

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: Zemědělská specializace (B4106)

Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů

Katedra: Katedra biologických disciplín

Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Struktura osobnostních rysů u potomstva

Vedoucí bakalářské práce: doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

Konzultant bakalářské práce: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

Autor bakalářské práce: Patrik Janda

České Budějovice, 2016

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných zemědělskou fakultou – elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne

.....

Patrik Janda

Poděkování:

Rád bych poděkoval doc. Františku Sedláčkovi za veškerou pomoc a cenné rady při psaní této práce, za pomoc při zpracování výsledků, za jeho ochotu, pochopení a především za čas, který se mnou strávil. V neposlední řadě chci poděkovat také své rodině, která za mnou vždy stála a ve všech situacích mě podpořila.

Abstrakt

Úkolem této práce bylo sestavit chovné páry živorodek Endlerových (*Poecilia wingei*), stanovit jejich osobnostní rysy („shy“ a „bold“). Poté od těchto párů odchovat potomstvo, u kterého jsem stanovoval téže osobnostní rysy jako u jejich rodičů pomocí stejného postupu. Nakonec by měla být zhodnocena skladba sledovaných osobnostních rysů v potomstvu, porovnána se stavem u rodičů a vypočítána jejich dědivost.

Osobnostní rysy byly stanoveny pomocí modifikovaného „Open field“ testu (test otevřeného prostředí) kombinovaného s tzv. standard emergence testem (test pro měření doby potřebné k opuštění bezpečného úkrytu). Na základě naměřených dat došlo k rozdělení jedinců na „shy“ a „bold“ jedince. Poté byly složeny „shy“, bold a kombinované páry (pár „shy“ byl složen ze dvou jedinců „shy“, pár „bold“ ze dvou jedinců „bold“ a kombinovaný pár vždy z jednoho jedince „shy“ a jednoho jedince „bold“). Po odchování potomků těchto párů byly stejným způsobem určeny jejich osobnostní znaky („shy“ a „bold“). Vyhodnocením výsledků byla spočítána dědivost těchto znaků. Při tomto experimentu byla navíc sledována u každého jedince i preference pozice ve sloupci vody při vložení do experimentálního akvária. Dále jsem zjišťoval, zda lze zvýšit počet potomků složením aktivnějšího („bold“) páru, méně aktivního („shy“) páru nebo jejich kombinací.

Klíčová slova: osobnostní rysy, shy-bold kontinuum, živorodka Endlerova, „Open field“ test

Abstract

The aim of this work was to build breeding pairs of Endler's guppy (*Poecilia wingei*), to determine their characteristic traits ("shy" and "bold"). Then to breed offspring from these pairs, in which the same personality traits were determined using identical procedure. Finally, the composition of personality traits observed in the offspring were evaluated, consequently, compared to their parents, their heritability was calculated.

Personality traits were determined using a modified "Open Field" test (test of open environment) combined with the so-called standard emergency test (test for measuring the time required to leave the safe shelter). Based on the measured data individuals were divided into "shy" and "bold". Then they composed "shy", „bold“ and combined pairs (a pair of "shy" was composed of two "shy" individuals, a pair of "bold" of two "bold" individuals and a combined pair was composed of one "shy" individual and one "bold " individual). After breeding offspring of these pairs, their personality traits ("shy" and "bold") were determined in a similar way. By evaluating the results, the heritability of these traits was calculated. Moreover, during this experiment, individual preferences and positions in the column of water were also monitored when inserted into an experimental aquarium. I also examined whether it is possible to increase the number of offspring by creating a more active ("bold") pair, a less active ("shy") pair or a combined pair.

Keywords: personality traits, shy-bold continuum, Endler's guppy, "Open Field" test

OBSAH

| | |
|--|----|
| 1. ÚVOD | 10 |
| LITERÁRNÍ PŘEHLED | 11 |
| 2. OSOBNOSTNÍ RYSY CHOVÁNÍ U ZVÍŘAT | 11 |
| 2.1 Definice osobnosti a současné systémy osobnostních rysů | 11 |
| 2.2 Shy-bold kontinuum | 11 |
| 2.3 Fast-slow kontinuum | 12 |
| 2.4 „Coping style“ | 12 |
| 2.5 Behaviorální syndrom | 13 |
| 3. PŘÍČINY VARIABILITY OSOBNOSTNÍCH RYSŮ | 14 |
| 3.1 Vliv prostředí | 14 |
| 3.2 V prenatálním období | 14 |
| 3.3 V postnatálním období | 15 |
| 3.4 Sociální prostředí | 17 |
| 3.4.1 Ovlivnění chování hrou a zvědavostí | 17 |
| 3.4.2 Alternativní reprodukční taktiky | 18 |
| 3.5 Stres | 18 |
| 3.6 Genetická determinace | 19 |
| 3.7 Metody stanovení osobnostních rysů – „Open field“ test | 20 |
| 4. MATERIÁL A METODIKA | 21 |
| 4.1 Ryby a podmínky chovu | 21 |
| 4.2 „Open field“ test a následné párování | 21 |
| 4.3 Statistické zpracování dat | 22 |
| 5. VÝSLEDKY | 24 |
| 5.1 Jak velká část z celkové fenotypové variance je podmíněna variabilitou genetické informace v populaci? | 24 |
| 5.2 Vyskytuje se u studovaného druhu vnitrodruhová variabilita mezi rodinami? | 24 |
| 5.3 Preferuje studovaný druh po vložení do experimentálního akvária nějakou pozici ve svisle rostoucí rostlině? | 25 |
| 5.4 Ovlivňují osobnostní rysy jedinců úspěšnost odchovu svých potomků? | 25 |

| | |
|---|----|
| 6. DISKUZE | 27 |
| 6.1 Průběh pokusu | 27 |
| 6.2 Jak velká část z celkové fenotypové variance je podmíněna variabilitou genetické informace v populaci? | 27 |
| 6.3 Vyskytuje se u studovaného druhu vnitrodruhová variabilita mezi rodinami? .. | 28 |
| 6.4 Preferuje studovaný druh po vložení do testovacího akvária nějakou pozici ve svisle rostoucí rostlině? | 29 |
| 7. ZÁVĚR | 31 |
| 8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY | 32 |
| 9. SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK | 38 |
| 10. PŘÍLOHA | 39 |

1. ÚVOD

Dříve bylo pohlíženo na jedince jako zástupce konkrétního druhu a osobnost těchto jedinců byla opomíjena. V dnešní době by však mělo být na veškeré živočichy pohlíženo zcela jiným způsobem. Stejně jako u člověka je i jakýkoli zvířecí jedinec unikátní individuum. To je dáno jedinečnými osobnostními rysy každého živočicha. Právě tyto osobnostní rysy se tak v posledních desetiletích stávají předmětem výzkumů. Tato práce je zaměřena na zkoumání některých z těchto rysů.

Pro zkoumání osobnostních rysů (především bázlivosti) jsem použil živorodku Endlerovu (*Poecilia wingei*). Na tomto druhu byl již proveden výzkum, který byl zaměřen na vliv zkušenosti v kombinaci s vlivem sociálního prostředí (Řežucha & Reichard, 2014). Dalším důvodem, proč jsem si vybral tento druh je, že k provedení experimentu jsem musel odchovat poměrně velké množství potomků a tento druh živorodé ryby se velmi ochotně množí.

Cílem mojí práce bylo provést jednoduchý experiment, v němž budou nejprve připraveny chovné páry živorodky Endlerovy v samostatných akváriích (v ideálním případě 50 párů). U těchto rodičovských párů stanovit jejich osobnostní rysy („shy“ a „bold“) na základě „Open field“ testu modifikovaného pro vodní prostředí kombinovaného se „standard emergence“ testem. Také u následně narozených mláďat stanovit osobnostní rysy („shy“ a „bold“) na základě tohoto OF testu. Ze získaných dat jsem měl zhodnotit skladbu sledovaných osobnostních rysů v potomstvu, porovnat tyto rysy se stavem u rodičů a vypočítat jejich dědivost.

LITERÁRNÍ PŘEHLED

2. OSOBNOSTNÍ RYSY CHOVÁNÍ U ZVÍŘAT

2.1 Definice osobnosti a současné systémy osobnostních rysů

Osobnost (personalita) je nejčastěji definována jako souhrn, souvislost nebo propojení charakteru, temperamentu, konstitučních vlastností a také schopností jedince (Cakirpaloglu, 2012). Povahy, někdy také označované jako osobnostní rysy, jsou všeobecně uznávány v celé živočišné říši (Yerkes, 1939; Wilson et al. 1993; Gosling et al., 1999; Fraser et al., 2001; Gosling, 2001; Réale et al., 2003; Dingemanse et al., 2004; Sih et al., 2004; Dall et al., 2004; Svartberg et al., 2005; Dingemanse et al., 2005; Réale et al., 2007). Každý jedinec se díky své osobnosti odlišuje od ostatních jedinců v populaci (Réale et al., 2007). V behaviorálních studiích se můžeme často setkat s pojmem behaviorální syndrom, ze kterého je patrné, že určitá chování jedinců spolu mohou korelovat. Například odvaha jedince může korelovat s jeho agresivitou (Fresneau et al., 2014).

V současnosti rozeznáváme dva koncepty osobnosti (Réale et al., 2010). Jedním z těchto konceptů je „broad sense personality concept“ (zvířecí osobnost v širším slova smyslu). Tento koncept je založen na konzistentních inter-individuálních rozdílech ve vybraném druhu chování (např. reakce na predátora) a používá se často ve studiích, které se zabývají vlivem selekce na evolučně významná chování. Druhým konceptem je „narrow sense personality concept“ (zvířecí osobnost v užším slova smyslu). Tento koncept pracuje s osobnostními rysy (soubory vzájemně korelovaných chování), utvářejícími dohromady mnohorozměrnou charakteristiku psychických vlastností každého jedince (Réale et al., 2007).

Osobnostní rysy zvířat jsou důležité pro pochopení životních strategií zvířat a přispívají k našemu pochopení mechanismů souvisejících se zachováním fenotypové a genotypové variability v rámci populací zvířat (Dall et al., 2004). Široká fenotypová variace u zvířecích osobnostních rysů mezi členy populací naznačuje, že místo toho, aby tyto variace znaků během evoluce zanikly, byly přirozeným výběrem zachovány (Wilson, 1998).

2.2 Shy-bold kontinuum

Koncept shy-bold kontinuum se uplatňuje především v lidské psychologii, ze které byl převzat, a uplatnil se i v mnoha zvířecích studiích. U ryb našlo toto

kontinuum uplatnění např. na slunečnici pestré (*Lepomis gibbosus*; Wilson et al., 1993) nebo na dániu pruhovaném (*Danio rerio*; Oswald et al., 2013). Tento koncept se vymezuje individuálními rozdíly v reakcích zvířat na nově vzniklé situace. Toto vymezení si představme jako osu, u které je krajní bod z jedné strany reprezentován bázlivými jedinci (jedinci „shy“) a krajní bod na opačné straně reprezentován odvážnými jedinci (jedinci „bold“). Rozdíl mezi nimi je takový, že jedinci „shy“ jsou při vzniku nové situace bázliví a většinou neaktivní oproti jedincům „bold“, kteří rychleji reagují na nový podnět a snaží se jej i přes možné riziko prozkoumat (Coleman et al., 1998). Tento individuální rys každého jedince zůstává většinou po celou dobu vývoje stabilní, proto s velkou pravděpodobností budou jedinci, kteří se v mládí projevovali jako „bold“, projevovat jako „bold“ i v pozdějších fázích vývoje. To samé platí o jedincích „shy“ (Kagan et al., 1987).

2.3 Fast-slow kontinuum

Koncept fast-slow kontinuum vychází ze studií, provedených na sýkorách koňadrách (*Parus major*), u nichž byla sledována aktivita v neznámém prostředí (Dingemanse et al., 2004). Testována byla ručně dokrmená mláďata, která byla na základě rychlosti jejich reakce na nový podnět selektována na jedince „fast“ (reagující rychle) a jedince „slow“ (reagující pomalu, Drent et al., 2003). Jedinci s osobnostními rysy „fast“ rychleji explorigují nové prostředí, častěji se vystavují riskantním situacím než jedinci „slow“ (Dingemanse et al., 2004).

2.4 „Coping style“

Dalším konceptem, uplatňujícím se v lidské psychologii i v mnoha zvířecích studiích, je „Coping style“. Tento koncept lze definovat jako soubor behaviorálních a fyziologických reakcí na stresové situace. Povaha těchto reakcí zůstává neměnná v různých situacích a v čase, a proto jsou tyto reakce unikátní pro daného jedince (Koolhaas et al., 1999).

Koncept „Coping style“ byl použit při studiích např. u myší domácích (*Mus musculus domesticus*), které byly na základě latence útoku selektovány do dvou linií. Jednu linii tvořili rychle útočící jedinci („short attack latency“) a druhou linii tvořili pomalu útočící jedinci („long attack latency“). Rychle útočící jedinci vykazovali vyšší míru agresivity a byli schopni rychleji prozkoumávat nové prostředí oproti pomalu útočícím jedincům (Benus et al., 1989).

2.5 Behaviorální syndrom

Tento behaviorální koncept je v širším slova smyslu využíván u sledování individualit na úrovni jednotlivých chování. Jsou zde zjišťovány vzájemné vztahy mezi jednotlivými chováními. Tento koncept se uplatnil např. u studie provedené na koljuškách tříostných (*Gasterosteus aculeatus*). Bylo zjištěno, že u populace těchto ryb, které žijí v prostředí s vysokým predacním tlakem, společně koreluje jejich agresivita, aktivita i explorační chování. To však nelze říci o populacích vyskytujících se v prostředí s nízkým predacním tlakem (Dingemanse et al., 2007). Vysoce agresivní jedinci jsou v prostředí se silným kompetičním tlakem zvýhodněni, ale jsou znevýhodněni v prostředích se silným predacním tlakem, v nichž je důležitá zvýšená míra pozornosti a opatrnosti (Sih et al., 2004).

3. PŘÍČINY VARIABILITY OSOBNOSTNÍCH RYSŮ

Příčiny variability osobnostních rysů a chování jedinců mohou být nejrůznějšího charakteru. V následujících kapitolách jsem se zaměřil především na vliv prostředí a neméně důležitou genetickou stránku jedince. K jednotlivým tématům jsem se snažil uvést vždy nějaký příklad či provedený experiment, který dokazuje uvedené příčiny ovlivnění chování jedinců.

3.1 Vliv prostředí

Prostředí může v poměrně velkém rozsahu ovlivnit osobnostní rysy jedinců a s nimi související chování (Řežucha, 2014). K ovlivnění může dojít jak v prenatálním období (kapitola 3.2), tak zejména v postnatálním období fáze vývoje (kapitola 3.3), kde dochází k ovlivnění především sociálním prostředím (kapitola 3.4), ale i širším okolním prostředím, které jedince obklopuje (Veselovský, 2005).

3.2 V prenatálním období

Již během prenatálního vývoje je schopen zárodek přijímat informace, které mohou výrazně ovlivnit celé jeho budoucí chování. U ptáků, krokodýlů a některých druhů hmyzu je známa jakási synchronizace při líhnutí. Tato synchronizace líhnutí je velice významná z hlediska bezpečnosti potomstva a je způsobena pohyby zárodků a následnými otřesy vajec, které se v hníždě těsně dotýkají. Experimentem bylo dokázáno, že vzájemný kontakt vajec jak hlasový, tak i pomocí otřesů, urychluje růst těch zárodků, které se vyvíjejí pomaleji, a naopak zpomaluje vývoj pokročilejších jedinců (viz např. Veselovský, 2005).

Gottlieb et al. (1962) píše, že zárodky reagují na hlas své matky již pět dnů před vylíhnutím. Uvedený autor provedl náročný experiment. Operativním zákrokem nanesl lep na hlasové vazy, aby tak některá kachňata zbavil hlasu. Tyto zárodky izoloval od ostatních sourozenců a matky, aby nemohly slyšet hlas sourozenců ani svůj hlas. Po vylíhnutí zkoumal reakci kachňat na druhově typický hlas jejich matky. Oněmělá kachňata nebyla schopna rozlišit hlas svého druhu, a dokonce si ho pletla s hlasem slepice. Při zopakování experimentu v době, kdy zárodky protrhly papírovou blanku a mohly tak dobře slyšet svůj hlas, reagovala kachňata i po oněmění jednoznačně na hlas své matky.

Savčí embryo je však před vnějšími vlivy chráněno mnohem důkladněji než zárodky ptáků a plazů. I zde však může např. stres nebo jiný fyziologický stav matky ovlivnit porod, ale i chování potomků. Podle studií na hlodavcích a primátech

jsou takto postižená mláďata mnohem bázlivější k novým podnětům v prostředí a je postiženo i jejich sexuální chování (viz např. Veselovský, 2005). V děloze savců mohou být vyvolány fyziologické, morfologické, ale i behaviorální změny testosteronem, který produkují samčí zárodky, a který difunduje membránami sousedních zárodků. Tento jev je označován jako *Intrauterine Position Effect* (IUP; Ryan et Vandenberg, 2002). Pomocí IUP dochází k ovlivnění samic i samců. Během prenatálního vývoje jsou samice, které se vyvíjejí mezi dvěma nebo více samci, více ovlivněny testosteronem, než samice vyvíjející se vedle jednoho nebo žádného samčího zárodku (vom Saal et Bronson, 1980).

3.3 V postnatálním období

V postnatálním období jedinců může docházet k ovlivnění jejich osobnosti mnoha různými faktory (Franck, 1996). Jedním z těchto faktorů je habituace. Habituace (návyk) je nejjednodušší a nejzákladnější forma zkušeností závislé plasticity a spočívá v krátkodobém utlumení pohotovosti k jednání, které může být upevněno dalším učebním procesem (Thompson et al., 1966). Je přítomna téměř u všech živočichů od améby až po člověka. Typ habituace vyskytující se u jednobuněčných organismů, kterým chybí centrální nervový systém, se musí lišit od typu habituace u vyšších obratlovců, jejichž behaviorální reakce jsou z velké části ovládané z mozku (Turatto et al., 2016). Jestliže neposilujeme tuto reakci nějakou odměnou, často to vede k postupnému odeznívání reakce na daný podnět. Např. každodenní krmění a kontakt s chovanými zvířaty přispívá ke snížení jejich bázlivosti. Snížení reakce může spočívat na adaptaci na straně receptoru nebo na svalové únavě (viz přehled Franck, 1996).

Thompson et al. (1966) píše, že když určitý podnět vyvolá reakci, opakovaná aplikace stimulu má pak za následek sníženou odezvu. V případě, že je stimul blokován, odpověď má tendenci se v průběhu času obnovit – dochází tak ke spontánní obnově. Čím je rychlejší frekvence stimulace, tím rychlejší a výraznější je návyk. Výše zmínění autoři dále tvrdí, že jsou-li série habituačního tréninku a spontánní obnovy opakované, habituace se stane postupně rychlejší – dojde tak k zesílení návyku.

Snížení reakce na biologicky nevýznamný podnět může být vysvětlováno jako přizpůsobení, které chrání jedince před zbytečnými aktivitami. Jako příklad poslouží samci bojovnice pestré (*Betta splendens*), kteří si velmi intenzivně hájí svá hnízdní teritoria zejména před novými sousedy. Oproti novým sousedům, na které

intenzivně útočí, si na staré sousedy postupně zvykají (viz Franck, 1996).

U některých ryb (i jiných obratlovců), které tvoří stabilní páry, se můžeme setkat s efektem označovaným jako Coolidgeův efekt. Sameček reaguje na každou novou samičku zesíleným sexuálním chováním. U samců živorodých ryb druhu *Poecilia mexicana* zkoušejí kopulovat jen několikrát v případě, že jsou chováni se stejnou samičkou. Když vyměníme známou samičku za cizí, sexuální aktivita samečků rychle vzrůstá a následnou habituací se vrací zpět na výchozí úroveň (Franck, 1996).

Opakem habituace je senzitivizace, u které opakované spouštění určité reakce (např. na bolestivý podnět) směřuje k postupnému nárůstu reakce. Při negativním působení (např. ubližování), může dojít ke změně osobnostního rysu zvířete. Z nebojácného zvířete se tak může stát zvíře bojácné (viz Franck, 1996).

Důležitou funkci má i plasticita a selektivita. Plasticita je schopnost organismů přizpůsobit se prostředí. To je dáno schopností mozku udržet a integrovat nové informace z předchozích zkušeností, a to učením. Selektivita je schopnost a dovednost vybrat si ze shluků jevů nebo aktivit jev nebo činnost, mající v dané situaci prioritní význam. Nemalou roli zastupuje také pozornost, která je důležitá především pro vjemové učení (Fahle et al., 2002). Výzkumy v této oblasti ukázaly, že pozornost hraje hlavní roli při kontrole této formy zkušenosti (Ahissar et al., 1993).

Během ontogeneze se určité jednání jedinců zdokonaluje bez jakékoliv zkušenosti, aniž by měli jedinci možnost se tomuto jednání postupně naučit. Tento proces se nazývá zrání (maturation) a spočívá v postupném uzrácím procesu v centrální nervové soustavě. Byl proveden experiment s pulci, u nichž byl sledován proces zrání u schopnosti plavat. Jedna populace byla trvale udržována ve slabé narkóze, která měla tlumit jejich pohyb. Po přerušení podávání narkotických látek se tyto jedinci rozplavali stejně dokonale jako kontrolní jedinci (viz např. Veselovský, 2005).

V postnatálním období dochází k ovlivnění osobnostních rysů jedince také učením. Je to proces, který modifikuje vrozenou genetickou výbavu na konkrétní podmínky. Díky takto získaným informacím dokáže jedinec rychleji a účinněji reagovat na situace v okolním prostředí (např. při hledání potravy nebo reakci na výskyt nepřítele). Učením získané adaptace jsou uloženy centrální nervovou soustavou jednotlivce a musí být v každé generaci opět získány, na rozdíl

od vrozených adaptací, které se geneticky přenáší z rodičů na potomstvo. Učení je většinou vratný proces, díky kterému se tak může jedinec vždy znovu přizpůsobit změněným podmínkám v prostředí (Franck, 1996). Procesů učení existuje více různých typů (viz např. přehled Veselovský, 2005).

3.4 Sociální prostředí

Každé chování jedince je ve velké míře ovlivněno ostatními jedinci vlastního druhu – sociálním prostředím, zvláště pak u silně společenských druhů. Jedinci jsou do určité míry nuceni chovat se tak, jak jim okolí umožní (Bergmüller et al., 2007).

U sociálních živočichů lze nalézt velkou pestrost společenských svazků, které jsou často spojeny s řadou rituálů upevňujících celou sociální formaci. Jedním ze sociálních projevů jsou např. souboje. Výzkumy poukazují na to, že souboje mezi nepříbuznými jedinci mohou končit těžkými zraněními nebo dokonce smrtí jednoho z bojujících soků, ale u příbuzných jedinců existují určité zábrany. Jiné výzkumy zase ukazují, že samci hazardující se svým životem velmi imponují samicím a mají větší reprodukční úspěch (viz přehled Veselovský, 2005). Franck (1996) uvádí, že v pokusu provedeném na mečovkách zelených (*Xiphophorus helleri*) bylo zjištěno, že u samců, kteří v souboji prohráli, byla naměřena 22,5krát vyšší hladina kortizolu vyplaveného z nadledvin oproti kontrolním jedincům. U vítězů byla tato hladina pouze 3krát vyšší. Před vypuknutím souboje se můžeme setkat se zastrašovacími chováními. U ryb se toto chování projevuje optickým zvětšením těla. Ryby roztahují své ploutve, které jsou často velmi nápadně barevné, nebo mohou odtáhnout i své pestře zbarvené skřele. Poté plavou vedle sebe pro zviditelnění a zesílení hrozby. Samci se také mohou zastrašovat vodní vlnou vzniklou prudkým pohybem ocasní ploutve, kterou míří proti soupeři. Agresivní chování plní v sociálním prostředí důležitou funkci. Zvyšuje pravděpodobnost udržení si vhodného potravního zdroje a svého teritoria, a zároveň dané chování zajišťuje rovnoměrné rozptýlení určité populace (hejna, stáda) po celém prostoru vhodného biotopu. Své teritorium si pak jedinci značí různými způsoby (viz např. Veselovský, 2005). Zajímavý způsob značení teritoria používají paúhoři električtí (*Electrophorus electricus*) nebo afričtí rypouni z čeledi Mormyridae. Tyto ryby mají v ocasní svalovině elektrické orgány vytvářející elektrické pole, které využívají při značení svých teritorií (Nelson, 2006).

3.4.1 Ovlivnění chování hrou a zvědavostí

Pomocí zvědavého exploračního chování jedinci objevují nové zdroje potravy, učí se rozpoznávat nebezpečí, hledají a pamatují si úkryty a získávají mnoho

dalších cenných zkušeností. Průzkumné chování (explorace) může plynule přecházet do hravého chování. Toto chování je vyvinuto především u mláďat. Jedinec díky těmto hrám upevňuje druhově specifické prvky chování. Tyto hry tak mohou mít nejrůznější charakter. Jako příklad můžeme uvést bojové hry, hry na lov a získávání potravy, hry na rozmnožování, péči o potomstvo a mnoho dalších (viz Franck, 1996).

3.4.2 Alternativní reprodukční taktiky

Sbírání sociálních a sexuálních zkušeností zahrnuje zpětnou vazbu v podobě reakce samice na samcovo chování (Řežucha, 2014). U samců, kteří se snaží spářit se se samicí, můžeme pozorovat alternativní reprodukční taktiky (ART). Samci se tak snaží maximalizovat svůj reprodukční úspěch při páření nebo oplodňování gamet u druhů s vnějším oplozením. Jedním ze systému ART je „guarder (courter)“ vs. „non-guarder (sneaker)“ komplex (Taborsky et al., 2008). „Sneaker“ (neteritoriální samec) se snaží oplodnit vajíčka samice nepozorovaně a často proti vůli samice, na rozdíl od teritoriálního samce („guarder“), který se samicí dvoří (Parker, 1974). Tyto taktiky jsou ovlivněny morfologickými znaky (Shuster et al., 1991), jeho konkurenty v sociální hierarchii (Chan et al., 1990), kondicí a věkem (Isvaran, 2005), environmentálními, ekologickými a demografickými faktory, které tyto jedince obklopují (Řežucha, 2014). Těmto taktikám se mohou jedinci naučit (Guevara-Fiore, 2012), nebo je mohou mít geneticky podmíněny (Lank et al., 1995).

3.5 Stres

Stres je bezesporu jedním z faktorů, které mohou více či méně ovlivnit osobnostní rysy a chování jedince. Stres můžeme definovat jako soubor reakcí organismu na okolní podmínky, které převyšují obvyklou normu. Jedinec se setkává se situacemi negativně působících faktorů, kterým nemůže uniknout. Tyto faktory jsou označovány jako stresory. Těmito stresory mohou být např. vysoká, nebo naopak nízká teplota, přílišné nahromadění jedinců stejného druhu, nenadálé překvapení nepřítelem a mnoho dalších (Toates, 1995).

Při mírném stresu dochází k vyvolání tzv. poplachové reakce organismu. Tato reakce je způsobena vyloučením hormonů adrenalinu, noradrenalinu a glukokortikoidů do krevního oběhu jedince. U tohoto jedince pak dochází ke zvýšení tepové frekvence, prohloubení dýchání a snaze opticky zvětšit objem těla, jako by se připravoval k obraně, útoku nebo úniku. Z hypofýzy se začne

vylučovat hormon ACTH (adrenokortikotropní hormon), který také potlačuje strach. Při hlubokém stresu dochází ke zvětšení objemu nadledvin až o 25 %. Tato fáze je označována jako všeobecný adaptační syndrom (general adaptation syndrom, GAS) a při dlouhodobém působení dochází u jedince ke zpomalení jeho růstu a poklesu pohlavní aktivity (viz např. Veselovský, 2005).

3.6 Genetická determinace

Soubor všech pozorovatelných vlastností a znaků organismu (fenotyp) vzniká činností genotypu (viz přehled Veselovský, 2005). Každý jedinec určité populace je geneticky jedinečný. Výjimkou však mohou být některá dvojčata nebo partenogeneticky vzniklé populace. Jedinci jsou většinou pro podstatnou část svých genů heterozygotní (Franck, 1996). Heterozygotnost populace má velký význam pro přežití určitého druhu. Jako příklad můžeme uvést, že při již 20 heterozygotních genech může vzniknout více než 1 milion různých gamet, a proto rekombinací vznikají vždy nová genetická individua (viz např. Veselovský, 2005).

Geny a prostředí společně řídí ontogenezi chování. Velikost podílu genů a prostředí na varianci určitého prvku chování můžeme odhadnout pomocí metod kvantitativní genetiky na podkladě selekčních pokusů, pomocí pokusů na dvojčatech nebo pomocí příbuzenských pokusů. Vypočtené hodnoty dědičnosti (angl. heridity values) slouží za měřítko heritability. Tato hodnota kolísá vždy mezi nulou a jednou. Jedna znamená, že variance je výlučně ovlivněna genetickým faktorem. Naopak nula znamená, že variace je plně ovlivněna prostředím. Poněvadž může být v různých populacích různá frekvence alel, je každá hodnota dědivosti vždy a pouze vázána na určitou populaci (viz Franck, 1996).

Rozdíly v chování rodičů budou geneticky určené, když určité prvky chování výchozích druhů bude možné jednoznačně identifikovat i u kříženců různých druhů (Franck, 1996). Jako příklad si můžeme uvést křížení dvou druhů tlamovců. Při zkřížení druhů rodu *Tilapia*, které kladou jikry do substrátu, s druhy tlamovců rodu *Oreochromis* nebo *Sarotherodon*, které pečují o jikry v ústní dutině, dochází k tomu, že kříženci generace F1 vykazují prvky péče o potomstvo obou rodičovských druhů ve zcela chaotickém sledu. Tyto ryby nejdříve naberou jikry do úst, ale poté je opět vyplivnou a ovívají je ploutvemi. Tito kříženci tak ale nejsou schopni ani při opakovaných snůškách vychovat potomstvo, protože jejich péče o potomstvo není specializovaná a jasně ukazuje genetickou vazbu (viz Franck, 1996; Veselovský, 2005).

Jako další příklad přenosu chování pomocí genů poslouží mezidruhové křížení druhu mečovky *Xiphophorus helleri* a jiného druhu mečovky *Xiphophorus montezumae*. Oba tyto druhy mají různé namlouvací taktiky. U mezidruhových kříženců těchto druhů se tok neprojevuje smícháním prvků obou druhů, ale probíhá postupně na různých úrovních sexuálního vzrušení. Stejného toku jako u *X. montezumae* dosahují samci kříženců při slabším sexuálním vzrušení. Při silnějším sexuálním vzrušení je tok určen prvky, které odpovídají toku druhu *X. helleri* (viz Franck, 1996).

Samice si může zvolit samce na základě tzv. genetické kompatibility. Samice si tak nemusí k páření vybrat samce, který je kvůli svým vlastnostem preferován většinou samic, ale může si vybrat samce, který je preferován jí samou díky tzv. kompatibilním genům (Neff et al., 2005). Kombinace těchto genů samce se samičími geny může zajistit např. vyšší životaschopnost potomstva a jejich rychlejší růst. Mezi tyto geny patří MHC geny (major histocompatibility complex), díky nimž je samice schopna na základě olfaktorických signálů upřednostnit samce, který má tyto geny od jejích genů odlišné (Agbali et al., 2010; Reichard et al., 2012).

3.7 Metody stanovení osobnostních rysů – „Open field“ test

U drobných zvířat, jako např. akvariálních ryb nebo hlodavců, používáme experimenty, ve kterých se mohou jedinci projevovat podle svých osobnostních rysů. V těchto testech můžeme pozorovat, jak daní jedinci projevují například odvahu v novém prostředí nebo jak reagují na nové podněty. Můžeme tak sledovat řadu prvků chování. U primátů a zejména u lidoopů se využívá spíše důkladného pozorování jedinců několika pozorovateli, kteří hodnotí pozorované behaviorální projevy formou jakýchsi dotazníků. Postup je tak podobný jako u psychologického šetření u lidí (Carere et al., 2004). U stanovování osobnostních rysů se však můžeme setkat s mnoha dalšími testy, jako jsou např. vyvýšený labyrint, Hole Board test, „Open field“ test a mnoho dalších.

Test otevřeného prostoru („Open field“ test) je behaviorální experiment, kterým je možné zjistit spontánní explorační aktivity a emocionální stability u zvířat. Principem tohoto testu je ohraničený, prázdný a nasvícený prostor, do něhož je umístěn sledovaný jedinec. Tento prostor však musí být větší než chovný box. Zvířata silně reagují na stresující podněty, které jsou v tomto testu zastoupeny silným nasvícením prostoru a neznámým prostředím (Hall, 1934). „Open field“ test se nejčastěji používá k behaviorálnímu testování u hlodavců (Hall, 1934). Lze ho však také modifikovat na vodní prostředí (Řežucha, 2014).

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1 Ryby a podmínky chovu

K experimentu byly použity uměle odchované živorodky Endlerovy (*Poecilia wingei*). Tyto živorodky jsem zakoupil od pana Ullmana (Pražská 185, Kožlany 331 44, okres Plzeň-sever; <http://www.milan-ullman.com/cs/domu.html>), který tyto ryby vykupuje od ostatních chovatelů nebo pěstíren akvarijních ryb. Zakoupení jedinci tedy nepocházeli z volné přírody. V přírodě se tento druh vyskytuje pouze na jediném místě, a to v poloslaném jezeře Laguna de los Patos v oblasti Cumaná ve Venezuele. Zakoupených 50 kusů samců a 50 kusů samic jsem choval po dobu šesti týdnů odděleně ve dvou šedesátilitrových akváriích. Byl jsem nucen takto jednat z toho důvodu, že některé samice mohly být spářeny již s některými samci. Doba březosti u těchto živorodek se pohybuje od tří po šest týdnů. Po absolvování modifikovaného „Open field“ testu na vodní prostředí, jsem samce a samice umístil do chovných akvárií. Jak probíhal „Open field“ test a následné párování, důkladně popisuji v další kapitole. K chovu *Poecilia wingei* jsem měl k dispozici 40 pětilitrových chovných akvárií, která byla 25 cm dlouhá, 15 cm široká a 15 cm vysoká. Každé patro s akvárií ve stojanu bylo osvětleno zářivkou Sun-Glo T8 o výkonu 15 W (stejně osvětlení jako u experimentálního akvária). Teplota v místnosti se pohybovala od 25 do 28 °C (vysoká teplota v místnosti byla způsobena vysokými letními teplotami). Na dno každého akvária jsem umístil 3 cm říčního písku. K zadní stěně akvária jsem zasadil vždy dvě rostliny rodu *Cryptocoryne*. Do střední části akvária jsem umístil loděnku Barbierovu (*Taxiphyllum barbieri*), která měla sloužit především jako úkryt pro potomstvo. U zadní stěny byl umístěn vzduchovací kámen, který byl napojen pomocí vzduchovacích hadiček na vzduchovací pumpu EHAIM air pump 200, která má výkon 50–200 litrů vzduchu za hodinu. Jednalo se o dostatečný přísun vzduchu, aby nedošlo k vyčerpání kyslíku ve vodě. Takto bylo zařízeno všech 40 akvárií. Všechna tato akvária byla umístěna ve stojanech. Stojan měl tři patra a do každého patra jsem umístil vždy pět těchto chovných akvárií.

4.2 „Open field“ test a následné párování

Rysy chování jsem zjišťoval pomocí modifikovaného „Open field“ testu (OFT) na vodní prostředí kombinovaného s tzv. standard emergence testem, pomocí kterého lze měřit čas potřebný pro opuštění úkrytu jedincem. Tímto testem jsem stanovil odvahu či bázlivost živorodek Endlerových – jeden ze stěžejních rysů (gradientů) chování. K experimentu jsem použil akvárium, které bylo 60 cm dlouhé,

30 cm široké a 30 cm vysoké. Osvětleno bylo 46 cm dlouhou zářivkou Sun-Glo T8 o výkonu 15 W. Uvnitř bylo umístěno topné těleso od firmy „MARINA“ o výkonu 50 W. Teplotu na tomto topném tělese jsem také nastavil na 25 °C, aby u ryb nenastal teplotní šok, který by mohl získané hodnoty zkreslit. Do středu akvária jsem umístil umělou rostlinku „Moneywort“ o délce 50 cm. Umělou rostlinu jsem zvolil záměrně. Živá rostlina by během tohoto experimentu rostla, takže by pro všechny jedince nebyly zajištěny standardní podmínky. Měření vždy započalo umístěním jedince do již popsaného akvária. Tyto jedince jsem přemísťoval pomocí akvaristické skleněné fajfky. Umístěný jedinec se schoval přímo do rostliny nebo nejbližšího okolí a po určitou dobu na tomto místě zůstal, než začal pomalými pohyby odplavávat z původního místa úkrytu. Dobu od vložení do prvního rozplavání jsem měřil na počítačových stopkách v programu „FreeStopwatch“. Zaznamenávána byla také poloha jedinců v úkrytu ve sloupci vody (pod hladinou, ve středu, u dna). K tomuto experimentu jsem náhodným výběrem vybral 40 kusů samic. Po zaznamenání času jsem každou samici umístil do jednoho ze čtyřiceti připravených, stejně zařízených chovných akvárií. Po změření časů a rozdělení těchto samic do chovných akvárií jsem provedl stejným způsobem toto měření se samci. Ty jsem po absolvování OFT rozdělil k samicím do chovných akvárií tak, že jsem nejdříve umísťoval samce s malou bázlivostí k samicím s malou bázlivostí, a samce s velkou bázlivostí k samicím s velkou bázlivostí. Tento počet však nebyl vyrovnaný, tak jsem některé zbylé jedince umístil tak, že k samicím s vyšší bázlivostí byli umístěni samci s nižší bázlivostí a naopak. Zcela stejný postup při stanovování osobnostního rysu (odvážný – bázlivý) byl aplikován také na mláďata narozená uvedeným 40 rodičovským párům.

4.3 Statistické zpracování dat

Nejdříve jsem se zaměřil na otázku: Jak velká část z celkové fenotypové variance je podmíněna variabilitou genetické informace v populaci? Použil jsem k tomu výpočet tzv. intraclass correlation coefficient (ICC) podle Hayese a Jekine (1997).

$$ICC(\tau) = \sigma_a^2 / (\sigma_e^2 + \sigma_a^2) \quad (1)$$

Naměřená data (doba /latence/ rozplavání všech potomků) jsem nejdříve zlogaritoval a počítal s těmito transformovanými daty. K získání potřebných mezivýsledků byla použita jednocestná ANOVA, kde faktorem byla příslušnost

k rodině – viz data v tabulce (v příloze). Poté jsem získané hodnoty podle Hayese a Jekine (1997) dosadil do vzorce níže.

$$\sigma_a^2 = (MS - \sigma_e^2) / K \quad (2)$$

„MS“ (mean square) je průměrný čtverec, „ σ_e^2 “ je rozptyl způsobený náhodnou chybou, „K“ je počet náhodně vybraných potomků z každé rodiny (aby co nejvíce rodin bylo reprezentováno stejným počtem) – tedy 5. Výsledkem byla hodnota „ σ_a^2 “ – rozptyl způsobený faktorem – rodinou, kterou jsem dále dosadil spolu s dalšími potřebnými hodnotami do vzorce (1). Abych dosáhl hodnoty heritability (h^2), musel jsem výslednou hodnotu ICC(τ) vynásobit dvěma, protože platí, že $h^2 = \tau^2$ (Falconer, 1981). Dále jsem vnitrodruhovou variabilitu (mezi rodinami) demonstroval graficky – viz Graf 1. Použita byla stejná data, která jsem použil pro výpočet heritability. Rodiny jsem v tomto grafu seřadil vzestupně tak, aby byl dobře vidět rozdíl mezi nimi. Protože i přes logaritmickou transformaci nebylo dosaženo normálního rozložení hodnot, byl použit Kruskal-Wallisův test.

Při vkládání ryb do akvária jsem dále zaznamenával u každého jedince, jakou zaujal pozici ve sloupci vody (dno akvária v okolí rostliny, střed rostliny, vrchol rostliny).

Vedle uvedených behaviorálních dat jsem také zjišťoval, zdali mohou osobnostní rysy jedinců v následně složených chovných párech ovlivnit úspěšnost odchovu svých potomků. Postupoval jsem následovně. Nejdříve jsem potřeboval rozdělit jednotlivé páry na páry „shy“ a páry „bold“. Spočítal jsem průměrnou hodnotu z naměřených časů samců a následně samic. Pokud měl samec naměřený čas pod průměrnou hodnotou všech naměřených časů samců, označil jsem ho jako „bold“ jedince, pokud byla hodnota vyšší, byl označen jako „shy“ jedinec. Tímto způsobem jsem postupoval také u samic. Kde byl v chovném páru označen samec jako „bold“ i samice jako „bold“, byl i pár označen jako „bold“. U „shy“ jedinců tomu bylo obdobně. Stalo se však, že se v páru vyskytl jeden jedinec „shy“ a druhý „bold“. Tyto páry jsem pak označil jako kombinované. K hodnocení vlivu kombinace osobnostních rysů na odchov mláďat byl použit X^2 -test. Všechny výpočty jsem prováděl v programu STATISTICA 12 a Microsoft Excel.

5. VÝSLEDKY

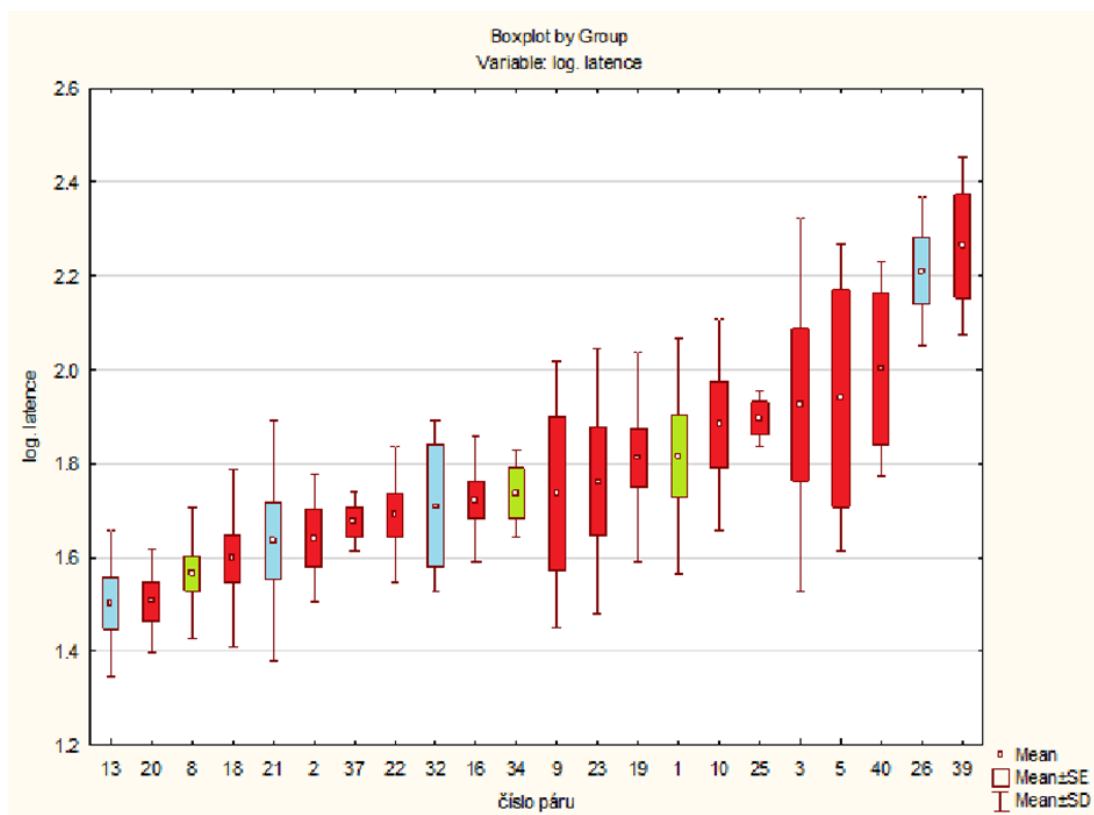
5.1 Jak velká část z celkové fenotypové variance je podmíněna variabilitou genetické informace v populaci?

V programu STATISTICA 12 jsem spočítal z vložených zlogaritmovaných dat potřebné hodnoty pro další výpočty ($MS = 0,2398$; $\sigma_e = 0,0513$; $K = 5$). S dosazením těchto hodnot do vzorce $\sigma_a^2 = (MS - \sigma_e^2) / K$ jsem dostal výsledek $\sigma_a^2 = 0,0377$. Po dosazení této hodnoty spolu s dalšími hodnotami do vzorce $\tau = \sigma_a^2 / (\sigma_e^2 + \sigma_a^2)$ jsem dosáhl výsledku $\tau = 0,4236$ (42,4%). Pro výpočet heritability platí vzorec $h^2 = \tau^2$. Z toho plyne, že dosažená heritabilita je 84,8 %.

5.2 Vyskytuje se u studovaného druhu vnitrodruhová variabilita mezi rodinami?

Bylo zjištěno, že mezi jednotlivými rodinami u tohoto studovaného druhu se vyskytuje výrazná vnitrodruhová variabilita.

Kruskal-Wallisův test: $H_{(21, n = 146)} = 61,6099$; $p = 0,00001$) – viz Graf 1 se zlogaritmovanými hodnotami, směrodatnými odchylkami (SD) a středními chybami průměrů (SE).

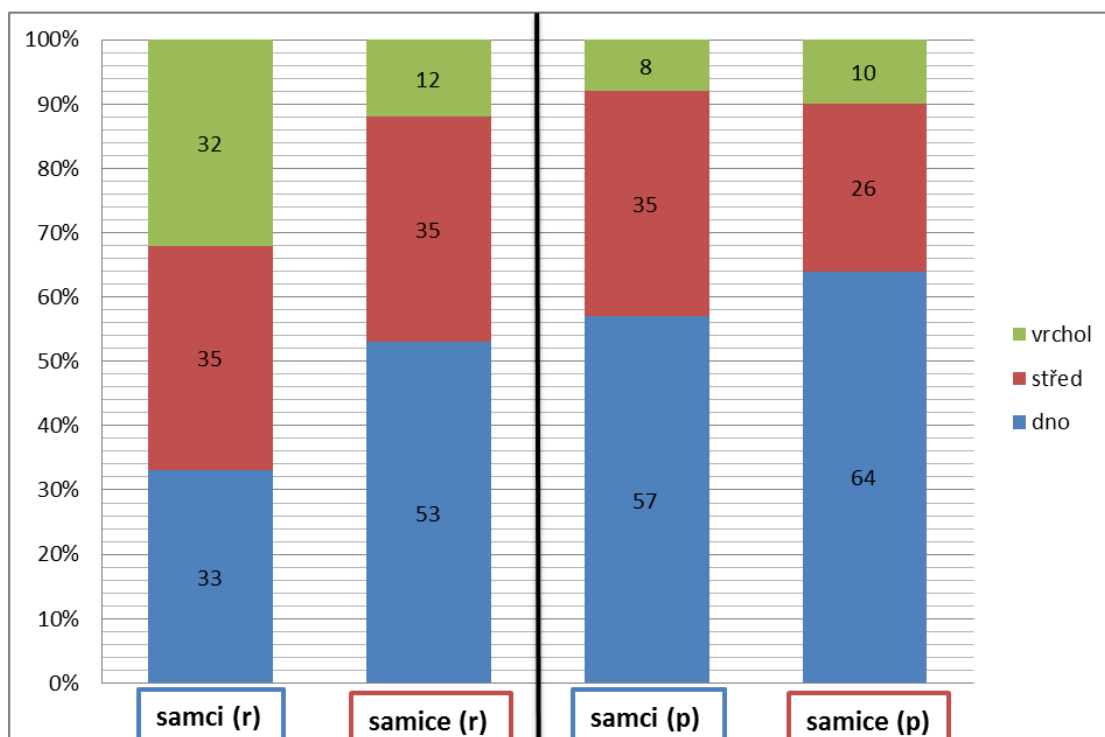


Graf 1: Variabilita mezi jednotlivými rodinami („shy“ páry – označeny modře, „bold“ páry – označeny červeně, kombinované páry – označeny zeleně)

5.3 Preferuje studovaný druh po vložení do experimentálního akvária nějakou pozici ve svisle rostoucí rostlině?

Ve sloupci vody jsem kolem umístěné rostliny stanovil tři pozice. U zakoupených jedinců preferovali samci všechny tři pozice přibližně stejně. Samců, kteří preferovali úkryt u dna akvária v blízkosti rostliny, bylo 33 %. Střed pak preferovalo 35 % samců a vrchol rostliny preferovalo 32 % samců. Samice dávaly přednost dnu akvária v blízkosti rostliny v 53 % případů. Střed preferovalo 35 % samic a vrcholu rostliny dávalo přednost zbylých 12 % samic.

Potomstvo těchto ryb však preferovalo jednoznačně dno akvária v blízkosti rostliny. Samci dávali přednost dnu v 57 % případů. Střed preferovalo 35 % jedinců a vrchol rostliny zbylých 8 % samců. U samic tomu bylo následovně. Dno akvária v blízkosti rostliny preferovalo 64 %, střed 26 % a vrchol rostliny 10 % samic. Pro lepší přehlednost jsem vše zanesl do grafu (viz Graf 2).



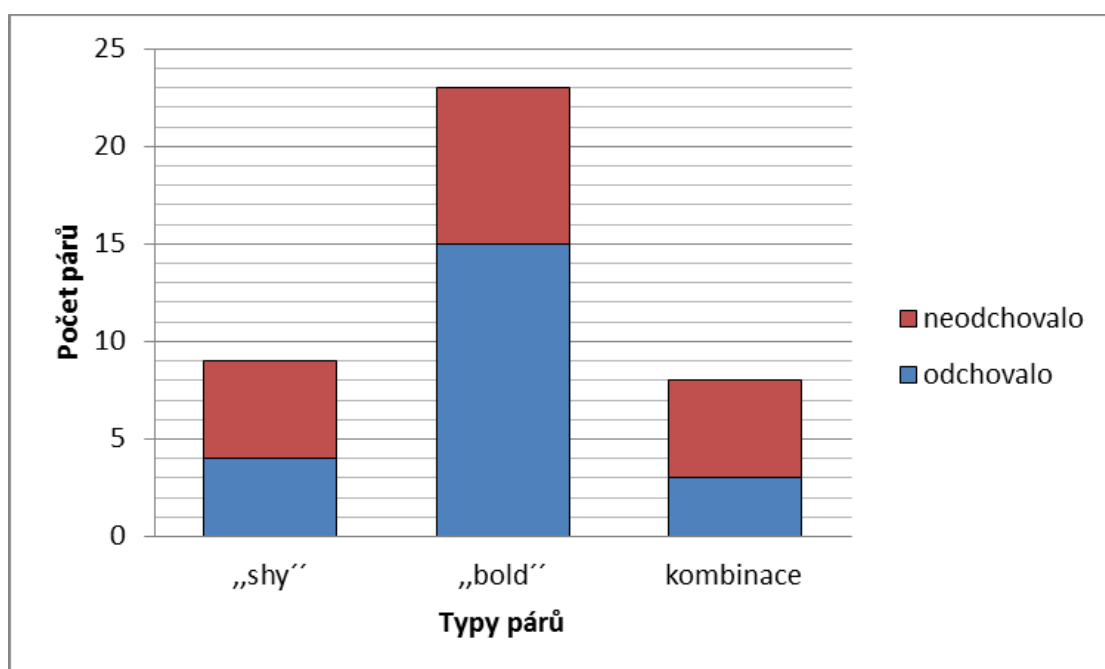
Graf 2: Srovnání samců a samic v preferenci vrcholu, středu a dna akvária mezi rodiči (r) a jejich potomky (p)

5.4 Ovlivňují osobnostní rysy jedinců úspěšnost odchovu svých potomků?

Chovné páry jsem rozdělil na „shy“, „bold“ a páry kombinované. Toto rozdělení jsem stanovil pomocí průměrného času všech chovných samců, který byl 100,2 s, a průměrného času všech chovných samic, který byl 126,2 s. Z celkového počtu čtyřiceti chovných párů bylo tedy 9 párů označeno jako „shy“, 23 párů jako

„bold“ a zbylých 8 párů jako kombinované. V těchto kombinovaných párech byl vždy jeden jedinec „shy“ a druhý „bold“.

Z Grafu 3 je patrné, že z celkového počtu 9 párů „shy“ odchovaly mláďata 4 páry a 5 jich mláďata neodchovalo. Z 23 párů „bold“ odchovalo 15 párů a 8 jich neodchovalo. Z kombinovaných 8 párů odchovalo 3 páry. Žádné potomstvo neodchovalo 5 párů.



Graf 3: Množství „shy“, „bold“ a kombinovaných párů, které odchovaly a neodchovaly své potomstvo

Průměrný počet odchovaných potomků u „shy“ párů byli 3 jedinci (výsledná průměrná hodnota byla 2,8). U „bold“ párů 4 jedinci (výsledná průměrná hodnota byla 4,3) a u kombinovaných párů 3 jedinci (výsledná průměrná hodnota byla 3,1).

Pro ověření průkaznosti, zdali se jednotlivé typy párů liší, jsem použil chí-kvadrát (χ^2). Nulová hypotéza zní: Všechny typy párů se od sebe neliší. Výsledná hodnota χ^2 je 5,013 (kritická hodnota testového kritéria pro 2 stupně volnosti na 95% hladině významnosti je 5,991). Hypotézu nebylo možné zamítnout. Jednotlivé typy párů se od sebe v tomto případě neliší.

6. DISKUZE

6.1 Průběh pokusu

Tento experiment bylo nutné provést s dostatečným počtem jedinců pro získání co nejvíce dat. Doporučený počet byl 50 párů. Těchto 50 párů jsem zakoupil, ale kvůli omezenému prostoru a finančním důvodům jsem mohl držet odděleně pouze 40 párů. Chovné prostory i podmínky chovu těchto párů jsem se snažil dodržovat stejné, abych maximálně eliminoval větší ovlivnění v chování některých jedinců okolním prostředím než u jiných. Nelze však zajistit, aby došlo k odstranění všech ovlivňujících faktorů. Toto se týká např. umístění akvárií v prostoru.

Než jsem jednotlivé jedince spároval, držel jsem samce a samice odděleně po dobu šesti týdnů. Evans et al. (2001) uvádí, že u příbuzných živorodek duhových (*Poecilia reticulata*) platí tzv. priorita posledního samce, což znamená, že samička zplodí většinou potomstvo samce, se kterým se pářila naposled. Očekával jsem tedy, že u živorodek Enderlových tomu bude také tak. Abych si byl ale jistý, tak jsem každé pohlaví choval do spárování odděleně, aby v případě, že byly nějaké samice před zakoupením spářeny s jinými samci, mohly tyto samice porodit, a poté mohlo dojít k oplodnění jim přiděleným samcem.

V zadání této práce bylo uvedeno, že experiment bude proveden pomocí modifikovaného „Open field“ testu. Tento test byl však zkombinován s tzv. „standard emergence“ testem. Pomocí tohoto testu se dá měřit doba, kterou jedinec potřebuje k opuštění úkrytu, což bylo vhodnější k zjištění osobnostních rysů („shy“ a „bold“).

Oswald et al. (2013) použili jako hlavní kritérium k rozdělení jedinců na „shy“ a „bold“ pozici ryb v horizontálním směru. Pokud se jedinci vyskytovali v přední části akvária (blíže k pozorovateli), byli označeni jako „bold“, jedinci, zdržující se u zadní stěny akvária (dále od pozorovatele), byli označeni jako „shy“. Já použil k tomuto rozdělení průměrnou dobu, kterou jedinci potřebovali k opuštění úkrytu. Jedinci, kteří opustili úkryt rychleji, než byla tato průměrná doba, byli označeni jako „bold“. Těm, co to trvalo déle, byli označeni jako „shy“.

6.2 Jak velká část z celkové fenotypové variance je podmíněna variabilitou genetické informace v populaci?

Potomci mají v průměru 50 % genů shodných s geny rodičů (viz např. Veselovský, 2005). Osobnostní rysy by se tak měly přibližně z poloviny objevit i u jejich potomků. Z toho plyne, že osobnostní rysy a chování

by tak přibližně z poloviny měly být nějakým způsobem ovlivňovány – např. v prenatalní fázi hormony a v postnatalní fázi prostředím (vnějším prostředím, sociálním prostředím a dalšími vnějšími vlivy), které budou u každého jedince tvořit jeho specifickou povahu. McGue et al. (1998) uvádí, že heritabilita osobnostních rysů se pohybuje u lidí v rozmezí od 34–42%, u zvířat je toto rozmezí 0–63 % (van Oers et al., 2005). Z provedeného experimentu jsem zjistil, že u živorodky Endlerovy bylo sledované chování přenášeno pomocí genetické informace poměrně velkým podílem – 85 %. Zbýlých 15 % by mělo tvořit ovlivnění osobnostních rysů a chování jedinců nějakými dalšími vlivy. Výsledek je tedy poněkud vyšší, než je výše uvedené rozmezí, nicméně v tomto případě se jednalo o jeden jednoduše měřený parametr (latence v sekundách) u mláďat, která zůstala pohromadě s rodiči ve zcela stejných podmínkách. Individuálně modulující postnatalní vlivy se zde zatím zřejmě nestačily uplatnit. V souhlase s tím jsou také výrazné rozdíly mezi rodinami v Grafu 1.

Jedinci použítí k experimentu byli zakoupeni, a proto mohlo dojít k určitému ovlivnění jedinců nějakým způsobem ještě v době před nákupem. Tento neznámý faktor mohl případně zvýšit rozdílnost jednotlivých rodičů. I přes snahu kontaktovat prodejce, od něhož jsem tyto živorodky zakoupil, jsem se nedopátral, kde byli tito jedinci odchováni a za jakých podmínek. U odchovaného potomstva v této studii už byla jistota, že všichni potomci od všech chovných párů mají přibližně stejné podmínky po celé období růstu a nedošlo tak k selektivnímu ovlivnění.

Z časových důvodů byla rodičovská generace zakoupena a experiment proveden na těchto jedincích a jejich potomstvu. Pro zpřesnění výsledků by proto bylo vhodné, kdyby tento pokus mohl být zopakován na jedincích odchovaných od zakoupených jedinců a na jejich následných potomcích.

6.3 Vyskytuje se u studovaného druhu vnitrodruhová variabilita mezi rodinami?

Protože jsem nevěděl, zda jsou zakoupené ryby k sobě příbuzné, zjišťoval jsem, zda se u studovaného druhu vyskytuje vůbec nějaká vnitrodruhová variabilita mezi jednotlivými rodinami. Tato variabilita se nakonec prokázala být velmi výrazná.

Velkým problémem je zřejmě stanovení osobnostního rysů u rodičů, jejichž genetické vybavení se rozchází s chováním díky tomu, jak už bylo uvedeno – rybky pocházejí od různých zdrojů a zřejmě s nimi bylo dost rozdílně zacházeno. Neměli jsme se spoléhat na jedno měření latence průzkumu, které velmi spolehlivě zrcadlí osobnostní rysy (Riesch et al., 2009) a měli jsme jej asi ještě jednou prověřit, jakou

má opakovatelnost. Ale i tak bychom zřejmě zjistili, že má sice vysokou opakovatelnost, ale vazbu na geny bychom tím nezjistili, protože v postnatálním období byly osobnostní rysy výrazně modulovány, různě odchýleny od genetického základu.

6.4 Preferuje studovaný druh po vložení do testovacího akvária nějakou pozici ve svisle rostoucí rostlině?

Ward (1998) uvádí, že živorodka Endlerova je druh žijící především ve střední a vrchní části svého obydleného prostředí. Z tohoto tvrzení jsem usuzoval, že jedinci se při vložení do testovacího akvária schovají do rostliny v úrovni středu nebo jejího vrcholu. Ukázalo se, že především samice dávají přednost úkrytu u dna. U starších jedinců (v tomto experimentu původní rodičovská generace) a zejména dospělých samců se neprojevuje preference dna v takové míře, jako u jejich potomků. Toto chování může být zapříčiněno nezkušeností mladých jedinců (viz např. Veselovský, 2005).

Podobnou studii provedl např. Oswald et al. (2013), který zjistil, že pozice v horizontální úrovni, ve které se jedinec převážně pohybuje, koreluje s odvahou jedince. Nejvíce bázlivi („shy“) jedinci se zdržovali v zadní části akvária, a ti odvážnější („bold“) naopak v přední části (z pohledu pozorovatele). Dále také zjistil, že pozice, jakou jedinci převážně zaujmají v horizontální úrovni, se dědí z rodičů na potomstvo u *Dania pruhozaného* (*Danio rerio*) přibližně z 30 %.

6.5 Ovlivňují osobnostní rysy jedinců úspěšnost odchovu svých potomků?

Výzkumem osobnostních rysů u ryb se zabýval např. Wilson et al. (1993), který zkoumal „shy“ a „bold“ jedince u slunečnic pestrých (*Lepomis gibbosus*), nebo Riesch (2009) u živorodek *Poecilia sulphuraria* a *Poecilia mexicana*. Další práce provedené na různých druzích ryb se zabývají především agresivitou jedinců. Práce, zabývající se vlivem odvahy jedince v závislosti na úspěšnosti odchovu, nebyla nejspíše zatím provedena. Proto jsem se zaměřil na to, zda „shy“ – „bold“ povaha jedinců nějakým způsobem ovlivňuje úspěšnost odchovu potomků. Dingemanse et al. (2004) poukazuje na fakt, že u úspěšnosti odchovu potomků musíme vzít také v potaz velikost a fitness samice. Množství mláďat vyprodukované samicí a jejich následný rychlý a správný vývoj je tedy podmíněn více faktorům.

Z výsledků tohoto experimentu si můžeme povšimnout, že „bold“ páry odchovaly více potomků než „shy“ nebo kombinované páry. Toto tvrzení však není průkazné, i když hranici průkaznosti je velice blízko. Danému tvrzení odpovídá fakt,

že „bold“ jedinci jsou aktivnější a méně bázlíví než jedinci „shy“ (Coleman et al., 1998). Prokázáním větší úspěšnosti odchovů u „bold“ párů, jakožto aktivnějších jedinců oproti párům „shy“, by mohlo pomoci akvaristům ke zlepšení množivosti ryb.

7. ZÁVĚR

Při testování byla u živorodek Enderových (*Poecilia wingei*) zjištěna variabilita mezi jednotlivými rodinami. Heritabilita byla spočítána na 85 %. Velká část zaznamenaného parametru tedy byla předána od rodičů ať už geneticky, nebo jejich dalším přímým působením. Zbytek pozorované variability chování získala mláďata individuálně, blíže nespecifikovatelnými okolními vlivy.

Při vložení testovaných jedinců do neznámého prostředí zaujmají jedinci tohoto druhu nejčastěji pozici u dna akvária. Testování vyšší úspěšnosti odchovů u kombinací osobnostních rysů nebylo průkazné.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Agbali, M., Reichard, M., Bryjová, A., Bryja, J., & Smith, C. (2010). Mate choice for nonadditive genetic benefits correlate with MHC dissimilarity in the rose bitterling (*Rhodeus ocellatus*). *Evolution*, *64*(6), 1683–1696.
- Ahissar, M., & Hochstein, S. (1993). Attentional control of early perceptual learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *90*(12), 5718-5722.
- Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M., & Van Oortmerssen, G. A. (1989). Behavioural strategies of aggressive and non-aggressive male mice in active shock avoidance. *Behavioural processes*, *20*(1), 1-12.
- Bergmüller, R., & Taborsky, M. (2007). Adaptive behavioural syndromes due to strategic niche specialization. *BMC ecology*, *7*(1), 12.
- Cakirpaloglu, Panajotis (2012). *Úvod do psychologie osobnosti*. Vyd. 1. Praha: Grada. Psyché (Grada). ISBN 978-80-247-4033-1.
- Carere, C., & van Oers, K. (2004). Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & behaviour*, *82*(5), 905–912.
- Coleman, K., & Wilson, D. S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, *56*(4), 927–936.
- Dall, S. R., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology letters*, *7*(8), 734–739.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, *271*(1541), 847–852.
- Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour*, *142*(9-10), 1159–1184.

- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J., Thomas, D. K., Hickling, R., & Dawnay, N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, *76*(6), 1128–1138.
- Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *270*(1510), 45–51.
- Evans, J. P., & Magurran, A. E. (2001). Patterns of sperm precedence and predictors of paternity in the Trinidadian guppy. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1468), 719–724.
- Fahle, M., & Poggio, T. (2002). *Perceptual learning*. MIT Press.
- Falconer, D. S. (1981). *Introduction to quantitative genetics*. London and New York: Longman.
- Franck, Dierk (1996). *Etologie*. 2. präparac. a rozš. vyd. Praha: Karolinum. ISBN 80-7066-878-4.
- Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Daley, M. J., Le, A. N., & Skalski, G. T. (2001). Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist*, *158*(2), 124–135.
- Fresneau, N., Kluehn, E., & Brommer, J. E. (2014). A sex-specific behavioural syndrome in a wild passerine. *Behavioural Ecology*, *25*(2), 359–367.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin*, *127*(1), 45.
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals a cross-species review. *Current directions in psychological science*, *8*(3), 69–75.
- Gottlieb, G., & Klopfer, P. H. (1962). The relation of developmental age to auditory and visual imprinting. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *55*(5), 821.
- Guevara-Fiore, P. (2012). Early social experience significantly affects sexual behaviour in male guppies. *Animal behaviour*, *84*(1), 191–195.

- Hall, C. S. (1934). Emotional behaviour in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative psychology*, 18(3), 385.
- Hayes, J. P., & Jenkins, S. H. (1997). Individual variation in mammals. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 274–293.
- Chan, T. Y., & Ribbink, A. J. (1990). Alternative reproductive behaviour in fishes, with particular reference to *Lepomis macrochira* and *Pseudocrenilabrus philander*. In *Alternative life-history styles of fishes* (pp. 249–256). Springer Netherlands.
- Isvaran, K. (2005). Variation in male mating behaviour within ungulate populations: patterns and processes. *Curr Sci*, 89(7), 1192–1199.
- Kagan, J., Reznick, J. S., & Snidman, N. (1987). The physiology and psychology of behavioural inhibition in children. *Child development*, 1459–1473.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behaviour and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioural Reviews*, 23(7), 925–935.
- Lank, D. B., Smith, C. M., Hanotte, O., Burke, T., & Cooke, F. (1995). Genetic polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male ruff *Philomachus pugnax*. *Nature*.
- McGue, M., & Bouchard Jr, T. J. (1998). Genetic and environmental influences on human behavioural differences. *Annual review of neuroscience*, 21(1), 1–24.
- Neff, B. D., & Pitcher, T. E. (2005). Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, 14(1), 19–38.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. ISBN 0-471-25031-7.
- Oswald, M. E., Singer, M., & Robison, B. D. (2013). The quantitative genetic architecture of the bold-shy continuum in zebrafish, *Danio rerio*. *PLoS one*, 8(7), e68828.

- Parker, G. A. (1974). Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. *Behaviour*, 48(1), 157–183.
- Réale, D., & Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal behaviour*, 65(3), 463–470.
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J., & Wright, J. (2010). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1560), 3937–3946.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 82(2), 291–318.
- Reichard, M., Spence, R., Bryjová, A., Bryja, J., & Smith, C. (2012). Female rose bitterling prefer MHC-dissimilar males: experimental evidence. *PloS one*, 7(7), e40780.
- Riesch, R., Duwe, V., Herrmann, N., Padur, L., Ramm, A., Scharnweber, K., Plath, M. (2009). Variation along the shy–bold continuum in extremophile fishes (*Poecilia mexicana*, *Poecilia sulphuraria*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1515–1526.
- Ryan, B. C., & Vandenberg, J. G. (2002). Intrauterine position effects. *Neuroscience & Biobehavioural Reviews*, 26(6), 665–678.
- Řežucha, R. (2014). *Personality, reprodukční strategie a pohlavní výběr u vybraných taxonů ryb* (Doctoral dissertation, Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta).
- Řežucha, R., & Reichard, M. (2014). The effect of social environment on alternative mating tactics in male Endler's guppy, *Poecilia wingei*. *Animal Behaviour*, 88, 195–202.
- Shuster, S. M., & Wade, M. J. (1991). Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350(6319), 608–610.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioural syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*, 79(3), 241–277.

- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioural syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution*, *19*(7), 372–378.
- Svartberg, K., Tapper, I., Temrin, H., Radesäter, T., & Thorman, S. (2005). Consistency of personality traits in dogs. *Animal Behaviour*, *69*(2), 283–291.
- Taborsky, Michael., Oliveira, R. F., & Brockmann, H. J. (2008). The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–21.
- Thompson, R. F., & Spencer, W. A. (1966). Habituation: a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behaviour. *Psychological review*, *73*(1), 16.
- Toates, F. (1995). " IQ Animal Motivation and Cognition. *Comparative approaches to cognitive science*, 435.
- Turatto, M., & Pascucci, D. (2016). Short-term and long-term plasticity in the visual-attention system: Evidence from habituation of attentional capture. *Neurobiology of learning and memory*, *130*, 159–169.
- Van Oers, K., De Jong, G., Van Noordwijk, A. J., Kempenaers, B., & Drent, P. J. (2005). Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour*, *142*(9-10), 1185–1206.
- Veselovský, Zdeněk (2005). *Etologie: biologie chování zvířat*. Vyd. 1. Ilustrace Jan Dungel. Praha: Academia. ISBN 80-200-1331-8.
- vom Saal, F. S., & Bronson, F. H. (1980). Sexual characteristics of adult female mice are correlated with their blood testosterone levels during prenatal development. *Science*, *208*(4444), 597–599.
- Ward, Brian R. (1998). *Exotické akvarijní ryby: [obsáhlý průvodce chovem sladkovodních a mořských akvarijních ryb]*. Čes. vyd. 1. Praha: Ottovo nakladatelství. ISBN 80-7181-186-6.
- Wilson, D. S., Coleman, K., Clark, A. B., & Biederman, L. (1993). Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, *107*(3), 250.

Wilson, D. S. (1998). Adaptive individual differences within single populations.
Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 353(1366), 199–205.

Yerkes, R. M. (1939). The life history and personality of the chimpanzee.
The American Naturalist, 73(745), 97–112.

9. SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK

ACTH – adrenokortikotropní hormon

ART – alternativní reprodukční taktiky

GAS – general adaptation syndrom

ICC – interclass correlation coefficient

IUP – intrauterine position effect

MHC – major histocompatibility complex

OFT – „Open field“ test

10. PŘÍLOHA

Tab. 1 Naměřené hodnoty a zaznamenané pozice ve sloupci vody při vložení do testovacího akvária u chovných párů

| Číslo páru | Samec | | Samice | |
|------------|---------|-------------|---------|-------------|
| | čas (s) | pozice ryby | čas (s) | pozice ryby |
| 1 | 153 | dole | 77 | dole |
| 2 | 95 | dole | 52 | dole |
| 3 | 25 | nahoře | 67 | dole |
| 4 | 36 | nahoře | 81 | dole |
| 5 | 71 | střed | 81 | dole |
| 6 | 327 | nahoře | 586 | střed |
| 7 | 53 | střed | 88 | střed |
| 8 | 102 | nahoře | 51 | dole |
| 9 | 37 | střed | 26 | dole |
| 10 | 50 | nahoře | 64 | střed |
| 11 | 155 | dole | 136 | střed |
| 12 | 274 | nahoře | 61 | střed |
| 13 | 303 | nahoře | 337 | dole |
| 14 | 45 | nahoře | 57 | dole |
| 15 | 189 | nahoře | 55 | střed |
| 16 | 20 | dole | 22 | dole |
| 17 | 48 | střed | 81 | nahoře |
| 18 | 87 | dole | 64 | střed |
| 19 | 62 | střed | 41 | střed |
| 20 | 73 | střed | 45 | dole |
| 21 | 230 | střed | 172 | nahoře |
| 22 | 21 | střed | 21 | střed |
| 23 | 68 | dole | 117 | dole |
| 24 | 150 | střed | 40 | střed |
| 25 | 50 | nahoře | 122 | dole |
| 26 | 111 | dole | 153 | střed |
| 27 | 34 | dole | 67 | střed |
| 28 | 70 | dole | 211 | dole |
| 29 | 101 | střed | 158 | nahoře |
| 30 | 33 | nahoře | 29 | dole |
| 31 | 31 | dole | 30 | dole |
| 32 | 104 | střed | 301 | nahoře |
| 33 | 88 | střed | 41 | dole |
| 34 | 46 | střed | 412 | nahoře |
| 35 | 38 | dole | 344 | dole |
| 36 | 252 | dole | 329 | dole |
| 37 | 83 | střed | 96 | dole |
| 38 | 167 | dole | 167 | dole |
| 39 | 73 | nahoře | 112 | střed |
| 40 | 54 | nahoře | 54 | střed |

Tab. 2 Naměřené hodnoty a zaznamenané pozice ve sloupci vody při vložení do testovacího akvária u potomků

| Číslo rodičovského páru | Samec | | Samice | |
|-------------------------|---------|--------|---------|--------|
| | čas (s) | pozice | čas (s) | pozice |
| 1 | 39 | nahoře | 226 | střed |
| | 60 | nahoře | 36 | nahoře |
| | | | 86 | dole |
| | | | 69 | dole |
| | | | 50 | dole |
| | | | 59 | nahoře |
| 2 | 36 | střed | 56 | střed |
| | 44 | střed | | |
| | 62 | střed | | |
| | 29 | střed | | |
| 3 | 29 | dole | 119 | dole |
| | 63 | střed | 58 | dole |
| | | | 431 | dole |
| | | | 66 | dole |
| 5 | 51 | dole | 148 | dole |
| 8 | 23 | dole | 23 | dole |
| | 35 | dole | 44 | dole |
| | 48 | dole | 34 | dole |
| | 55 | dole | 34 | dole |
| | 69 | dole | 26 | střed |
| | 45 | dole | 31 | střed |
| | 35 | dole | | |
| | 39 | dole | | |
| 9 | 99 | střed | 60 | dole |
| | | | 27 | střed |
| 10 | 149 | střed | 47 | dole |
| | 140 | dole | 46 | dole |
| | 63 | dole | | |
| | 70 | dole | | |
| 13 | 18 | dole | 41 | dole |
| | 40 | dole | 20 | střed |
| | 42 | střed | | |
| | 47 | střed | | |
| | 27 | střed | | |
| | 33 | střed | | |

| | | | | |
|----|-----|--------|------|--------|
| 16 | 51 | dole | 52 | dole |
| | 67 | dole | 67 | dole |
| | 50 | dole | 31 | střed |
| | 38 | střed | 39 | dole |
| | 66 | dole | 91 | dole |
| | | | 44 | dole |
| | | | 67 | dole |
| 18 | 43 | nahoře | 17 | nahoře |
| | 43 | dole | 41 | nahoře |
| | | | 59 | nahoře |
| | | | 33 | dole |
| | | | 56 | střed |
| | | | 40 | střed |
| | | | 27 | střed |
| | | | 33 | dole |
| | | | 57 | střed |
| | | | 97 | dole |
| | | | 37 | dole |
| | | | 23 | střed |
| 19 | 113 | dole | 72 | dole |
| | 218 | dole | 45 | střed |
| | 62 | dole | 84 | dole |
| | 40 | dole | 58 | dole |
| | | | 88 | dole |
| | | | 28 | střed |
| | | | 53 | dole |
| | | | 62 | dole |
| | | 48 | dole | |
| 20 | 39 | střed | | |
| | 31 | střed | | |
| | 49 | střed | | |
| | 25 | střed | | |
| | 34 | střed | | |
| | 24 | nahoře | | |
| | 29 | dole | | |

| | | | | |
|-----------|-----|--------|-----|--------|
| 21 | 21 | nahoře | 79 | střed |
| | 31 | střed | 116 | střed |
| | 20 | střed | 49 | dole |
| | 29 | střed | 50 | dole |
| | 34 | dole | 78 | dole |
| 22 | 33 | střed | 33 | dole |
| | 44 | dole | 36 | dole |
| | 54 | dole | 53 | dole |
| | | | 42 | dole |
| | | | 92 | dole |
| | | | 62 | dole |
| | | | 68 | dole |
| 23 | 171 | dole | 53 | dole |
| | | | 34 | dole |
| | | | 63 | nahoře |
| | | | 27 | střed |
| | | | 71 | dole |
| 25 | 91 | dole | 78 | dole |
| | | | 69 | dole |
| 26 | 274 | dole | 133 | dole |
| | 111 | dole | 139 | střed |
| | | | 202 | dole |
| 32 | | | 38 | střed |
| | | | 69 | střed |
| 34 | 65 | dole | 43 | dole |
| | 58 | dole | | |
| 37 | 45 | dole | 40 | nahoře |
| | 50 | dole | 56 | dole |
| 39 | | | 305 | dole |
| | | | 139 | střed |
| | | | 146 | střed |
| 40 | 69 | střed | 146 | nahoře |