

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Dominanční hierarchie u sociálně žijících ptáků

Bakalářská práce

Magdaléna Česká

Školitel: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha 2007

Motto:

All animals are equal but some animals are more equal than others.

Všechna zvířata jsou si rovna, ale některá více.

George Orwell – Animal Farm (1945)

Poděkování:

Chci-li na tomto místě někomu poděkovat, musí to být v první řadě má školitelka Alice Exnerová, jež mi v psaní této práce velmi pomohla nejen mnohými radami a kritickými připomínkami, ale i svým vstřícným zájmem a ochotným přístupem.

Můj dík patří i Lucce Fuchsové, se kterou jsem měla tu čest vyzkoušet si něco z praktického výzkumu.

Dále bych chtěla poděkovat svým rodičům, kteří mě finančně podporují při mých studiích, a své sestře za pomoc s tiskem a softwarem.

Poděkovat chci i svým milým přítelkyním, Báře a Vavrochovi, za krásné dny strávené v posluchárnách a příjemné pobyty na školních akcích.

A nakonec, nikoli však v poslední řadě, patří můj obrovský dík Milanovi za jeho lásku, péči a porozumění.

Děkuji.

Abstrakt

Dominance je definována jako ustálený výsledek párových agonistických střetů, kdy je jedno z dvojice interagujících zvířat opakovaným vítězem, tedy dominantním, a druhé opakovaným poraženým, tedy podřízeným. Biologický význam dominance tkví v tom, že tlumí projevy agresivity v sociální skupině. Dominanční vztah může být ustanoven mezi jedinci či vnitřními skupinami téhož druhu, nebo mezi různými druhy. Hlavní výhodou dominantního postavení je přednostní přístup ke zdrojům. Dominanční hierarchie je uspořádání jedinců v dané sociální skupině, dominantní rank vyjadřuje pozici konkrétního jedince v této hierarchii. Hierarchie může být charakterizována mírou linearity (transitivity) a stability. Existuje mnoho metod sloužících ke stanovení dominantních ranků členů skupiny, přičemž většina z nich je založena na pozorování jejich agonistických interakcí. Velká pozornost je dominanci a hierarchickým systémům věnována proto, že s nimi koreluje mnoho biologicky významných faktorů. Tato práce popisuje základní aspekty získávání dat a nejdůležitější rankovací metody používané při studiu dominance u ptáků. V závěru jsou shrnuty a diskutovány hlavní metodické problémy.

Klíčová slova: dominance, rankovací metody, hierarchie, sociální organizace, ptáci

Abstract

Dominance is defined as a consistent outcome of dyadic agonistic encounters. One individual of the dyad consistently wins, a dominant, and the second one consistently loses, a subordinate. Dominance is important because it decreases the level of aggressive behaviour among group members. Dominance relationship can be established among individuals of a single species, among intraspecific subgroups or among different species. The most important advantage of being dominant is a priority access to resources. Dominance hierarchy is a system order of the individuals in the social group; dominance rank refers about the position of the group member in the hierarchy. Hierarchy can be characterized by two properties: linearity (transitivity) and stability. There are a lot of ranking methods enabling establishment of individual dominance ranks; most of them use the observations of agonistic interactions for that purpose. Many biologically important factors correlate with dominance and hierarchical systems, a reason, why great attention is paid to them. This paper presents elementary aspects of obtaining data and the most important ranking methods used in studies of birds. Finally, the main methodical problems are summed up and discussed.

Key words: dominance, ranking methods, hierarchy, social organization, birds

OBSAH:

I. Úvod	5
II. Dominance a dominantní hierarchie	6
2.1 Koncept, definice, základní pojmy, vlastnosti	6
2.2 Linearita hierarchie	9
III. Metodika výzkumu	12
3.1 Dominanční rank	12
3.2 Počáteční metodický postup (od pozorování k matici)	14
3.2.1 Chování spojené s dominancí	15
3.2.2 Agonistické interakce, vítěz vs. poražený	21
3.2.3 Sběr dat	25
3.2.4 Dominantní vs. podřízený	34
3.2.5 Dominanční matice	36
3.3 Metody přímé reorganizace dominantní matice	39
3.3.1 Brown 1975	39
3.3.2 I & SI metoda	40
3.4 Dominanční indexy	41
3.4.1 Klovací pořádek	41
3.4.2 Index Crooka a Butterfielda	42
3.4.3 Index frekvence úspěchu	42
3.4.4 Index Bakera a Foxe	43
3.4.5 Davidův index	44
3.4.6 Index Zumpeho a Michaela	44
3.4.7 Clutton-Brockův index	45
3.4.8 Index kombinovaných útoků	46
3.4.9 Průměrný dominantní index	46
3.4.10 Relativní dominantní skóre	47
3.5 Metody pro kardinální rankování	47
3.5.1 Elo-rating	47
3.5.2 Boyd & Silk 1983	48
3.5.3 BBS	50
3.6 Speciální software – programy <i>Peck Order</i> a <i>MatMan</i>	51
IV. Závěr	52
V. Příloha	55
VI. Použitá literatura	62

I. Úvod

Důležitým tématem sociální etologie je analýza dominantních vztahů mezi jednotlivými členy sociálních skupin (de Vries 1995). Dominanční vztahy mohou být ustanoveny i mezi jednotlivými ptačími druhy (např. Tiebout III 1996, Hino 2005, Pravosudov & Grubb 1999), nebo v rámci určitých vnitrodruhových podskupin, např. mezi pohlavími (Hogstad 2006, Tarvin & Woolfenden 1997, Dingemanse & de Goede 2004). Nejčastěji je dominance chápána jako vlastnost vztahu mezi dvěma jedinci, přičemž je tento vztah asymetrický, jedno ze zvířat druhé pravidelně odhání, supplant, zatímco druhé je pravidelně odháněno, supplanted. Zvíře odhánějící (vítězící) je označováno za dominantní, zvíře odháněné (prohrávající) za podřízené (Martin & Bateson 1993).

Obecně se předpokládá, že je život v hejně pro ptáky výhodný, a to pro všechny, dominantní i podřízené. To i vysvětluje, proč mnoho jinak nehejnových druhů v mimohnízdním období (v zimě) vytváří větší či menší hejna (Balph et al. 1979, Hogstad 2006). Mezi hlavní výhody hejna patří především snazší nalezení potravních zdrojů a účinnější obrana před predátory (Balph et al. 1979). Existence dominantní hierarchie ve skupině pak snižuje agresivitu mezi jednotlivými členy tím, že se ptáci naučí zhodnotit svou šanci zvítězit s konkrétním oponentem (Poisbleau et al. 2006b), což vede k tomu, že agresivní střety mezi jedinci podřízenými a dominantními jsou poměrně málo časté, neboť podřízený se dominantnímu raději vyhýbá a dominantní podřízeného nevnímá jako nebezpečného oponenta (Parker & Ligon 2002, Ketterson 1979).

Život ve skupině však není pro všechny členy hejna stejně výhodný (Zanette & Ratcliffe 1994), obecně se předpokládá, že je výhodnější pro jedince dominantní. Mezi nejčastěji popisované výhody dominance patří přednostní přístup k potravním zdrojům (Jenkins 1944, Stahl et al. 2001) a nižší riziko predace (Zanette & Ratcliffe 1994, Slotow & Rothstein 1995). S dominancí ale mohou být spojeny i některé nevýhody (tzv. costs of dominance, cena za dominanci), například silnější odpověď na stres (Poisbleau et al. 2005).

Existuje mnoho rankovacích metod, tedy metod pro stanovení dominantního postavení jedince v rámci sociální skupiny (tj. určení jeho pozice v hierarchii), ale tyto metody mohou poskytovat značně rozdílné výsledky, mimo jiné i proto, že každý ze zavedených rankovacích postupů předpokládá jiné vlastnosti dominantních vztahů a hierarchických systémů. Obecně lze říci, že každá z metod má své výhody a nevýhody,

přičemž vhodnost jejího použití se liší případ od případu. Žádná metoda není v literatuře jednoznačně přijata, z četných metodických srovnání vychází zpravidla jako nejlepší ta, která je v jiné studii označena za nespolehlivou (Albers & de Vries 2001, de Vries 1998, Boyd & Silk 1983, Jameson et al. 1999).

V této práci budou shrnuty nejpodstatnější metody studia dominance a dominantních hierarchií u ptáků, přičemž bude značná pozornost věnována zejména možným metodickým úskalím a postupům vedoucím k jejich zmírnění či odstranění.

II. Dominance a dominantní hierarchie

2.1 Koncept, definice, základní pojmy, vlastnosti

Dominanční vztahy mezi sociálně žijícími druhy zvířat poprvé popisuje Schjelderup-Ebbe ve své práci o kuru domácím (*Gallus gallus domesticus*) z roku 1922. Práce podává popisnou definici nově zavedeného parametru: jestliže jedinec *A* klove do jedince *B*, zatímco *B* mu oplácí jen zřídka či vůbec, pak je *A* dominantní nad *B* a *B* je podřízen *A* (Schjelderup-Ebbe 1922 ex Drews 1993). Až dodnes je pojem „peck order“, užívaný v této průkopnické práci, vesměs považován za synonymum později zavedeného termínu „dominance“ (nadřazenost, převaha – i v češtině se ale používá z angličtiny přejatý termín „dominance“).

Drews (1993) srovnal ve své práci 13 různých definic dominance. Po kritické analýze jejich vlastností (popisnost, schopnost předpovědi a schopnost vysvětlení), vzájemných podobností a odlišností, zavádí vlastní strukturální definici pojmu, která byla pro svou jednoduchost a výstižnost široce přijata (např. Jameson et al. 1999, de Vries 1998, Dingemanse & de Goede 2004):

Dominance je vlastnost opakovaných agonistických interakcí v rámci dvojice zvířat charakterizovaná ustáleným výsledkem ve prospěch konkrétního člena dané dvojice a ústupem jeho oponenta (oproti vystupňování konfliktu). Postavení opakovaného vítěze je dominantní, u opakovaného poraženého podřízené.

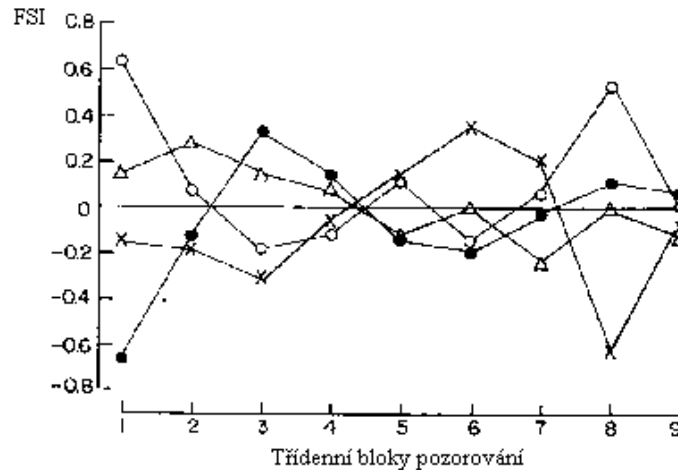
Vztahy v rámci dvojice zvířat (dyad) jsou tedy asymetrické a založené (udržované) na výsledku agonistických interakcí, konfliktních střetů (např. Martin & Bateson 1993). Z daného agonistického střetu vychází jeden ze zúčastněných jako vítěz (winner), druhý jako

poražený (loser). Je-li výsledek opakovaných interakcí ustálený (viz definice dominance, Drews 1993), je opakovaný vítěz označován jako dominantní (dominant), opakovaný poražený jako podřízený (subordinate). Agonistické chování dělíme na agresivní (aggressive) a podřízené (submissive) (Martin & Bateson 1993, Bernstein 1981, Drews 1993).

Dominanční status (dominance status) vypovídá o postavení jedince v rámci dané dvojice, dominantní rank (dominance rank) o jeho zařazení v hierarchii skupiny (Drews 1993). Dominanční hierarchie (dominance hierarchy) je pak celkové uspořádání jedinců ve skupině na základě jejich dominantních vztahů (Martin & Bateson 1993). Bernstein (1981) připomíná, že mezi zvířaty mohou být ustanoveny dominantní vztahy, aniž by to nutně vedlo ke vzniku hierarchie ve skupině. Hierarchii, tedy seřazení jedinců ve skupině na základě jejich dominantních ranků (číselného vyjádření umístění v hejně neboli schopnosti dominovat ostatním), považuje za neopodstatněnou abstrakci, asi v tom smyslu, že zvíře o ranku 7 v jedné skupině nemusí mít nic moc společného se zvířetem o ranku 7 z jiné skupiny, a že zvířata různých ranků mohou hrát podobné sociální role, stejně tak jako zvířata stejného ranku role různé (Bernstein 1981). V této práci ale bude hierarchie chápána poněkud odlišně: jako uspořádání jedinců v konkrétní sociální skupině na základě jejich dyadických dominantních vztahů charakterizované určitým stupněm stability a linearity (viz Martin & Bateson 1993, Boyd & Silk 1983). Z tohoto pohledu pak bude za neexistenci hierarchie považováno takové uspořádání ve skupině, které bude charakterizované extrémní nestabilitou dominantních vztahů (ranků jedinců) a/nebo velmi nízkým stupněm linearity (viz dále).

Absence hierarchie může mít podobu tzv. egalitarismu, kdy mají všichni její členové stejnou šanci zvítězit ve střetu s jakýmkoli oponentem (Singh et al. 2003), což de facto znamená neexistenci dominance jako takové. Častější je ale podoba extrémní nestability či nelinearity. Například Ronald Kalinoski (1975) ve své práci o vnitrodruhové a mezidruhové dominanci mezi hýly rudoprsými (*Carpodacus mexicanus*) a vrabci domácími (*Passer domesticus*) popsal extrémně nestabilní vztahy v rámci skupiny čtyř dospělých samců vrabce domácího (viz obr. 1). Ranky jednotlivých členů hejna vyjádřené dominantním indexem FSI (bude popsán později) kolísaly v čase tak, že každé ze zvířat bylo v určitou dobu pokusu nejvýše postavené a v jinou dobu nejnižší postavené, a to i přesto, že v konkrétní danou dobu byly dominantní vztahy mezi jedinci prokazatelně asymetrické. V právě takovém případě je oprávněné považovat dané hejno za hierarchii postrádající (Kalinoski 1975).

Absence hierarchie je u zde uvedeného příkladu vrabců domácích vlastností tohoto konkrétního hejna, nikoli druhu jako takového obecně. Důkazem toho může být jiná studie v zajetí držných čtyřčlenných hejn vrabců (dospělí samci, stejně v jako výše uvedené práci Kalinoskiho), kde byla ve všech případech (osm hejn) ustanovena lineární hierarchie (přímé pořadí jedinců od nejdominantnějšího k nejpodřízenějšímu), v některých hejnech pouze nebylo možné mezi sebou rozlišit dva nejnižší postavené (Poiani et al. 2000).

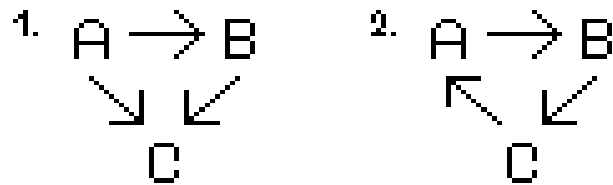


Obr. 1 Vnitrodruhová dominantní struktura u čtyřčlenného hejna samců vrabce domácího (*Passer domesticus*). V grafu jsou vyneseny indexy dominance FSI jednotlivých ptáků stanovené vždy v tří denních intervalech na základě vnitrodruhových agonistických interakcí. (V zajetí držené pokusné hejno kromě toho obsahovalo i čtyři samce hýla rudoprsého, *Carpodacus mexicanus*, interakce vrabců s nimi však nejsou součástí této analýzy.) Použité symboly (● ○ △ ×) označují jednotlivé členy hejna (podle Kalinoskiho 1975).

Je-li hierarchie ve skupině ustanovena, může být charakterizována dvěma základními vlastnostmi, linearitou (linearity) a strmostí (steepness) (de Vries et al. 2006). V dokonale lineární (linear) hierarchii musí být všechny triadické vztahy (v rámci každé trojice zvířat) transitivní (transitive), což znamená, že pokud jedinec *A* dominuje jedinci *B* a *B* dominuje jedinci *C*, pak jedinec *A* musí dominovat jedinci *C*, viz obr. 2 (Martin & Bateson 1993, Jameson et al. 1999, Bernstein 1981). Některé hierarchie jsou pouze blízké linearitě (near-linear), neboť obsahují zvraty (reversals), kdy podřízené zvíře zvítězí ve střetu s nadřízeným, netransitivní (cirkulární, kruhové) triadické vztahy a jedince shodného ranku (Martin & Bateson 1993, Jameson et al. 1999, Bernstein 1981, de Vries 1998, Lehner 1996).

Strmost hierarchie vypovídá o absolutní velikosti rozdílu mezi jedinci sousedících ranků v jejich schopnosti dominovat jiným (vítězit v agonistických střetech). Jsou-li tyto

rozdíly velké, označujeme hierarchii jako strmou (steep), jsou-li malé, pak ji označujeme jako pozvolnou (shallow) (de Vries et al. 2006). Han de Vries se spolupracovníky (2006) navrhli metodu kvantifikace strmosti dominantní hierarchie, která je založena na normalizovaných Davidových indexech (popis Davidova indexu v kapitole o dominantních indexech) a nabývá hodnot od 0 do 1 (de Vries et al. 2006).



Obr. 2 Schematické znázornění transitivních (1) a netransitivních (2) vztahů v rámci trojice jedinců (Bernstein 1981).

Další podstatnou vlastností dominantních vztahů je jejich stabilita, neměnnost v čase (Boyd & Silk 1983). Základními projevy nestabilních hierarchií jsou převraty v dominanci v rámci dvojice zvířat (dominantní člen dvojice se stává podřízeným a naopak, tzv. flip-flops), dlouhodobě vysoké počty zvrátů (reversals) a poměrně časté dominantní interakce. Piper (1995) popisuje takto nestabilní hierarchii u juvenilních strnadů bělohřdlých (*Zonotrichia albicollis*), konkrétně u ručně odchovaných mlád'at v přibližném věku 46 – 106 dní. Mlád'ata z každé ze čtyř sledovaných snůšek byla umístěna v samostatné venkovní kleci, přičemž dvě snůšky (tj. dvě pozorovaná hejna) sestávaly ze dvou mlád'at, jedna snůška ze tří a jedna ze čtyř mlád'at. Všechna čtyři hejna vykazovala překvapující nestabilitu dominantních vztahů v čase (Piper 1995).

2.2 Linearita hierarchie

Obvyklým postupem při určování dominantních ranků sociálně žijících zvířat je tvorba hierarchického pořádku, který je co nejbližší lineárnímu uspořádání (Appleby 1983, de Vries 1995). Dokonale lineární hierarchie jsou však poměrně vzácné, většinou se jedná o hierarchie linearitě blízké (Lehner 1996). Protože většina zavedených rankovacích metod už ze své podstaty produkuje lineární či téměř lineární uspořádání jedinců ve skupině, je vhodné se o míře linearity (síle dominantní hierarchie) studované skupiny zvířat přesvědčit některým z k tomu určených indexů (de Vries 1998, Lehner 1996, Singh et al. 2003).

Kendall (1962) zavedl test, který umožňuje porovnat podíl netransitivních triadických vztahů reálně pozorovaných ve skupině zvířat s takovým podílem těchto vztahů, který bychom předpokládali v sociální skupině o dané velikosti (N), jestliže by tyto cirkulární vztahy byly výsledkem náhody. V případě, že je reálně pozorovaný podíl netransitivních vztahů menší než předpokládá náhoda, můžeme hierarchii považovat za transitivní, tedy lineární (Appleby 1983).

Kendallův koeficient linearit K (původně značený jako ζ) je definován takto:

$$K = 1 - \left(\frac{d}{\text{max}d} \right), \text{ kde } d = \left\{ \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} \right\} - \frac{1}{2} \sum (S_i)^2$$

d – počet reálně pozorovaných cirkulárních triadických vztahů ve skupině

$\text{max}d$ – maximálně možný počet cirkulárních triadických vztahů ve skupině o N jedincích (dominanční matice velikosti $N \times N$)

N – počet jedinců ve skupině

S_i – součet řádky pro jedince i ve vztahové dominanční matici (viz obr. 3)

	A	B	C	D	E	F	G	Součet řádky (S_i)
A	-	1	1	1	1	1	1	6
B	0	-	1	1/2	1/2	0	0	2
C	0	0	-	1/2	1/2	0	1/2	1,5
D	0	1/2	1/2	-	0	1/2	1/2	2
E	0	1/2	1/2	1	-	0	1/2	2,5
F	0	1	1	1/2	1	-	1	4,5
G	0	1	1/2	1/2	1/2	0	-	2,5

Obr. 3 Příklad vztahové dominanční matice (jedinci A-G) a výpočtu S_i (počet jedinců podřízených jedinci i). Typy pozorovaných vztahů: 1 - jedinec v řádce dominuje jedinci ve sloupcu, 0 – jedinec ve sloupcu dominuje jedinci v řádce, 1/2 - neznámý vztah (podle Applebyho 1983).

Pro liché N platí, že $maxd = \frac{1}{24}(N^3 - N)$, pro sudé N pak $maxd = \frac{1}{24}(N^3 - 4N)$.

Test je méně spolehlivý pro matice, které obsahují neznámé dyadické dominantní vztahy. Koeficient nabývá hodnot od 0 (nepřítomnost linearity) do 1 (úplná linearita), v případě matice s vysokým podílem neznámých dominantních vztahů může dosáhnout až záporných hodnot (Kendall 1962 ex de Vries 1995, Kendall 1962 ex Appleby 1983, Appleby 1983, de Vries 1995).

Nejpoužívanější metodou pro zjištění míry linearity dominantní hierarchie je Landauův index linearity h . Narozdíl od Kendallovy koncepce cirkulárních triadických vztahů je index linearity h založen na počtu podřízených jedinců, kterým jednotlivá zvířata skupiny dominují (de Vries 1995). Index je definován takto:

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

n – počet zvířat ve skupině

v_a – počet zvířat, kterým jedinec a dominuje (odpovídá Kendallovu S_i)

$12/(n^3-n)$ – korekce pro výsledné hodnoty mezi 0 a 1

Index nabývá hodnot od 0 do 1, kde 0 znamená nelinearitu a 1 úplnou linearitu. Za linearitě blízkou hierarchii bývá zvykem považovat takovou, jejíž h je vyšší či rovno 0,9 (Landau 1951 ex Lehner 1996, Martin & Bateson 1993, de Vries 1995). Kendallův koeficient K pro lichá N je totožný s indexem linearity h , nicméně jej nelze použít v případě přítomnosti nerozhodných dominantních vztahů (tied relationships, dvojice jedinců A a B majících stejný počet vítězných a prohraných agonistických interakcí) (de Vries 1995, de Vries 1998).

Landauův index linearity se později stal předmětem kritické analýzy a doznal i několika úprav. Han de Vries (1995) zavedl index h' , který je průměrem Landauových indexů h (značených jako h_0) pro znáhodňované matice generované (např. 10 000×) z matice původní. Tento proces zpřesňuje odhad míry linearity hierarchie, neboť eliminuje možná zkreslení způsobená přítomností neznámých a/nebo nerozhodných vztahů v dominantní matici (de Vries 1995).

Za zmínku ještě stojí úprava indexu linearity h , která odstraňuje nepřesnost vznikající přítomností zvrátů (níže postavené zvíře zvítězí nad výše postaveným) v dominantní matici.

Inovace spočívá v nahrazení původní proměnné v_a výrazem d_a , kdy $d_a = \sum_{a=1}^n P_a$, přičemž P_a je podíl vítězných střetů jedince s určitým oponentem (Singh et al. 2003).

III. Metodika výzkumu

Pro studium dominančních hierarchií je klíčovým pojmem dominanční rank, chápaný jako vyjádření pozice daného zvířete v hierarchii skupiny. Určování individuálních dominančních ranků, tzv. rankování, je podstatou kvantifikace schopnosti jedince dominovat ostatním členům hejna, přičemž hierarchický systém skupiny je ve většině případů odvozován právě z těchto dominančních ranků, a to seřazením orankovaných jedinců, zpravidla od ranku nejvyššího (alfa jedinec, nejvýše postavený) k ranku nejnižšímu (omega jedinec, nejniže postavený) (podle Bernsteina 1981).

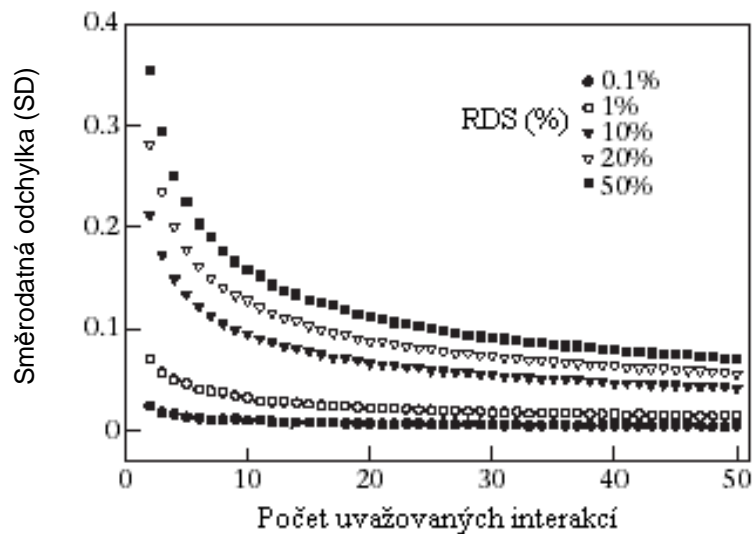
3.1 Dominanční rank

Stanovený dominanční rank jedince může být trojího typu: nominální, ordinální či kardinální. Nominálním rankem se rozumí rozřazení zvířat ve skupině do dominančních kategorií, které sdružují podobně dominantní jedince skupiny. Příkladem mohou být následující tři kategorie: vysoce postavený, high-ranking, středně postavený, mid-ranking, a níže postavený, low-ranking (Mennill et al. 2003, Mennill et al. 2004). Ještě obecnější členění má podobu kategorií dvou: nejvýše postavené zvíře versus zbývající členové hejna, podřízení (Lange & Leimar 2001), nebo ptáci dominantní versus podřízení (Krams 2000).

Ordinální rank je vlastně pořadovým číslem jedince v rámci lineární hierarchie. Obvykle je nejvýše postavenému jedinci ve skupině přiřazen rank 1 (alfa pozice), jedinci pod ním rank 2 (beta pozice), atd. Nejniže postavené zvíře pak má rank N (N je počet jedinců ve skupině) a zaujímá tzv. omega pozici v hierarchii (např. Bernstein 1981). Metoda zvaná Peck Order, o níž bude pojednáno později, poskytuje ordinální rank jedince jakožto svůj primární výstup. Ostatní dominanční indexy poskytují hodnoty pomocné, jejichž seřazením (zpravidla od nejvyšší k nejnižší) dostaneme ordinální ranky zvířat v dané skupině. Principiálně totožné je přiřazování skóre od 0 (nejvíce podřízený) do 1 (nejvíce dominantní), kdy jsou ostatní zvířata hejna mezi tyto krajní hodnoty seřazena v konstantní „vzdálenosti“ $1/(N-1)$. Například

pro sedmičlenné hejno pak mají ranky tyto hodnoty: 0; 0,17; 0,33; 0,50; 0,67; 0,83; 1,0 ($1/(7-1) = 1/6 \approx 0,17$) (McGowan et al. 2006).

Kardinální rank zahrnuje informaci o tom, „jak moc“ je určitý jedinec dominantní nad jiným, tedy rozdíl v dominanci na určité stupnici. Jeho nespornou výhodou je především to, že umožňuje spolehlivé testování možných korelací mezi mírou dominance jedince a jinou kvantifikovatelnou biologickou proměnnou pomocí parametrických statistických metod (Boyd & Silk 1983). Tato schopnost je logickým důsledkem toho, že kardinální rank (oproti ordinálnímu) je veličinou mající konkrétní rozměr na číselné škále (oproti „skokovým“ hodnotám ordinálního rankování), což je vlastnost společná s ostatními biologickými faktory. Například hmotnost měříme v násobcích g, velikost v násobcích cm, agresivitu v počtech iniciovaných střetů, atd., nikoli pomocí údajů typu „druhý nejtěžší v hejně, čtvrtý největší, pátý v počtu iniciovaných střetů, atd.“. Jinými slovy se v obou případech jedná o veličiny ze statistického hlediska spojitě (oproti diskrétnímu ordinálnímu rankování). Tři nejznámější a nejpoužívanější metody pro stanovení kardinálních ranků, Elo-rating (Elo 1961, Elo 1978), metoda Roberta Boyda a Joany Silk (1983) a BBS (Batchelder et al. 1992) budou popsány později.



Obr. 4 Závislost velikosti směrodatné odchylky (SD) dominančního indexu na počtu uvažovaných interakcí při rankování různě dominantních jedinců v hejně. Index RDS (popis v textu) je vyjádřen v procentech (vynásobení stem). Graf ukazuje průběh závislosti pro 5 různě dominantních zvířat, od ranku extrémního (0,1%) až po rank střední (50%). Graf pro ranky 50% až 100% by byl k tomuto symetrický a není znázorněn (Poisbleau et al. 2006b).

Stanovení dominantních ranků v rámci skupiny zvířat je pro některé ranky, tj. pozice v hierarchii hejna, obtížnější než pro jiné. Tento aspekt rankování je diskutován v práci srovnávající spolehlivost dvou rankovacích metod, relativního dominantního skóre (RDS, popis v kapitole o dominantních indexech) a reorganizaci dominantní matice podle de Vriese a jeho spolupracovníků (1993), kterýžto postup je popsán v kapitole o speciálním softwaru (program MatMan). Práce mimojiné dokázala, že stanovení ranků extrémních (velmi dominantní či velmi podřízená zvířata) je mnohem snazší než stanovení ranků u středně postavených členů hejna, což je způsobeno tím, že ke spolehlivému orankování jedinců středně postavených je potřeba více zaznamenaných agonistických interakcí. Matematickou simulací provedenou na dominantním indexu RDS (počet vítězství dělený celkovým počtem interakcí daného jedince) byla dokázána pozitivní korelace mezi počtem uvažovaných interakcí, na jejichž základě byl index odhadnut, a přesností odhadnutého ranku, viz obr. 4 (Poisbleau et al. 2006b).

Příkladem metodických těžkostí tohoto typu může být studie zabývající se vztahem mezi dominancí a kvalitou obsazeného teritoria u ústřičníků velkých (*Haematopus ostralegus*). Ptáci byli rankováni v rámci tříčlenných (pohlavně uniformních) v zajetí držných hejn. Nejvýše postavené zvíře šlo určit u všech skupin bez problémů, ale určení ranků dvou podřízených jedinců bylo někdy méně jednoznačné, zvláště bylo-li jejich vzájemných agonistických interakcí zaznamenáno málo (Bruinzeel et al. 2006).

3.2 Počáteční metodický postup (od pozorování k matici)

Pět prvních, základních metodických kroků pro studium dominance ve skupině zvířat výstižně shrnují Boyd a Silk (1983):

1. určení prvků chování, které jsou u daného druhu spojeny s projevy dominance a submisivity
2. stanovení způsobu jednoznačného rozlišení mezi vítězi a poraženými v rámci dyadických agonistických interakcí
3. získání relevantních dat pozorováním zvoleného chování spojeného s dominancí
4. detekce ustáleného směru výsledků dyadických dominantních interakcí
5. sestavení dyadické interakční matice

Jednotlivé body tohoto všeobecného postupu jsou předmětem zevrubné analýzy v následujícím textu.

3.2.1 Chování spojené s dominancí

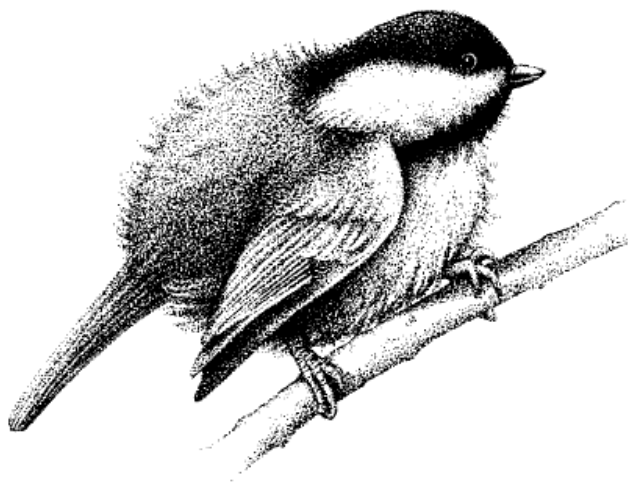
Prvním předpokladem úspěšného studia dominance v ptačím hejně je vhodně zvolené agonistické chování, z jehož pozorování a záznamu bude hierarchie ve skupině odvozována. Každý z popsaných typů chování má obvykle dvě vzájemně se doplňující formy, jednu typickou pro jedince dominantní, druhou pro jedince podřízené. Mezi základní kategorie agonistického chování patří především tyto (Hogstad 2006, Piper 1995, Kalinoski 1975, Poisbleau et al. 2005):

1. pronásledování (chasing) / ústup (retreat) – rychlý sled opakovaného zahánění podřízeného jedince dominantním zvířetem, honění
2. vytlačení (displacement) / vyhnutí se (avoidance) – odehnání podřízeného jedince dominantním, který obsadí jeho místo
3. projevy otevřené agrese – souboj (fight), klování (pecking), útok (attack)
4. hrozba (threat display)

Jak zdůrazňuje Lehner (1996), je nezbytné sledované prvky chování nejdříve co nejpřesněji popsat. Jen v málokteré původní práci však na detailnější popis sledovaných prvků chování narazíme, často autoři uvádí jen výčet obecných typů agrese (viz výše uvedené kategorie), popřípadě se stručným vysvětlením. Například Mateos a Carranza (1997) ve své práci o dominanci mezi samci bažanta obecného (*Phasianus colchicus*) podávají tento komentovaný seznam sledovaného chování: 1) vytlačení, kdy jedno zvíře ustoupí před jiným, které se k němu bez viditelného projevu agrese přiblížilo; 2) tři typy hrozeb: přiblížení se k oponentovi se vztyčenou hlavou a ocasem (walk threat), přerušované klování do země (peck threat) a nastavení se k oponentovi bokem (lateral strut); 3) klování, tedy agresivní útok zobákem, obvykle mířený na oponentovu hlavu; 4) pronásledování, kdy útočník běží směrem k ustupujícímu protivníku.

Asi nejpozoruhodnějším typem agonistických interakcí jsou hrozby. Jedná se o bezkontaktní komunikaci mezi jedinci, kdy zvířata užívají svého volání a nejrůznějších vizuálních signálů k zastrašení ostatních (Torda et al. 2004). Asi nejznámější vokální ptačí

hrozbou je kokrhání kohoutů *Gallus gallus* (Parker & Ligon 2002). Jako příklad vizuální hrozby může posloužit jeden z výhrůžných postojů mnoha sýkorovitých ptáků (Paridae), tzv. hrozba načepýřením, the body ruffling display (viz obr. 5), charakterizovaná jako „extrémní načepýření opeření na hrudi a zádech, někdy doprovázené částečným roztažením křídel“ (Piaskowski et al. 1991). Obecně jsou hrozby nápadně stereotypní a repertoár jednoho druhu nezřídka zahrnuje vícero výhrůžných postojů. Výjimečné nejsou ani hrozby společné několika ptačím druhům (Hurd & Enquist 2001).



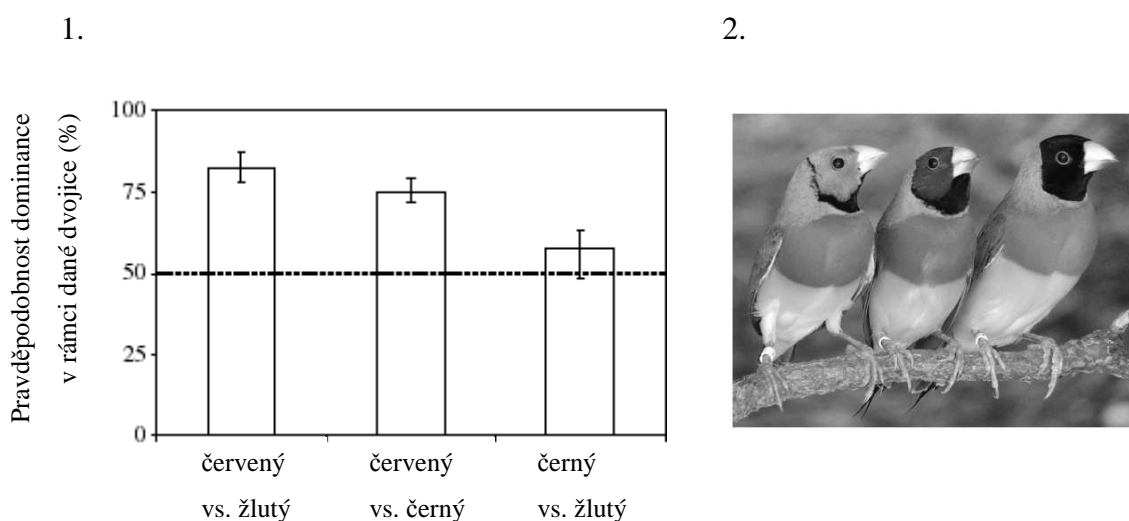
Obr. 5 Hrozba načepýřením u americké sýkory černohlavé, *Poecile atricapillus* (Piaskowski et al. 1991).

Projevy agrese a submisivity ale nejsou ani zdaleka tím jediným možným, i když bezesporu hlavním, měřítkem dominance. Některé biologické proměnné (především nejruznější morfologické znaky, věk a pohlaví) jsou u mnoha druhů silně korelovány s dominantním rankem, čímž podporují hypotézu považující dominantní hierarchii za předem determinovanou rozdílností vzhledu jednotlivých zvířat ve skupině (Piper 1995, Balph et al. 1979). Tyto vlastnosti spojené se schopností dominovat ostatním jsou na zvířeti dobře patrné a jedná se tudíž o jakési vlastní vyjádření svého „předurčeného“ dominantního postavení (hypotéza signalizace sociálního statutu), které by mělo napomoci rychlejšímu a snazšímu ustanovení hierarchie snížením počtu (či jejich závažnosti) k tomu potřebných střetů (Piper 1995, Rohwer 1985 ex Slotow et al. 1993).

Mezi nejčastěji studované morfologické znaky silně korelované s dominantním rankem (a mající tedy povahu signálů sociálního statutu) patří variabilita ve zbarvení peří, velikost odznaku (badge, chest bib) a tělesná velikost. Příkladem studie vztahu dominance a

barevného polymorfismu je práce o amadinách Gouldové (*Erythrura gouldiae*), u kterých se vyskytují tři nezávislé barevné varianty, se žlutou, s červenou a s černou hlavou, přičemž červenohlaví samci jsou nejdominantnější a žlutohlaví nejméně dominantní, viz obr. 6 (Pryke & Griffith 2006).

Méně prokazatelný je vztah dominantního ranku a variabilního zbarvení například u modrušky lesní (*Tarsiger cyanurus*), kde mají nedospělí samci (1-2 roky) olivově hnědou hlavu a záda, zatímco samci dospělí (3 roky a více) mají tyto partie zbarveny modře. V práci testující předpoklad dominance modrých samců nad olivovými skončilo pouze 15 z 24 střetů vítězstvím modrého samce, 6 střetů vyhráli samci olivoví a 3 střety skončily nerozhodně (Morimoto et al. 2005). Obecně lze říci, že se téma souvislosti barevného polymorfismu, dominance a signalizace sociálního statutu těší značnému vědeckému zájmu (např. Balph et al. 1979, Ketterson 1979, Mennill et al. 2003, Pryke & Andersson 2003, Watt et al. 1984).



Obr. 6 Dominanční vztahy mezi různě zbarvenými samci amadiny Gouldové, *Erythrura gouldiae* (1), a tři barevné varianty téhož druhu (2). Ad 1: Pravděpodobnost (v %), že prvně zmíněný člen dvojice bude ve dvojici dominantní nad druhým zmíněným, tj. červený samec nad žlutým, červený nad černým a černý nad žlutým (zleva doprava). V grafu jsou znázorněny 95% intervaly spolehlivosti a linie 50%, tj. rozhraní, kdy mají oba oponenti stejnou šanci ve dvojici dominovat. Ad 2: Tři formy zbarvení hlavy u samců *Erythrura gouldiae*, žlutá, červená a černá (zleva doprava) (Pryke & Griffith 2006).

Hypotéza o korelaci velikosti odznaku s dominantním rankem jedince byla v poslední době testována například u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) a vrabce polního (*Passer montanus*). U sýkor měli samci černé hrdelní odznaky prokazatelně větší než samice, ale mezi

dominantními a podřízenými samci se velikost tohoto odznaku nelišila. Černá „čepička“ na hlavě měla u samců a samic srovnatelný rozsah a její velikost se prokazatelně nelišila ani mezi samci různých dominantních ranků (Mennill et al. 2003). U vrabců vykazovalo korelaci mezi dominantním rankem a velikostí černého hrdelního odznaku pouze jedno ze tří testovaných hejn (Torda et al. 2004). Mnohem jednoznačněji byla korelace mezi velikostí odznaku a dominantním rankem prokázána například u čížka lesního, *Carduelis spinus* (Senar et al. 2000), a vrabce domácího, *Passer domesticus* (Hein et al. 2003). U čížků byla sledována souvislost mezi velikostí samčího černého hrdelního odznaku a rychlostí metabolismu. Pro 12 ptáků (z celkových 24) byla na základě jejich agonistických interakcí ve společné kleci stanovena hierarchie, kteréžto pozorování mělo potvrdit výsledky z předchozích prací, kde byla velikost odznaku pozitivně korelována s dominancí, což se také potvrdilo. To umožnilo použití velikosti odznaku pro určování sociálního statutu u ostatních sledovaných ptáků (Senar et al. 2000). U volně se pohybujících individuálně označených samců vrabce domácího byly po dobu dvou po sobě jdoucích nehnízdnicích období (od listopadu do února) zaznamenávány agonistické interakce na krmítkách, přičemž do analýzy byly pro zvýšení počtu pozorovaných interakcí zahrnuty i interakce označených jedinců s neoznačenými. Dominanční ranky byly stanoveny na základě podílu vítězných interakcí ze všech interakcí, kterých se daný jedinec zúčastnil. Dominanční rank jedince byl prokazatelně korelován s velikostí odznaku (Hein et al. 2003).

U mnoha druhů se podařilo prokázat úzkou souvislost mezi dominancí a věkem (velikostí) a/nebo pohlavím. Nejčastěji se jedná o dominanci samců nad samicemi a dospělých nad mladými, což je typické mimojiné i pro strnada zimního, *Junco hyemalis* (Leary et al. 1999), sýkoru lužní, *Parus montanus* (Lahti et al. 1998), či sýkoru koňadru, *Parus major* (Krams 2002). Poměrně vzácnými výjimkami z této obecné tendence jsou hýl obecný, *Pyrrhula pyrrhula*, kde dominují samice nad samci (Hogstad 2006) a sněhule severní, *Plectrophenax nivalis*, kde dominují nedospělí jedinci dospělým (Smith & Metcalfe 1997).

Z hlediska metodiky, která je hlavním předmětem této práce, je klíčové to, že některé z těchto silně korelovaných proměnných lze využít pro stanovení dominantního ranku jedince. V práci hledající možnou korelaci mezi rychlostí úniku před predátorem a dominantním rankem jedince (velikost, hmotnost) u sýkory koňadry (*Parus major*), byli použiti dospělí samci a mladé samice, tedy dvě snadno rozlišitelné skupiny definovaného ranku (Krams 2002).

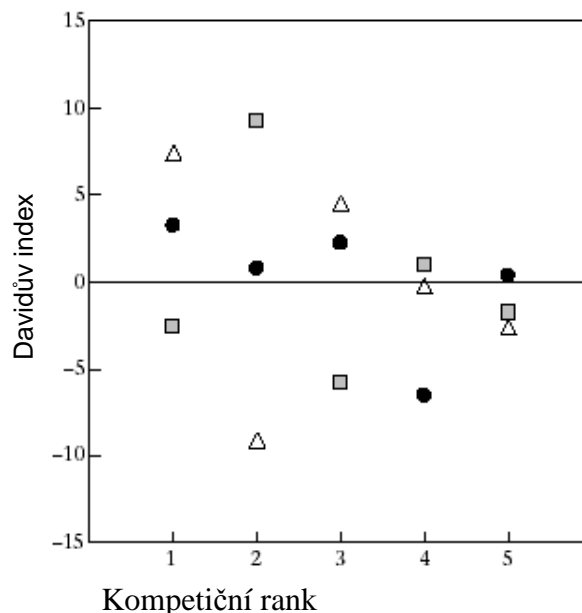
Parker a Ligon (2002) ve své práci na kuru bankivském (*Gallus gallus*) zjišťovali, zda dominantní samci zaútočí spíše na samce též dominantního než na podřízeného (testování hypotézy „like-versus-like aggression“, viz níže). Pokusným dominantním samcům byli v jednu chvíli nabídnuti dva oponenti různých ranků, přičemž se sledovalo, na kterého z nich zvíře zaútočí. Za dominantní byla považována kokrhající zvířata (kokrhání, tedy dominantní chování, bylo indukováno u vybraných samců jejich sociální izolací) a zvířata s velkým hřebínkem. Zajímavým poznatkem je to, že sami kohouti považovali za dominantní pouze ty oponenty, u kterých se vyskytovaly oba znaky zároveň (Parker & Ligon 2002).

Jako další příklad metodického využití s dominancí korelovaných faktorů může posloužit práce Vladimira Pravosudova a jeho spolupracovníků (1999), ve které testovali předpoklad nižší tvorby tukových zásob u dominantních (stálejší přísun potravy, viz hypotéza prioritního přístupu ke zdrojům), oproti podřízeným jedincům. Pro sýkoru karolinskou (*Poecile carolinensis*) a sýkoru rezavobokou (*Baeolophus bicolor*) uvažovali čtyři nominální kategorie dominance: dospělí samci > mladí samci > dospělé samice > mladé samice (od nejvíce dominantních k nejvíce podřízeným). Pro brhlíka běloprsého (*Sitta carolinensis*) uvažovali pouze dvě dominantní kategorie: samci > samice (Pravosudov et al. 1999).

K těmto alternativním metodám rankování je ale nutné poznamenat, že mohou vést teoreticky i k tomu, že asymetrie vztahu mezi dvěma jedinci je pouhopouhým důsledkem jejich morfologické rozdílnosti a dominance v pravém slova smyslu (ustálený výsledek agonistických interakcí dvojice zvířat jako důsledek jejich minulých střetů) zde neexistuje (Bernstein 1981). V práci o dominantním systému sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) sami autoři vyslovují obavu, že dominance samců nad samicemi je výsledkem rozdílné velikosti mezi pohlavími (Tarvin & Woolfenden 1997). Sledování průběhu a výsledků agonistických interakcí se z tohoto pohledu zdá pro studium dominance jako metoda vhodnější.

Na závěr této kapitoly je potřeba poznamenat, jak připomínají Boyd a Silk (1983), že hierarchie odvozené z různého chování nemusí být shodné. Martin a Bateson (1993) uvádějí jako možný příklad takové odlišnosti hierarchii založenou na interakcích souvisejících s potravou a hierarchii odvozenou z konkurenčního boje o sexuální partnery. Jako konkrétní příklad odlišného rankování vzniklého v důsledku sledování různých veličin zde může posloužit již výše zmíněná studie na amadinách Gouldové, *Erythrura gouldiae*, kde na základě agonistických interakcí souvisejících s potravou a preferovaným místem sezení

(dominantní nahoře) dominovali červenohlaví samci černohlavým, obě tyto skupiny pak žlutohlavým. Navzdory tomu to ale byli právě žlutohlaví samci, kteří začali ve většině pokusů žrát jako první, což by vlastně při hodnocení pomocí tohoto kritéria znamenalo jejich dominanci (Pryke & Griffith 2006). Další příklad nekorelace mezi dvěma dominantními ranky uvádí ve své studii o vztahu dominance a učení u špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) Boogert se svými spolupracovníky (2006). Pro každé ze tří sledovaných v zajetí držených hejn o pěti členech bylo použito dvojího rankování: 1) na základě agonistických střetů, 2) na základě celkového času, po který se jedinci podařilo okupovat zdroje potravy (žraní) a vody (koupání), pořadí začátku žraní a množství sežrané potravy. Dvě různá rankování však poskytovala značně odlišné výsledky, viz obr. 7 (Boogert et al. 2006).



Obr. 7 Vztah mezi rankem agonistickým, tj. Davidovým indexem (bude popsán v kapitole o dominantních indexech), a rankem kompetičním, založeným na schopnosti okupovat zdroje, pro 3 pětičlenná hejna špačka obecného (*Sturnus vulgaris*). Různé symboly (△ □ ●) značí členy různých hejn. Vysoký Davidův index značí dominantní jedince (Boogert et al. 2006).

Cílené srovnání dvou různých hierarchií (sestavěných na základě sledování odlišného chování) provedl i McGowan se svými spolupracovníky (2006) v práci o vlivu dominance jedince na jím zaujímané místo na hřadě u mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*). Pro rankování jedinců v hejnech bylo použito těchto dvou chování: 1) klování (pecking) během sesedání se na hřad, 2) interakce u potravy. U sedmdesáti ptáků (odpovídá devíti hejnům ze třinácti studovaných) se podařilo stanovit dominantní ranky založené na obou

sledovaných agonistických projevech, přičemž pro všechny ptáky byly tyto dva ranky prokazatelně korelované (McGowan et al. 2006).

Obecným trendem v pracích zabývajících se dominancí je jednotné rankování (na základě zvoleného chování) všech studovaných zvířat. Výjimkou je v tomto směru práce na křepelce japonské, *Coturnix japonica*, kde byly v různých stádiích ontogenetického vývoje (vylíhlá ptáčata, mladí, dospělí) sledovány různé prvky chování spojené s dominancí (Nol et al. 1996). V takovém případě je nastíněná nejednotnost rankování nutností, neboť se různě staří ptáci ve svém chování výrazně liší. Ve výše zmíněné studii musely být v rámci dospělých jedinců z důvodu odlišného chování dokonce vytvořeny dvě různě rankované skupiny, samci a samice. Autorky diskutují i možné ovlivnění svých výsledků tímto rozdělením kategorie dospělých ve dvě: „dominance definovaná jako vítězné střety (případ samic) může být vlastností více podléhající dědičnosti než dominance definovaná jako iniciovaná agrese (případ samců)“ (Nol et al. 1996).

3.2.2 Agonistické interakce, vítěz vs. poražený

Klíčovým prvkem analýzy dominančních a hierarchických vztahů ve skupině zvířat je dyadická interakce ve smyslu agonistického střetu dvou protivníků. Popisnou definici agonistického střetu udávají Smith a Metcalfe (1997) ve své práci o sněhuli severní (*Plectrophenax nivalis*): přiblížení jednoho jedince, které způsobí ústup jiného, nebo přiblížení jednoho jedince k jinému, který jej odežene. To odpovídá používaným termínům zahrnutí, supplant, a vytrvání, hold-off (Hein et al. 2003). Obecnější a širší je definice ze studie o berneškách bělolících (*Branta leucopsis*): přímá konfrontace mezi dvěma ptáky nabývající veškerých možných podob agresivní interakce, od hrozby až po aktivní pronásledování (Stahl et al. 2001). Na výše uvedených příkladech je velmi dobře patrné, že definice agonistické interakce velmi úzce souvisí s tím, jaké chování spojené s dominancí je použito pro analýzu dominanční struktury hejna v té které dané studii.

Rozhodnutí, kdo z dyadického agonistického střetu vyšel jako vítěz a kdo jako poražený, je závislé na typu pozorované interakce. Vítězem může být kupříkladu ten, kdo vyvolá hrozbou či útokem u svého oponenta submisivní postoj nebo ústup (Lindström 2004), ten, kdo získá potravu, jež byla předmětem sporu (McGowan et al. 2006), ten, kdo zůstane po střetu na krmítku (Lange & Leimar 2001), nebo ten, jehož oponent se otočí a odejde či odběhne (Poisbleau et al. 2006a).

Agonistické střety by měly být dyadické, v rámci dvojice zvířat, to jest bez účasti ostatních členů hejna (Singh et al. 2003). Pouze nemají-li ostatní přítomní na průběh střetu přímý vliv, můžeme výsledek této interakce považovat za spolehlivou informaci o dominantním vztahu mezi těmito dvěma jedinci. Některé studie referující o dominanci v ptačích hejnech dokonce pracují s nucenými párovými interakcemi, kdy postupné umístování všech možných dvojic oponentů do samostatné klece přináší informaci o jejich dominantním vztahu (např. Ramsay & Ratcliffe 2003, Pryke & Andersson 2003, Lindström 2004). Otázkou pak ale zůstává, zda takto „vypreparované“ dominantní vztahy odpovídají těm skutečným, hejnovým, a odrážejí tedy hierarchický systém skupiny (viz Verbeek et al. 1999). V podobném kontextu Irwin Bernstein (1981) poznamenal, že „skupina není pouhým shromážděním dvojic“.

V této kapitole je také potřeba zmínit fenomény známé jako efekt vítěze (winner effect) a efekt poraženého (loser effect). Efekt vítěze je definován jako zvýšená pravděpodobnost výhry v čase T způsobená předchozími vítězstvími v časech $T-1$, $T-2$, atd., efekt poraženého pak jako zvýšená pravděpodobnost prohry v čase T způsobená předchozími prohrami v časech $T-1$, $T-2$, atd. (Dugatkin 1997). To znamená, že výsledek dřívější agonistické interakce může ovlivnit chování jedince v interakcích následujících (Chase et al. 1994), což je ve značném rozporu s všeobecně rozšířeným předpokladem mnoha rankovacích metod, totiž nezávislosti jednotlivých dyadických interakcí (viz např. Boyd & Silk 1983, Jameson et al. 1999, de Vries 1998).

Dugatkin (1997) na matematickém modelu využívajícím skórování jedinců pomocí jejich RHP (resource holding power, volně přeloženo jako schopnost přivlastnit si zdroje), tj. míry korelované s individuální schopností boje, ukázal, že oddělení efektu vítěze od efektu poraženého má významný dopad na typ výsledné hierarchie ve skupině. Uvažujeme-li pouze efekt vítěze, výsledkem je stabilní hierarchie jedinců se snadno rozlišitelnými ranky. Uvažujeme-li naproti tomu pouze efekt poraženého, alfa jedinec bude vždy dobře odlišitelný, ale ranky jedinců ve zbytku skupiny budou z důvodu nedostatku agonistických interakcí s velkou pravděpodobností nejasné. Z tohoto důvodu Dugatkin považuje efekt poraženého za významnější (Dugatkin 1997).

Podobný model přinesl při zakomponování prvku individuálního rozpoznávání mezi jedinci nečekaný výsledek: uvažujeme-li existenci schopnosti individuálního rozpoznávání v rámci sledované skupiny, tato schopnost „odfiltruje“ efekt poraženého i efekt vítěze, což vede k hierarchii podobné té, která vznikne bez působení zmíněných efektů. Tento závěr je tak v

rozporu s obecně přijímanou představou individuálního rozpoznávání jakožto stabilizujícího prvku hierarchií (Dugatkin & Earley 2004).

Oba efekty jsou diskutovány i v pracích na reálných zvířatech, například u ryby slunečnice pestré (*Lepomis gibbosus*) byl názorně popsán průběh efektu vítěze v čase (Chase et al. 1994). Příkladem takové práce u ptáků je studie Wendy Jackson (1991) na strnadu zimním (*Junco hyemalis oregonus*), která odhalila dva navzájem propojené aspekty související s efektem vítěze, které mohou mechanismus fungování efektu alespoň z části osvětlit: 1) iniciátoři následujících interakcí (po interakci vítězné) téměř vždy vítězí, 2) iniciátorem je většinou jedinec, který má velkou šanci v dané interakci zvítězit (Jackson 1991).

Kromě požadavku dyadické povahy agonistických střetů je ještě potřeba zmínit další dva požadavky týkající se interakcí, z nichž má být odvozeno co možná nejpřesnější rankování jedinců: 1) co největší počet zaznamenaných střetů, 2) záznam agonistických interakcí mezi všemi možnými dvojicemi zvířat ve skupině (Singh et al. 2003). To může být ovšem značný problém, neboť jak konstatuje de Vries (1998), je velmi nepravděpodobné, že by byl počet střetů nezávislý na dvojici zvířat. Takže se může stát, že některé dvojice spolu budou interagovat hodně, jiné méně, a některé dokonce vůbec.

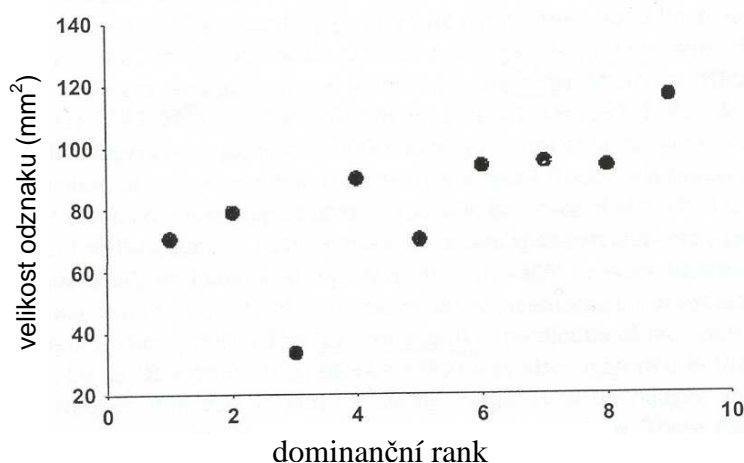
To úzce souvisí s hypotézou zvanou „like-versus-like aggression“ (volně přeloženo jako agrese podobného vůči podobnému), která předpokládá, že dominantní jedinci budou interagovat s jedinci též dominantními více než s podřízenými (Rohwer & Rohwer 1978 ex Slotow et al. 1993). Tato teorie byla mnohokrát prakticky ověřována, často v souvislosti s teorií signalizace sociálního statutu, jako například v již dříve zmiňované práci Parkera a Ligona (2002) na samcích kura bankivského (*Gallus gallus*), kde si dominantní samci pro agonistický střet skutečně vybírali spíše dominantního oponenta oproti podřízenému (v patnácti případech z devatenácti pokusů).

U vrabce polního (*Passer montanus*) byl studován vztah mezi dominantním rankem, velikostí černého hrdelního odznaku a frekvencí agresivních interakcí v rámci tří kategorií dvojic: oba ptáci s velkým odznakem, VV (velikost průměrná či větší), oba ptáci s malým odznakem, MM (velikost menší než průměrná), a jeden pták s malým a druhý s velkým odznakem, MV. Pouze v jednom ze tří testovaných hejn (viz obr. 8) se podařilo prokázat korelaci mezi velikostí odznaku a dominantním rankem jedince, v tomto hejně se také prokazatelně lišila frekvence agrese v závislosti na typu dvojice: nejvyšší byla u dvojic VV,

střední u dvojic MM a nejnižší u MV, což odpovídá hypotéze „like-versus-like aggression“ (Torda et al. 2004).

Hypotézu podporují i výsledky práce na barevně polymorfních modruškách lesních, *Tarsiger cyanurus*, kde byly interakce pozorované v rámci barevně heterogenních dvojic výrazně méně agresivní oproti dvojicím homogenním (Morimoto et al. 2005). Naproti tomu se u strnada střešního (*Zonotrichia leucophrys gambelii*), kde dospělí samci dominují nedospělým, míra agresivity v zajetí držených dospělých samců vůči vetřelci (cizí samec přidáný do klece) v závislosti na jeho věku nelišila (Slotow et al. 1993).

1.



2.

Typ dvojice	Počet střetů na dvojici (průměr ± SD)	Počet dvojic daného typu
MM	7,8 ± 5,9	6
MV	6,8 ± 5,5	20
VV	11,8 ± 6,2	10

Obr. 8 Korelace mezi dominantním rankem jedince a velikostí jeho odznaku (1) a míra agresivity v rámci různých typů dvojic oponentů (2) u vrabce polního, *Passer montanus*. Ad 1: Souvislost mezi velikostí odznaku a dominantním rankem jedince v devítičlenném hejně (sledování zvířat v zajetí). Nejvíce podřízený jedinec má rank 1, nejdominantnější 9. Ad 2: Míra agresivity, vyjádřená jako průměrný počet střetů na dvojici, pro dva oponenty s malým odznakem, MM (6 takových dvojic), pro dvojici smíšenou, jeden oponent s malým a druhý s velkým odznakem, MV (20 takových dvojic) a pro dva oponenty s velkým odznakem, VV (10 takových dvojic). Graf i tabulka se vztahují k hejnu, pro které vyšly obě korelace prokazatelně, viz popis práce v textu (podle Tordy et al. 2004).

Požadavku co největšího možného počtu zaznamenaných agonistických interakcí je možné dostat pomocí dlouhého pozorovacího období, což s sebou ale může nést komplikaci v podobě možné změny hierarchie během pokusu, kterýžto problém bude podrobněji rozveden v kapitole o sběru dat. Požadavku záznamu agonistických střetů u všech možných dvojic ve skupině není možné vždy dostat, ale existují způsoby, jak se s přítomností neznámých dyadických vztahů při analýze dominantní hierarchie vyrovnat, což je jedním z témat kapitoly o dominantní matici.

Ve skutečnosti existují dva možné výsledky agonistického střetu, přičemž jedním z nich je výhra jednoho z oponentů a současná prohra druhého, druhým pak shoda (tie, drawn). Příkladem shody, nerozhodného výsledku interakce, může být to, že si oba ptáci udrží přístup ke zdroji, jenž byl předmětem sporu, nebo se oba od zdroje vzdálí (Albers & de Vries 2001, Smith & Metcalfe 1997).

Existují práce, kde kategorie vítěz vs. poražený splývají s kategoriemi dominantní vs. podřízený. Důvodem je nedostatek zaznamenaných párových interakcí, což je jeden z hlavních metodických problémů studií na volných zvířatech. Často je pro danou dvojici zvířat zaznamenán pouze jediný střet, jehož vítěz je tedy považován za dominantního a poražený za podřízeného (např. Morimoto et al. 2005, Smith & Metcalfe 1997). To může vést ke značnému zkreslení daného dyadického dominantního vztahu, potažmo i celého hierarchického uspořádání skupiny.

3.2.3 Sběr dat

V této kapitole budou popsány některé konkrétní metodické aspekty uspořádání pokusu pro studium dominance v ptačích hejnech. Existují v zásadě dva základní typy uspořádání pozorování, a to pozorování volných zvířat v přírodě a pozorování z přírody odchycených zvířat v zajetí. Oba typy studií mají svá specifika, výhody i nevýhody, a rozhodnutí, který z nich bude v té které studii použit, závisí především na povaze studovaných veličin s dominancí souvisejících. S dominancí související, korelované biologické faktory lze obecně rozdělit do dvou skupin: na dominanci závislé, dependent, a na dominanci nezávislé, independent (Bernstein 1981). V případě prvních je pak dominance proměnnou vysvětlující (z povahy dominance lze usuzovat na povahu závislého faktoru), v případě druhém je dominance proměnnou vysvětlovanou (na povahu dominance lze usuzovat z povahy nezávislého faktoru) (podle Bernsteina 1981).

Z veličin na dominanci závislých jsou studovány především tyto: antipredační chování (např. Krams 2002, Lange & Leimar 2001, Slotow & Rothstein 1995, Pravosudov & Grubb 1999), epigamní chování a reprodukční strategie (např. Leonard & Weatherhead 1996, Zuk et al. 1998, Mateos & Carranza 1999), potravní chování (např. Leary et al. 1999, Stahl et al. 2001) a agresivita (např. Torda et al. 2004, Hein et al. 2003). Z veličin na dominanci nezávislých jsou to především tyto: věk (např. Watt et al. 1984, Nol et al. 1996, Ketterson 1979), pohlaví (např. Velando 2000, Grasso et al. 1996, Hogstad 2006), vlastnosti zbarvení (např. Mennill et al. 2003, Senar et al. 2000, McGraw & Hill 2000) a velikost či hmotnost (např. Poisbleau et al. 2006a, Shelley et al. 2004, Zuk et al. 1998).

K tomu je potřeba dodat, že ve většině prací jsou sledovány korelace mezi dominancí a hned několika faktory (často i s možnými vztahy mezi nimi navzájem) zároveň, přičemž některé z faktorů lze jednoznačně označit za na dominanci závislé či nezávislé, jiné jsou referovány pouze jako „korelované“, neboť směr souvislosti může být v zásadě oboustranný (s často neznámým mechanismem), nebo jsou dominance i sledovaný faktor výsledkem nějaké třetí proměnné. Navíc je nemálo příkladů, kdy může být určitý faktor považován v jednu chvíli za na dominanci nezávislý, jindy závislý. Nejnápadnějším příkladem takovéto obojakosti je agresivita. Míra agresivity jedince může být závislá na jeho dominantním ranku. Například ve studii na vrabcích domácích, *Passer domesticus*, autoři dospěli k tomuto závěru: „průměrná agresivita jedince roste s jeho dominantním rankem“ (Hein et al. 2003). Naproti tomu jsou agresivní projevy takřka výhradním kritériem pro stanovování dominantních ranků, jak to již bylo dříve popsáno. Agresivita v pravém slova smyslu (tj. míra iniciace agonistických střetů) pak byla použita kupříkladu k rankování dospělých samců křepelky japonské, *Coturnix japonica*, v práci sledující možnou dědičnost určitých prvků chování a jejich vliv na dominantní rank v různých ontogenetických stádiích jedince (Nol et al. 1996).

Značná šíře studovaných veličin s dominancí souvisejících, stejně tak jako nemalý počet zkoumaných druhů ptáků a nepřehledné množství prací na téma dominance a hejnových hierarchií, znemožňují na tomto místě podrobnější přehled. Proto je vhodné právě zde odkázat čtenáře na přílohu této práce, která formou tabulky referuje o několika základních parametrech u vybraných původních prací na toto téma. I přesto, že zvolené práce představují v rámci studií o ptačí dominanci pouhý zlomek, jenž je navíc víceméně vedlejším produktem primárního zájmu této práce (tj. metodiky výzkumu) a nikoli systematickým výběrem, mohou posloužit snad alespoň jako inspirace či zdroj sekundárních citací.

Jak již bylo uvedeno, jedním ze dvou základních uspořádání studie ptačí dominance je pozorování volných zvířat v přírodě. Většinou jsou pozorováni individuálně označení ptáci, přičemž je jejich odchyt za účelem značení vhodnou příležitostí ke zjištění dalších potřebných charakteristik jako je velikost, hmotnost, věk, pohlaví a mnoho dalších morfologických znaků (Tarvin & Woolfenden 1997, Mennill et al. 2003). K odchytu dochází pomocí pastí a sítí, nejčastěji na krmítkách či v jejich blízkosti (Slotow & Rothstein 1995, Tarvin & Woolfenden 1997, Hogstad 2006), popřípadě v místě nočního hřadování (Pryke & Andersson 2003), nebo pomocí pastí naplněných potravou (Mennill et al. 2003, Hein et al. 2003). Individuálně označena mohou být už ptáčata v hnízdech (Velando 2000, Hansen & Slagsvold 2004). Nejběžnějším způsobem individuálního značení je jedinečná kombinace barevných kroužků umístěných na noze (Leary et al. 1999), přičemž často používanou je kombinace kroužků tří (Morimoto et al. 2005, Hein et al. 2003).

Druh	Velikost (cm)	Hmotnost (g)
Krkavec australský (<i>Corvus coronoides</i>)	50,0	674,5
Flétnák australský (<i>Gymnorhina tibicen</i>)	41,0	322,8
Popeláček šedý (<i>Struthidea cinerea</i>)	31,0	130,0
Popeláček drozdí (<i>Grallina cyanoleuca</i>)	28,0	80,0
Květosaška žlutohrdlá (<i>Manorina flavigula</i>)	26,3	55,0
Květosaška rudolíci (<i>Acanthagenys rufogularis</i>)	24,0	44,0
Pávik černobílý (<i>Rhyphidura leucophrys</i>)	20,5	19,0
Muchálek neklidný (<i>Myiagra inquieta</i>)	18,5	15,0
Medosaška zpěvná (<i>Lichenostomus virescens</i>)	20,0	19,0
Medosaška bělochocholatá (<i>Lichenostomus penicillatus</i>)	16,0	18,5

Tab. 1 Deset studovaných australských ptačích druhů seřazených podle průměrné velikosti a hmotnosti, kteréžto pořadí odpovídá i zjištěné mezidruhové dominanci (Shelley et al. 2004).

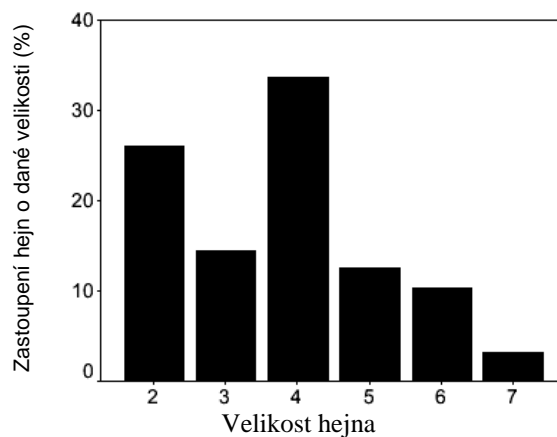
Ovšem ne všechny typy studií na volných zvířatech vyžadují individuální rozpoznávání jedinců, v některých případech je dostačující i mnohem obecnější záznam výsledku agonistického střetu než je ten, že „jedinec *i* zvítězil nad jedincem *j*“. Jako příklad zde může být uvedena práce Erin Shelley a jejích spolupracovníků (2004) studující mezidruhovou dominanci mezi deseti druhy australských ptáků. Agonistické interakce mezi alespoň z části hmyzožravými druhy ptáků byly pozorovány na pasti chytající hmyz, tj. potravním zdroji. Pro každý střet bylo zaznamenáno, ke kterým druhům jeho účastníci náleží, kdo z nich zvítězil a kdo prohrál. Dominanční matice (bude popsána později) sestavená na

základě takto získaných informací podpořila hypotézu o tom, že druhy s větší tělesnou velikostí dominují druhům menším, viz tab. 1 (Shelley et al. 2004).

Všeobecně rozšířeným způsobem, jak získat údaje potřebné pro hodnocení dominance u volně žijících ptáků, je sledování agonistických interakcí na uměle vytvořených krmítkách (např. Tarvin & Woolfenden 1997, Hogstad 2006, Hein et al. 2003, Mennill et al. 2003). To je poměrně snadný způsob, jak dostat ptáky tam, kam chceme (tj. na místo, kde mohou být pozorováni), a zároveň tím u nich (jejich shromážděním na malém prostoru a poskytnutím zdroje, o který je možno soutěžit) vyvolat agonistické chování. Nespornou výhodou tohoto postupu je to, že umožňuje ptáky pozorovat na zvoleném (vhodném) místě, třeba i z okna (Tarvin & Woolfenden 1997). Je-li krmítko tak malé, že to vylučuje možnost současného žraní dvou ptáků, pak ještě více podporuje střety nad zdrojem (Hein et al. 2003). Možnému rušení ptáků pozorovatelem je při sledování volných zvířat zabráněno jeho dostatečným odstupem (použití dalekohledu, Stahl et al. 2001, Poisbleau et al. 2006a) nebo ukrytím (Hein et al. 2003, Dingemanse & de Goede 2004).

U skupin zvířat nějakým způsobem ohraničených v prostoru lze sledovat spontánní agonistické chování, nevynucené zásahem ze strany pozorovatele. Příkladem takové skupiny může být společenstvo čtyř druhů kachen a tří druhů hus na určitém rybníce (Jenkins 1944), skupina pelichajících, letu neschopných, bernešek bělolících, *Branta leucopsis* (Stahl et al. 2001) nebo crèche (jesle) mladých kormoránů chocholatých, *Phalacrocorax aristotelis* (Velando 2000).

Olav Hogstad (2006) popisuje ve své práci o sociálním uspořádání hejn hýla obecného (*Pyrrhula pyrrhula*) jedno z největších metodických úskalí studia konkrétních hejn určitého druhu, totiž identifikaci daného hejna, tj. jeho členů, a jeho rozpoznání od hejn ostatních. Autor popisuje kritérium, kterým se řídil při identifikaci hejna, takto: „dva ptáci byli považováni za členy stejného hejna, pokud jsem se domníval, že na sebe vzájemně vidí, slyší své kontaktní hlasy a jejich pohyby jsou synchronizované“. Sám autor přiznává, že toto subjektivní hledisko mohlo vést k nepřesnostem, například k chybnému přiřazení některých dvoučlenných hejn k větším skupinám. Pro rozpoznání konkrétního hejna od hejn ostatních je pak stanoveno kritérium následující: „pokud došlo k pozdějšímu pozorování jednoho nebo několika označených ptáků z daného hejna v hejně o stejné velikosti a stejném zastoupení samců a samic, považoval jsem tyto hejna za identická“. I přes tato úskalí bylo zaznamenáno na krmítkách během čtrnáctileté studie (pozorování vždy od října do dubna) 223 hejn o velikosti dvou až sedmi ptáků, viz obr. 9 (Hogstad 2006).



Obr. 9 Četnost hejn o různých velikostech v mimohnízdním období (říjen až duben) u hýla obecného, *Pyrrhula pyrrhula*. Celkem 223 zahrnutých hejn (Hogstad 2006).

Druhým základním typem uspořádání studie dominance v ptačích hejnech je, po výše diskutovaném pozorování volných zvířat v přírodě, pozorování ptáků v zajetí, přičemž se v typickém případě jedná o zvířata odchycená z přírody, výjimečně o zvířata pocházející z chovů (Mateos & Carranza 1999, Parker & Ligon 2002), nebo uměle odchovaná samotnými výzkumníky (Nol et al. 1996, Piper 1995). Po odchytu jsou u ptáků stanoveny potřebné morfologické vlastnosti (obvykle přímo související se studovanou veličinou s dominancí asociovanou), ptáci jsou individuálně označeni, zpravidla barevným kroužkem na noze, a umístěni do klecí (Torda et al. 2004, Cristol 1995, Senar et al. 2000, Lundborg & Brodin 2003). V mnoha studiích jsou pokusní ptáci pro snazší rozeznání během pozorování označeni ještě nějakým dalším snadno viditelným znamením, například obarvením tváří voděodolným popisovačem (Waite & Grubb 1987) nebo barevnými znameními namalovanými na hlavě či ocasních perech (Torda et al. 2004). Neobvyklý typ značení si vyžádala studie souvislosti dominance a intenzity kortikosteronové odpovědi na stres u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) a ostralky štíhlé (*Anas acuta*). Jelikož byly interakce mezi ptáky zaznamenávány videokamerou umístěnou nad pokusnou arénou, byli ptáci individuálně označeni na zádech přilepenými plastovými značkami (Poisbleau et al. 2005).

Studovaná hejna mohou být teoreticky dvojího typu: 1) hejna přirozená, za taková hejna jsou považováni jedinci odchycení v určitý čas na určitém místě (Waite & Grubb 1987), 2) umělá, pro něž toto kritérium neplatí (Sandell & Smith 1991). Jak už bylo řečeno, odlišit od sebe ve volné přírodě dvě konkrétní ptačí hejna není ničím samozřejmým (Hogstad 2006), případné pokusy o odchycení právě jednoho určitého hejna, tj. všech jeho členů, by s největší

pravděpodobností skončily neúspěchem. Většina prací o dominanci ale řeší problém opačný, a to, jak zařídit, aby odchycení jedinci byli nepříbuzní a sobě navzájem neznámí, čehož je dosahováno i vzdáleností několika kilometrů mezi jednotlivými místy odchyty (Zanette & Ratcliffe 1994).

Lze v zásadě konstatovat, že převážná většina v zajetí studovaných hejn má povahu hejn uměle vytvořených, ať už záměrně nebo neplánovaně. Výhodou studia nově vzniklého hejna je především to, že ptáci v tomto hejně spolu nemají dřívější zkušenosti, což znamená, že mezi nimi hierarchie vzniká teprve v průběhu pozorování experimentátorem (podle Poianiho et al. 2000). Oproti hejnům přirozeným, s ustálenými dominantními vztahy, na kterých je možno pozorovat pouze výslednou organizaci, tedy nikoli okolnosti jejího vzniku, se u hejn uměle vytvořených jedná o značně rozdílnou výchozí situaci, která umožňuje lepší detekci faktorů podílejících se na vzniku dominantního systému. Jako příklad zde může být uvedena studie na strnadech zimních (*Junco hyemalis hyemalis*), jejímž předmětem bylo testování možného vztahu mezi dominancí a vzájemnou příbuzností v hejně. Čtyřčlenná hejna o jedincích stejného věku, pohlaví a původu (místo odchyty) byla dlouhou dobu (14-55 dní) ponechána v tomto uspořádání a poté bylo každé z těchto hejn spojeno s hejnem jiným (stejný věk a pohlaví, odlišné místo odchyty). V těchto nově vzniklých osmičlenných hejnech byly po dobu tří až sedmi dnů (od následujícího dne po sloučení hejn) sledovány agonistické interakce, po kteréžto době mohla být stanovena hierarchie. Jedinci „příbuzní“ nejdominantnějšímu členovi nově vzniklého hejna (tedy ptáci z původní čtyřčlenné skupiny) získali vyšší ranky než ptáci z druhé původní skupiny (Cristol 1995).

Výhodou studia umělých hejn je i možnost odfiltrování nežádoucích rušivých proměnných, které sice s dominantním rankem korelují, ale nejsou v dané práci předmětem zájmu a analýzu výsledků by zbytečně komplikovaly. Nejčastějším postupem je sledování hejn tvořených co nejpodobnějšími jedinci, tak aby výsledné rankování nebylo ovlivněno proměnnými jako je velikost, věk, pohlaví, atd. (viz kapitola o chování spojeném s dominancí) (Grasso et al. 1996, McGraw & Hill 2000). Méně často je vliv s dominancí korelovaných veličin na výsledky práce předmětem analýzy (Tarvin & Woolfenden 1997), nebo kritériem štepícím analýzu výsledků ve vícero samostatných oddílů. Jako příklad posledního jmenovaného způsobu vypořádání se s rušivými proměnnými lze uvést studii o vztahu mezi dominancí a personalitou u sýkory koňadry (*Parus major*). Jelikož je u tohoto druhu dobře dokumentována závislost dominance na pohlaví (samci dominují samicím), byla dominantní hierarchie stanovena pro každé pohlaví zvlášť (Dingemanse & de Goede 2004).

S tématem umělých hejn, jejichž strukturu lze přizpůsobit potřebám té které konkrétní studie, bezprostředně souvisí i téma manipulace dominantních ranků. Existují poměrně snadné postupy, jak z dominantních zvířat udělat podřízené a naopak. V práci Parkera a Ligon (2002), která již byla zmíněna v jiné souvislosti, byli dominantní samci kura bankivského (*Gallus gallus*) „generováni“ sociální izolací. Samostatně umístěný samec totiž vykazuje všechny prvky chování typické pro samce dominantní: kokrhání, v případě objevení se jiného samce i hrozby a agresivitu (Parker & Ligon 2002). U strnada zimního (*Junco hyemalis*), který je oblíbeným druhem pro studium signalizace sociálního statutu (např. Ketterson 1979, Balph et al. 1979), bylo prokázáno, že se původně dominantní ptáci stali po experimentálním zesvětlení peří podřízenými a podřízení se stali po ztmavení peří dominantními (Grasso et al. 1996). Je zřejmé, že je-li možno pomocí manipulace nějakého s dominancí asociovaného faktoru ovlivnit dominantní rank určitého zvířete, lze považovat tento faktor za spolehlivý nástroj odhadu dominantních ranků v rámci daného druhu (popř. alespoň v rámci vnitřní skupiny druhu).

Na studovaném hejně je kromě jeho výše popsané struktury důležitá především jeho velikost. Michael Appleby (1983) totiž dokázal, že u hejn menších než 6 jedinců není možné statisticky prokázat linearitu. Ve své práci vychází z Kendallové (1962) metody počítání cirkulárních triadických vztahů v sociální skupině a dochází k závěru, že u malých skupin je pravděpodobnost náhodného ustanovení lineární či linearitě blízké hierarchie překvapivě vysoká, viz tab. 2 (Appleby 1983).

<i>N</i>	<i>Linearita</i>	1 zvrát nebo méně	2 zvraty nebo méně	3 zvraty nebo méně
3	0,750	1		
4	0,375	1		
5	0,117	0,586	0,977	1
6	0,022	0,183	0,588	0,964
7	0,002	0,030	0,163	0,465
8	< 0,001	0,003	0,022	0,101
9	< 0,001	< 0,001	0,001	0,010

Tab. 2 Pravděpodobnost náhodného vzniku linearity u různě velkých sociálních skupin. *N* – počet jedinců v hejně, *Linearita* – pravděpodobnost úplné linearity, *1 až 3 zvraty nebo méně* – pravděpodobnost hierarchií linearitě blízkých. Pouze hierarchie pod vyznačenou čarou jsou statisticky prokazatelné na hladině $P < 0,05$ (Appleby 1983).

Jak vyplývá z výše uvedeného, minimální počet jedinců ve skupině pro signifikantní prokázání linearity je 6, přičemž linearita musí být úplná. Pro hierarchie linearitě blízké, obsahující cirkulární triadické vztahy, je nutná velikost hejna ještě větší. Mnoho studií ptáčích dominance však uvažuje hejna menší, často pouze tříčlenná (Zuk et al. 1998, Waite & Grubb 1987, Lange & Leimar 2001). Autorky studie o vlivu dominantního ranku na antipredační chování u sýkory černohlavé, *Parus atricapillus*, odůvodňují studium tříčlenných skupin tím, že větší množství jedinců by nebylo možné sledovat současně (Zanette & Ratcliffe 1994). Ve většině studií se však vysvětlení, proč je hierarchie určována v tak malé skupině, nedočkáme, a to i přesto, že Applebyho (1983) práce je všeobecně známá.

Jak již bylo řečeno, umělé hejno vzniká vpuštěním vybraných jedinců do společné klece. Tomu obvykle předchází nějaký čas „uvykání zajetí“, kdy jsou ptáci po odchytu drženi jednotlivě, každý v samostatné kleci (Pravosudov & Grubb 1999). Poté jsou vpuštěni do klece společné, ve které dříve nebo později dojde k vytvoření hierarchie (McGraw & Hill 2000, Lange & Leimar 2001, Lundborg & Brodin 2003). Na postupu při vytváření umělého hejna je nejpodstatnější to, aby byli všichni ptáci do společné klece vpuštěni najednou (Zanette & Ratcliffe 1994, Balph et al. 1979), čímž se předejde možnému ovlivnění výsledné hierarchie fenoménem známým jako prior occupancy (dřívější obsazení), kdy se stane dominantním zpravidla ten jedinec, který byl do klece uveden jako první (Sandell & Smith 1991, Slotow et al. 1993).

Při pozorování v zajetí držených ptáků je jejich rušení ze strany pozorovatele nejčastěji zabráněno jednosměrně průhledným sklem (Lundborg & Brodin 2003, Waite & Grubb 1987, Verbeek et al. 1999), další možností je natáčení agonistických interakcí videokamerou (Lemel & Wallin 1993) nebo ukrytí pozorovatele (Boogert et al. 2006). Nejčastějším typem sledovaných agonistických střetů jsou ty, které se týkají přístupu ke zdrojům, zvláště potravě, přičemž efektivitu pozorování takových střetů lze zvýšit vyhladověním pokusných ptáků tak, aby byli při opětovném poskytnutí potravy více motivováni ke kompetici o zdroj (Torda et al. 2004, Lange & Leimar 2001), přičemž krmítko tak malé, že na něm může v jednu chvíli žrát pouze jedno zvíře, vyvolá ještě více agresivních interakcí (Lemel & Wallin 1993). Lemel a Wallin (1993) ve své práci na sýkoře koňadře (*Parus major*) testovali mimojiné i možný vliv motivace (míry hladu) jednotlivých oponentů na výsledek jejich agonistických střetů, přičemž zaznamenali „slabou a statisticky neprůkaznou tendenci hladových ptáků zvítězit ve vícero střetech“ (Lemel & Wallin 1993). Nezdá se tudíž pravděpodobné, že by experimentální motivační hladovění při studiu dominance nějakým podstatným způsobem ovlivnilo stanovené dominantní ranky.

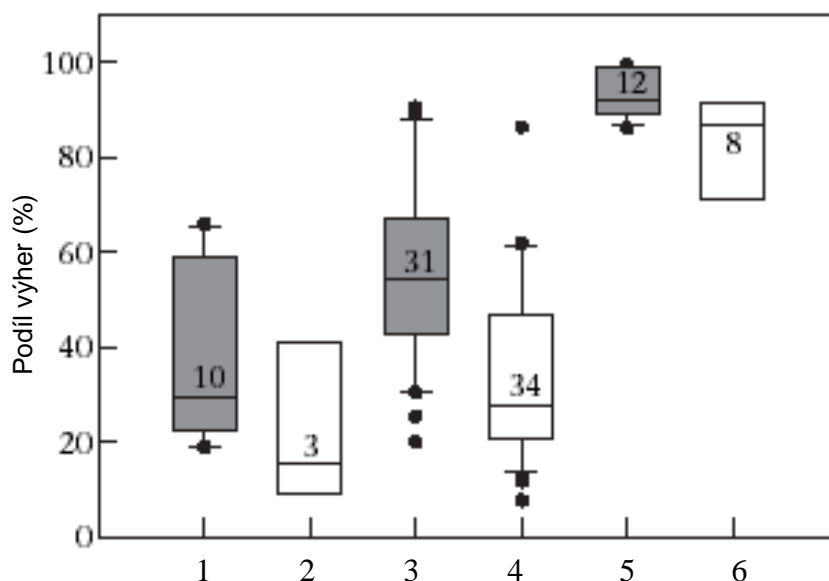
Dva základní požadavky na získávání dat jsou do značné míry protichůdné. Prvním z nich je požadavek co největšího množství zaznamenaných střetů, druhým pak co možná nejkratší doba pozorování agonistických interakcí (Singh et al. 2003). Je zřejmé, že delší období pozorování může zvýšit počet zaznamenaných střetů mezi jedinci ve sledované skupině, ale na druhou stranu se s prodlužujícím se pozorovacím obdobím zvyšuje možné riziko změn dominantních vztahů, přičemž takové změny hierarchií v čase nejsou ničím výjimečným (Singh et al. 2003, Mateos & Carranza 1999, Jenkins 1944, Lemel & Wallin 1993). Zajímavým příkladem sezónních změn hierarchického uspořádání jsou barevně dimorfní samice strnada bělohrdlého (*Zonotrichia albicollis*). Samice bílé (white) dominují nad samicemi nahnědlými (tan) na jaře, na podzim je však jejich dominantní vztah opačný (Watt et al. 1984). Existují dva základní metodické postupy, jak se s případnou nestabilitou dominantních vztahů vypořádat. Prvním z nich je opakované rankování, kdy jsou pro jedince v hejně v pravidelných časových intervalech stanoveny vždy nové, aktuální dominantní ranky (Mateos & Carranza 1999). Druhou možností je zkrácení doby pozorování na délku nezbytně nutnou pro stanovení dominantních vztahů ve skupině, přičemž stabilitu takto získaného rankování je vhodné ověřit po krátké době rankováním kontrolním (Zuk et al. 1998, Lange & Leimar 2001).

Experimenty testující veličiny s dominancí spojené mohou být prováděny až poté, co byla zvířata na základě vyhodnocení zaznamenaných agonistických střetů orankována (Waite & Grubb 1987, Boogert et al. 2006), nebo ještě před jejich rankováním, což zabraňuje případnému předzaujatému hodnocení pokusů pozorovatelem obeznámeným s dominantním rankem jednotlivých ptáků (Zanette & Ratcliffe 1994, Verbeek et al. 1999). Po provedení všech potřebných pokusů a měření jsou ptáci vypuštěni zpět do volné přírody, zpravidla na místě, kde byli odchyceni (Torda et al. 2004, Lange & Leimar 2001, Senar et al. 2000).

Studie v zajetí má oproti studii na volných ptácích dvě velké výhody: 1) možnost sestavování umělých hejn o požadovaném počtu a struktuře, 2) možnost manipulace dominantních ranků a tím pádem snazší testování hypotéz. Naproti tomu stojí podvědomá představa jakési „nepřirozenosti“ chování zvířete drženého v kleci a vyvstává tak otázka, zda lze poznatky zjištěné na v zajetí držených ptácích aplikovat na ptáky volně se pohybující ve svém přirozeném prostředí (Lundborg & Brodin 2003). Například Slotow a jeho spolupracovníci (1993) ale vyjadřují pevnou víru ve srovnatelnou spolehlivost a vzájemnou kompatibilitu obou přístupů: „ačkoli jsou podmínky klece umělé, dominantní chování v klecích věrně odráží chování ve volné přírodě“.

3.2.4 Dominantní vs. podřízený

Jak vyplývá z definice dominance zmíněné na začátku této práce (Drews 1993), kategorie podřízený (subordinate) a dominantní (dominant) jsou zobecněním ustálených výsledků vzájemných agonistických střetů mezi členy konkrétní dvojice zvířat, kdy jedno z nich nad druhým opakovaně vítězí (tj. dominuje) a druhé opakovaně prohrává (tj. je podřízené). Nejdůležitější vlastností této kategorizace je její relativita. Zvíře v jedné dvojici podřízené může v jiné dominovat a vice versa, vztah mezi dvěma jedinci může být nerozhodnutý, jak bude popsáno v kapitole o dominantní matici, nebo podléhat změnám v čase, tj. nestabilitě, o níž již bylo dříve pojednáno. Na tomto místě je potřeba znovu zdůraznit, že dominance je vlastností vztahu mezi jedinci, nikoli jedince jako takového. Jak výstižně poznamenal Bernstein (1981), jedinci samostatně umístění v klecích nejsou ani dominantní, ani podřízení.



Obr. 10 Závislost dominantního ranku na pohlaví a rodinném postavení u bernešky tmavé, *Branta bernicla bernicla*. Dominance je vyjádřena jako podíl (%) vítězných střetů jedince z celkového počtu interakcí, kterých se zúčastnil. Šedé grafy referují o samcích, bílé o samicích. 1, 2 – nespárovaní ptáci, 3, 4 – spárovaní ptáci bez mláďat, 5, 6 – spárovaní ptáci s mláďaty. V jednotlivých grafech jsou naznačeny mediány, horní a dolní kvartil, desátý a devadesátý percentil, černé body značí pozorování ležící mimo desátý až devadesátý percentil. V každém grafu je uveden počet jedinců v dané kategorii (Poisbleau et al. 2006a).

Vztah dominance a podřízenosti se nemusí týkat pouze jedinců, ale může být ustanoven i v rámci vnitřních skupin určitého druhu, nebo dokonce mezi celými druhy (Lehner 1996). Za vnitřní skupinu určitého druhu lze považovat například příslušníky daného pohlaví nebo určitého věku, o čemž byla řeč v kapitole o chování spojeném s dominancí. Na tomto místě lze jako zajímavý příklad dominance mezi odlišnými skupinami téhož druhu uvést studii na berneškách tmavých (*Branta bernicla bernicla*), kde tříleté sledování přezimující populace prokázalo dominanci samců nad samicemi a dominanci spárovaných ptáků s mláďaty nad spárovanými ptáky bez mláďat, přičemž obě skupiny dominovaly ptákům nespárovaným, viz obr. 10 (Poisbleau et al. 2006a).

Práce o mezidruhovém dominanci v rámci ptáků nejsou ničím výjimečným (Shelley et al. 2004, Hino 2005, Hansen & Slagsvold 2004, Kalinoski 1975, Jenkins 1944). Metodika studia smíšených hejn je v zásadě totožná s metodikou studia hejn jednodruhových, přičemž sběr dat může být z důvodu jednoduchého vzájemného odlišení sledovaných skupin snazší než u skupin jednodruhových, což již bylo dříve řečeno. Jako příklady mezidruhových dominantních vztahů poslouží dominance sýkory koňadry, *Parus major*, nad sýkorou modřinkou, *Parus caeruleus* (Hansen & Slagsvold 2004), a dominance sýkory karolinské, *Poecile carolinensis*, nad sýkorou rezavobokou, *Baeolophus bicolor* (Pravosudov & Grubb 1999). Ojedinelá je práce Frenche a Smithe (2005), kteří studovali dominantní vztahy napříč vyššími taxony. Ve své práci pozorovali 19 plodožravých druhů živočichů, z čehož bylo 13 druhů ptáků, 2 druhy veverek a 4 druhy opic. Mezidruhovému agonistické interakce byly sledovány na 38 vybraných stromech, přičemž za agresivní střet byla pokládána taková interakce, která způsobila u jednoho ze zvířat ústup od zdroje. Stanovená mezidruhovému hierarchie silně korelovala s průměrnou hmotností jedinců daného druhu, kdy větší druhy dominovaly menším (French & Smith 2005).

Existují v zásadě tři základní přístupy (nepočítáme-li alternativní metody rankování zmíněné v kapitole o chování spojeném s dominancí), jak stanovit, které zvíře je ve dvojici dominantní a které je podřízené. Všechny vychází z asymetrie dyadických výher a proher, liší se však svou přísností, to jest tím, kdy už bude daný vztah považován za rozhodnutý (oproti vztahu nerozhodnutému, viz dále). Nejméně přísné je kritérium považující za dominantního toho z dvojice oponentů, který zvítězil ve více než polovině vzájemných střetů (Lange & Leimar 2003, Leonard & Weatherhead 1996). Hledisko přísnější vyžaduje pro označení zvířete za dominantního člena dvojice prokazatelně (significantly) více vítězství než je polovina. Kontrola splnění tohoto hlediska je zajišťována binomickým, nejčastěji

znaménkovým, testem (Lindström 2004, Tarvin & Woolfenden 1997, viz Lehner 1996). Konečně nejpřísnější je požadavek vítězství ve více než 75% interakcí s daným oponentem (Pryke & Andersson 2003). Je zřejmé, že se jedná o hranici relativní, přičemž se zvyšující se přísností roste přesnost rozhodnutí v rámci dvojic, které dané kritérium splňují, zatímco současně s tím roste počet vztahů nerozhodnutých (tied), které kritérium nespĺňují. Optimální hodnota je kompromisem mezi co největší přesností a minimalizací nerozhodnutých vztahů, což je pro každou konkrétní studii individuální.

3.2.5 Dominanční matice

Frekvence interakcí mezi jedinci jsou při studiu sociálního chování hlavním typem zpracovávaných údajů a zpravidla jsou tyto frekvence znázorňovány v sociometrické matici (sociometric matrix), jejímž speciálním typem je matice dominanční (dominance matrix) (de Vries et al. 1993). Většina rankovacích metod začíná tím, že jsou výsledky agonistických střetů uspořádány v dominanční matici (Albers & de Vries 2001), ze které je možné odvodit dominanční hierarchii (Martin & Bateson 1993).

Interakční dominanční matice má podobu jakési čtvercové „soustavy souřadnic“, kde vodorovná osa označuje jedince poražené (loser) a svislá osa jedince zvítězivší (winner). V každém místě protnutí (políčku, cell) je uvedeno, kolikrát zvíře v řádce zvítězilo nad zvířetem ve sloupku, viz tab. 3 (podle Lehnera 1996).

		Poražený				
		<i>D</i>	<i>E</i>	<i>A</i>	<i>C</i>	<i>B</i>
Vítěz	<i>D</i>	-	24	3	0	0
	<i>E</i>	0	-	13	0	0
	<i>A</i>	21	11	-	0	0
	<i>C</i>	12	16	17	-	14
	<i>B</i>	37	31	41	0	-

Tab. 3 Příklad interakční dominanční matice mezi pěti jedinci *A-E*, jejichž pořadí podél popisných os je náhodně zvolené. V matici jsou zaneseny informace o všech zaznamenaných dyadických střetech mezi členy skupiny, například to, že jedinec *A* zvítězil v 11 střetech nad jedincem *E*, nebo že jedinec *B* byl poražen ve 14 střetech s jedincem *C* (Lehner 1996).

Interakční dominantní matice může být zjednodušena převodem v matici vztahovou (viz obr. 3, str. 10), kdy je každé místo protnutí jedince v řádce s jedincem ve sloupku označeno jako 1 (pokud jedinec v řádce dominuje jedinci ve sloupku), nebo jako 0 (pokud jedinec ve sloupku dominuje jedinci v řádce) (Jameson et al. 1999). Za dominanci jedince *A* nad jedincem *B* je přitom nejčastěji považována situace, kdy jedinec *A* vyhrál s jedincem *B* více střetů než jedinec *B* s jedincem *A* (de Vries 1998). (Alternativní způsoby rozlišování mezi jedincem dominantním a jedincem podřízeným byly již výše zmíněny.)

Převod z matice interakční na matici vztahovou může zkomplikovat přítomnost neznámých a nerozhodnutých vztahů v interakční dominantní matici (de Vries 1995). Snazší a metodicky jednotné je řešení situace v případě nerozhodnutých vztahů (tied relationship), kdy jedinci *A* a *B* mají v rámci svých vzájemných dyadických interakcí stejný počet výher a proher, v takovém případě je do obou dvou míst v matici, kde se jedinci *A* a *B* protínají, dosazena ½ (de Vries 1998, de Vries 1995). Složitější je řešení v případě vztahů neznámých (unknown relationship), kdy u jedinců *A* a *B* nebyly pozorovány žádné vzájemné agonistické interakce (de Vries 1995). Jednou z možností je dosazení ½, tedy postup stejný jako při vztahu nerozhodnutém (Appleby 1983), jinou metodou pak vyloučení neznámých vztahů z analýzy dominantní matice (Zumpe & Michael 1986 ex Singh et al. 2003). Třetí, a zřejmě nejpresnější, je vyplnění obou dvou příslušných polí ve vztahové matici pravděpodobnostními hodnotami vítězství jedince *A* nad jedincem *B* a vítězství jedince *B* nad jedincem *A*, kteréžto hodnoty jsou stanoveny na základě dominantních vztahů daných jedinců s ostatními členy skupiny. Jedná se tedy o zohlednění míry schopnosti jedince dominovat ostatním, asi v tom smyslu, že jedinec o ranku 1 (nejdominantnější) ve skupině patnácti zvířat má pravděpodobně větší šanci zvítězit ve střetu s jedincem o ranku 14, ačkoli mezi těmito dvěma zvířaty nebyly pozorovány žádné agonistické střety. Pravděpodobnost vítězství zvířete *A* je definována jako $d_a/(d_a + d_b)$ a pravděpodobnost vítězství zvířete *B* jako $d_b/(d_a + d_b)$, kde $d_a = \sum_{a=1}^n P_a$ a $d_b = \sum_{b=1}^n P_b$, přičemž P_i je podíl vítězných střetů jedince *i* v rámci dyadických interakcí s jedincem *j* (podle Singh et al. 2003).

Velkým problémem mohou být zvířata, která neinteragovala s ostatními členy hejna vůbec, nebo tak málo, že to nestačilo ke stanovení jejich ranku (Gammell et al. 2003). Jedno takové zvíře by při zohlednění v analýze celé skupiny dramaticky zvýšilo počet neznámých vztahů, čemuž lze zabránit tím, že je daný jedinec z analýzy hierarchie skupiny vyloučen

(Leonard & Weatherhead 1996), je považován za nejnižší postaveného člena v hejně (Nol et al. 1996), nebo jsou k jeho orankování využity nějaké pomocné informace, například vyhýbání se střetu (Lange & Leimar 2003, Bruinzeel et al. 2006). Jestliže se i přes značnou snahu pozorovatele nepodařilo zaznamenat v rámci určité dvojice ptáků žádnou agonistickou interakci, může to být proto, že vztah dané dvojice se dokonale ustanovil již před vlastním pozorováním, proto, že mezi nimi žádný dominantní vztah neexistuje, nebo proto, že jejich vzájemný vztah dosud nebyl ustanoven (unresolved) (de Vries et al. 2006).

Obsahuje-li dominantní matice neznámé vztahy, zvyšuje to možnost neoprávněného prohlášení hierarchie ve skupině za lineární, neboť chybějící vztahy mohou odporovat nalezenému rankování (Appleby 1983). To jinými slovy řečeno znamená, že testování linearit v případě přítomnosti neznámých vztahů představuje nemalý metodický problém (de Vries 1995). Požadavek co možná nejúplnějších dat, tj. známých vztahů mezi všemi dvojicemi zvířat v dané skupině (Singh et al. 2003), je z tohoto důvodu zcela oprávněný.

Interakční dominantní matice může být v zásadě tří typů, dominantní v pravém slova smyslu, založená na projevech dominance, submisivní, založená na projevech submisivity, a kombinovaného typu, vycházející z několika sledovaných projevů dominantních vztahů mezi jedinci, z nichž jsou některé projevem dominance a jiné projevem podřízenosti (podle de Vries et al. 1993). Nejčastěji jsou pro rankování používány údaje o agresivním chování (např. Zanette & Ratcliffe 1994, Waite & Grubb 1987, Kim & Zuk 2000, Poiani et al. 2000), studie uvažující oba typy chování, agresivní i podřízené, také nejsou nikterak ojedinělé (např. Lindström et al. 2005, McGraw & Hill 2000, Mennill et al. 2004), zatímco submisivní chování je jako primární zdroj informace o dominantních vztazích spíše výjimkou (Lindström 2004), a to i přesto, že je submisivní chování spolehlivějším ukazatelem dominantního vztahu než chování agresivní (de Vries 1998). Rozdíl mezi přístupem považujícím za primární zdroj informace agresivní chování a přístupem považujícím za primární zdroj informace chování podřízené lze názorně demonstrovat na dvou následujících definicích pojmu „vítěz“, z nichž první upřednostňuje chování agresivní, druhá podřízené: 1) „vítězem byl jedinec, který pronásledoval či úspěšně vytlačil jiného člena hejna“ (Zanette & Ratcliffe 1994), 2) „za vítěze byl považován jedinec, jehož oponent na jeho hrozbu či útok reagoval podřízeným postojem nebo ústupem“ (Lindström 2004).

Hierarchická struktura sledovaného hejna může být z matice odvozena její přímou reorganizací, nebo použitím informací v matici obsažených k výpočtu dominantních ranků jedinců (ordinálních či kardinálních), jejichž seřazením lze dosáhnout téhož. To v zásadě

odpovídá členění rankovacích metod, které navrhli Albers a de Vries (2001). Nejvýznamnější metody obou těchto přístupů budou popsány v následujícím textu.

3.3 Metody přímé reorganizace dominantní matice

3.3.1 Brown 1975

Jedná se o hojně používanou (viz i příloha této práce) rankovací metodu, jejíž podstatou je minimalizace počtu záznamů pod úhlopříčkou v dominantní matici, viz obr. 11 (de Vries 1998). Postup reorganizace matice lze shrnout do těchto bodů (Brown 1975 ex Lehner 1996):

1. volba libovolného pořadí jedinců v dané skupině
2. zanesení počtů pozorovaných vítězství a porážek pro dané dvojice do matice
3. reorganizace matice tak, aby pod úhlopříčkou zůstaly pokud možno pouze zvraty (reversals)
4. minimalizace netransitivních vztahů seřazením jedinců tvořících případnou cirkulární triádu do lineárního pořadí tak, aby byl počet zvrátů co nejnižší
5. výsledná matice, jež nejlépe odráží dominantní hierarchii ve skupině

<p>1.</p> <table style="margin-left: auto; margin-right: auto;"> <tr> <td></td> <td></td> <th colspan="5">Poražený</th> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <th>A</th> <th>B</th> <th>C</th> <th>D</th> <th>E</th> </tr> <tr> <th rowspan="5" style="writing-mode: vertical-rl; transform: rotate(180deg);">Vítěz</th> <th>A</th> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">21</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">29</td> <td style="border: 1px solid black;">11</td> </tr> <tr> <th>B</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> </tr> <tr> <th>C</th> <td style="border: 1px solid black;">22</td> <td style="border: 1px solid black;">11</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">8</td> <td style="border: 1px solid black;">18</td> </tr> <tr> <th>D</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">11</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">6</td> </tr> <tr> <th>E</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">2</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> </tr> </table>			Poražený							A	B	C	D	E	Vítěz	A	-	21	0	29	11	B	0	-	0	0	0	C	22	11	-	8	18	D	0	11	0	-	6	E	0	2	0	0	-	<p>2.</p> <table style="margin-left: auto; margin-right: auto;"> <tr> <td></td> <td></td> <th colspan="5">Poražený</th> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <th>C</th> <th>A</th> <th>D</th> <th>E</th> <th>B</th> </tr> <tr> <th rowspan="5" style="writing-mode: vertical-rl; transform: rotate(180deg);">Vítěz</th> <th>C</th> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">22</td> <td style="border: 1px solid black;">8</td> <td style="border: 1px solid black;">18</td> <td style="border: 1px solid black;">11</td> </tr> <tr> <th>A</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">29</td> <td style="border: 1px solid black;">11</td> <td style="border: 1px solid black;">21</td> </tr> <tr> <th>D</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">6</td> <td style="border: 1px solid black;">11</td> </tr> <tr> <th>E</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> <td style="border: 1px solid black;">2</td> </tr> <tr> <th>B</th> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">0</td> <td style="border: 1px solid black;">-</td> </tr> </table>			Poražený							C	A	D	E	B	Vítěz	C	-	22	8	18	11	A	0	-	29	11	21	D	0	0	-	6	11	E	0	0	0	-	2	B	0	0	0	0	-
		Poražený																																																																																									
		A	B	C	D	E																																																																																					
Vítěz	A	-	21	0	29	11																																																																																					
	B	0	-	0	0	0																																																																																					
	C	22	11	-	8	18																																																																																					
	D	0	11	0	-	6																																																																																					
	E	0	2	0	0	-																																																																																					
		Poražený																																																																																									
		C	A	D	E	B																																																																																					
Vítěz	C	-	22	8	18	11																																																																																					
	A	0	-	29	11	21																																																																																					
	D	0	0	-	6	11																																																																																					
	E	0	0	0	-	2																																																																																					
	B	0	0	0	0	-																																																																																					

Obr. 11 Příklad reorganizace dominantní matice pomocí metody minimalizace počtu střetů zanesených pod úhlopříčkou, Brown 1975. Ad 1: Počáteční matice s náhodným pořadím jedinců A-E. Ad 2: Výsledná dominantní matice s dokonale lineární hierarchií, tj. bez zvrátů, střetů zaznamenaných pod úhlopříčkou (Martin & Bateson 1993).

Čtvrtý bod je klíčový, neboť právě tento postup minimalizuje celkový počet agonistických střetů zaznamenaných pod úhlopříčkou (Brown 1975 ex Lehner 1996).

3.3.2 I & SI metoda

Metoda zvaná I & SI, kterou zavedl Han de Vries (1998), umožňuje reorganizaci téměř jakékoli dominantní matice, jedinou podmínkou jejího použití je existence lineární či linearitě blízké hierarchie. Splnění této podmínky je možné jednoduše ověřit pomocí některého z indexů linearity, které již byly popsány dříve. Principem metody je minimalizace počtu nesrovnalostí (I) a minimalizace celkové síly těchto nesrovnalostí (SI) v dominantní matici. Výhodou tohoto postupu je to, že v získaném rankování žádné ze zvířat nedominuje výše postavenému jedinci (de Vries 1998).

Nesrovnalost (inconsistency, I) je definována jako chyba ve stanoveném hierarchickém systému, kdy jedinec j dominuje jedinci i ($s_{ji} > s_{ij}$), ale v daném hierarchickém pořádku je jedinec j zařazen až za jedince i . Síla nesrovnalosti (strength of inconsistency, SI) je definována jako absolutní rozdíl mezi dominantními ranky jedinců j a i , kterých se týká nesrovnalost v dané matici. Například týká-li se nesrovnalost jedinců o rankách 1 a 6, pak $SI = 5$. Je potřeba poznamenat, že úplně všechny nesrovnalosti v dominantní matici nemohou být vyřešeny v případě přítomnosti cirkulárních triadických či polyadických vztahů.

Prvním krokem je minimalizace počtu I na základě pravidla výměny (swapping rule): pozice sousedících či nesousedících jedinců jsou vyměněny, vede-li to ke snížení počtu I. Četným generováním (obvykle stačí 100×) nových náhodných dominantních pořádků a jejich porovnáváním s dosud nejlepším nalezeným (v první fázi s počátečním) rankováním, kdy je za lepší považována hierarchie s menším počtem I, nebo hierarchie se stejným počtem I, ale menší SI, je stanovena pokud možno co nejvíce lineární hierarchie. Poté je vyřešena možná přítomnost nerozlišených vztahů, tj. vztahů neznámých a nerozhodnutých. Za tím účelem je stanoveno následující kritérium: jestliže platí, že $D_i - S_i > D_j - S_j$, pak je jedinec i dominantní nad jedincem j a získá vyšší dominantní rank (i za cenu zvýšení SI). D_i je počet jedinců, kterým jedinec i dominuje, a S_i je počet jedinců, kteří dominují jedinci i (de Vries 1998).

3.4 Dominanční indexy

Každý z mnoha zavedených dominančních indexů je metodou snažící se odvodit jednoduchou numerickou hodnotu, která by odrážela sociální status jedince ve skupině (Bayly et al. 2006). Přestože dominanční indexy (oproti studiu hierarchií) vypovídají spíše o tom, do jaké míry je daný jedinec ve skupině dominantní, než o jeho relativním zařazení mezi ostatními jedinci skupiny (Lehner 1996), může z nich být přímo odvozen ordinální rank jedince (Albers & de Vries 2001). Výsledkem dominančních indexů je neparametrický ukazatel dominance jedince (de Vries 1998).

V následujícím přehledu jsou uvedeny nejznámější a nejpoužívanější indexy, které byly v poslední době podrobeny kritické srovnávací analýze (např. Bayly et al. 2006, Gammell et al. 2003, de Vries 1998, Singh et al. 2003, Hemelrijk et al. 2005). Čtyři z nich (Peck Order, DI, FSI a index Bakera a Foxe) byly poprvé popsány v pracích studujících ptáky a budou zmíněny nejdříve, protože existuje silná tendence vědců používat tu metodu, která byla popsána v rámci jimi studovaného taxonu a používána v předchozích pracích (Bayly et al. 2006).

Některé další indexy uvádí například Lehner (1996), zde ale nebudou blíže popisovány, neboť se jedná v zásadě o variace na stále tatáž témata, a pomocí malých obměn či zaváděním nových proměnných do výpočtů lze generovat stále nové a nové dominanční indexy v zásadě do nekonečna.

3.4.1 Klovací pořádek (Peck Order)

Peck Order byl prvním zavedeným indexem pro dominanční hierarchii. Roku 1935 ho zavedl Schjelderup-Ebbe ve své práci o sociální struktuře hejn kura domácího (*Gallus gallus domesticus*).

Tento popisný index řadí jedince ve skupině na základě klovacího chování (pecking). Nejvýše postavený jedinec klove všechny ostatní členy skupiny, zatímco sám není od nikoho klován, a má index 1. Druhý nejvýše postavený jedinec klove všechny členy skupiny kromě jedince 1, zatímco je klován pouze jedincem 1, a má index 2, ... Obecně lze říci, že každý určitý jedinec v hejnu dominuje těm zvířatům, která klove a od nichž není klován, zatímco je submisivní vůči těm, kteří klovou do něj a které on nikdy neklove.

Index je vhodný pro rankování jedinců v rámci dokonale lineárních hierarchií, tzv. peck right, ale lze jej použít i u skupin, kde dominance jednoho zvířete nad druhým není absolutní (submisivní zvíře občas klovne i výše postaveného jedince), tzv. peck dominance (Jenkins 1944, Bayly et al. 2006, Crook & Butterfield 1970).

3.4.2 Index Crooka a Butterfielda (Dominance Index, DI)

Index poprvé zavedli Crook a Butterfield (1970) ve své práci o sociálních rolích obou pohlaví u afrického snovatce rudozobého (*Quelea quelea*) a pojmenovali jej jako „dominanční index“. Index je definován jako podíl vítězných střetů jedince i z celkového počtu střetů, kterých se jedinec i zúčastnil (w/n_i), dělený počtem jeho protivníků ($N-1$):

$$DI = \frac{\left(\frac{w}{n}\right)_i}{N-1}$$

w – počet interakcí, které jedinec vyhrál

n – celkový počet interakcí, kterých se jedinec zúčastnil

i – označení jednoho konkrétního jedince ve skupině, pro kterého je index počítán

N – počet zvířat ve skupině

1 – korekce pro počet oponentů jedince (jedinec není sám sobě oponentem, od skupiny jej odečteme)

Průměr z indexů všech jedinců ve skupině $\frac{\sum_{i=1}^N \left(\frac{w}{n}\right)_i}{N-1}$ pak vyjadřuje průměrnou pravděpodobnost vítězné interakce dílčího jedince skupiny s jakýmkoli jiným členem této skupiny. Získaná hierarchie je lineární a umožňuje meziskupinová srovnání (Crook & Butterfield 1970).

3.4.3 Index frekvence úspěchu (Frequency Success Index, FSI)

Kalinoski (1975) zavedl tento index ve své již výše zmíněné studii vnitrodruhové a mezidruhové agrese u hýla rudoprsého (*Carpodacus mexicanus*) a vrabce domácího (*Passer domesticus*).

Index uvažuje dominantní postavení jedince, tj. podíl úspěšných střetů ze střetů, kterých se zúčastnil $[(w_i - l_i)/n_i]$, i míru agrese individua, tj. relativní četnost jeho účasti na agonistických střetech ve skupině $(n_i / \sum^m n_i)$, a je definován takto:

$$FSI = \frac{2(w_i - l_i)}{n_i} \cdot \frac{n_i}{\sum^m n_i} = 2 \frac{w_i - l_i}{\sum^m n_i}$$

$\sum^m n_i$ - celkový počet agonistických střetů ve skupině

n_i - celkový počet střetů, kterých se zúčastnil jedinec i

w_i - celkový počet úspěšných střetů jedince i (počet interakcí, které i vyhrál)

l_i - celkový počet neúspěšných střetů jedince i (počet interakcí, které i prohrál)

m - počet jedinců ve skupině

2 - odfiltrování skutečnosti, že každý střet je uvažován dvakrát (výhra pro jednoho a prohra pro jiného jedince)

Index nabývá hodnot od -1 do $+1$. Maximální hodnota (1) odpovídá situaci, kdy se jedinec zúčastnil všech agonistických interakcí ve skupině a nikdy neprohrál. Minimální hodnota (-1) pak odpovídá situaci, kdy se jedinec zúčastnil všech agonistických střetů ve skupině, ale vždy prohrál. V takto definované stupnici tedy vysoké pozitivní skóre označuje jedince dominantní, skóre blízké nule jedince prostředního postavení a nízké negativní skóre jedince submisivní (Kalinowski 1975).

3.4.4 Index Bakera a Foxe (Percent of Wins)

Roku 1978 zavedli nový dominantní index Baker a Fox ve své studii vztahů mezi dominancí, schopností přežití, vybranými morfologickými znaky a alelickým polymorfismem u strnada zimního (*Junco hyemalis*).

Index je definován jako procentuální podíl vítězných interakcí sledovaného jedince v rámci všech interakcí, kterých se daný jedinec zúčastnil:

$$[(\text{vítězství})/(\text{všechny interakce})] \cdot 100$$

Jelikož výpočet obsahuje násobení stem, výsledný index má rozměr procent a nabývá hodnot 0 – 100%, kde se s rostoucím indexem zvyšuje dominantní rank zvířete. Protože není nutné individuální rozpoznávání oponentů sledovaného jedince, ale pouze zaznamenávání výsledků jeho agonistických interakcí v rámci skupiny, je tato metoda zvláště vhodná pro sledování volných zvířat v přírodě, tzv. field study (Baker & Fox 1978).

Index je de facto totožný s níže uvedeným RDS (jediným rozdílem je převod hodnoty na procenta), přesto je zde uveden, neboť se jedná o metodu zavedenou v ornitologické studii.

3.4.5 Davidův index (David's Score, DS)

David zavádí roku 1987 novou metodu pro standardní určování pořadí (ranking) a dále ji rozvádí ve své knize z roku 1988 (Gammell et al. 2003).

Index uvažuje ranky oponentů i podíl vítězných interakcí každého jedince v rámci jednotlivých dvojic (dyad) interagujících zvířat ve skupině (Bayly et al. 2006) a je pro každého jedince i definován takto (David 1988 ex Gammell et al. 2003):

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

w – součet podílů vítězných střetů jedince i (vítězné interakce/všechny interakce) s ostatními jedinci ve skupině (součet všech podílů vítězství jedince i v rámci jednotlivých dvojic)

w_2 – součet jednotlivých w oponentů jedince i

l – součet podílů prohraných střetů jedince i (prohrané interakce/všechny interakce) s ostatními jedinci ve skupině (součet všech podílů proher jedince i v rámci jednotlivých dvojic)

l_2 – součet jednotlivých l oponentů jedince i

3.4.6 Index Zumpeho a Michaela

Index zavedli Zumpe a Michael ve své práci o makacích (*Macaca mulatta*) z roku 1986. Výpočet indexu probíhá ve čtyřech následujících krocích (Zumpe & Michael 1986 ex Singh et al. 2003):

1. procentuální podíl na projeveném agresivním chování v rámci dvojice zvířat a a b pro daného jedince vůči danému oponentovi, např. 70% u jedince a a 30% u jedince b
2. procentuální podíl na přijatém submisivním chování v rámci dvojice zvířat a a b u daného jedince od daného oponenta, např. 80% u jedince a a 20% u jedince b
3. individuální procentuální podíl projevené agrese a přijaté submisivity v rámci dvojice, např. pro a : $(70\% + 80\%)/2 = 75\%$ a pro b : $(30\% + 20\%)/2 = 25\%$
4. stanovení dominantního ranku jedince s pomocí všech interagujících dvojic ve skupině o N jedincích: $a = (b + c + \dots + n)/N$

Index tedy uvažuje oba projevy dominantních vztahů, agrese i submisivitu, a je vhodný pro takové skupiny zvířat, kde běžně nedochází k projevům otevřené agrese, ale hierarchie je udržována pomocí výhrůžných a podřízených gest (Bayly et al. 2006).

3.4.7 Clutton-Brockův index (Fighting Index, CBI)

Index zavedl Clutton-Brock se spolupracovníky ve své práci o jelenu lesním (*Cervus elaphus*) z roku 1979. Index uvažuje rank jedince jako závislý na ranku jeho protivníků v bojích (Bayly et al. 2006).

Index je pro každého jedince i ve skupině definován takto:

$$CBI = (B + \sum b + 1) / (L + \sum l + 1)$$

B – počet jedinců, nad kterými jedinec i zvítězil

$\sum b$ – celkový počet jedinců, nad kterými zvítězili jedinci z proměnné B (součet všech neúspěšných oponentů těch zvířat, která byla poražena jedincem i)

L – počet jedinců, se kterými jedinec i prohrál

$\sum l$ – celkový počet jedinců, se kterými prohráli jedinci z proměnné L (součet všech úspěšných oponentů těch zvířat, která vyhrála nad jedincem i)

1 – korekce pro případ, že jedinec i žádnou interakci neprohrál, či nevyhrál (náhrada případně 0 ve zlomku jedničkou)

Výpočet nebere do úvahy jednotlivé interindividuální asymetrické vztahy (Gammell et al. 2003).

3.4.8 Index kombinovaných útoků (Index of Combined Attacks, CAtt)

Tento index poprvé zavedli Barlow a Ballin (1976) ve své studii vlivu barevného polymorfismu a tělesné velikosti na dominanci u ryby kančíka citronového (*Cichlasoma citrinellum*).

Index je definován jako podíl kombinovaných útoků určitého jedince (jako kombinovaný útok je chápána sekvence volného přiblížení se k oponentovi, approach, a projevu otevřené agrese, overt attack) ze součtu jeho kombinovaných útoků a ústupů vůči určitému protivníku:

$$\text{CAtt} = (\text{útoky})/(\text{útoky} + \text{ústupy})$$

Čím více se hodnota indexu blíží 1, tím je zvíře agresivnější. Index je stanoven v rámci určité dvojice zvířat (dyad) a nabývá (za předpokladu, že útok jednoho zvířete je ústupem pro zvíře druhé) v rámci dané dvojice interagujících zvířat recipročních hodnot, tj. součet indexů v rámci dvojice je vždy 1. Zvíře s indexem 1 by bylo takové, které pouze útočí a nikdy neustupuje, zvíře s indexem 0 pak takové, které nikdy neútočí a pouze ustupuje protivníkovým útokům (Barlow & Ballin 1976).

3.4.9 Průměrný dominantní index (Average Dominance Index, ADI)

Index zavedla Hemelrijk se svými kolegy v práci popisující jimi navržený model (zvaný DomWorld) pro srovnávání různých rankovacích metod (Hemelrijk et al. 2005). Jedná se o zjednodušenou podobu indexu Zumpeho a Michaela popsaneého výše a je definován takto:

$$\text{ADI} = \frac{\sum_j w_{ij}}{N}, \text{ kde } w_{ij} = \frac{x_{ij}}{x_{ij} + x_{ji}}$$

x_{ij} – počet útoků jedince i na určitého oponenta j

x_{ji} – počet útoků oponenta j na sledovaného jedince i

w_{ij} – dominantní index jedince i v rámci určitého oponenta j

j – obecné označení všech oponentů jedince i

N – počet oponentů jedince i

ADI jedince je tedy průměrem všech jeho dílčích dyadických dominantních indexů. Vyšší hodnota ADI pak znamená i vyšší postavení v hierarchii skupiny. Srovnáním pěti různých metod dochází autoři k závěru, že skutečným vztahům ve skupině virtuálních zvířat nejlépe odpovídá právě ADI. Model přitom uvažoval fenomény dobře známé především ze studia sociální organizace primátů: efekt vítěze a poraženého (tyto efekty již byly zmíněny), nízká intenzita agresivity vedoucí k egalitarismu (slabě vyvinutá hierarchie), vysoká intenzita agresivity vedoucí k despotismu (strmá hierarchie) a možnost odhadu dominance konkrétního oponenta na základě vlastní předchozí zkušenosti s ním (Hemelrijk et al. 2005).

3.4.10 Relativní dominantní skóre (Relative Dominance Score, RDS)

Dominanční skóre je základním a nejjednodušším indexem, ze kterého většina ostatních vychází. Jedná se o poměr mezi počtem vítězných interakcí jedince (W) a celkovým počtem jeho agonistických interakcí (T), a je definován takto:

$$RDS = W/T$$

Index nabývá hodnot od 0 do 1 (Lehner 1996) a je nejčastěji používaným dominantním indexem při studiu volných zvířat v přírodě (Poisbleau et al. 2006b).

3.5 Metody pro kardinální rankování

3.5.1 Elo-rating

Metoda je pojmenována po svém zakladateli, jímž je Arpad Elo (1961, 1978), a původně byla popsána jako postup pro hodnocení šachistů. Jedinečnost této metody tkví v tom, že při rankování bere v úvahu sled agonistických interakcí, to jest jejich pořadí, což umožňuje odhad dominantních ranků interakci od interakce. Po každém agonistickém střetu jsou Elo-ranky (Elo-ratings) obou protivníků aktualizovány, přičemž metoda nepokládá všechny výhry a prohry za stejně hodnotné. To znamená, že Elo-rank dominantního zvířete se po jeho vítězství nad zvířetem podřízeným zvýší mnohem méně než Elo-rank zvířete podřízeného po vítězství nad zvířetem dominantním (Albers & de Vries 2001).

Metodu lze dobře popsat na následujícím hypotetickém příkladě. Jestliže jedinec *A* (Elo-rank 1200) interaguje s jedincem *B* (Elo-rank 1000), pak je šance jedince *A* na výhru s oponentem *B* 76% (viz tab. 4), což odpovídá rozdílu jejich Elo-ranků ($1200 - 1000 = 200$). Jestliže jedinec *A* tento střet s jedincem *B* vyhraje, jeho Elo-rank se zvýší:

$$\text{nový Elo-rank } A = \text{starý Elo-rank } A + (1 - 0.76) \times k$$

1 – skóre znamenající výhru

k – konstanta, vyjadřuje velikost změny individuálního Elo-ranku po každém střetu

0,76 – pravděpodobnost vítězství jedince *A*

Budeme-li uvažovat, že $k = 100$, pak nový Elo-rank jedince *A* nabývá hodnoty 1224 ($1200 + 0,24 \times 100 = 1224$). Pro jedince *B*, který v interakci prohrál (skóre 0) bude platit:

$$\text{nový Elo-rank } B = \text{starý Elo-rank } B + (0 - 0,24) \times k = 1000 - 0,24 \times 100 = 976$$

Obdobně by v případě výhry (skóre 1) jedince *B* nad jedincem *A* platilo:

$$\text{n. Elo-rank } B = \text{starý Elo-rank } B + (1 - 0,24) \times k = 1000 + 0,76 \times 100 = 1076$$

V případě shody (tie) je skóre obou oponentů 0,5. Hlavními výhodami této metody jsou: 1) rozdílné ohodnocení vlivu různých výher a proher (v závislosti na míře dominance oponenta) na nový rank jedince, 2) možnost stanovení dominančního ranku v jakýkoli okamžik (Elo 1961 ex Albers & de Vries 2001, Elo 1978 ex Albers & de Vries 2001, Albers & de Vries 2001).

3.5.2 Boyd & Silk 1983

Index zavedli Robert Boyd a Joan Silk ve své práci z roku 1983 a jedná se pravděpodobně o nejznámější index kardinálního rankování vůbec. Pro výpočet individuálních dominančních indexů jsou použity údaje zaznamenané v dominanční matici a indexy jsou odvozovány z této rovnice:

$$P_{ij} = \frac{1}{1 + \exp(D_i - D_j)}$$

P_{ij} – pravděpodobnost, že jedinec i zvítězí ve střetu nad jedincem j

D_i, D_j – kardinální dominantní ranky jedinců i a j , tj. jejich pozice na intervalové škále

$\exp(x) \approx e^x$

Rozdíl Elo-ranků	Pravděpodobnost výhry	Rozdíl Elo-ranků	Pravděpodobnost výhry	Rozdíl Elo-ranků	Pravděpodobnost výhry
0>=dlf<=3	0.50	122>=dlf<=129	0.67	279>=dlf<=290	0.84
4>=dlf<=10	0.51	130>=dlf<=137	0.68	291>=dlf<=302	0.85
11>=dlf<=17	0.52	138>=dlf<=145	0.69	303>=dlf<=315	0.86
18>=dlf<=25	0.53	146>=dlf<=153	0.70	316>=dlf<=328	0.87
26>=dlf<=32	0.54	154>=dlf<=162	0.71	329>=dlf<=344	0.88
33>=dlf<=39	0.55	163>=dlf<=170	0.72	345>=dlf<=357	0.89
40>=dlf<=46	0.56	171>=dlf<=179	0.73	358>=dlf<=374	0.90
47>=dlf<=53	0.57	180>=dlf<=188	0.74	375>=dlf<=391	0.91
54>=dlf<=61	0.58	189>=dlf<=197	0.75	392>=dlf<=411	0.92
62>=dlf<=68	0.59	198>=dlf<=206	0.76	412>=dlf<=432	0.93
69>=dlf<=76	0.60	207>=dlf<=215	0.77	433>=dlf<=456	0.94
77>=dlf<=83	0.61	216>=dlf<=225	0.78	457>=dlf<=484	0.95
84>=dlf<=91	0.62	226>=dlf<=235	0.79	485>=dlf<=517	0.96
92>=dlf<=98	0.63	236>=dlf<=245	0.80	518>=dlf<=559	0.97
99>=dlf<=106	0.64	246>=dlf<=256	0.81	560>=dlf<=619	0.98
107>=dlf<=113	0.65	257>=dlf<=267	0.82	620>=dlf<=735	0.99
114>=dlf<=121	0.66	268>=dlf<=278	0.83	dlf>=736	1.00

Tab. 4 Hodnoty rozdílů mezi Elo-ranky dvou oponentů a jim odpovídající pravděpodobnost vítězství dominantního jedince (vyšší Elo-rank) nad podřízeným (Albers & de Vries 2001).

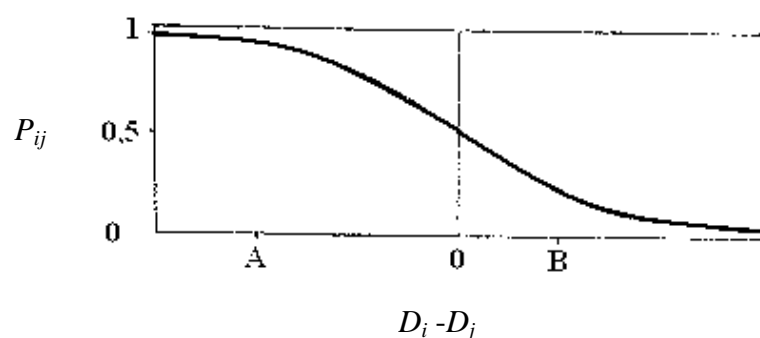
Pravděpodobnost, že jedinec i zvítězí nad jedincem j , záleží tedy pouze na rozdílu mezi dominantními indexy těchto jedinců, viz obr. 12. P_{ij} má konstantní charakter, což znamená, že výsledek daného střetu je považován za nezávislý na výsledcích střetů předchozích. Pro dominantní jedince platí, že $P_{ij} > 0,5$.

Stupnice pro měření dominance je následně zlogaritmována zavedením nové proměnné P_i , kdy $P_i = \exp(-D_i)$. Jejím dosazením do předchozí rovnice dostáváme:

$$P_{ij} = \frac{P_i}{P_i + P_j}$$

Odhady hodnot P_i a P_j jsou generovány z dat obsažených v dominantní matici pomocí metody maximální pravděpodobnosti (the method of maximum likelihood), což znamená, že odhadnuté dominantní indexy budou mít takovou hodnotu, která bude maximalizovat pravděpodobnost zaznamenání právě takové sady agonistických interakcí, která byla ve skutečnosti pozorována.

Pro takto získané kardinální indexy D_i platí, že nízké hodnoty označují jedince dominantní, vysoké pak jedince podřízené (Boyd & Silk 1983).



Obr. 12 Závislost pravděpodobnosti, že jedinec i zvítězí nad jedincem j (P_{ij}), na rozdílu kardinálních dominantních indexů ($D_i - D_j$). V bodě A je $D_i < D_j$, i je dominantní nad j ; v bodě 0 je $D_i = D_j$; v bodě B je $D_i > D_j$, j je dominantní nad i (Boyd & Silk 1983).

3.5.3 BBS

Metoda zvaná BBS (Batchelder-Bershad-Simpson) byla ve své konečné verzi zavedena v práci Williama Batcheldera a jeho kolegů (1992). BBS metoda pracuje se čtyřmi základními předpoklady, z nichž první tři jsou typické i pro metodu Boyda & Silk (1983): 1) výchozí distribuce dominance je spojitá, 2) pravděpodobnost vítězství jedince i nad jedincem j je konstantní, 3) výsledek daného střetu je nezávislý na výsledcích střetů předchozích, 4) rozdělení dominance, která tvoří základ pozorovaného chování, je normální (Jameson et al. 1999).

Prvním krokem je výchozí odhad umístění každého jedince a_i na stupnici:

$$s(a_i) = [\alpha(2W_i - N_i)/2N_i]$$

$\alpha = \sqrt{2\pi} = 2,50663$ – konstanta pro normální rozdělení

$s(a_i)$ – umístění jedince a_i na stupnici, tj. jeho dominantní rank

W_i – počet interakcí, které jedinec a_i vyhrál

N_i – počet interakcí, kterých se jedinec a_i zúčastnil

Dalším krokem pak je opakované použití následující rovnice k novému rankování zvířat, přičemž je tento postup opakován až do té doby, než se dominantní ranky stanou neměnnými:

$$s(a_i) = [2(W_i - L_i)/N_i] + Q_i$$

L_i – počet střetů, ve kterých jedinec a_i prohrál

Q_i – průměrný dominantní rank, tj. průměrné $s(a_i)$, těch oponentů, se kterými se jedinec a_i utkal v agonistickém střetu

Počáteční hodnoty Q_i jsou vypočítány z výchozích odhadů $s(a_i)$. Po každém novém orankování jsou tyto nové ranky použity pro stanovení nových hodnot Q_i pro každé ze sledovaných zvířat. Tento postup je opakován až do ustálení dominantních ranků $s(a_i)$. Konečné hodnoty takto získaných dominantních ranků jsou pak použity k seřazení jedinců v hierarchický systém, kdy vyšší dominantní rank označuje jedince dominantního, nižší pak jedince podřízeného (Batchelder et al. 1992 ex Jameson et al. 1999, Jameson et al. 1999).

3.6 Speciální software – programy *Peck Order* a *MatMan*

Závěrem kapitoly, jež shrnuje metody pro určování dominantních ranků jedinců a studium hierarchických systémů sociálních skupin, budou ve stručnosti zmíněny dva softwarové programy, které jsou k analýze dominantních vztahů primárně určeny a výrazně tak usnadňují jejich studium.

Peck Order umožňuje seřazení zvířat ve skupině od nejvýše postaveného (rank 1) po nejnižší postavené (rank N) reorganizací řádek a sloupků dominantní matice na základě individuálních vítězných a prohraných střetů. Mezi další praktické funkce patří výpočet Landauova indexu linearity h a identifikace zvrátů a netraktivních vztahů (Hailman 1994 ex Bayly et al. 2006).

MatMan (Matrix Manipulation and Analysis) řadí zvířata ve skupině do dominantní hierarchie, přičemž může vycházet jak z matice dominantní (založené na projevech

dominance), tak z matice submisivní (založené na projevech submisivity). V rámci každé dvojice zvířat je na základě výsledku jejich vzájemných agonistických interakcí stanoven dominantní vztah, kdy jedinec dominantní získává skóre 1, jedinec podřízený -1, a v případě shody (tie) je oběma přiděleno skóre 0. Pro každého jedince i je pak spočítán následující index:

$$\{(\text{součet řádky})_i - (\text{součet sloupku})_i\} / \{(\text{součet řádky})_i + (\text{součet sloupku})_i\}$$

Na základě hodnot tohoto indexu jsou zvířata sestupně seřazena. Poté dochází k reorganizaci matice a v případě, že dyadický vztah sousedících jedinců neodpovídá nalezenému rankování, jsou mezi sebou daná zvířata prohozena v matici tak, aby výsledné pořadí odpovídalo jejich dyadickému vztahu.

Mezi další užitečné funkce a vlastnosti programu MatMan patří například výpočet Kendallova koeficientu K a Landauova indexu linearity h , možnost srovnání dvou matic (tzv. rowwise correlation), kompatibilita s programem *The Observer* a možnost analýzy matic dosahujících až velikosti 80×80 (de Vries et al. 1993).

IV. Závěr

Studium dominance a hierarchií je komplikováno značnou nejednotností konceptu, terminologie a především metodiky (Drews 1993, de Vries 1995, Bernstein 1981). Trpce pravdivé je konstatování Irwina Bernsteina (1981), že sice bylo zavedeno mnoho rankovacích metod, ale ty ne vždy poskytují srovnatelné výsledky, přičemž i v rámci jedné rankovací metody je srovnatelnost výsledků často nemožná nejen mezi taxony, ale i mezi jednotlivými vědeckými týmy, a dokonce i mezi jednotlivými studiemi. Z tabulky uvedené v příloze je dobře patrné, že v mnoha pracích se o použité metodice rankování pozorovaných ptáků nedozvíme o mnoho více než to, že ranky jedinců byly stanoveny na základě výsledků agonistických interakcí (např. Poiani et al. 2000, Hogstad 2006), chybí tedy popis samotné rankovací metody, tj. jakým způsobem byly agonistické střety vyhodnoceny a jak byla zvířata ve skupině na základě tohoto vyhodnocení seřazena v hierarchický systém. Naproti tomu mnoho autorů zavádí své vlastní dominantní indexy založené na nejrůznějších typech chování či morfologických vlastnostech (např. Slotow et al. 1993, Verbeek et al. 1999, Boseret et al.

2006), což v posledku vede k tomu, že je de facto nemožné srovnávat mezi sebou výsledky jednotlivých studií, neboť téměř každá studie je „metodickým unikátem“.

Tato kompilační práce shrnuje ty nejpoužívanější rankovací metody pro studium ptačí dominance, stejně tak jako ty víceméně opomíjené nebo využívané při studiu jiných taxonů, zejména primátů, kteří jsou velmi oblíbeným objektem studia zvířecích sociálních systémů. Je to z toho důvodu, že se v původních pracích studujících dominanci u ptáků opakují v zásadě stále tytéž postupy (i když většinou nějakým způsobem modifikované, viz výše), a to nejčastěji ty nejjednodušší (počet podřízených jedinců, podíl vítězných interakcí, atd.), přičemž teoretickým studiím navrhujícím metody nové či vylepšené není věnována dostatečná pozornost. Jak ale dokazuje například práce Karen Bayly a jejích spolupracovníků (2006), pro studium hierarchií v ptačích hejnech lze s úspěchem použít i metody původně zavedené pro studium odlišných taxonů. V práci je srovnáno osm různých dominantních indexů (Davidův index, index Zumpeho a Michaela, klovací pořádek, index Bakera a Foxe, index Crooka a Butterfielda, CAtt, FSI a CBI), a to na základě jimi poskytovaných výsledků při studiu hierarchií u osmi v zajetí držných hejn kura domácího, *Gallus gallus domesticus*, z nichž bylo jedno devítičlenné (tři samci a šest samic) a ostatních sedm šestičlenných (tři samci a tři samice). Pět indexů (prvně jmenované ve výše uvedeném výčtu) poskytovalo identické rankování a v případě hierarchií silně lineárních poskytovalo všech osm indexů výsledky víceméně podobné, zatímco v případě nižší linearit se výsledky jednotlivých indexů značně lišily (Bayly et al. 2006).

Každá z metod má své výhody i nevýhody, často je její použití vhodné pouze pro sociální skupiny splňující určitá kritéria, nebo pro určité uspořádání pozorování. Kromě použité rankovací metody může spolehlivost výsledků práce značně ovlivnit i druh sledovaného chování s dominancí asociovaného, (ne)úplnost a množství napozorovaných agonistických interakcí, atd., kteréžto problémy byly již diskutovány v příslušných kapitolách. Základní požadavky pro co možná nejpřesnější výsledky lze shrnout do následujících bodů:

1. *linearita* – jelikož je většina rankovacích metod založena na předpokladu alespoň linearitě blízkého uspořádání v hejně (Appleby 1983), je vhodné míru linearitě otestovat (de Vries 1995)
2. *dostatečná velikost sledovaného hejna* – lineární hierarchie může být statisticky prokázána pouze v hejnech o minimálním počtu šesti členů (Appleby 1983)

3. *dostatečné množství dyadických interakcí* – s rostoucím počtem pozorovaných střetů v rámci dané dvojice roste pravděpodobnost správného určení směru dominantního vztahu (Poisbleau et al. 2006b, de Vries 1998)
4. *co nejúplnější data* – neznámé dyadické vztahy snižují přesnost rankování (de Vries 1995, Singh et al. 2003)

Tento výčet zahrnuje ty aspekty metodického uspořádání studie, které je možno víceméně snadno zajistit. K těmto bodům by pak bylo možno přidat ještě nejméně následující dva, s jejichž splněním to však není nikterak jednoduché:

1. *vhodně zvolené chování asociované s dominancí* – jedná se o nejproblematictější krok každé studie, ranky odvozené z různého chování navíc nemusí být shodné (viz Boyd & Silk 1983)
2. *vhodná rankovací metoda* – je vysoce pravděpodobné, že všeobecně platná metoda rankování nejenže není zavedena, ale z principu nemůže ani existovat (Roberts 1990 ex de Vries 1998)

Ze všeho, co bylo výše uvedeno a co je diskutováno na stránkách této práce, je zřejmé, že studium dominance a dominantních hierarchií je metodicky mimořádně komplikované a navzdory mnoha (i když převážně teoretickým) srovnávacím pracím nepanuje názorová shoda ohledně vhodnosti použití té které rankovací metody (Albers & de Vries 2001).

Navzdory těmto těžkostem se studium ptačí dominance těší značnému vědeckému zájmu a je předmětem velkého množství studií, jejichž výsledky lze jistě i přes výše uvedené problémy považovat za relevantní a velmi podnětné.

Na úplný závěr budiž řečeno, že „jsme stále ještě na samém počátku studia sociálních uspořádání“ (Bernstein 1981) a existuje jistě ještě nespočet aspektů ptačí (a obecně zvířecí) dominance, které mohou být předmětem našeho objevování, studia a úžasu.

V. Příloha

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Alonso et al. 1997	<i>Grus grus</i>	volná	Percent of Wins	vysvětlující, vysvětlovaná	agrese, pohyblivost za potravou, množství přijaté potravy, čas odletu z hřadu
Baker & Fox 1978	<i>Junco hyemalis</i>	v zajetí, volná	Percent of Wins	vysvětlující, vysvětlovaná	alelický polymorfismus (Lglygly), pohlaví, schopnost přežití, morfologické znaky
Balph et al. 1979	<i>Junco hyemalis montanus</i>	v zajetí	většina vyhraných střetů ve dvojici	vysvětlovaná	poohlaví, velikost (délka křídla), vzor ocasu, tmavé zbarvení na hlavě a hrudi
Belthoff & Gauthreaux 1991	<i>Carpodacus mexicanus</i>	v zajetí	Brown 1975	vysvětlovaná	velikost (rozměry, hmotnost), zbarvení, pohlaví
Boogert et al. 2006	<i>Sturnus vulgaris</i>	v zajetí	Davidův index, ovládnání zdrojů	vysvětlující, vysvětlovaná	chování v novém prostředí (latence žraní), učení, neofobie (neznámý objekt)
Boseret et al. 2006	<i>Serinus canaria</i>	v zajetí	preferované místo k sezení, agrese	vysvětlující	kvantita zpěvu, reakce na podaný testosteron, vlastnosti mozku. center zpěvu
Bruinzeel et al. 2006	<i>Haematopus ostralegus</i>	v zajetí, volná	podíl výher, podíl podřízených oponentů	vysvětlující, vysvětlovaná	kvalita teritoria, příjem potravy (délka žraní, množství), pohlaví, místo střetu
Carrascal et al. 1998	<i>Parus major</i>	volná	kombinace věku a pohlaví	vysvětlující, vysvětlovaná	kondice, růst peří, abiot. faktory, po-trava, věk, pohlaví, velikost, asymetrie
Cristol 1995	<i>Junco hyemalis hyemalis</i>	v zajetí	Brown 1975	vysvětlovaná	rank členů původního hejna v novém hejně, absence extrémních ranků
Crook & Butterfield 1970	<i>Quelea quelea</i>	v zajetí	DI	vysvětlovaná	poohlaví (prvky chování typické pro stavbu hnízda, struktura populace)
Dingemanse & de Goede 2004	<i>Parus major</i>	volná	de Vries 1995, I & SI	vysvětlující, vysvětlovaná	vzdálenost od teritoria, pohlaví, věk, personalita (rychlost explorační)
Doucet et al. 2005	<i>Poecile atricapillus</i>	volná	RDS	vysvětlující, vysvětlovaná	tělesná kondice, achromatické zbarvení peří, reprodukční úspěch samců

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Dufour & Weatherhead 1998	<i>Agelaius phoeniceus</i>	v zajetí	převaha vítězných interakcí	vysvětlovaná	asymetrie (délky tarsu, křídla, ocasu, červené části "nárameníku", celého "nár.")
Eason & Sherman 1995	<i>Psophia leucoptera</i>	volná	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlující	strategie pro uskutečnění kopulace se samicí, počet úspěšných kopulací
Ellsworth & Belthoff 1999	<i>Otus kennicottii</i>	volná	Brown 1975	vysvětlující, vysvětlovaná	velikost, pohlaví, hmotnost, čas opuštění rodného místa, vzdálenost vlastního terit.
Grasso et al. 1996	<i>Junco hyemalis</i>	v zajetí	podíl výher (binomický test)	vysvětlovaná	poohlaví (agresivita), zesvětlení (u dominantních) či ztmavení (u podř.) peří
Hagelin 2001	<i>Callipepla gambelii</i> , <i>Callipepla squamata</i>	v zajetí	vítěz dyadického střetu dominantní	vysvětlovaná	hmotnost, morfologické znaky, vlastnosti zbarvení opeření, kastrace (agrese)
Hansen & Slagsvold 2004	<i>Parus major</i> , <i>Parus caeruleus</i>	volná	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlující, vysvětlovaná	druh, pohlaví, "rodiče" a "sourozenci", místo střetu, věk, agresivita
Hein et al. 2003	<i>Passer domesticus</i>	volná	podíl dvojic, ve kterých jedinec dominuje	vysvětlující, vysvětlovaná	velikost odznaku, velikost těla, věk, pohlaví oponenta, agresivita, pohlaví
Hino 2005	8 druhů japonských ptáků	volná	dominantní matice (označené dvojice)	vysvětlovaná	druh, velikost, pohlaví, místní vs. imigrant, agresivita
Hogstad 2006	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	volná	agonistické interakce na krmítkách	vysvětlující, vysvětlovaná	kondice (hmotnost, délka křídla), pohlaví, věk
Christie et al. 2004	<i>Poecile atricapillus</i>	volná	agonistické interakce na krmítkách	vysvětlující	vlastnosti zpěvu samců
Jenkins 1944	3 druhy hus, 4 druhy kachen	volná	Peck Order	vysvětlující, vysvětlovaná	druh, roční období, přednostní přístup k potravě, teritorialita
Kalinoski 1975	<i>Carpodacus mexicanus</i> , <i>Passer domesticus</i>	v zajetí, volná	FSI	vysvětlovaná	druh, pohlaví, zajetí vs. volnost

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Ketterson 1979	<i>Junco hyemalis</i>	převzatá data	počet podřízených jedinců	vysvětlující, vysvětlovaná	věk, pohlaví, frekvence střetů s různými oponenty (rank), vlastnosti opeření
Kim & Zuk 2000	<i>Gallus gallus spadiceus</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (asi Peck Order)	vysvětlovaná	morfologické znaky, věk, předchozí sociální zkušenost, agresivita
Krams 2000	<i>Parus major</i>	volná	převaha výher (znaménkový test)	vysvětlující, vysvětlovaná	věk, pohlaví, velikost, hmotnost, potr. chování, reakce na risk predace, tuk. zásoby
Krams 2002	<i>Parus major</i>	volná	kombinace věku a pohlaví	vysvětlující	rychlost úniku před predátorem (hmotnost, velikost)
Lahti et al. 1998	<i>Parus montanus</i>	volná	d. matice, oboustranný znaménkový test	vysvětlující, vysvětlovaná	umístění potravních zásob, věk, pohlaví, habitat
Lange & Leimar 2001	<i>Parus major</i>	v zajetí	dominanční matice	vysvětlující	frekvence hrozeb a útoků, reakce na riziko predace (potravní chování)
Lange & Leimar 2003	<i>Parus major</i>	v zajetí	dominanční matice	vysvětlující	agresivita (intenzita hrozeb a útoků)
Leary et al. 1999	<i>Junco hyemalis caniceps</i>	volná	Percent of Wins	vysvětlující, vysvětlovaná	kondice, hematokrit, leukocyty, potravní chování, velikost, pohlaví
Lemel & Wallin 1993	<i>Parus major</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlovaná	velikost pruhu na hrudi, věk, hmotnost, velikost, motivace (hlad), (ne)známý opon.
Leonard & Weatherhead 1996	<i>Gallus gallus domesticus</i>	v zajetí	ag. střety, seřazení dle podřízených	vysvětlující, vysvětlovaná	pohlaví rodiče o daném ranku, poměr pohlaví ve snůšce (F/M), pořadí partnerů
Lindström 2004	<i>Carduelis chloris</i>	v zajetí	binomický test pro převahu výher	vysvětlující, vysvětlovaná	virová infekce (<i>Alphavirus</i>) - přítomnost vs. nepřítomnost, průběh
Lindström et al. 2005	<i>Passer domesticus</i>	v zajetí	binomický test pro převahu výher	vysvětlující	kortikosteron, spotřeba energie, imunita, velikost odznaku, hmotnost

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Lundborg & Brodin 2003	<i>Parus montanus</i>	v zajetí	blíže nepopsaná	vysvětlující	ukládání tělesného tuku, tvorba potravních zásob
Mateos & Carranza 1997	<i>Phasianus colchicus</i>	v zajetí	CBI, Boyd & Silk 1983	vysvětlující, vysvětlovaná	zbarvení peří (jasné vs. matné), preferovaný oponent, agresivita vůči vetřelci
Mateos & Carranza 1999	<i>Phasianus colchicus</i>	v zajetí	CBI, Boyd & Silk 1983	vysvětlující	samičí výběr sexuálního partnera, epigamní chování samců
McGowan et al. 2006	<i>Aegithalos caudatus</i>	v zajetí	agonistické střety, skóre od 0 do 1	vysvětlující	pozice na společném hřadu (vnitřní vs. vnější)
McGraw & Hill 2000	<i>Carpodacus mexicanus</i>	v zajetí	počet výher, alfa samec rank 1	vysvětlující, vysvětlovaná	variab. ve zbarvení peří -manipulovaná a přirozená, místo odchyty, velikost, parazit.
Mennill et al. 2003	<i>Poecile atricapillus</i>	volná	interakce na krmítkách, MatMan	vysvětlující, vysvětlovaná	achromatické zbarvení (tmavost, kontrast, reflektance), odznak, růst peří
Mennill et al. 2004	<i>Poecile atricapillus</i>	volná	MatMan, RDS	vysvětlující	umístění hnízda samice, množství mimopárových kopulací, paternita
Morimoto et al. 2005	<i>Tarsiger cyanurus</i>	volná	dominantním vítěz agonistického střetu	vysvětlující, vysvětlovaná	strukturní zbarvení peří (modré vs. olivové), preferovaný oponent, průběh střetu
Nol et al. 1996	<i>Coturnix japonica</i>	v zajetí	podíl vítězných či iniciovaných střetů	vysvětlovaná	heritabilita chování, věk, pohlaví, stabilita ranku jedince v ontogenezi
Parker & Ligon 2002	<i>Gallus gallus</i>	v zajetí	dominance výsledkem izolace, kokrhání	vysvětlující	typ preferovaného oponenta (rank, velikost hřebínku)
Pasinelli & Walters 2002	<i>Picoides borealis</i>	volná	hmotnost (positivní korelace s dominancí)	vysvětlující, vysvětlovaná	relativní hmotnost (v rámci snůšky a mezi snůškami), disperze vs. helping
Piper 1995	<i>Zonotrichia albicollis</i>	v zajetí	podíl oponentů, kterým jedinec dominuje	vysvětlující, vysvětlovaná	geny, sociální zkušenost, ruční odchov vs. odchyt v přírodě, hloubka křídla, zpěv

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Poiani et al. 2000	<i>Passer domesticus</i>	v zajetí	agonistické střety (asi Peck Order)	vysvětlující, vysvětlovaná	hladina testosteronu a kortikosteronu v krvi, upravování se, parazitace
Poisbleau et al. 2005	<i>Anas platyrhynchos, Anas acuta</i>	v zajetí	I & SI, MatMan	vysvětlující, vysvětlovaná	kondice(hmotnost,délka tarsu a zobáku), hladina kortikosteronu v krvi,stres
Poisbleau et al. 2006a	<i>Branta bernicla bernicla</i>	volná	Percent of Wins	vysvětlující, vysvětlovaná	reprodukční postavení, pohlaví, velikost, počet mláďat, hmotnost,hormony,kondice
Pravosudov & Grubb 1999	<i>Poecile carolinensis, Baeolophus bicolor</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlující, vysvětlovaná	druh, ostražitost, samota vs. dvojice, velikost (délka křídla)
Pravosudov & Lucas 2000	<i>Poecile carolinensis</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (agonistické interakce)	vysvětlující	ukládání energetických zásob (denní hmotnostní přírůstek, ukryvání potravy)
Pravosudov & Omanska 2005	<i>Poecile gambeli</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlující, vysvětlovaná	délka křídla,hmotnost,vlastnosti hippokam-pu, proliferace neuronů, prostor. paměť
Pravosudov et al. 1999	<i>Poecile carolinensis, Baeolophus bicolor, Sitta carolinensis</i>	záznam údajů u odchycených zvířat	nominální kategorie (věk, pohlaví)	vysvětlující	relativní množství tukových zásob
Pravosudov et al. 2003	<i>Poecile gambeli</i>	v zajetí	znaménkový test pro převahu výher	vysvětlující	prostorová paměť, kortikosteron, ukryvání potravy
Pryke & Andersson 2003	<i>Euplectes axillaris</i>	v zajetí, volná	ag. střety dvojic, více než 75% výher	vysvětlovaná	červené "nárameníky" (velikost, červenost)
Pryke & Griffith 2006	<i>Erythrura gouldiae</i>	v zajetí	agonistické interakce (krmítko, sedací větve)	vysvětlující, vysvětlovaná	barevný polymorfismus (barva hlavy, vlastnosti odznaku),místo k sezení, žraní
Ramsay & Ratcliffe 2003	<i>Poecile atricapillus</i>	v zajetí	převaha vítězných interakcí	vysvětlovaná	věk, předchozí zabydlení se v kleci, hlad, kondice, velikost
Sandell & Smith 1991	<i>Parus major</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlovaná	předchozí zabydlení se v kleci, věk, velikost (délka tarsu), přítomnost samice

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Senar et al. 2000	<i>Carduelis spinus</i>	v zajetí	velikost odznaku, ag. střety, dom. matice	vysvětlující, vysvětlovaná	velikost odznaku, rychlost metabolismu (spotřeba kyslíku)
Shelley et al. 2004	10 druhů australských alespoň částečně insektivorních ptáků	volná	agonistické interakce, program <i>Peck Order</i>	vysvětlovaná	druh, abundance druhu, tělesná velikost, hmotnost
Slotow & Rothstein 1995	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	volná	věk (dospělí dom. nad mladými)	vysvětlující	preferované místo žraní (vzdálenost od úkrytu před predátorem)
Slotow et al. 1993	<i>Zonotrichia leucophrys gambelii</i>	v zajetí	počet podříz. mínus počet nadřizovaných, věk	vysvětlující	preferovaný oponent (dospělý vs. nedosp. samec), agresivita vůči vetřelci
Smith & Metcalfe 1997	<i>Plectrophenax nivalis</i>	volná	počet výher+(0,5 počet shod)/počet střetů	vysvětlující, vysvětlovaná	věk, pohlaví, počasí (sníh, vítr, teplota), velikost (délka křídla), průběh střetu
Stahl et al. 2001	<i>Branta leucopsis</i>	volná	Percent of Wins	vysvětlující, vysvětlovaná	pohlaví, věk, hmotnost, reprodukční postavení, morfologie, potravní chování
Tarvin & Woolfenden 1997	<i>Cyanocitta cristata</i>	volná	oboustranný binom. test (převaha výher)	vysvětlovaná	pohlaví, velikost, roční období
Tiebout III 1996	<i>Amazilia saucerottei</i> , <i>Chlorostilbon canivetii</i>	v zajetí	dom. vztah znám z předchozích prací	vysvětlující, vysvětlovaná	druh, odhalení (v prostoru) a využití nových potravních zdrojů
Torda et al. 2004	<i>Passer montanus</i>	v zajetí	I & SI	vysvětlující, vysvětlovaná	velikost odznaku, agresivita, preferování oponenti, hmotnost, morfologie
Velando 2000	<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	volná	frekvence agonist. střetů	vysvětlovaná	pohlaví, pořadí línutí, hmotnost při vzletu, datum vylíhnutí
Verbeek et al. 1999	<i>Parus major</i>	v zajetí	podíl výher s oponenty opačného expl. typu	vysvětlující, vysvětlovaná	personalita, délka tarsu, hmotnost, věk, stav přepelichání, preferovaný oponent
Waite & Grubb 1987	<i>Parus bicolor</i>	v zajetí	blíže nepopsaná (agonistické střety)	vysvětlující	délka imobility po vyrušení predátorem, doba, po které se pták vrátil na krmítko

Práce	Studovaný druh	Pokusná zvířata v zajetí / volná	Metoda rankování	Dominance vysvětlující / vysvětlovaná	S dominancí související (zkoumané) faktory
Watt et al. 1984	<i>Zonotrichia albicollis</i>	v zajetí	Brown 1975, počet podřízených	vysvětlovaná	pohlaví, věk, roční období, zbarvení peří (bílé vs. nahnědlé), vlastnosti zbarvení
Zanette & Ratcliffe 1994	<i>Parus atricapillus</i>	v zajetí	Brown 1975	vysvětlující, vysvětlovaná	věk, pohlaví, reakce na predátora (hlas, přítomnost), varovné hlasy, délka imobility
Zuk et al. 1998	<i>Gallus gallus</i>	v zajetí	agonistické interakce (asi Peck Order)	vysvětlující, vysvětlovaná	střevní parazit <i>Ascaridia galli</i> , velikost hřebínku, velikost těla, samičí preference

Vysvětlivky:

19

Zvířata v zajetí vs. zvířata volná – Za pokusná zvířata volná jsou považovány všechny případy, kdy byly agonistické interakce (či nějaké jiné specifické proměnné), na jejichž základě byla zvířata rankována, sledovány na zvířatech volně se pohybujících v přírodě. Jako zajetí jsou referovány případy, kdy byly agonistické interakce (či nějaké jiné specifické proměnné), na jejichž základě byla zvířata rankována, sledovány na zvířatech v klecích či výběžích.

Metoda rankování – V případech, kdy je ve studii popsána použitá metoda rankování velmi přesně, ale není zde citována studie, odkud daná metoda pochází, jsou citovány názvy metod v takové podobě, jak je o nich referováno v této práci. V případech nepřesných informací týkajících se metodiky, nebo v případech užití metody vlastní, je nastíněn alespoň její základní rys.

Dominance vysvětlující vs. vysvětlovaná – V případech, kdy práce referuje o víceru korelovaných proměnných, z nichž některé mají povahu veličin na dominanci závislých a jiné nezávislých, nebo v případech, kdy u některé z korelovaných proměnných není možno s jistotou určit směr závislosti, jsou v tabulce vyplněny kategorie obě.

S dominancí související (zkoumané) faktory – Uvedeny jsou i faktory, jejichž korelace s dominancí sice nebyla prokázána, ale její možná existence je v práci studována. Výčet obsahuje i proměnné, které nejsou v primárním zájmu dané práce, ale jejichž možný vliv na dominanci a výsledky studie je v práci kontrolován.

VI. Použitá literatura

* - sekundární citace

Albers, P.C.H. & de Vries, H. (2001) Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Animal Behaviour*, 61, str. 489-495

Alonso, J.C., Bautista, L.M. & Alonso, J.A. (1997) Dominance and the dynamics of phenotype-limited distribution in common cranes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40, str. 401-408

Appleby, M.C. (1983) The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31, str. 600-608

Baker, M.C. & Fox, S.F. (1978) Dominance, survival, and enzyme polymorphism in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Evolution*, 32 (4), str. 697-711

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, str. 78-93

Barlow, G.W. & Ballin, P.J. (1976) Predicting and assessing dominance from size and coloration in the polychromatic Midas cichlid. *Animal Behaviour*, 24, str. 793-813

***Batchelder, W.H., Bershad, N.J. & Simpson, R.S.** (1992) Dynamic paired-comparison scaling. *Journal of Mathematical Psychology*, 36, str. 185-212

Bayly, K.L., Evans, C.S. & Taylor, A. (2006) Measuring social structure: A comparison of eight dominance indices. *Behavioural Processes*, 73, str. 1-12

Belthoff, J.R. & Gauthreaux Jr., S.A. (1991) Aggression and dominance in House Finches. *The Condor*, 93, str. 1010-1013

Bernstein, I.S. (1981) Dominance: The baby and the bathwater. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4, str. 419-457

Boogert, N.J., Reader, S.M. & Laland, K.N. (2006) The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Animal Behaviour*, 72, str. 1229-1239

Boseret, G., Carere, C., Ball, G.F. & Balthazart, J. (2006) Social context affects testosterone-induced singing and the volume of song control nuclei in male canaries (*Serinus canaria*). *Journal of Neurobiology*, 66, str. 1044-1060

Boyd, R. & Silk, J.B. (1983) A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour*, 31, str. 45-58

***Brown, J.L.** (1975) *The Evolution of Behavior*. New York: Norton

Bruinzeel, L.W., van de Pol, M. & Trierweiler, C. (2006) Competitive abilities of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) occupying territories of different quality. *Journal of Ornithology*, 147, str. 457-463

Carrascal, L.M., Senar, J.C., Mozetich, I., Uribe, F. & Domènech, J. (1998) Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in Great Tits. *The Auk*, 115 (3), str. 727-738

Chase, I.D., Bartolomeo, C. & Dugatkin, L.A. (1994) Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour*, 48, str. 393-400

Christie, P.J., Mennill, D.J. & Ratcliffe, L.M. (2004) Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, str. 341-348

***Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Gibson, R.M. & Guinness, F.E.** (1979) The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer. *Animal Behaviour*, 27, str. 211-225

Cristol, D.A. (1995) The coat-tail effect in merged flocks of dark-eyed juncos: social status depends on familiarity. *Animal Behaviour*, 50, str. 151-159

Crook, J.H. & Butterfield, P.A. (1970) Gender role in the social system of *Quelea*. In: Crook, J.H. (Ed.), *Social Behaviour in Birds and Mammals: Essays on the Social Ethology of Animals and Man*. Academic Press, London, str. 211-248

***David, H.A.** (1987) Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74, str. 432-436

***David, H.A.** (1988) *The Method of Paired Comparisons*. London: Charles Griffin

Dingemanse, N.J. & de Goede, P. (2004) The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*, 15 (6), str. 1023-1030

Doucet, S.M., Mennill, D.J., Montgomerie, R., Boag, P.T. & Ratcliffe, L.M. (2005) Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, 16 (1), str. 218-222

Drews, C. (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125 (3-4), str. 283-313

Dufour, K.W. & Weatherhead, P.J. (1998) Bilateral symmetry and social dominance in captive male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, str. 71-76

Dugatkin, L.A. (1997) Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, 8 (6), str. 583-587

Dugatkin, L.A. & Earley, R.L. (2004) Individual recognition, dominance hierarchies and winner and loser effects. *Proceedings of the Royal Society B*, 271, str. 1537-1540

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, str. 725-736

Ellsworth, E.A. & Belthoff, J.R. (1999) Effects of social status on the dispersal behaviour of juvenile western screech-owls. *Animal Behaviour*, 57, str. 883-892

***Elo, A.E.** (1961) The new U.S.C.F. rating system. *Chess Life*, 16, str. 160-161

***Elo, A.E.** (1978) *The Rating of Chess Players, Past and Present*. New York: Arco

French, A.R. & Smith, T.B. (2005) Importance of body size in determining dominance hierarchies among diverse tropical frugivores. *Biotropica*, 37 (1), str. 96-101

Gammell, M.P., de Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M. & Hayden, T.J. (2003) David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour*, 66, str. 601-605

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, str. 636-639

Hagelin, J.C. (2001) Castration in Gambel's and Scaled Quail: ornate plumage and dominance persist, but courtship and threat behaviors do not. *Hormones and Behavior*, 39, str. 1-10

***Hailman, J.P.** (1994) Peck Order 1.03. Department of Zoology, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin

Hansen, B.T. & Slagsvold, T. (2004) Early learning affects social dominance: interspecifically cross-fostered tits become subdominant. *Behavioral Ecology*, 15 (2), str. 262-268

Hein, W.K., Westneat, D.F. & Poston, J.P. (2003) Sex of opponent influences response to a potential status signal in house sparrows. *Animal Behaviour*, 65, str. 1211-1221

Hemelrijk, C.K., Wantia, J. & Gygas, L. (2005) The construction of dominance order: comparing performance of five methods using an individual-based model. *Behaviour*, 142, str. 1037-1058

Hino, T. (2005) Resident males of small species dominate immigrants of large species in heterospecific, winter bird flocks. *Ornithological Science*, 4, str. 89-94

Hogstad, O. (2006) Flock composition, agonistic behaviour and body condition of wintering Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula*. *Ornis Fennica*, 83, str. 131-138

Hudec, K., Čapek, M., Hanák, F., Klimeš, J. & Pavíza, R. (2003) Soustava a české názvosloví ptáků světa. Muzeum Komenského, Přerov.

Hurd, P.L. & Enquist, M. (2001) Threat display in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 79 (6), str. 931-942

Jackson, W.M. (1991) Why do winners keep winning? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, str. 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, str. 991-998

Jenkins, D.W. (1944) Territory as a result of despotism and social organization in geese. *The Auk*, 61 (1), str. 30-47

Kalinoski, R. (1975) Intra- and interspecific aggression in House Finches and House Sparrows. *The Condor*, 77, str. 375-384

***Kendall, M.G.** (1962) Rank Correlation Methods. London: Charles Griffin

Ketterson, E.D. (1979) Status signaling in Dark-eyed Juncos. *The Auk*, 96, str. 94-99

Kim, T. & Zuk, M. (2000) The effects of age and previous experience on social rank in female red junglefowl, *Gallus gallus spadiceus*. *Animal Behaviour*, 60, str. 239-244

Krams, I. (2000) Length of feeding day and body weight of great tits in a single- and two-predator environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, str. 147-153

Krams, I. (2002) Mass-dependent take-off ability in wintering great tits (*Parus major*): comparison of top-ranked adult males and subordinate juvenile females. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, str. 345-349

Lahti, K., Koivula, K., Rytkönen, S., Mustonen, T., Welling, P., Pravosudov, V.V. & Orell, M. (1998) Social influences on food caching in willow tits: a field experiment. *Behavioral Ecology*, 9 (2), str. 122-129

***Landau, H.G.** (1951) On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13, str. 1-19

Lange, H. & Leimar, O. (2001) The influence of predation risk on threat display in great tits. *Behavioral Ecology*, 12 (4), str. 375-380

Lange, H. & Leimar, O. (2003) The function of threat display in wintering great tits. *Animal Behaviour*, 65, str. 573-584

Leary, J., Sullivan, K.A. & Hillgarth, N. (1999) Relationships among dominance, foraging proficiency, and condition in juvenile Dark-eyed Juncos. *The Auk*, 116 (4), str. 1136-1141

Lehner, P.N. (1996) Handbook of Ethological Methods (str. 321-338). Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK

Leemel, J. & Wallin, K. (1993) Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major* L. *Animal Behaviour*, 45, str. 549-558

Leonard, M.L. & Weatherhead, P.J. (1996) Dominance rank and offspring sex ratios in domestic fowl. *Animal Behaviour*, 51, str. 725-731

Lindström, K.M. (2004) Social status in relation to Sindbis virus infection clearance in greenfinches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, str. 236-241

Lindström, K.M., Hasselquist, D. & Wikelski, M. (2005) House sparrows (*Passer domesticus*) adjust their social status position to their physiological costs. *Hormones and Behavior*, 48, str. 311-320

Lundborg, K. & Brodin, A. (2003) The effect of dominance rank on fat deposition and food hoarding in the Willow Tit *Parus montanus* – an experimental test. *Ibis*, 145, str. 78-82

Martin, P. & Bateson, P. (1993) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide* (str. 74-78). Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK

Mateos, C. & Carranza, J. (1997) The role of bright plumage in male-male interactions in the ring-necked pheasant. *Animal Behaviour*, 54, str. 1205-1214

Mateos, C. & Carranza, J. (1999) Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, str. 235-244

McGowan, A., Sharp, S.P., Simeoni, M. & Hatchwell, B.J. (2006) Competing for position in the communal roosts of long-tailed tits. *Animal Behaviour*, 72, str. 1035-1043

McGraw, K.J. & Hill, G.E. (2000) Carotenoid-based ornamentation and status signaling in the house finch. *Behavioral Ecology*, 11 (5), str. 520-527

Mennill, D.J., Doucet, S.M., Montgomerie, R. & Ratcliffe, L.M. (2003) Achromatic color variation in black-capped chickadees, *Poecile atricapilla*: black and white signals of sex and rank. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53, str. 350-357

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), str. 757-765

Morimoto, G., Yamaguchi, N. & Ueda, K. (2005) Plumage color as a status signal in male-male interaction in the red-flanked bushrobin, *Tarsiger cyanurus*. *Journal of Ethology*, 24, str. 261-266

Nol, E., Cheng, K. & Nichols, C. (1996) Heritability and phenotypic correlations of behaviour and dominance rank of Japanese quail. *Animal Behaviour*, 52, str. 813-820

Parker, T.H. & Ligon, J.D. (2002) Dominant male red junglefowl (*Gallus gallus*) test the dominance status of other males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53, str. 20-24

Pasinelli, G. & Walters, J.R. (2002) Social and environmental factors affect natal dispersal and philopatry of male Red-cockaded Woodpeckers. *Ecology*, 83 (8), str. 2229-2239

Piaskowski, V.D., Weise, C.M. & Ficken, M.S. (1991) The body ruffling display of the Black-capped Chickadee. *The Wilson Bulletin*, 103 (3), str. 426-434

Piper, W.H. (1995) Social dominance in young White-throated Sparrows: effects of early social experience and the unstable period. *The Auk*, 112 (4), str. 878-889

Poiani, A., Goldsmith, A.R. & Evans, M.R. (2000) Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47, str. 230-242

Poisbleau, M., Fritz, H., Guillon, N. & Chastel, O. (2005) Linear social dominance hierarchy and corticosterone responses in male mallards and pintails. *Hormones and Behavior*, 47, str. 485-492

Poisbleau, M., Fritz, H., Valeix, M., Perroi, P-Y., Dalloyau, S. & Lambrechts, M.M. (2006a) Social dominance correlates and family status in wintering dark-bellied brent geese, *Branta bernicla bernicla*. *Animal Behaviour*, 71, str. 1351-1358

Poisbleau, M., Jenouvrier, S. & Fritz, H. (2006b) Assessing the reliability of dominance scores for assigning individual ranks in a hierarchy. *Animal Behaviour*, 72, str. 835-842

Pravosudov, V.V. & Grubb Jr., T.C. (1999) Effects of dominance on vigilance in avian social groups. *The Auk*, 116 (1), str. 241-246

Pravosudov, V.V., Grubb Jr., T.C., Doherty Jr., P.F., Bronson, C.L., Pravosudova, E.V. & Dolby, A.S. (1999) Social dominance and energy reserves in wintering woodland birds. *The Condor*, 101, str. 880-884

Pravosudov, V.V. & Lucas, J.R. (2000) The effect of social dominance on fattening and food-caching behaviour in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour*, 60, str. 1-11

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, str. 93-102

Pravosudov, V.V. & Omanska, A. (2005) Dominance-related changes in spatial memory are associated with changes in hippocampal cell proliferation rates in mountain chickadees. *Journal of Neurobiology*, 62 (1), str. 31-41

Pryke, S.R. & Andersson, S. (2003) Carotenoid-based status signalling in red-shouldered widowbirds (*Euplectes axillaris*): epaulet size and redness affect captive and territorial competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53, str. 393-401

Pryke, S.R. & Griffith, S.C. (2006) Red dominates black: agonistic signalling among head morphs in the colour polymorphic Gouldian finch. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, str. 949-957

Ramsay, S.M. & Ratcliffe, L.M. (2003) Determinants of social rank in female black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Canadian Journal of Zoology*, 81, str. 117-121

***Roberts Jr., J.M.** (1990) Modeling hierarchy: transitivity and the linear ordering problem. *Journal of Mathematical Sociology*, 16, str. 77-87

***Rohwer, S.** (1985) Dyed birds achieve higher social status than controls in Harris' sparrows. *Animal Behaviour*, 33, str. 1325-1331

***Rohwer, S. & Rohwer, F.C.** (1978) Status signalling in Harris' sparrows: experimental deceptions achieved. *Animal Behaviour*, 26, str. 1012-1022

Sandell, M. & Smith, H.G. (1991) Dominance, prior occupancy, and winter residency in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, str. 147-152

***Schjelderup-Ebbe, T.** (1922) Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 88, str. 226-252

***Schjelderup-Ebbe, T.** (1935) Social behaviour of birds. In: Murchison, C. (Ed.), *A Handbook of Social Psychology*. Russell and Russell, New York

Senar, J.C., Polo, V., Uribe, F. & Camerino, M. (2000) Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour*, 59, str. 103-110

Shelley, E.L., Tanaka, M.Y.U., Ratnathicam, A.R. & Blumstein, D.T. (2004) Can Lanchester's laws help explain interspecific dominance in birds? *The Condor*, 106, str. 395-400

Singh, M., Singh, M., Sharma, A.K. & Krishna, B.A. (2003) Methodological considerations in measurement of dominance in primates. *Current Science*, 84 (5), str. 709-713

Slotow, R., Alcock, J. & Rothstein, S.I. (1993) Social status signalling in white-crowned sparrows: an experimental test of the social control hypothesis. *Animal Behaviour*, 46, str. 977-989

Slotow, R. & Rothstein, S.I. (1995) Importance of dominance status and distance from cover to foraging White-crowned Sparrows: an experimental analysis. *The Auk*, 112 (1), str. 107-117

Smith, R.D. & Metcalfe, N.B. (1997) Why does dominance decline with age in wintering snow buntings? *Animal Behaviour*, 53, str. 313-322

Stahl, J., Tolsma, P.H., Loonen, M.J.J.E. & Drent, R.H. (2001) Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. *Animal Behaviour*, 61, str. 257-264

Tarvin, K.A. & Woolfenden, G.E. (1997) Patterns of dominance and aggressive behavior in Blue Jays at a feeder. *The Condor*, 99, str. 434-444

Tiebout III, H.M. (1996) Costs and benefits of interspecific dominance rank: are subordinates better at finding novel food locations? *Animal Behaviour*, 51, str. 1375-1381

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), str. 35-44

Velando, A. (2000) The importance of hatching date for dominance in young shags. *Animal Behaviour*, 60, str. 181-185

Verbeek, M.E.M., de Goede, P., Drent, P.J. & Wiepkema, P.R. (1999) Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. *Behaviour*, 136, str. 23-48

de Vries, H. (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50, str. 1375-1389

de Vries, H. (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55, str. 827-843

de Vries, H., Netto, W.J. & Hanegraaf, P.L.H. (1993) MatMan: a program for the analysis of sociometric matrices and behavioural transition matrices. *Behaviour*, 125 (3-4), str. 157-175

de Vries, H., Stevens, J.M.G. & Vervaecke, H. (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71, str. 585-592

Waite, T.A. & Grubb Jr., T.C. (1987) Dominance, foraging and predation risk in the Tufted Titmouse. *The Condor*, 89, str. 936-940

Watt, D.J., Ralph, C.J. & Atkinson, C.T. (1984) The role of plumage polymorphism in dominance relationships of the White-throated Sparrow. *The Auk*, 101 (1), str. 110-120

Zanette, L. & Ratcliffe, L.M. (1994) Social rank influences conspicuous behaviour of black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Animal Behaviour*, 48, str. 119-127

Zuk, M., Kim, T., Robinson, S.I. & Johnsen, T.S. (1998) Parasites influence social rank and morphology, but not mate choice, in female red junglefowl, *Gallus gallus*. *Animal Behaviour*, 56, str. 493-499

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