

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**  
**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**

Metody popisu dominantní hierarchie u zvířat: hodnocení  
postavení jedinců

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

Autor: Jitka Stehlíková

Vedoucí práce: Mgr. Stanislav Lhota, Ph.D.

České Budějovice 2010

Stehlíková, J., 2010: Metody popisu dominantní hierarchie u zvířat: hodnocení postavení jedinců. [Describing the dominance hierarchy in animals: rating of individuals. Bc. Thesis, in Czech] – 58 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

In this thesis I review some of methods used in research on dominance hierarchy in animals. I will focus on analytical approaches designed to quantify dominance position of individuals within a social group. These techniques include, among others, sociometric matrices and a range of dominance indices. I will discuss advantages and disadvantages of various analytical tools, strategies of choice for collecting relevant behavioural data, and terminology used in this context.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval/a 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 disertační práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 4.1.2010

---

# Poděkování

Ze srdce děkuji svému školiteli, Mgr. Stanislavu Lhotovi, PhD., za pevné nervy, podnětné poznámky, časté a přínosné konzultace. Dále bych ráda poděkovala rodičům za podporu při studiu a kontrolu gramatiky.

# Obsah

1.	Úvod.....	1
2.	Terminologie .....	2
3.	Vstupní data: zaznamenávané chování a technika záznamu chování.....	9
3.1.	Zaznamenávané chování .....	9
3.1.1.	Jediný úzce definovaný projev .....	12
3.1.2.	Vytěsnění a ustoupení.....	12
3.1.3.	Pouze agonistické interakce zahrnující dominantní projev .....	13
3.1.4.	Interakce zahrnující jakékoli agonistické projevy.....	13
3.1.5.	Kombinace agonistického a neagonistického chování.....	14
3.2.	Techniky záznamu dominantních interakcí .....	14
4.	Metody popisu dominantní hierarchie.....	18
4.1.	Sociometrické tabulky .....	18
4.1.1.	Minimalizace počtu interakcí pod diagonálou .....	20
4.1.2.	Metoda I & SI.....	23
4.2.	Dominanční indexy .....	26
4.2.1.	Počet dominantních jedinců .....	28
4.2.2.	Podíl vyhraných interakcí .....	29
4.2.3.	Index společenského postavení .....	31
4.2.4.	Zumpe a Michaelův index .....	33
4.2.5.	Clutton-Brockův et al. index.....	34
4.2.6.	Davidovo skóre .....	36
4.2.7.	Aspeyův index.....	39
4.3.	Metody největší pravděpodobnosti .....	41
4.3.1.	Boydova a Silk metoda.....	42
4.4.	McMahanova a Morrisova metoda .....	44
4.5.	Elo-rating .....	45
4.6.	Subjektivní hodnocení dominantního postavení .....	48
5.	Závěr .....	50

6. Literatura.....	53
7. Přílohy.....	58

# 1. Úvod

Od publikování klasického popisu „klovacího pořádku“ (peck order) u kuru domácího (*Gallus gallus*) (Schjelderup-Ebbe 1922) uplynulo 88 let. Za tu dobu byl zveřejněn nespočet dalších prací věnovaných dominantní hierarchii studované napříč živočišnou říší, od krevet až po prasata (Appleby 1985). V primatologii je dominantní hierarchie považována za stěžejní princip sociální organizace od počátku rozvoje terénního výzkumu (DeVore 1965) až po mnoho nejnovějších studií (Konečná et al. 2008). Přesto nebo možná právě proto nepadají mezi některými z autorů shoda v tom, jak dominantní hierarchii v skupinách zvířat kvantitativně popisovat. Vzhledem k tomu, nakolik se skupiny různých volně žijících zvířat ve své sociální struktuře liší, není překvapující, že byla i k popisu dominantní hierarchie navržena celá řada různých metod.

Metodologie popisu dominantní hierarchie je dnes velice široké téma a bylo by nad rámec rozsahu této práce věnovat se všem jeho aspektům. Nebudu se tedy věnovat popisu charakteristik dominantní hierarchie jako celku, který by zahrnoval kvantitativní charakteristiky, jakými jsou linearita, stabilita, konzistence nebo strmost dominantní hierarchie. Zaměřím se místo toho podrobněji na jiný klíčový aspekt, na hodnocení dominantního postavení jedinců v rámci skupiny. Toto téma zahrnuje širokou škálu matematických metod, počínaje sestavováním a úpravami sociometrických tabulek, přes širokou paletu různých dominantních indexů, až po méně známé metody, včetně teoreticky poněkud opomíjené, i když v reálné práci běžně používané subjektivní hodnocení dominantního postavení. Alespoň okrajově se však dotknu také dalších témat, které s popisem postavení jedinců v dominantní hierarchii úzce souvisí. Jednak jde o základní koncepty a terminologii, které při popisu dominantní hierarchie používáme, a dále pak o vstupní data, na jejichž základě dominantní hierarchii sestavujeme, o strategii jejich volby a techniku jejich záznamu.

Cílem této práce je především představit bohatou nabídku možností hodnocení postavení jedince v dominantní hierarchii, které dnes má výzkumník k dispozici. Na základě pouhého literárního review je obtížné rozhodnout, zda je některá z těchto možností více či méně validní než jiné. To mohou nejlépe zodpovědět srovnávací metodologické studie. Řada takových studií již byla publikována (Bayly et al. 2006; Jameson et al. 1999). Avšak většina kombinací dostupných metod navzájem na základě empirických dat porovnána nikdy nebyla. Vzhledem

k nedostatku empirických studií je nutné považovat jakékoli srovnání validity různých metod popisu dominantní hierarchie pouze za předběžnou úvahu. Přesto jsem se však o takovou úvahu pokusila a na vhodnost využití různých metod popisu dominantní hierarchie jsem poukázala s ohledem na teoretické požadavky na charakter vstupních dat i na informační hodnotu a srozumitelnost výsledných hodnot. Mým cílem bylo dojít touto cestou alespoň k předběžným doporučením, která ještě bude možno ověřit a dále rozvinout v navazující diplomové práci, věnované srovnání jednotlivých metod aplikovaných na soubor empirických dat.

## 2. Terminologie

Nejednotné používání terminologie představuje jeden z klíčových metodologických problémů ve výzkumu dominantní hierarchie. V mnoha jazycích existují např. homonyma, tzn. slova s více významy. Stejně tak je tomu i v odborné terminologii. Představme si dva vědce diskutující o výskytu lineární hierarchie u různých druhů živočichů. První z nich tvrdí, že lineární hierarchie se může vyskytovat u skupinově žijících živočichů ptactvem počínaje a primáty konče. Druhý vědec se s ním pře a stojí si za svým míněním, že např. u kuru domácího (*Gallus gallus*) žádná opravdová lineární hierarchie není. Problémem v této rozepři jsou dva různé pohledy na definici lineární hierarchie. První vědec připouští možnost, že v lineární hierarchii může dojít k několika kruhovým vztahům, a to za předpokladu, že vypočtený index linearity zůstává dostatečně vysoký (Poisbleau et al. 2006). Druhý vědec si představí pod pojmem lineární hierarchie takovou hierarchii, jaká se vyskytuje se u primátů jako je hulman posvátný (*Semnopithecus entellus*). U hulmanů posvátných byla opakovaně doložena hierarchie bez kruhových vztahů (Hrdy & Hrdy 1976; Borries et al. 1991), která odpovídá naší definici striktní lineární hierarchie. Oba dva vědci mají pravdu, ale každý ze svého úhlu pohledu. Pro tuto situaci platí hezké české pořekadlo „Já o koze, ty o voze.“ Níže uvedený přehled pojmů používaných v této práci by měl zamezit podobným nedorozuměním.

Velmi dobrým příkladem nejednotné terminologie je anglický termín dominance, který se v souvislosti s výzkumem dominantní hierarchie u zvířat objevuje v celé řadě různých pojetí. Jednotlivé významy tohoto slova nebudu rozebírat, jelikož byly již shrnuty Drewsem

(1993). Drews našel 13 různých významů slova dominance, což vůbec nemusí být konečný počet. Drews navrhl elementární definici pro slovo dominance. Definice se však neujala a dále bylo používáno v různých významech. Vzhledem k tomu, nakolik je používání termínu dominance nejednotné, objeví se v této práci jen v anglickém ekvivalentu pro osobnostní rys dominantnost (Konečná 2002) a jako anglický překlad přídavného jména dominantní.

Termíny, související s dominantní hierarchií, jsou často značně redundantní. Přitom však nemusí jít jen o synonyma označující zcela identické jevy. Často jde o termíny, jejichž významy se překrývají sice do značné míry, nicméně ne zcela. Dobrymi příklady jsou následující dvojice pojmů: dominantní a agresivní projev; podřízený (subordinate) a submisivní (submissive) projev; dominantní a agonistická interakce. V principu lze prohlásit, že první termín z každé dvojice těchto termínů je pojatý více z praktického pohledu výzkumníka, který na jejich základě sestavuje dominantní hierarchii, zatímco druhý popisuje chování spíše z hlediska samotného projevu, jeho podoby a motivace. Ačkoli někteří autoři některé z těchto termínů jasně definují a odlišují (Drews 1993; Appleby 1983; Chase 1974), v řadě jiných prací jsou tyto pojmy jen nejasně vymezené a často zaměňované.

Je dobré uvědomit si, že termíny související s tematikou dominantní hierarchie popisují několik různých úrovní sociální struktury. Většinu z nich lze zařadit do jedné z pěti možných úrovní. Může jít o

1. atributy projevu nebo interakce
2. atributy jedince
3. atributy dvojice
4. atributy trojice
5. atributy celé skupiny.

Toto třídění je představeno v tabulce 2.1. Některé z termínů jsou zároveň použitelné na více úrovních, konkrétně na úrovni dvojice a na úrovni celé skupiny.



Tab.2.1 – Rozdělení termínů podle toho, jakou úroveň sociální struktury popisují.

	Atribut jedince	Atribut dvojice	Atribut trojice	Atribut skupiny	Atribut interakce
Agonistická interakce					+
Agresivní projev					+
Dominanční hierarchie				+	
Dominanční index	+				
Dominanční interakce					+
Dominanční postavení	+				
Dominanční vztah		+			
Dominantní jedinec	+				
Dominantní projev					+
Dominantnost	+				
Hamiltonovo řazení		+			
Inkonzistence		+			
Konzistence		+		+	
Kruhový vztah			+		
Linearita				+	
Lineární hierarchie				+	
Nerozhodnutá dominantní interakce					+
Podřízený projev					+
Poražený					+
Projev					+
Revesal		+			
Rozhodnutá dominantní interakce		+			
Síla inkonzistence		+		+	
Sociometrická tabulka				+	
Soupeř					+
Stabilita		+		+	
Striktní lineární hierarchie				+	
Strmost				+	
Submisivní projev					+
Tranzitivita			+		
Vítěz					+
Vysoce/nízko/středně postavený	+				
Vytěsnění					+
Změna pořadí		+			

Následující seznam zahrnuje definice ke klíčovým termínům. Jsou zde zařazeny základní termíny, aby se upřesnily rozdíly mezi některými pojmy, bez jejichž přesné definice by mohlo docházet k různým výkladům. Zavádím zde i některé nové termíny, např. striktní lineární hierarchie, atd.

- **Projev** – dílčí chování jedince, které výzkumník definuje a zaznamenává
- **Podřízený (subordinate) projev** – projev, při kterém se jedinec jakkoli podrobí nebo ustoupí jinému jedinci. Může souviset se sporem o určitý objekt, partnera, atd., ale není to podmínkou.
- **Submisivní (submissive) projev** – aktivní odpověď na jakékoli chování či jen přítomnost jiného jedince (Drews 1993), při které jedinec vyjádří podřízenost specifickým chováním, které je pro tento kontext charakteristické.
- **Dominantní (dominant) projev** – aktivní projev jedince, při kterém se jakýmkoli způsobem projeví, že jedinec není podřízený druhému jedinci.
- **Agresivní (aggressive) projev** – takový projev, kterým jedinec cíleně poškozuje druhého jedince specifickým chováním, omezuje ho nebo mu brání v určitém chování.
- **Dominantnost (dominance)** – dominantnost je osobnostní rys. Součástí zvířecí osobnosti, kde je definována asertivitou či troufalostí, fyzickou agresí a nízkou bázlivostí (Konečná 2002).
- **Interakce (Interaction)** – jakékoli chování, které jedinec směřuje vůči jinému jedinci, reaguje jím na chování či přítomnost jiného jedince. Někteří autoři však používají tento termín v užším slova smyslu, a to jako chování směřované k jinému jedinci, na něž druhý jedinec reaguje.
- **Agonistická interakce (agonistic interaction)** – jakákoli interakce, v níž se bezprostředně projevuje konflikt mezi dvěma jedinci. Může se jednat jak o typické dominantní interakce, tak i o nedominantní interakce např. teritoriální střety, imponování samců o samice, atd.
- **Dominanční interakce (dominance interaction)** – taková agonistická interakce, která zahrnuje dominantní a podřízené projevy nebo jeden z uvedených projevů.
- **Soupeř (contestant)** – účastník agonistické nebo dominantní interakce.

- **Vítěz (winner)** – jedinec, v jehož prospěch byla agonistická nebo dominantní interakce rozhodnuta.
- **Porazený (loser)** – jedinec, v jehož neprospěch byla agonistická nebo dominantní interakce rozhodnuta.
- **Rozhodnutá dominantní interakce (decided dominance interaction)** – dominantní interakce, kdy právě jeden ze soupeřů získá přístup ke zdroji anebo kdy právě jeden ze soupeřů projeví podřízené chování. Jsou to interakce, na jejichž základě lze určit dominantní vztah.
- **Vytěsnění (displacement, supplantation)** – rozhodnutá dominantní interakce, při které se první jedinec přiblíží k druhému, může (ale nemusí) vůči němu projevit agresi, druhý jedinec v reakci na přítomnost (agresi) prvního jedince odejde. První jedinec přebírá kontrolu nad daným místem či zdrojem. (Borries et al. 1991; Dolhinow et al. 1987; Hrdy & Hrdy 1976)
- **Nerozhodnutá dominantní interakce (undecided dominance interaction)** – dominantní interakce, kdy oba nebo ani jeden jedinec nezíská přístup ke zdroji a oba jedinci projeví srovnatelnou míru podřízeného chování.
- **Dominanční vztah (dominance status)** – dyadický vztah, který lze posoudit teprve na základě opakovaných rozhodnutých dominantních interakcí. Podíl rozhodnutých dominantních interakcí rozdělí jedince na dominantního a podřízeného.
- **Dominantní (dominant) jedinec** - označení jedince v rámci dvojice zjištěné na základě záznamu opakovaných dominantních interakcí. Je to ten, který má vyšší poměr výher ku prohrám.
- **Podřízený (subordinate) jedinec** - označení jedince v rámci dvojice zjištěné na základě záznamu opakovaných dominantních interakcí. Je to ten, který má nižší poměr výher ku prohrám.
- **Dominanční hierarchie (dominance hierarchy)** – soubor všech dyadických dominantních vztahů mezi členy skupiny, přičemž nezanedbatelný podíl dominantních vztahů musí být rozřešen. Ve článku Newton-Fishera (2004) v tomto smyslu byl použit název sociální dominance.
- **Dominanční postavení (dominance rank)** - postavení jedince v dominantní hierarchii. Může být vyjádřeno písmeny řecké abecedy, jako relativní pořadí (v procentech nebo

zlomcích celkového pořadí) nebo zařazením do kategorií jako vysoko či nízko postavený (Drews 1993).

- **Vysoce/nízko/středně postavený (low/middle/high ranking)** – zvíře se nachází na horních/nízkých/středních pozicích v hierarchii, přičemž konkrétní vymezení závisí na bližší definici jednotlivých autorů.
- **Sociometrická tabulka** – kontingenční tabulka asymetrických sociálních interakcí, ve které je iniciátor znázorněn v řádcích a příjemce je ve sloupcích, přičemž buňka popisuje interakce mezi danými dvěma jedinci v daném směru, nejčastěji (ale ne nutně) formou počtů napozorovaných interakcí (Altmann 1974).
- **Dominanční index (dominance index)** – číselná charakteristika, která umožní seřadit jedince na základě určitého definovaného popisu jejich dominantních interakcí.
- **Tranzitivita (transitivity)** – atribut triadického vztahu, pro který platí: jestliže jedinec A dominuje jedinci B a zároveň B dominuje jedinci C, potom A dominuje také C. V tomto smyslu je používána např. v pracích Malherbeho a Bennetta (2007), Boyda a Silk (1983). Na druhou stranu (Aspey 1977) používá termín transitivity ve stejném smyslu, v jakém zde definují termín linearita.
- **Kruhový vztah (circular relationship)** – vztah tří jedinců, který není tranzitivní.
- **Strmost (steepness)** – vlastnost dominantní hierarchie, která je určena mírou rozdílů mezi dominantními indexy. Pokud jsou rozdíly v hodnotě dominantních indexů různých jedinců velké, hierarchie je označována za strmou (steep). V případě malých rozdílů mezi pozicemi je hierarchie mělká (shallow). Kvantitativně se strmost určuje z obecné rovnice lineární regrese.
- **Linearita (linearity)** – kvantitativní znak dominantní hierarchie, který udává míru transitivity vztahů v dominantní hierarchii.
- **Lineární hierarchie (linear hierarchy)** – systém vzestupně uspořádaných pozicí členů určité skupiny. Mohou se vyskytovat kruhové vztahy, ale větší než jen náhodný počet vztahů je tranzitivní. Možný postup statistického testování linearity hierarchie navrhuje Appleby (1983).
- **Striktní lineární hierarchie (stochastic linear hierarchy)** – systém vzestupně uspořádaných pozic členů určité skupiny. Mezi všemi možnými trojicemi je tranzitivní vztah.

Nikdy se nemohou vyskytovat kruhové vztahy (Chase 1974; de Vries 1998; McMahan & Morris 1984)

- **Reverzal (reversal)** – dominantní interakce, kdy podřízené zvíře zvítězí nad dominantním jedincem, aniž by následovala změna pořadí (viz. později).
- **Změna pořadí (rank change)** – označení sledu interakcí, při kterých dojde k trvalé změně v jednom nebo více dyadických vztazích. Z dominantního jedince se stane podřízený jedinec a naopak.
- **Stabilita (stability) dominantní hierarchie** – frekvence, s jakou dochází ke změnám v dominantním postavení v rámci dvojice nebo průměrné dvojice ve skupině. Udává se většinou pro dvojici za jednotku času (týden, měsíc, rok).
- **Konzistence (consistency) dominantní hierarchie** – podíl reversalů ze všech rozhodnutých dominantních interakcí pozorovaných v dané dvojici či skupině.
- **Inkonzistentní vztah, inkonzistence (inconsistency)** – dyadický vztah, jehož směr neodpovídá sestavené lineární dominantní hierarchii. Nižší postavený jedinec v tomto vztahu dominuje výše postavenému jedinci. Appleby (1983) použil pro inkonzistenci termín reversal .
- **Síla inkonzistence (strength of inconsistency)** – rozdíl mezi pořadím jedinců, jejichž vztah je inkonzistentní se sestavenou lineární dominantní hierarchií (atribut dvojice) nebo součet těchto hodnot pro celou skupinu (atribut sestavené lineární dominantní hierarchie). Jde o počet kruhových vztahů, které na základě těchto inkonzistencí v dominantní hierarchii vznikají.
- **Hamiltonovo řazení (Hamiltonian ranking)** – pokud je dominantnímu jedinci ze dvojice určeno (metodou lineárního řazení) postavení těsně pod podřízeným jedincem, jejich pozice v sestavené dominantní hierarchii se vymění.

### **3. Vstupní data: zaznamenávané chování a technika záznamu chování**

Výsledná dominantní hierarchie může být ovlivněna tím, na základě jakých vstupních dat je sestavena. Při přípravě projektu zabývajícím se studiem dominantní hierarchie je proto potřeba vyřešit dvě hlavní dilemata:

1. výběr chování, které vhodně popisuje dominantní hierarchii (etogram)
2. jakou techniku záznamu chování zvolit.

#### **3.1. Zaznamenávané chování**

Chování živočichů je zaznamenáváno v podobě interakcí. Jedna interakce může sice zahrnovat jen jediný projev relevantní k sestavení dominantní hierarchie (např. ústup nebo submisivní vokalizaci v reakci na přítomnost druhého zvířete), ale často jde spíše o sérii projevů jednoho nebo obou zvířat (např. hrozba – honění – napadení – submisivní vokalizace – útěk). Taková série pak obvykle do analýzy vstupuje jako jediný údaj (jediná interakce), představující výsledek celé interakce. Analýza celých interakcí a nikoli jejich dílčích projevů má své opodstatnění, protože projevy v jediné interakci jsou sekvenčně závislé. Proto je vhodnější sestavovat dominantní hierarchii na základě chování, které nastává opakovaně v nezávislých situacích a nikoli z chování, které navazuje jedno na druhé. Ne všichni výzkumníci však postupují podle tohoto principu, například Aspey (1977) sestavuje dominantní hierarchii na základě jednotlivých projevů.

Volba zaznamenávaného chování může do značné míry ovlivnit podobu sestavené dominantní hierarchie. Newton-Fisher (2004) vytvořil dvě sociometrické tabulky pro skupinu šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*), z nichž první obsahovala pouze jediný typ submisivního chování, supavé houkání (pant grunt), a druhá pak chování agresivní (které pojímá ze široka a řadí sem např. i vytěsnění, a dále pak napadení, demonstrace, honění, hrozba). Výsledkem byly dvě lineární hierarchie, přičemž pořadí jedinců se mezi sebou lišila. Je to názorný příklad toho, jak je důležité vybrat si pro sestavování dominantní hierarchie správné behaviorální projevy. Zda si pak pozorovatel vybere pouze dominantní či podřízené chování nebo kombinaci obou možností, závisí na pozorovaném druhu zvířat a jejich sociální

strukturu. Např. u zvířat, kde je vzácný výskyt soubojů, si nezvolíme souboj jako hlavní projev, na jehož základě bude dominantní hierarchie sestavována.

Strategie volby vstupních dat pro sestavení dominantní hierarchie můžeme rozdělit do několika kategorií podle druhu pozorovaného projevu a diverzity zaznamenávaných projevů. Kategorie jsou za sebou řazeny od nejjednodušších po nejkompexnější.

1. První strategie je pozorování jediného úzce definovaného projevu.
2. Druhá strategie je pozorování dominantní interakce vytěsnění, což je poměrně široká kategorie zahrnující různé behaviorální projevy. Vytěsnění je v primatologii nejčastější zvolenou dominantním interakcí a je nutné jí věnovat samostatně. Ustoupení je zaznamenávané méně často, ale koncept tohoto projevu je velmi blízký konceptu vytěsnění. Dominantní hierarchie sestavená jen na základě ustoupení a vytěsnění bude pravděpodobně velmi podobná dominantní hierarchii sestavené na základě vytěsnění.
3. Třetí strategie je zaznamenávání pouze těch interakcí, které zahrnují dominantní projevy. Dominantní projevy jsou používány pro sestavení dominantní hierarchie poměrně často.
4. Čtvrtá strategie se zaměřuje na jakékoli agonistické projevy, které se výzkumník rozhodne zaznamenat.
5. Poslední, pátá strategie zahrnuje záznam agonistických i neagonistických projevů, i když použití neagonistických projevů pro sestavení dominantní hierarchie se vyskytuje ojediněle. V tabulce Tab.3.1 je shrnut přehled jednotlivých strategií a jsou uvedeny příklady projevů, jenž byly pozorovány v dané kategorii, u různých studovaných živočišných druhů.

Tab. 3.1 Kategorizace strategií volby zaznamenávaného chování pro účely sestavování dominantní hierarchie

	<b>Projevy (původní terminologie)</b>	<b>pozorované druhy</b>	<b>citace</b>
<b>Jediný úzce definovaný projev</b>	ritualized fighting, aggressive peck, pass over, pant-grunt, tugging contest	<i>Cervus elaphus, Gallus gallus, Heterocephalus glaber, Pan troglodytes, Papio anubis</i>	5, 6, 7, 8, 9
<b>Vytěsnění a ustoupení</b>	displacement, supplant, move away, withdraw	<i>Macaca radiata, Semnopithecus entellus, Papio anubis</i>	1, 2, 3, 4, 10, 19, 33,
<b>Agonistické interakce zahrnující dominantní projev</b>	aggressive peck, biting, display, chasing, offensive kicking, sparring, tail-bite, threat	<i>Anas platyrhynchos, Cervus elaphus, Equus burchelli, Gallus gallus, Lacerta monticola, Maccaca nemestrina</i>	12, 13, 14, 16, 17, 32
<b>Interakce zahrnující jakékoli agonistické projevy</b>	biting, cower, crouch, fear grins, flee, grabbing, grimace, chasing, jump away, pulling, retreat, sparring, squeal, threat	<i>Cercocebus atys, Daubentonia madagascariensis, Eulemur coronatus, Lemur catta, Macaca mulatta, Macaca radiata, Oreamnos americanus, Pan troglodytes, Phasianus colchicus, Semnopithecus entellus</i>	9, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 35, 36
<b>Kombinace agonistického a neagonistického chování</b>	<b>agonistické:</b> biting, chasing, sparring, threat	<i>Colobus guereza, Cryptomys darlingi, Cryptomys damarensis, Cryptomys hottentotus, Macaca mulatta, Papio hamadryas</i>	11, 15, 27, 28, 29, 30, 31, 34,
	<b>neagonistické:</b> allogrooming, copulation, non sexual mount, pass-over		

( 1 - Borries et al. 1991; 2 - Hrdy & Hrdy 1976; 3 - Konečná et al. 2008; 4 - Silk et al. 1981; 5 - Schiefelin & Sherman 1995; 6 - Clarke & Faulkes 1997; 7 - Clutton-Brock et al. 1979; 8 - Forkman & Haskell 2004; 9 - Newton-Fisher 2004; 10 - Sapolsky 1990; 36 - Grunau & Kuester 2001; 12 - Bayly et al. 2006; 13 - Dušek et al. 2007; 14 - López et al. 2002; 15 - Malherbe & Bennett 2007; 16 - McMahan & Morris 1984; 17 - Poisbleau et al. 2006; 18 - Rajpurohit 2003; 19 - Dolhinow et al. 1987; 20 - Bernstein et al. 1983; 21 - Maestripieri & Wallen 1997; 22 - Pereira et al. 1990; 23 - Rendall 1993; 24 - Richards 1974; 25 - Silk et al. 1981; 26 - Zumpe & Michael 1986; 27 - Deutsch & Lee 1991; 28 - Gabathuler et al. 1996; 29 - Gaylard et al. 1998; 30 - Moolman et al. 1998; 31 - Rosenthal & Jarvis 1992; 32 - Tokuda & Jensenn 1969; 33 - Reed et al. 1997; 34 - Gore 1994; 34 - Mateos & Carranza 1999; 35 - Cote 2000)



### 3.1.1. Jediný úzce definovaný projev

Pokud je použit jen jeden behaviorální projev na sestavení dominantní hierarchie, je důležité, jaký projev je vybrán. Mělo by se jednat o jednoduše pozorovatelné a často se vyskytující se projevy, na jejichž základě je možno vyhodnotit dominantní vztah. Výběr také závisí na pozorovaném druhu zvířat. Nevýhodou může být riziko nevhodné volby behaviorálního projevu, který nemusí odrážet dominantní hierarchii u pozorovaných zvířat. Navíc při zvolení pouze jednoho projevu bude objem nasbíraných dat menší, než když se zvolí širší kategorie různých dominantních interakcí. Předem musí být rozhodnuto, jaká metoda bude použita pro sestavování dominantní hierarchie, jelikož např. Aspeyův index, Zumpe a Michaelův index a index společenského postavení vyžadují k sestavování dominantní hierarchie zaznam většího počtu různých behaviorálních projevů.

Konkrétní projevy volené různými autory jsou poměrně nesourodé. U jelenů evropských (*Cervus elaphus*) (Clutton-Brock et al. 1979) je pozorovaným projevem souboj. V jedné ze studií u rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*) (Schiefelin & Sherman 1995) byla dominantní hierarchie sestavována na základě projevu zvaného přetahování (tugging contest), při kterém se jedinci přetahují o potravu a mohou přitom agresivně cvrlikat (loud chirp). Tento projev by však mohl odrážet spíše momentální fyzickou kondici jedince než jeho postavení v hierarchii (což ale nevylučuje vzájemnou souvislost). Pokud je použit pouze jeden projev na sestavení dominantní hierarchie, musí být kladen velký důraz na správnost výběru.

### 3.1.2. Vytěsnění a ustoupení

Vytěsnění je přinejmenším v primatologii nejčastěji využívaná dominantní interakce, uvádí se obvykle pod termíny displacement nebo supplant. V širším pojetí je k vytěsnění také řazena velmi podobná interakce ustoupení. V podstatě se obě interakce liší jen tím, že ustoupení je reakce na pouhou přítomnost druhého jedince a vytěsnění je reakce na příchod či jakékoli chování druhého jedince. Výhodou je, že vytěsnění i ustoupení je rozhodnutá dominantní interakce a vyskytuje se velmi často.

Nevýhodou je, že pozorovatel může nesprávně ohodnotit projevy a náhodný odchod označit za vytěsnění či ustoupení. V případě ustoupení je nespolehlivost pozorování větší, protože závisí na tom, jak pozorovatel subjektivně vyhodnotí podnětovou situaci. Příliš široké pojetí pojmu vytěsnění by mohlo způsobit zkreslení výsledků, proto je vhodné

omezit ho jen na jasné interakce. Vytěsnění nebo ustoupení bez zjevné souvislosti nebo „o místo“ patří k méně spolehlivým projevům, naopak vytěsnění „o potravu“ bývá hodnoceno velmi spolehlivě (Lhota, osobní sdělení).

Jednou z klíčových charakteristik interakce vytěsnění je to, že ačkoli nemusí nutně zahrnovat žádný dominantní projev, vždy zahrnuje podřízený projev, kterým je ustoupení jednoho ze soupeřů tomu druhému.

Předpokládáme, že dominantní hierarchie odráží respekt ze strany podřízených zvířat, proto je jednou z hypotéz, že podřízené projevy lépe odráží vztahy ve skupině, na jejichž základě je dominantní hierarchie sestavena. Dominantní projev může odrážet pouze troufalost zvířete projevovat se dominantně. Pokud po dominantním projevu nenásleduje podřízená odezva, daný dominantní projev nemusí správně vystihovat dominantní hierarchii. Příkladem může být hrozba, na kterou protivník nereaguje nebo vyběhnutí, které vyvolá protiútok. Podřízené projevy jsou tedy pro hodnocení výsledku displacementu klíčové, zatímco přítomnost dominantního projevu má pro tento účel spíše podružnou roli. Vytěsnění má pro sestavování dominantní hierarchie pravděpodobně stejnou hodnotu, ať už následuje po útoku druhého jedince a nebo jen po jeho nezáměrném příchodu (Lhota, osobní sdělení).

### **3.1.3. Pouze agonistické interakce zahrnující dominantní projev**

Pokud je dominantní hierarchie sestavována pouze na základě dominantní projevů, jedná se převážně o agresivní chování např. honění, kousání, klování, atd. Nevýhodou zaměření se na dominantní projevy je, že není známa odpověď na dominantní projev.

### **3.1.4. Interakce zahrnující jakékoli agonistické projevy**

Pro popis dominantní hierarchie primátů lze použít dominantních i podřízených projevů, tak jak jich použili Bernstein et al. (1983) nebo Pereira (1990). Zaznamenání dominantních i podřízených projevů nám dá komplexní pohled na dominantní vztahy mezi pozorovanými jedinci a získáme tím hodnotnější informace o pozorované interakci. Většina metod používaných k sestavení dominantní hierarchie však tyto informace není schopna využít, jelikož vstupní data těchto metod jsou omezeny na informaci, zda daný jedinec interakci vyhrál nebo prohrál. Jednou z výjimek je Aspeyův index. V případě sestavování dominantní hierarchie u pavouků z čeledi skákavkovitých (Aspey 1977) byli

jedinci hodnocení podle toho, jak probíhala celá dominantní interakce. Jinou výhodou této strategie je maximalizace objemu dat. Zaznamenávání většího množství různorodých projevů však může vnést do analýzy informační šum, jelikož se některé zaznamenávané projevy nemusí k dominantní hierarchii dobře vztahovat.

### **3.1.5. Kombinace agonistického a neagonistického chování**

Jako vstupní data pro sestavování dominantní hierarchie se ve většině případů používají agonistické interakce, ale existuje i několik prací, v nichž jsou zahrnuty i neagonistické projevy (Gabathuler et al. 1996; Moolman et al. 1998; Rosenthal & Jarvis 1992). Malherbe a Bennett (2007) sestavili dominantní hierarchii u rypše hotentotského (*Cryptomys hottentotus pretoriae*) podle přelézání (pass over), což je považováno za dominantní, ale neagresivní projev. Deutsch (1991) použil ve studii o makacích rhesus (*Macaca mulatta*) dva neagonistické projevy, jejichž součástí byla samičí kopulační pozice: non sexual mount, present.

## **3.2. Techniky záznamu dominantních interakcí**

Nejen výběr zaznamenávaného chování, ale také výběr metody záznamu dat ovlivní množství a kvalitu nashromážděných dat. Všechny metody záznamu pozorování byly podrobně popsány v pracích Altmann (1974) a Martina & Batesona (2005). V prostudovaných pracích o dominantní hierarchii jsem se setkala s použitím následujících metod: ad libitum záznam (opportunistic sampling), záznam všech případů (all occurrence sampling), fokální záznam (focal animal sampling) a časové snímky skupiny (scan sampling). Nejčastěji používané pozorovací metody jsou tři: ad libitum záznam, fokální záznam a jejich kombinace. V následujícím textu budou jednotlivě podrobněji rozebrány všechny metody s výhodami a nevýhodami použití.

Metoda fokálního záznamu (focal animal sampling) spočívá v tom, že pozorovatel se soustředí během předem stanovené časové periody pouze na jednoho jedince ze skupiny. Pozorovatel zaznamenává pouze interakce, kterých se účastní pozorovaný jedinec a interakcím mezi ostatními nevěnuje pozornost. Jelikož optimálním cílem při sběru dat pro sestavení dominantní hierarchie zaznamenat interakce mezi všemi možnými dvojicemi, je někdy nutné věnovat více času jedincům, kteří se méně účastní interakcí.

Metoda fokálního záznamu je poměrně často využívána u různých druhů, od ptactva (Poisbleau et al. 2006), přes rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*) (Clarke & Faulkes 1997) až po primáty (Bernstein et al. 1983; Pereira et al. 1990; Reed et al. 1997). Výhodou této metody je, že si pozorovatel volí fokální zvíře, takže neuniknou pozornosti ta zvířata, která se drží v ústraní či se méně projevují. Samostatné použití metody fokálního pozorování má nevýhodu v nedostatečném množství zaznamenaných dat. Pozorovateli mohou také uniknout důležité interakce (změna dominantního vztahu) mezi jedinci, kteří nejsou v danou dobu pozorováni.

Použití metody ad libitum (opportunistic sampling) znamená, že pozorovatel soustředí svoji pozornost na celou pozorovanou skupinu a zaznamená všechny předem zvolené projevy, které uvidí (Altmann 1974; Martin & Bateson 2005). Tato metoda umožňuje získat větší množství dat než ostatní metody, což je její velká výhoda. Důsledkem toho je šance zaznamenat přesnou dobu změny v dominantních vztazích u jednotlivých dyád, tedy pokud ke změně dojde během pozorovací periody. Pozorovatel by se neměl zaměřovat jen na ty jedince, kteří interagují viditelně, a přehlížet jedince, které interagují méně nápadně. Ad libitum záznamu je mimořádně náchylný na zkreslení relativní frekvence projevu u různých jednotlivců. Avšak vzhledem k tomu, že v případě dominantních interakcí nám jde o podíl interakcí v obou směrech v rámci dvojice, lze se domnívat, že pozorovatelnost interakce, kdy jedinec A vytěsňuje jedince B je podobná jako pozorovatelnost opačné interakce. Z toho vyplývá, že pokud zaznameneáme větší podíl interakcí, kdy A vytěsňuje B, pak A bude s velkou pravděpodobností dominantním jedincem této dvojice, bez ohledu na to, jestli máme nebo nemáme reprezentativně podchycenou celkovou četnost interakcí mezi A a B. Tato metoda je vhodná pro pozorování u stádových či skupinových zvířat. Samostatné použití metody ad libitum je poměrně časté (Borries et al. 1991; Dušek et al. 2007; Clutton-Brock et al. 1979; Forkman & Haskell 2004; Zumpe & Michael 1986; Maestripieri & Wallen 1997).

Velmi efektivní, ale z hlediska pozorovatele náročnější metodou, je kombinace fokálního pozorování a ad libitum záznamu. Existují dvě možnosti použití – za prvé lze použít obě metody simultánně (Newton-Fisher 2004; Rajpurohit 2003) a nebo druhá možnost - střídání obou metod (Silk et al. 1981; Deutsch & Lee 1991), tzn. v pauzách mezi periodami fokálního pozorování jsou data zaznamenávána metodou ad libitum. Při použití obou metod najednou dochází k minimalizaci ztráty dat a dochází ke spojení výhod obou metod. Kombinace obou metod je používána u rozsáhlejších behaviorálních studií, v nichž

je studována korelace dominantní hierarchie a jiných sociálních interakcí. Použití metody ad libitum pro záznam údajů o čištění, vzájemné blízkosti a řadě jiných sociálních interakcí by totiž způsobilo nepřijatelné zkreslení dat, a z toho vyplývá, že je nutné použít fokální záznam (Lhota, osobní sdělení).

Nejméně používanou metodou je záznam všech případů (all occurrence sampling), tuto metodu lze používat při experimentech nebo v terénu za předpokladu výborných pozorovacích podmínek a méně početné málo rozptýlené skupiny. Záznam všech případů, narozdíl od ad libitum, zaznamená všechny interakce, ke kterým ve skupině dojde. Radespiel a Zimmerman (2001) použili tuto metodu při výzkumu dominantní hierarchie makiho trpasličího (*Microcebus murinus*).

Časové snímky skupiny (scan sampling) se pro záznam dominantních interakcí používá výjimečně, jde o metodu používanou při výzkumu potravního spektra, využívání podkladu či trávení času. Časové snímky skupiny jsou používány k záznamu déletrvajících behaviorálních stavů a nikoli krátkodobých aktů, které snímek nezachytí. Typická dominantní interakce patří mezi krátkodobé akty, z toho vyplývá, že použitím této metody může dojít ke ztrátě velkého množství dat. Časové snímky skupiny byly použity při sestavování dominantní hierarchie u rypošů rodu *Cryptomys* (Wallace & Bennett 1998; Moolman et al. 1998; Gaylard et al. 1998; Malherbe & Bennett 2007; Rosenthal & Jarvis 1992) a tura domácího (*Bos primigenius f. taurus*) (Wagnon et al. 1966). Například v práci Moolman et al. (1998) autoři zaznamenávali každé dvě minuty, co které zvíře ve zmíněnou dobu dělalo, např. honění, útěk, kousání a další projevy.

Tab. 3.2 Shrnutí metod využívaných k záznamu dominantních interakcí

technika záznamu	pozorované druhy	citace
<b>Fokální záznam</b>	<i>Anas platyrhynchos, Branta bernicla, Macaca nigra, Semnopithecus entellus, Papio anubis, Heterocephalus glaber, Lemur catta, Eulemur rufus, E. coronatus, Equus burchelli</i>	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
<b>Ad libitum</b>	<i>Cervus elaphus, Gallus gallus, Macaca mulatta, Semnopithecus entellus</i>	12, 13, 14, 15, 16
<b>Kombinace fokálního záznamu &amp; ad libitum</b>	<i>Pan troglodytes, Semnopithecus entellus, Macaca radiata</i>	17, 18, 19, 20
<b>Záznam všech případů</b>	<i>Daubentonia madagascariensis, Lacerta monticola, Microcebus murinus</i>	21, 22, 23, 30
<b>Časové snímky skupiny</b>	<i>Cryptomys darlingi, C. damarensis, C. hottentotus, C. mechowi</i>	24, 25, 26, 27, 28, 29

(1 - Bernstein et al. 1983; 2 - Clarke & Faulkes 1997; 3 - Dolhinow et al. 1987; 4 - Hrdy & Hrdy 1976; 5 - Konečná et al. 2008; 6 - McMahan & Morris 1984; 7 - Pereira et al. 1990; 8 - Pluháček et al. 2006b; 9 - Poisbleau et al. 2006; 10 - Reed et al. 1997; 11 - Sapolsky 1990; 12 - Borries et al. 1991; 13 - Clutton-Brock et al. 1979; 14 - Dušek et al. 2007; 15 - Forkman & Haskell 2004; 16 - Zumpe & Michael 1986; 17 - Deutsch & Lee 1991; 18 - Newton-Fisher 2004; 19 - Rajpurohit 2003; 20 - Silk et al. 1981; 21 - López et al. 2002; 22 - Radespiel & Zimmerman 2001; 23 - Rendall 1993; 24 - Gabathuler et al. 1996; 25 - Gaylard et al. 1998; 26 - Malherbe & Bennett 2007; 27 - Moolman et al. 1998; 28 - Rosenthal & Jarvis 1992; 29 - Wallace & Bennett 1998; 30 - Bayly et al. 2006) (3 - Konečná et al. 2008; 4 - Silk et al. 1981; 5 - Schiefelin & Sherman 1995; 6 - Clarke & Faulkes 1997; 7 - Clutton-Brock et al. 1979; 8 - Forkman & Haskell 2004; 9 - Newton-Fisher 2004; 10 - Sapolsky 1990; 11 - Pluháček et al. 2006a; 12 - Bayly et al. 2006; 13 - Dušek et al. 2007; 14 - López et al. 2002; 15 - Malherbe & Bennett 2007; 16 - McMahan & Morris 1984; 17 - Poisbleau et al. 2006; 18 - Rajpurohit 2003; 19 - Dolhinow et al. 1987; 20 - Bernstein et al. 1983; 21 - Maestripieri & Wallen 1997; 22 - Pereira et al. 1990; 23 - Rendall 1993; 24 - Richards 1974; 25 - Silk et al. 1981; 26 - Zumpe & Michael 1986; 27 - Deutsch & Lee 1991; 28 - Gabathuler et al. 1996; 29 - Gaylard et al. 1998; 30 - Moolman et al. 1998; 31 - Rosenthal & Jarvis 1992; 32 - Tokuda & Jenssen 1969; 33 - Reed et al. 1997)

## 4. Metody popisu dominantní hierarchie

Lidskou přirozeností je snaha seřadit vše podle určitého řádu. Nejspíše je to vrozená lidská vlastnost vše rovnat, řadit, třídít do kategorií, atd. Sama lidská společnost je uspořádána podle určitého řádu, jemuž říkáme hierarchie. K hledání lineární dominantní hierarchie u zvířat bylo navrženo množství metod, z nichž některé jsou používané více, jiné pak méně často. Metody pro sestavení dominantní hierarchie se liší nejen složitostí výpočtu, rozdílnými požadavky na vstupní data, ale také formou výsledku. Tato kapitola se zabývá metodami popisu dominantní hierarchie používaných u primátů či metodami, které u primátů lze využít.

Metody, kterým se věnuji v této práci, jsou rozděleny do pěti podkapitol podle způsobu popisu dominantní hierarchie. První podkapitola se zabývá sociometrickými tabulkami. Druhou, poněkud rozsáhlejší podkapitolou, jsou dominantní indexy. Dominantní indexy přiřazují každému jedinci jediné číselné skóre, které může být spočítáno řadou alternativních způsobů z výsledků dominantních interakcí. Třetí podkapitola zahrnuje metody řazení optimalizující lineární pořadí s využitím pravděpodobnosti. Čtvrtá kapitola se zabývá metodou Elo-rating. Poslední, pátá kapitola, rozebírá subjektivní řazení jedinců pozorovatelem.

### 4.1. Sociometrické tabulky

Sociometrická tabulka je nejčastěji používanou metodou používanou pro sestavení dominantní hierarchie nejen v primatologii. Sociometrická tabulka je kontingenční tabulka, v níž jsou zaznamenávány interakce mezi všemi dvojicemi jedinců. Sociometrické tabulky byly použity pro popis dominantní hierarchie u šimpanzů (Newton-Fisher 2004), hulmanů posvátných (Hrdy 1977; Borries et al. 1991; Dolhinow et al. 1987), lemů kata (Koyama et al. 2005), bernešek (Poisbleau et al. 2006) a řady jiných druhů.

Data se do tabulky vkládají následovně: V řádcích je znázorněn dominantní jedinec a ve sloupcích je znázorněn podřízený jedinec. Nejčastěji jsou do jednotlivých buněk sociometrické tabulky zaznamenávány četnosti interakcí pro danou dvojici jedinců. Analogickou kontingenční tabulku lze sestavit i pro jiné hodnoty, např. relativní četnost interakcí, nebo pro kvalitativní kód, který popisuje pouze asymetrii dominantního vztahu (1 pro dominantního jedince, 0 pro podřízeného jedince a 0,5 pro nerozřešený vztah). V následujícím textu se budeme zabývat pouze sociometrickými tabulkami, které shrnují počty interakcí. Buňky



na diagonále se nevyplňují, jelikož jedinec nemůže interagovat sám se sebou. Za popis dominantní hierarchie pomocí sociometrické tabulky je vhodné považovat celou sociometrickou tabulku, nikoli lineární pořadí jedinců na jejich sloupcích nebo řádcích.

Popis dominantní hierarchie pomocí sociometrické tabulky přináší několik výhod. Zprvė zůstává zachována informace o četnosti pozorovaných interakcí a můžeme testovat průkaznost asymetrie vztahu mezi jedinci. Dominanční matice je jednou z neefektivnějších možností jak hodnotit jednotlivce, protože zohledňuje identitu obou soupeřů, tzn. že nemůžeme využít takové interakce, u kterých byl identifikován pouze jeden ze soupeřů. Na druhou stranu to je výhoda, jelikož tak získáváme pouze informačně hodnotné interakce.

Sociometrická tabulka dokáže plně popsat jak lineární, tak i nelineární dominantní hierarchii. Narozdíl od jakéhokoli jednorozměrného (lineárního) řazení (včetně všech dominantních indexů) umožňuje popsat kruhové vztahy. Všechny metody, hodnotící kvantitativně míru linearity (Landaův index, Kendalův koeficient), musí vycházet z původních dat, která jsou uspořádána v sociometrické tabulce, na rozdíl například od dominantních indexů. Nevýhodou používání sociometrických tabulek je to, že si obtížně poradí s nestabilní dominantní hierarchií. Další nevýhodou sociometrické tabulky je její obtížná statistická uchopitelnost. Sociometrická tabulka sice poskytuje komplexní popis všech dyadických vztahu, nelze z ní však charakterizovat dominantní postavení jedinců pomocí číselné hodnoty přiřazené každému jedinci. Většina autorů tento problém řešila převedením informací ze sociometrické tabulky na lineární pořadí jedinců (technikám tohoto postupu se ještě budu věnovat). Tím ale ztrácíme zásadní výhody dvourozměrné tabulky – popis odchylek od linearity i informace o jednotlivých dyadických vztazích. Je proto důležité, že existují statistické testy, které dovedou pracovat se sociometrickou tabulkou jako takovou, bez nutnosti hodnocení postavení jednotlivců. Tyto metody, které popisuje Hemelrijk (1990), jsou postavené na permutačních testech a umožňují statisticky testovat korelace dvou matic o stejné struktuře. S jejich pomocí lze testovat například hypotézy o vztahu mezi dominantní hierarchií (popsané pomocí četnosti dyadických dominantních interakcí), a četnosti jiných asymetrických dyadických projevů, například čištění srsti, kooperativní péče o mláďata, a řady jiných.

Jinou nevýhodou sociometrických tabulek je jejich nepřehlednost pro samotného výzkumníka. Zvláště u větší skupiny s nelineární a nekonzistentní dominantní hierarchií může být obtížné v tabulovaných datech vyzorovat jasnou strukturu. Tento problém však do značné míry řeší úpravy sociometrických tabulek, založené na jejich permutacích, tedy na simultánních změnách pořadí jedinců v řádcích a sloupcích (tak, že pořadí jedinců v řádcích stále odpovídá



pořadí jedinců ve sloupcích). Vhodnou permutací lze jedince seřadit v pořadí co nejbližšímu lineární dominantní hierarchii. Taková úprava zásadním způsobem usnadní vizuální orientaci v tabulce. Přitom si však data zachovávají dvourozměrný styl prezentace, takže nedochází ke ztrátě, zjednodušení ani zkreslení popisu jednotlivých dyadických vztahů.

Existují dvě metody, jimiž lze sociometrickou tabulku zpřehlednit – klasická metoda minimalizace počtu interakcí pod diagonálou a metoda I & SI.

#### 4.1.1. Minimalizace počtu interakcí pod diagonálou

Tento způsob zpřehlednění sociometrické tabulky spočívá v tom, že jedinci jsou řazeni tak, aby počet interakcí pod diagonálou byl co nejmenší (viz. Tab.4.1.a, 4.1.b) (Borries et al. 1991) {Hrdy 1977 #6540(Borries et al. 1991)}. V upravené tabulce lze snáze identifikovat jak reverzaly, tak i inkonzistence. Při ručním řazení jedinců je nejlepší začít tím, že odhadneme postavení jedinců podle počtu vyhraných dominantních interakcí. Při další reorganizaci sociometrické tabulky je pak nutno dělat méně úprav, než když jsou jedinci seřazeni náhodně (Lhota, Konečná osobní sdělení).

Dodatečná kritéria (viz. Tab.4.1.c, 4.1.d), která jsou postavena na předpokladu tranzitivity (Lhota, osobní sdělení), bylo nutné definovat, jelikož v několika studiích na hulmanech posvátných, bylo kritérium minimalizace počtu interakcí pod diagonálou k jednoznačného rozřešení pořadí jedinců nedostatečné. Pravidla jsou používána postupně. Po použití kritéria počtu soupeřů nesmí dojít ke zvýšení počtu interakcí pod diagonálou a stejně tak po použití kritéria celkového počtu interakcí nesmí být poručeno kritérium počtu soupeřů (Borries et al. 1991).

- **Kritérium počtu soupeřů** - jedince řadíme podle rozdílu mezi počtem jedinců, nad kterými jedinec při dominantní interakci zvítězil, minus počet jedinců, se kterými při dominantní interakci prohrál. Čím většího čísla jedinec dosáhne, tím výše je postaven.
- **Kritérium celkového počtu interakcí** - postup je analogický s předchozím bodem, ale místo počtů jedinců jsou použity celkové počty dominantních interakcí. Použití pravidel je ukázáno v tabulkách 4.1.

Tab. 4.1. Postupné řazení jedinců v sociometrické tabulce s použitím Minimalizace počtu interakcí pod diagonálou a dvou doplňujících pravidel

a) Výchozí sociometrická tabulka

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A	*	0	0	1	2	0	0	0	0	0
B	5	*	5	7	0	0	0	0	0	9
C	6	0	*	0	0	0	0	0	0	0
D	7	1	3	*	0	0	0	0	0	0
E	5	0	7	3	*	0	7	6	0	8
F	1	8	2	0	7	*	5	9	0	6
G	8	0	4	0	3	0	*	1	0	0
H	9	0	1	7	0	0	7	*	0	1
I	6	7	9	5	3	1	8	2	*	7
J	4	0	6	10	0	0	4	5	0	*

c) Po použití kritéria nejmenšího počtu interakcí pod diagonálou

	I	F	B	E	J	H	D	G	C	A
I	*	1	7	3	7	2	5	8	9	6
F	0	*	8	7	6	9	0	5	2	1
B	0	0	*	0	9	0	7	0	5	5
E	0	0	0	*	8	6	3	7	7	5
J	0	0	0	0	*	5	10	4	6	4
H	0	0	0	0	1	*	7	7	1	9
D	0	0	1	0	0	0	*	0	3	7
G	0	0	0	3	0	1	0	*	4	8
C	0	0	0	0	0	0	0	0	*	6
A	0	0	0	2	0	0	1	0	0	*

Nastala situace, že u jedinců B a E (stejně tak i D a G) nelze rozhodnout o jejich pořadí.

b) Po použití kritéria počtu soupeřů

	I	F	E	B	J	H	D	G	C	A
I	*	1	3	7	7	2	5	8	9	6
F	0	*	7	8	6	9	0	5	2	1
E	0	0	*	0	8	6	3	7	7	5
B	0	0	0	*	9	0	7	0	5	5
J	0	0	0	0	*	5	10	4	6	4
H	0	0	0	0	1	*	7	7	1	9
D	0	0	0	1	0	0	*	0	3	7
G	0	0	3	0	0	1	0	*	4	8
C	0	0	0	0	0	0	0	0	*	6
A	0	0	2	0	0	0	1	0	0	*

Bylo vyřešeno pořadí mezi jedinci B a E. Jelikož E dominuje 6 jedincům a je podřízeno 4 jedincům, jeho výsledný rozdíl je 2. B dominuje pouze 4 jedincům a je podřízeno 3 jedincům, proto je jeho výsledný rozdíl je 1. Z tohoto důvodu je E řazen před B. Ani toto pravidlo nevyřešilo postavení jedinců D a G.

d) Po použití kritéria celkového počtu interakcí

	I	F	E	B	J	H	G	D	C	A
I	*	1	3	7	7	2	8	5	9	6
F	0	*	7	8	6	9	5	0	2	1
E	0	0	*	0	8	6	7	3	7	5
B	0	0	0	*	9	0	0	7	5	5
J	0	0	0	0	*	5	4	10	6	4
H	0	0	0	0	1	*	7	7	1	9
G	0	0	3	0	0	1	*	0	4	8
D	0	0	0	1	0	0	0	*	3	7
C	0	0	0	0	0	0	0	0	*	6
A	0	0	2	0	0	0	0	1	0	*

Bylo vyřešeno pořadí mezi jedinci D a G. Jelikož D vyhrál 11 interakcí a prohrál 33, jeho výsledný rozdíl je -22. G vyhrál 16 interakcí a prohrál 31, je jeho výsledný rozdíl -15. Z tohoto důvodu je G řazen před D.

Sociometrická tabulka může být prezentována ve dvou formách, lišících se podle způsobu zaznamenání dat uvnitř buněk. Zatímco první forma tabulky je používána převážnou většinou autorů (Hrdy & Hrdy 1976; Newton-Fisher 2004; Borries et al. 1991; Dolhinow et al. 1987; Meyer et al. 1999; Reed et al. 1997), s druhou formou jsem se setkala jen v jediné práci (Poisbleau et al. 2006). Klasický způsob představuje takovou optimální permutaci sociometrické tabulky, která nevyžaduje další úpravy. Nad diagonálou jsou interakce odpovídající směru lineární dominantní hierarchie, zatímco pod diagonálu se dostanou reverzaly. Pokud se jedná o interakce v inkonzistentním vztahu, je to přesně naopak. Z tohoto důvodu je potřeba

důkladnější prohlídka takové tabulky, než určíme, které interakce představují inkonzistence a které reverzaly (viz. Tab.4.2.). Druhý způsob, podle Poisbleau et al. (2006), zaznamenává inkonzistentní vztah pod diagonálu a nad diagonálu všechny ostatní dyadické vztahy. V každé buňce jsou pak znázorněny dvojice čísel, přičemž první z nich představuje počet interakcí, které odpovídají směru dominantního vztahu a za lomítkem je znázorněn počet reverzalů.

Běžně používaná forma tabulky přináší několik výhod. Takto zapsaná data lze přímo použít pro výpočet Mantelových testů, indexů linearit, atd. Navíc je tato forma tabulky obecně známá a nepotřebuje pro prezentaci dodatečné vysvětlení. Na druhou stranu nevýhodou je obtížnější rozeznávání reverzalů a inkonzistentních vztahů. Grafická úprava umožňující okamžitě rozeznání reverzalů a inkonzistencí je naopak výhodou zobrazení tabulky podle Poisbleau et al. (2006). Výhodu spatřuji v tom, že pokud je potřeba zjistit poměr vyhraných a prohraných interakcí, všechny informace jsou v jedné buňce. Není nutné hledat dvě odpovídající si buňky, což může být zejména při větším počtu buněk v tabulce obtížné.

Tab.4.2. Sociometrická tabulka zaznamenávající frekvence dominantních interakcí

**a) Klasickým způsobem**

	A	B	C	D	E	F
A	*	5	7	2	3	4
B	0	*	6	3	2	5
C	0	0	*	3	2	7
D	1	0	0	*	7	3
E	0	5	0	2	*	6
F	0	0	0	0	0	*

**b) Podle Poisbleau et al.**

	A	B	C	D	E	F
A	*	5/0	7/0	2/1	3/0	4/0
B		*	6/0	3/0		5/0
C			*	3/0	2/0	7/0
D				*	7/2	3/0
E		5/2			*	6/0
F						*

Modře zvýrazněná čísla ukazují reverzaly a červeně zvýrazněná čísla pak ukazují inkonzistentní vztah. Zde se jedná o dva triadické kruhové vztahy BCE, BDE.

Sociometrická tabulka je dvojrozměrná tabulka, takže v ní nelze zohlednit nestabilitu dominantní hierarchie v čase. Z toho vyplývá, že v tabulovaných datech nelze rozlišit mezi reverzalem a případnou změnou pořadí. V tomto směru však došlo k postupnému vylepšování používání sociometrických tabulek. Tyto změny lze dobře ukázat na vývoji předchozího výzkumu dominantní hierarchie hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*). Závěrem práce Hrdy (1977) bylo, že u samic hulmanů posvátných existuje lineární dominantní hierarchie bez kruhových vztahů. O rok později přišli Dolhinow et al. (1987) s protichůdnými výsledky. Na základě jejich dat vyšlo, že se u hulmanů posvátných lineární dominantní hierarchie nevyskytuje, vztahy mezi některými zvířaty se jednoznačně nelišily. Na základě těchto výsledků

dospěli Dolhinow et al. k závěru, že hierarchii ve skupině hulmanů lépe popisuje klastrovací systém. Samice i samci byly rozděleni do skupin, přičemž zvířata v jedné skupině měla stejné postavení. Další, kdo se vyjádřil k tomuto tématu, byli Borries et al. (1991). Výsledky jejich práce potvrdily výsledky publikované Hrdu (1977). Všechny tři zmíněné práce používaly k řazení jedinců sociometrickou tabulku. Rozdíly ve výsledcích mezi pracemi Hrdu (1977) a Dolhinow et al. (1987) byl pravděpodobně způsoben délkou pozorování, jelikož Dolhinow et al. pozorovali skupinu hulmanů nepřetržitě 8 měsíců, zatímco Hrdu sestavovala hierarchii na základě několika dvou až tříměsíčních pozorování. Dolhinow et al. se během pozorovacího období pravděpodobně podařilo zachytit několik změn dominantních postavení různých jedinců. Protože však autoři tyto změny nezohledňovali, v tabulce se tak pod diagonálou objevuje velké množství interakcí, u kterých nelze rozlišit mezi reverzálem a novým pořadím. Borries et al. (1991) pozorovali hulmany po tři roky. Každý rok byl rozdělen do tří pozorovacích období (ne celé 2-4 měsíce) a pro každé pozorovací období sestavili sociometrickou tabulku. Výsledkem jejich práce bylo 9 sociometrických tabulek, z nichž bylo možné vyčíst, že v mezidobích došlo ke změnám postavení.

Tento výsledek byl motivací k novému přístupu sestavování sociometrických tabulek, který vedl až k metodě využívané např. Konečnou (osobní sdělení). Ta při sestavování sociometrické tabulky procházela interakci za interakcí a jakmile objevila interakci jdoucí proti směru dosavadního dominantního vztahu, podle následující interakce u téže dvojice rozhodla, zda se jedná o reverzal či změnu postavení. V případě, že se jednalo o změnu postavení, další data byla zapisována do nové sociometrické tabulky. Tímto postupem vzniklo několik sociometrických tabulek s rozdílným pořadím jedinců, přičemž i v tomto případě v každé tabulce vznikla lineární dominantní hierarchie bez kruhových vztahů. Pokud je nutné získat pořadí jedince za celé pozorovací období, např. pro účel korelační analýzy, je možné spočítat jeho průměrné pořadí. Průměrnou hodnotu získáme tak, že každé pořadí vynásobíme počtem dnů, které na dané pozici strávil, všechny výsledky sečteme a vydělíme celkovým počtem dnů (Konečná, osobní sdělení).

#### **4.1.2. Metoda I & SI**

Autorem této metody je de Vries (1998). Název v sobě skrývá podstatu této metody. Symbol I znamená inkonzistence a SI je označení pro sílu inkonzistence. Celá metoda je postavena na práci se sociometrickými tabulkami, proto je řazena do této kapitoly. Její klíčovou charakteristikou je zohledňování dyadických dominantních vztahů spíše než jednotlivých interakcí (de Vries & Appleby 2000). Dominantní vztahy jsou sice i zde hodnoceny na základě

podílu vyhraných a prohraných interakcí v rámci každé dvojice, volba optimální struktury tabulky však zohledňuje pouze výslednou asymetrii dominantních vztahů, bez ohledu na počty interakcí.

Tak jako v případě předchozích metod, i zde máme možnost zvolit si jako optimální variantu sociometrické tabulky jednu z jejich  $n!$  možných permutací. U skupiny s pěti jedinci tak například existuje  $5! = 5 \cdot (5 - 1) \cdot (5 - 2) \cdot (5 - 3) \cdot (5 - 4) = 120$  různých možností. V případě metody minimalizace počtu interakcí pod diagonálou se snažme zvolit takovou strategii, pomocí které z výchozí tabulky dojdeme k její nejpřehlednější permutaci pomocí co nejmenšího počtu mezikroků. Vhodnou strategii i jednotlivé mezikroky při tom musí výzkumník průběžně promyšlet. Naproti tomu v případě metody I & SI sestavíme nejprve všech  $n!$  permutací a z nich pak volíme takovou variantu, která se vyznačuje nejmenším počtem a silou inkonzistencí (viz. později). Tento postup od výzkumníka nepožaduje promyšlené plánování jednotlivých kroků, je však výpočetně mnohem zdouhavější a vyžaduje proto použití speciálního programu. Z tohoto důvodu de Vries (1998) zavedl následující postup pro volbu optimální sociometrické tabulky. Za prvé v tabulce musí být co nejméně inkonzistencí. Po použití tohoto pravidla zpravidla stále ještě zůstává několik stejně hodnotných matic. Z tohoto důvodu použijeme druhé pravidlo – co nejmenší hodnota SI. Třetí pravidlo se týká pouze změny postavení sousedních v případě, že A dominuje B, ale jedinec B byl zařazen před A na základě předchozích pravidel. Podle Hamiltonova řazení přesuneme jedince A před B, i když dojde ke zvýšení hodnot I & SI.

Tab. 4.3 Ukázka uplatnění kritéria počtu inkonzistencí.

a) Permutace tabulky se  $I = 2$  a  $SI = 5$

	A	B	D	F	E	C
A	*	8	4	<u>0</u>	7	5
B	4	*	5	8	3	2
D	3	1	*	4	1	7
F	<u>9</u>	4	2	*	8	<u>6</u>
E	1	2	0	3	*	10
C	0	0	6	<u>9</u>	4	*

b) Permutace tabulky se  $I = 3$  a  $SI = 6$

	A	B	F	D	E	C
A	*	8	<u>0</u>	4	7	5
B	4	*	8	5	3	2
F	<u>9</u>	4	*	<u>2</u>	8	<u>6</u>
D	3	1	<u>4</u>	*	1	7
E	1	2	3	0	*	10
C	0	0	<u>9</u>	6	4	*

Z těchto dvou tabulek dáme přednost variantě a), obsahující 2 inkonzistentní vztahy (podtržené hodnoty), před variantou b), obsahující 3 inkonzistentní vztahy.

Tab. 4.4 Ukázka uplatnění kritéria síly inkonzistencí.

a) Permutace tabulky se  $I = 2$  a  $SI = 7$

	E	F	A	B	D	C
E	*	5	<u>0</u>	1	2	<u>0</u>
F	0	*	8	4	7	0
A	<u>3</u>	0	*	3	6	3
B	1	2	0	*	9	5
D	0	1	0	3	*	4
C	<u>6</u>	0	1	2	1	*

Mezi jedinci je A a E je rozdíl v pořadí 2, mezi jedinci C a E je rozdíl v pořadí 5.

b) Permutace tabulky se  $I = 2$  a  $SI = 5$

	F	A	E	B	D	C
F	*	8	<u>0</u>	4	7	0
A	0	*	3	3	6	3
E	<u>5</u>	0	*	1	2	<u>0</u>
B	2	0	1	*	9	5
D	1	0	0	3	*	4
C	0	1	<u>6</u>	2	1	*

Mezi jedinci je F a E je rozdíl v pořadí 2, mezi jedinci C a E je rozdíl v pořadí 3.

Tyto dvě tabulky mají stejný počet I, ale liší se v hodnotě SI. Dáme přednost tabulce s nižší hodnotou SI, což je v tomto případě tabulka b.

Za výstup I & SI metody bychom opět mohli považovat celou sociometrickou tabulku, ze které máme možnost vyčíst jak optimální lineární pořadí jedinců, tak i konkrétní podobu všech kruhových vztahů. V praxi proto byla tato metoda využita především za účelem seřazení jedinců do lineární dominantní hierarchie.

Metoda I & SI umožní, oproti klasické metodě minimalizace počtu interakcí pod diagonálou, rozřešit větší počet nerozhodnutých dyadických vztahů. Představuje tak alternativu k využívání dodatečných pravidel v případě klasické metody. Využívá k tomu informaci o dominantních vztazích nerozřešené dvojice s ostatními jedinci ve skupině (de Vries & Appleby 2000). Tím ovšem, podobně jako při aplikaci dodatečných kritérií při klasickém způsobu optimalizace sociometrické tabulky, vnášíme do analýzy předpoklad tranzitivity vztahů. Aplikaci metody I & SI by proto měl předcházet test linearit dominantní hierarchie. Při tom je třeba mít na paměti riziko argumentace kruhem, pokud bychom linearitu hodnotili dodatečně na základě výsledků I & SI analýzy, která nerozlišené vztahy řeší na základě toho, že je považuje za lineární. Podobně jako u klasické metody však není ani v případě metody I & SI zaručeno, že na základě všech tří kritérií dojdeme k jedinému optimálnímu řešení. Stále ještě můžeme získat několik stejnocenných variant. Protože metoda nezohledňuje počty interakcí, je toto riziko možná ještě větší než v případě aplikace dodatečných kritérií u klasické metody minimalizace počtu interakcí pod diagonálou.

Pořadí jedinců, získáme pomocí I & SI metody, představuje proměnnou s diskretními hodnotami a konstantními rozdíly v dominantním postavení sousedních jedinců. To znamená jistě omezení pro další statistickou analýzu, protože řada testů upřednostňuje kontinuální

proměnné a umožňuje hodnotit různé vzdálenosti sousedních jedinců na číselné ose. Podobně jako v případě klasické metody lze v některých testech (korelace matic) využít i celou tabulku, v takovém případě je však vhodné upřednostnit klasickou metodu, která v tabulce zachová informaci o počtech interakcí. Pro účel testování korelace matic nezáleží na tom, jakou permutaci tabulky zvolíme. De Vries srovnával výsledky metody I & SI s dalšími metodami na dvou různých souborech dat. V prvním případě (de Vries 1998) byla srovnávána I & SI metoda, Clutton-Brockův index a Crowova metoda (net difference in ranks) (Crow 1990). Výsledné hodnoty se značně lišily, pouze tři z deseti pozic byly obsazeny ve všech metodách stejně – 1, 9 a 10. V druhém případě (de Vries & Appleby 2000) bylo porovnáváno s Davidovým skóre, Clutton-Brockovým indexem a podílem vyhraných interakcí. Stejně tak i v druhém tomto případě se metody nikdy nelišily na pozicích 1, 9 a 10. Pořadí jedinců sestavená podle I & SI metody, Davidova skóre a Clutton-Brockova indexu se shodovala. To, že se výsledná pořadí I & SI metody a podílu vyhraných interakcí lišila, bylo zapříčiněno charakterem vstupních dat. Nízko postavení jedinci (podle zmíněných tří metod) mezi sebou interagovali několikrát častěji než s ostatními jedinci. Na základě tohoto srovnání však nelze říci, jestli je některá ze zmíněných metod lepší než jiná.

## 4.2. Dominanční indexy

Dominanční index je číslo vyjadřující postavení jedince v hierarchii, znázorňuje míru celkové individuální úspěšnosti jedince. Přesný význam jednotlivých indexů se může lišit v závislosti na způsobu výpočtu. Řazení na základě dominančních indexů patří mezi metody jednorozměrného (lineárního) řazení, což znamená, že dochází ke ztrátě informací o výskytu a konkrétní podobě kruhových vztahů v dominanční hierarchii. Na rozdíl od sociometrických tabulek nelze na základě srovnání dominančních indexů dvou jedinců posoudit jejich dominanční vztah, pokud dominanční hierarchie není striktně lineární. Vyskytují-li se ve skupině kruhové vztahy, mohou nastat situace, kdy jedinec s nižší hodnotou dominančního indexu dominuje jedinci s nižší hodnotou indexu. Zřejmě hlavním důvodem, kvůli kterému se řada autorů uchyluje k výpočtu dominančních indexů, je možnost jejich využití ve statistických analýzách. Cílem popisu dominanční hierarchie je obvykle testování hypotéz o závislostech mezi dominančním postavením jedince a jeho různými charakteristikami nebo jiným chováním. Většina používaných testů vyžaduje ohodnocení dominančního postavení jedince jedním číslem. Sociometrická tabulka takovou informaci přímo neposkytuje, ačkoli z ní lze získat pořadí jedinců pomocí



metody minimalizace počtu interakcí pod diagonálou nebo metody I & SI (proměnnou hodnocenou na nesouvislé numerické škále). Pro potřeby statistického testování jsou mnohem vhodnější některé z dominantních indexů, které postavení jedince ohodnotí na kontinuální numerické škále. Takové metody navíc umožní lépe využít informaci o polyadických dominantních vztazích a hodnotit tak i různou míru vzdálenosti jedinců na číselné ose.

Používání dominantních indexů není jednotné. Bylo zavedeno velké množství indexů, ale jen některé se staly obecněji používané. V této kapitole jsou zmíněny dominantní indexy, které jsou používány v primatologii a nebo je lze v primatologii použít. Pro každý dominantní index existují podmínky, za kterých ho lze použít. Z toho vyplývá, že je nutné vybrat pro sestavování lineární dominantní hierarchie vhodnou metodu. Bayly et al. (2006) podotkli, že studie na zvířatech žijících dlouhodobě v sociálních skupinách, v nichž dominantní a podřízená zvířata interagují denně, budou vyžadovat pravděpodobně jinou metodu zvířata, než zvířata která testují svůj sociální status méně často. Široká škála dostupných dominantních indexů umožní zvolit optimální metodu podle sociální struktury pozorovaného druhu.

Nevýhodou dominantních indexů je ta skutečnost, že nedokáží popsat změny v dominantní hierarchii. Proto je u většiny dominantních indexů stanoven předpoklad stability v pozorované skupině, aby mohla být sestavena lineární dominantní hierarchie. Nesplnění těchto předpokladů však neznamena, že není možné dominantní index spočítat a dále s ním pracovat. Pokud je dominantní hierarchie nestabilní, bude výsledný dominantní index vyjadřovat „průměrné“ postavení jedince za celé sledované období. Z takového hodnocení nelze usuzovat na dominantní postavení jedince v konkrétním okamžiku.

Již bylo zmíněno, že interpretace všech dominantních indexů závisí na splnění předpokladu striktní linearitě dominantní hierarchie. V některých případech je však samotná logika výpočtu indexu postavena na předpokladu existence linearitě. Jde konkrétně o Davidovo skóre a Clutton-Brockův et al. index, které váží hodnotu každého soupeře jeho úspěšností v soubojích s jinými jedinci, za předpokladu tranzitivity triadických vztahů. V případě, že dominantní hierarchie není průkazně lineární (tj. triadické vztahy nejsou tranzitivní), je zřejmě vhodnější se výpočtu takových dominantních indexů vyhnout.



### 4.2.1. Počet dominantních jedinců

Tato metoda hodnocení dominantního postavení jedinců je mezi dominantní indexy řazena spíše formálně, neboť vychází přímo ze sociometrické tabulky, upravené metodou minimalizace počtu interakcí pod diagonálou nebo metodou I & SI. Vyjadřuje prosté pořadí jedinců vycházející z takové tabulky, a proto většina autorů ho nepovažuje za dominantní index. Nicméně podobně jako u jiných dominantních indexů jde i zde o hodnocení postavení jedinců pomocí jednoho čísla. Jde zřejmě o nejrozšířenější dominantní index, ačkoli jako o dominantní indexu o něm mluví jen několik autorů, např. Pluháček et al. (Pluháček et al. 2006b) ve studii zeber stepních (*Equus burchelii*).

Výpočet je velmi prostý. Pro každého jedince je spočítáno, kolik jedinců mu dominuje. Čím výše je jedinec postaven, tím nižší počet jedinců mu dominuje a naopak. Hodnota indexu se pohybuje od 0 do  $n - 1$ . Většina autorů, která hodnotí pořadí jedinců na základě sociometrické tabulky, určuje rovnou pořadí jedinců jako počet dominantních jedinců + 1. Výsledné hodnoty se pak pohybují v intervalu od 1 do  $n$ . V ideálním případě (striktní lineární hierarchie bez nerozlišených dyadických vztahů) se budou hodnoty jedinců následujících po sobě lišit o 1. V případě existence kruhových vztahů mohou mít někteří jedinci shodné pozice, neboť jim bude dominovat shodný počet soupeřů. V případě rovnosti hodnot u některých jedinců existují dvě možnosti řešení. Je možné uvést rozдах pozic, které může jedinec zaujímat (např. 4 – 6) a nebo je uvedena průměrná pozice u všech jedinců se stejnou hodnotou (pro všechny tři jedince na 4.-6. místě to bude 5). Druhé řešení je snáze uchopitelné v následných statistických analýzách.

Tab. 4.5 Hodnocení pozic všech jedinců

	A	B	C	D	E	F	1. řešení	2. řešení
A	*	6	4	3	1	8	1	1
B	0	*	1	8	2	7	3	3,5
C	2	1	*	2	9	4	2	2
D	3	0	1	*	5	2	3	3,5
E	1	4	3	0	*	3	5	5
F	0	0	2	1	3	*	6	6
Počet dominantních jedinců	0	2	1	2	3	4		

Modře zvýrazněné buňky ukazují nerozlišený vztah, zatímco červeně označené buňky vztah inkonzistentní.

Zásadní výhodou této metody spatřuji v tom, že je velmi transparentní, srozumitelná a široce používaná. Velkou nevýhodou je ten fakt, že tento index není kontinuální proměnná, což je podmínka pro použití některých statistických testů (př. Pearsonův korelační koeficient).

Řada autorů používá různé indexy, které bychom mohli považovat za modifikace indexu počtu dominantních jedinců. Dominující jedince lze zaměnit za podřízené jedince, v tom případě platí, že čím více podřízených jedinců jedinec má, tím výše je postaven. Wagnon et al. (1966) použili při studiu tura domácího (*Bos taurus*) procentuelní vyjádření počtu podřízených jedinců. Další modifikace se objevuje v práci Newton-Fishera (2004), je označována jako DV (dominance value).  $DV = \arcsin\sqrt{[(n - 1 - n_r)/(n - 1)]}$ , kde  $n$  udává počet jedinců ve skupině a  $n_r$  je počet dominantních jedinců. Newton-Fisher tak získal výsledné hodnoty mají rozdělení blíží se normálnímu.

#### 4.2.2. Podíl vyhraných interakcí

Poprvé byla tato metoda uvedena ve formě teoretického herního modelu (v Ens a Goss-Custard 1984 “Goss-Custard et al. 1995) a později byla vylepšena Goss-Custardem et al. (1995). Tento dominantní index patří, co se týče matematické stránky, k těm jednodušším. Hodnotí dominantní postavení jedince na základě poměru interakcí vyhraných k celkovému počtu interakcí, kterých se daný jedinec zúčastnil.

Index spočteme podle následujícího vzorce:

$$DI = \frac{n_w}{n_t}$$

DI – hodnota indexu

$n_w$  – počet vyhraných interakcí

$n_t$  – celkový počet interakcí, kterých se jedinec zúčastnil

Hodnota indexu se pohybuje v uzavřeném intervalu od 0 do 1. Čím vyšší číslo bylo jedinci přiřazeno, tím vyšší postavení v dané hierarchii zaujímá.

Výhodou indexu podílu vyhraných interakcí je to, že můžeme využít informace o všech zaznamenaných interakcích, u nichž známe identitu alespoň jednoho ze soupeřů. To je zvláště výhodné tehdy, pokud pozorujeme velká hejna, ve kterých individualně rozlišujeme jen několik jedinců. Tak jak to bylo např. u zimujících hejn bernešek tmavých (*Branta bernicla*), u kterých byl okroužkováním odlišen jen malý podíl ptáků, takže u většiny dominantních interakcí bylo možné určit jen jednoho ze dvou soupeřů (Poisbleau et al. 2006). Avšak pořadí jedinců, sestavené na základě počtu vyhraných jedinců, se může lišit od pořadí, které bychom sestavili na základě počtu dominantních jedinců (tj. na základě sociometrické tabulky).

Pokud bychom požadovali výsledek srovnatelný s počtem dominantních jedinců, musely by být splněny následující předpoklady. Střet mezi jedinci vyhraje vždy dominantní jedinec nezávisle na tom, jak daleko jsou od sebe jedinci vzdáleni na pomyslném žebříčku hierarchie (Goss-Custard et al. 1995). Reversaly mezi jakoukoli dvojicí totiž ovlivňují jejich celkové, nikoli pouze vzájemné postavení. Pokud například bude vzájemný vztah mezi dvěma vysoko postavenými (nebo naopak dvěma nízko postavenými) jedinci nevyjasněný (tj. s vysokým podílem reversalů) a počet interakcí mezi nimi bude dostatečně velký, budou tito jedinci v pořadí sestaveném na základě dominantního skóre inklinovat spíše ke střednímu postavení. Předpokládáme, že jsou interakce rovnoměrně rozloženy mezi členy skupiny bez ohledu na jejich dominantní postavení. Jinak by totiž vysoká hodnota indexu mohla odrážet tendenci jedince interagovat převážně s podřízenými partnery (Goss-Custard et al. 1995) a nízká hodnota tendenci interagovat častěji s nadřízenými partnery spíše než počet zvířat, kterému dominují.

V praxi nebývá zcela splněna ani jedna z těchto podmínek. Aby Poisbleau et al. (2006) zjistili, na kolik je index podílu vyhraných interakcí srovnatelný s pořadím postaveným na analýze sociometrické tabulky (odpovídajícímu počtu dominantních jedinců), použili empirická data získaná na kachnách divokých (*Anas platyrhynchos*) chovaných v zajetí a na zimujících hejnech bernešek tmavých (*Branta bernicla*). Pomocí lineární regrese zjišťovali korelaci mezi výsledky pořadí jedinců sestaveného na základě sociometrické tabulky s hodnotou dominantního indexu postaveného na podílu vyhraných interakcí. Zjistili, že si obě pořadí blízce odpovídají

a popisují zřejmě tentýž jev. Reziduály od regresní přímky byly v případě kachen nulové pro vysoko a nízko postavené jedince, ale u středně postavených jedinců docházelo k odchylkám. V případě bernešek byly reziduály nulové u vysoko postavených jedinců, k odchylkám však docházelo u středně i u nízko postavených jedinců. Tento výsledek pravděpodobně odráží charakter vstupních dat. Při interakcích kachen byli známi oba účastníci a také byl nashromážděn dostatek dat pro dosažení do sociometrické tabulky. Naproti tomu u bernešek nebyl znám

ve většině případů druhý účastník interakce, proto v sociometrické tabulce zůstalo mnohé buňky pro dyadické vztahy prázdné. I když byla výsledná pořadí jedinců podobná, autoři doporučili použít sociometrickou tabulku přednostně u skupin, kde jsou všichni jedinci bezpečně identifikováni. Podíl vyhraných interakcí je výhodnější použít, pokud ve většině případů není druhý účastník interakce identifikován.

Tak jako i u jiných metod, přesnost výsledků tohoto indexu závisí na počtu zaznamenaných interakcí. Poisbleau et al. (2006) vypracovali simulační model, na jehož základě určili minimální počet interakcí pro každého jedince, který je nutný ke statisticky spolehlivému odhadu pořadí jedinců na základě indexu počtu vyhraných interakcí (viz. příloha 1). Podstatou je výpočet směrodatné odchylky od dominantního skóre při určitém počtu interakcí virtuálního jedince. Závislost mezi směrodatnou odchylkou a počtem zaznamenaných interakcí popisuje mocniná funkce. Rozhodujeme-li, jak velký počet interakcí potřebujeme pro sestavení hierarchie, je lepší zvolit počet interakcí nutných pro průkazné určení extrémního dominantního skóre, tedy 50%. Poisbleau et al. (2006) prezentoval tabulku, z níž lze vyčíst, že při  $SD = 0,05$  (5 % dominantního skóre) by jsme měli mít k dispozici nejméně 101 a při  $SD = 0,1$  (10 % dominantního skóre) postačuje již jen 26 interakcí u každého jedince. Čtyřnásobné snížení objemu dat určitě stojí riziko, že se chyba zvýší dvakrát, proto autoři doporučují získat pro každého jedince minimálně 26 interakcí.

### 4.2.3. Index společenského postavení

Výpočet indexu společenského postavení (Social status index - dále jen SSI) se objevil v práci Newton-Fishera (Newton-Fisher 2004) o hierarchii šimpanzů z rezervace Budongo. Jiné použití než v této práci jsem nenašla. Tato metoda je přímo přizpůsobena pro výzkum dominantní hierarchie u šimpanzů, kteří se vyznačují fission-fusion sociální organizací. Tato sociální organizace přináší problém vysoce nevyrovnaného pozorování různých dyád. Vzhledem k tomu, že stejný typ sociální organizace se vyskytuje i u následujících druhů – pavián pláštík (*Papio hamadryas*), dželada (*Theropithecus gelada*), bonobo (*Pan paniscus*) a podčeledi chápanů (*Atelinae*), je tato metoda vhodná pro studium dominantní hierarchie u těchto druhů. Klíčovou charakteristikou je, že tato metoda umožňuje ohodnotit dominantní postavení jedinců na základě více typů behaviorálních projevů.

Hodnota společenského postavení je počítána na základě dat ze dvou (a potenciálně i více) sociometrických tabulek, přičemž v každé z nich je zaznamenaný určitý behaviorální projev či soubor podobných projevů. V jednotlivých buňkách sociometrických tabulek jsou

zaznamenány relativní frekvence četnosti interakcí dané dvojice přepočítané na dobu, kdy byli jedinci pozorováni pohromadě. Pro skupiny s dlouhodobým soužitím jedinců je postačující zaznamenat počet interakcí, protože jedinci spolu tráví přibližně stejně dlouhou dobu. Hodnota SSI je počítána pro každého jedince a na základě výsledků je pak sestavena dominantní hierarchie.

$$SSI = \log (A + S)$$

$$A = \frac{n_w + 1}{n_1 + 1} \qquad S = \frac{n_w + 1}{n_1 + 1}$$

$n_w$  – počet vyhraných interakcí (případně součet přepočtených hodnot) daným jedince (pro danou sociometrickou tabulku)

$n_1$  – počet prohraných interakcí (případně součet přepočtených hodnot) daným jedince (pro danou sociometrickou tabulku)

A – příspěvek první sociometrické tabulky pro jedince na základě dat z první sociometrické tabulky. V práci Newton-Fishera (2004) vyjadřovalo hodnotu toho, jak je jedinec dominantní (agonistic dominance).

S – příspěvek druhé sociometrické tabulky pro jedince na základě dat z druhé sociometrické tabulky. V práci Newton-Fishera (2004) ukazovalo jaký respekt (respect) má jedinec mezi ostatními členy skupiny. Respekt byl hodnocen na základě supavého houkání (pant grunt), které bylo směřováno danému jedinci ostatními členy skupiny.

Vzhledem k tomu, že data nemají normální rozdělení, je provedena logaritmická transformace. Hodnota SSI se může pohybovat v intervalu od  $-\infty$  do  $+\infty$ , tyto hodnoty vychází z průběhu logaritmické funkce, která není ani shora ani zdola omezená. V praxi se však pohybujeme v užším rozmezí hodnot. Hodnoty SSI vypočtené u šimpanzů se pohybovaly přibližně od -1 do 2 (Newton-Fisher 2004).

Výsledky této metody byly porovnány (Newton-Fisher 2004) s metodou indexem DV. Jednalo se o data sestavená na základě sociometrické tabulky pro respekt. Výsledná pořadí

jedinců si odpovídala. Jen v případech, kde měli šimpanzi stejný počet dominantních (podřízených) jedinců, rozhodoval autor jejich pořadí na základě výsledků SSI.

#### 4.2.4. Zumpe a Michaelův index

Zumpe a Michaelův index, dále v textu už jen ZMI, byl poprvé použit v práci Zumpe a Michaela (1986) pro sestavení dominantní hierarchie u samic makaka rhesuse (*Macaca mullata*). Zdá se, že se tento index dostal do povědomí primatologů, jelikož byl později použit při studiu dominantní hierarchie u kotulů veverovitých (*Saimiri sciureus*) (Weerts & Miczek 1996)

a podčeledi kočkodanů (*Cercopithecinae*) (Butovskaya et al. 1996; Gore 1994; Rasmussen & Farrington 1994).

Výpočet indexu je rozdělen do čtyř jednoduchých kroků. Nejdříve je spočítáno skóre jedince pro všechny možné dvojice a na základě těchto mezivýsledků je spočítán výsledný index pro postavení jedince ve skupině.

1. Výpočet procentuelního podílu agresivních projevů obou jedinců v rámci každé možné dvojice: Pokud sedmkrát vyhraje A a třikrát vyhraje B, pak připadá na jedince A 70 % a jedince B 30 % agresivních interakcí.
2. Výpočet procentuelního podílu submisivních projevů probíhá stejným způsobem jako v předchozím bodě. Pokud směřuje osm submisivních projevů jedinci A a dva jedinci B, pak připadá na jedince A 80 % a jedince B 20 % submisivních projevů.
3. Ze získaných hodnot vypočteme skóre pro každého jedince z dané dvojice tak, že sečteme hodnoty získané v prvních dvou krocích. Skóre jedince A je  $(70 + 80) / 2 = 75 \%$  a skóre jedince B je  $(20 + 30) / 2 = 25 \%$ .
4. Výsledný dominantní index spočteme jako průměrnou hodnotu skóre daného jedince se všemi jeho soupeři. V případě, že nebylo pozorováno agresivní chování u daného jedince, pak se skóre jedince rovná procentuálnímu zastoupení submisivního chování. Analogicky to platí pro absenci submisivního chování.

Problém může nastat pokud není dostatek interakcí. Zumpe a Michaelův index řeší problém s nerozhodnutými interakcemi, jelikož ho můžeme počítat z dílčích projevů a nejen z konečného výsledku interakce. Tento index využívá efektivně i omezený počet dat. Ačkoli však můžeme spočítat index i s malým počtem dat, nemůžeme si být jisti jeho přesností, proto zde platí stejně jako u většiny dominantních indexů, že čím více dat máme, tím lépe.

Aby Zumpe a Michael (Zumpe & Michael 1986) ověřili validitu ZMI, porovnali dominantní index se sociometrickou tabulkou, sestavenou na základě rozhodnutých soubojů, a dále pak s analogickým indexem, vypočítaným podle interakcí příchodu a odchodu na vzdálenost dosahu ruky. Navíc bylo provedeno srovnání s metodou subjektivního řazení pozorovatelem. Pořadí jedinců sestavené podle těchto metod se shodovalo.

#### 4.2.5. Clutton-Brockův et al. index

Clutton-Brockův index, dále jen CBI, byl poprvé použit pro sestavení lineární dominantní hierarchie v soubojích jelenů evropských (*Cervus elaphus*) (Clutton-Brock et al. 1979). Podobně jako index počtu dominantních hodnotí dominantní postavení jedince na základě podílu počtu všech poražených soupeřů a počtu soupeřů, kteří dané zvíře porazili. Klíčovou charakteristikou tohoto indexu je, že je příspěvek každého ze soupeřů vážen počtem jeho vlastních soupeřů, zvítězivších nebo poražených. Tato klíčová charakteristika je společná s Davidovým skóre. Autoři tento postup považují za vhodnější v situaci, kdy nejsou zaznamenány interakce mezi všemi jedinci a kdy je dominantní hierarchie velmi nestálá (což platilo v případě jejich dat na soubojích jelenů v období říje). Tento index byl použit na studium hierarchie u jelenů evropských (*Cervus elaphus*) (Clutton-Brock et al. 1979; Freeman et al. 1992), u daňků evropských (*Dama dama*) (Mattiangeli et al. 1999; McElligot et al. 1999), dále pak také u zástupců ptačí říše, a to konkrétně u bažantů obecných (*Phasianus colchicus*) (Mateos & Carranza 1999; Mateos & Carranza 1997) a bernešek bělolících (*Branta leucopsis*) (Choudhury & Black 1994). Stejně dobře by mohl být použit např. u mořských šelem - tuleňovitých (Phocidae), mrožovitých (Odobenidae) a lachtanovitých (Otariidae).

Výpočet tohoto indexu není složitý, je vyjádřen vzorcem:

$$CBI = \frac{B + \sum b + 1}{L + \sum l + 1}$$

B – počet soupeřů, které daný jedinec alespoň jednou porazil

$\sum b$  – celkový počet jedinců, které tito soupeři alespoň jednou porazili (kromě něho samého)

L – počet soupeřů, kteří daného jedince alespoň jednou porazili



$\sum 1$  – celkový počet jedinců, kteří tyto soupeře alespoň jednou porazili (kromě něho samého)

Hodnota +1 je přidána, aby se jmenovatel nemohl rovnat nule (pokud daný jedinec nebyl nikdy poražen), protože by pak rovnice neměla řešení. Přidání hodnoty do čitatele zajišťuje, aby index rozlišoval i mezi těmi jedinci, kteří neporazili ani jednoho soupeře, avšak mohou se lišit v tom, kolik a jak vysoko postavených soupeřů porazilo je.

Hodnota indexu se teoreticky pohybuje v otevřeném intervalu od nuly do nekonečna, ve skupině  $n$  jedinců je to od  $1 / [(n - 1) \cdot (n - 2) + 1]$  do  $(n - 1) \cdot (n - 2) + 1$ , přičemž menší hodnoty znamenají nižší postavení v dominantní hierarchii. Hodnoty CBI ve skupině 560 daňků evropských se pohybovaly v intervalu od 0 do 80 (McElligot et al. 1999).

Výpočet tohoto indexu je postaven na předpokladu existence lineární hierarchie ve skupině. Jestliže totiž vážíme dominantní index jednotlivce dominantní úspěšností jeho soupeřů, očekáváme tím, že pokud jedinec porazí jiného jedince, je schopen porazit všechny jedince, které poražený v soubojích porazil (a analogicky i pro poražené jedince). Použití tohoto indexu proto není vhodné tehdy, když míru linearity u sledované skupiny považujeme za nízkou.

Clutton-Brockův index posuzuje polyadické, nikoli jen dyadické, vztahy, tím je citlivější než Podíl vyhraných interakcí a Zumpe-Michaelův index. Je však třeba zdůraznit, že u zvířat, která interagovala s malým počtem partnerů, bude hodnota indexu nepřesná bez ohledu na to, s kolika soupeři interagovali tito partneři. Samotné vážení příspěvků partnerů do dominantního indexu jednotlivce nenahradí potřebu zaznamenat pro každého jedince interakce s dostatečným počtem partnerů. Čím větší skupinu pozorujeme, tím CBI odráží strukturu dané skupiny. Další výhodou je, že CBI lze použít i v období, kdy je dominantní hierarchie nestabilní.

Nevýhodou tohoto indexu je charakter rozdělení, které se blíží exponenciální funkci, se kterou může být v praxi obtížné pracovat. Rozdíly mezi dominantními indexy závisí na postavení jedinců v dominantní hierarchii - budou velmi vysoké mezi vysoce postavenými zvířaty, ale nízké mezi nízko postavenými zvířaty. Tento nedostatek lze vyřešit zlogarytmováním CBI. Data se ta přiblíží normálnímu rozdělení, hodnoty indexu se budou teoreticky pohybovat v otevřeném intervalu od minus do plus nekonečna, budou symetrické kolem nuly a interpretace rozdílů indexů mezi kterýmikoli dvěma jedinci nebude záviset na jejich postavení v dominantní hierarchii. Použití této úpravy jsem však nenalezla v žádném z článků používajících CBI. Touto transformací bychom ztratili jednu z výhod, a tou je rozdíl v hodnotách CBI, který ukazuje, jak jsou sousední jedinci od sebe vzdáleni (Bartošová, osobní sdělení).



Paradoxem tohoto indexu je, že čím více interakcí máme, tím je větší pravděpodobnost, že zachytíme reversaly, které by mohly zkreslit hodnotu indexu. U tohoto indexu totiž nezáleží na podílu revesalu v celkovém počtu interakcí. Jediný reversal postačí k tomu, abychom podřízeného jedince považovali za jedince, který nadřízeného soupeře porazil.

Aby Clutton-Brock et al. (1979) ověřili validitu svého indexu, spočítali jej i pro několik souborů dat publikovaných ve starších studiích u různých kopytníků. Výsledné pořadí zvířat bylo silně korelované s pořadím, spočteným autory původních prací metodou počtu dominujících jedinců nebo metodou dominantního indexu postaveného na podílu počtu poražených a zvítězivších soupeřů. S žádným z těchto pořadí však nebylo identické.

#### 4.2.6. Davidovo skóre

Poprvé byly základy Davidova skóre (dále už jen DS) uvedeny v práci Davida (1987b), matematická podstata tohoto indexu byla vysvětlena a hlouběji rozvedena v pozdější publikaci téhož autora (David 1987a). Davidovo skóre bylo použito pro popis dominantní hierarchie u šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) (Marvan et al. 2006). Možná aplikace DS na hráče amerického fotbalu byla navržena v publikaci Crowa (1990). Stejně jako u Clutton-Brockova et al. indexu (CBI) i zde klíčová charakteristika spočívá v tom, že příspěvek každého ze soupeřů je vážen dominantní úspěšností jeho vlastních soupeřů, zvítězivších nebo poražených. Na rozdíl od Clutton-Brocka et al. však David bere v potaz poměr vyhraných a prohraných interakcí tím, že zahrnuje do výpočtu pravděpodobnost, s jakou jedinec zvítězí (prohraje) s jiným protivníkem. Nejjednodušší metodou je začít sestavením sociometrické tabulky, z níž se data potřebná pro výpočet čtou nejsnáze a je možné zaznamenávat do ní také mezikroky k DS.

Výpočet DS je následující:

$$DS = w + w_2 - l - l_2$$

$w$  – součet všech podílů vyhraných interakcí, spočtený jako  $P_{ij} = a_{ij} / n_{ij}$

$w_2$  – součet všech podílů vyhraných interakcí poražených jedinců vážených hodnotou  $P_{ij}$  příslušející k dané dyádě (viz. Tab.5.6)

$l$  – součet všech podílů prohraných interakcí, spočtený jako  $P_{ij} = a_{ij} / n_{ij}$

$l_2$  – součet všech podílů prohraných interakcí vítězných jedinců vážených hodnotou  $P_{ij}$  příslušející k dané dyádě (viz. Tab.5.6)

$a_{ij}$  – počet vyhraných (prohraných) interakcí

$n_{ij}$  – celkový počet interakcí pozorovaných ve dvojici

Hodnota indexu není nijak omezena. Může se pohybovat v intervalu od  $-\infty$  do  $+\infty$ . Čím vyšších hodnot jedinec dosáhne, tím výše je postaven. Hodnota indexu závisí na počtu jedinců ve skupině. Ve skupině pěti jedinců může index nabývat hodnot od -10 do 10, v sedmičlenné skupině se index pohybuje v hodnotách od -21 do 21.

Tab. 4.6 Uvádí příklad výpočtu DS

**a) Sociometrická tabulka znázorňující počty dominantních interakcí.**

	A	B	C	D	E
A	*	4	2	3	5
B	0	*	3	9	3
C	0	0	*	7	3
D	1	1	0	*	2
E	0	1	3	0	*

Z této tabulky je dále vypočítána pravděpodobnost výhry mezi jednotlivými dyádami.

**b) Tabulka znázorňuje podíl vyhraných interakcí v řádcích a podíl prohraných interakcí ve sloupcích, dále pak výpočet DS s mezivýpočty  $w$ ,  $w_2$ ,  $l$  a  $l_2$ .**

	A	B	C	D	E	w	$w_2$	DS
A	*	1,0	1,0	0,75	1,0	3,75	5,91	8,75
B	0	*	1,0	0,9	0,75	2,65	3,28	3,25
C	0	0	*	1,0	0,5	1,5	1,73	-2,97
D	0,25	0,1	0	*	1,0	1,35	1,95	-3,25
E	0	0,25	0,5	0	*	0,75	1,41	-6,25
$l$	0,25	1,35	2,5	2,65	3,25			
$l_2$	0,66	1,33	3,70	3,90	5,16			

Pro jedince A se  $w_2$  spočítá jako:

$$w_2 = 1 \cdot 2,65 + 1 \cdot 1,5 + 0,75 \cdot 1,35 + 1 \cdot 0,75 = 5,91$$

$$l_2 = 0 \cdot 1,35 + 0 \cdot 2,5 + 0,25 \cdot 2,65 + 0 \cdot 3,25 = 0,66$$

Předpoklady použití tohoto indexu shrnul Gammel et al. (2003). Tento index lze použít za předpokladu, že je dominantní hierarchie ve skupině je lineární, protože vážíme dominantní index jednotlivce dominantní úspěšností jeho soupeřů, čímž očekáváme, že pokud jedinec porazí jiného jedince, je schopen porazit všechny jedince, které poražený v soubojích porazil (a analogicky i pro poražené jedince). Použití tohoto indexu proto není vhodné tehdy, když míru linearity u sledované skupiny považujeme za nízkou. Dalším předpokladem je, že výsledek souboje je nezávislý na předchozích, tzn. že pokud jedinec vyhrál předchozí interakci proti

jakémukoli jedinci, nezvýšila se tím pravděpodobnost toho, že vyhraje následující interakci. Aby nedošlo ke zkreslení výsledků, měl by být počet interakcí pro všechny dvojice vyrovnaný.

V porovnání s CBI je DS citlivější v tom, že bere v potaz poměr vyhraných a prohraných interakcí. Využitím pravděpodobnosti při výpočtu DS se zabrání tomu, aby pořadí jedinců bylo ovlivněno menším počtem reverzalů, což je důvod, proč se v případě výskytu interakcí proti směru dominantní hierarchie se CBI a DS mohou významě lišit ve výsledku. Závisí to na velikosti skupiny a počtu reverzalů. Davidovo skóre lze počítat na rozdíl od CBI i pro malé skupiny, což je umožněno tím, že je počítáno z pravděpodobností výhry nad ostatními jedinci a nejen z podílu dominantních a podřízených jedinců.

Dalším problémem může být požadavek na vyrovnaný počet interakcí v jednotlivých dyádách. Tento požadavek lze však obejít korekcemi, které navrhli de Vries et al. První korekce (de Vries 1998) spočívá v tom, že  $P_{ij}$  je zaměněno za  $d_{ij}$ .

$$d_{ij} = P_{ij} - (P_{ij} - 0,5) \cdot P[P_{ij} - 0,5]$$

$P_{ij}$  – pozorovaný poměr vyhraných (prohraných) interakcí

Hodnota 0,5 – poměr vyhraných interakcí v případě, že by se dominantní postavení obou soupeřů nelišila

$P[P_{ij} - 0,5]$  – Pravděpodobnost odchylky od nulové hypotézy  $H_0: P_{ij} = 0,5$ , odvozena na základě binomického rozdělení při daném počtu interakcí.

Základním stavebním kamenem korekce je člen rovnice  $(P_{ij} - 0,5) \cdot P[P_{ij} - 0,5]$ . Tím, že odchylku od vyrovnaného poměru interakcí vynásobíme pravděpodobností jejího výskytu, zabráníme zkreslení výsledků, který je způsoben případným nevyrovnaným počtem interakcí v dyádách. Pravděpodobnost je počítána na základě binomického rozdělení, v němž mají všichni jedinci stejnou pravděpodobnost výhry (prohry). Hodnota  $d_{ij}$  se pohybuje intervalu od 0 do 1, přičemž hodnoty 1 dosáhne jen v případě, že rozdíl mezi počtem vyhraných interakcí v jednotlivých dyádách je roven nekonečnu. Z toho vyplývá, že se hodnota  $d_{ij}$  blíží k jedné, ale v reálném případě ji nikdy nedosáhne. Na druhou stranu nulu dosazujeme za  $d_{ij}$  jen v případě, že v dyádě nedojde k žádné interakci (de Vries 1998).

O několik let později navrhl de Vries (2000) druhou korekci. Předchozí korekce  $d_{ij}$  byla zaměněna za  $D_{ij}$ , která se liší v tom, na základě jakého teoretického rozdělení je odvozena odchylka od nulové hypotézy.

$$D_{ij} = P_{ij} - (P_{ij} - 0,5) \cdot P [P_{ij}]$$

$P_{ij}$  – pozorovaný poměr vyhraných (prohraných) interakcí

$P[P_{ij}]$  – pravděpodobnost, že  $P_{ij}$  bude dosahovat právě spočtené hodnoty

Tato nová korekce je počítána na základě normálního rozdělení, narozdíl od binomického rozdělení v předchozí korekci (de Vries & Appleby 2000). Hodnota  $D_{ij}$  se pohybuje v intervalu od 0 do 1. Parametr  $D_{ij}$  se bude rovnat 0, pokud v dyádě nedojde k žádné interakci. Stejně tak jako u  $d_{ij}$  se bude  $D_{ij}$  rovnat 1 jen v případě, že rozdíl mezi počtem vyhraných interakcí v jednotlivých dyádách je roven nekonečnu. V případě rovnosti počtu vyhraných interakcí v dyádě se bude  $D_{ij}$  rovnat 0,5 (de Vries 1998).

Výsledky DS byly porovnávány s dalšími metodami, zejména pak s výsledky CBI, kvůli podobnosti obou indexů. Výsledné pořadí podle DS a CBI bude stejné, pokud se nevyskytnou reversaly, tak jako při srovnání fiktivních dat v práci de Vries a Appleby (2000), nebo je asymetrie dyadického vztahu malá (5-krát vyhraje jedinec A a 3-krát vyhraje jedinec B). V případě, že je asymetrie ve vztahu velká (99-krát vyhraje jedinec A a 1-krát vyhraje jedinec B), budou se výsledné dominantní hierarchie lišit. Oběma jedincům bude podle CBI započítáno, že porazili protivníka, bez ohledu na poměr vyhraných a prohraných interakcí (Gammel et al. 2003).

Gammel et al. (2003) doporučili upřednostňovat vždy DS před CBI.

#### **4.2.7. Aspeyův index**

Tento index (AI) byl poprvé použit na popis dominantní hierarchie při střetech (soubojích) pavouků čeledi skákavkovitých *Schizocosa crassipes* (Aspey 1977). Jednou z klíčových charakteristik tohoto indexu je, že zohledňuje klasifikaci různých typů chování, a to detailněji než je tomu v případě ZMI, nikoli jen rozlišením mezi agresivním a submisivním chováním. Přitom váží příspěvek různých agresivních i submisivních projevů jejich intenzitou. Např. pokud pavouk zareaguje na pronásledování (following walk) druhým pavoukem ústupem (vážený hodnotou -3),

jeho index bude vyšší, než pokud zvolí útek (vážený hodnotou -5). Do výpočtu indexu je zahrnuto pouze chování daného jedince, nikoli jeho soupeřů. Odlišnost tohoto indexu spočívá v tom, že je počítán na základě četnosti jednotlivých projevů bez ohledu na to, jaký je výsledek interakcí. Váhu přiděluje každý výzkumník každému typu pozorovaného projevu na základě své subjektivní úvahy.

Výpočet indexu je jednoduchý.

$$AI = \sum_1^n \frac{n_p \cdot v}{n_s}$$

$n_p$  – četnost projevu

$v$  – specificky přidělená váha daného typu projevu

$n_s$  – počet střetů

Četnost každého chování vynásobíme váhou intenzity. Součet těchto vážených četností je vydělen celkovým počtem střetů (soubojů). Jednotlivým definovaným projevům chování je přidělena hodnota od 5 do -5. Aspey (1977) stanovoval váhu jednotlivých typů chování ve dvou krocích. Nejprve subjektivně ohodnotil některé submisivní (lokomoční) projevy. Poté určil váhu ostatních projevů tak, že seřadil projevy podle toho, jak často na ně soupeřící jedinci odpovídali dvěma nejzáporněji hodnocenými projevy. Čím více odpovědí na daný projev bylo, tím vyšší hodnocení projev získal. Při hodnocení váhy projevů přihlédl Aspey také k tomu, jak byly projevy rozřazeny do skupin pro faktorovou analýzu. Submisivní chování dosahuje záporných hodnot podle stupně submisivity (stanoven pozorovatelem). Chování, kterému přiřadíme hodnotu 0, nijak neovlivní hodnotu indexu. Hodnota indexu se teoreticky pohybuje v intervalu od  $-\infty$  do  $+\infty$ . Index dosahuje záporných hodnot u jedinců, kteří se často chovají submisivně. V případě pavouků *Schozocosa crassipes* se hodnoty indexu pohybovaly od -2 do 7,6 (Aspey 1977) a u rysošů damarských (*Cryptomys damarensis*) byly hodnoty v rozsahu od -2,3 do 6 (Gaylard et al. 1998).

Aspeyův index je počítán pro každého jedince ve dvojici soupeřů. V tomto bodě se použití indexů u různých autorů liší. Aspey (1977) počítal AI pro každého jedince jen z interakcí ve dvojici, v nichž byl daný jedinec iniciátorem. Naproti tomu Gaylard et al. (1998) počítali AI pro každého jedince ze všech interakcí v dyádě, ať už je inicializoval nebo ne. Dále se autoři lišili i v použití spočteného AI. Aspey pro řazení jedinců na žebříčku dominantní hierarchie nakonec používá hodnotu tzv. „kombinovaného“ AI. Tento „kombinovaný“ AI se počítá tak, že se vypočte průměrná hodnota AI se všemi partnery. Naproti tomu Gaylard zaznamenal AI do sociometrické tabulky, jíž použil k popisu dominantní hierarchie.

Výhodou tohoto indexu je jeho citlivost k specifické podobě dominantního projevu, která zvyšuje množství využité informace. Výsledné hodnocení zohledňuje typ, intenzitu a četnost chování. Aspey (Aspey 1977) se do určité míry vyhýbá jakýmkoli definicím výhry nebo prohry, čímž se snižuje možnost zkreslení, která by mohla vzniknout v důsledku špatného vyhodnocení celé interakce, ale na druhou stranu může vzniknout více malých zkreslení způsobených špatným vážením jednotlivých projevů. Podle mého názoru je vhodné použít tento index v případě, že pozorovatel není často schopen na základě výsledku interakce rozhodnout o tom, který jedinec je dominantním a který podřízený.

### **4.3. Metody největší pravděpodobnosti**

Tato kapitola se zabývá metodami, které hledají takové pořadí jedinců v lineární dominantní hierarchii, které bude nejlépe predikovat strukturu výsledků dominantních interakcí, jakou popisují nashromážděná empirická data. Patří sem Boydova a Silk metoda a McMahanova a Morrisova metoda. Podle původních záměrů autorů jsou výsledky těchto metod učeny k výzkumu korelací postavení jedince v dominantní hierarchii s jinými sociálními projevy, fyzickými rozměry, stářím jedince a jinými. Tyto metody se liší ve formě výsledků Boyd a Silk metoda poskytuje kontinuální proměnnou, kdežto výsledkem McMahanovy a Morrisovy metody je pořadí jedinců v lineární dominantní hierarchii, a tedy diskrétní proměnná.

Zásadním předpokladem použití těchto metod je existence lineární hierarchie ve skupině, protože v případě chybějících dat u některých dvojic jsou vztahy mezi jedinci jsou určeny na základě tranzitivity polyadických vztahů.

### 4.3.1. Boydova a Silk metoda

Stejně jako mnoho jiných metod popisu dominantní hierarchie, je to model postavený na logistické funkci zobrazující vztah mezi rozdílem postavení dvou jedinců v dominantní hierarchii a pravděpodobností výhry jednoho z nich v dominantním střetu (Boyd & Silk 1983). Tato metoda vychází ze sociometrické tabulky počtu dominantních interakcí mezi jedinci. Kritériem řazení je co nejpřesnější predikce napozorovaného podílu výhry nad všemi ostatními jedinci. Autoři použili tuto metodu na sestavení dominantní hierarchie u samců švábů šedých (*Nauphoeta cinerea*).

Boydova a Silk metoda je počítána ve dvou krocích:

1. **Výpočet  $D_i$**  – jde o odhad hodnoty, která vyjadřuje postavení jedince v dominantní hierarchii (analogická hodnota k dominantnímu indexu). Na základě napozorovaných dat uspořádaných do sociometrické tabulky je z  $P_{ij}$  (pravděpodobnost, že jedinec  $i$  porazí jedince  $j$ ) pomocí metody největší pravděpodobnosti (method of maximum likelihood) odhadnuto  $P_{ij}'$  (odhad pravděpodobnosti, že jedinec  $i$  porazí jedince). Podle hodnoty  $P_{ij}'$  je z průběhu logistické funkce odhadnut rozdíl mezi  $D_i$  a  $D_j$  (analogické k  $D_i$ , ale pro jedince  $j$ ), analogicky k tomu je podle hodnoty  $P_{ji}'$  odhadnut rozdíl  $D_j$  a  $D_i$ . Na základě těchto dvou rovnic lze vypočítat hodnoty  $D_i$ . Jedince seřadíme do lineární dominantní hierarchie podle hodnot  $D_i$  tak, že nejvýše postavený je jedinec s nejnižším  $D_i$ .
2. **Výpočet  $P_i$** , tj. pravděpodobnosti výhry nad všemi ostatními jedinci. V prvním kroku odhadneme  $P_i'$  (odhad pravděpodobnost výhry nad všemi jedinci ve skupině) jako podíl pořadí jedince dělený počtem jedinců ve skupině. Takto odhadnuté  $P_i'$  dosadíme do téže rovnice a tak vypočteme nový odhad  $P_i$ . Takto získané  $P_i$  dosadíme znovu a tento postup opakujeme, dokud se hodnota  $P_i$  mění. Na základě vypočtených  $P_i$  lze jedince seřadit do lineární dominantní hierarchie.

$$P_i = \frac{\sum_{j=1}^t a_{ij}}{\sum_{j=1}^t \frac{n_{ij}}{P_i + P_j}}$$

$a_{ij}$  – počet vítězství jedince  $i$  nad  $j$

$n_{ij}$  – počet interakcí mezi jedinci  $i$  a  $j$

Konvergence tohoto iterativního procesu vyžaduje, aby se v každé dyádě vyskytoval alespoň jeden reverzal. Kromě dříve diskutovaného předpokladu existence lineární dominanční hierarchie, požaduje použití této metody splnění několika dalších podmínek (Boyd & Silk 1983).

1. Pravděpodobnost výhry nad všemi ostatními jedinci je konstantní během celého zkoumaného období.
2. Každý střet mezi dvěma stejnými jedinci je nezávislý na výsledku předchozího střetu, kterého se účastnil některý ze soupeřů.
3. Počet interakcí mezi jedinci nezávisí na postavení soupeřů. Tím zajistíme, že interakce jsou rovnoměrně rozloženy mezi všechny jednotlivé dvojice.
4. Pokud některý z jedinců má hodně asymetrické dominanční vztahy, může to vést ke zkreslení dat.

Nevýhodou je, že není možné tuto metodu použít pokud je sociometrická tabulka v „ideální“ formě (bez interakcí pod diagonálou). Takovou tabulku, sestavil např. Newton-Fishera (2004) na základě submisivní vokalizace šimpanzů. Ve většině případů však tato podmínka nepředstavuje závažný problém, protože se alespoň malý podíl reverzalů téměř vždy objeví.



#### 4.4. McMahanova a Morrisova metoda

McMahan a Morris (McMahan & Morris 1984) hledali metodu, která by byla objektivní a nestanovovala by velké množství předpokladů. Výstup této metody je analogický k pořadí jedinců, které by bylo sestaveno pomocí klasické analýzy sociometrické tabulky nebo pomocí metody I & SI. Zatímco u této metody je kritériem volby vhodného pořadí minimální počet interakcí pod diagonálou sociometrické tabulky, respektive minimální počet inkonzistentních vztahů a jejich síla, je v případě „pravděpodobnostních“ metod rozhodujícím kritériem maximální pravděpodobnost napozorovaného výsledku za předpokladu existence dané lineární dominantní hierarchie. McMahanova a Morrisova metoda byla použita pouze na sestavení lineární dominantní hierarchie ve skupině paviánů anubi (*Papio anubis*), další práci, která by ji použila jsem nenašla.

Výpočet této metody je poměrně složitý, proto zde uvedu jen základní charakteristiky.

1. Odhad  $P_{ij}$  (odhad pravděpodobnosti, že jedinec  $i$  porazí jedince  $j$ ) se rovná podílu vyhraných interakcí ku všem interakcím pro danou dyádu.
2. Vypočteme  $c_{ij}$ , což je hodnota sloužící k zohlednění logaritmování pravděpodobnosti, na jehož základě sestavíme sociometrickou tabulku.
3. Jako  $T$  označíme každou sociometrickou tabulku, ve které jedinec  $i$  dominuje jedinci  $j$ .
4. Hodnota  $C_T$  je rovna počtu všech možných dominantních hierarchií v nichž jedinec  $i$  dominuje jedinci  $j$ , pro všechny jedince ve skupině.
5. Dominantní hierarchie s nejvyšší hodnotou  $C_T$  nejlépe vysvětluje napozorovaná data.

Podrobný výpočet je uveden v článku McMahana a Morrise (1984). Čím více jedinců ve skupině, tím větší je počet možných dominantních hierarchií a proto doporučuji pro práci s touto metodou použít například program Fortran 2008 (IBM 2008).

Pro použití této metody je nutné splnění následujících předpokladů.

1. Linearita dominantní hierarchie.
2. Každý střet mezi dvěma stejnými jedinci je nezávislý na výsledku předchozího střetu, kterého se účastnil některý ze soupeřů.

3. Každý střet mezi dvěma stejnými jedinci má konstantní pravděpodobnost výhry (což pravděpodobně není splněno zejména při soubojích následujících krátce po sobě). Dominanční hierarchie je stabilní.
4. Rovnoměrné rozdělení dat mezi dyádami.

Případné problémy, které by mohli nastat při sestavování dominanční hierarchie ukáží na příkladu sestavení dominanční hierarchie u skupiny 10 paviánů anubi (*Papio anubis*). Výsledkem této metody byly tři různé dominanční hierarchie. U sedmi paviánů bylo výsledné postavení jednoznačné. Problémem byl způsoben nedostatkem dat mezi třemi paviány, jelikož celkově byla zaznamenána pouze jediná interakce mezi dvěma jedinci z této trojice. Zde narážíme na problém nedostatku vhodných dat, který způsobí, více než jedna lineární dominanční hierarchie vysvětlí napozorovanou strukturu dat stejně. Dále závisí na subjektivním rozhodnutí autora, kterou ze získaných lineárních dominančních hierarchií bude považovat za nejvhodnější.

McMahan a Morris (McMahan & Morris 1984) se snažili najít co nejobektivnější metodu, takovou, která neobsahuje subjektivní rozhodnutí pozorovatele. Již na příkladu uvedeném ve své studii ukázali, že pokud nebude výsledek analýzy jednoznačný, pak musí badatel rozhodnout subjektivně. Ačkoli se autoři snažili minimalizovat počet předpokladů, výsledné čtyři předpoklady jsou poměrně obtížně splnitelné. Podle mého názoru se autorům nepodařilo zavedením této metody splnit dva ze cílů, které si předsevzali.

## 4.5. Elo-rating

Metoda Elo-rating byla vyvinuta Arpadem Elem (Elo 1961 v Albers & de Vries 2001), po kterém byla následně pojmenována. I dnes slouží ke stejnému účelu, kvůli kterému byla vypracována, a tím je spolehlivé určení pořadí šachistů v turnajích. Můžeme se však setkat i s jiným využitím, např. při sestavování dominanční hierarchie. Metoda Elo-rating hodnotí momentální schopnost jedince uspět v souboji, čímž se nejvíce blíží v biologii používanému RHP (resource holding potential), schopnosti jedince udržet si získaný zdroj např. teritorium, potravu, samice, atd. Na rozdíl od většiny ostatních metod je postavení jedince aktualizováno po každé interakci.

Metoda Elo-rating hodnotí momentální postavení jedince v závislosti na výsledcích předchozích interakcí, s ohledem na momentální postavení soupeře při každé z těchto interakcí. Předpokládáme, že čím větší je rozdíl Elo-ratingu mezi soupeři, tím větší šanci

na výhru má výše postavený jedinec. Dále předpokládáme, že každá proběhnuvší interakce ovlivní schopnost jedince vyhrát příští interakci s jakýmkoli soupeřem, což se odráží na změně hodnoty jeho Elo-ratingu. Přitom čím vyšší je momentální Elo-rating, čili čím pravděpodobnější je výhra, tím nižší má jedinec zisk Elo-ratingu z vyhrané interakce a vyšší ztrátu Elo-ratingu z prohrané interakce. Stejně tak i čím pravděpodobnější je prohra jedince, tím vyšší má jedinec zisk z vyhrané interakce a nižší ztrátu z prohrané interakce. Tento postup vede k tomu, že jedincům soupeřícím často s nízko postavenými jedinci nepřisuzujeme vyšší hodnotu Elo-ratingu než jedincům soupeřícím s vysoko postavenými jedinci.

Metoda Elo-rating nabízí při studiu dominantní hierarchie dva různé způsoby použití. Díky tomu, že hodnotí postavení jedinců po každé interakci, vidíme postupné změny v postavení jedinců v průběhu formování hierarchie. Toto je první možnost, jak Elo-rating použít, tedy jako model procesu vzniku dominantní hierarchie v pozorované skupině. Tento způsob využití v této práci rozebírat nebudu, zaměřím se na její druhou funkci, a tou je hodnocení momentálního dominantního postavení jedinců. Pomocí Elo-ratingu jsme schopni popsat i nestabilní dominantní hierarchii v jakémkoli okamžiku. Jednotlivé křivky v grafu (Obr. 4.1) popisují zprvu pouze to, jak je postupně odhadováno pořadí jedinců. Ovšem od chvíle, kdy bude dominantní hierarchie adekvátně popsána, budou křivky znázorňovat vlastní dynamiku dominantní hierarchie.

Počáteční hodnotu Elo-ratingu pro žádného jedince neznáme. Proto všem jedincům přidělujeme shodnou, libovolně zvolenou hodnotu. Hodnotu Elo-ratingu postupně upravujeme na základě výsledků zaznamenávaných interakcí. K výpočtu aktualizované hodnoty Elo-ratingu potřebujeme znát hodnotu Elo-ratingu obou soupeřů v okamžiku interakce, ze které zjistíme rozdíl mezi jedinci. Z tabulky (viz. příloha 2), která je číselným vyjádřením logistické křivky v intervalu od 0 do  $+\infty$ , zjistíme, s jakou pravděpodobností ( $P_{ij}$ ) vyhraje jedinec  $i$  nad  $j$ . Jelikož platí, že  $P_{ij} + P_{ji} = 1$ , spočítáme pravděpodobnost výhry jedince  $j$  nad  $i$  jako  $1 - P_{ij} = P_{ji}$ . Dále si musíme stanovit konstantu  $k$ , která charakterizuje, jaká je míra dopadu jedné interakce na hodnotu Elo-ratingu jedince. Hodnota konstanty je rozdělena mezi soupeře podle pravděpodobnosti výhry a také podle konečného výsledku interakce. Velikost konstanty  $k$  si může výzkumník zvolit libovolně, ale příliš velká (či nízká) hodnota mohou způsobit zaostání za aktuálním stavem hierarchie. Konstanta  $k$  popisuje reálný jev, proto zvolením co nejreálnější konstanty  $k$  lze přiřadit jednotlivým behaviorálním projevům odpovídající hodnotu (Albers & de Vries 2001).

Výpočet hodnoty Elo-ratingu probíhá v několika krocích. Jako příklad uvedu šestou interakci z obr. 4.1, které se zúčastnili jedinci A a C, přičemž C vyhrál. Nejdříve se spočítá rozdíl mezi momentálními hodnotami Elo-ratingu obou jedinců. Dále je vypočtena nová hodnota pro jedince, účastníci se interakce. Nová hodnota je rovna původní hodnotě, k níž se přičte zisk nebo odečte ztráta z dané interakce.

Rovnice vypadá následovně:

$$\text{Elo-rating}'_C = \text{Elo-rating}_C + (1 - P_{CA}) \cdot k$$

$$\text{Elo-rating}'_A = \text{Elo-rating}_A + (0 - P_{AC}) \cdot k$$

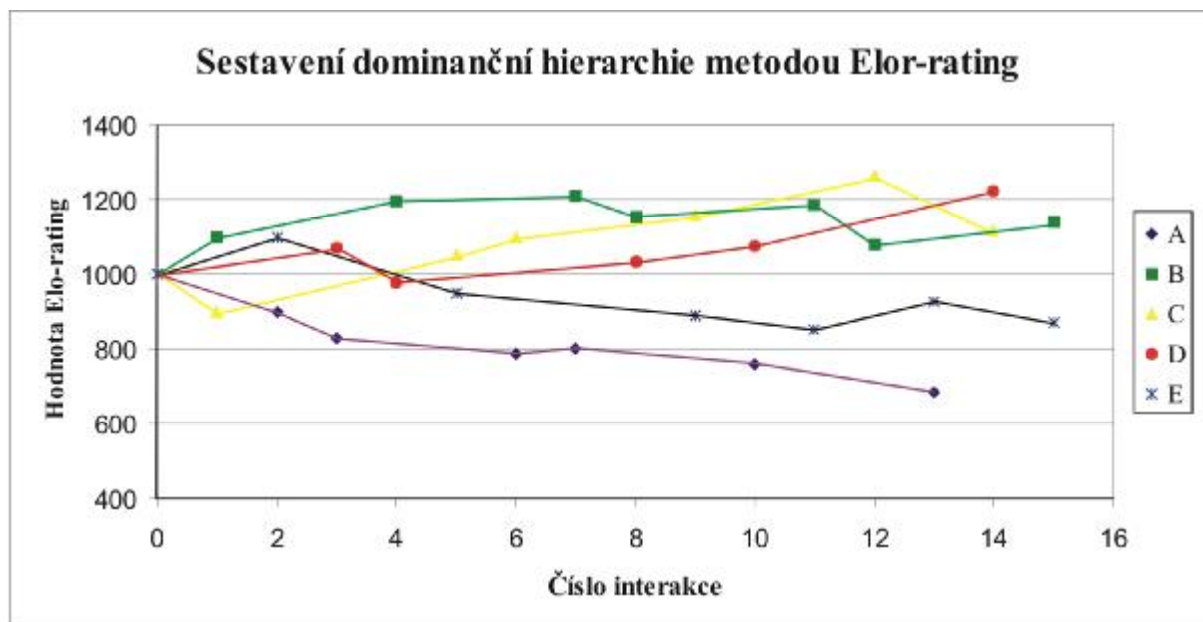
P – pravděpodobnost výhry (vyčtená z tabulky viz. příloha 8.2)

k – konstanta

V případě, že je interakce nerozhodnutá, pak je rovnice pro oba jedince stejná

$$\text{Elo-rating}'_C = \text{Elo-rating}_C + (0,5 - P_{CA}) \cdot k$$

Obr. 5.1 Grafické zobrazení metody Elo-rating.



V grafu má každý jedinec svou linii, která zprvu znázorňuje jak se postupně zpřesňuje odhad pozorovatele Po několika prvních interakcích pak linie odráží reálnou dynamiku sociálního postavení daného jedince.

I tato metoda, stejně jako většina dalších, je postavena na několika předpokladech, bez nichž ji není vhodné aplikovat. Jelikož stejně jako CBI (1979) bere v potaz obtížnost soupeře (posuzovanou na základě jeho interakcí s ostatními jedinci), je nutné předpokládat výskyt lineární hierarchie ve skupině po celou dobu pozorování. Pravděpodobnost výhry ( $P_{ij}$ ) i nad j závisí na rozdílu v Eloratingu obou účastníků střetu.

Ačkoli se s touto metodou setkáme v jediné publikaci, její použití má jednu zásadní výhodu. Jak jsem již dříve zmínila, postavení jedince v dominantní hierarchii je aktualizováno po každé interakci, takže lze specificky popisovat dynamiku dominantní hierarchie a vztahovat jiné proběhnuvší chování a události v životě daného jedince k jeho specifickému dominantnímu postavení v daný okamžik. Výhodou je fakt, že tuto metodu lze použít u otevřených společenstev, tzn. že kdykoli můžeme přidat nového jedince do analýzy nebo kteréhokoli jedince vyjmout, aniž by to ovlivnilo průběh analýzy. Stejně je tomu u SSI, kde jsou různě dlouhá období pozorování zohledněna přepočtem na frekvenci výskytu interakcí. Index podílu vyhraných interakcí také umožňuje, aby jedinci do skupiny volně přicházeli a odcházeli.

#### **4.6. Subjektivní hodnocení dominantního postavení**

Tato metoda nevyžaduje matematické výpočty, je založena na subjektivním dojmu pozorovatele.

Subjektivní hodnocení dominantního postavení jedinců je málokdy publikováno, nicméně přinejmenším v primatologii jde často o první model, který pozorovatel vypracuje. Většina pozorovatelů rozlišuje mezi dvěma nebo třemi kategoriemi zvířat (vysoce, středně a nízko postavená) ještě před tím, než přistoupí k analýze dat. V případě dlouhodobého pozorování menší skupiny je často pozorovatel schopen jejím členům již v průběhu sběru dat přiřadit konkrétní číselné pořadí. Ačkoli později použije formální kvantitativní hodnocení, řada výzkumníků se pravděpodobně v praxi rozhoduje pro takovou metodu, která nejlépe odpovídá modelu, který sami subjektivně vyhodnotili (Lhota, osobní sdělení).

Jiná možnost subjektivního hodnocení, kterou použili Zumpe a Michael (1986) je grafické znázornění. Pozorovatelé umístí značku na úsečku, jejíž jeden konec je označen hodnotou 0 % a druhý hodnotou 100 %. Tato metoda byla použita při studii dominantní hierarchie u makaků rhesus (*Macaca mulatta*). Výsledná hodnota byla použita k validizaci indexu ZMI.

Subjektivní hodnocení dominantního postavení je však nejčastěji publikováno v kontextu výzkumu osobnosti zvířat. Jedná se však jen o mezikrok, na který pak navazuje faktorová analýza nebo PCA. Pozorovatel hodnotí vlastnosti jedince, jako je například Dominant či Submissive, a mnohé další. Nejčastěji je hodnocení prováděno na několikabodové škále, např. od 1 do 5. V takovém případě pak 1 znamená, že se zkoumaná vlastnost u jedince nevyskytuje (případně jen v minimální míře) a naopak 5 ukazuje, že se daná vlastnost u jedince projevuje ve maximální míře. Výsledkem faktorové analýzy je jako jeden z osobnostních rysů obvykle i Dominance (dominantnost) (blíže vysvětleno ve 2. Kapitole – Terminologie ).

Výhodou je, že není příliš omezená formálními podmínkami. Jediná podmínka je dobrá pozorovatelova znalost zvířat a prostředí. Čím více je pozorovatel zkušenější a čím více je seznámen s pozorovanou skupinou, tím větší výpovědní hodnotu výsledky této metody mají (Zumpe & Michael 1986; Konečná 2002). Nevýhodou je, že výsledky této metody nejsou podloženy kvantitativními daty. Mnozí výzkumníci proto považují tuto metodu za nevěrohodnou, a takto získané výsledky je obtížné publikovat. Abychom omezili míru subjektivního zkreslení, je možné použít výsledky pozorování od většího počtu pozorovatelů. Lze potom použít průměrnou hodnotu ze získaných výsledků. Všichni pozorovatelé by však měli pozorovat zvířata ve stejném období

## 5. Závěr

Dominanční hierarchie, kterou popisujeme, je vždy do jisté míry naším umělým konstruktem. Při výzkumu sociální skupiny živočichů se však pochopitelně snažíme studovat reálně organizační principy, ovlivňující podobu interakcí mezi jedinci. Metodologie, kterou použijeme k popisu dominantní hierarchie, určuje zásadní měrou to, nakolik bude náš konstrukt odrážet reálnou strukturu sociálních vztahů.

V této práci jsem se zaměřila na jeden důležitý aspekt popisu dominantní hierarchie, a to na hodnocení dominantního postavení jednotlivých zvířat v sociální skupině. V literatuře na toto téma převažuje diskuse různých matematických postupů zpracování sociometrických tabulek a výpočtu dominantních indexů. Nelze však přitom opomenout, že správnost našeho popisu dominantní hierarchie nezávisí jen na použité matematické metodě, ale i na konkrétním vymezení termínů, se kterými pracujeme a na povaze dat, která analyzujeme. Je velmi důležité, abychom si ještě ve fázi plánování výzkumu ujasnili používané koncepty a pojmy. A kriticky důležitá může být i vhodná volba behaviorálních projevů, které budeme pro účel popisu dominantní hierarchie zaznamenávat, případně také techniky tohoto záznamu. Ani ta nejlepší analytická metoda by nedokázala dominantní hierarchii popsat na základě projevů, které by ji neodrážely!

Matematické metody popisu dominantní hierarchie jsou však jednoznačně tématem, které v diskusích na toto téma dominuje. Překvapivě však, i přes existenci řady složitě propracovaných statistických postupů, hovoří bilance výhod a nevýhod do značné míry ve prospěch jednoduché techniky, která byla zavedena jako jedna z prvních a dodnes zůstává zřejmě tou nejčastěji používanou metodou. Jde o sociometrickou tabulku zpřehledněnou metodou minimalizace počtu interakcí pod diagonálou. Výhodou této metody je nejen její jednoduchost a srozumitelnost bez nutnosti vysvětlovat složitý výpočetní postup, ale také to, že zachovává veškerou informaci obsaženou v datech bez rizika jejího zkreslení v důsledku porušení řady výpočetních předpokladů. Sociometrická tabulka komplexně popisuje celou dominantní hierarchii, lze z ní vyčíst informace o jednotlivých dyadických vztazích nebo kruhových vztazích, počtu a poměru interakcí v jednotlivých dyádách, atd. Je přitom důležité, abychom za popis dominantní hierarchie považovali sociometrickou tabulku jako celek, nikoli pouze lineární pořadí jedinců, které lze na jejím základě sestavit. Vzhledem ke komplexitě zobrazené informace lze doporučit, aby výzkumník prezentoval svá data v podobě sociometrické tabulky i v případě, že se z důvodu požadavku použité statistické analýzy rozhodne



k následnému výpočtu dominantních indexů. Tento způsob prezentace dat nalezneme např. v publikaci Côtého (2000).

Zásadní nevýhodou sociometrické tabulky je však to, že nedokáže příliš dobře popsat dynamicky se měnící dominantní hierarchii. Ačkoli jsem zmínila strategii, která tento problém do jisté míry řeší, konkrétně konstrukci série sociometrických tabulek, tento postup je praktický pouze tehdy, kdy ke změnám struktury dominantní hierarchie nedochází příliš často. Čím častější jsou takové změny, tím pracnější je sérii tabulek sestavit a tím méně přehlednou se taková forma prezentace stává. Alternativní řešení v takové situaci může představovat metoda Elo-rating, která má však také jednu zásadní slabinu. Je totiž postavena na předpokladu tranzitivity dominantních vztahů. K této alternativě bychom se proto měli uchýlit pouze tehdy, pokud je studovaná dominantní hierarchie průkazně lineární.

Jinou nevýhodou sociometrických tabulek je jejich obtížná statistická uchopitelnost. Většina výzkumníků studuje dominantní hierarchii s cílem testovat statistické hypotézy o vztahu mezi dominantním postavením jedince a jeho dalším sociálním chováním. Ve většině případů jsou tyto vztahy testovány pomocí korelace mezi postavením jedince v dominantní hierarchii, vyjádřeném hodnotou dominantního indexu, a jinými vlastnostmi jedince. Převedením sociometrické tabulky na pořadí jedinců však ztratíme informace o dyadických vztazích mezi jedinci. Je proto důležité upozornit na existenci metod, které dovedou pro účel statistického testu zohlednit i dyadické vztahy, tak jak je popisuje sociometrická tabulka. Jedná se o permutaci korelace matic (Hemelrijk 1990). V etologii nejde o příliš často využívanou metodu, přesto však doporučuji, aby výzkumník možnost jejího použití při plánování designu své studie zvážil.

S výjimkou sociometrických tabulek spojuje všechny ostatní metody popisu dominantní hierarchie jeden metodologický problém. Jejich výstupem je totiž pořadí jedinců. Je ostatně běžné, že výzkumník považuje „řazení jedinců“ za ultimátní cíl, kvůli kterému se snaží dominantní hierarchii popsat. A to dokonce i v případě, kdy design analýzy dat sestavení lineární dominantní hierarchie bezpodmínečně nepožaduje. Přitom právě převedení informace, obsažené v sociometrické tabulce, vede ke ztrátě, a v některých případech i ke zkreslení informace, obsažené v datech. Hlavním zdrojem takového zkreslení je možnost existence kruhových vztahů, tedy nelinearita dominantní hierarchie. V tomto ohledu lze metody řazení jedinců shrnout do dvou skupin: (a) metody, jejichž výpočet je postaven na principu tranzitivity polyadických vztahů a (b) ostatní metody. K první skupině metod patří Clutton-Brockův et al. index, Davidovo skóre, Elo-rating a metody největší pravděpodobnosti.



Striktně vzato bychom žádnou z těchto metod neměli použít tehdy, pokud nebude linearita zkoumané dominantní hierarchie statisticky průkazná. Postup výpočtu linearity je vysvětlen v práci Appleby (Appleby 1983). V praxi je očividně toto pravidlo často porušováno. Vzhledem k tomu, že některé z těchto technik (např. Davidovo skóre) budou v budoucnu zřejmě často využívány, vzhledem k dostupnosti příslušných statistických programů. Výzkumníci by se měli vždy snažit i o validizaci těchto metod jejich srovnáním s jinými metodami popisu dominantní hierarchie. Jedině tak mohou doložit, že případné narušení požadavků linearity v případě jejich konkrétních dat k závažnému zkreslení nevede. Ostatní dominantní indexy lze použít i v případě, že bude míra linearity popisované dominantní hierarchie nízká, ale výzkumník tuto skutečnost musí vzít v úvahu při interpretaci výsledků. V takovém případě nelze na základě srovnání dominantních indexů dvou jedinců vyvozovat závěry o jejich dyadickém dominantním vztahu. V případě existence kruhových vztahů totiž může v rámci dvojice podřízený jedinec dosáhnout vyšší hodnoty dominantního indexu než dominantní jedinec.

Závěrem je možné zmínit ještě jeden postřeh. Dominantní hierarchie je poměrně jednoduchý koncept. Metody, které byly navrženy k jejímu popisu, představují širokou škálu postupů, počínaje poměrně jednoduchou tabulací a konče složitými pravděpodobnostními modely. Není zřejmě náhodou, že zatímco klasická metoda sestavování sociometrické tabulky je využívána již několikátou generací etologů a zůstává dodnes široce rozšířena (Meyer et al. 1999; Grunau & Kuester 2001; Archie et al. 2006), nejsložitější postupy jsou často popsány pouze v jedné publikaci, aniž by byly následně přijaty jinými výzkumníky (Albers & de Vries 2001; McMahan & Morris 1984). Etolog, který se snaží o zavedení nové metody, by měl mít na paměti, že čím snáze je jeho postup pochopitelný, tím větší je šance, že se během času stane standardní etologickou metodou.

## 6. Literatura

- Albers, P.C.H. & de Vries, H. 2001. Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. Animal Behaviour, 61, 489-495.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 49, 227-267.
- Appleby, M.C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. Animal Behaviour, 31, 600-608.
- Appleby, M.C. 1985. Hawk, doves ... and chickens. New Scientist, 138, 16-18.
- Archie, E.A., Morrison, T.A., Foley, C.A.H., Moss, C.J. & Alberts, S.C. 2006. Dominance rank relationships among wild female African elephants, *Loxodonta africana*. Animal Behaviour, 71, 117-127.
- Aspey, W.P. 1977. Wolf spider sociobiology: I. agonistic display and dominance-subordination relations in adult male *Schizocosa crassipes*. Behaviour, 62,
- Bayly, K.L., Evans, C.S. & Taylor, A. 2006. Measuring social structure: a comparison of eight dominance indices. Behavioural Processes, 73, 1-12.
- Bernstein, I., Williams, L. & Ramsay, M. 1983. The expression of aggression in Old World monkeys. International Journal of Primatology, 4, 113-125.
- Borries, C., Sommer, V. & Srivastava, A. 1991. Dominance, age, and reproductive success in free-ranging female Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). International Journal of Primatology, 12, 231-257.
- Boyd, R. & Silk, J.B. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. Animal Behaviour, 31, 45-58.
- Butovskaya, M., Konzintsev, A. & Welker, C. 1996. Conflict and reconciliation in two groups of crab-eating monkeys differing in social status by birth. Primates, 37, 261-270.
- Chase, I.D. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. Behavioural Science, 19, 374-382.
- Choudhury, S. & Black, J.M. 1994. Barnacle geese preferentially pair with familiar associates from early life. Animal Behaviour, 48, 81-88.
- Clarke, F.M. & Faulkes, C.G. 1997. Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. Proceedings of the Royal Society of London B, 264, 993-1000.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Gibson, R.M. & Guinness, F.E. 1979. The logical stag: adaptive aspect of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). Animal Behaviour, 27, 211-225.

- Cote, S.D. 2000. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a Bait Site and under natural conditions. Ethology, 106, 945-955.
- Crow, E.L. 1990. Ranking paired contestants. Communications in Statistics: Simulations and Computation, 19, 749-769.
- David, H.A. 1987. The method of paired comparisons. New York: Charles Griffin & company LTD London.
- David, H.A. 1987b. Ranking from unbalanced paired-comparison data. Biometrika, 74, 432-436.
- de Vries, H. & Appleby, M.C. 2000. Finding an appropriate order for a hierarchy: a comparison of the I&SI and the BBS methods. Animal Behaviour, 59, 239-245.
- de Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. Animal Behaviour, 55, 827-843.
- Deutsch, J.C. & Lee, P.C. 1991. Dominance and feeding competition in captive rhesus monkeys. International Journal of Primatology, 12, 615-628.
- DeVore, I. 1965. Primate behaviour, field studies of monkeys and apes. United States of America: Harvard University.
- Dolhinow, P., McKenna, J.J. & Voder Haar Laws, J. 1987. Rank and reproduction among female langur monkeys: aging and improvement (They're not just getting older, they're getting better). Aggressive Behaviour, 5, 19-30.
- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. Behaviour, 125, 283-313.
- Dušek, A., Bartoš, L. & Švecová, L. 2007. The effect of a mother's rank on her offspring's pre-weaning rank in farmed red deer. Applied Animal Behaviour Science, 103, 146-155.
- Forkman, B. & Haskell, M.J. 2004. The maintenance of stable dominance hierarchies and the pattern of aggression: support for the suppression hypothesis. Ethology, 110, 737-744.
- Freeman, L.C., Freeman, S.C. & Romney, A.K. 1992. The implication of social structure for dominance hierarchies in red deer, *Cervus elaphus* L. Animal Behaviour, 44, 239-245.
- Gabathuler, U., Bennett, N.C. & Jarvis, J.U.M. 1996. The social structure and dominance hierarchy of the Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi* (Rodentia: Bathyergidae) from Zimbabwe. Journal of Zoology, 24, 221-231.
- Gammel, M.P., De Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M. & Hayden, T.J. 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock *et al.*'s index. Animal Behaviour, 66, 601-605.

- Gaylard, A., Harrison, Y. & Bennett N. C. 1998. Temporal changes in the social structure of a captive colony of the Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*: the relationship of sex and age to dominance and burrowmaintenance activity. Journal of Zoology, 244, 313-321.
- Gore, M.A. 1994. Dyadic and triadic aggression and assertiveness in adult female rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, and hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. Animal Behaviour, 48, 385-392.
- Goss-Custard, J.D., Caldow, R.W.G., Clarke, R.T. , Durrel, S.E.A. & Sutherland W. J. 1995. Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour. I. Empirical game theory distribution model of oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. Journal of Animal Ecology, 64, 265-276.
- Grunau, T. & Kuester, J. 2001. Dominance style in female guerezas (*Colobus guereza* Rüspell 1835). Primates, 42, 301-307.
- Hemelrijk, C.K. 1990. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social-interaction patterns at a group level. Animal Behaviour, 39, 1013-1029.
- Hrdy, S.B. 1977. The Langurs of Abu. Massachusetts london: Harvard university press Cambridge.
- Hrdy, S.B. & Hrdy, D.D. 1976. Hierarchical relations among female Hanuman langurs (Primates: Colobinae, *Presbytis entellus*). Science, 193, 913-915.
- Jameson, K.A., Appleby, M.C. & Freeman, L.C. 1999. Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. Animal Behaviour, 57, 991-998.
- Konečná, M. 2002. Osobnost u nonhumánních primátů : metody měření. České Budějovice: Jihočeská Univerzita. Biologická fakulta.
- Konečná, M., Lhota, S., Weiss, A., Urbánek, T., Adamová, T. & Pluháček, J. 2008. Personality in free-ranging Hanuman langur (*Semnopithecus entellus*) males: subjective ratings and recorded behavior. Journal of Comparative Psychology, 122, 379–389.
- Koyama, N., Ichino, S., Nakamichi, M. & Takahata, Y. 2005. Long-term changes in dominance ranks among ring-tailed lemurs at Berenty Reserve, Madagascar. Primates, 46, 225-234.
- López, P., Muñoz, A. & Martín, J. 2002. Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 52, 342-347.
- Maestriperi, D. & Wallen, K. 1997. Affiliative and submissive communication in rhesus macaques. Primates, 38, 127-138.
- Malherbe, G.P. & Bennett, N.C. 2007. An assessment of behavioural dominance in a social

- subterranean rodent, *Cryptomys hottentotus pretoriae*, using the cardinal dominance index method. *African Zoology*, 42, 187–198.
- Martin, P. & Bateson, P. 2005. *Measuring behaviour*. Cambridge University Press: United Kingdom.
- Marvan, R., Stevens, J.M.G., Roeder A. D., Mazura, I., Bruford, M.W. & de Ruiter, J.R. 2006. Male dominance rank, mating and reproductive success in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Folia Primatologica*, 77, 364-376.
- Mateos, C. & Carranza, J. 1997. The role of bright plumage in male-male interactions in the ring-necked pheasant. *Animal Behaviour*, 54, 1205-1214 .
- Mateos, C. & Carranza, J. 1999. Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, 235-244.
- Mattiangeli, V., Mattiello, S. & Verga, M. 1999. The fighting technique of male fallow deer (*Dama dama*): an analysis of agonistic interactions during the rut. *Journal of Zoology*, 249, 339-346.
- McElligot, A.G., O'Neil, K. & Hayden, T.J. 1999. Cumulative long-term investment in vocalization and mating success of fallow bucks, *Dama dama*. *Animal Behaviour*, 57, 1159-1167.
- McMahan, A.C. & Morris, M.D. 1984. Application of maximum likelihood paired comparison ranking to estimation of a linear dominance hierarchy in animal societies. *Animal Behaviour*, 32, 374-378.
- Meyer, C., Gallo, T. & Schultz, S.T. 1999. Female dominance in captive red ruffed lemurs, *Varecia variegata rubra* (Primates, Lemuridae). *Folia Primatologica*, 70, 358-361.
- Moolman, M., Bennett, N.C. & Schoeman, A.S. 1998. The social structure and dominance hierarchy of the highveld mole-rat *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*, 246, 193-201.
- Newton-Fisher, N.E. 2004 . Hierarchy and social status in Budongo chimpanzees. *Primates*, 45, 81-87.
- Pereira, M.E., Kaufman, R., Kappeler, P.M. & Overdorff, D.J. 1990. Female dominance does not characterize all of the Lemuridae. *Folia Primatologica*, 55, 96-103.
- Pluháček, J., Bartoš, L. & Víchová, J. 2006a. Variation in incidence of male infanticide within subspecies of plains zebra (*Equus burchelli*). *Journal of Mammalogy*, 87, 35-40.
- Pluháček, J., Bartoš, L. & Čulík, L. 2006b. High-ranking mares of captive plains zebra *Equus*

- burchellii* have greater reproductive success than low-ranking mares . Applied Animal Behaviour Science, 99, 315-329 .
- Poisbleau, M., Jenouvrier, S. & Fritz, H. 2006. Assessing the reliability of dominance scores for assigning individual ranks in a hierarchy. Animal Behaviour, 72, 835-842.
- Radespiel, U. & Zimmerman, E. 2001. Female dominance in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). American Journal of Primatology, 54, 181-192.
- Rajpurohit, L.S. 2003. Male social organisation and dominance hierarchy in male bands of Hanuman langur, *Semnopithecus entellus* around Jodhpur, India. Journal of Nature Conservation, 15, 441-450.
- Rasmussen, D.R. & Farrington, M. 1994. Relationships between position in the central-peripheral structure, age, and the dominance index in the Tanaxpillo colony of stumptail macaques (*Macaca arcroides*). Primates, 35, 393-408.
- Reed, C., O'Brian, T. & Kinnaird, M.F. 1997. Male social behavior and dominance hierarchy in the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*). International Journal of Primatology, 18, 247-260.
- Rendall, D. 1993. Does female social precedence characterize captive aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*)? International Journal of Primatology, 14, 125-130.
- Richards, S.M. 1974. The concept of dominance and methods of assessment. Animal Behaviour, 22, 914-930 .
- Rosenthal, C.M.B.N.C. & Jarvis, J.U.M. 1992. The changes in the dominance hierarchy over time of a complete field-captured colony of *Cryptomys hottentotus hottentotus*. Journal of Zoology, 228, 205-225.
- Sapolsky, R.M. 1990. Adrenocortical function, social rank and personality among wild baboons. Biological Psychiatry, 28, 862-878.
- Schiefelin, J.S. & Sherman, P.W. 1995. Tugging contest reveal feeding hierarchies in naked mole-rat colonies. Animal behaviour, 49, 537-541.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beiträge zur sozialpsychologie des haushuhns. Zeitschrift für Psychologie, 88, 225-252.
- Silk, J.B., Samuels, A. & Rodman, P.S. 1981. Hierarchical organization of female *Macaca radiata* in captivity. Primates, 22, 84-95.
- Tokuda, K. & Jenssen, G.D. 1969. Determinants of dominance hierarchy in a captive group of pigtailed monkeys (*Macaca nemestrina*). Primates, 10, 227-236.

Wagnon, K.A., Loy, R.G., Rollins, W.C. & Carroll, F.D. 1966. Social dominance in a herd of angus, hereford and shorthorn cows. Animal Behaviour, 14, 474-479.

Wallace, D. & Bennett, N.C. 1998. The colony structure and social organization of the giant zambian mole-rat, *Cryptomys mechowi*. Journal of Zoology, 244, 51-61.

Weerts, E.M. & Miczek, K.A. 1996. Primate vocalizations during social separation and aggression: effects of alcohol and benzodiazepines. Psychopharmacology, 127, 255-264.

Zumpe, D. & Michael, R.P. 1986. Dominance index: a simple measure of relative dominance status in primates. American Journal of Primatology, 10, 291-300.

## 7. Přílohy

Příloha 1 Výsledky logaritmické simulace pro odhad standardní odchylky při určitém počtu zaznamenaných interakcí pro jedince skóre.

Dominance score (%)	Equation	$R^2$	Minimum number of interactions			
			SD = 0.01	SD = 0.05	SD = 0.1	SD = 0.2
0.1 (or 99.9)	SD = 0.0118X - 0.3322	0.7642	2	1	1	1
1 (or 99)	SD = 0.1009X - 0.5036	0.9667	99	5	2	1
5 (or 95)	SD = 0.2250X - 0.5054	0.9900	474	17	5	2
10 (or 90)	SD = 0.2937X - 0.4964	0.9939	906	36	9	3
15 (or 85)	SD = 0.3509X - 0.4971	0.9959	1284	51	13	4
20 (or 80)	SD = 0.4006X - 0.5002	0.9962	1601	65	17	5
25 (or 75)	SD = 0.4359X - 0.5011	0.9972	1869	76	19	5
30 (or 70)	SD = 0.4574X - 0.4997	0.9971	2102	84	21	6
35 (or 65)	SD = 0.4759X - 0.4997	0.9977	2276	91	23	6
40 (or 60)	SD = 0.4937X - 0.5012	0.9978	2393	97	25	7
45 (or 55)	SD = 0.4993X - 0.5007	0.9976	2466	100	25	7
50	SD = 0.5018X - 0.5007	0.9977	2491	101	26	7

Příloha 2 Pravděpodobnost výhry, pokud rozdíl v Eloratingu dosáhne hodnoty dif.

Dominance score (%)	Equation	$R^2$	Minimum number of interactions			
			SD = 0.01	SD = 0.05	SD = 0.1	SD = 0.2
0.1 (or 99.9)	SD = 0.0118X - 0.3322	0.7642	2	1	1	1
1 (or 99)	SD = 0.1009X - 0.5036	0.9667	99	5	2	1
5 (or 95)	SD = 0.2250X - 0.5054	0.9900	474	17	5	2
10 (or 90)	SD = 0.2937X - 0.4964	0.9939	906	36	9	3
15 (or 85)	SD = 0.3509X - 0.4971	0.9959	1284	51	13	4
20 (or 80)	SD = 0.4006X - 0.5002	0.9962	1601	65	17	5
25 (or 75)	SD = 0.4359X - 0.5011	0.9972	1869	76	19	5
30 (or 70)	SD = 0.4574X - 0.4997	0.9971	2102	84	21	6
35 (or 65)	SD = 0.4759X - 0.4997	0.9977	2276	91	23	6
40 (or 60)	SD = 0.4937X - 0.5012	0.9978	2393	97	25	7
45 (or 55)	SD = 0.4993X - 0.5007	0.9976	2466	100	25	7
50	SD = 0.5018X - 0.5007	0.9977	2491	101	26	7