2016b) a zároveň byla zjištěna vyšší úroveň stresu v reakci na variabilitu fyzického a sociálního prostředí (Slavík et al. 2022). Dominance s agresivitou spolu často koreluje (Pryke & Griffith 2006). Proto lze tedy usuzovat, že nižší míra aktivity a pobytu v úkrytu může být projevem submisivního chování vůči dominantním pigmentovaným jedincům.

### **Lateralizace chování u barevně odlišných fenotypů pancéřníčků**

Naše práce ukázala, že výběr prostředí byl u pancéřníčků ovlivněn lateralizovaným chováním celkově i v závislosti na barevném fenotypu. Můžeme tak potvrdit předpoklad z výše uvedené hypotézy. mnoha obratlovců se projevuje lateralizace chování, při níž daný organismus používá více jednu stranu těla, některý z párových orgánů nebo jednu z končetin (Frasnelli 2013). Z některých studií vyplývá, že zvířata mají obecně tendence obcházet překážky z určité strany. To dokazuje i studie na hlodavcích od Andrade et al. (2001). Potkani z této studie byli nejčastěji pravostranně orientovaní (52,8 %), méně častá byla orientace vlevo (22,2 %) a 25 % jedinců mělo výsledky neprůkazné. U ryb se lateralita měří obeplováním určitého předmětu nebo mapováním výběru pravé či levé trasy v aréně nebo bludišti (Bisazza et al. 2000; Frasnelli 2013; Barnard et al. 2016; Chivers et al. 2016). Měření lateralizace bludištěm jsme použili i v tomto experimentu. Jednalo se o využití levého nebo pravého výstupu z labyrintu tvaru Y v situaci, kdy byly obě větve labyrintu volně průchozí. V celkovém výsledku byla více preferována pravá větev labyrintu (61 %), z čehož vyplývá, že ryby byly bez ohledu na fenotypové složení skupiny více pravostranně orientované. Proč tomu tak je, lze vysvětlit více způsoby. Chivers et al. (2016) ve své studii obeplovacím test v otevřeném terénu zjistili, že volně žijící ryby druhu *Caesio teres* Seale, 1906 vykazovaly spontánně zvýšenou tendenci k pravotočivým zatáčkám (65 %) a sníženou tendenci k levotočivým (24 %). Bylo zjištěno, že síla behaviorální lateralizace se zvyšuje v závislosti na predáčním tlaku a že ryby s pravostrannou tendencí obecně vykazují lepší únikové vlastnosti ve srovnání s levostranně orientovanými jedinci. Cantalupo et al. (1996) ve své studii navrhli zajímavou hypotézu, podle které ke sjednocování směru lateralizace u většiny jedinců v populaci dochází důsledkem potřeby koordinovat sociální chování. Tuto hypotézu do jisté míry potvrdily i výsledky ze studie Bisazza et al. (2000). Ze 16 zkoumaných druhů vykazovaly nejvyšší úroveň lateralizace na úrovni populace ryby, které byly více sociální. Naopak mezi méně společenskými druhy byla lateralita na úrovni populace prokázána pouze u 40 % z nich. Jak již

bylo zmíněno, jedinci druhu *Corydoras aeneus* jsou dosti společenší a jejich přežití ve volné přírodě závisí zejména na koordinaci skupiny. Proto lze předpokládat, že volba směru jednoho člena skupiny ovlivní i ostatní. Dalším pravděpodobným důvodem, proč ryby více volily k proplutí labyrintu pravou stranu, může být dědičnost. Údaje ze studie Bisazza et al. (2011) naznačují, že blízce příbuzné druhy mají tendenci projevit podobnosti ve směru pohybu do určité strany. Čeledi ryb (tj. Gobiidae, Poeciliidae a Cyprinidae), vykazovaly shodný pohyb jedinců v rámci čeledi. Je tedy pravděpodobné, že blízce příbuzné druhy by si byly více podobné v emocionálních/motivačních reakcích. Výsledky získané pro tři čeledi pravděpodobně nejsou dostatečné pro vyvození závěru, ale jistě představují zajímavé východisko, ke kterému by se mohla přiklánět i tato studie. Preference pravé větve labyrintu mohla být ovlivněna také reakcí ryb na nový neznámý podnět. Cantalupo et al. (1996) měřili u ryb z čeledi Poeciliidae směr otáčení při únikových reakcích, které byly vyvolané rychle se blížícím simulovaným predátorem. Juvenilní jedinci vykazovali v první fázi studie, kdy byli opakovaně vystaveni simulovanému predátorovi, výraznou tendenci k útěku směrem doprava. Tato reakce se v následujících týdnech postupně snižovala, až došlo v pátém týdnu výzkumu k obratu. Preference úniku před predátorem byla najednou mnohem častěji vlevo. Podobný vzorec byl pozorován i u dospělých jedinců, což naznačuje, že více než vývojové mechanismy je za směr úniku zodpovědná znalost situace. Tuto teorii podporují i výsledky studií Miklósi et al. (1998) nebo Facchin et al. (1999), když byly ryby poprvé konfrontovány s novým podnětem, výrazně častěji se k němu nastavovaly pravým bokem, což znamená, že k jeho zmapování používaly své levé oko. Tato preference zmizela, pokud byl stejný objekt předkládán znovu po několik následujících dnů. Souhrnně tyto výsledky naznačují, že síla laterality, kterou jedinci vykazují, je pravděpodobně dědičným znakem, ale směr laterality je silně závislý na individuálních zkušenostech a znalostech prostředí.

Za situace, kdy byly obě větve labyrintu volně průchozí, proplulo až do úkrytu na jeho konci více albinotických než pigmentovaných jedinců z fenotypově unifikovaných skupin. Tento výsledek byl zřejmě způsobený buďto zvýšeným exploračním chováním albínů nebo jejich lepšími kognitivními schopnostmi či zvýšeným strachem ze setrvávání v otevřeném prostoru.

Vyšší explorační chování oproti pigmentovaným jedincům je poněkud v rozporu s poznatky z předchozích studií. Explorační chování albínů se může od chování normálně pigmentovaných ryb lišit (Russell 1973; Arechavala-Lopez et al. 2020). Značný podíl na odlišnosti chování albinotických jedinců má absence melaninu. Pigment hraje roli ve smyslovém zpracování a může ovlivnit vnímání prostředí zvířetem. Bez melaninu mohou mít tedy albinotičtí živočichové pozměněné vizuální vnímání, což by mohlo ovlivnit jejich průzkumné chování (Mateos-Gonzalez & Senar 2012). Explorační chování není však ovlivněno pouze melaninem, svou roli zde hraje i genetika, podmínky prostředí či předchozí zkušenost (Russell 1973). Studie, které se zabývaly chováním albínů ve srovnání s normálně pigmentovanými rybami, zjistily, že albinotický fenotyp zebřiček vykazuje v novém prostředí nižší míru aktivity než zebřičky divokého typu (Egan et al. 2009). Jiná studie poukázala na fakt, že albinotičtí pstruzi duhovní vykazují v novém prostředí sníženou odvahu a průzkumné chování

ve srovnání s normálně pigmentovanými pstruhy (Miyamoto 2016). Je však důležité poznamenat, že tato zjištění nemusí být zobecnitelná na všechny druhy albínských ryb a že k úplnému pochopení vlivu albinismu na průzkumné chování je zapotřebí dalšího výzkumu.

Za vyšším úspěchem albinotických jedinců při průchodu labyrintem mohly být i lepší kognitivní schopnosti. Nebyly však nalezeny žádné důkazy o tom, že by albíni měli vyvinutější kognitivní schopnosti než jedinci s normální pigmentací. Albinismus může ovlivňovat vidění a smyslové vnímání, ale nesouvisí s kognitivními schopnostmi, jako je učení, paměť, řešení problémů nebo rozhodování (Estrada-Hernández & Harper 2007). Je však důležité si uvědomit, že každý jedinec bez ohledu na pigmentaci má své vlastní jedinečné kognitivní silné a slabé stránky. Ačkoli albinismus může ovlivňovat některé aspekty vidění a smyslového zpracování, nemusí to nutně znamenat, že jedinci s albinismem jsou více nebo méně inteligentní než ti, kteří ho nemají (Abu-Taweel et al. 2014).

Také je možné, že albíni proplouvali více bludištěm, protože zůstat v otevřeném neznámém prostoru pro ně bylo více stresující. Existují určité důkazy o tom, že albinotické ryby mohou zažívat větší stres než ryby s normálním pigmentem (Slavík et al. 2015; 2020; 2022). Samozřejmě to může záviset na konkrétním druhu ryb a podmínkách prostředí, ve kterém jsou chovány. Jedním z důvodů zvýšené stresové reakce je, že albinismus může ovlivnit fungování očí a dalších smyslových orgánů, což může způsobit, že albíni budou ve volné přírodě zranitelnější vůči predátorům a dalším hrozbám (Ren et al. 2002). Tato zranitelnost by mohla zapříčinit, že albíni budou zažívat vyšší míru stresu než ryby normálně pigmentované. Některé studie navíc zjistily, že albinotické ryby mohou mít ve srovnání s normálně pigmentovanými rybami změněnou hladinu stresových hormonů. Např. albinotické zebřičky mají vyšší hladiny kortizolu, hormonu spojeného se stresovou reakcí, než ty normálně pigmentované (Pavlidis et al. 2013). Dále bylo zjištěno, že albíni pstruha duhového měli oproti pigmentovaným jedincům vyšší hladiny kortizolu a glukózy v plazmě, což jsou opět dva indikátory vyššího stresu (Kittilsen et al. 2009). Lze tedy předpokládat, že právě stres hrál v motivaci albínů při průchodu bludištěm zásadní roli. Tuto tezi však vyvrací fakt, že počet jedinců, kteří po projetí labyrintem zůstali v úkrytu na jeho konci se mezi albíny a pigmentovanými jedinci z fenotypově unifikovaných skupin nelišil a ve smíšené skupině byl naopak zvýšený u pigmentovaných jedinců, jak jsme předpokládali. Domnívám se, že se opět projevila dominance pigmentovaných jedinců v hejnu, a právě z toho důvodu mohli albíni úkryt častěji opouštět.

Předpokládám, že albinotičtí jedinci, kteří proplouvali labyrintem ve vyšším počtu, svojí přítomností k překonání bludiště ve smíšené skupině více motivovali i pigmentované jedince. Chování ryb může být něčím nebo někým motivováno (Raihani & McAuliffe 2012). Jedním z typů motivace u ryb je snaha vyhledávat potravu. Ryby jsou k získání potravy často silně motivovány a tato motivace je může vést ke komplexnímu chování, jako je společné explorační chování, lov a obrana teritoria (Colgan 1973). Některé ryby mohou být také motivovány k sociálnímu chování, jako je páření a péče o potomstvo (Rowland et al. 1995). Kromě toho mohou motivaci ovlivňovat také faktory prostředí, například kvalita vody, teplota a úroveň osvětlení. To může vyústit v přesun ryb do oblastí vody s příznivějšími podmínkami (vyšší



hladina kyslíku nebo nižší teplota) (Volpato et al. 2013). Je tedy pravděpodobné, že pancéřníci, a zejména pak ti ve smíšené skupině, byli nějakým způsobem k překonání labyrintu motivováni. Jednak to mohlo být zapříčiněno hledání úkrytu, jakožto potencionální formy bezpečí v otevřeném prostoru bludiště. Další možností je motivace zůstat ve skupině o vyšším počtu jedinců bez ohledu na fenotyp.

## 8 Závěr

Naše práce vycházela z předpokladu, že pro chování ryb ve skupině je výhodná morfologická (např. barva), fyziologická a behaviorální podobnost (reakce na podněty podmíněná lateralizací). Důvodem je, že hejna složená z barevně podobných a lateralizovaných jedinců snáze naleznou potravu a úkryt. Proto jsme testovali hypotézu, že hejna složená pouze z jednoho barevného fenotypu budou efektivněji hledat zdroje (např. úkryt) než skupiny složené z různě barevných jedinců. Naše výsledky potvrdily, že barva i lateralizace se významně podílely na schopnosti ryb projet experimentálním bludištěm a najít úkryt a stejně tak bylo zřejmé, že barevný fenotyp hrál významnou úlohu při pohybové aktivitě před a po dodání potravy.

Naše výsledky tak mohou mít praktický dopad na zlepšení welfare ryb v okrasné akvakultuře. Je zřejmé, že chov divoce pigmentovaných fenotypů ovlivňuje welfare albinotických jedinců, kteří mají řadu fyziologických a behaviorálních omezení. Jak tato práce ale ukazuje, také přítomnost albinotických jedinců negativně ovlivňuje chování pigmentovaných jedinců. Zjištěné výsledky tak odpovídají dříve zveřejněným údajům, které popisují výhodu u hejn složených z velmi podobných jedinců při čerpání zdrojů. Proto lze doporučit, aby výrazně odlišné barevné fenotypy jednoho druhu byly chovány odděleně. Jak tato práce ukázala, ne všechny aspekty odlišného chování barevných fenotypů bylo možné detailně diskutovat. Proto lze i doporučit další výzkum chování a welfare ryb podmíněný odlišně zbarvenými fenotypy.

## 9 Literatura

Abu-Taweel GMAZM, Ajarem JS, Ahmad M. 2014. Cognitive and biochemical effects of monosodium glutamate and aspartame, administered individually and in combination in male albino mice. *Neurotoxicology and Teratology* **42**: 60–67.

Alanära A, Brännäs E. 1997. Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 2894–2900.

Alonso-Alvarez C, Pérez-Rodríguez L, Mateo R. 2008 The oxidation handicap hypothesis and the carotenoid allocation trade-off. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 1789–1797.

Andrade C, Alwarshetty M, Sudha S, Suresh Chandra J. 2001. Effect of innate direction bias on T-maze learning in rats: implications for research. *Journal of Neuroscience Methods* **110**: 31–35.

Andrew RJ, Brennan A. 1983. The lateralization of fear behaviour in the male domestic chick: A developmental study. *Animal Behaviour* **31**: 1166–1176.

Arechavala-Lopez P, Caballero-Froilán JC, Jiménez-García M, Capó X, Tejada S, Saraiva JL, Moranta D. 2020. Enriched environments enhance cognition, exploratory behaviour and brain physiological functions of *Sparus aurata*. *Scientific Reports* 10 (e11252) DOI: 10.1038/s41598-020-68306-6.

Atzil S, Gao W, Fradkin I. 2018. Author Correction: Growing a social brain. *Nature Human Behaviour* **2**: 706–706.

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.

Bagnara JT, Fernandez PJ, Fujii R. 2007. On the blue coloration of vertebrates. *Pigment Cell Research* **20**: 14-26.

Barnard S, Matthews L, Messori S, Podaliri-Vulpiani M, Ferri N. 2016. Laterality as an indicator of emotional stress in ewes and lambs during a separation test. *Animal Cognition* **19**: 207–214.

Barreto RE, Volpato GL. 2011. Ventilation rates indicate stress-coping styles in Nile tilapia. *Journal of Biosciences* **36**: 851–855.

Berlinghieri F, Panizzon P, Penry-Williams IL, Brown C. 2021. Laterality and fish welfare - A review. *Applied Animal Behaviour Science* 236 (e105239) DOI: 10.1016/j.applanim.2021.105239.

Bisazza AJ, Cantalupo C, Robins A, Rogers L, Vallortigara G. 1996. Right-pawedness in toads. *Nature* **379**: 408.

Bisazza AJ, Cantalupo C, Robins A, Rogers L, Vallortigara G. 1997a. Pawedness and motor asymmetries in toads. *Laterality* **1**: 161–175.

- Bisazza AJ, Pignatti R, Vallortigara G. 1997b. Laterality in detour behaviour: interspecific variation in poeciliid fish. *Animal Behaviour* **54**: 1273–1281.
- Bisazza A, Facchin L, Pignatti R, Vallortigara G. 1998a. Lateralization of detour behaviour in poeciliid fish: the effect of species, gender and sexual motivation. *Behavioural Brain Research* **91**: 157–164.
- Bisazza AJ, Rogers L, Vallortigara G. 1998b. The Origins of Cerebral Asymmetry: A Review of Evidence of Behavioural and Brain Lateralization in Fishes, Reptiles and Amphibians. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **22**: 411–426.
- Bisazza A, Cantalupo C, Capocchiano M, Vallortigara G. 2000. Population lateralisation and social behaviour: A study with 16 species of fish. *Laterality* **5**: 269-284.
- Bisazza A, Brown C. 2011. Lateralization of cognitive functions in fish. In: *Fish Cognition and Behavior* **2**: 298–324.
- Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* **11**: 637–650.
- Boujard T, Leatherland JF. 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environmental Biology of Fish* **35**: 109–131.
- Boulêtreau S, Cucherousset J, Villéger S, Masson R, Santoul F. 2011. Colossal aggregations of giant alien freshwater fish as a potential biogeochemical hotspot. *PLoS ONE* **6** (e25732) DOI: 10.1371/journal.pone.0025732.
- Boulos Z, Terman M. 1980. Food availability and daily biological rhythms. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews* **4**: 119–131.
- Breslow NE, Clayton DG. 1993. Approximate Inference in Generalized Linear Mixed Models. *Journal of the American Statistical Association* **88**: 9-25.
- Brodin T, Mikolajewski DJ, Johansson F. 2006. Behavioral and lifehistory effects of predator diet cues during ontogeny in damselfly larvae. *Oecologia* **148**: 162–169.
- Brown C, Laland K, Krause J. 2006. *Fish Cognition and Behavior*. Blackwell Publishing. Hoboken. 328 p. ISBN-13: 978-14051-3429-3.
- Buhusi CV, Perera D, Meck WH. 2005. Memory for Timing Visual and Auditory Signals in Albino and Pigmented Rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* **31**: 18–30.
- Byrnes EE, Vila-Pouca C, Brown C. 2016. Laterality strength is linked to stress reactivity in Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*). *Behavioural Brain Research* **305**: 239–246.
- Cantalupo C, Bisazza A, Vallortigara G. 1996. Lateralization of displays during aggressive and courtship behaviour in the Siamese fighting-fish *Betta splendens*. *Physiology and Behavior* **61**: 249–252.
- Carden AM, Boissy RE, Schoettker PJ, Good WV. 1998. Albinism: modern molecular diagnosis. *British Journal of Ophthalmology* **82**: 189-195.

- Cattelan S, Griggio M. 2018. Within-shoal phenotypic homogeneity affects shoaling preference in a killifish. *Biology Letters* 14 (e20180293) DOI: 10.1098/rsbl.2018.0293.
- Chen WM, Tabata M. 2002. Individual rainbow trout can learn and anticipate multiple daily feeding times. *Journal of Fish Biology* **61**: 1410–1422.
- Chivers DP, McCormick MI, Allan BJM, Mitchel MD, Gonçalves EJ, Bryshun R, Ferrari MCO. 2016. At odds with the group: changes in lateralization and escape performance reveal conformity and conflict in fish schools. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (e20161127) DOI:10.1098/rspb.2016.1127.
- Cho K, Ryu CS, Jeong S, Kim Y. 2019. Potential adverse effect of tyrosinase inhibitors on teleosts: A review. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* 228 (e108655) DOI: 10.1016/j.cbpc.2019.108655.
- Colgan P. 1973. Motivational Analysis of Fish Feeding. *Behaviour* **45**: 38-65.
- Collins RL, Sargent EE, Neumann PE. 1993. Genetic and behavioral tests of the McManus hypothesis relating response to selection for lateralization of handedness in mice to degree of heterozygosity. *Behavior Genetics* **23**: 413–421.
- Corballis MC. 1994. Review of The Evolution of Lateral Asymmetries, Language, Tool Use, and Intellect, by J. Bradshaw & L. Rogers. *The American Journal of Psychology* **107**: 123–129.
- Crusio WE. 2001. Genetic dissection of mouse exploratory behaviour. *Behavioural Brain Research* **125**: 127-132.
- Das AP, Biswas SP. 2016. Carotenoids and Pigmentation in Ornamental Fish. *Journal of Aquaculture & Marine Biology* **4**: 12-14.
- 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**: 259–263.
- Davis RE, Bardach E. 1965. Time-co-ordinated prefeeding activity in fish. *Animal Behaviour* **13**: 154–162.
- Davis VA, Holbrook RI, Schumacher S, Guilford T, Perera TB. 2014. Three-dimensional spatial cognition in a benthic fish, *Corydoras aeneus*. *Behavioural processes* **109**: 151-156.
- Desbiez ALJ, Massocato GF, Kluyber D, Santos RCF. 2018. Unraveling the cryptic life of the southern naked-tailed armadillo, *Cabassous unicinctus squamicaudis* (Lund, 1845), in a Neotropical wetland: Home range, activity pattern, burrow use and reproductive behaviour. *Mammalian Biology* **91**: 95–103.
- Ducrest A, Keller L, Roulin A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 502–510.
- Egan RJ, Bergner CL, Hart PC, Cachat JM, Canavello PR, Elegante MF, Kalueff AV. 2009. Understanding behavioral and physiological phenotypes of stress and anxiety in zebrafish. *Behavioural Brain Research* **205**: 38–44.

- Ellis L. 1995. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology* **16**: 257–333.
- Elson G, Lucanus O. 2003. *Catfish: Everything about Natural History, Purchase, Health, Care, Breeding, and Species Identification*. BES Publishing. New York. 96 p. ISBN: 9780764123979.
- Engeszer RE, Ryan MJ, Parichy DM. 2004. Learned social preference in zebrafish. *Current Biology* **14**: 881–884.
- Eriksson LO. 1973. Spring inversion of the diel rhythm of locomotor activity in young sea-going brown trout, *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquilo Ser. Zoology* **14**: 68–79.
- Estrada-Hernández N, Harper DC. 2007. Research on psychological and personal aspects of albinism: A critical review. *Rehabilitation Psychology* **52**: 263–271.
- Facchin L, Bisazza A, Vallortigara G. 1999. What causes lateralization of detour behaviour in fish? Evidence for asymmetries in eye use. *Behavioural Brain Research* **103**: 229–34.
- Filby AL, Paull GC, Hickmore TF, Tyler CR. 2010. Unravelling the neurophysiological basis of aggression in a fish model. *BMC Genomics* **11**: 498.
- Fishelson L, Popper D, Avidor A. 1974. Biosociology and ecology of pomacentrid fishes around the Sinai Peninsula (northern Red Sea). *Journal of Fish Biology* **6**: 119–133.
- Franceschini-Vicentini IB, Papa LP, Bombonato MTS, Vicentini CA, Ribeiro K, Orsi AM. 2007. A Histological Study of the Seminal Vesicle of the Armoured Catfish *Corydoras aeneus*. *Anatomia, Histologia, Embryologia: Journal of Veterinary Medicine Series C* **36**: 111–115.
- Frank S. 2000. *Sladkovodní akvaristika. Cesty*. Praha. 246 s. ISBN: 80-7181-218-8.
- Frasnelli E. 2013. Brain and behavioral lateralization in invertebrates. *Front Psychology* **4**: 939.
- Fujii R. 2000. The Regulation of Motile Activity in Fish Chromatophores. *Pigment Cell Research* **13**: 300–319.
- Goncalves IB, Radford AN. 2022. Intraspecific variation in audience effects during outgroup conflict in a cooperatively breeding fish. *Animal Behaviour* **190**: 81–92.
- Gómez-Laplaza LM, Morgan E. 2003. The influence of social rank in the angelfish, *Pterophyllum scalare*, on locomotor and feeding activities in a novel environment. *Laboratory Animals* **37**: 108–120.
- Gómez-Laplaza LM, Fuente A. 2007. Shoaling Decisions in Angelfish: The Roles of Social Status and Familiarity. *Ethology* **113**: 847–855.
- Gómez-Laplaza LM. 2009. Recent social environment affects colour-assortative shoaling in juvenile angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Behavioural Processes* **82**: 39–44.
- Griffiths SW, Brockmark S, Höjesjö J, Johnsson JI. 2004. Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **271**: 695–699.

- Hara TJ. 2006. Feeding behaviour in some teleosts is triggered by single amino acids primarily through olfaction. *Journal of Fish Biology* **68**: 810-825.
- Hawkes JW. 1974. The structure of fish skin. *Cell and Tissue Research* **149**: 159-172.
- Heggenes J, Krog OMW, Lindås OR, Dock JG. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal Animal Ecology* **62**: 295–308.
- Holloway RL, de LaCoste-Lareymondie MC. 1982. Some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *American Journal of Biological Anthropology* **58**: 101–110.
- Hong ES, Zeeb H, Repacholi MH. 2006. Albinism in Africa as a public health issue. *BMC Public Health* **6**: 212.
- Horth L. 2003. Melanic body colour and aggressive mating behaviour are correlated traits in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **270**: 1033–1040.
- Houlihan D, Boujard T, Jobling M. 2001. *Food Intake in Fish*. Wiley-Blackwell. New Jersey. 448 p. ISBN: 9780632055760.
- Huntingford F, Jobling M, Kadri S. 2011. *Aquaculture and behavior*. Wiley-Blackwell. New Jersey. 358 p. ISBN: 978-1-405-13089-9.
- Hupfeld D, Hoffmann KP. 2006. Motion perception in rats (*Rattus norvegicus* sp.): Deficits in albino Wistar rats compared to pigmented Long-Evans rats. *Behavioural Brain Research* **170**: 29-33.
- Huysentruyt F, Moerkerke B, Devaere S, Adriaens D. 2009. Early development and allometric growth in the armouredcatfish *Corydoras aeneus* (Gill, 1858). *Hydrobiologia* **627**: 45–54.
- Irving E, Brown C. 2013. Examining the link between personality and laterality in a feral guppy *poecilia reticulata* population. *Journal of Fish Biology* **83**: 311–325.
- Kahl W. 2018. *Akvarijní ryby*. Svojtka & Co., s.r.o. Praha. 288 s. ISBN: 978-80-256-2431-9.
- Kaatz IM, Lobel PS. 1999. Acoustic Behavior and Reproduction in Five Species of *Corydoras* Catfishes (Callichthyidae). *The Biological Bulletin* **197**: 241–242.
- Kenward MG, Roger JH. 1997. Small Sample Inference for Fixed Effects from Restricted Maximum Likelihood. *Biometrics* **53**: 983.
- Khoda M, Yonebayashi K, Nakamura M, Ohnishi N, Seki S, Takahashi D, Takeyama T. 2002. Male Reproductive Success in a Promiscuous Armoured Cathfish *Corydoras Aeneus* (Callichthyidae). *Environmental Biology of Fishes* **63**: 281–287.
- Kittilsen S, Schjolden J, Beitnes-Johansen I, Shaw JC, Pottinger TG, Sørensen C, Braastad BO, Bakken M, Øverli Ø. 2009. Melanin-based skin spots reflect stressresponsiveness in salmonid fish. *Hormones and Behavior* **56**: 292–298.

- Kotrschal K, Essler H. 1995. Goals and approaches in the analysis of locomotion in fish, with a focus on laboratory studies. *Review of Fisheries Science* **3**: 171–200.
- Kramer DL, McClure M. 1980. Aerial respiration in the catfish, *Corydoras aeneus* (Callichthyidae). *Canadian Journal of Zoology* **58**: 1984–1991.
- Kramer DL, Braun EA. 1983. Short-term effects of food availability on air-breathing frequency in the fish *Corydoras aeneus* (Callichthyidae). *Canadian Journal of Zoology* **61**: 1964–1967.
- Krause J, Godin JGJ. 1995. Predator preferences for attacking particular prey group sizes: consequences for predator hunting success and prey predation risk. *Animal Behaviour* **50**: 465–473.
- Lachlan RF, Crooks L, Laland KN. 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour* **56**: 181–190.
- Landeau L, Terborgh J. 1986. Oddity and the ‘confusion effect’ in predation. *Animal Behaviour* **34**: 1372–1380.
- Lechner W, Ladich F. 2011. How do albino fish hear?. *Journal of Zoology* **283**: 186–192.
- Liebgold EB, Dibble CJ. 2011. Better the devil you know: familiarity affects foraging activity of red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*. *Animal Behaviour* **82**: 1059–1066.
- Majdi N, Weber S, Traunspurger W. 2018. The early catfish catches the worm: predation of *Corydoras aeneus* (Siluriformes, Callichthyidae) on freshwater nematodes. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* **54**: 1–5.
- Malashichev YB. 2006. One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotion in anuran amphibians. *Journal of Comparative Psychology* **120**: 401–410.
- Mateos-Gonzalez F, Senar JC. 2012. Melanin-based trait predicts individual exploratory behaviour in siskins, *Carduelis spinus*. *Animal Behaviour* **83**: 229–232.
- Mathger LM. 2003. Rapid colour changes in multilayer reflecting stripes in the paradise whiptail, *Pentapodus paradiseus*. *Journal of Experimental Biology* **206**: 3607–3613.
- Mauguit Q, Oliver D, Vandewalle N. 2010. Ontogeny of swimming movements in bronze corydoras (*Corydoras aeneus*). *Canadian Journal of Zoology* **88**: 378–389.
- Mchenry MJ, Pell CA, Jr J. 1995. Mechanical control of swimming speed: stiffness and axial wave form in undulating fish models. *Journal of Experimental Biology* **198**: 2293–2305.
- McRobert SP, Bradner J. 1998. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour*. **56**: 611–615.
- Miklòsi A, Andrew RJ, Savage H. 1998. Behavioural lateralisation of the tetrapod type in the zebrafish (*Brachydanio rerio*). *Physiology Behaviour*. **63**: 127–35.
- Miletto Petrazzini ME, Sovrano VA, Vallortigara G, Messina A. 2020. Brain and behavioral asymmetry: a lesson from fish. *Frontiers in Neuroanatomy* **14**: 1–22.



- Miyamoto K. 2016. Effects of body color luminance and behavioral characteristics on predation risk in salmonid fishes. *Hydrobiologia* **783**: 249–256.
- Owen K, Thiessen DD, Lindzey G. 1970. Acrophobic and Photophobic Responses Associated With the Albino Locus in Mice. *Behavior Genetic* **1**: 249-255.
- Pavlidis M, Digka N, Theodoridi A, Campo A, Barsakis K, Skouradakis G, Tsalafouta A. 2013. Husbandry of Zebrafish, *Danio Rerio*, and the Cortisol Stress Response. *Zebrafish* **10**: 524–531.
- Parichy DM. 2021. Evolution of pigment cells and patterns: recent insights from teleost fishes. *Current Opinion in Genetics & Development* **69**: 88–96.
- Price AC, Weadick CJ, Shim J, Rodd FH. 2008. Pigments, patterns, and fish behavior. *Zebrafish* **5**: 297-307.
- Protas M, Hersey C, Kochanek D. 2006. Genetic analysis of cavefish reveals molecular convergence in the evolution of albinism. *Nature Genetics* **38**: 107–111.
- Pryke SR, Griffith SC. 2006. Red Dominates Black: Agonistic Signalling among Head Morphs in the Colour Polymorphic Gouldian Finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**: 949-957.
- Raihani NJ, McAuliffe K. 2012. Does Inequity Aversion Motivate Punishment? Cleaner Fish as a Model System. *Social Justice Research* **25**: 213–231.
- Reist JD, Bodaly RA, Fudge KJ, Cash KJ, Stevens TV. 1987. External scarring of whitefish, *Coregonus nasus* and *C. clupeaformis* complex, from the western Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology* **65**: 1230–1239.
- Ren JQ, McCarthy WR, Zhang H, Adolph AR, Li L. 2002. Behavioral visual responses of wild-type and hypopigmented zebrafish. *Vision Research* **42**: 293–299.
- Richter CPA. 1922. A behavioristic study of the activity of the rat. *Comparative Psychological Monographs* **1**: 1–55.
- Riley RJ, Gillie ER, Horswill C, Johnstone RA, Boogert NJ, Manica A. 2019a. Coping with strangers: how familiarity and active interactions shape group coordination in *Corydoras aeneus*. *Royal Society Open Science* 6 (e190587) DOI:10.1098/rsos.190587.
- Riley RJ, Gillie ER, Savage JL, Boogert NJ, Manica A, Jungwirth A. 2019b. The role of tactile interaction in flight responses in the Bronze Cory catfish (*Crydoras aeneus*). *Ethology* **125**: 810-820.
- Riley RJ, Roe TP, Gillie ER, Manica A. 2020. The development of tactile social interactions in *Corydoras aeneus* larvae. *Behaviour* **157**: 515-539.
- Rivkees SA. 2007. The Development of Circadian Rhythms: From Animals to Humans. *Sleep Medicine Clinics* **2**: 331–341.
- Robins A. 2005. Lateralized visual processing in anurans: New vistas through ancienteyes. *Bioscience* **1**: 462-473.

- Rocha FC da, Casatti L, Carvalho FR, Silva AM da. 2009. Fish assemblages in stream stretches occupied by cattail (Typhaceae, Angiospermae) stands in Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology* **7**: 241–250.
- Roche DG, Amcoff M, Morgan R, Sundin J, Andreassen AH, Finnøen MH, Lawrence MJ, Henderson E, Norin T, Speers-Roesch B, Brown C, Clark TD, Bshary R, Leung B, Jutfelt F, Binning SA. 2020. Behavioural lateralization in a detour test is not repeatable in fishes. *Animal Behaviour* **167**: 55–64.
- Rodgers GM, Kelley JL, Morrell LJ. 2010. Colour change and assortment in the western rainbowfish. *Animal Behaviour* **79**: 1025–1030.
- Rogers LJ. 2000. Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain Lang* **73**: 236–253.
- Rogers LJ. 2002. Lateralised brain function in anurans: Comparison to lateralisation in other vertebrates. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain, and Cognition* **7**: 219–239.
- Rowland WJ, Bolyard KJ, Jenkins JJ, Fowler J. 1995. Video playback experiments on stickleback mate choice: female motivation and attentiveness to male colour cues. *Animal Behaviour* **49**: 1559–1567.
- Russell PA. 1973. Relationship between exploratory behaviour and fear: A review. *British Journal of Psychology* **64**: 417–433.
- Sadoul B, Evouna Mengues P, Friggens NC, Prunet P, Colson V. 2014. A new method for measuring group behaviours of fish shoals from recorded videos taken in near aquaculture conditions. *Aquaculture* **430**: 179–187.
- Salva OR, Regolin L, Mascalonzi E, Vallortigara G. 2012. Comparative cognition and Behavior Reviews. Cerebral and behavioural asymmetries in animal social recognition **7**: 110-138.
- Sánchez-Vázquez FJ, Madrid JA, Zamora S, Tabata M. 1997. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms in the goldfish is mediated by a feeding-entrainable circadian oscillator. *Journal of Comparative Physiology A* **181**: 121–132.
- Santostefano F, Fanson KV, Endler JA, Biro PA. 2019. Behavioral, energetic, and color trait integration in male guppies: testing the melanocortin hypothesis. *Behavioral Ecology* **30**: 1539-1547.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc., New York.
- Sathyaruban S, Uluwaduge DI, Yohi S, Kuganathan S. 2021. Potential natural carotenoid sources for the colouration of ornamental fish: a review. *Aquaculture International* **29**: 1507–1528.
- Searle SR, Casella G, McCulloch CE. 1992. Variance Components. *Wiley Series in Probability and Statistics* **6**: 168–231.
- Sfakiotakis M, Lane DM, Davies JBC. 1999. Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* **24**: 237–252.

- Schartl M, Larue L, Goda M, Bosenberg MW, Hashimoto H, Kelsh RN. 2015. What is a vertebrate pigment cell?. *Pigment Cell & Melanoma Research* **29(1)**: 8–14.
- Sikkel PC, Kramer DL. 2005. Territory revisits reduce intrusion during spawning trips by female yellowtail damselfish, *Micro-spatochodon chrysurus*. *Animal Behaviour* **71**: 71–78.
- Singh P. 2010. Partial albinism in Indian Chat *Cercomela fusca*. *Indian Birds* **5**: 156.
- Slavík O, Horký P, Maciak M. 2015. Ostracism of an Albino Individual by a Group of Pigmented Catfish. *PLoS ONE* 10 (e0128279) DOI: 10.1371/journal.pone.0128279.
- Slavík O, Horký P, Maciak M. 2016a. Familiarity, prior residency, resource availability and body mass as predictors of the movement activity of the European catfish. *Journal of Ethology* **34**: 23–30.
- Slavík O, Horký P, Wackermannová M. 2016b. How does agonistic behaviour differ in albino and pigmented fish?. *PeerJ* 4 (e1937) DOI: 10.7717/peerj.1937.
- Slavík O, Horký P, Velíšek J, Valchářová T. 2020. Pupil size variation as a response to stress in European catfish and its application for social stress detection in albino conspecifics. *PLoS ONE* 15 (e024401) DOI: 10.1371/journal.pone.0244017.
- Slavík O, Horký P, Valchářová T, Pfauserová N, Velíšek J. 2022. Comparative study of stress responses, laterality and familiarity recognition between albino and pigmented fish. *Zoology* 150 (e125982) DOI: 10.1016/j.zool.2021.125982.
- Sloman KA, Armstrong JD. 2002. Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts or natural phenomena?. *Journal of Fish Biology* **61**: 1–23.
- Snekser JL, McRobert SP, Murphy CE, Clotfelter ED. 2006. Aggregation behavior in wildtype and transgenic zebrafish. *Ethology* **112**: 181–187.
- Sovrano VA, Bisazza A, Vallortigara G. 2001. Lateralization of response to social stimuli in fishes: a comparison between different methods and species. *Physiology Behaviour* **74**: 237–244.
- Sovrano VA. 2004. Visual lateralization in response to familiar and unfamiliar stimuli in fish. *Behav. Brain Research* **152**: 385–391.
- Spadella MA, Desan SP, Henriques TCBPO, Oliveira C. 2017. Variation in male reproductive system characters in Corydoradinae (Loricarioidei: Callichthyidae) reflects the occurrence of different lineages in this subfamily. *Neotropical Ichthyology* 15 (e160039) DOI: 10.1590/1982-0224-20160039.
- Spruijt BM, Bos R van den, Pijlman FTA. 2001. A concept of welfare based on reward evaluating mechanisms in the brain: anticipatory behaviour as an indicator for the state of reward systems. *Applied Animal Behaviour Science* **72**: 145–171.
- Srikulnath K, Singchat W, Laopichienpong N, Ahmad SF, Jehangir M, Subpayakom N, Muangmai N. 2021. Overview of the betta fish genome regarding species radiation, parental

care, behavioral aggression, and pigmentation model relevant to humans. *Genes & Genomics* **43**: 91–104.

Sfakiotakis M, Lane DM, Davies JBC. 1999. Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* **24**: 237–252.

Stancher G, Sovrano VA, Vallortigara G. 2018. Chapter 2 - Motor asymmetries in fishes, amphibians, and reptiles. *Progress in Brain Research* **238**: 33–56.

Stephan FK, Davidson AJ. 1998. Glucose, but not fat, phase shifts the feeding-entrainable circadian clock. *Physiology and Behavior* **65**: 227–288.

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.

Theodorakis CW. 1989. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Animal Behaviour* **38**: 496–502.

Tremblay D, FitzGerald GJ. 1979. Social organisation as an antipredator strategy in fish. *Naturaliste Canadien* **105**: 411–413.

Vallortigara G, Andrew RJ. 1991. Lateralization of response by chicks to change in a model partner. *Animal Behaviour* **4**: 187–194.

Vallortigara G, Andrew RJ. 1994. Differential involvement of right and left cerebral hemisphere in individual recognition in the domestic chick. *Behavioural Processes* **33**: 41–58.

Vallortigara G, Rogers LJ. 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioural Brain Science* **28**: 575–589.

Villegas-Ríos D, Réale D, Freitas C, Moland E, Olsen EM. 2018. Personalities influence spatial responses to environmental fluctuations in wild fish. *Journal of Animal Ecology* **87**: 1309–1319.

Volpato GL, Bovi TS, de Freitas RHA, da Silva DF, Delicio HC, Giaquinto PC, Barreto RE. 2013. Red Light Stimulates Feeding Motivation in Fish but Does Not Improve Growth. *PLoS ONE* **8** (e59134) DOI: 10.1371/journal.pone.0059134.

Wang Q, Zhang YS, Peng QL, Wen B, Gao JZ, Chen ZZ. 2022. Distinct skin morphological and transcriptomic profiles between wild and albino Oscar *Astronotus ocellatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics* **41** (e100944) DOI: 10.1016/j.cbd.2021.100944.

Webb PW, Weihs D. 1986. Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **115**: 115–127.

Wolf ME, Goodale MA. 1987. Oral asymmetries during verbal and nonverbal movements of the mouth. *Neuropsychologia* **25**: 375–396.

