

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Sociální chování ve skupině: preference známých jedinců
podle předchozí zkušenosti**

Bakalářská práce

Autor práce: Jana Pojerová

Vedoucí práce: doc. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Sociální chování ve skupině: preference známých jedinců podle předchozí zkušenosti" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 8. 4. 2015

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D. za odborné vedení a cenné rady, které mi při vzniku této práce poskytl. Dále bych ráda poděkovala Ing. Pavlovi Horkému, Ph.D. za pomoc s pokusem a statistické zpracování dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat Ing. Marii Wackermannové.

Sociální chování ve skupině: preference známých jedinců podle předchozí zkušenosti

Souhrn

Mnoho skupin zvířat má schopnost rozlišovat mezi neznámými a známými jedinci stejného druhu. Toto sociální chování již bylo prokázáno u mnoha druhů obratlovců včetně ryb. V mé bakalářské práci se zaměřím především na sociální chování ve skupině ryb, preferenci známých jedinců na základě předchozí zkušenosti. Zvířata ze vztahu se známými jedinci získávají řadu výhod, jako například ochranu, potravní výhody aj. Spojení skupin je nenáhodné, zvířata se sdružují na základně společných vlastností, jako je např. velikost těla, sociální postavení, barva těla, hustota a velikost skupiny. Pro sociální organizaci zvířat má familiarita neboli známost významné výhody. Navzájem známá zvířata neutrácejí tolik energie při soubojích a mají více času např. na hledání potravy nebo ochranu před predátory. Schopnost rozpoznávat známé jedince hraje také důležitou roli při výběru partnera. Při rozlišování mezi jedinci je také významná příbuznost zvířat. Zvířata totiž mají pozoruhodnou schopnost rozlišovat mezi příbuznými a nepříbuznými jedinci stejného druhu. Ve studiích teritoriality je zkoumána teorie drahého nepřítele (dear enemy effect), což popisuje jev, kdy jsou vlastníci určitého území méně agresivní k sousedům než k cizím jedincům, kteří neobývají žádné území.

V předkládané bakalářské práci jsem se zaměřila na sociální zkušenost jedince ve vztahu ke stresu, který je vázán k postavení na určité sociální úrovni. Studovala jsem stresové chování juvenilních sumců velkých *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, chovaných ve společné nádrži (sumci byli tedy vzájemně familiární). V dřívějších studiích byl stres měřen kontaktními metodami jako např. při odběru tělních tekutin (lymfy, krve) nebo obsahu melaninu ve vzorcích kůže. V současnosti byla vyvinuta metoda popisující míru stresu pomocí rozšíření (zmenšení) velikosti oční duhovky, kdy stresované ryby mají duhovku větší. Metoda spočívá v pořízení digitálních záznamů oka a následné měření poměru velikosti plochy oka a duhovky. Tuto metodu jsem částečně upravila pro snadnější použití tak, že jsem místo velikostního poměru částí oka měřila počet pixelů na ploše duhovky a zbytku oka. Testovala jsem hypotézu, že odlišně velký stres bude možné měřit u subdominantních a dominantních jedinců.

Klíčová slova: Ryby, sociální chování ve skupině, familiarita, příbuznost, potravní zdroje.

Social behaviour in group: preference of familiar individuals by previous experience

Summary

Many groups of animals have the ability to distinguish between familiar and unfamiliar individuals of the same species. This social behaviour has been demonstrated in many species of vertebrates, including fish. In my thesis, I will focus primarily on social behaviour in a group of fish, preference of familiar individuals on the basis of previous experience. Animals from the relationship with familiar individuals receive a number of benefits, such as protection, food benefits etc. The group connection is nonrandom, animals are grouped on the basis of common characteristics, such as e.g. body size, social status, body colour, quantity and group size. For the social organization of animals familiarity or acquaintance has significant advantages. Familiar animals do not spend so much energy on fights and have more time e.g. to search for food or protect from predators. The ability to recognize familiar individuals also plays an important part in choosing a partner. In differentiation between individuals is also a significant animal cognition. Animals do have a remarkable ability to distinguish between related and unrelated individuals of the same species. In studies of territorial principle is examined dear enemy effect, which describes the phenomenon where territory owners are less aggressive to their neighbors than to unfamiliar individuals who inhabit no territory.

In my thesis, I focused on social experience of an individual in relation to stress, which is bound to its position on particular social level. I studied stress behavior of juvenile catfish *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, reared in a common tank (catfish were thus mutually familial). In previous studies, the stress was measured by contact methods eg. by collection of body fluids (lymph, blood), or measuring melanin content in the skin samples. The degree of stress is being described by a currently developed method through extension (reduction) of the iris. A stressed fish have a larger iris. The method is based on collecting digital records of the eye and subsequent ratio measuring of size of the area of the eye to iris. I partially adjusted this method for easier use by counting number of pixels on the surface of the iris and the rest of the eye instead of measuring ratio of size of the area of the eye to iris. I tested the hypothesis that a different degree of stress will be measured at subordinate and dominant individuals.

Keywords: Fish, social behaviour in a group, familiarity, kinship, food sources.

Obsah

1. Úvod.....	7
2. Cíl práce	8
3. Literární rešerše.....	9
3.1. Úvod do sociálního chování ryb ve skupině.....	9
3.2. Klíče, podle kterých se zvířata navzájem rozlišují.....	11
3.2.1. Barva.....	11
3.2.2. Velikost.....	12
3.2.3. Pachové stopy	12
3.2.4. Příbuznost	14
3.2.5. Opakovaný kontakt (familiarita)	14
3.3. Mezidruhová familiarita.....	15
3.3.1. Příbuzenská familiarita	15
3.3.2. Familiarita na základě opakovaného kontaktu (pravá familiarita)	16
3.3.3. Příklady, kdy familiaritu zvířata využívají	18
3.3.3.1. Reprodukční chování	18
3.3.3.2. Efektivní vyhledávání potravy	19
3.3.3.3. Ochrana před predátory	20
3.3.3.4. Vyhledávání úkrytu.....	20
3.3.4. Familiarita v akvakultuře.....	20
3.4. Sociální hierarchie a familiarita	21
4. Materiál a metody	23
4.1. Ryby.....	23
4.2. Popis experimentu	23
4.3. Statistická analýza dat	25
5. Výsledky.....	26
7. Závěr	31
8. Seznam použité literatury	32

1. Úvod

Sociální zkušenost jedince bývá často studovaným objektem v etologii i behaviorální ekologii. Schopnost přenášet zkušenost z předchozích soubojů do dalších, již byla na rybách popsána, ale výsledky se soustředily především na ochotu jedinců vstupovat do dalších soubojů nebo schopnosti je vyhrávat. Doposud nebylo sledováno, jak jednotlivé jedince jejich sociální postavení stresuje nebo jak se stres mění při kontaktu s jedincem v odlišném sociálním postavení. V současnosti byla na cichlidách *Cichlidae* a lososovitých *Salmonidae* rybách vyvinuta metoda, která umožňuje měřit intenzitu stresu podle rozšíření velikosti duhovky. Metodu jsem použila v modifikované verzi, která hodnotí počet pixelů na určité ploše. Tato metoda se pak dá využít jako poměr množství pixelů v duhovce a ve zbytku plochy oka. Testovala jsem hypotézu, že odlišně velký stres bude možné měřit u subdominantních a dominantních jedinců.

Podarilo se mi potvrdit, že metoda měření velikosti duhovky pomocí sumy pixelů na zobrazené ploše je využitelná. Dále jsem potvrdila, že měření stresu pomocí změn velikosti duhovky oka lze použít u dosud nesledovaného (v tomto parametru) sumce velkého. Výsledky dále prokázaly, že sociální zkušenost z předchozích soubojů nemusí být ověřována pouze dalšími testy soubojů, ale měřením stresu. Měření stresu pomocí fotografování očí studovaných jedinců je bezkontaktní metoda, která minimalizuje přímou manipulaci s jedinci. Naměřená velikost stresu je tak pravděpodobně i přesnější, protože je snížen stres vyvolaný kontaktem s osobou provádějící experiment.

2. Cíl práce

Cílem mé bakalářské práce bylo, seznámit se blíže se sociálním chováním ryb, které vzniká na základě předchozí zkušenosti, tedy opakovaného kontaktu. Jak je v úvodu podrobně rozebráno, ryby se často sdružují do skupin, ve kterých se jedinci navzájem rozeznávají. K rozeznání používají pach, barvu a morfologii těla nebo i specifický způsob chování. Rozeznání známých jedinců je pro ryby (a zvířata obecně) velmi výhodné, především pro snižování agresivity a stresu ve skupině. Tento efekt byl na rybách výjimečně studován ve volné přírodě, ale četné laboratorní studie dokazují, že efekt rozlišení jedinců na známé a neznámé je významný při chovu ryb v akváriích a produkční akvakultuře.

Součástí mé bakalářské práce byl i laboratorní experiment, který se zabýval sociálním chováním sumce velkého. Experiment byl zaměřen na interakce mezi navzájem známými jedinci na odlišném stupni sociální hierarchie. Cílem experimentu bylo popsat, jak jsou navzájem stresováni dominantní a submisivní sumci, kteří jsou na opačných pólech sociálního žebříčku (superdominanci a supersubmisivní). Sběr dat byl proveden přímým pozorováním a fotografickým záznamem rozšíření oční duhovky, která signalizuje míru stresu určitého jedince.

3. Literární rešerše

3.1. Úvod do sociálního chování ryb ve skupině

Sociální chování je pro zvířata důležité a prospěšné. Výzkumy ukázaly, že ryby nejsou stejně sociálně přitahovány nebo naopak agresivní vůči všem jedincům stejného druhu. Obecně je známo, že zvířata rozlišují jedince stejného druhu podle příbuznosti (Hamilton, 1964). Např. evropská bobří *Castor fiber* Linnaeus, 1758, dokážou rozlišit pach příbuzných od nepříbuzných (Rosell et Bjorkoyli, 2002). Upřednostnění společného výskytu s příbuznými před nepříbuznými jedinci bylo prokázáno u lososovitých ryb. Dále bylo zjištěno, že ryby mají schopnost rozpoznat a následně se sdružovat se známými jedinci stejného druhu pouze na základě předchozí zkušenosti, resp. opakovaného kontaktu (Metcalf et Thomson, 1995; Chivers et al., 1995). Preference (neboli upřednostňování) jedinců stejného druhu na základě předchozí zkušenosti (neboli známosti) bylo dokumentováno u mnoha druhů sociálních ryb (Brown et al., 2011). Naopak méně společenské ryby interagují méně často a známost je často omezena na územní interakce, dominantní hierarchii nebo rozmnožování. Velmi překvapivou skutečností je, že ryby mohou upřednostňovat dokonce známé jedince jiného druhu před neznámými jedinci stejného druhu. Všechny tyto skutečnosti pak významně ovlivňují složení společenstev ryb v přírodním prostředí, protože mezi hejny a skupinami aktivně se pohybujících ryb vznikají stovky až tisíce interakcí v intervalu hodin a dní.

U některých druhů je preference známých jedinců zprostředkována sociálním postavením (Griffiths et Ward, 2011). Gomez-Laplaza et Fuente (2007) zjistili, že podřízené skaláry amazonské *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823) preferují společný výskyt se známými jedinci, ale pouze tehdy pokud jsou také podřízené. Když dostaly na výběr mezi známými a neznámými dominantními jedinci stejného druhu, podřízené skaláry se raději sdružovaly s neznámými jedinci. Dominantní ryby byly vystaveny stejnému testu, neprokázaly však žádnou jasnou preferenci. Podobné výsledky byly zaznamenány u komorníka běloocasého *Dascyllus aruanus* (Linnaeus, 1758), kde podřízené ryby byly vybíravější než dominantní ryby (Jordan et al., 2010).

Chivers et al. (1995) se domnívají, že známost zvyšuje výhody skupinového života a tuto skutečnost lze pozorovat na příkladu soudržnosti hejna. Hejna známých ryb jsou soudržnější než hejna neznámých ryb. Větší soudržné hejno účinně snižuje pravděpodobnost, že bude dravec schopen provést úspěšný útok (Griffiths et Ward, 2011). Skupiny známých jelečků velkohlavých *Pimephales promelas* Rafinesque, 1820, tvořily více soudržné hejno a

zapojily se více do ochranných aktivit, než bylo možné pozorovat u neznámých ryb (Chivers et al., 1995). Toto chování pravděpodobně zvyšuje míru přežití ryb v přítomnosti predátorů (Sieveres et Magurran, 2011). Známost má také významný vliv na snížení konkurence a agrese. Schopnost pstruha duhového *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) rozpoznat jednotlivce umožňuje třetím stranám pozorovatelů odhadnout konkurenční schopnost dvojice bojovníků při sledování boje. Pozorovatel pak může použít tuto informaci k posouzení své šance při jakémkoliv následujícím boji s jedním ze dvou pozorovaných bojovníků (Johnsson et Akerman, 1998). Možná, že v důsledku toho siveni *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758), kteří byli udržováni ve známých skupinách s jedinci stejného druhu, vykazovali zvýšenou schopnost přežívání a lepší tělesnou kondici, než ti držení v neznámých skupinách. Stablní sociální podmínky a snížení agresivity u známých skupin umožňují jednotlivcům strávit více času hledáním potravy nebo být ostražiti před predátory (Höjesjö et al., 1998; Griffiths et al., 2004).

Nedávný výzkum na pstruzích ukázal, že pstruzi chovaní v zajetí nevykazovali žádné preferenční sdružení oproti jedincům odchyceným v přírodě. Důsledkem toho je, že domestikace a umělý výběr mohou hluboce ovlivnit sociální chování ryb, což je skutečnost, kterou je třeba vzít v úvahu při navrhování programů pro chov ryb v zajetí (Kydd et Brown, 2009). Většina důkazů o preferenci známých jedinců na základě předchozí zkušenosti pochází z laboratorních studií. Prostorová omezení laboratorních akvárií a nepřírozené podmínky vytváří prostředí, kde je množství opakovaných interakcí mezi libovolnými dvěma rybami uměle velké. Kromě toho recirkulace vody a zvýšená koncentrace pachových podnětů v laboratorních akváriích může umožnit snazší rozpoznávání příbuzných (Griffiths et Armstrong, 2000). Bylo však také prokázáno, že skupina ryb stejného druhu ztratí schopnost rozpoznat jednotlivé ryby v důsledku nízké heterozygotnosti v laboratorní populaci (Kydd et Brown, 2009). Dalším vysvětlením může být nepřítomnost dravců, kvůli nimž by ryby tvořily známá hejna (Sieveres et Magurran, 2011).

Výsledky studií ve volné přírodě jsou poněkud nejednoznačné, u některých z nich, například při výzkumu Helfmana et al. (1984) u okouna žlutého *Perca flavescens* (Mitchill, 1814) nebo tuňáka pruhovaného *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758), nebyly nalezeny žádné důkazy o opakovaném spojení mezi jednotlivými rybami v populaci (Hilborn, 1991). Je nutno podotknout, že je obtížné pozorovat jedince v přírodních podmínkách (Brown et al., 2011). Živorodky duhové *Poecilia reticulata* Peters, 1859, vyskytující se v proudných úsecích s vysokým predačním tlakem se více sdružují do soudržnějších hejn než jedinci žijící v úsecích toku s nižší mírou predačního nebezpečí (Sieveres et Magurran, 2011). Je třeba získat

z terénních studií více údajů, aby nám poskytly větší pochopení významu příbuznosti a známosti pro ryby ve volné přírodě. Nejnovější technologický pokrok nám pomůže získat jasnější představu o vzorech příbuznosti a známosti mezi volně žijícími rybami (Brown et al., 2011).

3.2. Klíče, podle kterých se zvířata navzájem rozlišují

Zvířata jsou schopna rozlišovat mezi jednotlivci, na velmi obecných základech jako je druh, velikost těla, barva. Rybám tato schopnost umožňuje rozpoznat příbuzné nebo známé jedince a zvyšuje celkovou kondici, snížení energetických nákladů na reprodukci a snižuje vzájemnou konkurenci (Ward et Hart, 2003). Například střevle potoční *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) jsou schopné rozlišovat mezi jedinci stejného druhu podle konkurenční schopnosti a upřednostňují hejno se slabými konkurenty, kteří snižují jejich vlastní náklady na soutěž (Metcalf et Thomson, 1995). Je pravděpodobné, že rozpoznávání na základě vizuálních podnětů funguje ve spojení s rozpoznáváním na základě pachových stop, každé umožňuje různé úrovně rozpoznávání (Griffiths et Ward, 2011). Bylo zjištěno, že při použití pouze vizuálních podnětů u střevle nebyla prokázána žádná preference k známým jedincům (Brown et Smith, 1994). Ward et al. (2004) uvádí, že stejně tomu bylo i u koljušek tříostných *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758. U tilápie nilské *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) byly zapotřebí ještě i čichové podněty pro úplné rozpoznání jedinců stejného druhu (Giaquinto et Volpato, 1997).

3.2.1. Barva

Některé samice si vybírají svého partnera podle zbarvení těla. Zbarvení samečků odpovídá jejich zdravotnímu stavu. Změny ve zbarvení mohou být zapříčiněny například působením parazitů, kteří zhorší jejich zdravotní stav a sníží intenzitu jejich zbarvení (Milinski et Bakker, 1990). Například samice koljušek si vybíraly samce s výrazným zbarvením. Při experimentu za využití zeleného světla došlo ke změně původního zbarvení samců a samice nejevily žádný zájem pro dříve preferované samce (Heywood, 1989). Griffiths et Maguran (1997a, 1998) uvádí, že rozpoznání konkrétních jedinců na základě vizuálních podnětů bylo prokázáno také u živorodky duhové. Samičky živorodek preferují páření se samci projevující neznámé barevné vzory. Dávají přednost zářivě barevným samcům s oranžově pigmentovanými skvrnami na kůži (Houde, 1997). To vysvětluje extrémní fenotypové změny

nalezené v přírodních populacích živorodek duhových (Sieveres et Magurran, 2011). Juvenilní atlantský losos *Salmo salar* Linnaeus, 1758, signalizuje svoji submisivitu známým dominantním jedincům ztmavnutím zbarvení těla (O'Connor et al., 2000).

3.2.2. Velikost

Ryby mohou snadno rozlišovat mezi jedinci stejného druhu na základě morfologických rozdílů. Hejna podobně velkých jedinců minimalizují riziko predace a maximalizují hledání potravy (Krause et al., 1996). Jedinci podobní velikostí jsou upřednostňováni makrelami obecnými *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758, sledi obecnými *Clupea harengus* Linnaeus, 1758 (Pitcher et al., 1985) a střevlemi potočními (Pitcher et al., 1986; Theodorakis, 1989). Stejně tomu je u koljušek tříostných. Při experimentu jim bylo umožněno vybrat si mezi skupinami malých a velkých jedinců. Koljušky upřednostňovaly společnost ryb odpovídající jejich tělesné velikosti: malé ryby s malými a velké ryby s velkými (Ranta et al., 1992; Krause et al., 1996). Také fundul páskovaný *Fundulus diaphanus* (Lesueur, 1817) dostal na výběr mezi dvěma hejny, která se lišila ve velikosti. Při ohrožení se raději spojil s větším hejnem, ale pouze tehdy pokud byly ryby v daném hejnu stejné velikostní třídy jako testované ryby. V opačném případě se raději spojil s hejnem stejně velkých ryb, bez ohledu na velikost celého hejna (Krause et al., 1994).

3.2.3. Pachové stopy

Známosti je dosaženo nejen prostřednictvím přímého kontaktu s jedinci, ale také jejich pachovými stopami. Pokud pach odpovídá již dříve známému pachu, umožňuje vyhnout se potenciálně nebezpečným a energeticky náročným interakcím s vlastníkem území, nebo sousedem (Fanjul et Zenuto, 2013). U mnoha savců, zejména hlodavců, tvoří chemické signály hlavní komunikační kanál (Hurst, 2009). Život v podzemí ukládá omezení, týkající se používání vizuálních signálů. Chemické podněty přetrvávají v životním prostředí za nepřítomnosti odesílatele, většinou uložené kolem otvorů do tunelů a poskytují tak efektivní způsob komunikace pro osamělé podzemní druhy. Pachy zprostředkují širokou škálu informací o odesílateli, jako je druh, pohlaví, příbuznost, reprodukční stav, zdraví, vitalita a hladiny hormonů. Mnoho zvířat je schopno rozlišovat mezi pachy, se kterými se již setkali (známé) a které jsou nové (neznámé). V laboratorních studiích u polygynních podzemních hlodavců tukotuko talarských *Ctenomys talarum* Thomas, 1898, bylo zjištěno, že samice dávají přednost

novým samcům, poté co jim byly nabídnuty dva pachy od známého a nového samce (Fanjul et Zenuto, 2013).

Chemická signalizace má velký význam ve vodním prostředí, voda působí jako prostředek k rozptýlení pachové stopy a zároveň jako rozpouštědlo. Chemické podněty mohou být zvláště užitečné, když je vizuální komunikace omezena, například za tmy nebo v hluboké a kalné vodě (Griffiths et Ward, 2011). Kvalita prostředí (např. průhlednost vody) ovlivňuje odpověď ryb na chemické podněty (Hartman et Abrahams, 2000; Brown, 2003). Vlivem zhoršených podmínek prostředí nemohou ryby rozpoznat příbuzenské pachové stopy, což může vysvětlit, proč se některým studiím nepodařily najít žádné vzorce příbuzenského chování (Beacham, 1989; Ojanguren et al., 1999). Chemická komunikace zprostředkovává interakce mezi rybami v řadě různých kontextů jako volba partnera (Milinski et al., 2005), migrující hejna (Dittman et Quinn, 1996), rozpoznání predátora (Wisenden, 2000) nebo dominance (Bryant et Atema, 1987). Obecná forma poznávání na základě pachových podnětů byla dokumentována u stěvlí a koljušek (Brown et Smith, 1994). Recirkulace vody a zvýšená koncentrace pachových stop podnítlí zvýšenou agresivitu dominantních ryb, ale pouze k nepřibuzným podřízeným. Když voda volně proudí, není možné najít rozdíl v agresivitě mezi příbuznými a nepřibuznými. To naznačuje, že sdružování se s příbuznými může být výhodné, ale pouze v tůních, kde voda více cirkuluje než v peřejnatých úsecích (Griffiths et Armstrong, 2000). V přírodních potocích a řekách mohou být výhody příbuzenského výběru modulovány podle místních podmínek proudění vody.

U ryb je častý kanibalismus, např. samci slunečnice obecné *Lepomis macrochirus* Rafinesque, 1819, rozlišují mezi pachy vlastních a nepřibuzných potomků (Neff et Sherman, 2005).

Výsledky studií na evropských bobrech ukázaly, že bobři používají pachy k rozlišení mezi známými sousedy a cizinci (Temeles, 1994). Bobři reagují méně agresivně na kontakt se známými sousedy než na průniky neteritoriálních jedinců – cizinců (Rosell et Bjorkoyli, 2002). Tyto reakce byly prokázány právě na základě pachových stop, které bobři vytvářejí pomocí análních žláz. Palphramand et White (2007) potvrdili podobné výsledky u ochrany teritorií jezevců *Meles meles* (Linnaeus, 1758). Rosell et al. (2008) u hrabošů *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) a jihoamerických myší tukotuko talarských (Zenuto, 1999). Model chování, kdy držitel teritoria vykazuje více agresivního chování k neznámému cizinci, než ke známému sousedu se nazývá teorie drahého nepřítele (Temeles, 1994).

3.2.4. Příbuznost

Ve volné přírodě mohou být v jedné skupině ryby známé, které jsou však navíc příbuzné. V poslední době bylo zjištěno, že příbuznost stačí pro vyvolání preferenčního vztahu ve skupině nedospělých pestřenců *Neolamprologus pulcher* (Trewavas et Poll, 1952). Preference pro neznámé příbuzné byla prokázána u atlantského lososa, sivena severního, pstruha duhového, okouna říčního *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, koljušky tříostné, živorodky duhové (Griffiths et Ward, 2011). Schopnost rozpoznat příbuzné je důležitá, protože tvorba a udržování stabilních příbuzenských skupin poskytuje mnoho potenciálních výhod. Přímá výhoda z příbuzenského rozlišování je snížení úrovně agresivity mezi skupinami příbuzných ve srovnání s nepříbuznými, snižuje riziko zranění a zvyšuje zdatnost (Ward et Hart, 2003). Sourozenci umístění společně v akváriích vykazovali shodný růst, což v důsledku vyvolá snížení velikostních rozdílů ve skupině (Brown et al., 1996). Příbuzné ryby mají také menší teritoriální nároky (Brown et Brown, 1993a; Greenberg et al., 2002; Gerlach et al., 2007). Za určitých okolností jako např. výběr partnera může příbuzenské rozpoznávání předejít rizikům příbuzenského křížení (Greenberg et al., 2002). Tato hypotéza byla prokázána u koljušek, kdy se samice vyhne samčím sourozencům, a dává přednost páření s nepříbuznými samečkami (Frommen et Baker, 2006). Během zimy se juvenilní lososi přednostně sdružují s nepříbuznými, aby se vyhnuli sdílení území s příbuznými (Griffiths et al., 2003) a vyšší konkurenci v rámci stejného behaviorálního modelu (Waldman, 1988).

3.2.5. Opakovaný kontakt (familiarita)

Při studii mořských pstruhů *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, bylo prokázáno, že známost stabilizuje dominantní hierarchii a obecně snižuje počet agresivních interakcí mezi rybami (Höjesjö et al., 1998). Výzkum na juvenilních pstruzích podpořil hypotézu, že jedinci ve známých skupinách mohou trávit více času hledáním potravy nebo obraně proti predátorům. Pstruzi reagovali rychleji na útok simulovaného predátora a shromáždili více potravních položek ve skupině známých než ve skupině neznámých (Griffiths et al., 2004). Mezi známými jedinci ve skupině se informace šíří efektivněji (Swaney et al., 2001). Aby se známost vyvíjela, vyžaduje časté interakce mezi jedinci. Stejně jako v případě příbuzenské familiarity, rozpoznání známých může také ovlivnit výběr partnera. Např. samci živorodek duhových preferovali spíše neznámé samice. Použili tuto strategii pro efektivnější distribuci vlastních genů (Kelley et al., 1999). Hager et Helfam (1991) uvedli, že větší velikost skupiny je obvykle spojena s většími výhodami. Ve studii na střevlích, pokusní jedinci dostali na výběr mezi malým hejnem známých

ryb a velkým hejnem neznámých ryb. Střevle ukázaly preferenci pro malé hejno známých ryb. Tato preference naznačuje výhody plynoucí se sdružení známých ryb (Ward et Hart, 2003). Ryby mohou zvýšit stres, když jsou k nim přidáni neznámí jedinci stejného druhu (Martins et al., 2005; Slavík et al., 2011).

3.3. Mezidruhová familiarita

Známost nebyla popsána jen u jedinců stejného druhu, ale také mezi různými druhy. K tomuto jevu dochází především v prostředí, kde se společně vyskytuje několik druhů. Například bylo prokázáno, že jelec tloušť *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) se raději spojil se známými střevlemi potočními než s neznámými jedinci stejného druhu (Ward et al., 2003). Postupný rozvoj známosti je závislý na učícím procesu, ryby jsou schopné velmi rychlého učení identit. V případě, že známé jedince od sebe oddělíme, dojde k postupnému poklesu preference známosti (Griffiths et Ward, 2011). Například studium známosti u koljušek tříostných odhalilo postupné zvyšování známosti během 4 týdenních období sdružování a následně snížení známosti přes 4 týdenní období izolace (Utne-Palm et Hart, 2000). Při preferenční asociaci hraje důležitou roli stanoviště a hustota obyvatelstva, totožnost známosti klesá s rostoucí velikostí hejna (Griffiths et Magurran, 1997a; Johnsson, 1997).

3.3.1. Příbuzenská familiarita

Mnoho ryb má schopnost rozlišovat příbuzné od nepříbuzných. Tato schopnost byla dobře popsána u nedospělých anadromních druhů ryb, jako je atlantský losos (Brown et Brown, 1992; Moore et al., 1994), losos kisuč *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792), (Quinn et Busack, 1985), siven severní (Olsen, 1989; Winberg et Olsen, 1992; Olsen et al., 1998), pstruh duhový (Brown et Brown, 1992; Brown et al., 1993). Dále se prokázala také u koljušek tříostných (VanHavre et FitzGerald, 1988; FitzGerald et Morrissette, 1992) a živorodek duhových (Warburton et Lees, 1996). Bylo zjištěno, že nedospělé koljušky rozliší a přednostně se sdružují se sourozenci než s nepříbuznými jedinci, pokud mají k dispozici vizuální i čichové podněty (VanHavre et FitzGerald, 1988), avšak samotné čichové podněty vliv neprokázaly (Steck et al., 1999). Fraser et Keenleyside (1995) zjistili, že kančíci příčnopruzí *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther, 1867) a kančíci citronoví *Cichlasoma citrinellum* (Günther, 1864) poskytují vysoký stupeň rodičovské péče o mláďata a mají schopnost rozlišit příbuzné od nepříbuzných potomků (McKaye et Barlow, 1976). Teorie příbuzenského výběru nebyla

průkazná ve volné přírodě, zatímco v laboratorních studiích ano. Jedno z možných vysvětlení je chov rodinných skupin v laboratořích (Quinn et Hara, 1986; Winberg et Olsen, 1992). Avšak siven severní chovaný v izolaci od fáze jikry nerozlišuje příbuzné od nepříbuzných, což naznačuje, že vzor poznávání, kterým ryby rozlišují sourozence od nepříbuzných jedinců, je pravděpodobně naučený (Winberg et Olsen, 1992; Olsen et Winberg, 1996).

U atlantského lososa bylo zjištěno, že podřízení jedinci byli schopni zvýšit svůj příjem potravy na území dominantního příbuzného (Griffiths et Armstrong, 2002). Rychlejší růst byl zaznamenán mezi podřízenými příbuznými jedinci oproti podřízeným nepříbuzným u lososů a pstruhů duhových (Brown et al., 1996b).

Příbuzenské rozpoznávání je potenciálně důležité pro výběr partnerů, vyloučení kanibalismu a zabránění nákladů na inbreeding. U duhovek eachamských *Melanotaenia eachamensis* Allen et Cross, 1982, samice ukázaly schopnost rozlišit příbuzné a při výběru partnera dávaly přednost nepříbuzným jedincům, aby se pravděpodobně vyhnuly potenciálnímu příbuzenskému křížení (Arnold, 2000). Podobně u lososů vznikla generace potomků s vysokou genetickou diverzitou z nepříbuzenského křížení (Griffiths et Armstrong, 2001).

3.3.2. Familiarita na základě opakovaného kontaktu (pravá familiarita)

Schopnost rozlišit známé a neznámé jedince stejného druhu byla prokázána u široké škály druhů ryb např. slunečnice obecné, koljušek tříostných, živorodek duhových, jelečků velkohlavých (Griffiths, 2003) a předpokládá se, že se jedná o běžnou, všeobecnou vlastnost. U přirozených populací živorodek duhových bylo zjištěno, že známost je závislá na individuálním rozpoznávání a že existuje horní limit na počet známých, které si je schopen jedinec zapamatovat (Griffiths et Magurran, 1997b). Kohouti kura domácího *Gallus gallus domestica*, se častěji a déle popelili, když byli se známými slepicemi na rozdíl od neznámých (Shimmura et al., 2010). Jehňata *Ovis Linnaeus*, 1758, méně bečela v přítomnosti stejně starých jehňat, poté co byla oddělena od své matky (Porter et al., 2001). Ve studii čmelíkovce dravého *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, 1957, bylo zjištěno, že gravidní samice se přednostně sdružovaly se známými samicemi a nakladly vajíčka na společná místa. Orientovaly se podle pachových podnětů (Muleta et Schausberger, 2013). Pstruh duhový vykazuje méně agresivního chování při obraně teritoria a tím snižuje cenu energeticky nákladných soubojů (Johnsson, 1997; Johnsson et Akerman, 1998). Snížení agresivity mezi známými rybami bylo dokumentováno u koljušek, pstruhů duhových, lososů atlantských, tilápií nilských. Význam těchto zjištění může být klíčový pro manažery v oblasti rybolovu, kteří chtějí snížit úmrtnost

snížením agrese a zvýšit růst. Skupiny známých sivenů severních ukázaly lepší tělesnou kondici a zvýšené přežívání během tří týdnů, pravděpodobně v důsledku snížené hladiny agresivity, což rybám umožnilo prodloužit dobu na vyhledávání potravy než u neznámých jedinců (Seppa et al., 2001).

Při studiích teritoriality je popisován jev známý jako „teorie drahého nepřítele“ (DEE) kdy jsou držitelé určitého území méně agresivní vůči sousedům než k cizincům. (Rosell et al., 2008). Cizinci se snaží získat území a představují tak pro držitele území větší hrozbu než sousedé (Temeles, 1994; Booksmythe et al., 2010). Sousední známí držitelé území spolu udržují vztahy, které jim umožní vypořádat se v budoucnosti s neznámými vetřelci (Jaeger, 1981; Ydenberg et al., 1988). Interakce s méně ohrožujícím sousedem představuje neekonomické ztráty energie, která by mohla být lépe využita při obraně území před vetřelci (Rosell et al., 2008). Známost snižuje energetické ztráty způsobené opakovanými boji s konkurenty. Zdá se, že chov ryb známých jedinců stejného druhu je výhodný s ohledem na hospodaření s energií, růstu a přežití ryb (např. Seppa et al., 2001; Slavík et al., 2011). Tento jev je možné pozorovat u mnoha druhů teritoriálních savců (Rosell et Bjorkoyli, 2002), ptáků (Hyman, 2005), ryb (Leiser, 2003), plazů a obojživelníků (Jaeger, 1981) i bezobratlých (Langen et al., 2000). Například ve studii houslisty *Uca mjoebergi* Rathbun, 1924, experimentálně manipulovali s jedinci a jejich územím. Souboje mezi vlastníky území a cizinci byly delší a více se stupňovaly než boje mezi sousedními obyvateli (Booksmythe et al., 2010). Známost mezi jedinci nezprostředkovala žádné snížení intenzity boje, předchozí zkušenost se sousedem neumožní předvídat schopnosti daného jedince při změně situace. U hraboše bylo zjištěno, že samci vynaloží větší úsilí na obranu území než samice a dokáží rozlišovat mezi sousedy a cizinci (Rosell et al., 2008). Avšak ve studii vlhovce červenokřídleho *Agelaius phoeniceus* (Linnaeus, 1766) bylo prokázáno, že na rozdíl od DEE, vlastníci území byli více agresivní k sousedům než k cizincům, což vysvětluje, že rozlišují jedince na základě předchozí zkušenosti (Olendorf et al., 2004). Leguánovec obojkový *Crotaphytus collaris* (Say in James, 1823) vykazoval zvýšenou agresivitu vůči známým sousedům, v okamžiku kdy překročili jeho územní hranici. V neutrální oblasti se k sousedům chovali méně agresivně. Mohou tedy rozpoznat a reagovat na potenciální zvýšení hrozby, kterou představuje známý jedinec v nových podmínkách (Husak et Fox, 2003).

Rosell et Bjorkoyli (2002) uvedli, že území je prostor bráněn nejen jednotlivci, ale i skupinou jako celkem. Hlodavci tukotuko talarští získávají pomocí pachů informace o majiteli nory. Pomocí těchto informací obě pohlaví moduluje svoji agresivitu při územních

a reprodukčních činnostech. Samci reagují méně agresivně, když se setkají se známými samci a samice také vykazují nízkou agresi během námluv při setkání se známými samci (Fanjul et Zenuto, 2013).

V akvakultuře se využívá třídění ryb k vyrovnání dostupnosti zdrojů pro jedince stejného druhu. Často diskutovaným problémem je nevyvážené využití zdrojů (potrava, úkryty) ze strany dominantních jedinců což má za následek vytvoření skupiny znevýhodněných podřízených ryb různých velikostí (Alanara et al., 2001; Brannas, 2008). Při třídění jsou dominantní jedinci eliminováni a ve výsledku se předpokládá, že sociální hierarchie neomezuje růst subdominantních jedinců (Martins et al., 2005).

Slavík et al., (2011) měřili prostorové rozložení juvenilních sumců velkými pomocí pasivních integrátorových transpondérů a spotřeby energie fyziologickými senzory. Výsledky studie ukázaly, že spotřeba energie během kontaktu se známými jedinci stejného druhu byla nižší v porovnání se spotřebou energie během kontaktu s neznámými jedinci. Třídění je akutním stresorem (Conte, 2004), stejně velké ryby ztrácí energii v soutěži o zdroje a sociální hierarchie je založena na schopnosti jednotlivců a úrovni fitness. Nicméně odstranění větších ryb z populace nemusí nutně zvýšit růst menších ryb, ale může vyvolat pouze změny v jejich chování. Homogenní skupina ryb může dokonce vykazovat vyšší agresivitu ve srovnání s heterogenními jedinci, u nichž se úroveň agresivity liší (Martins et al., 2005). Studium migrace pstruhů duhových ukázala, že jedinci tvoří časová a prostorově trvalá hejna v severním Pacifiku (Klimley et Holloway, 1999). U sledů tichomořských *Clupea pallasii* Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1847, bylo zjištěno, že tvořili sdružení známých jedinců, které přetrvaly po dobu několika let a na značné vzdálenosti (Hay et McKinnell, 2002).

3.3.3. Příklady, kdy familiaritu zvířata využívají

Ryby jsou schopné rozpoznávat známé jedince v různých situacích. Výhody ze sdružování se známými jedinci jsou využívány např. při hledání potravy a úkrytu, antipredátorského chování nebo reprodukčního chování (Griffiths, 2003).

3.3.3.1. Reprodukční chování

Samci dávají přednost novým samicím než opětovnému páření se bývalými partnerkami. U samců křečků zlatých *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839) bylo zjištěno, že preferují nové samice (Johnston et Rasmussen, 1984). Steiger et al. (2008) zjistili, že také samečci hrobařika malého *Nicrophorus vespilloides* Herbst, 1784, si raději vybrali nové

samičky. Samci živorodek duhových dokáží rozlišit u samic, zda se již v minulosti pářily nebo jestli byly již někdy oplodněné a dávají pak přednost doposud neoplozeným samicím (Sieveres et Magurran, 2011). V experimentu s polyandrickými štirky *Cordylochernes scorpioides* (Linnaeus, 1758) bylo prokázáno, že samice jsou vnímavější k novým partnerům. Samci, kteří se znovu setkali s partnerkou po 1,5hod. od prvního páření, byli ochotní se spojit se stejnou samicí a ne s novou partnerkou (Zeh et al., 1998). Podobně samci cvrčků krátkokřídlých *Gryllodes sigillatus* (Walker, 1875) se raději spojili se samicemi, které již předtím nakryli, než s novými samicemi (Gershman et Sakaluk, 2009). Evropský bobr i bobr kanadský *Castor canadensis* Kuhl, 1820, jsou monogamní (což je vzácné u hlodavců), silně teritoriální a tak agresivní setkání není neobvyklé (Rosell et Bjorkoyli, 2002).

Pro monogamní jedince známost umožňuje poznání a výběr předešlých partnerů za účelem páření, ale umožňuje také poznání a vyhýbání se známým samcům, podporuje tak získání vzácných genotypů od neznámých samců. Při laboratorních studiích na hlodavcích tukotuko talarských ve dvou výběrových experimentech bylo zjištěno, že si samice vybírají nové samce. Pravděpodobně je tomu tak kvůli nové genetické kombinaci, která by jim zajistila prosperující potomstvo (Fanjul et Zenuto, 2013).

3.3.3.2. Efektivní vyhledávání potravy

U živorodek duhových schopnost rozlišit známé a neznámé jedince může poskytnout výhody při hledání potravy. Informace o zdroji potravy se přenáší mnohem rychleji a efektivněji mezi známými jedinci než mezi neznámými (Lachlan et al., 1998; Swaney et al., 2001). U koljušek skupiny známých jedinců našly potravní místa rychleji než skupiny neznámých ryb, vyšší rychlost zvyšovala příjem krmiva pro známé ryby (Ward et al., 2005). V přírodních podmínkách se ryby navzájem sdružují pro nalezení potravy a vhodného prostředí. Ryby volí mezi výběrem, zda zdroje monopolizovat nebo sdílet část dostupných zdrojů s blízkými příbuznými. Porovnávají náklady a budoucí výhody, které jim plynou ze spojení. U mladých atlantských lososů bylo zjištěno, že dominantní jedinci monopolizovali území s potravou, dokud nebyli nasyceni. Nicméně po dosažení nasycení dominantních ryb sdíleli přebytečnou potravu s podřízenými sousedy v případě, že byli jejich blízcí příbuzní (Griffiths et Armstrong, 2002).

3.3.3.3. Ochrana před predátory

Při přiblížení potenciálního predátora ryby odhadnou jeho motivační stav a pravděpodobnou hrozbu a raději se obrátí na dravce ve spolupráci s kooperativními jedinci (Milinski et al., 1990a). Milinski et al. (1990b) ve studii na koljuškách zjistili, že mají tendenci provádět inspekční chování ve dvojicích. Posuzují pravděpodobnost útoku u potenciálního predátora. Stejně tak živorodky duhové jsou schopny zapamatovat si kooperativní jedince a při útoku predátora se raději spojí s těmito jedinci. Ve studii na střevlích bylo prokázáno, že známost a sdružování se do skupin při útoku predátora je velmi důležité. Když jsou střevle vystaveny predační hrozbě, skupiny známých ryb tvořily soudržnější hejna a vykazovaly více antipredačního chování než skupiny složené z neznámých ryb (Chivers et al., 1995). Při experimentu na mořských pstruzích bylo zjištěno, že pstruzi častěji zvítězili v bojích proti známým soupeřům oproti neznámým, což naznačuje, že si mohou zapamatovat jednotlivé protivníky a jejich bojové schopnosti (Höjesjö et al., 1998).

3.3.3.4. Vyhledávání úkrytu

U volně žijících ryb úkryt hraje klíčovou roli v přežití. Umožňuje překonávat nepříznivé přírodní prostředí, vysoké proudění, nadměrnou intenzitu světla nebo ochranu před predátory. Snížená agresivita může vést ke zvýšené schopnosti jednotlivých ryb investovat do vyhledávání potravy a růstu než do územní obrany (Griffiths et Armstrong, 2001). Ve studii příbuzných mladých atlantských lososů bylo zjištěno, že mají spíše překrývající se územní okrsky než pevná území (Griffiths et Armstrong, 2002). U samic hraboše bylo zjištěno, že mají utvořen sociální systém, který se vyznačuje rozsáhlým sdílením území s ostatními samicemi. Uskupení je však pouze mezi příbuznými samicemi, které je pravděpodobně spojené s obranou proti neznámým jedincům stejného druhu (Rosell et al., 2008). Úkryty jsou často využívány více jedinci. Např. studie na juvenilních sumcích prokázala, že jedinci jsou schopni obsazovat úkryt podle klíče familiarity. Pokud úkryt obsadil jedinec známý pro určitou skupinu sumců, tyto známí jedinci pak obsazovali úkryt s větší pravděpodobností než neznámí jedinci (Slavík et al., 2012).

3.3.4. Familiarita v akvakultuře

Jak již bylo výše uvedeno, známost zvyšuje přežívání, zlepšuje tělesnou kondici ryb, snižuje stres a agresivitu mezi jednotlivci. Tím se snižuje výdej energie vynaložené na souboje

mezi jedinci. U sumecků velkých byla spotřeba energie během kontaktu se známými jedinci stejného druhu nižší v porovnání se spotřebou energie při kontaktu s neznámými jedinci (Slavík et al., 2011). Při experimentu na sivenech Seppa et al. (2001) zjistili, že ryby, které byly společně v jednom akváriu od narození, rostly lépe, zvyšovala se jejich hmotnosti i velikost. Rozdíly ve velikosti byly menší mezi známými siveny na rozdíl od skupin neznámých jedinců. Skupiny známých pstruhů lépe využívaly potravní zdroje. Snížily se u nich vzdálenosti mezi sousedy a častěji vyhrávali v soubojích mezi známými jedinci (Höjesjö et al., 1998). Tato zjištění jsou důležitá pro manažery v oblasti rybolovu, kteří díky těmto informacím mohou pozměnit struktury společenstev a využít tak výhod s nimi spojených, např. zvýšení růstu ve skupinách známých ryb.

3.4. Sociální hierarchie a familiarita

Ryby jsou schopné rozlišovat mezi skupinami složenými ze známých dominantních a podřízených jedinců. U skalár amazonských bylo zjištěno, že známost a sociální status hraje důležitou roli při výběru hejna. Dominantní a podřízení jedinci dostali na výběr mezi hejny složenými ze známých dominantních jedinců stejného druhu a neznámých dominantních jedinců a dalších, složených ze známých podřízených jedinců stejného druhu a neznámých podřízených. Výsledky ukázaly, že podřízené ryby se raději sdružovaly se známými podřízenými a v případě, že hejna byla složena pouze z dominantních jedinců, dávaly přednost neznámým jedincům. Oproti tomu u dominantních jedinců nebyla pozorována žádná významná preference pro určitou skupinu jedinců (Gomez-Laplaza et Fuente, 2007).

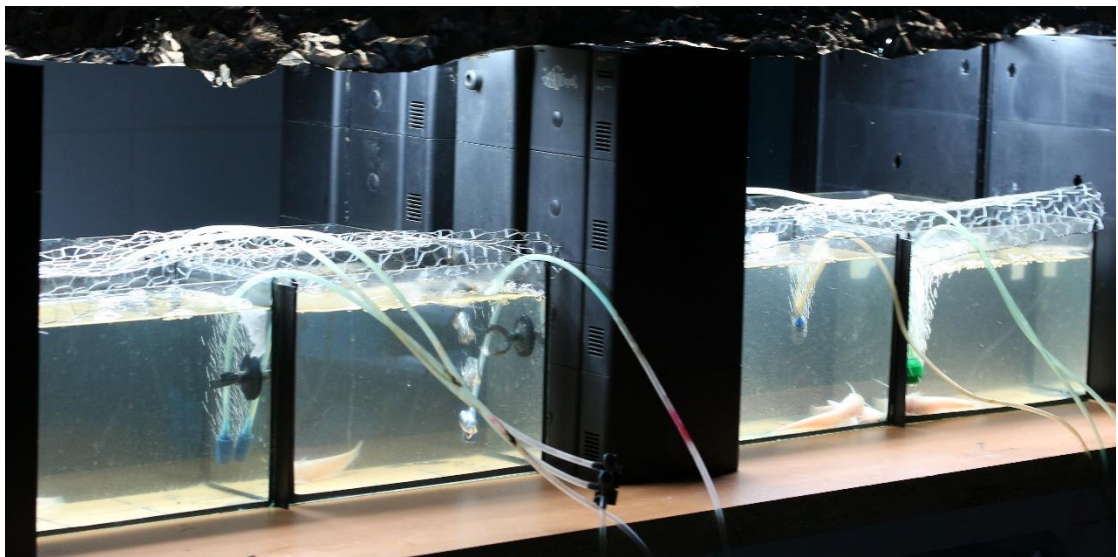
Sociální postavení ovlivňuje využívání potravních zdrojů. Dominantní konkurenti získají přednostně přístup k potravním zdrojům (Alanara et al., 2001). U sivena arktického bylo zjištěno, že se menší podřízené ryby vyhýbaly krmným místům během dne, aby se vyhnuly agresivnímu napadání ze strany větších jedinců. Proto se menší ryby vyskytovaly u potravních zdrojů během noci, kdy byly agresivní interakce méně časté (Brannas, 2008). Při experimentu na mořských pstruzích bylo zjištěno, že dominantní jedinci využívali krmná místa v nejpříznivějším čase a to za soumraku a na počátku noci, zatímco podřízení jedinci měli přístup k potravním zdrojům v jinou dobu. Sociální hierarchie je ovlivněna energetickými výdaji ryb. Při nižších teplotách ryby vyhledávaly potravu společně bez ohledu na stupeň dominance. Jakmile se teploty zvýšily, došlo opět k časovému rozdělení podle dominance (Alanara et al., 2001).

O'Connor et al. (1999), zjistili, že atlantský losos mění barvu svého těla podle sociálního postavení. U jedince, který prohrál v souboji o území, došlo k ztmavnutí těla, zatímco vítězi zůstalo původní zbarvení. Při setkání s dominantním jedincem, podřízený jedinec ztmavnul, čímž dal dominantnímu jedinci najevo svoji submisivitu a předešel tak energeticky nákladným bojům a možným úrazům. Při setkání známých jedinců, submisivní losos ztmavnul před dominantním rychleji, než tomu bylo u neznámých jedinců (O'Connor et al, 2000).

4. Materiál a metody

4.1. Ryby

Na laboratorní experiment byli použiti juvenilní sumci *Silurus glanis* ve věku 5 měsíců, kteří pocházeli z Hluboké nad Vltavou. Skupina čtyřiceti pěti ryb byla chovaná společně. Velikostně se od sebe mírně lišili. Délka jejich těla byla v průměru 11,2 cm a hmotnost 13,5 g. Odlišnost rozměrů tak mohla ovlivňovat sociální hierarchii (což bylo ku prospěchu experimentu), ale ne výskyt kanibalismu. V akváriu se nacházely úkryty pro ryby z plastových trubek (o délce 20 cm, průměru 6 cm). Voda byla udržovaná při průměrné teplotě 20°C vnější teploty. Dostatečné prokysličení bylo zajištěno vzduchovým čerpadlem. Výměna třetiny objemu vody probíhala denně. Osvětlení akvária bylo zajištěno automaticky v režimu 12:12 (světlo/tma). Ryby byly krmeny denně granulovaným krmivem BioMar.



Obr. 1. Akvária (Slavík, 2015).

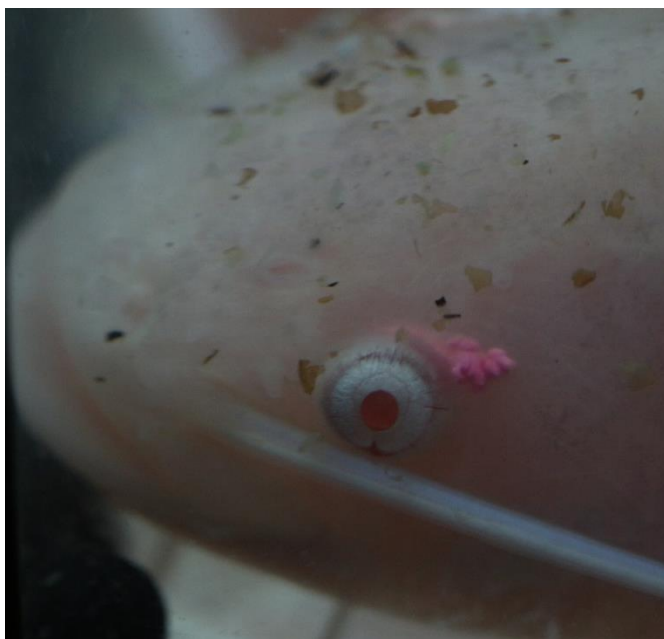
4.2. Popis experimentu

K experimentu bylo použito 8 akvárií o objemu 5 l, jedno akvárium jako aréna a jedno velké akvárium pro chov celé skupiny. Celkově experiment proběhl třikrát. Skupina čtyřiceti pěti jedinců byla nejdříve náhodně rozdělena na dvě části. Jedinci byli postupně narkotizováni v roztoku 2-fenoxyl-ethanolu (např. Slavík et al., 2012). U jednotlivých ryb nejprve proběhlo základní měření a vážení. Poté jim byly implantovány pasivní integrátoři (PITags passive integrated transporter). Nakonec byli označeni jednou ze dvou fluorescenčních barev

(Northwestern Marine Technology, USA), aby bylo možné od sebe rozlišit obě skupiny. Poté byli sumci společně vloženi do jednoho velkého akvária s úkryty. Další den byli náhodně rozřazeni do osmi malých akvárií po čtyřech jedincích. V akváriích byl vždy jeden úkryt. Čtyři akvária s jedinci jedné barvy a čtyři akvária s jedinci druhé barvy. Následující den byly skupiny po čtyřech jedincích jednotlivě vkládány do arény (akvárium s úkrytem) a zjišťovali jsme pomocí elektronických značek – pasivních integrátorů, který jedinec ze čtyř jako první obsadil úkryt (takový jedinec je superdominantní – W = winner = vítěz) a který obsadil úkryt jako poslední (supersubmisivní – L = loser = poražený). Tento postup byl proveden u všech osmi akvárií. Následně byli do prázdných akvárií zpět vloženi vždy dva jedinci odlišné barvy a to v následujících kombinacích I) jeden vítěz a jeden poražený (kategorie WL); II) oba vítězní sumci (kategorie WW) a III) oba poražení sumci (kategorie LL). Rozřazení do kategorií probíhalo náhodně tak, aby byl v průběhu experimentu zajištěn stejný počet osmi opakování u jednotlivých kategorií. Po 15 minutách od rozřazení proběhl sběr dat pomocí fotografického záznamu rozšířené oční duhovky. V pokusu byl použit fotoaparát CANON Eos 650 D. Po 24 hodinách se znovu provedl záznam dat pomocí fotoaparátu. Záznam se prováděl tak, aby byl každý sumec vyfotografován alespoň šetkrát během jednoho fotografování. Poté byli jedinci navraceni do společného velkého akvária.



Obrázek 2. Vítězný jedinec – zelený a poražený jedinec – růžový (Horký, 2015).



Obrázek 3. Vyhodnocení velikosti oka/duhovky u vítězného jedince (Horký, 2015).

4.3. Statistická analýza dat

Ke statistické analýze bylo použito 492 fotografií. K vyhodnocení velikosti oka a duhovky jsme použili program ImageJ, který je volně dostupný na internetu. Zde jsme pomocí výřezu oka z fotografie zjistili, kolik pixelů zabírá oko z celé fotografie. Výřezem duhovky jsme získali množství pixelů, které zabírá duhovka vůči celému oku. Jednotlivé údaje jsme zaznamenali do tabulky v programu Excel. Poměr mezi velikostí/množstvím pixelů duhovky a celého oka byl použitý jako indikátor stresu (čím větší poměr, tím vyšší stres).

Statistická analýza byla realizována pomocí programu SAS (Statistical Analyses System, verze 9.4). K vyhodnocení byl použitý lineární mixovaný model (procedura MIXED). Tato procedura umožňuje modelovat závislou proměnnou se započítáním náhodných faktorů. Pro vyhodnocení rozdílů mezi třídami byl použitý Tukey-Kramerův test. Výstupy z modelu jsou uvedené v tabulkách 1 – 3.

5. Výsledky

Supersubmisivní jedinci neboli poražení (tzv. „loseři“ - L), kteří se nacházejí na posledním stupni sociální hierarchie, měli hladiny stresu nejnižší. Superdominantní neboli vítězni jedinci (tzv. „winneři“ – W) měli hladiny stresu výrazně vyšší. Nejméně stresovaná byla v pokusu kategorie LL (poražený – poražený), kombinace v kategorii WW (vítěz – vítěz) měla stres vyšší. Kombinace WL (vítěz – poražený) má míru stresu nejvyšší (graf 1).

V kombinaci LL x L (která hodnotila stres pouze z pohledu poraženého) měl poražený míru stresu nejnižší, u kombinace WL x L měl již poražený míru stresu vyšší. Při kombinaci WL x W (která hodnotila stres pouze z pohledu vítěze) měl vítěz míru stresu nejvyšší a u kombinace WW x W měl vítěz míru stresu nižší (graf 2).

Type 3 Tests of Fixed Effects

Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
treatment	2	41	9.26	0.0005
win_los(treatment)	1	469	23.35	<.0001

Tabulka 1. Výsledky testů fixních efektů 3 typu shrnují proměnné obsažené v modelu.

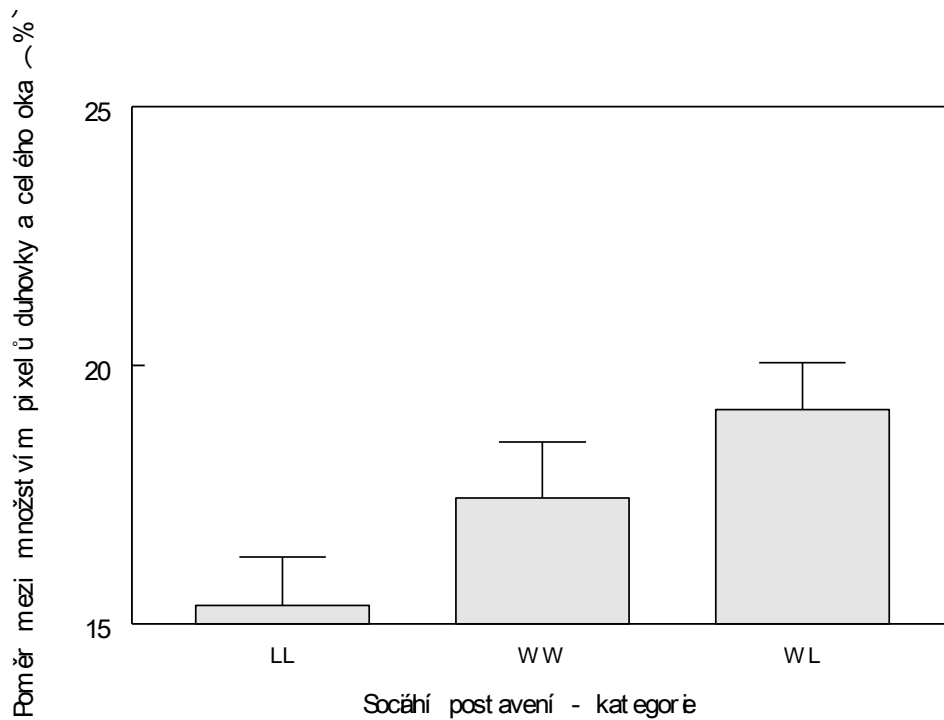
Výsledky shrnuje tabulka 2. Grafy vycházející z tabulky jsou graf 1 a 2.

Least Squares Means

Effect	treatment	win_los	Estimate	Standard Error	DF	t Value	Pr > t
treatment	LL		15.3593	0.9389	28.4	16.36	<.0001
treatment	WL		19.1440	0.9116	26.6	21.00	<.0001
treatment	WW		17.4428	1.0817	19.6	16.12	<.0001
win_los(treatment)	LL	L	15.3593	0.9389	28.4	16.36	<.0001
win_los(treatment)	WL	L	17.8119	0.9520	31.7	18.71	<.0001
win_los(treatment)	WL	W	20.4762	0.9527	31.6	21.49	<.0001
win_los(treatment)	WW	W	17.4428	1.0817	19.6	16.12	<.0001

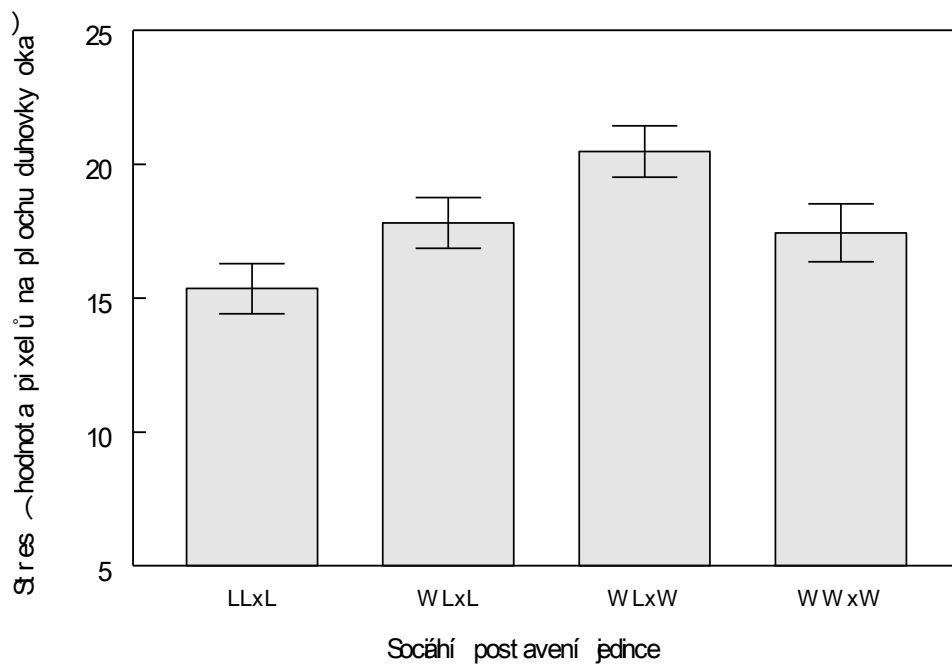
Tabulka 2. Výsledky odhadu parametrů tříd modelu určených pomocí metody nejmenších čtverců.

Graf 1 popisuje vztah mezi sociálním postavením a stresem, vyjádřeným jako poměr mezi množstvím pixelů duhovky a celého oka. V tomto případě byl sledován stres u obou ryb dohromady. Nejnižší hladiny stresu měla kategorie LL.



Graf 1. Vztah mezi sociálním postavením (kategorie) a stresem.

Graf 2 popisuje vztah mezi sociálním postavením jedince a stresem. V této situaci, byl sledován konkrétní jedinec. Nejnižší hladiny stresu měl poražený v kombinaci LL x L. Nejvyšší naopak vítěz v kombinaci WL x W.



Graf 2. Vztah mezi sociálním postavením jedince a stresem.

Differences of Least Squares Means

Effect	treatment	win_los	_treatment	_win_los	Estimate	Standard Error	DF	t Value	Pr > t	Adjustment	Adj P
treatment	LL		WL		-3.7848	0.8765	224	-4.32	<.0001	Tukey-Kramer	0.0003
treatment	LL		WW		-2.0835	1.4323	22.8	-1.45	0.1594	Tukey-Kramer	0.3231
treatment	WL		WW		1.7013	1.4146	22.1	1.20	0.2418	Tukey-Kramer	0.4584
win_los(treatment)	LL	L	WL	L	-2.4526	0.9166	255	-2.68	0.0079	Tukey-Kramer	0.0385
win_los(treatment)	LL	L	WL	W	-5.1169	0.9210	252	-5.56	<.0001	Tukey-Kramer	<.0001
win_los(treatment)	LL	L	WW	W	-2.0835	1.4323	22.8	-1.45	0.1594	Tukey-Kramer	0.4660
win_los(treatment)	WL	L	WL	W	-2.6643	0.5514	469	-4.83	<.0001	Tukey-Kramer	<.0001
win_los(treatment)	WL	L	WW	W	0.3691	1.4410	23.8	0.26	0.8000	Tukey-Kramer	0.9941
win_los(treatment)	WL	W	WW	W	3.0335	1.4414	23.8	2.10	0.0461	Tukey-Kramer	0.1532

Tabulka 3. Porovnání významnosti rozdílů mezi třídami údajů výsledky Tukey-Kramerova testu (Adj P).

6. Diskuze

Stres u ryb je ovlivněn sociálním postavením (např. Volpato et Fernandez, 1994; Suter et Huntingford, 2002; Miyai et al., 2011; Freitas et al., 2014). Důsledky stresu jsou obecně známé, např. stres snižuje růst podřízených ryb (Volpato et Fernandez, 1994), odolnost vůči chorobám, ovlivňuje reprodukci (Moberg et Mench, 2000) aj. Sociální postavení bylo identifikováno na základě pozorování ryb, kdy dominantní ryby útočily na subdominantní, u kterých vyvolávaly útěkovou reakci a další projevy submisivního chování (Hsu et Wolf, 1999). Při těchto agresivních interakcích dochází k výskytu řady změn, které mohou být užitečné pro určení sociální pozice. Např.: dochází ke změně barvy těla, kdy podřízený jedinec má tmavší barvu těla než dominantní, který je světlejší. Díky těmto signálům a předchozí zkušenosti, dochází ke snížení agresivity mezi jedinci (O'Connor et al, 1999).

Výzkumy zaměřené na barvu těla, jejichž ztmavení může sloužit, jako indikátor sociálního postavení byly např. prováděné na lososovitých rybách (O'Connor et al., 2000). Analogická pozorování byla prováděna s využitím změny barvy duhovky oka. Důvodem je, že oči podřízených ryb ztmavnou, zatímco oči dominantních ryb zůstávají světlé, což bylo popsáno u lososovitých ryb (Suter et Huntingford, 2002) a u nilských tilápií (Volpato et al., 2003). Miyai et al. (2011) potvrdili tento jev u jihoamerické cichlidy perlet'ovky brazilské *Geophagus brasiliensis* Kner, 1865, u níž došlo ke zřejmému vytvoření sociální hierarchie. U submisivních jedinců bylo pozorovatelné ztmavnutí očí v důsledku přijímaných útoků od dominantních ryb. Bylo prokázáno, že podřízené ryby, které původně obdržely vysoký počet útoků, využily předchozí zkušenosti a pokusily se vyhnout následujícím bojům, rychlým ztmavnutím očí v přítomnosti dominantního jedince (Volpato et al., 2003; Miyai et al., 2011).

Můj experiment byl zaměřen na interakce mezi navzájem známými jedinci sumce velkého *Silurus glanis* na odlišném stupni sociální hierarchie a na hladiny stresu u dominantních a submisivních jedinců. Sledovali jsme rozšíření oční duhovky, která signalizuje míru stresu určitého jedince (Volpato et al., 2003). První část pozorování byla zaměřena na vztah mezi obecným postavením sociální kategorie a mírou stresu. Nejnižší hladiny stresu mezi kategoriemi měli poražení (LL). Hsu et Wolf (1999) prokázali u halančků mramorovaných *Rivulus marmoratus* Poey, 1880, že si uchovávají sociální zkušenost z dřívějších soubojů, která má významný vliv na pravděpodobnost výhry v následné soutěži. Jedinci, kteří předešlé souboje prohráli, s malou pravděpodobností v dalších bojích zvítězili. Předešlá zkušenost z prohry snižuje pravděpodobnost, že by poražený zahájil budoucí konfrontaci (Hsu et Wolf, 2001). Naopak jedinci, kteří předešlé souboje vyhráli, měli vyšší pravděpodobnost, že

v následných bojích také obstojí. Je proto pravděpodobné, že sumci, kteří v mých pokusech byli označováni jako poražení (L), byli stejně tak neúspěšní v dřívějších soubojích. Proto nebyli při pokusných soubojích příliš stresováni: Jinými slovy, jejich dosavadní sociální zkušenost jim sice předurčovala nízké sociální postavení, ale naopak umožnila předejít možnému zranění během souboje, ušetřit čas a energii v důsledku stresu (Hsu et Wolf, 1999). Slavík et al. (2011) popsali skutečnost, že méně stresovaní sumci spotřebovávají méně energie. Vyšší hladiny stresu měla kategorie vítěz – vítěz (WW). V tomto případě došlo ke kontaktu dvou pravděpodobně dominantních jedinců. I zde je shodný předpoklad, že oba jedinci si přinášejí do souboje vítěznou zkušenost. Nicméně za vyšší postavení v sociální hierarchii pravděpodobně musejí platit vyšší mírou stresu. Vítězná zkušenost se také projevuje vyšší ochotou podstupovat nové souboje (Hsu et Wolf, 2001) a přímý souboj je spojen i s vyšší hladinou stresu (resp. úsilím zvítězit). Nejvyšší hladiny stresu měli vítěz – poražený (WL). Tento výsledek je pravděpodobně ovlivněn kombinací více faktorů. Je pravděpodobné, že vítěz je stresován úsilím opět zvítězit v souboji, který vyvolává. Na poraženého pak může působit skutečnost, že je kontaktován s dominantním jedincem.

V druhé části jsme sledovali míru stresu z pohledu konkrétního jedince. Nejnižší hladiny měl opět poražený v kombinaci LLxL. O něco vyšší míru stresu měl poražený v kombinaci s vítězným jedincem (WLxL). Nejvyšší hladiny stresu měl vítěz v kombinaci WLxW, což opět potvrzuje představu, že vítězný jedinec platí za vyšší sociální postavení vyšší úrovní stresu. Zajímavým výsledkem bylo, že kombinace WWxW vykazovala nižší stres než kombinace vítěze a poraženého. Opět se zde pravděpodobně opakuje stejný efekt, ke kterému dochází při srovnání stresu mezi obecnými sociálními kategoriemi. V takovém případě sociální zkušenost z předchozího souboje (vítězného) přináší oběma jedincům sebevědomí a tedy i méně stresu.

7. Závěr

Závěrem mohu konstatovat, že pokus proběhl úspěšně. Podařilo se mi potvrdit, že metoda měření velikosti duhovky pomocí sumy pixelů na zobrazené ploše je využitelná. Dále jsem potvrdila, že měření stresu pomocí změn velikosti duhovky oka lze použít u dosud nesledovaného (v tomto parametru) sumce velkého. Výsledky dále prokázaly, že sociální zkušenost z předchozích soubojů nemusí být ověřována pouze dalšími testy soubojů, ale měřením stresu. Měření stresu pomocí fotografování očí studovaných jedinců je bezkontaktní metoda, která minimalizuje přímou manipulaci s jedinci. Naměřená velikost stresu je tak pravděpodobně i přesnější, protože je snížen stres vyvolaný kontaktem s osobou provádějící experiment.

8. Seznam použité literatury

- Alanara, A., Burns, M. D., Metcalfe, N. B. 2001. Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *Journal of Animal Ecology*. 70 (6). 980-986.
- Arnold, K. E. 2000. Kin recognition in rainbowfish (*Melanotaenia eachamensis*): sex, sibs and shoaling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48 (5). 385-391.
- Barcellos, L. J. G., Nicolaiewsky, S., Souza, S. M. G., Lulhier, F. 1999. The effects of stocking density and social interaction on acute stress response in Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) fingerlings. *Aquaculture Research*. 30 (11-12). 887-892.
- Beacham, T. D. 1989. Effect of siblings on growth of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Zoology*. 67 (3). 601-605.
- Booksmythe, I., Jennions, M. D., Backwell, P. R. Y. 2010. Investigating the 'dear enemy' phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal Behaviour*. 79 (2). 419-423.
- Brannas, E. 2008. Temporal resource partitioning varies with individual competitive ability: a test with Arctic charr *Salvelinus alpinus* visiting a feeding site from a refuge. *Journal of Fish Biology*. 73 (3). 524-535.
- Brown, C., Krause, J., Laland, K. 2011. *Fish Cognition and Behavior*. 2nd ed. Wiley-Blackwell. p. 472. ISBN: 9781444332216.
- Brown, G. E. 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish and Fisheries*. 4 (3). 227-234.
- Brown, G. E., Brown J. A., Wilson, W. R. 1996. The effects of kinship on the growth of juvenile Arctic charr. *Journal of Fish Biology*. 48 (3). 313-320.
- Brown, G. E., Brown, J. A. 1992. Do rainbow trout and Atlantic salmon discriminate kin?. *Canadian Journal of Zoology*. 70 (8). 1636-1640.
- Brown, G. E., Brown, J. A. 1993a. Do kin always make better neighbours?: The effects of territory quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 33 (4). 225-231.
- Brown, G. E., Brown, J. A., Crosbie, A. M. 1993. Phenotype matching in juvenile rainbow trout. *Animal Behaviour*. 46 (6). 1223-1225.
- Brown, G. E., Brown, J. A., Inoue, E., Ploeg, A. 1996b. Does kin-biased territorial behavior increase kin-biased foraging in juvenile salmonids?. *Behavioral Ecology*. 7 (1). 12-23

- Brown, G. E., Smith, R. J. F. 1994. Fathead minnows use chemical cues to discriminate natural shoalmates from unfamiliar conspecifics. *Journal of Chemical Ecology*. 20 (12). 3051-3061.
- Bryant, B. P., Atema, J. 1987. Diet manipulation affects social behavior of catfish. *Journal of Chemical Ecology*. 13 (7). 1645-1661.
- Conte, F. S., Huntingford, F., Kadri, S., Pottinger, T. G., Schreck, C. B. 2004. Stress and the welfare of cultured fish. *Applied Animal Behavioral Science*. 86 (3-4). 147-158.
- Dittman, A., Quinn, T. 1996. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *The Journal of Experimental Biology*. 199. 83-91.
- Fanjul, M. S., Zenuto, R. R. 2013. When allowed, females prefer novel males in the polygynous subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Behavioural Processes*. 92. 71-78.
- FitzGerald, G. J., Morrissette, J. 1992. Kin recognition and choice of shoal mates by threespine sticklebacks. *Ethology Ecology*. 4 (3). 273-283.
- Fraser, S. A., Keenleyside, M. H. A. 1995. Why are larger convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) fry sometimes adopted into broods of smaller fry?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37 (5). 343-347.
- Freitas, R. H. A., Negarao, C. A., Felicio, A. K. C., Volpato, G. L. 2014. Eye darkening as a reliable, easy and inexpensive indicator of stress in fish. *Zoology*. 117 (3). 179-184.
- Frommen, J. G., Bakker, T. C. M. 2006. Inbreeding avoidance through non-random mating in sticklebacks. *Biology Letters*. 2 (2). 232-235.
- Gerlach, G., Hodgins-Davis, A., MacDonald, B., Hannah, R. C. 2007. Benefits of kin association: related and familiar zebrafish larvae (*Danio rerio*) show improved growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61 (11). 1765-1770.
- Gershman, S. N., Sakaluk, S. K. 2009. No Coolidge effect in decorated crickets. *Ethology*. 115 (8). 774-780.
- Gomez-Laplaza, L. M., Fuente, A. 2007. Shoaling decisions in Angelfish: The roles of social status and familiarity. *Ethology*. 113 (9). 847-855.
- Greenberg, L. A., Hernnas, B., Bronmark, C., Dahl, J., Eklov, A., Olsen, K. H. 2002. Effects of kinship on growth and movements of brown trout in field enclosures. *Ecology of Freshwater Fish*. 11 (4). 251-259.
- Griffiths, S. W. 2003. Learned recognition of conspecifics by fishes. *Fish and Fisheries*. 4 (3). 256-268.

- Griffiths, S. W., Armstrong, J. D. 2000. Differential responses of kin and nonkin salmon to patterns of water flow: does recirculation influence aggression?. *Animal Behaviour*. 59 (5). 1019-1023.
- Griffiths, S. W., Armstrong, J. D. 2001. The benefits of genetic diversity outweigh those of kin association in a territorial animal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 268 (1473). 1293-1296.
- Griffiths, S. W., Armstrong, J. D. 2002. Kin-biased territory overlap and food sharing among Atlantic salmon juveniles. *Journal of Animal Ecology*. 71 (3). 480-486.
- Griffiths, S. W., Armstrong, J. D., Metcalfe, N. B. 2003. The cost of aggregation: juvenile salmon avoid sharing winter refuges with siblings. *Behavioral Ecology*. 14 (5). 602-606.
- Griffiths, S. W., Brockmark, S., Höjesjö J., Johnsson, J. 2004. Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271 (1540). 879-880.
- Griffiths, S. W., Magurran, A. E. 1997a. Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire?. *Animal Behaviour*. 53 (5). 945-949.
- Griffiths, S. W., Magurran, A. E. 1997b. Schooling preferences for familiar fish vary with group size in a wild guppy population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 264 (1381). 547-551.
- Griffiths, S. W., Magurran, A. E. 1998. Sex and schooling behaviour in the Trinidadian guppy. *Animal Behaviour*. 56 (3). 689-693.
- Griffiths, S. W., Ward, A. 2011. Social Recognition of Conspecifics. In: *Fish Cognition and Behaviour*. 2nd edn. (Brown, C., Laland, K., Krause, J., eds.). Blackwell Publishing Ltd., Oxford. 186–216.
- Hager, M. C., Helfman, G. S. 1991. Safety in numbers: shoal size choice by minnows under predatory threat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 29 (4). 271-276.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*. 7 (1). 17-52.
- Hartman, E. J., Abrahams, M. V. 2000. Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 267 (1443). 571-575.
- Hay, D. E., McKinnell, S. M. 2002. Tagging along: association among individual Pacific herring (*Clupea pallasii*) revealed by tagging. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59 (12). 1960-1968.

- Helfman, G. S., Paszkowski C. A., Tonn, W. M. 1984. School fidelity in fishes: The yellow perch pattern. *Animal Behaviour*. 32 (3). 121-130.
- Heywood, J. S. 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution*. 43 (7). 1387-1397.
- Hilborn, R. 1991. Modeling the Stability of Fish Schools: Exchange of Individual Fish between Schools of Skipjack Tuna (*Katsuwonus pelamis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48 (6). 1081-1091.
- Höjesjö, J., Johnsson, J., Petersson, E., Jarvi, T., Rasmussen, G. H. 1998. The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology*. 9 (5). 342-348.
- Houde, A. E. 1997. Sex, color and mate choice in guppies. Princeton, N. J.: Princeton University Press. p. 210. ISBN: 06-910-2789-7.
- Hsu, Y., Wolf, L. L. 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour*. 57 (4). 121-151.
- Hsu, Y., Wolf, L. L. 2001. The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced?. *Animal Behaviour*. 61 (4). 121-151.
- Hurst, J. L. 2009. Female recognition and assessment of males through scent. *Behavioural Brain Research*. 200 (2). 295-303.
- Husak, J. F., Fox, S. F. 2003. Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours. *Animal Behaviour*. 65 (2). 391-396.
- Hyman, J. 2005. Seasonal variation in response to neighbors and strangers by a territorial songbird. *Ethology*. 111 (10). 951-961.
- Chivers, D. P., Brown, G. E., Smith, R. J. F. 1995. Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): implications for antipredator behaviour. *Canadian Journal of Zoology*. 73 (5). 955-960.
- Jaeger, R. G. 1981. Dear enemy recognition and the costs of aggression between salamanders. *The American Naturalist*. 117 (6). 962-974.
- Johnsson, J. 1997. Individual Recognition affects aggression and dominance relations in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*. 103 (4). 267-282.
- Johnsson, J., Akerman, A. 1998. Watch and learn: preview of the fighting ability of opponents alters contest behaviour in rainbow trout. *Animal Behaviour*. 56 (3). 771-776.
- Johnston, R. E., Rasmussen, K. 1984. Individual recognition of female hamsters by males: Role of chemical cues and of the olfactory and vomeronasal systems. *Physiology*. 33 (1). 395-441.

- Jordan, L. A., Avolio, C., Herbert-Read, J. E., Krause, J., Rubenstein, D. I., Ward, A. J. W. 2010. Group structure in a restricted entry system is mediated by both resident and joiner preferences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64 (7). 1099-1106.
- Kelley, J. L., Graves, J. A., Magurran, A. E. 1999. Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature*. 401 (6754). 661-662.
- Klimley, A. P., Holloway, C. F. 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Marine Biology*. 133 (2). 307-317.
- Krause, J., Godin, J. G. J. 1994. Shoal Choice in the Banded Killifish (*Fundulus diaphanus*, *Teleostei*, *Cyprinodontidae*): Effects of Predation Risk, Fish Size, Species Composition and Size of Shoals. *Ethology*. 98 (2). 128-136.
- Krause, J., Godin, J. G. J., Brown, D. 1996. Size assortiveness in multi species fish shoals. *Journal of Fish Biology*. 49 (2). 221-225.
- Kydd, E., Brown, C. 2009. Loss of shoaling preference for familiar individuals in captive-reared crimson spotted rainbowfish *Melanotaenia duboulayi*. *Journal of Fish Biology*. 74 (10). 2187-2195.
- Lachlan, R. F., Crooks, L., Laland, K. N. 1998. Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*. 56 (1). 181-190.
- Langen, T. A., Tripet, F., Nonacs, P. 2000. The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48 (4). 285-292.
- Leiser, J. K. 2003. When are neighbours 'dear enemies' and when are they not? The responses of territorial male pupfish, *Cyprinodon variegatus*, to neighbours, strangers and heterospecifics. *Animal Behaviour*. 65 (3). 453-462.
- Martins, C. I. M., Aanyu, M., Schrama, J. W., Verreth, J. A. J. 2005. Size distribution in African catfish (*Clarias gariepinus*) affects feeding behaviour but not growth. *Aquaculture*. 250 (1-2). 300-307.
- McKaye, K. R., Barlow, G. W. 1976. Chemical recognition of young by the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. *Copeia*. 1976 (2). 276-282.
- Metcalf, N. B., Thomson, B. C. 1995. Fish recognize and prefer to shoal with poor competitors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 259 (1355). 207-210.
- Miyai, C. A., Sanches, F. H. C., Costa, T. M., Colpo, K. D., Volpato, G. L., Barreto, R. E. 2011. The correlation between subordinate fish eye colour and received attacks: a negative social feedback mechanism for the reduction of aggression during the formation of dominance hierarchies. *Zoology*. 114 (6). 335-339.

- Milinski, M., Bakker, T. C. M. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature*. 344 (6264). 330-333.
- Milinski, M., Griffiths, S., Wegner, K. M., Reusch, T. B. H., Haas-Assenbaum, A., Boehm, T., Ahnesjo, I. 2005. Mate choice decisions of stickleback females predictably modified by MHC peptide ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 102 (12). 394-398.
- Milinski, M., Kulling, D., Kettler, R. 1990b. Tit for tat: sticklebacks 'trusting' a cooperating partner. *Behavioral Ecology*. 1 (1). 7-12.
- Milinski, M., Pfluger, D., Kulling, D., Kettler, R. 1990a. Do sticklebacks cooperate repeatedly in reciprocal pairs?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 27 (1). 17-21.
- Moberg, G. P., Mench J. A. 2000. *The biology of animal stress: basic principles and implications for animal welfare*. CAB International, New York. p. 377. ISBN 0851993591.
- Moore, A., Ives, M. J., Kell, L. T. 1994. The role of urine in sibling recognition in Atlantic salmon *Salmo salar* (L.). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 255 (1343). 173-180.
- Muleta, G. M., Schausberger, P. 2013. Smells familiar: group-joining decisions of predatory mites are mediated by olfactory cues of social familiarity. *Animal Behaviour*. 86 (3). 507-512.
- Neff, B. D., Sherman, P. W. 2005. In vitro fertilization reveals offspring recognition via self-referencing in a fish with paternal care and cuckoldry. *Ethology*. 111 (4). 425-438.
- O'Connor, K. I., Metcalfe, N. B., Taylor, A. C. 2000. Familiarity influences body darkening in territorial disputes between juvenile salmon. *Animal Behaviour*. 59 (6). 1095-1101.
- O'Connor, K. I., Metcalfe, N. B., Taylor, A. C. 1999. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*?. *Animal Behaviour*. 58 (6). 1269-1276.
- Ojanguren, A. F., Brana, F., Jensen, A. J. 1999. Discrimination against water containing unrelated conspecifics and a marginal effect of relatedness on spacing behaviour and growth in juvenile brown trout, *Salmo trutta* (L.). *Ethology*. 105 (11). 207-218.
- Olendorf, R., Getty, T., Scribner, K., Robinson, S. K. 2004. Male red-winged blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbours. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271 (1543). 1033-1038.
- Olsen, K. H. 1989. Sibling recognition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Fish Biology*. 34 (4). 571-581.
- Olsen, K. H., Grahn, M., Lohm, J., Langefors, A. 1998. MHC and kin discrimination in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Animal Behaviour*. 56 (2). 319-327.

- Olsen, K. H., Winberg, S. 1996. Learning and sibling odor preference in juvenile arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Chemical Ecology*. 22 (4). 773-786.
- Palphramand, K. L., White, P. C. L. 2007. Badgers, *Meles meles*, discriminate between neighbour, alien and self scent. *Animal Behaviour*. 74 (3). 429-436.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E., Allan, J. R. 1986. Size – segregative behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology*. 29 (sA). 83-95.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E., Edwards, J. L. 1985. Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Marine Biology*. 86 (3). 319-322.
- Porter, R. H., Desire, L., Bon, R., Orgeur, P. 2001. The role of familiarity in the development of social recognition by lambs. *Behaviour*. 138 (2). 207-219.
- Quinn, T. P. B., Busack, C. A. 1985. Chemosensory recognition of siblings in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Animal Behaviour*. 33 (1). 51-56.
- Quinn, T. P., Hara, T. J. 1986. Sibling recognition and olfactory sensitivity in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Zoology*. 64 (4). 921-925.
- Ranta, E., Juvonen, S. K., Peuhkuri, N. 1992. Further evidence for size assortative schooling in sticklebacks. *Journal of Fish Biology*. 41 (4). 627-630.
- Rosell, F., Bjorkoyli, T. 2002. A test of the dear enemy phenomenon in the Eurasian beaver. *Animal Behaviour*. 63 (6). 1073-1078.
- Rosell, F., Gundersen, G., Le Galliard J. F. 2008. Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62 (10). 1559-1568.
- Roussel, J. M., Haro, A., Cunjak, R. A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57 (7). 1326-1329.
- Seppa, T., Laurila, A., Peuhkuri, N., Piironen, J., Lower, N. 2001. Early familiarity has fitness consequences for Arctic char (*Salvelinus alpinus*) juveniles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58 (7). 1380-1385.
- Shimmura, T., Nakamura, T., Azuma, T., Eguchi, Y., Uetake, K., Tanaka, T. 2010. Effects of social rank and familiarity on dust-bathing in domestic fowl. *Animal Welfare*. 19. 67-73.
- Sievers, C., Magurran, A. E. 2011. Context dependent acquisition of familiarity recognition in Trinidadian guppies. *Behaviour*. 148 (7). 843-855.

- Slavík, O., Maciak, M., Horký, P. 2012. Shelter use of familiar and unfamiliar groups of juvenile European catfish *Silurus glanis*. *Applied Animal Behaviour Science*. 142 (1-2). 116-123.
- Slavík, O., Pešta, M., Horký, P. 2011. Effect of grading on energy consumption in European catfish *Silurus glanis*. *Aquaculture*. 313 (1-4). 73-78.
- Steck, N., Wedekind, C., Milinski, M. 1999. No sibling odor preference in juvenile three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*. 10 (5). 493-497.
- Steiger, S., Franz, R., Eggert, A. K., Muller, J. K. 2008. The Coolidge effect, individual recognition and selection for distinctive cuticular signatures in a burying beetle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275 (1645). 1831-1838.
- Suter, H. C., Huntingford, F. A. 2002. Eye colour in juvenile Atlantic salmon: effects of social status, aggression and foraging success. *Journal of Fish Biology*. 61 (3). 606-614.
- Swaney, W., Kendal, J., Capon, H., Brown, C., Laland, K. N. 2001. Familiarity facilitates learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour*. 62 (3). 591-598.
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'?. *Animal Behaviour*. 47 (2). 339-350.
- Theodorakis, C. W. 1989. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Animal behaviour*. 38 (3). 496-502.
- Utne-Palm, A.C., Hart, P. J. B. 2000. The effects of familiarity on competitive interactions between threespined sticklebacks. *Oikos*. 91 (2). 225-232.
- VanHavre, N., FitzGerald, G. J. 1988. Shoaling and kin recognition in the three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus L.*). *Biology of Behaviour*. 13 (4). 190-201.
- Volpato, G. L., Fernandes, M. O. 1994. Social control of growth in fish. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 27 (4). 797-810.
- Volpato, G. L., Luchiari, A. C., Duarte, C. R. A., Barreto, R. E., Ramanzini, G. C. 2003. Eye color as an indicator of social rank in the fish Nile tilapia. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 36 (12). 1659-1663.
- Waldman, B. 1988. The Ecology of kin recognition. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19 (1). 543-571.
- Warburton, K., Lees, N. 1996. Species discrimination in guppies: learned responses to visual cues. *Animal Behaviour*. 52 (2). 371-378.
- Ward, A. J. W., Axford, S., Krause, J. 2003. Cross-species familiarity in shoaling fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270 (1520). 1157-1161.

- Ward, A. J. W., Hart, P. J. B. 2003. The effects of kin and familiarity on interactions between fish. *Fish and Fisheries*. 4 (4). 348-358.
- Ward, A. J. W., Holbrook, R. I., Krause, J., Hart, P. J. B. 2005. Social recognition in sticklebacks: the role of direct experience and habitat cues. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 57 (6). 575-583.
- Winberg, S., Olsen, K. H. 1992. The influence of rearing conditions on the sibling odour preference of juvenile arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. *Animal Behaviour*. 44 (1). 157-164.
- Wisenden, B. D. 2000. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 355 (1401). 1205-1208.
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A., Falls, J. B. 1988. Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour*. 36 (2). 343-347.
- Zeh, J. A., Newcomer, S. D., Zeh, D. W. 1998. Polyandrous females discriminate against previous mates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 95 (23). 13732-13736.
- Zenuto, R. R. 1999. Sexual size dimorphism, testes size and mating system in two populations of *Ctenomys talarum* (*Rodentia: Octodontidae*). *Journal of Natural History*. 33 (2). 305-314.