

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie
Zaměření: Hydrobiologie



Bc. Martin Fořt

Prostorová distribuce jedinců sumce velkého *Silurus glanis* ovlivněná známostí

Spatial distribution of the European catfish *Silurus glanis* influenced by familiarity

Diplomová práce

vedoucí práce: Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.

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, 6. 5. 2012

.....
Martin Fořt

Poděkování

Na tomto místě bych velice rád poděkoval svému školiteli, Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D. za nesmírnou trpělivost, ochotu a přátelský přístup, které projevoval po celou dobu mé práce a dále za cenné rady a připomínky, které mi hojně poskytoval. Za pomoc se statistickou částí této práce patří veliký dík Ing. Pavlu Horkému, Ph.D. a RNDr. Matúši Maciakovi, Ph.D.

Za nezměrnou trpělivost, náklonnost a podporu během celé tvorby práce a také za jazykové korektury chci poděkovat své přítelkyni Pavlínce, která mi vždy s úsměvem na tváři pomohla překonat každý problém.

V neposlední řadě patří velký dík mým rodičům, kteří mě po všech stránkách podporovali po celou dobu mého studia. Děkuji jim také za to, že ve mně od útlého věku pěstovali vztah k přírodě.

Abstrakt

Jedním z klíčových prvků sociálního chování živočichů je rozpoznávání jedinců na základě předchozí zkušenosti. Takový vztah se nazývá známost (familiarita) a ovlivňuje chování jedinců. U ryb známe příklady chování založeného na známosti z mnoha příkladů. Ukazuje se, že známost je v mnoha ohledech výhodná. Známí jedinci jsou mezi sebou méně agresivní, efektivněji vyhledávají potravu, tvoří kompaktnější hejna a rychleji rostou.

V této práci byl vliv známostí na prostorovou distribuci testován na juvenilních jedincích sumce velkého *Silurus glanis* ze dvou vzájemně neznámých skupin držených v oddělených nádržích. V laboratorním experimentu byla monitorována prostorová distribuce jedinců v umělém kanálu pomocí pasivních integrátorů. V kanálu se nacházely úkryty, které byly jedinci obsazovány. Za podmínek dostatečné nebo omezené nabídky úkrytů byly do pokusu postupně pouštěny dvě skupiny ryb. Ty pocházely z jedné zdrojové nádrže (a byly tedy známé) nebo ze dvou zdrojových nádrží (a byly tedy neznámé).

V pokusu bylo použito 1080 jedinců a získáno přes tři miliony záznamů pozic jedinců. Bylo zjištěno, že se pohybová aktivita různých skupin lišila. Při srovnání skupiny původní a přidané, byla vyšší aktivita naměřena u skupiny originální. Vyšší pohybová aktivita byla naměřena v situaci, kdy nabídka úkrytů byla neomezená. Při srovnání známé skupiny a neznámé, jedinci z neznámé skupiny byli aktivnější.

Výsledky naznačují, že známost ovlivňuje pohybovou aktivitu jedinců a sdílení zdrojů (úkrytů) mezi známými rybami. Známost tedy může být důležitým vysvětlujícím prvkem i z hlediska prostorové distribuce, pohybové aktivity a ukrývání.

Klíčová slova: *známost, skrývací chování, prostorová distribuce, sumec velký*

Abstract

One of the key elements of animal social behaviour is the recognition of individuals on the basis of previous experience. This relationship is called familiarity and affects individual's behaviour. We know many examples of familiarity-based behaviour among fish. Many results show that familiarity is advantageous. Familiar individuals are less aggressive, forage more, make more cohesive shoals and grow faster.

We tested the influence of the familiarity on the spatial distribution of juvenile wels catfish *Silurus glanis* from two unfamiliar groups, which were held in separate tanks. In a laboratory experiment was the spatial distribution of individuals monitored in the artificial stream by using passive integrated transponders. Shelters, which were occupied by individuals, were placed in the stream. Two groups of fish were subsequently added into the experiment under conditions of limited or unlimited shelters. These groups came from the same tank (so they were familiar) or from different tanks (so they were unfamiliar).

1080 individuals were used in this experiment and over three million individual fish positions were recorded. We discovered changing levels of activity under different conditions. When we compared activity of original and additional individuals, we measured higher level of activity in an additional group. Higher activity level was found in situation when there were more shelters than individuals. Comparing familiar and unfamiliar group, individuals from unfamiliar group were more active.

Our results suggest that familiarity influences activity of individuals and sharing resources (shelters) among familiar fish. Familiarity could be an important component for explaining spatial distribution, activity level and sheltering behaviour.

Keywords: *familiarity, sheltering behaviour, spatial distribuiton, wels catfish*

Obsah

1. Úvod	6
1.1. Rozpoznávání jedinců u ryb	6
1.2. Schopnost učení u ryb	7
1.3. Výběr jedinců pro život ve skupině	8
1.3.1. Preference příbuzných	8
1.3.2. Výběr nepříbuzných jedinců, tzv. známost (familiarita) u ryb	10
1.3.2.1. Condition-independent recognition	11
1.3.2.2. Condition-dependent recognition	11
1.4. Důvody pro sdružování známých jedinců ryb	11
1.5. Vliv známosti na pohybovou aktivitu	14
1.6. Biologie sumce velkého <i>Silurus glanis</i>	15
1.7. Shrnutí	17
2. Materiál a metoda	18
2.1. Pasivní integrátory	18
2.2. Materiál a prostředí	19
2.3. Metoda	22
2.4. Statistická analýza	25
3. Výsledky	26
4. Diskuse	30
4.1. Chování sumce ovlivněné dostupností úkrytů	30
4.2. Chování sumce v kontextu známosti	33
5. Závěr	36
6. Seznam použité literatury	38

1. Úvod

V sociálním chování živočichů sehrává nezastupitelnou roli schopnost rozpoznávat konkrétní jedince. Mnoho druhů je schopno rozpoznat jedince, kteří jsou jim příbuzní. Takový vztah se nazývá příbuzenský výběr. Zároveň ale existuje schopnost organismů rozpoznávat nepříbuzné jedince, s kterými setkali v minulosti, tedy jedince, s kterými mají společnou sociální zkušenost. Tento druh vztahu mezi dvěma jedinci se nazývá známost. Jsou známy příklady výskytu známosti ze všech skupin obratlovců, ať už se jedná o savce (Rosell et al. 2008), ptáky (Senar et al. 1990), obojživelníky (Liebgold & Dibble 2011) nebo plazy (Carazo et al. 2008). U ryb je tato poměrně složitá schopnost rozpoznání a zapamatování známého jedince méně očekávatelná než u „vyšších“ obratlovců. Jak ale ukazují mnohé studie i ryby jsou schopné mezi sebou vztah známosti vytvářet (Chivers et al. 1995, Dugatkin 1997, Höjesjö et al. 1998) a jsou v tomto ohledu srovnatelné s ostatními obratlovci (Bshary et al. 2002).

1.1. Rozpoznávání jedinců u ryb

Rozpoznávání jedinců u ryb se děje několika způsoby: především na základě optických (Spence & Smith 2007), chemických (Thünken et al. 2009), elektrických (Fugère et al. 2011) a akustických signálů (Bertucci et al. 2012). V poznávání známých jedinců ryb hrají hlavní roli především čich a zrak.

Chemická (čichová) komunikace je pro vodní prostředí charakteristická, neboť voda slouží jako rozpouštědlo i jako médium pro šíření signálu. Tento typ vnímání je zároveň výhodný v případech, kdy vizuální kontakt není možný. Čich je tedy využíván hlavně v noci, v hloubkách, ve vodě s vysokou turbiditou či v prostředí, které má složitou prostorovou strukturu. Čich rybám neslouží jen k poznávání známých či příbuzných jedinců. Je využíván i při poznání potenciálního predátora (Wisenden 2000), hledání partnera (Milinski et al. 2005), prostorové orientaci v prostředí a migraci (Dittman & Quinn 1996) nebo k uspořádání hierarchických vztahů (Bryant & Atema 1987).

Dobrym příkladem schopnosti ryb rozpoznávat a pamatovat si známé jedince, je tzv. model průzkumníka. Jedná se o druh chování, kdy hejno ryb, cítí-li se ohroženo, vyše vstříc predátoru malou skupinku několika jedinců. Ti přiblížením

zjistí, jaké nebezpečí ze strany predátora hrozí. Při tomto pro jedince poměrně riskantním chování bylo prokázáno, že jednotlivé ryby si pamatují „průzkumníky“ z minulých pokusů a přednostně si vybírají ty, kteří byli při průzkumu nejaktivnější. Tím snižují vlastní riziko ohrožení predátorem. Tento jev byl dokumentován u mnoha druhů ryb, mimo jiné u koljušek *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae: Milinski et al. 1990), střevlí *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae: Magurran & Pitcher et al. 1987) či jelečků *Pimephales promelas* (Cyprinidae: Fincel et al. 2010).

1.2. Schopnost učení u ryb

Ryby za ostatními třídami obratlovců nezaostávají ani v dalších rozmanitých schopnostech. Goméz-Laplaza & Morgan (2005) objevili u skalár *Pterophyllum scalare*: Cichlidae schopnost učení za použití více vstupních impulsů. Ryby umístěné do akvarijního „bludiště“ se po určité době naučily, v kterou dobu, na kterém místě je jim podávána potrava. Velmi vysoké rozmanitosti dosahují u ryb vzorce chování spojené s rozmnožováním a péčí o potomstvo (například u řádu Siluriformes, čeledí Cichlidae, Syngnathidae, Pomacentridae či Gasterosteidae). Zajímavá je u ryb paměť sociální. Jedince, se kterými dříve tvořili hejno, si jelečci *Pimephales promelas*: Cyprinidae pamatovali ještě po dvou měsících odloučení (Brown & Smith 1994).

Griffiths & Magurran (1997) objevili postupně se vyvíjející vztah známosti mezi samicemi pavích oček *Poecilia reticulata*. Vztah mezi nimi vznikl 12 dní, a jakmile jednou vznikl, přetrvával dále. Stejní autoři v další studii zkoumali vývoj známosti mezi samicemi divoce žijících pavích oček v sezónních tůňkách řeky Tunapuna na Trinidadu. V období sucha tam dochází k fragmentaci tůňek a tím také ke zmenšování počtu ryb v jednotlivých oddělených skupinách. Takovéto prostředí, kde je umožněn častý kontakt s ostatními rybami, je ideální pro vznik známosti mezi jedinci. 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 jednotlivec rozeznává jako známé. Navíc, na rozdíl od většiny ostatních druhů ryb, u pavích oček dochází k rozpoznání známých jedinců pouze na základě vizuální komunikace (Griffiths & Magurran 1998).

Existenci vztahů výběru příbuzných a nepříbuzných známých může ovlivňovat celá řada skutečností a podmínek. Nejprve se jedinci musí poznat. Probíhá-li rozpoznávání čichem, v lotických systémech může být problematické, neboť signál se nedostane k příjemci. Podobnými případy jsou i turbidita prostředí v případě vizuálního poznávání či zvukové znečištění u akustických signálů. Navíc u druhů, u kterých za běžných okolností dochází k poznávání známých či příbuzných, se za určitých podmínek toto chování neobjeví. Leblanc et al. (2011) zjistili u sivena severního *Salvelinus alpinus*: Salmonidae vztah mezi velikostí jikry a prostředím, v němž se nalézá, a aktivitou (potravní i sociální) plůdku po vykulení. Tato a další studie (Winberg & Olsén 1992) naznačují, že rozpoznávání známých a příbuzných jedinců může být naučenou vlastností. Když totiž některý jedinec prožije jistou fázi juvenilního vývoje v izolaci od ostatních jedinců, ztratí schopnost rozlišovat mezi známými a neznámými a příbuznými nepříbuznými.

1.3. Výběr jedinců pro život ve skupině

1.3.1. Preference příbuzných

V případech, kdy dochází k setkání vzájemně příbuzných jedinců, může mít příbuznost vliv na chování jedinců ve skupině nebo populaci. Častým jevem, který lze pozorovat mezi příbuznými jedinci ryb je preference příbuzných jedinců před ostatními a aktivní snaha o sdružování s nimi. Podle teorie příbuzenského výběru (Hamilton 1963) je výhodné s příbuznými kooperovat. Tím je možné docílit zvýšení tzv. inkluzivní fitness. Teorie je založena na představě, že se kooperace s příbuznými jedinci vyplácí, neboť se tím zvyšuje pravděpodobnost jejich úspěšného rozmnožení a tedy i přenosu genetické informace kooperujícího jedince. S podporou této teorie se setkáváme napříč živočišnou říší.

U ryb známe doklady preference příbuzných zejména u ryb lososovitých (Salmonidae: Brown & Brown 1992), vrubozubcovitých (Cichlidae: Hesse et al. 2012) či u živorodek (Poeciliidae: Warburton & Lees 1996), v menší míře jsou známy doklady i u ostatních skupin ryb. Je otázkou, nakolik je tato disproporce způsobena neexistencí tohoto typu chování u dalších skupin ryb nebo zaměřením výzkumu na druhy hospodářsky či jinak významné a druhy snadno chovatelné.

Ve vysvětlení vlivu příbuznosti na chování ryb nalézáme určitý rozpor. Zatímco některé studie ukazují, že sdružování příbuzných je běžnou záležitostí, jiné tuto skutečnost neprokazují, naopak podle některých výsledků se příbuzné ryby sobě vzájemně vyhýbají. Podobně se výsledky experimentů liší ve výsledném vlivu příbuznosti na chování a kondici zúčastněných jedinců. Některé laboratorní experimenty např. na lososu *Salmo salar*: Salmonidae a pstruhu *Oncorhynchus mykiss*: Salmonidae (Brown & Brown 1993; Brown & Brown 1996) ukazují, že ve skupině příbuzných došlo k průměrně rychlejšímu růstu jedinců než u skupiny tvořené nepříbuznými jedinci. K tomu došlo zejména díky nižší míře agresivity. Mezi příbuznými byla oproti nepříbuzné skupině navíc naměřena nižší variabilita v přírůstcích naznačující vyrovnanost v rychlosti růstu jednotlivých ryb (nižší míra agresivity dominantních jedinců umožnila submisivním lepší využívání potravních zdrojů).

Ač se příbuznost může zdát pro jedince jednoznačně výhodná a lze očekávat, že se jedinci budou sdružovat s příbuznými, terénní studie tuto skutečnost nepotvrdily. Jejich výsledky poukazují na to, že v komplexních přirozených podmínkách k tomuto chování nemusí docházet. Ba co víc, výsledné jevy mohou být opačné. Greenberg et al. 2002 a Griffiths & Armstrong, 2000 objevili na pstruhu *Salmo trutta*: Salmonidae a lososu *Salmo salar*: Salmonidae, že v jednosměrně proudícím prostředí je úroveň agresivity ve skupině příbuzných a nepříbuzných jedinců velmi podobná. Druzí jmenovaní pak prokázali, že dochází-li k recirkulaci vody, je úroveň agresivity mezi příbuznými výrazně nižší než mezi nepříbuznými. K rozpoznávání dochází prostřednictvím chemických látek a lze tedy předpokládat, že v proudícím prostředí k rozpoznávání příbuzných jedinců dochází pouze omezeně nebo v místech, kde proudění přenos informace umožňuje. Takovými místy mohou být tišiny, tůně, zpětné proudy za překážkami apod.

Jistě je dobré si uvědomit, že z evolučního hlediska nemusí být výhodné se sdružovat s příbuznými jedinci. Takové skupiny nesou podobné geny a jsou v případě napadení patogenem velmi zranitelné. Naopak v evoluci bývá úspěšnější skupina složená z jedinců s co nejrozdílnější genetickou výbavou (Griffiths & Armstrong 2001).

Dalším možným vysvětlením rozdílnosti výsledků studií na toto téma může být to, že chování k příbuzným jedincům se může během sezóny měnit

(Griffiths et al. 2003). Na příkladu lososovitých bylo ukázáno, jak k tomu dochází. Tyto ryby se v létě živí ve větší míře hmyzem a aktivují ve dne. V rámci ustavené hierarchie dominantní jedinci obývají potravně či jinak výhodná stanoviště, která obhajují před ostatními. Pokud se v tomto jejich domácím okrsku vyskytuje jiný jedinec, míra agresivity vůči němu je výrazně nižší, jedná-li se o příbuzného jedince. Submisivní jedinci tedy profitují z výhod svých dominantních příbuzných. Diametrálně odlišná je situace v zimě, kdy se aktivita mění na noční, a potravní zdroje jsou omezené. Navíc dochází ke změně v chování. Ryby za účelem úspory energie a ochrany před predátory využívají přes den (kdy jsou neaktivní) úkryty. Za těchto podmínek je pro příbuzné výhodné se sobě navzájem vyhýbat. Sdílení úkrytu zvyšuje agresivitu ryb obývajících úkryt, a čím větší je množství ryb shromážděných na jednom místě, tím větší je riziko predace. Je tedy nevýhodné sdílet úkryt s kýmkoli, nejvíce nevýhodné pak s příbuzným. Větší snahu vyhýbat se sobě autoři prokázali u vzájemně příbuzných jedinců.

1.3.2 Výběr nepříbuzných jedinců, tzv. známost (familiarita) u ryb

Jak zdůvodnit, že často podobné vzorce chování jako mezi příbuznými, nacházíme i u jedinců, kteří si příbuzní nejsou a pojí je jen předešlá vzájemná zkušenost? V předchozím textu bylo uvedeno, že takovému vztahu na základě předchozího setkání, říkáme známost. S výskytem vztahu známosti se setkáváme u mnoha druhů ryb žijících ve skupinách. Ačkoliv výskyt ryb ve větších počtech zvyšuje riziko upoutání pozornosti predátorů, možnost přenosu nemocí a konkurence o potravu, tato strategie rybám přináší i řadu výhod. Často se setkáváme s jevem, kdy se známí jedinci zdržují pohromadě a vykazují vůči sobě nižší míru agresivity, než k jaké by docházelo u neznámých jedinců (Höjesjö et al. 1998, Frostman & Sherman 2004, Griffiths et al. 2004). Dalšími jevy, které se vyskytují ve skupinách známých ryb, mohou být mezi jinými tvorba kompaktnějších hejn (Chivers et al. 1995), schopnost naučit se efektivněji vyhledávat potravu (Swaney et al. 2001), lepší ochrana před predátory (Griffiths et al. 2004) nebo snazší ustavení sociální hierarchie (Johnsson & Akerman, 1998).

1.3.2.1. Condition-independent recognition

Existují ale různé typy známosti. Jako vztah založený na známosti můžeme označit i rozpoznávání jedinců ryb podle druhu (Keenleyside 1955) nebo podle morfologických či fenotypových znaků např. velikosti (Pitcher et al. 1985) či barvy (McRobert & Bradner 1998) a přednostní sdružování s nimi. Tohoto rychlého rozpoznávání jedinců je užíváno i v případě průzkumníků predátora. Tento způsob bývá v odborné literatuře označován také jako *condition-dependent recognition* a ve své podstatě do tohoto způsobu rychlého rozpoznání patří i rozpoznávání příbuzných.

1.3.2.2. Condition-dependent recognition

Protějškem předchozího způsobu je tzv. *condition-independent recognition*. Toto označení zahrnuje vztahy mezi nepříbuznými jedinci ryb vzniklé opakovaným setkáváním. Takovéto vztahy zpravidla nevznikají okamžitě, ale vyvíjejí se po delší dobu, až v řádu měsíců (Seppä et al. 2001). Utne-Palm & Hart (2000) ukázali na koljušce *Gasterosteus aculeatus*: Gasterosteidae, jak během 4 týdnů společného obývání akvária klesá agresivita mezi jedinci a během dalších 4 týdnů oddělení dochází k nárůstu vzájemné agresivity.

1.4. Důvody pro sdružování známých jedinců ryb

Vyhledávání známých jedinců a existence v jejich blízkosti je výhodné. V kterých oblastech života ryb se tento jev vyskytuje, bude nastíněno níže.

Jako příklad snížené agresivity mohou sloužit lososovité ryby (např. Johnsson & Akerman, 1998; Höjesjö et al. 1998). Autoři těchto studií prokázali, že při srovnání skupin známých a neznámých ryb, mezi známými se vyskytovala stabilnější sociální hierarchie spojená s nižší mírou agresivity. Nedochozelo k většímu množství soubojů a došlo-li k nim, prokazatelně častěji vítězil iniciátor konfliktu. To poukazuje na lepší obeznamenost s postavením jednotlivých ryb ve skupině, tj. jedinci zbytečně neplýtvají energií v soubojích, ve kterých měli jen nízkou naději na úspěch. Nadto zde byl popsán jev, kdy pozorováním a učením docházelo k lepšímu odhadu možností konkrétního jedince v následujících soubojích. Totiž jedinec, který se stal svědkem souboje jiných svých dvou soudruhů,

na základě výsledku jejich konfliktu, lépe rozlišoval dominantní či submisivní jedince a v případě potenciálního souboje lépe odhadl, zda zaútočit či se vyhnout souboji a tím i možné porážce či zranění. Navíc existuje způsob, jak sám jedinec může signalizovat svou submisivitu. (O'Connor et al. 2000) uvádí, že losos *Salmo salar*: Salmonidae v takových případech dává dominantnímu jedinci najevo svou submisivnost ztmavnutím těla.

Při výčtu výhod, které rybám přináší sdružování se známými, nemůžeme opomenout lepší ochranu před predátory. (Chivers et al. 1995) prokázali, že hejna složená ze známých ryb jsou větší a kompaktnější než z neznámých. To znamená, že se ryby v případě ohrožení predátorem více semknou a tím dochází k zesílení tzv. matoucího efektu, kdy dravec nedokáže zaměřit konkrétní kořist. Navíc bylo prokázáno, že ryby se mezi známými v hejnu cítí bezpečněji, tedy že netvoří takové množství poplašných buněk v pokožce jako neznámé. Tyto buňky slouží k produkci chemických látek sloužících jako varovné znamení ostatním jedincům v okolí v případě nebezpečí (Wisenden & Smith 1998). Zároveň mezi známými rybami dochází k lepšímu sdílení informací, např. o nebezpečí ze strany predátora, o zdrojích potravy, o hierarchii ve skupině atp. Vzhledem k vyjmenovaným výhodám a většímu počtu ryb v hejnu známých může docházet k tomu, že ostražitost před predátorem vztažená na jednotlivce se může snížit, neboť ten spoléhá na větší množství ostražitých jedinců kolem. Tento jev prokázali (Griffiths et al. 2004) na pstruhu *Salmo trutta*: Salmonidae, kdy ještě navíc známí jedinci během jednotky času zkonsumovali téměř dvojnásobné množství potravy.

Vysvětlit podstatu vztahu známosti lze také pomocí tzv. efektu drahého nepřítele (*dear enemy effect*). Ten sníženou agresivitu vysvětluje tak, že známí jedinci i když si konkurují, jsou více agresivní vůči cizímu jedinci než vůči sobě navzájem. Tento jev je dokumentován v celé řadě příkladů u rozličných skupin organismů. Mimo jiné i u hlodavců (Zenuto 2010), pěvců (Briefer et al.), ocasatých obojživelníků (Jaeger 1981), ale také u bezobratlých, např. u krabů (Booksmythe et al. 2010). Tento fenomén byl dokumentován i u zástupců mnoha skupin ryb. Nejlépe je tento efekt sledovat u ryb obhajujících teritoria. Leiser & Itzkowitz (1999) provedli studii na dospělých samcích cichlidy *Cichlasoma nigrofasciatum* (Cichlidae). V pokusu pozorovali samce, který obhajoval své teritorium proti

útokům jednoho či dvou jiných samců. V případě napadení jedním samcem se obhájce věnoval plně odhánění tohoto protivníka. Došlo-li ale k ohrožení ze strany dvou útočníků, rozdělil svou pozornost a intenzitu agresivity podle toho, který z protivníků se jevil jako potenciálně nebezpečnější. V tomto případě byla hlavním určovacím znakem větší nebezpečnosti velikost narušitele. Míra projevované agresivity se ale radikálně změnila v případech, kdy byl jeden z útočníků obránci známý. Tehdy přednostně útočil na neznámého jedince. Právě nižší míra agresivity vůči známým jedincům (často to bývají jedinci obývající okolní teritoria) než proti neznámým, cizím vetřelcům je základem fenoménu drahého nepřítel. Pro sousedy není výhodné spolu bojovat, neboť střety s protivníkem jsou energeticky náročné, hrozí při nich nebezpečí poranění a dojde-li k vítězství, jsou zisky (např. posun hranice teritoria) ve srovnání s podstupovaným rizikem velmi nízké.

Známost může hrát roli i během pohlavního výběru. U pavích oček *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) bylo prokázáno, že samci si k páření přednostně vybírají neznámé samice, tedy takové, s kterými se ještě nepářili. Pro samce to znamená efektivnější šíření jeho genetické informace (Kelley et al. 1999; Sievers & Magurran 2011).

Vztah známosti není omezen jen na příslušníky stejných druhů. Existují doklady i vztahů mezidruhových. Jedním z příkladů může být kooperace při lovu mezi kanicem *Plectropomus pessuliferus* (Serranidae) a murény *Gymnothorax javanicus* (Muraenidae). Každý predátor je efektivnější v různých situacích a během společného lovu jsou až pětkrát úspěšnější v množství získané kořisti než když loví sami (Bshary et al. 2006). Navíc tento vztah funguje i při tvorbě hejn. Ward et al. (2003) prokázali, že zástupci čeledi Cyprinidae, jelec *Leuciscus cephalus* a střevele *Phoxinus phoxinus*, dávají přednost sdružování se známými příslušníky druhého druhu než s neznámými příslušníky vlastního druhu. Tato skutečnost vede k zamyšlení nad uspořádáním rybích společenstev. Pokud totiž vztah známosti funguje na určité bázi i v přirozených podmínkách, je možné že se s její pomocí dají vysvětlit různé typy chování ryb.

1.5. Vliv známosti na pohybovou aktivitu

Bylo prokázáno, že sociální zkušenost ovlivňuje pohybovou aktivitu ryb. Např. na skalářích *Pterophyllum scalare* (Cichlidae) byl zkoumán vliv jevu úzce souvisejícího se známostí, totiž sociálního postavení ve skupině na pohybovou a potravní aktivitu. Gómez-Laplaza & Morgan (2003) prokázali, že pozici v hierarchii hejna si jedinci skalár pamatují a je schopna ovlivňovat jejich chování v novém prostředí. Dominantní ryby přenesené z hejna do izolace byly obecně méně aktivní než do stejných izolovaných podmínek transportované ryby submisivní. Izolace jedinců s postupem času celkově snižovala jejich aktivitu. Také se snížila rychlost reakce ryb na podávanou potravu a celková potravní aktivita. A ve většině případů byl u dominantních ryb zaznamenán větší propad než u ryb submisivních, které někdy v izolaci byly naopak aktivní více. Lze proto předpokládat, že pohybovou aktivitu bude ovlivňovat i další aspekt sociální zkušenosti, tedy známost a neznámost jedinců.

Jsou-li porovnány situace, kdy dochází k setkání známých nebo neznámých jedinců, lze říci, že ve druhém případě je stres a vydaná energie zúčastněných jedinců vyšší než v prvním případě. Např. Patison et al. (2010) prokázali tento jev na dvojicích známých a neznámých býků zebu *Bos indicus* (Bovidae), vypuštěných do stejně velkých ohrad. Dvojice vzájemně neznámá vykazovala větší pohyblivost a menší časový úsek věnovala krmení a zpracování potravy než dvojice známých. Tento rozdíl se během 3-5 dnů vzájemného seznamování postupně přestal být patrný.

Podobný, na familiaritě založený jev byl zaznamenán u mločička popelavého *Plethodon cinereus* (Plethodontidae). Liebgold & Dibble (2011) na tomto teritoriálním ocasatém obojživelníku zkoumali intenzitu potravního chování jedinců rozdělených na dospělé a juvenilní a zároveň na známé a neznámé, kteří byli vypouštěni do uzavřených boxů. Tento druh je znám pro vlastnost snižování agresivity dospělých vůči juvenilním jedincům. Tato vlastnost se projevila výskytem vyšší potravní aktivity dospělců v přítomnosti známých juvenilních jedinců, tedy pohybová aktivita byla vyšší ve známém sociálním prostředí.

Naopak zvýšená aktivita při kontaktu s neznámým jedincem byla objevena také u australského ještěra *Amphibolurus muricatus* (Van Dyk & Evans 2007). Samcům tohoto ještěra autoři promítali videozáznam jiného samcem, který

byl po 4 dnech nahrazen jiným záznamem stejného samce nebo nahrávkou jiného samce. Samci byli podle morfologických znaků schopni od sebe rozeznat známého a neznámého samce vůči neznámému aktivněji projevovali obranné postoje.

Lze předpokládat, že existenci vztahu mezi pohybovou aktivitou a sociální zkušeností, bude možné pozorovat i u ryb.

1.6. Biologie sumce velkého *Silurus glanis*

Sumec velký *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 je největší sladkovodní rybou Evropy dorůstající délky 300 cm a hmotnosti až 100 kg. Vzácně však může dosahovat až hmotnosti přes 300 kg (Maitland & Cambell 1992). V současnost je rozšířen v celé Evropě kromě většiny území Skandinávie a Irska a v jižní části střední Asie. Přitom do některých zemí jižní a západní Evropy (Itálie, Chorvatsko, Španělsko, Nizozemsko, Velká Británie) byl uměle rozšířen teprve nedávno a v některých těchto zemích (hlavně jihoevropských) má jeho šíření dokonce invazní charakter (Copp et al. 2009). Vyhovují mu hlavně střední a dolní toky řek, ale i nádrže a rybníky, obecně mírně proudící vody s členitým dnem a množstvím úkrytů. Nevyhýbá se ani vodám brakickým se salinitou do 15‰ (Copp et al. 2009).

Sumec v ideálních podmínkách pohlavně dospívá ve věku 3 let při minimální hmotnosti 2 kg (Alp et al. 2004). V období tření (duben až červenec) se samci stávají agresivnějšími. Před samotným aktem tření svádějí souboje o samici. Vítězný samec pak připraví hnízdo vyhloubené do dna nebo do porostu rostlin. Během tření se samec obtáčí kolem samice a svým tělem ji tlačí k hladině. Následně samice naklade do hnízda jikry, které samec oplodní mlíčem (Copp et al. 2009). V době od oplodnění do vylíhnutí plůdku samec hnízdo hlídá a ploutví přihání jikrám čerstvou více okysličenou vodu (Baruš & Oliva 1995). Potravu plůdku tvoří převážně zooplankton, larvy hmyzu a další vodní bezobratlí. Jedinci přibližně od stáří jednoho roku přecházejí na potravu složenou téměř výhradně z ryb, velcí jedinci se výjimečně živí i obojživelníky či drobnými ptáky a savci (Dogan Bora & Gül 2004; Carol et al. 2009, Copp et al. 2009). Při výraznějších rozdílech ve velikosti se sumci nevyhýbají ani kanibalismu (Baruš & Oliva 1995). Sumec je vyhledávaným objektem sportovního rybolovu díky své velikosti a bojovnosti. Je využíván i k chovu v akvakulturách a jako doplňkový druh v produkčních kaprových rybnících.

Sumec byl považován za druh s převažující noční aktivitou. Avšak vrchol pohybové aktivity může být odlišný podle sezónního období. Slavík et al. (2007) prokázali, že noční aktivita převažuje pouze na podzim, zatímco v létě byli sumci aktivní srovnatelně celých 24 hodin. Naopak během zimního a jarního období převažovala denní aktivita. Poslední informace ukázaly, že až 30 % sumců ve vzorku označeném radiotelemetrií vykazovalo místně odlišnou diurnální pohybovou aktivitu (Slavík & Horký 2012). Jinak řečeno, někteří jedinci byli vždy více aktivní v noci, zatímco jiní za denního světla. Tento tzv. dualismus je u ryb pravděpodobně velmi rozšířenou charakteristikou (Brannas & Alanara 1997).

Ačkoliv sumci byli popisováni jako solitérní lovci (Carol et al. 2007), agresivně hájící preferovanou plochu (Slavík & Horký 2009), současná pozorování poukazují na vysokou míru sociálnosti. Např. Cucherousset et al. (2012) dokumentovali zajímavý způsob, kterým se sumci v nově osídlených nádržích naučili lovit holuby *Columba livia*. Sumci jsou schopni se naučit, podobně jako např. některé skupiny kosatek *Orcinus orca* při lovu ploutvonožců, při lovu vyrazit z vody na břeh, uchvátit kořist a vrátit se zpět do vody. Navíc existují doklady pozoruhodného agregačního chování dospělých sumců. Boulêtreau et al. (2011) dokumentovali nahloučení až 44 dospělých sumců v řece Rhône s odhadovanou celkovou hmotností přes 600 kg na jednom místě. Vysvětlení těchto projevů není jednoznačné, neboť nebyly pozorovány doklady potravního, sexuálního ani antipredačního chování. Pravděpodobně tento druh chování nějakým způsobem souvisí se vztahem známosti. Je také možné, že toto chování má souvislost s nepůvodním výskytem sumců v Rhône. Vyvinuté sociální chování bylo doloženo i experimentálně. Sumci významně upřednostňují známé jedince před neznámými, od kterých si udržují větší vzdálenosti a při kontaktu s nimi spotřebovávají více energie (Slavík et al. 2011). Ve skupině jsou zároveň schopni obsazovat úkryty podle klíče familiarity, kdy upřednostňují společné úkryty se známými před neznámými jedinci, kteří k úkrytům připlavali později (Slavík et al. 2012).

1.7. Shrnutí

Tato práce si klade za cíl pomocí laboratorního experimentu s juvenilními sumci zodpovědět otázku, zda má známost vliv na distribuci a pohybovou aktivitu jedinců sumce v prostředí s omezenou nebo neomezenou nabídkou úkrytů.

Cílem předkládané práce bylo ověřit, zda sociální zkušenost ovlivňuje pohybovou aktivitu ryb. K ověření předpokladu byli použiti juvenilní jedinci sumce velkého. Na základě dostupných údajů bylo možné předpokládat, že vzájemná známost mezi jedinci bude snižovat jejich pohybovou aktivitu. Protože v různém prostředí se mění chování jedince podle jeho sociální role (Tanner & Jackson 2012) a sociální taktiky (Schoepf & Schradin 2012), a vývoj familiarity závisí na kontextu, podmínkách a příčinách, za kterých probíhá (Sievers & Magurran 2011), v průběhu laboratorního experimentu byly testovány následující hypotézy:

- nově přidaná skupina (neznámých i známých) bude vykazovat větší pohybovou aktivitu než skupina původní
- v situaci, kdy je úkrytů dostatek bude pohybová aktivita všech jedinců vyšší než za podmínek, kdy je dostupnost úkrytů omezená
- za stavu plné obsazenosti úkrytů bude přidaná skupina neznámých vykazovat vyšší pohybovou aktivitu než přidaná skupina známých jedinců

2. Materiál a metoda

Základem experimentální části této diplomové práce byly laboratorní pokusy s juvenilními sumci velkými v umělém cirkulačním kanálu (viz obr. 1). Detekce pohybu jedinců byla zajištěna použitím pasivních integrátorů.

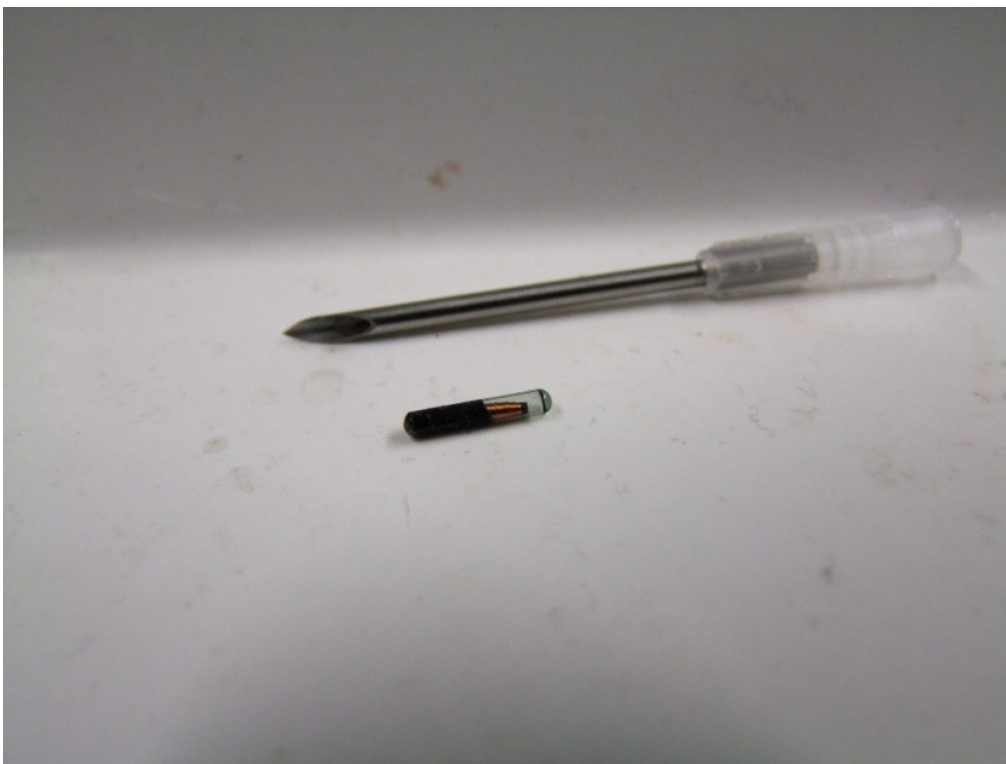


Obrázek 1: Cirkulační žlab: prostředí pokusu

2.1. Pasivní integrátory

Systém pasivních integrátorů (také *PIT*, *Passive integrated transponder*, např. www.trovan.com) určený a používaný ke sledování pohybu a identifikaci jedinců má dvě základní součásti. Čtecí zařízení a čip, který se umísťuje na povrch nebo dovnitř živočicha. Čip je tvořen cívkou a integrovaným obvodem ve skleněném pouzdře (obr. 2) a sám o sobě, jak už název napovídá, trvale žádný signál nevysílá (je pasivní). Není tedy nutno jej nijak napájet. Je aktivován pouze tehdy, když se dostane do dosahu elektromagnetického pole generovaného čtecím zařízením.

Přiblíží-li se čip do pole vysílaného čtečkou, pohybem cívky v poli se na cívce indukuje napětí. Tím je kód integrovaného obvodu zachycen čtečkou, která jej dekóduje a zobrazí na displej či uloží do sběrného zařízení. Výhodou používání této technologie je její relativně snadná aplikace, velké množství kombinací kódů (14místný kód s číslicemi 0-9) a hlavně nízká hmotnost a malá velikost (0,1 g; 2 x 12 - 15 mm). Čipy se aplikují injekční jehlou pomocí implantační pistole do těla zkoumaného organismu. U ryb se nejčastěji umísťuje do svaloviny. Ovšem vzhledem k malé velikosti jedinců v tomto pokusu byla zvolena jako vhodnější břišní dutina, neboť ve svalovině by čip mohl výrazně bránit pohybu. U ryb se této technologie využívá při etologických studiích či při sledování migrace.



Obrázek 2: PIT čip s aplikační jehlou

Technologie pasivních integrátorů není užíváno jen ve vědě. Např. v ČR je stále diskutováno povinné čipování psů. K tomu je využíváno právě pasivních integrátorů. Další využití je možno nalézt i u jiných, například ohrožených druhů zvířat, a to jak v zajetí, tak i ve volné přírodě.

2.2. Materiál a prostředí

Pokus probíhal na Výzkumném ústavu vodohospodářském TGM v Praze v Podbabě od srpna do prosince 2011. Juvenilní sumci ze sádkového chovu stáří asi čtyř

měsíců byli pořízeni u firem Rybářství Třeboň a.s. a Rybářství Nové Hrady s.r.o. Získáním ryb z různých oblastí bylo zajištěno, že skupiny jedinců jsou si skutečně neznámé. Po přivezení a krátké aklimatizaci v akváriích byly všechny ryby změřeny (průměrná délka 102 mm, rozpětí 74 - 160 mm), zváženy (průměrná hmotnost 9,6 g, rozpětí 4,2 - 18,1 g) a v anestezii jim byl speciální pistolí vpraven do břišní dutiny PIT tag (PIT; Trovan ID 100, 0.1 g na vzduchu, 12 mm × 2.1 mm; EID Aalten B.V., Aalten, Netherlands) (obr. 3). Jako anestetikum sloužil 2-fenoxyetanol (0.2 ml.l⁻¹; Merck KGaA, Germany). Po aplikaci čipu (obr. 3) byly ryby vráceny zpět do akvária, kde byly drženy před samotným pokusem.

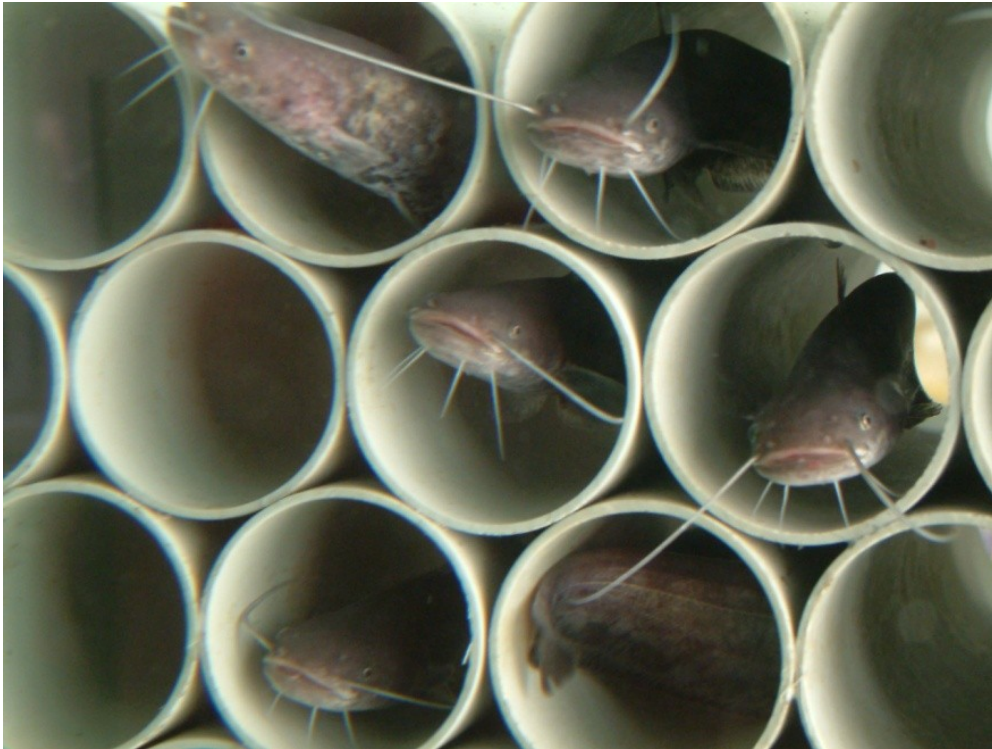


Obrázek 3: Aplikace čipu (s laskavým svolením P. Horkého)

Každá skupina byla rozdělena do 2 akvárií o objemu 1000 l. Akvária byla označena čísly 1 - 4. Číslo 1 a 2 patřila jedné skupině a čísla 3 a 4 skupině druhé. Pro účely pokusu byla akvária z obou skupin spárována (1 a 3; 2 a 4), tj. do pokusu proti sobě vstupovaly ryby vždy z této dvojice. Třikrát týdně byla v každém z těchto 4 nádrží vyměněna polovina vody za vodu vodovodní. Po napuštění se voda upravovala přípravkem Aqua Safe (Tetra Werke, Německo).

Filtrace v každém z akvárií byla zajištěna pomocí vnějšího filtru se sacím košem a integrovaným UV sterilizátorem (Pressure-Flo 5000, Rolf C. Hagen

Inc., www.lagunaponds.com). Před zahájením pokusu byly ryby léčeny přípravkem, neboť bylo zjištěno napadení kožovcem rybím *Ichthyophthirius multifiliis*. Během úspěšného přeléčení a ani po něm nenastaly žádné komplikace.



Obrázek 4: Sumci v úkrytech (s laskavým svolením O. Slavíka)

V každém akváriu bylo umístěno větší množství novodurových trubek, do kterých si ryby zvykly ukrývat se (obr. 4). Průměr trubek byl 5 cm, délka 20 cm. Sumci vyhledávají úkryty v přirozeném prostředí. Tendence sumců skrývat se do těchto trubek byla popsána v literatuře (Slavík et al. 2012) a byla u ryb zcela automatická. Ryby byly krmeny každé ráno granulovaným krmivem (Biomar Group, Dánsko, www.biomar.com) takové dávky, že malé množství zůstalo nezkonsumováno, což naznačuje, že se všechny ryby plně nasatily.

2.3 Metoda

Prostředí, ve kterém se odehrával samotný pokus, představoval tzv. cirkulační žlab oválného tvaru o celkové délce 12 m a šířce kanálu 49 cm (viz obr. 1). Toto koryto bylo naplněno vodou do výšky 20 cm. Prostor ve žlabu byl rozdělen rámovými PIT anténami o rozměrech 49x25 cm na jednotlivé sektory. Délka jednoho sektoru byla 75 cm. Pro tento experiment nebyl využit celý žlab, ale pouze jeho přední část, čítající 7 sektorů (obr. 5), tedy délky 5,25 m. V druhém, čtvrtém a šestém bylo umístěno po 9 plastových trubkách, tedy celkem 27 úkrytů. Krajiní rámy pokusného úseku byly vypleteny sítí, aby se předešlo úniku ryb mimo cílový prostor, ale zároveň aby mohla ve žlabu cirkulovat voda. K útěkům mimo pokusnou oblast docházelo výjimečně, zřejmě přeskočením bariéry. Ryby, které unikly z pokusné oblasti, pak byly z pokusu vyřazeny. Filtraci vody ve žlabu zajišťovala dvojice filtrů Pressure-Flo 5000 (každý o výkonu 60 L/min) se sacím košem. Filtrační zařízení byla umístěna mimo cílový pokusný prostor, aby ryby nebyly během pokusu zbytečně ovlivňovány nežádoucími vlivy, například při čištění filtrů. Objem vody ve žlabu byl vzhledem k relativně malému množství ryb v něm enormní a kvalita vody tak zůstávala na vysoké úrovni, přesto přibližně v polovině experimentu došlo ke kompletní výměně vody ve žlabu. Poté byl pokus na několik dnů přerušen, aby došlo k ustálení teploty vody. V laboratoři, kde pokus probíhal, nebyl navozován umělý světelný režim. Aby bylo možné ryby nerušeně pozorovat, nad celým žlabem se nacházelo zrcadlo zavěšené na stropě pod úhlem 45°. To zamezilo zbytečnému plašení ryb při jejich pozorování, ke kterému by jistě došlo při nahlížení přes okraj žlabu.



Obrázek 5: Pokusná část žlabu

Samotný pokus byl rozdělen do dvou částí, z nichž každá se dělila na dvě fáze. První část navozuje podmínky, kdy je úkrytů dostatek. Ve druhé části je ryb více než úkrytů, a proto je o ně soupeřeno. Schéma pokusu je zpracováno na obrázku 6.

V první fázi první části (1.1) bylo do prostoru vypuštěno 9 ryb z nádrže 1. Ryby pro pokus byly odlovovány sítkou a přednostně byli vybíráni jedinci obývající úkryty. Po odlovení bylo pomocí čtečky zjištěno a zaznamenáno jejich označení a následně byly vypuštěny do žlabu. Za 24 hodin od vypuštění této skupiny se stejným způsobem přidalo dalších 9 jedinců z téhož akvária. Tato skupina se ve žlabu ponechala dalších 24 hodin. Poté byly ryby vyloveny a došlo ke stažení dat nasbíraných anténami na paměťovou kartu a následně do počítače.

Ve druhé fázi první části (1.2) bylo po identifikaci do prázdného žlabu vypuštěno dalších 9 jedinců z nádrže 1. Po 24 hodinách k nim bylo vpuštěno 9 neznámých jedinců z nádrže 3. Po uplynutí dalších 24 hodin byl žlab opět vyprázdněn a data stažena stejně jako v předchozí fázi.

V první fázi druhé části (2.1) bylo z nádrže 1 stejným způsobem jako v první části odloveno 27 ryb, identifikováno a vypuštěno do žlabu. Po 24 hodinách se k nim přidalo 9 dalších jedinců z nádrže 1. Za další den byly ryby opět vyloveny a



Obrázek 6: Schéma pokusu

nasbíraná data zaarchivována.

V druhé fázi druhé části (2.2) bylo do pokusu vypuštěno 27 jedinců z nádrže 1 a po 24 hodinách doplněno 9 jedinci z nádrže 3. Po uplynutí dalších 24 hodin se pokus ukončil, ryby byly vyloveny a data uložena.

Všechny ryby byly vypouštěny do stejného sektoru. Celý postup byl desetkrát zopakován. Jednotlivá opakování se lišila pouze v čísle zdrojové nádrže, tedy té, z které pocházela větší část ryb. Po ukončení každé fáze byly ryby prošlé pokusem odborně usmrceny a PIT čipy jim z těl vyňaty.

Soubory dat produkované čtecím zařízením nebyly ve své podobě dále použitelné, a proto je bylo nutné dále upravit. Všechny soubory bylo nutné zpracovat v programu CF Data Extractor, který podle originálního souboru ze čtečky vytvořil textový soubor použitelný pro další zpracování.

2.4. Statistická analýza

Všechna data byla zpracovávána a analyzována pomocí softwaru R (R Development Core Team, 2010, version 2.11.1). Hrubá data získaná pomocí pasivních integrátorů obsahovala proměnné zobrazující unikátní kód jedince, číslo antény, kterou jedinec prošel a přesný čas, kdy k průchodu došlo. Postupně byly doplněny další proměnné označující fázi a část pokusu (viz. obrázek 7), stejně jako jednotlivá opakování. Pro každého jedince byl spočítán počet průchodů anténou za jednu minutu (tj. 1440 údajů za 24 hodin). Z těchto údajů byl následně udělaný průměr, který představoval hodnotu průměrné pohybové aktivity jedince po dobu trvání pokusu.

Během statistické analýzy bylo testováno několik rozdílných přístupů k tvorbě modelu. Finální model, který nejlépe popisoval data na základě Akaikeho informačního kritéria (AIC) byl použitý zobecněný lineární model (generalized linear model - GLM) s logaritmickým členem (blíže viz obrázek 7).

3. Výsledky

Během celého pokusu byla analyzována data z pokusu, jehož se účastnilo 1080 označených juvenilních jedinců sumce velkého označených pasivními integrátory. V průběhu necelých čtyř měsíců trvání pokusu bylo nashromážděno přes tři miliony záznamů pozic jedinců.

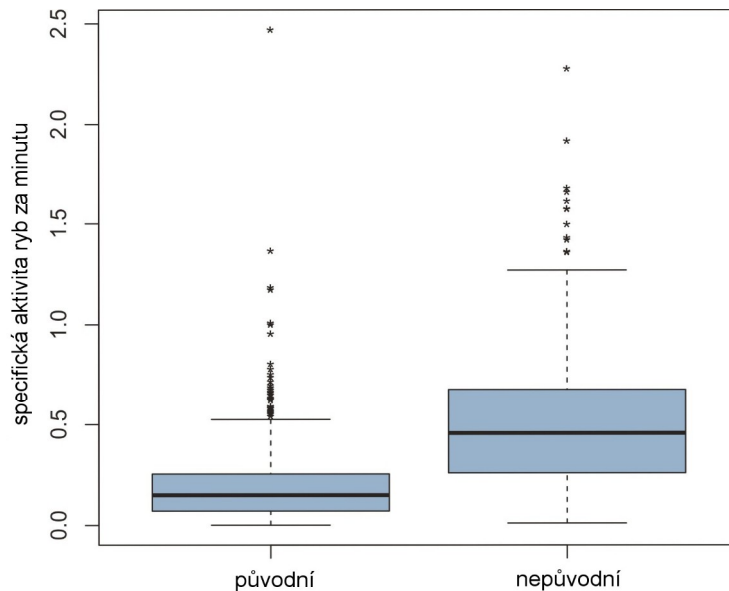
Tabulka s popisem modelu je na obrázku 7.

Parameter Description	Variable Type	Factor Level	Model notation	Parameter Estimate	Standard Error	p-value of the test
Intercept	-	-	μ	-2.3313	1.3267	0.0792
Ecological Conditions	2 level factor	Limited Shelters	Δ_S	-0.6339	0.0946	$0.35 e^{-10}$
Site Familiarity	2 level factor	No	α_N	0.6814	0.0755	$< e^{-16}$
Social Familiarity	2 level factor	Familiar	ϕ_F	-0.1614	0.0481	0.0008
Interaction	2x2 factor interaction	Limited Shelters and No Site Familiarity	$[\Delta \times \alpha]_{S \wedge N}$	0.4115	0.1152	0.0004

Obrázek 7: Tabulka popisující model

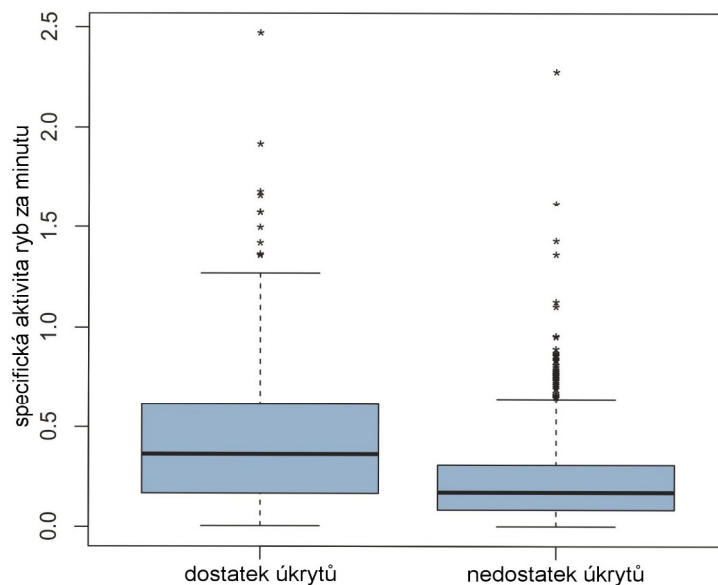
Během testování bylo zjištěno, že prostorová distribuce jedinců v tomto případě nebyla klíčovou změnou v chování pokusných jedinců. Určující a důležitější bylo to, že se jedinci lišili různým způsobem ve své pohybové aktivitě podle toho, kdy a za jakých podmínek byli umístěni do pokusného kanálu. Po první provedené analýze základní datové sady byla výsledkem trojice grafů, které dokumentují rozdíly v pohybové aktivitě mezi různými skupinami ryb během pokusu.

Na obrázku 8 je znázorněn graf popisující rozdílnou aktivitu jedinců v závislosti na pořadí, v němž byli do kanálu vypuštěni. První skupina jedinců označená jako **původní**, tedy ti, kteří byli do pokusu umístěni jako první (obsadili úkryty a stali se tzv. držiteli teritorií) vykazovala v celkovém pohledu výrazně nižší ($p < e^{-16}$) aktivitu než druhá skupina (**nepůvodní**). Ta byla tvořena jedinci přidávanými do pokusu ke skupině první. V podmínkách, za jakých tito jedinci vstoupili do pokusu, byla nabídka úkrytů buď částečně, nebo úplně vyčerpána.



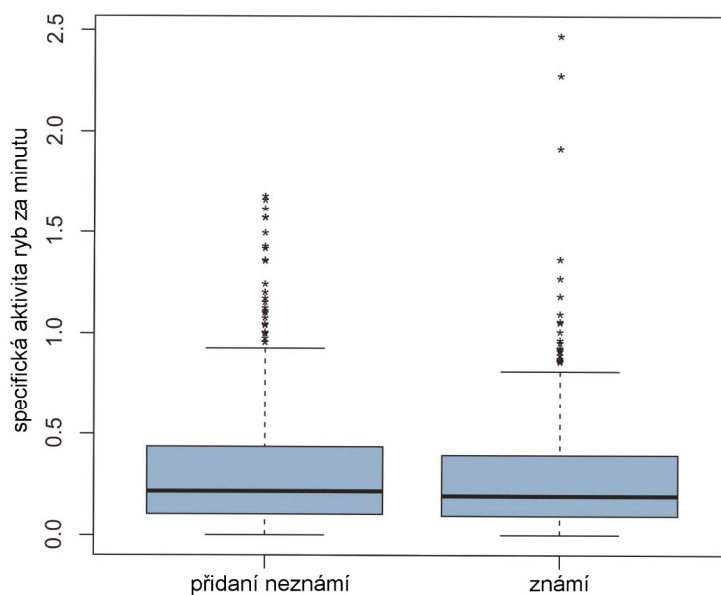
Obrázek 8: Graf rozdílné aktivity jedinců v pokusu původních a přidaných

Na obrázku 9 lze vidět graf zobrazující rozdílnou pohybovou aktivitu jedinců v podmínkách, kdy úkrytů je dostatek (fáze pokusu 1.1 a 1.2), nebo kdy jich není dostatek (fáze 2.1 a 2.2) pro všechny jedince v pokusu. Pro tento graf byla použita data z celého trvání pokusu, tedy i z fází, kdy se v kanálu nacházela pouze první skupina jedinců. Aktivita jedinců za dostatečné nabídky úkrytů byla signifikantně vyšší ($p=0.35 \cdot 10^{-10}$) než za stavu, kdy úkrytů nebylo dost pro všechny jedince.



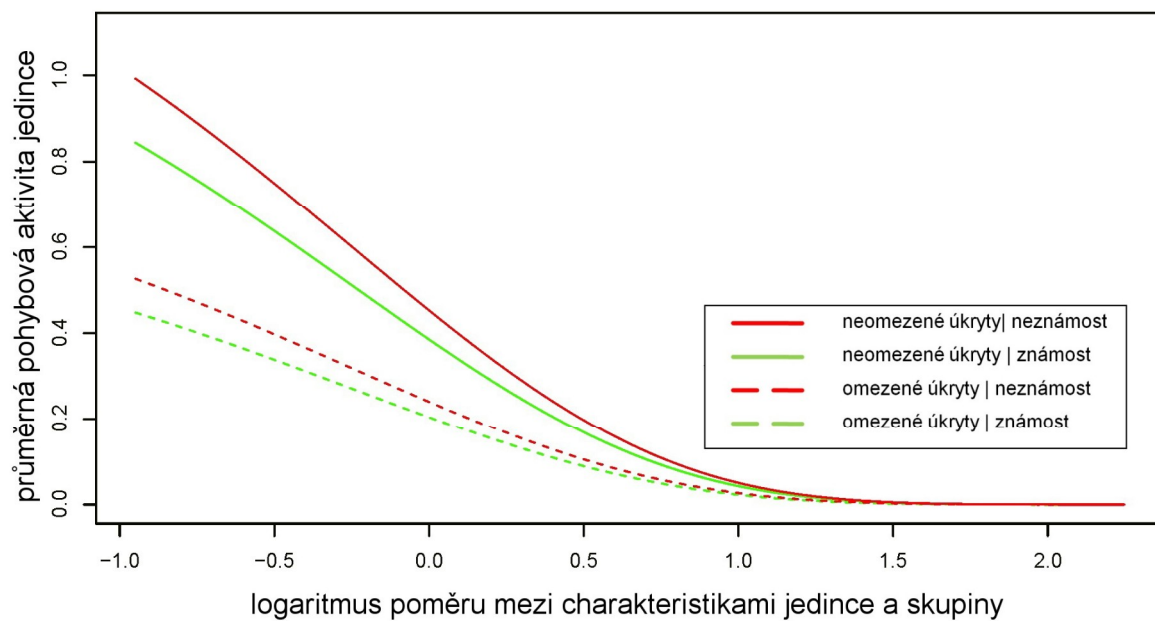
Obrázek 9: Graf rozdílné aktivity ryb za situace, kdy v pokusu bylo méně nebo více jedinců než úkrytů

Na obrázku 10 je popsán rozdíl v aktivitě jedinců, kteří byli do pokusu přidáni ve fázích (1.2 a 2.2) a ostatních jedinců během všech fází pokusu. Přidání neznámí jedinci vykazovali poněkud vyšší pohybovou aktivitu než ostatní jedinci. Rozdíl není vizuálně příliš výrazný, ale jak lze vidět v tabulce na obrázku 8, je statisticky signifikantní ($p=0.0008$).



Obrázek 10: Graf aktivity přidaných neznámých jedinců a známých jedinců

Graf na obrázku 11 zobrazuje závislost pohybové aktivity na známosti či neznámosti jedinců za dostatečné nebo omezené nabídky úkrytů. Na grafu je možno vidět změnu v pohybové aktivitě jedince na základě podmínek konkrétní části pokusu a poměru jeho vlastních charakteristik (hmotnost, délka) a průměru těchto charakteristik u proti němu stojící skupiny. Obecně lze říci, že pohybová aktivita jedinců je za stavu, kdy je úkrytů dost pro všechny jedince, vyšší než je-li úkrytů méně než jedinců. Zároveň je zde zdůrazněna skutečnost, že za obou stavů nabídky úkrytů (dostatečná/omezená) je aktivita nižší u vzájemně známých skupin ryb než u neznámých. Čím si byl jedinec podobnější s průměrnými charakteristikami druhé skupiny, tím byly rozdíly v chování mezi jednotlivými částmi pokusu (dostatek úkrytů, známost jedinců) menší a naopak.



Obrázek 11: Graf popisující model závislosti aktivity na známosti a neznámosti jedinců za dostatečné a omezené nabídky úkrytů.

4. Diskuse

Výsledky provedeného pokusu naznačují, že podmínky během různých fází pokusu významně ovlivňují pohybovou aktivitu sumců. Byl objeven rozdíl v pohybové aktivitě u různých skupin jedinců sumce velkého. Platilo, že vyšší pohybová aktivita byla naměřena

- a) u jedinců přidaných do pokusu druhotně
- b) za podmínek, kdy úkrytů nebylo dost pro všechny jedince
- c) při přidání skupiny neznámých jedinců.

4.1. Chování sumce ovlivněné dostupností úkrytů

Sumec velký je druhem ryby, která se vyznačuje pestrou škálou typů chování. Zajímavé vzorce chování se u tohoto druhu vyskytují během období tření, péče o potomstvo (Baruš & Oliva 1995), při obsazování úkrytů (Carol et al. 2007) a soupeření o ně (Slavík et al. 2012). Úkryty obecně mohou sloužit jako významný způsob, jak u ryb snížit spotřebu energie a míru stresu. Větší dostupností úkrytů lze značně zvýšit přežívání jedinců, např. u lososovitých (Orpwood et al. 2003). Prvky chování analogické těm pozorovaným Carolem et al. (2007) byly pozorovány i u sumců v zásobních nádržích během našeho pokusu. Jednotliví juvenilní jedinci sídlící v některém úkrytu (zmíněné plastové trubce) se do něj po vyplavání např. za potravou opětovně vraceli. Nebylo ovšem možné sledovat tuto schopnost ve větším měřítku a opakovaně, neboť úkrytů i ryb se v akváriích nalézalo velké množství. Dále bylo možné pozorovat různorodé projevy chování při interakcích jedinců v úkrytu a jedinců, projevujících zájem o obsazený úkryt. Byla pozorována široká škála typů chování jedince „domácího“ vůči „vetřelci“. Tato škála se pohybovala od náznaků útoku, přes nárazy hlavou do protivníka až po zakousnutí se do něj. Na druhou stranu je nutno zmínit, že se vyskytovaly i situace z opačného konce škály. Bylo možno pozorovat dvojice, výjimečně i trojice sumců v jednom úkrytu. Je však nutné si uvědomit, že se jednalo o ryby známé, které spolu po dobu několika týdnů sdílely jednu nádrž.

Sumec není rybou v pravém slova smyslu teritoriální, ale jisté známky teritoriality vykazuje. Carol et al. (2007) prokázali, že sumci se během roku opakovaně živí a rozmnožují na stejných místech. Zároveň v období denní snížené

aktivity vyhledávají opakovaně tytéž úkryty na dně. Přestože zvláště velcí jedinci mají velký potenciál v pohybu, věrnost známým místům je u nich dobře patrná.

Teritoriální chování je takové, které vede ke zvýhodnění jedince díky tomu, že tento disponuje místem, kde se vyskytují zásadní zdroje (Schradin 2004). Takovým zdrojem nepochybně jsou i úkryty v našem pokusu. Chování sumců při obsazování úkrytů lze tedy označit za teritoriální. Toto chování může být vysvětleno i pomocí fenoménu drahého nepřítele. Podobně jako v pokusu na cichlidách v jezeře Tanganika (Ochi et al. 2012), kde teritoriální druh *Variabilichromis moorii* (Cichlidae) projevoval vyšší míru agresivity vůči novým (neznámým) jedincům druhu *Neolamprologus mustax*, než vůči těm, kteří se v jeho teritoriu vyskytovali už dříve. V cirkulačním žlabu během našeho pokusu bylo přidáním známým jedincům umožněno sdílení úkrytů, zatímco neznámí byli odháněni, což se projevilo jejich zvýšenou pohybovou aktivitou.

V našem pokusu byla celkově zjištěna vyšší pohybová aktivita jedinců v situacích, kdy úkrytů bylo dost pro všechny jedince než v situacích, kdy jedinců bylo více než úkrytů. To může být způsobeno větším tlakem ryb na úkryty při vyšším počtu ryb. V takových situacích se úkryty stávaly vzácnějšími zdroji a pro jedince obývajícího úkryt bylo tedy výhodné si jej více bránit (tj. více zůstat v úkrytu) než za situace, kdy mohl kdykoli najít úkryt jiný. Také mohlo dojít k omezené prostupnosti kanálu pro neznámé jedince, jak bude vysvětleno dále.

Nyní bude diskutováno, jak efekt vztahu známosti funguje ve skupině ryb při soupeření o omezené zdroje. Slavík et al. (2012) popsali v podobných podmínkách, v jakých se odehrával náš pokus, chování dvou skupin juvenilních sumců ovlivněné známostí. Dvě vzájemně neznámé skupiny, každá tvořená 9 známými jedinci byly vypuštěny na opačné konce pokusného kanálu. Uprostřed mezi skupinami se nalézalo 9 úkrytů (trubek). Při obsazování úkrytů jedinci se jako klíčovým faktorem ukázala být právě vzájemná známost jedinců uvnitř skupiny. Během pokusu se ochota jedinců ukrývat se v trubkách v čase zvyšovala. Obsadila-li většina členů jedné skupiny oblast s úkryty, bylo na konci experimentu až 9x pravděpodobnější, že zbylí jedinci z této skupiny se budou nacházet v sektoru s úkryty než kdekoli jinde v kanálu. Jedinci z této skupiny se tedy snažili držet se pohromadě a společně obsadit omezené zdroje. Druhá skupina, která nesídlila

v oblasti s úkryty, se naopak této části kanálu vyhýbala. Známost tak výrazně ovlivnila prostorovou distribuci jedinců v prostředí.

Armstrong et al. (1997) ve své studii na lososu atlantském *Salmo salar* (Salmonidae) poukazují na fakt, že k osídlení výhodných stanovišť některými jedinci dochází velmi brzy po vypuštění skupiny jedinců do nového prostředí. Při analýze dat z našeho pokusu byl objeven rozdíl v pohybové aktivitě jedinců v pokusu původních a k nim přidaných (obr. 8). Skupina ryb, která byla přidána do pokusu jako druhá v pořadí, vykazovala vždy vyšší pohybovou aktivitu než skupina první. Vysokou aktivitu druhé skupiny, která do pokusu vstoupila za podmínek, kdy už bylo určité množství úkrytů obsazené, lze vysvětlit kombinací několika faktorů. Prvním z nich je pouhá skutečnost, že některé úkryty byly obsazeny. To způsobilo větší aktivitu přidaných jedinců, neboť tito při hledání úkrytu narazili na už zaplněné úkryty. Dalším vysvětlením pak může být dále vysvětlené teritoriální chování sumců obývajících sektory s úkryty. Přidané ryby, které neměly možnost se ukrýt, vykazovaly vyšší pohybovou aktivitu. V případech, kdy docházelo k setkání původní a přidané skupiny jedinců ze stejné nádrže, byla aktivita přidaných vyšší než v případech, kdy původními obyvateli úkrytů byli neznámí jedinci z jiné nádrže.

Dalším zajímavým výsledkem v našem pokusu je rozdíl v pohybové aktivitě skupiny neznámých jedinců při nedostatečné a dostatečné nabídce úkrytů. Za podmínek, kdy všech 27 úkrytů bylo obsazeno větší známou skupinou sumců, byla aktivita přidaných neznámých nižší než v případě, kdy volné úkryty ještě zbývaly. Jednou z možností jak tuto skutečnost vysvětlit, je vzít v úvahu teritoriální prvky v chování sumců. V tomto případě by mohla být nízká pohybová aktivita neznámých nepůvodních jedinců způsobena obhajobou teritorií původními známými jedinci obývajícími úkryty. Ti s velkou pravděpodobností hájí nejen úkryt samotný, ale i jeho blízké okolí. Navíc skupina, která obsadila úkryty, byla trojnásobně početnější než skupina přidaných. Tak mohli původní jedinci učinit poměrně úzký sektor kanálu pro neznámé ryby částečně nepropustný. Jedinci přidaní do pokusu druhotně se v takovéto situaci ocitli v nevýhodě, protože úkryty již byly obsazeny. Navíc byli převýšeni početně a na jejich pohybové aktivitě se tyto skutečnosti projeví.

Poznatky získané během této studie se shodují s údaji, které se vyskytují v literatuře. U sumců se vyskytovala relativně vysoká míra agresivity při

obhajobě vybraného místa (Slavík & Horký 2009). Úkryty v umělém prostředí sloužily většímu množství jedinců (Metcalfe et al. 1999).

4.2. Chování sumce v kontextu známosti

Sumci jsou schopni mezi sebou vytvářet vztah na základě předchozí zkušenosti (známost) a známé jedince si pamatovat (Slavík et al. 2011). Vztah známosti je pro jedince výhodný z mnoha možných důvodů a hraje svou roli například v prostorové distribuci ryb v prostředí, ale i v akvakultuře. Déletrvající vztah známosti mezi jedinci v umělých podmínkách zvyšuje rychlost růstu a přežívání a snižuje spotřebu energie a agresivitu mezi jedinci (Johnsson 1997; Johnsson and Åkerman 1998; Höjesjö et al. 1998; Seppä et al. 2001; Slavík et al. 2011).

Ve zde provedeném pokusu je dokumentováno, jak známost mezi jedinci ryb pozitivně ovlivňuje (snižuje) jejich energetickou spotřebu způsobenou sníženou pohybovou aktivitou. Skupina známých sumců vykazovala oproti skupině neznámých nižší pohybovou aktivitu díky tomu, že jedinci jako první obsadili výhodné pozice v prostředí (úkryty) a díky vztahu známosti byli schopni je vůči menší neznámé skupině obhájit. Tato neznámá skupina tedy nemohla profitovat na výhodách, jež úkryty přinášejí a byla nucena spotřebovávat více energie během hledání jiného vhodného stanoviště. Vyšší spotřebu energie při kontaktech neznámých sumců dokumentují Slavík et al. (2011). Známí jedinci také lépe vzájemně sdílejí zdroje (Utne-Palm & Hart 2000).

Známost mezi jedinci ve skupině také ovlivňuje chování v porovnání se soliterně žijícími jedinci. Schoepf & Schradin (2012) potvrdily na hlodavcích *Rhabdomys pumilio*, rozdíly v chování členů známé skupiny a soliterně žijících jedinců. Samotáři byli agresivnější, vykazovali větší pohybovou aktivitu a menší tendenci se sdružovat s ostatními než členové skupiny. Zdá se tedy, že socialita je pro jedince výhodné.

Že vzájemná známost jedinců ovlivňuje hladinu stresu a na základě toho i případné změny v chování, je patrné i z práce na cichlidách *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae). Galhardo et al. (2012) zjistili, že chování jedinců tohoto druhu vystavených neznámému podnětu (cizorodému předmětu v prostředí) se liší

v závislosti na přítomnosti dalšího jedince a jejich vzájemném vztahu. Aktivita jedinců byla nejnižší, byli-li podnětu vystaveni bez přítomnosti dalších ryb. Vyšší průzkumná aktivita byla zaznamenána v přítomnosti neznámého jedince a nejvyšší pokud byl přítomen známý jedinec. Ryby se v tomto případě chovají v přítomnosti známých aktivněji. Podobně nacházíme zvýšenou potravní aktivitu a efektivnější ochranu před predátorem v práci na pstruhu potočným. Griffiths et al. (2004) v ní popisují výhodnost vztahu známosti. Mezi známými dochází k lepšimu sdílení informace o potravě (Swaney et al. 2001), ale i o nebezpečí ze strany predátora. Griffiths a kol. ukázali, že skupina známých reagovala výrazně rychleji na přítomnost predátora a během stejné doby stihli jedinci pozřít téměř dvojnásobné množství potravy než skupina neznámých. Tato studie poukazuje na mnohé výhody plynoucí z toho, že při sdružování dochází k rozhodování na základě známosti a preferenci známých jedinců.

Jaký význam v praxi mohou mít poznatky týkající se vztahu známosti mezi rybami, dokumentují mnohé zde citované studie na lososovitých rybách (Johnsson and Åkerman 1998; Höjesjö et al. 1998; Seppä et al. 2001). Při chovu ryb v akvakulturách je nutné pro nejvyšší možnou efektivitu chovu zajistit chovaným jedincům co nejlepší podmínky, tzv. welfare. Kromě zajištění optimálních parametrů vody a prostředí, je pro udržení ideální kondice ryb nutná nízká míra stresu a spotřeby energie (Huntingford et al. 2006). V těchto vysokých populačních hustotách je výhodné, když jedinci vůči sobě nevykazují příliš vysokou míru agresivity. Je také velmi výhodné omezit kanibalismus na minimum. Pokud tedy v takovýchto systémech dochází k umělému mísení neznámých jedinců, například při třídění podle velikosti, dochází ke ztrátám, protože jedinci investují energii do konfliktů s neznámými, při nichž může docházet i ke zraněním. Takový stav může přetrvávat relativně dlouhou dobu, neboť úplné ustálení vztahu známosti mezi jedinci může trvat týdny (Utne-Palm & Hart 2000) až měsíce (Dugatkin & Wilson 1992). To je pro chované ryby (i jejich chovatele) pochopitelně nevýhodné, neboť stres tímto způsobený snižuje rychlost růstu a může vést až k úhynům vlivem poranění. Na sumci velkém bylo pomocí elektromyogramových snímačů prokázáno, že při kontaktech neznámých jedinců je výdej energie významně vyšší než při setkání známých jedinců (Slavík et al. 2011). Je tedy nutné s tímto jevem počítat při plánování chovu ryb v akvakulturách a snažit se omezit třídění ryb. Zároveň je

vhodné, pokusit se částečně snížit riziko kanibalismu, kupříkladu obohacením prostředí o úkryty (Britz & Pienaar 1992), které zvyšují heterogenitu prostředí a poskytují ochranu jedincům ohroženým predací.

5. Závěr

Pojmem známost (familiarita) označujeme vztah mezi organismy založený na předchozí společné zkušenosti a vedoucí k odlišnému chování, které zúčastněným jedincům přináší určité výhody. Těmi mohou být snížená agresivita, efektivnější ochrana před predátorem, efektivnější vyhledávání potravy, lepší sdílení informací (o potravě, predátorech, sociálním postavení jedinců) nebo rychlejší ustálení hierarchických vztahů ve skupině.

V této práci byl experimentálně zkoumán vliv vztahu známosti (familiarity) na pohybovou aktivitu a prostorovou distribuci juvenilních jedinců sumce velkého *Silurus glanis* (Siluridae). Cíl experimentu spočíval v monitoringu pohybové aktivity juvenilních sumců pomocí systému pasivních integrátorů v uzavřeném pokusném kanálu.

Byly očekávány rozdíly v prostorové distribuci a pohybové aktivitě jedinců ze dvou proti sobě postavených nepříbuzných skupin ryb. Ryby uvnitř těchto skupin si byly známé, zatímco skupiny ryb si byly buď známé, nebo neznámé. Skupiny byly vypouštěny do pokusného kanálu vždy po dvou s 24hodinovým odstupem.

Získané výsledky přinesly takovéto vysvětlení hypotéz formulovaných v úvodu.

- Bylo potvrzeno, že v pokusu jedinci nepůvodní ze skupiny přidané ke skupině první, vykazovali **vyšší pohybovou aktivitu** než jedinci původní. Tyto výsledky platí v případě kontaktu dvou známých skupin i při setkání skupin neznámých.
- Bylo zjištěno, že pohybová aktivita jedinců byla **vyšší za neomezené nabídky úkrytů** než za situace, kdy úkrytů nebylo dost pro všechny jedince.
- Pohybová aktivita byla **vyšší u přidaných neznámých** jedinců než u přidaných známých jedinců.
- Navíc, oproti stanoveným hypotézám, bylo zjištěno, že neznámí jedinci přidaní za stavu plně obsazených úkrytů vykazovali **nižší pohybovou aktivitu** než tiž za stavu plně neobsazených úkrytů.

Poznatky získané v této práci mohou mít význam pro lepší porozumění vzorcům chování a principům, které ovlivňují formování rybích společenstev, ale také praktické dopady na způsoby a postupy chovu ryb v akvakulturách.

6. Seznam použité literatury

- Alp, A., Kara, C. & Büyükçapar, H. M. Reproductive Biology in a Native European Catfish ,
Silurus glanis L ., 1758, Population in Menzelet Reservoir. *Turkish Journal of
Veterinary & Animal Sciences* **28**, 613–622 (2004).
- Armstrong, J. D., Braithwaite, V. A. & Huntingford, F. A. Spatial strategies of wild Atlantic
salmon parr: areas exploration and settlement in unfamiliar areas. *Journal of
Animal Ecology* **66**, 203–211 (1997).
- Baruš, V. & Oliva, O. Mihulovci a ryby (2) *Academia*, (1995)
- Bertucci, F., Attia, J., Beauchaud, M. & Mathevon, N. Sounds produced by the cichlid fish
Metriacroma zebra allow reliable estimation of size and provide information on
individual identity. *Journal of Fish biology* **80**, 752–766 (2012).
- Booksmythe, I., Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y. Investigating the “dear enemy”
phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal
Behaviour* **79**, 419–423 (2010).
- Boulêtreau, S., Cucherousset, J., Villéger, S., Masson, R. & Santoul, F. Colossal aggregations
of giant alien freshwater fish as a potential biogeochemical hotspot. *PloS one* **6**,
e25732 (2011).
- Brännäs, E. & Alanärä, A. Is diel dualism in feeding activity influenced by competition
between individuals? *Canadian Journal of Zoology* **75**, 661–669 (1997)
- Briefer, E., Rybak, F. & Aubin, T. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships
of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour* **76**, 1319–1325
(2008).
- Britz, P.J., Pienaar, A.G. Laboratory experiments on the effect of light and cover on the
behaviour and growth of African catfish *Clarias gariepinus* (Pisces: Claridae).
Journal of Zoology **227**, 43–62 (1992).
- Brown, G. E. & Brown, J. a. Do rainbow trout and Atlantic salmon discriminate kin?
Canadian Journal of Zoology **70**, 1636–1640 (1992).
- Brown, G. E. & Brown, J. A. Does kin-biased territorial behavior increase kin-biased
foraging in juvenile salmonids? *Behavioral Ecology* **7**, 24–29 (1996).
- Brown, G. E. & Smith, R. J. F. FATHEAD MINNOWS USE CHEMICAL CUES TO
DISCRIMINATE NATURAL SHOALMATES FROM UNFAMILIAR CONSPECIFICS.
Journal of Chemical Ecology **20**, 3051–3061 (1994).

- Brown, J. A. & Brown, G. E. Do kin always make better neighbours?: the effects of territory quality. *Behavioral Ecology* **33**, 225–231 (1993).
- Bryant, B. P. & Atema, J. DIET MANIPULATION AFFECTS SOCIAL BEHAVIOR OF CATFISH: Importance of Body Odor. *Journal of Chemical Ecology* **13**, 1645–1661 (1987).
- Bshary, R., Hohner, A., Ait-el-Djouidi, K. & Fricke, H. Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and giant moray eels in the Red Sea. *PLoS biology* **4**, 2393–2398 (2006).
- Bshary, R., Wickler, W. & Fricke, H. Fish cognition: a primate' s eye view. *Animal Cognition* **5**, 1–13 (2002).
- Carazo, P., Font, E. & Desfilis, E. Beyond “nasty neighbours” and “dear enemies”? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Animal Behaviour* **76**, 1953–1963 (2008).
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. & García-Berthou, E. Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **174**, 317–328 (2009).
- Carol, J., Zamora, L. & García-Berthou, E. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 450–456 (2007).
- Copp, G. H. *et al.* Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* **10**, 252–282 (2009).
- Cucherousset, J., Boulêtreau, S., Azémar, F., Compin, A., Guillaume, M. Santoul, F. “Freshwater killer whales”: beaching behavior of an alien fish to hunt land birds. *PloS one* **7**, 1–6 (2012).
- Dittman, A. H. & Quinn, T. P. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *Journal of Experimental Biology* **91**, 83–91 (1996).
- Dogan Bora, N. & Gül, A. Feeding Biology of *Silurus glanis* (L ., 1758) Living in Hirfanl › Dam Lake. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences* **28**, 471–479 (2004).
- Dugatkin, L. A. The Evolution of Cooperation. *BioScience* **47**, 355–362 (1997).
- Dugatkin, L. A., Wilson, D. S. The prerequisites for strategic behavior in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Animal Behavior* **44**, 223–230 (1992).

- Fincel, M. J., Chipps, S. R. & Voldseth, R. A. Chemically-Mediated Predator Inspection Behavior by Fathead Minnow (*Pimephales promelas*). *Journal of Freshwater Ecology* **25**, 279–284 (2010).
- Frostman, P. & Sherman, P.T. Behavioral response to familiar and unfamiliar neighbors in a territorial cichlid, *Neolamprologus pulcher*. *Ichthyological Research*, **51**, 283–285 (2004).
- Fugère, V., Ortega, H. & Krahe, R. Electrical signalling of dominance in a wild population of electric fish. *Biology letters* **7**, 197–200 (2011).
- Galhardo, L., Vitorino, A. & Oliveira, R. F. Social familiarity modulates personality trait in a cichlid fish. *Biology letters* **8**, 936–8 (2012).
- Gerlach, G. & Lysiak, N. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching. *Animal Behaviour* **71**, 1371–1377 (2006).
- Gómez-Laplaza, L. M. & Morgan, E. The influence of social rank in the angelfish, *Pterophyllum scalare*, on locomotor and feeding activities in a novel environment. *Laboratory Animals* **37**, 108–120 (2003).
- Gómez-Laplaza, L. M. & Morgan, E. Time-place learning in the cichlid angelfish, *Pterophyllum scalare*. *Behavioural processes* **70**, 177–181 (2005).
- Greenberg, L. *et al.* Effects of kinship on growth and movements of brown trout in field enclosures. *Ecology of Freshwater Fish* **11**, 251–259 (2002).
- Griffiths, S. W. & Armstrong, J. D. Differential responses of kin and nonkin salmon to patterns of water flow: does recirculation influence aggression? *Animal Behaviour* **59**, 1019–1023 (2000).
- Griffiths, S. W. & Armstrong, J. D. The benefits of genetic diversity outweigh those of kin association in a territorial animal. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **168**, 1293–1296 (2001).
- Griffiths, S. W. & Magurran, A. E. Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire? *Animal Behaviour* **53**, 945–949 (1997).
- Griffiths, S. W. & Magurran, A. E. Sex and schooling behaviour in the Trinidadian guppy. *Animal Behaviour* **56**, 689–693 (1998).
- Griffiths, S. W., Armstrong, J. D. & Metcalfe, N. B. The cost of aggregation: juvenile salmon avoid sharing winter refuges with siblings. *Behavioral Ecology* **14**, 602–606 (2003).

- Griffiths, S. W., Brockmark, S., Höjesjö, J. & Johnsson, J. I. Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **271**, 695–9 (2004).
- Hamilton, W. D. The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist* **97**, 354–356 (1963).
- Hesse, S., Bakker, T. C. M., Baldauf, S. a. & Thünken, T. Kin recognition by phenotype matching is family- rather than self-referential in juvenile cichlid fish. *Animal Behaviour* **84**, 451–457 (2012).
- Höjesjö, J., Johnsson, J. L., Petersson, E. & Järvi, T. The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology* **9**, 445–451 (1998).
- Huntingford, F. A. Adams, C., Braithwaite, V. A., Kadri, S., Pottinger, T. G., Sandøe, P., Turnbull, J. F. Current issues in fish welfare. *Journal of Fish Biology* **68**, 332–372 (2006).
- Chivers, D. P., Brown, G. E. & Smith, R. J. F. Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): implications for antipredator behaviour. *Canadian Journal of Zoology* **73**, 955–960 (1995).
- Jaeger, R. G. Dear Enemy Recognition and the Costs of Aggression between Salamanders. *The American Naturalist* **117**, 962–974 (1981).
- Johnsson, J. I. & Akerman, A. Watch and learn: preview of the fighting ability of opponents alters contest behaviour in rainbow trout. *Animal Behaviour* **56**, 771–776 (1998).
- Johnsson, J.J. Individual recognition affects aggression and dominance relations in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology* **103**, 267–282 (1997).
- Keenleyside, M. H. A. Some Aspects of the Schooling Behaviour of Fish. *Behaviour* **8**, 183–248 (1955).
- Kelley, J. L., Graves, J. A. & Magurran, A. E. Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature* **401**, 661–662 (1999).
- Le Vin, A. L., Mable, B. K. & Arnold, K. E. Kin recognition via phenotype matching in a cooperatively breeding cichlid, *Neolamprologus pulcher*. *Animal Behaviour* **79**, 1109–1114 (2010).

- Leblanc, C. A., Benhai, D., Hansen, B. R., Kristjánsson, B. K. & Skúlanson, S. The Importance of Egg Size and Social Effects for Behaviour of Arctic Charr Juveniles. *Ethology* **117**, 664–674 (2011).
- Leiser, J. K. & Itzkowitz, M. The benefits of dear enemy recognition in three-contender convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. *Behaviour* **136**, 983–1003 (1999).
- Liebgold, E. B. & Dibble, C. J. Better the devil you know: familiarity affects foraging activity of red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*. *Animal Behaviour* **82**, 1059–1066 (2011).
- Magurran, a. E. & Pitcher, T. J. Provenance, Shoal Size and the Sociobiology of Predator-Evasion Behaviour in Minnow Shoals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **229**, 439–465 (1987).
- Maitland, P.S. and Campbell, R.N. Freshwater Fishes. *Harper Collins Publishers*, London (1992).
- McRobert, S. P. & Bradner, J. The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour* **56**, 611–615 (1998).
- Metcalf, N. B., Fraser, N. H. C. & Burns, M. D. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology* **68**, 371–381 (1999).
- Milinski, M., Griffiths, S., Wegner, K.M., Reusch, T.B.H., Haas-Assenbaum, A. & Boehm, T. 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 (2005).
- Milinski, M., Pfluger, D., Kulling, D. & Kettler, R. Do sticklebacks cooperate repeatedly in reciprocal pairs? *Behavioral Ecology* **27**, 17–21 (1990).
- O'Connor, K. I., Metcalfe, N. B. & Taylor, A. C. Familiarity influences body darkening in territorial disputes between juvenile salmon. *Animal behaviour* **59**, 1095–1101 (2000).
- Ochi, H., Awata, S. & Kohda, M. Differential attack by a cichlid fish on resident and non-resident fish of another cichlid species. *Behaviour* **149**, 99–109 (2012).
- Orpwood, E.J., Griffiths, W.S., Armstrong, D.J. Effect of body size on sympatric shelter use in over-wintering juvenile salmonids. *Journal of Fish Biology* **63**, 166–173 (2003).

- Patison, K. P., Swain, D. L., Bishop-Hurley, G. J., Robins, G., Pattison, P., Reid, D. J. Changes in temporal and spatial associations between pairs of cattle during the process of familiarisation. *Applied Animal Behaviour Science* **128**, 10–17 (2010).
- Pitcher, T. J., Green, D. a. & Magurran, a. E. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology* **28**, 439–448 (1986).
- Pitcher, T. J., Magurran, a. E. & Edwards, J. I. Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Marine Biology* **86**, 319–322 (1985).
- Rosell, F., Gundersen, G. & Galliard, J.-F. Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**, 1559–1568 (2008).
- Senar, J. C., Camerino, M. & Metcalfe, N. B. Familiarity Breeds Tolerance: the Development of Social Stability in Flocking Siskins (*Carduelis spinus*). *Ethology* **85**, 13–24 (1990).
- Seppä, T., Laurila, A., Peuhkuri, N., Piironen, J. & Lower, N. Early familiarity has fitness consequences for Arctic char (*Salvelinus alpinus*) juveniles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 1380–1385 (2001).
- Schoepf, I. & Schradin, C. Differences in social behaviour between group-living and solitary African striped mice, *Rhabdomys pumilio*. *Animal Behaviour* **84**, 1159–1167 (2012).
- Schradin, C. Territorial defense in a group-living solitary forager: who, where, against whom? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**, 439–446 (2004).
- Sievers, C. & Magurran, a. E. Context dependent acquisition of familiarity recognition in Trinidadian guppies. *Behaviour* **148**, 843–855 (2011).
- Slavík, O., Horký, P., Bartoš, L., Kolářová, J. & Randák, T. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *Journal of Fish Biology* **71**, 101–114 (2007).
- Slavík, O. & Horký, P. When fish meet fish as determined by physiological sensors. *Ecology of Freshwater Fish* **18**, 501–506 (2009).
- Slavík, O., Pešta, M. & Horký, P. Effect of grading on energy consumption in European catfish *Silurus glanis*. *Aquaculture* **313**, 73–78 (2011).
- Slavík, O. & Horký, P. Diel dualism in the energy consumption of the European catfish *Silurus glanis*. *Journal of fish biology* **81**, 2223–34 (2012).

- Slavík, O., Maciak, M. & Horký, P. Shelter use of familiar and unfamiliar groups of juvenile European catfish *Silurus glanis*. *Applied Animal Behaviour Science* **142**, 116–123 (2012).
- Spence, R. & Smith, C. The Role of Early Learning in Determining Shoaling Preferences Based on Visual Cues in the Zebrafish, *Danio rerio*. *Ethology* **113**, 62–67 (2007).
- Swaney, W., Kendal, J., Capon, H., Brown, C. & Laland, K. N. Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour* **62**, 591–598 (2001).
- Tanner, C. J. & Jackson, A. L. Social structure emerges via the interaction between local ecology and individual behaviour. *The Journal of animal ecology* **81**, 260–7 (2012).
- Thünken, T., Waltschky, N., Bakker, T. C. M. & Kullmann, H. Olfactory self-recognition in a cichlid fish. *Animal cognition* **12**, 717–24 (2009).
- Utne-Palm, A. C. & Hart, P. J. B. The effects of familiarity on competitive interactions between threespined sticklebacks. *Oikos* **91**, 225–232 (2000).
- Van Dyk, D. A. & Evans, C. S. Familiar–unfamiliar discrimination based on visual cues in the Jacky dragon, *Amphibolurus muricatus*. *Animal Behaviour* **74**, 33–44 (2007).
- Warburton, K. & Lees, N. Species discrimination in guppies: learned responses to visual cues. *Animal Behaviour* 371–378 (1996).
- Ward, A. J. W., Axford, S. & Krause, J. Cross-species familiarity in shoaling fishes. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **270**, 1157–61 (2003).
- Winberg, S. & Olsén, K. H. The influence of rearing conditions on the sibling odour preference of juvenile Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.). *Animal Behaviour* **44**, 157–164 (1992).
- Wisenden, B. D. & Smith, R. J. F. 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 (1998).
- Wisenden, B. D. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **355**, 1205–8 (2000).
- Zenuto, R. R. Dear enemy relationships in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: the role of memory of familiar odours. *Animal Behaviour* **79**, 1247–1255 (2010).