

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství (FAPPZ)



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Velikost domácího okrsku juvenilních sumců
*Silurus glanis***

Diplomová práce

Tat'ána Federlová

Akvakultura a péče o vodní ekosystémy

prof. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Velikost domácího okrsku juvenilních sumců *Silurus glanis*" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 13. 4. 2022

Poděkování

Děkuji váženému panu prof. Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D., za jeho cenné rady a připomínky, ochotu a velice milý přístup a také konzultantovi práce doc. Ing. Pavlovi Horkému, Ph.D. Dále pak děkuji všem, kteří mě po dobu psaní diplomové práce podporovali.

Velikost domácího okrsku juvenilních sumců *Silurus glanis*

Souhrn

Velikost domácího okrsku zvířat závisí na jejich energetických potřebách a dostupnosti nerovnoměrně rozptýlených zdrojů. Energetické potřeby jsou určovány především velikostí (hmotností) jedince a mění se např. podle sezónních cyklů teploty, dostupnosti zdrojů, např. potravy a úkrytu, a vlivu konkurentů. Obecně platí, že dostatek potravy i vliv konkurentů snižují velikost domácích okrsků. Pokud je konkurenční tlak příliš vysoký a zdroje potravy nedostatečné, jedinci emigrují do prostředí s nižším konkurenčním tlakem. Tento jev se nazývá přemístěním (relokací) domácího okrsku. Současně je známo, že velikost domácího okrsku závisí na sociálním prostředí. Konkrétně u ryb bylo zjištěno, že dominantní jedinci, např. u druhů z čeledi Salmonidae mají menší domácí okrsky, protože obsazují prostředí s vysokou kvalitou. Subdominantní jedinci jsou vytlačováni mimo tuto preferovanou prostředí, resp. se vyskytují na okrajích domácích okrsků dominantních jedinců. Výsledný efekt je viditelný jako větší plocha domácích okrsků u subdominantních jedinců. Taková prostorová distribuce však může být druhově specifická, protože nebyla pozorována např. u sumce velkého.

Cílem předkládané diplomové práce bylo ověřit předpokládaný pozitivní vztah mezi velikostí těla sumce velkého a velikostí jeho domácích okrsků. Dále bylo předpokládáno, že velikost domácího okrsku bude vzrůstat s teplotou vody, protože je známo, že sumci jsou nejvíce aktivní během letních teplot. Současně byla testována hypotéza, zda velikost domácího okrsku bude korelovat i s úrovní hormonu kortizolu v krevní plazmě, který je indikátorem chronického sociálního stresu. Za tímto účelem bylo změřeno a zváženo 60 juvenilních jedinců sumce, byla jim odebrána krev pro stanovení úrovně hladiny kortizolu a následně byli sledováni více než dva měsíce během 9 diurnálních rytů v řece Berounce. Na základě téměř 3000 individuálních pozic bylo zjištěno, že velikost domácího okrsku vzrůstala s velikostí těla (hmotností), teplotou vody, a naopak klesala s úrovní hladiny kortizolu. Výsledky napovídají, že individuální charakteristiky, jako je např. citlivost ke stresu, mohou ovlivňovat velikost domácích okrsků sumců a obecně i jejich prostorovou distribuci.

Klíčová slova: ryby, pohybová aktivita, stres, radiová telemetrie, říční prostředí

Home range size in juvenile European catfish *Silurus glanis*

Summary

The size of an animal's home range depends on its energy needs and the availability of unevenly dispersed resources. Energy needs are determined primarily by the size (weight) of the individual and are different for example with seasonal temperature cycles, the availability of resources such as food and shelter, and the influence of competitors. In general, both food abundance and the influence of competitors reduce the size of home ranges. If the competitive pressure is too high and food resources are insufficient, the individuals emigrate to environments with lower competitive pressure. This is called home range relocation. The size of the home range is known to depend on the social environment. Specifically, in fish, it has been found that dominant individuals, e.g. in species of the family Salmonidae, have smaller home ranges because they occupy high-quality environments. Subdominant individuals are displaced outside these preferred environments or occur at the edges of the home ranges of dominant individuals. The resulting effect means a larger area of home ranges for subdominant individuals. However, such a spatial distribution may be species-specific, as it has not been observed in, e.g., wels catfish.

This diploma thesis aims to verify the assumed positive relationship between the body size of wels catfish and the size of their home ranges. It was further assumed that home ranges size would increase with water temperature, as catfish are known to be most active during summer. It was also presumed that the size of the home range would correlate with the level of the cortisol hormone in the blood plasma, which is an indicator of chronic social stress. For this reason, 60 juvenile catfish were measured, and weighed, their blood was drawn to determine cortisol levels, and then they were monitored for over two months during nine diel rhythms in the Berounka River. Based on nearly 3,000 individual positions, it was found that the size of a home range increased with body size (weight), water temperature, and conversely decreased with cortisol levels. The results suggest that individual characteristics, such as stress sensitivity, may influence the size of home ranges and the spatial distribution of catfish.

Keywords: fish, movement activity, stress, radio telemetry, fluvial environment

Obsah

1 Úvod	8
2 Vědecká hypotéza a cíle práce	9
3 Literární rešerše	10
3.1 Využívání prostoru zvířaty	10
3.1.1 Domácí okrsek, definice, příklady	10
3.1.2 Centrum aktivity, definice, příklady	10
3.1.3 Teritorium, definice, příklady	11
3.1.4 Relokace domácího okrsku	12
3.2 Spotřeba energie a velikost domácího okrsku	14
3.2.1 Vliv velikosti těla na velikosti domácího okrsku	14
3.2.2 Velikost domácího okrsku u potravních specialistů	14
3.2.3 Vliv početnosti konkurentů na velikost domácího okrsku	15
3.2.4 Vliv dostupnosti a kvality potravy na velikost domácího okrsku	15
3.2.5 Vliv sociálního prostředí na velikost domácího okrsku	16
3.2.6 Vliv věrnosti stanovišti na velikost domácího okrsku	18
3.3 Vliv abiotických parametrů na velikost domácího okrsku	1 Chyba! Záložka není definována.
3.3.1 Vliv teploty a sezónního cyklu	1 Chyba! Záložka není definována.
3.3.2 Průtok	20
3.3.3 Vliv průhlednosti vody na velikosti domácího okrsku	20
3.3.4 Domácí okrsek během světla a tmy	21
4 Metodika	22
4.1 Biologie sumce velkého	22
4.1.1 Rozšíření	22
4.1.2 Rozměry, věk, rozmnožování	23
4.1.3 Stanoviště a potrava	24
4.1.4 Pohybová aktivita během světla a tmy a sezónního cyklu	24
4.1.5 Velikost domácího okrsku	25
4.1.6 Albinismus sumce	26
4.2 Metoda značení a experiment	26
4.2.1 Stanovení stresových parametrů z krve sumců	26
4.2.2 Metoda značení	27
4.2.3 Experimentální pozorování	27
4.3 Možné metody k zajištění domácího okrsku	28
4.3.1 Metoda minimálního konvexního polygonu	29
4.3.2 Kernelova metoda	29
4.3.3 Lineární metoda	30

4.3.4	Analýza dat použitá v práci	31
5	Výsledky.....	32
6	Diskuze.....	34
6.1	Velikost domácího okrsku vzrůstala s teplotou.....	34
6.2	Vliv individuálních vlastností na velikost domácího okrsku.....	35
6.2.1	Kopírovací styl.....	35
6.2.2	Význam kortizolu jako indikátor stresu	35
6.2.3	Vliv sociálního prostředí na velikost domácího okrsku.....	36
7	Závěr	38
8	Literatura.....	39

1 Úvod

Divoká zvířata včetně říčních ryb obývají druhově typická prostředí, kde prospívají, rostou a rozmnožují se. Ale ani druhově typická prostředí nejsou obsazována náhodně. Jedinci potřebují získat energetické zdroje pro svůj vývoj a růst, a proto se vyskytují především v těch místech, kde mohou nalézt potravní zdroje, úkryty a reprodukční partnery. Pokud jsou tyto zdroje dostupné, zvířata nalezený prostor neopouštějí, ale začnou ho pravidelně využívat. Tento prostor se nazývá domácí okrsek. Lze se domnívat, že domácí okrsek je vlastní většině zvířat, která aktivně ovlivňují svůj pohyb a využívají potravní zdroje nějakým způsobem vázané k určitému prostoru. Zdroje jsou ale v prostředí nerovnoměrně rozptýleny a zvířata o ně často soutěží. V případech, kdy v soutěži o zdroje prohrávají, přesunují se na jiná stanoviště, kde si ustanoví nový domácí okrsek. Tento jev se nazývá relokace domácího okrsku. Velikost a strukturu nového domácího okrsku lze porovnávat s tím původním; např. lze srovnávat velikost domácích okrsků pod vlivem sezónních změn abiotických faktorů, sociálního prostředí, příslušnosti k pohlaví apod. Domácí okrsek je tak jedním z vědeckých nástrojů, který umožňuje diskutovat dynamiku pohybu zvířat v přírodním prostředí.

Sumec velký *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) je druh ryby, který obsazuje střední a dolní toky řek a jejich záplavovou zónu (Baruš & Oliva 1995). V posledních letech byl intenzivně studován s ohledem na invazivní šíření (Cucherousset et al. 2018) i neznámé projevy chování, včetně odhadu velikosti domácích okrsků (Slavík et al. 2007; Carol et al. 2007; Capra et al. 2018). Z těchto výsledků vyplývá, že sumci ustanovují relativně stále domácí okrsky, které se zvětšují s jejich hmotností, např. jsou větší u dospělců než u juvenilních jedinců. Vzrůstající teplota zvětšuje velikost domácího okrsku a naopak vzrůstající průtok plochu domácího okrsku snižuje. Nejsou však dostupné informace, zda je velikost domácího okrsku sumců doprovázena také individuálními charakteristikami, např. citlivostí ke stresu. Stres může být způsoben nejen změnami v přírodním, ale také v sociálním prostředí (Creel 2012). Např. sociálně úspěšní a dominantní jedinci mohou být stresováni méně než subdominantní jedinci. Ve své diplomové práci jsem se proto zaměřila na tuto otázku. U vzorku juvenilních jedinců jsem experimentálně stanovila citlivost ke stresu, následně jedince označila radiovými vysílači a po vypuštění do říčního prostředí sledovala velikost jejich domácího okrsku. Výsledky mé diplomové práce tak umožňují diskutovat doposud neznámou charakteristiku biologie sumců.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Sociální prostředí rozděluje jedince na úspěšnější dominantní a méně úspěšné subdominantní. Jak bylo u ryb zjištěno, dominantní jedinci obsazují menší domácí okrsky a subdominantní větší (Nakano 1995; Hansen & Closs 2005). Dále je známo, že sociální prostředí je doprovázeno i variabilní mírou stresu (Øverli et al. 1999; Creel et al. 2013). Např. u ryb jsou subdominantní jedinci vystaveni trvalému (chronickému) sociálnímu stresu, který je možné např. pozorovat jako zvýšené hodnoty kortizolu, glukózy a dalších biochemických ukazatelů získávaných z krevní plazmy (Pottinger & Carrick 1999; Sloman et al. 2001). Není však znám vztah mezi stresovými parametry a velikostí domácího okrsku. Pro stanovení tohoto vztahu jsem použila juvenilní jedince sumce velkého, který již byl dříve použit pro stanovení sezónních změn velikosti domácího okrsku (např. Carol et al. 2007; Slavík et al. 2007; Capra et al. 2018) i stresových parametrů pod vlivem sociálního prostředí (Slavík et al. 2020). Ve své práci jsem proto testovala následující hypotézy:

- i) Protože sumci jsou nevíce aktivní v letním období, velikost jejich domácích okrsků bude vzrůstat s teplotou vody
- ii) V souladu s předpokládanými energetickými nároky bude velikost domácích okrsků vzrůstat s hmotností jedinců
- iii) Protože sociální prostředí ovlivňuje velikost domácích okrsků i stres, lze předpokládat, že velikost domácích okrsků bude doprovázena odlišnou mírou stresových parametrů.
- iv) Protože subdominantní jedinci vykazují vyšší citlivost vůči stresu a mají větší domácí okrsky, lze předpokládat, že velikost domácího okrsku sumců bude vzrůstat s hodnotami stresových parametrů

Juvenilní sumci byli proto změřeni, zváženi, byl jim odebrán vzorek krve pro biochemickou analýzu, implantovány radiové vysílačky a následně byli vypuštěni do řeky Berounky, kde se sumec velký běžně vyskytuje a rozmnožuje (Slavík et al. 2007; Slavík & Horký 2011).

3 Literární rešerše

3.1 Využívání prostoru zvířaty

3.1.1 Domácí okrsek, definice, příklady

Domácí okrsek (home range, HR) zvířat je plocha, kterou jedinci využívají k naplnění svých energetických potřeb (Hayne 1949; Schoener 1981; Mattisson et al. 2013). Pohyb k rozptýleným zdrojům pak určuje jejich aktivitu během 24 hodin, jinými slovy domácí okrsek lze definovat i podle plochy, kde se jedinec vyskytuje během 24 hodin (Mace et al. 1983). Plocha domácího okrsku musí zahrnovat všechny zdroje, které zvíře potřebuje k přežití a reprodukci. Protože se však dostupnost zdrojů během sezónních období mění, může docházet k tzv. relokaci HR (Crook 2004). Během relokace zvířata opustí svůj současný domácí okrsek a přesunou se na nová stanoviště, kde domácí okrsek opět ustanoví, jak bylo např. ukázáno na rybách (Savitz 1993). Ale v některých typech prostředí je velikost plochy domácích okrsků velmi málo časově variabilní a k relokaci dochází zřídka nebo vůbec ne. Takové prostředí jsou např. mořské korálové útesy, kde jsou ryby velmi těsně svázány na plochu, která jim poskytne dostatek řas k pokrytí energetických potřeb (Bellwood et al. 2012). Podobně je již velmi dlouho známo, že ryby v řekách jsou schopny prožít většinu života ve velmi malých, velikostně omezených typech prostředí, jako je např. „říční tuň“ (Gerking 1953).

Energetická podstata domácího okrsku ukazuje, že velikost jeho plochy je určena především dostupností potravy a metabolickými nároky jedince (Grant et al. 1992). Jinými slovy, dva stejně velcí jedinci budou mít v prostředí s různou nabídkou potravy i odlišně velké domácí okrsky. Podobně velikost domácího okrsku může být změněna během reprodukčního období, pokud plocha domácího okrsku již nezahrnuje výskyt reprodukčního partnera (Trent & Rongstad 1974). Podobně pak velikost domácího okrsku ovlivní i další sociální projevy zvířat, jako je např. péče o mláďata u ptáků (Harrison & Roberts 2000). Naopak zvířata, která rodičovskou péčí nevykazují, jako např. varani, velikost domácího okrsku vztahují jen k dostupnosti potravy (Imansyah et al. 2008). Uvedené příklady naznačují, že ačkoliv je velikost domácího okrsku zvířat určena především metabolickými nároky a dostupností potravních zdrojů, výsledná velikost domácích okrsků může být v průběhu sezónních i životních cyklů významně pozměňována dalšími faktory. V následujících kapitolách jsem se ty nejdůležitější faktory pokusila charakterizovat.

3.1.2 Centrum aktivity, definice, příklady

Plocha domácích okrsků však není využívána rovnoměrně. V některých místech se zvířata vyskytují s vysokou frekvencí a tato místa se označují jako centra aktivity (core area, CA; Vander & Rodgers 2012; Slavík et al. 2014). Zahrnují nezbytné zdroje, jako je vysoká kvalita prostředí pro zajištění lepšího fitness (např. potrava a úkryt), a jsou proto uváděny jako nejdůležitější součásti domácího okrsku (Asencio et al. 2012). Velikost center aktivity a domácího okrsku vzájemně korelují a obě oblasti vykazují inverzní vztah k dostupným

zdrojům potravy (Benson et al. 2006). Vzhledem k tomu, že důležité zdroje – partneři k rozmnožování a potrava – jsou obvykle rozmístěny ve shlucích, také centra aktivity mohou být nespojitého charakteru.

Centra aktivity jsou běžně zaznamenána také u ryb. Např. při analýze rozložení aktivity v domácím okrsku bylo u šesti druhů pyskounovitých ryb (Labridae) zjištěno, že ne všechny části domácího okrsku jsou využívány rovnoměrně, protože 50 % centra aktivity zaujímalo v domácím okrsku těchto ryb 13 – 24 % (Jones 2005). Dále např. slizoun atlantský *Ophioblennius atlanticus* (Valenciennes, 1836) tráví většinu svého času (99 %) pouze v jedné polovině svého domácího okrsku (Nursall 1977) a sapín hnědožlutý *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830) tráví 41 % svého času v 11 % svého celkového domácího okrsku (Gronell 1980). Kaniček fialovožlutý *Gramma loreto* (Poey, 1968) je rybou žijící na korálovém útesu. Ačkoliv tento druh zaujímá domácí okrsek o velikosti až 12 m², brání pouze část této plochy (15 – 73 %) (Freeman & Alevizon 1983). Z příkladů zřetelně vyplývá, že zvířata včetně ryb preferují určitou plochu, kterou intenzivně využívají.

3.1.3 Teritorium, definice, příklady

Teritorium je určitá obhajovaná plocha, kterou může obhajovat jedinec, pár i více jedinců společně a je střežena především před jedinci stejného druhu (Langen & Vehrencamp 1998). Jsou však i příklady, kdy jsou teritoria obhajována před jedinci jiných druhů. Např. bodloci modří *Acanthurus coeruleus* (Bloch & Schneider, 1801) obhajují teritoria proti bodlokům bahijským *Acanthurus bahianus* (Castelnau, 1855) (Bell & Kramer 2000). Důvodem takového chování je prostředí mořského tropického útesu, které představuje prostředí s vysokým konkurenčním tlakem.

Teritoriální chování vykazuje mnoho obratlovců i někteří bezobratlí. Udržení si teritoria zahrnuje agresivní chování, a je tak v kontrastu s domácím okrskem, který naopak většinou obhajován není. Příkladem může být sumec velký, který obhajuje malou plochu jako teritorium, zatímco velký domácí okrsek ne (Slavík & Horký 2009). Naopak lososovité druhy ryb jako např. pstruh obecný *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) mají tendenci obhajovat celou potravní plochu, která jim zajišťuje zdroj energie (Grant et al. 1989). Jinými slovy, obhajují celý domácí okrsek, který tak splývá s teritoriem. Pro salmonidy tak platí, že minimální velikost teritoria představuje plochu, která zahrnuje zdroje nezbytné pro růst a reprodukci a měla by minimalizovat poměr energetických nákladů a zisku (Davies & Houston 1984). Avšak v poslední době byla teorie překryvu domácího okrsku a teritoria salmonidů zpochybněna, protože bylo prokázáno, že na periférii teritoria je agresivita nízká (Nicola et al. 2016).

Typ teritoria se liší v závislosti na sociálním chování, požadavcích na prostředí a zdrojích pro konkrétní druh – často plní více než jednu funkci. Jedinec vyhodnotí dostupnost potravy (hustotu kořisti) a upraví velikost teritoria, aby zahrnovalo zdroje dostatečně velké pro jeho aktuální energetické potřeby. Protože lepší konkurenti mají i snadnější přístup ke zdrojům (Alänära et al. 2001), vzrůstající konkurence o kořist má za následek zmenšení teritoria u subdominantních jedinců (Myers et al. 1979).

Bylo navrženo několik různých modelů vysvětlující rozdíly ve velikosti teritoria: hustota zdrojů a jejich rozptýlení (hypotéza disperze zdrojů RDH) a ochrana zdrojů vůči vetřelcům (Stamps 1990). Pokud se zvířata vyskytují v ideálně volném rozšíření (ideal free distribution), budou mít všechna teritoria stejnou dostupnost potravy pro každého jedince (Fretwell & Lucas 1969). Jinými slovy, teritoria v takovém uspořádání se mohou zvětšovat, aniž by jejich držitelé byli nějak omezováni. Tento model se však nevztahuje na situace, kdy na sebe teritoria těsně navazují a jsou trvale obsazena (Grant & Kramer 1990). V takovém uspořádání by zmenšení teritoria v reakci na rostoucí dostupnost zdrojů mohlo být nežádoucí, jelikož konkurenční tlak sousedů by zabránil jeho opětovnému rozšíření a vedl ke stresujícím konfliktům (Patterson 1980). V takových situacích může o velikosti teritoria rozhodovat spíše hustota populace než množství zdrojů, a to prostřednictvím zvyšujícího se tlaku konkurentů (Wolff 1993). Lze tak obecně uzavřít, že velikost teritoria je sice primárně určena dostupností potravy, ale v konečném důsledku je rozhodující počet konkurentů. Pokud je tlak konkurentů příliš silný, neúspěšní jedinci teritorium opouštějí a přesunují se do prostředí s nižším konkurenčním tlakem (Grant & Kramer 1990; Elliot 1994).

Vztah mezi hustotou populace, dostupností zdrojů, velikostí teritoria a překrýváním více teritorií je velmi složitý a pro téma mé diplomové práce je spíše okrajový. Závěrem lze ale uvést příklady, které zmiňují kolektivní ochranu teritorií. Sociální skupiny se mohou vytvářet, když ze společného života plynou výhody, například společný lov, výhodné stanoviště či společné rozmnožování. Např. v mořském prostředí s vysokou dostupností potravy se vyskytují velmi početné populace lachtanů mořských *Zalophus wollebaeki* (Sivertsen, 1953) a delfinů tasvánských *Tursiops australis* (Charlton-Robb, Gershwin, Thompson, Austin, Owen & McKechnie, 2011) (Wolf & Trimlich 2007; Passadore et al. 2018) a podobně podél říční sítě kolonie bobrů evropských *Castor fiber* (Linnaeus, 1758) (Mayer et al. 2017). Mezi prostředím, kde jsou dostupné zdroje podobné, mohou skupiny zaujímat expanzivní strategii a spoléhat se na větší sílu své populace, aby zvětšily velikost teritoria nad potřebné minimum (Kruuk & Macdonald 1985). Např. vlčci etiopští *Canis simensis* (Rüppell, 1840), pozorováni v Bale Mountains v Etiopii, vytvářejí smečky složené z 2 – 13 dospělců a ročních jedinců, rozmnožují se kooperativně a hájí společně území. V oblastech, kde jsou bohaté potravní zdroje, vytváří malé smečky a stabilní domácí okrsky a pokrývají všechna dostupná stanoviště (Sillero-Zubiri & Macdonald 1997). Naopak jedinci v oblastech chudých na zdroje mají větší teritoria a vytvářejí menší smečky. Jiné zdroje, jako je voda, budoucí partneři na rozmnožování a místa k norování, nejsou pravděpodobně limitujícími faktory.

3.1.4 Relokace domácího okrsku

Rozptýlení zdrojů či jejich úplná ztráta nutí zvířata k hledání nových stanovišť, a tedy ke konfrontaci s neznámým prostředím. Například pták medosavka hlučná *Manorina melanocephala* (Latham, 1802) a slon africký *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) vykazovali více pohybu při průzkumu neznámých stanovišť než při pohybu v rámci stávajícího domácího okrsku (Pinter-Wollman 2009). Podobně skupiny primátů po přemístění do jiné oblasti obsazují kvalitativně horší stanoviště ve srovnání se skupinami, které na daném

místě žijí již několik let (Ostro 1999). Také u ryb bylo prokázáno zvýšení pohybové aktivity nejen při hledání nových potravních zdrojů, ale dále i při přemístění do nového prostředí (Bradbury et al. 1995).

Relokace (přemístění) je definováno jako záměrné a zprostředkované přemístění volně žijících jedinců nebo populací z jedné části areálu do jiné (IUCN/SSC 1995; pro ryby např. Crook 2004). Tento přesun může zachovat populace živočichů, jejichž stanoviště jsou ohrožena, a znovu osídlit oblasti po lokálním vyhynutí nebo oblasti s nízkou populační hustotou a zvýšit genetickou rozmanitost stávajících genofondů (Caldecott & Kavanagh 1983).

Jak již bylo uvedeno, s výjimkou migrací, je většina pohybu zvířete omezena v domácím okrsku. Domácí okrsek však zůstává v průběhu času zřídka neměnný a pravděpodobně se mění v důsledku rozdílných energetických požadavků a kognitivních schopností, jak zvíře roste a dospívá. Například jak roste velikost těla, vzrůstají i energetické nároky, což často vyžaduje větší plochu k získání potřebné potravy (Holmes et al. 2010).

Při přemístění do nového prostředí je jedinec vystaven konkurenčnímu tlaku ostatních jedinců. Např. nově příchozí (vetřelci) korálové ryby jsou vystaveny agresivnímu chování místních jedinců (rezidentů) a vyššímu predančnímu nebezpečí, a v důsledku toho vykazují vyšší pohybovou aktivitu a nižší příjem potravy ve srovnání s rezidenty (McDougall & Kramer 2007). Podobně rezidentní sumci velcí snáze získávali úkryty než vetřelci, kteří k získání úkrytů museli výrazně zvýšit pohybovou aktivitu (Slavík et al. 2016). Stejně tak parmy obecné *Barbus barbuis* (Linnaeus, 1758) vysazené do nového prostředí vykazovaly vysokou pohybovou aktivitu (pravděpodobně v rámci průzkumu), dokud se neusadily v nově vytvořených domácích okrscích (Armstrong et al. 1997).

Také z terestrického prostředí lze uvést příklady zvýšených energetických nákladů při přemístění do nového prostředí. Např. s postupujícím obdobím sucha a omezenými zdroji vody se v africké savaně přestávají vyskytovat savci v širokém okolí, ale zůstávají v těsné blízkosti vodních zdrojů. Toto chování vede k vyšší míře mezidruhových a vnitrodruhových kontaktů u nahromaděných (agregovaných) zdrojů (Chamaille et al. 2008). Např. Valeix et al. (2009) uvádějí, že sloni sledovaní v Zimbabwe brání ostatním savcům využívání napajedel. Při pozorování společného výskytu slonů a jiných savců v okolí vodního zdroje ostatní savci čekají, až sloni napajedla opustí, a teprve pak napajedlo sami využijí. Toto prodloužení doby strávené v blízkosti napajedla může mít negativní důsledky, jako je ztráta času při hledání potravy, zvýšený tepelný stres a větší náchylnost k predaci, pokud se jedná o místo s výskytem velkých predátorů. V souladu s tím je známo, že zvířata přemístěná ze svých domácích okrsků pravděpodobně pociťují zvýšené riziko predace (Jacquot & Solomon 1997). Tlak predátorů pravděpodobně omezuje také pohyb také malých ryb. U malých ploskozubcovitých ryb žijících na korálových útesech je riziko predace extrémně vysoké. Proto zde malé ryby volí kompromis mezi hledáním potravy a pobytem v úkrytu či v jeho blízkosti, jinými slovy v přítomnosti predátorů vykazují nižší pohybovou aktivitu a menší domácí okrsky (Leahy et al. 2011).

Rozdíly v pohybové aktivitě, spotřebě energie a velikosti domácího okrsku lze najít i u jedinců odchovaných v zajetí a vysazených do volné přírody. Tzv. „headstarting“ strategie je známá jako chování zvířat v zajetí při zrychleném růstu během jejich raného životního cyklu (Pritchard 1979). Po vypuštění do volné přírody se jedinci užovky mokasínové *Nerodia*

sipedon sipedon (Linnaeus, 1758), odchované v zajetí, pohybovali méně a po malé ploše a vykazovali nízkou motivaci vybírat si nová stanoviště. V důsledku toho užovky strávily téměř polovinu aktivní sezóny v suchozemských biotopech, což je pro tento druh hadů netypické. Také byly zřídka pozorovány při vyhřívání se a hledání potravy, jako to dělají rezidentní jedinci (Roe et al. 2003).

3.2 Spotřeba energie a velikost domácího okrsku

3.2.1 Vliv velikosti těla na velikosti domácího okrsku

Protože velikost domácího okrsku se obecně zvětšuje s energetickými nároky, plocha domácího okrsku vzrůstá s velikostí těla (Harestad & Bunnell 1979; Schoener 1981; Sullivan 1989; Marzeole 2001; Nash et al. 2015). Tento obecný vztah byl u ryb velmi často popisován, např. menší jedinci pstruha obecného (Young 1994; Höjesjö et al. 2007; Parra et al. 2011; Slavík & Horký 2019) a sumce velkého (Slavík et al. 2007) měli menší domácí okrsky než velcí jedinci.

Od této obecné závislosti lze ale nalézt řadu odchylek. Např. velikost domácích okrsků čeledi ploskozubcovitých ryb (Scaridae) byla výrazně ovlivněna ontogenetickým vývojem, resp. dosažením pohlavní dospělosti (Welsh et al. 2013). Juvenilní jedinci ploskozubců vykazovali během růstu rychlé zvětšování domácího okrsku, dokud nedosáhli délky přibližně 100 – 150 mm délky. Poté se vztah mezi domácím okrskem a hmotností (velikostí) těla ryb ztratí, což je současně doprovázeno změnou zbarvení, sociálního postavení a chování spojeného s dospělostí. Naopak hypotéza o metabolismu ryb předpovídá, že změny pohybu ryb souvisejí spíše s jejich fyziologickým stavem (například velikostí energetických zásob) než s velikostí těla (Brown & Braithwaite 2004). V souladu s touto hypotézou menší jedinci danií pruhovaných *Danio rerio* (Hamilton, 1822) byli aktivnější v oblastech s potenciálně vyšším rizikem predace (Polverino et al. 2016). Jinými slovy, menší jedinci byli pohybově aktivnější i v přítomnosti potenciálních predátorů, protože měli nižší energetické zásoby.

3.2.2 Velikost domácího okrsku u potravních specialistů

Velikost využívané plochy může záviset i na prostředí, ve kterém organismus žije. Např. vodní organismy mají v porovnání s těmi suchozemskými nižší energetické náklady na pohyb (Baudinette et al. 2000). Podobně velikost domácího okrsku může záviset na typu přijímané potravy a taktice získávání potravy. Např. masožravci obvykle vykazují větší domácí okrsky než býložravci, protože rostlinná potrava je plošně dostupnější než více fragmentované zdroje masité potravy (Peters 1986; Kelt & van Vuren 2001). Podobně všežravci mají větší domácí okrsky než býložravci, což odráží závislost všežravců na diverzifikovaných zdrojích potravy. Vztah je dále komplikován i velikostí těla, protože v rámci svého domácího okrsku mají velká zvířata větší podíl energeticky neužitečného prostoru, jelikož jejich zdroje nejsou rozmístěny rovnoměrně (Harestad & Bunnell 1979). Např. velikost domácích okrsků velkých savců, jako jsou sloni, je ovlivňována velkou roztržitostí (nerovnoměrností) potravních zdrojů a také vyhýbání se konkurentům (Buskirk

2004; Jetz et al. 2004). Jinými slovy, sloni se po paměti přesouvají za potravou na vzdálená místa a zohledňují nejen nabídku potravy, ale i přítomnost jiných skupin slonů.

Potravní specializace může být spojena s výskytem rozdílných morfotypů a současně odlišným chováním (Siwertsson et al. 2013). Např. jedinci úhoře říčního *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) s širokou hlavou mají výrazně větší domácí okrsky než jedinci s úzkou hlavou, což je pravděpodobně důsledek jejich potravní preference menších ryb, zatímco jedinci s úzkou hlavou přijímají ve větší míře i bezobratlé organismy (Barry et al. 2016). Rozdíly ve využívání prostoru v důsledku různých morfologických typů byly pozorovány i u jiných dravých jezerních ryb (Kobler et al. 2009).

3.2.3 Vliv početnosti konkurentů na velikost domácího okrsku

Obecně je známo, že velikost domácího okrsku klesá s hustotou populace (McNab 1963; Wolf 1985; White et al. 2007). V populacích s vysokou početností tak lze předpokládat malé domácí okrsky, ale jejich udržitelnost je určena i schopností udržet si růst a fitness. Např. pohybová aktivita sivena severního *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) vzrůstala úměrně při zvyšující se početnosti jedinců v důsledku soutěže o úkryty a potravu (Guénard et al. 2012). Jinými slovy, vyšší hustota populace a nižší dostupnost potravy byla příčinou vyšší pohybové aktivity a nižší rychlosti růstu. Jak již bylo zmíněno (kap. 3.2.1), méně schopní konkurenti mohou obsazovat periferia domácích okrsků dominantních jedinců, což se projeví v disproporcii velikosti domácích okrsků vůči hmotnosti. Avšak ve vysokých populačních hustotách na sebe jednotlivé obhajované plochy těsně navazují a možnosti jejich rozšíření (např. formou soubojů) jsou energeticky náročné (Grant & Kramer 1990). Takové situace spíše vedou k omezení možnosti čerpání zdrojů u subdominantních jedinců. Jinými slovy, subdominantní jedinci např. omezují pohybovou aktivitu a možnosti získání potravy, což v důsledku omezí i možnosti jejich růstu (Armstrong & Griffiths 2001). Proto neúspěšní konkurenti většinou emigrují z míst s vysokou početností do oblastí s nižším výskytem konkurentů, což je obvyklý jev u mnoha obratlovců (Matthysen 2005). Např. neúspěšní konkurenti lososovitých ryb emigrují z prostředí s vysokou hustotou jedinců do prostředí s nižší hustotou, kde naleznou více potravy, a zrychleným růstem se tak vyrovnají velikostí dominantním jedincům v původním místě (Elliot 1994; Steingrímsson & Grant 2003).

3.2.4 Vliv dostupnosti a kvality potravy na velikost domácího okrsku

Velikost domácího okrsku také závisí na kvalitě a dostupnosti zdrojů. Hypotéza disperze zdrojů předpokládá, že se vzrůstajícím rozptýlením zdrojů by se měly domácí okrsky zvětšit (např. Johnson et al. 2002; Marable et al. 2012). Např. zvýšený rozptyl akácií *Acacia* spp. zvětšuje velikost teritorií sojek středoamerických *Calocitta formosa* (Swainson, 1827), které musí vynaložit více pohybu k získání potřebných zdrojů (Langen & Vehrencamp 1998), nízká početnost zajíců zvyšuje velikost domácího okrsku rysů (Benson et al. 2006) apod.

Zvířata také hledají rozptýlené zdroje v domácím okrsku, jehož velikost může být větší, než by předpovídaly energetické nároky. Důvodem obvykle bývá nízká produktivita stanovišť, která neposkytují dostatek energie, nebo konkurenční tlak sousedů (Jetz et al.

2004). Ryby žijící v řekách mají menší domácí okrsky než ryby z jezer, protože potrava je k rybám přinášena s proudem vody ve formě driftu, zatímco v jezerech se ryby za potravou musí aktivně pohybovat (Minns 1995). Rostliny sloužící jako potrava ovlivňují výskyt a využívání domácího okrsku makaků červenolících *Macaca fuscata* (Blyth, 1875). Například letní domácí okrsky makaků na ostrově Yakushima odpovídaly rozšíření rostliny voskovníku červeného *Myrica rubra* (Siebold & Zucc., 1846) a zimní domácí okrsky makaků na poloostrově Shimokita zase rozšíření morušovníku jižního *Morus australis* (Watanuki et al. 1994)

Je zajímavé, že rozptýlení potravních zdrojů neznamena jen rozšíření počtu stanovišť a velikosti domácích okrsků, ale zvířatům přináší další důsledky pro jejich chování. Např. rozptýlení stanovišť znamená vyšší pohybovou aktivitu a současně také zvýšení predáčního nebezpečí, jak bylo popsáno u krocanů divokých *Meleagris gallopavo silvestris* (Vieillot, 1817) (Thogmartin & Schaeffer 2000).

3.2.5 Vliv sociálního prostředí na velikost domácího okrsku

Velikost domácího okrsku ryb je také závislá na jejich sociálním postavení. Dominantní, tedy sociálně úspěšní jedinci, si vybírají své stanoviště tak, aby měli k dispozici maximální množství potravy, kterou by měli lovit v preferovaném, tedy nejvýhodnějším čase (Sherman & Eason 1998).

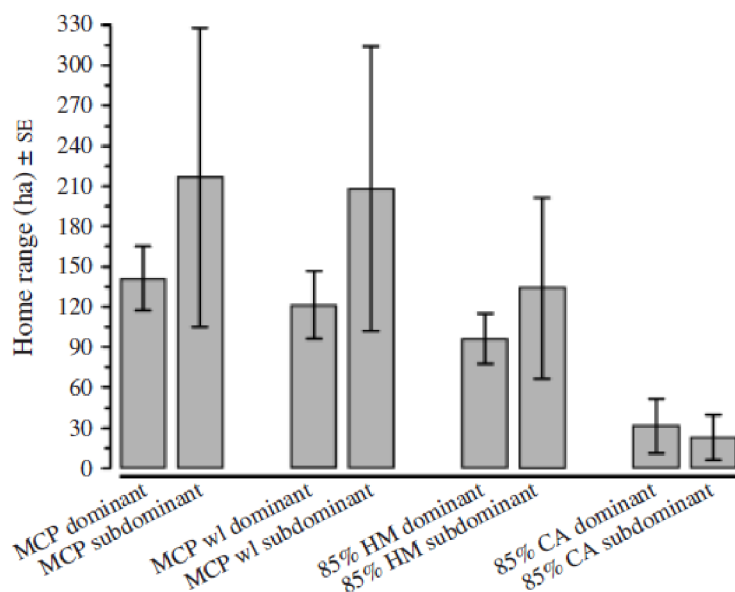
Např. lososovité druhy ryb, jako jsou pstruzi, na svých stanovištích přijímají potravu unášenou proudem, avšak početnost potravy je variabilní podle denní doby, teploty apod. Dominantní jedinci obvykle zaujímají přední pozice, které jsou výhodné pro kontrolu unášené potravy (Bachman 1984), vytlačují subdominantní jedince do méně výhodných stanovišť (Elliot 1994; Nakano 1995) a potravu přijímají v nejvýhodnějším čase (Alänära et al. 2001), což je pro ně období soumraku a svítání, kdy je intenzita světla dopadající na hladinu vhodná k příjmu potravy i k ochraně před predátory. Protože dostupnost unášené potravy v tocích je obvykle nižší během dne než v noci, bylo pozorováno, že lososovité ryby jsou sezónně noční (Fraser et al. 1993). V letních nocích může být shánění potravy účinnější, protože také bezobratlí jsou více aktivní. S klesající intenzitou světla však klesá účinnost shánění potravy a vzrůstá nebezpečí od predátorů (Fraser & Metcalfe 1997). V souhrnu lze proto předvídat, že subdominantní jedinci se vyskytují na periferii domácích okrsků dominantních jedinců a potravu získávají v méně výhodném čase (Nakano 1995; Hansen & Closs 2005). Subdominantní jedinci tak mají v končeném důsledku i větší domácí okrsky, protože musí vynaložit více energie pro získání stejného množství potravy jako dominantní jedinci.

Na velikost domácího okrsku má také vliv skutečnost, zda je ochraňován, nebo ne. Jak uvádí kapitola 3.1.3, bráněný domácí okrsek je vlastně teritoriem (podobně kapitola 3.2.3. uvádí, že velikost domácího okrsku je závislá na přítomnosti a počtu konkurentů). Modely optimální velikosti teritoria předpokládají, že náklady na jeho obranu se zvýší s jeho rostoucí rozlohou (Schoener 1987). Držitelé velkých teritorií totiž vynakládají více energie na jeho střežení, setkávají se vetřelci a vyhánějí jich více než držitelé malých teritorií. Proto je obecně předpokládáno, že nehájené domácí okrsky budou větší než ty obhajované. Jedinec může obranou svého území snížit počet konkurentů, a tím zvýšit výnos zdrojů na jednotku plochy

(Stamps & Eason 1989). To je důvodem, proč obhajovaný domácí okrsek může být menší než neobhajovaný, přesto může poskytovat jedinci stejné množství potřebných zdrojů. Tuto hypotézu potvrdila analýza bráněných a nebráněných domácích okrsků (a energetických potřeb) masožravců a samců kopytníků. Naopak primáti mají nehájené domácí okrsky větší než ty obhajované (Clutton-Brock & Harvey 1977). Toto zjištění je vysvětlováno skladbou potravy primátů. Primáti, kteří se živí převážně ovocem a hmyzem, vykazují více pohybu a mají domácí okrsky velké, protože jejich potrava je v časovém a prostorovém měřítku nerovnoměrná (variabilita dozrávání plodů a populační cykly hmyzu). Podobné rozdíly lze nalézt u velikosti domácích okrsků šelem a kopytníků. Nehájené domácí okrsky byly u šelem 5,4 krát a u samců kopytníků 15,5 krát větší než nehájené domácí okrsky (Grant et al. 1992).

Na velikost domácích okrsků má vliv pohlavní příslušnost a období pohlavní aktivity před a během rozmnožování. Např. u kočky divoké *Felis catus* (Linnaeus, 1758) z Nového Zélandu vykazovali samci větší domácí okrsky než samice, což je dáno behaviorálními a fyziologickými faktory (Langham et al. 1991). Dospělí samci mají tendenci obývat vymezené domácí okrsky nebo teritoria, která zahrnují domácí okrsky několika samic, jejich potenciálních reprodukčních partnerek. Podobně rozdíly mezi domácími okrsky samců a samic hranostajů *Mustela erminea* (Linnaeus, 1758) jsou vysvětlovány právě hierarchií dominance, viz obr. 1 (Martinoli et al. 2001). V období rozmnožování vyhledávají dominantní samci hranostajů samice a někteří, obvykle subdominantní samci, zůstávají ve svých domácích okrscích. Dominantní a subdominantní samci využívají různě velká území. Na podzim tráví dominantní samci většinu času na stanovištích, kde je nejvyšší zastoupení hrabošů, zatímco subdominantní samci využívají méně produktivní oblasti s nižší dostupností preferované kořisti. Subdominantní samci tak musí využívat větší domácí okrsky než dominantní samci, aby uspokojili své energetické nároky při nižší hustotě dostupné kořisti.

Domácí okrsek nedospělých samců je určován tlakem dospělých samců, kteří hlídají hranice svých teritorií a agresivně pronásledují všechny nedospělé jedince (Kruuk & Macdonald 1985).



Obr. 1: Velikost domáciho okrsku u dominantních a subdominantních dospělých samců hranostajů zjištěna metodou minimálního konvexního polygonu (MCP), 85% harmonickým průměrem (HM) a 85% shlukovou analýzou (CA; upraveno podle Hellstedt & Henttonen 2006).

3.2.6 Vliv věrnosti stanovišti na velikost domáciho okrsku

Pokud mají zvířata k dispozici dostatečné zdroje, často vykazují tzv. sedentary behavior (stacionární chování). Zvířata jsou obeznámena s přírodním i sociálním prostředím domáciho okrsku nebo míst, kde se narodila. Tyto informace pak následně využívají k rozhodování, zda tato místa opustí a zda se do nich vrátí a opětovně je využijí. Toto chování je obecně nazýváno jako věrnost (stálost) stanovišti (site fidelity). Věrnost stanovišti je definována jako návrat jedinců do domáciho okrsku a jeho opětovné využití (Switzer 1993; Bond et al. 2012). Věrnost stanovišti má své výhody. Zvířata informace používají k efektivnějšímu využívání zdrojů; při vyšší věrnosti stanovišti zvířata mají i vyšší kondici a lépe prospívají (McIntire et al. 2017). Např. obsazení neznámé oblasti u jeřábka kanadského *Bonasa umbellus* (Linnaeus, 1766) bylo doprovázeno vyšší úspěšností predátorů, a naopak čipmankové východní *Tamias striatus* (Linnaeus, 1758) ve známém prostředí snáze unikají predátorům, než jedinci žijící v novém neznámém prostředí (Clarke et al. 1993). Podobně i migrující ptáci, kteří dobře znají své prostředí (např. pokud se vrátí do místa svého narození – filopatrie, u ryb např. Robichaud & Rose 2001), lépe unikají predátorům, lépe utvářejí sociální skupiny a jsou úspěšnější při rozmnožování (Péron et al. 2010).

Skupiny kočkodanů Dianiných *Cercopithecus diana* (Linnaeus, 1758) z Pobřeží slonoviny, jejichž domovské okrsky se nachází v blízkosti společenství šimpanzů, reagují vnímavěji na útok levharta *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) než jedinci na okraji skupiny, kteří nebyli schopni od šimpanzů varovné signály převzít (Zuberbühler 2000).

Není překvapivé, že v oblastech bohatých na zdroje, jako je potrava a úkryt, vykazují zvířata vyšší věrnost stanovišti a menší domáci okrsky (Mitamura et al. 2005; Wolf & Trillmich 2007; Edwards et al. 2009; Slavík et al. 2019). Je zajímavé, že vyšší věrnost

stanovišti také snižuje agresivitu jedinců vůči ostatním příslušníkům populace, což je pravděpodobně důsledkem dobré znalosti sociálního prostředí na malém prostoru a bohaté nabídky místních zdrojů (Wolf & Trillmich 2007). Také u ryb byl popsán vztah mezi znalostí sociálního prostředí a schopností využívat zdroje (Höjesjö et al. 2004). Proto byl také na pstruzích testován a následně potvrzen předpoklad, že vyšší věrnost prostředí zvyšuje rychlost růstu (Závorka et al. 2016) a snižuje pohybovou aktivitu a velikost domácích okrsků (Slavík et al. 2017). Je také vhodné doplnit, že zvířata včetně ryb se do domácích okrsků aktivně vracela, pokud byla experimentálně přemístěna do jiného prostředí (Lewis & Flickinger 1967; Carlsson & Haight 1972; Mitamura et al. 2005; Kobler et al. 2008). Lze si tak představit chování jedinců, kteří byli přemístěni ze svého domácího okrsku v průběhu přírodních událostí, jako jsou záplavy, bouře apod.

3.3 Vliv abiotických parametrů na velikost domácího okrsku

3.3.1 Vliv teploty a sezónního cyklu

Variabilita teploty během sezónních cyklů ovlivňuje dostupnost zdrojů, metabolismus a také velikost využívané plochy zvířaty. Např. leguáni bledí *Conolophus pallidus* (Heller, 1903) mají velikost domácích okrsků výrazně menší během chladného období než v ostatních, velmi teplých sezónách (Christian & Tracy 1985). Podobně jako leguáni jsou ryby ektotermní skupina organismů, což znamená, že teplota jejich těla odpovídá okolnímu prostředí (Norin & Clark 2017). Přestože se v poslední době zjistilo, že některé druhy ryb (např. tuňák, pstruh duhový) mohou metabolickými procesy krátkodobě zvýšit tělesnou teplotu nad teplotu okolního prostředí, u většiny ryb tato schopnost popsána nebyla (Helfman et al. 1981).

Teplota ovlivňuje fyziologické procesy zvířat. V rámci fyziologického optima (rozsah teplot, které ryby neomezují) ryby preferují vyšší teplotu, protože jim umožňuje vyšší pohybovou aktivitu, efektivnější příjem potravy a rychlejší růst, a v důsledku těchto parametrů pak lepší prosperitu (Angilletta 2004). Nižší velikost domácího okrsku ryb může být přímým důsledkem snížené rychlosti metabolismu a úspory energie během nepříznivých podmínek (Hiscock et al. 2002). Např. sumec velký, druh ryby preferující pro získávání energetických zásob vysoké teploty, také vykazoval největší plochu domácích okrsků v letním období, zatímco v zimním období minimální velikost (Slavík et al. 2007). Naopak velikost domácího okrsku štiky *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) byla větší v zimě než v létě, kdy je dostupnost potravy omezená (malé ryby nejsou pohybově aktivní) a štiky musí potravu aktivně hledat a naopak (Grimm & Klinge 1996; Masters et al. 2005; Vehanen et al. 2006; Hodder et al. 2007). Podobně vliv na zvětšení velikosti domácích okrsků v zimě měla i ztráta stanovišť v bezprostřední blízkosti vegetace, kterou štiky obvykle využívají jako úkryt a útočiště a která během podzimního období postupně odumírá (Grimm & Klinge 1996). Vliv vegetačního cyklu submerzní vegetace na velikost domácího okrsku byla prokázána i u dalších druhů ryb, např. okounka černého *Micropterus dolomieu* (Lacépède, 1802) (Savitz et al. 1993). Dalším příkladem druhu, který vykazuje větší domácí okrsky za nižší než vyšší teploty, je mník jednovousý *Lota lota* (Linnaeus, 1758) (Slavík et al. 2005). Mník je jediným sladkovodním čeledi treskovitých (Gadidae). Treskovité druhy žijí v chladných severních

mořích, a proto má mník evolučně adaptovanou strategii být aktivní především v zimě a neaktivní v letním období (Hardewig et al. 2004; Holker et al. 2004).

3.3.2 Průtok

Na aktivitu sumců sledovaných pomocí telemetrie v řece Berounce měl mimo jiné vnější faktory (teplota, intenzita světla) vliv také průtok (Stalnaker et al. 1989; Slavík et al. 2007). Zvláště v letním období byl vztah mezi aktivitou ryb a průtokem významný z důvodu maximálního využití prostoru a potravních zdrojů, které byly během nízkého průtoku značně omezeny. Při vysokých průtocích během léta narůstá počet bezobratlých živočichů, kterými se sumci živí (Dogan & Gul 2004). V ostatních ročních obdobích neměl průtok na aktivitu sumců významný vliv. Vysoký průtok měl spolu s nízkými teplotami vliv také na velikost domácích okrsků sumců – při spolupůsobení těchto dvou faktorů měli sumci domácí okrsky nejmenší jako snahu snížit své energetické náklady. Při vysokých průtocích navíc ryby zaujímají ve svých domácích okrscích nejvýhodnější pozice (Harvey & Nakamoto 1999). Např. juvenilní jedinci pstruhů se při zvýšeném průtoku ve vodě více rozptýlili a přiblížili k dospělým jedincům (Sloman et al. 2002a), což bylo vysvětlováno jako důsledek snížené agresivity dospělců a obecné narušení hierarchie dominance. Naopak u sumců bylo zjištěno, že vlivem průtoku se jejich pozice obecně přibližují (Slavík et al. 2007).

Průtok měl vliv také na úhoře říční. Jedinci úhořů migrovali do záplavových oblastí během vysokých průtoků v důsledku lepší dostupnosti potravy, a tím zvětšili své domácí okrsky (Tesch 1977; LaBar et al. 1987).

3.3.3 Vliv průhlednosti vody na velikost domácího okrsku

Chování vizuálně orientovaných zvířat je ovlivněno zrakem, a proto při orientaci v prostoru a čerpání zdrojů spoléhají na vizuální podněty. Ve vodních ekosystémech je viditelnost určena nejen intenzitou světla, ale také zakalením nebo průhledností vody, která je ovlivněná rozpuštěnými látkami, půdními a rostlinnými částicemi, početností fytoplanktonu apod. (Benfield & Minello 1996). Průhlednost vody může ryby ovlivňovat ve výběru stanovišť (Miner & Stein 1996; Utne-Palm 2002), sociálních interakcích (Valdimarsson & Metcalfe 2001) nebo reprodukčním chování (Heubel & Schlupp 2006). Zákal vody je důležitý environmentální parametr ovlivňující ekologické procesy např. na korálových útesech, což se projevuje změnami ve složení a početnosti společenstev útesových ryb. Např. v lokalitách s nižší průhledností byla zjištěna i nižší hustota a celkově nižší druhové zastoupení ryb. Kněžík dvoupruhý *Thalassoma bifasciatum* (Bloch, 1791) a sapín briliantový *Microspathodon chrysurus* (Cuvier, 1830) se vzácně vyskytují ve vodách s nízkou a hojně s vysokou průhledností (Santos et al. 2018).

Galaxie krátkoploutvá *Galaxias brevipinnis* (Günter, 1866) se vyskytovala 5 – 20x více ve velkých zakalených vodách než v čistých jezerech, což je pravděpodobně způsobeno snížením predace nepůvodními lososovitými rybami, jako je např. pstruh obecný (Rowe et al. 2003).

Pro vizuálně se orientující druhy ryb při snížené průhlednosti klesá i dostupnost potravy (Benfield & Minello 1996). U některých lososovitých a kaprovitých druhů ryb bylo popsáno, že na nižší průhlednost reagují zvýšenou pohybovou aktivitou a v důsledku se i zvýší plocha jejich domácích okrsků (Sweka & Hartman 2003; Kulišková et al. 2009). Důvodem je právě nižší viditelnost unášené potravy.

3.3.4 Domácí okrsek během světla a tmy

Pohybové vzorce chování ryb jsou ovlivňovány také intenzitou světla (Imre & Boisclair 2005). Ačkoliv je mnoho druhů možné označit jako druhy s denní nebo noční aktivitou, při bližším zkoumání toto rozdělení není přesné. Např. sumec velký, který je znám jako noční druh (Baruš & Oliva 1995), vykazuje pouze noční aktivitu na podzim, zatímco v zimě a na jaře je aktivnější přes den a během léta je aktivní celých 24 hodin (Slavík et al. 2007). Podobně variabilní potravní a pohybovou aktivitu mají i lososovité druhy ryb (Metcalfé et al. 1997). Kromě druhově specifického chování lze však značné rozdíly najít i ve variabilitě individuální. Někteří jedinci tak upřednostňují denní, soumračnou nebo noční aktivitu (Madrid et al. 2001). Např. pohybová aktivita sumců v řekách Berounce a Labi se individuálně odlišovala u podstatné části zkoumaného vzorku (Slavík & Horký 2011).

Pokud se velikost domácího okrsku rozdělí na denní a noční fázi, mohou být domácí okrsky různě velké. To záleží na tom, jak se mění velikost domácích okrsků podle největší aktivity jedince. Např. vranka horská *Cottus pollux* (Günter, 1873) je noční sběrač čekající u dna na vhodnou kořist, která překročí hranici jejího útočiště (strike space) (Natsumeda 1998). Z tohoto důvodu by měly být domácí okrsky vranek v noci ovlivňovány počtem útočišť. Protože se vranky přes den převážně ukrývají pod kameny, jsou jejich domácí okrsky během dne menší než v noci. Např. Hill & Grossman (1987) měřili velikost domácího okrsku vranek během dne v jednoměsíčních intervalech a zjistili, že průměrný pohyb vranek horských je pouze 1,2 m a průměrný domácí okrsek za 18 měsíců byl odhadnut na 12,9 m.

4 Metodika

4.1 Biologie sumce velkého

4.1.1 Rozšíření

Sumec velký (obr. 2) je největší evropskou sladkovodní rybou, která pochází z východní Evropy a západní Asie a je nejhojnější v povodí Dunaje a Volhy. Obývá dolní toky velkých řek a bahnitých jezer.

Extrémní velikost těla sumců byla důvodem, že se stali oblíbeným objektem lovu rekreačních rybářů v Evropě. Ti je záměrně introdukovali do některých západoevropských (např. části Francie) a jihoevropských zemí (Portugalsko, Španělsko) i mimo Eurasii (například do Číny, Tuniska a nověji do Brazílie), a to navzdory tomu, že některé z výše uvedených zemí mají zavedenou legislativu zabraňující podobné introdukci. V těchto nepůvodních regionech, včetně Francie, Belgie a Španělska, si sumec vytvořil vitální a rozmnožující se populace (Cunico & Vitule 2014). V introdukovaných povodích jsou považováni za "obřího" vrcholového predátora vzhledem k tomu, že dospělci jsou nejméně dvakrát větší než místní predátoři. Ačkoli je známo, že dávají přednost stojatým vodám, jsou studie jejich chování z tohoto prostředí vzácné (Carol et al. 2007). Sumec je stále důležitějším zdrojem akvakultury ve střední a východně Evropě (Linhart et al. 2002).

Ekologie přirozených populací sumců evropských je málo známá, pravděpodobně kvůli obtížnosti odběru vzorků tak rozměrného druhu ve velkých řekách nebo v lentických ekosystémech. Také ekologický dopad sumce na původní biotu nebyl příliš znám, informace byly omezené především na výskyt nepůvodních parazitů (Blanc 1997). Avšak v poslední době byl zaznamenán silný predáční vliv sumců na migrující lososy *Salmo salar* (Linnaeus, 1758), placky pomořanské *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758) a mihule říční *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (Boultrreau et al. 2011). Ekologické škody sumce jsou tak velmi významné (Cucherousset et al. 2018).



Obr. 2: Jedinec sumce velkého v řece Berounce. Červen 2021, foto: Ondřej Slavík.

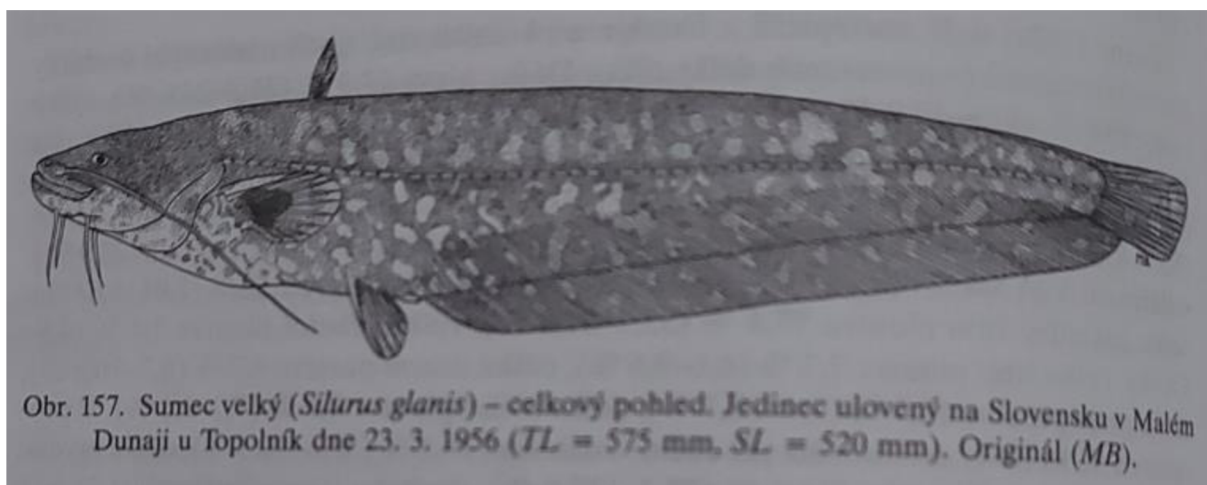
4.1.2 Rozměry, věk, rozmnožování

Při popisu morfologie sumce jsem vycházela především z popisu podle Baruše a Olivy (1995). Tělo sumce velkého (obr. 3) je protáhlé, bez šupin, s měkkou a hladkou kůží, kdy hřbetní ploutev je malá, krátká, bez tvrdého předního podpůrného paprsku a leží před břišními ploutvemi. Řitní ploutev je naopak dlouhá a sblížená s ploutví ocasní, která je složená z 58 - 92 paprsků. Nemají tukovou ploutev. Hustě osázené zuby na čelistech dělají ze sumce nebezpečného predátora. Na patrových kostech zuby chybí. Přední nozdry jsou oddáleny od těch zadních. Na spodní i horní čelisti jsou ukotveny vousy (jeden pár dlouhých, dva páry krátkých), které mimo hmatovou a chuťovou funkci plní okrajově také funkci lákání jiných ryb k tlamě sumce (Baruš & Oliva 1995).

Celková délka sumce velkého může přesahovat 2,7 metrů a hmotnost 130 kg. Obvykle se však vyskytují jedinci o celkové délce 100 – 150 cm s hmotností do 30 kg. Samci rostou rychleji než samice (Berg 1948).

Samci mají oproti samicím hranatější a širší hlavu, řitní otvor ve tvaru úzké podélné štěrbině a břicho tmavší barvy. Jak zjistil Kouřil et al. (1981) při umělém výtěru, výše uvedené znaky pohlavního dimorfismu jsou nespolehlivé. Jako spolehlivé jsou pouze rozdíly ve tvaru a zbarvení urogenitální papily (u samic širší, vypouklá s větším pohlavním otvorem, u samců užší, plochá s menším pohlavním otvorem).

Pohlavní dospělost samců nastává ve třech letech, samice dospívají o rok později a vytírají se až v pěti letech. K výtěru dochází v přirozených podmínkách střední Evropy v rozmezí teploty vody 19 - 22 °C, což připadá obvykle na konec května nebo na červen. Vlastní reprodukční akt byl nejčastěji pozorován v pozdních nočních hodinách. Dostatek potravy v jarním a předvýtěrovém období je klíčovým faktorem určujícím početnost a kvalitu jiker. Sumec velký je z hlediska rozmnožování fytofilní rybou. Jikry se ukládají na kořeny stromů, keřů, či na kořinky vodních rostlin. Byl zaznamenán případ výtěru sumce posečenou trávou spadlou do vody v řece Vltavě u Občanské plovárny v Praze pod Letnou (Oliva 1963). Po vytření hlídá samec hnízdo s jikrami až do jejich vykulení a ocasní ploutví je pravidelně oplachuje. Vývoj oplozených jiker trvá 50 – 70 denních stupňů (například při teplotě 18 – 22 °C trvá jejich vývoj tři dny) (Hochman 1957).



Obr. 3: Sumec velký – jedinec ulovený na Slovensku v Malém Dunaji u Topolníka dne 23. 3. 1956 (upraveno podle Baruš & Oliva 1995).

4.1.3 Stanoviště a potrava

Sumec velký má sklon lovit menší ryby, než by se dalo očekávat při velké šířce jeho ústního otvoru (Baruš & Oliva 1995; Wysujack & Mehner 2005). Přijímá menší potravu než štika nebo candát stejné velikosti (Baruš & Oliva 1995). Plůdek sumce se ve volné přírodě začíná krmit buchankami, drobnými perloočkami, nejmenšími vývojovými stádii jepic a chrostíků. S dalším růstem přechází na větší potravu v podobě larev vodního hmyzu a plůdku různých druhů ryb. V dospělosti tvoří převážnou část jejich potravy ryby a další obratlovci. Sedlár & Žitňan (1977) prozkoumali zaživací trakt dospělých sumců pocházejících ze slovenských vod a našli v nich zbytky různých druhů ryb (např. plotice, perlín ostrobříchý, okoun říční, jeseter malý) a jiných obratlovců (žába, ondatra, potkan).

Taktika lovu sumců spočívá v napadání kořisti ze zálohy, kdy jsou částečně skryti, často na mělčinách a číhají na hejna většinou drobných ryb, které následně silným vdechnutím vpraví do svých úst (Baruš & Oliva 1995). Cucherousset et al. (2012) popisují útoky sumců na holuby, kteří na mělčiny řek přilétají, aby se napili. Při útocích odehrávajících se běžně za plného denního světla se lovící sumci dostávají částí těla na suchou písčinu. Nejvíce přijaté potravy připadá na květen až srpen.

Sumci jsou schopni sledovat svou kořist pomocí detekce chemických (čich, chuť) nebo hydrodynamických (postranní čára) podnětů (Pohlmann et al. 2001). Kvůli omezenému zraku, ale dobře vyvinutým nevizuálním sensorům (např. čichové receptory, tykadla, chuťové orgány, Weberův aparát, postranní čára), mohou přesně sledovat dráhu plavby své kořisti i v úplné tmě.

Upřednostňovanými stanovišti sumce jsou pomalu tekoucí řeky a jezera a přehrady, často značné hloubky, s členitým dnem. Hustá vegetace a břehy s dostatkem úkrytů (kmeny stromů, zatopené křoviny, velké kameny, kořeny a výmoly na dně) sumcům slouží jako místo k odpočinku (Copp et al. 2009). Sumec vykazuje vysokou stálost na stanovišti a v rámci ročního cyklu využívá stejnou oblast pro příjem potravy krmení a reprodukci, což značí určitou formu teritoriality (Slavík et al. 2007; 2014; Slavík & Horký 2009).

4.1.4 Pohybová aktivita během světla a tmy a sezónního cyklu

V rámci fyziologického optima teploty vody (25 – 27 °C) sumci vykazují více pohybu především v letním období (Capra et al. 2014). Menší jedinci jsou obvykle citlivější na extrémní změny teploty (Sogard 1997) a suboptimální teploty proto mohou jejich aktivitu omezovat více než aktivitu dospělých jedinců.

Nedávno publikované studie o aktivitě sumců v přírodě se zaměřují na dospělé jedince a jedince s hmotností nad 0,8 kg a neuvádějí žádné údaje o menších a mladších jedincích. Ti se totiž mohou chovat jinak, protože jsou vystaveni většímu riziku predace (Nilsson & Brönmark 2000). Optimální strategií pro minimalizaci rizika predace a lepších potravních podmínek může být noční aktivita. Daněk et al. (2016) našli, že mladí jedinci sumce velkého jsou nejaktivnější na jaře a v létě, naopak v zimě aktivní nejsou a přečkávají ji neaktivní v nejhlubších místech dostupného prostředí. Slavík et al. (2007) pozorovali aktivitu sumce velkého i v zimě, ale rozsah této aktivity byl nízký. Někteří další autoři předpokládají, že v

zimě může být sumec zcela neaktivní a "přezimovat" v hlubokých prohlubních a jámách v říčním korytě (Lelek et al. 1964). Pohybová aktivita podle Lelek et al. (1964) ustává v zimě, kdy se teplota vody pohybuje kolem 4 °C.

Také ve volné přírodě jsou sumci aktivní nejvíce v noci, ale jejich aktivita se může lišit podle ročního období nebo dočasnou přítomností určitého druhu kořisti v přírodě (Slavík et al. 2007; Cucherousset et al. 2012). Přestože je interakce mezi denním cyklem a teplotou vody důležitá, vysvětluje některé vzorce chování sumců velkých jen částečně. Pomocí elektromyogramových (EMG) značek, které se používají při měření chování sumců, se zjistilo, že existuje značná variabilita v chování sumců na individuální úrovni jedince a mnohdy tak pohyb závisí více na tomto faktoru než na denní nebo noční fázi (Slavík & Horký 2011).

Sumec velký nemá vysoké nároky na kyslík, protože jeho krev obsahuje 30 – 35 % hemoglobinu, díky kterému může sumec využívat relativně malé množství kyslíku (limity pro rozpuštěný kyslík ve vodě jsou přibližně 3,0 – 3,5 mg. l⁻¹) (Copp et al. 2009). V případě nedostatku kyslíku v zimě mohou sumci dočasně zvýšit svou aktivitu ve snaze dostat se do prostředí s dostatkem kyslíku (Daněk et al. 2016).

Klíčovým faktorem aktivity sumců je jejich denní cyklus, kde v laboratorních podmínkách preferují noční příjem potravy, i když svou aktivitu mohou synchronizovat podle periody krmení bez ohledu na denní fázi (Boujard 1995). Ve dne mohou být sumci více ohroženi predací ze břehů nebo ze vzduchu, například rybožravými ptáky, jelikož tyto nebezpečné predátory je bez dobře vyvinutého zraku obzvláště obtížné odhalit. Pro predátory, jako je kormorán velký *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) a volavka popelavá *Ardea cinerea* (Linnaeus, 1758), jsou menší sumci o hmotnosti kolem 350 g vhodnou kořistí (Suter 1997).

Studie Carol et al. (2007) zabývající se pohybem a využívání biotopu sumce v nádrži řeky Ebro ve Španělsku zjistila, že během dne zůstávali sumci v pobřežní zóně a delší dobu trávili na skrytém místě. V pozdním odpoledni se intenzita plavání sumců zvyšovala a vrchol jejich aktivity byl v noci, kdy sledovaní jedinci prozkoumávali okolní prostor v blízkosti břehové linie.

4.1.5 Velikost domácího okrsku

Pro zjištění pohybu sumců a jejich prostorových nároků byla využita metoda radiové telemetrie (např. Slavík et al. 2007; Slavík & Horký 2009; 2011; Capra et al. 2014; Daněk et al. 2016). Ze studií vyplývá, že sumec vykazuje většinou stacionární chování a vysokou stálost na stanovišti. Například v horním toku řeky Rhône ve Francii byl medián domácího okrsku třinácti označených sumců pouhých 1,3 km (Capra et al. 2014). V řece Meuse v Belgii v průběhu několika měsíců 89 % z 20 sledovaných sumců neopustilo 1,5 km dlouhý úsek řeky, kde byli sumci označeni (Capra et al. 2017). Vzhledem k omezeným znalostem o ekologii chování sumce je obtížné určit, zda zaznamenaný nízký medián jejich domácího okrsku s nízkou variabilitou mezi jedinci odráží adaptaci na fragmentované prostředí (Crook et al. 2015), nebo zda se jedná o typické chování druhu. Oproti parmám obecným a jelcům tloušťům *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) vykazovali sumci menší podélné domácí okrsky

(medián pro podélný domácí okrsek sumců byl 1,295, zatímco u jelců činil 2,355 a u parm 3,045. Sumci dále vykazovali kratší uplavané vzdálenosti (> 1 km), menší variabilitu mezi jednotlivci a menší počet potulujících se jedinců. Též preferovali uměle vyhřívána stanoviště (po proudu od jaderné elektrárny) s menší morfológickou rozmanitostí biotopů (Capra et al. 2017). Tato studie dále uvádí, že sumci trávili více než 50 % času v teplotně znečištěné zóně, zatímco parma a jelec využívali tuto zónu méně než 5 % svého času. Výsledky studie v souhrnu ukazují, že ve velkých, uměle upravených řekách, jsou sumci velcí změnami ovlivnění méně než parma nebo jelec a osvojují si oportunitičtější a stabilnější strategie chování. V souvislosti se zvyšujícím se globálním oteplováním lze předpokládat, že současný trend zvyšování teploty zvýší početnost sumců vyskytujících se v Anglii a Walesu (Britton et al. 2010).

Sumci ochraňují energeticky výhodné prostředí (Slavík & Horký 2009). S podzimním ochlazením vody velikost domácích okrsků sumců a pravděpodobnost přemístění klesá (Slavík et al. 2007; Daněk et al. 2016). Velikost domácího okrsku juvenilních sumců je nižší než u dospělců (Slavík et al. 2007).

4.1.6 Albinismus sumce

Obvyklé zbarvení sumce je nenápadné, kdy základ tvoří tmavě modrošedá či šedoolivově zelená barva, boky jsou světlejší, nažloutlé s mramorovanou kresbou a břišní část těla má žlutobílou barvu s možným výskytem skvrn (Baruš & Oliva 1995). Občas se ale mohou vyskytnout i albinotičtí jedinci. Albinismus je genetické autozomálně recesivní onemocnění, kdy organismus má blokovanou syntézu enzymu tyrosinázy nezbytného k produkci barviva melaninu (Oeting & King 1999). Výskyt divokých sumců velkých albinotického fenotypu byl v ČR zjištěn na jiží Moravě v pohořelických rybnících, v údolní nádrži ve Vranově (Volf 1953) nebo v rybnících na Třeboňsku (Mihálik 1968). Výskyt albinotických sumců je popisován z volné přírody např. ve Francii (Dingerkus et al. 1991). Albinotičtí sumci vykazují řadu behaviorálních omezení, jako je omezená schopnost začlenění do sociálního prostředí (Slavík et al. 2015), nižší agresivita (Slavík et al. 2016) a vyšší citlivost ke stresu (Slavík et al. 2021). Obecně je předpokládáno, že vyšší frekvence výskytu albinismu u sumců je důsledek stresu prostředí v akvakultuře a častého rozmnožování příbuzných jedinců.

4.2 Metoda značení a experiment

4.2.1 Stanovení stresových parametrů z krve sumců

Před označením vysílačkami a pozorováním v přírodě byl sumcům odebrán vzorek krve pro stanovení stresových parametrů. Postup byl proveden podle Kolářové a Velíška (2012). Podle doporučení byl odběr krve proveden u jedinců bezprostředně vylovených z nádrže, kde byli několik týdnů chováni a krmeni, aby byl minimalizován stres z převozu do jiného prostředí nebo hladovění. Sumcům bylo odebráno množství krve představující maximálně 1 % hmotnosti těla. Krev byla odebírána z ocasní cévy (*Vena caudalis*). Injekční

jehla se zaváděla z ventrální strany mezi řitní a ocasní ploutví ryby. Odebraná krev byla ošetřena proti srážení kapkou činidla (Heparin, Léčiva, Česká republika). Pro stabilizaci 1 ml krve stačí 0,01 ml Heparinu. Pro měření bichoemických parametrů byla krevní plazma separována v odstředivce při 12 000 otáčkách po dobu 10 minut za teploty 4°C. Do vlastní analýzy byla plazma uchována při -80 °C. Analýza byla provedena na přístroji VETTEST 8008 (IDEXX Laboratories Inc. Westbrook, ME, USA). Oběry krve a analýzy byly provedeny akreditovanými pracovníky z pracoviště Fakulty ochrany vod a rybářství Jihočeské univerzity ve Vodňanech.

4.2.2 Metoda značení

Juvenilní sumci jsou každoročně vysazováni Českým rybářským svazem do řeky Berounky v rámci podpory divokých populací. Tito sumci pocházejí z extenzivní akvakultury, to znamená, že jsou v líhni uměle odchováni a následně vysazeni do rybníků, kde se živí přirozenou potravou. Ve věku dvou let jsou následně vysazováni do řek, jako je Berounka. Pro pokus bylo označeno celkem 60 ks juvenilních sumců o průměrné hmotnosti 1111 g (min. 132 g, max. 2 238 g). Pro značení byly použity vysílačky řady MST (Lotek Engineering, Inc., Newmarket, ON, Canada) o hmotnosti 2,2 g umožňující využít k pokusu ryby o hmotnosti 110 g a výše po dobu cca 4 měsíců. Žádná z označených ryb se nepřiblížila k hmotnostnímu limitu, kdy vysílačka musí představovat méně než 2 % hmotnosti ryby (Winter 1983). Před značením byly ryby vystaveny anestetiku 2-phenoxy-ethanol. V anestezii byla rybám implantována vysílačka do břišní dutiny a zašita speciálními chirurgickými nitěmi, které se po zhojení rány vstřebají (Vicryl, Coated Vicryl®, Ethicon Inc., Somerville, NJ, USA). Po procitnutí z anestezie byla rána desinfikována a rybě bylo injekčně aplikováno antibiotikum. Následně byla ryba umístěna do průtočné kádě v řece a po obnovení rovnováhy plavání byla vypuštěna do řeky. Implantace vysílačky trvala cca 4 – 5 minut a celková manipulace s jedincem 20 – 30 minut (např. Slavík et al. 2007).

4.2.3 Experimentální pozorování

Týden po implantaci vysílaček bylo zahájeno pozorování označených sumců. Pozorování pohybu a stanovišť sumců probíhalo pomocí určení radiového signálu vysílačky. Určení pozice bylo prováděno na principu sledování relativní síly radiového signálu. Pokud přijímač ukazoval maximální sílu signálu, bylo možné odvodit, že se sledovaný jedinec nachází v přímce určené pozicí ryby v řece, břehovou linií a pozorovatelem. Pozice ryby byla určena pomocí souřadnic GPS (GPS map76S, Garmin LTD., USA). Nejprve byla určena pozice sledovaného jedince a následně byli sumci sledováni v rámci 8 časových (3 hodinových) intervalů během 24 hodin. Byly to následující intervaly (A = 9–11:59; B = 12–14:59; C = 15–17:59; D = 18–20:59; E = 21–23:59; F = 00–2:59; G = 03–05:59; H = 06–08:59). Tento postup byl opakován každý týden po dobu 9 týdnů, tedy celkem 9x během období květen – červenec 2021. Během pozorování byl zaznamenáván průtok ($Q = m^3 s^{-1}$) na portálu Povodí Vltavy, s.p. (<https://www.pvl.cz/portal/SaP/pc/>) a měřena teplota (°C).

4.3 Možné metody k zajištění domácího okrsku

Na velikost domácího okrsku zvířete působí mnoho faktorů, a tak je potřeba být při jeho odhadu co nejpřesnější, aby se předešlo nesprávným závěrům. Vystává také otázka, zda by do něj měly být zahrnuty oblasti, které jedinci využívají málo, nebo naopak pouze oblasti pro jedince dobře známé a často využívané. Studie Powel et al. (2000) uvádí, že odhad domácích okrsků by měl vymezit místa, kde se zvíře vyskytuje s určitou předvídatelností, ale také by měl kvantifikovat různá místa výskytu, která mají pro zvíře rozdílný význam. Metod k odhadu domácího okrsku existuje mnoho a všechny mají své výhody i nevýhody. Ve své práci jsem popsala tři nejčastěji užívané metody, tedy na výpočet domácího okrsku pomocí metody Kernela, minimálního konvexního polygonu a lineární metodu.

K definování domácího okrsku se používají údaje o poloze získané z terénu pomocí sledovacích zařízení, například z obojků s rádiovým nebo globálním polohovým systémem (GPS) nebo z údajů získaných pozorováním zvířete či při jeho odchytu. Systémy GPS komunikují s několika satelity a dokáží odhadnout souřadnice míst, kde se dané zvíře s GPS lokátorem nachází. Pomocí takových dat lze poté vyhodnotit velikost domácího okrsku zvířete. Domácí okrsky zvířat se mohou v průběhu roku nebo mezi několika lety měnit v důsledku dostupnosti potravních zdrojů, z tohoto důvodu se obvykle počítají z údajů shromážděných v průběhu celého roku nebo za více let. Díky získaným geografickým údajům například z GPS lze pomocí softwaru geografického informačního systému (GIS) odhadnout domácí okrsky zvířat (Steiniger & Hunter 2012).

Pokud se provádí porovnání domácích okrsků v rámci různých studií, je důležité, aby byla metodika standardizována – zajištěno podobné časové období, ze kterých byl odhad domácích okrsků proveden. Shodný by měl být také počet použitých údajů o poloze, metoda jejich sběru a především také shodné metody použité při odhadu domácího okrsku, v ideálním případě vyhodnocení výsledků pomocí více metod pro každou studii.

Mezi nejčastěji používané způsoby na odhadnutí domácího okrsku je „Grid cell metod“ (metoda mřížkových buněk), Minimální Konvexní Polygon (MCP), Kernel Density Estimators (KDE) a nově také Low Convex Hull (LoCoH) (Getz et al. 2007). Rozdíly mezi metodami jsou do značné míry dány způsobem, jak zvíře danou plochu využívá. Některé metody přikládají různou váhu oblastem, které jsou využívány zvířetem více a věnují rozdílnou pozornost oblastem nacházejících se mimo známé oblasti zvířete. K získání přesných odhadů je pro složitější tvary domácích okrsků vyžadován větší počet vzorků (Silverman 1986).

Stejně jako ostatní metody, má i metoda MCP určité nedostatky, přesto však nadále zůstává jednou z nejčastěji používaných metod k odhadu velikosti domácího okrsku (White & Garrott 1990). Jedním z důvodů její „oblíbenosti“ je hodnota pro srovnání s předchozími pracemi a snadný výpočet. Pro výpočet pomocí MCP jsou dnes k dispozici ověřené postupy (Aebischer et al. 1993) a počítačové programy (Seaman et al. 1998).

4.3.1 Metoda minimálního konvexního polygonu

Odhad pomocí minimálního konvexního polygonu (MCP) je jednoduchá metoda spočívající ve vytvoření konvexního polygonu (polygon bez vnitřních úhlů větších než 180°), která zahrnuje všechny polohové údaje shromážděné pro dané zvíře. Alternativně lze také použít podmnožinu bodů (např. 95 % a 50 %) k identifikaci oblasti s vyšším výskytem zvířete. Tento přístup je hodně využíván například v primatologii, ale i v ichtyologii. Jak již bylo zmíněno v kapitole 4.3, má tato metoda určité nedostatky. Předpokládá totiž, že zvířata využívají celou oblast v domácím okrsku stejně rovnoměrně, a tak častěji využívaná místa nejsou brána na větší váhu. Místa v domácím okrsku, která zvířata v průběhu roku využijí pouze jednou tak mohou výrazně zvětšit domácí okrsek. Stejně tak oblasti, které zvířata využívají často, nelze odlišit od ostatních oblastí. Při malé velikosti vzorku se metoda MCP ukázala být přesnější než metoda KDE (Boyle et al. 2009). Studie Nilsen et al. (2018) ale varuje před použitím metody MCP k odhadu domácího okrsku pro vnitrodruhová a mezidruhová srovnání s malými rozdíly ve velikosti domácího okrsku, neboť by mohlo dojít ke zkreslení výsledků.

To, že se jednotlivé metody měření velikosti domácího okrsku liší, je dobře patrné ve studiích primátů, které srovnávají více metod. Studie Boyle et al. (2009) provedla zajímavou studii na chvostanovi *Chiropotes sagulatus* (Trail, 1821) v oblasti, kde byl rozsah domácího okrsku kvůli fragmentaci lesa omezený, a zjistila, že metoda MCP je přesnější při malé velikosti vzorku. K podobnému výsledku došla studie Grueter et al. (2009) sledující langura Bietova *Rhinopithecus bieti* (Milne-Edwards, 1897). K odhadu velikosti domácího okrsku je nejlepší použít výsledky více metod a zvážit jejich výhody a nevýhody.

Několik studií, které k odhadu domácího okrsku použily metodu MCP, použily také křivku plošného pozorování na nasimulovaných lokalitách k určení adekvátní velikosti vzorku. Tyto studie došly k závěru, že k dosažení asymptotické (dvě veličiny, které se k sobě limitně přibližují) úrovně pro metodu MCP je potřeba 100 – 300 lokalit (Harris et al. 1990).

4.3.2 Kernelová metoda

Kernel Density Estimators (KDE) jsou nejčastěji používané metody, které zahrnují složitější, neparametrickou analýzu údajů o domácím okrsku. Využívají údaje o poloze k vytvoření tzv. utilization distribution (UD, distribuce využití), která popisuje pravděpodobnost výskytu zvířete na daném místě. Dvě nejčastěji používané KDE metody jsou Adaptivní Kernel (AK) a Fixní Kernel (FK). Rozdíl mezi nimi souvisí s parametrem vyhlazování (SP), nazývaným také jako šířka pásma, přičemž v případě Fixního Kernela je SP pevný v celém souboru dat, kdežto v případě Adaptivního Kernela se SP mění v závislosti na hustotě datových bodů (Worton 1989). Mnoho vědců dává přednost metodám KDE před ostatními metodami z důvodu jejich větší přesnosti, jelikož poskytují výsledky nezkreslené proměnnými (Worton 1989; Powell 2000; Borger et al. 2006). Metoda KDE je stejně jako metoda MCP náchylná k nadhodnocování domácího okrsku tím, že zahrnuje oblasti, které zvířata nevyužívají.

Metoda Kernel vytváří odhad hustoty, který lze interpretovat jako UD (Winkle 1975). Výhoda UD je poskytování trojrozměrných odhadů domácích okrsků. Třetí rozměr odpovídá množství času, které zvíře strávilo v daném prostoru svého domácího okrsku a je užitečný například pro posouzení výběru stanoviště (Mitchell 1997). Kernel metody zbavují UD odhadu od parametrických předpokladů a poskytují prostředky pro vyhlazení polohových dat, aby je bylo možné využít efektivněji než histogram. Také jsou široce používány jak v jednorozměrném, tak ve vícerozměrném odhadu hustoty pravděpodobnosti (Cacoullos 1966).

Studie domácích okrsků, které mají být analyzovány pomocí kernelové metody, by měly získat více jak 30 vzorků reprezentativních lokalit, nejlépe však více jak 50. Odhady domácího okrsku jsou totiž významně ovlivněny velikostí vzorků a použitou metodou odhadu (Seaman & Powell 1996).

Početně se odhady pomocí fixního kernela vyhodnocují stejně jako metoda harmonického průměru. Metoda adaptivního kernela vyžaduje více výpočtů, protože je potřeba nejprve získat počáteční odhad, na kterém jsou založeny parametry lokálního vyhlazování (local smoothing parameters). Z tohoto důvodu je pro přesnější odhad pomocí kernela potřeba více výpočtů.

4.3.3 Lineární metoda

Pro zjištění věrnosti místa (site fidelity) jsou používány kvantitativní testy pomocí metody, která je podobná analýzám „random walk“ (Spencer et al. 1990). Tyto analýzy modelují množství očekávaného pohybu náhodným směrem, které se pak porovnává s modelovými vzorci a zjišťuje se, zda ryba vykazovala věrnost určitému místu. Také je známé, že údaje shromážděné v krátkých časových intervalech lépe odpovídají skutečným pohybům zvířete než údaje shromážděné ve větších časových intervalech (Kindvall 1999).

Analýzy byly provedeny pomocí Visual Basic macros v programu Excel© 2000. Pro generování náhodných tras pohybu byla náhodně vybrána jedna z hodinových vzdáleností a stejně náhodně jí byl přiřazen buď směr proti proudu, nebo po proudu. Tato vzdálenost byla poté přičtena (pro pohyb proti proudu) nebo odečtena (pro pohyb po proudu) od výchozí hodnoty. Ze vzdáleností byla poté, opět náhodně, vybrána druhá vzdálenost, která byla stejným způsobem přičtena k předchozí hodnotě nebo od ní odečtena. Tento postup se opakoval, dokud nebyla vytvořena 24hodinová dráha pohybu, po níž byla zaznamenána poloha jedince za první den. Celý denní postup se pak opakoval, dokud nebyla vytvořena 100denní dráha pohybu (Spencer et al. 1990).

Dlouhé ujeté vzdálenosti některých ryb občas ovlivňovaly výpočet průměrné kvadratické vzdálenosti a indexu linearity, a proto byl medián denních ujetých vzdáleností rybou od výchozího bodu použit jako měřítko site fidelity. Pro výpočet míry site fidelity pro každou náhodnou trasu byl medián vzdálenosti od výchozího bodu vypočítán pouze z hodnot za dny, kde se sledované ryby nacházely. Tento 100denní postup byl poté opakován 10 000krát, čímž vzniklo náhodné rozdělení četností. To bylo následně použito ke zjištění, zda je hodnota menší, než se dalo očekávat. Poté, co pohyb ryb ustal, bylo u každé ryby zjišťováno site fidelity na základě zkoumání grafů četností odhadovaných míst a celková

analýza byla zopakovaná pro prostorově a časově seskupené lokality. Odhady velikosti domácího okrsku byly vypočteny na základě lokalit pro období, během kterých byla prokázána významná ($P < 0-05$) site fidelity. Také byly zkoumány grafy četností odhadovaných oblastí pro každou rybu ke zjištění, zda ryby v průběhu studie změnily svá umístění domácích okrsků. Pokud byl graf multimodálního charakteru, byla zkoumána časová posloupnost lokalit, aby se určilo, zda jednotlivé způsoby představují core area v rámci stejného domácího okrsku nebo přemístění domácího okrsku. V případě přemístění domácího okrsku byla analýza site fidelity a výpočet velikosti domácího okrsku provedena pro každý domácí okrsek zvlášť.

Celkové lineární domácí okrsky byly odhadnuty určením vzdálenosti podél říčního koryta mezi nejvzdálenějšími souřadnicemi umístění každé ryby (Young 1999). Pro každou rybu byly také odhadnuty 90% a 50% domácí okrsky výpočtem minimální vzdálenosti obsahující alespoň 90 % a 50 % lokalit (Crook 2002).

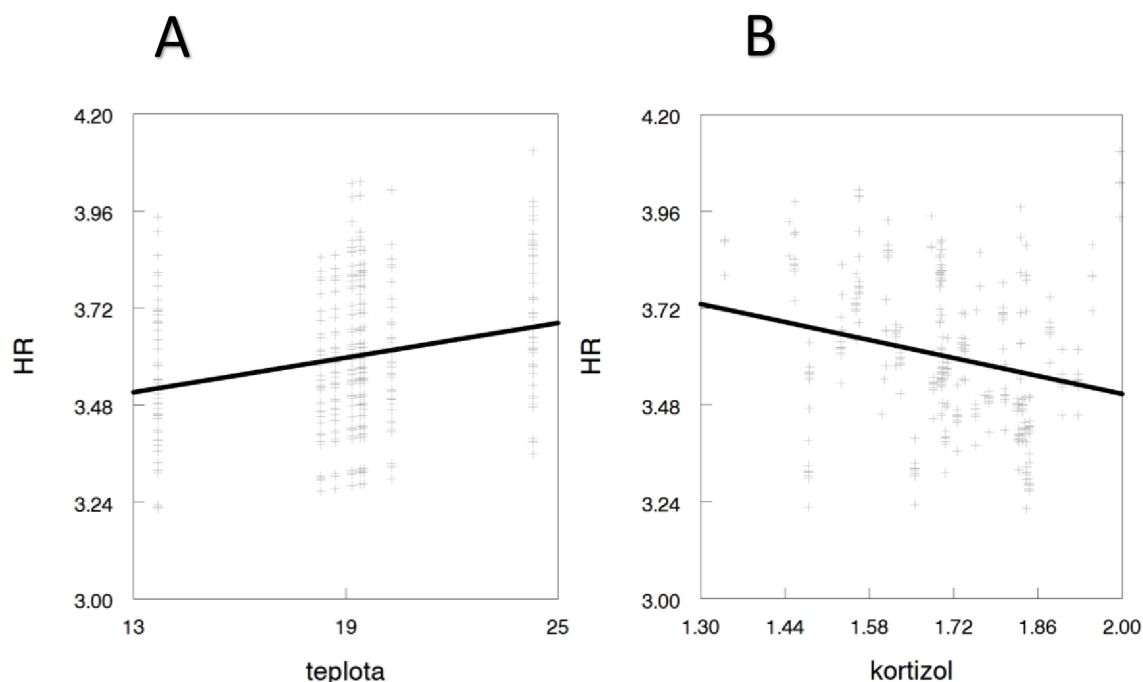
4.3.4 Analýza dat použitá v práci

Data o pohybu sumců v řece Berounce jsem vyhodnotila pomocí programů Excel a Google Earth. GPS data jsem nejdříve převedla do programu Google Earth, kde jsem ručně spojovala ujeté vzdálenosti ryb mezi jednotlivými intervaly (viz kapitola 4.2.3). Tyto vzdálenosti jsem měřila pro každou rybu zvlášť. Vše jsem zaznamenala do tabulky v programu Excel, kde jsem následně vypočítala celkovou ujetou vzdálenost každé ryby ve všech dnech měření. Do tabulky jsem také přidala parametry, jako je hmotnost a délky ryby, hladiny kortizolu, glukózy, laktózy, hemoglobinu a erytrocytů pro všechny pozorované jedince.

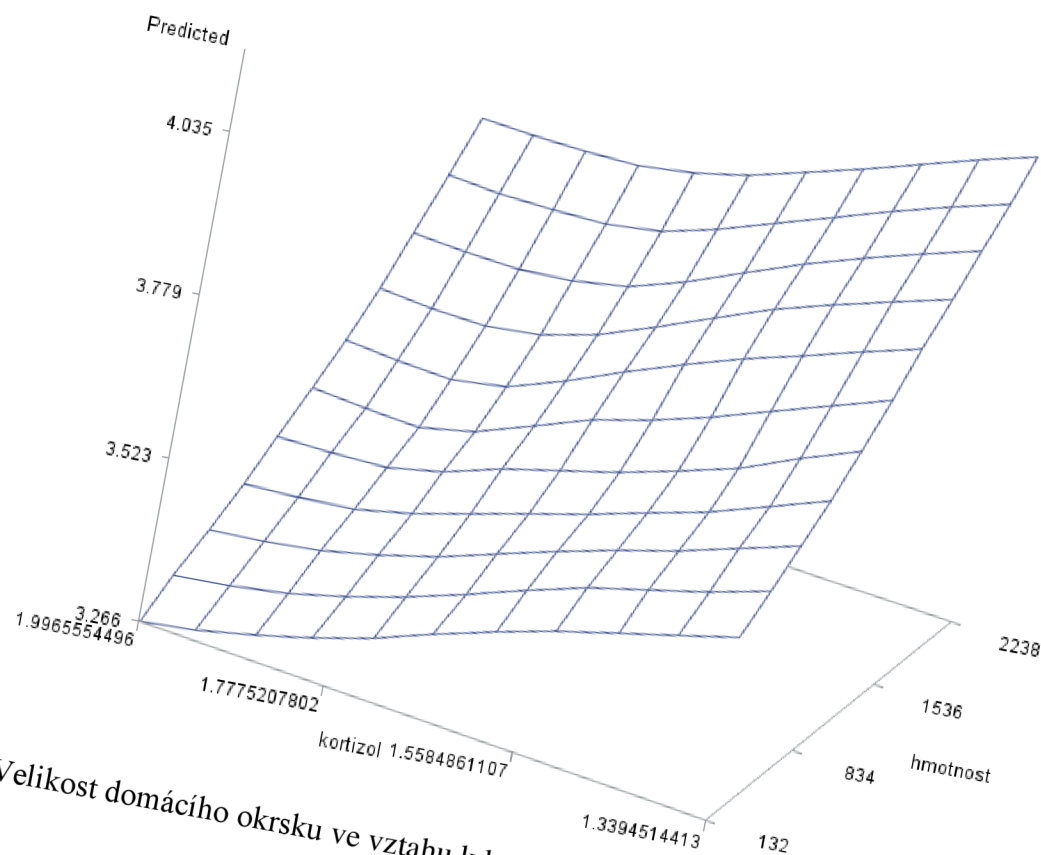
Velikost domácího okrsku během 24 hodinového cyklu byla určena pomocí metody tzv. Minimum Convex Polygon (MCP; Aebischer et al. 1993). Důvodem použité metody MCP byl extrémně vysoký počet záznamů pozic (2713) během pouhých devíti diurnálních cyklů v rámci cca 2 měsíců (začátek na přelomu května a června, konec v červenci). Vzorek pozic ryb tak byl velmi homogenní. Navíc byly pozice měřeny 9x během 24 hodin, což zajišťovalo i vysokou přesnost odhadu jednotlivých domácích okrsků. Následné zpracování a analýza dat byly realizované pomocí programu SAS verze 9.4 (Statistical Analyses System; www.sas.com). Data o domácím okrsku ryb ve volné přírodě byla analyzována pomocí procedury MIXED. Pomocí této procedury byla závislá proměnná modelovaná se započítáním náhodných faktorů identifikujících jedince v průběhu sledování. Pro výpočet stupňů volnosti byla použita metoda dle Kenwarda a Rogera (1997).

5 Výsledky

Velikost domácího okrsku sledovaných juvenilních sumců měla průměrnou velikost 7 694 m² (rozsah 234 – 77 402 m²). Sledování probíhalo v období května až července při rozsahu průměrných denních teplot 13,7 – 24,3°C (průměr 19° C). Velikost domácího okrsku vzrůstala s rostoucí teplotou ($F_{1, 281} = 3.89$, $p < 0.05$; obr. 4A). U sledovaných jedinců byla stanovena i řada fyziologických parametrů (*kortizol* – průměr 54; rozsah 21,85 – 99,21 ng/ml; *glukóza* průměr 2,82; rozsah 1,92 – 3,88 mmol/l; *laktát* – průměr 6,78; rozsah 2,48 – 11, 76 mmol/l; *hemoglobin* – průměr 77,68; rozsah 38,67 – 94,17 g/l; *erytrocyty* - průměr 1,91; rozsah 1,01 – 2,57 10¹²/l). Na domácí okrsek měl prokazatelný vliv pouze kortizol, jehož zvýšené hodnoty souvisely se sníženou velikostí domácího okrsku ($F_{1, 51.9} = 4,23$, $p < 0,05$; obr. 4B). Domácí okrsek vzrůstal i s hmotností označených jedinců (průměr 1111 g; rozsah 132 – 2 238 g) v interakci s klesajícím kortizolem ($F_{1, 45.7} = 4,63$, $p < 0,05$; obr. 5). Jinými slovy větší sumci a sumci s nižší hladinou tohoto stresového hormonu měli větší domácí okrsek.



Obr. 4: Velikost domácího okrsku ve vztahu k teplotě (A) a koncentraci kortizolu (B).



Obr. 5: Velikost domácího okrsku ve vztahu k hmotnosti a koncentraci kortizolu.

6 Diskuze

6.1 Vliv teploty na velikost domácího okrsku

Analýza údajů prokázala, že velikost domácích okrsků vzrůstala s teplotou vody a potvrdila tak naši první hypotézu. Rozdílná teplota během sezónních cyklů ovlivňuje dostupnost zdrojů, rychlost metabolismu a tedy i pohybovou aktivitu a prostorovou distribuci zvířat (Clarke 2017). Poikilotermní zvířata, jako jsou ryby, obecně preferují vyšší teplotu vody (v rozmezí fyziologického optima), protože jsou pohybově aktivnější, přijímají více potravy, rychleji rostou a v důsledku tak lépe prospívají (Angilletta 2009). Proto lze obecně předpokládat, že se vzrůstající teplotou a s tím spojenou rychlostí metabolismu se bude zvětšovat i plocha využívaná jedincem a tedy i velikost domácího okrsku (Hiscock et al. 2002). Přímá úměra mezi teplotou a velikostí domácího okrsku platí především pro druhy zvířat žijících v tropických a subtropických oblastech. Například u leguánů bledých *Conolophus pallidus* (Heller, 1903) je velikost domácích okrsků menší během chladného období než v teplejších sezónách (Christian & Tracy 1985). Většina druhů sumců je rozšířena v tropických a subtropických oblastech, a proto není překvapující, že i náš jediný původní zástupce čeledi sumcovitých Siluridae, sumec velký, preferuje pro aktivní pohyb a příjem potravy vyšší teplotu. Např. k rozmnožování sumců dochází v podmínkách střední Evropy při relativně vysokých teplotách 19 – 22 °C, což připadá obvykle na konec měsíce května a především červen (Hochman 1957). Maximum pohybové aktivity bylo určeno v rozmezí 25 – 27 °C (Capra et al. 2014). Také na řece Berounce, kde byly získány údaje pro diplomovou práci, Slavík et al (2007) zjistili maximální pohybovou aktivitu a největší domácí okrsky v letním a minimální v zimním období. V předkládané diplomové práci byly největší domácí okrsky naměřeny při teplotách kolem 25 °C (Obr. 1A), což odpovídá údajům a maximální pohybové aktivitě sumců zjištěných jinde v Evropě (Carol et al. 2007; Capra et al. 2014).

Korelace mezi teplotou a velikostí domácího okrsku však může být naopak záporná. Např. u štiky obecné byl větší domácí okrsek v zimním období, kdy je potravy nedostatek a štika tak musí potravu aktivně shánět (Grimm & Klinge 1996). Stejně tak i mník jednovousý má větší domácí okrsky na podzim a během zimy (Slavík et al. 2005), které v podmínkách ČR předchází reprodukci (Slavík & Horký 2021). U mníka je větší velikost domácího okrsku v zimě způsobena evolučně adaptovanou strategií být aktivní především v zimním období (Hardewig et al. 2004). Důvod pro tuto strategii je evoluční původ mníka, který je jediným sladkovodním zástupcem jinak výhradně mořské čeledi treskovitých Gadidae obývajících chladná severská moře. Teplotní preference sumce a mníka jsou tedy opačné a rozdíl lze hledat v odlišném původu a rozšíření jejich evolučních skupin.

6.2 Vliv individuálních vlastností na velikost domácího okrsku

6.2.1 Kopírovací styl

Jak bylo v předchozí kapitole uvedeno, výsledky z řeky Berounky ukázaly, že velikost domácího okrsku sumců vzrůstala s teplotou. V posledních dekáдах je často zmiňováno, že individuální vlastnosti formují aktivitu a chování zvířat včetně ryb víceméně podobně během času a v různých situacích (Koolhaas et al. 1999; Sih et al. 2003; 2008; Reále et al. 2007). Jinými slovy, individuální vlastnosti se projevují v různých situacích velmi podobně; např. pohybovou aktivitu jedince A lze očekávat většinou vyšší než u jedince B. Navíc u jedinců s vyšší aktivitou lze očekávat např. také vyšší agresivitu nebo statečnost; soubor navzájem podporujících se nebo vyskytujících se vlastností vytváří tzv. *behaviorální syndrom* (Reále et al. 2010). Podobný vztah byl popsán i pro citlivost na stresové situace (Koolhaas et al. 1999; Øverli et al. 2005), kdy nějaká behaviorální vlastnosti je spojována s jinou, většinou fyziologického charakteru. Obecně jsou rozeznávány dva typy kopírovacích stylů, které popisují reakci na stresovou situaci (Koolhaas et al. 1999). Jedná se o proaktivní (aktivní, odvážní, bojoví) a reaktivní (pasivní, plašší, neagresivní) jedinci, u kterých se např. odlišuje obsah hormonu kortizolu, kdy vyšší hodnoty jsou zjišťovány u reaktivních jedinců (Höglund et al. 2008). V této souvislosti byli u vzorku dániích pruhovaných (*Danio rerio*, Hamilton-Buchanan, 1822) rozlišeni proaktivní a reaktivní jedinci, u kterých byly navíc zjištěny rozdíly v preferencích teplot (Rey et al. 2013). Proaktivní jedinci dávali přednost vyšším teplotám vody ve srovnání s jedinci reaktivními, což odráží rozdíly v rychlosti bazálního metabolismu a schopnosti aklimatizace a adaptace na prostředí. Na základě těchto informací lze vznést hypotézu, že proaktivní sumci budou preferovat vyšší, zatímco reaktivní nižší teplotu. Výsledný vztah mezi teplotou a velikostí domácího okrsku by pak mohl být pro obě skupiny odlišný. Lze proto spekulovat, že u proaktivních jedinců by byla závislost na vzrůstající teplotě významnější, zatímco u reaktivních jedinců méně významná. K ověření těchto úvah však budou nezbytné i experimentální pokusy v laboratoři, které umožní rozdělit sumce na proaktivní a reaktivní jedince.

6.2.2 Význam kortizolu jako indikátoru stresu

Osa hypotalamus-hypofýza-kůra nadledvin (HPA) je neuroendokrinní dráha, pomocí které se z kůry nadledvin uvolňují stresové hormony glukokortikoidy. Mezi ně náleží mimo jiné kortizol, stresový hormon, jehož produkce je u ryb pojena s negativními podněty a stresem (Sloman et al. 2001; Ellis et al. 2012). Hladina glukokortikoidů je v rámci druhu značně variabilní. Osa HPA spojuje informace o prostředí a následné uvolňování glukokortikoidů může zesilovat adaptivní behaviorální reakci nebo změnu životní strategie (Boonstra 2005; Schulkin et al. 2005). Je také známo, že sociální prostředí je doprovázeno jistou mírou stresu (Creel et al. 2013). Na změny sociálního prostředí ryby reagují změnou hormonální aktivity, konkrétně změnou hormonu kortizolu. Hormonální změny jsou doprovázeny dalšími změnami, například pigmentací těla, ztmavnutím očí, intenzivnější ventilací žaber nebo subdominantním chováním jedince (Slavík et al. 2020). Rozšíření zornic

a vyšší hladiny kortizolu můžeme při stresu sledovat také u lidí (Levine et al. 2007; Finke et al. 2018). Další typickou reakcí na stres je zvýšení hladiny glukózy a laktátu v krevní plazmě (Santos & Pacheco 1996; Hontela et al. 1997), proto se tyto hodnoty považují za reprezentativní pro stanovení stresu u ryb. Ve své práci jsem se zaměřila na hladiny kortizolu v krevním séru jako možného indikátoru sociálního stresu. Výsledky ukázaly, že lze najít vztah mezi velikostí domácího okrsku a úrovní hladiny kortizolu, což potvrdilo naši hypotézu. Možný vliv sociálního prostředí na velikost domácího okrsku je diskutován v následující kapitole.

6.2.3 Vliv sociálního prostředí na velikost domácího okrsku

Zvířata žijící ve společenských skupinách často vytvářejí hierarchii dominance, ve které nejvyšší místo zaujímají dominantní jedinci (např. Huntingford et al. 2012). Postavení jedince v hierarchii může mít silný vliv na fitness jedince, jelikož dominance zajišťuje přednostní přístup k partnerům, potravě a dalším zdrojům oproti podřízeným jedincům, kteří mají méně možností dostat se k potřebným zdrojům, jelikož jsou dominantními jedinci omezováni (Alänära et al. 2001; Huntingford et al. 2012). Subdominantní postavení jedince v hierarchii dominance je pro zvířata stresující, což je možné popisovat zvýšenou úrovní hladiny kortizolu (Manogue et al. 1975; Winberg & Lepage 1998; Pottinger & Carrick 1999; Sloman et al. 2002b). Jinými slovy, podřízenou pozici je možné doložit chronickým stresem jedince. Například subdominantní samci paviánů anubi *Papio anubis* (Lesson, 1827) byli častěji ve fyziologickém stresu než dominantní samci a zároveň vykazovali chronicky zvýšené hladiny glukokortikoidů (Sapolsky 1983). V důsledku chronického stresu se u subdominantních jedinců objevovaly častěji patologické stavy (Sapolsky & Spencer 1997). Navíc bylo u paviánů zjištěno, že koncentrace glukokortikoidů jako je např. kortizol, závisí na stabilitě nebo nestabilitě hierarchie (Sapolsky 1992). Ve stabilních hierarchiích byly hladiny glukokortikoidu u subdominantních paviánů vyšší než u dominantních jedinců a naopak. Přímá souvislost mezi zvýšenou hladinou kortizolu, submisivitou a sníženou agresivitou byla také prokázána u akary modré *Aequidens pulcher* (Gill, 1858) (Munro & Pitcher 1985). Lze tedy usoudit, že hladina kortizolu zohledňuje postavení jedince v sociální hierarchii a bývá větší u subdominantních jedinců a jedinců vystavených chronickému stresu (Manogue et al. 1975; Winberg 1993; Øverli 1999; Fernandes-de-Castilho 2008). Ve světle těchto informací je možno hodnotit také zjištěný vztah nepřímé úměry mezi velikostí domácího okrsku a kortizolu.

Lze se domnívat, že menší domácí okrsek a vyšší hladinu kortizolu vykazovali podřízení, trvale stresovaní jedinci. Naše čtvrtá hypotéza tak nebyla potvrzena. Dá se však nalézt studie, které názor, že subdominantní jedinci vykazují vyšší hladinu kortizolu a jsou stresováni více než dominantní jedinci, nepodporují. Naopak je argumentováno, že dominantní jedinci pocítují vyšší sociální stres a v důsledku mají i vyšší úroveň hladiny stresových hormonů (Creel et al. 2013). Například u volně žijících afrických psů hyenovitých *Lycaon pictus* (Temminck, 1820) a mangust trpasličích *Helogale parvula* (Sundevall, 1847) byly hladiny glukokortikoidů vyšší u dominantních než u subdominantních jedinců (Creel et al. 1997). Podobné údaje jsou známé i u ryb. Např. u afrických cichlid, jako je pestřenec

červený *Neolamprologus pulcher* (Trewavas, Poll, 1952), kde obě pohlaví vykazují společnou péči o potomky (cooperative breeding), měli dominantní jedinci vyšší hladiny glukokortikoidů než subdominantní jedinci (Mileva et al. 2010).

V kontrastu s předchozími příklady bylo u ptáků zjištěno, že úroveň hladiny glukokortikoidů se u dominantních a subdominantních jedinců neliší (Mays et al. 1991; Malueg et al. 2009). Na základě těchto studií lze předpokládat, že hladina glukokortikoidů je v rámci sociální hierarchie značně variabilní. Navíc bylo zjištěno, že nemusí vždy záležet na aktuálním postavení v hierarchii, ale na procesu získání a udržení si sociálního postavení (Abbott et al. 2003; Goymann & Wingfield 2004).

Naše studie prokázala, že velikost domácího okrsku vzrůstala s velikostí jedinců, což potvrdilo naši hypotézu a také je v souladu s dřívějšími výsledky (Slavík et al. 2007; Parra et al. 2011; Nash et al. 2015; Slavík & Horký 2019). Navíc, jak bylo diskutováno v předchozí kapitole, větší domácí okrsek vykazovali také jedinci s nižší hladinou kortizolu. Obecně je známo, že jedinci s vyšší hladinou kortizolu vykazují nižší pohybovou aktivitu, protože indukují snížení energetického metabolismu (Øverli et al. 2002; Espmark et al. 2008). Pokud tedy velikost domácích okrsků vzrůstala s velikostí jedinců a zároveň klesala se vzrůstající hladinou kortizolu, je možné opět spekulovat o vlivu individuálních charakteristik, konkrétně kopírovacího stylu, na prostorovou distribuci sumců. Jak již bylo uvedeno v kapitole 6.2.1., proaktivní jedinci se vyznačují vysokou pohybovou aktivitou, ochotou riskovat a zkoumat nové prostředí (např. MacKenzie et al. 2009; Millot et al. 2009; Huntingford et al. 2010), jsou dominantní, více agresivní (Øverli et al. 2005) a mají nižší citlivost ke stresu, a tedy vykazují i nízké hladiny kortizolu (Höglund et al. 2008). Na základě těchto údajů se lze domnívat, že jedinci, kteří vytvářeli větší domácí okrsky, byli proaktivní. Tyto úvahy naznačují, že pro přesné vyhodnocení prostorové distribuce sumců (a ryb obecně) a stanovení jejich energetických a prostorových nároků bude vhodné podrobněji zkoumat i individuální behaviorální charakteristiky.

7 Závěr

- Lze konstatovat, že pro výzkum velikosti domácího okrsku juvenilních sumců, bylo použito 60 ks jedinců, kteří byli vysazeni do řeky Berounky a zde pozorováni během 3 měsíců a celkem 9 diurnálních cyklů. Bylo tak získáno téměř 3000 individuálních pozic vysílačkami označených jedinců. Cílem studie bylo ověření závislosti velikosti domácího okrsku na hmotnosti jedinců, teplotě a dále předpokládaném chronickém sociálním stresu, který byl sledován jako úroveň hladiny kortizolu v krevní plazmě.
- Výsledky potvrdily pozitivní předpokládanou korelaci mezi velikostí jedince, teplotou vody a velikostí jeho domácího okrsku, která odpovídá známým údajům o biologii sumce. Dále byla zjištěna skutečnost, že s rostoucí hladinou kortizolu se snižovala velikost domácího okrsku. Nepřímo tak lze odvodit, že chronický sociální stres, který je vlastním subdominantním jedincům může ovlivňovat prostorovou distribuci sumců. Zároveň je však nezbytné zdůraznit, že i dominantní jedinci mohou vykazovat vysokou úroveň stresových hormonů, která je vyvolána zvýšeným úsilím si udržet dominantní pozici (např. formou soubojů). Navíc jsou známy případy (např. u čeledi Salmonidae a Galaxidae), kdy velké domácí okrsky vykazují naopak subdominantní jedinci, kteří jsou dominantními jedinci vytlačováni na periferia kvalitních ploch. Subdominantní jedinci pak vykazují větší domácí okrsky. Další možností je, že jedinci vykazující vysoké hladiny kortizolu, náleží k reaktivní části vzorku (populace), která je charakterizována subdominancí, nižší pohybovou aktivitou, statečností a naopak vyšší citlivostí ke stresu.
- Z výsledků a diskuze je patrné, že s ohledem na prostorovou distribuci sumců je význam individuálních charakteristik, jako např. citlivost k sociálnímu stresu a následné produkci stresových hormonů, je prokazatelný i v terénních studiích. Z toho vyplývá, že podrobnější poznání individuálních behaviorálních charakteristik je nezbytné i k přesnějšímu stanovení velikosti domácích okrsků a obecně prostorové distribuce ryb. Avšak pro stanovení individuálních behaviorálních charakteristik je nezbytné kombinovat experimentální výzkum v laboratorních a terénních podmínkách. Jinými slovy bude nezbytné stanovit individuální behaviorální charakteristiky v kontrolovaných podmínkách a experimentální jedince následně pozorovat v divoké přírodě.

8 Literatura

- Abbott DH, Keverne EB, Bercovitch FB, Shively CA, Mendoza SP, Saltzman W, Snowdon CT, Ziegler TE, Banjevic M, Garland T, Sapolsky RM. 2003. Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior* **43**:67–82.
- Aebischer NJ, Robertson PA, Kenward RE. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* **74**:1313–1325.
- Alänära A, Burns MD, Metcalfe NB. 2001. Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *Journal of Animal Ecology* **70**:980–986.
- Angilletta MJ, Steury TD, Sears MW. 2004. Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative and Comparative Biology* **44**:498–509.
- Angilletta MJ. 2009. *Thermal Adaptation*. Oxford University Press, New York.
- Armstrong JD, Braithwaite VA, Huntingford FA. 1997. Spatial strategies of wild Atlantic salmon parr: Exploration and settlement in unfamiliar areas. *Journal of Animal Ecology* **66**:203–211.
- Armstrong JD, Griffiths SW. 2001. Density dependent refuge use among over wintering wild Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology* **58**:1524–1530.
- Asensio N, Schaffner CM, Aureli F. 2012. Variability in core areas of spider monkeys *Ateles geoffroyi* in a dry tropical forest. *Primates* **53**:147–156.
- Bachman RA. 1984. Foraging behaviour of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**:1–32.
- Barry J, Newton M, Dodd JA, Hooker OE, Boylan P, Lucas MC, Adams CE. 2016. Foraging specialisms influence space use and movement patterns of the European eel *Anguilla anguilla*. *Hydrobiologia* **766**:333–348.
- Baruš V, Oliva O. 1995. Fauna ČR a SR. Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes) (1). Academia, Praha.
- Baudinette RV, Miller A, Sarre M. 2000. Aquatic and terrestrial locomotory energetics in a toad and a turtle: a search for generalisations among ectotherms. *Physiological and Biochemical Zoology* **73**:672–682.
- Bell T, Kramer DL. 2000. Territoriality and habitat use by juvenile blue tangs, *Acanthurus coeruleus*. *Environmental Biology of Fishes* **58**:401–409.
- Bellwood DR, Hoey AS, Hughes TP. 2012. Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B* **279**:1621–1629.
- Benfield MC, Minello TJ. 1996. Relative effects of turbidity and light intensity on reactive distance and feeding of an estuarine fish. *Environmental Biology of Fishes* **46**:211–216.

- Benson JF, Chamberlain MJ, Leopold BD. 2006. Regulation of space use in a solitary felid: population density or prey availability? *Animal Behaviour* **71**:685–693.
- Berg LS. 1948. Fishes of freshwaters of USSR and adjacent countries vol I. USSR Academy of Sciences publishers, Leningrad.
- Blanc G. 1997. Introduction of pathogens in European aquatic ecosystems: attempt of evaluation and realities. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **55**:37–56.
- Bond ME, Babcock EA, Pikitch EK, Abercombie DL, Lambs NF, Chapman DD. 2012. Reef sharks exhibit site-fidelity and higher relative abundance in marine reserves on the Mesoamerican Barrier Reef. *PLoS One* 7 (e32983) DOI: 10.1371/journal.pone.0032983.
- Boonstra R. 2005. Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals. *Journal of Mammalogy* **86**:236–247.
- Borger L, Franconi N, Ferretti F, Meschi F, De Michele G, Gantz A, Coulson T. 2006. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *American Naturalist* **168**:471–485.
- Boujard T. 1995. Diel rhythms of feeding activity in the European catfish, *Silurus glanis*. *Physiology & Behavior* **4**:641–645.
- Boyle S, Lourenço WC, Silva LR, Smith AT. 2009. Home Range Estimates Vary with Sample Size and Methods. *Folia Primatologica* **80**:33–42.
- Bradbury C, Green JM, Bruce-Lockhart M. 1995. Home ranges of female cunner, (*Tautoglabrus adspersus*, Labridae), as determined by ultrasonic telemetry. *Canadian Journal of Zoology* **73**:1268–1279.
- Britton JR, Cucherousset J, Davies GD, Godard MJ, Copp GH. 2010. Non native fishes and climate change: Predicting species responses to warming temperatures in a temperate region. *Freshwater Biology* **55**:1130–1141.
- Brown C, Braithwaite VA. 2004. Size matters: A test of boldness and body mass in natural populations of the poecilid *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behavior* **68**:1325–1329.
- Buskirk S. 2004. Keeping an eye on the neighbors. *Science* **306**:238–239.
- Cacoullos T. 1966. Estimation of a multivariate density. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* **18**:179–189.
- Caldecott J, Kavanagh M. 1983. Can translocations help wild primates? *Oryx* **17**:135–139.
- Capra H, Pella H, Ovidio M. 2014. Movements of endemic and exotic fish in a large river ecosystem (Rhône, France). In: Proceedings of the 10th international conference on ecohydraulics. Trondheim, Norway.
- Capra H, Plichard L, Bergé J, Pella H, Ovidio M, McNeil E, Lamouroux N. 2017. Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry. *Science of the Total Environment* **578**:109–120.

- Capra H, Pella H, Ovidio M. 2018. Individual movements, home ranges and habitat use by native rheophilic cyprinids and non-native catfish in a large regulated river. *Fisheries Management & Ecology* **25**:136–149.
- Carlson HR, Haight RE. 1972. Evidence for a home site and homing of adult yellowtail rockfish, *Sebastes flavidus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**:1011–1014.
- Carol J, Zamora L, Garcia-Berthou E. 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* **16**:450–456.
- Clarke A. 2017. *Principles of Thermal Ecology*. Oxford University Press, New York.
- Clarke MF, da Silva KB, Lair H, Pocklington R, Kramer DL, McLaughlin RL. 1993. Site familiarity affects escape behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Oikos* **66**:533–537.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology* **183**:1–39.
- Copp GH, Britton JR, Cucherousset J, García-Berthou E, Kirk R, Peeler E, Stakénas S. 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* **10**:252–282.
- Creel S, Creel NM, Mills MGL, Monfort SL. 1997. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs – behavioral and endocrine correlates. *Behavioral Ecology* **8**: 298–306.
- Creel S, Dantzer B, Goymann W, Rubenstein DR. 2013. The ecology of stress: effects of the social environment. *Functional Ecology* **27**:66–80.
- Crook DA. 2002. Habitat use and movements of golden perch *Macquaria ambigua* and common carp *Cyprinus carpio* in an Australian lowland river [PhD. thesis]. Charles Sturt University, Australia.
- Crook DA. 2004. Is the home range concept compatible with the movements of two species of lowland river fish? *Journal of Animal Ecology* **73**:353–366.
- Crook DA, Lowe WH, Allendorf FW, Eros T, Finn DS, Gillanders BM, Hughes JM. 2015. Human effects on ecological connectivity in aquatic ecosystems: Integrating scientific approaches to support management and mitigation. *Science of the Total Environment* **534**:52–64.
- Cucherousset J, Boulêtreau S, Azémar F, Compin A, Guillaume M, Santoul F. 2012. Freshwater Killer Whales: Beaching behaviour of an alien fish to hunt land birds. *PLoS ONE* **7** (e50840) DOI: 10.1371/journal.pone.0050840.
- Cucherousset J, Horký P, Slavík O, Ovidio M, Arlinghaus R, Bouletreau S, Britton R, García-Berthou E, Santoul F. 2018. Ecology, behaviour and management of the European Catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **28**:177–190.

- Cunico A, Vitule JRS. 2014. First records of the European catfish, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 in the Americas (Brazil). *Bioinvasions Records* **3**:117–122.
- Daněk T, Kalous L, Petrtyl M, Horký P. 2014. Move or die: Change of European catfish (*Silurus glanis* L.) behaviour caused by oxygen deficiency. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (e4148) DOI: 10.1051/kmae/2014020.
- Daněk T, Horký P, Kalous L, Filinger K, Břicháček V, Slavík O. 2016. Seasonal changes in diel activity of juvenile European catfish *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) in Byšická Lake, Central Bohemia. *Journal of Applied Ichthyology* **32**:1–7.
- Davies NB, Houston AI. 1984. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, United Kingdom.
- Dingerkus G, Seret B, Guilbert E. 1991. The first albino wels, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, from France, with a review of albinism in catfishes (Teleostei: Siluriformes). *Cybiurn* **15**:185–188.
- Dogan N, Gul A. 2004. Feeding biology of *Silurus glanis* living in Hirfanli Dam Lake. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences* **3**:471–479.
- Edwards MA, Nagy JA, Derocher AE. 2009. Low site fidelity and home range drift in a wide ranging, large Arctic omnivore. *Animal Behavior* **77**:23–28.
- Elliott JM. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Ellis T, Yildiz HY, Lopez-Olmeda J, Spedicato MT, Tort L, Øverli Ø. 2012. Cortisol and finfish welfare. *Fish Physiology and Biochemistry* **38**:163–188.
- Espmark AM, Eriksen MS, Salte R, Braastad BO, Bakken M. 2008. A note on pre-spawning maternal cortisol exposure in farmed Atlantic salmon and its impact on the behaviour of offspring in response to a novel environment. *Applied Animal Behaviour Science* **110**:404–409.
- Fernandes-de-Castilho M, Pottinger TG, Volpato GL. 2008. Chronic social stress in rainbow trout: Does it promote physiological habituation? *General and Comparative Endocrinology* **155**:141–147.
- Finke JB, Behrje A, Schächinger H. 2018. Acute stress enhances pupillary responses to erotic nudes: Evidence for differential effects of sympathetic activation and cortisol. *Biological Psychology* **137**:73–82.
- Fraser NHC, Metcalfe NB, Thorpe JE. 1993. Temperature dependant switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society B* **252**:135–139.
- Fraser NHC, Metcalfe NB. 1997. The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Functional Ecology* **11**:385–391.
- Freeman S, Alevizon W. 1983. Aspects of territorial behavior and habitat distribution of the fairy basslet *Gramma loreto*. *Copeia* **3**:829–832.
- Fretwell SD, Lucas HL. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**:16–36.

- Gerking SD. 1953. Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes. *Ecology* **34**:347–365.
- Getz WM, Fortmann-Roe S, Cross PC, Lyons AJ, Ryan SJ, Wilmers CC. 2007. LoCoH: Nonparametric Kernel Methods for Constructing Home Range and Utilization Distributions. *PLoS ONE* (e207) DOI: 10.1371/journal.pone.0000207.
- Goymann W, Wingfield JC. 2004. Allostatic load, social status and stress hormones: the costs of social status matter. *Animal Behaviour* **67**:591–602.
- Grant JWA, Kramer DL. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **47**:1724–1737.
- Grant JWA, Chapman CA, Richardson KS. 1992. Defended versus undefended home range size of carnivores, ungulates and primates. *Behavioral Ecology & Sociobiology* **31**:149–161.
- Grimm MP, Klinge M. 1996. *Pike Biology and Exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Gronell A. 1980. Space utilization by the cocoa damselfish, *Eupomacentrus variabilis* (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **30**:237–251.
- Grueter CC, Dayong L, Baoping R, Fuwen W. 2009. Choice of Analytical Method Can Have Dramatic Effects on Primate Home Range Estimates. *Primates* **50**:81–84.
- Guénard G, Boisclair D, Ugedal O, Forseth T, Fleming IA, Jonsson B. 2012. The bioenergetics of density dependent growth in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **69**:1651–1662.
- Hansen AE, Closs PG. 2005. Diel activity and home range size in relation to food supply in a drift-feeding stream fish. *Behavioural Ecology* **3**:640–648.
- Hardewig I, Portner HO, van Dijk P. 2004. How does cold stenothermal gadoid *Lota lota* survive high water temperatures during summer? *Journal of Comparative Physiology B* **174**:149–156.
- Harestad AS, Bunnell FL. 1979. Home range and body weight a reevaluation. *Ecology* **60**:389–402.
- Harris S, Cresswell WJ, Forde PG, Trehwella WJ, Woolard T, Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* **20**:97–123.
- Harrison JF, Roberts SP. 2000. Flight respiration and energetics. *Annual Review of Physiology* **62**:179–205.
- Harvey BC, Nakamoto JR. 1999. Diel and seasonal movements by adult Sacramento pikeminnow (*Ptychocheilus grandis*) in the Eel River, north-western California. *Ecology of Freshwater Fish* **8**:209–215.
- Hayne DW. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* **30**:1–18.

- Helfman GS. 1981. Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**:1405–1420.
- Hellstedt P, Henttonen H. 2006. Home range, habitat choice and activity of stoats (*Mustela erminea*) in a subarctic area. *Journal of Zoology* **269**:205–212.
- Heubel KU, Schlupp I. 2006. Turbidity affects association behaviour in male *Poecilia latipinna*. *Journal of Fish Biology* **68**:555–568.
- Hill J, Grossman GD. 1987. Home range estimates for three North American stream fishes. *Copeia* **1987**:376–380.
- Hiscock MJ, Scruton DA, Brown JA, Clarke KD. 2002. Winter movement of radio-tagged juvenile Atlantic salmon in Northeast Brook, Newfoundland. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**:577–581.
- Hodder KH, Masters JEG, Beaumont WRC, Gozlan RE, Pinder AC, Knight CM, Kenward, RE. 2007. Techniques for evaluating the spatial behaviour of riverfish. *Hydrobiologia* **582**:257–269.
- Höglund E, Gjøen HM, Pottinger TG, Øverli Ø. 2008. Parental stress-coping styles affect the behaviour of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* at early developmental stages. *Journal of Fish Biology* **73**:1764–1769.
- Hochman L. 1957. Ichtyologický výzkum řeky Moravice. Výzkumný ústav veterinárního lékařství, Brno.
- Höjesjö J, Johnsson JI, Bohlin T. 2004. Habitat complexity reduces the growth of aggressive and dominant brown trout (*Salmo trutta*) relative to subordinates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**:286–289.
- Höjesjö J, Økland F, Sundström LF, Pettersson J, Johnsson JI. 2007. Movement and home range in relation to dominance; a telemetry study on brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* **70**:257–268.
- Holker F, Volkmann S, Wolter C, van Dijk PLM, Hardewig I. 2004. Colonization of the freshwater environment by a marine invader: how to cope with warm summer temperatures? *Evolutionary Ecology Research* **6**:1123–1144.
- Holmes TH, McCormick MI. 2010. Size-selectivity of predatory reef fish on juvenile prey. *Marine Ecology Progress Series* **399**:273–283.
- Hontela A, Daniel C, Rasmussen JB. 1997. Structural and functional impairment of the hypothalamo-pituitary-interrenal axis in fish exposed to bleached kraft mill effluent in the St. Maurice River, Quebec. *Ecotoxicology* **6**:1–12.
- Huntingford FA, Andrew G, Mackenzie S, Morera D, Coyle SM, Pilarczyk M. 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *Journal of Fish Biology* **76**:1576–1591.
- Huntingford FA, Jobling M, Kadri S. 2012. *Aquaculture and Behavior*. Wiley-Blackwell, Oxford.

- Chamaille-Jammes S, Fritz H, Murindagomo F, Clobert J. 2008. Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context: the local regulations of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* **77**:135–144.
- Christian KA, Tracy CR. 1985. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation. *Oecologia* **49**:218–223.
- Imansyah MJ, Jessop TS, Ciofi C, Akbar Z. 2008. Ontogenetic differences in the spatial ecology of immature Komodo dragons. *Journal of Zoology* **274**:107–115.
- Imre I, Boisclair D. 2005. Moon phase and nocturnal density of Atlantic salmon parr in the Sainte-Marguerite River, Quebec. *Journal of Fish Biology* **66**:198–207.
- IUCN/SSC. 1995. Guidelines for Reintroductions. IUCN, Gland.
- Jacquot JJ, Solomon NG. 1997. Effects of site familiarity on movement patterns of male prairie voles *Microtus ochrogaster*. *The American Midland Naturalist* **138**:414–418.
- Jetz W, Carbone C, Fulford J, Brown JH. 2004. The scaling of animal space use. *Science* **306**:266–268.
- Johnson DDP, Kays R, Blackwell PG, Macdonald DW. 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology & Evolution* **17**:563–570.
- Jones KMM. 2005. Home range areas and activity centres in six species of Caribbean wrasses (Labridae). *Journal of Fish Biology* **66**:150–166.
- Kelt DA, Van Vuren DH. 2001. The Ecology and Macroecology of Mammalian Home Range Area. *The American Naturalist* **157**:637–45.
- Kenward MG, Roger JH. 1997. Small Sample Inference for Fixed Effects from Restricted Maximum Likelihood. *Biometrics* **53**:983–997.
- Kindvall O. 1999. Dispersal in a metapopulation of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Animal Ecology* **68**:172–185.
- Kobler A, Klefoth T, Wolter C, Fredrich F, Arlinghaus R. 2008. Contrasting pike (*Esox lucius* L.) movement and habitat choice between summer and winter in a small lake. *Hydrobiologia* **601**:17–27.
- Kobler A, Klefoth T, Mehner T, Arlinghaus R. 2009. Coexistence of behavioural types in an aquatic top predator: a response to resource limitation? *Oecologia* **161**:837–847.
- Kolářová J, Velišek J. 2012. Stanovení a vyhodnocení biochemického profilu krve ryb, edice Metodik. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Koolhaas JM, Korte SM, de Boer SF, van der Vegt BJ, van Reenen CG, Hopster H, de Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **23**:925–935.
- Kouřil J, Berka J. 1981. Rearing of *Silurus glanis* and *Micropterus salmoides*. Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický, Československo.

- Kruuk H, Macdonald DW. 1985. Group territories of carnivores: empires and enclaves. Pages 521-536 in Sibly RM, Smith RH, editors. Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell Scientific Publications, United Kingdom.
- Kulišková P, Horký P, Slavík O, Jones JI. 2009. Factors influencing movement behaviour and home range size in the *Leuciscus idus*. Journal of Fish Biology **74**:1269–1279.
- LaBar GW, Hernando JA, Delgado CF. 1987. Local movements and population size of European eels, *Anguilla anguilla*, in a small lake in south western Spain. Environmental Biology of Fishes **19**:111–117.
- Langen TA, Vehrencamp SL. 1998. Ecological factors affecting group and territory size in white-throated magpie-jays. Auk Ornithological advances **115**:327–339.
- Langham NPE, Porter RER. 1991. Feral Cats (*Felis catus* L.) on New Zealand Farmland. I. Home Range. Wildlife Research **18**:741–60.
- Leahy SM, McCormick MI, Mitchell MD, Ferrari MCO. 2011. To fear or to feed: the effects of turbidity on perception of risk by a marine fish. Biology Letters **7**:811–813.
- Levine A, Zagoory-Sharon O, Feldman R, Lewis JG, Weller A. 2007. Measuring cortisol in human psychobiological studies. Physiology & Behavior **90**:43–53.
- Lewis WM, Flickinger S. 1967. Home range tendency of the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Ecology **48**:1020–1023.
- Linhart O, Štech L, Švarc J, Rodina M, Audeber JP, Grecu J, Billard R. 2002. The culture of the European catfish, *Silurus glanis*, in the Czech Republic and in France. Aquatic Living Resources **15**:139–144.
- Mace GM, Harvey PH, Clutton-Brock TH. 1983. Vertebrate home-range size and energetic requirements. Pages 32-53 in Swingland IR, Greenwood PJ, editors. The ecology of animal movement. Clarendon, Oxford.
- MacKenzie S, Ribas L, Pilarczyk M, Capdevila DM, Kadri S, Huntingford FA. 2009. Screening for coping style increases the power of gene expression studies. PLoS ONE **4** (e5314) DOI: 10.1371/journal.pone.0005314.
- Madrid JA, Boujard T, Sañchez-Vázquez FJ. 2001. Feeding rhythms. Pages 189–215 in Houlihan D, Boujard T, Jobling M, editors. Food Intake in Fish. Blackwell Science, UK.
- Malueg AL, Walters JR, Moore IT. 2009. Do stress hormones suppress helper reproduction in the cooperatively breeding red-cockaded woodpecker (*Picoides borealis*)? Behavioral Ecology and Sociobiology **63**:687–698.
- Manogue KR, Candland DK, Leshner AI. 1975. Dominance status and adrenocortical reactivity to stress in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Primates **16**:457–463.
- Marable MK, Belant JL, Godwin D, Wang G. 2012. Effects of resource dispersion and site familiarity on movements of translocated wild turkeys on fragmented landscapes. Behavioural Processes **91**:119–124.

- Martinoli A, Damiano GP, Chiarenzi B, Wauters LA, Tosi G. 2001. Diet of stoats (*Mustela erminea*) in an Alpine habitat: The importance of fruit consumption in summer. *Acta Oecologica* **22**:45–53.
- Marzeole MJ. 2001. Amphibian activity, movement patterns, and body size in fragmented peat bogs. *Journal of Herpetology* **35**:13–20.
- Masters JEG, Hodder KH, Beaumont WRC, Gozlan RE, Pinder AC, Kenward RE, Welton JS. 2005. Spatial behaviour of pike *Esox lucius* L. in the River Frome, UK. Pages 179–190 in Marmulla G, editor. *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry held in Europe. FAO/COISPA, Rome.
- Matthysen E. 2005. Density dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* **28**:403–416.
- Mattisson J, Sand H, Wabakken P, Gervasi V, Liberg O, Linnell JD, Rauset GR, Pedersen HC. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* **173**:813–825.
- Mayer M, Künzel F, Zedrosser A, Rosell F. 2017. The 7-year itch: non-adaptive mate change in the Eurasian beaver. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (e7132) DOI: 10.1007/s00265-016-2259-z.
- Mays NA, Vleck CM, Dawson J. 1991. Plasma luteinizing hormone, steroid hormones, behavioral role, and nest stage in cooperatively breeding Harris' hawks (*Parabuteo unicinctus*). *The Auk* **108**:619–637.
- McDougall PT, Kramer DL. 2007. Short-term behavioural consequences of territory relocation in a Caribbean damselfish, *Stegastes diencaeus*. *Behavioral Ecology* **18**:53–61.
- McIntire T, Bester MN, Bornemann H, Tosh CA, Nico de Bruyn PJ. 2017. Slow to change? Individual fidelity to three dimensional foraging habitats in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Animal Behavior* **127**:91–99.
- McNab BK. 1963. Bioenergetics and determination of home range size. *The American Naturalist* **97**:133–140.
- Metcalf NB, Valdimarsson SK, Fraser NHC. 1997. Habitat profitability and choice in sit a wait predator: Juvenile salmon prefer slower currents on darker nights. *Journal of Animal Ecology* **66**:866–875.
- Mihálik J. 1968. Sumec, monografie 1. Státní zemědělské nakladatelství, Československo.
- Mileva VR, Gilmour KM, Balshine S. 2010. Effects of maternal stress on egg characteristics in a cooperatively breeding fish. *Comparative Biochemistry and Physiology* **158**:22–29.
- Millot S, Begout ML, Chatain B. 2009. Exploration behaviour and flight response toward a stimulus in three sea bass strains (*Dicentrarchus labrax* L.). *Applied Animal Behaviour Science* **119**:108–114.

- Miner GJ, Stein RA. 1996. Detection of predators and habitat choice by small bluegills: effects of turbidity and alternative prey. *Transactions of the American Fisheries Society* **125**:97–103.
- Minns KC. 1995. Allometry of home range size in lake and river fishes. *The Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**:1499–1508.
- Mitamura H, Mitsunaga Y, Arai N, Yokota T, Takeuchi H, Tsuzaki T, Itani M. 2005. Directed movements and diel burrow fidelity patterns of red tilefish, *Branchiostegus japonicus*, determined using ultrasonic telemetry. *Fisheries science* **71**:491–498.
- Mitchell MS. 1997. Optimal home ranges: models and application to black bears [PhD. thesis]. North Carolina State University, North Carolina.
- Munro AD, Pitcher TJ. 1985. Steroid hormones and agonistic behavior in a cichlid teleost, *Aequidens pulcher*. *Hormones and Behavior* **19**:353–371.
- Myers JO, Connors PG, Pitelka FA. 1979. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. *Auk Ornithological advances* **96**:551–561.
- Nakano S. 1995. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial redspotted masu salmon in a natural habitat. *Journal of Animal Ecology* **64**:75–84.
- Nash LK, Welsh JQ, Graham NAJ, Bellwood DR. 2015. Home-range allometry in coral reef fishes: comparison to other vertebrates, methodological issues and management implications. *Oecologia* **177**:73–83.
- Natsumeda T. 1998. Home range of the Japanese fluvial sculpin, *Cottus pollux*, in relation to nocturnal activity patterns. *Environmental Biology of Fishes* **53**:295–301.
- Nicola GG, Ayllón D, Elvira B, Almódovar A. 2016. Territorial and foraging behaviour of juvenile Mediterranean trout under changing conditions of food and competitors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **73**:990–998.
- Nilsen EB, Pedersen S, Linnell JDC. 2018. Can minimum convex polygon home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological Research* **23**:635–639.
- Norin T, Clark TD. 2017. Fish face a trade-off between ‘eating big’ for growth efficiency and ‘eating small’ to retain aerobic capacity. *Biology Letters* (e20170298) DOI: 10.1098/rsbl.2017.0298.
- Nursall JR. 1977. Territoriality in the red lip blennies (*Ophioblennius atlanticus* – Pisces: Blenniidae). *Journal of Zoology* **182**:205–223.
- Oetting WS, King RA. 1999. Molecular basis of albinism: Mutations and polymorphisms of pigmentation genes associated with albinism. *Human Mutation* **13**:99–113.
- Oliva O. 1963. Kruhoustí a ryby Čech. Habil.práce, Zool. Úst. UK, Praha.
- Ostro LET, Silver SC, Koontz FW, Young TP, Horwich RH. 1999. Ranging behavior of translocated and established groups of black howler monkeys *Alouatta pigra* in Belize, Central America. *Biological Conservation* **87**:181–190.

- Øverli Ø, Harris CA, Winberg S. 1999. Short-term effects of fights for social dominance and the establishment of dominant-subordinate relationships on brain monoamines and cortisol in rainbow trout. *Brain, Behavior and Evolution* **54**:263–275.
- Øverli Ø, Kotzian S, Winberg S. 2002. Effects of cortisol on aggression and locomotor activity in rainbow trout. *Hormones and Behavior* **42**:53–61.
- Øverli Ø, Winberg S, Pottinger TG. 2005. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout – a review. *Integrative and Comparative Biology* **45**:463–474.
- Parra I, Almódovar A, Ayllón D, Nicola GG, Elvira B. 2011. Ontogenetic variation in density-dependent growth of brown trout through habitat competition. *Freshwater Biology* **56**:530–540.
- Passadore C, Möller LM, Diaz-Aguirre F. 2018. Modelling Dolphin Distribution to Inform Future Spatial Conservation Decisions in a Marine Protected Area. *Scientific Reports* (e15659) DOI: 10.1038/s41598-018-34095-2.
- Patterson IJ. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea* **68**:53–62.
- Péron G, Lebreton JD, Crochet PA. 2010. Breeding dispersal in black headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *Journal of Animal Ecology* **79**:317–326.
- Peters RH. 1986. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York.
- Pinter-Wollman N. 2009. Spatial behaviour of translocated African elephants (*Loxodonta africana*) in a novel environment: using behaviour to inform conservation actions. *Behaviour* **146**:1171–1192.
- Pohlmann K, Grasso FW, Breithaupt T. 2001. Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:7371–7374.
- Polverino G, Bierbach D, Killen SS, Uusi-Heikkilä S, Arlinghaus R. 2016. Body length rather than routine metabolic rate and body condition correlates with activity and risk taking in juvenile zebrafish *Danio rerio*. *Journal of Fish Biology* **89**:2251–2267.
- Pottinger TG, Carrick TR. 1999. Modification of the plasma cortisol response to stress in rainbow trout by selective breeding. *General and Comparative Endocrinology* **116**:122–132.
- Powell RA. 2000. Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. Pages 65–110 in Boitani L, Fuller TK, editors. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York.
- Pritchard PCH. 1979. ‘Headstarting’ and other conservation techniques for marine turtles. *International Zoo Yearbook* **19**:38–42.

- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemans NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82**:291–318.
- Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio PO. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**:4051–4063.
- Rey S, Boltana S, Vargas R, Roher N, MacKenzie S. 2013. Combining animal personalities with transcriptomics resolves individual variation within a wild-type zebrafish population and identifies underpinning molecular differences in brain function. *Molecular Ecology* **22**:6100–6115.
- Robichaud D, Rose GA. 2001. Multiyear homing of Atlantic cod to spawning ground. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**:2325–2329.
- Roe JH, Kingsbury BA, Herbert NR. 2003. Wetland and upland use patterns in semi-aquatic snakes: implications for wetland conservation. *Wetlands* **23**:1003–1014.
- Rowe D, Graynoth E, James G, Taylor M, Hawke L. 2003. Influence of turbidity and fluctuating water levels on the abundance and depth distribution of small, benthic fish in New Zealand alpine lakes. Pages 216-227 in Lappalainen J, Dörner H, Wysujack K, editors. *Ecology of freshwater fish*. Wiley-Blackwell, USA.
- Santos AFGN, Garcia-Berthou E, Hayashi C, Santos LN. 2018. Water turbidity increases biotic resistance of native Neotropical piscivores to alien fish. *Hydrobiologia* **817**:293–305.
- Santos MA, Pacheco M. 1996. *Anguilla anguilla* L. stress biomarkers recovery in clean water and secondary-treated pulp mill effluent. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **35**:96–100.
- Sapolsky RM. 1983. Individual differences in cortisol secretory patterns in the wild baboon: role of negative feedback sensitivity. *Endocrinology* **113**:2263–2267.
- Sapolsky RM. 1992. Cortisol concentrations and the social significance of rank instability among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology* **17**:701–709.
- Sapolsky RM, Spencer EM. 1997. Insulin – like growth factor 1 is suppressed in socially subordinate male baboons. *American Journal of Physiology, Regulatory Integrative and Comparative Physiology* **42**:1346– 1351.
- Savitz J, Bardygula LG, Harder T, Stuecheli K. 1993. Diel and seasonal utilization of home ranges in a small lake by smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Ecology of Freshwater Fish* **2**:31–39.
- Seaman DE, Powell RA. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* **77**:2075–2085.
- Seaman DE, Griffith B, Powell RA. 1998. Kernelhr: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* **26**:95–100.

- Sherman P, Eason PK. 1998. Size determinants in territories with inflexible boundaries: manipulation experiments on white-winged trumpeters' territories. *Ecology* **79**:1147–1159.
- Schoener TW. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology* **20**:281–325.
- Schoener TW. 1987. Time budgets and territory size: some simultaneous optimization models for energy maximizers. *American Zoologist* **27**:259–291.
- Schulkin J, Morgan MA, Rosen JB. 2005. A neuroendocrine mechanism for sustaining fear. *Trends in Neurosciences* **28**:629–635.
- Sih A, Kats LB, Maurer EF. 2003. Behavioural correlation across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. *Animal Behaviour* **65**:29–44.
- Sih A, Bell AM. 2008 Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior* **38**:227–281.
- Sillero-Zubiri C, Macdonald DW. 1997. Ethiopian Wolf: An Action Plan for its Conservation. IUCN Canid Specialist Group, Switzerland.
- Silverman BW. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman & Hall, London.
- Siwertsson A, Knudsen R, Præbel K, Adams CE, Newton J, Amundsen PA. 2013. Discrete foraging niches promote ecological, phenotypic, and genetic divergence in sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Evolutionary Ecology* **27**:547–564.
- Slavík O, Bartoš L, Mattas D. 2005. Does Stream Morphology Predict the Home Range Size in Burbot? *Environmental Biology of Fishes* **74**:89–98.
- Slavík O, Horký P, Bartoš L, Kolářová J, Randák T. 2007. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *Journal of Fish Biology* **71**:101–114.
- Slavík O, Horký P. 2009. When fish meet fish as determined by physiological sensors. *Ecology of Freshwater Fish* **18**:501–506.
- Slavík O, Horký P, Závorka L. 2014. Energy Costs of Catfish Space Use as Determined by Biotelemetry. *PLoS ONE* **9** (e98997) DOI: 10.1371/journal.pone.0098997.
- Slavík O, Horký P, Maciak M, Wackermannová M. 2015. 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. 2016. How does agonistic behaviour differ in albino and pigmented fish? *PeerJ* **4** (e1937) DOI: 10.7717/peerj.1937.
- Slavík O, Horký P, Maciak M, Horká P. 2017. Diel movement of brown trout, *Salmo trutta*, is reduced in dense populations with high site fidelity. *Ecology and Evolution* **8**:1–13.
- Slavík O, Horký P. 2019. Home range size decreases with increasing site fidelity in high-density subpopulations of brown trout. *Ethology Ecology & Evolution* **5**:421–434.

- Slavík O, Horký P, Valchářová T, Pfauserova, Velíšek J. 2021. Comparative study of stress responses, laterality and familiarity recognition between albino and pigmented fish. *Zoology* (e125982) DOI: 10.1016/j.zool.2021.125982.
- Sloman AK, Metcalfe NB, Taylor AC, Gilmour KM. 2001. Plasma cortisol concentrations before and aftersocial stress in rainbow trout and brown trout. *Physiological and Biochemical Zoology* **74**:383–389.
- Sloman AK, Wilson L, Freel A, Taylor CA, Metcalfe NB, Gilmour MK. 2002a. The effect of increased flow rates on linear dominance hierarchies and physiological function in brown trout, *Salmo trutta*. *Canadian Journal of Zoology* **80**:1221–1227.
- Sloman AK, Montpetit CJ, Gilmour KM. 2002b. Modulation of catecholamine release and cortisol secretion by social interactions in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *General and Comparative Endocrinology* **127**:136–146.
- Spencer SR, Cameron GN, Swihart RK. 1990. Operationally defining home range: temporal dependence exhibited by hispid cotton rats. *Ecology* **71**:1817–1822.
- Stalnaker BC, Milhous RT, Bovee KD. 1989. Hydrology and hydraulics applied to fishery management in large rivers. Pages 13–30 in Dodge DP, editor. *Proceedings of the Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Canada.
- Stamps JA, Eason PK. 1989. Relationships between spacing behavior and growth rates: a field study of lizard feeding territories. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **25**:99–107.
- Stamps JA. 1990. The effect of contender pressure on territory size and overlap in seasonally territorial species. *American Naturalist* **135**:614–632.
- Steingrímsson SÓ, Grant JWA. 2008. Multiple central-place territories in wild young of the year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **77**:448–457.
- Steiniger S, Hunter A. 2012. OpenJUMP HoRAE - A free GIS and toolbox for home-range analysis. *Wildlife Society Bulletin* **36**:600–608.
- Sullivan KA. 1989. Predation and starvation: agespecific mortality in juvenile juncos (*Junco phaenotus*). *Journal of Animal Ecology* **58**:275–286.
- Sweka JA, Hartman KJ. 2003. Reduction of reactive distance and foraging success in Smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, exposed to elevated turbidity levels. *Environmental Biology of Fishes* **67**:341–347.
- Switzer PV. 1993. Side fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* **7**:533–555.
- Tesch FW. 1977. *The Eel – Biology and Management of Anguillid Eels*. Chapman & Hall, London.
- Thogmartin WE, Schaeffer BA. 2000. Landscape attributes associated with mortality events of wild turkeys in Arkansas. *Wildlife Society Bulletin* **28**:865–874.

- Trent TT, Rongstad OJ. 1974. Home range and survival of cottontail rabbits in southwestern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* **38**:459–472.
- Utne-Palm AC. 2001. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **35**:111–128.
- Valdimarsson SK, Metcalfe NB. 2001. Is the level of aggression and dispersion in territorial fish dependent on light intensity? *Animal Behaviour* **61**:1143–1149.
- Valeix M, Fritz H, Canevet V, Le Bel S, Madzikanda H. 2009. Do elephants prevent other African herbivores from using waterholes in dry season? *Biodiversity and Conservation* **18**:569–576.
- Vander WE, Rodgers AR. 2012. An individual-based quantitative approach for delineating core areas of animal space use. *Ecological Modelling* **224**:48–53.
- Vehanen T, Hyvarinen P, Johansson K, Laaksonen T. 2006. Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river. *Ecology of Freshwater Fish* **15**:154–160.
- Volf F. 1953. Nejdůležitější nemoci ryb v našem rybářství a ochrana proti nim. Měsíčník ČSAV pro zemědělskou vědu a praxi, Praha.
- Watanuki Y, Nakayama Y, Azuma S, Ashizawa S. 1994. Foraging on buds and bark of mulberry trees by Japanese monkeys and their utilization. *Primates* **35**:15–24.
- Welsh JQ, Goatley CHR, Bellwod DR. 2013. The ontogeny of home ranges: evidence from coral reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B* (e20132066) DOI: 10.1098/rspb.2013.2066.
- White EP, Ernest SKM, Kerckhoff AJ, Enquist BJ. 2007. Relationship between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:323–330.
- White GC, Garrott RA. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, California.
- Winberg S, Nilsson GE. 1993. Roles of brain monoamine neurotransmitters in agonistic behaviour and stress reactions, with particular reference to fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* **106**:597–614.
- Winberg S, Lepage O. 1998. Elevation of brain 5-HT activity, POMC expression, and plasma cortisol in socially subordinate rainbow trout. *The American Journal of Physiology* **274**:645–654.
- Winkle W. 1975. Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of Wildlife Management* **39**:118–123.
- Winter JD. 1983. Underwater Biotelemetry. Pages 371–395 in Nielson LA, Johnson DL, editors. *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society Bethesda, USA.
- Wolf NG. 1985. Odd fish abandon mixed species groups when threatened. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**:47–52.

- Wolf WBJ, Trillmich F. 2007. Beyond habitat requirements: Individual fine scale site fidelity in a colony of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*) creates conditions for social structuring. *Oecologia* **152**:553–567.
- Wolff JO. 1993. Why are female small mammals so territorial? *Oikos* **68**:364–369.
- Worton BJ. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* **70**:164–168.
- Wysujack K, Mehner T. 2005. Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish* **14**:87–95.
- Young MK. 1994. Brown trout mobility in south central Wyoming streams. *Canadian Journal of Zoology* **72**:2078–2083.
- Young MK. 1999. Summer diel activity and movement of adult brown trout in high elevation streams in Wyoming, U.S.A. *Journal of Fish Biology* **54**:181–189.
- Závorka L, Horký P, Höjesjö J, Slavík O. 2016. Effect of individuals' local persistence, and spatial and temporal scale, on density-dependent growth: A study in brown trout *Salmo trutta*. *Ethology Ecology & Evolution* **28**:272–283.
- Zuberbühler K. 2000. Causal knowledge of predators' behaviour in wild Diana monkeys. *Animal Behaviour* **59**:209–220.

