

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Vazba mezi dominancí a osobnostními rysy u sociálně a soliterně
žijících obratlovců**

Bakalářská práce

Jana Švecová

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

České Budějovice 2017

Švecová J. 2017. Vazba mezi dominancí a osobnostními rysy u sociálně a soliterně žijících obratlovců. (The link between dominance and personality traits in socially and solitary living vertebrates. Bc. Thesis, in Czech) – 36 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The aim of the thesis was evaluate interaction between dominance and personality traits. The main questions were, whether exist some differences in dominance interactions between socially and solitary vertebrates and whether higher aggression, boldness and other personality traits lead to higher position in socially hierarchy. Dominant individuals have better conditions than their subordinates, because dominance status enable better access to resources like mates, food or place.

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

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

V Českých Budějovicích, 19. 4. 2017

.....

Jana Švecová

Poděkování:

Chtěla bych tímto poděkovat svému školiteli Františku Sedláčkovi za jeho odborné vedení práce, užitečné rady a připomínky a jeho přátelský přístup. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a příteli za jejich podporu a pomoc.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Osobnost.....	3
1.1.1. Metody hodnocení osobnosti.....	3
1.1.2. Osobnostní rysy	4
1.2. Sledované prvky chování	5
1.2.1. Agonistické chování a agrese	5
1.2.2. Explorace.....	6
1.2.3. Odvážné chování	6
1.2.4. Ostražitost neboli antipredační chování	7
1.2.5. Celková aktivita.....	7
1.3. Sociální postavení.....	8
1.3.1. Hierarchie	8
1.3.2. Stav u solitérních živočichů.....	8
1.3.3. Dominance.....	10
1.3.4. Metody stanovení dominance	11
2. Existuje spojitost mezi osobnostním rysem a postavením v sociální hierarchii?.....	12
2.1. Kostnaté ryby	13
2.2. Ptáci.....	20
2.3. Savci	24
2.3.1. Primáti	24
2.3.2. Lichokopytníci.....	26
2.3.3. Šelmy.....	27
3. Závěrečné vyhodnocení.....	28
4. Shrnutí	29
5. Literatura	30
6. Přílohy	37

1. Úvod

V posledních dvaceti letech při hodnocení chování badatelé věnují stále více pozornosti individuálním rozdílům. Toto zaměření se rozrostlo do samostatné behaviorální problematiky dnes běžně označované jako „animal personality“. Bylo ukázáno, že existují individuální rozdíly v chování (behaviorální tendence), které jsou víceméně stálé v průběhu života a také to, že zvířata reagují dosti podobně i v rozdílných situacích. Tedy, že tato součást projevu chování je relativně pevně daná a pozorovaná variabilita tak není jen nějaké náhodné kolísání (či přirozená biologická variabilita), ale odráží určité nastavení jedince.

Byly také snahy určit rysy personality a společně je definovali jako: aktivitu, plachost nebo odvahu (spojené s riskujícími situacemi), prozkoumávání (spojené s reakcí na nové situace), agresivitu a společenskost (Reale et al., 2007). Tyto poznatky o zvířecí personalitě byly ověřeny u mnoha druhů, ale stále není zcela jasné, jak mohou vedle sebe v populaci výrazně odlišní jedinci existovat. V této souvislosti se objevilo více hypotéz - např. že odlišné strategie jsou úspěšné za různých populačních hustot, nebo že jsou spojeny s odlišnými kognitivními výkony. Např. opatrnější jedinci jsou úspěšnější v měnícím se prostředí, zatímco odvážnější jedinci jsou úspěšnější v prostředí stabilním, kde se uplatní spíše razantní stereotypní chování. Z hlediska lidského chování a sociálního systému přichází Bergmüller a Taborsky (2010) s velmi srozumitelnou hypotézou, že osobnostní rysy se velmi dobře uplatňují v sociálních systémech („Animal personality due to social niche specialisation“). S touto hypotézou přišli po dlouholetých studiích cichlid a dalších druhů ryb, které žijí ve výrazně strukturovaných societách. Specializace osobnostních rysů chování v sociální roli může vést ke stabilnější, efektivně fungující societě. Jedinci se např. mohou mnohem snáze vyhnout otevřenému konfliktu se sociálními partnery, pokud vedle sebe existují jedinci s odlišnými osobnostními rysy a tak se snáze začleňují do hierarchie, což zabrání vytvoření stresu ve skupině (Sapolsky, 2005).

Cílem této bakalářské práce bylo sepsat literární rešerši, která ukáže na vztah mezi dominantním postavením a osobnostními rysy chování jako jsou např. agresivita, odvaha, aktivita, explorace a ostražitost – tedy, jestli tyto (všechny nebo jen některé) osobnostní rysy vedou k vyšší pozici jedince v sociální hierarchii a zda je situace stejná při konfrontaci jedinců soliterně žijících druhů. Dalším cílem bylo potvrdit či vyvrátit dvě hypotézy, kde hypotéza 1: u druhů žijících v societách je postavení jedince v sociální hierarchii spojeno s osobnostními rysy (agresivitou, odvahou, ostražitostí, celkovou aktivitou aj.) a hypotéza 2: u druhů žijících soliterně není výsledek dyadické interakce určen behaviorálními osobnostními

rysy ale morfologickými parametry (velikostí, hmotností, věkem aj.). Nejvíce (avšak nikoliv dostatečný počet) studií na téma řešeršní práce bylo nalezeno a popisují u ryb, dále uvádím výsledky studií u ptáků, savců (primátů, lichokopytníků, šelem). Na konci každé studie jsem již uvedla vyhodnocení. V práci uvádím dvě tabulky, Tab. I. zobrazuje seznam spojení a z nich počet nalezených a vyhovujících studií z databáze „Web of Science“. Dále pro přehlednost a shrnutí jsou v Přílohách v Tab. II. uvedeny (ne)souvislosti mezi dominancí/submisivitou a osobnostními rysy u sociálně a soliterně žijících živočichů, které se vyskytly v analyzované literatuře.

1.1. Osobnost

Z dostupné literatury je zřejmé, jak nelehké je vymezit definici osobnosti u zvířat. Ze studované literatury uvádím různá pojetí, jak bylo přistoupeno k vymezení pojmu a chápání osobnosti. Není možné nalézt jednu jedinou definici osobnosti, která by uspokojila všechny etology či psychology. Osobnost lze popsat jako dlouhodobě neměnné behaviorální, emocionální a psychologické odlišnosti v souboru rysů týkajících se jednotlivců v populaci (Carere et al., 2010). Tyto variace nejsou většinou náhodné, ale jsou víceméně neměnné napříč časem a souvislostem (Carere & Locurto, 2011). Tyto odlišnosti u jednotlivců se často projeví, pokud musí zvládnout nějaký úkol, a to buď v jejich sociálním nebo nesociálním prostředí (Koolhaas et al., 2010). Můžeme ji také vyjádřit jako vlastnosti jedinců, které popisují a objasňují konstantní vzory myšlení, cítění a chování, (Pervin & John, 1999) nebo jako trvalé odlišnosti v chování, které se týkají dvou či více jedinců napříč časem a různými situacemi (Jacobs, 2009).

1.1.1. Metody hodnocení osobnosti

K hodnocení personality zvířat se dnes používá dvou postupů:

za prvé je zde metoda „hodnocení vlastností“ (trait rating). Tato metoda hodnotí vlastnosti sledovaného jedince souborem dříve určených termínů (aktivní, bázlivý) a je založena na důvěrnější a dlouhodobější znalosti hodnoceného zvířete. Je málo objektivní a je tedy vhodnější ji provádět pomocí více nezávislých pozorovatelů. Výhoda tohoto hodnocení spočívá v šetrnosti ke studovaným jedincům, jelikož zvíře není vystaveno definovaným testům a s nimi spojenému stresu. Metoda je hlavně používána u primátů.

Za druhé je zde metoda „záznam prvků chování“ (behavioural coding). Tato metoda je založena na projevech jedince v určitém behaviorálním testu. Zvíře je v průběhu testu vystaveno experimentální situaci, která většinou zahrnuje stresové podmínky, které lépe odkrývají behaviorální variabilitu. Chování zvířete se nejprve natočí a posléze je hodnoceno pomocí předem definovaných prvků chování. Často jsou k tomu použity počítačové programy, které celou analýzu zpřesní a usnadní. Výhoda těchto testů spočívá v objektivnosti a časové nenáročnosti oproti pozorování. Nevýhoda je ve vstupu nežádoucích faktorů, které mohou výsledky ovlivnit a které je potřeba odstranit nebo přihlédnout k nim při vyhodnocování testu (Lantová et al., 2012)

1.1.2. Osobnostní rysy

1.1.2.1. Shy-bold kontinuum

Jeho stanovení patří mezi nejvýznamnější koncepty rozlišování osobnostních rysů jedinců (Wilson et al., 1994). Poloha na tomto kontinuu ukazuje, zda je jedinec v určitých situacích odvážný (bold) nebo nesmělý (shy) – jakou má jedinec schopnost prozkoumávat nové prostředí či vyhybat se mu i do určité míry ochotu riskovat. Na jedné straně jsou jedinci plaší, bojácní, kteří jsou při výskytu nového objektu či situace zcela pasivní, ustupují či úplně opustí prostor, vyskytuje se u nich intenzivnější stresová reakce. Na druhé straně jsou jedinci odvážní, kteří jsou aktivní, mají zájem o nový neznámý objekt a snaží se ho prozkoumat i za cenu ohrožení ze strany např. predátora. Do které kategorie jedinec patří, se většinou pozná již v raném věku a po zbytek jeho života zůstává víceméně konzistentní (Kagan et al., 1987). Je také pravděpodobné, že shy-bold poloha je dědičná a může ovlivnit i velké množství fyziologických parametrů např. dosažení dospělosti či reprodukční úspěch (Réale et al., 2000). Shy-bold koncept byl prokázán již u celé řady zvířat např. u primátů (Réale et al., 2000), psovitých šelem (MacDonald, 1982), či u ryb (Wilson et al., 1994).

1.1.2.2. Proactive-reactive

Jiní badatelé razí mírně odlišnou koncepci založenou na úrovni agrese spojenou se schopností explorační, které přisuzuje jedinci polohu na ose proaktivní-reaktivní. Pro proaktivní jedince je typické vyhraněné chování „fight or flight“ neboli přístup „buď útok, nebo útek“. Mají vysokou schopnost explorační, vyšší agresivitu a intenzivnější obranu svého teritoria než jedinci reaktivní, kteří prozkoumávají pomaleji, ale s vnímáním většího množství detailů a jsou celkově bážliví a pasivní. Tito jedinci jsou v tomto konceptu označováni za „conservation-withdrawal“ neboli za jedince dávající přednost ochraně a ústupu (Koolhaas et al., 1999). Předpokládá se, že ve stálém prostředí jsou úspěšnější jedinci proaktivní, zatímco v nestabilním prostředí spíše jedinci reaktivní a to nejspíš díky lepší adaptační schopnosti. Koncept proactive-reactive asi nejčastěji nalezneme u myší a potkanů (Benus et al., 1991), ale byl také užít u prasat (Hessing et al., 1993) či norků (Malmkvist & Hansen, 2002).

1.1.2.3. Fast-slow

Tento koncept se objevil hlavně ve studiích, zabývajících se individuálními rozdíly v chování sýkor. Podle jejich chování v testech bylo určeno, jestli daný jedinec patří do typu fast nebo

slow. Do typu fast = rychlí - zařadili jedince odvážné, agresivní, aktivněji prozkoumávající prostředí, snáze shánějící potravu, s vyšším sklonem k rutinnímu chování a také ty, kteří měli tendence k tvorbě stálých vzorců chování (Drent et al., 2003). Fast jedinci také navazují rychleji kontakt s partnerem opačného pohlaví (Groothuis & Carere, 2005). Do typu slow = pomalí - zařadili jedince ustrašené a ty, jejichž chování je méně stabilní nejspíše kvůli větší citlivosti na vnější podněty. Chování podle stálých vzorců je do určité míry nezávislé na aktuálním stavu okolí. Jedinci, kteří se takto chovají, jednají většinou bez zaváhání (Verbeek et al., 1994) a může to být výhodné pro zvířata, která žijí v konstantních podmínkách. Na druhou stranu v prostředí se značnými vnějšími změnami, které se mohou opakovat, se uplatní spíše jedinci, kteří jsou schopni se přizpůsobit. Je možno konstatovat, že fast jedinci se řadí k typu proaktivnímu, a naopak slow jedinci k typu reaktivnímu.

1.2. Sledované prvky chování

1.2.1. Agonistické chování a agrese

Zajišťuje především rovnoměrné rozptýlení hejna či stáda, ale i jedinců (u soliterních druhů) po celém prostoru. Jedinci soupeří hlavně z důvodu získání či obhájení svých potravních zdrojů, úkrytů a partnerů k rozmnožování ve vhodných domovských okrscích a teritoriích. Přítomnost konfliktů mezi příslušníky uzavřených společností vede k ustálení sociální hierarchie. Existují také nevýhody spojené s agresivním chováním např. zranění při soubojích nebo se jedinci stanou nápadnější, což vede k větší šanci ulovení predátorem. Agresivní chování v podobě soubojů je funkční za podmínky, že úspěch je větší než náklady, tedy jedinec ovlivňuje své chování pro svůj zisk. Je řada možností, jak může jedinec ovlivnit průběh střetu např. hrozbou, usmiřovacím nebo podřízeným chováním či nepřekročením individuální vzdálenosti. Soupeři mohou vystřídat řadu těchto projevů, čímž sníží riziko zranění, pokud ale tyto kompromisy selžou, zvýšená agresivita může vyvolat účinnější postup tzv. eskalaci souboje, která často končí smrtí jednoho ze soupeřů (Archer, 1988).

1.2.2. Explorace

Explorační chování má význam pro většinu zvířat při shromažďování informací o novém a měnícím se prostředí. Umožňuje získat např. informace o potravě, území, úkrytech nebo o výskytu potencionálního partnera. Během explorace získává zvíře informace, ale zároveň vydává energii. Vliv na exploraci mohou mít vztahy ve skupině, kdy se ukázalo, že

dominantní jedinci prozkoumávali nejdéle (Mettke-Hofman et al., 2002). Explorační chování bylo nejčastěji studováno u sýkor např. (Fox et al., 2009 u sýkory horské nebo Devost et al., 2016 u sýkory černohlavé). S explorací se často objevuje i opačný pojem - neofobie. Jde o obavu z nového prostředí nebo z nových předmětů. Neofobie může nabídnout výhody tím, že donutí jedince vyhnout se neznámému nebezpečí, ale může také způsobit náklady tím, že zabraňuje exploraci potencionálních zdrojů. Výhody a náklady spojené s neofóbií se mohou lišit celoročně, pokud jsou jedinci pod predačním tlakem, zdroje jsou rozptýlené nebo se kompetice mění sezóně. Navzdory těmto změnám, neofobie je často časově a individuálně stálá (Greggor et al., 2016).

1.2.3. Odvážné chování

Ve studiích, které se zabývají zvířecí personalitou je odvaha posuzována podle široké škály různých behaviorálních analýz, zahrnujících reakci na nový předmět, nové prostředí nebo hrozbu vykazující podněty. Odvaha je většinou definována jako sklon riskovat při potencionální hrozbě nebo nové situaci (Carter et al., 2012). Jiná alternativní metoda hovoří o reakci jedince na riskantní situaci s vyloučením reakcí na nové situace a podněty (např. Reale et al., 2007). Odvaha je tedy výrazně spojená s riskováním a s přítomností predátora. Obecně se aktivita jedince zkoumá při simulované predaci, návrat k místu krmení po odejití predátora a čas orientace a zkoumání přítomnosti predátora. Odvaha bývá také ovlivňována environmentálními podmínkami, jako jsou dostupnost zdrojů a hustota predátorů. Tento důsledek je převážně situačně závislý - např. ačkoliv se očekává, že vysoká odvaha v oblastech s vyšší hustotou predátorů zvýší úmrtnost, nemusí to tak být vždy. Tedy odvaha má vliv na individuální a populační úroveň, ale její relativní vliv může záviset na lokálních podmínkách prostředí (Taylor & Lattanzio, 2016).

1.2.4. Ostražitost neboli antipredační chování

Predace se vyskytuje v životě velké většiny živočichů a jedinci kteří jsou takto ohroženi, se vůči ní musí nějakým způsobem bránit. Vytvořili si k tomu různé formy antipredačního chování. Jedním z těchto mechanismů je ostražitost (vigilance), kdy za včasného zpozorování predátora, jedinec ještě může utéci. Ostražitost je časově velmi náročná, protože pokud má být efektivní, musí být nepřetržitá. Tím si jedinec ubírá čas na to, aby se věnoval jiným aktivitám např. hledáním potravy. Ostražitost můžeme rozdělit na málo kvalitní detekci „low-cost vigilance“ a vysoce kvalitní detekci „high-cost vigilance“ (Lima & Bednekoff, 1999). Faktor, který má největší vliv na ostražitost, je velikost skupiny či počet aktivních jedinců. Hlavní výhoda sociální skupiny je včasná detekce predátorů díky kombinované ostražitosti členů skupiny (Roberts, 1996). S větší velikostí skupiny jedinci snižují stupeň ostražitosti a více času tráví krmením či jinými aktivitami (Lima & Bednekoff, 1999). Pravděpodobnost napadení predátorem je tedy tím větší, čím je menší velikost skupiny (Houston et al., 1993).

1.2.5. Celková aktivita

Individuálními rozdíly ve spontánní aktivitě se klasické osobnostní práce zabývají spíše méně. Pokud se o ní zmiňují, jde hlavně o aktivitu v novém prostředí, která by měla spadat spíše k ose explorační. Zřejmě jde o dědičnou vlastnost. Aktivita je většinou měřena společně s dalšími parametry, jako např. fyziologické parametry (metabolismus – např. Reidy et al., 2000) nebo s behaviorálními znaky (explorační - Kurvers et al., 2009, agrese - Kralj-Fiser et al., 2007). Souvisí s mnoha dalšími faktory – celkový zdravotní stav jedince, únava, denní doba, morfologické parametry daného jedince. Aktivita je měřena pomocí různých skórovacích žebříčků (David et al. 2011), jako je vzdálenost, kterou zvíře urazí za určitý čas (Hanson et al., 2007), rychlost pohybu (Elnitsky & Claussen, 2006), nebo počet určitých pohybů (skoků, vstávání, lehání). Většina prací využívá testy v laboratoři, které jsou pro měření aktivity vhodnější.

1.3. Sociální postavení

1.3.1. Hierarchie

Většina druhů, které byly zkoumány v souvislosti s osobnostními rysy, patří mezi sociálně žijící druhy, pro které je typické hierarchické uspořádání. Toto uspořádání popsal poprvé dánský učitel Schjelderup-Ebbe u kura domácího a nazval jej jako „klovací pořádek“. Byl to žebříček hodnotí skládající se ze vztahů dominance-submise. Význačným rysem žebříčku je to, že se členové učí navzájem rozpoznávat, pokud žijí ve stabilním hejnu. Dominantní jedinci jsou schopni lépe využívat svého postavení na žebříčku k získávání přednostního práva na zdroje, jako jsou např. potrava či partneři (Abrantes, 1997).

Hierarchie se může týkat celé skupiny, nebo může být pro každé pohlaví oddělená jako např. u vlků, pavíánů. Systémy mohou být dlouhodobě stabilní, ale i nestabilní. Může být lineárně uspořádaná od nejsilnějšího, dominantního vůdce alfa, přes další hierarchicky postavené členy beta, gama, delta až po jedince, kteří stojí na poslední příčce – omega. Hierarchie však není vytvořena už od začátku. Každé zvíře si musí své postavení vymezit v častých konfrontacích. O postavení ve skupině nebojují jen samci, ale také samice. Pokud výše postavený samec uzavře pár s níže postavenou samicí, tak postavení samice se často zvýší na úroveň partnera. Souboj má význam hlavně v tom, že zabraňuje, aby se na určitém místě usadily dva páry příliš blízko sebe. V rozmnožování mají souboje ale ještě jiný význam, kdy dochází k zabránění páření jedinců slabých a nevypělých. Pokud jde o boje o hodnostní postavení, vítězem se většinou stává zkušené a silné zvíře. Je důležitá i zkušenost, protože pouhá síla není u zvířat dostatečnou zárukou nejlepších vlastností. Čím je boj vyvolán, neboli podle jakých znaků se soupeřící samci poznají, je u každého druhu jiné, např. u jelenů jsou to parohy. Pokud vůdce tlupy shodí jako první paroží, je okamžitě sesazen až nakonec žebříčku tlupy (Chase, 1974).

1.3.2. Stav u soliterních živočichů

Soliterní živočichové jsou většinou teritoriální a nestrpí přítomnost jiného zvířete v jejich teritoriu, speciálně jedince stejného druhu. S konspecifickými jedinci se potkávají jen z hlediska kompetice o potravu, při páření a na začátku produkce potomstva. Dospívající potomek déle nesetrvává v rodině a je i často ze strany rodiče aktivně vytlačen. Není tolerována přítomnost dalšího jedince svého druhu, která pro rodiče může představovat konkurenci o zdroje. Pokud jde o páření, po kratším či delším kontaktu se oba jedinci navrací

k solitérnímu životu. U solitérních živočichů hierarchie v úzkém smyslu slova neexistuje. V případě setkání dvou jedinců, především stejného pohlaví, dochází k dyadické interakci, kdy se ustanoví vzájemný vztah dominantní - submisivní. O vítězi se často rozhoduje na základě určitých morfologických parametrů, jako je velikost těla, stáří, zkušenost, velikost parohů u jelenovitých, hloubka hlasu, stav říje (hormonální vyladění). Pokud jsou soupeři fyzicky vyrovnaní a ani jeden z konkurentů neustoupí, souboj se může vyhrotit a rozhoduje obratnost, síla atd. Mezi solitérní druhy patří např. řada velkých šelem (Goodenough et al., 2001).

Typickým příkladem může být sociální organizace – solitérnost u medvědů hnědých. Medvědi jsou silně teritoriální a svým pachem i drápenci na kůře značkují domovský okrsek. Často větší samci mohou silným řevem odstrašit mladší jedince. Občas dojde ke střetu především dospělých samců. Tyto souboje mohou být velmi intenzivní a mohou končit i smrtí jednoho z nich. Samice jsou tolerantnější, jsou i schopny se přiblížit při hledání potravy. Samice se velmi důkladně starají o svá mláďata (až čtyři), ale po cca dvou a půl letech je toto sociální pouto ukončeno (Grzimek, 1989).

Sociální organizace se může lišit mezi pohlavími. Např. dospělí sloni formují matriarchální (samice vedoucí) society a dospělí samci žijí v přírodě většinou solitérně. Samci se však mohou spojovat s dalšími samci do malých nestabilních skupin. Samci, kteří se takto spojují, mají sociální strukturu závislou na hierarchickém postavení. Vůdčí jedinci jsou determinováni věkem, silou, a mají za úkol ochranu přední a zadní části stáda. Více poddajní samci nevyhledávají vůdčí roli, ale slouží jako stabilizující členové v rámci skupiny. Hierarchické role jsou znovu stanoveny a upraveny vždycky, když samci opustí nebo naopak vstoupí do skupiny. Dominanční pozice je blízce spojena se samčí velikostí, silou a váhou. Tyto vlastnosti se nejvíce projeví při soubojích, a když samci dospějí, tyto charakteristiky se ještě prohloubí. Pokud jsou samci v říji, jsou většinou dominantní a ti co v říji nejsou, a jsou mladší, konfrontacím s dominantními se vyhýbají (viz např. Grzimek, 1989).

1.3.3. Dominance

Dominance (dominantnost), jako samostatný behaviorální faktor, může být vykládána odlišně, může jít v podstatě o různé rysy, které se projevují v souvislosti s určitými interakcemi v societě podobně. Lze ji definovat jako asertivitu, odvahu, fyzickou agresivitu či nebojácnost při sociální interakci oproti tomu opak submise představuje ústupek a vzdání se. Vazby na osobnostní rysy mohou být tedy různorodější u zvířat než u člověka. Výsledkem interakcí je dominantní pořádek či sociální hierarchie, což znamená systém podle dominantnosti. Také lidé jsou součástí mnoha dominantních hierarchií, které nemusí být založeny zcela přirozeně, ale jsou vybudovány na základě rozmanitých znalostí a zkušeností (Gosling & John, 1999).

Dominantní jedinci svoji roli často přenášejí i do ochrany celé skupiny, určují a vyhledávají nejvhodnější zdrojová místa potravy a nocležiště. Rozhodují o cílech a pohybech celé tlupy. Jde o jedince, kteří se první a co nejrychleji nažerou a posléze tlupy střeží. Náklady jsou převýšeny zisky konzumací kvalitní potravy (u zdroje zabráním nejvýhodnějšího místa k odpočinku, předností při kopulaci s říjnou samicí atd.). Vedoucím tlupy se stává jedinec, který dokonale zná své teritorium, nepřátele i způsob jejich lovu, dále je schopen udržet v tlupě nutnou kázeň, ta je totiž předpokladem pro udržení a zachování celé tlupy (Sapolsky, 2004).

Pozice ve skupině je udržována také díky stresu. Podřízení jedinci jsou většinou stresovanější než jejich nadřízení a musí se velmi snažit, aby získali potravu a další nutné životní potřeby (Sapolsky, 2004). Je u nich také větší nebezpečí napadení predátorem, tím že jsou často přinuceni být na okraji skupiny (Hamilton, 1971). Pokud na ně působí stresor, který víceméně nedokážou kontrolovat ani předvídat, mají schopnost se s tím vypořádat např. tak, že dokáží přenést agresivní frustraci na někoho ještě s nižším postavením.

1.3.4. Metody stanovení dominance

Termín behaviorální dominance je dosud nedostatečně definován, a to jak z hlediska funkce dominance, tak z hlediska evoluce, či měření a interpretace dat. Publikováno již bylo mnoho odlišných definic dominantního vztahu mezi jedinci i metod, jak dominanci měřit. Součástí měření dominance bylo ohodnocení stěžejních parametrů, úroveň agonistické chování, přiblížení se/vzdálení se, vyhýbání se, úspěch v páření, držení těla, chůze, vzdálenost od alfa samce, obecné rozestavění či fyzický kontakt nebo hra (Drews, 1993).

Boyd a Silk (1983) navrhli obecnou přehlednou definici dominantních vztahů mezi jedinci. Tvrdili, že dominantní vztahy vystihují 3 vlastnosti a to: stabilita, kdy výsledek setkání mezi jedinci je neměnný a předvídatelný, kdy jedinec A porazí jedince B, a ten porazí jedince C. Třetí vlastností by měla být linearita. Jestliže se všechny tři vlastnosti vyskytují pohromadě, tak je možné přidělit každému jedinci víceméně jasné sociální postavení. Stanovení dominantních vztahů zahrnuje několik kroků k sestavení dominantní matice. Použita bývá pořadová metoda (ordinal dominance ranks) – ta zahrnuje identifikaci chování, které je spojeno s dominancí, stanovení kritérií výherců a poražených v dyadických interakcích a hodnocení chování pomocí pozorování (Boyd & Silk 1983). Výsledkem těchto kroků je určení postavení jedince ve skupině. Nicméně tyto kroky jsou většinou doprovázeny odchylkami a jsou potřebné další poznatky. Problémy nastávají při stanovení počtu behaviorálních aktů, které jsou dostatečné na stanovení dominance. Pokud dva jedinci mají nejednoznačné dominantní vztahy (jedinec A někdy dominuje B, ale někdy jedinec B dominuje A) nemohou být zařazeni do lineární hierarchie, když se používá pořadová metoda. Výsledky může také zkreslit aktuální vztah mezi dominancí a dalšími proměnnými jako jsou např. pohlaví, reprodukční postavení nebo hmotnost. Boyd a Silk (1983) navrhli také ještě alternativní metodu – kardinálního indexu pro hodnocení dominance (cardinal index method of dominance assessment). Ta nepředpokládá přechodnost a nevyžaduje všechny jedince k interakci (Jameson et al., 1999).

Pro testování lineární hierarchie se dále používá K koeficient (Kendall's coefficient of concordance) a *h* index (Landau's *h* index). Jejich hodnocení je velmi podobné a hodnoty se pohybují od 0 do 1, kdy 1 zobrazuje kompletní linearitu (de Vries, 1995). Na zjištění postavení každého jedince podle výsledku soupeření je také používáno DS skóre (David's score), přičemž je zde vzata do úvahy také relativní síla oponenta (David, 1988).

2. Existuje spojitost mezi osobnostním rysem a postavením v sociální hierarchii?

Je mnoho faktorů např. příbuzenský vztah, dřívější dominantní zkušenost, které zvyšují pravděpodobnost získání dominantní pozice (Hofer & East, 2003; Martin et al., 1997; Kemp & Wiklund, 2003). Na předpověď dominance byly nejvíce využívány morfologické charakteristiky jedinců ale behaviorální rysy, které mají silný bezprostřední vliv na dominanci, byly zvažovány mnohem méně. Na základě hypotézy „Animal personality due to social niche specialisation“ (Bergmuller & Taborsky, 2010) byly pro literární rešerši odvozeny dvě následující pracovní hypotézy. Jedna pro druhy žijící v societách a druhá pro solitérní druhy.

Hypotéza 1: U druhů žijících v societách je postavení jedince v sociální hierarchii spojeno s osobnostními rysy (agresivitou, odvahou, ostražitostí, celkovou aktivitou aj.) a vždy alespoň jeden rys bude korelovat se stupněm dominance.

Hypotéza 2: Za předpokladu absence sociální niky u druhů žijících solitérně není výsledek dyadické interakce určen behaviorálními osobnostními rysy ale morfologickými a fyziologickými parametry (velikostí, hmotností, věkem, stavem říje, silou aj.).

Tab. I. Slovní spojení a z nich počet nalezených a vyhovujících studií z databáze „Web of Science“

Hledané názvy	Počet záznamů	Vyhovujících
Social position animal personality	37	5
Dominant hierarchy animal personality	14	5
Dominant position animal personality	9	4
Social rank animal personality	65	6
Social post animal personality	26	1
Social post animal behavioral type	20	0
Social post personality trait	210	0

2.1. Kostnaté ryby

Danio pruhované (*Danio rerio*) (Cypriniformes: Cyprinidae) je druh žijící v hejnech, kde se jedinci vůči sobě chovají agresivně a vytváří jasně dominantně-submisivní vztahy (Larson et al., 2006). Dahlbom a kol. (2011) zkoumali, zda by mohla být odvaha příčinou sociálního postavení. Odvaha byla studována u dania 1) v neznámém prostředí bez úkrytů 2) ve stejném prostředí s úkrytem (roof) 3) v prostředí bez úkrytu (roof) a za přítomnosti neznámého předmětu. Chování, které je spojeno s analýzou odvahy a bázně u tohoto druhu, je nejčastěji charakterizováno jako: zamrznutí (freezing) – pohyb pouze některých částí těla a zbytek těla je stabilní, nebo nepředvídatelné rychlé pohyby a preference zůstat u stěny bez výrazného prozkoumávání. Obecně je celková aktivita, ostražitost vůči predátorovi a zkoumání nového předmětu výraznější u odvážnějších zvířat (Maximino et al., 2010). Naopak plachost je spojena s nervózním chováním a únikem z nového prostředí. Bylo předpokládáno, že odvaha je spojena s pohybem a že odvážní jedinci budou tedy více pohybliví (Moretz et al., 2007). Také se uvažovalo o tom, že odvážní jedinci stráví více času v centru nádrže, budou více prozkoumávat nový předmět a budou se méně schovávat do úkrytu.

Dominance či submisivita dania pruhovaného byla určena podle výsledků soubojů tedy výhry či prohry. Dominantní jedinec si během setkání chránil svojí nádrž, výrazně útočil a pronásledoval protivníka. Aby se dominantní vztahy ještě více projevíly, do nádrže jim bylo přidáno malé množství potravy a dominantní ryba byla ta, která se jako první krmila a bránila si potravu.

Stupeň odvážnosti byl posuzován podle toho, jaké chování dania projevovali v (ne)známém prostředí s nebo bez úkrytu a bez nebo za přítomnosti neznámého předmětu. Jde tedy zase o velmi přijatelnou metodu testování. Celkově se zjistilo, že samci byli odvážnější než samice, a že větší odvážnost vede s větší pravděpodobností k získání dominantního postavení. Souvislost mezi dominancí a odvahou u dania pruhovaného jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie zase podporuje hypotézu o zvířecí personalitě v důsledku specializace sociálních nik.

Sundström a kol. (2004) posuzovali význam odvahy pro sociální postavení u pstruha obecného (*Salmo trutta*) (Salmoniformes: Salmonidae). Odvaha u pstruha byla hodnocena podle toho, jak se jedinci chovali k nově umístěnému předmětu a také k potravě. Podle uvedených autorů odvaha může být výhodná například při hledání nových míst k získání potravy, s tím je ale spojené i vyšší riziko. Na druhou stranu pokud ale jsou zdroje potravy v okolí stále dostupné, není třeba prozkoumávat cizí oblasti a zvyšovat tak riziko (Abrahams

& Dill, 1989). Občas se ale stane, že kompetice ve vlastním území vzroste, odvážní jedinci poté pronikají do rizikovějších oblastí a využívají tamní nízkou kompetici. Dominantní jedinec v novém prostředí může vyhnat submisivní jedince a znemožnit jim tak úspěšné prozkoumávání (Sundström et al., 2004). Dominance je většinou spojená s lepší možností nalézt potravu, hlavně pokud jsou místa zdrojů potravy známa a vyskytují se tam populace s nízkou hustotou (Huntingford & Leaniz, 1997).

Stupeň odvahy byl hodnocen podle toho, jak se jedinci pstruha obecného chovali k nově umístěnému předmětu a k potravě. Tato metoda testování odvahy se zdá být velmi objektivní. Z uvedených studií na pstruzích je možno závěrem konstatovat, že vrozeně odvážní jedinci mají poněkud větší předpoklad stát se dominantními, než ostatní jedinci, kteří jsou plašší. Souvislost mezi dominancí a odvahou u pstruha obecného jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie také podporuje hypotézu o zvířecí osobitosti v důsledku specializace sociálních nik.

Colléter a Brown (2011) se zabývali interakcí mezi agresivitou, odvahou, aktivitou a individuálním postavením v hierarchii u samců duhovky (*Melanotaenia duboulayi*) (Atheriniformes: Melanotaeniidae). Jedná se o sladkovodní rybu, která žije většinou v menších hejnech o 1 – 6 jedincích (Brown, 2000). Jde o sexuálně dimorfní druh, kdy samci jsou větší, barevnější a agresivnější než samice. Samci i samice si vytváří hierarchie v rámci svého hejna a intenzivnější kompetice mezi jedinci nastává častěji u samců než samic. Samci spolu divoce soupeří hlavně o omezené zdroje, jakými jsou potravina či samice. Ačkoliv vysoká pozice samců v sociální hierarchii čítá mnoho výhod, při kompetici jde převážně o přístup k samicím, takže samci jsou spíše motivováni možností reprodukce než hladem (Griffiths & Magurran, 1998). Dominantní samec brání samci podřízenému k přiblížení se k samičce (Collins, 1999), tedy dominance samce u tohoto druhu vede k hlídání si partnerky a vylepšení si svého reprodukčního úspěchu (Young et al., 2010).

Jak bylo předpokládáno, analýza agresivity odhalila, že jedinci s vyšším postavením v hierarchii byli výrazně agresivnější než ti s nižším sociálním postavením. Ukázalo se také, že ryba projevila různý stupeň agrese podle analýzy chování protivníka. Jestliže byl soupeř pokorný, mírný, dominantní jedinec nemusel být tolik agresivní a jeho krátký projev byl dostačující k rychlému výsledku souboje. Pokud ale byl protivník velmi agresivní, dominantní samec byl také agresivní a využíval dominantnosti vůči konkurentovi, přičemž délka souboje byla delší. Někdy podřízený samci započnou agresivní interakci s řadou projevů, ale nakonec se setkají se silnou odezvou od dominantního protivníka, který souboj ihned ukončí (Colléter & Brown, 2011).

Odvaha byla posuzována podle toho, za jak dlouho se jedinec vynořil z úkrytu a kolik času strávil u nového předmětu v prvních 5 minutách pozorování. Aktivita byla měřena jako číslo překročených vymezených transektů (transects crossed) v průběhu pozorování. Při hodnocení odvahy se ukázalo, že dominantní jedinci se vynořovali z úkrytů rychleji a strávili také více času u nových předmětů než podřízení jedinci. Můžeme z toho vyvodit, že dominantní jedinci byli odvážnější než ti podřízení. Výsledky měření aktivity ukázaly, že čím má jedinec vyšší postavení v hierarchii, tím má vyšší stupeň aktivity (Colléter & Brown, 2011).

V této studii byl osobnostní rys – stupeň agresivity posuzován až na základě soupeření dvou jedinců a podle výsledku se posuzovalo sociální postavení. Objektivnější testování bylo zřejmě na základě měření individuální agresivity např. vůči nějakému předmětu (atrapě) a po zjištění stupně agresivity by se přešlo na posuzování sociálního postavení. Výsledky nicméně ukazují, že agresivita předpovídá výsledek interakce samců, který určí přednostní přístup k samicím a tedy i lepší reprodukční úspěch.

Na základě korelování dat je tedy možno přijmout závěry autorů, že vyšší stupeň agresivity, aktivity a odvahy přispívá u samců duhovky k získání vyšší sociální pozici v hierarchii. Tuto souvislost mezi dominancí a osobnostními rysy jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Tato studie tedy podporuje hypotézu o zvířecí personalitě v důsledku specializace sociálních nik.

Lukánie pestroploutvá (*Lucania goodei*) (Cyprinodontiformes: Fundulidae) je sladkovodní ryba, která žije v pramenech a řekách v oblasti Floridy. Samci brání teritorium a samci ani samice se nestarají o potomstvo a někdy ho i požírají (Fuller & Travis, 2001). McGhee a Travis (2010) se zaměřili hlavně na opakovatelnost chování při páření, a zdali je opakovaný projev spojen s opakovaným výsledkem při párových soubojích a formováním dominantního postavení.

Chování samců lukánie během páření se dá rozdělit do tří částí: agresivita vůči samcům, agresivita vůči samicím a námluvy. Agresivita byla posuzována jako přiblížení se samce k protivníkovi, pronásledování nebo útok na protivníka. Podle získaných dat, samci byli agresivní jak vůči dalším samcům, tak vůči samicím. Samci byli zhodnoceni jako dominantní, submisivní, měli neznámý (pokud se agresivita vůbec neprojevila) či vyrovnaný vztah. Tam kde se agresivita projevila, se většinou samci rozdělili na dominantního a submisivního. Dominantní jedinec byl ten, který útočil na jiného samce, který na to ustoupil a stal se samcem submisivním (McGhee & Travis, 2010).

McGhee a Travis (2010) našli úzký vztah mezi chováním a formováním dominantní hierarchie, a že samčí dominantní postavení bylo dlouhodobě stálé. Také samčí projevy chování při interakcích byli stabilní a opakovatelné, což bylo stejné jako u behaviorálního typu jedince. Zjistilo se, že behaviorální typ a dominantní postavení jsou velmi důležité v získání přístupu k samicím a tím i zajištění reprodukčního úspěchu, což vypovídá o silné roli sexuální selekce ve formování behaviorálního typu.

V této studii byl osobnostní rys – agresivita posuzována jako chování jedince vůči jinému jedinci (přiblížení se k, pronásledování, útok). Tedy jedná se o příklad méně přijatelného testování nežli nějakým individuálním testem. Aktivita se měřila podle pohyblivosti jedince při páření, což ale mohlo být ovlivněno aktivitou samice. Autoři uvádějí, že postavení samce lukánie v dominantní hierarchii bylo pozitivně spojeno s aktivitou při páření a behaviorálním typem (agresivním), nicméně použité metody nedovolují se spolehnout na tento výsledek zcela. Tedy s určitou opatrností je ale možno konstatovat, že zvýšená aktivita při páření nebo agresivita vede k vyšší sociální pozici. Souvislost mezi dominancí, agresivitou a aktivitou u lukánie jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik.

Wilson a kol. (2013) zkoumali agresivitu u sladkovodní ryby mečovky Birchmannovy (*Xiphophorus birchmanni*) (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). Agresivita byla dříve u mečovky rozsáhle studována a to hlavně v rámci sexuální selekce, kdy si samci bránili své teritorium a silně zamezovali přístupu protivníka k pářící partnerce (Franck & Ribowski, 1993). Samci mezi sebou soupeří a projevují agresivitu také o zdroje potravy (Magellan & Kaiser, 2010). Předchozí práce zabývající se tímto druhem testovaly například, zda má na agresivitu a dominanci vliv předchozí zkušenost (Beaugrand & Goulet, 2000) nebo velikost těla (Prenter et al., 2008). Celkově se dá říci, že osobnostní rysy hrají významnou roli v určení úspěchu v souboji (Mowles et al., 2012).

Wilson a kol. (2013) u mečovky dominanci definovali jako opakovanou schopnost jedince být úspěšný v souboji a agresivita se měřila podle toho: 1) kolikrát se jedinec přiblížil k protivníkovi 2) kolik projevů jedinec vytvořil vůči oponentovi 3) celkový čas projevu 4) počet útoků na protivníka 5) zpoždění útoku (latency to attack) 6) počet ústupů od protivníka 7) počet úteků od oponenta.

Výsledky ve studii o mečovce ukázaly opakovatelnost parametrů agonistického chování a prokázala se také souvislost mezi agresivitou a dominancí. Pokud se samci více projevovali vůči protivníkům, častěji útočili a ustupovali méně často, byli zhodnoceni jako agresivní jedinci a ti pak jako dominantní. Po konfrontacích tito jedinci získali více zdrojů

potravy a získali také větší hmotnost těla. U samic byla také prokázána dominantní hierarchie a ty, které získaly více potravy v soubojích, získaly rychleji na hmotnosti. Nebylo však možné prokázat dominantní pozici jako důsledek velikosti či agresivity, protože souboje nebyly tak vyhocené jako u samců. Nebylo možné odhadnout rozdílnost agresivity u samic. Jediné chování, které se opakovalo, bylo přiblížení se protivníkovi, ale to bylo bráno spíše jako ukazatel odvahy či obecné společenskosti (Wilson et al., 2013).

V této studii byl osobnostní rys – stupeň agresivity - znovu testován poněkud méně objektivně jako chování při setkání dvou jedinců (přiblížení se, projevy, útoky, atd.). Autoři uvádějí, že agresivita samců mečovky souvisí s dominancí a tedy více projevů, častější útoky a méně ústupů vůči protivníkovi vede k získání vyššího sociálního postavení. Souvislost mezi dominancí a agresivitou u samce mečovky jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik.

Bertram a kol. (2016) zkoumali vztah mezi postavením ve skupině, úsilím o páření a riskováním u živorodky lesklé (*Girardinus metallicus*) (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). Jde o endemickou kubánskou živorodku, kde se samci vyskytují ve dvou barevných formách. Pro toto studium bylo využito samce s černým zbarvením. Samec tohoto druhu si zabírá samici k páření a v případě nějakého narušení, projevuje agresí. V této studii byla pozornost zaměřena na změny v hierarchii uspořádání samců v důsledku riskantního chování, agresivity mezi samci, interakce samce se samicí, a že tyto korelace mohou být ovlivněny sociálním prostředím.

Riskantní chování této živorodky se měřilo podle tendence jedince opustit útočiště, chování za přítomnosti predátora a míra pohybů v novém prostoru. Dominantní či submisivní status byl posuzován podle skóre agrese: pronásledování a kousání jiného jedince. Dominantní samec byl ten, který projevoval vyšší agresivitu vůči jinému jedinci, s kterým byl v páru. Interakce samce a samice byla posuzována podle: délky námluv, pokusů kopulace a blokování (Bertram et al., 2016).

Dominantní samci živorodky vykazovali větší úsilí o páření, ale neexistovala souvislost mezi riskováním a úsilím spářit se. Submisivní samci se chovali buď příliš agresivně a riskantně vůči dalším samcům, anebo riskovali váhavě a byli neagresivní. Nenašla se ale souvislost mezi riskujícím chováním a úsilím o páření jak u dominantních tak i submisivních samců. Nalezena byla ale korelace mezi sklonem k riskování a agresivitou, ale pouze u submisivních samců. Může to být z důvodu, že submisivní samci si nedokáží tolik přizpůsobit chování napříč kontextem jako dominantní (Bertram et al., 2016).

Výsledky ukazují na existenci vnitrodruhových rozdílů v chování jedinců založených na sociálním postavení. V závěru autoři ukázali, že v případě, že samci výrazně projevují chování důležité pro individuální přežití, ještě neznámá, že budou také výrazně projevovat chování důležité pro reprodukční úspěch. Stres, který byl způsoben v novém prostředí a za přítomnosti predátora, může mít pro submisivního jedince důsledek v následujícím párovém setkání s dominantním jedincem. Např. submisivní samec reaguje agresivně při setkání s dominantním jedincem, protože byl předtím v blízkosti predátora (Bertram et al., 2016).

V této studii byl osobnostní rys – odvážnost (sklon riskovat) testován podle tendence opustit útočiště, podle chování za přítomnosti predátora a míry pohybů v novém prostředí. Můžeme zde hovořit o objektivní metodě testování, kdy je testován osobnostní rys u jedince zcela samostatně. Osobnostní rys agresivita byl testován znovu ne zcela objektivně podle chování při setkání dvou jedinců (pronásledování, kousání oponenta). Osobnostní rys aktivita byl měřen také ne zcela objektivní metodou jako stupeň úsilí o páření. Autoři nicméně zjistili, že vyšší agresivita a aktivita souvisí s vyšší sociální pozicí. Zjistili také ale, že stav může být dosti ovlivněn předchozím setkáním s dominantním jedincem. (Ne)souvislosti mezi dominancí, agresivitou a aktivitou a dále submisivitou, agresivitou a odvážností jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí personalitě v důsledku specializace sociálních nik, avšak u submisivních jedinců hypotéza nemusí platit.

Řada studií se zabývala chováním ryby druhu pestřenec *Neolamprologus pulcher*, (Perciformes: Cichlidae). Societa tohoto druhu se typicky skládá z jednoho dominantního reprodukčního páru a několika příbuzných či nepříbuzných podřízených (Dierkes et al., 2005). Hierarchie je velikostně uspořádaná a hlavní dominantní pár si zabírá rozmnožovací roli (Taborsky & Limberger, 1981). Podřízení mají za úkol obranu teritoria, údržbu a péči o mláďata (Taborsky, 1984). Schürch a Heg (2010) se domnívají, že úroveň agresivity u tohoto druhu pestřence může mít vliv na to, jak jedinci zkoumají nové prostředí, řeší nové výzvy a může ovlivnit i dominantní postavení - interakci mezi dominantním a podřízeným jedincem nebo až vyhnání podřízených.

Bergmüller a Taborsky (2007) upozornili na to, že podřízení samci pestřence se mohou odlišovat v tom, jaký stupeň agresivity projevují vůči vetřelcům, nebo při udržování teritoria. Podřízení se mohou vyhnout agresí dominantních tým, že upraví své submisivní chování. Jedinci si dokáží nejprve vyhodnotit konfliktní situaci podle agresivity protivníka a učinit vhodný ústupek, který sníží riziko vyhrocení stavu (Bergmüller & Taborsky, 2005).

Sklon k agresivitě byl nalezen také u tzv. pomocníků (helper), kteří se vyskytují v hierarchii society u výše uvedeného pestřence. Pokud vykazují vysoké sklony k agresivitě,

budou se pravděpodobně snažit napadnout dominantní jedince (i za cenu vyhnání) a docílit reprodukce, která je spojená jen s dominantním párem. Pomocníci s nízkým sklonem k agresivitě, spíše vypomohou vysoce postaveným jedincům, než by se pokusili o reprodukci. Tito jedinci spoléhají na zdědění dominantní pozice po uhynutí dominanty v societě (Riebli et al., 2011).

Dále Riebli a kol. (2011) zkoumali u pestřence, kdo při párových soubojích vyhraje pozici dominanty, zda jedinec s vysokým sklonem k agresivitě či ten s nižší agresivitou, za předpokladu, že oba jsou stejné velikosti. Pro kontrolu byly uskutečněny párové souboje, kdy oba jedinci vykazovali stejnou vyšší agresivitu a dále souboje mezi jedinci se stejnou nízkou agresivitou. Podle získaných výsledků jedinci s vyšším sklonem k agresivitě dosahovali pozice dominanty častěji než ty s nižší agresivitou. Souboje mezi jedinci, kteří vykazovali odlišný stupeň agresivity, byly mnohem rychleji a prokazatelněji vyřešeny než souboje mezi jedinci se stejnou úrovní agresivity. Ryby se silnějším sklonem k agresivitě také častěji útočili na své konkurenty, a to bez ohledu na jejich dominantní postavení, což vypovídá o vyhocenější situaci než u jedinců s nižším sklonem k agresivitě. Pokud ale tyto agresivnější jedinci v zápase prohráli, vykazovali pak spíše submisivní chování.

V této studii byl osobnostní rys - agresivní sklon měřen při párových soubojích, tedy nikoliv individuálním testem vůči nějakému předmětu, který by byl přijatelnější. Nicméně autoři uvádějí, že vyšší sklon k agresivitě vede k získání vyššího sociálního postavení v hierarchii, což se ukazuje také u tzv. pomocníků, kteří mohou být buď vysoce agresivní a získat tak dominantní postavení a reprodukční možnost, nebo nebudou agresivní a spíše vypomohou dominantním. Souvislost mezi dominancí a agresivitou a dále submisivitou a agresivitou u pestřence jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik, nicméně se u submisivních jedinců agresivita vůbec nemusí projevit.

2.2. Ptáci

Kur domácí (*Gallus gallus domesticus*) (Galliformes: Phasianidae) je sociálně žijící druh, který si vytváří celkem stabilní hierarchii, kde každý jedinec zaujímá určité postavení a má určitou roli (Johnsen et al., 2001). Ozdoby na těle např. hřebínek a další morfologické rysy (velikost těla) umožňují samci ohodnotit protivníka, ale nepředpovídají s dostatečnou přesností sociální postavení jedince (Zuk & Johnsen, 2000). To předpovídají lépe behaviorální rysy (Favati et al., 2014). Ke zjištění toho, do jaké míry jsou behaviorální rysy důležité pro určení sociálního postavení, byly použity dva testy. Arénový test na nové prostředí (novel arena test) ke stanovení aktivity a teritoriálního chování. A dále byl použit pozornostní test (startle test) k odhadu ostražitosti. Aktivita byla vyjádřena na základě početnosti hrabání do země nebo chůze, teritoriální chování jako počet jasně oddělených kokrhání a ostražitost jako čas, za kterého byli samci pozorní/ostražití (Favati et al., 2014). Tito autoři měřili mimo jiné také agresivitu jedinců v počáteční fázi souboje, měřili intenzitu soubojů od agresivních projevů k opakovaným útokům nohou či zobákem. Zaznamenávány byly jak úniky před soupeřem, tak detaily v postoji těla (přikrčená pozice těla, snížení pozice křídla či přiblížení se protivníkovi).

Agresivita měla výrazný vliv na výsledek soubojů kohoutů, jak se ukázalo v mnoha studiích. I samice, která jako první započala útok na jinou samici, nebo měla agresivnější postoj, častěji vyhrála souboj (Favati et al., 2014). Jedinec si také může před soubojem vyvodit schopnosti a předpoklady konkurenta pro souboj a podle toho zvolit stupeň agresivního chování (Francis, 1988). Vyhodnotí si, jestli je výhodné zahájit útok či nikoliv podle zhodnocení vlastní síly a také podle chování oponenta (Arnott & Elwood, 2009).

Kokrhání u samců kurů je zvukový projev, který vyjadřuje teritorialitu a dominanci. Kokrhání bylo u dominantních a submisivních jedinců odlišné, dominantní jedinci totiž daleko více kokrhali, než tomu bylo u podřízených jedinců (Favati et al., 2014). Pokud byli dáni dohromady dva dominantní nebo dva podřízení samci, samec, který kokrhal více, se častěji stal dominantním. Podřízený, který se pokusil o kokrhání, byl dominantním přerušen. Koolhaas a kol. (1999) podporuje obecnou myšlenku, že jedinci, kteří získají pozici dominantního jedince, se chovají spíše proaktivně (jedinci odvážní, klidní, sebevědomí) než reaktivním způsobem (jedinci plaší, snadněji přecházející do stresového stavu). Podobně Colléter a Brown (2011) konstatují, že proaktivní jedinci mají vyšší šanci na to stát se dominantními.

Dominantní samci byli také více ostražití a to hlavně tehdy, když byli umístěni spolu se samicemi a když byli dočasně izolováni v testové aréně na nové prostředí. Obecně ostražitost hraje roli hlavně při detekci predátora. Tato role samce znamená do určité míry riskovat a být ostražitý a popřípadě varovat skupinu, že se v blízkosti nachází predátor. Schopnost zjištění potencionálního predátora je tak propojena s vyšším sociálním postavením (Favati et al., 2014).

V této studii byl osobnostní rys aktivita měřen jako početnost hrabání do země, nebo chůze. Ostražitost jako čas, za kterého byli samci pozorní/ostražití a agresivitu jako intenzitu souboje mezi dvěma jedinci (agresivní projevy, útoky). Testování aktivity a ostražitosti bylo přijatelné, ale opět u agresivity by se měl spíše použít nějaký individuální test. Autoři nicméně ukazují, že zvýšená úroveň aktivity, agresivity i ostražitosti vede k získání dominantního postavení v sociální hierarchii. Souvislost mezi dominancí, agresivitou, aktivitou a ostražitostí jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik.

Fox a kol. (2009) studovali chování u sýkory horské (*Poecile gambeli*) (Passeriformes: Paridae). Jedinci sýkory žijí v hejnech, v hierarchiích, které jsou lineárně dominantně strukturované. Zkoumala se explorace nového prostředí a nového předmětu, dále dominantní postavení samců při párových setkáních. Explorace nového prostředí byla hodnocena na základě počtu sedátek (perching sites), které jedinec navštívil za 30 minut. Mohl navštívit od 0 až po 4 sedátka. Pokud navštívil všechny v rámci 30 minut, byl posouzen jako vysoce explorativní jedinec, pokud nenavštívil ani jedno, jako málo explorativní jedinec. Explorace nového předmětu byla měřena tím, že do domácí klece jedince byl přidán neznámý nový předmět a sledovalo se, zda se jedinec k novému předmětu přibližoval či ne v průběhu 10 minut. Přiblížení k předmětu bylo hodnoceno na stupnici od 1 do 4. Jedinci, kteří získali hodnocení 4, se k předmětu nejen přiblížili, ale také se s ním kontaktovali. Dominantní pozice byla posuzována podle typických dyadických interakcí zahrnujících agresivitu (dominantní jedinci útočili na podřízené, kteří nekladli žádný odpor) a pasivní vytlačení (podřízení jedinci ustupovali dominantním).

Fox a kol. (2009) zjistili, že málo prozkoumávající ptáci (málo navštívených míst v novém prostředí) měli větší pravděpodobnost stát se dominantními při párových soubojích než vysoce prozkoumávající. Málo explorativní jedinci prozkoumávali ale důkladněji, na rozdíl od vysoce explorativních. Podobný výsledek měl i Verbeek a kol. (1994), kde se ukázalo, že ta sýkora, která prozkoumávala déle nové prostředí, tak činila důkladněji. Nenašla

se ale žádná výrazná souvislost mezi explorací nového předmětu a dominancí. Stejně tak žádná korelace mezi explorací nového prostředí a explorací nového předmětu.

V této studii byl osobnostní rys – explorace testována jako: explorace nového prostředí (počet navštívených sedátek) a explorace nového předmětu (přiblížení se či nikoliv k neznámému předmětu). Dá se říci, že jde o přijatelnou metodu testování explorace. Autoři při testování nového prostředí zjistili, že málo (pomalu) prozkoumávající ptáci měli větší pravděpodobnost stát se dominantními při párových soubojích než vysoce prozkoumávající jedinci. Nicméně se zde nenašla výrazná souvislost mezi explorací nového předmětu a dominancí. Výsledky ukazují, že behaviorální profil může předpovídat sociální postavení. Souvislosti mezi dominancí a explorací jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik na základě explorace nového prostředí, u explorace nového předmětu hypotéza neplatí. Nový předmět ale nemusel představovat pro sýkory adekvátně zajímavý podnět.

Devost a kol. (2016) zkoumali vztah mezi třemi osobnostními rysy patřícími do proaktivně-reaktivní osy (explorace, aktivita, neofilie) a dominancí u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) (Passeriformes: Paridae), která přezimuje v hejnech a vytváří lineární dominantní hierarchii. Pro tuto hierarchii je typická přechodnost a asymetrie dominantních vztahů, což se zde projevilo. Samci většinou dominují samicím a starší jedinci mají nadvládu nad mladšími jedinci (Smith, 1991). Devost a kol. (2016) předpokládali, že pokud dominance souvisí s osobností v rámci sociální skupiny, dominantní jedinci budou více explorativní, aktivní a neofilní než podřízení. To se však neprojevilo. Explorace u této sýkory byla posuzována podle návštěvy rohů klece, aktivita podle rozsahu pohybů v kleci (skoky a krátké lety) a neofilie podle přiblížení se k novému předmětu ve známém prostředí, tedy dosti objektivně, nezávisle. Dominance byla odhadnuta při dyadických interakcích ve skupině ptáků při krmení. Vítězem byl ten jedinec, který vytlačil nebo pronásledoval oponenta, vzdoroval útoku konkurenta, vyvolal submisivní postoj konkurenta nebo se krmil, zatímco submisivní jedinec na krmení čekal.

Explorace a neofilie projevily výraznou opakovatelnost. Aktivita také, ale mnohem méně. Mezi osobnostními rysy nebyla nalezena žádná výrazná korelace a nebyl zjištěn žádný výrazný vztah mezi dominancí a osobními rysy. Kladný vztah byl zaznamenán pouze mezi pohlavím a dominancí, kdy samci z 95 % dominovali samicím. Tento efekt je typický pro sýkorovité celkově (Devost et al., 2016).

Uvedená situace u sýkor je zatím výjimečná, neboť v ostatních studiích bylo dokumentováno, že osobnostní rysy mohou předpovídat sociální dominanci. V těchto studiích

ovšem testy ukazují postavení jedinců při soubojích v zajetí (Fox et al., 2009; Riebli et al., 2011). Chase a kol. (2003) poukázal na to, že několik aspektů dominančních vztahů se může lišit v závislosti na tom, zda se souboje odehrávají v izolaci či v rámci skupiny. Stabilita vztahů během určité doby, replikace vztahů při úspěšném setkání a rozsah efektů prohrávajícího se u izolovaného páru buď vůbec neprojeví, nebo byly velmi zeslabené oproti párům v societě. Zdá se tedy, že osobnostní rysy nemají stejnou prediktivní hodnotu pro výsledek interakce dvou jedinců u zvířat žijících v societě.

Proaktivně-reaktivní rysy se u sýkor černohlavých neprojeví, výsledek by byl možná opačný při testování chování sýkor během rozmnožovací sezóny, nebo při zkoumání jiných osobnostních rysů např. agresivity. Možná by byly výsledky také jiné, kdyby se jedinci testovali v zajetí a nikoli v divočině. Nesouvislost mezi dominancí, aktivitou a explorací jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie nepodporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik.

Greggor a kol. (2016) se zabývali reakcí na nové podněty u v zajetí žijící skupiny havranů polních (*Corvus frugilegus*) (Passeriformes: Corvidae). Jde o druh sezónně se množící, koloniální a který je známý svou neofóbií. Skupina havranů byla testována v reakci na nový předmět a nové lidi a z výsledků bylo usuzováno na časovou a individuální stabilitu neofobie. Zatímco testování nového předmětu u neofobie je velmi rozšířené, testování reakce na nové lidi pomáhá určit opatrnost na predátora. Havrani si neznámého člověka spojují s potencionálním predátorem a ptáci většinou více riskují, když je v době rozmnožování přítomen predátor a je třeba bránit hnízdo.

Podřízení jedinci byli více aktivní při snaze získat potravu během rozmnožovací sezóny, protože byli ochotní konkurovat dominantním, i když ti byli proti nim velice agresivní, když se přiblížili k misce s potravou, ale nepřiblížovali se k novým věcem více než dominantní. K novým lidem se také spíše přiblížovali dominantní jedinci. Zda jedinci reagují shodně na tyto sezónní změny, záleží na typu podnětu. Jedinci nebyli stálí během sezóny v jejich přiblížení se k novému předmětu, ale byli stabilní v přiblížení se k novým lidem (Greggor et al., 2016). Odlišnosti v neofóbii a motivaci mohou pramenit ze sezónních změn, kterým jedinci jasně podléhají. Jedním z příkladů jsou zvýšené energetické náklady na rozmnožování a udržení si hnízdního teritoria, které mohou vést ke snížení neofobie a většímu riskování při hledání potravy (Damsgard & Dill, 1998).

Souvislost mezi submisivitou a aktivitou a dále dominancí a odvážností jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik u odvážnosti.

2.3. Savci

2.3.1. Primáti

Saltzman a kol. (1996) studovali chování při agonistické interakci u samic kosmana bělovousého (*Callithrix jacchus*) (Platyrrhini: Callithricidae). Právě agonistické chování je důležité pro spolehlivou předpověď dominantního či submisivního postavení v oboupohlavných skupinách. Obecně úspěch v agonistické interakci zvyšuje agresivitu u většiny druhů, výhra jedince vyvolá další výhru nebo je jedinec dobře připraven k další výhře, zatímco prohra vyvolá spíše submisivní chování, redukci agresivity a další prohru (Chase et al., 1994). Agresivní úroveň byla zkoumána jak u podřízených, tak u dominantních samic a to vůči neznámým samicím (Saltzman et al., 1996).

V této studii zjistili, že dominantní samice kosmana projevovaly více agresivity, méně submisivity a obdržely více submisivního chování než podřízené samice. Samice, která byla agresivní při setkání s cizí samicí, se stala dominantní a pouze dominantní samice projevovala nějaký stupeň agrese vůči cizince. Autoři předpokládali, že submisivní samice, které projeví nejvíce submisivního a nejméně agresivního chování budou pravděpodobně nejvíce tolerovány u dominantní samice. V heterosexuálních podmínkách 22 % samic projevilo hrozby, 47% samic se podrobilo a 31% samic nevykazovaly žádné agonistické chování. Výsledky ukazují na odlišnosti v agonistickém chování mezi dominantními a submisivními samicemi kosmana bělovousého. Dále, že individuální odlišnosti v agresivitě a submisivitě jsou spíše určujícím faktorem než důsledkem sociálního postavení.

V této studii byl osobnostní rys – stupeň agresivity - měřen podle chování při setkání dvou samic (hrozby, podrobení), čili opět na základě interakce ještě jiného jedince, snižuje objektivitu testu. Autoři nicméně uvádějí, že agresivnější samice získala častěji vyšší sociální postavení, než neagresivní samice. Podle tohoto hodnocení tedy můžeme říci, že vyšší agresivita je spojená s vyšším sociálním postavením. Tuto souvislost jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. S tímto výsledkem studie podporuje hypotézu o zvířecí personalitě v důsledku specializace sociálních nik.

Kohn a kol. (2016) studovali interakci mezi sociálním postavením a sociálním chováním u makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) (Catarrhini: Cercopithecidae). Autoři pracovali s několika behaviorálními charakteristikami: a) schopnost se přiblížit (approachability), b) odvážnost a u vysoce postavených jedinců byla předpokládána c) hrozba či agresivní chování vůči ostatním jedincům. Z dřívějších pozorování bylo známo, že některé

behaviorální tendence u samic makaků mají stabilní vyrovnanou hladinu, jako je např. úzkost, některé jsou závislé na postavení, jako je schopnost se přiblížit a některé jsou hodně variabilní např. odvážnost (Brent et al., 2014). Kohn a kol. (2016) hodnotili dyadické interakce podle frekvencí agresivity (hrozby, kousání, pronásledování) a frekvencí submisivního chování (grimasy, řev).

V této studii byl osobnostní rys – odvážnost - zkoumán podle chování k novému podnětu, agresivita zde ale byla testována pouze v rámci posouzení dominance/submisivity při párových setkáních (hrozby, kousání atd.), tedy nikoliv v nezávislém testu. Výsledky ukazují, že jak agresivita, tak ale jasně odvážnost pozitivně souvisí se sociálním postavením. Souvislost mezi dominancí, agresivitou a odvážností jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí personalitě v důsledku specializace sociálních nik.

Socioekologické modely předpovídají, že frekvence soubojů mezi jedinci se navýší, pokud bude vyhledávaná potrava přisvojována určitým jedincem. Grueter a kol. (2016) studovali souboje 23 samic gorily horské (*Gorilla beringei beringei*) (Hominidae) v prostředí s nabídkou potravy. Pro výsledek soubojů o potravu byl důležitým faktorem stupeň projevené agresivity. Agresivní jednání zahrnovalo např. pronásledování, kousání, řvaní, napadení či kopání protivníka.

Výsledky ukázaly, že agresivita byla v pozitivní korelaci s postavením a oba projevy agresivity a vyhýbání se konfliktu byly výrazně vyšší při krmení než při dalších aktivitách, což může být považováno jako důkaz soubojů o potravu v rámci skupiny. Tedy vysoce postavené samice byly mnohem agresivnější, měly větší přístup k potravě, která se lehčeji zabírala než jejich podřízené samice (Grueter et al., 2016). Také se zde ukázalo stejné chování jako např. u Wheelera (2013), kde se podřízení raději vyhnuli souboji, neboť by velmi pravděpodobně prohráli, soupeření by bylo nákladné a societě by vyšší úroveň agresivity mezi jedinci, kteří se dobře znají, určitě neprospěla. Vyšší agresivita se může projevit především v nestabilních vztazích a nižší agrese naopak v dobře stanovených vztazích (Parker, 1974).

V této studii byl osobnostní rys - agresivita vyhodnocen opět na základě chování při setkání dvou jedinců (pronásledování, kousání atd.). V tomto případě nebylo možné agresivitu otestovat jiným způsobem, nicméně i zde je třeba úroveň agresivity hodnotit opatrně, s vědomím účasti oponenta. Autoři zjistili, že agresivita pozitivně souvisí se sociálním postavením. Interakci mezi dominancí a agresivitou u gorily horské jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí personalitě v důsledku specializace sociálních nik.

2.3.2. Lichokopytníci

Vervaecke a kol. (2007) sledovali, jak agresivita ovlivňovala postavení ve skupině u jednorokých islandských koní, kteří žijí běžně ve stádech. Bylo zjištěno, že jedinci s vyšší agresivitou získali jak vyšší pozici, tak lepší přístup k potravě, což také ovlivnilo jejich tělesnou kondici. Zpětně pak jedinci s vysokým postavením vykazovali vyšší frekvenci agresivního chování, a to bez ohledu na pohlaví. Vyšší pozice je spojena s větší pravděpodobností souboje a s tím je spojené i zvýšení frekvence agresivity. Podřízení samci byli nestabilní, dovolovali si projevat agresivitu vůči vysoce postaveným samcům. Zřejmě samci nechtěli přijmout nižší sociální postavení podle svého vrozeného stupně agresivity.

V této studii byla agresivita posuzována zase podle chování při soubojích mezi jedinci, a tudíž k výsledku přispěl nekontrolovaně i oponent. Na jednu stranu jasné, že nebylo možné koně dostat do nějakého kontrolovaného testu, na druhou stranu mohla být testována např. odvaha vůči malému psu ve formě vzdálenosti od něj. Nicméně konstatováno bylo, že jedinci s vyšší agresivitou získali vyšší sociální pozici, tedy vyšší agresivita vede k vyššímu sociálnímu postavení. Vyšší agresivitu projevovali ale také podřízení jedinci vůči vysoce postaveným jedincům. Motivací mohlo být vyprovokování interakce a následně dosažení dominantního postavení. Souvislosti mezi dominancí a agresivitou jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Závěry studie podporují hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik.

U jiných koní plemene „Sorraria“ Heitor a Vicente (2010) zjistili poněkud překvapivě, že dominantní postavení nebylo ovlivněno věkem, váhou, výškou ani výraznou agresivitou, tedy faktory, které jsou často předpokladem pro získání dominance. Samci nebyli moc agresivní a byla u nich zaznamenána také celkově nízká frekvence a intenzita agonistického chování. Nicméně vysoce postavení hřebci měli přeci jen vždy o trochu vyšší agresivitu než níže postavení samci. Příčinou byla zřejmě situace ve stádě, kdy reprodukční úspěch nebyl tak závislý na dominantním postavení.

I u tohoto jiného plemena koní platí pro test agresivity to samé jako v předchozím případě. Souvislost mezi dominancí a agresivitou jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy. Studie podporuje hypotézu o zvířecí osobnosti v důsledku specializace sociálních nik.

2.3.3. Šelmy

Finkler a Terkel (2015) zkoumali vztah mezi individuálním temperamentem a sociální dominancí u pravidelně krmené skupiny městských, volně se toulajících koček (*Felis catus L.*). Vztahy mezi dominancí a behaviorálními rysy u kočky domácí nebyly zatím příliš studovány. Pouze Natoli a kol. (2005) zjistili, že vysoce postavené samice kočky domácí měly vyšší stupeň odvahy, než měly níže postavené samice, ale negativní výsledek byl před tím zaznamenán za laboratorních podmínek, kdy korelace mezi dominantností a strachem z nového objektu nalezena nebyla (Durr & Smith, 1997).

Finkler a Terkel (2015) použili tři behaviorální testy, které měly odhadnout odvážnost či plachost koček a určit individuální temperament. Odvaha byla měřena tak, že do blízkosti kočky byla umístěna: žádoucí potrava, nový předmět nebo obojí. Dominanci kočky domácí většinou projevují v souvislosti s potravou, tedy jako potravní pořádek (která kočka se bude krmit nejdříve). Pozice v sociálním ranku byla posuzována na základě agonistických interakcí před a během krmení. Předpokládalo se, že odvážní jedinci budou více prozkoumávat nové podněty nebo se více přiblíží k potravě. Nenašel se však žádný výrazný vztah mezi dominantním rankem a odvahou ani mezi odvahou a dominancí u potravy. Příčinou může být to, že přežití městských koček nesouvisí přímo s dominantním postavením, které nebylo v korelaci s odvahou jedinců, ale souvisí spíše s odlišnou motivací k získání potravy.

Ve všech třech výše uvedených studiích byly použity nezávislé testy pro stanovení osobnostních rysů a je tedy možno konstatovat, že se jednalo o objektivní metody testování. Vzhledem k tomu, že kočka domácí a její předek kočka divoká jsou soliterně žijící zvířata, je důležité, že i zde byly nalezeny rozdíly v behaviorálních rysech a v jednom případě (Natoli et al. 2005) byla nalezena korelace mezi dominancí a odvahou. Tedy že vyšší odvážnost je úspěšná v populaci soliterně žijícího druhu. (Ne)souvislosti mezi dominancí a odvahou jsem zanesla do Tab. II., viz Přílohy.

3. Závěrečné vyhodnocení

Studií na dané téma bakalářské práce není mnoho, což ukazuje i Tab. I., kde jsem se snažila najít vyhovující literaturu podle různých slovních spojení (hesel či klíčových slov) v databázi „Web of Science“. Výsledky hledání podle hesel, ve kterých jsem nenalezla mnoho vyhovujících studií, jsou většinou fyziologicky nebo jinak zaměřené, než by bylo vhodné pro danou rešerši. V tabulce I. nejsou uvedeny všechny studie, ze kterých bylo čerpáno, neboť jsem se snažila dohledat i další zdroje využitelné pro rešerši.

Z 18 studií sociálně žijících druhů vyplynulo, že výsledky 17 studií podporují hypotézu spojující osobnostní rysy s pozicí v sociální hierarchii a pouze jedna studie tuto hypotézu nepodporuje (viz. Devost et al., 2016 - sýkora černohlavá).

Získaná literatura se týkala většinou sociálních druhů, kdežto solitérních druhů jen velmi omezeně. Nicméně dohledány byly čtyři studie, které se týkaly také solitérních druhů. Z těchto čtyř studií dvě (Sundström et al. 2004 – na pstruhu a Natoli et al. 2005 – na kočce domácí) výše formulovanou pracovní hypotézu pro solitérní druhy vyvrací.

Hlavním problémem takto zaměřené analýzy publikovaných prací ve vztahu k hypotéze „Animal personality due to social niche specialisation“ není ani tak rozdílnost sledovaných osobnostních rysů a použitých behaviorálních testů, ale nevhodnost (neobjektivnost) některých z nich. Především úroveň agresivity byla často stanovována na základě dyadických interakcí, což vždy vnáší chybu jedinečnosti interakce určité dvojice. Vhodnější by bylo otestovat agresivitu v nějakém zcela samostatném testu, kterého by se účastnil jeden stále stejný oponent. Ten by ale brzy podlehnul únavě či habituaci a test by se opět stal neobjektivním. Jinou možností by bylo užití zrcadla a sledovat reakci na zrcadlový obraz, nebo podávat čerstvý pach stále stejného dospělého jedince a také analyzovat reakci na tento pach. Další možností by bylo přes mřížku exponovat zvíře přímo predátorovi či jeho pachu, nebo simulovat chycení predátorem v tzv. pytlíkovém testu, kdy je zvíře uzavřeno v plátěném pytlíku a je měřen čas aktivního vzdoru.

Z uváděných studií ryb, ptáků, primátů, lichokopytníků a šelem lze učinit závěr, že vyšší úroveň proaktivního osobnostního rysu je většinou spojena s vyšším rankem dominantní struktury, vyšším postavením jedince. Dále lze ze studií učinit závěr o postavení podřízených jedinců, kteří vykazují spíše reaktivní rysy, a tedy jsou „behaviorálně vybaveni“ akceptovat postavení dominantního jedince. Submisivní jedinci pak mohou řešit svoje postavení buď emigrací, nebo mohou získat dominantní pozici až v případě uhynutí dominantního jedince.

4. Shrnutí

- 1) V publikovaných studiích, které se týkaly druhů žijících v societách, byly až na jednu výjimku osobnostní rysy uvedeny přinejmenším jako jedna z vazeb až případně příčin pozice v sociální hierarchii. Protože u výjimky není jisté, že byly otestovány všechny osobnostní rysy, pracovní hypotéza H_1 nemohla být vyvrácena.
- 2) U soliterně žijících druhů, minimálně v jedné studii, měly na dominantní postavení v dyadické interakci vliv kromě morfologických parametrů, také behaviorální osobnostní rysy. Pracovní hypotéza H_2 by tedy měla být vyvrácena.
- 3) Na základě druhého bodu je třeba zvážit obecnou platnost hypotézy „Animal personality due to social niche specialisation“.

5. Literatura

- Abrahams MV, Dill LM. 1989. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology*. 70: 999-1007.
- Abrantes R. 2005. Evolution of canine social behavior. Dogwise Publishing.
- Altmann J, Alberts SC. 2003. Variability in reproductive success viewed from a life history perspective in baboons. *Am. J. Hum. Biol.* 15: 401-409.
- Archer J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge. Cambridge University Press.
- Arnott G, Elwood RW. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Anim. Behav.* 77: 991–1004.
- Beaugrand JP, Goulet C. 2000. Distinguishing kinds of prior dominance and subordination experiences in males of green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behav. Process.* 50: 131–142.
- Benus RF, Bohus B, Koolhaas JM, Van Oortmerssen GA. 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*. 47: 1008–1019.
- Bergmüller R, Taborsky M. 2005. Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder: helpers ‘pay to stay’ by pre-emptive appeasement. *Anim. Behav.* 69: 19-28.
- Bergmüller R, Taborsky M. 2007. Adaptive behavioural syndromes due to strategic niche specialization. *BMC. Ecol.* 7: 10-15.
- Bergmüller R, Taborsky M. 2010. Animal personality due to social niche specialisation. *Trends. Ecol. Evol.* 25: 504-511.
- Bertram SM, Healy C, Hogge J, Kritikos Z, Pipitone J, Kolluru GR. 2016. Positive relationship between risk-taking behaviour and aggression in subordinate but not dominant males of a Cuban poeciliid fish. *Behaviour*. 153: 1489-1507.
- Boogert NJ, Reader SM, Laland KN. 2006. The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Anim. Behav.* 72: 1229-1239.
- Boyd R, Silk JB. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. *Anim. Behav.* 31: 45-58.
- Brent LJ, Semple S, MacLarnon A, Ruiz-Lambides A, Gonzalez-Martinez J, Platt ML. 2014. Personality traits in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) are heritable but do not predict reproductive output. *Int. J. Primatol.* 35: 188-209.
- Brown C. 2000. Behavioural ecology of predator avoidance in rainbowfish (*Melanotaenia* spp). Ph.D. thesis. University of Queensland.

- Carere C, Caramaschi D, Fawcett TW. 2010. Covariation between personalities and individual differences in coping with stress: converging evidence and hypotheses. *Curr. Zool.* 56: 728-740.
- Carere C, Locurto C. 2011. Interaction between animal personality and animal cognition. *Curr. Zool.* 57: 491-498.
- Carter AJ, Marshall HH, Heinsohn R, Cowlshaw G. 2012. How not to measure boldness: novel object and antipredator responses are not the same in wild baboons. *Anim. Behav.* 84: 603-609.
- Colléter M, Brown C. 2011. Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Anim. Behav.* 81: 1231-1237.
- Collins KT. 1999. The influence of predator exposure on the reproductive behaviour of the crimson-spotted rainbowfish (*Melanotaenia duboulayi*). Honours thesis. University of Queensland.
- Dahlbom SJ, Lagman D, Lundstedt-Enkel K, Sundström LF, Winberg S. 2011. Boldness Predicts Social Status in Zebrafish (*Danio rerio*). *PLoS ONE.* 6: 23565.
- Damsgird B, Dill LM. 1998. Risk-taking behavior in weight-compensating coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Behav. Ecol.* 9: 26-32.
- David M, Auclair Y, Cézilly F. 2011. Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Anim. Behav.* 81: 219–224.
- David HA. 1988. *The Method of Paired Comparisons* (2nd ed.). London. Griffin.
- de Vries H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 50, 1375–1389.
- Devost I, Jones TB, Cauchoix M, Montreuil-Spencer C, Morand-Ferron J. 2016. Personality does not predict social dominance in wild groups of black-capped chickadees. *Anim. Behav.* 122: 67-76.
- Dierkes P, Heg D, Taborsky B, Skubic E, Achmann R. 2005. Genetic relatedness in groups is sex-specific and declines with age of helpers in a cooperatively breeding cichlid. *Ecol. Lett.* 8: 968-975
- Drent PJ, Oers Kv, Noordwijk AJv. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biol. Sci.* 270: 45–51.
- Drews C, 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour.* 125: 283-313.
- Durr R, Smith C. 1997. Individual differences and their relation to social structure in domestic cats. *J. Comp. Psychol.* 111: 412.

- Elnitsky M, Claussen DL. 2006. The effects of temperature and inter-individual variation on the locomotor performance of juvenile turtles. *J. Comp. Physiol. B.* 176: 497–504.
- Favati A, Leimar O, Løvlie H. 2014. Personality predicts social dominance in male domestic fowl. *PLoS one.* 9: 103-535.
- Finkler H, Terkel J. 2015. The relationship between individual behavioural styles, dominance rank and cortisol levels of cats living in urban social groups. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 173: 22-28.
- Fox RA, Ladage LD, Roth TC, Pravosudov VV. 2009. Behavioural profile predicts dominance status in mountain chickadees, *Poecile gambeli*. *Anim. Behav.* 77: 1441-1448.
- Francis RC. 1988. On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology.* 78: 223–237.
- Franck D, Ribowski A. 1993. Dominance hierarchies of male green swordtails (*Xiphophorus helleri*) in nature. *J. Fish. Biol.* 43: 497–499.
- Fuller RC, Travis J. 2001. A test for male parental care in a fundulid, the bluefin killifish, *Lucania goodei*. *Environ. Biol. Fish.* 61: 419–426.
- Goodenough J, McGuire B, Wallace RA. 2001. *Perspectives on Animal Behavior*. John Wiley & Sons. New York.
- Gosling SD, John OP. 1999. Personality dimensions in nonhuman animals a cross-species review. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 8: 69-75.
- Greggor AL, Jolles JW, Thornton A, Clayton NS. 2016. Seasonal changes in neophobia and its consistency in rooks: the effect of novelty type and dominance position. *Anim. Behav.* 121: 11-20.
- Griffiths SW, Magurran AE. 1998. Sex and schooling behaviour in the Trinidadian guppy. *Anim. Behav.* 56: 689-693.
- Groothuis TG, Carere C. 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neurosci. Biobehav. R.* 29: 137-150.
- Grueter CC, Robbins AM, Abavandimwe D, Vecellio V, Ndagijimana F, Ortmann S, Stoinski TS, Robbins MM, 2016. Causes, mechanisms, and consequences of contest competition among female mountain gorillas in Rwanda. *Behav. Ecol.* 27: 766-776.
- Grzimek B. 1989. *Grzimek's encyclopedia of mammals*. McGraw Hill.
- Hamilton WD. 1971. Geometry for the selfish herd. *J. theor. Biol.* 31: 295-311.
- Hanson KC, Hasler CT, Suski CD, Cooke SJ. 2007. Morphological correlates of swimming

- activity in wild largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in their natural environment. *Comp. Biochem. Phys. A.* 148: 913–20.
- Heitor F, Vicente L. 2010. Dominance relationships and patterns of aggression in a bachelor group of Sorraia horses (*Equus caballus*). *J. Ethol.* 28: 35–44.
- Hessing MJC, Hagelsø AM, Van Beek JAM, Wiepkema RP, Schouten WGP, Krukow R. 1993. Individual behavioural characteristics in pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 37: 285–295.
- Hofer H, East ML (2003) Behavioural processes and costs of co-existence in female spotted hyenas: a life-history perspective. *Evol. Ecol.* 17: 315–331.
- Houston AI, Mcnamara JM, Hutchinson JMC. 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 341: 375-397.
- Huntingford FA, Leaniz CG. 1997. Social dominance, prior residence and the acquisition of profitable feeding sites in juvenile Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 51: 1009-1014.
- Chase ID. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Syst. Res. Behav. Sci.* 19: 374-382.
- Chase ID, Bartolomeo C, Dugatkin LA. 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning?. *Anim. Behav.* 48: 393-400.
- Chase ID, Tovey C, Murch P. 2003. Two's company, three's a crowd: Differences in dominance relationships in isolated versus socially embedded pairs of fish. *Behaviour.* 140: 1193-1217.
- Jacobs DS. 2009. Animal personality and biological markets: rise of the individual. *Afr. Zool.* 44: 271-282.
- Jameson KA, Appleby MC, Freeman LC. 1999. Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. *Anim. Behav.* 57: 991–998.
- Johnsen TS, Zuk M, Fessler EA. 2001. Social dominance, male behaviour and mating in mixed-sex flocks of red jungle fowl. *Behaviour.* 138: 1–18.
- Kagan J, Reznick JS, Snidman N. 1987. The physiology and psychology of behavioral inhibition in children. *Child Dev.* 58: 1459–1473.
- Kemp DJ, Wiklund C (2003) Residency effects in animal contests. *Proc. R. Soc. B.* 271: 1707–1711.
- Kohn JN, Snyder-Mackler N, Barreiro LB, Johnson ZP, Tung J, Wilson ME. 2016. Dominance rank causally affects personality and glucocorticoid regulation in female rhesus macaques. *Psychoneuroendocrino.* 74: 179-188.
- Koolhaas JM, De Boer SF, Coppens CM, Buwalda B. 2010. Neuroendocrinology of coping

- styles: towards understanding the biology of individual variation. *Front. Neuroendocrinol.* 31: 307-321.
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999 Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 23: 925-935.
- Kralj-Fiser S, Scheiber IBR, Blejec A, Moestl E, Kotrschal K. 2007. Individualities in a flock of free-roaming greylag geese: behavioral and physiological consistency over time and across situations. *Horm. behav.* 51: 239–48.
- Kurvers RHJM, Eijkelenkamp B, Van Oers K, Van Lith B, Van Wieren SE, Ydenberg RC, Prins HHT. 2009. Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Anim. Behav.* 78: 447–453.
- Lantová P, Brixová L, Lanta V. 2012. Urine marking in male common voles: Does behavioural activity matter?. *Behav. Process.* 90: 174-179.
- Larson ET, O'Malley DM, Melloni RH. 2006. Aggression and vasotocin are associated with dominant-subordinate relationships in zebrafish. *Behav. Brain Res.* 167: 94–102.
- Lima SL, Bednekoff PA. 1999. Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Anim. Behav.* 58: 537- 543.
- MacDonald WB. 1982. The Wetness of a Dog's Nose. *Malahat Rev.* 63: 150-157.
- Magellan K, Kaiser H. 2010. The function of aggression in the swordtail, *Xiphophorus helleri*: resource defence. *J. Ethol.* 28: 239–244.
- Malmkvist J, Hansen SW. 2002. Generalization of fear in farm mink, *Mustela vison*, genetically selected for behaviour towards humans. *Anim. Behav.* 64. 487–501.
- Martin F, Beaugrand JP, Lague PC (1997) The role of hen's weight and recent experience on dyadic conflict outcome. *Behav. Process.* 41: 139–150.
- Maximino C, de Brito TM, Batista AWD, Herculano AM, Morato S. 2010. Measuring anxiety in zebrafish: A critical review. *Behav. Brain Res.* 214: 157–171.
- McGhee KE, Travis J. 2010. Repeatable behavioural type and stable dominance rank in the bluefin killifish. *Anim. Behav.* 79: 497-507.
- Mettke-Hofmann C, Winkler H, Leisler B. 2002. The Significance of ecological Factors for Exploration and Neophobia in Parrots. *Ethology.* 108: 249-272.
- Moretz JA, Martins EP, Robison BD. 2007. Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behav. Ecol.* 18: 556–562.
- Mowles SL, Cotton PA, Briffa M. 2012. Consistent crustaceans: the identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1087–1094.

- Natoli E, Say L, Cafazzo S, Bonanni R, Schmid M, Pontier D. 2005. Bold attitude makes male urban feral domestic cats more vulnerable to Feline Immunodeficiency Virus. *Neurosci. Biobehav. R.* 29: 151-157.
- Parker GA. 1974. Assessment strategy and evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.* 47: 223—243.
- Pervin LA, John OP. 1999. *Handbook of Personality. Theory and Research* (2nd ed.). New York. Guilford.
- Prenter J, Taylor PW, Elwood RW. 2008. Large body size for winning and large swords for winning quickly in swordtail males, *Xiphophorus helleri*. *Anim. Behav.* 75: 1981–1987.
- Réale D, Gallant BY, Leblanc M, Festa-Bianchet M 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim. Behav.* 60: 589–597.
- Reale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemans NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82: 291-318.
- Reidy SP, Kerr SR, Nelson J. 2000. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *J. Exp. Biol.* 203: 347–57.
- Riebli T, Avgan B, Bottini AM, Duc C, Taborsky M, Heg D. 2011. Behavioural type affects dominance and growth in staged encounters of cooperatively breeding cichlids. *Anim. Behav.* 81: 313-323.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim. Behav.* 51: 1077-1086.
- Saltzman W, Schultz-darken NJ, Abbott DH.. 1996. Behavioural and endocrine predictors of dominance and tolerance in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Anim. Behav.* 51: 657-674.
- Sapolsky RM. 2004. Social status and health in humans and other animals. *Annu. Rev. Anthropol.* 33: 393-418.
- Sapolsky RM. 2005. The influence of social hierarchy on primate health. *Science.* 308: 648-652.
- Seyfarth RM, Silk JB, Cheney DL. 2014. Social bonds in female baboons: the interaction between personality, kinship and rank. *Anim. Behav.* 87: 23-29.
- Schürch R, Heg D. 2010. Variation in helper type affects group stability and Reproductive decisions in a cooperative breeder. *Ethology.* 116: 1-13.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. 2004. Patterns of coalition formation by adult female

- baboons in Amboseli, Kenya. *Anim. Behav.* 67: 573-582.
- Silk JB, Altmann J, Alberts SC. 2006. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 197-204.
- Smith SM. 1991. The black-capped chickadee: Behavioral ecology and natural history. Ithaca. New York. Cornell University Press.
- Summers RW, Westlake GE, Feare CJ. 1987. Differences in the ages, sexes and physical condition of starlings *Sturnus vulgaris* at the centre and periphery of roosts. *Ibis.* 129: 96-102.
- Sundström LF, Petersson E, Höjesjö J, Johnsson JI, Järvi T. 2004. Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance. *Behav. Ecol.* 15: 192-198.
- Taborsky M, Limberger D. 1981. Helpers in fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 143-145.
- Taborsky M. 1984. Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: their costs and benefits. *Anim. Behav.* 32: 1236-1252.
- Taylor JN, Lattanzio MS. 2016. Boldness, Dominance, and Territoriality in the Color Polymorphic Tree Lizard, *Urosaurus ornatus*. *Ethology.* 122: 892-901.
- Verbeek ME, Drent PJ, Wiepkema PR. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim. Behav.* 48: 1113-1121.
- Vervaecke H, Stevens JMG, Vandemoortele H, Sigurjónsdóttir H, de Vries H. 2007. Aggression and dominance in matched groups of subadult Icelandic horses (*Equus caballus*). *J. Ethol.* 25: 239-248.
- Wheeler BC, Scarry. CJ, Koenig A. 2013. Rates of agonism among female primates: a cross-taxon perspective. *Behav. Ecol.* 24: 1369–1380.
- Wilson AJ, Grimmer A, Rosenthal GG. 2013. Causes and consequences of contest outcome: aggressiveness, dominance and growth in the sheepshead swordtail, *Xiphophorus birchmanni*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67: 1151-1161.
- Wilson Clark AB, Coleman K, Dearstyne T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol. Evol.* 9: 442–446.
- Young M, Simmons L, Evans J. 2010. Pre- and post-mating sexual selection both favor large males in a rainbowfish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 915-925.
- Zuk M, Johnsen TS. 2000. Social environment and immunity in male red jungle fowl. *Behav. Ecol.* 11: 146–153.

6. Přílohy

Tab. II. Souvislosti mezi dominancí/submisivitou a osobnostními rysy u sociálně a soliterně žijících živočichů, které se vyskytly v dané literatuře.

	Source	Dominant	Submissive	Aggressive	Active	Explorative	Bold	Alert	Solitary	Social
Ryby	Colléter a Brown (2011) Duhovka	+		+	+		+			+
	Sundström a kol. (2004) Pstruh obecný	+					+		+	
	Dahlbom a kol. (2001) Danio pruhované	+					+			+
	Riebli a kol. (2011) Pestřeneček		+	+ -						+
	Riebli a kol. (2011) Pestřeneček	+		+						+
	McGhee a Travis (2010) Lukánie pestroploutvá	+		+	+					+
	Wilson a kol. (2013) Mečovka Birchmannova	+		+						+
	Bertram a kol. (2016) Živorodka lesklá	+		+	+					+
	Bertram a kol. (2016) Živorodka lesklá		+	+ (-)				+ (-)		+
Ptáci	Favati a kol. 2014 Kur domácí	+		+	+			+		+
	Fox a kol. (2009) Sýkora horská	+ (-)				- (-)				+
	Devost a kol. (2016) Sýkora černohlavá	-			-	-				+
	Greggor a kol. (2016) Havran polní		+		+					+
	Greggor a kol. (2016) Havran polní	+					+			+
Savci: Primáti	Grueter a kol. (2016) Gorila horská	+		+						+
	Saltzman a kol. (1996) Kosman bělovousý	+		+						+
	Kohn a kol. (2016) Makak rhesus	+		+			+			+
Savci: Lichokopytníci	Vervaecke a kol. (2007) Kůň islandský	+		+						+
	Heitor a Vicente (2010) Kůň Sorraia	+		+						+
Savci: Šelmy	Finkler a Terkel (2015) Kočka domácí	-				-	-		+	
	Natoli a kol. (2005) Kočka domácí	+					+		+	
	Durr & Smith (1997) Kočka domácí	+				-			+	

- + Souvislost mezi dominancí/submisivitou a osobnostními rysy u soliterně nebo sociálně žijících živočichů
- Nesouvislost mezi dominancí/submisivitou a osobnostními rysy u soliterně nebo sociálně žijících živočichů