

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Agresivita jako projev behaviorálního syndromu

Bakalářská práce

Autor práce: Linda Matějovská

Vedoucí práce: Ondřej Slavík

© 2016 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Agresivita jako projev behaviorálního syndromu" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Ondřejovi Slavíkovi, Ph.D. za vstřícný přístup, trpělivost při konzultacích, cenné rady a ochotu během spolupráce. Děkuji i Ing. Pavlu Horkému, Ph.D. za vstřícnost a ochotu, navržení pokusu a pomoc při statistickém zpracování údajů.

Agresivita jako projev behaviorálního syndromu

Souhrn

Agrese je chování, které skutečně nebo potencionálně zapříčiňuje újmu jinému jedinci. Z tohoto chování lze vyloučit lov zvířat pro potravu a napadání potencionálních predátorů. Důležitým bodem je, že agrese je přirozené chování a jeden ze způsobů, kterým zvířata v přírodě získávají zdroje pro přežití. Takovéto chování je obecně rozšířeno mezi rybami a často na sebe bere formu teritoriality nebo dominance. Pro kontrolu agrese u ryb v akvakulturách je důležité brát v potaz, za jakých okolností může agresivní chování nastat a jaké stimuly přichází od oponenta, což má následně vliv na nutriční kondici, endokrinní systém a biochemii mozku jedince. Výhoda, kterou ryby získávají vítěznými souboji, a úsilí které vynaloží na souboje povzbuzuje projevy individuální kondice. Rozhodnutí, které jedinec udělá, je výsledkem nevědomého kompromisu mezi pravděpodobností a očekávanou výhodou z vítězství v boji a pravděpodobnou cenou souboje. Bezprostřední cena za souboj zahrnuje čas, který mohl být vynaložen k jiným aktivitám. Dochází k výdeji energie a riskování zranění a toto všechno více či méně rovnoměrně dopadá eventuálně na vítěze i poraženého. Ryby mají možnost při střetnutí s agresivním jedincem být iniciativní nebo se souboji vyhnout, stupňovat intenzitu soubojů nebo pokračovat ve změně prostředí. Jsou zde také dlouhodobější dopady ve formě prodlouženého fyziologického nabuzení speciálně během opakovaných porážek, které mají větší vliv na poraženého. Souboje mezi rybami nezahrnují pouze přímé útoky, jako jsou štípnutí, a vzájemné kousání ale také nejrůznější variace předvádění se a zaujímání postojů. Ryby nemají, viditelné zbraně, jako jsou tesáky, drápy nebo rohy, mohou však mít ostré zuby. Tuto skutečnost je vhodné zvážit při zakládání akvakulturních chovů. Při nevhodně zvoleném složení obsádky nádrží může docházet k prudkým soubojům a následným zraněním jako je např. poškození ploutve nebo ztráta šupin. Souboje se často odehrávají přímo na sporných územích nebo i mimo ně. Výsledek soubojů v budoucnu ovlivní individuální přístup ke zdrojům. Prostor, který v takovém případě vítěz získá mu umožní kontrolu nad definovaným územím jako je např. teritorium. Vyhraný souboj také zajistí individuální status, ve kterém vítěz získá sociální kontrolu nad poraženým.

Termín teritoriální chování nebo teritorialita označuje obranu území v okolí zvířete nebo skupiny zvířat proti vetřelcům zpravidla stejného druhu. Teritorialita je velmi rozšířená mezi

rybami, ale nemusí se objevovat u všech druhů. Druhové nebo individuální rozdíly mohou být vysvětleny např. rozdílným místem výskytu.

Agresivitu a sociální postavení často doprovázejí fenotypové změny. Např. dominantní (a často agresivnější) ryby se zbarvují všeobecně do světlých odstínů, zatímco barva podřízených ryb je tmavší. Podobně se sociálním statutem mění odstín a rozšíření duhovky v očích, kdy submisivní a stresovaní jedinci mají duhovku tmavší a větší. Podřízené ryby mají sklon zůstat méně aktivní a toto behaviorální omezení může přetrvávat i dlouhou dobu po nahrazení dominantního jedince.

Termín dominance a podřízenost odkazuje na vztah mezi dvěma zvířaty spíše než vlastnost samotného jedince. Na druhou stranu existují jedinci, kteří mají sklon k dominanci nad ostatními. Takového jedince jednoduše popisujeme jako dominantního. Na druhou stranu zvířata, která mají sklon k podřízenosti, nad ostatními jedinci se nazývají podřízené.

Dominance ve velkých skupinách ryb může mít více podob. Může se jednat o hierarchii lineární kdy kromě nejvýše a nejnižší postaveného jedince je každý další příslušník skupiny určitému počtu členů podřízen a dalším zase nadřízen. Alternativně se vyskytuje částečně despoticke chování, kdy jeden nebo několik jedinců jsou dominantní nad ostatními ve skupině s přechodným statutem. Víceméně stálá dominance v hierarchiích často zahrnuje priority přístupu k potravě. Jednoduše lze říci, že ne všichni jedinci jsou stejně velcí a silní, a za jistých okolností se slabší jedinec může uchýlit spíše k taktice než k boji o zdroje. Obecně se sem dá zahrnout nenápadné a plíživé obsazení zdroje (např. potravy nebo partnera), když není nablízku konkurent nebo obsazené území.

Agresivní chování může být potencionálně nebezpečné pro oba účastníky. Když je jedinec vystaven totožnému prostředí a stimulu, nemusí být zjištěna vždy stejná reakce, např. útok - a když ano, nemusí být veden tak prudce. Zvířata v sobě mají agresivní pohon, který se nevyhnutelně akumuluje od posledního souboje a je rozptýlen až v okamžiku souboje dalšího. Je-li výsledek soubojů slabší, snáze jsou spuštěny další útoky. Proto prosté držení zvířat odděleně od jejich rivalů nezabraňuje jejich soubojům - místo toho by se měla tlumit agresivita ve skupině. Zvířatům by se měla dát čas od času příležitost mírného souboje. Způsob vedení souboje a jeho výsledek může být silně ovlivněn specifickými zkušenostmi z předchozích agresivních interakcí, ke kterým dochází často již v rané fázi ontogenetického vývoje. Během opakovaných soubojů se výsledek může podle závislé zkušenosti měnit. I

když je zohledněno, že vedené souboje jsou s rozdílnými jedinci, individuální zkušenost má vliv na to s jakou pravděpodobností se bude jedinec vítězný v interakci s následujícím vetřelcem. Pokud následně dojde k souboji, zkušenost pak také určuje, jestli souboj proběhne stejně. Prostý fakt agresivity se může objevit v raném ontogenetickém stadiu u mnoha druhů ryb, ačkoliv sklon k soubojům se stává komplexnější s věkem. Frekvence agresivních interakcí se může změnit v kritických bodech během rozvoje například při migracích do jiného místa nebo při dosažení pohlavní dospělosti. U velmi mladých ryb a u těch chovaných v sociální izolaci často pozorujeme druhově typické agresivní chování. Toto chování naznačuje, že rozvoj těchto reakcí je významně kontrolovaný geny. Typické agresivní chování dále dokazuje, že různé projevy agresivity mohou být děděny mezi druhy, populacemi i jednotlivci.

Klíčová slova: agresivní chování, behaviorální syndrom, ryby, jelec tloušť

Aggression as an expression a behavioral syndrome

Summary

Aggression is behaviour that actually or potentially causes harm to another animal. From this behavior can be avoided hunting animals for food and challenged potential predators. An important point to make is that aggression is a natural behaviour and part of the way in which animals in nature acquire resources. This behaviour is widespread among fishes, often taking form of territoriality or dominance. The mechanics that control aggression in fish in aquaculture are described, including the effects of stimuli from opponents, the importance of the context in which an aggressive encounter occurs and the effects of nutritional condition, endocrine status and brain biochemistry. The benefits that fish gain from winning fights, the costs that they incur from fighting and how they balance costs against benefits to promote their individual fitness are described. A decision that an individual makes, is the result of unconscious compromise between probability and the expected benefits of winning the battle and likely price battle. The immediate costs of fighting include time from other activities, energy expenditure and the risk of injury; these often fall more or less equally on the fish that eventually wins and the fish that eventually loses. There are also longer-term costs in the form of prolonged physiological arousal especially during repeated defeats, which tend to fall more heavily on the loser. Fights between fishes include not just direct attacks, when fish nip and bite each other, but also a variety of displays and postures. Most fishes do not have formidable weapons such as the fangs, talons and horns, but they do have teeth, which can be sharp. Fierce fighting does happen and can cause injury in the form of fin damage and scale loss, which will clearly be a problem if this happen in fish culture. While fights often take place directly over a disputed resource, equally often animals fight over a proxy that will give them access to resources in the future. The proxy may be space, in which case winners gain control of a defined area of territory; alternatively it may be individual status, with winners gaining social control over losers.

The term territoriality refers to defence of the space around animals or a group of animals against intruders, usually of the same species. Territoriality is an important determinant of both spacing and resource distribution in fish. Territoriality is common in fish, but not ubiquitous and its distribution can be explained in part by habitat.

However, over time a clear distinction emerges between the dominant fish, which retains the usual bright colour of these fish, and a subordinate fish, which becomes darkly coloured in its body and around its eye. The subordinate fish tends to remain motionless and does not attempt to feed and such behavioural suppression can persist for long periods, even after the dominant fish had been removed.

Strictly speaking, the terms dominance and subordination refer to a relationship between two animals, rather than to a trait of the single animal. However, there are some individuals that tend to dominate over many other fish, in which case these may simply be described as dominant; likewise, animals that tend to be subordinate to many other individuals may be simply called subordinates. In larger groups of fishes relationships become more complex and hierarchies of dominance may form. Such hierarchies can be linear, with individuals ranked in descending order of how many other fish defer to them. Alternatively, they may be at least partially despotic, with one or a few fish consistently dominating all others in the group, a number of fish are consistently subordinate and a group of fish with intermediate status. More or less stable dominance hierarchies, often involving priority of access to food. At its simplest, some fish are larger and stronger than others above a certain threshold this dictates the outcome of fights. In such circumstances poor competitors may use tactics other than fighting to gain resources. Commonly, this involves sneaking inconspicuously up to the resource and taking it while better competitors are otherwise engaged.

Since aggression is potentially dangerous to both participants, whether, how and how much fish fight is finely tuned to needs and circumstances and the underlying mechanisms that control this behaviour reflect this complexity. As far as external stimuli are concerned, a potential opponent sends out various cues about its status as a competitor and about its probable effectiveness as a fighter. Some of these cues are intrinsic to the opponent and some depend on its properties relative to those of the fish that is sizing it up. In both cases, signals may have different effects depending on the context in which the encounter takes place and on the internal state of the animals concerned. Simply keeping animals away from rivals will not prevent their fighting; instead, to keep aggression under control, animals need to be given the opportunity to fight moderately from time to time. A successful attack that repels an intruder corrects this discrepancy and so brings the fight to an end. Clearly, if this is right, keeping animals apart is sufficient to prevent fighting, so these two frameworks come up with very different recommendations about the best to reduce aggression. In addition to such general and indirect effects, how fish behave during fights can be strongly influenced by specific

experience during previous aggressive interactions, often taking place early in life. Thus, when the same individuals fight repeatedly, the outcome may be experience-dependent changes in aggressiveness in the form of dominant-subordinate relationships. Even when fights are with different individuals, what happens in one fight can influence how likely fish are to fight on subsequent encounters and, if they do fight, exactly how they do so. Simple acts of aggression appear early in development in many species of fish, though fights tend to become more complex with age. The frequency of aggressive interactions may change at critical points during development, for example when fish move to different habitat and when they reach sexual maturity. Very young fish and those reared in social isolation often show species-typical aggressive behaviour, suggesting that development of these responses are strongly controlled by the fish's genes, and various lines of evidence have identified inherited differences in aggressiveness, between species, between populations and between individuals.

Keywords: aggressive behaviour, behavioral syndrome, fish, chub

Obsah

1. Úvod	12
2. Cíl práce	12
3. Přehled literatury	13
3.1. Obecný úvod k agresivnímu chování	13
3.1.1. Vysvětlení pojmu agresivity	13
3.1.2. Fyziologická podstata agresivity	13
3.1.3. Sociální chování.....	13
3.1.4. Historický vývoj pohledu na hodnocení chování zvířat	14
3.2. Behaviorální syndromy	15
3.2.1. Příklady behaviorálních syndromů	15
3.2.2. Projev behaviorálních syndromů za přítomnosti predátora	15
3.2.3. Behaviorální syndrom agresivity, aktivity a statečnosti/plachosti ve vztahu k velikosti těla a pohlaví	16
3.2.4. Behaviorální syndrom statečnosti/plachosti vs variabilita zbarvení v přítomnosti predátora	16
3.3. Osa behaviorálních syndromů	17
3.3.1. Plachost/odvážnost.....	17
3.3.2. Objevitelské chování (průzkum/vyvarování).....	17
3.3.3. Aktivita	18
3.3.4. Sociálnost.....	18
3.3.5. Agresivita.....	19
3.3.6. Aplikace znalostí o behaviorálních syndromech v akvakultuře	21
3.3.7. Vysvětlení šíření zvířat v prostoru a čase podle behaviorálních syndromů	22
4.Souhrn a hypotéza	22
5. Materiál a metoda	23
5.1. Jelec tloušť' (<i>Squalius cephalus</i>)	23
5.2. Pokusná zvířata a jejich značení	24

5.3. Popis experimentu.....	25
5.4. Zpracování údajů.....	26
5.5. Statistická analýza	26
6.Výsledky.....	26
7.Diskuse	28
8.Závěr	30
9.Seznam použité literatury	31

1. Úvod

Hodnocení chování živočichů nebylo v minulosti a současnosti stejné. Starší přístup, který se označuje „within-situation conflict“, předpokládal, že reakce jedince je závislá především na míře podnětu (MacArthur a Pianka, 1966). To lze jednoduše vysvětlit tak, že testovaný jedinec bude vždy reagovat odlišně v odezvě na nové podněty, kterých může být teoreticky nekonečné množství. Současné hodnocení předpokládá, že intenzita reakce je sice závislá na míře podnětu, ale charakter behaviorální reakce jedince má vždy podobný charakter. Jinými slovy, chování bude podobné v různých prostředích i situacích. Tento přístup hodnocení se nazývá „across-situation conflicts“ (Sih a kol., 2004). Dva různí jedinci (nebo skupiny organismů) se pak odlišují ve svých behaviorálních tendencích, neboli syndromech (Sih a kol., 2003, 2004; Brodin, 2008; Conrad a kol., 2011).

Behaviorální tendence (charakteristiky) je možné sledovat např. na alternativách potravní strategie, viditelné jako vysoká pohybová aktivita a konzistentním (neměnným) chování nebo nízké aktivitě a plastickém (např. variabilním) chování (McLaughlin a kol., 1992; Wilson a McLaughlin, 2007; Farwell a McLaughlin, 2009). Nový způsob hodnocení chování zvířat tak např. umožňuje vysvětlit často výrazně odlišné chování jedinců v rámci velmi malého vzorku.

2. Cíl práce

Cílem mé bakalářské práce bylo seznámit se s publikovanými informacemi o tzv. behaviorálních syndromech. Behaviorální syndromy představují poměrně nový fenomén v etologických studiích, spojených především s výzkumy fyziologů A. Siha, A. Koolhouse a Ø. Øverliho. Jak jsem dále v textu podrobně rozebrala, behaviorální syndromy charakterizují chování jedince v různých časových i dějových situacích. V souladu s touto teorií se zdá, že každý jedinec reaguje sice „po svém“, ale zároveň lze v každé populaci nalézt skupiny jedinců, kteří se chováním odlišují od ostatních. Jsou např. více aktivní a agresivní a méně plaší. Společný výskyt těchto projevů pak často koreluje s další ekologií jedince. Např. aktivnější a agresivnější jedinci se rychleji šíří v novém prostředí. Behaviorální syndrom tak velmi plasticky popisuje a předpovídá chování každého jedince.

Druhou částí mé bakalářské práce byl experiment, který ověřuje existenci behaviorálního syndromu u našeho původního druhu ryby, jelce tlouště *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758). Sledovala jsem stres ryb a jejich pohybovou aktivitu, kterou jsem dále porovnávala s agresivitou. Cílem pokusu tak bylo ověření behaviorálního syndromu pro aktivitu a agresivitu.

3. Přehled literatury

3.1. Obecný úvod k agresivnímu chování

3.1.1. Vysvětlení pojmu agresivity

Pod pojmem agresivita se rozumí chování relativně stále predispozice k agresivnímu chování v různých situacích (Huntingford a kol., 2012). Jde o přirozenou reakci zvířat včetně člověka v odpovědi na různé podmínky konkurenčního prostředí. Agresivní chování často vyúsťuje v přímé souboje. Dochází k nim z nejrůznějších příčin, ať už zvířata soutěží o potravu a místa která obývají, o úkryty, reprodukční plochy nebo partnery. Při soubojích se nemusí vždy jednat pouze o přímě střety, kdy dochází k fyzickému kontaktu, ale zahrnuje i také značné množství demonstrativních postojů, imponování a předvádění se (Huntingford a kol., 2012). Zvířata dokonce většinou využívají právě tuto možnost, protože šetří energii a snižují rizika úrazu. Když ovšem k samotnému souboji dojde, může dojít k zranění, což v případě ryb znamená poškození ploutví, ztráta šupin, úbytku na váze či vlivem stresu k snížení reprodukční schopnosti (Huntingford a kol., 2012).

3.1.2. Fyziologická podstata agresivity

Centrem pro řízení chování včetně agresivity se nachází v oblasti středního mozku nazývaného hypotalamus (Ganong, 2005). Jedná se o malý útvar (4 cm³), který tvoří část mezimozku. Funkce, které v těle zastává, jsou nezastupitelné a mají komplexní vliv na celý organismus. V hypotalamu se tvoří důležité hormony, které jsou vyplavovány do těla a jedná se o vazopresin a oxytocin. Tyto hormony jsou dopravovány do neurohypofýzy a poté do krevního řečiště kde ovládají činnost adenohipofýzy a tím se podílí na regulaci hladu, žízně, tělesné teploty a sexuálního chování. Vazopresin je nejdůležitější hormon pro fyziologickou podstatu agresivity nazývaný také antidiuretický hormon (ADH) a vylučují ho peptidergické neurony umístěné v hypotalamu. Tento hormon není vylučován do přilehlé tkáně, ale jsou k němu vyslány axony, které jsou k tomu přímo určené a ty je dopraví do neurohypofýzy a až odsud probíhá vylučování do krevních kapilár. Hlavní funkcí vazopresinu je resorpce vody v ledvinách, čímž umožňuje zvýšení příjmu tekutin a nárůst krevního tlaku. Dále ovlivňuje agresivitu, hierarchii a společenské postavení, sociální chování nebo starost o potomky (Ganong, 2005).

3.1.3. Sociální chování

Sociální chování vzniká, když se jedinci aktivně sdružují do skupin (Réale a kol., 2007), jinými slovy sociálně se zvířata chovají ve chvíli, kdy se střetnou dva a více jedinců. Většina

zvířat žije sociálně, ačkoliv to nemusí znamenat, že jsou ve stálém kontaktu s jedinci svého druhu (Réale a kol., 2007). Funkce sociálního chování má sloužit především k soudržnosti skupiny, dále pak také ekologické integraci v prostředí. Ekologická integrace je orientační hodnota založená na předpokladu, že každý jedinec je unikátní komplexní bytost v kontinuálním procesu s cílem zajistit úplnou integraci v měnícím se prostředí (Ennis, 1990). Pro život ve skupině je výhodné, rychlejší vyhledávání potravy a její získávání a zároveň účinnější všech zdrojů (kromě potravy i prostředí kde se potrava nachází). Dalším výhodou je ochrana před predátory, protože ve skupině lze snáze rozdělit pozornost mezi sledování nebezpečí a získávání potravy (Griffiths a kol., 2004). Oproti tomu nevýhody života ve skupině je konkurence mezi dvěma nebo více jedinci (Griffiths a kol., 2004). Dále je to nápadnost skupiny, kdy je pro predátora snadnější odhalení skupiny než jednotlivce v neposlední řadě snadnější přenos nejrůznějších nemocí a parazitů (Krause a kol., 2000). Sociální faktory mají zároveň vliv na vztahy a interakce mezi jednotlivci. Vzájemné interakce se od sebe odlišují v závislosti na faktorech, jako jsou velikost, pohlaví, hmotnost, situace a předchozí zkušenost, kterou každý jednotlivý jedinec má ať už se jedná o první nebo opakované setkání a zda jedinec v předchozím souboji prohrál či zvítězil.

3.1.4. Historický vývoj pohledu na hodnocení chování zvířat

Dřívější pohled na vyhodnocení chování zvířat byl odlišný od současnosti. Starší přístup hodnocení v podstatě předpokládal, že reakce jedince je závislá především na síle podnětu (MacArthur a Pianka, 1966). Jinými slovy, určitý jedinec vždy reaguje poněkud odlišně v teoreticky nekonečné škále variability podnětů. Tato situace známá jako „within-situation conflict“. Jako příklad lze uvést vztah, kdy jedinci tráví více aktivním získáváním potravy, a také rychleji rostou (Werner a Anholt, 1993). Na druhé straně jsou však ohroženi rizikem vyššího predančního tlaku. Aktivní jedinci mohou velice dobře prospívat při absenci predátora, ale při jeho přítomnosti jsou omezeni. Oproti tomu jedinci méně aktivní by měli prospívat za situace kdy je predátor přítomen. Z toho lze usuzovat, že je pro zvířata výhodné mít neomezenou plasticitu v chování (Brodin, 2008). Plasticita chování je následně optimalizována podle toho v jakém prostředí se jedinec nachází a např. může být maximalizována při shánění potravy za minimalizace predančního nebezpečí (Sih a kol., 2004).

Novější, současný pohled na vyhodnocení chování zvířat uvažuje situaci, kdy chování jedince sice také závisí na síle podnětu, ale jedinec A vykazuje základní reakce na tento podnět vždy odlišně než jedinec B v různých situacích a prostředích. Tento fenomén chování se nazývá

„across-situation conflicts“. Navíc v různých prostředích a situacích je chování jedince podobné. Je to tedy soubor korelovaného chování nazývané jako behaviorální syndromy, ve kterém se jednotlivci odlišují ve svých behaviorálních tendencích. Chování v jedné souvislosti je korelované s chováním v mnoha jinými souvislostmi (Sih a kol., 2004).

3.2. Behaviorální syndromy

Jak bylo uvedeno v předchozím odstavci, behaviorální syndrom představuje soubor vzájemně souvisejících projevů chování. Např. se může jednat o vzájemnou korelaci určitých typů chování používaných např. při získávání potravy v různých prostředích nebo při rozdílných situacích (Sih a kol., 2004). Taková korelace chování jedince zahrnuje, agresivitu, šíření v prostoru, vyhýbání se predátorům, příjem potravy nebo reprodukci. Behaviorální syndrom lze tedy vysvětlovat jako trvalou odlišnost v chování mezi jednotlivci daného druhu a genotypy v dané populaci (Sih a kol., 2004; Bell, 2007). Velmi důležitou skutečností je, že behaviorální syndromy jsou konzistentní v čase a tak zde lze najít korelaci chování v různých situacích a prostředích. Sih a Bell (2008) uvedli souhrn projevů zvířat, které mohou být vysvětleny na základě behaviorálního syndromu. Další případ popisuje naopak stejný kontext v různém čase (např. intenzita příjmu potravy u nedospělého a dospělého jedince (Brodin, 2008). Popis behaviorálního syndromu zahrnujícího explorační (objevitelské) chování např. ukázal, že hraje klíčovou roli v porozumění ekologickým a evolučním procesům tak jako sexuální selekce a výběr partnera (Schuett a Dall, 2009), kooperace (Lotem a kol., 1999; Bergmüller a Taborsky, 2010; Witsenburg a kol., 2010) a šíření disperze (Cote a kol., 2010; Quinn a kol., 2012). Poslední kategorií jsou situace, které zahrnují různé kontexty v různých časech. A právě zde je uvažována především agresivita a pohybová aktivita jedince. Jako příklad autoři uvedli (agresivní chování k jedincům stejného druhu v nepřítomnosti predátora vs. Aktivitu při krmení v predátorově blízkosti). Jinými slovy, lze nalézt vztah mezi agresivním chováním a aktivitou (Toms a kol., 2010).

3.2.1. Příklady behaviorálních syndromů

3.2.2. Projev behaviorálních syndromů za přítomnosti predátora

Bell a Stamps (2004) porovnávali dvě populace ryb, koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*) z odlišného říčního prostředí. Zkoumali především agresivitu vůči jiným jedincům, statečnost/plachost za přítomnosti predátora a aktivitu v neznámém prostředí. Jednotlivé chování následně porovnávali v různých životních fázích - u juvenilních, subadultních a dospělých jedinců. Autoři zjistili, že juvenilní koljušky, které pocházely z řeky Navarro, byly

v přítomnosti predátora statečnější i v pozdější subadultní i adultní fázi ontogeneze. Z toho vyplývá, že personalita v populaci koljušek byla během ontogenetického vývoje stabilní. Nedošlo ovšem k potvrzení stability u aktivity během ontogeneze. Subadulti, kteří se projevovali směleji a agresivněji nebyli aktivnější. Tento rys chování se projevil pouze u juvenilů a dospělců. Během ontogeneze tak může být stabilní personalita jedince, avšak určité dílčí prvky chování stabilní být nemusí. Z toho vyplývá, že i pokud se jedinec od raného věku projevuje charakteristicky (ať už pro typ odvážnějšího jedince nebo méně odvážného jedince), během jeho vývoje se u něj může ukázat chování, které nemusí odpovídat jeho typu. Takový jev lze vysvětlit pohybem vývojových stádií mezi různými typy prostředí. Podobně se určité chování stává optimální v nových situacích. Dalším testovaným subjektem byli koljušky z Putahovy zátoky, u kterých se neprokázala stabilita personality v průběhu ontogeneze. Vykazovali chování labilnější a velice u nich záleželo, v jaké situaci se zrovna nacházeli. Takovéto rozdíly mezi oběma populacemi lze vysvětlit v odlišné intenzitě predačního tlaku. Ukázalo se, že predační tlak v řece Navarro byl větší. V pokusu v němž byli jedinci, kteří se původně pocházeli z Putahovy zátoky přemístěny do řeky Navarro se prokázalo, že se za nějakou dobu stali odvážnější. Tento jev dokazuje, plastické chování koljušek za přítomnosti predátora.

3.2.3. Behaviorální syndrom agresivity, aktivity a statečnosti/plachosti ve vztahu k velikosti těla a pohlaví

Jedinci pocházející ze stejné populace se shodnou velikostí a pohlavím se od sebe odlišují agresivitou v, různých situacích (Coleman a Wilson, 1998). To znamená, že někteří jedinci se budou agresivněji projevovat vždy více než méně agresivní jedinci stejného druhu ve stejné situaci. Tím také vzroste i jejich výdej energie a budou celkově aktivnější. Z výsledků práce tedy vyplývá, že konzistentní projevy chování jsou výhodné. Důvodem je neustálá změna, prostředí a být – např. neustále odvážný nebo opatrný se jeví jako nejlepší strategie jak se systematicky vypořádat s novými situacemi.

3.2.4. Behaviorální syndrom statečnosti/plachosti vs variabilita zbarvení v přítomnosti predátora

Godin a Dugatkin (1996) se zabývali se souvislostí mezi atraktivitou a variabilitou v charakteristikách jedince (osobnosti, personalitě) živorodek duhových (*Poetilia reticulata*). Autoři prováděli srovnání mezi světle zbarvenými a oproti nim nápadně tmavými samci. Předpokládali, že samice budou volit samce výrazně zbarvené, jelikož zbarvení je dobrým

indikátorem jak zdravotního stavu, tak i kvality samce (Godin a Dugatkin, 1996). Dále se zabývali tím, jaký dopad bude mít chování samců v přítomnosti potencionálního predátora na samičí výběr. Výsledky studie ukázaly, že pokud mají samice na výběr jen mezi různě barevnými samci, vyberou si ty výrazně zbarvené. V přítomnosti predátora však samice pozorovaly chování samců a volili ty více odvážné jedince a to bez ohledu na zbarvení. Při srovnání personality a zbarvení byli samci, kteří byli výrazně zbarvení i více odvážnější. Pro samičí výběr vhodného partnera může být vhodné kritérium variabilita v chování.

3.3. Osa behaviorálních syndromů

Dosavadní informace o behaviorálních syndromech mohou lehce navozovat poněkud chaotickou představu, že korelovat může téměř jakýkoliv rys osobnosti s jiným. Avšak konzistence byla zatím prokázána pouze u některých typů chování. Na základě současných znalostí o behaviorálních syndromech bylo popsáno pět hlavních os zvířecího chování a to jsou: plachost/odvážnost, objevitelské chování (průzkum/vyvarování), aktivita, sociálnost a agresivita.

3.3.1. Plachost/odvážnost

Pro tento syndrom bylo definováno, že odvážnost je míra reakce jedince na situaci vnímanou jako nebezpečnou, - např. přítomnost predátora (Réale a kol., 2007). Tento syndrom zároveň zahrnuje ochotu ke zkoumání nových objektů (Frost a kol., 2007), nových prostředí (Fraser a kol., 2001) nebo přijímání nových zdrojů potravy (Sundström a kol., 2004). Syndrom je zároveň vztahován k délce času potřebného pro opuštění úkrytu a návrat zpět do známého prostředí (Brown a kol., 2005), průzkum predátora (Dugatkin a kol., 2005) a reakce na podnět predátora (Wilson a Stevens, 2005). V souhrnu lze konstatovat, že míru odvahy můžeme hodnotit, podle rychlosti s jakou se jedinec nechá chytit predátorem anebo pastí, která na něj byla nastražena člověkem. Syndrom tak v důsledku vypovídá o akceptování různého stupně rizika, které pro přežití znamená obstarání si potravy (Wilson a Godin, 2009). Míra odvahy zvířat v přítomnosti člověka může záviset na krotkosti (např. míře domestikace) zvířete nebo právě syndromu statečnosti/plachosti (Sih a kol., 2004; Réale, 2007).

3.3.2. Objevitelské chování (průzkum/vyvarování)

Označuje se též pojmem explorační nebo explorační (objevitelské) chování. Zahrnuje chování týkající se ochoty jedince prozkoumávat nová prostředí, potravní zdroje nebo objekty (Réale a kol., 2007). Exploraci lze popsat jako soubor projevů chování, které zvíře dělá, je-li vystaveno novému prostředí např. orientace v prostoru. Pokud uvažujeme explorační, jako jednu

z dimenzí osobnosti, nahlížíme na projevy z pohledu četnosti či rozdílnosti v provedení mezi jedinci. Zde se dá předpokládat, že explorační dimenze osobnosti bude ve vzájemném vztahu se statečností (Réale a kol., 2007). Z mnohých studií ovšem vyplývá nejednoznačná odpověď. U zvířat záleží na kontextu, ve kterém je chování sledováno. Proto nelze říci, že jedinec se bude v každé situaci chovat buď odvážně, nebo nesměle. Tyto individuální rozdíly v odvaze a smělosti v antipredačním kontextu se nemusí shodovat v souvislosti s prozkoumáváním nových prostředí nebo ve vnitrodruhových sociálních vazbách (Coleman a Wilson, 1998). Další výraz, který se v této souvislosti tradičně používá je neofobie, která popisuje strach z něčeho nového.

3.3.3. Aktivita

Aktivita zvířat je často kvantifikována v souvislosti s měřením ostatních personálních složek jako je odvaha nebo průzkum, a individuální konzistence v aktivitě, které jsou považovány za pravé osy osobnosti (Réale a kol., 2007). Frekvence nebo kvantita pohybu musí být měřena ve známém prostředí, kde se ryba cítí bezpečně a chová se přirozeně. Vztah mezi standartní metabolickou rychlostí, aktivitou v kontextu krmení a agresivitou byl prokázán na lososech *Salmo salar* (Cutts a kol., 1998) a na sivenech *Salvelinus alpinus* (Cutts a kol., 2001). Aktivní syndrom proto může zohledňovat kompromis mezi cenou na vynaložení energie a získáními výhodami. Syndrom aktivity může být základem pro alternativní potravní strategii ve volné přírodě, jak bylo popsáno na příkladu sivenů amerických. Populace sivenů se skládali ze dvou částí – aktivních a méně aktivních jedinců. Pasivní jedinci si osvojili strategii setrvání na jednom stanovišti a čekání na potravu, kterou většinou přijímají ve spodní části vodního sloupce blízko okraje proudu (McLaughlin a kol., 1992). Naopak aktivní jedinci volí strategii aktivního lovu kořisti, potravu přijímají ve vodním sloupci a stanoviště volí dále od břehu. Je u nich také důsledně zachována vyšší úroveň aktivity než u aktivnějších jedinců a to i po 48 hodinách aklimatizační periody a ve svém chování jsou více přizpůsobiví (Wilson a McLaughlin, 2007; Farwell a McLaughlin, 2009). Aktivita zvířat může vzájemně souviset s mnoha dalšími parametry, jako jsou denní doba, celkový zdravotní stav, únava apod. ze studií celkově vyplývá, že opakovatelnost (stejná úroveň) aktivity je výrazně podprůměrná a vůbec nejnižší v porovnání s ostatními syndromy (Bell a kol., 2009).

3.3.4. Sociálnost

Sociálnost je reakce jednotlivce na jedince stejného druhu, bez zahrnutí agresivních interakcí. Při měření sociálnosti jsou tedy sledovány projevy, které podporují soužití zvířat ve skupině

(Réale a kol., 2007). Sociálnost je měřena jako kvantitativní odpověď jednotlivce na jiného jedince stejného druhu. Dále je měřena jako interakce sociálních a asociálních jedinců (Réale a kol., 2007). Typickým projevem pro socialitu ryb je tendence připojovat se k hejnu. Studium složení hejn ukázalo, že jedinci se často připojují k dalším jedincům se stejnou délkou těla, barvou a jedinců nakažených stejnými parazity (Krause a kol., 2000). Zkušenosti, které získává jedinec během svého životního cyklu, mají vliv na jeho chování a toto chování může ovlivňovat i pozorování jiných jedinců stejného druhu. Např. Frost a kol., (2007) zkoumali změnu chování u „*fast*“ (odvážnější, agresivnější jedinci) a „*slow*“ (méně odvážní a méně agresivní) pstruhů duhových (*Oncorhynchus mykiss*). Do nádrže byli umístěni pstruzi a mezi nimi a demonstrátorem bylo průhledné sklo a díky němu nepostřehl, že je sledován. Na tomto pokusu bylo možné pozorovat, jak odlišně oba typy reagují. *Fast* jedinci při setkání s neznámým předmětem své chování nezměnili a zůstali stateční. Když ale *fast* jedinci sledovali *slow* jedince, kteří se přibližovali k předmětu pomaleji, tak i jedinci kteří byli *fast* přistupovali poté k předmětu opatrněji. Zato přístup *slow* pstruhů byl ovlivněn pouze málo, pokud pozorovali *fast* pstruhy. To autoři vysvětlili tím, že daný jedinec si uvědomil to, že je jeho konkurent silnější a tedy pro něj je výhodné být obezřetný. Dále byly sledovány vzájemné souboje, ve kterých vítězství představovalo pozitivní zkušenost a prohra negativní. Prohra pro *fast* pstruhy generovala delší dobu, než se opět přiblížili k novému objektu. Pozitivní zkušenost dobu přibližování nijak neovlivnila. Nejagresivnější skupinu představovali vítězní *fast* pstruzi. U *slow* jedinců ať už byli vítězní nebo poražení se doba k přibližování se k novému objektu zkrátila od původního času.

3.3.5. Agresivita

Agresivita je často měřena při ochraně teritoria nebo souboje o potravu. Agresivita může být ovlivněna také prostředím, ve kterém se jedinci nachází. Ve studiích agresivních syndromů u ryb převládalo sledování korelace mezi agresivitou a ostatními povahovými rysy více než individuální konzistence v agresivitě samotné. Nedávné studie zaměřené na agresivní syndrom během chovu zaznamenali závislost na kontextu, adaptaci, a plasticitě syndromu (Snekser a kol., 2009). Podle zhodnocení agresivity můžeme jednotlivce srovnávat a poté přiřadit k danému typu personality. Rozdělují se na dvě skupiny *fast* a *slow* jedince, kdy *fast* jedinci jsou výrazně agresivnější a jsou aktivní při objevování nového prostředí (Verbeek a kol., 1994), dále jsou náchylní k rutinnímu chování (Sih a kol., 2004), vykazují rychlé objevitelské chování a jejich zájmem je soustředěn hlavně na získání zdrojů potravy při kterém mohou uplatnit svou agresivitu. *Slow* jedinci vykazují opačné chování a jejich projevy

jsou obecně odlišné při vzájemných agonistických interakcích, během rozmnožování, v neznámém prostředí nebo při obraně teritoria. Agresivnější chování *fast* jedinců může mít rozhodující vliv na získání a následné udržení, lepšího teritoria a s tím spojené přežití či nalezení vhodného partnera. S tím je dále spojené vítězství ve vzájemných soubojích a následné vytlačení méně agresivního *slow* jedince do méně kvalitního teritoria a tím omezit jejich úspěšnost při získávání potravy a v důsledku i jejich šanci na přežití (Both a kol., 2005). *Fast* jedinci začínají souboje častěji a jsou v nich také více úspěšní, což hraje rozhodující roli při získávání a následné obhajobě teritoria. *Fast* jedinci jsou zvýhodněni spíše ve stabilním prostředí. *Slow* jedinci jsou opatrnější v proměňujícím se prostředí, kde se nemusí spoléhat na omezené zdroje potravy, objevují pomaleji, zato se lépe vyrovnávají se sociálním stresem (Carere a kol., 2001). Vyšší variabilita chování je dědičná. *Slow* jedinci jsou oproti *fast* jedincům zvýhodněni schopností se více přizpůsobit měnícímu se prostředí. Obě strategie jsou evolučně stálé (Carere, 2003).

Agresivní chování je ve studiích často interpretováno jako důsledek motivace pro agresivitu (Huntingford a kol., 2010). Další vysvětlení motivace pro agresivní chování je, že představuje aktivní způsob vyrovnávání se stresujícími situacím navozenými přirozeným prostředím. Stresové situace související s agresivitou a to především s ohledem na sociální prostředí, lze považovat jako nerovnosti v homeostatickém stavu a agresivní jednání jako způsob jak opětovně získat kontrolu nad sociálním prostředím (Koolhaas a kol., 1999).

Øverli (2005) zkoumal ve své práci individuální vnitrodruhovou citlivost na stres. Zjistil, že menší jedinci s vyšší úrovní aktivity jsou více stresováni. Jedinci se vyrovnávají se stresem dvěma způsoby. Pro skupinu odvážnějších jedinců je typické, že na podnět reagují aktivně. Tato strategie se nazývá „útok-útěk“ a vyznačuje zvýšenou agresivitou (Koolhaas a kol., 1999). Druhým typem chování je „ochrana-ústup“, která je typická pro méně agresivní jedince, kteří na stresový podnět reagují pasivně (Koolhaas a kol., 1999).

Stamps a Groothuis (2010) navrhli rámec pro studium vývoje behaviorálních syndromů jako tzv., konceptu „reakce vývojové normy“. Tento koncept byl testován na vliv podmínek prostředí v raném životě, dále na vývoji životní strategie a v důsledku i jak je tento vliv ovlivněn genotypem. Pokud jsou tedy srovnány reakce vývojových a kontextuálních norem, získáme informaci, jak se vyvíjejí povahové rysy v různých kontextech a čase. Následně toto srovnání umožní i stanovit vliv genotypu na výskyt opakovatelných rozdílů v chování mezi jedinci v průběhu času a podobně i stabilitu v charakteristice osobnosti.

Zajímavé je, že jedinci nejsou nutně konzistentní ve svém obecném chování v průběhu času, ale korelace mezi statečností, agresivitou a aktivitou přetrvávají po celou dobu vývoje (ačkoli pouze v populaci, která koexistuje s predátory). Nicméně u nedospělých jedinců byly behaviorální korelace podstatně slabší, než v jiných fázích života což naznačuje, že jedinci přizpůsobují své chování ve shodě s novými sociálními vazbami nebo požadavkům prostředí během této přechodné fáze (Sih a kol., 2004). Zajímavým problémem je podíl vlivu teploty na formování behaviorálních syndromů (Sih a kol., 2004). Pokud je totiž teplota prostředí shodná v rané i dospělé fázi vývoje jedince, nemusí se chování jedince měnit. Pokud by však vývoj chování teplota ovlivňovala, při změně prostředí by jedinec musel stále používat „svůj“ teplotní behaviorální syndrom. V takovém případě jsou důsledky behaviorálních syndromů pro kondici, sociální interakce, potravní vazby a prostorové rozmístění přenositelné pro více typů stanovišť.

Několik studií, které se zabývaly výzkumem vztahů mezi teplotou těla jedince a úspěchem v páření, péči o potomstvo a volbou partnera, prokázaly význam personality pro evoluci (Godin a Dugatkin, 1996; Budaev a kol., 1999). Vzájemně působící interakce genů a prostředí ovlivňuje genetické predispozice jedince a to vede k expresi nebo stimulaci účinku na osobnost nebo na některou z vlastností (Dingemanse a kol., 2009).

3.3.6. Aplikace znalostí o behaviorálních syndromech v akvakultuře

Současně s navyšováním evidence projevů behaviorálních syndromů u ryb roste také zájem o výzkum toho chování, protože tyto znalosti uplatňují i ve zlepšení podmínek v produkční akvakultuře (Shumway, 1999; Huntingford, 2004; Huntingford a Adams, 2005; Salvanes a Braithwaite, 2006). Současné managementové strategie zohledňují pokles dostupnosti přírodních zdrojů a pokouší se udržet životaschopné populace (Worm a kol., 2005; Lotze a kol., 2006). Nahrazení přírodních zdrojů je kompenzováno chovem ryb v akvakulturách, kde za specifických podmínek může docházet k formování určitých behaviorálních syndromů v populacích. Z hlediska možného kontaktu divokých a v zajetí odchovaných populací se pravděpodobně jedná o vážné nebezpečí pro vývoj divokých populací. V současné době existuje mnoho literatury, kde se porovnávají behaviorální odlišnosti mezi domestikovanými a divoce žijícími rybami. Práce se shodují v tom, že domestikované druhy jsou odvážnější a více agresivní v poměru k divoce žijícím protějškům (Huntingford, 2004; Sundström a kol., 2004; Huntingford a Adams, 2005; Salonen a Peuhkuri, 2006). Ačkoliv většina z nich

studovala domestikační efekt na lososovitých rybách, shodu lze nalézt i u jiných studovaných druhů (Wright a kol., 2006; Verbeek a kol., 2007).

3.3.7. Vysvětlení šíření zvířat v prostoru a čase podle behaviorálních syndromů

Behaviorální syndromy mohou také nabízet nový pohled na efekt invazivních druhů na původní druhy. Šíření je základní životní rys, který ovlivňuje ekologické invaze, tok genů, druhové rozdělení, druhovou schopnost a pozorování příznivých podmínek životního prostředí (Bowler a Benton, 2005; Clobert, Le Galliard, Cote, Meylan, Massot, 2009). Pro jednotlivé druhy je více či méně zafixována tendence rozptýlení (Bowler a Benton, 2005; Clobert, Le Galliard, Cote, Meylan, Massot, 2009). Vysvětluje, že disperzní jedinci v populaci se mohou často lišit od stacionárních jedinců v morfologických, psychologických a behaviorálních specializacích, což zvyšuje úspěch rozptýlení (Bowler a Benton, 2005; Clobert, Le Galliard, Cote, Meylan, Massot, 2009). Vzdálenost, na kterou se jedinci stejného druhu šíří se může lišit. Např. Fraser a kol. (2001) zjistili souvislost mezi typem prostředí (jednalo se zejména o predáční tlak), velikostí jedinců a jejich personalitou. Vztah mezi těmito charakteristikami studovali na populaci halančků Hartových (*Rivulus hartii*). Jedinci, kteří se zdržovali v části řeky s velkým predáčním tlakem, vykazovali nesouvislé rozšíření, které bylo spojeno s velkým rizikem. Souvisleji se vyskytovaly ryby, kde byl predáční tlak menší. Spojitost mezi velikostí jedinců a disperzí byla potvrzena jen v prostředí s velkým predáčním tlakem. Na delší vzdálenosti se pohybovali *fast* jedinci, kteří se rovněž déle pohybovali mimo úkryt a byli odvážnější v přítomnosti predátora než *slow* jedinci. Tato skutečnost je pro *fast* jedince výhodná především v případě, že na daném území jsou omezené potravní zdroje. Individuální rozdíly v osobnostech jednotlivých jedinců jsou stále v čase a prostředí. Jsou spojeny s životními odlišnostmi a důležité v populacích a ekologických procesech. Lze tedy shrnout, že individuální odlišnosti mohou ovlivňovat proces rozptýlení. Migrující jedinci jsou více odvážní a objevitelští, ale zároveň jsou asociální a agresivní. Tyto vlastnosti migrujícím jedincům umožňují osídlit nová prostředí, někdy na úkor místních neboli nemigrujících (rezidentních) jedinců (Cote a kol., 2010).

4. Souhrn a hypotéza

Na základě získaných informací lze konstatovat, že v neobecnějším měřítku agresivita ovlivňuje schopnost jedince dokončit ontogenetický vývoj a rozmnožovat se. Vlastní agresivní projev však není pouze jednoduchá reakce jedince na různě intenzivní podněty, jak bylo historicky uvažováno. Agresivita je součástí komplexního chování jedince, které

vykazuje podobný projev v různém čase (např. během různých fází ontogeneze) a podmínkách prostředí. Navíc lze nalézt vazbu mezi agresivním chováním a dalšími individuálními behaviorálními charakteristikami. Více agresivní jedinci mohou vykazovat více objevitelského chování a snadněji se šířit do nového prostředí v porovnání s méně agresivními jedinci. Tento komplexní projev chování se nazývá behaviorální syndrom nebo projev osobnosti (personalita) a na jeho základě lze odlišit chování dvou jedinců na různých situacích. Napříč druhou variabilitou je velmi obtížné stanovit, jak přesně se bude behaviorální syndrom projevovat. Navíc u naprosté většiny zvířat (a také ryb) nejsou ani známé behaviorální charakteristiky (např. aktivita, agresivita), které by mohly být dávány do vzájemných souvislostí a hodnoceny např. časové řadě.

V překládané práci byl analyzován vztah mezi aktivitou a agresivitou jelce tlouště *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758). Projevy agresivity, aktivity a jejich četnost nebyly u jelce tlouště doposud zpracovávány. Pro tuto práci jsou údaje o agresivitě čerpány z paralelní bakalářské práce Hubená (2016). Já jsem měřila pohybovou aktivitu tloušťů a míru jejich stresu během agresivních reakcí vůči jinému jedinci a vlastnímu obrazu v zrcadle. Testovala jsem hypotézu, že vztah mezi celkovým součtem agresivních projevů u jelce tlouště a pohybovou aktivitou bude v pozitivní korelaci, což bylo prokázáno i u jiných druhů ryb. Druhou možností je, že bude sice možné nalézt skupiny ryb s odlišnou pohybovou aktivitou a agresivitou, ale tyto skupiny se navzájem nebudou překrývat (agresivnější skupina nebude zároveň aktivnější).

5. Materiál a metoda

5.1. Jelce tloušť (*Squalius cephalus*)

K pokusu jsem použila v ČR původní druh ryby - jelce tlouště (*Squalius cephalus*, Linnaeus 1758). Jelce tloušť je středně velká sladkovodní ryba z čeledi kaprovitých. Výrazným znakem tlouště je nízká a široká hlava a rozeklaná ústa (Baruš a Oliva 1996). Tělo je válcovité, šupiny jsou velké. Celková délka dosahuje až 60 cm a hmotnost až 5 kg, obvykle však méně, do 30 cm délky a 0,75 kg hmotnosti. Zbarvení je dosti proměnlivé, častou barvou bývá žlutavá hněd', v mnoha vodách převládá stříbřitá žlut'. Hřbet je tmavý, černozeleň, břicho je bělavé až nažloutlé barvy. Šupiny jsou temně orámovány, takže na bocích těla se vytváří síťování. Břišní a řitní ploutve jsou výrazně červené (Oliva, 1952). Jelce tloušť je v ČR jednou z nejpočetnějších druhů ryb. Vyskytuje se v téměř ve všech typech vod od nižších pstruhových úseků, přehradních nádržích a vniká i do průtočných rybníků. Četnost výskytu v řekách závisí na členitosti dna a břehů. Hojný je tam, kde jsou početné úkryty, kameny a

balvany, podemleté, zarostlé břehy, kořeny břehových porostů. Jelec tloušť žije také v úsecích toků pod vyústěním kanálů nebo znečištěných přítoků. Do znečištěné vody vniká, pokud je tam příznivá hladina rozpuštěného kyslíku. Je-li do znečištěných úseků vysazen, vrací se během několika málo dní zpět do čisté vody (Libosvářský, 1966). Jelec tloušť je plachá a opatrná ryba (Walter, 1913). Většinu času tráví v úkrytech a z velké části neopouští úsek toku, ve kterém žije. Jelec tloušť je všežravec. Loví menší ryby, raky, žáby a drobné savce, ale přijímá i rostlinnou potravu a ovoce. Živí se i zbytky z odpadních kanálů. Podobně jako některé druhy dravých ryb přijímá potravu také v chladném ročním období. Jelec je oblíbenou sportovní rybou. Jeho maso je méně kvalitní a s mnoha kostmi. Jelec tloušť se přizpůsobil životu ve změněných podmínkách některých našich vod a zůstává dominantním druhem ve většině našich řek a říček (Libosvářský, 1977).

5.2. Pokusná zvířata a jejich značení

K experimentu byli používáni juvenilní jedinci. Jejich průměrná hmotnost byla okolo 4g a délka 7cm. Všichni pokusní jedinci byli chováni ve společném akváriu. Po skončení pokusu byli vráceni zpět do akvária pro použití v dalších experimentech.

Pro účely experimentu byli jedinci tlouště označeni unikátním kódem pomocí PIT značek, tzv. pasivních integátorů (Passive Integrated Transponder). Rybám byly značky implantovány speciální injekcí do břišní dutiny. Metoda značení pomocí PIT značek byla již mnohokrát úspěšně použita (např. Alanära a kol., 2001). Všechny ryby značení přežily. Následná identifikace ryb pak probíhala bezkontaktním způsobem pomocí elektronické čtečky.

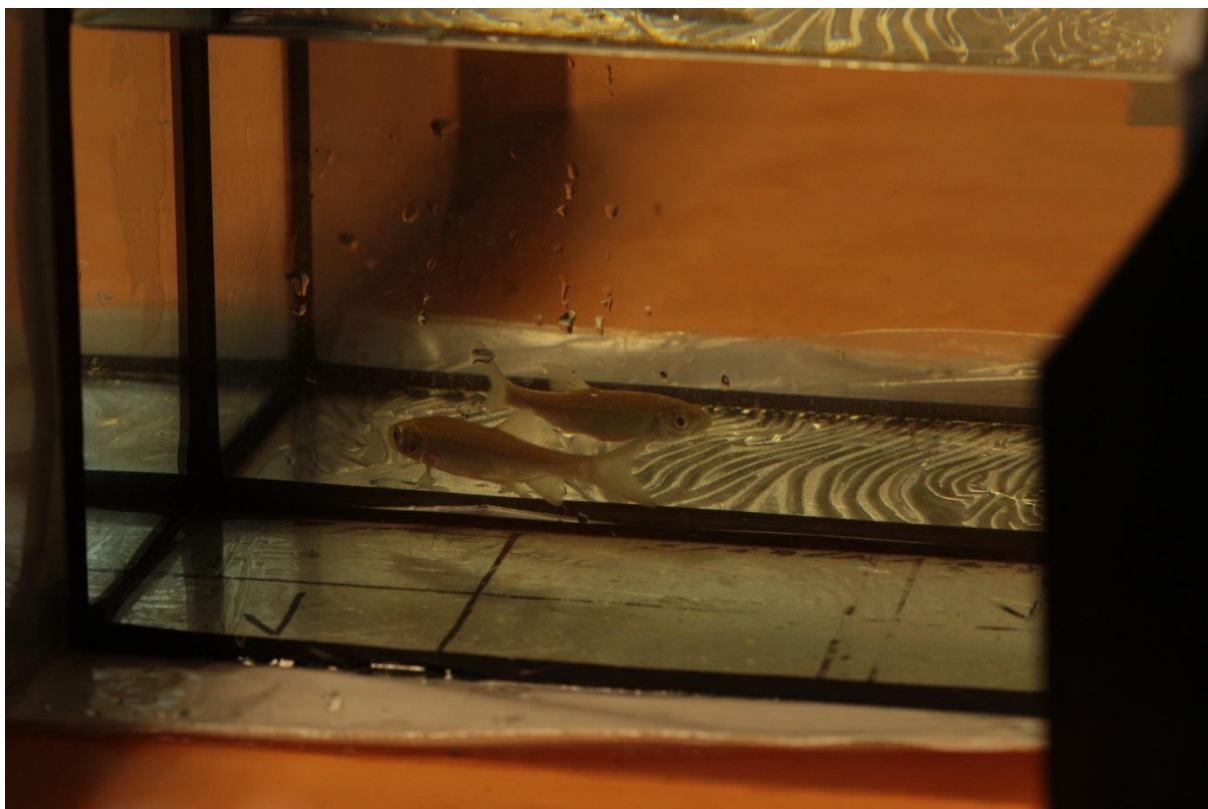


Foto 1: Experimentální akvária

5.3. Popis experimentu

První experiment byl realizován v 9l akváriích, které byly proti sobě umístěny podélnou stranou mezi vzniklou mezerou se umístilo zrcadlo a zakrývací folie. Tato folie byla umístěna i po bočních stranách akvária. Ze společného akvária byli použiti dva jedinci, kteří byli poté umístěni každý zvlášť do pokusného akvária. Aklimatizace ryb probíhala po dobu 6 minut. V průběhu aklimatizace jsem po 2 minutách rybám fotila oči, respektive jejich zornice. Fotografie očí měly za cíl zaznamenat velikost zornice, která se v důsledku psychického stavu (např. stresu) rozšiřuje nebo naopak zmenšuje. Metoda byla např. použita pro stanovení sociální hierarchie ryb ve skupině, kdy subdominantní jedinci měly zornici rozšířenější (Freitas a kol., 2014). Následně jsem zapnula kamery (GoPro, USA) odkryla zrcadla a záznam byl natáčen po dobu 6 minut. Po natočení záznamu jsem kamery vypnula a znovu fotografovala velikost oční duhovky. Ryby byly vyjmuty z pokusného akvária změřeny, zváženy a navraceny zpět do společného akvária. Při druhém experimentu jsem zrcadlo odstranila a tloušti místo pozorování svého obrazu v zrcadle, pozorovali jiného jedince ve vedlejším akváriu. Tato metoda je velmi často používaná pro behaviorální testy ryb včetně agresivity.

Dále jsem sledovala aktivitu ryb, protože aktivita je jedním z hlavních bodů osy behaviorálních syndromů. Označení jelci tloušti byli na 15 minut vypouštěni do experimentálního žlabu, jehož celková délka byla 260cm, výška 70cm a hloubka 40cm. Žlab byl příčně rozdělen na úseky o délce 65cm, které byly vymezeny rámy, ve kterých byly instalovány antény. Při průběhu rámem s anténou PIT značka implantovaná v břišní dutině ryby, zaznamenala změnu pozice ryby ve žlabu.

5.4. Zpracování údajů

Na zpracování získaných údajů jsem použila program ImageJ. Jedná se o volně dostupný program na zpracování obrazu. Získaná data analýzou pořizovaných fotografií se následně zanášela do programu Excel, kde docházelo k jejich vyhodnocení.

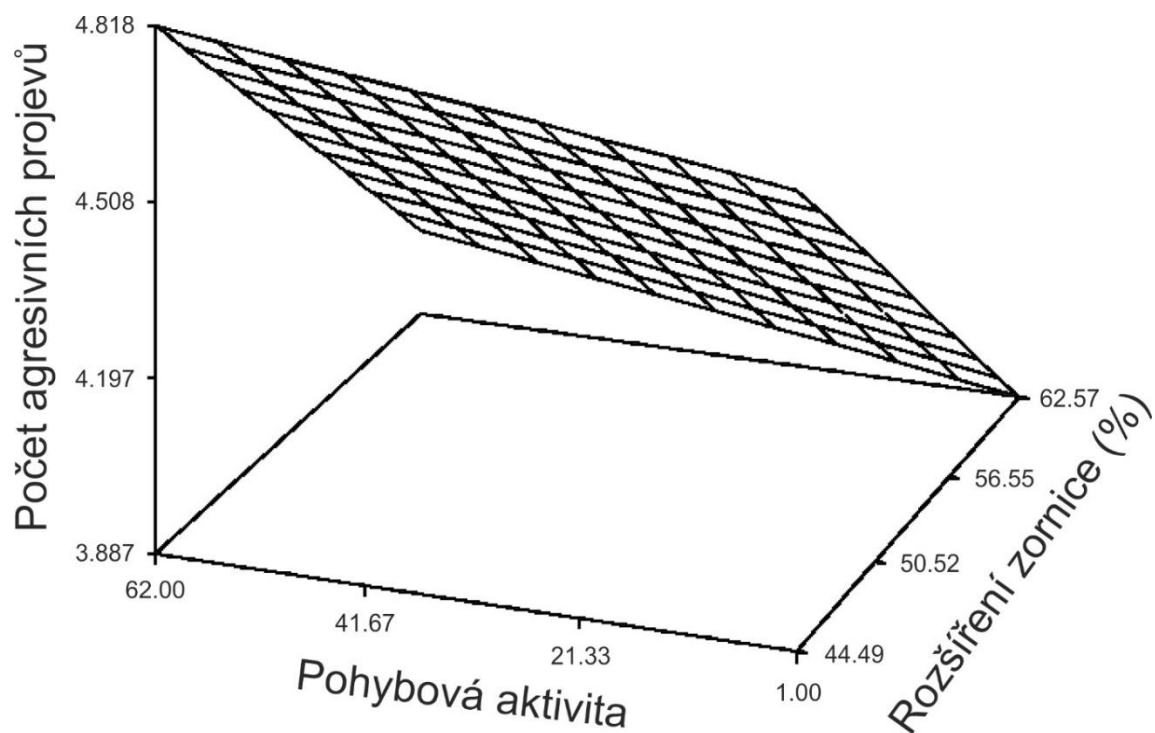
5.5. Statistická analýza

Zpracování a analýza dat byly realizované pomocí programu SAS verze 9.4 (Statistical Analyses System; www.sas.com). Data o agresivitě sledovaných jedinců byla analyzována jako počet agresivních projevů a doba jejich trvání. Vzhledem k odlišnému charakteru těchto dvou proměnných byl pro každou z nich použitý odlišný model. Počet agresivních projevů byl vyhodnocený procedurou GLIMMIX s Poissonovým rozdělením, zatímco doba trvání agresivních projevů byla vyhodnocená pomocí procedury MIXED. V obou procedurách byly závislé proměnné modelované se započítáním náhodných faktorů a jako vysvětlující (fixní) faktory byla testovaná hmotnost jedince, rozšíření jeho zornice jako indikátor stresu a pohybová aktivita, která byla hodnocená jako celkový počet projetych sektorů experimentálního žlabu.

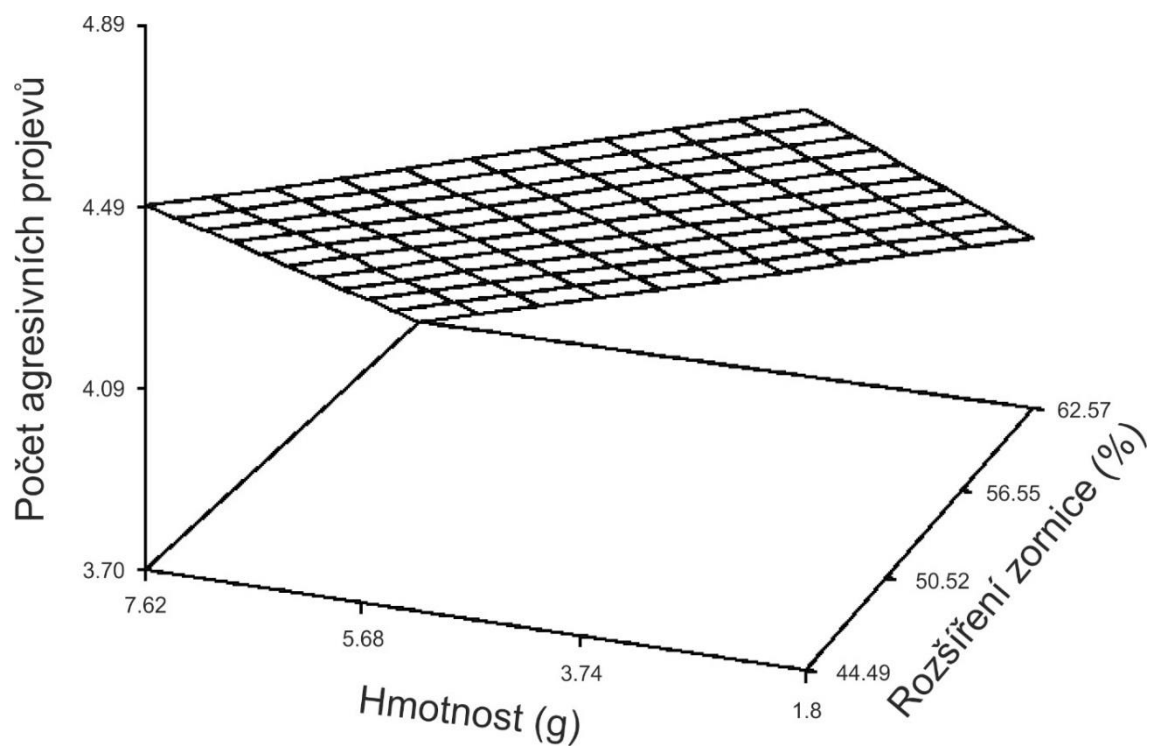
6. Výsledky

Počet agresivních projevů jedince vzrůstal s pohybovou aktivitou a naopak klesal s rozšířením zornice ($F_{1,95}=107.74$, $P<0.0001$; obr. č. 1). Podařilo se tak prokázat přímou závislost mezi aktivitou a agresivitou jelce tlouště. Počet agresivních projevů rovněž klesal se zvyšující se hmotností sledovaného jedince ($F_{1,95}=24.31$, $P<0.0001$; obr. č. 2). Kromě počtu agresivních projevů byla hodnocena i celková doba jejich trvání. Ta shodně klesala se zvyšující se hmotností jedince a rozšířením jeho zornice ($F_{1,65.7}=6.05$, $P<0.0165$; obr. č. 3). Nicméně na pohybové aktivitě byla doba trvání agresivních projevů jelce tlouště nezávislá.

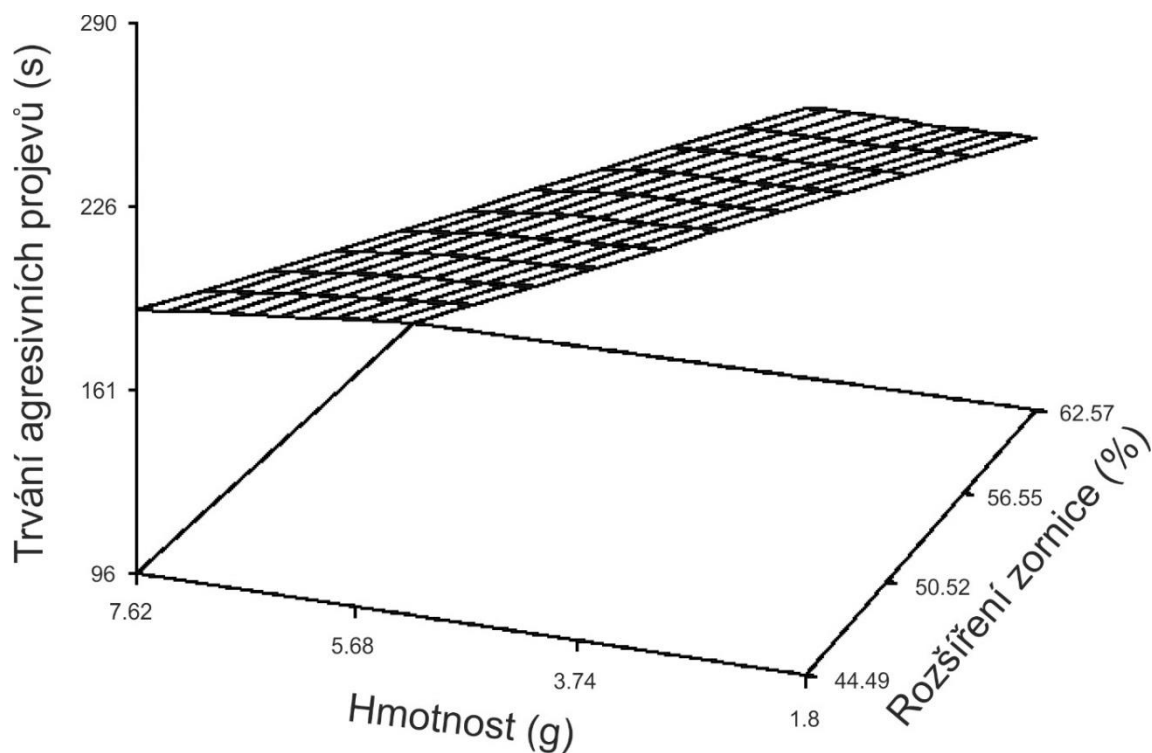
Lze shrnout, že větší agresivitu projevovali méně stresovaní jedinci s vyšší pohybovou aktivitou a menší hmotností.



Obr. 1: Vztah mezi počtem agresivních projevů jelce tlouště, jeho pohybovou aktivitou a rozšířením zornice.



Obr. 2: Vztah mezi počtem agresivních projevů jelce tlouště, jeho hmotností a rozšířením zornice.



Obr. 3: Vztah mezi trváním agresivních projevů jelce tlouště, jeho hmotností a rozšířením zornice.

7. Diskuse

Během experimentu bylo zjištěno, že méně stresovaní jedinci tlouště se projevovali větší agresivitou a čímž je spojena jejich vyšší pohybová aktivita a nižší hmotnost. Naopak Øverli (2005) prokázal, že vyšší aktivita je sice svázána s nižší hmotností, ale zároveň také s vyšším stresem. Jednou z možností jak vysvětlit odlišný výsledek je metodická chyba měření stresu u jelce tlouště. Avšak ve starší práci Øverli a kol., (1998) uvádějí, že u submisivních a stresovaných jedinců lze pozorovat větší a tmavší zornice a zároveň mají tyto podřízené jedinci sklon zůstat méně aktivní. Rozšíření oční zornice a nižší aktivitu naše práce prokázala. Je tedy zřejmé, že rozdíl ve stresu u ryb v předkládané a dřívější práci není způsoben metodickou chybou měření.

Dále jsme při experimentu zjistili, že počet agresivních projevů jelce tlouště vzrůstal s pohybovou aktivitou a naopak klesal s vyšším stresem. Podobně Toms a kol. (2010) zmiňují vztah mezi aktivitou a agresivním chováním. Jako příklad uvádějí agresivní chování k jedincům stejného druhu v nepřítomnosti predátora vs. aktivitu při krmení v predátorově

blízkosti. Obě situace vykazovaly odlišnou úroveň agresivity a aktivity, kdy v nepřítomnosti predátora bylo možné pozorovat vztah mezi agresivním chováním a aktivitou. Stres byl doprovázen vyšší agresivitou a pohybovou aktivitou. V kontextu měření aktivity, agresivity a stresu je také důležité, aby jedinci byli umístěni ve známém prostředí, kde se sledovaný jedinec cítí bezpečně a chová se přirozeně. Naše práce je také v souladu se studií sledující vztah mezi metabolickou rychlostí, aktivitou a agresivitou lososů *Salmo salar* (Cutts a kol., 1998) a sivenů *Salvelinus alpinus* (Cutts a kol., 2001). Studie dokládá, že agresivnější ryby byly více aktivní a spotřebovali více energie. Lze tedy shrnout, že u jelce tluště byl shodně s dřívějšími pracemi prokázán vztah mezi aktivitou, stresem a agresivitou. Rozdíl byl možný pozorovat ve vztahu mezi aktivitou a stresem, protože tlušti byli více aktivní při nižší stresové zátěži, kdežto dřívější práce ukazují opak. V rámci této bakalářské práce je obtížné diskutovat rozdíl mezi chováním jelce tluště a např. lososovitých ryb (na kterých byly práce většinou prováděny). Jelec tlušť je např. více hejnovým druhem než vysloveně teritoriální lososovité druhy. V přírodním prostředí je také velmi plachý, ale méně pohyblivý než např. pstruh. Je tedy možné, že vyšší pohybová aktivita při nižším stresu je logickým odrazem druhově specifického chování tluště. Svou roli mohli sehrát i odlišné parametry laboratorního prostředí.

Při pokusu dále bylo pozorováno, že počet agresivních projevů klesal se zvyšující se hmotností sledovaného jedince. Je tedy zřejmé, že zde lze odlišit odlišnou agresivitu u odlišně velkých tlušťů. V dřívějších pracích bylo prokázáno, že agresivnější jedinci rostou rychleji a jsou tedy větší (Werner a Anholt, 1993). Zároveň jsou, ale ohroženi vyšším rizikem predáčního tlaku. Znamená to, že tyto jedinci jsou ve svém chování omezeni, pokud je predátor přítomen a naopak budou velmi dobře prosperovat, když predátor bude chybět. Analýza celkové doby trvání agresivních projevů ukázala, že doba, kdy byli tlušti agresivní, klesala s vyšší hmotností a stresem jedince. Jinými slovy, těžší a více stresovaní jedinci byli agresivnější kratší časový interval. Tento nálezný se však již odklání od základního tématu behaviorálních syndromů a bude diskutován v rámci dalších prací.

V experimentu s jelcem tluštěm byla potvrzena existence behaviorálního syndromu pro aktivitu i agresivitu, protože agresivnější jedinci byli více pohybově aktivní. Snekser (2009) přiřadil agresivitu jednotlivce k určitému typu osobnosti, které lze např. rozdělit na *fast* a *slow* jedince. Pro *fast* jedince je typické výrazné agresivní chování a jsou více aktivní při objevování nového prostředí (Verbeek a kol., 1994) a jsou zároveň náchylnější k rutinnímu chování (Sih a kol., 2004). Dále vykazují rychlé objevitelské chování a jejich prioritní zájem

je soustředěn především na získávání zdrojů potravy, při kterém lze uplatnit jejich agresivita. *Slow* jedinci jsou opakem *fast* jedinců jejich chování a projevy jsou obecně odlišné při vzájemných agonistických interakcích, během rozmnožování, v neznámém prostředí a při obraně teritoria. Vyšší úroveň aktivity je zachována u *fast* jedinců a to i po aklimatizační periodě a ve svém chování jsou více přizpůsobiví (Wilson a McLaughlin, 2007; Farwell a McLaughlin, 2009). Aktivita může souviset nebo být ovlivněna mnoha dalšími parametry jako je stres, celkový zdravotní stav, denní doba nebo únava apod. Z většiny studií celkově vyplývá, že aktivita je nejméně průkazná ze všech syndromů (Bell a kol., 2009). Dva odlišní jedinci (nebo skupiny organismů) se pak odlišují ve svých ostatních behaviorálních tendencích neboli syndromech více než v aktivitě (Sih a kol., 2003, 2004; Brodin, 2008; Conrad a kol., 2011). Bell a Stamps (2004) na koljuškách tříostných (*Gasterosteus aculeatus*) prokázali, že smělejší a agresivnější jedinci nebyli aktivnější. Proto je také někdy existence behaviorálního syndromu pro aktivitu zpochybňována, což však může být i z důvodu, že aktivita zvířat byla v těchto souvislostech méně často studována (Brodin, 2008). Avšak v této práci se podařilo prokázat u různě velkých, agresivních a stresovaných tlušťů odlišnou pohybovou aktivitu. Lze se proto oprávněně domnívat, že aktivita je plnohodnotnou individuální charakteristikou, která koreluje s dalšími vlastnostmi jedince. Jak výsledky mé práce naznačují, aktivitu jelce tluště, stejně jako agresivitu, je proto možné hodnotit jako behaviorální syndrom.

8. Závěr

Ve své bakalářské práci jsem se zabývala především významem agresivity při vysvětlení chování ryb v pojetí behaviorálních syndromů. Agresivita je však spojena nejen se situací, která ji vyvolává, ale také s individuální charakteristikou jedince jako je např. citlivost ke stresovým situacím, velikost těla a ochota jedince vykonávat aktivní pohyb. Proto jsem u různě velkých jedinců jelce tluště měřila pohybovou aktivitu a míru stresu při kontaktu s jiným jedincem (nebo vlastním odrazem v zrcadle) a srovnávala ji s počtem agresivních projevů, které měřila moje kolegyně. Údaje o stresu jsem získala pomocí fotografií změn velikosti zornice a údaje o pohybové aktivitě pomocí záznamu pohybu ryb s elektronickou značkou mezi anténami umístěnými v experimentálním žlabu. Na základě zjištěných výsledků lze konstatovat, že počet agresivních projevů jedince vzrůstal s pohybovou aktivitou a naopak klesal s rozšířením zornice. Počet agresivních projevů rovněž klesal se zvyšující se hmotností sledovaného jedince. Kromě počtu agresivních projevů byla hodnocena i celková doba jejich trvání. Ta shodně klesala se zvyšující se hmotností jedince a rozšířením jeho zornice.

Nicméně na pohybové aktivitě byla doba trvání agresivních projevů jelce tlouště nezávislá. Podařilo se tak prokázat přímou závislost mezi pohybovou aktivitou, stresem a agresivitou jelce tlouště. Souhrnně lze tedy konstatovat, že vyšší agresivitu projevovali méně stresovaní jedinci s vyšší pohybovou aktivitou a menší hmotností. Protože aktivita, stres i agresivita byla odlišná u různě velkých jedinců, lze se oprávněně domnívat, že u jelců tloušťů bude možné prokázat existenci behaviorálních syndromů.

9. Seznam použité literatury

Alanärä, A., Burns, M.D., Metcalfe, N.B. 2001. Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *Journal of Animal Ecology* 70, 980–986.

Baruš, V., Oliva, O. 1996. *Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes)* (2), 698 stran.

Bell, A. M., Hankison, S. J. & Laskowski, K. L. 2009. The repeatability of behaviour: a metaanalysis. *Animal Behaviour*, 77, 771–783.

Bell, A.M. 2007. Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 274, 755-761.

Bell, A.M., Stamps, J.A. 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 68, 1339-1348.

Bergmüller, R., Taborsky, M. 2010. Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 504-511.

Both, Ch., Dingemans, N.J., Drent, P.J., Tinbergen, J.M. 2005. Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 74, 667-674.

Bowler, D.E., Benton, T.G. 2005. **Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics.** *Biological Review* 80, 205-225.

Brodin, T. 2008. Behavioral syndrome over the boundaries of life-carryovers from larvae to adult damselfly. *Behavioral Ecology* 20, 30–37.

Brown, C., Jones, F., Braithwaite, V. 2005. In situ examination of boldness-shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal behaviour* 70, 1003-1009.

- Budaev, S.V., Zworykin, D.D., Mochek, A.D.** 1999a. Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius*. *Behavioural Processes* 48, 49-55.
- Budaev, S.V., Zworykin, D.D., Mochek, A.D.**, 1999b. Individual differences in paternal care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study. *Animal Behaviour* 58, 195-202.
- Carere, C.** 2003. Personalities as epigenetic suites of traits: A study on a passerine bird. University of Groningen
- Carere, C., Welink, D., Drent, P.J., Koolhaas, J.M., Groothuis, T.G.G.** 2001. Effect of social defeat in a territorial bird selected for different coping styles. *Physiological Behavior* 73, 427–433.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S., Massot, M.** 2009. **Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations.** *Ecology Letters* 52, 197-209.
- Coleman, K., Wilson, D.S.** 1998, Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour* 56, 927-936.
- Conrad, J.L, Weinersmith, K.L., Brodin, T, Saltz, J.B., Sih, A.** 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology* 78, 395–435.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., Sih, A.** 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transaction of Royal Society B* 365, 4065-4076.
- Cutts, C.J., Adams, C.E., Campbell, A.** 2001. Stability of physiological and behavioural determinants of performance in Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58, 961-968.
- Cutts, C.J., Metcalfe, N.B., Taylor, A.C.** 1998. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology* 52, 1026-1037.

- Dingemans, N.J., van der Plas, F., Wright, J., Reale, D., Schrama, M., Roff, D.A., van der Zee, E., Barber, I.** 2009. Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 1285-1293.
- Dugatkin, L.A., McCall, M.A., Gregg, R.G., Cavanaugh, A., Christensen, C., Unsel, M.,** 2005. Zebrafish (*Danio rerio*) exhibit individual differences in risk-taking behavior during predation inspection. *Ethology, Ecology and Evolution* 17, 77-81.
- Ennis, C.** 1990. *Journal of Curriculum and Supervision*, 5, 120-131.
- Farwell, M., McLaughlin, R.L.** 2009. Alternative foraging tactics and risk taking in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Behavioral Ecology* 20, 913–921.
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T.** 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist* 158, 124-135.
- Freitas, R., Luiz, O.J., Silva, P.N., Floeter, S.R., Bernardi, G. & Ferreira, C.E.L.** 2014. The occurrence of *Sparisoma frondosum* (Teleostei: Labridae) in the Cape Verde Archipelago, with a summary of expatriated Brazilian endemic reef fishes. *Marine Biodiversity*, 44(2): 173-179.
- Frost, A.J., Winrow-Giffen, A., Ashley, P.J., Sneddon, L.U.** 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings of the Royal Society London B*, 274, 333-339.
- Ganong, W.F.,** 2005. *Přehled lékařské fyziologie*. Galén, 890 stran.
- Godin, J.G.J., Dugatkin, L.A.** 1996. Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 93, 10262-10267.
- Griffiths, S.W., Brodmark, S., Höjesjö, J., Jonsson, J.I.** 2004. Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proceedings of Royal Society London B* 271, 695–699.
- Huntingford, F.A.,** 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology* 65, 122-142.

- Huntingford, F.A., Adams, C.,** 2005. Behavioural syndromes in farmed fish: implications for production and welfare. *Behaviour* 142, 127-1221.
- Huntingford, F.A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S.M., Pilarczyk, M., Kadri, S.** 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp, *Cyprinus carpio*. *Journal of Fish Biology* 76, 1576-1591.
- Huntingford, F.A., Jobbling, M., Kadri, S.,** 2012. *Aquaculture and behavior*. Blackwell Publishing, 340 stran.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., van der Vegt, B.J., van Reenen, C.G., Hopster, H., de Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokuis, H.J.** 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23, 925-935.
- Krause, J., Butlin, R.K., Peuhkuri, N., Pritchard, V.L.,** 2000. The social organization of fish shoals: a test of the predictive power of laboratory experiments for the field. *Biological Reviews* 75, 477-501.
- Libosvářský, J.** 1966. On the stability and population of chub, *leuciscus cephalus* L., in a stream section. *Folia zoologica Brno*, 15 (2): 161-174.
- Libosvářský, J.** 1977. The fish community in the section of Rokytná creek after twenty years. *Folia zoologica Brno*, 26 (1): 57-60.
- Lotem, A., Wagner, R.H., Balshine-Earn S.** 1999, The overlooked signaling component in non-signaling behavior. *Behavioral Ecology* 10, 209-212.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C.,** 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312, 1806-1809.
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R.** 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100, 603–609.
- McLaughlin, R.L., Grant, J.W.A., Kramer, D.L.** 1992. Individual variation and alternative patterns of foraging movements in recently emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Behaviour* 120, 286–301.

- Oliva, O.** 1952. A revision of the cyprinid fishes in Czechoslovakia with regard to their secondary sexual characters . Bull. Int. Acad tchéque des Sci., 53(1):1-61.
- Øverli, Ø., Winberg, S., Damsgård, B., Jobling, M.,** 1998 Food intake and spontaneous swimming activity in Arctic charr (*Silvenius alpinus*): role of brain serotonergic activity and social interactions. Canadian Journal of Zoology 76, 1366-1370.
- Øverli, Ø., Winberg, S., Pottinger, T.G.** 2005. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout - a review. Integrative a Comparative Biology 45, 463–474.
- Quinn, J. L., Cole, E. F., Bates, J., Payne, R. W. & Cresswell, W.** 2012. Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society 279, 1919–26.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J.** 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biological Reviews 82, 291 – 318.
- Salonen, A., Peuhkuri, N.** 2006. The effect of captive breeding on aggressive behaviour of European grayling, *Thymallus thymallus*, in different contexts. Animal behaviour 72, 819-825.
- Salvantes, A.G.V., Braithwaite, V.** 2006. The need to understand the behaviour of fish reared for mariculture or restocking. ICES Journal of Marine Science 63, 346-354.
- Schuett, W., Dall, S. R. X.,** 2009. Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. Animal Behaviour, 77, 1041–1050.
- Sih, A., Bell, A.M.** 2008. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. Advances in the Study of Behavior 38, 227-281.
- Sih, A., Bell, A., Johnson J.C.** 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology a Evolution 19, 372–378.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., Ziemba, R. E.** 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview. The Quarterly Review of Biology 79 (3), 241 – 277.

- Sih, A., Kats, L.B., Maurer, E.F.,** 2003. Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behavior in a sunfish–salamandre system. *Animal Behaviour* 65, 29–44.
- Shumway, C.A.** 1999. A neglected science: applying behavior to aquatic conservation. *Environmental Biology of Fishes* 55, 183-201.
- Snekser, J.L., Leese, J., Ganim, A., Itzkowitz, M.** 2009. Caribbean damselfish with varying territory quality: correlated behaviors but not a syndrome. *Behavioral Ecology* 20, 124-130.
- Stamps, J., Groothuis, T.G.G.** 2010. The development of animal personality: relevance concepts and perspectives. *Biological Reviews* 85, 301-325.
- Sundström, L.F., Petersson, E., Höjestö, J., Johnsson, J.I., Järvi, T.,** 2004. Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance. *Behavioral Ecology* 15, 192-198.
- Toms, C.N., Echevarria, D.J., Jouandot, D.J.,** 2010. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior. *Journal of Fish Biology* 52.
- Verbeek, M.E., Drent, P.J., Wiepkema, P.R.** 1994. Consistent Individual-Differences in Early Exploratory-Behavior of Male Great Tits. *Animal Behaviour* 48, 1113-1121.
- Verbeek, P., Iwamoto, T., Murakami, N.** 2007. Differences in aggression between wild-type and domesticated fighting fish are concept dependent. *Animal Behaviour* 73, 75-83.
- Walter, E.** 1913. Einführung in die Fischkunde unserer Binnengewässer. Verlag von Quelle u. Meyer, Leipzig, 364 pp.
- Werner, E.E, Anholt, B.R.,** 1993 Ecological consequences of the tradeoff between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist* 142, 242–272.
- Wilson, A.D.M., Stevens, E.D.** 2005. Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology* 111, 849-862.
- Wilson, A.D.M., McLaughlin, R.L.** 2007. Behavioral syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Animal Behaviour* 74, 689–698.

- Wilson, A. D. M., Godin, J.-G. J.** 2009. Boldness and behavioural syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology* 1-7.
- Witsenburg, F., Schürch, R., Otti, O., Heg, D.** 2010. Behavioural types and ecological effects in a natural population of the cooperative cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Animal Behaviour* 80, 757– 767.
- Worm, B., Sandow, M., Oshlies, A., Lotze, H.K., Myers, R.A.** 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* 309, 1365-1369.
- Wright, D., Butlin, R., Carlborg, Ö.,** 2006. Epistatic regulation of behavioural and morphological traits in the zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioral genetics* 36, 914-922.
- Wright, D., Nakamichi, R., Krause, J., Butlin, R.,** 2006. QTL analysis of behavioral and morphological differentiation between wild and laboratory zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioral genetics* 36, 271-284.