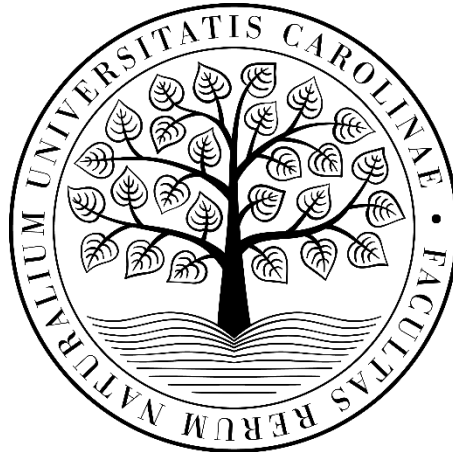


**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta, katedra zoologie**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Zoologie  
Specializace: Ekologie a etologie



Bc. Markéta Vohralíková Houšková

**Vztah hierarchického postavení ve skupině s personalitními  
charakteristikami a melaninovým zbarvením  
u holuba domácího (*Columba livia f. domestica*)**

Interaction between hierarchy, personality traits and melanin-based colouration  
in pigeons (*Columba livia domestica*)

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: RNDr. Eva Landová, PhD.  
Konzultant práce: prof. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Praha, 2020

## **Prohlášení**

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

V Praze dne 10.08.2020

.....

Bc. Markéta Vohralíková Houšková

## **Poděkování**

Ráda bych na tomto místě poděkovala své školitelce RNDr. Evě Landové, PhD. za její cenné rady, vstřícnost a trpělivost, jejíž notná dávka byla nutná při tvorbě této diplomové práce. Poděkování také patří Mgr. Barboře Vobrubové (Žampachové) a Mgr. Veronice Rudolfové za pomoc se statickým vyhodnocením dat a Mgr. Ivetě Janské za pomoc při tvorbě designu experimentů a samotném sběru dat. V neposlední řadě bych ráda poděkovala svému manželovi Mgr. Martinu Vohralíkovi za jeho obětavost a podporu během mého magisterského studia a všechnu tu péči o naši malou dceru, které patří díky za to, jakou byla Šípkovou Růženkou a dala mi dostatečný prostor věnovat se studiu na rodičovské dovolené. Obrovské díky patří také mým rodičům a babičce za poskytnutou péči a zázemí v závěru psaní této diplomové práce, ale také během celého mého studia.

## **Abstrakt**

Postavení v sociální hierarchii je jedním z klíčových mechanismů, jak může jedinec dosáhnout na prioritní přístup ke kvalitním zdrojům potravy, vybojovat a udržet si atraktivního partnera alespoň po dobu nutnou k úspěšné reprodukci a také výhodnější teritorium s nižším rizikem predace a celkově tak zvýšit svoji fitness. Obecně se předpokládá, že personalita jedince, určující míru jeho agresivních projevů, které na fyziologické úrovni úzce souvisí s expresí melaninového zbarvení a hladinami testosteronu v krvi, je důležitým ukazatelem toho, jak se dokáže prosadit v sociální skupině. Více explorující, agresivní, odvážní, avšak méně sociální jedinci, v jejichž tělním pokryvu je více zastoupeno tmavé eumelaninem podmíněné zbarvení by měli být těmi dominantními. Tomuto předpokladu však dosud nebyla věnována přílišná pozornost. Tato diplomová práce si proto kladla za cíl otestovat konzistentnost individuálních projevů v sociálním a nesociálním kontextu, na jejich základě ověřit přítomnost personality a pokusit se najít souvislost mezi individuální variabilitou v agonistickém a exploračním chování a variabilitou v poměru melaninového zbarvení ve vztahu k sociálnímu postavení jedince u sledované populace holubů domácích (*Columba livia f. domestica*) chované v lidské péči. Existence personality však nebyla prokázána a přes průkazný negativní vliv šedého zbarvení na dominantní postavení jedince nebyla prokázána souvislost s individuálními projevy v sociálním a nesociálním kontextu.

**Klíčová slova:** sociální hierarchie, dominantní postavení, personalita, melaninové zbarvení, holub domácí

## **Abstract**

An individual position in social hierarchy is the key mechanism, how an individual could gain a priority access to more quality food resources, find an attractive sexual partner to reproduce and find territory with low predation risk and maintain its fitness in total. Personality is supposed to be an important factor how an individuals keep their positions in social groups. The consistent individual variability in aggressive behaviour is closely related to the expression of melanin-based colouration and testosterone levels in blood. More explorative, aggressive, bolder and darker-coloured individuals are supposed to achieve higher dominance rank in social structures. But this prediction was barely tested. The main aims of this diploma thesis were: to find consistent individual variability in social and non-social context to confirm personality traits and to define connection between an individual variability in agonistic and explorative behaviour and melanin-based colouration in relation to social rank in experimental group of domestic pigeons (*Columba livia f. domestica*) under human care. Unfortunately, personality could not be defined and even more, there was no significant correlation between dominant position in social hierarchy and individual behavioural variability in social and non-social context despite of significantly proven negative impact of mainly grey colouration on dominance rank.

**Key words:** social hierarchy, dominance rank, personality, melanin-based colouration, domestic pigeons

# Obsah

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>1</b>
<b>2. LITERÁRNÍ PŘEHLED</b> .....	<b>3</b>
2.1. Sociální hierarchie a agonistické chování.....	3
2.1.1. Projevy agonistického chování .....	4
2.1.2. Dominance a agresivita v sociální hierarchii .....	6
2.1.3.1. Agresivní chování samic .....	8
2.1.4. Metody testování hierarchického uspořádání ve skupině u sociálně žijících obratlovců .....	10
2.1.4.1. Testy kompetice pro určení individuálního sociálního postavení .....	10
2.1.4.2. Měření fyziologických mechanismů podmiňujících stabilitu sociální hierarchie .....	11
2.1.4.3. Určování vítěze a poraženého .....	13
2.1.4.4. Podoba sociální hierarchie u <i>Columba livia</i> .....	17
2.2. Personalita a její jednotlivé osy ve vztahu k agonistickému chování .....	19
2.2.1 Kritika konceptu personality .....	20
2.2.1.1. Důležitost opakovatelnosti ( $r$ ) při hledání konzistentní individuální variability v kontextu různých behaviorálních projevů .....	22
2.2.3. Osy personality v kontextu sociální hierarchie .....	23
2.2.2. Dominantní postavení ve vztahu k individuální agresi a exploračnímu chování .....	24
2.2.3. Odraz personality v sociálním postavení .....	26
2.3. Melaninové zbarvení a další možné proximální příčiny stojící za individuální variabilitou v agonistickém chování .....	29
2.3.1. Hormonální regulace agresivity .....	29
2.3.2. Pleiotropní efekt genové exprese melaninu na hladiny testosteronu a reakci na sociální stres .....	30
2.3.3. Poměr melaninového zbarvení jako možný znak dominance .....	31
<b>4. CÍL DIPLOMOVÉ PRÁCE A DÍLČÍ VÝZKUMNÉ OTÁZKY</b> .....	<b>34</b>
<b>5. MATERIÁL A METODIKA PRÁCE</b> .....	<b>35</b>
5.1. Představení testované skupiny holubů domácích ( <i>Columba livia f. domestica</i> ) .....	35
5.2. Experimentální prostředí a vybavení .....	37
5.3. Určování sociální hierarchie a analýza agonistického chování .....	39
5.3.1. Agonistické chování – nezávislá analýza behaviorálních prvků .....	42
5.4. Konzistentní individuální chování v exploračních testech a testech neofobie .....	48
5.4.1. Testy nového prostředí („ <i>novel-environment tests</i> “) .....	49
5.4.2. Testy neofobie („ <i>novel-object tests</i> “).....	52
5.4.3. Hodnocené projevy individuálního chování v nesociálním kontextu (NET a NOT) .....	54
5.5. Stanovení individuálního poměru melaninového zbarvení .....	58
5.6. Statistická analýza .....	60
5.6.1 PCA .....	60
5.6.2. Redundanční analýza (RDA) .....	61
5.6.3. Statistické modely .....	62

<b>6. VÝSLEDKY .....</b>	<b>63</b>
6.1. Sociální hierarchie a agonistické chování.....	63
6.1.1. PCA – celková analýza agonistického chování pro obě pohlaví .....	66
6.1.1.1. Statistické modely .....	69
6.1.2. PCA – analýza agonistického chování odděleně pro každé pohlaví .....	71
6.1.3. Výpočet opakovatelnosti z vybraných informativních a nezkorelovaných prvků agonistického chování .....	76
6.1.2. RDA – analýza sdílené a individuální variability .....	79
6.2. Individuální chování v nesociálním kontextu .....	88
6.2.1. PCA – souhrnná analýza exploračního chování v testech nového prostředí (NETbox a NETklec).....	88
6.2.3. PCA – souhrnná analýza individuálního chování v testech neofobie (NOT1 a NOT2) .....	90
6.2.4. Statistické modely pro individuální variabilitu v nesociálním kontextu .....	91
6.2.5. Výpočet opakovatelnosti z vybraných informativních a nezkorelovaných prvků individuálního chování v nesociálním kontextu .....	92
6.3. Postavení jedince ve skupině ve vztahu k individuálnímu chování v sociálním a nesociálním kontextu a poměru melaninového zbarvení.....	95
6.3.1. Analýza individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu .....	95
6.3.3. Stanovení individuálního poměru melaninového zbarvení.....	97
6.3.4. Analýza vlivu poměru melaninového zbarvení na vítězství v agonistické interakci.....	98
6.3.3. Analýza vlivu poměru melaninového zbarvení na individuální variabilitu chování projevenou v agonistických interakcích .....	100
<b>7. DISKUZE .....</b>	<b>103</b>
7.1. Projevy agonistického chování v dyadických interakcích při určování dominance .....	103
7.2. Konzistentnost individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu.....	106
7.3. Melaninové zbarvení jako znak sociálního postavení .....	108
7.4. Charakteristika sociální hierarchie.....	109
<b>8. ZÁVĚR .....</b>	<b>110</b>
<b>9. SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ.....</b>	<b>112</b>
<b>10. SEZNAM ELEKTRONICKÝCH PŘÍLOH.....</b>	<b>120</b>

# 1. Úvod

V 17. století přinesl John Locke do lidského chápání nový pojem „*tabula rasa*“ (Locke, 1984) a filosofickou obec i laickou veřejnost donutil podrobněji bádát a přemýšlet nad tím, zda se lidé rodí jako nepopsaný list papíru a je jejich osobnost formována až na základě získaných zkušeností skrze smyslové vnímání prostředí, jež je obklopuje, či přichází na svět s určitou měrou vrozených predispozic, které nasměrují jejich život k jednotlivým potenciálním úspěchům. Současné vědecké poznání stále hlouběji proniká do procesů evoluce a individuálního vývoje a poukazuje na to, že jak lidé, tak i ostatní živočichové nestojí na pomyslném startu, ale jejich výsledné chování je formováno příčinami ultimátními (evoluce, schopnost adaptace) a proximátními (ontogeneze, fyziologické mechanismy, dědičnost), právě ony stojí za jejich schopností přežít a úspěšně se rozmnožit do další generace (Tinbergen, 1963).

Při studiu chování daného živočišného druhu a jeho úspěšnosti v určitém prostředí je proto nutné zaměřit se na co nejkompexnější škálu behaviorálních prvků, jež se dá snáze vysledovat na individuální úrovni. Ukazuje se, že nezanedbatelný podíl na úspěšnosti jednotlivých strategií chování má individuální variabilita, která vyplývá z rozdílů mezi pohlavími, z celkové kondice, zkušeností získaných věkem, odlišné míry kognitivních schopností, poměru melaninového zbarvení, ale také personalitních charakteristik a míry odpovědi na stres (Fernald, 2014; Ducrest *et al.*, 2004, Carere & Locurto, 2011; Carere & Maestripieri, 2013). Personalitu a podobu individuální stresové reakce je možné vyzorovat při změně podmínek, kdy je jedinec nucen reagovat na nové stimuly, ale také při ustavování sociální hierarchie, jež se mění s odchodem (úmrťím) stávajících členů sociální skupiny a příchodem (narozením) nových (Neumann *et al.*, 2011).

Přestože se individuální variabilitou zabývá enormní množství vědeckých prací, spousta otázek ještě není zcela zodpovězených. Pro personalitu je důležité, aby její jednotlivé charakteristiky (agresivita, sociabilita, míra explorační a neofobie, míra odvahy a aktivity) byly opakovatelné a konzistentní v průběhu času i v rámci různých kontextů a situací (Gosling, 2001; Carere & Locurto, 2011; Carere & Maestripieri, 2013) a jedince tak šlo rozlišit do jednotlivých typů personality (proaktivní či reaktivní, rychle či pomalu explorační, odvážné či bojácné) pro přehlednější analýzu sledovaného chování. Jak bude poukázáno dále v textu, typ personality u zvířat je však často stanovován na základě opakovaného pozorování pouze z jednoho behaviorálního testu bez znalosti širšího kontextu projevů chování jedince. Je proto otázka, do jaké míry jsou tyto výsledky informativní pro další zkoumání a přenositelné do



jiných kontextů chování. Například do kontextu sociálního chování, jenž je zejména u ptáků typicky měřen skrze takzvaný „*leadership*“ čili vůdčí postavení jedince ve skupině (Kurvers *et al.*, 2009; Nagy *et al.*, 2013; Sasaki *et al.*, 2018), nebo pozorováním agonistických interakcí při skupinové kompetici o zdroj potravy, kde se však nemusí všichni členové projevit stejnou měrou a mít dostatek šanci prokázat svou pozici v sociální společnosti.

Submisivita a dominance určující postavení jednotlivých členů sociální skupiny však nevychází pouze z jejich personality, ale odráží například i poměr melaninového zbarvení. Agresivnější jedinci jsou zpravidla ti dominantnější a jejich tělní pokryv obsahuje větší poměr eumelaninového (černohnědé) zbarvení, naopak je tomu u pheomelanických (červenohnědých) a nemelanických forem (Ducrest *et al.*, 2008; D’Mello *et al.*, 2016). Výsledky studií však ani v tomto případě nejsou jednotné, odlišnosti vyplývají pravděpodobně z různé míry významu daných charakteristik pro jednotlivé sledované druhy a pro dosažení reprodukčního úspěchu v různorodém prostředí (Davies & Sewall, 2016).

Cílem této diplomové práce, vycházejícího z výše zmíněných poznatků, byla analýza individuální variability u holubů domácích (*Columba livia f. domestica*) chovaných v lidské péči a jejího významu při ustavování sociální hierarchie se zaměřením se na to, jak významná je individuální variabilita při ustanovení dlouhodobé hierarchie a jaké důležité projevy agonistického chování stojí za vítězstvím adultního holubího jedince v dyadických interakcích s ostatními dospělými členy sledované skupiny stejného pohlaví, jak celková individuální variabilita v různých kontextech (agonistické interakce s různými oponenty, explorační prostředí, míra neofobie vůči prezentovanému neznámému objektu) souvisí se postavením jedince v testované skupině, a v neposlední řadě, jaký vliv má individuální poměr melaninového zbarvení peří, kondice – váha a věk na dominantní sociální pozici. Důležité bylo také zjistit, zda a jakou odlišnou roli hraje individuální variabilita v chování a melaninovém zbarvení v životě samců a samic a jaký význam může představovat pro dlouhodobě pozorovaný druh, žijící ve stabilních podmínkách s téměř nulovým rizikem přirozené predace, neselektovanou reprodukci a stejnou dostupností potravy pro všechny členy sledované populace. Přestože *C. livia f. domestica* patří mezi významné modelové druhy, testované v široké škále behaviorálních testů, inter-individuální variabilita v sociálním a nesociálním kontextu u nich nebyla dosud komplexně zanalyzována.

## 2. Literární přehled

V rámci této kapitoly je shrnut současný stav poznání na poli individuálního chování u vybraných druhů obratlovců (zejména u ptáků vzhledem k testované skupině *C. livia* f. *domestica*) se zaměřením se na jeho jednotlivé složky, které mají značný vliv na výslednou podobu agonistického chování jedince a z ní vyplývající úspěšnost v rámci sociální skupiny. Citované vědecké práce se proto do značné míry orientují pouze na takové behaviorální projevy, které jsou typické pro agonistické interakce a poukazují na jejich konzistenci napříč jednotlivými střety, ale i různými kontexty. Konzistentnost a opakovatelnost v odlišných situacích je důležitou charakteristikou pro stanovení personality a určení personalitních typů (Carere, Locurto, 2011; Carere, Maestripieri, 2013), tato diplomová práce tak mimo jiné nahlíží i na výsledky těch behaviorálních experimentů, které studují jednotlivé osy personality v kontextu agonistických interakcí a úspěšnosti jedince v sociální skupině. Samotné projevy agonistického chování podmíněné personalitním typem jedince však nejsou zdánlivě jediným faktorem ovlivňující úspěšnost jedince v sociální skupině, důležitou roli hraje též celková kondice, pohlaví, věk, kognitivní schopnosti, získané zkušenosti spolu se znalostí sociálního prostředí, ale také fyziologické mechanismy hormonální regulace a dědičnost (Zajitschek *et al.*, 2017; Ducrest *et al.*, 2008). Vzhledem k provázanosti sledovaných faktorů u testované skupiny *C. livia* f. *domestica*, jež od sebe odlišují její jednotlivé členy (pohlaví, váha, věk, variabilní poměr melaninového zbarvení, předpokládaná existence jednotlivých os personality), se zvolené kapitoly pohybují na poli bádání primárně těchto proměnných, spolu s poukázáním na nedostatky vyplývající ze studia současného stavu poznání a výzkumu konzistentního individuálního chování v sociálním a nesociálním kontextu, jejichž možné řešení měla za cíl nastínit tato diplomová práce.

### 2.1. Sociální hierarchie a agonistické chování

Existence každého jedince je důležitá pro běh samotného ekosystému, avšak vyniká o to více u sociálně žijících druhů zvířat, které jsou pod neustálým tlakem sociálního stresu a interakcí, jejichž podoba určuje dominantní postavení v kompetici o potravu a vodní zdroje, rozmnožovací a potravní teritoria, výběru a udržení sexuálního partnera alespoň po dobu nutnou k úspěšné reprodukci, o vůdcovskou roli ve skupině (tzv. „*leadership*“) a v konečném důsledku o přežití jednotlivých členů skupiny a skupiny samotné (Collias, 1944). Život ve skupině musí

svým členům přinášet více výhod, než kdyby zůstali sami. Ať už jde o nižší riziko predace, či efektivnější obstarávání potravy, to vše šetří jedincům, žijícím ve skupinách, jejich čas a energii (Alexander, 1974; Pays *et al.*, 2013). Navzdory tomu, že sociální život s sebou přináší vyšší riziko přenosu chorob a kompetici o různé zdroje, ústící ve zvýšenou agresivitu ve skupině (Clutton-Bröck *et al.*, 1979).

Individuální variabilita se promítá do sociální úrovně, kdy skrze agonistické chování dochází k ustanovení hierarchického uspořádání v rámci skupiny. Na postavení jedince ve skupině má vliv řada faktorů: celková kondice a imunita, věk, získané zkušenosti a znalost sociálního prostředí, jednotlivé osy personality (zejména agresivita a míra explorační), ale také sociální postavení alespoň jednoho z rodičů a zděděné vlastnosti, jakými je například poměr melaninového zbarvení či hormonální regulace agresivního chování (Wingfield, 1987; Fernald, 2014).

### 2.1.1. Projevy agonistického chování

Míra individuální agrese je klíčová pro určení dominantního postavení jedince nejen skrze četnost agresivních prvků agonistického chování (tzv. *performance rank order*), ale také tím, komu jsou v rámci sociální skupiny určeny (*direction rank order*) (Alvarez, 1975), je též dána tím, jak moc se jedince vyhýbá přímé konfrontaci s ostatními (Collias, 1944).

Projevy agonistického chování jsou specifické pro daný druh a jejich složitost mnohdy vyplývá nejen z míry sociability, ale také z evoluce sexuálního chování, kdy jsou často prezentovány jak v kontextu námluv, tak při obhajobě dominantního postavení a během přímých konfrontací (Alexander, 1974). Mezi obratlovci je v obou těchto kontextech často využívána vizuální prezentace genitálií, fyzických zbraní a kontrastního zbarvení, dále vyvýšený postoj, dominantní tanec čili naparování se, či snaha o fyzickou převahu nad soupeřem nebo partnerem. Důležitými agonistickými projevy u ptáků jsou také vokalizace či charakter zpěvu, pozice těla a křídel. Například samci strnadců zpěvných (*Melospiza melodia*) se projevují agonisticky skrze snižování vzdálenosti mezi soky, častější zpěv písní s nižší amplitudou a mávání křídel, čímž vyjadřují agresivní postoj, nezářadka doprovázeným pronásledováním soupeře a klovaním do něj (Davies & Sewall, 2016). Jeřáb Antigonin (*Antigone antogine*) se před ostatními naparuje, různě probíhá celé tělo a končetiny a roztahuje křídla, aby si ubránil své hnízdo a přilehlé teritorium (Rana & Gulati, 2019), kdy tyto projevy agonistického chování často doprovází různými akustickými prvky. Kur domácí (*Gallus gallus domesticus*) pronásleduje své soky a agresivně do nich klove a tahá je za peří (Bayly *et al.*,

2006; Carvalho *et al.*, 2018).

Tyto **projevy dominance** nad ostatními jsou často dostatečně výmluvné, aby se soupeř nepokoušel o přímou konfrontaci a předešel tak možným rizikům vyplývajícím z pravděpodobné prohry. Nezřídka však agonistická interakce končí soubojem, kde přichází na řadu vliv fyzické zdatnosti a míry agrese. Stabilita sociální hierarchie je však klíčová, aby se minimalizovaly konflikty mezi členy skupiny (Drews, 1993; Poisbleau *et al.*, 2005; Carvalho *et al.*, 2018). Projevy agonistického chování proto nemají pouze útočný charakter či charakter nadřazenosti, ale i postoj obranný, právě z toho důvodu, aby se minimalizovala nutnost přímých konfrontací. Za **ofensivní (submisivní) projev** je považován útek před silnějším jedincem a celkové podřízená pozice těla, kdy se submisivní jedinec krčí, aby působil vizuálně menší či zakrývá citlivé části těla, které jsou jinak využívány při projevech dominance. Jeřáb Antigonin (*A. antigone*) pro vyjádření submisivního postoje charakteristicky schová svou hlavu a krk pod křídlo, které naopak dominantní jedinci využívají k optickému zvětšení těla, kdy natáhnou krk, různě ho výhrůžně prohýbají a přitom roztahují křídla a výrazně s nimi mávají. Submisivní jedinec reaguje na dominantní projevy i skrze vokalizaci, kdy využívá stresových a poplašných zvolání (Rana & Gulati, 2019).

Ke konfliktům mezi jedinci nejčastěji dochází během potravní kompetice, kdy se v rámci celé skupiny soupeří o přístup ke zdroji potravy ve snaze jej monopolizovat (Drews, 1993). Projevy konfliktního chování mohou pokračovat i po odeznění původního střetu zájmů při dominanci nad potravním zdrojem. Agresivní jedinci experimentálně testovaných krkavců velkých (*Corvus corax*) měli tendenci cílit svou agresi vůči ostatním i po skončení konfliktu. Krkavci tomu podřídili své rozhodnutí, s kým budou sdílet potravní zdroj a s kým interagovat po nakrmení. Využili svých vzájemných sociálních vztahů, aby se zkoordinovali v konfliktní situaci a vyhnuli se konfrontaci s dominantním jedincem (Sima *et al.*, 2015).

Jednotlivé prvky agonistického chování jsou v sociálních skupinách často prezentovány různou měrou konkrétními členy. Alfa samec (ten s nejvyšším dominantním rankem) u kotulů veverovitých (*Saimiri sciureus*) předvádí své genitálie a fyzickou převahu vůči ostatním s vyšší frekvencí, než jsou tyto projevy směřovány k němu. Omega samci s nižším postavením jsou spíše obětní beránci a většinu své pozornosti raději zaměřují na velmi pasivní samice, s nimiž utváří propojenou hierarchickou formaci (Alvarez, 1975). Podobný fenomén byl pozorován i u slepičího plemene známého jako „hybrid ISA brown“ (*G. gallus domesticus*), kde většina agresivních projevů iniciovaná dominantními samicemi byla adresována intermediárním (Carvalho *et al.*, 2018). Zmíněná pozorování odpovídají tak zvané „**Suppression Hypothesis**“ (Forkman & Haskell, 2004), která predikuje, že jedinci s vyšším

postavením útočí především na ty submisivní, aby je utvrdili v tom, že nemají šanci vyhrát, i když vycházejí z prostředí se stejnými podmínkami a je tak pravděpodobné, že by mohli ohrozit něčí dominantní postavení. Toto jednání redukuje pravděpodobnou změnu v hierarchii sociální skupiny a udržuje tím její stabilitu.

Udržení stability ve skupině je též možné díky schopnosti jedinců rozpoznávat vlastní sociální status vůči ostatním. Pokud ale dojde k destabilizaci skupiny, dokáží dynamicky přeorientovat své chování (Grosenick *et al.*, 2007; Fernald, 2014; Jiménez-Morales *et al.*, 2018). Submisivní samci cichlid *Astatotilapia burtoni* (Desjardins *et al.*, 2012), ale také například třeba myši (*M. musculus*) (Williamson *et al.*, 2016) v přítomnosti alfa samce inhibují agresivní projevy, pokud je ale dominantní jedinec neaktivní, ostatní výrazně zvýší svou agresivitu (Curley, 2016).

Míra projevů agonistického chování pravděpodobně vyplývá ze samotného sociálního postavení. Pro příklad, jedinci s vyšším nebo nižším sociálním statutem ze sledovaných osmi hejn slepičího plemene leghornka (*G. gallus domesticus*) (Lee & Craig, 1982) vykazovali vyšší frekvenci projevů agonistického chování, než ti s intermediárním postavením.

### 2.1.2. Dominance a agresivita v sociální hierarchii

Udržení dominantního postavení je energeticky náročné (Mathot *et al.*, 2019; Ricketts *et al.*, 2020), jelikož jedinec musí svou dominanci často prokazovat ostatním v rámci agonistických interakcí. Přesto mu však přináší nesporné výhody v podobě prioritního přístupu k potravě, vyšší četnosti páření, možnosti vybrat si sexuálního partnera či výhodnější pozici teritoria (Collias, 1944; Alexander, 1974; Fan *et al.*, 2019; Baines *et al.*, 2020). Vysoce postavení jedinci si také dokáží lépe obhájit bezpečnější místo a snížit tím pro sebe riziko predace. Dominantní holubi (*C. livia*) a kormoráni (*Phalacrocorax sinensis*) opakovaně obsazovali výše umístěná dřevěná bidýlka, což odráželo jak jejich agresi vůči ostatním, tak schopnost dříve detekovat a utéct potenciálnímu predátorovi (Portugal *et al.*, 2017b).

**Sociální dominance** je obecně chápána jako konzistentní vyhrávání sociálně agonistických konfliktů vyvolaných v důsledku protichůdných motivací mezi soupeřícími jedinci, je znakem opakovaných agonistických interakcí mezi dvěma jedinci, charakteristických konzistentním výsledkem zmírňujícím možnou eskalaci dyadického konfliktu, a stává se hlavním faktorem určujícím výslednou organizaci skupiny (Alvarez, 1975; Drews, 1993, Poisbleau *et al.*, 2005b). Toto pojetí primárně vychází z konceptu takzvaného „pecking order“, prvně pozorovaném u slepic domestikované drůbeže (*G. gallus domesticus*) (Schjelderup-

Ebbe, 1922; Collias, 1944; Drews, 1993; Zhu & Hu, 2018). Jednalo se o vůbec první vědecké pozorování a popis dominantního chování během potravní kompetice. Ukázalo se, že slepice jsou schopny se naučit, nad kým dominují a naopak vůči komu jsou submisivní. Zformovaná hierarchie snižovala intenzivnost konfliktů a závažnost zranění v sociálních skupinách, následně pak řada studií potvrdila stejný vliv dominantního chování napříč dalšími skupinami obratlovců (shrnutu v Zhu & Hu, 2018).

**Sociální hierarchie** jako základní organizační prvek pro utváření sociálních skupin, ve kterých jedinci zaujímají relativně dominantní a submisivní postavení, je pro sociálně žijící zvířata významným faktorem ovlivňujícím jejich zdraví, reprodukční úspěch, projevy chování a přežití celkově, jelikož určuje míru dostupnosti k zájmovým objektům jako potrava či sexuální partner, která vychází z agonistických střetů (Drews, 1993). Jedinci vykazující vyšší míru agrese jsou obecně zdravější, jejich imunitní funkce jsou výrazně zvýšené a dosahují lepších reprodukčních výsledků, než jedinci na spodních příčkách hierarchie. Agresivita je proto důležitým nástrojem, jak si vydobýt své místo mezi ostatními a získat tak dostatečné šance pro úspěšné přežití a reprodukci (Clutton-Bröck *et al.*, 1979, Wingfield *et al.*, 1987, Fernald, 2014).

Prvky agrese se výrazně projevují při zařazování nových členů do skupiny. Neznámí jedinci, sdílející spolu omezený prostor, se spíše uchýlí k agresivnímu chování, než aby se mezi sebou socializovali, k tomu dochází značně později po uplynutí aktivních konfliktů (Broom, 2002). Samci kurů domácích (*G. gallus domesticus*), kteří se do té doby neseťkali, se takzvaně oťukávají (angl. „*sparring*“), tj. přiblíží se k sobě s naježeným peřím na krku, doprovázeným kýváním hlavou, poskakováním a kopáním, zároveň do sebe agresivně klovou a tahají se za peří (Bayly *et al.*, 2006). Po počátečních konfliktech se však projevy agrese zmírňují a dochází ke stabilizaci hierarchie ve skupině (Wingfield *et al.*, 1990; Issa *et al.*, 1999; Carvalho *et al.*, 2018, Williamson *et al.*, 2016).

Nově přichozí jsou do sociální hierarchie často zařazováni na nižší pozici v závislosti na tom, jak moc jsou na ně mířeny útoky dominantnějších členů skupiny, jejich pozice je predeterminovaná například sociálním postavením matky nebo sestry v případě existence hierarchie samic (Broom, 2002; Poisbleau *et al.*, 2006). Ve stabilních sociálních skupinách obratlovců zřídka dochází k výrazným změnám v hierarchii a pokud ano, bývá podmíněna aktivním soubojem nebo ke změnám dochází mimo kontext skupiny, kde se hierarchie ustavuje mezi jedinci, kteří se setkali zcela poprvé (vznik rybích hejn a ptačích leků na začátku reprodukční sezóny) (shrnutu v Broom, 2002). Agresivní chování se proto jeví zdánlivě asociálním, jelikož často narušuje onu integritu sociální skupiny, ale v konečném důsledku

napomáhá její dynamice, neboť sama skupina se časem mění tím, jak se rodí a umírají její členové, či jsou ze skupiny přímo vyhnáni (Collias, 1944; Broom, 2002).

Samotná stabilita ve složení sociální skupiny je velmi důležitá pro fitness jejích členů, jelikož eliminuje nutnost konfliktů, navíc agresivita ve skupině je snižována tolerancí a atraktivitou ustanovenou mezi členy (Collias, 1944). U komerčně využívané drůbeže (*G. gallus domesticus*) však dochází k neustálým změnám ve složení sociální skupiny a celková nestabilita má dopad na agresivitu ve skupině, stresovanost samic a jejich reprodukční úspěšnost. Stoupající agrese mířená proti novým členům skupiny vede ke zvýšení sociálního stresu, jenž má negativní dopad na počet nakladený vaječek (Calvarho *et al.*, 2018).

Agresivita obecně stoupá zejména během reprodukční sezóny, kdy dochází k řadě konfliktních situací při kompetici o sexuálního partnera. Frekvence a intenzita bojů mezi samci graduje především v přítomnosti samic (Collias, 1944; Wingfield, 1987). Zejména proto, že řada soupeřících samců není v příbuzenském vztahu a setkávají se tak zcela poprvé (vznik rybích hejn, ptačích leků, hranice savčích teritorií) (Broom, 2002). Zvýšená agrese se projevuje i v pachu vylučovaném rybami, během ptačího zpěvu či v moči, označující teritorium u savců, a navzájem neznámí jedinci jsou díky tomu schopni předem odhadnout, kdo z nich má převahu (Grosenik, 2007; Wang *et al.*, 2011, Desjardins *et al.*, 2012; Williamson *et al.*, 2016). Otázkou však zůstává, jak je míra agresivity konzistentní napříč reprodukčními sezónami. U samců strnadců zpěvných (*M. melodia*) žijících v městském prostředí se potvrdila vyšší intenzita agrese při obhajobě teritorií, než u těch hnízdících v přírodě (Davies & Sewall, 2016). U sledované městské populace strnadců byla též prokázána konzistentnost míry individuální samčí agrese i přesto, že neodpovídala vyšším hladinám testosteronu, jenž u ptáků pozitivně koreluje s intenzitou agresivních projevů (Wingfield *et al.*, 1987).

### **2.1.3.1. Agresivní chování samic**

Výrazná část vědeckých prací, studujících dominantní a agresivní projevy během ustavování sociální hierarchie ve skupině, se orientuje na chování samců, což může být dáno jednoduše tím, že se agresivita u samců více projevuje, jelikož je podmiňována hladinami testosteronu, které mají samci obecně vyšší (Wingfield *et al.*, 1987). U řady skupin živočichů však mimo reprodukční sezónu žijí obě pohlaví odděleně nebo samec dominuje harém několika samic (Drews, 1993). Samice se ale nejčastěji pohybují ve společné sociální skupině spolu se svými potomky.

Tento způsob života je nejlépe pozorovatelný u hospodářských zvířat, kde spolu žijí

početná stáda skotu či hejna drůbeže, složených pouze ze samic a juvenilů. Samice jsou pak připouštěny k samcům jen ve vymezeném období reprodukce, či jsou pod dohledem jediného chovného samce. Mimo reprodukční sezónu se proto samice musí naučit, jak vycházet mezi sebou, i u nich lze pozorovat projevy dominance zejména během potravní kompetice. Dominantní a intermediární jalovice tura domácího (*Bos primigenius* f. *taurus*) trávily daleko více času u předložené kupky sena, než submisivní samice, které se raději pásly opodál, než aby soupeřily o kvalitnější seno, od kterého by je stejně odehaly ty dominantnější. Dominanční skóre také viditelně korelovalo s váhou samice (Bica *et al.*, 2019).

Relativně stabilní a lineární hierarchii samic, podmiňovanou potravní kompeticí, lze najít i u jiných turovitých (Bovidea), například u vybraných plemen koz domácích (*Capra aegagrus hircus*), kde ty nejvíce agresivní samice jsou ty vysoce postavené. Vliv má také jejich věk, celková velikost a přítomnost rohů jako nejvýraznějších faktorů, určujících dominanci u samic tohoto skotu. Intermediární samice však produkují více mléka a rodí kvalitnější kůzlata. Jsou pravděpodobně pod menším sociálním tlakem než dominantní samice a zároveň si dokáží obstarat více potravy, než ty submisivní (Barroso *et al.*, 2000). Pod tlakem konfliktu u zdroje potravy projevují svou dominanci i samice prasat domácích (*Sus scrofa domesticus*), kde se ukazuje, že se stabilita hierarchie odvíjí od toho, zda jsou samice ve skupině těhotné, či již vychovávají selata. Stabilnější hierarchii mezi sebou vykazují ty těhotné. Mladé samice prasat mezi sebou žádnou hierarchii nezakládají (Parent *et al.*, 2012).

Slepice (*G. gallus domesticus*) si mezi sebou ustavují svá postavení přímými agresivními střety, které mají krátkého trvání, a je proto ihned zřejmé, která z nich má navrch. Určená pozice v hierarchii je poté udržována pouze skrze méně intenzivní agonistické projevy a není již potřeba dávat tak agresivně najevo svou dominanci v konfliktní situaci, jelikož hierarchie je mezi slepicemi stabilní. Pouze ale do té doby, pokud nedojde k výměně dominantních samic a do skupiny nepříjde neznámá, pak agresivita opět prudce stoupá, což se ve skupinách komerčně chovaných slepic stává často (Carvalho *et al.*, 2018). Přesto jsou dominantní samice schopné snést více vajec, než ty intermediární a submisivní.

U samic je tedy hlavní pozornost směřována spíše na jejich reprodukční schopnost, než na samotné individuální projevy a jejich konzistentnost napříč interakcemi s ostatními členy sledované skupiny.



## 2.1.4. Metody testování hierarchického uspořádání ve skupině u sociálně žijících obratlovců

Při stanovování sociální hierarchie zájmové skupiny obratlovců je potřeba vzít v potaz charakter přirozené sociální skupiny – otevřená či uzavřená, stabilní či proměnlivá, matriarchální nebo patriarchální a další – a samotnou podobu hierarchického uspořádání, kde je klíčová linearita nebo naopak rovnost mezi jedinci, a pokusit se získat konzistentní výsledky na základě pozorovaných agonistických projevů. Důležité je zaměřit se též na to, o jaký zdroj může sledovaná skupina soupeřit a zvolit takový, který je ekologicky relevantní (Fan *et al.*, 2019). Často je tudíž při stanovování hierarchie využívána přirozená kompetice o prostor či potravní zdroj (Lindzey *et al.*, 1961; Lee & Craig, 1982; Merlot *et al.*, 2004; Cordero, Sandi, 2007; Timmer & Sandi, 2010; Portugal *et al.*, 2017b; Bica *et al.*, 2019; Fan *et al.*, 2019), od které se vyvíjí desing experimentu a způsob stanovování sociální hierarchie.

### 2.1.4.1. Testy kompetice pro určení individuálního sociálního postavení

Při využití potravy jako konfliktního zdroje se testovaná zvířata utkávají v agonistických interakcích během takzvaného „*food competition test*“ (testu potravní kompetice), z nějž je sociální dominance určována na základě latence a četnosti přiblížení k potravnímu zdroji, množství zkonsumované potravy, či ze změny ve váze zvířete při předkládání vysoce nutriční potravy během sledovaných interakcí nebo naopak, když jsou potravní zdroje limitovány (testováno například u *G. gallus domesticus* – Lee & Craig, 1982; Parent *et al.*, 2012; *M. musculus* – Merlot *et al.*, 2004; *Rattus norvegicus* – Cordero & Sandi, 2007; Timmer & Sandi, 2010; *C. livia* – Portugal *et al.*, 2017b; *Bos primigenius* f. *taurus* – Bica *et al.*, 2019). Kompetice o potravní zdroj probíhá zpravidla po několika hodinách potravní deprivace při následných dyadických interakcích mezi jedinci sdílejícími stejný prostor (zpravidla z náhodně vytvořených skupin stejného pohlaví), kdy vítěz bývá určen na základě postojů těla a dalších prvků agonistického chování a také míry manipulace s předloženou potravou, která je brána jako výrazný projev dominance, zejména pokud tím zamezuje v přístupu ostatním.

Dalším typem kompetice využívaným pro stanovení sociální hierarchie především u laboratorních myší (*M. musculus*) (Merlot *et al.*, 2004) a potkanů (*R. norvegicus* – Lucion & Vogel, 1994; Timmer & Sandi, 2010), je kompetice o vodní zdroj testovaná pomocí takzvaného „*water competition test*“ (testu kompetice o vodní zdroj), který probíhá podobně jako test potravní kompetice, jen v tomto případě mu předchází několikahodinová deprivace bez

dostupnosti vody, sleduje se míra následné manipulace s jediným dostupným vodním zdrojem. Při studii vlivu stresu na dlouhodobě ustanovovanou sociální hierarchii u *R. norvegicus* (linie Wistar) (Timmer & Sandi, 2010) tento test sloužil jako kontrolní pro ověření dlouhodobé stability hierarchie a schopnosti samců si zapamatovat její podobu po osmidenním odstupu od testu potravní kompetice.

K testování charakteristik sociální hierarchie u hlodavců (zejména u *M. musculus*) je dále využíván takzvaný „*tube test*“ (Lindzey *et al.*, 1961; Wang *et al.*, 2011; Zhou *et al.*, 2017; Fan *et al.*, 2019) spoléhající na přirozenou kompetici o prostor. Dva jedinci jsou umístěni proti sobě do zdánlivě nekonfliktního prostoru úzké roury, ve kterém se ale ani jeden nemůže otočit. Aby se z roury dostali, musí samec toho druhého vytlačit ven. Za vítěze je poté označen ten, který druhého vystrčil. Zdánlivě jednoduchá interakce však velmi výrazně koreluje s agresivitou samotných samců, výrazností ultrazvuků při namlouvání samic a rozsáhlostí teritorií označovaných močí (Wang *et al.*, 2011). Na podobném principu funguje i nedávno navržený „*warm spot test*“, využívající fyziologickou potřebu zvířat udržet se v teple. V tomto testu byli samci *M. musculus*, sdílející stejnou klec, umístěni do podchlazeného prostoru pouze s jediným vyhřátým místem, a to za účelem sledování možných neurálních drah, stojících za faktory určujícími vítězství či prohru a jejich individuální konzistentnost v čase (Zhou *et al.*, 2017).

#### 2.1.4.2. Měření fyziologických mechanismů podmiňujících stabilitu sociální hierarchie

Již ve zmíněné studii samců laboratorních myší (*M. musculus*) sledovaných výzkumným týmem Merlot *et al.* (2004) proběhlo v návaznosti na test potravní kompetice také **testování reaktivity při sociálním stresu**, které mělo za cíl poukázat na to, jak sociální postavení a agresivita souvisí s podobou reakce na sociální stres. Myší samci byli náhodně rozděleni do sociálně stresovaných skupin a skupin kontrolních, kdy u těch stresovaných byl sociální stres vyvolán rozbitím skupiny při vystavení neznámému agresivnímu samci po dobu dvou hodin. Podobný test proběhl u slepic (*G. gallus domesticus*) (Carvalho *et al.*, 2018), kdy v rámci zajištění nestability skupiny a vyvolání sociálního stresu byla jedenkrát v týdnu - celková doba testování byla deset týdnů – momentálně dominantní samice přesunuta do jiné testovací skupiny, kde se po jejím příchodu musela znovu ustavovat hierarchie. Tento způsob testování hierarchického uspořádání vyvoláním sociálního stresu poukazuje především na vliv míry agrese a stresu při utváření stabilní hierarchie ve skupině. Další možností, jak testovat reaktivitu při sociálním stresu, je odebrání samotného alfa jedince z ustálené a stabilní

hierarchie sociální skupiny. V takto destabilizovaném uspořádání se intermediární samci myši (*M. musculus*) v nepřítomnosti alfa samce začali během několika minut projevovat agresivně a pokud původní alfa samec nebyl již do skupiny vrácen, jeden z nich časem zaujal prázdné dominantní postavení (Williamson *et al.*, 2016).

Jak je zřejmé z citovaných studií, současný směr testování sociální hierarchie se ubírá k možnému hlubšímu porozumění fyziologických mechanismů, ovlivňujících postavení jedinců ve skupině, jako je reaktivita hormonálních drah pod vlivem zvýšeného sociálního stresu (Carvalho *et al.*, 2018), změna hladin testosteronu při projevované dominanci či submisivitě (Davies & Sewall, 2016; Williamson *et al.*, 2016), nebo **aktivita neurálních drah dorsomediálního prefrontálního kortexu** při formování dlouhodobě stabilní sociální hierarchie v návaznosti na zapamatování si, kdo nad kým vyhrál (Wang *et al.*, 2011; Zhou *et al.*, 2017; Qui & Daher, 2018; Stagkourakis *et al.*, 2018). Toto směřování je umožněno jednak zdokonalováním experimentálních metod, ale také uvědoměním si, jak je individuální stresová odpověď a míra agrese významná při utváření sociální hierarchie (Merlot *et al.*, 2004; Poisbleau *et al.*, 2005; Cordero & Sandi, 2007; Carvalho *et al.*, 2018).

**Hormonální měření hladin testosteronu z krevní plasmy** je určující pro zjištění souvislosti mezi naměřenými hodnotami testosteronu, projevovanou agresivitou a sociálním postavením sledovaných jedinců. Řada studií prokázala, že vyšší hladiny testosteronu vykazují jedinci s vyšší agresivitou, díky které se prosazují na intermediárních, čili subdominantních, až dominantních pozicích (Wingfield, 1987; Williamson *et al.*, 2016), výsledky však nejsou jednotné, jak je vidět například na studii strnadců zpěvných (*M. melodia*), kde sice míra individuální agrese byla konzistentní, ale nekorelovala s vyššími hladinami testosteronu (Davies & Sewall, 2016). U samců jiného druhu strnadců, strnadců zimních (*Junco hyemalis*) (McGlothin *et al.*, 2007), ale také u myši (*M. musculus*) (Williamson *et al.*, 2016) či vakoveverek létavých (*Petaurus breviceps*) (Bradley & Stoddart, 1997) vykazovali vyšší hladiny testosteronu pouze dominantní jedinci. Nesoulad výsledků vlivu vyšších hladin testosteronu na vyšší míru agrese může být podmíněn samotným sociálním kontextem. Předpokládá se, že vyšší hladiny testosteronu jsou více korelovány s dominantním postavením a agonistickým chováním v čase sociální nestability, kdy se jedinci snaží ve skupině prosadit (Wingfield *et al.*, 1990). Tento předpoklad by odpovídal tomu, proč dochází ke zvýšené agresivní reakci při narušení demografického složení skupiny za současného vyvolání nestability (viz výše).

Vyvolání zvýšeného sociálního stresu a nestability skupiny pomáhá **měřit** také samotnou **stresovou reakci**. Například u *R. norvegicus* byly porovnávány hladiny glukokortikoidů (konkrétně kortikosteronu) před a ihned po skončení první dyadické

agonistické interakce (Cordero & Sandi, 2007; Timmer & Sandi, 2010), které jsou považovány za hlavní markery stresové odpovědi (Cockrem, 2007). U sledovaného druhu se jedinci s naměřenými vyššími hodnotami kortikosteronu po první střetu projevovali dlouhodobě jako dominantní.

Individuální stresová reakce a hladiny testosteronu v souvislosti s mírou agrese jsou také důležitými markery pro stanovení konzistentní individuální variability v nesociálním kontextu (Piault *et al.*, 2012), jež spolu se sledováním agonistických projevů jedince v sociálním kontextu pomáhají vytvářet celkový obraz o tom, proč je daný jedinec ve skupině tak úspěšný, nebo naopak, proč jeho sociální postavení ani reprodukce nedosahují potřebných kvalit.

### 2.1.4.3. Určování vítěze a poraženého

Kdo se stane vítězem nebo poraženým vychází z řady různých a mnohdy na první pohled nejasných faktorů (viz výše). Během samotného experimentu je nutné zajistit podmínky pro co nejobektivnější výsledek, kterých lze dosáhnout tím, že soupeřící jedinci vcházejí do interakce s co nejpodobnějším vyladěním. Oba byli potravně deprivováni po shodně dlouhou dobu před testováním a žijí ve stejném ekologickém prostředí a jsou navyklí na experimentální prostor, oba jsou pohlavně dospělí nebo naopak juvenilní. Dále už záleží na charakteru testované skupiny a také na tom, jakých cílů chce experiment dosáhnout. Je důležité mít tyto požadavky na paměti při rozřazování jedinců do **dyadických interakcí**, aby při prvním setkání měli všichni zdánlivě stejnou šanci projevit se jako dominantní či naopak submisivní (de Vries, 1995; Timmer & Sandi, 2010). U potkanů linie Wistar (*R. norvegicus*) byli samci přiřazováni do dyadických interakcí na základě váhy a míry úzkostlivého chování, měřenou jako procento času stráveného v otevřeném rameni „*elevated plus maze*“. Určené dvojice byly poté náhodně rozmístěny do různých skupin, v rámci nichž probíhalo testování potravní kompetice a kompetice o vodní zdroj, kde každá skupina byla složena z pěti až osmi dvojic (Timmer & Sandi, 2010). Tvorba dyadických interakcí hlodavců, ale i ptáků, často vychází právě z reakcí vyzorovaných v testech nového prostředí („*novel-environment tests*“) (Timmer & Sandi, 2010; Wang *et al.*, 2011).

Pro stanovení výsledné podoby sociální hierarchie ve sledované skupině se používá **řada indexů** (shrnuto v Bayly *et al.*, 2006), které na základě vyzorovaného počtu vítězství či proher ukážou na dominantní, submisivní či intermediární postavení jedinců, ale také na linearitu či rovnost hierarchického uspořádání ve skupině. Níže jsou pro příklad uvedeny

indexy, podle nichž bylo určováno individuální sociální postavení ve skupinách zmíněných v textu práce:

- **Index sociálního postavení (X)** („*Social Rank Index*“) (Lee & Craig, 1982; Merlot *et al.*, 2004)

$$X = (W - L + N + 1)/2$$

... kde  $X$  je samotný index pohybující se mezi hodnotami 1 – 5,  $W$  je počet konfrontací, které fokální jedinec vyhrál,  $L$  značí počet konfrontací, které naopak prohrál a  $N$  odráží velikost skupiny

Jedinci s vyšším sociálním postavením (HR – „*higher ranker*“) dosahují hodnoty indexu  $X \geq 4$ , naopak ti s nižším sociálním statutem (LR – „*lower ranker*“)  $X \leq 2$ , ostatní jedinci jsou označováni jako intermediární (IR). Tento index je dáván do korelace s **indexem sociálního napětí**, definovaném jako počet agresivních projevů mínus počet projevů submisivity (Lee & Craig, 1982).

- **Davidovo skóre (DS)** (David, 1988; Gammell *et al.*, 2003; Bayly *et al.*, 2006; Portugal *et al.*, 2017b; Ricketts *et al.*, 2020)

Davidovo skóre vychází z poměru výher a proher jedinců v jednotlivých interakcích:

$$P_{ij} = a_{ij} / n_{ij}$$

... kde  $P_{ij}$  je poměr vítězství jedince  $i$  v rámci jeho interakcí s jiným jedincem  $j$ ,  $a_{ij}$  odpovídá počtu vítězství  $i$  nad  $j$ , a  $n_{ij}$  značí celkový počet interakcí  $i$  s  $j$

$$P_{ji} = 1 - P_{ij}$$

... kde  $P_{ji}$  je poměr jedince  $i$  v interakcích s jedincem  $j$

Pokud  $n_{ij}$  se rovná 0, pak též  $P_{ij}$  a  $P_{ji}$  se rovnají nule. DS se tudíž počítá pro každého jedince  $i$  ve skupině a to následovně:

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

... kde  $w$  značí sumu všech  $P_{ij}$  hodnot pro jedince  $i$ ,  $w_2$  je souhrn  $w$  hodnot jedinců, kteří interagovali s  $i$ ;  $l$  naopak odpovídá sumě všech  $P_{ji}$  hodnot pro jedince  $i$ ,  $l_2$  pak souhrnu  $l$  hodnot jedinců, kteří interagovali s  $i$

DS stanovuje dominantní postavení na základě výsledků všech agonistických střetů mezi členy sledované skupiny, je proto vhodné jej využít pro opakované interakce mezi jedinci, kde lépe pokryje drobné výkyvy v jinak konzistentních individuálních agonistických projevech.

- **Dominanční index (DI nebo též dominantní skóre)** (Ens & Goss-Custard, 1984; Robichaud *et al.*, 1996; Possibleau *et al.*, 2005b)

$$DI = T / W$$

... kde T značí počet vítězství daného jedince a W celkový počet interakcí, ve kterých se jedince střetl s ostatními

Tento jednoduchý matematický poměr vyhraných interakcí ku celkovému počtu interakcí udává jednotlivé hodnoty pro každého jedince v rozmezí 0 – 1 s tím, že čím je hodnota DI blíže k 1, tím je jedinec dominantnější. DI bývá určován z takzvaných **dominančních matic**, zaznamenávajících vítězství a prohru jedinců ve všech interakcích.

- **Landaův index linearity (*h*) („Landau’s index of linearity“)** (Landau, 1951; deVries, 1995)

$$h = \frac{12}{N^3 - N} \sum_{i=1}^N [V_i - (N-1)/2]^2$$

... kde N je počet jedinců ve sledované skupině, i značí konkrétního jedince,  $V_i$  odpovídá počtu vítězství (tj. nad kolika jedinci dominuje i)

Landaův index linearity (*h*), jenž se pohybuje mezi hodnotami 0 – 1, se používá pro stanovení linearity napříč dominantními interakcemi ve sledované skupině a popisuje tak její výsledný charakter. Sociální hierarchie může být lineární (*h* blízko

k 1) za předpokladu, že jedinec A dominuje nad B, B pak dominuje nad C, nad kterým ale zároveň musí dominovat i A. V opačném případě ( $h = 0$ ) lze říct, že ve skupině je rovnost mezi všemi jedinci. Za silně lineární hierarchické uspořádání ve skupině se považuje takové, které dosahuje hodnoty  $h > 0,9$  (de Vries, 1995). Pro stanovení linearity ve skupině lze také využít takzvaného **Kendalova indexu linearity (K)** (Kendall, 1962; de Vries, 1995, Bayly *et al.*, 2006).

- „Elo-rating method“ (Neumann *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2018)

Pokud vyhraje výše hodnocený jedinec:

$$(1) \text{HodnoceníVítěze}_{\text{nové}} = \text{HodnoceníVítěze}_{\text{předešlé}} + (1 - p) \times k$$

$$(2) \text{HodnoceníPoraženého}_{\text{nové}} = \text{HodnoceníPoraženého}_{\text{předešlé}} + (1 - p) \times k$$

Pokud navzdory očekávání vyhraje níže hodnocený jedinec:

$$(3) \text{HodnoceníVítěze}_{\text{nové}} = \text{HodnoceníVítěze}_{\text{předešlé}} + p \times k$$

$$(4) \text{HodnoceníPoraženého}_{\text{nové}} = \text{HodnoceníPoraženého}_{\text{předešlé}} - p \times k$$

... kde  $p$  vyjadřuje očekávání, s jakým výše hodnocený jedinec vyhraje (tj. absolutní rozdíl v hodnocení dvou předešlých interakcí před samotným sledovaným střetem);  $k$  je konstanta určující počet hodnotících bodů ustálený na hodnotě 100, které jedinec po prvním agonistickém střetu získá nebo ztratí

„Elo-rating“ metoda na rozdíl od předešlých indexů není limitována minimálním počtem jedinců, které pro staticky signifikantní výsledek potřebují zařadit do sociální hierarchie minimálně pět členů. Tento způsob hodnocení sociálního postavení je též nezávislý na demografických změnách ve struktuře skupiny, tj. na úmrtí, narození, migraci či periodickém rozdělování na menší celky, nevyžaduje totiž záznam určitého počtu interakcí mezi jedinci proto, aby byl vypovídající. Každý nový člen skupiny získává předem přidělené ohodnocení ještě před první měřenou interakcí a může být po několika málo střetech zařazen do již existující hierarchie ve skupině (Neumann *et al.*, 2011). Tato metoda je proto vhodná především pro větší sociální skupiny s vysokou mírou reprodukce, migrace či rizikem predace, jaké najdeme například u samců makaků chocholatých (*Macaca nigra*) (Neumann *et al.*, 2011) či *M. musculus* (Fan *et al.*, 2019). Dominanční index (neboli dominanční skóre) je spolu s indexy linearity  $h$  a  $K$

nejužívanější metodou pro stanovení sociální hierarchie, přesto trpí několika nedostatky. Při jejich využití se předpokládá, že agonistický střet pokaždé vyhraje ten výše postavený, přičemž jedinci spolu interagují v závislosti na jejich postavení, s ohledem na lineární hierarchické uspořádání skupiny. Problém také nastává v případě zařazování intermediárních jedinců, jejichž míra agonistických projevů je velmi vyrovnaná a nelze proto snadno rozlišit jejich dominanci (Poisbleau *et al.*, 2005). Řada studií také naráží na malou velikost vzorku testované skupiny, kde jsou často agonistické střety vyhodnocovány z interakcí vysledovaných u konfliktního zdroje potravy, kde se potkávají všichni členové (Poisbleau *et al.*, 2005; Neumann *et al.*, 2011). Zdánlivým východiskem by mělo být použití většího vzorku s možností otestovat všechny jedince mezi sebou, aby se dostatečně projevily reakce intermediárních jedinců a šlo přesněji vyhodnotit jejich sociálního postavení. Testované skupiny však často bývají sledovány v rámci celku, kde se pozorují jednotlivé dyadické interakce, vždy se ale objeví několik jedinců, které interagují s ostatními v omezené míře a bývají rovnou označeni za submisivní (Gammel *et al.*, 2003).

Pro konečné potvrzení finální podoby uspořádání sociální skupiny je též klíčová jeho konzistentnost v čase, kterou se však zabývá pouze minimum vědeckých prací (Bayly *et al.*, 2006; Timmer & Sandi, 2010; Zhou *et al.*, 2017; Fan *et al.*, 2019). Testování hierarchie by mělo probíhat alespoň v rámci dvou opakování s určitým časovým odstupem a vzorek skupiny by se měl z velké části prolínat v obou měřeních s vědomím, že mezitím dospěli juvenilní jedinci, kteří narušili původní hierarchii skupiny. Právě toto narušení nejlépe prověří to, zda je sociální hierarchie stabilní i po příchodu nových jedinců a jestli jsou si starší jedinci schopni udržet své dominantní postavení. Většina vědeckých studií však sleduje uzavřenou skupinu, mnohdy uměle vytvořenou pro účely testování hierarchie a složenou jen ze zástupců jednoho pohlaví (viz výše). Proměnlivý charakter sociálního uspořádání, jenž se přirozeně mění s demografií skupiny, je u laboratorně testovaných druhů často opominut.

#### **2.1.4.4. Podoba sociální hierarchie u *Columba livia***

Ustavování sociální hierarchie u *C. livia* je nejlépe čitelné během potravní kompetice, kde se předpokládá, že dominantní jedinci si úspěšně obhájí zdroj potravy před ostatními, které od něj ve vysoké míře odhánějí. Studie z roku 1996 (Robichaud *et al.*, 1996) tento předpoklad u holubů potvrdila a na základě agonistických střetů při obhajobě potravního zdroje stanovila dominantní index pro 20 adultních jedinců. Ti se všichni mezi sebou utkali v dyadických interakcích. Hlavním kritériem pro určení dominance byla latence konzumování potravy po



dobu alespoň jedné minuty ze sloupcového krmítka. Samotné rozložení dominantních indexů potvrdilo predikci, že hierarchické uspořádání holubí sociální skupiny má stabilní lineární charakter.

Jak je přístup k potravě obecně důležitý, vyplývá z denního metabolického výdeje („*daily metabolic rate*“, DMR), úzce souvisejícího s dominancí, kde jedinci s vyšším DMR jsou dominantnější a dostávají se k potravě s větší efektivitou (Mathot *et al.*, 2019). U holubů se ukázalo, že jedinci s vyšším DRM jsou ti nejvíce aktivní při prezentaci své dominance pomocí charakteristických agonistických projevů (Ricketts *et al.*, 2020), jimž jsou pronásledování soupeře, klovaní do něj spolu s taháním za peří a zobák, kdy tyto projevy často doprovází silným plácnutím křídel (Portugal *et al.*, 2017b). Holubí samci ze dvou sledovaných hejn se projevovali více agresivně než samice, hierarchie obou skupin vyšla i zde lineární, vypočtené Davidovo skóre signifikantně korelovalo s pohlavím. Vyšší aktivita dominantních jedinců proto zřejmě pomáhá udržovat linearitu holubích skupin, kdy jedincům stačí pozorovat aktivitu ostatních při agonistických interakcích, aby věděli, kdo je schopen dominovat a zda se s ním pouštět do konfliktu. To v konečném důsledku redukuje celkový počet nutných agonistických střetů a snižuje agresivitu v holubím hejnu (Ricketts *et al.*, 2020).

Dynamika sociální hierarchie ferálních populací holubů, kteří se sdružují ve velkých hejnech, je však odlišná. V jejich případě není určují pouze postavení mezi jednotlivými členy, ale významná je také vůdčí role během kolektivního přesunu hejna (Sasaki *et al.*, 2018). Nagy a kolektiv (Nagy *et al.*, 2010 a 2013) se zaměřili na to, jak souvisí pozice v holubím hejnu s postavením v sociální hierarchii. Ukázalo se, že průměrná pozice v hejnu silně koreluje s hierarchickým postavením, kdy při kolektivním přesunu holubi reagují rychleji na jedince, jež zaznamenali levým okem. Zdá se proto, že pozice v hejnu je řízena s ohledem na ostatní a je silně podmíněna hierarchickou organizací (Nagy *et al.*, 2010). Jedinec, jenž vede samotné hejno, ale není nutně tím dominantním, vedoucím holubem se stává ten s lepší znalostí lokálních podmínek a přesnou podobou cesty (Nagy *et al.*, 2013), přičemž dominance u holubů je asociována s vyšší agresivitou a větší velikostí těla, ale také s nižším rizikem predace, kde vysoce postavení jedinci obsazují výše položená místa a jsou schopni dříve detekovat potenciální nebezpečí (Portugal *et al.*, 2017b).

Otázkou však zůstává, jak jsou individuální agonistické projevy u holubů konzistentní i v situaci, kdy dochází k přirozeným demografickým změnám ve složení skupiny, která je dlouhodobě sledována. A zda i v tomto případě lze sociální hierarchii u holubů považovat za stabilní a mající lineární charakter.

## 2.2. Personalita a její jednotlivé osy ve vztahu k agonistickému chování

Míra individuální agrese, jež hraje významnou roli při ustavování sociální agrese a intenzitě agonistických projevů, je brána za jednu z hlavních os konzistentní a opakovatelné individuální variability (Carere & Locurto, 2013), dnes skloňované hlavně jako personalita. Personalita odlišuje jedince od ostatních v míře jeho behaviorálních, fyziologických a emočních projevů, jenž lze u něj opakovaně vypožorovat napříč různými kontexty a jejich podoba zůstává konzistentní v průběhu času (Carere & Locurto, 2011; Carere & Locurto, 2013). Přestože opakovatelné a konzistentní projevy od sebe jedince viditelně odlišují, řada behaviorálních výzkumů poukázala na určité kontinuum, na základě něž je možné jedince kategorizovat a mezi sebou porovnávat (Sih *et al.*, 2004; Bell, 2007; Réale *et al.*, 2007; Carere & Locurto, 2011).

Individuální rozdíly vycházejí z míry explorační nového prostředí, z odlišné tendence vyhýbat se novým stimulům (míra neofobie), z míry projevů utužujících sociální vazby (tzv. sociabilita), ale také relativně protichůdných agonistických projevů, často podmíněných mírou individuální agrese, odvahy a aktivity. Určující je také opakovaně se projevovaná stresová reakce na konfliktní situace a na odlišnou variabilitu prostředí (Koolhaas *et al.*, 1999). Individuální variabilita v nesociálním a sociálním kontextu udává směr jednotlivým osám personality („*personality traits*“), podle něž jsou jedinci rozdělováni mezi **dva personalitní typy**. V odborné literatuře nesou různá pojmenování jako „**rychlý či pomalý**“ („*fast or slow continuum*“) ve vztahu k tomu, jak aktivně se projevují či explorigují, „**odvážný či opatrný**“ („*bold or shy*“), určovaném dle míry odvahy vrátit se k původní činnosti přerušenu náhlou stresovou událostí, či „**proaktivní a reaktivní**“ („*proactive or reactive*“), vycházející z podoby fyziologické stresové reakce na nenadálou či neznámou situaci (Koolhaas *et al.*, 1999; Gosling, 2001; Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2007; Carere & Locurto, 2011). Zvolené pojmenování často odpovídá tomu, na jaké behaviorální prvky se ten který výzkum primárně soustředí. Přestože terminologie personalitních typů není jednotná, projevy, na základě kterých jsou definovány, se naopak shodují a lze tak jedince kategorizovat podle míry jejich projevů (explorace, neofobie, agrese, odvahy a sociabilita), jež určuje směřování jednotlivých os personality („*personality traits*“).

**Proaktivní, rychlí a odvážní** jedinci se vyznačují vyšší agresivitou a aktivitou, jsou méně bojácní a často díky těmto charakteristikám obhájí vyšší pozice v sociální hierarchii (Vervaecke *et al.*, 2006). Rychle a s menší pečlivostí explorigují neznámé prostředí, tudíž jsou

méně vnímaví k různým environmentálním stimulům, což jim přináší úspěch ve stabilním a predikovatelném prostředí. To bývá podmíněno i tím, že na fyziologické úrovni dosahují jejich hladiny stresových hormonů nižších hodnot, jsou proto méně stresováni, ale také nejsou tolik tlačeni k tomu, aby se chovali flexibilně, jejich projevy jsou spíše rutinní (Carere & Lucorto, 2013).

Naproti tomu **reaktivní, pomalý a opatrný** typ personality se projevuje téměř neagresivně, je více sociální, ale také bojácný v přítomnosti nových stimulů, což vede k tomu, že pomaleji a poctivěji prozkoumává neznámé prostředí, což mu umožňuje flexibilně reagovat na podněty z něj přicházející. To se projevuje ve fyziologické odpovědi na nastalou konfliktní situaci, kdy jeho hladiny stresových hormonů dosahují vyšších hodnot. Tito jedinci se sice více stresují, ale jsou schopni lépe reagovat na změny v nestabilním prostředí, jsou více behaviorálně flexibilní (Carere & Lucorto, 2013).

I když se zdá, že personalita je jasně definovaná a její projevy mají čitelnou podobu napříč různými kontexty, z nichž vychází ono kontinuum personalitních typů, význam opakovatelné a konzistentní variability pro život a fitness samotného jedince, a v konečném důsledku pro sledovaný druh a jeho socialitu, zůstává neobjasněn.

## 2.2.1 Kritika konceptu personality

Koncept personality má snahu pojmout širokou škálu behaviorálních projevů individuální variability, která je konzistentní v čase a napříč odlišnými kontexty, s cílem tyto projevy nestudovat izolovaně, ale hledat mezi nimi souvislost a objasnit jejich evoluční pozadí (Sih *et al.*, 2004). Důležitým přínosem se zdály být nové postupy, jak studovat odlišnosti mezi jedinci a opakovatelnost jejich behaviorálních projevů (Bell *et al.*, 2009; Dingemanse *et al.*, 2010; Mathot *et al.*, 2012). Naráží však na kritiku (Beekman & Jordan, 2017), zda je vůbec nový koncept pro studium inter-individuální variability potřeba, když už dříve byla studována například z pohledu behaviorální neuroendokrinologie, reakčních norem či teorie zvané „*life-history theory*“ (shrnutí v Houšková, 2015), a která upozorňuje na to, že plné soustředění se na nový koncept by mohlo vytvořit diskontinuitu mezi jednotlivými pojetími inter-individuální variability, z nichž však každý má svůj významný podíl na vytváření uceleného pohledu na odlišnou variabilitu mezi jedinci (Beekman & Jordan, 2017).

Beekman a Jordan (2017) tomuto pojetí inter-individuální variability dále vytýkají samotné pojmenování jednotlivých typů personalit a upozorňují na to, že pro charakteristiky, z nichž vycházejí, jako příklad uvádějí míru odvahy čili „*boldness*“, neexistuje souhrnná

definice, jež by zaručovala, že se napříč odbornými studii hovoří o tom samém, jelikož v souvislosti s ní referují k odlišným typům chování.

Podobnosti s konceptem personality lze nalézt mezi takzvanými „*coping style*“, behaviorálním syndromem a s ním souvisejícími behaviorálními typy. „*Coping style*“ popisuje souhrnnou behaviorální a fyziologickou reakci na stresové podněty, která je konzistentní a typicky se projevuje u určité skupiny jedinců (Koolhaas *et al.*, 1999, shrnuto v Houšková, 2015). **Behaviorální syndrom** zahrnuje vzájemně se prolínající chování, jež se projevují v určitém behaviorálním kontextu, například jednotlivá chování spolu korelující při obstarávání potravy či agonistickém či antipredačním kontextu, behaviorální rozdíly jsou též konzistentní a mohou proto korelovat mezi různými kontexty (Sih *et al.*, 2004, Bell, 2007). Pokud jedinec navíc vykazuje konkrétní konzistentní organizaci chování, lze hovořit o podobě jeho **behaviorálního typu** (Bell, 2007). Vystává tedy otázka, zda je vhodné, že ve vědeckých článcích, studujících individuální chování zvířat, je skloňovaná nejvíce právě personalita (Beekman & Jordan, 2017). Zde je však důležité připomenout, že koncept personality ve své definici (Carere & Locurto, 2011; Carere & Locurto, 2013) zahrnuje všechna zmíněná pojetí konzistentní individuální variability a na rozdíl od velmi podobného behaviorálního syndromu klade daleko větší důraz na opakovatelnost chování, než na variabilitu jeho projevů (Houšková, 2015).

V současné době však tento koncept naráží na ustálený problém, kde se jednotlivé studie soustředí na pouze na jednu či dvě zvolené osy personality ve vztahu k různým behaviorálním projevům a fitness jedince, kde projevy studované personalitní osy jsou sice konzistentní a opakovatelné, ale nemohou dát dohromady ucelený obraz o personalitě jedince a jejím konkrétním typu, jelikož vycházely z pouze jediné osy (shrnuto v Houšková, 2015). Personalita je však tvořena kontinuem konzistentní a opakovatelné individuální variability napříč různými behaviorálními, emočními a fyziologickými projevy jako jsou míra agrese, explorační, neofobie či hormonální odpověď na stres, je proto potřeba studovat ji z uceleného pohledu, jinak jde pouze o zkoumání vlivu jedné osy personality na fitness jedince, kterou však dobře může vysvětlovat i jiná z personalitních os nebo naopak ji vysvětluje pouze ona studovaná osa, ale v tom případě se nejedná o vliv personality. Problém zřejmě spočívá v samotném třídění personalitních typů na základě několika hlavních os (míra odvahy, agresivita, explorační chování, míra neofobie a sociabilita) (Réale *et al.*, 2007), jelikož není ještě zcela objasněno, zda tento „**pětifaktorový model**“ je přenositelný napříč personalitou všech studovaných zvířat, jelikož na rozdíl od hlavních os určujících personalitu u lidí (Gosling, 2001) by měl postihnout individuální variabilitu miliónů druhů (Bell, 2017).

Navzdory zmíněné kritice se problémy spojené s konceptem personality nijak výrazně neliší od nedostatků při studování sociální hierarchie, které naráží na malý vzorek populace či se neklade dostatečný důraz na její konzistentnost v čase a stabilitu při demografických změnách ve sledované sociální skupině. Na samotnou kritiku dvojice Beekman a Jordan (2017) navíc reagovali přední vědecké kapacity, zabývající se studiem personality zvířat, a tento koncept před nimi obhájili (Bell, 2017; Dingemanse, 2017; Sih, 2017).

Pojetí individuální konzistentní a opakovatelné variability skrze koncept personality v této diplomové práci navazuje na rozsáhlý rozbor toho fenoménu, který řešitelka provedla v rámci své bakalářské práce (viz Houšková, 2015), a vzhledem k důležitosti studia opakovatelnosti behaviorální projevů (Bell *et al.*, 2009; Žampachová, 2015), jež byly v rámci výzkumu této diplomové práce studovány, je právě koncept personality u zvířat klíčový při zkoumání individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu.

### **2.2.1.1. Důležitost opakovatelnosti (r) při hledání konzistentní individuální variability v kontextu různých behaviorálních projevů**

Opakovatelnost neboli repeatabilita (r) je ta součást behaviorální odlišnosti, která popisuje rozdíly mezi jedinci napříč časem, tedy napříč opakovatelnými pozorováními ve shodném behaviorálním kontextu (Hayes & Jenkins, 1997; Bell *et al.*, 2009) a lze ji stanovit následovně:

$$r = s^2_{AS^2} + s^2_A$$

... kde  $s^2_A$  vyjadřuje odlišnost mezi jedinci a  $s^2$  je odlišnost daného jedince v čase

Chování, vykazující relativně nízké intra-individuální rozdíly ( $s^2$ ) v porovnání s vysokými rozdíly mezi jedinci ( $s^2_A$ ), je více opakovatelné, jinými slovy, pokud se jedinci projevují konzistentně v čase a zároveň se chovají odlišným způsobem od ostatních, pak lze říct, že daný projev chování je opakovatelný (Bell *et al.*, 2009). Opakovatelnost je také popisována jako proporce sledované variability přenositelné napříč rozdíly pozorováními mezi testovanými jedinci (Wilson, 2017).

Opakovatelnost individuálních projevů ve sledovaném chování byla několikrát prokázána ve vztahu k personalitě ptáků a potvrdila se tak její důležitost při zkoumání inter-individuální variability (shrnutí v Bell *et al.*, 2009). U sýkor koňader (*Parus major*) bylo

vysledováno, že explorační chování, které u tohoto druhu vykazuje vysokou individuální dědičnost (Drent *et al.*, 2003) a koreluje s mírou odvahy, agrese a individuální fyziologickou reakcí na stres (Verbeek *et al.*, 1994 a 1996; Carere *et al.*, 2001), koreluje s opakovatelnými projevy riskantního chování („*risk-taking behaviour*“) při konzumaci potravy v neznámém prostředí, při níž byli vylekáni a sledovala se latence návratu zpátky ke konzumaci (van Oers *et al.*, 2003). Zkoumaná teritoriální agrese těchto koňader (*P. major*) vykazuje opakovatelnost ve vztahu k odlišnému prostředí, ve kterém žijí (městské vs. přirozené prostředí), avšak s různou mírou (Hardman & Dalesman, 2018). Populace žijící v městském prostředí se chovaly více agresivně, ale opakovatelnost individuálních projevů byla nižší, než u populace žijící ve více přirozeném prostředí, nebyla také prokázána žádná korelace mezi efektem urbanizace a osobností. Městské prostředí pravděpodobně favorizuje jedince, jenž se chovají více flexibilně a nepředvídatelně a zároveň takové, kteří jsou agresivnější při obhajobě teritoria z důvodu vyšší populační hustoty (Schocat *et al.*, 2006; Hardman & Dalesman, 2018).

Opakovatelné projevy rozlišující jedince dle míry explorační aktivity a odvahy se prokázalo také u myšek drobných (*Micromys minutus*) ve vztahu k rozpoznávání prostoru, ale pouze u adultních jedinců. Samotné projevy exploračního chování, míry aktivity a odvahy byly konzistentní jak před a po dosažení dospělosti, tak i po první sexuální zkušenosti (Schuster *et al.*, 2017). Nebo také u kaprovitých ryb známých jako dánio pruhované (*Danio rerio*), kde 28 týdnů sledované a v pěti intervalech měřené explorační chování a aktivita se též prokázaly jako dlouhodobě repeatabilní, kde samci viditelně projevovali vyšší míru aktivity (Thomson *et al.*, 2020). U jiného druhu ryb, koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*), měly různé sociální podmínky dopad na míru odvahy projevující se při riskantním chování, kde soliterně držené ryby neprojevovaly téměř žádnou tendenci k tomu riskovat a jejich chování bylo větší měrou opakovatelné, než tomu bylo ryb sdružovaných pohromadě (Jolles *et al.*, 2016).

Opakovatelnost sledovaných individuálních projevů chování zjevně může pomoci odhadnout, jak je daná individuální variabilita konzistentní v čase a proč se některé chování, jasně související s měřenými osobnostními osobnostmi, liší v různých kontextech (například v odlišném prostředí či míře sociálního tlaku).

### **2.2.3. Osy personality v kontextu sociální hierarchie**

Sociální prostředí je klíčovým faktorem formujícím projevy chování jedinců, žijících ve společenských skupinách, ovlivňuje to, s jakou mírou budou ochotni riskovat, jak se postaví k novým předloženým stimulům, ale také jak moc agresivně se budou projevovat (shrnuje ve

Webster & Ward, 2011). Ve stabilně udržovaných skupinách je tlak sociálního prostředí téměř neměnný a jedinci jsou nuceni do neustálého kontaktu s ostatními, kde soupeří o dostatek potravy, bezpečnější místo pro úkryt před predátory či vyvedení potomků na svět. Příležitosti k přístupu ke zdroji potravy či možnosti se pářit se však odvíjí od sociálního postavení jedince a samotného charakteru sociální skupiny, tedy zda se rozmnožují jen alfa jedinci či je reprodukce umožněna do jisté míry všem adultním jedincům (viz podkapitola 2.1.). Jaké místo si ale jedinec ve skupině vybuduje, zřejmě v různé míře ovlivňují jednotlivé osy jeho personality (Dingemanse & Goede, 2004; Webster & Ward, 2011).

### **2.2.2. Dominantní postavení ve vztahu k individuální agresi a exploračnímu chování**

Už v kapitole zabývající se agonistickými projevy při ustavování sociální hierarchie bylo představeno, jak významnou roli hraje agresivita při vyhodnocování agonistických interakcí (viz podkapitola 2.1.), kdy agresivní projevy často rozhodují o dominantním postavením jedince. Míra individuální agrese však musí být projevována konzistentně a opakovatelně, aby se od daném jedinci dalo říct, že je dominantní právě proto, že je agresivní, či za jeho dominanci stojí něco ještě jiného (např. zděděný sociální status, věk, celková kondice).

Jednou z prvních prací, jež měřila konzistentní individuální variabilitu v agresivních projevech při ustavování sociální dominance, byla studie Moniky E. M. Verbeek a kolektivu (Verbeek *et al.*, 1996) na juvenilních samcích sýkorek koňader (*P. major*). Aby se potvrdilo, že se jedná o konzistentní individuální variabilitu, projevující se i v jiném kontextu, byla dána též do souvislosti s individuálním exploračním chováním. Výsledkem bylo, že rychleji explorační jedinci iniciovali více útoků než ti pomalejší, četnost jejich vyhrávání proti třem náhodně zvoleným soupeřům byla také vyšší, v souhrnu tato práce prokázala souvislost mezi podobou exploračního chování a mírou agrese a nastínila tak možné kontinuum personalitních typů na základě míry explorační a projevené agrese. Na tuto práci pak navázali komplexní studií sociálního postavení skupiny dospělých sýkor koňader, pozorované po dobu 11 dnů ve voliére, kde byl sledován vliv takto projeveného exploračního a agresivního chování v mladí na ustavování stabilní hierarchie (Verbeek *et al.*, 1999). Ukázalo se však, že navzdory dříve naměřené vysoké míře agresivních projevů, rychle explorační a v tomto případě již dospělí jedinci dosahovali nižšího postavení než ti pomalejší, a to i přesto, že první den testování hierarchie opět iniciovali více střetů a vítězili v nich, pravděpodobně byli ochotni jít více do konfliktu, ale hůře se již vyrovnávali s porážkou a postupně tak ztráceli na postavení (Verbeek

*et al.*, 1999).

Recentní studie vybraných os personality ve vztahu k dominantnímu postavení v kontextu potravní kompetice u sýkor koňader (Bibi *et al.*, 2019) však prokázala jinou souvislost. Sýkory vykazovaly konzistentnost a opakovatelnost svého počínání napříč exploračními testy a testy nového prostředí, kdy proaktivní jedinci rychleji explorovali neznámé prostředí, latence přiblížení se k novému objektu vykazovali kratší a ve finále se umisťovali na vyšších pozicích v sociální hierarchii, jelikož trávili prokazatelně více času u předloženého zdroje potravy. U sýkor koňader pravděpodobně hraje důležitou roli samotný kontext ustavování sociální hierarchie (Dingemanse & Goede, 2004; Bibi *et al.*, 2019), kdy v první zmíněné studii sýkory prosazovaly své postavení ve sdíleném neznámém prostředí. Ve druhé bylo dominantní postavení určováno z agonistických dyadických interakcí v kontextu potravní kompetice, kde se měřilo, která ze dvou soupeřících sýkorek dříve přistoupila ke krmítku, trávila u něj více času a zároveň vykazovala vyšší míru agresivních projevů. Třetí vědecké pozorování vztahu mezi mírou explorační a dominantního postavení vycházelo z projevů teritoriálního chování, kde teritoriální samci, již rychleji prozkoumávali nové prostředí, se opět při potravním kontextu projevovali dominantně, dominance však negativně korelovala se vzdáleností teritoria od místa vyvolávajícího konfliktní potravní situaci (Dingemanse & Goede, 2004).

U sýkorek horských (*Poecile gambeli*) je však vztah míry explorační a dominantního postavení jedince v hejnu zcela odlišný. Jedinci, kteří navštívili méně než čtyři zájmové lokace (umělé stromy) a byli proto označeni za méně explorační, v rámci dyadických interakcí obhájili dominantní postavení nad těmi ve vysoké míře exploračními. Co se týká reakcí na prezentaci nového objektu (klíčenky s plastickým Růžovým panterem), umístěného do domovské klece, nebyla prokázána ani korelace s dominantním postavením, ani se samotným exploračním chováním v neznámém prostředí (Fox *et al.*, 2008). Přesto však lze z vypořádaných exploračních tendencí predikovat postavení těchto sýkorek v hejnu.

U jiného druhu sýkorek, sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) nemá naopak explorační chování žádný vliv na výsledné sociální postavení (Devost *et al.*, 2016), které má charakteristické lineární uspořádání. Je možné, že charakteristiky jedinců nemusí být klíčové pro vytváření sociální hierarchie ve skupině.

U jiného ptačího druhu je na explorační chování ve vztahu k dominanci nahlíženo jiným způsobem. Individuální míra explorační u poštovních holubů (*C. liva f. domestica*) je dávana do souvislosti s jejich navigačními schopnostmi vrátit se zpět do hnízdního teritoria (Schiffner *et*



al., 2018), vyvstala proto otázka, zda získané zkušenosti a větší míra explorace se projeví na vyšším postavení jedince ve skupině (Portugal *et al.*, 2017a), které je klíčové pro celkovou fitness sociálně žijících druhů. Předpokládalo se, že i u těchto ptáků budou výraznější tendence k exploraci prostředí okolo holubníku a pozitivní interakce s novým objektem v laboratorních podmínkách odpovídat obsazení dominantních pozic v sociální hierarchii. Neprojevila se však žádná souvislost mezi reakcí na nový objekt a dominantním postavením, avšak jedinci, kteří vykazovali vyšší míru neofobie, se ani neodvážili explorovat prostředí kolem holubníku v rámci spontánních letů a o to déle jim trvalo vrátit se zpět na svou pozici v holubníku. Zjištěné tendence některých jedinců k neofobii a nízké míře explorace měli pravděpodobně za následek to, že se nedokázali prosadit v dostatečném přístupu k potravě (Portugal *et al.*, 2017a).

### 2.2.3. Odraz personality v sociálním postavení

Z předešlých studií vyplynula jistá nekonzistentnost výsledků individuálního chování v sociálním a nesociálním prostředí, která však naznačuje, jakou odlišnou roli může personalita sehrát v různých kontextech (Dingemanse & Goede, 2004) napříč jednotlivými studovanými druhy. Přesto je však nutné poukázat na fakt, že do souvislosti s dominantním postavením byla dána pouze explorativní složka personality a na ostatní osy nebyl brán výrazný zřetel. Navíc pokud lze prokázat, že dominance souvisí různou měrou s individuálními projevy v exploračním chování, dala by se o ní uvažovat jako o další ose personality, jelikož stejně jako míra explorace kategorizuje jedince na základě konzistentních individuálních agonistických projevů. K tomu by ale bylo potřeba dopodrobna vyhodnotit míru individuálních agonistických projevů a ověřit, zda jsou repeatabilní a konzistentní v čase, nestačilo by jen na jejich základě stanovovat finální pozici v sociální hierarchii.

Přestože bylo prokázáno určité kontinuum mezi jednotlivými osami personality (míra odvahy, explorace, neofobie, aktivity a agrese), na základě kterého jsou jedinci často kategorizováni mezi dva různé extrémy (proaktivní nebo reaktivní, rychle nebo pomalu explorující, odvážný nebo opatrný), na možný celkový vliv všech těchto pěti nejskloňovanějších personalitních os na sociální dominanci se soustředí minimum výzkumných týmů (*Taeniopygia guttata* – Dall *et al.*, 2011; *G. gallus domesticus* – Favati *et al.*, 2014; *Teleogryllus oceanicus* – Rudin *et al.*, 2015).

Významnou komplexní studií tohoto fenoménu se zabývali Dall a kolektiv (2011), kde zkoumali opakovatelnost a vzájemnou provázanost pěti potenciálních os personality (míra aktivity, neofobie, exploračních tendencí, riskantní chování a vzpírání se chycení čili

„*obstinacy*“) u samic zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*). Aktivita jedinců byla měřena z pozorování v jejich domovské kleci před tím, než byli umístěni do testu neofobie, a její míra vycházela z četnosti jejich poletování mezi dvěma bidýlky a přistáním na zemi v obdobné vzdálenosti. Samotný dvakrát opakovaný test neofobie vůči vždy odlišným neznámým objektům, prezentovaných kousek od krmítka, sledoval latenci přiblížení ke krmítku, počet návštěv a čas strávený konzumací potravy v přítomnosti biologicky nerelevantního objektu. Explorační tendence se určovala z počtu přeletů mezi jednotlivými stromy a větvemi v testu nového prostředí. Individuální podoba riskantního chování byla stanovena z měření latence návratu zpět ke krmítku po stresové nenadálé situaci, a vzpírání se tomu nechat se chytit zas z času potřebného k chycení zebříčky a z četnosti jejích reakcí na pokus o chycení jako byl úprk a uskakování. Samotné hodnocení agresivity a dominance vycházelo z dvoudenního pozorování agonistických interakcí ptáků umístěných společně do klece po sedmi skupinách o šesti jedincích v testu potravní kompetice u krmítka, ke kterému se mohl dostat pouze jeden. Klování bylo vzácné, projevíly se jen odlišné latence, frekvence a doba trvání spojená s interakcí s krmítkem, podmíněnou tím, jak moc byl jedinec od krmítka odehnáván, či jej sám druhému uvolnil nebo naopak od něj odháněl ostatní. Opět za dominantní byli určeni ti jedinci, co trávili u konfliktního krmítka nejvíce času a vykazovali vyšší tendence k agresi (Dall *et al.*, 2011).

Celková analýza zvolených os personality prokázala konzistentnost a opakovatelnost jejich projevů (pouze „*obstinacy*“ tyto charakteristiky nevykazovala a nemohla být prohlášena za personalitní osu), stejně tak výraznou konzistenci v projevech určujících dominanci jedince, avšak zvolené personalitní osy nekorelovaly s iniciovanými projevy agrese. Přesto však proaktivní jedinci se prokazatelně projevíli jako ti dominantními (Dall *et al.*, 2011).

Důležitost takovýchto komplexních studií os personality v nesociálním a sociálním kontextu je klíčová proto, aby bylo možné říci, zda a kolik procent variability v dominantním postavení lze vysvětlit personalitou (v případě zebříček vysvětlovala personalita 13% variability), a soustředit se na další možné proměnné, jež by mohly spolu s personalitou vysvětlit celkovou strukturu sociální hierarchie. Sociální hierarchie založená na dominanci je totiž determinována jak individuálními charakteristikami jednotlivých členů, tak sociálními interakcemi mezi nimi (Chase *et al.*, 2002).

Sociální interakce jsou však často opomíjeny, cíleno je hlavně na individuální charakteristiky při projevování dominance. Také rozdíly mezi pohlavími v míře, jakou prezentují svou personalitu v sociálním a nesociálním kontextu, není příliš objasněn. Rozdílné projevy exploračního chování mezi oběma pohlavími zebříček pestrých (*T. guttata*) však naznačují, že ani tyto faktory by neměly být při komplexní analýze individuální variability

vynechány, jelikož se prokázalo, že míra explorační se odráží i v tom, kolik času tráví sociálními interakcemi, který klesá s vyššími tendencemi explorační (Schuett & Dall., 2009).

Samotné sociální postavení jedince a individuální variabilita slině ovlivňují jednotlivé projevy chování, jak tomu nasvědčuje například studie samců kura domácího (*G. gallus domesticus*) (Favati *et al.*, 2014). U tohoto druhu byla několikrát prokázána stabilní sociální hierarchie (viz podkapitola 2.1.), bylo proto otázkou, zda by při experimentální manipulaci se stabilitou sociálního postavení docházelo ke změnám v konzistentních a opakovatelných projevech personality, kde se po agonistické interakci s jedinci různého postavení (ve dvojici vždy jeden dominantní a submisivní) sledovaly reakce v novém prostředí. Míra aktivity a explorační se prokazatelně měnila se změnou v sociálním postavení, jen míra odvahy zůstávala konzistentní. Zdá se tak pravděpodobné, že se míra explorační, jež je tolik spojována s dominancí, mění se sociálním postavením a její projevy se ustálí, až když je stabilní samotná sociální hierarchie (Favati *et al.*, 2014).

Při studiu vlivu personality na sociální postavení je potřeba mít na zřeteli, jaké podmínky ovlivňovaly ustavování hierarchie a zda samotné sociální postavení nereguluje projevy individuální variability v sociálním i nesociálním kontextu.

## 2.3. Melaninové zbarvení a další možné proximální příčiny stojící za individuální variabilitou v agonistickém chování

Projevovaná behaviorální individuální variabilita v experimentech testujících jednotlivé osy personality ve vztahu k dominantnímu postavení jedince není jediným možným úhlem, jak nahlížet na agonistické chování a z něj ustavovanou sociální hierarchii. Jelikož je pro stabilitu ve skupině bývá určující míra agresivních projevů jejích členů, je důležité zaměřit se i na faktory regulace těchto projevů nejen na první pohled zřejmých, jako je projevovaná agrese vůči ostatním, pozice těla či rozpoznatelné staří a kondice, ale i těch, co vyžadují hlubší analýzu. Neurální a hormonální regulace agresivity a s ní často související stresová odpověď se staly důležitou součástí komplexních analýz personality zvířat, na jejichž základě se prokazuje, jak významnou složkou personality je konzistentní fyziologická variabilita a jak důležitou roli hraje v reakci na sociální stres.

### 2.3.1. Hormonální regulace agresivity

Hladiny pohlavního hormonu **testosteronu**, cirkulujícího v krvi, prudce stoupají v době zvýšené četnosti agonistických interakcí, kdy buď dochází k destabilizaci skupiny a ustavuje se sociální hierarchie, či začíná reprodukční sezóna a samci bojují o samice a výhodné pozice teritorií. Pokud jsou ale sociální podmínky relativně stabilní, klesá míra agrese a hladiny testosteronu jsou nízké (Wingfield *et al.*, 1987; Buchanan *et al.*, 2003), jedincům pro udržení stability sociálních podmínek pak zdánlivě postačí individuálně rozpoznávat postavení ostatních a znát a udržovat hranice vlastního teritoria. Pokud však dojde ke konfliktu i v době relativní sociální stability, hladiny testosteronu mohou opět velmi rychle cirkulovat směrem k vyšším hodnotám, a to už po deseti minutách (Wingfield *et al.*, 1987). Dlouhodobé vykazování zvýšených hladin testosteronu je však energeticky velmi náročné a má za následek například imunosupresi (Buchanan *et al.*, 2003).

Testosteron je u samců tvořen výraznou měrou v Leydigových buňkách varlat a v menším podílu i v nadledvinkách, u samic tvorba naopak probíhá hlavně v nadledvinkách a částečně ve vaječnicích, samotná produkce testosteronu je regulována luteinizačním hormonem, sekretovaným adenohipofýzou. Odlišná exprese testosteronu se pak odráží v obecně vyšší agresivitě samců (Wingfield *et al.*, 1987). U hus velkých (*Anser anser*) jsou právě samic těmi agresivnějšími a odvážnějšími, co zaujímají vyšší postavení v hierarchii

a zároveň vykazují vyšší hladiny testosteronu (Krajl-Fišer *et al.*, 2010).

Testosteron dále stimuluje tvorbu sekundárních pohlavních znaků, jakými jsou u ptáků různé laloky, ostruhy na běhácích, ale také výrazné zbarvení kůže a svatebního peří (Witschi, 1961; Wingfield *et al.*, 1987). U vrabců domácích (*Passer domesticus*) mají vyšší hladiny testosteronu vliv na velikost skvrny pod zobákem a okolo očí (Evans *et al.*, 2000), která je výrazným signálem dominance (Buchanan *et al.*, 2003).

### 2.3.2. Pleiotropní efekt genové exprese melaninu na hladiny testosteronu a reakci na sociální stres

Ve vztahu k agresivitě a dominantnímu postavení se jako dobrý indikátor projevuje melaninového zbarvení. Melanin je nejběžnějším pigmentem vyskytujícím se v tělním pokryvu zvířat, nejenže jeho poměrné zastoupení v celkovém zbarvení peří slouží jako sekundární pohlavní znak, odrážející dominantní postavení daného jedince (Malfi *et al.*, 2010), ale též je na fyziologické úrovni svázán se stresovou a imunitní odpovědí (Jacquin *et al.*, 2011), ale také s mírou hladiny testosteronu a sociální aktivity (Buchanan *et al.*, 2003; McGraw *et al.*, 2003), kdy tmavě zbarvení samci vykazují obecně vyšší hladiny tohoto pohlavního hormonu a jsou více sexuálně aktivní a pravděpodobně i dominantní, ale také se lépe vypořádávají se stresem (shrnuto v Ducrets *et al.*, 2008 a Emaresi *et al.*, 2014).

Výsledná podoba melaninového zbarvení je dána různou expresí dvou heteropolymerů – **eumelaninu** a **pheomelaninu**. Eumelanin je zodpovědný za celkové tmavé zbarvení (šedé až černé) či tmavé prvky distribuované v různé míře na srsti či peří, pheomelanin naopak utváří světlé formy zbarvení a různých prvků červené až hnědé barvy (Prota, 1992; McGraw, 2006). K syntéze těchto heteropolymerů dochází v melanocytech, specializovaných buňkách, nacházejících se v kůži a peří. Melanogeneze začíná oxidací L-tyrosinu, katalyzovanou pomocí enzymu tyrosináza, a jeho přeměnou na DOPA (dihydroxyfenylylanin), jenž následně polymeruje v dopachinon, prekurzor melaninu. Pokud se na dopachinon v tomto bodě naváže TYRP1 („tyrosinase-related protein 1“) spolu s DCT („dopachrome tautomerase“), dojde k jeho transformaci ve pheomelanin. Eumelanin vzniká navázáním jiných molekul a to cysteinu či glutathionu. Celá tato dráha je regulována v hypofýze aktivací melanokortinu MSH („melanocyte-stimulating hormone“), navázáním na melanokortinový receptor Mc1R (Prota, 1992; D’Mello *et al.*, 2016). A právě v této fázi, lze najít propojení dráhy směřující finální reakci na stres a dráhy zodpovědné za výslednou podobu melaninového zbarvení (Roulin *et al.*,

2011; Ducrest *et al.*, 2008; Corbel *et al.*, 2016; Nicolaus *et al.*, 2016). Adrenokortikotropní hormon (ACTH) se spolu s MHS řadí mezi peptidické hormony zvané melanokortiny, které jsou exprimovány v hypofýze derivací z POMC genu (pro-opiomelanokortinu) a jsou aktivovány navázáním na příslušný melanokortinový receptor (Mc1R či Mc2R). ACTH stimuluje produkci glukokortikoidů, u ptáků zejména kortikosteronu (CORT). Zvýšené hladiny CORT jsou spolu se zvýšenými hladinami glukózy brány za markery reakce na stresovou situaci. Melanogeneze je navíc při stresu inhibována negativní zpětnou vazbou CORT, jež redukuje transkripci POMC, Mc1R a tyrosinázy (Prota, 1992; Roulin *et al.*, 2011). ACTH je také zodpovědný za zvýšenou produkci pohlavních hormonů v kůře nadledvinek (Ruins *et al.*, 2000; Ducrest *et al.*, 2008).

Tvorba melaninu je geneticky kontrolována, ale je evidentní, že je podmíněna i kondicí jedince, tedy tím jak je schopný zvládat stres pomocí CORT (Roulin *et al.*, 2007; Jacquin *et al.*, 2012). Popsaný pleiotropní efekt genů a hormonů je proto schopný zároveň regulovat agresivitu v rámci sociálních interakcí, sexuální chování i míru odpovědi na stres (Morgan *et al.*, 2004; Ducrest *et al.*, 2008; Corbel *et al.*, 2016; Corti *et al.*, 2017). Světlejší pheomelanické formy často vykazují vyšší hladiny CORT, tudíž se projevují méně agresivně, jejich reprodukční úspěch by také neměl být tak výrazný jako u tmavých forem, jelikož se předpokládá, že se vzhledem k nižší agresivitě nedokáží prosadit na vyšších pozicích v sociální hierarchii, aby si mohli vydobýt lepší přístup k potravě a výhodnější pozici teritoria, či získat atraktivního sexuálního partnera a plodit kvalitní potomstvo a celkově tím dosáhnout lepší fitness (Roulon *et al.*, 2003; Bókony *et al.*, 2008; Ducrest *et al.*, 2008; Emaresi *et al.*, 2014; Beck & Hopkins, 2019).

### **2.3.3. Poměr melaninového zbarvení jako možný znak dominance**

Jak samotné zbarvení souvisí s individuálními variabilitou agonistického chování, vyniká nejlépe pokud je srovnáme s nebarevnými albinistickými formami, u kterých je exprese melaninu a následného zbarvení téměř nulová. Při srovnání zbarvených juvenilů sumců velkých (*Silurus glanis*) s juvenilí, u kterých se projevil albinismus, přestože jejich rodiče jsou dobře zbarvení, vyšlo najevo, že celkový počet projevů agrese v agonistických dyadických interakcích byl nižší u albínů, kteří navíc vykazovali vyšší tendenci držet se dál od ostatních, zvláště těch též nebarvených, což ve výsledku potvrzuje výše popsany pleiotropní efekt melaninu ve vztahu k agresivitě (Slavík *et al.*, 2016).

Melaninem podmíněné zbarvení krunýře želv zelenavých poddruhu *Eurotestudo*

*boettgeri*, držených v zajetí, se ukázalo jako vhodným indikátorem projevů agonistického chování, kde samci zbarvení spíše tmavě se v jednotlivých dyadických interakcích chovali konzistentně vůči ostatním samcům více agresivně (určováno z latence iniciace útoku kousáním či narážením do protivníka se zaměřením se na to, kdo útok inicioval a kdo ho vzdal), ve vztahu k exploraci se však žádná signifikantní opakovatelnost neukázala (Malfi *et al.*, 2011), přestože se předpokládala souvislost melaninové zbarvení jak s mírou agresivní agonistických projevů, tak tendencemi k exploraci a personalitou celkově (Ducrest *et al.*, 2008).

U ptáků je polymorfismus v melaninovém zbarvení nejčastěji dáván do souvislosti se signály agresivity při obhajobě hnízda a vlastního teritoria (Roulin *et al.*, 2012; Da Silva *et al.*, 2013; Corti *et al.*, 2017). U puštíků obecných (*Strix aluco*) lze nalézt hojně zastoupené tmavé (eumelanické) až světle červené (pheomelanické) formy, které se promítají do reakcí vůči predátorovi a nevídaným jedincům vlastního druhu (Da Silva *et al.*, 2013). Samice tmavšího zbarvení brání svá hnízda v přítomnosti vetřelce s větší intenzitou než ty světle zbarvené, jejich hnízda jsou proto méně napadána predátory, o tom méně, pokud mají za partnera tmavě zbarveného samce (Da Silva *et al.*, 2013).

Agonistickým projevům dominance a formování sociální hierarchie ve vztahu k melaninovému zbarvení však dosud byla věnována jen malá část pozornosti vědeckých studií, a to i přesto, že melaninové zbarvení úzce souvisí agresivitou, jež je většinou rozhodující pro určení dominance v sociální hierarchii. Testování zebříček pestrých (*T. gutta*) se zdálo být dobrým východiskem, jak studovat souvislost mezi poměrem melaninového zbarvení postavením jedince v sociální hierarchii (Jéronimo *et al.*, 2018). Peří samců i samic disponuje dvěma výraznými prvky – bílým pruhem mezi okem a zobákem ohraničeným černými pruhy a bílými fleky na ocase. Zbarvení samců je však variabilnější, obsahuje další čtyři ornamenty – oranžové skvrny na tvářích, černý pruh na hrudi, černobílé pruhy a hnědé plochy s bílými tečkami pod zobákem. Podoba a zastoupení těchto prvků je mezi samci velmi variabilní a podíl jednotlivých barev by mohl mít vliv na jejich dominantní postavení. Výrazné prvky na hrudi však vypovídaly o nižším postavení, než aby podpořily dominanci samce, stejně tomu bylo i v případě oranžových fleků na tváři, tak i při větším podílu tmavých prvků. Různý poměr melaninového zbarvení u zebříček pestrých tak neredukuje ani nestimuluje schopnost samců prosadit se mezi ostatními (Jéronimo *et al.*, 2018).

Významným se však zdá vztah melaninové zbarvení a exploračním chováním napříč hierarchií. Tmavý pruh na hrudi sýkor koňader (*P. major*) je významným prvkem dominance (Jarv & Bakken, 1984) a jelikož u sýkor úzce souvisí explorační chování s postavením jedince v hierarchii (viz výše), předpokládalo se, že velikost tmavého pruhu bude souviset, jak

s exploračními tendencemi, tak dominancí jedince (Nicolaus *et al.*, 2016). Navzdory tomuto předpokladu se ukázalo, že velikost tohoto pruhu negativně koreluje s rychlostí explorační. Samotný pruh se prodlužuje s věkem jedince a mohl by ukazovat na individuální statut jedince, souvisejícího s věkem, avšak starší jedinci mají ve srovnání s ostatními pruh celkově menší, předpokládá se proto, že ve stáří je investice do velikosti pruhu příliš náročná a snižovala by schopnost jedince přežít, kdy se straší jedinci s větším pruhem nedožívají takového věku jako ti s menším (Nicolaus *et al.*, 2016).

Sociální hierarchie je utvářena komplexem behaviorálních projevů jak mezi jedinci, tak je určující jakých charakteristik dosahuje sám jedinec. Obecný předpoklad, že dominantní jedinci jsou ti proaktivní, že více explorační, jsou agresivní a odvážní a v jejich tělním pokryvu je více zastoupen eumelanin, však naráží na řadu faktorů, které tento předpoklad spíše vyvrací. Zdá se, že jak projevy personality, tak samotná dominance se odvíjí od kontextu, v jakém je sociální hierarchie ustavována. Je proto důležité tyto fenomény studovat dlouhodobě a porovnávat jejich konzistentnost v čase i při změně podmínek. Otázka vlivu melaninové zbarvení na dominanci sice ukazuje, že tmaví jedinci opravdu bývají ti agresivnější s vyššími exploračními tendencemi, ale pokud je variabilita v melaninovém zbarvení větší v zastoupení jednotlivých barevných prvků na tělním pokryvu, jako jsou barevné ornamenty zebříček či tmavý pruh na hrudi sýkorek, výraznější než celkové zbarvení, vztah k postavení jedince ve skupině už není tak jasný. V takovémto případě bude nutné směřovat výzkum příčin, stojících za variabilitou v melaninovém zbarvení ornamentů, spíše k souvislosti s adaptací na změny v prostředí, reakcí na stres a reprodukčnímu úspěchu jedince (Nicolaus *et al.*, 2016; Corti *et al.*, 2017; Jéronimo *et al.*, 2018).



## 4. Cíl diplomové práce a dílčí výzkumné otázky

Holubi domácí (*C. livia* f. *domestica*) patří mezi významné modelové druhy, testované v široké škále behaviorálních testů, inter-individuální variabilita v sociálním a nesociálním kontextu u nich přesto komplexně nebyla zanalyzována. Tato diplomová práce si proto kladla za cíl sledovat individuální variabilitu tohoto modelového druhu, chovaného v lidské péči, a její význam při ustavování sociální hierarchie. Měření individuální variability vycházelo z personalitních testů (testy nového prostředí a testy neofobie) a bylo porovnáváno se zjištěným poměr melaninového zbarvení peří, jenž je u testované skupiny značně různorodý, a také s pohlavím, váhou a věkem jedinců. Zmíněné individuální charakteristiky byly uvedeny do souvislosti s individuálními projevy agonistického chování a charakteristikami soupeře vysledovanými z dyadických interakcí, probíhajících při obhajobě sociálního postavení samic a samců v testované skupině.

Cílem výsledné nezávislé analýzy individuální variability bylo zodpovědět následující výzkumné otázky:

1. Zda se u domestikovaných holubů vyskytují takové prvky individuálního chování, jež jsou opakovatelné a diferenciatně konzistentní, a mohly by proto být považovány za projevy jednotlivých os personality, a tím poukázat na existenci personality u sledované domestikované formy holuba skalního (*C. livia*)
2. Jaké jednotlivé projevy agonistického chování mají vliv na dominanci v dyadických interakcích a na podobu výsledného sociálního postavení samic a samců, testovaných ve dvou obdobích demografických změn ve skupině
3. Jak individuální variabilita v nesociálním kontextu (explorační chování testech nového prostředí a v testech neofobie) odpovídá individuální variabilitě v sociálním kontextu agonistických interakcí s různými oponenty stejného pohlaví
4. Jak získané dominantní postavení ve skupině souvisí s poměrem melaninového zbarvení peří, kondicí (váhou) a věkem a jakou roli představuje pro druh chovaných v lidské péči ve stabilních podmínkách, s neselektovanou reprodukcí a stejnou dostupností potravy pro všechny členy sledované populace

## 5. Materiál a metodika práce

### 5.1. Představení testované skupiny holubů domácích (*Columba livia f. domestica*)

Sledovaná populace *C. livia f. domestica* plemene King pochází z dlouhodobého chovu, založeného v roce 2007. Nachází ve Vinařicích u Kladna a její reprodukce v jejich populaci není omezována ani selektována, holoubata se zpravidla líhnou od konce února do začátku října. Každoročně je však několik jedinců nutno z chovu vyřadit kvůli špatnému zdravotnímu stavu, což se dotklo i experimentální skupiny této diplomové práce.

Skupina žije pospolu ve venkovním holubníku s vhodně rozmístěnými 12 chovnými budíky o rozměrech 60x45x40 cm, k nimž jsou přidávány další vyrobené z kartonu, aby získaly i nově ustavené páry místo pro zahnízdění. Starší a zkušenější páry si totiž brání pozici hnízda i po několik let. Holubi se zdravotním hendikepem, již začali mít problémy s chůzí nebo se jednalo o starší a nemocné jedince, byli spolu s přibližně polovinou nově vylíhlých holubat, narozených v daném roce a nespárovaných, ve vyváženém poměru samci a samice z chovu každý rok odebráni, aby byl zachován stejný poměr pohlaví a významně nenarůstal počet jedinců. Riziko predace spojené s životem ve venkovním holubníku je sice v určité míře redukováno, jelikož holubi se dokáží bránit a zvládají ubránit si i své hnízdo a potomky, přesto se však musejí potýkat s občasnou přítomností různých predátorů, potvrzenou pozorováním a odchytom z pastí. Potkani a myšice představují riziko pro snesená vejčička, navíc potkani pojídají i čerstvě vylíhlá holoubata. Kočka domácí je hrozbou především pro dorůstající juvenily a oslabené jedince, zdraví jedinci se jí zvládají sami ubránit. Riziková bývá přítomnost dravců jako je káně či jestřáb, ale ti ročně způsobí smrt v průměru jednomu jedinci, jelikož se holubi stíhají včas schovat do křoví nebo zpět do holubníku. Největším rizikem se však ukázala přítomnost cizího psa, kterému se holubi neubrání, je pro ně fatální a měla za následek úhyn řady jedinců testovaných v experimentech této diplomové práce.

Holub domácí (*C. livia f. domestica*) (Gmelin, 1789) představuje domestikovanou formu holuba skalního (*C. livia*) (Gmelin, 1789), a sdílejí proto většinu biologických charakteristik – udržují si stabilní dlouhodobé monogamní páry s biparentální rodičovskou péčí, kdy se při inkubaci vejčiček střídají oba rodiče a následně oba i krmí vylíhlé potomky. Zpravidla se líhnou dvě holoubata v krátkém intervalu po sobě a rodiče jsou většinou schopni odchovat obě najednou. Holoubata jsou krmena vysokoenergetickým takzvaným „holubím mlékem“ složeného především z proteinů (60 %) a tuků, jež se tvoří ve voleti rodičů, a postupně se sama

začnou přikrmovat zrním. Zcela samostatná jsou kolem třetího měsíce věku, kdy dosahují pohlavní dospělosti a jsou vyhnána z rodičovského hnízda. Holubi jsou schopní reprodukce po celý rok, ale u sledované populace se jen výjimečně líhla mláďata v zimních měsících, a také počet snůšek tehdy klesá téměř k nule. Lze proto zobecnit, že reprodukční sezóna u sledované populace probíhá od konce února do začátku října a tomu podřídít jednotlivé experimenty. V průběhu reprodukční sezóny je jeden pár schopný v průměru čtyři snůšek po dvou vajíčkách a z nich úspěšně odchovat dva až čtyři potomky.

Samotné plemeno King patří mezi nejtěžších holuby vůbec. Původně bylo vyšlechtěno v USA koncem 19. století z římanů, maltézských slepičáků, poštovních holubů a modénů pro produkci netypicky velkých holoubat k masnému zpracování. Dnes je určeno pro voliérový chov a řadí se mezi takzvané holuby slepičky. Dospělí jedinci jsou uniformní, s hmotností 800 až 1050 gramů, s délkou těla je kolem 24 centimetrů, s výškou kolem 30 centimetrů a s hrudí širokou přibližně 14 centimetrů. Variabilita zbarvení jejich peří je značná, vyskytuje se hned několik barevných forem (rázů), z nichž následující byly zaznamenány v experimentální skupině, hodnocené dle poměru melaninového zbarvení: forma bílá, šedá (modrá), červená, černá, hnědá a takzvaní tygři (bílí, černí, červení a hnědí) (Ráček *et al.*, 2008).

Zde studovaná populace pochází z chovu v Maďarsku a posledních 30 let nebyla chovateli uměle selektována na velikosti, ať už dospělých jedinců nebo holoubat. Průměrná velikost jedinců ve sledované populaci proto byla menší, než jaké jsou v literatuře udávané charakteristiky pro plemeno King (viz Ráček *et al.*, 2008). Holubi byli pravidelně jednou za měsíc váženi, kde průměrná váha v experimentálním chovu byla průměrná váha dosahovala 771 g v roce 2016 a 830 g v roce 2017. Minimální váha v průměr za roční vážení byla 531,5 g a maximální 1005,9 g. Jedinci blízcí maximu nebo minimu se nacházeli jak mezi samci, tak mezi samicemi.

## 5.2. Experimentální prostředí a vybavení

K výzkumu samotnému byly zajištěny Skinnerův box, experimentální klec s porcelánovými misticčkami na potravu za odměnu, počítač s dotykovým monitorem, digitální kamera i fotoaparát a stativ. K dispozici byly následující programy: The Observer 3.0 (Noldus *et al.*, 2000) pro vyhodnocení behaviorálních prvků z videozáznamů agonistických interakcí a personalitních testů, Microsoft Excel pro zaznamenání jednotlivých charakteristik vyhodnocených behaviorálních prvků (frekvence, latence, doba trvání a procentuální zastoupení) a následnou transformaci dat, pro statistickou analýzu dat a tvorbu grafů programy R (R Core Team, 2020) (statistická metoda ANOVA pro průkaznost lineárních modelů, vyhodnocujících vztah mezi jednotlivými faktory) a STATISTICA (testy normality, výběr relevantních proměnných, analýza vysvětlujících a vysvětlovaných proměnných pomocí PCA a RDA) a program Barvocuc 2.0 (Lišková *et al.*, 2015) na vyhodnocení poměru barev z upravených fotografií, zachycujících zbarvení peří holuba.

Testování vždy probíhala v jednom ze dvou experimentálních prostředí – ve **Skinnerově boxu** nebo v **experimentální kleci** – vhodně upraveném tak, aby sloužilo široké škále kognitivních a personalitních testů a zároveň se zamezilo rušení experimentu přímým pozorovatelem. Personalitní testy exploračního chování v novém prostředí vždy předcházeli jakékoliv kognitivní testy, které daný testovaný subjekt v průběhu života podstupoval.

- **Skinnerův box**

- rozměry 37x57x41 cm
- černá gumová podložka naspodu, strany boxu bílé
- jedna stěna nahrazena dotykovým monitorem, jenž byl využitým pro řadu kognitivních testů (Kováčsová, 2016), naproti němu odnímatelné sklo s poloprůhlednou fólií, zajišťující nerušenost experimentu (testovaný subjekt neviděl ven z boxu), a zároveň umožňující nahrávat pokus digitální kamerou, připevněnou na stativ, místo vrchní stěny zářivky emitující denní světlo, takže byl během pokusu osvětlen pouze box
- na každé boční straně optimálně umístěné kovové krmítko s potravou (hrášek) = objekt zájmu během testu nového prostředí

- **Experimentální klec**

- rozměry 87x61x130 cm
- dvě dřevěné stěny v zadní polovině klece, ve zbylé části pletivo překryté bílým plátnem kvůli zamezení rozptýlení pozornosti testovaného holuba pohybem v neosvětlené experimentální místnosti – klec osvětlená pouze shora umístěnými zářivkami s denním světlem a s umístěnou digitální kamerou pro zaznamenání průběhu celého experimentu (testy nového prostředí, kdy až teprve po jejich ukončení mohly být stejná klec využita k testování sociální hierarchie a pro testy neofobie)
- dno klece pokryté pilinami – na ně dle designu experimentu umístěvány buď bílé porcelánové misky o průměru 8 cm s potravou (hrách či směs minerálů zvaná grit), nebo v případě testů neofobie kruhové krmítko o průměru 15 cm naplněné hrachem = zájmové objekty personalitních testů
- východ z klece směrem do experimentální místnosti, kudy mohl testovaný holub v případě pocitovaného nepohodlí odejít, místo v rohu dvou plných stěn naopak považováno za nejbezpečnější (viz Obrázek XY dále)

### 5.3. Určování sociální hierarchie a analýza agonistického chování

Určování sociální hierarchie probíhalo na základě získaného dominantního indexu (DI), vypočteného z poměru vítězství ku počtu všech interakcí každého adultního samce se všemi ostatními dospělými samci a to v desetiminutovém testu, stejně proběhlo u adultních samic. Dyadické interakce byly vybrány náhodně a dvojice tvořeny pouze s podmínkou shodného pohlaví a pohlavní dospělosti, přičemž všem byla večer před testováním odebrána potrava.

V rámci experimentu proto mohlo být pro stimulaci zdánlivě nejasných interakcí využito potravní motivace a soupeření dvou jedinců o různě limitovaný přístup k potravě porcelánových misek s různou potravou, kde k misce uprostřed klece byl umožněn přístup obou jedincům, k misce v rohu klece pouze jednomu. Nejprve byla zaznamenávána po dobu nejméně čtyři až pět minut interakce dvou zvířat v experimentální kleci bez jakéhokoliv stimulu. Pokud se interakce jevila nadále nejasnou, byla po pěti minutách byla doprostřed arény – experimentální klece – vložena první porcelánová miska s gritem a třemi zrnky hrachu, označovaná jako stimul 1 (viz Obrázek 1 dále), kde probíhala mírnější kompetice o potravu, jelikož k ní měli oba jedinci stejnou možnost přístupu. Význačnější kompetice probíhala u druhé misky umístěné do neutrálního rohu arény, označovaná jako stimul 2 (viz Obrázek 2 dále). Ta tam byla vložena přibližně v osmé minutě experimentu, naplněná pouze hrachem a třemi kousky gritu. Do této misky měl snadný přístup pouze jeden ze soupeřících holubů, kdy pozice v rohu skýtala vhodnou možnost bránění tohoto zdroje.

Minerální doplněk potravy (grit) je nejoblíbenější potravní položkou a všechna zvířata byla ochotná o něj kompetovat. Přítomnost a doba vložení jednotlivých misek do arény však mírně variovala v závislosti na charakteru sledované interakce. Pokud právě probíhala intenzivní agonistická interakce, soupeřící holubi nebyli nijak rušeni. Současně byla po čtvrté minutě otevřena dvířka, kde tento výstup z klece byl zahrazen jenom volně krycí látkou. Pokud submisivní jedinci měli tendenci z klece odejít, mohli pod látkou prolézt a opustit arénu. Tím se redukovala negativní individuální zkušenost s testováním agonistických interakcí, přesto této možnosti bylo využíváno spíše výjimečně.



**Obrázek 1 a 2. Snímky zachycující pozice misek s potravou (stimul 1 vlevo, stimul 2 vpravo) a jednotlivých konfliktních bodů v aréně.**

Jak už bylo popsáno výše každý samec interagoval postupně se všemi dospělými samci, přítomnými v danou dobu ve skupině a každá samice postupně interagovala s každou dospělou samicí, žijící ve stejnou dobu skupině, tak aby jedinci neprostupovali více než třemi interakcemi za den. Pokusy probíhaly mezi lety 2016 a 2017 ve dvou testovacích obdobích: 1) na jaře roku 2016 a 2) na podzim roku 2016 a na jaře roku 2017 (dále referován jako přelom roku 2016 a 2017). Interakce byly zároveň natáčeny kamerou, umístěnou ve stropě klece, a průběžný zkrácený záznam interakce byl zapisován v průběhu experimentu do sešitu. Vítězství v interakci bylo určeno pomocí **fixních apriorních kritérií** – poražený jedinec opustil arénu před stanoveným koncem interakce či se po útoku dominantního soupeře stáhl do bezpečné vzdálenosti, dominantní jedinec obsadil misku s potravou umístěnou v rohu klece a zamezil k ní přístup soupeři. Přímé pozorování probíhalo během experimentu kontinuálně, Mgr. Iveta Janská zaznamenávala agonistickou interakci do sešitu a nakonec určila výsledek – vítěze a poraženého. Později bylo na základě stejných kritérií určeno nezávislou pozorovatelkou, tedy řešitelkou této diplomové práce, vítězství a prohru u všech dostupných záznamů z natočených interakcí. Neparametrickou korelací obojích dat byla zjištěna shoda pozorovatelek při určení vítězství v interakci (tzv. **shoda mezi pozorovateli**) ( $N_{\text{pozorování}} = 2292$ ,  $r = 0,96842$ ,  $p < 0,05$ ). Pokud byla interakce vyhodnocena jako nerozhodná, pokus se musel opakovat, což se stávalo jen zřídka u některých interakcí samic. Počet vítězství ku počtu všech interakcí se stal základem pro výpočet **dominančního indexu (DI)** v rámci jednoho pohlaví (viz podkapitola 2.1.4.), tedy pro samce a samice zvlášť (viz Přílohy ), kde bylo vítězství fokálního jedince označeno jako 1 a prohra jako 0. Dále byl vypočten **Landaův index linearity** (viz

podkapitola 2.1.4.) pro zjištění charakteru hierarchického uspořádání mezi samci a samicemi.

Celý proces testování sociální hierarchie se opakoval dvakrát (viz výše): 1. v průběhu jara 2016 (během reprodukční sezóny od března do konce června) a 2. na přelomu roku 2016 a 2017 (v období mezi reprodukčními sezónami od listopadu 2016 do poloviny dubna 2017) (pro korelaci mezi obdobími viz Grafy 1, 2 a 3).

Pro každého fokálního jedince byla v rámci jednotlivých interakcí z existujících videozáznamů nezávislou pozorovatelkou pomocí programu The Observer 3.0 podrobně vyhodnocena frekvence, doba trvání, latence a procentuální zastoupení jednotlivých behaviorálních prvků (viz dále Hodnocené prvky agonistického chování pro samce a samice v Tabulce 1), výchozí pro další podrobnou **nezávislou analýzu agonistického chování**.

V celkovém počtu 2292 nezávislých pozorování bylo zanalyzováno 71 jedinců, 35 samic a 36 samců. Obdobím testování na jaře 2016 prošlo 52 jedinců, 27 samic a 25 samců, a obdobím na přelomu roku 2016 a 2017 54 jedinců, 27 samic a 28 samců. Oběma testovacími obdobími ale prošlo jen 35 stejných jedinců, 19 samic a 16 samců. V souhrnu tak bylo zanalyzováno 1146 interakcí v rámci 2292 vyhodnocování z pohledu obou soupeřů v dané interakci (z toho 22 střetů bylo opakováno dvakrát), tedy 1252 nezávislých pozorování z období na jaře roku 2016 (341 interakcí samic v 682 nezávislých pozorováních, 284 interakcí samců v 568 pozorováních) a 1040 z přelomu roku 2016 a 2017 (314 interakcí samic v 628 pozorováních, 206 interakcí samců ve 412 pozorováních).

Uvedená čísla nezávislého pozorování bohužel neodpovídají kompletnímu počtu interakcí sledovaných přímou pozorovatelkou a současně zaznamenaných na kameru (1390 střetů, 714 interakcí samic a 676 interakcí samců), jelikož došlo kvůli poruše úložného datového média ke ztrátě videozáznamů, zachycujících 244 agonistických interakcí. V případě interakcí se samcem M0930 se nedochoval jediný videozáznam jeho agonistických interakcí a proto musel být tento samec z analýz vyřazen, přestože byl z přímých pozorování znám jeho dominantní index. Komplexní vyhodnocení 2292 nezávislých pozorování z dochovaných videozáznamů provedla řešitelka této diplomové práce v období mezi dubnem 2019 a březnem 2020.



### **5.3.1. Agonistické chování – nezávislá analýza behaviorálních prvků**

#### **Hodnocené prvky agonistického chování pro samce a samice**

Vybrané prvky agonistického chování byly zvoleny na základě opakovaných přímých pozorování v rámci celé holubí skupiny, kde se určilo, jaké projevy dominance či submisivity, ale také motivace pro reakci v jednotlivých interakcích jsou charakteristické pro holuby domácí a lze je pozorovat jak při konfrontaci v rámci celé skupiny, tak při natočených interakcích dvou jedinců. Řada studií testuje dominantní postavení jako interakci celé skupiny u krmítka, kde se však různí počet zaznamenaných interakcí a tato metoda tudíž není vhodná pro početné sociální skupiny. V rámci agonistických střetů dvou jedinců byly vybrány prvky odrážející míru motivace pro jednotlivé interakce, které jsou typicky pozorovány u holubů domácích, například takzvané „bublání“, dominantní tanec, klopení ocasu, klovaní soupeře, ale i prvky specifické pro zvolený design experimentu jako byl přístup k misce uprostřed či v rohu, čas strávený v bezpečných zónách arény, nebo naopak opuštění arény.

U takto určených behaviorálních prvků byla pomocí programu The Observer 3.0 vyhodnocena jejich frekvence, doba trvání, latence a procentuální zastoupení řešitelkou diplomové práce, a to z dochovaných videozáznamů. Pro přehlednost jsou jednotlivé zvolené behaviorální prvky a jejich vybrané charakteristiky, dále použité v analýzách, uvedené v popisné tabulce (viz Tabulka 1). U samců i samic byly hodnoceny shodné prvky agonistického chování, jelikož se v různé míře vyskytují u obou pohlaví.

**Tabulka 1. Seznam hodnocených prvků agonistického chování.** Sledována frekvence, doba trvání, latence a procentuální zastoupení jednotlivých prvků (vyhodnoceny v programu The Observer 3.0), a pro statistickou analýzu z nich pro každý prvek vybrána nejlépe odpovídající charakteristika, která měla po transformaci (arcsinová či pomocí přirozeného logaritmu) rozdělení nejlépe normálu.

<b>PRVEK AGONISTICKÉHO CHOVÁNÍ</b>	<b>KÓD</b>	<b>KONTEXT</b>	<b>POPIS</b>
DÉLKA TESTU	t0	-	celková doba trvání sledované interakce
POZOROVANÉ BEHAVIORÁLNÍ PRVKY	t01	-	celková frekvence všech pozorovaných behaviorálních prvků v interakci
CHŮZE	t1	míra aktivity a motivace	doba trvání chůze po prostoru arény
ÚSTUP PŘED SOUPEŘEM	t2	submisivita	frekvence útoků před soupeřem (jeho postavením těla či klovnutím) pozorovaná během chůze či dominantního tance fokálního jedince
PŘÍMÝ ÚTOK	t3	dominance	doba trvání přímého zaútočení na soupeře (dominantní jedinec vystartoval po submisivním, který před ním utíkal či se mu útok snažil oplátit reakčním klovnutím, dominantní jedinec dobu útoky prodlužoval pronásledováním soupeře, chytáním ho za peří na hlavě a klovnutím)
ÚTĚK	t4	submisivita	doba trvání útěku v reakci na útočné klovnutí či přímé zaútočení soupeře, submisivní jedinec se tím snažil vyhnout přímému konfliktu
KŘÍDLA	t5	dominance	frekvence silných plácnutí křídly mířenými na protivníka s cílem ho zastrašit
INICIACE KLOVNUTÍ DO OPONENTA	t6	dominance / submisivita	frekvence iniciací klovnutí do oponenta (kontext varioval dle charakteru klovnutí, zda útočného či obránného)
<b>... POKRAČOVÁNÍ NA DALŠÍ STRANĚ (1/5)</b>			

<b>PRVEK AGONISTICKÉHO CHOVÁNÍ</b>	<b>KÓD</b>	<b>KONTEXT</b>	<b>POPIS</b>
ÚTOČNÉ KLOVÁNÍ	t8, t9	dominance	frekvence (t8) a doba trvání (t9) útočného agresivního klování do oponenta
OBRANNÉ KLOVÁNÍ	t10, t11	submisivita	frekvence (t10) a doba trvání (t11) klovnutí v obraně, většinou jen naznačeného a iniciovaného v návaznosti na přiblížení oponenta
REAKČNÍ KLOVÁNÍ	t7, t12	dominance	frekvence (t7) a doba trvání (t12) reakčního klování, kdy fokální jedinec oponentovi oplácel jeho agresi, často ústící v intenzivní souboj mezi soupeři (bylo důležité zaznamenat, kdo souboj inicioval)
DOMINANČNÍ TANEC	t13	dominance	doba trvání dominantního tance (prvek signalizace dominance) typického výraznou vokalizací, vizuální fixací oponenta a pohybem kolem něj často doprovázeným vyvýšením postojem (optickým zvětšením těla načepýřením se – t18) a klopením ocasu (t14)
KLOPENÍ OCASU	t14	dominance	frekvence klopení ocasu během dominantního tance (t13)
BUBLÁNÍ DOMINANTNÍ	t15	dominance	doba trvání jedinec setrval na místě a výrazně vokalizoval ve vyvýšeném postoji
BUBLÁNÍ SUBMISIVNÍ	t16	submisivita	doba trvání oproti dominantnímu typu (t15) jedinec vokalizoval s menší razancí a byl celkově splasklý a opticky menší (znak submisivity)
POZOROVÁNÍ OPONENTA	t17	motivace	doba trvání vizuální fixace (pozorování) oponenta značící odhodlanost řešit případnou konfliktní situaci

... POKRAČOVÁNÍ NA DALŠÍ STRANĚ (2/5)

PRVEK AGONISTICKÉHO CHOVÁNÍ	KÓD	KONTEXT	POPIS
NAČEPÝŘENÍ	t18	motivace, dominance	frekvence načepýření buď během dominantního tance, či v reakci na přiblížení oponenta, kdy optickým zvětšením těla fokální jedinec dával najevo svou dominanci a motivovanost k řešení případného konfliktu
ODPOČINEK	t19 – t24	míra aktivity a motivace, dominance / submisivita	doba setrvání na jednom místě v neaktivní pozici, dle pozice v aréně varioval kontext (míra aktivity a motivace pro t20 – <i>neutrální prostor</i> , avšak t19 – <i>roh</i> a t21 – <i>východ</i> naznačovaly submisivitu, jedinec se vyhýbal oponentovi, naopak t22 – <i>bod umístění stimulu 1</i> a t23 – <i>bod umístění stimulu 2</i> vypovídaly spíše o dominanci a motivaci, neboť holub často vložení stimulu očekával a předem dominoval příslušné místo či spolu se soupeřem u něj oba setrvali)  t24 – <i>procentuální zastoupení času celkově stráveného odpočinkem</i>
EXPLORACE	t26 – t31	míra explorace, dominance / submisivita	doba trvání exploračního prostoru (aktivní prohledávání prostoru zobákem, v případě stimulů naklonění hlavy nad misku a její zkoumání), v případě stimulů (t29 – <i>stimul 1</i> , t30 – <i>stimul 2</i> ) šlo o kontext dominantní (jedinec aktivně exploroval stimul či bod jeho umístění), v případě pozice u <i>východu</i> (t28) naopak o kontext submisivní (aktivní oklovávání prostoru východu naznačující tendenci opustit arénu)  t26 – <i>roh</i> , t27 – <i>neutrální prostor</i> , t31 – <i>procentuální zastoupení času celkově stráveného explorační</i>

... POKRAČOVÁNÍ NA DALŠÍ STRANĚ (3/5)

PRVEK AGONISTICKÉHO CHOVÁNÍ	KÓD	KONTEXT	POPIS
ČIŠTĚNÍ	t25	míra aktivity	doba trvání čištění peří či protahování křídel
UMÍSTĚNÍ STIMULU 1 / STIMULU 2 DO ARÉNY	t32 / t42	-	čas vložení <b>misky s několika zrnky hrachu a gritem doprostřed arény (stimul 1, t32)</b> – motivace zabrat si miskou co nejrychleji (mírnější kompetice) / <b>misky naplněné hrachem (stimul 2, t42)</b> – motivace zabrat si miskou co nejdéle (vážnější kompetice)
POŘADÍ Oponentů V PŘÍSTUPU KE STIMULU 1 / STIMULU 2	t33 / t43	motivace, dominance / submisivita	ordinální proměnná označující z pohledu fokálního jedince, zda a v jakém pořadí oponenti interagovali se stimulem 1 (t33) a 2 (t43) a zda byl stimul v interakci vůbec přítomen <i>(5 – bez stimulu a zároveň výhra, 4 – první, 3 – druhé, 2 – nezájem, 1 – bez stimulu a zároveň prohra)</i>
PŘÍMÁ INTERAKCE SE STIMULEM 1 / STIMULEM 2	t34 / t44	motivace, dominance	latence první přímé interakce (explorace, vyzobávání potravy, zabránění misky) se stimulem 1 (t34) a 2 (t44)
PŘIBLÍŽENÍ KE STIMULU 1 / 2	t35 / t45	motivace	latence přiblížení se ke stimulu 1 (t35) či 2 (t45), ne vždy vyústilo v přímou interakci se stimulem, jelikož fokální jedinec mohl být odrazen oponentem již dominujícím u misky či se k ní současně vydávajícím
POTRAVA INDIVIDUÁLNĚ (STIMUL 1 / 2)	t36 / t46	dominance	doba trvání vyzobávání potravy ze stimulu 1 (t36) či 2 (t46) fokálním jedincem (čili pouze jedním ze soupeřů)
POTRAVA SPOLEČNĚ (STIMUL 1 / STIMUL 2)	t37 / t47	motivace	doba trvání vyzobávání potravy ze stimulu 1 (t37) / stimulu 2 (t47) oběma soupeři zároveň
ZABRÁNĚNÍ STIMULU 1 / STIMUL 2	t38 / t48	dominance	doba trvání zabránění si misky s potravou a zamezování přístupu oponentovi (t38 – stimul 1, t48 – stimul 2)
... POKRAČOVÁNÍ NA DALŠÍ STRANĚ (4/5)			

<b>PRVEK</b>			
<b>AGONISTICKÉHO CHOVÁNÍ</b>	<b>KÓD</b>	<b>KONTEXT</b>	<b>POPIS</b>
ÚSTUP OD STIMULU 1 / 2	t39 / t49	submisivita	frekvence ústupů od stimulu 1 (t39) / stimulu 2 (t49), kdy submisivní jedinec uhýbal dominantnímu, avšak od misky neodešel (přenechal vyzobávání potravy pouze jemu či při přiblížení oponenta přestal sám potravu vyzobávat a byl sklopený, po čase neaktivity buď sám od misky odešel, či se misku pokusil znovu obhájit – společné vyzobávání, útočné klovaní – většinou ale neúspěšně)
OPUŠTĚNÍ STIMULU 1 / 2	t40 / t50	submisivita	frekvence opuštění stimulu 1 (t40) / stimulu 2 (t50), kdy fokální jedinec byl buď od misky vyhnán po útoku oponenta, či misku raději oponentovi přenechal, aby předešel konfliktu
CELKOVÁ DOMINANCE NAD STIMULEM 1 / 2	t41 / t51	dominance	procentuální zastoupení všech dominantních projevů souvisejících s kompeticí o potravu (t36, t46 – odměna individuálně, t37, t47 – odměna společně, t38 – zabránění stimulu 1 / t48 – zabránění stimulu 2)
OPUŠTĚNÍ ARÉNY	t52	motivace, submisivita	čas opuštění arény, kdy byl submisivní jedinec buď z klece vytlačen při souboji, nebo před oponentem utekl či dobrovolně po vyhodnocení situace arénu raději opustil

## 5.4. Konzistentní individuální chování v exploračních testech a testech neofobie

Nezávislá analýza agonistického chování (viz kapitola 7.1. dále) měla posoudit, jaké projevy individuálního chování a jaké charakteristiky jedince hrají roli v sociálním kontextu, ukázat, zda předpokládaný efekt vyšší míry agrese podmiňuje dominantní postavení fokálního jedince, zda jde označit variabilitu individuálních projevů agonistického chování jako konzistentní a do jisté míry opakovatelnou, aby mohla být považována za jednu z os personality. Jediná osa však nestačí k potvrzení existence a podobě personality u *C. livia* f. *domestica*. Personalita jedince musí být opakovatelná a konzistentní v různých kontextech i v průběhu času (Carere & Locurto, 2013). Během testování hierarchie se kontext agonistické interakce měnil se soupeřem (různý věk, kondice, dominantní postavení, typ zbarvení), ale i se změnou vlastní kondice. Dvě období testování měla potvrdit konzistentnost individuálních projevů agonistického chování v průběhu delšího časového intervalu.

V souladu s výše popsáním designem testování agonistického chování. experimentální skupina holubů podstoupila dvě opakovaně provedená testování konzistentního individuálního chování v nesociálním kontextu. Jednalo se o personalitní **testy nového prostředí** (NET, „*novel-environment tests*“), které předcházely samotnému testování hierarchie (za jedno z neznámých prostředí totiž byla zvolena experimentální klec, ve které později byly sledovány i agonistické interakce), a dále o **testy neofobie** (NOT, „*novel-object tests*“). Mezi NET a NOT byl dodržen odstup alespoň tří měsíců, aby se zamezilo vlivu učení a možné habituace a zároveň se mohla potvrdit případná konzistentnost projevů explorační či neofobie v průběhu času. Průměrné časové rozestupy jsou znázorněny na časové ose (viz Obrázek 3).

Průběh jednotlivých personalitních testů byl současně zaznamenáván digitální kamerou a zapisován do sešitu, na přelomu roku 2018 a 2019 pak byla provedena řešitelkou této diplomové práce analýza jednotlivých prvků exploračního chování a projevů neofobie pomocí programu The Observer 3.0 ze získaných videozáznamů (viz Tabulka 2). Celkem bylo zanalyzováno 63 jedinců, 29 samic a 34 samců, kteří prošli kompletně všemi testy nového prostředí a neofobie.

		561 dní / 633 dní		241 dní / 489 dní	
475 dní		182 dní		252 dní	
NETbox	NETklec	Hierarchie jaro 2016	Hierarchie 2016/2017	NOT1	NOT2
		389 dní			

**Obrázek 3. Časová osa znázorňující průměrné rozestupy mezi jednotlivými testováními.**

Modře jsou označeny NET a průměrný časový rozestup mezi nimi (475 dní), červeně testování hierarchie a rozestupy mezi jednotlivými obdobími (v průměru 182 dní mezi posledním testováním na jaře 2016 a prvním na přelomu roku 2016 a 2017), fialově časový rozestup mezi NETklec a prvním testováním v hierarchii na jaře 2016 / na přelomu roku 2016 a 2017, oranžově mezi prvním testováním v hierarchii na jaře 2016 / na přelomu roku 2016 a 2017 a NOT1. Šedě je znázorněn průměrný časový rozestup mezi NETklec a NOT1 (389 dní).

#### 5.4.1. Testy nového prostředí („*novel-environment tests*“)

Míra explorace je běžně testována pomocí takzvaného testu nového prostředí (NET, „*novel-environment test*“), kdy je sledovaný jedinec umístěn po dobu předem stanoveného časového limitu – obvykle jde o deset minut – do uzavřené observační místnosti spolu s různými přirozenými objekty, stimulujícími k prozkoumání neznámého ohraničeného prostoru. Měří se míra individuální explorace dle předem stanovených kritérií, například jedinec navštíví v časovém limitu čtyři z pěti přirozených objektů umístěných do neznámého prostředí (Verbeek *et al.*, 1994).

Dispozice experimentální laboratoře umožnily sledovat reakci holubů ve dvou neznámých prostředích, a to ve Skinnerově boxu a experimentální kleci. Do té doby znali jedinci pouze přirozené prostředí venkovního holubníku a přilehlého okolí. Dalšími typy testů procházeli až po seznámení s těmito experimentálními prostředími. Holubi byli do jednotlivých exploračních testů zařazováni až v době, kdy opustili rodičovské hnízdo a byli schopni si sami obstarat potravu, tedy kolem třetího měsíce věku. Tehdy už dosahují pohlavní dospělosti a většinou lze určit i jejich pohlaví. Jedinci byli vpouštěni do nového prostředí nenakrmeni, potrava byla odebrána předchozí den večer, aby bylo zajištěno včasné zpracování potravy nasbírané do volete. Samotná přítomnost potravy (odměny) v NET byla totiž vyhodnocena jako neúčinnější přirozený objekt pro mírnou stimulaci aktivity holubů.



## Testování míry explorace ve Skinnerově boxu (NETbox)

Skinnerův box simuloval neznámé umělé prostředí. Na každou z neprůhledných boční stěn bylo připevněno jedno kovové krmítko, do něž bylo po umístění testovaného subjektu do boxu vhozeno několik zrněk hrachu jako odměna. Tím začalo měření explorace po dobu 15 minut. Za úspěšné prozkoumání nového prostředí bylo považováno objevení obou krmítek a následné vyzobání v nich uloženého hrachu. Pokud jedinec neuspěl, pokračoval pokus dalším pozorováním hned následující den. Celková latence k dosažení kritéria se počítala přes všechna existující pozorování. Frekvence, doba trvání a procentuální jednotlivých projevů exploračního chování byla relativizována k celkové době všech proběhlých pozorování, tedy celkové době NET. Toto kritérium však muselo být pozměněno, jelikož ne všichni jedinci jevíli zájem o potravu. K úspěšné exploraci proto stačilo alespoň nahlédnutí do obou krmítek, tj. aktivní explorace objektů zájmu.

Určené kritérium bylo důležité pro následné kognitivní úlohy (Kováčsová, 2015), kdy holubi aktivně pracovali s dotykovým monitorem. Pro stimulaci jejich aktivity bylo třeba, aby už byli na experimentální prostředí Skinnerova boxu zvyklí a věděli, kde najít odměnu za správný postup v kognitivní úloze. Na rozdíl od standartních NET bylo nutné zjistit, jak dlouho holubům trvalo, než kompletně prozkoumali neznámé experimentální prostředí, tj. aktivně explorovali všechny objekty zájmu s uloženou odměnou. Počet sledování se pohyboval mezi jedním až čtyřmi, na úspěšnou exploraci však většinou stačily maximálně dvě. Čtyři opakování potřebovali pouze samice F1668 a samec M1678.



**Obrázek 4.** Snímek zachycující prostředí testu nového prostředí ve Skinnerově boxu (NETbox) se znázorněním pozic objektů zájmu, tj. levého a pravé krmítka.

## Testování míry explorační v experimentální kleci (NETklec)

Experimentální klec svým vzhledem simulovala přirozené prostředí holubníku. Na její podlaze byly do pozice rovnooramenného trojúhelníku rozmístěny tři porcelánové misky (v pozici v rohu, vprostřed a u stěny klece) s několika zrny hrachu jako odměnou (VIZ Obrázek 5). Testovaný jedinec měl během jednoho pozorování na jejich exploraci 30 minut. Za úspěšnou se považovalo, pokud klec prohledal a přitom vyzobal odměnu ze všech misek. Toto kritérium však stejně jako v případě NETbox muselo být upraveno, opět z důvodu nezájmu řady jedinců o potravu předloženou v miskách i přesto, že ani tentokrát nebyli nakrmeni a hrách pro ně představoval vysoce nutriční a preferovanou potravu). K úspěšné exploraci nakonec i v tomto testu stačilo alespoň nahlédnutí do všech tří misek, tj. aktivní explorační objektu zájmu s uloženou potravou.

Zvolené kritérium bylo důležité pro následné kognitivní úlohy prováděné v experimentální kleci (viz Janská, 2016), kdy holubi aktivně interagovali s porcelánovými miskami a bylo nutné je též zvyknout na nové experimentální prostředí, i na to, že v předložených miskách mohli najít potravu. Důvodem pro určení takového kritéria byla opět nutnost stanovit, jak dlouho trvalo testovaným holubům, než kompletně prozkoumali neznámé experimentální prostředí, tj. než aktivně explovovali všechny objekty zájmu. Preliminární pokusy ukázaly, že pokud v prostředí klece byly žádná krmítka, holubi klec aktivně neprozkoumávali a stáli na jednom místě. Počet vlastních pozorování se pohyboval mezi jedním až pěti, na úspěšnou exploraci však i v případě NETklec většinou stačily maximálně dvě. Čtyři opakování potřebovali samice F0219 a samci M047 a M1678, páté sezení pouze samec M0490. Jednotlivé sledované proměnné byly opět vztaženy k celkové délce všech pozorování s daným jedincem.



**Obrázek 5.** Snímek zachycující prostředí testu nového prostředí v experimentální kleci (NETklec) se znázorněním pozic objektů zájmu, tj. misky v rohu, vprostřed a u stěny klece v pozici rovnoramenného trojúhelníku.

Pro vlastní analýzu exploračního chování v NETbox a NETklec bylo důležité sledovat jednotlivé latence přiblížení k předloženým objektům s potravou (tři porcelánové misky v případě NETklec v pozici u stěny, uprostřed a v rohu klece; pravé a levé krmítko připevněné na bočních stěnách v NETbox), frekvence aktivní explorační všech objektů zájmu a také celková explorační experimentálního prostředí klece a Skinnerova boxu. Ty pak detailně byly vyhodnoceny pomocí programu The Observer 3.0 (viz Tabulka 2), aby mohly být použity pro následnou analýzu individuální variability v exploračním chování pomocí PCA (viz Kapitola 6 dále).

#### **5.4.2. Testy neofobie („*novel-object tests*“)**

Standartním způsobem testování míry neofobie je prezentace neznámého stimulu testovanému jedinci v uzavřeném prostoru v předem stanovené časové limitu (Range *et al.*, 2006), kdy se sleduje jeho ochota interagovat s předloženým objektem.

V tomto případě byl testovaný jedinec umístěn po dobu maximálně pěti minut do prostoru experimentální klece, s jejímž prostředím se již seznámil v předcházejícím NETklec. Tři misky s potravou, rozmístěné v pozici rovnoramenného trojúhelníku po prostoru klece, ale

nahradil pouze jediný objekt zájmu, s nímž testovaní holubi doposud nikde nesetkali. Jako nově prezentovaný objekt bylo užito tmavě zeleného krmítka o průměru 15 cm se zvýšenými okraji (**NOT1**), disponující dostatečně velkými a pravidelně rozmístěnými otvory, aby měl sledovaný holub přístup k potravě, ale zároveň musel s objektem interagovat. Samotné krmítko bylo až po otvory naplněno hrachem. Vzhledem k výšce jeho okrajů se předpokládalo, že se holubi dostanou k potravě jediné vstrčením hlavy do otvoru. Hlavním výstupem testu proto byla latence přiblížení k neznámému objektu, latence první přímé interakce s předloženým krmítkem a frekvence těchto interakcí, tj. do jaké míry testovaný jedinec prozkoumával krmítko a zda se odvážil strčit hlavu do otvoru a vzít si odměnu. Řada holubů však byla schopna dostat se k potravě i přes okraj krmítka. Buď se k ní s obtížemi natáhli, či jednoduše vyskočili na okraj a následně vlezli dovnitř. Sledována proto byla i míra těchto interakcí s neznámým stimulem (**NO**).

Vzhledem k samotnému charakteru **NOT** se jednalo o jednorázový test, který by vypovídal o míře neofobie, kdy se mělo na základě analýzy jednotlivých projevů neofobie v programu The Observer 3.0 v porovnání s analýzou projevů exploračního chování v **NET** ukázat, zda se v těchto personalitních testech u holubů domácích projevuje konzistentní individuální variabilita chování, ze které by mohly být určeny jednotlivé osy personality. Proto se test neofobie opakoval ještě jednou s typově stejným krmítkem, tentokrát ale sytě červené barvy (**NOT2**) pro zajištění opakovatelnosti individuálních reakcí na nový předmět a odstranění vlivu barevných preferencí u holubů (viz Štorchová, 2010). Test neofobie se opakoval s dostatečným časovým odstupem minimálně tří měsíců (v průměru 252 dní), aby se co nejvíce zamezilo vlivu učení a habituace na **NO** a zajistila se předpokládána opakovatelnost nejen v průběhu času, ale i v jiném kontextu, kterým byla změna barvy předloženého krmítka.



**Obrázek 6 a 7. Snímky zachycující prostředí testu neofobie a pozici neznámého objektu (levý snímek – **NOT1**, pravý snímek – **NOT2**).**

### **5.4.3. Hodnocené projevy individuálního chování v nesociálním kontextu (NET a NOT)**

Prvky individuálního chování v exploračních testech nového prostředí (NETbox a NETklec) a testech neofobie (NOT1 a NOT2) byly zvoleny a sjednoceny tak, aby odpovídaly nejen chování ve všech personalitních testech, ale také projevům míry explorační hierarchie (viz Tabulka 1), a mohly být použity pro analýzu individuálního chování pomocí PCA (viz Kapitola 6). U takto sjednocených behaviorálních projevů byla z videozáznamů pomocí programu The Observer 3.0 vyhodnocena řešitelkou diplomové práce jejich frekvence, doba trvání, latence a procentuální zastoupení.

Pro přehlednost jsou jednotlivé prvky individuálního chování v nesociálním kontextu a jejich vybrané charakteristiky, použité v následných analýzách, stejně jako prvky individuálního chování v kontextu agonistických interakcí, uvedeny v samostatné popisné tabulce (viz Tabulka 2). Vzhledem k nejednotné celkové délce jednotlivých personalitních testů, byla doba trvání vyřazena z následných statistických analýz individuálního chování a bylo použito vhodnější procentuální zastoupení času stráveného daným behaviorálním projevem (viz výše). Pro samotnou statistickou analýzu byla zvolena charakteristika nejlépe vypovídající o daném projevu (frekvence, latence či procentuální zastoupení) a finálně byly vybrány proměnné, které měly rozdělení blízké normálnímu rozdělení dat.

**Tabulka 2. Seznam hodnocených projevů individuálního chování v exploračních testech nového prostředí (NETbox a NETklec) a testech neofobie (NOT1 a NOT2).** Sledována frekvence, latence a procentuální zastoupení jednotlivých prvků (vyhodnoceny v programu The Observer 3.0), pro statistickou analýzu z nich pro každý prvek vybrána nejlépe odpovídající charakteristika. Vybrané kódy e1 – e10c slouží pro lepší orientaci ve statistické analýze NET pomocí PCA.

HODNOCENÉ PRVKY CHOVÁNÍ	KÓD	POPIS
DÉLKA TESTU	e0 (NET)	celková doba trvání konkrétního personalitního testu přes všechna pozorování daného jedince
ROZHODUJÍCÍ INTERAKCE	-	latence finální interakce (tj. aktivní explorační / ozobávání / konzumace potravy) s posledním objektem zájmu, určující ukončení testu (NETbox – poslední ze dvou krmítek, NET klec – poslední ze tří misek / NOT – latence první přímé interakce s NO)
CHŮZE	e1 (NET)	procentuální zastoupení času stráveného chůzí po prostoru experimentálního prostředí (Skinnerův box / experimentální klec)
ODPOČINEK V AKTIVNÍM PROSTORU	e2 (NET)	NET: procentuální zastoupení času setrvání na jednom místě v neaktivní pozici v <i>aktivním prostoru</i> (e2), který jedinec mohl aktivně zkoumat a v němž byly umístěny objekty zájmu; NOT: odpočinek v <i>aktivním prostoru</i> rozlišován na <i>prostor klece</i> mimo dosah NO a na <i>prostor v těsné blízkosti NO</i> (tj. motivovanost k interakci s NO)
ODPOČINEK U VÝCHODU	-	procentuální zastoupení času setrvání na jednom místě v neaktivní pozici v zóně u <i>východu</i> , kudy měl jedinec možnost opustit experimentální prostředí klece (NETklec, NOT), či setrval v těsné blízkosti poloprůhledného skla v očekávání, kdy bude vypuštěn ven (NETbox)

... POKRAČOVÁNÍ NA DALŠÍ STRANĚ (1/3)

HODNOCENÝ PRVEK CHOVÁNÍ	KÓD	POPIS
ZAMRZNUTÍ	-	procentuální zastoupení (%) nečinnost trvající déle než tři minuty (v případě NOT déle než jednu minutu), za zamrznutí považováno i to, když sledovaný jedinec zavíral oči a lehal si, zamrznutí pozorováno buď v <i>aktivním prostoru</i> , či u <i>východu</i>
ČIŠTĚNÍ	e3 (NET)	procentuální zastoupení času stráveného čištěním peří či protahováním křídel
PASIVNÍ EXPLORACE	e9 (NET)	procentuální zastoupení času stráveného pasivní exploračí experimentálního prostředí, kdy sledovaný jedinec sice stojí na místě ( <i>aktivní prostor</i> – e9 / <i>východ</i> – bez kódového označení), ale aktivně otáčí hlavou a rozhlíží se po experimentálním prostředí s možnou fixací zájmových objektů (e7a, e7b)
AKTIVNÍ EXPLORACE	e4a, e4b, e4c, e5 (NET)	NET: latence ( <i>latMIN</i> – e4a. latence exploračí prvního z objektů zájmu, <i>latMAX</i> – e4b. latence exploračí posledního z objektů zájmu) a procentuální zastoupení času stráveného aktivní exploračí <i>aktivního prostoru</i> (oklovávání podlahy či stěn) (e5) / všech <i>objektů zájmu</i> (výrazné nahlédnutí a zkoumání objektů (e4c) / <i>východu</i> (jedinec oklovoval poloprůhledné sklo boxu či plachtu zakrývající východ z klece naznačující tendenci neochoty setrvat v experimentálním prostředí) NOT: procentuální zastoupení času stráveného aktivní exploračí <i>aktivního prostoru</i> / <i>NO</i> buď <i>shora</i> přes okraj krmítka, či skrz <i>otvory</i> v něm / či exploračí <i>východu</i>
FIXACE OBJEKTU	e7a, e7b (NET)	latence vizuální binokulární fixace vždy jednoho z objektů zájmu / <i>NO</i> NET: důležitá latence vizuální fixace prvního ( <i>latMIN</i> – e7a) a posledního ( <i>latMAX</i> – e7b) z objektů zájmu

... POKRAČOVÁNÍ NA DALŠÍ STRANĚ (2/3)

HODNOCENÉ PRVKY CHOVÁNÍ	KÓD	POPIS
PŘIBLÍŽENÍ K OBJEKTU	e6a, e6b, e6c (NET)	NET: celková frekvence přiblížení se ke všem objektům zájmu (e6a) a latence přiblížení se k prvnímu ( <i>latMIN</i> – e6b) a poslednímu objektu zájmu ( <i>latMAX</i> – e6c) NOT: frekvence a latence přiblížení se k NO
OZOBÁVÁNÍ OBJEKTU	e8a, e8b (NET)	NET: latence ozobávání prvního ( <i>latMIN</i> – e8a) a posledního objektu zájmu ( <i>latMAX</i> – e8b) NOT: latence ozobávání NO jedinec zkoumající zobákem objekty zájmu
KONZUMACE POTRAVY	e10a, e10b, e10c (NET)	NET: procentuální zastoupení času stráveného konzumací potravy (hrachu) (e10c) a latence konzumace z prvního ( <i>latMIN</i> – e10a) a posledního objektu zájmu ( <i>latMAX</i> – e10b) NOT: procentuální zastoupení času stráveného konzumací potravy z NO buď <i>shora</i> přes okraji, či <i>otvorem</i> v něm
OPUŠTĚNÍ EXPERIMENTÁLNÍH O PROSTORU	-	čas opuštění experimentálního prostředí klece (z NETbox neměl jedinec možnost odejít)



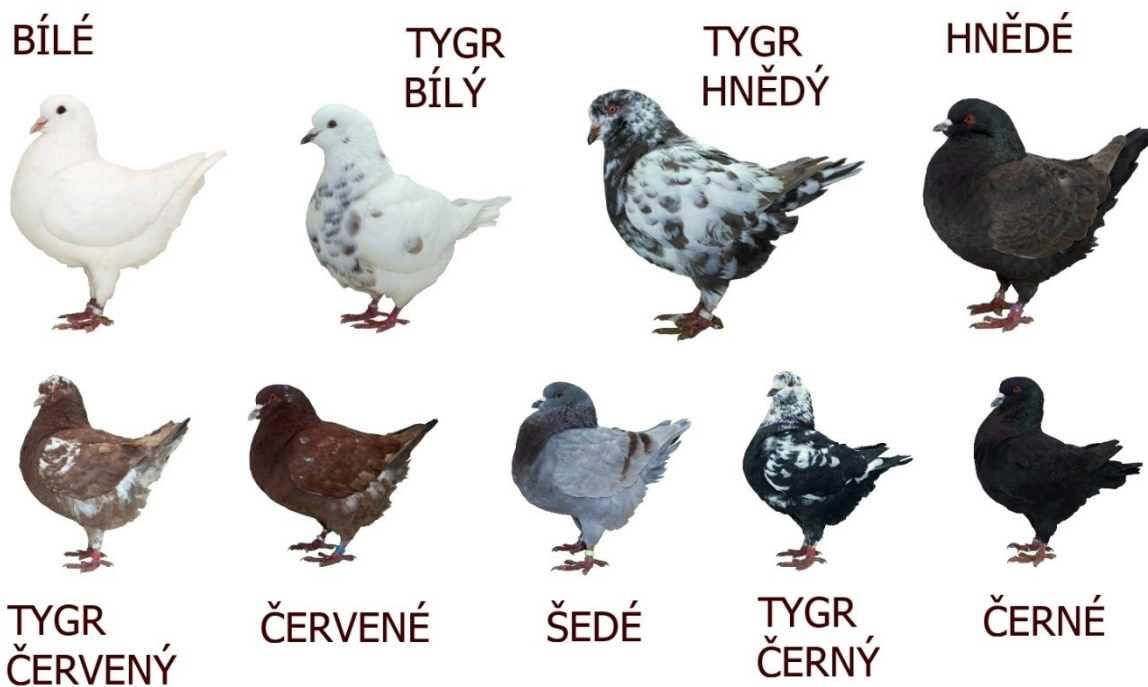
## 5.5. Stanovení individuálního poměru melaninového zbarvení

Pro stanovení individuálního poměru melaninového zbarvení bylo třeba jednotlivé holuby nejprve vyfotografovat standardizovaným způsobem z různých stran. Holub byl za tímto účelem umístěn do Skinnerova boxu a shora osvětlen zářivkami emitujícími denní světlo, focen byl ze vzdálenosti jednoho metru proti bílému pozadí z tvrdé čtvrtky fotoaparátem Nikon D60, umístěným na stativu s jednotným nastavením pro všechny fotografie (1/200 s, F5,6, ISO 200, 24 mm). Takto sjednocené podmínky měly za cíl eliminovat případné vady na fotografii, především stín a odlišnou světelnost, a zajistit, že fotografie budou vykazovat vyvážené hodnoty pro všechny barevné odstíny. Holub byl focen vždy dvakrát, z levého a pravého boku aby byla zachycena celková plocha peří. Snímky pak byly upraveny v programu pro editaci fotografií Zoner Photo Studio X tak, aby je narušil stín vržený křídly nebo zobákem, a současně byly oříznutím zbaveny očí, zobáku a běháků, jelikož bylo potřeba vyhodnotit pouze samotnou plochu peří. Pozadí fotografie bylo nastaveno jako transparentní.

Pro analýzu jednotlivých fotografií byl použit programu Barvocuc 2.0, který byl na základě detailní analýzy charakteristiky obrazových dat schopen extrahovat informace nejen o procentuálním zastoupení jednotlivých barevných odstínů chromatických barev (červené, oranžové, žluté, zelené, modré, fialové, růžové) a achromatických barev (bílá, šedá a černá), ale i o míře jejich světelnosti, sytosti, kontrastu a komplexitě vzoru. Definované kategorie barevných odstínů navíc šlo v programu přizpůsobovat tak, aby vyhovovaly skutečnému zbarvení. Prolnutím barev oranžová a žlutá bylo možné určit procentuální zastoupení hnědé barvy, které bylo určující pro zjištění zastoupení pheomelaninu v celkovém zbarvení jedince. Achromatické barvy černá, šedá a bílá ze své podstaty vykazují extrémní hodnoty sytosti a světelnosti (pohybující se na škále 0 – 1) a bylo potřeba je zvláště definovat především proto, že u holubů mají významný podíl na celkovém zbarvení peří. Nastavení pro jednotlivé achromatické barvy vycházelo z doporučeného nastavení (světelnost pro černou > 0,2 a pro bílou > 0,76, sytost pro šedou < 0,27) a bylo upravováno na míru konkrétní fotografii tak, aby zastoupené barvy korespondovaly s reálným podílem barev na zachycené ploše peří. Pro analýzy pak byla použita zprůměrovaná hodnota z obou fotografií každého jedince pro procentuální zastoupení bílé, černé, šedé, červené a hnědé (získané prolnutím oranžové a žluté) na celé ploše peří. Černošedé barevné odstíny jsou určující pro zjištění zastoupení eumelaninu v celkovém zbarvení peří, červenohnědé zas odpovídají podílu pheomelaninu (Ducrets *et al.*, 2008). Procentuální zastoupení bílé sloužilo v analýze jako kontrolní, jelikož svědčilo o

minimálním poměru melaninového zbarvení v celkové ploše peří. Chromatické barvy zelená, modrá a růžová byly z analýzy vyřazeny, jelikož nevznikají melanogenezí, ale jen jako mechanické odlesky peří.

Ve sledované populaci byla pozorována vysoká variabilita ve zbarvení, která byla kategorizována do několika typů: **bílé**, **černé**, **šedé**, **červené** a **hnědé** a různá kombinace těchto hlavních barev, označená jako **tygr bílý** (převažující bílé zbarvení s tmavými vzory), **tygr černý** (převažující černé zbarvení se světlými až bílými vzory), **tygr červený** (převažující červené zbarvení se světlými vzory – šedá až bílá) a **tygr hnědý** (převažující hnědé zbarvení s bílými vzory) (Ráček *et al.*, 2008) (viz Obrázek 8 - 16).



**Obrázek 8 – 16.** Fotografie zachycující variabilitu melaninového zbarvení u sledované populace holubů domácích (*C. livia f. domestica*), kategorizovanou do označených typů: bílé, černé, šedé, červené a hnědé a různá kombinace těchto hlavních barev, označená jako **tygr bílý** (převažující bílé zbarvení s tmavými vzory), **tygr černý** (převažující černé zbarvení se světlými až bílými vzory), **tygr červený** (převažující červené zbarvení se světlými vzory – šedá až bílá) a **tygr hnědý** (převažující hnědé zbarvení s bílými vzory). Jednotlivé snímky byly pořízeny řešitelkou diplomové práce na digitální fotoaparát Nikon D60.

Pomocí programu Barvocuc 2.0 bylo zanalyzováno průměrné procentuální zastoupení barev vypovídajících o poměru melaninového zbarvení každého ze 63 jedinců (29 samic a 34 samců), kteří se účastnili alespoň jednoho testovacího období sociálních interakcí a prošlo všemi personalitními testy (viz Kapitola 6), kdy zjištěné procentuální zastoupení jednotlivých barev (bílá, šedá, černá, červená a hnědá) bylo následně využito při celkových analýzách individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu.

## 5.6. Statistická analýza

Pro potřebu statistických analýz bylo nutné transformovat data, která neměla rozdělení blízké normálnímu. Frekvence, doba trvání a latence jednotlivých prvků byly transformovány pomocí přirozeného logaritmu, pro procentuální zastoupení času stráveného daným projevem chování byla použita arcsinová transformace. Z normalizovaných charakteristik jednotlivých projevů byla vybrána hodnota, jasně definující daný prvek – např. o aktivní exploraci vypovídá lépe doba trvání než frekvence, jelikož se jedná o činnost, která je často přerušována buď kontaktem se soupeřícím jedincem v případě agonistických interakcí, či pasivní explorací, tedy rozhlížením se po experimentálním prostoru, kdy jedinec volí, kam dál zaměřit svou pozornost – a její rozdělení bylo zároveň vhodně interpretovatelné.

V případě personalitních testů (viz podkapitola 5.3.) byly pro další korelaci s ostatními sledovanými faktory (dominanční index, agonistické chování a poměr melaninového zbarvení) vybrány pouze ty normalizované proměnné, které významně korelovaly s hlavními PC osami (viz podkapitola 6.2.).

### 5.6.1 PCA

Tato analýza je svým charakterem čistě explorační, avšak důležitá pro určení hlavních gradientů variability – multivariátních PC os, které jsou ve vyhodnocených záznamech agonistického a individuálního chování přítomny. Jednotlivá chování korelovaná s těmito osami mohou sloužit k interpretaci toho, co za hlavními gradienty zjištěné variability vlastně stojí.

V případě **nezávislé analýzy agonistického chování** se touto cestou mělo ověřit: 1. zda behaviorální prvky chování vybrané pro apriorní analýzu vítězství byly zvoleny správně, tedy zda sytí hlavní osy variability, a zjistit, v jakém jsou vztahu k dalším projevům agonistického chování; 2. výběr prvků chování, které nejvíce sytí jednotlivé osy variability a jsou co nejvíce

nezávislé. U těchto selektovaných prvků agonistického chování byla dále analyzována opakovatelnost vypovídající o konzistenci chování v agonistickém kontextu (viz Kapitola 6 a Tabulka 1).

U **analýzy individuálního chování v dalších personalitních testech** měla sloužit ke zjištění: 1. zda sledované projevy individuálního chování byly vhodně zvoleny a sytí hlavní gradienty variability v personalitních testech; 2. interpretovatelného výběru prvků chování pro následnou analýzu opakovatelnosti, jež měla ověřit konzistentnost individuálního chování v kontextu exploračních testů a testů neofobie a ukázat na možnou výslednou podobu jednotlivých os personality u sledované populace holubů domácích (*C. livia f. domestica*).

Na závěr byla tato analýza použita k celkovému zhodnocení individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu se zaměřením se na to, zda jednotlivé zjištěné gradienty variability (sycené projevy agonistického chování, exploračního chování a míry neofobie) spolu souvisejí a utvářejí tak společně jednotlivé osy personality, které od sebe jedince odlišují. Celková analýza individuální variability v různých kontextech (testech) by měla ukázat, zda lze ve sledované populaci *C. livia f. domestica* hovořit o konzistentní behaviorální variabilitě mezi jedinci, která je opakovatelná napříč různými kontexty. Tato souvislost mezi chováním v různých kontextech (testech) je souhrnně v této práci označována jako personalita. V kontextu jiných prací bývá individuální chování v případě korelací os z různých testů též označováno jako behaviorální syndrom.

### **5.6.2. Redundanční analýza (RDA)**

Redundanční analýza (RDA, angl. „*redundance analysis*“) se primárně používá k výpočtu sdílené variability mezi souborem vysvětlovaných proměnných (v tomto případě prvky chování během agonistické interakce) a souborem vysvětlujících proměnných. Konkrétně byla pro výpočet použita automatická selekce optimálního modelu založená na Akaikeho kritériu (AIC) (za použití permutačních testů) a zároveň na permutačních p-hodnotách (program R, balíček *vegan*). Byly provedeny dvě redundanční analýzy (explorační statistika) a následné permutační testy (konfirmační statistika): 1. pro určení variability agonistického chování, za kterou jsou zodpovědné faktory ovlivňující podmínky interakce (vlastní kvality fokálního jedince vůči kvalitám soupeře); 2. pro analýzu vlivu identity jedince (individuální variability chování) na výsledek interakce.

Skóry z druhé RDA pro jednotlivá zvířata lze považovat za individuální charakteristiku agonistického chování, tj. podíl variability v experimentech, jež je vysvětlený pouze identitou

fokálního jedince. Jde o extrahovanou kompozitní proměnou agonistického chování, dále použitou v následných analýzách personality.

Primární vstupní jednotkou v této analýze bylo vyhodnocení každé jednotlivé interakce z pohledu fokálního jedince (viz Hodnocené prvky agonistického chování popsané v Tabulce 1), ze kterých se získal soubor vysvětlovaných proměnných. Vysvětlujícími proměnnými v **první RDA** byly **faktory ovlivňující podmínky interakce**: identita soupeře (ID), identita interakce (IDs), věk jedince v daném období testování (AGE), věk soupeře (AGEs), váha jedince v daném období testování (W) i váha soupeře (Ws), a také dominantní index soupeře (DIs) a dominantní index fokálního jedince (DI). Vysvětlujícím faktorem v **druhé RDA** byla pouze **identita fokálního jedince**, aby bylo možné extrahovat pouze podíl individuální variability chování v těchto interakcích (viz výše).

### 5.6.3. Statistické modely

Proměnná významně sytící hlavní PC osy individuálního chování v personalitních testech (shodnou proměnnou pro oba testy byla vybrána latence přiblížení se k prvnímu objektu zájmu) a samotné hlavní PC osy (Faktor 1, 2 a 3) vysvětlující určité procento variability agonistického chování byly dále jednotlivě analyzovány pomocí statistického programu R (verze 4.0.2, R Core Team, 2020) ve vztahu k vysvětlujícím proměnným pohlaví, věku, váhy a dominantního indexu fokálního jedince a v případě agonistického chování navíc ještě ve vztahu k věku, váze a dominantnímu indexu soupeře, kde byla identita jedince určena jako náhodný faktor. Statistický vliv vysvětlujících proměnných byl zhodnocen pomocí plného lineárního modelu se smíšeným efektem („*Linear Mixed-Effects Model*“) (funkce lme, metoda ML, balíček nlme). Model byl následně zredukován tak, aby obsahoval jen proměnné, které měly signifikantní vliv na vysvětlovanou proměnnou, a vždy byl porovnán s plným modelem pomocí příkazu anova za použití metody „*Maximum Likelihood (ML)*“, čímž se ověřilo, že redukovaný model není signifikantně příliš rozdílný od plného modelu.

Opakovatelnost vybraných prvků byla vypočítána pomocí příkazu rpt (funkce rpt, metoda LMM, balíček rptR) a sloužila pro ověření konzistentnosti individuálního chování v kontextu agonistických interakcí, exploračního chování a reakce na nový předmět.

Statistické modely dále sloužily k celkovému zhodnocení zjištěné individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu ve vztahu k poměru melaninového zbarvení a postavení jedince ve skupině, jelikož se mezi nimi předpokládala úzká souvislost (viz Kapitola 2).

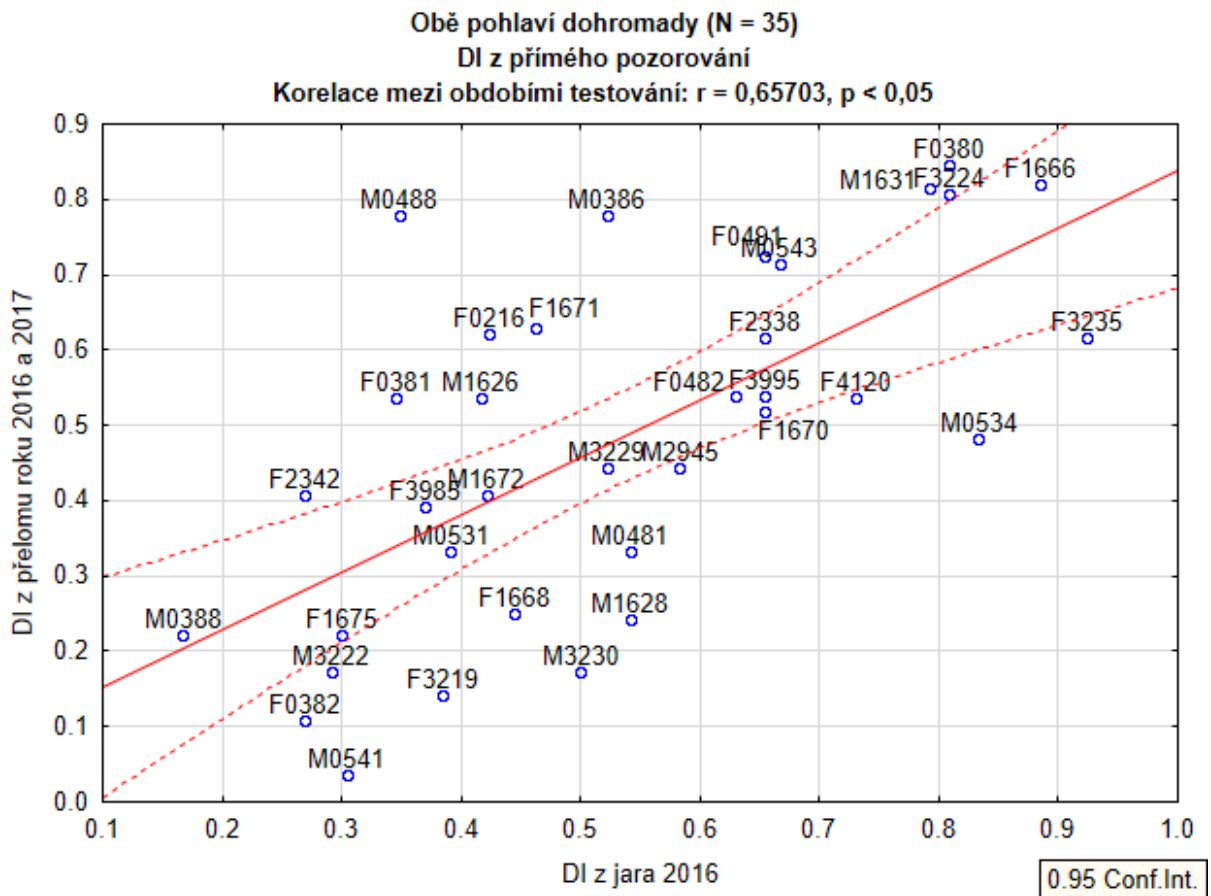
## 6. Výsledky

### 6.1. Sociální hierarchie a agonistické chování

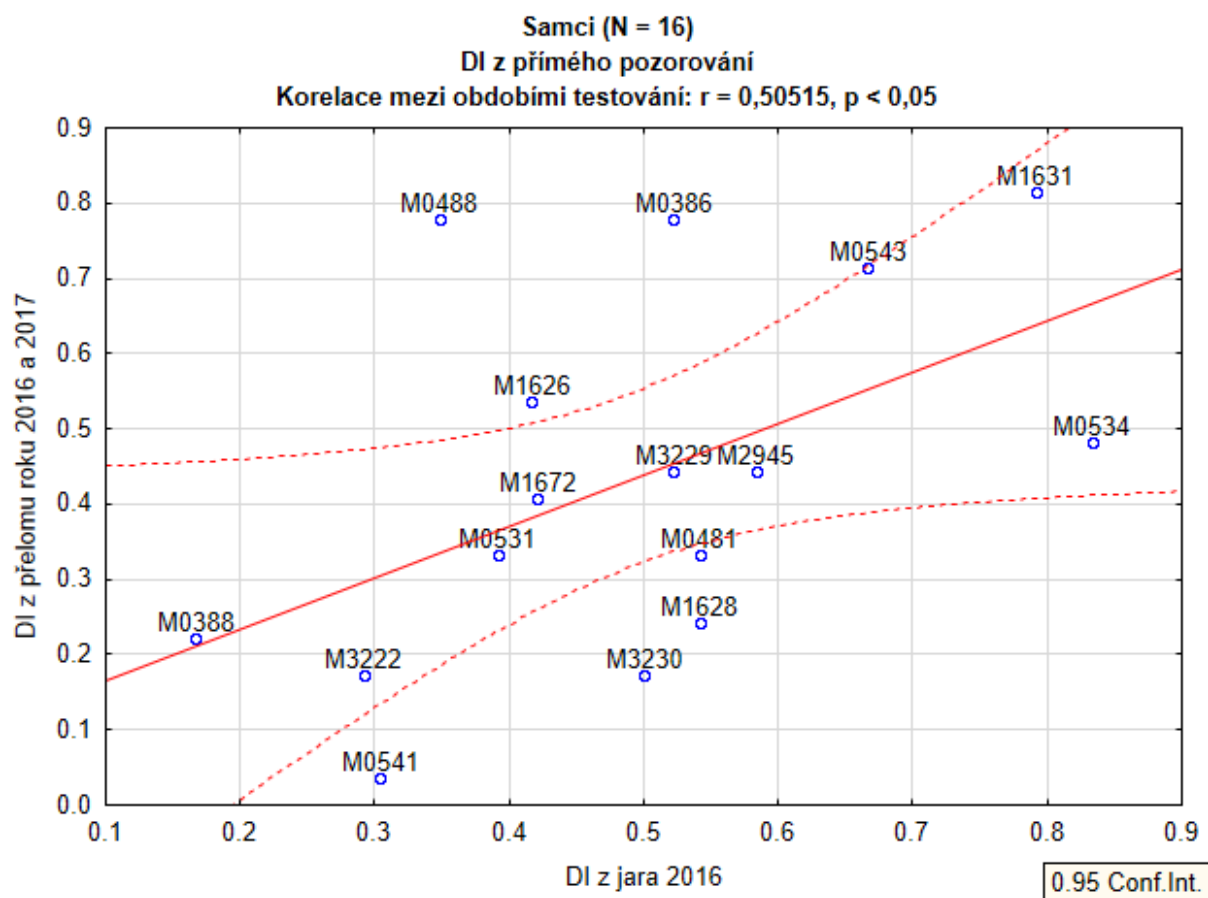
Použitím korelačních matic parametrické Spearmanovy korelace v programu STATISTICA (citace) se prokázala výrazná shoda mezi přímým a nezávislým pozorovatelem při určování vítězů jednotlivých interakcí (tzv. **shoda mezi pozorovateli**) ( $N_{\text{interakce}} = 2292$ ,  $r = 0,9684$ ,  $p < 0,05$ ) a dále bylo zjištěno i vysoké procento korelace dominantních indexů (DI) pro každé pohlaví (samice –  $N_{\text{interakce}} = 1312$ ,  $r = 0,9601$ ,  $p < 0,05$ ; samci –  $N_{\text{interakce}} = 980$ ,  $r = 0,9807$ ,  $p < 0,05$ ). Pro další korelace a následné analýzy se proto mohl použít jen jeden z pozorovatelů stanovovaných DI, a to **DI z přímého pozorování**. Výsledky z korelačních matic ukázaly i na průkaznou korelaci dominantního indexu pro obě pohlaví ( $N = 35$ ,  $r = 0,6570$ ,  $p < 0,05$ ; viz Graf 1) mezi oběma obdobími testování (detailně pro každé pohlaví viz Grafy 2 a 3) a potvrdily očekávanou stabilitu sociální hierarchie u sledované skupiny *C. cclivia* f. *domestica*, jež je výraznější u samic (viz Graf 3). Vypočtením Landauova indexu linearitě ( $h$ ) z vítězství určených přímým pozorovatelem vyšlo najevo, že linearita hierarchického uspořádání není příliš výrazná, ale u samic má stabilnější podobu napříč sledovanými obdobími. Naopak u samců je charakter linearitě více proměnlivý, na jaře 2016 se projevila tendence spíše k vyrovnanosti mezi sebou, kdežto v následujícím období hodnota  $h$  u samců měla vyšší tendenci k linearitě než u samic (viz Tabulka 3).

**Tabulka 3. Hodnoty pro Landaův index linearitě ( $h$ ) pro každé pohlaví v rámci testovaných období.**

Pohlaví	Jaro 2016	Přelom roku 2016 a 2017
Samice	$h = 0,5513$ N = 27	$h = 0,5495$ N = 27
Samci	$h = 0,4615$ N = 25	$h = 0,6799$ N = 28

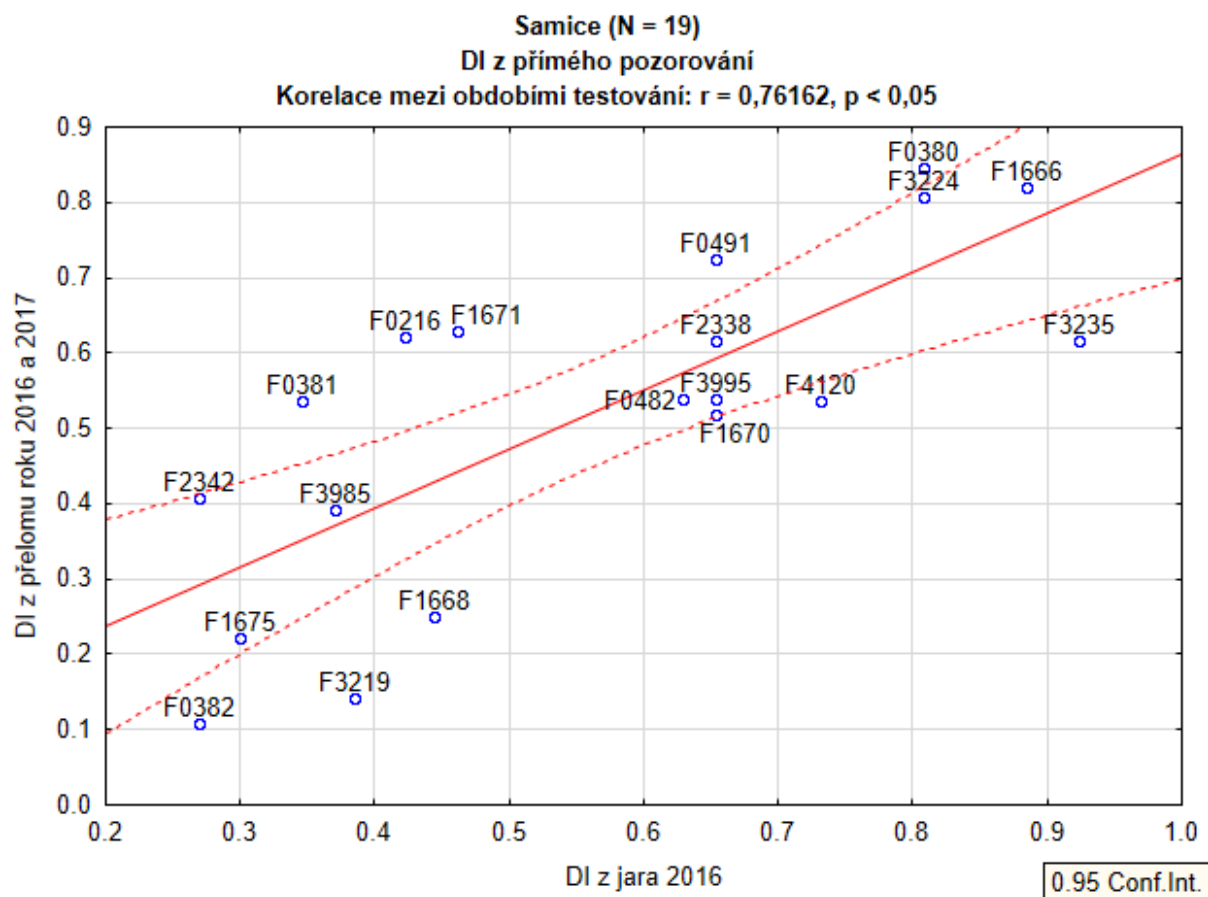


**Graf 1. Parametrická korelace dominantního indexu jedinců analyzovaných v rámci obou testovacích období.** Korelační matrice pro Spearmanův korelační koeficient ukázala na průkaznou korelaci dominantního indexu hodnocených jedinců během obou období testování a potvrdila do jisté míry stabilní sociální hierarchii ve sledované skupině *C. livia* f. *domestica* ( $N = 35$ ,  $r = 0,65703$ ,  $p < 0,05$ ).



**Graf 2. Parametrická korelace dominantního indexu samců testovaných v rámci obou testovacích období.** Korelační matrice pro Spearmanův korelační koeficient ukázala na průkaznou korelaci dominantního indexu samců hodnocených během obou období testování ( $N = 16$ ,  $r = 0,5052$ ,  $p < 0,05$ ), avšak hierarchické postavení samců v rámci pozorované skupiny *C. livia* f. *domestica* není na rozdíl od samic ( $N = 19$ ,  $r = 0,7616$ ,  $p < 0,05$ ) zdaleka tak stabilní.





**Graf 3. Parametrická korelace dominantního indexu samic analyzovaných v rámci obou testovacích období.** Korelační matrice pro Spearmanův korelační koeficient ukázala na průkaznou korelaci dominantního indexu samic hodnocených během obou období testování (N = 19) a potvrdila do jisté míry stabilitu hierarchického postavení samic v rámci pozorované skupiny *C. livia* f. *domestica* (N = 19,  $r = 0,7616$ ,  $p < 0,05$ ), která je výraznější než u samců (N = 16,  $r = 0,5616$ ,  $p < 0,05$ ).

### 6.1.1. PCA – celková analýza agonistického chování pro obě pohlaví

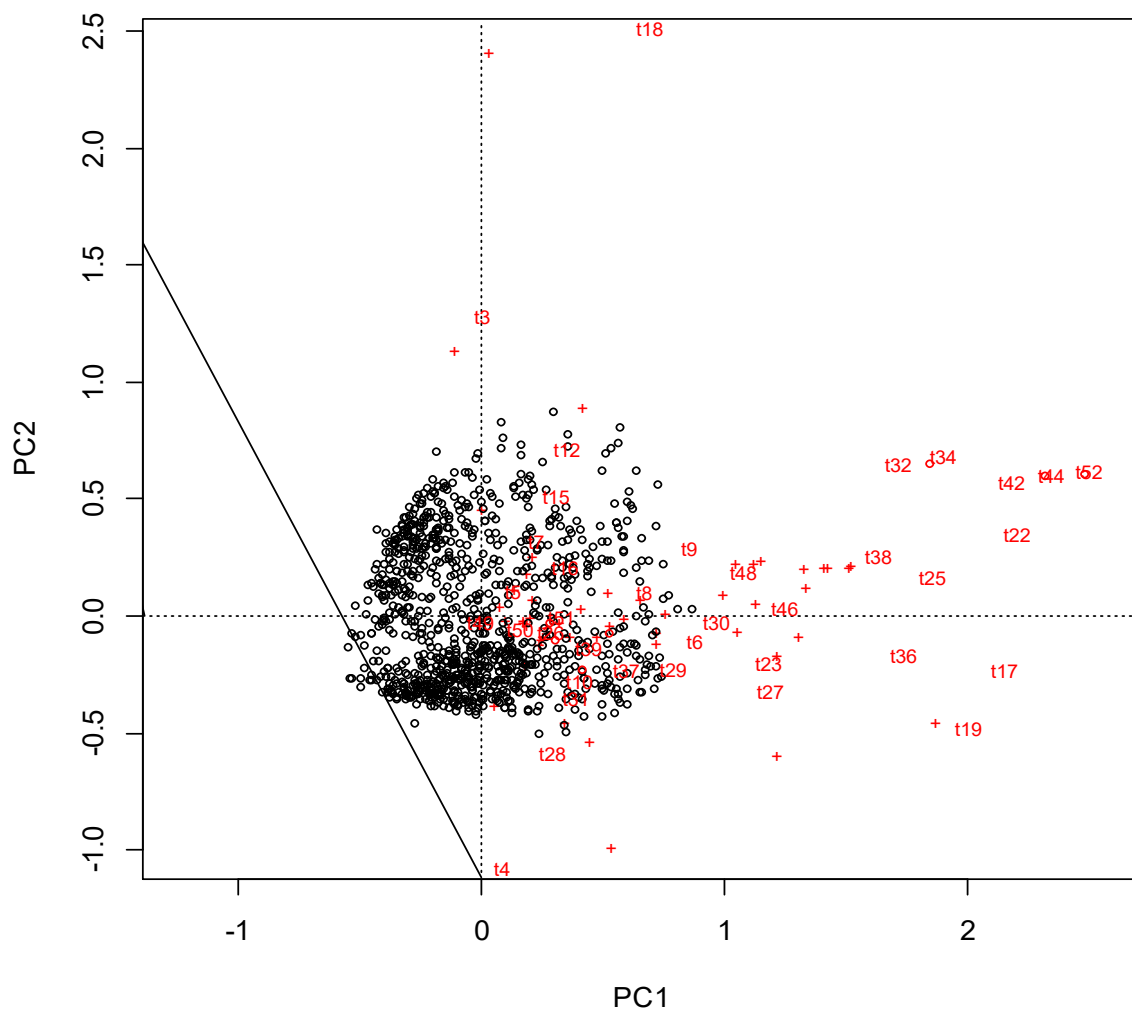
Souhrnná analýza agonistického chování pomocí PCA ukázala na existenci tří hlavních PC os, tedy tří hlavních gradientů variability, a následovně ověřila korelaci těchto os s a priori zvolenými projevy agonistického chování (viz Graf 4 dále).

**Faktor 1 (PC1)** vysvětluje 29,05 % variability přítomné v agonistických interakcích. Nejvíce ho sytí **prvky, odrážející celkovou délku testu a kumulativní počet zaznamenaných prvků**. S PC1 je tak nejlépe korelovaná t0. Délka testu (-0,9677), t01. Pozorované behaviorální prvky (-0,9078) a t52. Opuštění arény (-0,9669). Dále výrazně koreluje s **prvky chování**

**popisujícími mírnější kompetici o miskou s odměnou uprostřed arény (stimul 1):** t34. Přímá interakce se stimulem 1 (-0,8693), t35. Přiblížení ke stimulu 1 (-0,8589), samotná přítomnost stimulu 1 v aréně (t32. Umístění stimulu 1 do arény) (-0,7803), t33. Pořadí oponentů v přístupu ke stimulu 1 (-0,5697), t36. Potrava individuálně ze stimulu 1 (-0,5982); ale také významně souvisí s obdobným **chováním při vážnější kompetici o miskou umístěnou v rohu arény (stimul 2):** t42. Umístění stimulu 2 do arény (-0,9510), t44. Přímá interakce se stimulem 2 (-0,9522), t45. Přiblížení ke stimulu 2 (-0,9510), t46. Potrava individuálně ze stimulu 2 (-0,5844), t48. Zabrání stimulu 2 (-0,5750), t51. Celková dominance nad stimulem 2 (-0,5500); a také **prvky poukazující na aktivní exploraci arény, sledování aktivity soupeře, zabrání významného prostoru arény (významná část prostoru arény, místo očekávané přítomnosti misek či stažení se do bezpečného vzdálenosti v rámci neutrálního prostoru arény):** t27. Explorace neutrálního prostoru arény (-0,6331), t27. Procentuální zastoupení času celkově stráveného explorací (-0,5263), t29. Explorace stimulu 1 (-0,4774), t30. Explorace stimulu 2 (-0,5884), t1. Chůze po aréně (-0,7594), t17. Pozorování oponenta (-0,7272), t25. Čištění peří (-0,6832), t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,7746), t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1 (-0,6381), t23. Odpočinek v bodě umístění stimulu 2 (-0,5343). První faktor (PC1) odráží jak motivaci holubů k vítězství v interakci (zabrání limitovaného zdroje), tak i závažnost celé interakce (kratší jsou intenzivní interakce, projevuje se zde aktivita vůči pasivitě jedinců v interakci, ale i míra explorace).

**Faktor 2 (PC2)** vysvětluje 8,17% variability, je sycen **prvky poukazujícími na dominanci jedince při intenzivním souboji**. Tento faktor nejlépe koreluje s těmito prvky chování: t6. Iniciací klování do oponenta (0,6711) a t9. Doba trvání útočného klování (0,6526).

**Faktor 3 (PC3)** vysvětluje 7,16 % variability, je spojen s **prvky aktivně projevené dominance**, jakými je t13. Dominanční tanec (0,5605) a v rámci něj vyskytující se t14. Klopení ocasu (0,4831), či **projevy pasivity** (t24. Procentuální zastoupení času celkově stráveného odpočinkem (-0,7048)) až **pasivně projevené submisivity** (t21. Odpočinek u výhodu z arény (-0,4159)).



**Graf 4. PCA pro prvky agonistického chování souhrnně pro obě pohlaví.** Faktor 1 (PC1) je sycen jak prvky odrážejícími kompetici o limitovaný zdroj (miska v rohu klece – stimul 2), tak i motivaci ptáků k aktivnímu a pasivnímu chování v průběhu experimentu a tím i určitou míru explorační během agonistické interakce. Faktor 2 (PC2) a Faktor 3 (PC3) jsou syceny behaviorálními prvky jasně odrážejícími dominanci (PC2) či submisivitu (PC3, nezobrazeno). Kódy jednotlivých behaviorálních proměnných viz Tabulka 1.

### 6.1.1.1. Statistické modely

Plný lineární model se smíšeným efektem („*Linear Mixed-Effects Model*“) zahrnoval efekty pohlaví, věku, váhy a dominantního indexu jak fokálního jedince (AGE, W a DI), tak soupeře (AGEs, Ws a DIs) a interakce mezi těmito proměnnými (AGE:AGEs, W:Ws, DI:DIs) na jednotlivé hlavní PC osy (PC1, PC2 a PC3) ze souhrnné PCA agonistického chování pro obě pohlaví. Do redukovaného finálního modelu pro jednotlivé hlavní PC osy byly zahrnuty pouze faktory se signifikantním efektem. Identita jedince (ID) byla v modelu označena jako náhodný faktor.

Redukovaný model ukázal, že proměnné korelující s osou PC1 byly signifikantně ovlivněny pohlavím (ANOVA, metoda ML,  $F_{1,69} = 22,86$ ,  $p < 0,001$ ), věkem ( $F_{1,2216} = 14,78$ ,  $p = 0,0001$ ) a váhou fokálního jedince ( $F_{1,2216} = 11,77$ ,  $p = 0,0006$ ) a vztahem dominantního indexu obou soupeřících jedinců (DI:DIs,  $F_{1,2216} = 19,65$ ,  $p < 0,0001$ ). Samci podle modelu dosahovali vyšších PC skóre v rámci PC1 než samice, což svědčí o jejich vyšší motivovanosti k vítězství v dané interakci a celkově vyšším zájmu o nastalou kompetici o potravní zdroj. U starších a těžších samců a samic byl však tento zájem méně výrazný, tj. dosahovali nižších PC skóre pro PC1), je proto možné, že si postavení v rámci pokusu nemusí tolik vydobývat, už jej svou charakteristikou získali i bez nutnosti projevovat se v agonistických interakcích. První faktor (PC1) tedy odráží jak motivaci holubů k vítězství v interakci (zabrání limitovaného zdroje), tak i závažnost celé interakce (kratší jsou intenzivní interakce, projevuje se zde aktivita vůči pasivitě jedinců v interakci, ale i míra explorační) (viz Tabulka 1).

Na proměnné korelované s PC2 mělo signifikantní vliv pohlaví ( $F_{1,69} = 64,81$ ,  $p < 0,0001$ ), dále AGEs ( $F_{1,2217} = 14,1$ ,  $p = 0,0002$ ), Ws ( $F_{1,2217} = 12,7$ ,  $p = 0,0004$ ), DI ( $F_{1,2217} = 141,71$ ,  $p < 0,0001$ ) a DIs ( $F_{1,2217} = 407,31$ ,  $p < 0,0001$ ). Z redukovaného modelu opět vyplynulo, že samci dosahovali vyššího PC skóre pro PC2 než samice a intenzita konfliktu je u nich výraznější. V případě věku, váhy a DI soupeře a také DI fokálního jedince vyplynulo, že čím vyšší hodnota daného faktoru, tím vyšší PC skóre (viz Tabulka 4). Pokud se tedy fokální jedinec v interakci setkal se straším, těžším či dominantnějším soupeřem, pouštěl se pak s vyšší intenzitou do konfliktu.

PC3 byla signifikantně ovlivněna pohlavím ( $F_{1,69} = 11,43$ ,  $p < 0,0012$ ), samci opět dosahovali vyššího PC skóre než samice, v interakcích aktivněji projevovali buď svoji dominanci či byli celkově spíše pasivní (viz Tabulka 4). Dále se signifikantně projevil vliv AGE ( $F_{1,2217} = 4,36$ ,  $p = 0,0369$ ), AGEs ( $F_{1,2217} = 6,48$ ,  $p = 0,011$ ) a DIs ( $F_{1,2217} = 93,12$ ,  $p < 0,0001$ ) Redukovaný model pro PC3 ukázal, že čím byl fokální jedinec starší, tím více se

v dané interakci aktivně projevoval jako dominantní, či byl celkově pasivnější. Pokud se ale setkal se soupeřem starším a dominantnějším, reakce byla opačná.

**Tabulka 4. Shrnutí redukovaného lineárního modelu se smíšeným efektem faktorů podmínek interakce se signifikantním vlivem na hlavní PC osy agonistického chování pro obě pohlaví.**

Podmínky interakce	„Value“	Stupeň volnosti (df)	t-hodnota	p-hodnota
<b>Faktor 1 (PC1)</b>				
Pohlaví – samci	1,99997	69	3,526	0,0004
Věk fokálního jedince (AGE)	-0,7544	2216	-2,4798	0,0132
Váha fokálního jedince (W)	-0,003	2216	-2,5737	0,0101
DI fokálního jedince	2,1923	2216	4,1124	< 0,0001
DI soupeře (DIs)	1,2916	2216	3,6603	0,0003
DI:DIs	-2,8775	2216	-4,4328	< 0,0001
<b>Faktor 2 (PC2)</b>				
Pohlaví – samci	1,0328	69	7,0391	< 0,0001
Věk soupeře (AGEs)	0,2234	2217	2,4222	0,0155
Váha soupeře (Ws)	0,0014	2217	3,3102	0,0009
DI fokálního jedince	2,1995	2217	7,773	< 0,0001
DI soupeře (DIs)	1,84	2217	20,182	< 0,0001
<b>Faktor 3 (PC3)</b>				
Pohlaví – samci	0,0557	69	3,535	0,0007
Věk fokálního jedince (AGE)	0,3769	2218	2,0042	0,0452
Věk soupeře (AGEs)	-0,1998	2218	-2,1874	0,0288
DI soupeře (DIs)	-0,8682	2218	-9,6499	< 0,0001

## 6.1.2. PCA – analýza agonistického chování odděleně pro každé pohlaví

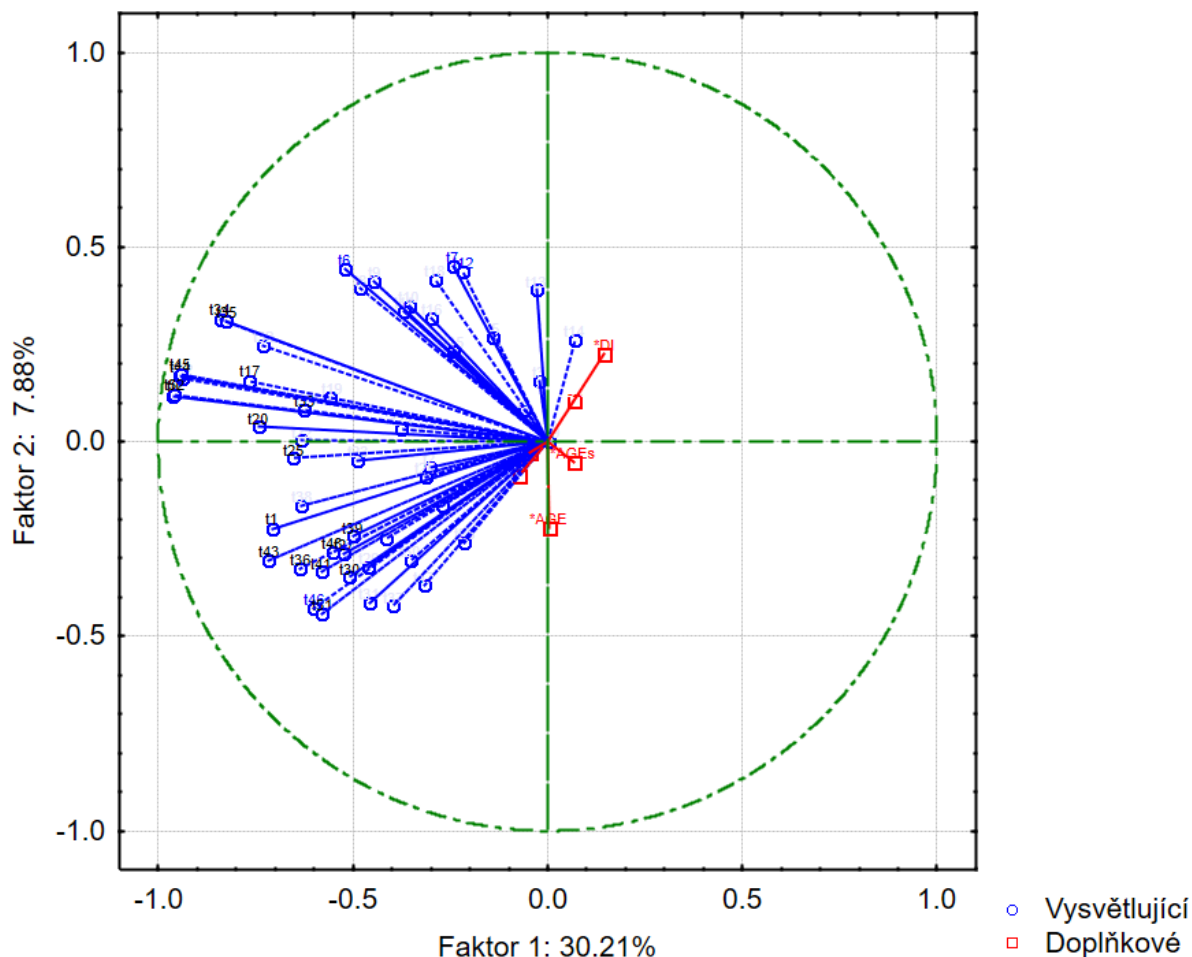
### PCA samci

**Faktor 1** u samců vysvětluje 30,21% variability a je nejvýrazněji sycen prvky souvisejícími s **celkovou délkou testu**, jakými jsou t0. Délka testu (-0,9613) a t52. Opuštění arény (-0,9581). Dále významně koreluje s **prvky ukazujícími na zájem samců o vložené misky s potravou**: t34. Přímá interakce se stimulem 1 (-0,8408), t35. Přiblížení se ke stimulu 1 (-0,8253), t44. Přímá interakce se stimulem 2 (-0,9446), t45. Přiblížení se ke stimulu 2 (-0,94201) a t30. Explorace stimulu 2 (-0,5085)); a také **prvky chování popisujícími mírnější** (t33. Pořadí oponentů v přístupu ke stimulu 1 (-0,62496), t36. Potrava individuálně – stimul 1 (-0,6349), Zabrání stimulu 1 (-0,6324), t39. Ústup od stimulu 1 (-0,50005) a t41. Celková dominance nad stimulem 1 (-0,5805)) i **závažnější kompetice o potravu v miskách** (t43. Pořadí oponentů v přístupu ke stimulu 2 (-0,7157), t46. Potrava individuálně – stimul 2 (-0,6004), t48. Zabrání stimulu 2 (-0,5525) a t51. Celková dominance nad stimulem 2 (-0,578996)), kdy je pro samce významná už samotná **přítomnost misek v aréně**: t32. Umístění stimulu 1 do arény (-0,7294) a t42. Umístění stimulu 2 do arény (-0,9371). Faktor 1 též koreluje s **projevy chování určujícími motivovanost samců pro řešení konfliktní agonistické situace**: t17. Pozorování oponenta (-0,7648), t1. Chůze (-0,7076), t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,7421), t19. Odpočinek v rohu arény (-0,5581), t25. Čištění (-0,6526), t6. Iniclace klovaní do oponenta (-0,5206). A v neposlední řadě je Faktor 1 sycen **prvkem svědčícím o aktivní exploraci arény** (t27. Explorace neutrálního prostoru arény (-0,52304)). U samců tak první faktor odráží celkovou motivovanost jedinců pustit se buď do přímého konfliktu, či projevit svou dominanci během potravní kompetice (viz Graf 5).

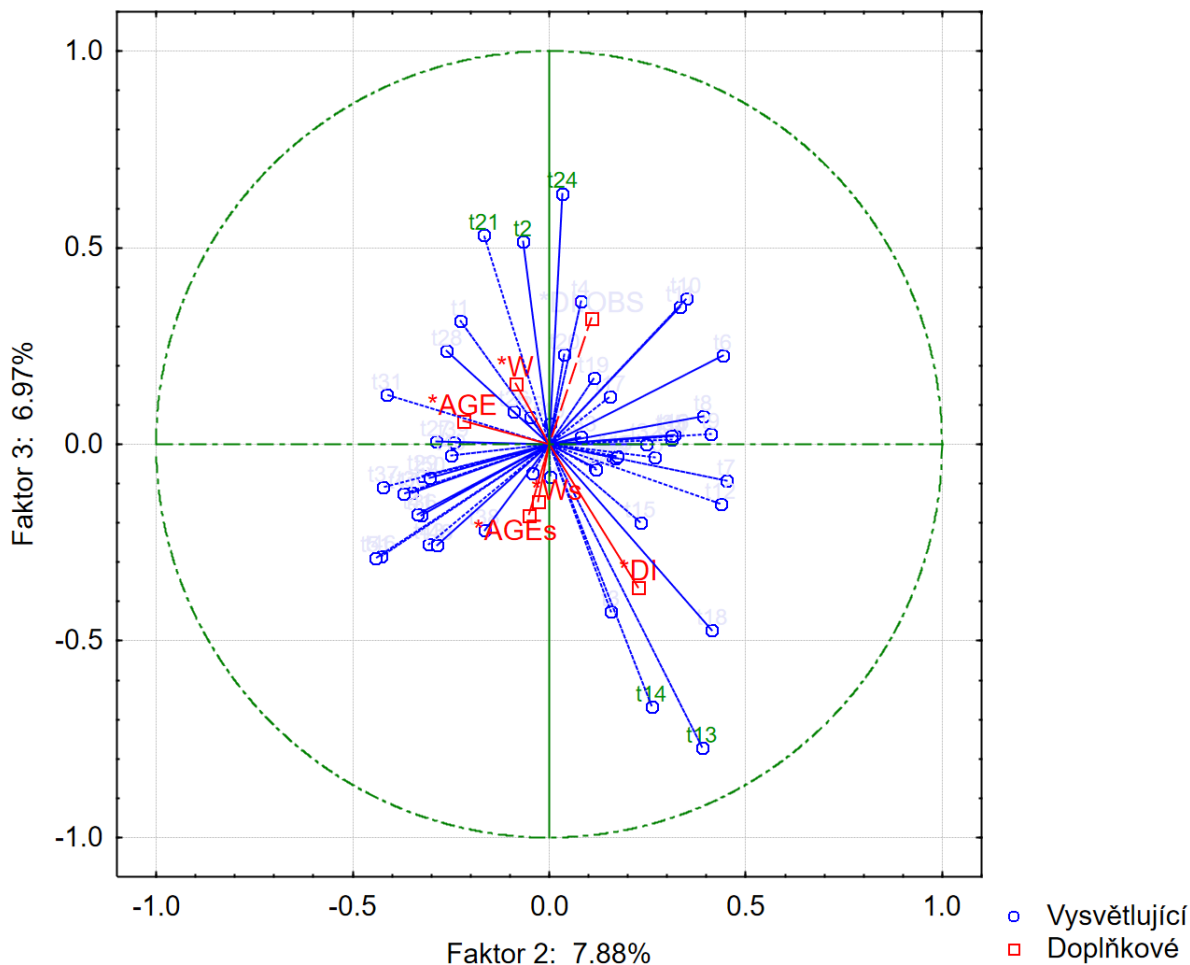
**Faktor 2** vysvětluje už pouze 7,88% a je mírně sycen **projevy agrese**: t6. Iniclace klovaní do oponenta (0,4422), t7. Frekvence reakčního klovaní (0,45096) a t12. Doba trvání reakčního klovaní (0,4365). Tento faktor, zdá se, poukazuje na intenzitu střetu a pravděpodobně i na obdobné postavení samců, jelikož takovéto projevy agrese svědčí o tom, že se do přímého konfliktu pustili oba jedinci v reakci na iniciaci klovnutí jedním z nich (viz Graf 5).

**Faktor 3** vysvětluje 6,97% variability a je spojen s **prvky aktivně projevované dominance**, jakými je t13. Dominanční tanec (-0,7722) a v rámci něj vyskytující se t14. Klopení ocasu (-0,6666), či **projevy pasivity** (t24. Procentuální zastoupení času celkově

stráveného odpočinkem (0,63797)) až **pasivně projevené submisivity** (t2. Ústup před soupeřem (0,5152), t21. Odpočinek u východu z arény (0,5323)), odrážejíc tak dominanci či submisivitu soupeřících jedinců (viz Graf 6).



**Graf 5. PCA pro prvky agonistického chování samců – Faktor 1 a Faktor 2.** Faktor 1 (značen černě) je sycen prvky odrážejícími kompetici o limitované zdroje (miska vprostřed klece – stimul 1, miska v rohu klece – stimul 2), i motivaci holubů k aktivnímu a pasivnímu chování v průběhu experimentu a tím i určitou míru explorační během agonistické interakce. Faktor 2 (značen modře) je sycen projevy agrese a obdobného sociálního postavení samců. Kódy jednotlivých behaviorálních proměnných viz Tabulka 1.



**Graf 6. PCA pro prvky agonistického chování samců – Faktor 3.** Faktor 3 (značen zeleně) je sycen prvky jasně ukazujícími na dominanci či submisivitu, ale také na míru pasivity v průběhu agonistické interakce samců. Kódy jednotlivých proměnných viz Tabulka 1.

### PCA samice

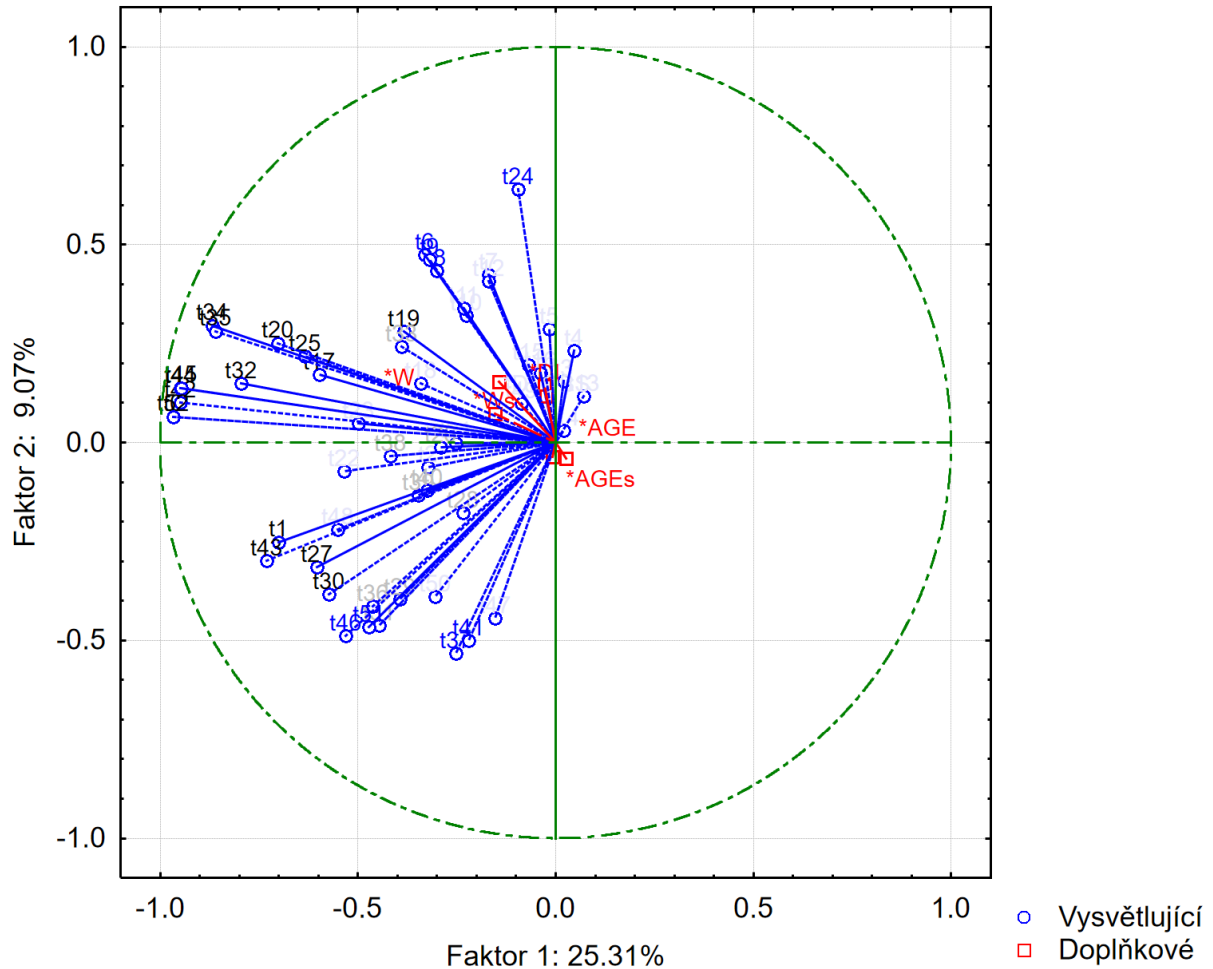
**Faktor 1** u samic vysvětluje 25,31% variability, je rovněž nejvýrazněji sycen prvky souvisejícími s **celkovou délkou testu**, jakými jsou t0. Délka testu (-0,9663) a t52. Opuštění arény (-0,9671). Podobně jako u samců dále významně koreluje s **prvky ukazujícími na zájem o vložené misky s potravou**: t34. Přímá interakce se stimulem 1 (-0,8674), t35. Přiblížení se ke stimulu 1 (-0,8596), t44. Přímá interakce se stimulem 2 (-0,94803), t45. Přiblížení se ke stimulu 2 (-0,94696), t30. Explorace stimulu 2 (-0,5724) a t43. Pořadí oponentů v přístupu ke stimulu 2 (-0,73097); kdy je pro samice významná především samotná **přítomnost misek v aréně**: t32. Umístění stimulu 1 do arény (-0,7959) a t42. Umístění stimulu 2 do arény



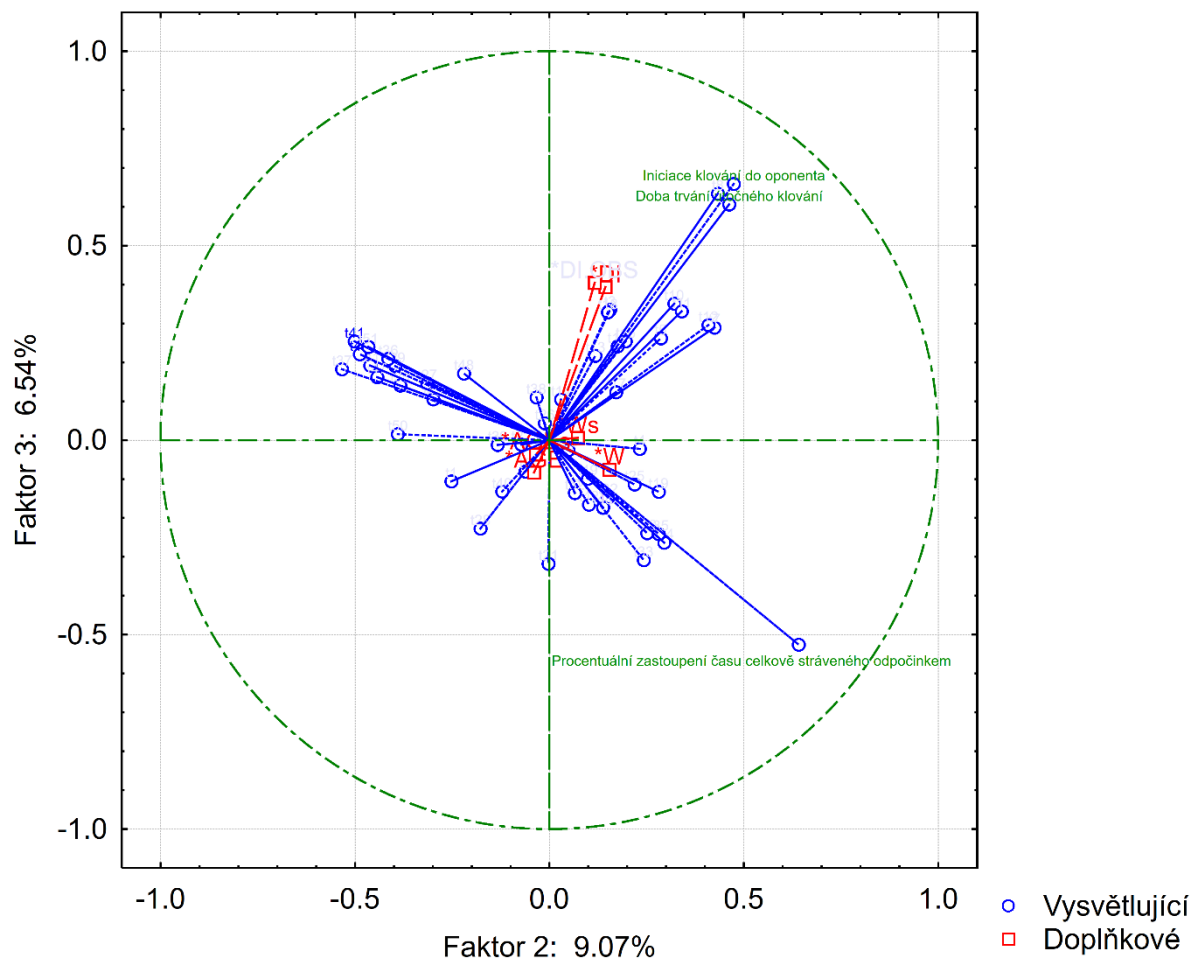
(-0,9489). Faktor 1 též koreluje s **projevy chování určujícími motivovanost samic pro řešení konfliktní agonistické situace**: t17. Pozorování oponenta (-0,59798), t1. Chůze (-0,7076), t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,7421), t19. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1 (-0,5344), t25. Čištění (-0,6332), t6. Iniclace klování do oponenta (-0,5206). V neposlední řadě je Faktor 1 sycen **prvkem svědčícím o aktivní exploraci arény** (t27. Explorace neutrálního prostoru arény (-0,60295)). I u samic tak první faktor odráží celkovou motivovanost pustit se buď do přímého konfliktu, či projevit svou dominanci během potravní kompetice (viz Graf 7).

**Faktor 2** vysvětluje už pouze 9,07% variability, je sycen **projevy agrese**: t6. Iniclace klování do oponenta (0,4738) a t8. Frekvence útočného klování (0,4332) spolu s t9. Doba trvání útočného klování (0,4624); a **dominance při potravní kompetici**: t41. Celková dominance nad stimulem 1 (-0,5004), t46. Potrava individuálně – stimul 2 (-0,48799) a t51. Celková dominance nad stimulem 2 (-0,4659), ale také vliv **přítomnosti druhé samice u misky s potravou umístěné doprostřed arény** (t37. Potrava společně – stimul 1 (-0,5335)). Tento faktor, zdá se, poukazuje na celkovou dominanci holubic při intenzivním střetu i během potravní kompetice, zároveň však koreluje i s projevy pasivity (t24. Procentuální zastoupení času celkově stráveného odpočinkem (0,6409)) (viz Graf 7).

**Faktor 3** vysvětluje 6,97% variability, je spojen s **prvky aktivně projevované dominance**, jakými jsou u samic t6. Iniclace klování do oponenta (0,6588) a t9. Doba trvání útočného klování. Je ale též sycen **projevy pasivity** (t24. Procentuální zastoupení času celkově stráveného odpočinkem (-0,5255)), svědčící opět o motivovanosti samic v agonistické interakci (viz Graf 8).



**Graf 7. PCA pro prvky agonistického chování samic – Faktor 1 a Faktor 2.** Faktor 1 (značen černě) je sycen prvky odrážejícími kompetici o limitované zdroje (především o misku vprostřed klece – stimul 1), i motivaci samic k aktivnímu a pasivnímu chování pro řešení konfliktní agonistické situace a tím i určitou míru explorační v průběhu experimentu. Faktor 2 (značen modře) je sycen projevy agrese a dominance při potravní kompetici ve vztahu k obdobnému sociálnímu postavení samic. Kódy jednotlivých behaviorálních proměnných viz Tabulka 1.



**Graf 8. PCA pro prvky agonistického chování samců – Faktor 3.** Faktor 3 (značen zeleně) je sycen prvky jasně ukazujícími na dominanci či submisivitu, ale také na míru pasivity v průběhu agonistické interakce samců. Kódy jednotlivých proměnných viz Tabulka 1.

### 6.1.3. Výpočet opakovatelnosti z vybraných informativních a nezkorelovaných prvků agonistického chování

Výsledky nezávislé analýzy agonistického chování samic a samců pomocí PCA (viz Graf 5, 6, 7 a 8) ukázaly, že hlavní gradienty variability (PC1, PC2 a PC3) jsou podobnou měrou syceny obdobnými projevy tohoto chování jak u samců, tak u samic a pro výpočet opakovatelnosti (program R, balíček rptR, metoda LMM) lze použít informativní prvky ze souhrnné nezávislé analýzy pomocí PCA a opakovatelnost vypočítat z individuálních skóre PC1, PC2 a PC3 (viz Tabulka 1). Opakovatelnost jednotlivých PC os byla počítána nejprve s odfiltrovanými faktory podmínek interakce, které na ni měly dle modelu signifikantní vliv

(AGE, W, DI, AGEs, Ws, DIs) (viz podkapitola 7.1.1.1), a poté naopak bez těchto faktorů, což by mělo ukázat jen na samotné konzistentní individuální chování.

Opakovatelnost ( $r$ ) vybraných prvků agonistického chování samců a samic byla nenulová a pohybovala v rozsahu mezi  $r = 0,038$  (t48. Potrava společně – stimul 2) a  $r = 0,555$  (t13. Dominanční tanec) s tím, že za významně opakovatelné byly označeny projevy dosahující hodnoty  $r \geq 0,2$  (viz Tabulka 4). Nejvíce opakovatelné se projevíly prvky sytící PC3 (t13. Dominanční tanec,  $r = 0,555$ ,  $p < 0,001$ ; t14. Klopení ocasu,  $r = 0,36$ ,  $p < 0,001$ ). Jako **významně opakovatelné** se projevíly **prvky související s reakcí fokálního jedince na oponenta** (t3. Přímý útok, t6. Iniciace klování do oponenta, t13. Dominanční tanec, t14. Klopení ocasu, t19. Odpočinek v rohu arény, t17. Pozorování oponenta a t52. Čas opuštění arény), ale také s **mírou explorační** (t1. Chůze, t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény, t24. Procentuální zastoupení času celkově stráveného odpočinkem, t30. Explorační stimul 2 a t31. Procentuální zastoupení času celkově stráveného explorační) a se **zájmem o objekt potravní kompetice** (t34. Přímá interakce se stimulem 1, t35. Přiblížení ke stimulu 1 a t44. Přímá interakce se stimulem 2) (viz Tabulka 4), které hrají významnou roli při určování vítěze nebo poraženého v dané interakci.

Opakovatelnost vybraných projevů agonistického chování mnohdy dosahovala průměrné hodnoty  $r = 0,28$ , stanovené na základě rozsáhlé metaanalýzy behaviorálních studií (Bell *et al.*, 2009). Prvky s malou  $r \leq 0,2$  byly sice méně opakovatelné, ale stále se jevíly jako signifikantní ( $p < 0,001$ ) (viz Tabulka 4). Samotné hlavní gradienty variability (PC1, PC2 a PC3) sice dosahovaly malé, ale signifikantně nezanedbatelné opakovatelnosti (viz Tabulka 5), a tudíž s nimi bylo možné dále počítat v následných analýzách konzistentního individuálního chování v sociálním a nesociálním kontextu.

Tabulka 5. Opakovatelnost vybraných projevů agonistického chování samců a samic.

Závislá proměnná	Kontext v rámci pohlaví	Opakovatelnost (R)	Konfidenční interval 95% (CI)	Signifikance (P)
Faktor 1 (PC1) (odfiltrované podmínky interakce)	-	0,151	0,097-0,204	< 0,001
Faktor 1 (PC1) (s podmínkami interakce)	-	0,168	0,11-0,23	< 0,001
Faktor 2 (PC2) (odfiltrované podmínky interakce)	-	0,1	0,06-0,14	< 0,001
Faktor 2 (PC2) (s podmínkami interakce)	-	<b>0,264</b>	0,19-0,34	< 0,001
Faktor 3 (PC3) (odfiltrované podmínky interakce)	-	0,117	0,08-0,17	< 0,001
Faktor 3 (PC3) (s podmínkami interakce)	-	0,131	0,09-0,18	< 0,001
Délka testu (t0)	A, Mot (M, F)	<b>0,346</b>	0,26-0,42	< 0,001
Chůze (t1)	Mot (M, F)	<b>0,285</b>	0,21-0,36	< 0,001
Ústup před oponentem (t2)	A (M)	0,098	0,06-0,14	< 0,001
Přímý útok (t3)	A (M)	<b>0,225</b>	0,16-0,29	< 0,001
Iniciace klovaní do oponenta (t6)	A (M, F)	<b>0,227</b>	0,16-0,29	< 0,001
Doba trvání útočného klovaní (t9)	A (M, F)	0,145	0,1-0,2	< 0,001
Doba trvání reakčních klovaní (t12)	A (M)	0,089	0,05-0,13	< 0,001
Dominanční tanec (t13)	A (M)	<b>0,555</b>	0,46-0,63	< 0,001
Klopení ocasu (t14)	A (M)	<b>0,36</b>	0,27-0,44	< 0,001
Pozorování oponenta (t17)	Mot (M, F)	<b>0,296</b>	0,22-0,37	< 0,001
Odpočinek v rohu arény (t19)	Mot (M)	<b>0,233</b>	0,16-0,30	< 0,01
Odpočinek v neutrálním prostoru arény (t20)	Mot (M, F)	<b>0,332</b>	0,25-0,41	< 0,001
Procentuální zastoupení času celkově stráveného odpočinkem (t24)	Mot (M, F)	<b>0,265</b>	0,19-0,336	< 0,001
Čištění (t25)	Mot (M, F)	<b>0,312</b>	0,24-0,39	< 0,001
Explorace neutrálního prostoru arény (t27)	E (M, F)	<b>0,33</b>	0,25-0,41	< 0,001
Explorace stimulu 2 (t30)	E (M, F)	<b>0,227</b>	0,16-0,29	< 0,001
Procentuální zastoupení času celkově stráveného explorací (t31)	E (M, F)	<b>0,274</b>	0,2-0,35	< 0,001
Přímá interakce se stimulem 1 (t34)	A, Mot (M, F)	<b>0,311</b>	0,23-0,40	< 0,001
Přiblížení ke stimulu 1 (t35)	A, Mot (M, F)	<b>0,354</b>	0,27-0,43	< 0,001
Přímá interakce se stimulem 2 (t44)	A, Mot (M, F)	<b>0,352</b>	0,29-0,43	< 0,001
Potrava individuálně (stimul 2) (t46)	A (M, F)	0,125	0,08-0,17	< 0,001
Potrava společně (stimul 2) (t47)	A (M, F)	0,012	0,02-0,06	< 0,001
Čas opuštění arény (t52)	A, Mot (M)	<b>0,348</b>	0,27-0,43	< 0,001

*Vysvětlivky:* A – agonistické chování významné pro obě či jedno pohlaví (M – samci, F – samice), E – explorace, Mot – motivovanost (pasivita / aktivita), **tučně zvýrazněná** významná opakovatelnost (R), ostatní s malou ale signifikantně nezanedbatelnou R

## 6.1.2. RDA – analýza sdílené a individuální variability

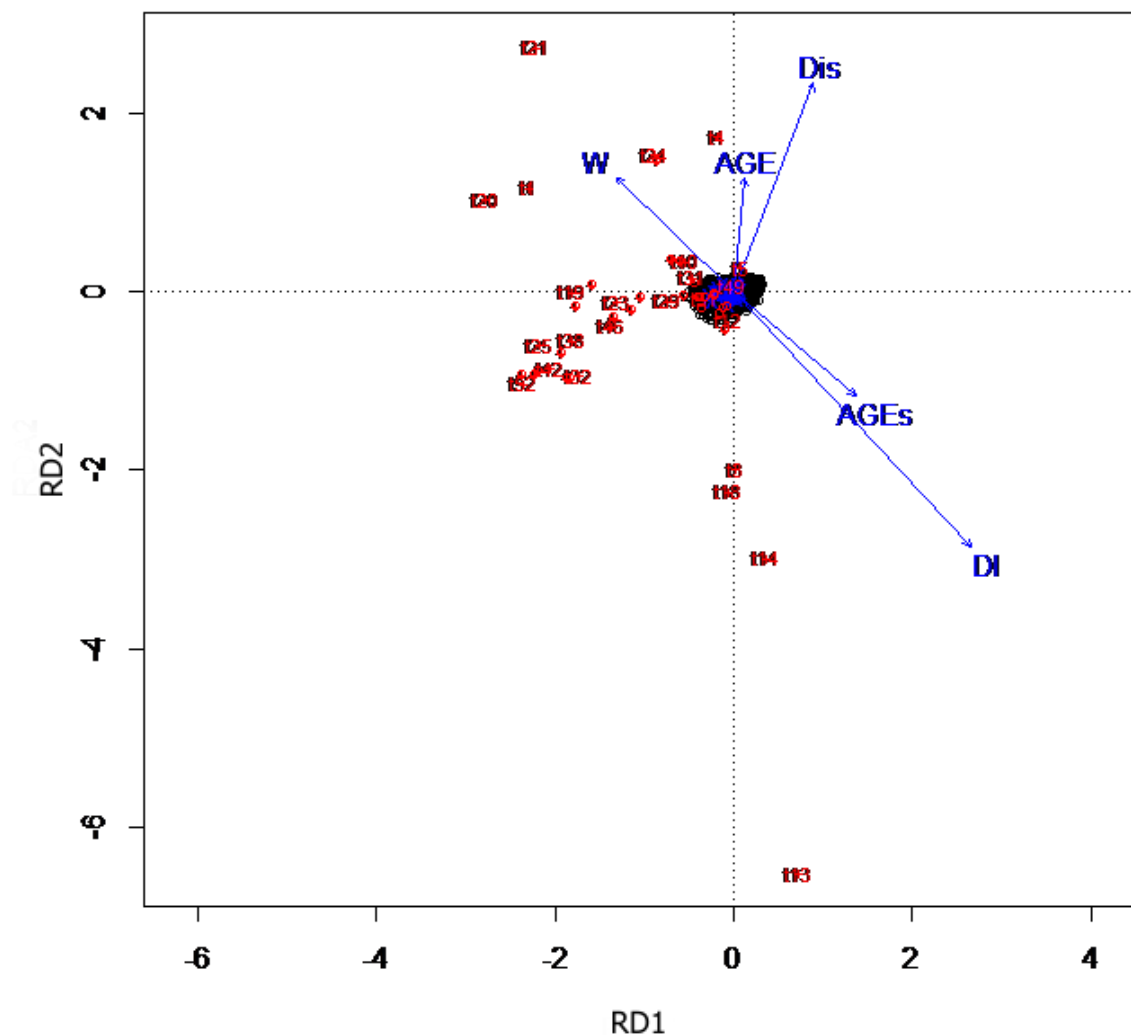
### Výsledky první RDA pro samce – sdílená variabilita

**První RDA pro samce**, která analyzovala **podmínky interakce** (charakteristiky jedince vůči charakteristikám soupeře) jako vysvětlující proměnné a jednotlivé prvky chování jako soubor vysvětlovaných proměnných, extrahovala 40 os RD, tedy možných gradientů variability, celkově vysvětlujících 16,14% variability. Ukázalo se však, že nejvíce variability vysvětlují první tři RD osy (RD1 6,83 %, RD2 4,2% a RD3 1,3 %). Procento variability vysvětlené dalšími faktory klesá pod jedno procento a též hodnota vlastních čísel (angl. „eigenvalues“) řádově klesá (viz Tabulka 3). Smysluplně interpretovatelné byly tedy první tři RD osy.

**První RD osu (RD1)** sytí nejvíce svou variabilitou a nejvíce s ní korelují následující behaviorální prvky: t0. Délka testu (-0,6206), t1. Chůze (-0,5994), t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,7259), t21. Odpočinek u východu z arény (-0,5786), t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1 (-0,5066) a t52. Opuštění arény (-0,6181). RD1 proto nejspíše souvisí s mírou pasivity a ochoty použít se do konfliktu v dané interakci.

**Druhá RD osa (RD2)** nejvíce koreluje s následujícími prvky chování: t21. Odpočinek u východu z arény (-0,5786), t18. Načepýření (-0,4632), t14. Klopení ocasu (-0,6178), t13. Dominanční tanec (-0,99999) a t3. Přímý útok (-0,4112). Zmíněné prvky představují charakteristické projevy signalizující dominanci u holubů (*C. livia* f. *domestica*) a RD2 se pravděpodobně odvíjí od míry dominance fokálního jedince, přestože behaviorální prvek t21 je submisivním chováním, neboť submisivní jedinec setrvává u východu z testovací arény. **S třetí RD osou (RD3)** je nejvíce spojen agonistický prvek t4. Útěk (-0,504448) a souvisí zřejmě s prohrou v interakci.

Sekvenční "Type I" ANOVA (počet permutací = 999) potvrdila efekt dominantního indexu fokálního samce (DI) ( $F_{1,979} = 29,0662$ ,  $p = 0,005$ ), věku soupeře (AGEs) ( $F_{1,979} = 10,8680$ ,  $p = 0,005$ ) i věku fokálního samce (AGE) ( $F_{1,979} = 5,4837$ ,  $p = 0,005$ ). Dále průkazně ověřen vliv identity soupeře (IDs) ( $F_{35,945} = 3,0723$ ,  $p = 0,005$ ), soupeřova dominantního indexu (DIs) ( $F_{1,979} = 3,8433$ ,  $p = 0,010$ ) a také váhy fokálního zvířete (W) ( $F_{1,979} = 3,5637$ ,  $p = 0,005$ ) na soubor behaviorálních proměnných, popisujících agonistickou interakci (viz Tabulka 1). Vzájemná provázanost faktorů, popisujících existující gradienty sdílené variability u samců, je na znázorněna na Grafu 9. Zajímavé zjištění bylo, že dominantní index fokálního jedince (DI) je v negativním vztahu k jeho hmotnosti.



**Graf 9. RDA pro hlavní gradienty sdílené variability agonistické interakce pro samce.**

Vzájemný vztah hlavních vysvětlujících proměnných byl následující: DI (dominanční index fokálního jedince) je pozitivně zkorelovaný s věkem soupeře (AGEs), ale naopak negativně s vlastní hmotností fokálního jedince (W). Naopak vlastní věk fokálního jedince (AGE) je v korelaci s dominantním indexem soupeře (DIs). Kódy pro jednotlivé behaviorální proměnné viz Tabulka 1. První osa RDA (RD1) souvisí hlavně s prvky celkově popisujícími délku a intenzitu střetu, aktivitu vůči pasivitě, a také motivovanost jedinců k obhajobě misek s potravou (t1. Chůze, t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény, t21. Odpočinek u východu z arény, t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1, t52. Opuštění arény. Druhá osa RDA (RD2) pravděpodobně odráží variabilitu v projevené míře submisivity či dominance, neboť souvisí s proměnnými typu t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény, t21. Odpočinek u východu z arény, t13. Dominantní tanec a t14. Klopení ocasu, objevující se v rámci dominantního tance.

## Výsledky druhé RDA pro samce – individuální variabilita

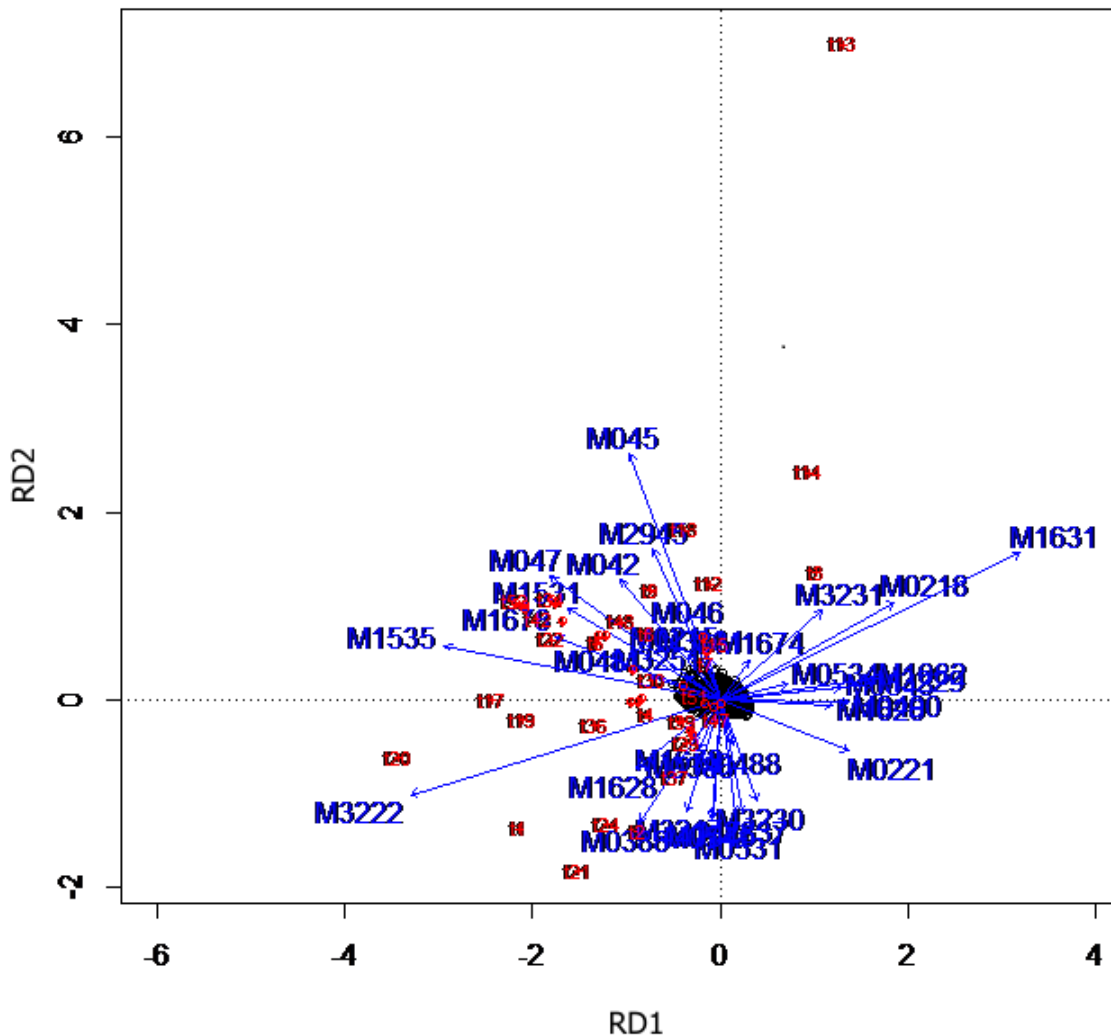
**Druhá RDA pro samce**, ve které se jako vysvětlující proměnná analyzovala samotná **identita fokálního jedince** vůči jednotlivým prvkům chování jako souboru vysvětlovaných proměnných pro stanovení podílu individuální variability chování samců v agonistických interakcích, extrahovala 35 os RD a ukázala, že individualitou je vysvětleno 14,21% z celkové variability. Největší podíl individuální variability se opět potvrdil u prvních tří RD os (RD1 6,04%, RD2 3,92% a RD3 1,13 %). Sekvenční "Type I" ANOVA (počet permutací = 999) potvrdila průkaznost celkového modelu pro podíl individuální variability v agonistických interakcích samců ( $F_{35,955} = 4,4675$ ,  $p = 0,001$ ).

V rámci **první RD osy (RD1)** individuální variabilitu nejvíce sytí následující prvky agonistického chování: t0. Délka testu (-0,5353), t1. Chůze (-0,5287), t19. Odpočinek v rohu arény (-0,5153), t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,8432), t44. Přímá interakce se stimulem 2 (-0,5114), t45. Přiblížení ke stimulu 2 (-0,5115) a t52. Opuštění arény (-0,53804). RD1 tedy nejspíše souvisí s mírou pasivity a motivace jedince pouštět se do konfliktu vyvolaného závažnější potravní kompeticí (přítomnost stimulu 2 – misky v rohu arény) v agonistické interakci.

**Druhá RD osa (RD2)** je nejvíce korelována s prvkem přítomným u dominantního tance, tedy s t14. Klopení ocasu (0,4434) a pravděpodobně tak poukazuje na individuální variabilitu pro zvýraznění dominance využitím tohoto prvku agonistického chování.

**Třetí RD osa (RD3)** vypovídá o podílu individuální variability sycené behaviorální prvkem t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1 (-0,5551), zřejmě svědčícím o míře pasivity a ochotě samce pouštět se do konfliktu, jelikož bod umístění stimulu 1 se nachází uprostřed arény. Pokud samec na tomto místě delší dobu setrval, mohlo se jednat o pasivní prosazování dominance ve významném bodě arény.





**Graf 10. RDA pro hlavní gradienty individuální variability v agonistických interakcích samců.** Hlavní gradienty individuální variability v rámci první RD osy (RD1) jsou nejvíce syceny prvky svědčícími o individuální motivovanosti pouštět se do konfliktu v dané interakci především v kontextu přítomnosti misky s potravou v rohu arény (t0. Délka testu, t1. Chůze, t19. Odpočinek v rohu arény, t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény, t44. Přímá interakce se stimulem 2, t45. Přiblížení ke stimulu 2 a t52. Opuštění arény). Druhá RD osa (RD2) ukazuje individuální variabilitu pro zvýraznění dominance klopením ocasu (t14) během dominantního tance.

## Výsledky první RDA pro samice – sdílená variabilita

**První RDA pro samice**, ve které se analyzovaly **podmínky interakce** (charakteristiky jedince vůči charakteristikám soupeře) jako vysvětlující proměnné a jednotlivé prvky chování jako soubor vysvětlovaných proměnných, extrahovala 40 os RD, tedy možných gradientů variability, celkově vysvětlujících 23,85% variability. Nejvíce variability však u samic vysvětlují pouze první dvě RD osy (RD1 12,39 % a RD2 7,53%). Procento variability vysvětlené dalšími faktory klesá pod jedno procento a též hodnota vlastních čísel (angl. „*eigenvalues*“) řádově klesá (viz Tabulka 3). Smysluplně interpretovatelné proto byly první dvě RD osy.

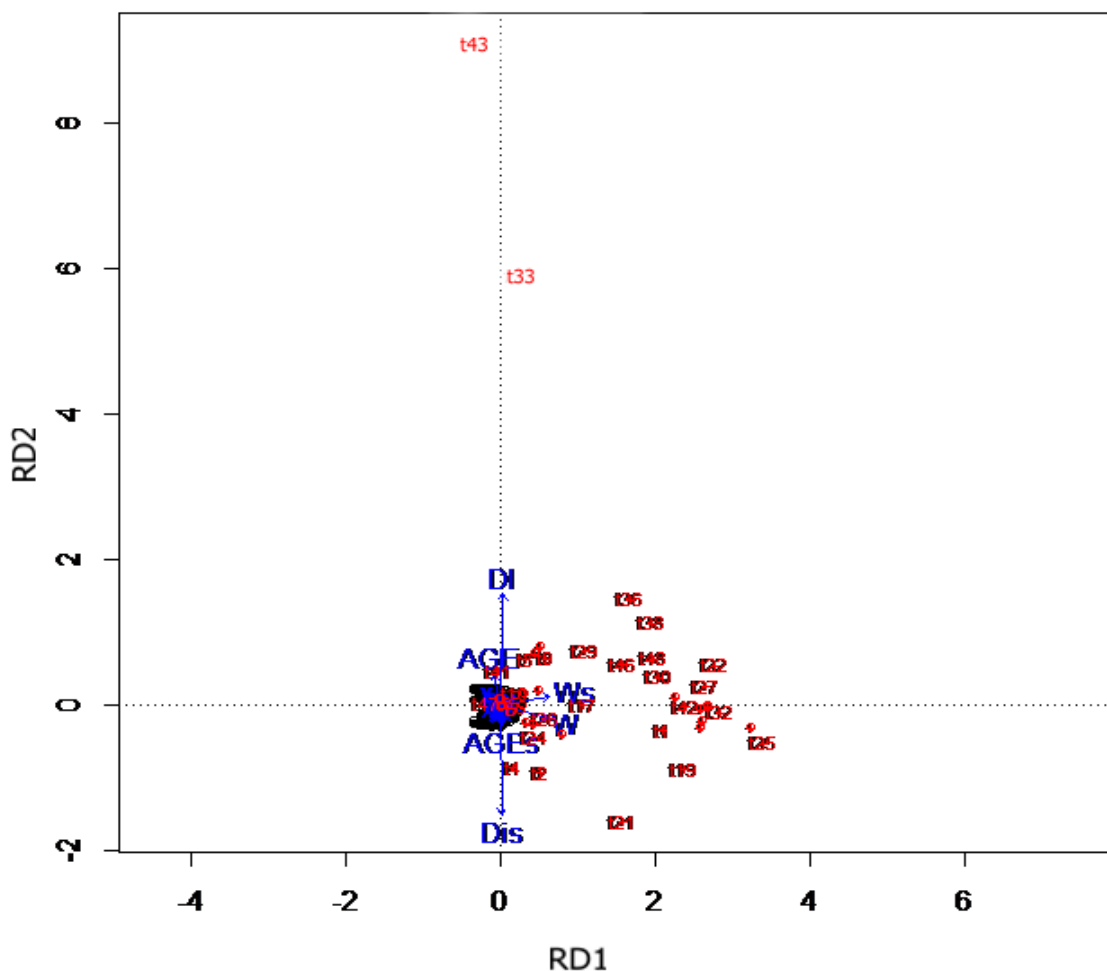
**První RD osu (RD1)** nejvíce korelovaly tyto behaviorální prvky: t0. Délka testu (-0,9437), t1. Chůze (-0,7326), t19. Odpočinek v rohu arény (0,8342), t21. Odpočinek u východu z arény (0,5529), t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1 (0,9688), t23. Odpočinek v bodě umístění stimulu 2 (0,7897), t27. Explorace neutrálního prostoru arény (0,9301), t30. Explorace stimulu 2 (0,7206), t32. Umístění stimulu 1 do arény (1,0009), t34. Přímá interakce se stimulem 1 (0,9055), t35. Přiblížení ke stimulu 1 (0,9055), t36. Potrava individuálně (stimul 1) (0,5867), t38. Zabrání stimulu 1 (0,6832), t42. Umístění stimulu 2 do arény (0,843004), t44. Přímá interakce se stimulem 2 (0,9069), t45. Přiblížení ke stimulu 2 (0,9034), t46. Potrava individuálně (stimul 2) (0,5529), t48. Zabrání stimulu 2 (0,6935) a t52. Opuštění arény (0,94103). RD1 tak výrazně souvisí s mírou pasivity a explorační a poukazuje na důležitost přítomnosti jednotlivých stimulů a dominancí nad nimi pro vyřešení nastalé potravní kompetice, jež se u samic ukázaly jako nejvýraznější prvky rozhodující o vítězství v dané interakci.

**Druhá RD osa (RD2)** nejvíce koreluje s těmito prvky chování: t21. Odpočinek u východu z arény (-0,4362), t36. Potrava individuálně (stimul 1) (0,40196); RD2 tak zřejmě ukazuje na motivaci samic pouštět se do kompetice o předložený potravní zdroj.

**S třetí RD osou (RD3)**, u které však procento vysvětlované variability v rámci první RDA u samic klesá pod jedno procento (0,83%), je nejvíce spojen agonistický prvek t37. Potrava společně (stimul 1) (0,4964), kde by RD3 mohla naznačovat zdánlivou vyrovnanost mezi soupeřícími samicemi a jejich obdobným dominantním rankem.

Sekvenční "Type I" ANOVA (počet permutací = 999) potvrdila efekt dominantního indexu fokální samice (DI) ( $F_{1,1311} = 55,0598$ ,  $p = 0,005$ ), soupeřčina věku (AGEs) ( $F_{1,1311} = 9,9383$ ,  $p = 0,005$ ) a váhy (Ws) ( $F_{1,1311} = 8,9142$ ,  $p = 0,005$ ), i věku fokální samice (AGE) ( $F_{1,1311} = 9,9383$ ,  $p = 0,005$ ). Dále průkazně vyšel vliv dominantního indexu soupeřky

(DIs) ( $F_{3,1309} = 7,3329$ ,  $p = 0,005$ ) a její identity (DIs) ( $F_{1,1311} = 7,0114$ ,  $p = 0,005$ ) a také vlastní váhy fokální samice (W) ( $F_{1,1311} = 6,808$ ,  $p = 0,005$ ) na soubor behaviorálních proměnných popisujících agonistickou interakci (viz Tabulka 1). Vzájemnou provázanost faktorů popisujících existující gradienty sdílené variability u samic znázorňuje Graf 11, poukazující na to, že pro samičí agonistické interakce je klíčové, jak zkušené holubice proti sobě stojí, jelikož vlastní dominantní index (DI) a věk (AGE) fokální samice negativně koreluje s dominantním indexem (DIs) a věkem (AGEs) soupeřky.



**Graf 11. RDA pro hlavní gradienty sdílené variability agonistické interakce pro samice.**

Vzájemný vztah hlavních vysvětlujících proměnných ukázal, že pro interakci u samic je rozhodující, jak zkušené holubice proti sobě stojí, jelikož vlastní dominantní index (DI) a věk (AGE) fokální samice jsou negativně zkorelované s dominantním indexem (DIs) a věkem (AGEs) soupeřky. Naopak vlastní váha fokální samice (W) je v korelaci s hmotností soupeřící holubice (Ws). RD osa (RD1) souvisí především s prvky celkově popisujícími délku střetu (t0) a celkovou motivovanost samice během něj, aktivitu vůči pasivitě, jako jsou t1. Chůze, t19. Odpočinek v rohu arény, t21. Odpočinek u východu z arény, t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1, t23. Odpočinek v bodě umístění stimulu 2, t27. Explorace neutrálního prostoru arény, t30. Explorace stimulu 2 a t52. Opuštění arény, a také výrazným podílem motivovanosti k obhajobě misek s potravou a samotné dominance nad miskami (t32t42. Umístění stimulů do arény, t34./t44. Přímá interakce se stimuly, t35./t45. Přiblížení k jednotlivým stimulům, t36./t46. Potrava individuálně (stimul 1 či 2) a t38./t48. Zabrání stimulu 1 či 2). Druhá osa RDA (RD2) pravděpodobně vypovídá o variabilitě v samotné motivovanosti účastnit se potravní kompetice u předložených misek (t21. Odpočinek u východu z arény. Potrava individuálně (stimul 1)).

## Výsledky druhé RDA pro samice

**Druhá RDA pro samice**, ve které se jako vysvětlující proměnná analyzovala samotná **identita fokální holubice** vůči jednotlivým prvků chování jako souboru vysvětlovaných proměnných pro stanovení podílu individuální variability chování samic v agonistických interakcích, extrahovala 33 os RD a ukázala, že individualitou je vysvětleno 15,82% z celkové variability. Největší podíl individuální variability byl v případě samic zjištěn u prvních čtyř RD os (RD1 5,63%, RD2 4,03%, RD3 1,75 % a RD4 1,04%). Sekvenční "Type I" ANOVA (počet permutací = 999) potvrdila průkaznost celkového modelu pro podíl individuální variability v agonistických interakcích samic ( $F_{2,1310} = 7,2792$ ,  $p = 0,001$ ).

V případě **první RD osy (RD1)** individuální variabilitu nejvíce sytí následující prvky agonistického chování: t0. Délka testu (-0,5186), t20. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,5354), t22. Odpočinek v bodě umístění stimulu 1 (-0,5198), t25. Čištění (-0,6533), t27. Explorace neutrálního prostoru arény (-0,6623), t30. Explorace stimulu 2 (-0,5573), t32. Umístění stimulu 1 do arény (-0,6175), t33. Pořadí oponentů v přístupu ke stimulu 1 (-0,8213) a t52. Opuštění arény (-0,5193). RD1 tak zřejmě odpovídá individuální variabilitě v míře pasivity a explorace, ale také zájmu fokální samice o jednotlivé misky, zejména o misku umístěnou doprostřed arény.

**Druhá RD osa (RD2)** je nejvíce korelována s odpočinkem v neutrálním prostoru arény (t27) (-0,5201), což může naznačovat, že samice pasivně vyčkávala, jak se konflikt bude dál vyvíjet.

Individualita v rámci **třetí RD osa (RD3)** je výrazně sycena behaviorálním prvkem t19. Odpočinek v rohu arény (-0,7850003), poukazujíc na submisivitu samice, která se zdržováním v rohu arény vyhýbá přímému konfliktu s druhou samicí.

Podíl individuálního chování samic se v určité míře ukázal i v korelaci se **čtvrtou RD osou (RD4)**, kterou nejvíce sytí prvky t21. Odpočinek u východu z arény (0,5084) a t27. Odpočinek v neutrálním prostoru arény (-0,6324), kdy se projevuje spíše pasivita a submisivita fokální samice.

**Tabulka 4. Souhrnná tabulka pro výsledky redundanční analýzy (RDA).** Hlavní gradienty sdílené a individuální variability (RD osy), vysvětlující dané procento variability v agonistických interakcích samců a samic. Procento sdílené variability vysvětlené dalšími faktory klesá pod jedno procento, i hodnota vlastních čísel („*eigenvalues*“) řádově klesá.

	<b>Podmínky interakce (samci)</b>	<b>Podmínky interakce (samice)</b>	<b>Identita samců</b>	<b>Identita samic</b>
<b>% Vysvětlovaných</b>				
% Sdílené variability	16,14%	23,85%	14,21%	15,82%
Počet RD os	40	40	35	33
RD1	6,83%	12,39%	6,04%	5,63%
RD2	4,3%	7,53%	3,29%	4,03%
RD3	1,3%	0,83%	1,13%	1,75%
RD4	0,96%	0,7%	0,8%	1,04%
<b>Vlastní číslo</b>				
RD1	53,04	163,04	46,94	74,07
RD2	33,37	99,06	25,59	53,01
RD3	9,97	10,87	8,77	23,03
RD4	7,45	9,21	6,19	13,76
<b>ANOVA <i>p</i>-hodnoty</b>				
DI fokálního jedince	0,005	0,005	-	-
Věk fokálního jedince (AGE)	0,005	0,005	-	-
Váha fokálního jedince (W)	0,005	0,005	-	-
Identita soupeře (IDs)	0,005	0,005	-	-
Věk soupeře (AGEs)	0,005	0,005	-	-
DI soupeře (DIs)	0,010	0,005	-	-

## 6.2. Individuální chování v nesociálním kontextu

Hodnocené projevy exploračního chování v testech nového prostředí (NET) a míry neofobie v testech neofobie (NOT) a jejich vybrané charakteristiky (viz Tabulka 2), které neměly rozdělení blízké normálnímu, byly vhodně transformovány a znormalizovány (viz podkapitola 6.6.). Ukázalo se však, že řada proměnných vykazovala i po transformaci nenormální rozdělení. Do souhrnné analýzy pomocí PCA byly proto zahrnuty jen ty proměnné, rozdělením blízké normálu (viz Grafy 12 a 13 dále).

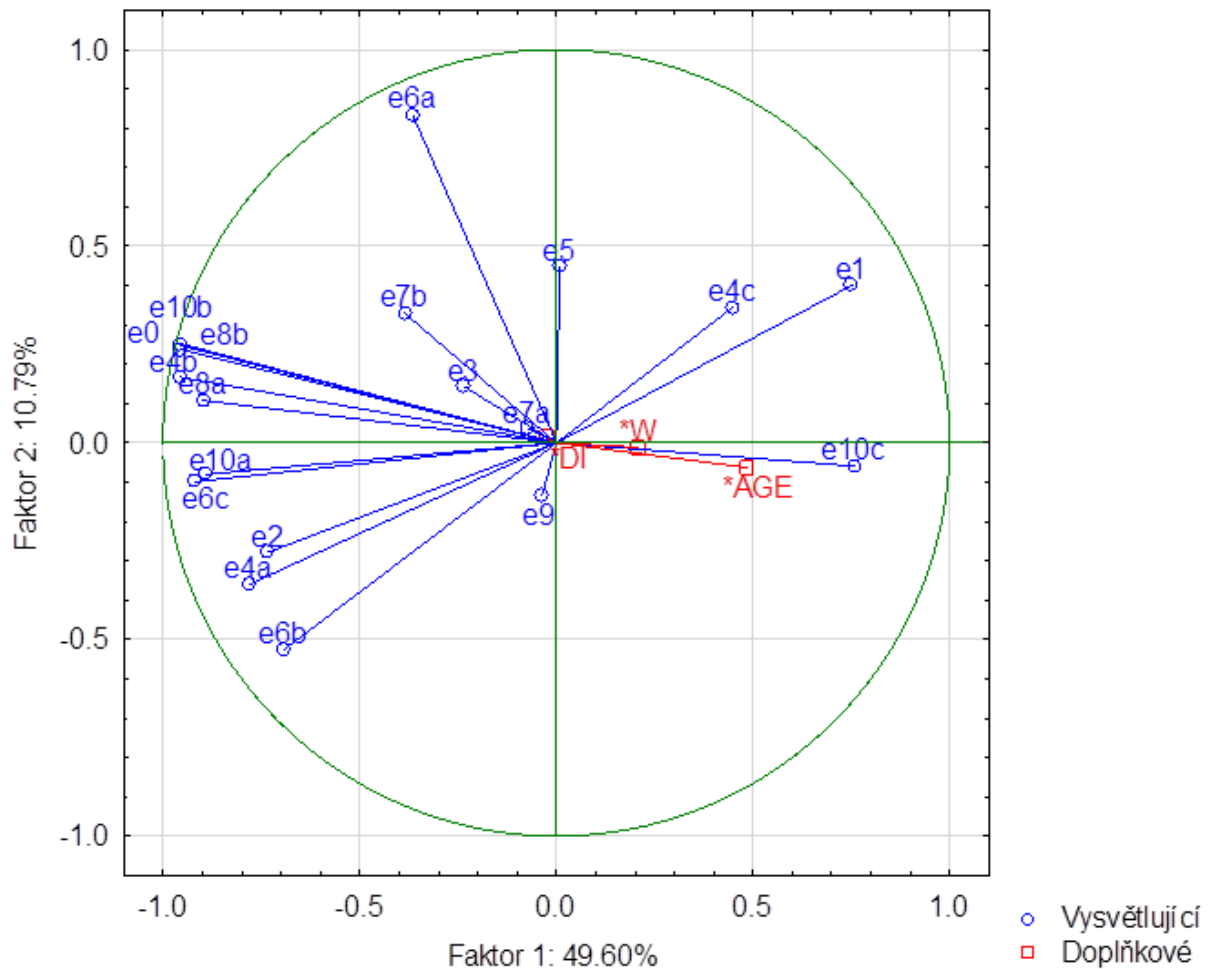
### 6.2.1. PCA – souhrnná analýza exploračního chování v testech nového prostředí (NETbox a NETklec)

Souhrnná analýza exploračního chování pomocí PCA ukázala na existenci dvou hlavních PC os, tj. dvou hlavních gradientů variability, a následně ověřila jejich korelaci se zvolenými projevy individuálního exploračního chování v nesociálním kontextu (viz Graf 13 dále).

**Faktor 1 (PC1.NET)** vysvětlující 49,6% variability je výrazně korelován s **projevy aktivního zájmu o prezentované objekty**, kterými jsou e4a. Latence explorace prvního z objektů zájmu (-0,7824), e4b. Latence explorace posledního z objektů zájmu (-0,9567), e4c. Procentuální zastoupení času stráveného explorací předložených objektů (0,4481), e6b. Latence přiblížení k prvnímu z objektů zájmu (-0,6927), e6c. Latence přiblížení k poslednímu z objektů zájmu (-0,9188), e8a. Latence ozobávání prvního z objektů zájmu (-0,8984), e8b. Latence ozobávání posledního z objektů zájmu (-0,9571), e10a. Latence konzumace potravy z prvního objektu zájmu (-0,8934), e10b. Latence konzumace potravy z posledního objektu zájmu (-0,9566) a e10c. Procentuální zastoupení času stráveného konzumací potravy z předložených objektů (0,7568). Dále je tato osa významně sycena **prvky souvisejícími s motivovaností jedince k prozkoumání prostoru ve vztahu k celkovému času potřebnému na úspěšnou exploraci nového prostředí**: e0. Délka testu (-0,9565), e1. Chůze (0,7511) a e2. Odpočinek v zájmovém prostoru experimentálního prostředí (-0,7343).

**Faktor 2 (druhá PC osa)** zachycující 10,79% variability je sycen **prvky primárního zájmu o prezentované objekty** (e6a. Frekvence přiblížení ke všem objektům zájmu (0,8343), e6b. Latence přiblížení k prvnímu z objektů zájmu (-0,5255)) a **projevy aktivní explorace neznámého prostředí** (e5. Explorace zájmového prostoru experimentálního prostředí (0,4491)).

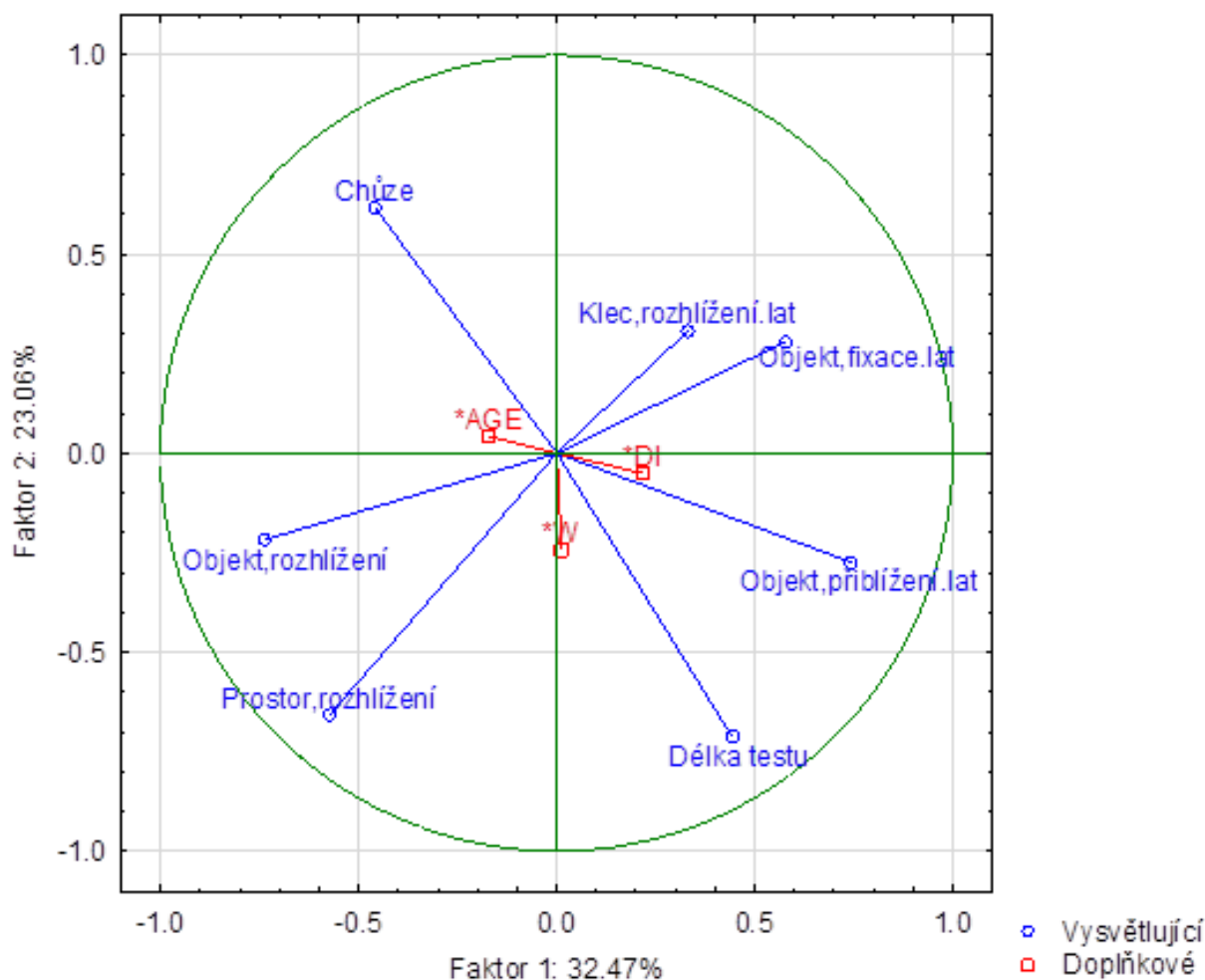
Za zjištěnou variabilitou exploračního chování tak stojí spíše samotný zájem jedince o prezentované objekty s potravou, které měly ho stimulovat k aktivnímu prozkoumávání neznámého prostředí, než samotná míra pasivní a aktivní explorační.



**Graf 12. PCA pro prvky individuálního exploračního chování v testech nového prostředí.**

Faktor 1 (vysvětlující 49,6% variability) je sycen prvky aktivního zájmu o prezentované objekty a s nimi související motivovaností jedince k aktivní exploraci neznámého prostředí. Prezentované objekty ho totiž měly stimulovat k aktivní exploraci neznámého prostředí. Faktor 2 (vysvětlující 10,79% variability) pak významně koreluje s prvky primárního zájmu o prezentované objekty s potravou a do jisté míry i s prvky aktivní explorační neznámého prostředí. Kódy jednotlivých behaviorálních proměnných viz Tabulka 2.





**Graf 13. PCA pro prvky individuálního exploračního chování v testech nového prostředí.**

Faktor 1 (vysvětlující 32,47% variability) je korelován samotnými projevy míry neofobie, jakými jsou Latence fixace a přiblížení k neznámému objektu (NO) a Pasivní explorace čili rozhlížení u NO a v zájmovém prostoru klece, a vypovídá o variabilitě v zájmu a nezájmu o prezentovaný NO.

### 6.2.3. PCA – souhrnná analýza individuálního chování v testech neofobie (NOT1 a NOT2)

Souhrnná analýza individuálního chování pozorovaného v testech neofobie pomocí PCA prokázala existenci pouze jedné hlavní PC osy, tj. jednoho hlavního gradientu variability, a následně ověřila její korelaci se zvolenými individuálními projevy neofobie v nesociálním kontextu (viz Graf 13 výše).

**Faktor 1 (PC1.NOT)** vysvětlující 32,47% variability je výrazně sycen vlastními projevy míry neofobie, jimiž jsou Pasivní explorace zájmového prostoru klece (-0,5735),

Latence fixace NO (0,5757), Latence přiblížení k neznámému objektu (NO) (0,7436) a Pasivní explorace u NO (-0,7375). Souhrnně tedy tato osa vysvětluje variabilitu v zájmu a nezájmu o neznámý objekt.

#### 6.2.4. Statistické modely pro individuální variabilitu v nesociálním kontextu

Plný lineární model se smíšeným efektem („*Linear Mixed-Effects Model*“) sledoval vliv pohlaví, věku, váhy a dominantního indexu jedince (AGE, W a DI) na spojující vysvětlovanou behaviorální proměnnou, jež nejlépe postihovala variabilitu v rámci hlavních PC os, stanovených pomocí souhrnné PCA pro jednotlivé typy personalitních testů (NET a NOT). Za onu proměnnou byla zvolena **latence přiblížení se k objektu** (v případě NET tedy e6b. Latence přiblížení k prvnímu z objektů zájmu, u NOT pak Latence přiblížení k NO), jež jako jediná korelovala s Faktorem 1 (-0,6927) i s Faktorem 2 (-0,5255) vysvětlujícími variabilitu exploračního chování v NET, zároveň tak významně sytila jedinou hlavní PC osu, vysvětlující variabilitu v NOT (0,7436). Do redukovaného finálního modelu pro spojující vysvětlovanou proměnnou a její variabilitu v NET a NOT byly zahrnuty pouze charakteristiky jedince (faktory) se signifikantním efektem. Identita jedince (ID) byla v modelu označena jako náhodný faktor.

Redukovaný model ukázal, že variabilita ve spojující proměnné v rámci NET byla signifikantně ovlivněna pouze věkem, ve kterém jedinci vstupovali do jednotlivých exploračních testů (ANOVA, metoda ML,  $F_{1,60} = 19,01$ ,  $p = 0,0001$ ), který negativně koreloval se spojující proměnnou (metoda REML,  $value = -0,4276$ ,  $df = 60$ ,  $t = -3,6373$ ,  $p = 0,0005$ ). Čím mladší jedinec vstoupil do testu, tím déle mu trvalo, než se odhodlal přiblížit k prvnímu objektu zájmu v NET, tj. k první misce či prvnímu krmítku.

Redukovaný model pro variabilitu ve spojující vysvětlované proměnné, projevující se také v testech neofobie (NOT), ukázal na signifikantní vliv věku (AGE) ( $F_{1,60} = 5,58$ ,  $p = 0,0214$ ) a váhy (W) jedince ( $F_{1,60} = 6,33$ ,  $p = 0,0146$ ) na onu proměnnou. Čím byl jedinec mladší, tím delší byla jeho latence přiblížení k neznámému objektu (NO) ( $value = -0,5086$ ,  $df = 60$ ,  $t = -2,8856$ ,  $p = 0,0054$ ), čím byl jedinec těžší, tím méně byl motivován přiblížit se k neznámému objektu s potravou, a latence tedy byla tím delší ( $value = 0,0015$ ,  $df = 60$ ,  $t = 2,2612$ ,  $p = 0,0274$ ).

Z redukovaného modelu pro vysvětlovanou proměnnou spojující jednotlivé personalitní testy byla pomocí funkce *ranef* v programu R stanovena **jednotná závislá hodnota (Ranef.NET a Ranef.NOT)** pro rozdíl mezi předpokládanou průměrnou hodnotou, odpovědí, zvolené spojující vysvětlované proměnné v rámci testované skupiny a reakcí každého jedince, tedy faktor ukazující, jak mnoho se daný jedinec liší od ostatních v latenci přiblížení se k prvnímu z objektů zájmu. Tato závislá hodnota byla dále použita dále v analýzách individuálního chování v sociálním a nesociálním kontextu ve vztahu k poměru melaninového zbarvení a postavení jedince ve sledované skupině.

### **6.2.5. Výpočet opakovatelnosti z vybraných informativních a nezkorelovaných prvků individuálního chování v nesociálním kontextu**

Vzhledem ke zjištění, že data získaná analýzou behaviorálních projevů v exploračních testech nového prostředí a testech neofobie vykazovala i po transformaci nenormální rozdělení, bylo pro výpočet opakovatelnosti využito Spearmanova korelačního koeficientu ( $r$ ) získaného neparametrickou korelací, provedenou v programu STATISTICA, vhodnou pro stanovení opakovatelnosti ze dvou pozorování shodného typu testu (shrnutí v Žampachová, 2015).

U testů nového prostředí (NET) byla signifikantně prokázána opakovatelnost pouze u proměnné Pasivní explorace u východu ( $r = 0,311$ ,  $p < 0,05$ ) a Celkové frekvence fixace všech objektů zájmu ( $r = 0,389$ ,  $p < 0,05$ ). U proměnných sytících hlavní PC osy, tj. u informativních prvků (viz Graf 12), byla nalezena hodnota  $r \geq 0,2$  pouze u e3. Čištění ( $r = -0,35$ ) a e10a. Latence konzumace potravy z prvního zájmového objektu ( $r = 0,211$ ). V obou případech vyšla ale jako nesignifikantní (viz Tabulka 5). Je proto pravděpodobné, že hodnocené projevy exploračního chování (viz Tabulka 2) nejsou konzistentní, a nelze je proto srovnávat napříč tak odlišnými prostředími, jako jsou umělé prostředí Skinnerova boxu a prostředí experimentální klece, evokující přirozené podmínky v chovu.

Opakovatelnost informativních prvků sytících hlavní PC osu (Faktor 1) vysvětlující variabilitu v testech neofobie (viz Graf 13) vyšla průkazně pro spojující vysvětlovanou proměnnou (viz podkapitola 7.4.2. výše) Latence přiblížení se k objektu zájmu (NO) ( $r = 0,307$ ,  $p < 0,05$ ), dále pak jen pro Pasivní exploraci u NO ( $r = 0,418$ ,  $p < 0,05$ ), ostatní informativní prvky (Délka testu, Chůze a Latence fixace NO) vyšly s nesignifikantní opakovatelností (viz Tabulka 6 dále). Ukázalo se však, že řada prvků nekorelujících s hlavní PC osou vykazovala

průkaznou opakovatelnost. Jednalo se zejména o prvky související s přímou interakcí s neznámým objektem (NO) (Latence a procentuální zastoupení času stráveného explorací NO a jeho ozobáváním) či o prvek Pasivní explorace u NO, kdy jedinec setrval v jeho těsné blízkosti, mohl do něj snadno nahlédnout shora přes okraj a odhodlat se ke konzumaci potravy (viz Tabulka 6 dále). Samotný prvek Latence konzumace potravy shora se také ukázal jako opakovatelný ( $r = 0,317$ ,  $p < 0,05$ ).

**Tabulka 5. Opakovatelnost vybraných projevů exploračního chování v testech nového prostředí, vypočtená ze Spearmanova korelačního koeficientu neparametrickou korelací.**

Závislá proměnná	Spearmanův korelační koeficient (r)	Signifikance (p)
<b>Testy nového prostředí (NETbox a NETklec)</b>		
Faktor 1	0,185	NS (nesignifikantní)
Faktor 2	0,156	NS
Délka testu (e0)	0,173	NS
Chůze (e1)	0,156	NS
Odpočinek v aktivním prostoru (e2)	-0,006	NS
Zamrznutí v aktivním prostoru	0,104	NS
Čištění (e3)	<b>-0,35</b>	NS
Latence explorace prvního z objektů zájmu (e4a)	0,173	NS
Latence explorace posledního z objektů zájmu (e4b)	0,189	NS
Procentuální zastoupení času stráveného explorací všech zájmových objektů (e4c)	-0,049	NS
Aktivní explorace aktivního prostoru (e5)	0,18	NS
Pasivní explorace v aktivním prostoru (e9)	0,196	NS
Pasivní explorace u východu (e9)	<b>0,311</b>	< 0,05
Celková frekvence fixace všech objektů zájmu	<b>0,389</b>	< 0,05
Latence fixace prvního z objektů zájmu (e7a)	0,015	NS
Latence fixace posledního z objektů zájmu (e7b)	-0,198	NS
Celková frekvence přiblížení ke všem objektům zájmu (e6a)	0,096	NS
Latence přiblížení k prvnímu z objektů zájmu (e6b)	0,015	NS
Latence přiblížení k poslednímu z objektů zájmu (e6c)	0,198	NS
Latence ozobávání prvního z objektů zájmu (e8a)	0,103	NS
Latence ozobávání posledního z objektů zájmu (e8b)	0,183	NS
Latence konzumace potravy z prvního objektu zájmu (e10a)	<b>0,218</b>	NS
Latence konzumace potravy z posledního objektu zájmu (e10b)	0,17	NS
Procentuální zastoupení času stráveného konzumací potravy (e10c)	0,122	NS

Tabulka 6. *Opakovatelnost vybraných projevů individuálního chování v testech neofobie, vypočtená ze Spearmanova korelačního koeficientu neparametrickou korelací.*

Závislá proměnná	Spearmanův korelační koeficient (r)	Signifikance (p)
<b>Testy neofobie (NOT1 a NOT2)</b>		
<b>Faktor 1</b>	<b>0,25</b>	< 0,05
<b>Délka testu</b>	0,003	NS
<b>Rozhodující interakce</b>	<b>0,33</b>	< 0,05
<b>Chůze</b>	0,172	NS
<b>Odpočinek v aktivním prostoru</b>	<b>0,27</b>	< 0,05
<b>Zamrznutí v zájmovém prostoru</b>	<b>0,225</b>	NS
<b>Čištění</b>	0,08	NS
<b>Latence explorace NO</b>	<b>0,373</b>	< 0,05
<b>Procentuální zastoupení času stráveného explorací NO</b>	<b>0,402</b>	< 0,05
<b>Aktivní explorace prostoru experimentální klece</b>	<b>0,249</b>	< 0,05
<b>Latence pasivní explorace prostoru experimentální klece</b>	0,035	NS
<b>Procentuální zastoupení času celkově stráveného pasivní explorací aktivního prostoru (v prostotu klece i u NO)</b>	0,086	NS
<b>Pasivní explorace u NO</b>	<b>0,418</b>	< 0,05
<b>Pasivní explorace u východu</b>	0,025	NS
<b>Frekvence fixace NO</b>	<b>0,233</b>	NS
<b>Latence fixace NO</b>	-0,061	NS
<b>Frekvence přiblížení k NO</b>	<b>0,231</b>	NS
<b>Latence přiblížení k NO</b>	<b>0,307</b>	< 0,05
<b>Latence ozobávání prvního z objektů zájmu</b>	0,103	NS
<b>Procentuální zastoupení času stráveného ozobáváním NO</b>	<b>0,372</b>	< 0,05
<b>Latence konzumace potravy shora</b>	<b>0,317</b>	< 0,05
<b>Latence konzumace potravy otvorem</b>	-0,027	NS
<b>Procentuální zastoupení času celkově stráveného konzumací potravy z NO</b>	0,059	NS

### 6.3. Postavení jedince ve skupině ve vztahu k individuálnímu chování v sociálním a nesociální kontextu a poměru melaninového zbarvení

Pro celkovou analýzu postavení jedince ve skupině ve vztahu k individuálnímu chování v sociálním a nesociální kontextu a poměru melaninového zbarvení bylo použito několik dílčích metod, kdy bylo nejprve nutné zjistit, zda zjištěné hlavní gradienty individuální variability spolu ve vypovídající míře souvisejí a mohou dokládat existenci konzistentního behaviorálního syndromu (personality). Následně byly tyto gradienty variability zanalyzovány ve vztahu k postavení jedince ve skupině, aby se zjistilo, jakou roli vlastně hraje samotná individualita při ustanovování sociální hierarchie a jak se v celkové variabilitě ve skupině projevuje variabilita v melaninovém zbarvení peří, zda a jakou měrou ovlivňuje samotné sociální postavení jedince a zda se tato fyziologicky podmíněná variabilita nějakým způsobem odráží ve variabilitě konzistentních behaviorálních projevů v sociálním a nesociálním kontextu, za předpokladu, že byla doložena existence konzistentních projevů personality.

#### 6.3.1. Analýza individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu

Aby bylo možné stanovit jednotlivé osy personality a zjistit, zda lze u testovaného druhu hovořit o přítomnosti behaviorálního syndromu, bylo potřeba ověřit, jestli a jak spolu korelují výsledky jednotlivých personalitních testů. Vstupními hodnotami pro následující analýzy celkové individuální variability (parametrická a neparametrická korelace, faktorová analýza) proto byly zvoleny individuální markery výkonnosti v jednotlivých personalitních testech (**hodnota ranef pro NET a NOT, PC1.NETbox, PC1.NETklec, PC2.NETbox, PC1NETklec, PC1.NOT1 a PC1.NOT2**) a agonistických interakcích (**RD1, RD2 a RD3**) pro vybraných vzorek 35 holubů (19 samic a 16 samců), kteří prošli všemi personalitními testy a jejichž sociální postavení ve skupině bylo hodnoceno v rámci obou období testování hierarchie.

**Parametrická i neparametrická korelace** sice ukázaly, že spolu úzce souvisí jednotlivé individuální markery výkonnosti ( $p < 0,05$ ), ale vždy jen v rámci testů samotných (viz Přílohy), signifikantní korelace se v obou případech prokázala pouze ve vztahu mezi PC2.NETklec a PC1.NOT2 (parametrická korelace:  $N = 35, r = 0,3807, p < 0,05$ ; neparametrické korelace:  $N = 35, r = 0,40896, p < 0,05$ ), u neparametrické korelace vyšel ještě signifikantní vztah RD2 a NOT2.PC1 ( $N = 35, r = 0,0355, p < 0,05$ ).

Finální **faktorová analýza** sice ukázala na existenci tří faktorů vysvětlujících hlavní gradienty v rámci celkové individuální variability, ale vždy byly tyto gradienty syceny jen jedním ze zvolených markerů výkonnosti, charakterizujícími jeden test (RD1, RD2, RD3 nebo Ranef pro NET nebo Ranef pro NOT) (viz Tabulka 7), nikdy nedošlo k tomu, že by individuální markery výkonnosti z různých testů tvořily společný gradient variability, a proto nelze uvažovat o působení společných obecných faktorů, stojících za existujícími gradienty variability. Existence behaviorálního syndromu jako setu konzistentně zkorelovaných individuálních charakteristik nebyla tedy celkovou faktorovou analýzou potvrzena.

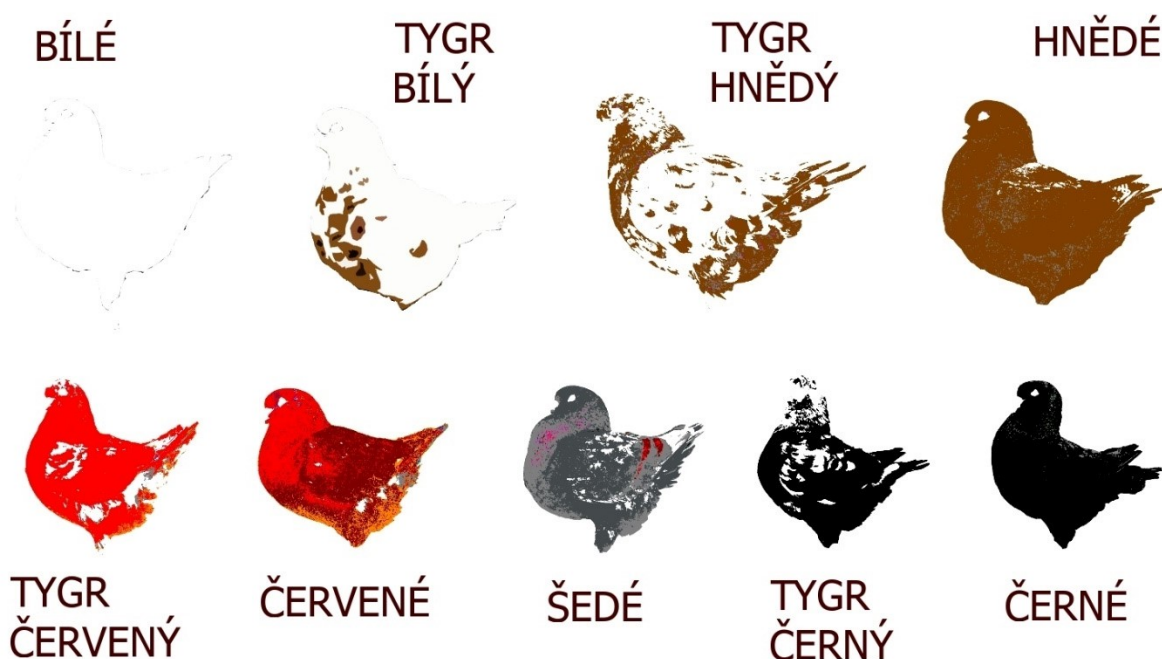
**Tabulka 7. Výsledky faktorové analýzy zvolených markerů individuální výkonnosti v sociálním (RD1, RD2 a RD3) a nesociálním kontextu (Ranef.NET a Ranef.NOT).**

	<b>Faktor 1</b>	<b>Faktor 2</b>	<b>Faktor 3</b>
<b>RD1</b>	<b>0,8262</b>	0,0723	0,0508
<b>RD2</b>	0,0795	-0,5401	0,6754
<b>RD3</b>	-0,6992	0,0211	0,1334
<b>Ranef.NET</b>	-0,13997	0,2139	<b>0,83096</b>
<b>Ranef.NOT</b>	-0,0713	<b>-0,9062</b>	-0,0936
<b>Vlastní číslo</b>	1,2024	1,1643	1,1758
<b>Vysvětlená variabilita</b>	0,2405	0,2329	0,2352

Vzhledem k neexistující provázanosti jednotlivých markerů výkonnosti nelze též hovořit o existenci jednotlivých os personality, jenž by spolu utvářely konzistentní a opakovatelnou individuální variabilitu v behaviorálních projevech v sociálním a nesociálním kontextu. Jinými slovy, nepotvrdila se existence behaviorálního syndromu, také jinými autory nazýván jako strukturální konzistence.

### 6.3.3. Stanovení individuálního poměru melaninového zbarvení

Výsledky analýzy individuálního poměru melaninové zbarvení upravených fotografií plochy peří jsou uvedeny pro jednotlivé ptáky v Příloze v tabulce spolu s ostatními charakteristikami hodnocených holubů v obou obdobích testování hierarchie a všech personalitních testech (ID, AGE, W, DI.H16, DI.H17, ranef.NET, ranef.NOT, PC1.NETbox, PC1.NETklec, PC2.NETbox, PC1NETklec, PC1.NOT1 a PC1.NOT2).



**Obrázek 17 – 25. Obrazové výstupy z analýzy individuálního poměru melaninové zbarvení upravených fotografií plochy peří pomocí programu Barvocuc 2.0 znázorňující procentuální zastoupení barev pro jednotlivé typy melaninového zbarvení u holuba domácího (*C. livia f. domestica*). Pozn.: Tygr bílý a bílé zbarvení byly vloženy do textu lehce pozměněny, aby byly dostatečně viditelné.**



### 6.3.4. Analýza vlivu poměru melaninového zbarvení na vítězství v agonistické interakci

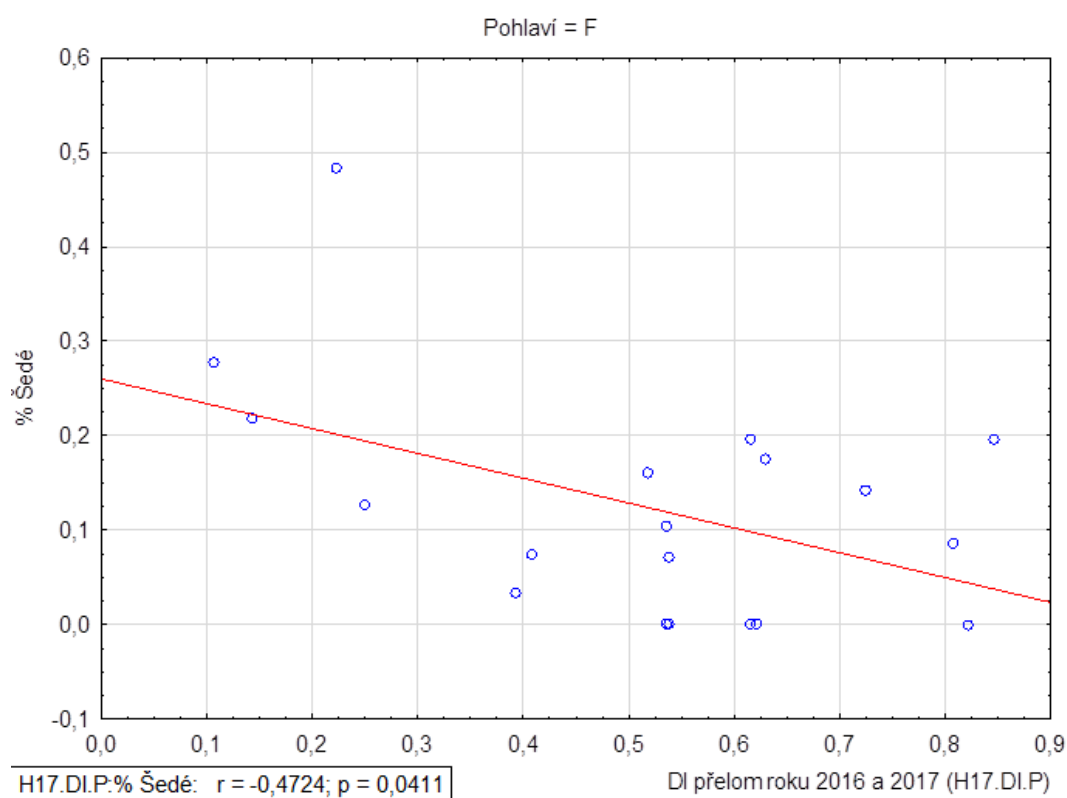
Pro zkoumání vlivu melaninového zbarvení (procentuální zastoupení černé, šedé, červené a hnědé barvy a bílé barvy jako kontroly) na vítězství v agonistické interakci, v tomto případě kódovaném jako 1 – vítězství a 0 – prohra, viz Přílohy – Matice, byla použita regresní analýza s využitím modelu zvaného „*Generalized Estimating Equations*“, vhodným pro data s jiným než normálním rozdělením. Plný model zahrnoval vliv pohlaví, věku (AGE) a dominantního indexu (DI) fokálního jedince, věku (AGEs) a dominantního indexu (DIs) soupeře a procentuálního zastoupení jednotlivých barev ve zbarvení peří fokálního jedince (% Bílé, % Černé, % Šedé, % Červené a % Hnědé) na vítězství v agonistické interakci. Vlastní identita fokálního jedince byla označena jako náhodný faktor. Hodnoceno bylo 63 jedinců (29 samic a 34 samců), kteří zároveň prošli všemi personalitními testy. Do redukovaného finálního modelu pro vítězství v agonistické interakci byly zahrnuty pouze faktory se signifikantním efektem.

Redukovaný model prokázal signifikantní vliv DI (ANOVA, metoda geeGLM,  $df = 1$ ,  $X^2 = 681,57$ ,  $p < 0,001$ ), DIs ( $df = 1$ ,  $X^2 = 335,44$ ,  $p < 0,001$ ) a % Šedé ( $df = 1$ ,  $X^2 = 5,23$ ,  $p < 0,001$ ) na vítězství v interakci. Shrnutí redukovaného modelu také ukázalo, že vyšší dominantní index fokálního jedince podporoval vyšší šanci na vítězství ( $estimate = 6,0088$ ,  $W = 575,593$ ,  $p < 0,001$ ), ale pokud se fokální jedinec setkal se soupeřem vyššího postavení, tím spíše prohrál ( $estimate = -5,8246$ ,  $W = 334,224$ ,  $p < 0,001$ ). Co se týče nejméně průkazného faktoru, % Šedé, podle parametrů modelu lze usuzovat, že čím více byl jedinec zbarven šedou, tím spíše v interakci zvítězil ( $estimate = 0,3159$ ,  $W = 5,232$ ,  $p = 0,0222$ ).

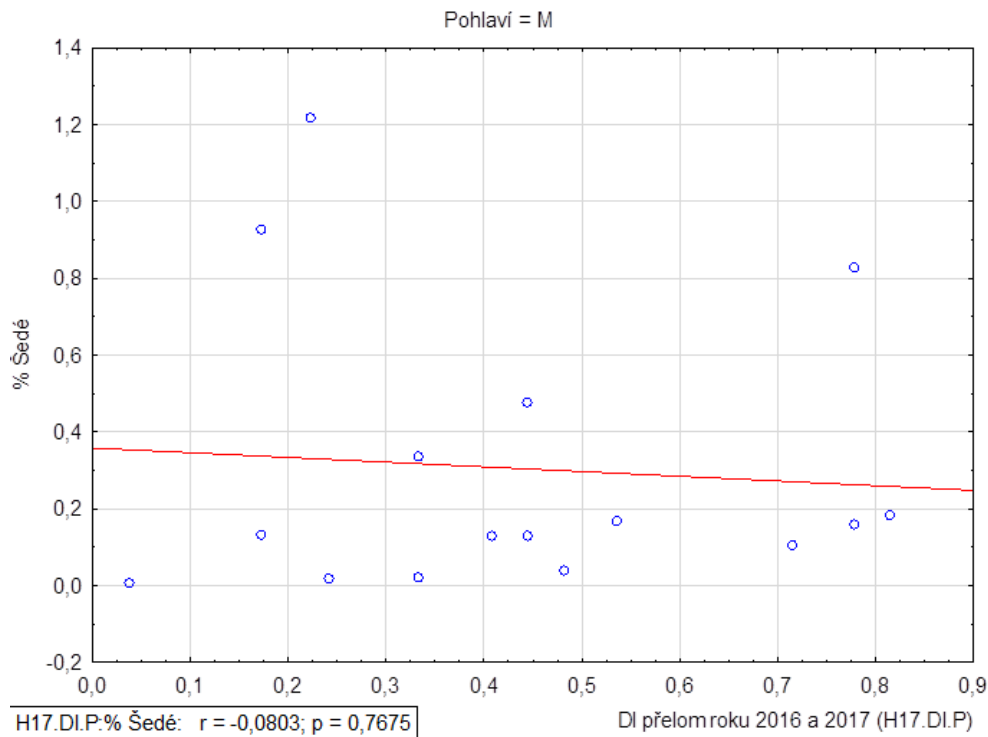
**Spearmanův korelační koeficient** získaný z korelačních matic parametrickou korelací pro analýzu efektu melaninové zbarvení ve vztahu dominantního indexu jedince v rámci jednotlivých období testování sociální hierarchie ukázal na průkazný vliv % Šedé ( $N = 35$ ,  $r = -0,4987$ ,  $p < 0,05$ ) na dominantní postavení ve skupině na přelomu roku 2016 a 2017, kdy čím byl jedinec dominantnější, tím méně byl zbarven šedou, což se negativně projevilo u obou pohlaví. Zjištěná průkazná korelace průměrné barevné sytosti s dominantním postavením na jaře 2016 ( $N = 35$ ,  $r = 0,3851$ ,  $p < 0,05$ ) nejspíše také hovoří pro samotné procentuální zastoupení šedé barvy, s níž úzce koresponduje v souvislosti s výchozím nastavením vyhodnocování barev v programu Barvocuc 2.0. Signifikantní vliv procentuálního zastoupení šedé v celkovém zbarvení peří na dominantní postavení jedince ve skupině prokázal i redukovaný generalizovaný lineární model popsany výše.

**Tabulka 8. Korelační matrice pro Spearmanův korelační koeficient (parametrická korelace) zachycující procentuálního zastoupení barev v celkovém zbarvení peří s dominantní indexem za jednotlivá období testování hierarchie (N = 35).** Signifikantní vliv na postavení jedince ve skupině jedinců testovaných na přelomu 2016 a 2017 se projevil v negativním vztahu u procentuálního zastoupení šedé barvy, kdy čím byl jedinec dominantnější, tím méně byl zbarven došeda (N = 35,  $r = -0,4987$ ,  $p < 0,05$ ).

	% Bílé	% Černé	% Šedé	% Červené	% Hnědé	Průměrná sytost	Průměrná světelnost
<b>DI jaro 2016</b>	0,0717	0,2416	-0,2189	-0,2488	-0,2486	<b>0,3851</b>	-0,0151
<b>DI přelom 2016/2017</b>	0,2798	0,1265	<b>-0,4987</b>	-0,1969	-0,2153	0,2861	0,1339



**Graf 14. Spearmanův korelační koeficient (parametrická korelace) zachycující negativní efekt vlivu procentuálního zastoupení šedé barvy v ploše peří (% Šedé) na dominantní index samic z přelomu roku 2016 a 2017 (N = 19).**



**Graf 15. Spearmanův korelační koeficient (parametrická korelace) zachycující negativní efekt vlivu procentuálního zastoupení šedé barvy v ploše peří (% Šedé) na dominantní index samců z přelomu roku 2016 a 2017 ( $N = 16$ ).**

### **6.3.3. Analýza vlivu poměru melaninového zbarvení na individuální variabilitu chování projevovanou v agonistických interakcích**

**Analýza melaninové zbarvení ve vztahu k jednotlivým individuálním RD osám pro agonistické chování pomocí statistických modelů**

**Plný lineární model** hodnotil jedince, již prošli oběma obdobími testování hierarchie ( $N = 35$ , 19 samic a 16 samců) vzhledem k efektu vlivu pohlaví, dominantního indexu, váhy, věku a poměru melaninového zbarvení peří jedince (% Bílé, % Černé, % Šedé, % Červené a % Hnědé) na jednotlivé RD osy odrážející individuální variabilitu v agonistickém chování. Do vztahu byly dány údaje z testování hierarchie na přelomu roku 2016 a 2017, jelikož tehdy probíhalo i pořizování fotografií zachycujících jak zbarvení jedince, tak jeho kondici. Vlastní

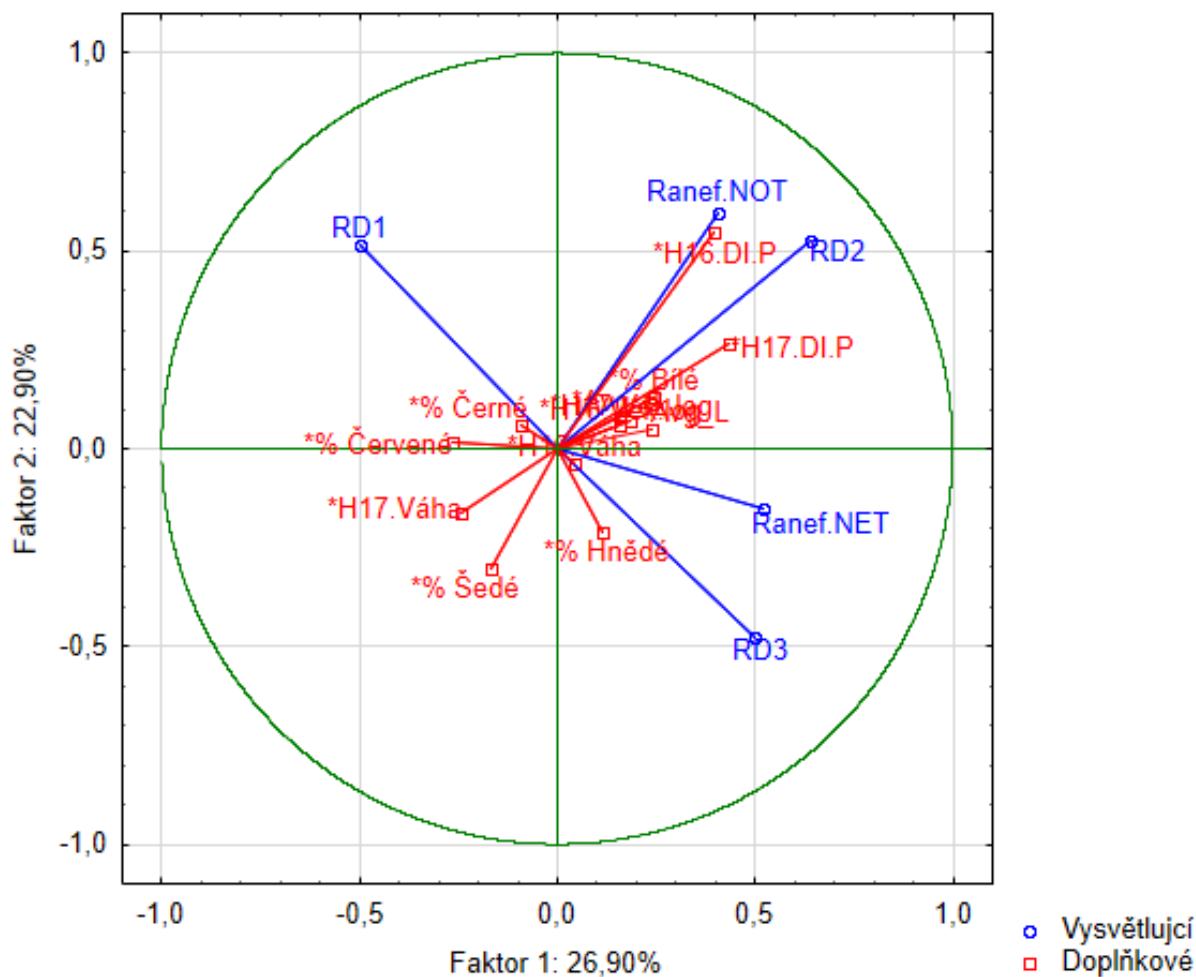
identita jedince byla opět označena jako náhodný faktor. Do redukovaného finálního modelu pro jednotlivé RD osy (RD1, RD2 a RD3) byly zahrnuty pouze faktory se signifikantním efektem.

**Redukovaný lineární model** ukázal na signifikantní vliv věku (ANOVA, metoda LM,  $F_{1,28} = 4,28$ ,  $p < 0,047$ ), % Šedé ( $F_{1,28} = 4,72$ ,  $p = 0,038$ ) a na hladině 0,1 ještě průkazný vliv % Bílé ( $F_{1,28} = 4,07$ ,  $p = 0,053$ ) a % Hnědé ( $F_{1,28} = 4,14$ ,  $p = 0,051$ ) na osu RD1, související s mírou pasivity a explorační a zájmu jedince pouštět se do potravní kompetice v agonistické interakci.

Na RD2 osu vyjadřující celkovou motivovanost jedince pro řešení nastalého konfliktu vyšel dle redukovaného modelu pouze průkazný vliv pohlaví ( $F_{1,31} = 6,24$ ,  $p = 0,01798$ ) a DI jedince ( $F_{1,31} = 28,12$ ,  $p < 0,001$ ), jednotlivé barvy se neprojeví. U osy RD3 související s pasivními projevy dominance a submisivity se naopak ukázal signifikantní vliv pouze procentuálního zastoupení červené barvy ( $F_{1,29} = 5,28$ ,  $p = 0,02897$ ).

### **Analýza melaninového zbarvení ve vztahu k jednotlivým markerům individuální výkonnosti v sociálním a nesociálním kontextu pomocí PCA**

Souhrnná analýza vlivu poměru melaninového zbarvení na individuální variabilitu pomocí PCA sice ukázala na tři hlavní gradienty vysvětlující celkovou variabilitu individuálních projevů výkonnosti v jednotlivých personalitních testech a agonistických interakcích, vliv samotného zbarvení byl však minimální (Faktor 2: % Šedé (-0,3025), Faktor 3: % Černé (-0,3259). Dílčí faktory však ani v této analýze nepotvrdily celkovou konzistentnost behaviorálních projevů v sociálním a nesociálním kontextu (viz Graf XY).



**Graf 16. PCA pro vyhodnocení celkové individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu.** Faktor1 (vysvětlující 26,9% variability) byl sycen projevy výkonnosti v agonistických interakcích (RD1: -0,500686, RD2: 0,639481) a také v testech nového prostředí (Ranef.NOT: 0,522170), Faktor 2 (popisující 22,9% variability) byl zkorelovan s celkovou výkonností v agonistických interakcích (RD1: 0,515325, RD2: 0,523267, RD3: -0,475262) a projevy neofobie v NOT. S Faktorem 3 (nezobrazen, sytící 21,05%) pak souvisela celková výkonnost v osobnostních testech (Ranef.NET: -0,677846, Ranef.NOT: 0,56168). Hodnota vlastních čísel („eigenvalues“) pro jednotlivé faktory byla menší než 1,34.

## 7. Diskuze

Komplexní analýza individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu měla za cíl otestovat souvislost mezi individuálními projevy agonistického chování v dyadických interakcích a individuální variabilitou projevovanou v exploračním chování, měřenou v testech nového prostředí a testech neofobie, a ověřit, zda jsou tyto individuální projevy konzistentní a opakovatelné v čase a tudíž by mohly potvrdit existenci personality (behaviorálního syndromu) u dlouhodobě sledované populace holubu domácích (*C. livia f. domestica*). Následně další analýzy měly ověřit, jak projevovaná individuální variabilita v agonistickém a exploračním chování se odráží v sociálním postavení samců a samic napříč dvěma obdobími testování hierarchie a zda se na výsledné podobě hierarchického uspořádání podílí i fyziologicky podmíněná variabilita melaninového zbarvení.

### 7.1. Projevy agonistického chování v dyadických interakcích při určování dominance

Souhrnná analýza agonistického chování pomocí PCA (Analýza hlavních komponent) prokázala existenci tří hlavních gradientů variability (PC1, PC2 a PC3) agonistického chování, kterou jsou syceny obdobnými projevy u samic i samců, z nichž pak byla vypočítána opakovatelnost a ověřena konzistentnost těchto individuálních projevů napříč dvěma obdobími testování hierarchie. Opakovatelnost vybraných prvků chování (viz Tabulka 5 a 6 byla nenulová, pohybovala se v rozsahu  $r = 0,038$  (t48. Potrava společně – stimul 2) a  $r = 0,555$  (t13. Dominanční tanec), jednalo se tedy o malou až průměrnou signifikantní opakovatelnost (Bell *et al*, 2009). Prvky sytící třetí hlavní gradient variability (PC3), tedy dominanční tanec ( $r = 0,555$ ), který je doprovázený častým klopením ocasu ( $r = 0,36$ ) vyšly jako nevíce opakovatelné. Tyto projevy jsou však charakteristické spíše pro samce a často vedou k jeho vítězství v interakci, neboť vyvýšeným postojem a vokalizací dává najevo svou převahu a ten druhý se často raději stáhne.

Pro vítězství v interakci jsou pro obě pohlaví, zdá se, důležité nejen prvky související s reakcí fokálního jedince na oponenta, ale také projevy explorační kompetice o prostor. Dvojice testovaných holubů je totiž po dobu prvních pěti minut umístěna do arény bez zdroje potravy, a projevuje se právě to, jak jsou schopni si daný prostor obhájit. Pokud nedojde k přímému souboji nebo dominantní jedinec nezažene druhého do rohu, či jej

přímo nevytlačí z arény, soupeřící holubi si zabírají zájmová místa arény pro sebe, a pokud se druhý přiblíží, klovnou po něm. Zdržují se tak v místech, kde očekávají, že bude umístěna miska s potravou, která je předmětem potravní kompetice v interakcích zprvu nejasného výsledku. Je evidentní, že vzhledem k počtu opakování (v rámci jednoho období v průměru 27 opakování na jednoho jedince), jsou schopni se přizpůsobit designu experimentu a využít ho k prosazení vlastní dominance. Samotné latence přímých interakcí s předloženými potravními stimuly jsou klíčové pro určení vítěze či poraženého ve střetu, kde se setkávají jedinci podobného sociálního postavení.

PCA ukázala, jaké projevy agonistického chování mají významný podíl na různorodém průběhu dyadických interakcích. Prvky jako optické zvětšení těla za účelem ukázat svou převahu nad soupeřem (u holubů projevované skrze dominantní tanec doprovázeným klopením ocasu), přímý útok, latence přímé interakce s předměty potravní kompetice, jakou je konzumace potravy či zabránění misky s potravou, jsou častými projevy určujícími dominantní postavení napříč různými sledovanými populacemi obratlovců (viz Kapitola 2). U holubů se často za dominantní prvky považuje intenzita, s jakou jedinec klove do druhého, pronásleduje ho, chytá za krk či zobák nebo jej mlátí křídly, kdy ten, kdo je iniciátorem těchto agresivních projevů, je určen jako vítěz a naopak, kdo je jejich příjemcem, je označen za submisivního (Portugal *et al.*, 2017a; Ricketts *et al.*, 2020). Ve studii M. Nagy a kolektivu (2013) komplexně vyhodnocovali agresivní projevy, u kterých byla důležitá reakce obou jedinců, či zda šlo jen o naznačované projevy dominance nebo se jedinec aktivně bránil, tyto projevy byly vyhodnocováno i v rámci této práce. Přestože zmíněné experimentální studie (Nagy *et al.*, 2013; Portugal *et al.*, 2017a; Ricketts *et al.*, 2020) testovali sociální hierarchii holubů v rámci potravní kompetice u krmítka, na čas strávený u něj nebyl brán zřetel. Agresivní projevy však vždy nutně nemusí znamenat, že daný jedinec je dominantní, zvláště pokud se jim ten druhý brání, interakce u krmítka pomůže rozhodnout, kdo opravdu má převahu. Převaha u potravního zdroje totiž sama o sobě je signálem dominance, potvrzujícím, že si je jedinec schopen ukořistit jen pro sebe.

Vzhledem k charakteru designu testování hierarchie použitým v této diplomové práci, kde byl každý samec otestován s každým adultním samcem tehdy žijícím ve sledované skupině, stejně tak u samic, bylo možné v rámci opakovaných pozorování za použití redundanční analýzy určit, kolik procent variability je vysvětlováno charakteristikami jedince a charakteristikami soupeře a kolik vysvětluje vlastní identita soupeře, tedy vlastní podíl individuální variability chování v dyadických interakcích. U samců je identitou jedince vysvětleno 14,21%, u samic pak 15,28%, kde je důležitá hlavně motivovanost jedince do řešení

nastalého konfliktu. Ta je u samců ovlivňována dominantním postavením a věkem soupeřících jedinců a také váhou fokálního jedince, která však negativně koreluje s jeho vlastním dominantním indexem, kde mladší a lehčí samci se většinou projevují dominantně před staršími jedinci. Starší samci si však často nemusí svou pozici vydobývat, jelikož jej získali už svými charakteristikami (váhou či věkem jako vlastními znaky dominance). U samic však záleží na tom, jak zkušené soupeřky proti sobě stojí, kde naopak starší samice dosahují vyššího dominantního indexu. Samci jsou celkově více motivováni k tomu v interakci zvítězit, a to i v přítomnosti misky s potravou. Intenzita konfliktu je také výraznější než u samic, jelikož samci více volí strategii přímého útoku, který má za následek rychlé vyřešení agonistického střetu. Pokud se však samec nebo samice střetli se starším, těžším a dominantnějším jedincem, pouštěli se s vyšší intenzitou do konfliktu.

Projevy agonistického chování byly u sledované populace holubů domácích výrazně ovlivněny motivovaností mladších jedinců projevit se v ustálené hierarchii starších jedinců. Holubi dospívají ve věku tří měsíců, kdy si zároveň vydobývají svou pozici v holubníku, snaží se získat vhodný budník pro zahnízdění a hledají si k tomu optimálního partnera, mnohdy stejného věku. A v této době jsou také zařazováni do testování hierarchie v prostředí experimentální arény. Samotné dyadické interakce v neutrálním prostoru arény, tak můžou vypovídat o úspěchu mladého jedince při prosazování vlastního postavení. Bylo by proto zajímavé srovnat projevovanou dominanci v dyadických interakcích s agonistickými střety ve skupině přímo v prostředí holubníku či jeho přilehlém okolí, a zjistit, zda zjištěné individuální projevy agonistického chování jsou konzistentní nejen napříč sociálním kontextem, měnícím se soupeřem, ale také se změnou prostředí.

Ustavování hierarchie ve sledované skupině zřejmě neodvívá pouze od agresivity jedinců, ale je též důležité, v jakém kontextu k němu dochází (Wingfield *et al.*, 1990). Většina prací, zabývajících se studiem hierarchie, se soustředí jen na agresivní projevy a z nich určuje dominanci v rámci testované skupiny, která je však většinou složena z jedinců stejného pohlaví a podobného věku, a to z toho důvodu, aby pak dominance jedinců a míra jejich agrese mohla být snadno srovnávána s jinými faktory, jakými je třeba personalita, či melaninové zbarvení, bez možného vlivu pohlaví a odlišného věku. Tento přístup je důležitý, pro zjištění mechanismů určujících sociální postavení jedinců, avšak nevypovídá příliš o fitness daného jedince, na které má hierarchické postavení u sociálně žijících živočichů významný podíl.



## 7.2. Konzistentnost individuální variability v sociálním a nesociálním kontextu

Vzhledem ke konzistentnosti individuálních projevů agonistického chování v různém kontextu, který se zde měnil s charakteristikami soupeře, a jejich signifikantní opakovatelnosti, by se dalo o míře dominance hovořit jako o jedné z os personality, jelikož se ukázalo, že u testované populace hraje významnější roli samotné sociální postavení a z něj vyplývající motivovanost řešit nastalý konflikt, než jen samotná míra agresivních projevů. Aby však bylo možné říci, že se opravdu jedná o jednu z os personality, bylo potřeba statisticky vyhodnotit, zda individuální variabilitu v testované skupině lze vysvětlit dalšími behaviorálními projevy, jenž by vykazovaly konzistentnost v čase a opakovatelnost napříč různými kontexty, tedy napříč různými personalitními testy exploračního chování. Konzistentní explorační tendence a projevy míry neofobie často korelují s konzistentními projevy dominance (Carere & Locurto, 2013), jak je tomu například u různých druhů sýkor, kde však často variuje podoba vztahu mezi mírou explorační a mírou agresivních projevů. U sýkor koňader (*P. major*) jsou těmi dominantními ti více explorační (Dingemanse & Goede, 2004; Bibi *et al.*, 2019), u sýkor horských (*P. gambeli*) naopak dominují méně explorační, avšak bez signifikantního vlivu neofobie (Fox *et al.*, 2008). U sýkory černošedé (*P. atricaillus*) naopak explorační chování nemělo žádný vliv na sociální postavení (Devost *et al.*, 2016). Přesto je možné tvrdit, že na základě exploračních tendencí lze predikovat sociální postavení.

U testované skupiny holubů se však neukázala žádná opakovatelnost v exploračních projevech, jež sytily hlavní gradienty zjištěné variability napříč testy nového prostředí. Jedním z příčin však může být samotný charakter odlišných prostředí. V klasických exploračních testech (Verbeek *et al.*, 1996) je používáno umělých stromů pro podpoření explorační, jelikož jde o biologicky relevantní stimul. V experimentálním prostředí klece mohla holuba k explorační stimulovat vrstva pilin na podlaze, jelikož přirozené prostředí holubníku je na zemi také pokryto pilinami, na které jsou pokládána krmítka s potravou. Holubi tak mohli očekávat, že při explorační prostředí klece spíše narazí na potravu uloženou v miskách, kdežto explorační tendence ve Skinnerově boxu mohly být zkreslené, jelikož jeho prostředí působilo až příliš nerelevantně. Než samotná explorační, zde mohla hrát roli spíše tendence z boxu odejít. Napříč testy se totiž se signifikantní opakovatelností projevila pasivní explorační u východu ( $r = 0,311$ ), kde v případě NETbox stál jedinec u odnímatelného skla a rozhlížel se směrem po boxu, a celková frekvence fixací objektů zájmu, kdy jej sice jedinec zaregistroval, ale neznamenalo to, že se je hned vydá explorační.

V případě testů neofobie se signifikantní opakovatelností projevila většina hodnocených prvků. Při srovnání individuálních markerů výkonnosti v jednotlivých personalitních testech a agonistických interakcích však byly gradienty variability syceny vždy pouze markerem výkonnosti jednoho testu a nelze proto hovořit o existenci personality u holubů.

Přestože jednotlivé personalitní testy i testování agonistických interakcí byly nadesignovány tak, aby bylo možné více opakování a holub měl dostatečně dlouhou dobu na to se projevit, nebylo možné potvrdit konzistentní individuální variabilitu napříč různými kontexty. Parametrické i neparametrické korelace sice ukázaly, že některé markery výkonnosti spolu úzce souvisejí, ale vždy šlo o shodu danou spíše samotným designem experimentu, než aby šlo o projev personality. Souvisely totiž spolu projevy, které v agonistických interakcích svědčí o zájmu o misky a v testu neofobie o zájmu o neznámý objekt, takže korelace spíše naznačuje motivovanost ke konzumaci potravy, než aby bylo možné hledat souvislost neofobie s projevy dominance.

Podobných výsledků bylo dosaženo v jiné studii projevů dominance ve vztahu k míře explorační a neofobie u poštovních holubů (*C. livia*), ani zde se neprojevila žádná souvislost mezi dominantním postavením jedince a exploračními a neofobními tendencemi testovanými v laboratorních podmínkách (Portugal *et al.*, 2017a).

Nabízí se ale jiné možné vysvětlení. Lineární redukovaný model se smíšeným efektem (viz podkapitola 6.2.4.) potvrdil, že v případě obou typů personalitních testů (NET a NOT) negativně koreloval věk jedinců s latencí přiblížení se k objektu zájmu. Je možné, že explorační tendence a projevy neofobie se naplno projevují až s věkem. Opakovatelnost projevů neofobie byla signifikantně významná u většiny hodnocených prvků. NOT byl prováděn ve stejném období jako byla testována hierarchie a průměrný věk testovaných jedinců byl 1169 dní. V případě NET byl časový rozestup před testováním hierarchie dvakrát tak delší a holubi do něj často vstupovali krátce po opuštění rodičovského hnízda (průměrný věk 469 dní). Pro budoucí analýzy by bylo vhodné navrhnout další testy nového prostředí, jenž by probíhaly souběžně s testováním hierarchie. U kurů domácích (*G. gallus domesticus*) se ukázalo, že samotné explorační tendence se mohou měnit se změnou sociálního postavení a jejich projevy se ustálí, až když je stabilní i sociální hierarchie (Favati *et al.*, 2014), k čemuž dochází po počátečních bojích, kdy se do skupiny zařazují dospívající jedinci.

### 7.3. Melaninové zbarvení jako znak sociálního postavení

Finální analýza vlivu poměru melaninového zbarvení na sociální postavení jedince a projevovanou individuální variabilitu v agonistických interakcích ukázala na významnou roli procentuálního zastoupení šedé barvy ve vztahu k dominantnímu indexu. V období testování hierarchie na přelomu roku 2016 a 2017 se tento vztah projevil v negativním směru a to takovém, že čím byl jedinec více zbarven šedou, tím dosahoval nižšího postavení ve skupině. Výrazný podíl šedého zbarvení mělo několik tehdy testovaných samců – M0218, M0388, M0488 a M3222, z nichž pouze M0218 byl mladší než 1800 dní. M0218 byl stáří 327 dní, jednalo se tedy o mladého jedince, jenž se začal prosazovat ve stabilní hierarchii a to natolik úspěšně, že byl v tomto období vyhodnocen jako nejvíce dominantní jedinec ve skupině, jenž zvítězil ve všech interakcích (DI = 1). Ze zmiňovaných jedinců měla však na jeho zbarvení výrazný podíl i bílá barva (21% bílé, 71% šedé). Šedí jedinci zdá se ztrácejí s věkem na sociálním postavení.

Melaninové zbarvení u testované skupiny ovlivňuje dominantní postavení skrze procentuální zastoupení šedé barvy. U ferálních populací holubů se potvrdilo, že jedinci tmavšího zbarvení jsou více stresováni ve vesnickém prostředí než tmavší jedinci v urbanizovaných městech (Corbel *et al.*, 2016), tmavší samice produkují více vajíček při potravní deprivaci, kdy však tmavší jedinci ztrácejí více na hmotnosti než ti světlejší (Jacquin *et al.*, 2012). Melaninové zbarvení je obecně spojováno se schopností jedince zvládat stres skrze rozdílnou regulaci uvolňování kortikosteronu (CORT). Vyšší hladiny CORT vykazují jedinci zbarvení spíše světlými pheomelanickými formami, jsou méně agresivní a jejich reprodukční úspěch ani sociální postavení nebývá vysoký. Přesto se zdá, že individuální reakce na stres se odvíjí od různého prostředí (Corbel *et al.*, 2016). Příští studie individuální variability u holubů domácích by se mohla pokusit osvětlit variabilitu v agonistickém chování a melaninovém zbarvení peří skrze schopnost testovaných holubů vypořádat se se stresem a prozkoumat její vliv na reprodukci a dominantní postavení a její význam pro fitness populace žijící ve stabilních podmínkách chovu v lidské péči.

## 7.4. Charakteristika sociální hierarchie

Dominantní postavení u sledované skupiny *C. livia* f. *domestica* průkazně korelovalo napříč obdobími testování, kdy více stabilní se ukázala hierarchie samic ( $r = 0,7616$ ). Stabilita hierarchie samic odpovídá i zjištěním výsledků z analýzy individuálních projevů agonistického chování, kde starší samice dosahují vyšších dominantních indexů a naopak u samců dochází k výraznějšímu prosazování mladších samců v samčí hierarchii, což má za následek nižší stabilitu napříč obdobími testování ( $r = 0,5052$ ). Vyšlo též najevo, že linearita hierarchického uspořádání není příliš výrazná, ale u samic má stabilnější podobu napříč sledovanými obdobími. Naopak u samců je charakter linearity více proměnlivý, na jaře 2016 se projevila tendence spíše k vyrovnanosti mezi sebou, kdežto v následujícím období hodnota  $h$  u samců měla vyšší tendenci k linearitě než u samic. Ve výsledku je celkový charakter sociální hierarchie stabilní s tendencemi spíše k linearitě ( $r = 0,65703$ ) a odpovídá tak zjištěným charakteristikám hierarchického uspořádání u jiných testovaných populací holubů (Robichaud *et al.*, 1996; Portugal *et al.*, 2017a; Ricktetts *et al.*, 2020).

## 8. Závěr

Postavení v sociální hierarchii je jedním z klíčových mechanismů, jak může jedinec dosáhnout na prioritní přístup ke kvalitním zdrojům, potravy, vybojovat a udržet si atraktivního partnera alespoň po dobu nutnou k úspěšné reprodukci a také výhodnější teritorium s nižším rizikem predace a celkově tak zvýšit svoji fitness (Drews, 1993). Obecně se předpokládá, že personalita jedince, určující míru jeho agresivních projevů, které na fyziologické úrovni úzce souvisí s expresí melaninového zbarvení a hladinami testosteronu v krvi, je důležitým ukazatelem toho, jak se dokáže prosadit v sociální skupině (Wingfield, 1987). Více explorující, agresivní, odvážní, avšak méně sociální jedinci, v jejichž tělním pokryvu je více zastoupeno tmavé eumelaninem podmíněné zbarvení by měli být těmi dominantními (Ducrest *et al.*, 2008). Při ustavování sociální hierarchie však nezáleží jen na charakteristikách jedince, ale i samotné podobě agonistických interakcí (Chase *et al.*, 2002).

Navzdory tomu, že na fyziologické úrovni je známa souvislost mezi poměrem melaninového zbarvení, agresivitou a dalšími osami personality včetně konzistentní reakce na stres (Ducrest *et al.*, 2008), behaviorální individuální projevy agrese, určující dominantní postavení jedince během agonistických interakcí, však ne vždy souvisí s ostatními složkami personality (především s tendencemi k exploraci) a jejich vztah s poměrem melaninového zbarvení při ustavování hierarchie sociální skupiny nebyl ještě komplexně zanalyzován.

Holubi domácí (*C. livia* f. *domestica*) představují sociálně aktivní ptačí druh, jenž se sdružuje v relativně velkých hejnech a předpokládá se u něj lineární podoba sociální hierarchie s jasně rozdělenými dominantními, intermediárními a submisivními jedinci (Robichaud *et al.*, 1996). U ferálních i v lidské péči chovaných populací se též projevuje vysoká variabilita v poměru melaninového zbarvení. Vzhledem k rozsáhlé experimentální historii tohoto modelového druhu jsou i vhodné pro testování personality v laboratorních podmínkách. Dlouhodobě sledovaná skupina, testovaná v rámci experimentů této diplomové práce, byla proto vhodnou pro otestování sociální hierarchie a ověření toho, jak souvisí konzistentní individuální variabilita v sociálním a nesociálním kontextu a poměr melaninového zbarvení s dominantním postavením jedince, které dosud nebyla věnována přílišná pozornost a u holubů nebyla komplexně zanalyzována.

Ukázalo se, že individuální projevy agonistického chování jsou vysoce konzistentní a opakovatelné a míra, s jakou je jedince prezentuje, se odvíjí od jeho motivovanosti řešit nastalou konfliktní situaci. Motivovanost je tím vyšší, čím se střetávají se staršími, těžšími

a dominantnějšími jedinci, která se projevuje vyšší intenzitou průběhu střetu. Míra individuálních projevů pravděpodobně souvisí se samotnou tendencí mladších zvířat projevit se v ustálené hierarchii, než v míře projevovaných agresivních prvků, což podporuje i odlišná stabilita hierarchie v rámci každého pohlaví, která je u samic vyšší a ukazuje na schopnost starších samic si dlouhodobě udržet dominantní postavení, kdežto u samců se dominantní postavení odvíjí spíše od schopnosti mladších jedinců prosadit se mezi staršími samci. Přes průkaznou opakovatelnost individuálních projevů agonistického chování však v této diplomové práci nebylo možné potvrdit, zda by míra agonistických projevů mohla být považována za vlastní osu personality, jelikož nebyla prokázána samotná existence personality (behaviorálního syndromu). Analýza poměru melaninového zbarvení sice prokázala, že více šedí jedinci časem ztrácí na dominantním postavení, souvislost s konzistentními projevy individuální variability se však též neprokázala.

Možné další směřování výzkumu lze proto spatřovat v hledání souvislosti mezi dominantním postavením, projevovanou mírou agonistického chování, poměrem melaninového zbarvení a individuální schopností jedince reagovat na stres v sociálním a nesociálním kontextu, jež je obecně považována za fyziologickou složku, stojící za personalitou, která se odráží na reprodukci a celkové fitness.

## 9. Seznam použitých zdrojů

### CITOVANÁ LITERATURA

**Alexander R. D. (1974).** The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 5, 325–383.

**Almasi, B., Roulin, A., Korner-Nievergelt, F., Jenni-Eiermann, S., Jenni, L. (2012).** Coloration signals the ability to cope with elevated stress hormones: effects of corticosterone on growth of barn owls are associated with melanism. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 1189–1199.

**Alvarez, F. (1975).** Social hierarchy under different criteria in groups of squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *Primates*, 16 (4), 437–455.

**Baines, H., Gini, B., Chang, Y. M., & Michaels, C. J. (2020).** Dominance and aggression in captive gidgee skinks (*Egernia stokesii*). *Herpetological Journal*, 30 (2).

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

**Barroso, F. G., Alados, C. L., & Boza, J. (2000).** Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production. *Applied Animal Behaviour Science*, 69 (1), 35–53.

**Beekman, M., & Jordan, L. A. (2017).** Does the field of animal personality provide any new insights for behavioral ecology?. *Behavioral Ecology*, 28 (3), 617–623.

**Bell, A. M. (2007).** Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1611), 755–761.

**Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009).** The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal behaviour*, 77 (4), 771–783.

**Bell, A. M. (2017).** There is no special sauce: a comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28 (3), 626–627.

**Dingemans, N. J. (2017).** The role of personality research in contemporary behavioral ecology: a comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28 (3), 624–625.

**Bica, G. S., Teixeira, D. L., Hötzel, M. J., & Machado Filho, L. C. P. (2019).** Social hierarchy and feed supplementation of heifers: Line or piles?. *Applied Animal Behaviour Science*, 220, 104852.

**Bókony, V., Gáramszegi, L.Z., Hirschenhauser, K., & Like, A. (2008).** Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1229.

- Buchanan, K.L., Evans, M.R., & Goldsmith, A.R. (2003).** Testosterone, dominance signaling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 50–59.
- Bradley, A. J., & Stoddart, D. M. (1997).** Plasma androgen, social position, and response to GnRH in the marsupial sugar glider *Petaurus breviceps* (Marsupialia: Petauridae). *Journal of Zoology*, 241 (3), 579–587.
- Broom, M. (2002).** A unified model of dominance hierarchy formation and maintenance. *Journal of Theoretical biology*, 219 (1), 63–72.
- Carvalho, R. R., Palme, R., & da Silva Vasconcellos, A. (2018).** An integrated analysis of social stress in laying hens: The interaction between physiology, behaviour, and hierarchy. *Behavioural Processes*, 149, 43–51.
- Carere C., & Locurto, C. (2011).** Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*. 57 (4), 491–498.
- Carere C., & Maestriperi D. (2013).** Animal Personalities: who cares and why? In: C. Carere & D. Maestriperi (eds.). *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*.
- Collias, N. E. (1944).** Aggressive behavior among vertebrate animals. *Physiological Zoology*, 17 (1), 83–123.
- Cockrem, J. F. (2007).** Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, 148 (2), 169–178.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., & Guinness F. E. (1979).** The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Behaviour*, 27, 211–225.
- Curley, J. P. (2016).** Temporal pairwise-correlation analysis provides empirical support for attention hierarchies in mice. *Biology Letters*, 12 (5), 20160192.
- Cordero, M. I., & Sandi, C. (2007).** Stress amplifies memory for social hierarchy. *Frontiers in Neuroscience*, 1, 13.
- D’Mello, S. A., Finlay, G. J., Baguley, B. C., & Askarian-Amiri, M. E. (2016).** Signaling pathways in melanogenesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 17 (7), 1144.
- David, H.A., (1988).** The Method of Paired Comparisons. Charles Griffin, London.
- Davies, S., & Sewall, K.B. (2016).** Agonistic urban birds: elevated territorial aggression of urban song sparrows is individually consistent within a breeding period. *Biology Letters*, 12, 20160315.
- Desjardins, J. K., Hofmann, H. A., & Fernald, R. D. (2012).** Social Context Influences Aggressive and Courtship Behavior in a Cichlid Fish. *PLoS ONE*, 7 (7), e32781.



- De Vries, H. (1995).** An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50 (5), 1375–1389.
- Drews, C. (1993).** The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125 (3–4), 283–313.
- Ducrest, A. L., Keller, L., & Roulin, A. (2008).** Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in ecology & evolution*, 23 (9), 502–510.
- Ens, B. J., & Goss-Custard, J. D. (1984).** Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe Estuary. *Journal of Animal Ecology*, 53, 217–231.
- Evans, M. R., Goldsmith, A. R., Norris, S. R. A. (2000).** The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47, 156–163.
- Fan, Z., Zhu, H., Zhou, T., Wang, S., Wu, Y., & Hu, H. (2019).** Using the tube test to measure social hierarchy in mice. *Nature protocols*, 14 (3), 819–831.
- Forkman, B., & Haskell, M. J. (2004).** The maintenance of stable dominance hierarchies and the pattern of aggression: support for the suppression hypothesis. *Ethology*, 110 (9), 737–744.
- Fernald, R. D. (2014).** Cognitive Skills Needed for Social Hierarchies. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 79, 229–236.
- Favati, A., Leimar, O., Løvlie, H. (2014).** Personality Predicts Social Dominance in Male Domestic Fowl. *PLoS ONE*, 9 (7), e103535.
- 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, 601–605.
- Gosling, S. D. (2001).** From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*. 127, 45–86.
- Grosenick, L., Clement, T. S., & Fernald, R. D. (2007).** Fish can infer social rank by observation alone. *Nature*, 445 (7126), 429–432.
- Issa, F. A., Adamson, D. J., & Edwards, D. H. (1999).** Dominance hierarchy formation in juvenile crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of Experimental Biology*, 202 (24), 3497–3506.
- Jacquin L, Re'capet C, Bouche P, Leboucher G, Gasparini J (2012).** Melanin-based coloration reflects alternative strategies to cope with food limitation in pigeons. *Behavioral Ecology*, 23, 907–915.
- Järvi, T., & Bakken, M., (1984).** The function of the variation in the breast stripe of the Great Tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 32, 590–596.

- Jiménez-Morales, N., Mendoza-Ángeles, K., Porrás-Villalobos, M., Ibarra-Coronado, E., Roldán-Roldán, G., & Hernández-Falcón, J. (2018).** Who is the boss? Individual recognition memory and social hierarchy formation in crayfish. *Neurobiology of Learning and Memory*, 147, 79–89.
- Janská, I. (2016).** *Vztah hierarchie a úspěšnosti v kognitivních úlohách u holubů*. 2016. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Landová, Eva.
- Koolhaas, J. M., Korte S. M., de Boer, S. F., van der Vegt, B. J., van Reenen, C. G., Hopster, H., de Jong, I. C., Ruis, M. A. W., & Blokhuis, H. J. (1999).** Coping style in animals: Current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioural Reviews*, 23, 925–935.
- Hardman, S. I., & Dalesman, S. (2018).** Repeatability and degree of territorial aggression differs among urban and rural great tits (*Parus major*). *Scientific Reports*, 8(1), 1-12.
- Houšková, M. (2015).** *Vzájemná souvislost mezi kognitivními schopnostmi a osobností zvířat*. Praha. Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta. Vedoucí práce Landová, Eva.
- Kováčková, B. (2016).** *Vzájemný vztah výkonnosti v principiálně různých kognitivních testech: diskriminační učení vs. numerické schopnosti a vliv sociálního postavení ve skupině*. 2016. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Landová, Eva.
- Kurvers, R. H., Eijkelenkamp, B., van Oers, K., van Lith, B., van Wieren, S. E., Ydenberg, R. C., & Prins, H. H. (2009).** Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour*, 78 (2), 447–453.
- Landau, H. G. (1951).** On dominance relations and the structure of animal societies: II. Some effects of possible social factors. *The bulletin of mathematical biophysics*, 13 (4), 245–262.
- Lee, Y. P., Craig, J. V., & Dayton, A. D. (1982).** The social rank index as a measure of social status and its association with egg production in White Leghorn pullets. *Applied Animal Ethology*, 8 (4), 377–390.
- Lindzey, G., Winston, H., & Manosevitz, M. (1961).** Social dominance in inbred mouse strains. *Nature*, 191 (4787), 474–476.
- Locke, J. (1984).** *Esej o lidském rozumu*. Praha: Svoboda.
- Lucion, A., & Vogel, W. H. (1994).** Effects of stress on defensive aggression and dominance in a water competition test. *Integrative Physiological and Behavioral Science*, 29 (4), 415–422.
- Mathot, K. J., Dingemanse, N. J., & Nakagawa, S. (2019).** The covariance between metabolic

rate and behaviour varies across behaviours and thermal types: meta-analytic insights. *Biological Reviews*, 94 (3), 1056–1074.

**Merlot, E., Moze, E., Bartolomucci, A., Dantzer, R., & Neveu, P. J. (2004).** The rank assessed in a food competition test influences subsequent reactivity to immune and social challenges in mice. *Brain, Behavior, and Immunity*, 18 (5), 468–475.

**McGraw, K.J., Dale, J., & Mackillop, E.A. (2003).** Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 53, 116–122.

**Morgan, C., Thomas, R. E., Ma, W., Novotny, M. V., Cone, R. D. (2004).** Melanocortin-5 Receptor Deficiency Reduces a Pheromonal Signal for Aggression in Male Mice, *Chemical Senses*, 29 (2), 111–115.

**Nagy, M., Ákos, Z., Biro, D., & Vicsek, T. (2010).** Hierarchical group dynamics in pigeon flocks. *Nature*, 464 (7290), 890–893.

**Nagy, M., Vásárhelyi, G., Pettit, B., Roberts-Mariani, I., Vicsek, T., & Biro, D. (2013).** Context-dependent hierarchies in pigeons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 (32), 13049–13054.

**Neumann, C., Duboscq, J., Dubuc, C., Ginting, A., Irwan, A. M., Agil, M., Widdig, A., & Engelhardt, A. (2011).** Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Animal Behaviour*, 82 (4), 911–921.

**Parent, J. P., Meunier-Salaün, M. C., Vasseur, E., & Bergeron, R. (2012).** Stability of social hierarchy in growing female pigs and pregnant sows. *Applied Animal Behaviour Science*, 142 (1–2), 1–10.

**Pays, O., Beauchamp, G., Carter, A. J., & Goldizen, A. W. (2013).** Foraging in groups allows collective predator detection in a mammal species without alarm calls. *Behavioral Ecology*, 24 (5), 1229–1236.

**Parent, J. P., Meunier-Salaün, M. C., Vasseur, E., & Bergeron, R. (2012).** Stability of social hierarchy in growing female pigs and pregnant sows. *Applied Animal Behaviour Science*, 142 (1-2), 1-10.

**Piault, R., van den Brink, V., Roulin, A. (2012).** Condition-dependent expression of melanin-based coloration in the Eurasian kestrel. *Naturwissenschaften*, 99 (5), 391–396.

**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 (4), 485–492.

**Poisbleau, M., Fritz, H., Valeix, M., Perroi, P. Y., Dalloyau, S., & Lambrechts, M. M.**

- (2006). Social dominance correlates and family status in wintering dark-bellied brent geese, *Branta bernicla bernicla*. *Animal Behaviour*, 71 (6), 1351–1358.
- Portugal, S. J., Ricketts, R. L., Chappell, J., White, C. R., Shepard, E. L., & Biro, D. (2017a).** Boldness traits, not dominance, predict exploratory flight range and homing behaviour in homing pigeons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 372, 20160234.
- Portugal, S. J., Sivess, L., Martin, G. R., Butler, P. J., & White, CR. (2017b)** Perch height predicts dominance rank in birds. *Ibis*. 159, 456–462.
- Rana, S., & Gulati, H. (2019).** Agonistic and Acoustic behaviour of Sarus Crane, *Antigone antigone* in Gurugram District, Haryana, India. *International Journal of Biosciences and Technology*, 12 (2), 13–20.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J. (2007).** Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82, 291–318.
- Robichaud, D., Lefebvre, L., & Robidoux, L. (1996).** Dominance affects resource partitioning in pigeons, but pair bonds do not. *Canadian Journal of Zoology*, 74 (5), 833–840.
- Ricketts, R., Sankey, D. W., Tidswell, B., Brown, J., Deegan, J., & Portugal, S. (2020).** Overall dynamic body acceleration as an indicator of dominance in homing pigeons. *bioRxiv*.
- Roulin, A., Ducrest B., Ravussin, P., Altwegg, R. (2003).** Female colour polymorphism covaries with reproductive strategies in the tawny owl *Strix aluco*. *Journal of Avian Biology*, 34, 393–401.
- Roulin, A., Emaresi, G., Bize, P., Gasparini, J., Piault. R., & Ducrest, A. L. (2011).** Pale and dark reddish melanic tawny owls differentially regulate the level of blood circulating POMC prohormone in relation to environmental conditions. *Oecologia*, 166, 913–921.
- Sasaki, T., Mann, R.P., Warren, K. N., Herbert, T., Wilson, T., Biro, D. (2018).** Personality and the collective: bold homing pigeons occupy higher leadership ranks in flocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 373: 20170038.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922).** Contributions to the social psychology of the domestic chicken. *Zeitschrift fuer Psychologie*, 88, 225–252.
- Sima, M. J., Pika, S., & Bugnyar, T. (2016).** Experimental manipulation of food accessibility affects conflict management behaviour in ravens. *Ethology*, 122 (2), 114–126.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., Ziemba, R. E. (2004).** Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*. 79 (3), 241–277.
- Sih, A. (2017).** Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes: a comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28(3), 627-628.

- Štorchová, Z. (2010).** *Kognitivní funkce ptáků založené na abstraktních zrakových stimulech.* Praha. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta. Vedoucí práce Landová, Eva.
- Timmer, M., & Sandi, C. (2010).** A role for glucocorticoids in the long-term establishment of a social hierarchy. *Psychoneuroendocrinology*, 35 (10), 1543–1552.
- Tinbergen, N. (1963).** On aims and methods of ethology. *Zeitschrift tierpsychologie*, 20, 410 – 433.
- Vervaecke, H., Stevens, J. M., Vandemoortele, H., Sigurjónsdóttir, H., & De Vries, H. (2007).** Aggression and dominance in matched groups of subadult Icelandic horses (*Equus caballus*). *Journal of Ethology*, 25 (3), 239–248.
- Wang, F., Zhu, J., Zhu, H., Zhang, Q., Lin, Z., & Hu, H. (2011).** Bidirectional control of social hierarchy by synaptic efficacy in medial prefrontal cortex. *Science*, 334 (6056), 693–697.
- Williamson, C. M., Romeo, R. D., & Curley, J. P. (2017).** Dynamic changes in social dominance and mPOA GnRH expression in male mice following social opportunity. *Hormones and Behavior*, 87, 80–88.
- Wingfield, J. C., Ball, G. F., Dufty, A. M., Hegner, R. E., & Ramenofsky, M. (1987).** Testosterone and aggression in birds. *American Scientist*, 75 (6), 602–608.
- Witschi, E. (1961).** Sex and secondary sexual characters. In: *Biology and Comparative Physiology of Birds*, ed. A. J. Marshall, pp. 115–168. Academic Press.
- Zhou, T., Zhu, H., Fan, Z., Wang, F., Chen, Y., Liang, H., Yang, Z., Zhang, L., Lin, L. Zhan, Y., Wang, Z. & Hu., H. (2017).** History of winning remodels thalamo-PFC circuit to reinforce social dominance. *Science*, 357(6347), 162-168.
- Zhu, H., & Hu, H. (2018).** Brain's neural switch for social dominance in animals. *Science China Life Science*, 61, 113-114.
- Žampachová, B. Opakovatelnost a personalita v testech exploračního chování.** 2015. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Frynta, Daniel.

## POUŽITĚ PROGRAMY

**Program R - R Core Team (2020).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

**The Observer 3.0 - Noldus, L. P. J. J., Trienes, R. J.H., Hendriksen, A. H. M., Jansen, H., & Jansen, R.G. (2000).** The Observer Video-Pro: new software for the collection, management and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files. *Behavior Research Methods, Instruments & Computers*, 32, 197-206.

**Barvocuc 2.0 - Lišková, S., Landová, E., & Frynta, D. (2015).** Human preferences for colorful birds: Vivid colors or pattern? *Evolutionary Psychology*, 13(2).

STATISTICA

Zoner Photo Studio X

## 10. Seznam elektronických příloh

**Příloha 1.** Dominační matice znázorňující vítězství (1) a prohru (0) fokální samice (v řádku) na jaře 2016.

**Příloha 2.** Dominační matice znázorňující vítězství (1) a prohru (0) fokálního samce (v řádku) na jaře 2016.

**Příloha 3.** Dominační matice znázorňující vítězství (1) a prohru (0) fokální samice (v řádku) na přelomu roku 2016 a 2017.

**Příloha 4.** Dominační matice znázorňující vítězství (1) a prohru (0) fokálního samce (v řádku) na přelomu roku 2016 a 2017.

**Příloha 5.** Tabulka zaznamenávající charakteristiky jedinců testovaných v obou obdobích testování hierarchie a všech personalitních testech (N = 35) (ID, AGE, W, DI, % Bílé, % Černé, % Šedé, % Červené, % Hnědé, Avg\_H, Avg\_S, Avg\_L) a jejich individuální markery výkonnosti v jednotlivých testech (Ranef.NET, Ranef.NOT, RD1, RD2, RD3, PC1NETbox, PC2.NETbox, PC1.NETklec, PC2.NETklec, PC1.NOT1; PC1.NOT2).

**Příloha 6.** Tabulka výsledků parametrické a neparametrické korelace individuálních markerů výkonnosti.