

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

Chování ryb ve skupině na základě předchozí společné zkušenosti

Behaviour of fish in groups based on previous experience

Bakalářská práce



Martin Fořt

Školitel: Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.
Garant: Doc. RNDr. Adam Petrušek, Ph.D.

Praha, květen 2011

Poděkování

Tímto děkuji svému školiteli, Mgr. Ondřeji Slavíkovi Ph.D., za vedení mé práce a za cenné rady. Dále děkuji doc. RNDr. Adamu Petruskovi Ph.D. za konzultaci a praktické připomínky. V neposlední řadě děkuji své rodině a svým blízkým za podporu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9. 5. 2012

Abstrakt

Studium sociálního chování ryb se v posledních desítkách let stává populárním. Ryby jsou schopné rozpoznat jiné konkrétní jedince vlastního i cizího druhu. Tato schopnost jim umožňuje rozlišovat mezi jednotlivci. To s sebou nese možnost přednostně se sdružovat s příbuznými nebo známými jedinci. Vztah s příbuznými je anglicky zvaný *condition dependent recognition* a s nepříbuznými *condition independent recognition* nebo *familiarity*-česky známost. Oba tyto vztahy přinášejí zúčastněným výhody jako například úspěšnější ochranu před predátory a získávání potravy, nižší úroveň agresivity atd.

Klíčová slova: známost „familiarita“, ryby, rozhodování na základě společné zkušenosti, sociální chování, *condition independent recognition*

Abstract

Recently, behavioral studies focusing on social relationships of fish in groups became popular. Fish are able individually recognize conspecifics or even heterospecifics. This ability allows distinguishing among individuals in and between groups and shows that fish prefer associating with familiar or kin individuals. An interaction with kin individuals is called *condition-dependent recognition*, whilst relationship based on previous experience is called *condition independent recognition* or *familiarity*. Both of these interactions can bring the participants some advantages, such as better protection from predators, foraging benefits, lower aggression levels, etc.

Keywords: *familiarity, fish, decisions based on previous experience, social behaviour, condition independent recognition*

OBSAH

1. Úvod	5
2. Příbuznost	7
2.1. Preference příbuzných a otázka příbuzenského výběru	7
3. Známost	11
3.1. Známost ryb a model průzkumníka.....	11
3.2. Mechanismy rozpoznávání známých jedinců.....	12
3.3. Důvody pro sdružování známých jedinců.....	13
3.4. Vliv vztahu známosti na uměle chované ryby	17
3.5. Souvislost známosti a efektu drahého nepřítele	18
3.6. Známost v mezidruhových souvislostech	19
4. Závěr	21
5. Seznam použité literatury	23

1. Úvod

Chování vyplývající z kontaktu dvou a více jedinců je označováno jako sociální. Zahrnuje projevy agresivity či podpory, manipulace jiným členem skupiny, projevy spojené s výběrem partnera, rozmnožováním a péčí o potomstvo, chování spojené s teritorialitou a v neposlední řadě s budováním a udržováním hierarchických vztahů mezi jedinci (Veselovský 2008). Nezastupitelnou roli v sociálním chování hrají schopnosti živočichů učit se a rozpoznat jiné jedince.

Výzkum poznávacích mechanismů zvířat je zásadní pro porozumění jejich mentálním schopnostem. Studie na toto téma byly poměrně dlouhou dobu zaměřeny hlavně na ptáky a savce, především lidoopy. Ryby byly na rozdíl od nich dlouho chápány jako „primitivní“ organismy, řídicí se výhradně instinkty, bez schopností učení a rozhodování. Až v nedávné době (od 60. let 20. století s významným nárůstem v letech 90.) se začínají objevovat práce poukazující na mylnost tohoto tvrzení. Na ryby se začíná nahlížet jako na tvory komplexností a pestrostí prvků chování srovnatelné s ostatními obratlovci (Brown et al. 2006). Bylo prokázáno, že ryby mají dlouhotrvající paměť (Brown 2001). Jejich sociální chování zahrnuje například manipulaci jinými jedinci za účelem vlastního zvýhodnění, klamání i projevy smířlivé (Brown & Laland 2003). Ryby nejen rozpoznávají jiné jedince, ale jsou schopné uchovávat informace o jejich sociálním postavení (Griffiths 2003). Jsou schopné spolupráce při získávání potravy, orientaci, rozmnožování či ochraně před predátory (Huntingford et al. 1994; Johnstone & Bshary 2004; Fitzpatrick et al. 2006) Podle některých autorů jsou dokonce rozpoznávací schopnosti ryb v mnoha ohledech srovnatelné s lidoopy (Bshary et al. 2002; Laland & Hopitt 2003; Odling-Smee & Braithwaite 2003).

Cílem této práce je shrnout poznatky týkající se konkrétních typů sociálního chování ryb. Těmi jsou teprve v nedávné době popsány způsoby poznávání jedinců založené na předchozí zkušenosti. Prvním typem je chování podmíněné příbuzenským vztahem mezi rybami. Tento způsob rozpoznávání jedinců je v anglickém jazyce nazýván *condition-dependent recognition*, v této práci je termín nahrazen pojmem *příbuznost* v případě chování podmíněného příbuzenským vztahem. Druhým typem je způsob poznávání jedinců pouze na základě předchozí zkušenosti, tedy nepřibuzných jedinců, jejichž vztah je ovlivněn opakovanými vzájemnými interakcemi. Tento jev je obecně nazýván *condition-independent recognition* (Brown & Colgan 1986) nebo stručněji

familiarity (Chivers et al. 1995). V práci používám prostý termín *známost*. Známí jedinci se mohou sdružovat do skupin a dále se společně a především výhodně rozhodovat. Jak bude dále uvedeno, upřednostnění známých jedinců nemusí být vymezeno pouze vnitrodruhově, ale známost může být dokonce výhodná pro jedince odlišných druhů. Tato skutečnost umožňuje nazírat na kontakt nejen sousedních jedinců, ale i sousedních populací zcela novým pohledem. Známost může dokonce ovlivňovat i složení celých společenstev ryb, jak bylo nedávno prokázáno (Ward et al. 2003).

V první kapitole se zabývám obecným úvodem do problematiky sociálního chování ryb. Dále vysvětluji základní pojmy, se kterými budu dále pracovat. Ve druhé kapitole je zde shrnuta problematika příbuzenského výběru a možných výhod i nevýhod z něho plynoucích. Třetí kapitola přináší informace týkající *známosti*, tedy vztahu mezi nepříbuznými rybami. Řeším zde otázku, zda je pro ryby výhodné sdružování se známými a proč. Jak známost ovlivňuje sociální hierarchii a agresivitu ve skupině ryb, dále rychlost růstu, úspěšnost v hledání a získávání potravy apod. Zajímavou otázkou zůstává, zda známost může ovlivnit strukturu a složení rybiho společenstva. V práci je shrnuto, jakým způsobem se tak může dít a jak může porozumění tomuto složitému fenoménu pomoci lepšímu zacházení se zranitelnými druhy, efektivnějšímu hospodaření v akvakulturách či ve vodách určených pro sportovní rybolov.

2. Příbuznost

Bylo prokázáno, že ryby jsou schopné rozlišovat jedince, se kterými přicházejí do styku a vybírat mezi nimi takové, se kterými navazují vztahy přednostně. Například ryby žijící v hejnech vykazují silnou preferenci určitých stejných nebo podobných znaků na jedincích tvořících s nimi hejna. Skladba hejna je tak významně ovlivňována mnoha faktory. Něktými z těchto faktorů, podle nichž probíhá výběr, jsou druh (Keenleyside 1955), barva (McRobert & Bradner 1998) a velikost (Ward & Krause 2001) ryb tvořících hejna. Mezi ryby upřednostňující v hejnu jedince stejné velikosti patří mimo jiné makrela *Scomber scombrus* (Scombridae) a sled' *Clupea harengus* (Clupeidae: Pitcher et al. 1985), ze sladkovodních byla zkoumána například koljuška tříostná *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae: Krause et al. 1996).

Jednou z možností, jak vysvětlit nenáhodné složení rybích hejn, a obecněji vzato distribuci ryb v prostředí, je příbuznost ryb.

2.1. Preference příbuzných a otázka příbuzenského výběru

Ryby jsou schopné rozlišovat ostatní jedince podle toho, zda jim jsou příbuzní či nikoliv (Hamilton 1964). Zřejmá preference pro příbuzné jedince byla popsána zejména u juvenilních jedinců lososovitých ryb např. u lososa obecného *Salmo salar* (Salmonidae: Brown & Brown 1992; Moore et al. 1994), lososa kisuč *Oncorhynchus kisutch* (Salmonidae: Quinn & Busack 1985), sivena severního *Salvelinus alpinus* (Salmonidae: Olsén 1989; Winberg & Olsén 1992; Olsén et al. 1998) a pstruha duhového *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae: Brown & Brown 1992; Brown et al. 1993). Další doklady chování spojeného s rozlišováním příbuzných jsou známé u koljušky tříostné (FitzGerald & Morissette 1992) nebo u pavích oček (Warburton & Lees 1996).

Podle Hamiltonovy teorie příbuzenského výběru je výhodné kooperovat s příbuznými (Hamilton 1964). Dochází tím totiž k zvýšení tzv. inkluzivní fitness. Příbuzní jedinci mají společnou část genetické informace. Aby se více a kvalitněji předávala potomkům, je výhodné podporovat i své příbuzné. Podle očekávání by tedy ryby měly preferovat příbuzné před nepříbuznými. Ovšem ve výsledcích terénních prací nalézáme pro tuto hypotézu překvapivě málo dokladů. Jedním z možných vysvětlení tohoto rozporu mezi laboratorními a terénními studiemi je vyšší frekvence kontaktů ryb při laboratorních pokusech. K tak častému potkávání jedinců by v přírodě pravděpodobně nedocházelo.

Studie na sivenu alpském ukazuje možnost, že upřednostňování příbuzných je naučenou vlastností, neboť mladí jedinci držení od stadia jikry v izolaci od ostatních svých příbuzných později mezi příbuznými a nepříbuznými nerozlišovali (Winberg & Olsén 1992; Olsén & Winberg 1996).

Doklad jevů plynoucích ze sdružování příbuzných nalézáme v laboratorních studiích na lososu obecném. Autoři Brown & Brown (1993a,b) a Brown et al. (1996) chovali jedince lososovitých ryb v umělém pokusném potoce s neustále cirkulující vodou. V tomto prostředí mohla být koncentrace čichových signálů trvalým oběhem vody stále zvyšována. Jedinci byli rozděleni na skupiny příbuzných a nepříbuzných. Reakcí lososů byla snížená agresivita vůči příbuzným, zmenšení teritorií, větší rychlost růstu a menší rozdílnost ve velikostech. Pokud ale nedocházelo k recirkulaci, agresivita zůstávala stejná vůči příbuzným i nepříbuzným. V přírodním prostředí k navyšování koncentrace signálů většinou nedochází. Proto výsledky z terénních studií mohou být ovlivněny lokálními podmínkami vodního toku. Ke sdružování s příbuznými tak může docházet, ale pouze na určitých místech, např. ve vírech za překážkami (Griffiths & Armstrong 2000).

Intenzita chemických signálů je zjevně jedním z nejdůležitějších faktorů umožňujících rozlišování příslušníků druhu. Toto bylo dokumentováno na koljušce (Steck et al. 1999) a na juvenilních lososech kisuč (Hiscock & Brown 2000) a sivenech amerických (*Salvelinus fontinalis*, Salmonidae: Courtenay et al. 2001) V pokusech byl rybám dán výběr mezi vodou obsahující vyšší či nižší koncentraci čichových signálů nepříbuzných jedinců vlastního druhu. Ryby silně preferovaly vodu obsahující silnější signál. Navíc siveni v testu mezi vyšší koncentrací nepříbuzných jedinců a nižší koncentrací příbuzných volili opět vodu se silnějším signálem, zatímco při stejných koncentracích volili vodu se signálem příbuzných (Hiscock & Brown 2000). Z toho plyne, že za určitých podmínek síla jednoho signálu může ovlivňovat signál jiný nebo jej dokonce eliminovat (Griffiths 2003).

Navzdory výhodám, které zdánlivě jasně vyplývají ze sdružování příbuzných jedinců, se při dalších terénních výzkumech nepodařilo podobné závěry prokázat a dokonce autoři došli na základě získaných dat k výsledkům opačným. Dvě zásadní studie proběhly na juvenilních lososech obecných (Griffiths & Armstrong 2001) a pstruzích potočních (Greenberg et al. 2002). Lososi byli vypuštěni do oddělených částí potoka ve skupinách tvořených buď příbuznými, nebo rybami z osmi různých vzájemně

nepříbuzných zdrojů. Ukázalo se, že rychlost růstu byla u obou zkoumaných skupin stejná. A hustota ryb ve skupině nepříbuzných nebyla podle očekávání menší, nýbrž téměř dvakrát větší než ve skupině příbuzných (Griffiths & Armstrong 2001). Pstruzi chovaní ve smíšených nepříbuzných skupinách rostli rychleji než ti, kteří byli chováni ve skupině příbuzných (Greenberg et al. 2002).

Tyto studie dokumentují protichůdnost výhod plynoucích na jedné straně ze sdružování příbuzných (snížení vzájemné agresivity, zvýšení rychlosti růstu) a na straně druhé z genetické variability skupiny (lepší odolnost populace vůči vymření). Také naznačují, proč se tak výrazným způsobem liší výsledky laboratorních a terénních studií.

V případě mnoha ekonomicky významných či zranitelných druhů ryb by bylo mimořádně přínosné pochopit, na jakých principech je založeno utváření hierarchie jejich skupin a vzájemné vztahy příbuzných ryb uvnitř těchto skupin. Dva takové principy byly objasněny na základě studií na lososu obecném. Losos je pro tento typ práce vhodným druhem, protože má v letním období velké překrývající se domácí okrsky spíše než striktní malá teritoria (Armstrong et al. 1999) a také vytváří hierarchické vztahy. Autoři ověřili, jak se liší překrývání a sdílení domácích okrsků mezi rybami příbuznými a nepříbuznými. Dominantní jedinci obsazovali nejvýhodnější, na potravu bohatá teritoria a neopouštěli tyto pozice. Naproti tomu jedinci s méně výhodnými teritorii často navštěvovali domácí okrsky svých dominantních sousedů a profitovali snadnější dostupností potravy nebo dočasným obsazením vhodného stanoviště. A zde byl rozdíl v tom, zda ryba navštěvující teritoria úspěšnějších ryb byla s těmito příbuzná nebo ne. Příbuzní submisivní jedinci jsou schopni výrazně zvýšit množství přijaté potravy, neboť agresivita vůči nim projevovaná ze strany dominantních jedinců je výrazně nižší než vůči nepříbuzným (Griffiths & Armstrong 2002). Rychlejší růst submisivních ryb příbuzných rybám dominantním a pomalý růst ryb nepříbuzných byl zaznamenán také při sádkovém chovu lososa obecného a pstruha duhového (Brown & Brown 1996a).

Předešlá zjištění ale nelze vztáhnout k celému ročnímu cyklu. V zimě se totiž chování lososů zásadně proměňuje. Přes den se ryby drží u dna a v úkrytech a v noci se vydávají za potravou. V této době se lososi přednostně sdružují s nepříbuznými a vyhýbají se kontaktům s příbuznými. Hlavně v úkrytech během dne dochází k tomuto cílenému vyhýbání. Důvodem tohoto chování by mohla být snaha o omezení kompetice

mezi příbuznými (Griffiths et al. 2003). Zdá se ale, že nejde o striktní rozdělení chování mezi létem a zimou, ale záleží na mnoha dalších faktorech.

3. Známost

Jak bylo v úvodu zmíněno, jev nazývaný anglicky *familiarity* či *condition-independent recognition* můžeme česky nazývat *známost*. Na rozdíl od předchozích vztahů se týká nepříbuzných jedinců. Známost je typ interakce mezi rybami vznikající jejich opakovaným setkáváním.

3.1. Známost ryb a model průzkumníka

Naučení a zapamatování určitých specifických znaků na ostatních jedincích umožňuje rybám rozpoznání těchto jedinců při příštích setkáních. Rozlišení jedinců probíhá během velmi krátkého časového intervalu a ve srovnání se vztahem známosti je krátká i doba potřebná pro vytvoření vztahu (zapamatování znaků). Příkladem takového vztahu může být laboratorní studie na koljuškách používající tzv. *model průzkumníka*. Ten je založen na chování jedinců při zjišťování přítomnosti predátora a možného nebezpečí z jeho strany. Takové chování se projevuje oddělením několika málo jedinců-průzkumníků od hejna a jejich přiblížením k potenciálnímu predátoru za účelem zjištění pravděpodobnosti útoku. Tito průzkumníci se následně vrátí zpět k hejnu.

Pitcher et al. (1986) uvádí příklad chování koljušek. Koljušky byly nejprve po dobu několika hodin pohromadě ve skupinách po čtyřech a při následném průzkumu si konkrétní jedinec vybíral k průzkumu prokazatelně častěji jednoho jedince než ostatní.

V odděleném experimentu Milinski et al. (1990a) ukázal, že jedinci koljušek jsou schopni si k průzkumu ze dvou jim nabízených jedinců vybrat toho lepšího (méně aktivnějšího, více spolupracujícího) průzkumníka. K vytvoření tohoto vztahu, tedy k zapamatování si konkrétního jedince stačily pouhé čtyři předešlé průzkumy predátora absolvované oběma jedinci (Milinski 1990b). Dalším dobrým příkladem podmíněného rozpoznávání je studie na pavích očkách (*Poecilia reticulata*, Poeciliidae), u kterých se vyskytuje podobné antipredační chování jako u koljušek (Dugatkin & Alfieri (1991). Výzkum ukazuje, že 80% sledovaných jedinců dokáže poznat a zapamatovat si aktivnějšího průzkumníka během následujících průzkumů, které proběhnou po více než 4 hodinách.

3.2. Mechanismy rozpoznávání známých jedinců

V komunikaci a rozpoznávání ryb jsou obecně rozlišovány dva základní typy. V prvním případě se jedná o chemickou (čichovou) komunikaci. Ta slouží k získání obecnějších informací. Tato forma je dokladována například u druhu *Pimephales promelas* (Cyprinidae: Brown & Smith 1994), nebo u koljušky (Ward et al. 2004; 2005). Specifičtější způsobem je vizuální komunikace, umožňující rozpoznat konkrétního jedince. Tento typ je dokumentován například u bojovnic pestrých *Betta splendens* (Osphronemidae: Bando 1991), slunečnic *Lepomis macrochirus* (Centrarchidae: Bando 1993) a pavích oček (Griffiths & Magurran 1997a; 1998).

Chemická komunikace je příznačná pro vodní prostředí, neboť voda slouží jako rozpouštědlo i jako šířitel signálu. Zároveň je chemická komunikace výhodná, pokud jsou vizuální možnosti omezené, například v noci, v hloubce v silně strukturovaném prostředí či ve zkalené vodě. Samozřejmě chemické informace nejsou omezeny jen na problematiku poznávání známých jedinců. Rybám čich slouží i při hledání partnera (Milinski et al. 2005), poznání potenciálního predátora (Wisenden 2000), orientaci v prostředí a migraci (Hasler & Scholz 1983; Dittman & Quinn 1996) nebo k uspořádání hierarchických vztahů (Bryant & Atema 1987).

Na divokých rybách druhu *Pimephales promelas* přenesených do pokusných podmínek bylo navíc dokázáno, že nejen vizuální, ale i chemická komunikace je zásadní pro rozpoznávání známých jedinců. Pokud měly ryby k dispozici pouze čichové informace nebo čichové informace a zrakový vjem, vykazovaly silnou preferenci známých jedinců. Pokud ovšem byly jejich smysly omezeny pouze na vjemy vizuální, k žádnému rozlišování známých nedocházelo. Zároveň se autoři v navazujícím výzkumu pokusili prokázat, že ryby skutečně tíhnou k přirozeným známým členům hejna a nikoli k těm rybám, s nimiž byly uměle drženy v laboratorních podmínkách. Rybám bylo dáno na výběr mezi neznámými jedinci a známými členy hejna, s nimiž ovšem po minimálně dva měsíce neměl pokusný jedinec žádný kontakt. I po takto dlouhé době se ukázala signifikantní preference známých (Brown & Smith 1994). Podobná závislost schopnosti rozpoznávat známé jedince na dostupnosti chemických signálů byla zjištěna u koljušek (Ward et al. 2004) a tlamounů nilských (*Oreochromis niloticus*, Cichlidae: Giaquinto & Volpato 1997).

Důležité je také to, že čichové signály vysílané jedinci jsou ovlivněné prostředím, ve kterém ryby žijí a potravou, kterou se živí (Bryant & Atema 1987; Olsén et al. 2003;

Ward et al. 2004). Tyto signály patří mezi faktory významně ovlivňující sdružování ryb, přičemž je jasná preference jedinců, kteří mají podobný pach (Ward et al. 2004, 2005). Např. koljušky rozpoznávají jiné příslušníky svého druhu, ale i jiných druhů, kteří byli po předešlých 24 hodin vystaveni stejným podmínkám prostředí a živili se stejnou potravou a s koljuškami se zdržovali (Ward et al. 2005). Ještě zajímavější je, že pokud proti sobě postavíme přímou zkušenost a čichové signály, zjistíme, že ryby se raději sdružují s neznámými jedinci, kteří vylučují stejné čichové signály než s těmi, kteří jsou známí, ale byli vystaveni jiným podmínkám, a tedy vysílají odlišné čichové signály (Ward et al. 2004, 2005).

Specifičtější způsob rozpoznávání byl objeven u samic pavích oček. Mezi těmi se postupně vyvíjela známost po 12 dní, a jakmile jednou vznikla, přetrvávala dále (Griffiths & Magurran 1997a). Stejní autoři se v navazující studii zabývali vývojem známosti samic divoce žijících pavích oček v sezónních tůňkách řeky Tunapuna na Trinidadu. Během období sucha dochází k fragmentaci tůňek a tím ke zmenšování počtu ryb v jednotlivých oddělených skupinách. Takovéto prostředí, kde je umožněno časté potkávání s ostatními rybami, je ideální pro vznik známosti mezi rybami. Autoři zjistili, že čím je počet ryb ve skupině větší, tím jsou menší tendence upřednostňovat při tvorbě hejna známé jedince. Samci nerozlišují mezi známými a neznámými rybami. Dalším zjištěním byl horní limit přibližně 40 jedinců, které konkrétní jednatelce rozeznává jako známé. Navíc, na rozdíl od většiny ostatních druhů ryb, u pavích oček dochází k rozpoznání známých jedinců jen na základě vizuální komunikace (Griffiths & Magurran 1998). I během pohlavního výběru u pavích oček hraje roli známost. Samci si vybírají k páření neznámé, tedy nové samice. Tím dochází k snížení pravděpodobnosti páření se stejnou samicí a pro samce to znamená úspěšnější šíření své genetické informace (Kelley et al. 1999).

3.3. Důvody pro sdružování známých jedinců

Výhody plynoucí ze sdružování známých jedinců a jejich častějšího vyhledávání byly popsány ve studii na druhu *Pimephales promelas* (Cyprinidae). Zde se ukázalo, že hejna složená ze známých jedinců této ryby byla kompaktnější než hejna složená z neznámých jedinců. (Chivers et al. 1995). Kompaktnější hejno zvyšuje efektivitu obrany před predátorem pomocí tzv. matoucího efektu, kdy semknuté hejno působí spíše jako jedno těleso než hejno drobných rybek a predátor se obtížněji zaměřuje na

konkrétní cíl. Navíc dalším ukazatelem známosti ryb v hejnu je také to, že méně tvoří poplašné pokožkové buňky. Tyto buňky slouží k vylučování poplašných feromonů v případě nebezpečí. Jejich snížená tvorba ukazuje na menší jedincem očekávané riziko (Wisenden & Smith 1998).

Metcalf & Thomson (1995) sledovali preferenci jedinců střevle potoční (*Phoxinus phoxinus*, Cyprinidae). Autoři zjistili, že jedinci preferují ze známých jedinců ty, kteří se projevují jak nejslabší potravní konkurenti. Ze dvou možných hejn (silnější a slabší potravní konkurenti) si konkrétní jedinci častěji vybírali to, které bylo složené ze slabších potravních konkurentů.

Barber & Wright (2001) se na střevlích zabývali tím, zda je při tvorbě hejna pro jedince důležitější přítomnost známých jedinců či velikost hejna. Konkrétní jedinci měli na výběr mezi dvěma hejny. Jedno bylo menší, ale složené ze známých jedinců, druhé, větší bylo tvořeno neznámými jedinci. Výsledky ukázaly, že hejno složené z neznámých musí být přibližně dvakrát větší než hejno známých, aby mu jedinci dávali přednost.

Známost ryb v hejnu přináší také výhodu efektivnějšího hledání potravy (Lachlan et al. 1998; Swaney et al. 2001). Na základě sdílení informací o místě, kde je potrava by měli být známí jedinci úspěšnější než neznámí, kteří informace sdílejí méně. Swaney et al. (2001) ve studii na pavích očkách popsal, jak učení a známost ryb mohou ovlivnit úspěšnost při hledání potravy. Ryby rozdělil na dvě skupiny – pozorovatele a vedoucí. Vedoucí znali cestu k potravě, pozorovatelé nikoli. V případě, že se vedoucí připojil k hejnu pozorovatelů, usnadňovalo to hejnu nalezení potravy. Pokud byl vedoucí navíc známý hejnu pozorovatelů, následovalo jej hejno ochotně a potrava byla nalezena rychleji. Byl-li však hejnu vedoucí neznámý, trvala cesta k potravě mnohem déle.

Hejna složená ze známých jedinců tedy za stejný časový úsek naleznou více potravy než hejna složená z neznámých. Ve studii na koljušce tříostné Ward & Hart (2004) popsali chování jedinců, kteří se úspěšnosti hejna snaží využít. Na tzv. *outsiderech*, tedy rybách, které nejsou členy žádného hejna, zjistili, jaký prospěch jim plyne z připojení se k hejnu jim neznámých ryb. V takovém případě hraje velkou roli, zda jsou jedinci v hejnu, ke kterému se outsider připojil, vzájemně známí či neznámí. Známé hejno nacházelo potravu rychleji než neznámé a to umožňovalo i připojeným jedincům (outsiderům) využívat efektivněji potravní zdroje.

Je známo, že v přírodním prostředí se ryby v jeden okamžik musí zabývat získáváním a zpracováváním mnoha různých informací z okolí. Pozornost jedince je tak rozštěpena mezi více informačních zdrojů. Při hledání a získávání potravy je třeba se mít stále na pozoru před predátorem, zároveň je třeba hájit teritorium apod. Kupříkladu Godin & Smith (1988) ukázali, jak ovlivňuje množství potravy úspěšnost útoků na konzumenta této potravy. Paví očka se při vzrůstající hustotě perlooček častěji stávala kořistí predátora. Griffiths et al. (2004) pak na juvenilních jedincích pstruha potočního mladších než jeden rok (0+) ukázali, jak může známost ryb ovlivnit ochranu před predátory a efektivitu získávání potravy. Experimentálně ověřili, že mezi známými jedinci se projevuje nižší míra agresivity, a proto tito mohou rychleji reagovat na přítomnost predátora. V pokusu představoval predátora model volavky, která je v přírodě skutečným přirozeným nepřitelem mladých pstruhů. Reakce na přítomnost predátora mezi známými jedinci byla o 14 % rychlejší než mezi neznámými. Navíc známí jedinci stihli za stejnou dobu zkonzumovat přibližně dvakrát více jednotek potravy (larev pakomárů) než neznámí.

Nejen zvýšené soustředění na získávání potravy přináší známým jedincům ryb výhody. Utne-Palm & Hart (2000) ve studii na koljuškách srovnávali odděleně pár známých koljušek a pár neznámých koljušek při sdílení potravy. Neznámí jedinci byli při krmení agresivnější ve srovnání se známými. Oba známí jedinci častěji z potravy získali podobně velký díl než neznámí. Ovšem čím déle byly neznámé ryby spolu, tím se stávaly méně agresivními a dělily se rovněji. Známost se vyvíjela během dvou až čtyř týdnů. Naopak při oddělení známých jedinců na stejnou dobu docházelo při opakovaném pokusu k nárůstu agresivity.

V návaznosti na předchozí informace se nabízí otázka, zda známost mezi jedinci ovlivňuje rychlost růstu a jevy s ní spojené. Seppä et al. (2001) srovnávali během tří týdnů velké (zpočátku čítající 50 jedinců) skupiny známých a neznámých juvenilních jedinců sivena severního (0+). Zjistili, že ve skupině známých vlivem snížené agresivity rostli jedinci na délce i na hmotnosti rychleji. Navíc oproti skupině neznámých rozdíly mezi jedinci v jejich velikosti a hmotnosti byly menší. Nemůžeme se ale domnívat, že ve skupině kolem 50 jedinců docházelo k rozpoznávání konkrétních jednotlivců. Spíše šlo o kolektivní sdílení stejných čichových signálů způsobené tím, že jedinci před experimentem byli pohromadě už od vykulení z jikry.

V podobné studii na pstruhu mořském (*Salmo trutta morpha trutta*, Salmonidae) Höjesjö et al. (1998) objevili další jevy spojené se vztahem známosti u ryb. V tomto pokusu byli jedinci vzati z přirozených výtěrů mimo laboratorní podmínky či akvakultury. Skupina šesti známých pstruhů byla srovnávána se stejně velkou skupinou neznámých. Ve skupině známých byl zaznamenán příjem většího množství potravy a její lepší zpracování. Mezi známými také byla prokázána stabilnější hierarchie, kdy tito jedinci méně vstupovali do konfliktů s ostatními jedinci než neznámí. V případě kdy se souboj uskutečnil, docházelo častěji k vítězství iniciátora konfliktu. Ryby byly lépe obeznámeny se svými možnostmi a postavením ve skupině, a proto kvalitněji odhadovaly své šance v možných soubojích. Nedochovalo tedy k soubojům zbytečným, což umožnilo strávit čas jinak než bojem (např. hledáním či zpracováním potravy). Další výhodou známosti pstruhů v této studii byly menší rozestupy mezi sousedními známými rybami. Podobně jako u druhu *Pimephales promelas* může jít o adaptaci na ochranu před predátorem. Při větším nahloučení jedinců je pro predátora obtížnější vybrat si z množství cílů jeden konkrétní a zaměřit se na něj.

Efekt snížené vzájemné agresivity mezi známými jedinci je mimo jiné způsoben důkladnějším poznáním jedinců při vzájemných konfliktech. A to buď přímo, tím, že se konfliktu zúčastní, nebo nepřímo pozorováním soupeřící dvojice ryb. Následně ryba zhodnotí své šance v případných budoucích soubojích. Tento jev popsali Johnsson & Akerman (1998) ve studii na pstruhu duhovém. Pokusná nádrž byla na poloviny rozdělena průhlednou přepážkou na poloviny. Přepážka umožňovala čichovou a vizuální komunikaci, nikoli však fyzický kontakt ryb. Do jedné části byly umístěny dvě ryby, do druhé jedna – pozorovatel. Po dobu několika dní se pozorovatel stával svědkem konfliktů mezi jedinci za přepážkou. Sledování těchto konfliktů mu pomohlo s odhadem vlastních možností při eventuálním budoucím soupeření. Následně byl pozorovatel a jeden ze soupeřů dáni dohromady. Vzájemné souboje byly podle očekávání řešeny rychleji. Další způsob, kterým mohou známé ryby snížit intenzitu soubojů, a urychlit jejich vyřešení je popsán na lososu atlantském. O'Connor et al. (2000) zjistili, že submisivní lososi dávají tento svůj postoj najevo ztmavnutím barvy těla. Tím se mohou vyhnout zbytečným konfliktům a urychlí tím ustanovení hierarchie ve skupině.

3.4. Vliv vztahu známosti na uměle chované ryby

Mnoho poznatků získaných studiem fenoménu známosti u ryb je velmi dobře využitelných v praxi při ochraně zranitelných druhů a při chovech ryb v akvakulturách. Höjesjö et al. (1998) v rámci výše zmíněné studie zkoumali, zda výhody plynoucí ze vztahu známosti mezi rybami mohou ovlivňovat ryby chované v akvakulturách. Konkrétně v mořských chovech pstruha mořského se ale zvýšená rychlost růstu známých a neznámých ryb výrazně nelišila. Důvodem proč se tak stalo, jsou zřejmě extrémně vysoká populační hustota chovaných ryb a s ní spojená nadměrná agresivita. Ryby v akvakulturách jsou selektovány k vysoké agresivitě, která jim zajišťuje přežití a vyšší fitness za vyšších populačních hustot (Huntingford 2004).

Na tomto místě by bylo vhodné zmínit postup, který je často uplatňován právě v umělých chovech ryb. Tímto postupem je třídění ryb podle velikosti. Pohromadě jsou tak chovány stejně velké ryby. To by mělo zajišťovat stejné potravní podmínky všem rybám. Tyto zásahy ale narušují přirozenou hierarchii, která je založena mimo jiné právě na rozdílné velikosti jedinců. Stejně nebo podobně velcí jedinci ztrácejí velké množství energie konflikty s novými neznámými rybami a celý systém hierarchie se musí uspořádat znovu od začátku a je obtížné ji stabilizovat právě díky podobným schopnostem jedinců. Navíc může být chybné se domnívat, že oddělením malých, pomaleji rostoucích submisivních jedinců od dominantních, budou náhle růst rychleji. I tyto jedinci si budou muset vytvořit hierarchický systém. V žádné populaci totiž nemůžeme nalézt jen dominantní či jen submisivní jedince. Slavík et al. (2011) se ve studii na sumci velkém (*Silurus glanis*, Siluridae) zabývali vlivem známosti na spotřebu energie a prostorovou distribuci ryb po vytrídění stejně velkých jedinců. Bylo očekáváno, že známí jedinci budou během vzájemného kontaktu díky předchozí zkušenosti klidnější a tím pádem budou spotřebovávat méně energie. Před pokusem byly každé pokusné rybě voperovány elektromyogramové vysílačky (EMG), měřící výdej energie a pasivní integrátory (PIT) pomáhající určit a zaznamenat pozici a pohyb ryb. Pokus probíhal v umělém, oválném, pokusném potoce monitorovaném rámovými PIT anténami. V korytě byl vytvářen proud vody, aby mohlo mezi rybami docházet k přenosu informací chemickými signály.

Během 24 hodin se měřila aktivita ryb pomocí EMG a zároveň byl sledován pohyb ryb PIT anténami. Vždy byly do koryta vypuštěny pouze dvě ryby a to buď vzájemně známé, nebo neznámé.

Výsledky studie ukázaly, že v případech, kdy se v korytě nalézali dva známí jedinci, byla spotřeba jejich energie výrazně nižší než v případech, kdy jedinci byli neznámí. Jak bude zmíněno, takové chování je v souladu s tzv. „teorií drahého nepřítele“ (Frostman & Sherman 2004; Leiser & Itzkowitz 1999).

Agresivita a s ní spojený větší výdej energie, pozorované při střetech neznámých jedinců jsou nežádoucími jevy v rybích chovech. Známost ryb je může citelně omezit a zajistit tak lepší podmínky chovaným rybám.

3.5. Souvislost známosti a efektu drahého nepřítele

V mnoha již výše zmíněných studiích se vyskytují náznaky jevu široce rozšířeného mezi živočichy. Tzv. efekt drahého (milého) nepřítele (*dear enemy phenomenon*) byl popsán u teritoriálních obratlovců, ale i hmyzu (mravenců a termitů) a pochopitelně i u ryb. Tento jev spojený s rozpoznáváním známých jedinců se týká jedinců hájících svá teritoria. Míra agresivity projevovaná vůči vetřelcům se liší podle toho, zda se jedná o jedince známé či neznámé. Dobře to dokumentují Frostman & Sherman (2004) na cichlidách *Neolamprologus pulcher* (Cichliadae) nebo Leiser & Itzkowitz (1999) ve studii na dospělých samcích cichlidy *Cichlasoma nigrofasciatum* (Cichlidae). Druzí jmenovaní v experimentu pozorovali samce hájícího své teritorium proti útokům jednoho či dvou samců – vetřelců. V případě narušení jedním samcem nebyla pozornost obhájce ničím jiným narušena a věnoval se plně odhánění tohoto protivníka. V případě ohrožení ze strany dvou jedinců rozdělil svou pozornost a intenzitu agresivity podle očekávané nebezpečnosti protivníka. V tomto případě hlavním ukazatelem větší nebezpečnosti byla velikost narušitele. Ovšem míra projevované agresivity se rapidně proměnila, pokud jeden z útočníků byl obránci známý. V takovém případě přednostně podnikal své útoky proti neznámému útočníku. Právě nižší míra agresivity projevovaná vůči známým jedincům (zpravidla to jsou jedinci obývající okolní teritoria) než proti neznámým, cizím vetřelcům je základem fenoménu drahého nepřítele. Pro sousedy je nevýhodné spolu soupeřit, protože střety s protivníkem jsou energeticky náročné, hrozí při nich zranění a v případě vítězství jsou zisky (např. posunutí hranice teritoria) ve srovnání s podstupovaným rizikem velmi nízké.

3.6. Známost v mezidruhových souvislostech

U mnoha druhů ryb se vyvinula schopnost preferovat známé jedince. Ale zcela jistě to neplatí pro všechny druhy ryb. Příklad uvádějí ve studii na slunečnici *Lepomis macrochirus* (Centrarchidae) a *Fundulus diaphanus* (Fundulidae) Lee-Jenkins & Godin (2010). Testovali na juvenilních jedincích těchto druhů, které se v přírodě vyskytují sympatricky, zda je u nich vyvinut sklon k preferování známých jedinců vlastního druhu. Očekávali, že *F. diaphanus*, po celý život hejnový druh, bude vykazovat silnější preferenci pro známé jedince. *L. macrochirus* se naopak v dospělosti stává teritoriálním, a proto byla očekávána slabší tendence pro sdružování se známými. Studie následně potvrdila, že počáteční hypotézy byly správné. *F. diaphanus* tvořil hejna přednostně se známými jedinci, zatímco *L. macrochirus* nevykazoval žádnou preferenci příbuzných jedinců.

Autoři se dále s odkazem na práci na divokých pavích očkách (Godin et al. 2003) zabývají rozdílností, s jakou dochází ke vzniku známosti u příbuzných druhů ryb a i v rámci různých populací jednoho druhu. Právě Godin et al. (2003) uvádí, že vznik známosti může být ovlivněn vysokou početností jedinců, která snižuje pravděpodobnost opakovaného setkávání jedinců a vzniku známosti.

Velmi zajímavá jsou nedávná zjištění týkající se mezidruhové kooperace mořských predátorů kanice *Plectropomus pessuliferus* (Serranidae) a murény *Gymnothorax javanicus* (Muraenidae) při lovu kořisti. Tato spolupráce zahrnuje poměrně komplikované signály mezi oběma rybami. Společným lovem dosahují přibližně pětikrát vyšší úspěšnosti než v případě, kdy loví každý sám (Bshary et al. 2006). Každý z predátorů je totiž specializován na jiný typ kořisti. Není ovšem zcela jasné, zda se v tomto případě jedná o známost v pravém smyslu slova, neboť není známo, jestli dochází k opakovaným setkáním konkrétních jedinců.

Vztah známosti mezi rybami může být velmi významným faktorem formujícím rybí hejna. Ovšem známost se nemusí nutně týkat pouze příslušníků jednoho druhu, ba právě naopak, působí i napříč druhy. Ward et al. (2003) prokázal tyto mezidruhové interakce na juvenilních jedincích střevle potoční a jelce tlouště (*Leuciscus cephalus*, Cyprinidae). Bylo zjištěno, že oba druhy vykazují podobné výsledky. Nejprve se ryby rozhodovaly mezi hejny neznámých příslušníků vlastního nebo jiného druhu. Zde byla zřetelně viditelná preference vlastního druhu. Dalším zjištěním byla preference známých jedinců před neznámými. A třetím výsledkem byla jasná preference známých jedinců jiného druhu před jedinci vlastního druhu, kteří ale byli pokusné rybě neznámí.

Je-li v některých případech opravdu tendence sdružování s jedinci vlastního druhu přehlušena preferencí známých, přináší to zcela nový převratný pohled na uspořádání rybích společenstev.

4. Závěr

V této bakalářské práci byly stručně shrnuty poznatky o jedné konkrétní oblasti sociálního chování ryb. Problematika v práci řešená se týká vzájemného rozpoznávání konkrétních jedinců a vztahů, které mezi nimi vznikají. Již z padesátých let minulého století známe práci, zabývající se otázkou vzorců, na jejichž základě jsou tvořena hejna ryb. Důležitými charakteristikami, podle kterých jsou hejna tvořena, jsou hlavně druh ryb (Keenleyside 1955), jejich barva (McRobert & Bradner 1998) a velikost (Ward & Krause 2001). V nedávné době bylo zjištěno, že složení rybích hejn může být ovlivněno i vzájemnou příbuzností ryb a dokonce i vztahem nepříbuzných ryb, vytvořeném jen na základě společné předchozí zkušenosti. A to jsou právě hlavní body této práce: vztahy nazývané *condition dependent recognition*, česky *příbuznost a condition independent recognition (familiarity)*, česky *známost*.

U příbuzných jedinců narážíme na otázky týkající se teorie příbuzenského výběru (Hamilton 1964). Ta říká, že je výhodné podporovat své příbuzné, neboť to přináší vyšší pravděpodobnost, že se úspěšně rozmnoží a svou genetickou informací předá do dalších generací. A protože příbuzní část genetické informace sdílejí, mají tendenci se sdružovat a kooperovat. Kupříkladu se sdružují juvenilní salmonidi. Takové soužití je však výhodné jen za určitých okolností. Je-li v létě dostatek potravy je pro příbuzné salmonidy výhodné se držet pohromadě. Ovšem v zimě, kdy je potravy málo, by bylo zcela nežádoucí konkurovat si s příbuznými o potravu a ztrácet energii a riskovat zranění v soubojích o teritoria. Proto se příbuzné lososovité ryby sobě v zimě aktivně vyhýbají (Griffiths & Armstrong 2002; Griffiths et al. 2003).

V případě vztahu známosti se nabízí otázka, proč by mělo být výhodné se sdružovat či kooperovat s jedinci, kteří nejsou příbuzní. Vysvětlením může být fenomén drahého (milého) nepřítele (*dear enemy phenomenon*) (Frostman & Sherman, 2004; Leiser & Itzkowitz, 1999), která u teritoriálních jedinců popisuje snížené projevy agresivity vůči známým majitelům sousedních teritorií, ale stejnou (vysokou) míru agresivity vůči cizím jedincům.

Zároveň bylo dokázáno, že známost mezi rybami přináší mnohé výhody. Jednou z nich je to, že známé ryby vytvářejí soudržnější, kompaktnější hejna. Tak vzniká účinnější tzv. matoucí efekt a ryby tím se lépe brání útokům predátora (Chivers et al. 1995). Zároveň výhody plynou z lepšího a efektivnějšího hledání a získávání potravy (Swaney et al. 2001) Známost také snižuje úroveň agresivity mezi známými jedinci, kteří

tak mohou věnovat více času a energie jiným aktivitám (získávání a zpracování potravy, rychlost růstu) a zároveň se vyhýbá možnému zranění v boji (Höjesjö et al. 1998; Seppä 2001). Méně intenzivní agresivita vůči známým jedincům a s ní spojené nižší energetické výdaje jsou důležitými faktory při chovu ryb v akvakulturách (Huntingford 2004, Slavík et al. 2011).

Známost mezi rybami ovšem nepůsobí jen mezi jedinci stejného druhu. Ward et. al. (2003) prokázal, že jelci tloušti raději tvoří hejna se známými střevelemi než s neznámými příslušníky vlastního druhu. Toto zjištění je překvapující a potvrdí-li se i u jiných druhů ryb, může zcela převrátit náš pohled na utváření rybích společenstev. V tomto směru je třeba ještě dalších prací.

Ve své diplomové práci se budu pokusně zabývat chováním ryb založeném na známosti. Praktická část práce bude probíhat v umělém pokusném potočném korytě, na sumci velkém *Silurus glanis* (Siluridae) a pstruhu potočném *Salmo trutta* (Salmonidae) ve VÚV T.G. Masaryka v Praze.

5. Seznam použité literatury

- Armstrong, J.D., Huntingford, F.A. & Herbert, N.A. (1999) Individual space use strategies of wild juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, **55**, 1201-1212.
- Barber, I. & Wright, H. (2001) How strong are familiarity preferences in shoaling fish? *Animal Behaviour*, **61**, 975-979.
- Bando T. (1991) Visual perception of texture in aggressive behavior of *Betta splendens*. *Journal of Comparative Physiology A*, **169**, 51-58.
- Bando T. (1993) Discrimination of random dot texture patterns in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Journal of Comparative Physiology A*, **172**, 663-669.
- Brown, C. (2001) Familiarity with the test environment improves escape responses in the crimson spotted rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi*. *Animal Cognition*, **4**, 109-113.
- Brown, C. & Lal, K. (2003) Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*, **4**, 280-288.
- Brown, C., Laland, K. & Krause J. (2006) Fish Cognition and Behavior. *Blackwell publishing*, 22.
- Brown, G.E. & Brown, J.A. (1992) Do rainbow trout and Atlantic salmon discriminate kin? *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1636-1640.
- Brown, G.E. & Brown, J.A. (1993a) Do kin always make better neighbours?: the effects of territory quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**, 225-231.
- Brown, G.E. & Brown, J.A. (1993b) Social dynamics in salmonid fishes: do kin make better neighbours? *Animal Behaviour*, **45**, 863-871.
- Brown, G.E. & Brown, J.A. (1996a) Does kin-biased territorial behavior increase kin-biased foraging in juvenile salmonids? *Behavioral Ecology*, **7**, 24-29.
- Brown, G.E., Brown, J.A. & Wilson, W.R. (1996) The effects of kinship on the growth of juvenile Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, **48**, 313-320.
- Brown, G.E. & Smith, R.J.F. (1994) Fathead minnows use chemical cues to discriminate shoalmates from unfamiliar conspecifics. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 3051-3061.
- Brown, J.A. & Colgan, P.W. (1986) Individual and species recognition in centrarchid fishes: evidence and hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 373-379
- Bryant, B.P. & Atema, J. (1987) Diet manipulation affects social-behavior of catfish – importance of body odor. *Journal of Chemical Ecology*, **13**, 1645-1661.

- Bshary R., Hohner, A., Ait-el-Djoudi, K. & Fricke, H. (2006) Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and giant moray eels in the Red Sea. *PLoS Biology*, **4**, 2393-2398
- Bshary, R., Wickler, W. & Fricke, H. (2002) Fish cognition: a primate's eye view. *Animal Cognition*, **5**, 1–13.
- Chivers, D.P., Brown, G.E. & Smith, R.J.F. (1995) Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): implications for antipredator behavior. *Canadian Journal of Zoology* **73**, 955-960.
- Courtenay, S.C., Quinn, T.P., Dupuis, H.M.C., Groot, C. & Larkin, P.A. (2001) Discrimination of family-specific odours by juvenile coho salmon: roles of learning and odour concentration. *Journal of Fish Biology* **58**, 107-125.
- Dittman, A.H. & Quinn, T.P. (1996) Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology*, **199**, 83–91.
- Dugatkin, L.A. & Alfieri, M. (1991) Tit-for-tat in guppies (*Poecilia reticulata*): the relative nature of cooperation and defection during predator inspection. *Evolutionary Ecology*, **5**, 300-309
- FitzGerald, G.J. & Morissette, J. Kin recognition and choice of shoal mates by threespine sticklebacks. *Ethology Ecology and Evolution*, **4**, 273-283.
- Fitzpatrick, J.L., Desjardins, J.K., Stiver, K.A., Montgomerie, R. & Balshine, S. (2006) Male reproductive suppression in the cooperatively breeding fish *Neolamprologus pulcher*. *Behavioral Ecology*, **17**, 25–33.
- Frostman, P. & Sherman, P.T. (2004) Behavioral response to familiar and unfamiliar neighbors in a territorial cichlid, *Neolamprologus pulcher*. *Ichthyological Research*, **51**, 283–285.
- Giaquinto, P. & Volpato, G. (1997) Chemical communication, aggression, and conspecific recognition in the fish Nile tilapia. *Physiology and Behavior*, **62**, 1333–1338.
- Greenberg, L.A., Hernnäs, B., Brönmark, C., Dahl, J., Eklöv, A. & Olsén, K.H. (2002) Effects of kinship on growth and movements of brown trout in field enclosures. *Ecology of Freshwater Fish*, **11**, 251-259.
- Griffiths, S.W. (2003) Learned recognition of conspecifics by fishes. *Fish and Fisheries*, **4**, 256-268.

- Griffiths, S.W. & Armstrong, J.D. (2000) Differential responses of kin and nonkin salmon to patterns of water flow: does recirculation influence aggression? *Animal Behaviour*, **59**, 1019-1023
- Griffiths, S.W. & Armstrong, J.D. (2001) The benefits of genetic diversity outweigh those of kin association in a territorial animal. *Proc. R. Soc. B.*, **268**, 1293-1296.
- Griffiths, S.W. & Armstrong, J.D. (2002) Kin-biased territory overlap and food sharing among Atlantic salmon juveniles. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 480-486.
- Griffiths, S.W. & Magurran, A. (1997a) Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire? *Animal Behaviour*, **53**, 945-949.
- Griffiths, S.W. & Magurran, A. (1997b) Schooling preferences for familiar fish vary with group size in a wild guppy population. *Proc. R. Soc. B.*, **264**, 547-551.
- Griffiths, S.W. & Magurran, A. (1998) Sex and schooling behaviour in the Trinidadian guppy. *Animal Behaviour*, **56**, 689-693.
- Griffiths, S.W., Brockmark, S., Hojesjo, J. & Johnsson, J.I. (2004) Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proc. R. Soc. B.*, **271**, 695-699.
- Godin, J.-G.J. & Smith, S.A. (1988) A fitness cost of foraging in the guppy. *Nature*, **333**, 69-71
- Godin, J.-G.J., Alfieri, M.S., Hoare, D.J. & Sadowski, J.A. (2003) Conspecific familiarity and shoaling preferences in a wild guppy population. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 1899- 1904
- Hamilton, W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1-52.
- Hasler, A.D. & Scholz, A.T. (1983) *Olfactory Imprinting and Homing in Salmon*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hiscock, M.J. & Brown, J.A. (2000) Kin discrimination in juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and the effect of odour concentration on kin preferences. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 278-282.
- Höjesjö, J., Johnsson, J.I., Petersson, E. & Järvi, T. (1998) The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology*, **9**, 445-451.
- 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., Lazarus, J., Barrie, B.D. & Webb, S. (1994) A dynamic analysis of cooperative predator inspection in sticklebacks. *Animal Behaviour*, **47**, 413–423.
- Johnsson, J.J. & Akerman, A. (1998) Watch and learn: preview of the fighting ability of opponents alters contest behaviour in rainbow trout. *Animal Behaviour*, **56**, 771–776.
- Johnstone, R.A. & Bshary, R. (2004) Evolution of spite through indirect reciprocity. *Proc. R. Soc. B.*, **271**, 1917–1922.
- Keenleyside, M.H.A. (1955) Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behavior*, **8**, 83–248.
- Krause, J., Godin, J.-G.J. & Brown, D. (1996) Size-assortativeness in multi-species fish shoals. *Journal of Fish Biology* **49**, 221–225.
- Lachlan, R.F., Crooks, L. & Laland, K.N. (1998) Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, **56**, 181–190.
- Laland, K.N. & Hoppitt, W. (2003) Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology*, **12**, 150–159.
- Landeau, L. & Terborgh, J. (1986) Oddity and the ‘confusion effect’ in predation. *Animal Behaviour*, **34**, 1372–1380.
- Lee-Jenkins, S.S.Y. & Godin, J.-G.J. (2010) Social familiarity and shoal formation in juvenile fishes. *Journal of Fish Biology*, **76**, 580–590.
- Leiser, J.K. & Itzkowitz, M. (1999) The benefits of dear enemy recognition in three-contender convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. *Behaviour*, **136**, 983–1003.
- McGregor, P.K. (1993). Signaling in territorial systems – a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **340**, 237–244.
- McRobert, S.P. & Bradner, J. (1998) The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour*, **56**, 611–615.
- Milinski, M., Pfluger, D., Kuling, D. & Kettler, R. (1990a) Do sticklebacks cooperate repeatedly in reciprocal pairs? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**, 17–21.
- Milinski, M., Kuling, D. & Kettler, R. (1990b) Tit for tat: sticklebacks trusting a cooperating partner. *Behavioral Ecology* **1**, 7–12.
- Milinski, M., Griffiths, S., Wegner, K.M., Reusch, T.B.H., Haas-Assenbaum, A. & Boehm, T. (2005) Mate choice decisions of stickleback females predictably modified by MHC

- peptide ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **102**, 4414–4418.
- Moore, A., Ives, M.J. & Kell, L.T. (1994) The role of urine in sibling recognition in Atlantic salmon *Salmo salar* (L.) parr. *Proc. R. Soc. B.*, **255**, 173–180.
- O'Connor, K.I., Metcalfe, N.B. & Taylor, A.C. (2000) Familiarity influences body darkening in territorial disputes between juvenile salmon. *Animal Behaviour*, **59**, 1095–1101.
- Odling-Smee, L. & Braithwaite, V.A. (2003) The role of learning in fish orientation. *Fish and Fisheries*, **4**, 235–246.
- Olsén, K.H. (1989) Sibling recognition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Fish Biology* **34**, 571–581.
- Olsén, K.H. & Winberg, S. (1996) Learning and sibling odor preference in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Chemical Ecology* **22**, 773–786.
- Olsén, K.H., Grahn, M., Lohm, J. & Langefors, A. (1998) MHC and kin discrimination in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Animal Behaviour* **56**, 783–795.
- Olsén, K.H., Grahn, M. & Lohm, J. (2003) The influence of dominance and diet on individual odours in MHC identical juvenile Arctic charr siblings. *Journal of Fish Biology*, **63**, 855–862.
- Pitcher, T.J., Magurran, A.E. & Edwards, J.I. (1985) Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size, *Marine Biology* **86**, 411–416.
- Pitcher, T.J., Magurran, A.E. & Allan, J.R. (1986) Size segregative behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* **29**, 83–95.
- Quinn, T.P. & Busack, C.A. (1985) Chemosensory recognition of siblings in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Animal Behaviour* **33**, 51–56.
- Slavík, O., Pešta, M. & Horký, P. (2011) Effect of grading on energy consumption in European catfish *Silurus glanis*. *Aquaculture*, **313**, 73–78.
- Steck, N., Wedekind, C. & Milinski, M. (1999) No sibling odor preference in juvenile three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*, **10**, 493–497.
- Swaney, W., Kendal, J., Capon, H., Brown, C. & Laland, K. (2001) Familiarity facilitates learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour*, **62**, 591–598.
- Veselovský, Z. (2008) Etologie. *Academia*, 231.
- Warburton, K. & Lees, N. (1996) Species discrimination in guppies: learned responses to visual cues. *Animal Behaviour*, **52**, 371–378.

- Ward, A. & Krause, J. (2001) Body length assortative shoaling in the European minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Animal Behaviour*, **62**, 617–621.
- Ward, A., Axford, S. & Krause, J. (2003) Cross-species familiarity in shoaling fishes. *Proc. R. Soc. B.* **270**, 1157–1161.
- Ward, A. & Hart, P. (2004) Foraging benefits of shoaling with familiars may be exploited by outsiders. *Animal Behaviour*, **69**, 329–335.
- Ward, A., Hart, P. & Krause, J. (2004) The effects of habitat- and diet-based cues on association preferences in three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*, **15**, 925–929.
- Ward, A., Holbrook, R., Krause, J. & Hart, P. (2005) Social recognition in sticklebacks: the role of direct experience and habitat cues. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 575–583.
- Winberg, S. & Olsén, K.H. (1992) The influence of rearing conditions on the sibling odour preference of juvenile Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.). *Animal Behaviour* **44**, 157–164.
- Wisenden, B.D. (2000) Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **355**, 1205–1208.
- Wisenden, B. & Smith, R. (1998) A re-evaluation of the effect of shoalmate familiarity on the proliferation of alarm substance cells in ostariophysan fishes. *Journal of Fish Biology*, **53**, 841–846.