

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



**Aneta Oblonská**

**Důsledky hierarchie u ptáků pro různé parametry fitness**

The impact of hierarchy in birds on various parameters of fitness

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Praha, 2018

## **Prohlášení**

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

V Praze 16. srpna 2018

.....

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala své školitelce RNDr. Evě Landové, Ph.D. za odborné vedení práce a čas, který mi věnovala během společně strávených konzultací. Děkuji také Bc. Markétě Houškové za cenné připomínky k postupu mé práce. V neposlední řadě bych ráda poděkovala své rodině a Michalovi za to, že tu pro mě vždy byli a podporovali mě.

## Abstrakt

Řada druhů ptáků žije v hierarchicky uspořádaných hejnech a tato práce si klade za cíl zjistit, jak jsou tyto hierarchie uspořádané a do jaké míry hierarchie ovlivňuje fitness dominantních jedinců. Jedná se zejména o nejlépe prozkoumaný vliv vnitřních faktorů jako je věk, velikost těla a pohlaví, ale také v poslední době zkoumaný vliv personality. Výhody plynoucí z hierarchie nám prokazatelně ukáží studie, které jsou dlouhodobé a sledují stabilitu hierarchie. Zdá se, že dominantní jedinci mohou o svém statutu a bojových schopnostech informovat ostatní pomocí signalizačních znaků, které se tak stávají čestným signálem celkové kvality jedince. Dominantní jedinci mají prokazatelně vyšší reprodukční úspěch, ale mechanismy, kterými ho dosahují, mohou být různé a mohou ho dosahovat i přes nepřímé koreláty fitness jako je přístup k potravě nebo obhajoba kvalitnějších teritorií. Existují ale i výjimky, kdy dominantní jedinci ze svého sociálního postavení neprofitují.

**Klíčová slova:** hierarchie, dominance, sociální systémy, fitness, reprodukční úspěch

## Abstract

Many birds species live in hierarchically structured flocks. The aim of this thesis is determine how the hierarchy is organized to what and extent the hierarchy influence the fitness of dominant individuals. It is focused on the well explored effects of intrinsic factors such as age, body size and sex as well as on the influence of personality that has been examined in recent years. Advantages of hierarchy can be demonstrated by long-term studies, that observe the stability of the hierarchy. Apparently, dominant individuals are able to inform others about their social status and fighting ability through the signal status, which is an honest signal of overall qualities this individuals. Dominant individuals have significantly higher reproductive success, but the mechanisms may differ and reproductive success can achieved through indirect correlations of fitness such as priority food access or better territory. But there are some exceptions where dominant individuals do not profit from their social status.

**Key words:** hierarchy, dominance, social systems, fitness, reproductive success

# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Teoretický úvod do problematiky studia hierarchie.....</b>	<b>3</b>
2.1. Hierarchie.....	3
2.2. Modely uspořádání hierarchie.....	3
2.2.1. Lineární model.....	4
2.2.2. Nelineární model.....	4
2.3. Vnitřní faktory ovlivňující hierarchii.....	5
2.3.1. Pohlaví a velikost těla.....	5
2.3.2. Věk.....	6
2.3.3. Morfologické znaky.....	7
2.3.4. Hormony.....	7
2.3.5. Personalita.....	8
2.4. Vnější faktory ovlivňující hierarchii.....	9
2.4.1. Situační mechanismy.....	9
<b>3. Signalizace dominance a vliv hierarchie na reprodukční úspěch u ptáků – přehled experimentálních studií.....</b>	<b>11</b>
3.1. Signalizace dominance.....	11
3.1.1. Manipulace signalizace .....	13
3.2. Přímý vliv hierarchie na reprodukční úspěch.....	15
3.3. Nepřímý vliv hierarchie na reprodukční úspěch.....	18
3.3.1. Přístup k potravě.....	18
3.3.2. Teritorium.....	20
3.3.3. Pozice hnízda.....	21
<b>4. Metodické postupy při studii hierarchie.....</b>	<b>22</b>
4.1. Nejčastěji používané metody při studování hierarchie.....	22
4.2. Dominanční indexy.....	25
4.3. Stabilita hierarchie.....	26
<b>5. Výsledky.....</b>	<b>27</b>
<b>6. Závěr.....</b>	<b>29</b>
<b>7. Přehled použité literatury.....</b>	<b>31</b>
<b>8. Přílohy.....</b>	<b>37</b>

# 1. Úvod

Sociální systémy s dominantní hierarchií můžeme sledovat u různých živočišných taxonů (Ellis, 1995). Obecný předpoklad je, že hierarchie snižuje počet agonistických interakcí, čímž jednotlivá zvířata šetří energii, kterou mohou věnovat shánění potravy nebo reprodukci. Jeden z hlavních cílů této práce je zjistit obecný význam hierarchie u ptáků a jaké proximální příčiny hierarchie u různých druhů ptáků ovlivňují. Dominance je chápána jako vztah mezi dvěma zvířaty, kdy by jeden jedinec měl pokaždé vyhrát nad dalším jedincem, a tím se stát dominantním, z čehož mohou plynout různé výhody. Cílem je prověřit vliv intrinzních faktorů, tj. spjatých přímo s daným jedincem a jeho life history parametry. Mělo by se jednat zejména o vliv věku, pohlaví, velikosti těla, morfologických znaků, hormonů a v posledních letech studovaný vliv personality na hierarchie u ekologicky různých skupin ptáků. Dalším cílem této práce je zjistit, do jaké míry hierarchie ovlivňuje fitness, chápána jako biologická zdatnost jedince, kterou můžeme změřit jako počet potomků, které daný jedinec zanechal v populaci (Flegr, 2007), nebo spíše s ní nejčastěji spojované koreláty jako jsou různé parametry reprodukčního úspěchu (počet nakladených vajec, vylíhnutých mláďat a celkový počet odchovaných mláďat). Nejde jen o to, zaměřit se na přímý vliv hierarchie na reprodukční úspěch, ale pokusit se zjistit, jaké jsou další výhody plynoucí z hierarchie a z dominantního postavení, které mohou ptákům reprodukční úspěch zvýšit nepřímo (nepřímé koreláty fitness). Takovými nepřímými koreláty fitness jsou například lepší přístup k potravě, obhajování kvalitnějších teritorií či samotná signalizace dominance, jejíž výhody můžeme u dominantních jedinců sledovat. Dalším důležitým faktorem je, do jaké míry je hierarchie stabilní. Tyto práce, které dominanci sledují meziročně, pak spolehlivě ukazují výhody plynoucí z hierarchie dlouhodobě i vzhledem k různým sociálním systémům studovaných druhů. V metodické kapitole bych ráda popsala, jak se hierarchie nejčastěji měří a jaké chování můžeme u dominantních jedinců sledovat, protože právě stejné nebo různé metodické přístupy mohou zapříčinit shodu či rozpor výsledků jednotlivých studií. Celkový přehled studií zabývajících se problematikou korelace hierarchie a fitness je sumarizován v příložené tabulce, která by měla usnadnit pochopení, jaké výhody plynoucí z hierarchie můžeme u různých druhů sledovat a porovnat, zda může mít na hierarchické uspořádání vliv párovací systém, habitat nebo stravovací návyky daného druhu nebo příslušnost ke specifickému taxonu. Dostupné články byly vyhledávány v databázi Google scholar a Web of Science pomocí klíčových slov: „social hierarchy“, „dominance in birds“, „dominance and reproductive success“, „dominance and status signals“, „sex-based dominance“, „dominance and hormones“, „dominance methods“ a

dále jsem vycházela ze souvisejících a citovaných článků. U proximálních příčin hierarchie jsem vycházela zejména ze starších tradičních článků, které se hierarchii věnovaly nejvíce a jejichž metodika behaviorálního testování je popsána nejpodrobněji (například Barkan *et al.*,1986; Leonard a Weatherhead, 1996). Novější články se věnují zejména vlivu personality na hierarchii a tématům, zabývajícím se důsledky hierarchie (například Devost *et al.*,2016; Portugal *et al.*, 2017). Tato práce by tedy měla být rešerší na téma, jaké výhody plynou pro dominantní jedince z jejich vysokého sociálního postavení ve smyslu výhod reprodukčních i jiných, které by korelovaly s celkovou fitness jedince, tedy faktory potenciálně stojící za evolucí tohoto fenoménu u různých ptáků.

## **2. Teoretický úvod do problematiky studia hierarchie**

### **2.1. Hierarchie**

Hierarchii u ptáků můžeme sledovat zejména v období, kdy se nerozmnožují, protože v té době se nejvíce překrývají oblasti, kde se jednotlivá zvířata vyskytují, a je proto nutné si ustanovit sociální hierarchie, aby se předešlo zbytečným agonistickým interakcím (Piper, 1997). O sociální hierarchii ptáků se jako první zmínil Schjelderup-Ebbe (1922) při studii v zajetí chovaného kura bankivského (*Gallus gallus*). Hierarchii popsal na základě tzv. „pecking order“. V momentě, kdy se setkají dva jedinci tohoto druhu, je potřeba aby si mezi sebou stanovili hierarchii, která jejich společné soužití usnadní. Na základě behaviorální asymetrie jeden klovne druhého, čímž si ustanoví dominantní pozici nad druhým jedincem, který pouze zřídka může získat výhodu nad prvním, a tudíž se jeho pozice stává subdominantní. Přidá se třetí jedinec a „pecking order“ takto pokračuje. Tyto interakce se neustále opakují a tím se hierarchie formuje. Pojem „pecking order“ se později začal nahrazovat slovem dominance.

S pojmem dominance se můžeme setkat v různém kontextu. Gartlan (1968) kritizoval, že se pojem dominance často interpretuje různými způsoby, a proto je terminologie velmi nejasná. Jen Drews (1993) našel pro dominanci 13 různých definicí a i ostatní autoři tvrdí, že najít jednu správnou definici dominance je obtížné. Jako nejsprávnější definice se může zdát ta, kde Drews popisuje dominanci jako vztah mezi dvěma jedinci, kdy dominantní jedinec by měl zvítězit ve všech agonistických interakcích a subdominantní by se mu měl svým chováním podřídit. Důležité je uvědomit si, že dominance a agresivita jsou dva odlišné pojmy a nesmíme je zaměňovat. Agresivita se mezi zvířaty běžně vyskytuje, ale nazvat ji dominancí můžeme až tehdy, když druhé zvíře opakovaně reaguje na první podřízeně (Piper, 1997).

### **2.2. Modely uspořádání hierarchie**

Formování sociální hierarchie je ovlivňováno dvěma soubory faktorů. Jedná se o faktory vnitřní, které jsou určeny individuálními charakteristikami, jako je velikost těla, věk nebo pohlaví. Další faktory, které jsou určeny agonistickými interakcemi s nově přichozími jedinci, souvisí s vnějším sociálním prostředím a vychází z výsledků z předešlých zkušeností a jsou tedy ovlivněny i pamětí (Landau, 1951).

### 2.2.1. Lineární hierarchie

V hierarchicky uspořádaných skupinách, kde se vyskytují tři a více členů, můžeme sledovat, že nejvýše postavený jedinec (A) dominuje všem ostatním. Druhý nejvýše postavený jedinec (B) dominuje všem kromě jedince A, třetí nejvýše postavený jedinec (C) dominuje všem ostatním kromě jedinců A a B, a tak to jde dál, podle počtu členů ve skupině. Tento model hierarchie nazýváme lineární (Landau, 1951). Linearita nám vlastně ukazuje, jak se jednotliví členové hejna liší ve schopnosti a úspěšnosti dominovat ostatním jedincům. Na jakém základě se ale tyto rozdíly vytvářejí? Co stabilní lineární hierarchii udržuje?

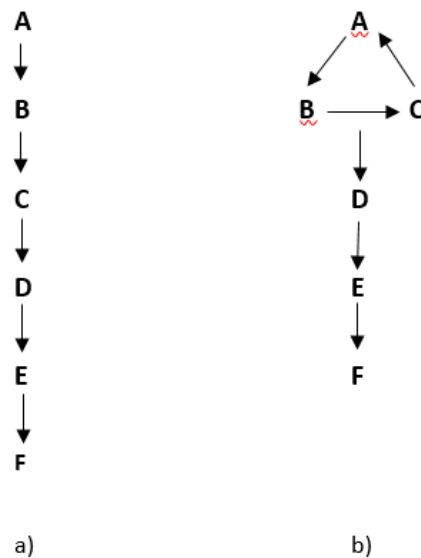
Každý jedinec hejna se liší od ostatních na základě vnitřních vlastností jako je pohlaví, věk, velikost těla anebo hladina hormonů v krvi, na jejichž základě je dominance určována a na jejichž základě spolu jedinci soupeří o zdroje (Piper, 1997). Landau (1951) ale tvrdí, že samotné vnitřní vlastnosti na určení linearity nestačí a zavádí pojem „společenský faktor“, který můžeme znát i jako pojem „faktor zkušenosti“ anebo „vnější faktor“. Tento faktor zahrnuje navíc možnost, zda jedinec v případném budoucím souboji vyhraje nebo prohraje na základě výsledku z minulého souboje, tudíž zda je jedincova schopnost spíše dominovat anebo být podřízený svému oponentovi. S teorií „vnější faktor“ souhlasí i Chase (1985), který uvedl, že kuře, které dominuje druhému, bude s větší pravděpodobností dominovat i třetímu. To uvádí jako důkaz, že „vnější faktor“ je hlavním mechanismem schopnosti dominovat ostatním. Chase ale nezahrnuje to, že vítěz mohl být úspěšný na základě vnitřních vlastností a ne pouze jako důsledek jeho předchozího vítězství. Kvůli nesrovnalostem ohledně toho, zda linearitu ovlivňují spíše vnitřní vlastnosti anebo „vnější faktor“, se daným problémem zabývá mnoho prací. Jako „vnitřní faktory“, které ovlivňují dominanci jsou podle některých autorů věk (např. Barkan *et al.*, 1986), pohlaví (např. Desrochers, 1989) anebo morfologické znaky (např. Rohwer, 1975) podrobněji rozebírám v kapitole (2.3. Vnitřní faktory ovlivňující hierarchii). Jiní autoři si stojí za tím názorem, že dominance je ovlivňována zejména „vnějšími faktory“ (Landau, 1951; Chase, 1982; Jackson, 1991).

### 2.2.2. Nelineární model

Druhým hierarchickým modelem je model nelineární, který vypadá tak, že jedinec A dominuje jedinci B, který dominuje jedinci C, ale současně jedinec C dominuje jedinci A, čímž tvoří takzvaný trojúhelníkový model (Landau, 1951). Při lineárním modelu se bude dominantní jedinec krmít vždy jako první a ten nejvíce podřízený jako poslední. Ale při nelineárním modelu si nemůže žádný pták nárokovat potravu pouze sám pro sebe a odhánět tak všechny ostatní

(Piper, 1997). To zvyšuje výhodu přístupu k potravě všem třem nejvýše postaveným ptákům namísto pouze jednomu, ale pro subdominantní jedince je toto uspořádání ještě více nevýhodné, jelikož první tři ptáci se mohou krmit a vzájemně odstrkovat tak dlouho, že možnost subdominantních se nakrmit se tím pádem snižuje, což může zapříčinit horší přežívání celého hejna (Chase, 1974). Nelineární model můžeme sledovat spíše u druhů, které vytvářejí velká hejna jako například u pěnkavovitých (*Fringillidae*; Bekoff a Scott, 1989) než u druhů, která tvoří malá stabilní hejna. Zdá se, že nelineární model hierarchie není tolik stabilní, občas vymizí a pomalu přechází v model lineární, což může naznačovat, že lineární model je stabilnější (Tordoff, 1954).

Obr. 1. Schéma pro dvě hejna o 6 členech a s odlišným uspořádáním hierarchie: na modelu a) s lineárním uspořádáním, kdy jedinec A je ten nejdominantnější a jedinec F nejsubdominantnější. Na modelu b) s nelineárním uspořádáním, kdy jedinec A je dominantní pro B, B pro C, ale C je dominantní nad A a současně D,E,F jsou podřízeni A,B,C (upraveno podle Piper, 1997).



## 2.3. Vnitřní faktory ovlivňující hierarchii

### 2.3.1. Pohlaví a velikost těla

Vliv pohlaví na dominanci je poměrně dobře prokázán například u krkavce velkého (*Corvus corax*; Braun a Bugnyar, 2012), strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*; Parsons a Baptista, 1980), sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*; Desrochers, 1989) nebo korely chocholaté (*Nymphicus hollandicus*; Seibert a Crowell-Davis, 2001). Občas ale mohou nastávat problémy v určení správného mechanismu u druhů s výskytem pohlavního dimorfismu, kdy se jedná zejména o velikost těla a jedno pohlaví tedy dorůstá větších rozměrů než pohlaví opačné.

Potom může být těžké určit, zda je prediktorem dominance pohlaví anebo právě pohlavně vázaná velikost těla, což můžeme sledovat například u kavky obecné (*Corvus monedula*; Wechsler, 1988), sojky mexické (*Aphelocoma ultramarina*; Barkan *et al.*, 1986) nebo u strnadce zimního (*Junco hyemalis*; Ketterson, 1979). U většiny prozkoumaných druhů převažuje dominance samců nad samicemi a to může být dáno tím, že samci většinou obhajují teritorium, a tak jsou jejich bojové schopnosti, které přímo souvisí se schopností dominovat ostatním, lepší (Piper, 1997). Proto u druhů, kde teritorium chrání obě pohlaví, by pohlaví nemělo být mechanismem k určování dominance, ale studie, které by to prokázaly, se mi bohužel nepodařilo najít, a tak se jedná spíše o hypotézu.

### 2.3.2. Věk

Některé vnitřně vázané mechanismy se během života mohou měnit. Takovým a zřejmě i nejlépe prozkoumaným mechanismem je věk. U většiny druhů ptáků dominují starší jedinci nad mladšími, ale například u krkavcovitých (*Corvidae*) tomu tak není. U některých těchto druhů často dominují mladší jedinci nad staršími (Barkan *et al.*, 1986). Barkan sledoval sojky mexické (*Aphelocoma ultramarina*), a ačkoliv u většiny druhů teritoriálních ptáků dominují rozmnožující se jedinci nad nerozmnožujícími se, tak zjistil, že juvenilní sojky mexické, které se samozřejmě nemohou rozmnožovat, dominují nad dospělci a chovají se více agresivně. U příbuzné sojky křovinné (*A. coerulescens*) dominance juvenilů nebyla prokázána (Woolfenden a Fitzpatrick, 1977). Každá z těchto studií ale byla dělána v různých ročních obdobích a s různě starými mláďaty, kdy u sojek mexických byla studie dělána v zimě, a tudíž juvenilní sojky mexické byly starší než juvenilní sojky křovinné sledované krátce po vylétnutí z hnízda. K podobnému závěru, že juvenilové dominují nad dospělci, došli i Harrington a Groves (1977) při pozorování agresivního chování při krmení u jespáka srostloprstého (*Calidris pusilla*). U toho druhu je pro agresivní chování typické to, že jedinec, který chce napadnout a klovat jiného, stojí v bojovém postoji, při kterém má zvednutý ocas. Toto chování vykazovali juvenilové a byli agresivní k dospělcům v mnohem větší míře než dospělci k nim a důkazem, že se jedná o dominantní chování, a ne o pouhou agresivitu, mohlo být i chování během krmení, kdy se juvenilové dospělcům nepodřizovali. Dle mého názoru by mohlo vysvětlení být, že juvenilní jedinci potřebují zařadit do stávající hierarchie dospělých a prochází v tomto ontogenetickém období větším počtem agonistických interakcí než dospělí jedinci, kteří mají již svou sociální pozici určenou. Proto se v určitém období mohou juvenilní jedinci na základě těchto dominantních interakcí stát na čas dominantními nad dospělými jedinci, kteří již o neustálé

souboje zájem nemají, a tak mají aktuálně menší počet vyhraných interakcí, protože šetří energii a do soubojů o sociální postavení se nehrnou.

Korelace mezi dominancí a věkem je dána zejména tím, že dominantní jedinci mají větší úspěch při přežívání zimy než subdominantní. Další výhodou starších, jejichž výsledkem může být vyšší sociální postavení, je to, že starší jedinci mají více sociálních zkušeností a to jejich šance na dominanci zvyšuje (Arcese a Smith, 1985).

### **2.3.3. Morfologické znaky**

U některých druhů může být hierarchie ovlivňována signalizačními znaky v podobě morfologických anomálií oproti subdominantním jedincům. Whitfield (1987) tvrdí, že tyto znaky mohou ovlivňovat dominanci pouze skrze korelaci s věkem a pohlavím. Tyto znaky by měly ostatní informovat o sociálním statutu jedince a o jeho bojových schopnostech. Nejčastěji se jedná o intenzitu a velikost zbarvení peří na konkrétní části těla. Konkrétní podoby těchto znaků jsou druhově specifické. Hlavním účelem signalizačních znaků je předejít agonistickým interakcím a ušetřit tak energii (Rohwer, 1975). Jelikož tyto znaky jedincům přímo zvyšují fitness a souvislost mezi signalizací skrze zbarvení, reálnou kondicí a reprodukční výhodou je poměrně komplikovaná, a ne vždy výsledky odpovídají výše zmíněné teorii čestné signalizace kvality jedince, podrobněji se budu věnovat signalizaci dominance v další části této práce (v kapitole 3.1. Signalizace dominance).

### **2.3.4. Hormony**

Schopnost obsadit vysoký sociální status mohou proximálně ovlivnit i hormony a to zejména hladina testosteronu, který zvyšuje agresivní chování zvířat, a tudíž zvyšuje možnost dominovat ostatním jedincům (Allee *et al.*, 1939). Nejvyšší hladinu testosteronu můžeme naměřit u zvířat zejména v období, kdy se hierarchie formuje anebo probíhají změny v dominanci (Hegner a Wingfield, 1987). V momentě, kdy se hierarchie stává stabilní, hladina testosteronu opět klesá. Hegner a Wingfield měřili hladinu testosteronu u vrabce domácího (*Passer domesticus*) v zajetí a sledovali, zda se dominantním jedincům zvedne hladina testosteronu, když do skupiny přidají jednoho či více nových jedinců. Hladina testosteronu se opravdu zvedla a poklesla zase až tehdy, když se hierarchie ustálila. Také předpokládali, že subdominantní jedinci budou mít vyšší hladinu kortikosteronů, které souvisí s fyziologickým stresem (Siegel, 1980), ale to se nepotvrdilo, hladina kortikosteronů byla skrze všechny sociální ranky náhodná. To ale mohlo být dané tím, že studie byla dělaná v zajetí a všichni jedinci měli

dostatek zdrojů a nemuseli o ně soupeřit. Na korelaci hladiny testosteronu a dominance se zaměřila spousta studií, ale výsledky se liší. Například studie Rohwer a Rohwer (1978) u strnadce černohrdlého (*Zonotrichia querula*) korelaci testosteronu s dominancí nepotvrdila. U tohoto druhu se vyskytuje signalizace dominance tmavě zbarveným peřím. Světle zbarveným jedincům injikovali testosteron a očekávali, že se jejich sociální status zvýší, ale nestalo se tomu tak. Stali se dominantnější až tehdy, když jim obarvili peří do tmavších barev. To naznačuje, že u strnadce černohrdlého samotná vysoká hladina testosteronu k získání a obhájení dominance nestačí. Poisbleau a kol. (2006) také sledovali hladiny hormonů u bernešky velké (*Branta bernicla*), ale korelaci hormonů s dominancí neprokázali.

Ode a kol. (2015) sledovali hladinu kortikosteronů jako fyziologickou odpověď na stres u vrány hrubozobé (*Corvus macrorhynchos*) s předpokladem, že vysoká hladina kortikosteronů u subdominantních jedinců by měla být zapříčiněna agresivním chováním ze strany dominantních a vysoká hladina u dominantních jedinců by měla být způsobena udržováním jejich sociálního postavení. Po změření hladiny kortikosteronů v trusu zjistili, že nejvyšší hladinu kortikosteronů mají dominantní samci, ale dominantní samice měly hladinu kortikosteronů výrazně nižší. U samic převládala vysoká hladina kortikosteronů u subdominantních samic. Jedná se o první studii u ptáků, která prokázala obrácené hodnoty kortikosteronů u dominantních jedinců opačného pohlaví. Jedním z vysvětlení tohoto jevu by mohlo být to, že dominantní samci se zapojují více do agresivních interakcí než samice, aby si samci obhájili svůj sociální status.

Zřejmě se jedná o druhově specifický faktor s tím, že u některých druhů je hladina testosteronu hlavním mechanismem dominance, ale u jiných hladina testosteronu pouze doprovází jiné, důležitější mechanismy jako například již zmíněná signalizace u strnadce černohrdlého (*Z.querula*).

### **2.3.5. Personalita**

Většina vědeckých prací se zaměřuje na korelaci dominance s věkem, velikostí těla, pohlavím, morfologickými znaky anebo hormony, ale novější studie ukazují, že by hierarchie mohla být ovlivněna i personalitou. Každému jedinci můžeme přiřadit buď proaktivní, nebo reaktivní rysy personality s tím, že proaktivní jedinci by měli být agresivnější, aktivnější, ochotnější riskovat, rychleji, ačkoliv pouze povrchově explorigují (prozkoumávají okolí), zatímco reaktivní jedinci by měli být méně agresivní i aktivní, neochotni tolik riskovat a měli by pomaleji, ačkoliv důkladněji explorigovat (Koolhaas *et al.*, 1999). Jelikož proaktivita koreluje

se soupeřivými vlastnostmi, dalo by se očekávat, že proaktivní jedinci budou dominantní. To sledovali například Veerbek a kol. (1996) u sýkory koňadry (*Parus major*) na základě explorativního chování sýkor. Předpokládali, že pokud explorace souvisí s agresivitou, měly by být explorativní sýkory dominantní. Při testování sledovali, že explorativní jedinci se opravdu více zapojovali do agresivních interakcí, které následně i vyhrávali, tudíž jsou dominantní. Exploraci u sýkor sledovali i Devost a kol. (2016), konkrétně u sýkory černošedé (*Parus atricapillus*), kde spolu s explorací sledovali i aktivitu a neofilii, ale korelaci mezi těmito vlastnostmi a dominancí nenašli. David a kol. (2011) sledovali korelaci mezi aktivitou, neofobií, explorací, ochotou riskovat a neústupností u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) a jejich studie prokázala, že aktivita, neofobie, explorace a vyšší riskování koreluje s dominancí. Jako poslední příkladnou studii, kde se personalita ve vztahu s dominancí neprokázala, uvedu studii Portugala a kol. (2017) u holuba domácího (*Columba livia*), kde sledovali explorativní chování pomocí novel environment testu, ale korelaci explorace s dominancí neprokázali.

Jak můžeme vidět výše, tak některé práce souhlasí s tvrzením, že personalita může ovlivňovat dominanci a jiné zase ne. Toto téma se začíná teprve důkladně studovat, a tak nemůžeme prozatím s jistotou tvrdit, zda personalita vliv na hierarchii má, nebo nemá a co je případně příčinou této souvislosti. Jako u ostatních faktorů ovlivňující dominanci, se samozřejmě může jednat i o vysoce druhově specifickou záležitost, nikoliv o obecně platný vztah.

## **2.4. Vnější faktory ovlivňující hierarchii**

### **2.4.1. Situační mechanismy**

Podle konceptu „páky“ mohou menší a slabší ptáci někdy dominovat silnějším jedincům (Hand, 1986). Jedná se o změnu v hierarchii, která je založena na konkrétních situačních poměrech. Jednou z takových situací může být například hladovění. Dominantní jedinci mají zpravidla lepší přístup k potravě (Ekman a Askenmo, 1984), ale v období, kdy je potrava hůře dostupná, mohou být subdominantní jedinci na pokraji vyhladovění, a tak jsou více motivováni v souboji o potravu a v této situaci mohou subdominantní ptáci dominovat původně dominantním jedincům (Cristol, 1992). Cristol toto chování zkoumal u strnadce zimního (*Junco hyemalis*). Sledoval, že vyhladovělí jedinci byli schopni dominovat ostatním, ale jednalo se pouze o dočasné převrácení hierarchie.

U několika druhů ptáků dominují spárování ptáci nad nespárovanými a samičky mohou získat vyšší sociální status na základě spárování s dominantním samcem. Například u sýkor lužních (*Parus montanus*), které tráví zimu ve stabilně hierarchických hejnech, můžeme sledovat, že spárovaný dospělý jedinci jsou dominantní nad mladými členy hejna (Högstad, 1987). To sledoval i Röell (1978) u kavky obecné (*Corvus monedula*), který navázal na studii Lorenze (1931). Lorenz tvrdí, že samice po spárování s dominantním samcem získávají jeho status a kooperují spolu v agonistických interakcích s ostatními kavkami. Uvedl ve svých výsledcích, že mezi dominantním párem neviděl žádný další hierarchický vztah a že si jsou rovni. Röell s jeho výsledky ale nesouhlasí a důvodem, proč se mohou jejich výsledky rozcházet, může být to, že Lorenz ve své studii neuvedl, podle jakých kritérií hierarchii určoval. Röell ve své studii sledoval bojové schopnosti samic a došel k závěru, že samice mohou využívat samcův dominantní status pouze v jeho přítomnosti. Nesouhlasí ani s Lorenzovým tvrzením, že se mezi dominantním párem již nevyskytuje žádný další hierarchický vztah. Je pravdou, že mezi jedinci nedocházelo k žádným agonistickým interakcím, ale samec měl oproti své samici lepší přístup k potravě. Jedním z dalších druhů, u kterého můžeme sledovat dominanci spárovaných jedinců je berneška bělolící (*Branta leucopsis*), u které můžeme sledovat, že pokud jedinec ztratí svého partnera, přijde i o svůj dominantní status a řadí se mezi ostatní subdominantní (Stahl *et al.*, 2001).

Jelikož věk, pohlaví a velikost těla jsou na první pohled nejlépe patrné a každý jedinec se v těchto aspektech liší od ostatních, tak jsou nejlepšími ukazateli kvalit, na jejichž základech spolu jedinci soupeří. Nejspíše proto je vědci nejvíce sledují, což plyne i z grafu (v kapitole 5. Výsledky), který ukazuje, že jednoznačně nejvíce prací sleduje korelaci věku, velikosti těla a pohlaví s dominancí. Ve většině studovaných druhů převažuje dominance samců nad samicemi, ale věřím, že existuje i druh, kde by byly samice dominantní nad samci (například u polyandrických druhů), ačkoliv se mi bohužel článek, který by to prokazoval, nepodařilo najít. Jak vidíme výše, tak se zdá, že hierarchii může ovlivňovat i typ personalita, ale jelikož se názory vědců liší, tak uvidíme možná časem v dalších studiích, do jaké míry personalita má anebo nemá vliv na hierarchii. Některé studie tento vztah prokázaly (Verbeek *et al.*, 1996; David *et al.*, 2011) a jiné tento vztah mezi personalitou a hierarchií neprokázaly (Devost *et al.*, 2016, Portugal *et al.*, 2017). Jak jsem již zmínila, tak na hierarchii mají vliv i situační faktory, jako například hladovění nebo vyšší dominantní postavení samice za přítomnosti dominantního samce, se kterým je spárována. Tyto situační faktory hierarchii ale ovlivňují pouze dočasně a tak na ně daný jedinec nemůže spoléhat.

### 3. Signalizace dominance a vliv hierarchie na reprodukční úspěch u ptáků – přehled experimentálních studií

Hlavním cílem této práce je zjistit, jaký má vliv hierarchické postavení daných jedinců na jejich reprodukční úspěch. Jak již bylo shrnuto v úvodní kapitole, velké množství teoretických i experimentálních studií předpokládá, že dominantnější jedinci získávají výhody v podobě přístupu ke zdrojům či k samicím a zároveň jim stabilní dominantní uspořádání pomáhá redukovat množství agonistických interakcí, z čehož vyplývá i větší reprodukční úspěch a zvyšují tedy svou fitness (Piper, 1997). Zároveň se předpokládá, že dominance je vlastně čestným signálem poukazující na skutečné kvality jedince, které jim jednak umožňují získat i vyšší dominantní postavení i vyšší reprodukční úspěch. Ale je tomu opravdu tak? Potvrzují výsledky většiny experimentálních studií přímou korelaci mezi kvalitou jedince, její signalizací, dominantním postavením a výsledným reprodukčním úspěchem? A právě tomu se bude tato kapitola věnovat. Hierarchie může mít na reprodukční úspěch buď vliv přímý, tedy vyjádřený jako počet odchovaných mláďat (Trivers, 1972), nebo nepřímý, teoreticky zvyšující fitness skrze přístup k potravě a kvalitnější teritorium (Högstedt, 1980). Dominance a reprodukční úspěch jedince jsou pak u mnoha druhů také ovlivněny hustotou rozmnožující se populace (Dhondt *et al.*, 1990).

#### 3.1. Signalizace dominance

Hypotézu signalizace statutu zavedl a sledoval jako jeden z prvních Rohwer (1975). U druhů s dominantní hierarchií, které soutěží o potravní zdroje, je nutno stanovit si sociální systém. Ten se nejčastěji tvoří na základě agonistických interakcí, což ale může být pro dané jedince energeticky náročné a riskují, že se při souboji zraní. Proto se u některých druhů mimo rozmnožující se období vytvořili morfologické znaky (například zbarvení), které reflektují bojové schopnosti daného jedince a díky kterým se dá soubojům předejít. Tyto znaky se vytváří zejména u druhů, které mají hierarchii nestálou a často se ke stávající skupině připojují další jedinci, které individuálně neznají, a tak nemají zkušenosti s jejich bojovou schopností. Signalizace hierarchického postavení může být buď pohlavně charakteristická anebo věkově charakteristická. Poprvé ji sledoval Rohwer (1977) u strnadce černohrdlého (*Zonotrichia querula*). Zjistil, že jedinci, kteří mají tmavěji zbarvený krk a temeno hlavy, téměř vždy vyhrají souboj s jedincem, který je zbarven světleji. Také uvedl, že zbarvení nemusí vždy sloužit jako signalizace dominance, ale může sloužit také k individuálnímu rozpoznávání mezi jedinci. Signalizace byla sledována i u příbuzných druhů strnadce bělokorunkatého (*Z. leucophrys*) a

strnadce bělohrdlého (*Z. albicollis*). U strnadce bělokorunkatého korelaci signalizace s hierarchií zaznamenali, ale u strnadce bělohrdlého ne (Fugle *et al.*, 1984).

V již klasické práci Møller (1987) sledoval signalizaci u vrabce domácího (*Passer domesticus*), u nějž by měli samci signalizovat pomocí tmavě zbarveného krku a hrudi, zatímco samičky jsou celé hnědé a podobný znak signalizující dominantní postavení patrně nemají. Signalizace by měla být u samců tohoto druhu jediným prediktorem dominance, a to zejména v malých stálých hejnech (Solber a Ringsby, 1997). Møller sledoval, že zbarvení hrdla a hrudi bylo nejlepším prediktorem dominance mezi věkovými kategoriemi samců. Samci s tmavým zbarvením krku a hrudi nejčastěji napadali ostatní a vybírali si zejména samce, kteří byli zbarveni velmi podobně. Také se snažili zjistit, zda se samcům krk a hrud' vybarvuje postupně s věkem, ale to neprokázali. Během rozmnožovacího období nasadili model s tmavým a model se světlým zbarvením do teritorií jiných samců a sledovali, jak se budou k atrapě chovat. K modelu s tmavším zbarvením se samci natolik nepřiblížili a obcházeli své teritorium častěji než u modelu se světlejším zbarvením. Signalizace u vrabce nehrála roli pouze v zimních stanovištích, ale prokázala se jako výhodná i v období hnízdění, kdy tmavě zbarvení samci získali více hnízd než světlejší (Møller, 1988).

Dalším druhem, u kterého se vyskytuje signalizace dominance, je čížek lesní (*Carduelis spinus*), který signalizuje tmavou náprsenkou (Senar *et al.*, 1993). To sledoval dále Senar a Camerino (1998), kteří testovali, zda se jedinec v kleci s krmítkem přiblíží spíše k jedinci s malou náprsenkou anebo s velkou. Čížkové prokazatelně preferovali krmit se raději v blízkosti toho s menší náprsenkou. Když náprsenku dominantnímu jedinci zakryli, tak se testovaný pták nerozhodoval, ke komu se přiblíží. Toto chování prokazuje, že rozpoznají dominantní status ostatních na základě velikosti náprsenky.

Podle Whitfielda (1987) se signalizace vyskytuje i u sýkory koňadry (*Parus major*), u níž by měla být prezentována šířkou černého pásu na prsou. Sýkory dále sledovali Lemel a Wallin (1993). Zjistili, že když se setkají dva neznámí ptáci bez předchozích zkušeností v místě s preferovanou potravou a neví, jak moc je druhý jedinec motivovaný získat potravu, tak dominantní jedinec ukáže prsní pás na důkaz dominance, aby předešel zbytečnému boji. Ale u ptáků, kteří se již znají, je důležitější fyzická schopnost jako například rozpětí křídel než signalizace, tu uplatňovali ptáci pouze při styku s cizincem.

Předešlé práce zkoumaly signalizaci za pomoci melaninového zbarvení, ale dalším příkladem je signalizace dominance a kvality jedince spojené s karotenoidním zbarvením.

Pokud má signál skutečně odrážet kvalitu samce a jeho lepší příležitosti k páření, je důležité, aby signalizovaný znak nebylo jednoduché vytvořit (Andersson, 1994) a to je právě případ karotenoidního zbarvení, které si ptáci nejsou schopni sami syntetizovat, ale musí ho přijímat z potravy. Karotenoidní zbarvení je potenciálně spjato s imunitní funkcí, rezistencí vůči parazitům a fyzickou kondicí jedince (Møller *et al.*, 2000). Samec s dobrou fyzickou kondicí by měl metabolicky spotřebovat méně karotenoidů, a tedy by měl být shopen shromažďovat karotenoidy v ornamentech (Lozano, 1994). Signalizaci skrze karotenoidní zbarvení sledoval například Griggio a kol. (2007) u vrabce skalního (*Petronia petronia*), u kterého se karotenoidní zbarvení projevuje v podobě žlutých ornamentů na hrudi. U vrabce skalního se vyskytuje monogamní a polygynní párovací systém (Pilastro *et al.*, 2001) a Griggio a kol. (2007) sledovali, zda má signalizace vliv na párování a dominanci. Zjistili, že polygynní samci měli žluté ornamenty větší než monogamní, a během testování dyád pozorovali, že samci s větším žlutým ornamentem byli agresivnější a dominantní.

### 3.1.1. Manipulace signalizace

U mnoha druhů ptáků tmavé zbarvení signalizuje dominanci, a tak by se subdominantní jedinci mohli pokusit podvádět tím, že si nechají při přepeřování narůst tmavší peří a tím si přímo zvýší svůj sociální status. To bude ale zbytečné, pokud nezmění i své chování a nezačnou se chovat agresivněji a celkově nepřizpůsobí své chování danému sociálnímu postavení (Shields, 1977).

Studie Smith a Harper (1988) tvrdí, že signalizace dominance skrze morfologické znaky není pro daného jedince fyziologicky nákladná. Toto tvrzení otevírá dveře případným podvodníkům, kteří by si skrze přepeření do tmavších barev chtěli zvýšit svůj sociální status bez vysokých energetických výdajů, ale jeho udržování již ano, protože původně subdominantní jedinec bude muset čelit větší agresivitě ze strany dominantních a právě tato agresivita by měla převýšit výhody získané tmavším zbarvením (Rohwer, 1977). Své tvrzení chtěl Rohwer potvrdit pokusem, kdy původně subdominantní jedince nabarvil do tmavších barev, a sledoval, jak je budou v hejnu vnímat. Zdálo se, že členové hejna tyto podvodně obarvené jedince poznali, protože byli sice obarvení, čímž na první pohled působili jako dominantní, ale nepřizpůsobili dominantnímu postavení i dané agresivní chování. Což potvrzuje teorii, že samotné obarvení jedince nestačí, ale je potřeba náležitě přizpůsobit i chování. Proto Rohwer a Rohwer (1978) ve studii pokračovali. Tentokrát ptáky nabarvili, ale

navíc jim injikovali testosteron do krve, který zvýšil jejich agresivní chování, a jedinci se opravdu stali úspěšnějšími podvodníky.

Pokusy se zmanipulováním zbarvení dělali i Grasso a kol. (1996) se strnadcem zimním (*Junco hyemalis*), u kterého by tmavě zbarvená hlava, věk, pohlaví, velikost těla a agresivita měly hrát roli v dominanci (Balph *et al.*, 1979). Nejprve si na základě dyadického testu určili hierarchické postavení daných jedinců a s těmito výsledky porovnali výsledky z dyadického testu těch samých, pouze barevně zmanipulovaných jedinců. Jejich testování se lišilo tím, že převrátili signalizační zbarvení všem jedincům v daném hejnu, tudíž dominantním jedincům peří zesvětlili a subdominantním jedincům peří ztmavili. Předpokládali, že takové změny ovlivní ustanovení hierarchie rapidněji. Při testování metodou dyád, kdy proti sobě postaví jedince, kdy u obou změnili signalizační zbarvení, by měl být výsledek dominance převrácený a oba jedinci by měli vykazovat agresivnější chování (Whitfield, 1987). Agresivnější chování od obou jedinců očekávali z toho důvodu, že dominantní jedinec byl testován s obarveným subdominantním, který v ten moment tedy působil dominantně a původně dominantní jedinec si chtěl obhájit svůj dominantní status. Agresivní chování od původně subdominantního jedince se očekávalo proto, že původně dominantní jedinec měl peří obarvené světlými barvami, tudíž ho subdominantní jedinec považoval za sobě rovného a tedy měl šanci získat nad ním dominanci. Při testování nezmanipulovaných jedinců měl dominantní jedinec 82-97% úspěšnost vítězství, ale po obarvení jeho úspěšnost klesla na 40%. Tento výsledek tedy potvrzuje predikci, že se hierarchie díky obarvení převrátí, a tím dokázali, že signalizační zbarvení u strnadce zimního je hlavním prediktorem dominance. Jedinci si sice dočasně zvýšili své postavení díky manipulaci vědců, ale s největší pravděpodobností bude pouze dočasné, protože při větším počtu agonistických interakcí se ukáží lepší bojové schopnosti původně dominantního jedince.

Podobný pokus s podvodným zbarvením subdominantních jedinců dělali i Gonzalez a kol. (2002) u vrabce domácího (*Passer domesticus*). Opět je zbarvili do tmavších barev a vrátili do jejich domácího hejna. Takto obarvený jedinec vyhrál podstatně více soubojů než předtím, což dokazuje, že individuální rozpoznání ostatních jedinců ve vlastním hejnu není u vrabce domácího moc dobré. Také se domnívali, že z podvodné signalizace a následnému čelení vyšší agresivitě ze strany dominantních by měla plynout nevýhoda v podobě fyziologického stresu, ale jejich testování hladiny kortikosteronů v krvi toto tvrzení nepotvrdilo. Důsledky obarvení subdominantního jedince sledoval i Holberton a kol. (1989) u strnadce zimního (*J. hyemalis*) a ani zde se neprojevila zvýšená hladina kortikosteronů v důsledku obarvení.

### 3.2. Přímý vliv hierarchie na reprodukční úspěch

Náklady na udržování stabilní hierarchie jsou pro dané jedince vysoké, a tak je důležité, aby měli z jejího udržování prospěch (Packer a Pusey, 1997) už kvůli vysokému počtu agonistických interakcí, kterým jsou podrobeni pro udržení svého sociálního postavení.

Collias a Jahn (1959) studovali reprodukční úspěch u bernešky velké (*Branta canadensis*) a prokázali, že dominantní páry vyprodukovali více mlád'at než subdominantní páry. Würdinger (1973) sledoval stejný problém u husy indické (*Anser indicus*) a zjistil, že i zde měli dominantní jedinci vyšší reprodukční úspěch. Na tomto druhu hus dále prováděl pozorování i Lamprecht (1986), který uvedl, že sociální postavení jedinců koreluje s věkem, a proto jsou dominantní páry schopnější obsadit favorizovaná hnízdiště a jsou úspěšnější v jejich bránění, což vede k lepšímu přežívání mlád'at. Pozdější statistická analýza výsledků podobných experimentů u kura bankivského (*Gallus gallus*) prokázala stejný fenomén, kdy dominantní slepice produkovaly jednoznačně více mlád'at než subdominantní (Collias *et al.*, 1994). S největší pravděpodobností tomu je tak kvůli agresivnímu chování dominantních samic, které si tím zajišťují primární přístup k potravě, a tak jsou dominantní samice schopnější zajistit svým potomkům potravu.

U některých druhů si samičky zvyšují reprodukční úspěch tím, že hnízdí na okraji teritoria svého partnera, který je subdominantní, a tím si zvyšují šance na mimopárové kopulace s dominantnějším samcem, jehož potomstvo by mělo lépe přežívat (Ramsey *et al.*, 1999). Toto sledoval i Mennill a kol. (2004) u sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*), sociálně monogamním a teritoriálním druhu s lineární hierarchií (Smith, 1997), kdy pomocí analýzy otcovství a GIS analýzy zjistil, že 15 % z celkového počtu mlád'at, pocházelo právě z mimopárových kopulací s dominantnějším samcem než byl samiččin partner.

Existuje i takové chování, kdy samci cíleně přerušují kopulaci ostatním samcům, aby zvýšili svoji šanci na úspěšnou reprodukci (Koenig, 1990). Toto chování pozoroval Eason a Sherman (1995) u trubače peruánského (*Psophia leucoptera*), dominantní samci trubačů přerušují kopulace subdominantním trubačům, a to s úspěšností až 98 %. Svou strategii samci podporovali tím, že se zdržovali neustále v blízkosti samic, a jakmile se subdominantní samec přiblížil, tak ho odehnali. Subdominantní samci se tedy dostali ke kopulaci pouze tehdy, když byl dominantní samec zaneprázdněn krmením či soubojem s jiným samcem. Ačkoliv měli dominantní samci vyšší reprodukční úspěch, tak o mlád'ata se starali spíše subdominantní samci.

Nelson-Flower a kol. (2011) sledovali u kooperativně se rozmnožující timálie stračí (*Turdoides bicolor*) monopolizaci reprodukce dominantním párem, kdy zjistili, že 95 % všech potomků pochází od dominantního páru, kterému pomáhali s péčí o potomstvo subdominantní příbuzní helpři. Zde vyvstává otázka, proč helpři tolerují, že se sami nerozmnožují. Jednou z možností by mohlo být, že nejsou v dobré fyzické kondici (Clutton-Brock *et al.*, 2001), a tak ve skupině mohou být tolerováni pouze jako helpři (Kokko *et al.*, 2003). Dominantním příbuzným jedincům pravděpodobně pomáhají na základě teorie kin selekce, tudíž si nepřímo zvyšují svou fitness, protože pomáhají roznášet své geny, jež sdílejí s dominantnějšími příbuznými (Hamilton, 1964). Ale podobných situací najdeme u ptáků vícero, a proto dále zmíním jenom některé.

Dalším příkladem kooperativně žijících ptáků s dominantním sociálním systémem je ledňák obrovský (*Dacelo novaeguineae*), kde dominantním jedincům pomáhají subdominantní helpři (Legge a Cockburn, 2000). Avšak u tohoto druhu mají možnost se rozmnožovat i helpři, ale to, do jaké míry je jim reprodukce dovolena, je určováno dominantními jedinci a celkovým počtem jedinců v hejnu (Vehrencamp, 1983; Cant, 1998).

Poston (1997) sledoval dominantní samce vlhovce člunoocasého (*Quiscalus major*), u kterého se vyskytuje obranná polygynie, kdy samec brání svůj harém samic (Le Boeuf, 1974). U vlhovce člunoocasého můžeme sledovat harémovou, promiskuitní, polygynní párovací strategii s výrazným pohlavním dimorfismem (Bancroft, 1983). Samci se řadí podle pořadí, jak přilétli do kolonie, a formují tak lineární hierarchii, která u vlhovce slouží zejména k tomu, aby se na jejím základě mohli samci řadit do fronty o možnost pářit se, a tak sociální postavení samci určuje, jak moc se smí přiblížit ke koloniím samic. Přístup ke koloniím mají zpravidla ti nejvýše postavení samci a společně odhánějí nížko postavené samce od svých kolonií. Dominantní samci obsazují harémy samic a mají možnost s nimi kopulovat, protože mají větší přístup ke koloniím, který je k páření strategicky nejdůležitější (Post, 1992). Jakmile dominantní samec z kolonie zmizí, může samec s druhým nejvyšším rankem obsadit jeho místo a tím si nárokovat celý jeho harém. Během čekání ve frontě na zvýšení svého dominačního ranku, a tedy lepší možnosti kopulovat se samicemi, je zde ale riziko, že se na daného samce ani nedostane a často se stává, že samec může čekat i několik let, během kterých zemře. Proč tedy subdominantní samec čeká a nepokusí se frontu přeskočit? Čekání je vlastně forma kooperace, kdy je snížen počet agresivních interakcí a samci tedy mají větší pravděpodobnost, že přežijí a snad se dostanou do dominantní pozice (Poston, 1997).

Brown a kol. (1997) sledovali korelaci dominance a reprodukčního úspěchu u sojky mexické (*Aphelocoma ultramarina*), v jejichž skupinách se rozmnožuje více samic. Svou studii zaměřili na několik skupin ptáků a reprodukční úspěch sledovali po dobu několika let. Dominantní samci prokazatelně vítězili v soubojích o samičky, které následně chránili. Tyto dominantní samice často zabíraly hnízda subdominantním samicím anebo jim z nich vykrádaly materiály na stavbu hnízd. Oba dominantní jedinci se často schylovali k chování, kdy přistáli v hnízdě subdominantního páru a snažili se jim znemožnit naklást nebo i vysedět vejce, čímž přímo snižovali jejich reprodukční úspěch. Podobné chování, kdy dominantní samci získávali snadněji samičky a tyto dominantní samičky následně rušily subdominantní samičky při hnízdění, sledoval i Curry (1988) u drozdce bělokrkého (*Mimus parvulus*).

Jestliže rodičovská investice dokáže ovlivnit fitness potomků obou pohlaví, dalo by se očekávat, že rodiče dokáží ovlivnit i jejich pohlaví. Zejména u polygynních druhů, kde je samcův pářící úspěch více variabilní mezi úspěšnými a neúspěšnými jedinci, je v zájmu rodičů investovat více úsilí do produkce synů než dcer, protože produkcí kvalitních synů je jejich reprodukční úspěch vyšší. Jelikož mají dominantní jedinci lepší přístup k potravě, jejich synové budou mít vyšší fitness, a tak je větší pravděpodobnost, že se jim podaří odchovat více synů než subdominantním párům (Trivers a Willard, 1973). Tuto teorii se pokusil potvrdit Leonard a Weatherhead (1996) u kura bankivského (*Gallus gallus*) za předpokladu, že dominantní status, který u toho druhu koreluje s fyzickou kondicí rodičů (Collias, 1943), jim pomůže ovlivnit pohlaví jejich potomstva. Našli důkazy, že pohlaví mláďat není náhodné, ale potvrdit teorii, že dominantní páry jsou schopné vyprodukovat více synů, se jim bohužel nepodařilo.

Sociální dominance je nejlépe prozkoumána u primátů, která je pro dominantní jedince výhodná anebo neutrální, ale nikdy ne nevýhodná. Nevýhodná dominance byla pozorována pouze u zvířat chovaných v zajetí (Ellis, 1995). U ptáků se ale setkáváme i s jevem, kdy je pro dominantní jedince jejich postavení nevýhodné a dominantní jedinci mají nižší reprodukční úspěch. Tuto výjimku sledovali Verhulst and Salomons (2004) u kavky obecné (*Corvus monedula*), kdy zjistili, že dominantním párům se rodí nižší počet vajec, která jsou navíc oproti ostatním i menší, a jejich mláďata trpí vyšší mortalitou. Jedním z možných vysvětlení tohoto nízkého reprodukčního úspěchu u dominantních kavek by mohlo být to, že dominantní postavení často koreluje s věkem a s věkem klesá reprodukční úspěch. To se však u sledované kolonie neprokázalo. Také by se dalo předpokládat, že samičky tento nízký reprodukční úspěch řeší mimopárovou kopulací, ale na to jsou jejich vazby k partnerovi příliš silné (Lorenz, 1931).

Jelikož dominance často koreluje s věkem (viz kapitola 2.3.2 Věk), tak se zdá vcelku logické, že dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch, protože mají více zkušeností, a proto jsou schopni odchovat více mláďat. Můžeme sledovat, že jedinci s různými párovacími systémy mají vyšší reprodukční úspěch skrze dominanci založený na různých principech. Monogamní samice si zvyšují reprodukční úspěch skrze mimopárové kopulace s dominantnějšími samci a polygynní dominantní samci mají lepší přístup ke kopulacím se samičkami. U kooperativních druhů dominantním jedincům pomáhají subdominantní helpři, a tak jim pomáhají zvýšit jejich reprodukční úspěch. Jelikož dominantní jedinci bývají agresivnější, tak se občas schylují k chování, kdy subdominantním jedincům přerušují kopulace a i tím si zvyšují vlastní reprodukční úspěch oproti jedincům v daném hejně. Ale jak můžeme vidět u výše zmíněných vran, tak ne vždy znamená vysoký sociální status automaticky i vyšší reprodukční úspěch.

### **3.3. Nepřímý vliv hierarchie na reprodukční úspěch**

#### **3.3.1. Přístup k potravě**

Sociální krmení v přírodě má své výhody i nevýhody. Výhodou může být to, že čím více jedinců tvoří dané hejno, tím větší pravděpodobnost, že si všimnou predátora, informaci předají dál a sníží tak riziko predace celé skupiny (Brown, 1988). Přístup k potravě je v hierarchických společnostech často regulován dominantními jedinci. Subdominantní jedinci bývají dominantními vytlačováni z míst, kde se nachází preferovaná potrava, a musí si tedy hledat jiná místa ke krmení, kde může být potravy o poznání méně a mohou zde podléhat většímu riziku predace (Krebs *et al.*, 1972). Možnost obsadit potravně bohatší místa a prioritní přístup k potravě dominantním jedincům nepřímo zvyšuje jejich reprodukční úspěch, protože jedinci s lepším přístupem k potravě mají větší šanci, že přežijí zimu a při péči o mláďata jim mohou přinést více potravy, čímž zvýší jejich šance na přežití. Jakmile dominantní jedinec obsadí místo s preferovanou potravou, tak podle teorie hodnoty zdroje je více motivován si toto místo udržet a tak do jeho obrany vkládá více úsilí, protože si nemůže dovolit o dané místo přijít, zároveň má větší potřebu této potravy (Houston a McNamara, 1988). Tuto teorii chtěl otestovat Ramsey a Ratcliffe (2003) v pokusech se sýkorami černohlavými (*Parus atricapillus*), ale žádné doklady o této hypotéze nepozoroval.

Pokud však jedinci žijí v prostředí, kde je výskyt potravy nepředvídatelný nebo vzácně rozmístěný, tak jsou nuceni si dělat na zimu tukové zásoby nebo si potravu schovávat na pozdější časy (Vander Wall, 1990). Mezi těmito dvěma strategiemi existuje trade-off, kdy

dělání tukových zásob činí jedince hůře pohyblivým, větším, a tudíž je u něj větší riziko predace (Lima, 1986). Ukládání potravy ale vyžaduje dobrou prostorovou paměť, aby jedinec snáze svou skrýš v budoucnu našel (Shettleworth, 1983). Většina druhů ptáků, kteří si dělají na zimu zásoby v podobě skrýší, tráví zimu v hejnech s určenou dominantní hierarchií (Ekman, 1989). Dominantní jedinci zde mají přednostní právo ke všem skrýším, subdominantním tak hrozí riziko, že budou trpět hladověním. Některé studie prokázaly (například Ekman a Lilliendahl, 1993), že právě proto si subdominantní jedinci dělají tukové zásoby. Jiné zase tvrdí, že si subdominantní jedinci dělají více skrýší s potravou a snaží se je schovat před dominantními, kteří by si je mohli přivlastnit (například Lahti *et al.*, 1998).

Většina studií hierarchického postavení se zaměřuje na dospělé jedince, ale Leary a kol. (1999) sledovali dominantní status u mláďat strnadce zimního (*Junco hyemalis*). Dominantní status mláďat tohoto druhu, může mít vliv na jejich dominantní status v dospělosti. Také u příbuzného strnadce bělohrdlého (*Zonotrichia albicollis*) může být dominance determinována již v juvenilním stádiu (Piper, 1995). Dominantní status mláďatům pomáhá dosáhnout lepší fyzické kondice a tím pádem lépe odolávají nemocem a přežívají zimu, protože mají přístup k preferované potravě a stravují se v místech, odkud je jednodušší útěk před predátorem (Schneider, 1984). Mláďata získávají výhody z lepších potravních zdrojů ale pouze v případě, že se krmí v sociálních skupinách. Jakmile by se vyskytovala ve skupině, která není hierarchicky strukturovaná, jejich šance na přežití zimy by byly stejné jako u ostatních mláďat. Lepší přístup k potravě u strnadce sledoval i Baker a kol. (1981), kdy sledovali úspěšnost získání potravy ve skupině, či jednotlivě. Zjistili, že dominantní jedinci získali více potravy, když se krmili ve skupině, než když se krmili sami a subdominantní jedinci nevykazovali vyšší úspěšnost při krmení se jednotlivě, jak by se dalo očekávat. Z toho zjištění může plynout jedno z vysvětlení, proč subdominantní jedinci zůstávají ve skupině i přes svůj nízký sociální status, protože při krmení ve skupině mají jistotu, že se dostanou alespoň k malému množství potravy, ale když by se krmili sami, nemuseli by žádnou potravu najít a mohli by tedy hladovět.

Dominance u hus a kachen je silně spjata s přístupem k potravě. U těchto druhů je přístup k potravě tolik důležitý, kvůli zimním migracím. Dominantní jedinci jsou tak schopni se na migraci lépe připravit, udělat si větší zásoby a mají díky tomu lepší fyzickou kondici na dlouhý let. Samice s dobrou fyzickou kondicí se do zimovišť dostanou dříve, tudíž mají možnost si vybrat favorizovaná hnízdiště, nakladou dříve vejce a jejich celkový reprodukční úspěch je tak vyšší než u subdominantních samic (Poisbleau, 2006). Výhodu z přístupu k potravě s důsledky včasného přiletu do zimoviště sledoval i Dalhaug a kol. (1996) u bernešky

bělolící (*Branta leucopsis*), kde také vypožorovali vyšší reprodukční úspěch dominantních samic.

U ústřičníka velkého (*Haematopus ostralegus*), který se živí slávkami jedlými (*Mytilus edulis*), můžeme sledovat chování, kdy se jedinci navzájem odhání od nalezišť se slávkami (Ens a Goss-Custard, 1984). Míra zasahování do potravy jiného jedince se zvyšuje s hustotou populace a nejvíce jí můžeme vidět u dominantních jedinců. S větší hustotou se krádeže slávek zvyšují proto, že danému jedinci ukradl mušli jeden, a tak ten si ukradne jinou. Dominantní jedinci raději přerušují vlastní snahu o získání slávky, když vidí, že subdominantní jedinec, vyskytující se v jeho blízkosti, jí již má a jde mu ji ukrást (Vines, 1980). Jak hustota populace roste, tak musejí být subdominantní stále obezřetnější anebo si najít místo, kde není výskyt slávek tak hojný a je hůře přístupný, ale díky tomu se tam krmí méně ptáků a riziko krádeže je menší.

### 3.3.2. Teritorium

Jedním z důvodů, proč se samice nejraději párují s dominantními samci je ten, že tito samci mají lepší přístup k potravě skrze velikost vlastního teritoria a jeho kvalitu (Dhondt *et al.*, 1992). Toto lze sledovat například u sýkor černohlavých (*Parus atricapillus*), kdy dominantní samci obsazují během reprodukčního období lepší teritoria a jejich partnerky pak mají lepší přístup k potravě a hnízdům (Otter *et al.*, 1999). Pozorovala se u nich míra reprodukčního úspěchu v souvislosti s velikostí samcova teritoria. Zjistilo se, že velikost snůšky souvisela spíše se sociálním postavením samce než samice, což souvisí právě s velikostí a kvalitou teritoria. Díky kvalitnímu teritoriu a hnízdu umístěnému tak, aby nepodléhalo predaci, měla samice více času věnovat se inkubaci. Samice sýkory černohlavé tedy profitují z toho, že se párují s dominantním samcem, který obhájí výhodné teritorium, čímž si zvyšuje vlastní reprodukční úspěch. Velikost teritoria u sýkory čenohlavé (*P. atricapillus*) sledovali i Mennill a kol. (2004), kteří zjistili, že dominantní samci obhájí větší teritoria než samci středních sociálních ranků a subdominantní samci.

Velikostí a kvalitou teritoria se zabývali i Rands a kol. (1984) u páva korunkatého (*Pavo cristatus*), kde sledovali, že dominantní samci obhájí sice menší, ale více centrálně umístěná teritoria než subdominantní samci. Podle jejich teorie ani tolik nezáleží na velikosti teritoria, ale spíše na jeho umístění a kvalitě.

### 3.3.3. Pozice hnízda

Portugal a kol. (2017) sledovali, že dominantní ptáci zaujímají vyšší pozice na stromech. Toto chování sledovali u holuba skalního (*Columba livia*) a kormorána velkého (*Phalacrocorax carbo*). Ve vyšších místech na stromě je menší riziko predace, a čím níže ptáci hnízdí, tím více jsou vystaveni potenciálnímu nebezpečí (Blumstein *et al.*, 2004). Z vyšších míst je pro holuby případně snazší utéct predátorovi, kdy náklady na let jsou nižší a rychleji dosáhnou vyšší rychlosti (Pennycuik, 1989). Tím, že má každý holub určené vlastní místo, do kterého se vždy vrací, předchází zbytečným konfliktům a agonistickým interakcím (Brown, 1963). Nejlépe se dá sledovat obhajování vlastních pozic u holubů v zajetí, kde jsou místa k hnízdění více prostorově limitována. U kormoránů jsou vyšší pozice na stromě zvýhodněna navíc tím, že na větvích, které jsou nejbližší vrcholu koruny, je i větší teplo, a tak kormoránům, kteří tráví hodně času ve vodě, rychleji schne peří. Výsledky této studie se shodují s těmi, které vypožoroval Swingland (1977) u havrana polního (*Corvus frugilegus*), u kterého dominance koreluje s věkem a nejvyšší místa na stromě obsazovali právě nejstarší jedinci. V této práci navíc sledovali vliv počasí a zjistili, že jakmile začne foukat silný vítr nebo pršet, tak se nejstarší jedinci posouvají níže ze svých pozic, a tím vytlačují mladé do ještě nižších, nebezpečnějších míst.

Ekman (1990) sledoval zimní hejna sýkor lužních (*Parus montanus*). Tento druh se vyskytuje v hejnech s dominantní hierarchií pouze v zimě mimo reprodukční období (Hogstadt, 1987). Hejno se skládá z dominantního páru a dvou subdominantních jedinců, kdy dominantní pár zaujímá nejvyšší místo na stromě, které jim zajišťuje vyšší přežívání. Ve vysokých patrech stromu se nemusí tolik věnovat vigilanci, protože jsou lépe chráněni před predátory a mohou tak věnovat více času potravě (Ekman, 1986). Úplně nejvýše na stromě sedí dominantní samice a mezi ní a subdominantními jedinci sedí dominantní samec, který svou samičku chrání od případné agrese ze strany subdominantních.

U kooperativních ptáků plyne ze shlukování jedna hlavní výhoda, a tou je společná termoregulace, kdy shluk ptáků ztrácí teplo pomaleji, než by ho ztrácel jedinec (McKechnie a Lovegrove, 2001). Toto chování sledovali Napper a kol. (2013) u mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*). Mlynaříci se v nerozmnožujícím se zimním období shlukují do hejn. Shlukují se takto zejména na noc, kdy jedinec schovaný uprostřed hejna ztrácí nejméně tepelné energie (Hatchwell *et al.*, 2009). O tom, jestli jedinec může obsadit vnitřní nebo vnější pozici, rozhodovalo pohlaví a dominance. Uprostřed se shlukovali zejména samci a dominantní samice

a na okrajích samice a velmi nízko postavení samci. Výsledky této studie se ale neshodují s předešlými studiemi u shlukujících se kooperativních ptáků, jako například u timálie pralesní (*Turdoides striatus*; Gaston, 1977) nebo u timálie šedé (*Turdoides squamiceps*; Noske, 1985), u které sledovali, že dominantní jedinci okupovali spíše nevýhodná vnější místa, kde ztráceli více tepla a riskovali predací. Dominantní jedinci těchto druhů se vzdávají vnitřních míst proto, že s nimi jejich mláďata zůstávají i po opeření, a tak výhodná vnitřní místa přenechávají jim.

Svůj reprodukční úspěch si daní jedinci mohou zvyšovat nepřímo skrze prioritní přístup k potravě. Může se jednat o přímý přístup k místům s preferovanou potravou, ale také o skrýše subdominantních jedinců. Přístup k potravě zvyšuje fitness zejména migrujícím druhům, pro které je dobrá fyzická kondice zásadní. Díky ní mohou zvládnout migraci rychleji než subdominantní a osídlit tak výhodnější hnízda a teritoria, která mohou být výhodná buď z hlediska přístupu k potravě anebo jsou lépe umístěna ve vztahu s nižším rizikem predace.

## **4. Metodická kapitola**

### **4.1 Nejčastěji používané metody při sledování hierarchie**

Nejpoužívanější metodou ke studování hierarchie je sledování dyadických interakcí. Dyadické testy by měly být vždy dělány pouze za přítomnosti dvou studovaných zvířat, kdy ostatní členové skupiny by neměli být v blízkosti, dohledu a doslechu testovaných, aby nemohli nijak ovlivnit průběh testu (Singh *et al.*, 2003). Výsledek o tom, kdo bude určen jako dominantní a kdo jako subdominantní, je ovlivněn tím, co v dané studii sledujeme. Dyadický test použil například Leonard a Weatherhead (1996) při své studii na kuru bankivském (*Gallus gallus*), kdy po dobu 50 minut sledovali dva samce a pozoroval jejich chování. Za vítěze prohlásil toho samce, který druhého vyhnal od krmítka nebo ho soustavně kloval a honil po kleci. Jako dominantního jedince vyhodnotil toho, který vyhrál větší počet dyadických testů, než kolik jich prohrál. Aby byl dyadický test co nejpřesnější, je potřeba, aby byl proveden v ideálním případě mezi všemi jedinci v dané skupině (Singh *et al.*, 2003) a to ne pouze jednou, ale ideálně test několikrát zopakovat, aby nemohly být výsledky zkreslené.

Nejčastěji pozorované chování inhibující projevy dominantního chování hierarchicky výše postaveného jedince v dyadických testech můžeme rozdělit do dvou základních typů. Prvním typem je agresivní chování, při kterém jde zejména o klovaní a výhrůžné postoje dominantního jedince, na které subdominantní jedinec reaguje ústupem. Druhým typem je pasivní chování, kdy subdominantní jedinec ustoupí, aniž by dominantní jedinec projevil agresivitu.

(Barkan *et al.*, 1986). Behaviorální projevy dominantního a subdominantního jedince mohou být tedy různě odstupňované a není jednoduché tyto behaviorální interakce správně interpretovat. Například Barkan a kol. ve své práci sledovali dyadické interakce u sojky mexické (*Aphelocoma wollweberi*) a rozdělili je do několika skupin podle intenzity projeveného chování a kontextu dané situace:

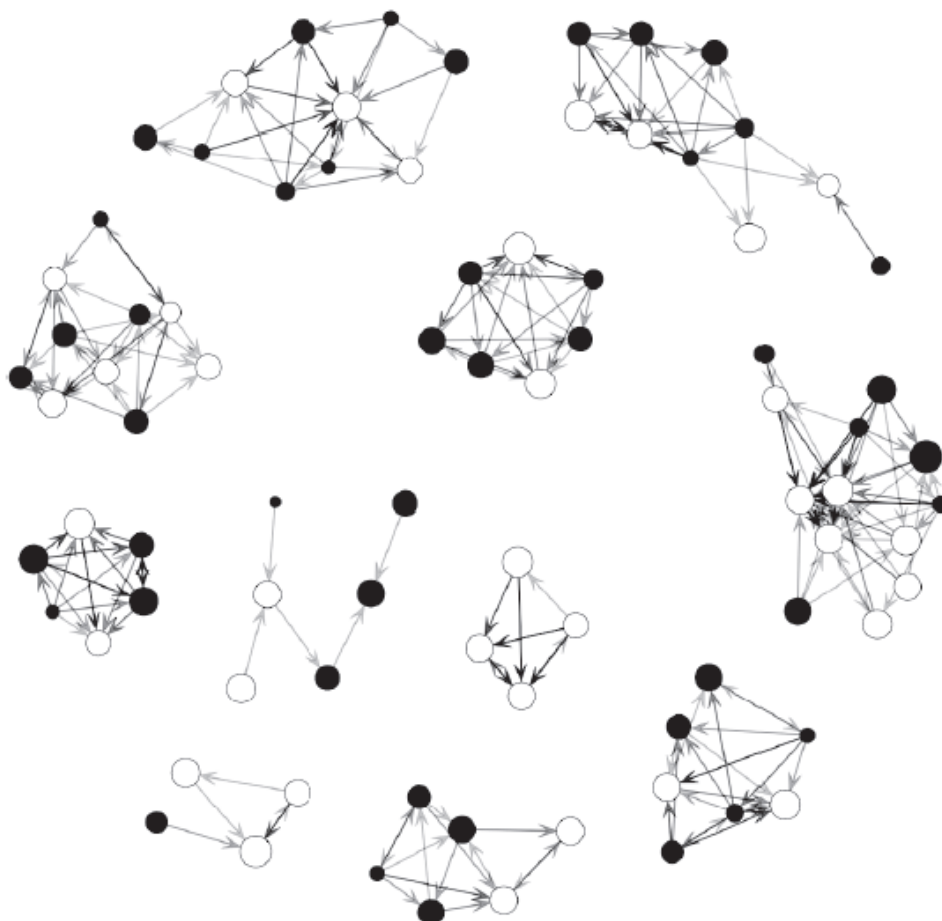
1. Hlavní souboj – oba jedinci se navzájem alespoň dvakrát klovnou a následně subdominantní jedinec ustoupí
2. Vedlejší souboj – podobný jako hlavní souboj, ale subdominantní jedinec vrátí dominantnímu jedinci pouze jedno klovnutí a následně ustoupí
3. Hlavní ústup – dominantní jedinec stupňuje agresivní chování a subdominantní ustoupí oběma nohama nebo dokonce opustí testovací klec
4. Vedlejší ústup – podobný jako hlavní ústup, ale subdominantní jedinec ustoupí pouze jednou nohou
5. Klovaní – dominantní jedinec klovnou subdominantního a ten rovnou ustoupí, aniž by se pokoušel dominantního jedince také klovnout
6. Hrozba - dominantní jedinec zaujme výhružný postoj, na který subdominantní jedinec reaguje podřízeným postojem

Podobné chování sledovali Braun a Bugnyar (2012) u krkavce velkého (*Corvus corax*) pouze s tím rozdílem, že souboje krkavců byly navíc doprovázeny i hlasovými projevy. Dále se tímto zabývali Leonard a Weatherhead (1996) u kura bankivského (*Gallus gallus*), kteří sledovali nejčastěji ústup subdominantního po klovnutí dominantním jedincem. Chování dominantního jedince může být tedy různě intenzivní a subdominantní jedinec na něj může reagovat různě, podle svého sociálního statutu i podle síly a sociálního postavení oponenta. Nízký počet agonistických interakcí nemusí vždy indikovat podobnost sociálního postavení, ale naopak velký rozdíl mezi dominantním a subdominantním jedincem a jasné odlišení obou rolí. U stabilně uspořádaných hierarchií mohou být dyadické testy podpořeny přítomností krmítka, jako motivací pro souboj mezi jedinci. To sledovali například Chiarati a kol. (2010) u vran. Nejčastěji sledovali chování, kdy se dominantní jedinec krmil, zatímco subdominantní čekal opodál, dokud se dominantní jedinec nenakrmil a neodstoupil od krmítka, teprve potom se šel nakrmit subdominantní jedinec. Stejně chování u krmítka sledovali například Menill a kol. (2004) u sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*) nebo Poston (1997) u vlhovce člunoocasého (*Quiscalus major*). Projevy agresivního chování, kdy by dominantní jedinec kloval nebo jinak fyzicky napadal subdominantního, sledovali zcela výjimečně. Projevy dominantního chování

mohou být tedy co do intenzity velmi různé a komplikované identitou oponenta, osobní zkušeností v dominantních soubojích a samotnou stabilitou již ustanovené hierarchie, kdy ptáci znají svoje postavení a nemusí ho prověřovat.

Poměrně mladou metodou je tzv. SNA (Social network analysis) metoda, která nám pomáhá sledovat jednotlivé členy skupiny na základě nějakého znaku a zobrazí konkrétní vztahy mezi všemi členy (Croft *et al.*, 2008). Tato metoda sleduje sociální strukturu, kdy je každý jedinec zobrazen tzv. „uzly“, které můžeme znázornit různými barvami a velikostmi na základě toho, co sledujeme, a interakce mezi jednotlivci jsou znázorněny „vazbami“. Tuto metodu otestovali Dey a Quinn (2014). Pro svou studii si vybrali kooperativně se rozmnožující druh slípku modrou (*Porphyrio porphyrio*), protože právě u kooperativně rozmnožujících se druhů jsou vazby mezi jednotlivci nejdůležitější. U slípky modré můžeme sledovat lineární hierarchii, kdy se rozmnožuje několik samců i samic, kterým pomáhají nerozmnožující se helpři (Jamieson a Craig, 1987). Jelikož se u slípky modré vyskytuje velmi variabilní sociální systém (Jamieson, 1997), tak se o dominantních vztazích zatím moc neví. Dominance u slípky modré je ovlivněna zejména velikostí frontálního štítu na hlavě (Craig, 1977). Dey a Quinn (2014) se ve své studii pokusili zjistit, do jaké míry je hierarchie u slípky modré uspořádaná a jestli je dlouhodobě stabilní. Na zjištění, zda je hierarchie uspořádaná, použili triangle transitive metodu (Schizuka a McDonald, 2012). Pro svou studii si vybrali skupinu mimo reprodukční období, kde již byli všichni jedinci okroužkováni a měli změřené frontální štíty. Do teritoria slípek rozmístili sušenou kukuřici, aby podpořili sociální interakce mezi jedinci, a sledovali jejich chování. Agonistické chování se projevovalo zejména skrze vytlačování subdominantních a zřídka se jednalo i o fyzickou agresivitu. Po roce test zopakovali a výsledky vyšly téměř stejné, tudíž usoudili, že se u slípky modré bude vyskytovat stabilní hierarchie. Dominanční vztahy byly ovlivněny zejména velikostí frontálního štítu a vlivem pohlaví, kdy jedinci s větším frontálním štítem byli schopnější vytlačit subdominantního soupeře a vykazovali více agresivního chování. Pro vyhodnocení, jak jednotlivci ovlivňují sociální strukturu, použili statistický ERGMs model (Wasserman a Pattison, 1996). Tento model testuje, jaké faktory ovlivňují síť v živočišné říši, a tak se zdá, že by mohl být ideálním nástrojem pro SNA studie (Pinter-Wollman *et al.*, 2013). Dey a Quinn ve své studii použili ERGMs model pro pozorované vytlačování subdominantních jedinců a pro sledovanou fyzickou agresivitu. Ve studiích lidských vztahů se model ERGMs používá běžně (např. Goodreau *et al.*, 2009), ale u zvířat je tato studie jednou z prvních. Zdá se, že SNA metoda má veliký rozsah a mohla by nám pomoci v budoucnu ještě lépe pochopit hierarchické vztahy u různých druhů zvířat, včetně ptáků.

Obr.2. Model SNA metody, na kterém můžeme vidět síť pro 11 skupin slípek modrých. Tato síť zobrazuje vztahy jedinců na základě vytlačování subdominantních. Uzly jsou odlišné velikostně na základě velikosti frontálního štítu a barevně podle pohlaví. Vazby jsou označeny v různých odstínech šedi podle počtu interakcí mezi jednotlivci, kdy nejtmavší vazby zobrazují nejvyšší počet interakcí (upraveno podle Dey a Quinn, 2014).



## 4.2. Dominanční indexy

Pro určení postavení jedince v dané sociální skupině nám slouží dominanční indexy, které každému sociálnímu ranku přiřkládají určitou matematickou hodnotu (Bayly *et al.*, 2006). V této práci uvedu pouze ty nejpoužívanější indexy, se kterými jsem se během studia k této bakalářské práci setkávala nejvíce.

Nejdéle používaným, a tedy i nejstarším dominančním indexem je tzv. „Peck order“, který zavedl Schjelderup-Ebbe roku 1935 při studii hierarchie u kura bankivského (*Gallus gallus*). „Peck order“ index je založen na tzv. „klovacím pořádku“, kdy nejdominantnější jedinec (A) klove všechny ostatní jedince v daném hejnu, ale jeho nikdo neklove a takový

jedinec má index 1. Druhý nejvýše postavený jedinec (B) je klován pouze jedincem A a on sám klove všechny ostatní kromě jedince A. Takový jedinec má index 2. Takto můžeme pokračovat až k nejvíce subdominantnímu jedinci, který nikoho neklove a zároveň on sám je klován všemi ostatními.

Dalším hierarchickým indexem je Landaův index, který zavedl Landau v roce 1951. Jedná se o nejpoužívanější index pro určení linearitu hierarchie, kdy 0 je označována nelineární hierarchie a 1 lineární hierarchie. Za víceméně lineární hierarchie je považována taková, která má hodnotu vyšší než 0,9 (de Vries, 1995). Landaův index značíme písmenem  $h$ , které je určeno počtem podřízených jedinců, kterým ostatní dominují.

$$h = \left( \frac{12}{n^3 - n} \right) \sum_{a=1}^n \left[ v_a - \frac{n-1}{2} \right]^2$$

$n$  – celkový počet jedinců ve skupině  
 $v_a$  – počet jedinců, kterým dominuje jedinec  $a$   
 $\frac{12}{n^3 - n}$  - korekce pro výsledné hodnoty mezi 0 a 1

Jako poslední index v této práci zmíním „David’s score index“, který je založen na výsledcích agonistických interakcí s dalším členem dané skupiny (David, 1987).

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

$w$  – součet podílů vítězných interakcí daného jedince s ostatními jedinci ve skupině  
 $w_2$  – součet oponentů daného jedince  
 $l$  – součet podílů prohraných interakcí daného jedince s ostatními jedinci ve skupině  
 $l_2$  – součet oponentů daného jedince

### 4.3. Stabilita hierarchie

Při studiu hierarchie je vhodné zjistit, zda je hierarchie u daného druhu stabilní a pokud ano, tak jestli je stabilní pouze v rozmnožovacím období, mimo něj anebo dlouhodobě. Stabilní hierarchie by měly mít ty druhy zvířat, které žijí ve skupinách tvořených maximálně deseti jedinci, protože čím je skupina větší, tím se hierarchie stává méně stabilní (Jameson *et al.*, 1999). Stabilitu hierarchie sledovali například Ode a kol. (2015) u vran po dobu jednoho roku

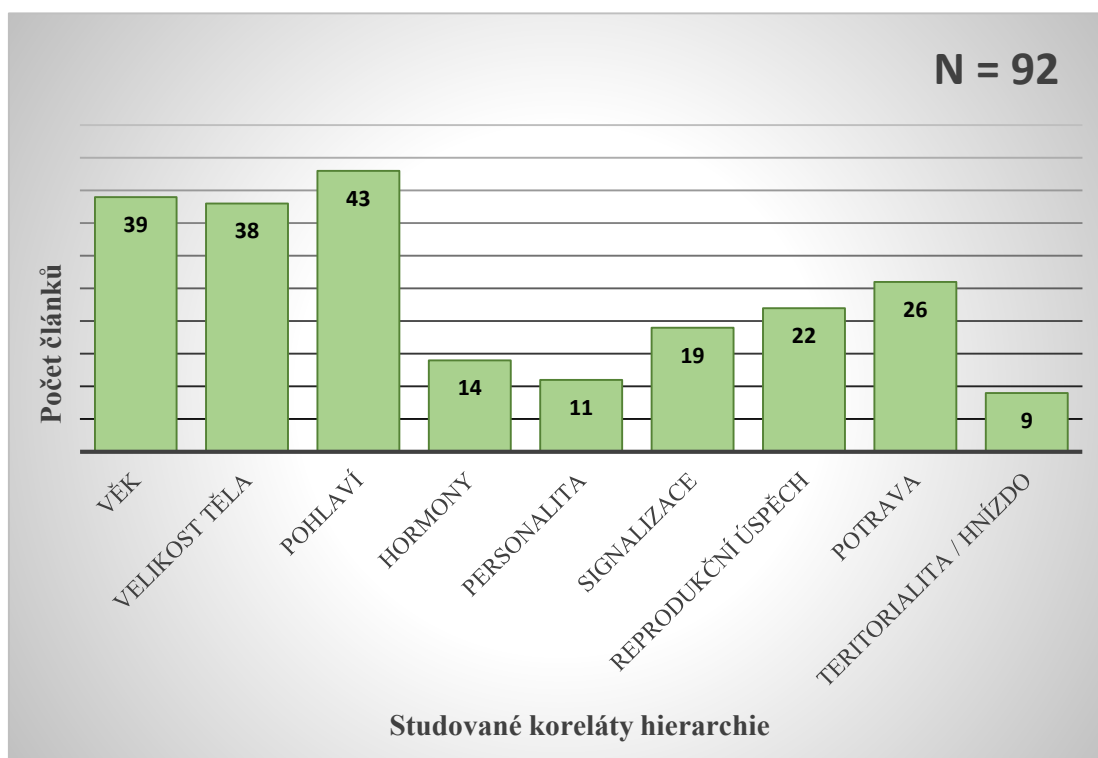
a zjistili, že mezi samci se vyskytuje stabilní hierarchie, a to zejména přes léto, ale mezi samicemi již hierarchické vztahy tak stabilní nejsou. Stabilitou hierarchie u vran se zabývali i Chiarati a kol. (2010) během rozmnožovacího období a stabilitu také potvrdili. U vlhovce člunoocasého (*Quiscalus major*) můžeme sledovat samce, kteří formují hierarchii na základě řazení se do front o přístup ke koloniím se samicemi (více v kapitole: 3.2. Přímý vliv hierarchie na reprodukční úspěch) a po dobu sledování, která trvala dva roky, zjistili, že hierarchie mezi samci je velmi stabilní (Poston, 1997). Schuber a kol. (2007) sledovali po dobu dvou let hierarchii u sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*), u které byla hierarchie také stabilní. Jedním z dalších druhů, kde můžeme sledovat stabilní hierarchii, je husa indická (*Anser indicus*), kterou sledoval Lamprecht (1986) po dobu dvou let a zjistil, že nejstabilnější vztahy se vyskytují mezi jedinci stejných sociálních ranků než mezi jedinci s odlišnými sociálními ranky a i skupina jako celek byla stabilní, a to zejména v létě. Víceleté studie kognitivních schopností a jejich vztahu k hierarchii holuba domácího (*Columba livia*), kde byla hierarchie pravidelně měřena pomocí dyád, také ukazuje stabilitu hierarchie (korelaci dominantních indexů mezi dvěma následujícími lety), a to zejména u samic a v menší míře i u samců (Jánská, 2016, Kováčsová, 2016, Kocourková, 2016).

Dle mého názoru problémy se studiem stability hierarchie nastávají zejména u studií ptáků ve volné přírodě a to z toho důvodu, že vědci danou skupinu nesledují po dobu více let, což je pro toto studium zřejmě zásadní. Dalším důvodem může být i to, že skupinu daných ptáků nenavštěvují dostatečně často (data nejsou dostatečně přesná), a tak nevědí, zda jedinci skupinu opustili nebo zemřeli.

## 5. Výsledky

Následující graf znázorňuje, jakými tématy se vědecké články, které jsem využívala k sepsání této bakalářské práce, nejvíce zabývají. Jedná se o celkový počet 92 článků, ve kterých vědci sledovali proximální faktory a důsledky hierarchie na fitness jedinců u vybraných druhů ptáků. Z grafu je na první pohled patrné, že ve většině článků se autoři zabývají základními proximálními mechanismy jako je věk, velikost těla a pohlaví. Až v druhé řadě se zabývají hormony a personalitou jako prediktory dominance. Je nutné ale podotknout, že čím jsou články novější, tím více se zaměřují na vliv hormonů a personality. Oproti tomu v klasických, starších článcích před rokem 2000 vědci měřili zejména vliv věku, velikosti těla a pohlaví. Poměrně dobře prozkoumané je i téma ohledně signalizace dominance, kde jsem vybrala několik vhodných článků vztahujících se k tématu mé práce, ale celkový počet článků zabývajících se signalizací bude určitě vyšší. Ohledně důsledků hierarchie na fitness jedinců

nejvíce článků sledovalo přístup k potravě dominantních jedinců a přímý reprodukční úspěch. Trochu opomíjeným, leč podle mého názoru neméně důležitým, tématem je vztah hierarchie k teritoriu a efektivnějšímu osidlování výhodných pozic k hnízdění, zde je určitě prostor pro další zkoumání. Z celkového počtu 22 prací, které sledovaly korelaci reprodukčního úspěchu s hierarchickým postavením, našla pouze jedna práce opačnou evidenci, že dominantní kavky obecné (*Corvus monedula*) mají reprodukční úspěch oproti subdominantním jedincům nižší (Verhulst a Salomons, 2004). Z celkového počtu 26 prací, které sledovaly přístup k potravě, tři práce nenašly důkaz, že by dominantní jedinci měli prioritní přístup k potravě (Richner, 1989; Barkan *et al.*, 1986; Cristol, 1992).



Tabulka 1. (viz příloha) demonstruje druhovou variabilitu studií o vzájemném vztahu dominance a reprodukčního úspěchu. Studované druhy jsou zařazeny do vyšších taxonomických skupin (čeledí, řádů) a doplněny o informace týkající se párovacího systému, habitatu, potravní specializace a zda jsou či nejsou koloniální. Ke každému druhu jsem přiřadila studie, které sledovaly nějaký korelát fitness (reprodukčního úspěchu). Tabulka měla přehledně shrnout, zda může mít ekologie daného druhu vliv na hierarchii, ale jak se zdá, tak habitat ani potravní specializace vliv na vztah hierarchie a fitness nemají a pravděpodobně ani párovací systém není jednoznačně určujícím faktorem, ačkoliv převládají při studii toho fenoménu monogamní druhy.

## 6. Závěr

Hierarchie může být určena několika vnitřními faktory. Zdá se, že nejlépe prozkoumaný je vliv vnitřních faktorů spjatý s life history parametry daného jedince jako je vliv věku, pohlaví a velikosti těla, jimiž se zabývá většina prací, které jsem pro sepsání této práce použila (60 prací z celkového počtu 92 viz kapitola 5. Výsledky). U všech druhů, které jsem do své práce zahrnula, dominují samci nad samicemi, což je docela zajímavé, protože u monogamních druhů s helpry jsou u savců známy i systémy s oddělenými hierarchiemi pro samce a samice (Mech a Boitani, 2010). Další výše zmíněné vnitřní faktory se mezi danými jedinci velmi liší a jsou také často nejlepšími ukazateli skutečných kvalit jedince.

Podobný vliv na sociální postavení mají i signalizační znaky, které se vyskytují právě u dominantních jedinců a informují ostatní jedince o bojových schopnostech jejich nositele a stávají se tak čestným signálem celkové kvality jedince. Důležitost těchto signalizačních znaků (u ptáků často melaninové nebo karotenoidové zbarvení) je významná hlavně u hierarchických systémů, kde je větší počet nově příchozích jedinců a všichni jedinci se tedy dlouhodobě dobře neznají (Rohwer, 1975).

Jelikož dominance často koreluje s věkem, může to být jedno z vysvětlení, proč mají dominantní jedinci vyšší reprodukční úspěch (viz tabulka 1. v příloze). U ptáků však s věkem roste u mnoha druhů reprodukční úspěch obecně, právě díky zkušenostem z předchozího hnízdění a nemusí tak být jenom čistým důsledkem vyššího sociálního postavení.

Vyšší reprodukční úspěch je obecně častěji pozitivně korelován s vyšším dominantním postavením (viz tabulka 1. v příloze) v rámci daného hierarchického uspořádání. Mechanismy, jakým je u daných druhů s různými párovacími systémy tento vyšší reprodukční úspěch dominantních jedinců dosažen, jsou pravděpodobně různé. Monogamní samice si zvyšují vlastní reprodukční úspěch mimopárovými kopulacemi s dominantními samci a polygynní dominantní samci mají lepší přístup k samičkám. U kooperativních druhů pomáhají dominantním jedincům příbuzní i nepříbuzní helpři, kteří jim tak pomáhají zvýšit reprodukční úspěch. Reprodukční úspěch může být nepřímo zvýšen i lepším přístupem k potravě, který zvyšuje fitness zejména migrujícím druhům anebo díky obsazování kvalitnějších teritorií a hnízd.

Výjimkou, u které nebyl zjištěn vyšší reprodukční úspěch dominantních jedinců, můžou být například vrány (Verhulst a Salomons, 2004), což potvrzuje, že ne vždy znamená vyšší sociální postavení i lepší fitness. Studií, které nenašly korelaci mezi hierarchií a

reprodukčním úspěchem, by mohlo být více, ale je možné, že právě kvůli neprokázání cílů, které si tyto studie kladly, nebyly publikovány.

Počáteční předpoklad byl, že by hierarchie mohla souviset s životní strategií daných druhů, ale na základě heterogenity prostředí, ve kterém druhy žijí, ani na základě variability jednotlivých potravních strategií nelze tento předpoklad potvrdit. Tendenci vytvářet stabilní hierarchie mají druhy s velice různou potravní specializací obývající velmi různé biotopy (viz tabulka 1. v příloze).

Při sledování hierarchie a jejích korelátů je ze všeho nejdůležitější hierarchii správně určit, což znamená ideálně opakovat dyády mezi jedinci a testovat každého jedince s co největším možným počtem protivníků. Potenciálně slibná se zdá i SNA metoda, která ukazuje i složitější vztahy mezi jedinci. Při sledování reprodukčního úspěchu je nutné, aby byli ptáci pravidelně kontrolováni a zaznamenávat počet vylíhnutých vajec a přežívání mláďat, ideálně v několika po sobě jdoucích sezonách. Skutečnou „cenu“ dominance a váhu získaného vyššího reprodukčního úspěchu mohou tak dobře ukázat víceleté studie, které zároveň testují i stabilitu hierarchie. Bohužel těchto dlouhodobých studií je minimum, zejména kvůli těžkostem takto experimentálně náročných prací v terénu. Z hlediska zjištění dlouhodobého vlivu dominance na různé parametry fitness se tedy otvírá cesta i studiím konaným v polo-laboratorních podmínkách, kde určité komplexní fenomény (např. personalitu či hierarchii a její změny) nelze bez náročného experimentálního testování vůbec zachytit.

## 7. Přehled použité literatury

\*sekundární citace

- Allee, W. C., Collias, N. E., & Lutherman, C. Z. (1939). Modification of the social order in flocks of hens by the injection of testosterone propionate. *Physiological Zoology*, 12(4), 412-440.
- \*Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Arcese, P., & Smith, J. N. M. (1985). Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *The Journal of Animal Ecology*, 54, 817-830.
- Balph, M. H., Balph, D. F., & Romesburg, H. C. (1979). Social status signaling in winter flocking birds: an examination of a current hypothesis. *The Auk*, 96, 78-93.
- Bancroft, G. T. (1983). Reproductive tactics of the sexually dimorphic Boat-tailed Grackle (*Aves*) (Doctoral dissertation, University of South Florida).
- Baker, M. C., Belcher, C. S., Deutsch, L. C., Sherman, G. L., & Thompson, D. B. (1981). Foraging success in junco flocks and the effects of social hierarchy. *Animal Behaviour*, 29(1), 137-142.
- Barkan, C. P., Craig, J. L., Strahl, S. D., Stewart, A. M., & Brown, J. L. (1986). Social dominance in communal Mexican jays *Aphelocoma ultramarina*. *Animal Behaviour*, 34, 175-187.
- Bayly, K. L., Evans, C. S., & Taylor, A. (2006). Measuring social structure: a comparison of eight dominance indices. *Behavioural Processes*, 73(1), 1-12.
- Bekoff, M., & Scott, A. C. (1989). Aggression, dominance, and social organization in evening grosbeaks. *Ethology*, 83(3), 177-194.
- Blumstein, D. T., Fernández-Juricic, E., LeDee, O., Larsen, E., Rodriguez-Prieto, I., & Zugmeyer, C. (2004). Avian risk assessment: effects of perching height and detectability. *Ethology*, 110(4), 273-285.
- Braun, A., & Bugnyar, T. (2012). Social bonds and rank acquisition in raven nonbreeder aggregations. *Animal behaviour*, 84(6), 1507-1515.
- Brown, J. L. (1963). Aggressiveness, dominance and social organization in the Steller Jay. *The Condor*, 65(6), 460-484.
- Brown, C. R. (1988). Enhanced foraging efficiency through information centers: a benefit of coloniality in cliff swallows. *Ecology*, 69(3), 602-613.
- Brown, J. L., Brown, E. R., Sedransk, J., & Ritter, S. (1997). Dominance, age, and reproductive success in a complex society: a long-term study of the Mexican jay. *The Auk*, 116, 279-286.
- Cant, M. A. (1998). A model for the evolution of reproductive skew without reproductive suppression. *Animal Behaviour*, 55(1), 163-169.
- Cézilly, F., & Johnson, A. R. (1995). Re-mating between and within breeding seasons in the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, 137(4), 543-546.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N., Russell, A. F., O'riain, M. J., Gaynor, D., Kinsky, R., ... & Small, T. (2001). Cooperation, control, and concession in meerkat groups. *Science*, 291(5503), 478-481.
- Collias, N. E. (1943). Statistical analysis of factors which make for success in initial encounters between hens. *The American Naturalist*, 77(773), 519-538.
- Collias, N., Collias, E., & Jennrich, R. I. (1994). Dominant red junglefowl (*Gallus gallus*) hens in an unconfined flock rear the most young over their lifetime. *The Auk*, 111, 863-872.
- Collias, N. E., & Jahn, L. R. (1959). Social behavior and breeding success in Canada geese (*Branta canadensis*) confined under semi-natural conditions. *The Auk*, 76(4), 478-509.
- Craig, J. L. (1977). The behaviour of the pukeko, *Porphyrio porphyrio melanotus*. *New Zealand Journal of Zoology*, 4(4), 413-433.
- Cristol, D. A. (1992). Food deprivation influences dominance status in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Animal Behaviour*, 43(1), 117-124.
- \*Croft, D. P., James, R., & Krause, J. (2008). Exploring animal social networks. Princeton University Press.
- Cunningham, D. L., Van Tienhoven, A., & De Goeijen, F. (1987). Dominance rank and cage density effects on performance traits, feeding activity and plasma corticosterone levels of laying hens (*Gallus domesticus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 17(1), 139-153.
- Curry, R. L. (1988). Group structure, within-group conflict and reproductive tactics in cooperatively breeding Galapagos mockingbirds, *Nesomimus parvulus*. *Animal Behaviour*, 36(6), 1708-1728.
- Dalhaug, L., Tombre, I. M., & Erikstad, K. E. (1996). Seasonal decline in clutch size of the Barnacle Goose in Svalbard. *Condor*, 98, 42-47.

- Darwati, S., Martojo, H., Sumantri, C., Sihombing, D. T. H., & Mardiasuti, A. (2010). Productivity, repeatability of productive and reproductive traits of local Pigeon. *Journal of the Indonesian Tropical Animal Agriculture*, 35(4), 268-274.
- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2), 432-436.
- David, M., Auclair, Y., & Cézilly, F. (2011). Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, 81(1), 219-224.
- De Laet, J. (1984). Site-related dominance in the great tit *Parus major*. *Ornis Scandinavica*, 73- 78.
- Desrochers, A. (1989). Sex, dominance, and microhabitat use in wintering black-capped chickadees: a field experiment. *Ecology*, 70(3), 636-645.
- Devost, I., Jones, T. B., Cauchoix, M., Montreuil-Spencer, C., & Morand-Ferron, J. (2016). Personality does not predict social dominance in wild groups of black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, 122, 67-76.
- Dey, C. J., & Quinn, J. S. (2014). Individual attributes and self-organizational processes affect dominance network structure in pukeko. *Behavioral Ecology*, 25(6), 1402-1408.
- Dhondt, A. A., Adriaensen, F., Matthysen, E., & Kempenaers, B. (1990). Nonadaptive clutch sizes in tits. *Nature*, 348(6303), 723.
- Dhondt, A. A., Kempenaers, B., & Adriaensen, F. (1992). Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *Journal of Animal Ecology*, 643-648.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125(3), 283-313.
- Eason, P. K., & Sherman, P. T. (1995). Dominance status, mating strategies and copulation success in cooperatively polyandrous white-winged trumpeters, *Psophia leucoptera* (Aves: *Psophiidae*). *Animal Behaviour*, 49(3), 725-736.
- Ekman, J. B., & Askenmo, C. E. (1984). Social rank and habitat use in willow tit groups. *Animal Behaviour*, 32(2), 508-514.
- Ekman, J. (1986). Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. *Ornis Scandinavica*, 261-267.
- Ekman, J. (1989). Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *The Wilson Bulletin*, 263-288.
- Ekman, J. (1990). Alliances in winter flocks of willow tits; effects of rank on survival and reproductive success in male-female associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(4), 239-245.
- Ekman, J. B., & Lilliendahl, K. (1993). Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behavioral Ecology*, 4(3), 232-238.
- \*Ellis, L. (1995). Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology*, 16(4), 257-333.
- Ens, B. J., & Goss-Custard, J. D. (1984). Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe estuary. *The Journal of Animal Ecology*, 217-231.
- Feare, C. J., Gill, E. L., McKAY, H. V., & Bishop, J. D. (1995). Is the distribution of Starlings *Sturnus vulgaris* within roosts determined by competition?. *Ibis*, 137(3), 379-382.
- Flegr, J. (2007). *Úvod do evoluční biologie*. Academia.
- Fugle, G. N., Rothstein, S. I., Osenberg, C. W., & McGinley, M. A. (1984). Signals of status in wintering white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Animal Behaviour*, 32(1), 86-93.
- Galef Jr, B. G., & White, D. J. (1998). Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, 55(3), 545-552.
- Gartlan, J. S. (1968). Structure and function in primate society. *Folia primatologica*, 8(2), 89-120.
- Gaston, A. J. (1977). Social behaviour within groups of jungle babblers (*Turdoides striatus*). *Animal Behaviour*, 25, 828-848.
- Gonzalez, G., Sorci, G., Smith, L. C., & De Lope, F. (2002). Social control and physiological cost of cheating in status signalling male house sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 108(4), 289-302.
- Goodreau, S. M., Kitts, J. A., & Morris, M. (2009). Birds of a feather, or friend of a friend? Using exponential random graph models to investigate adolescent social networks. *Demography*, 46(1), 103-125.

- Grasso, M. J., Savalli, U. M., & Mumme, R. L. (1996). Status signaling in dark-eyed juncos: perceived status of other birds affects dominance interactions. *The Condor*, 98(3), 636-639.
- Griggio, M., Serra, L., Licheri, D., Monti, A., & Pilastro, A. (2007). Armaments and ornaments in the rock sparrow: a possible dual utility of a carotenoid-based feather signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(3), 423-433.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.
- Hand, J. L. (1986). Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *The Quarterly Review of Biology*, 61(2), 201-220.
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic, vol. I-XVI. Oxford University Press, Oxford.
- Harrington, B. A., & Groves, S. (1977). Aggression in foraging migrant Semipalmated Sandpipers. *The Wilson Bulletin*, 336-338.
- Hatchwell, B. J., Sharp, S. P., Simeoni, M., & McGowan, A. (2009). Factors influencing overnight loss of body mass in the communal roosts of a social bird. *Functional Ecology*, 23(2), 367-372.
- Hegner, R. E., & Wingfield, J. C. (1987). Social status and circulating levels of hormones in flocks of house sparrows, *Passer domesticus*. *Ethology*, 76(1), 1-14.
- Henderson, I. G., & Hart, P. J. (1995). Dominance, food acquisition and reproductive success in a monogamous passerine: the jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of avian biology*, 217-224.
- Hill, G. E. (1990). Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40(3), 563-572.
- Högstad, O. (1987). Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. *Ibis*, 129(1), 1-9.
- Högstedt, G. (1980). Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. *Science*, 210(4474), 1148-1150.
- Holberton, R. L., Able, K. P., & Wingfield, J. C. (1989). Status signalling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulations and hormonal correlates of dominance. *Animal Behaviour*, 37, 681-689.
- Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1988). Fighting for food: a dynamic version of the Hawk-Dove game. *Evolutionary Ecology*, 2(1), 51-64.
- Chase, I. D. (1974). Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science*, 19(6), 374-382.
- Chase, I. D. (1982). Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour*, 80(3), 218-239.
- Chase, I. D. (1985). The sequential analysis of aggressive acts during hierarchy formation: an application of the 'jigsaw puzzle' approach. *Animal Behaviour*, 33(1), 86-100.
- Izawa, E. I., & Watanabe, S. (2008). Formation of linear dominance relationship in captive jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): implications for individual recognition. *Behavioural Processes*, 78(1), 44-52.
- Jackson, W. M. (1991). Why do winners keep winning?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(4), 271-276.
- Jameson, K. A., Appleby, M. C., & Freeman, L. C. (1999). Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. *Animal Behaviour*, 57(5), 991-998.
- Jamieson, I. G., & Craig, J. L. (1987). Dominance and mating in a communal polygynandrous bird: cooperation or indifference towards mating competitors?. *Ethology*, 75(4), 317-327.
- Jamieson, I. G. (1997). Testing reproductive skew models in a communally breeding bird, the pukeko, *Porphyrio porphyrio*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1380), 335-340.
- Janská, I. (2016). Vztah hierarchie a úspěšnosti v kognitivních úlohách u holubů.
- Ketterson, E. D. (1979). Aggressive behavior in wintering dark-eyed juncos: determinants of dominance and their possible relation to geographic variation in sex ratio. *The Wilson Bulletin*, 371-383.
- Kocourková, Z. (2016). Srovnání úspěšnosti jedinců v rámci diskriminačních úloh s ohledem na hierarchické postavení ve skupině.
- Koenig, W. D. (1990). Opportunity of parentage and nest destruction in polygynandrous acorn woodpeckers, *Melanerpes formicivorus*. *Behavioral Ecology*, 1(1), 55-61.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D., & Morley, J. (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1515), 653-664.
- \*Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925-935.

- Kováčsová, D. (2016). Vzájemný vztah výkonnosti v principiálně různých kognitivních testech: diskriminační učení vs numerické schopnosti a vliv sociálního postavení ve skupině.
- Krebs, J. R., MacRoberts, M. H., & Cullen, J. M. (1972). Flocking and feeding in the great tit *Parus major*—an experimental study. *Ibis*, 114(4), 507-530.
- Lahti, K., Koivula, K., Orell, M., & RYTKÖNEN, S. (1996). Social dominance in free-living Willow Tits *Parus montanus*: determinants and some implications of hierarchy. *Ibis*, 138(3), 539-544.
- Lamprecht, J. Ü. R. G. (1986). Social dominance and reproductive success in a goose flock (*Anser indicus*). *Behaviour*, 97(1), 50-65.
- Lamprecht, J. (1987). Female reproductive strategies in bar-headed geese (*Anser indicus*): Why are geese monogamous?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(5), 297-305.
- Landau, H. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *The bulletin of mathematical biophysics*, 13(1), 1-19.
- Le Boeuf, B. J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, 14(1), 163-176.
- Leary, J., Sullivan, K. A., & Hillgarth, N. (1999). Relationships among dominance, foraging proficiency, and condition in juvenile Dark-eyed Juncos. *The Auk*, 1136-1141.
- Legge, S., & Cockburn, A. (2000). Social and mating system of cooperatively breeding laughing kookaburras (*Dacelo novaeguineae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(4), 220-229.
- Lemel, J., & Wallin, K. (1993). Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major* L. *Animal Behaviour*.
- Leonard, M. L., & Weatherhead, P. J. (1996). Dominance rank and offspring sex ratios in domestic fowl. *Animal Behaviour*, 51(4), 725-731.
- Lima, S. L. (1986). Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*, 67(2), 377-385.
- \*Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. *Journal für Ornithologie*, 79(1), 67-127.
- Lozano, G. A. (1994). Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos*, 309-311.
- McKechnie, A. E., & Lovegrove, B. G. (2001). Thermoregulation and the energetic significance of clustering behavior in the white-backed mousebird (*Colius colius*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(2), 238-249.
- \*Mech, L. D., & Boitani, L. (Eds.). (2010). *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Mennill, D. J., Ramsay, S. M., Boag, P. T., & Ratcliffe, L. M. (2004). Patterns of extrapair mating in relation to male dominance status and female nest placement in black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, 15(5), 757-765.
- Møller, A. P. (1987). Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour*, 35(6), 1637-1644.
- Møller, A. P. (1988). Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(5), 373-378.
- Møller, A. P., Biard, C., Blount, J. D., Houston, D. C., Ninni, P., Saino, N., & Surai, P. F. (2000). Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability?. *Poultry and Avian Biology Reviews*, 11(3), 137-160.
- Murton, R. K., Coombs, C. F. B., & Thearle, R. J. P. (1972). Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. II. Flock behaviour and social organization. *Journal of Applied Ecology*, 875-889.
- Napper, C. J., Sharp, S. P., McGowan, A., Simeoni, M., & Hatchwell, B. J. (2013). Dominance, not kinship, determines individual position within the communal roosts of a cooperatively breeding bird. *Behavioral ecology and sociobiology*, 67(12), 2029-2039.
- Nelson-Flower, M. J., Hockey, P. A., O'ryan, C., Raihani, N. J., du Plessis, M. A., & Ridley, A. R. (2011). Monogamous dominant pairs monopolize reproduction in the cooperatively breeding pied babbler. *Behavioral Ecology*, 22(3), 559-565.
- Noske, R. A. (1985). Huddle-roosting behaviour of the varied sittella *Daphoenositta chrysoptera* in relation to social status. *Emu*, 85(3), 188-194.
- Ode, M., Asaba, A., Miyazawa, E., Mogi, K., Kikusui, T., & Izawa, E. I. (2015). Sex-reversed correlation between stress levels and dominance rank in a captive non-breeder flock of crows. *Hormones and behavior*, 73, 131-134.
- Otter, K., Ramsay, S. M., & Ratcliffe, L. (1999). Enhanced reproductive success of female black capped chickadees mated to high-ranking males. *The Auk*, 345-354.
- Owen, M., Black, J. M., & Liber, H. (1988). Pair bond duration and timing of its formation in Barnacle Geese (*Branta leucopsis*). *Waterfowl in winter*, 23-38.

- Packer, C., & Pusey, A. E. (1997). Divided we fall: cooperation among lions. *Scientific American*, 276(5), 52-59.
- Parsons, J., & Baptista, L. F. (1980). Crown color and dominance in the white-crowned sparrow. *The Auk*, 807-815
- \*Pennycuik, C. J. (1989). *Bird flight performance*. Oxford University Press.
- Pilastro, A., Biddau, L., Marin, G., & Mingozzi, T. (2001). Female brood desertion increases with number of available mates in the rock sparrow. *Journal of Avian Biology*, 32(1), 68-72.
- Pinter-Wollman, N., Hobson, E. A., Smith, J. E., Edelman, A. J., Shizuka, D., De Silva, S., ... & Fewell, J. (2013). The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances. *Behavioral Ecology*, 25(2), 242-255.
- Piper, W. H. (1995). Social dominance in young white-throated sparrows: effects of early social experience and the unstable period. *The Auk*, 878-889.
- Piper, W. H. (1997). Social dominance in birds. In *Current ornithology* (pp. 125-187). Springer, Boston, MA.
- Poisbleau, M., Fritz, H., Valeix, M., Perroi, P. Y., Dalloyau, S., & Lambrechts, M. M. (2006). Social dominance correlates and family status in wintering dark-bellied brent geese, *Branta bernicla bernicla*. *Animal Behaviour*, 71(6), 1351-1358.
- Portugal, S. J., Ricketts, R. L., Chappell, J., White, C. R., Shepard, E. L., & Biro, D. (2017). Boldness traits, not dominance, predict exploratory flight range and homing behaviour in homing pigeons. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 372(1727), 20160234.
- Portugal, S. J., Sivess, L., Martin, G. R., Butler, P. J., & White, C. R. (2017). Perch height predicts dominance rank in birds. *Ibis*, 159(2), 456-462.
- Post, W. (1992). Dominance and mating success in male boat-tailed grackles. *Animal Behaviour*, 44(5), 917-929.
- Poston, J. P. (1997). Dominance, access to colonies, and queues for mating opportunities by male boat-tailed grackles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(2), 89-98.
- Pravosudov, V. V., Mendoza, S. P., & Clayton, N. S. (2003). The relationship between dominance, corticosterone, memory, and food caching in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Hormones and Behavior*, 44(2), 93-102.
- Ramsay, S. M., Otter, K., & Ratcliffe, L. M. (1999). Nest-site selection by female Black-capped Chickadees: Settlement based on conspecific attraction?. *The Auk*, 604-617.
- Ramsay, S. M., & Ratcliffe, L. M. (2003). Determinants of social rank in female black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Canadian Journal of Zoology*, 81(1), 117-121.
- Rands, M. R. M., Ridley, M. W., & Lelliott, A. D. (1984). The social organization of feral peafowl. *Animal Behaviour*, 32(3), 830-835.
- Richner, H. E. I. N. Z. (1989). Phenotypic correlates of dominance in Carrion Crows and their effects on access to food. *Animal Behaviour*, 38(4), 606-612.
- Röell, A. (1978). Social behavior of the jackdaw, *Corvus monedula*, in relation to its niche. *Behaviour*, 64(1-2), 1-124.
- Rohwer, S. (1975). The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29(4), 593-610
- Rohwer, S. (1977). Status signaling in Harris sparrows: some experiments in deception. *Behaviour*, 61(1), 107-129.
- Rohwer, S., & Rohwer, F. C. (1978). Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved. *Animal behaviour*, 26, 1012-1022.
- Royer, E. A., & Anderson, M. J. (2014). Evidence of a dominance hierarchy in captive Caribbean flamingos and its relation to pair bonding and physiological measures of health. *Behavioural processes*, 105, 60-70.
- Seibert, L. M., & Crowell-Davis, S. L. (2001). Gender effects on aggression, dominance rank, and affiliative behaviors in a flock of captive adult cockatiels (*Nymphicus hollandicus*). *Applied animal behaviour science*, 71(2), 155-170.
- Senar, J. C., Camerino, M., Copete, J. L., & Metcalfe, N. B. (1993). Variation in black bib of the Eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *The Auk*, 924-927.
- Senar, J. C., & Camerino, M. (1998). Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1405), 1515-1520.
- Shettleworth, S. J. (1983). Memory in food-hoarding birds. *Scientific American*, 248(3), 102-111.
- Shields, W. M. (1977). The social significance of avian winter plumage variability: a comment. *Evolution*, 31(4), 905-907.

- Shizuka, D., & McDonald, D. B. (2012). A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 83(4), 925-934.
- \*Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur sozialpsychologie des haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Abt. 1. Zeitschrift für Psychologie*.
- \*Schjelderup-Ebbe, T., (1935). Social behaviour of birds. In: Murchison, C. (Ed.), *Handbook of Social Psychology*. Clarke University Press, Worcester, MA, pp. 947 – 972
- Schneider, K. J. (1984). Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology*, 65(6), 1820-1827.
- Schubert, K. A., Mennill, D. J., Ramsay, S. M., Otter, K. A., Boag, P. T., & Ratcliffe, L. M. (2007). Variation in social rank acquisition influences lifetime reproductive success in black-capped chickadees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(1), 85-95.
- Siegel, H. S. (1980). Physiological stress in birds. *Bioscience*, 30(8), 529-534.
- Singh, M., Singh, M., Sharma, A. K., & Krishna, B. A. (2003). Methodological considerations in measurement of dominance in primates. *Current Science*, 84(5), 709-713.
- Smith, J. M., & Harper, D. G. C. (1988). The evolution of aggression: can selection generate variability?. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 319(1196), 557-570.
- Smith, S. M. (1997). *Black-capped chickadee*. Stackpole Books.
- Solberg, E. J., & Ringsby, T. H. (1997). Does male badge size signal status in small island populations of house sparrows, *Passer domesticus*?. *Ethology*, 103(3), 177-186.
- Stahl, J., Tolsma, P. H., Loonen, M. J., & Drent, R. H. (2001). Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behaviour*, 61(1), 257-264.
- Swingland, I. R. (1977). The social and spatial organization of winter communal roosting in Rooks (*Corvus fmgilegus*). *Journal of Zoology*, 182(4), 509-528.
- Torda, G., Liker, A., & Barta, Z. (2004). Dominance hierarchy and status signalling in captive tree sparrow (*Passer montanus*) flocks. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 50(1), 35-44.
- Tordoff, H. B. (1954). Social organization and behavior in a flock of captive, nonbreeding Red Crossbills. *The Condor*, 56(6), 346-358.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection (Vol. 136, p. 179). Pages 136-179 Cambridge: Biological Laboratories, Harvard University.
- \*Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.
- Vehrencamp, S. L. (1983). A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, 31(3), 667-682.
- de Vries, H. D. (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50(5), 1375-1389.
- \*Vander Wall, S. B. (1990). Food hoarding in animals. University of Chicago Press.
- Verbeek, M. E., Boon, A., & Drent, P. J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133(11), 945-963.
- Verhulst, S., & Salomons, H. M. (2004). Why fight? Socially dominant jackdaws, *Corvus monedula*, have low fitness. *Animal behaviour*, 68(4), 777-783.
- Vines, G. (1980). Spatial consequences of aggressive behaviour in flocks of oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Animal Behaviour*, 28(4), 1175-1183.
- \*Wasserman, S., & Pattison, P. (1996). Logit models and logistic regressions for social networks: I. An introduction to Markov graphs andp. *Psychometrika*, 61(3), 401-425.
- Wechsler, B. (1988). Dominance relationships in jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, 106(3), 252-264.
- Whitfield, D. P. (1987). Plumage variability, status signalling and individual recognition in avian flocks. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(1), 13-18.
- Woolfenden, G. E., & Fitzpatrick, J. W. (1977). Dominance in the Florida scrub jay. *The Condor*, 79(1), 1-12.
- Würdinger, I. (1973). Breeding of Bar-headed geese *Anser indicus* in captivity. *International Zoo Yearbook*, 13(1), 43-47.

## 8. Příloha

Tabulka 1. Studované druhy a jejich koreláty fitness s dominancí

Řád	Čeleď	Druh	Párovací systém	Habitat	Potrava	kolonialita	Sledovaný korelát fitness	Zdroj
Vrubozobí	Kachnovití ( <i>Anatidae</i> )	Husa indická ( <i>Anser indicus</i> )	Monogamní <sup>2</sup>	Mokřady <sup>1</sup>	Býložraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Würdinger (1973)
							Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Lamprecht (1986)
		Berneška bělolící ( <i>Branta leucopsis</i> )	Monogamní <sup>3</sup>	Skály, útesy	Býložraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají prioritní přístup k potravě	Stahl <i>et al.</i> (2001)
							Dominantní jedinci mají prioritní přístup k potravě	Dalhaug <i>et al.</i> (1996)
Bažantovití ( <i>Phasianidae</i> )	Kur domácí ( <i>Gallus gallus</i> )	Polygynní <sup>1</sup>	Lesy, mangrovy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Collias <i>et al.</i> (1994)	
						Dominantní páry jsou schopny vychovat více synů	Leonard a Weather-head (1996)	
						Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Cunningham <i>et al.</i> (1987)	
		Páv korunkatý ( <i>Pavo cristatus</i> )	Polygynní <sup>1</sup>	Otevřené lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Dominantní samci osidlují menší, ale lépe umístěná hnízda	Rands <i>et al.</i> (1984)
Plameňáci	Plameňákovití ( <i>Phoenicopteridae</i> )	Plameňák karibský ( <i>Phoenicopus ruber</i> )	Monogamní <sup>5</sup>	Mořské laguny <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají prioritní přístup k potravě	Royer a Anderson (2014)
Měkkozobí	Holubovití ( <i>Columbidae</i> )	Holub domácí ( <i>Columba livia f. domestica</i> )	Monogamní <sup>7</sup>	Pobřeží, města <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají prioritní přístup k potravě	Murton <i>et al.</i> (1972)

		Holub skalní ( <i>Columba livia</i> )	Monogamní <sup>7</sup>	Pobřeží, města <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci osidlují preferovaná hnízda	Portugal <i>et al.</i> (2017)
Krátkokřídlí	Trubačoviti ( <i>Psophiidae</i> )	Trubač peruánský ( <i>Psophia leucoptera</i> )	Polynadrie <sup>1</sup>	Tropické lesy <sup>1</sup>	Býložraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch skrze přerušování kopulací subdominantním	Eason a Sherman (1995)
	Chrástaloviti ( <i>Rallidae</i> )	Slípka modrá ( <i>Porhyrio porphyrio</i> )	Monogamní, polygynní, Polyandričti <sup>9</sup>	Otevřené vody <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup> Helpři	Signalizace dominance	Dey a Quinn (2014)
Srostloprstí	Ledňáčkoviti ( <i>Alcedinidae</i> )	Ledňák obrovský ( <i>Dacelo novaeguineae</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Eukalyptové lesy <sup>1</sup>	Hmyzožraví, rybožraví <sup>1</sup>	Ano	Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Legge a Cockburn (2000)
Pěvci	Sýkoroviti ( <i>Paridae</i> )	Sýkora koňadra ( <i>Parus major</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Otevřené krajiny <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Signalizace dominance	Lemel a Wallin (1993)
							Dominantní jedinci mají prioritní přístup k potravě	De Laet (1984)
		Sýkora černohlavá ( <i>Parus atricapillus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Listnaté a smíšené lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Samice si zvyšují reprodukční úspěch skrze extrapair kopulace	Menill <i>et al.</i> (2004)
							Dominantní páry mají vyšší reprodukční úspěch skrze samcovo teritorium	Otter <i>et al.</i> (1999)
		Sýkora horská ( <i>Poecile gambeli</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Jehličnaté lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Dominantní jedinci jsou úspěšnější ve schovávání potravy	Pravosudov <i>et al.</i> (2003)
		Sýkora lužní ( <i>Poecile montanus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Jehličnaté a smíšené lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Dominantní jedinci osidlují preferovaná hnízda	Ekman (1990)
Krkavcoviti ( <i>Corvidae</i> )	Kavka obecná ( <i>Corvus monedula</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Otevřená krajina <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají nižší reprodukční úspěch	Verhulst a Salomons (2004)	

						Dominantní jedinci mají prioritní přístup k potravě	Röell (1978)
						Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Henderson a Hart (1995)
	Havran polní ( <i>Corvus frugilegus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Nížiny <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci osidlují preferovaná hnízda	Swingland (1977)
	Vrána černá ( <i>Corvus corone</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Otevřená krajina <sup>1</sup>	všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Lepší přístup k potravě dominantních jedinců neprokázán	Richner (1989)
	Vrána hrubozobá ( <i>Corvus macrorhynchos</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Lesy <sup>1</sup>	Mrchožrouti <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Izawa a Watanabe (2008)
	Sojka mexická ( <i>Aphelocoma wollweberi</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Horské smíšené lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Juvenilové jsou dominantní nad dospělci a mají lepší přístup k potravě	Barkan <i>et al.</i> (1986)
Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch						Brown <i>et al.</i> (1997)	
Timálievití ( <i>Timaliidae</i> )	Timálie stračí ( <i>Turdoides bicolor</i> )	Monogamní <sup>8</sup>	Savany <sup>1</sup>	Hmyzožraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci mají vyšší reprodukční úspěch	Nelson- Flower <i>et al.</i> (2011)
Mlynaříkovití ( <i>Aegithalidae</i> )	Mlynařík dlouhoocasý ( <i>Aegithalos caudatus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Smíšené lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci osidlují preferovaná hnízda	Napper <i>et al.</i> (2013)
Strnadovití ( <i>Emberizidae</i> )	Strnadec zimní ( <i>Junco hyemalis</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Lesy <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ne <sup>1</sup>	Vyhladovělí subdominantní mohou dočasně dominovat dominantním jedincům	Cristol (1992)

							Signalizace dominance	Holberton <i>et al.</i> (1989)
							Signalizace dominance	Grasso <i>et al.</i> (1996)
							Juvenilové dominantních jedinců mají lepší přístup k potravě	Leary <i>et al.</i> (1999)
Vrabcovití ( <i>Passeridae</i> )	Vrabc domácí ( <i>Passer domesticus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	V blízkosti lidí <sup>1</sup>	Býložraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Signalizace dominance	Gonzales <i>et al.</i> (2002)	
						Signalizace dominance	Møller (1987)	
	Vrabc polní ( <i>Passer montanus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Zahrady, farmy, sady <sup>1</sup>	Býložraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Signalizace dominance	Torda <i>et al.</i> (2004)	
Špačkovití ( <i>Sturnidae</i> )	Špaček obecný ( <i>Sturnus vulgaris</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Otevřená krajina <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní jedinci osidlují preferovaná hnízda	Feare <i>et al.</i> (1995)	
Vlhovcovití ( <i>Icteridae</i> )	Vlhovec člunoocásý ( <i>Quiscalus major</i> )	Polygynní <sup>1</sup>	Sladkovodní pobřeží <sup>1</sup>	Všežraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Dominantní samci mají lepší přístup k samicím	Poston (1997)	
Pěnkavovití ( <i>Fringilidae</i> )	Hýl mexický ( <i>Haemarthros mexicanus</i> )	Monogamní <sup>1</sup>	Lesy, zahrady, stepi... <sup>1</sup>	Býložraví <sup>1</sup>	Ano <sup>1</sup>	Signalizace dominance	Hill (1990)	

1) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa, 2) Lamprecht (1987), 3) Owen *et al.* (1988), 4) Geleff a White (1998), 5) Cézilly a Johnson (1995), 6) Legge a Cockburn (2000), 7) Darwati *et al.* (2010), 8) Nelson- Flower *et al.* (2011), 9) Jamieson (1997)

