

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



Česká
zemědělská
univerzita
v Praze

BEHAVIORÁLNÍ SYNDROMY A JEJICH VLIV NA
PROSPERITU JEDINCŮ A POPULACÍ

Vedoucí práce: prof. Mgr. Šálek, Dr.

Autor práce: Veronika Klímová

2023

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Veronika Klímová

Aplikovaná ekologie

Název práce

Behaviorální syndromy a jejich vliv na prosperitu jedinců a populací

Název anglicky

Behavioral syndromes and their influence on the prosperity of individuals and populations

Cíle práce

Sumarizace dosavadních vědomostí o behaviorálních syndromech (BS) a specifikace jejich vlivu na prosperitu jedinců i celých populací, ve snaze zvýšit povědomí o důležitosti zohlednění BS v ekologii, případně i v dalších vědních oborech, které doposud chybí:

- deskripce BS – co to jsou BS, role genetiky, metody detekce BS
- vliv BS na jedince – omezená behaviorální plasticita, vliv na přizpůsobivost, přežívání a konkurenceschopnost, role BS v interakci mezi jedinci (socialita, agresivita a vnitrodruhové konflikty, vyhledávání partnerů atd.)
- vliv BS na populace – jakou roli hrají faktory prostředí (predační tlak versus konkurenční tlak), změny v prostředí (náhlé, krátkodobé versus dlouhodobé)
- vyhledání mezer v ekologii (případně i jiných vědních oborech), které by bylo vhodné doplnit o znalost BS
- stanovení možností a významu dalšího výzkumu BS

Metodika

Literární rešerše dostupné literatury zaměřené na výzkum behaviorálních syndromů u různých živočišných druhů (případně doplnit o sběr dat pro DP).

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

behaviorální syndromy, ekologie, predační tlak, konkurenceschopnost

Doporučené zdroje informací

- Bell, A. M. (2007). Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 755-761.
 - Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2015). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 20142201.
 - Modlmeier, A. P., Keiser, C. N., Watters, J. V., Sih, A., & Pruitt, J. N. (2014). The keystone individual concept: an ecological and evolutionary overview. *Animal Behaviour*, 89, 53-62.
 - 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., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology letters*, 15(3), 278-289.
-

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FŽP

Vedoucí práce

prof. Dr. Mgr. Miroslav Šálek

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Veronika Janatová

Elektronicky schváleno dne 28. 3. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 3. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 11. 03. 2023

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Behaviorální syndromy a jejich vliv na prosperitu jedinců a populací vypracovala samostatně a citoval/a jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou/závěrečnou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne.....

.....

Poděkování

Děkuji vedoucímu práce, profesoru Šálkovi, za možnost spolupráce a udílení věcných připomínek k obsahu bakalářské práce. Dále zejména děkuji svým konzultantkám Ing. V. Janatové a V. Kolečkové za soustavnou podporu a pomoc ve všech ohledech během psaní bakalářské práce. Svým nejbližším jsem vděčná za trpělivost, kterou se mnou měli během přípravy závěrečné práce i po čas celého studia

Abstrakt

Hlavním cílem této bakalářské práce byla sumarizace dosavadních vědomostí o tzv. behaviorálních syndromech. Ty jsou definovány jako soubory individuálně opakovatelných (konzistentních) behaviorálních korelací z nichž vyplývají významné ekologické důsledky. Tyto důsledky pak mají vliv na prosperitu jedinců i celých populací. Dalším cílem bylo vyhledání mezer v ekologii nebo i v jiných vědních oborech, které by bylo vhodné doplnit o tyto znalosti.

Abych dosáhla určených cílů, vyhledávala jsem dostupné behaviorální studie (bez ohledu na modelový druh), které se zabývaly behaviorálními korelacemi a případně i jejich individuální opakovatelností. Nejdůležitější data jsem pro přehlednost utřídila do tabulky. Dále jsem hledala mezery v ekologických teoriích.

Zjistila jsem, že behaviorální syndromy významně ovlivňují prosperitu jedinců i populací, neboť omezují behaviorální plasticitu, zvyšují nebo naopak snižují – konkurenceschopnost, odolnost vůči infekcím, riziko predace, socialitu a atraktivitu. Pokud nejsou jedinci v populaci dostatečně variabilní, např. vlivem narušeného prostředí, mají syndromy negativní vliv i na prosperitu celé populace.

Jelikož se o behaviorálních syndromech prakticky nehovoří případně pouze okrajově o chování jako takovém, rozhodla jsem se zaměřit na obecné představení syndromů. Přínosem této práce je shrnutí velkého množství vědeckých studií, které se v posledních letech věnovali behaviorálním syndromům a navázat tímto na jejich práci s vidinou zviditelnění BS společnosti.

Klíčová slova

Behaviorální syndromy, ekologie, predační tlak, konkurenceschopnost

Abstract

The main aim of this bachelor thesis was to summarize the existing knowledge about the so-called behavioural syndromes. These are defined as sets of individually repeatable (consistent) behavioural correlations resulting in significant ecological consequences. These consequences in turn affect the well-being of individuals and entire populations. A further aim was to find gaps in ecology or even in other disciplines that could be supplemented with this knowledge.

In order to achieve the intended goals, I searched for available behavioral studies (regardless of the model species) that addressed behavioral correlations and, where relevant, their individual repeatability. I sorted the most relevant data into a table for clarity. Next, I searched for gaps in ecological theories.

I found that behavioral syndromes significantly affect the welfare of individuals and populations by reducing behavioral plasticity, increasing-or decreasing-competitiveness, resistance to infection, predation risk, sociality, and attractiveness. If individuals in a population are not sufficiently variable, e.g. due to a disturbed environment, syndromes have a negative effect on the welfare of the population as a whole.

Since behavioral syndromes are practically not discussed or only marginally discussed as such, I decided to focus on a general introduction of syndromes. The contribution of this paper is to summarize the large number of scientific studies that have been devoted to behavioral syndromes in recent years and to build on this work with a view to making BS visible to society.

Keywords

behavioural syndromes, ecology, predatory pressure, competitiveness

Obsah

ÚVOD	9
1. CÍLE PRÁCE	10
2. BEHAVIORÁLNÍ SYNDROM – DEFINICE	11
2.1 Zásadní role genetiky a vliv získaných zkušeností	11
2.2 Detekce behaviorálních syndromů	13
3. ROLE BEHAVIORÁLNÍCH SYNDROMŮ V EKOLOGII	15
3.1 Vliv behaviorálních syndromů na prosperitu jedince	16
3.1.1 Omezená behaviorální plasticita	16
3.1.2 Přežívání a konkurenceschopnost jedince.....	17
3.1.3 Sociální interakce mezi jedinci	18
3.1.4 Vliv behaviorálních syndromů na vyhledávání partnerů	19
3.1.5 Aktivní a pasivní agrese	20
3.2 Vliv behaviorálních syndromů na prosperitu populace	21
3.2.1 Konkurenční tlak.....	22
3.2.2 Predační tlak.....	22
3.2.3 Dlouhodobé a náhlé změny v prostředí.....	23
3.2.4 Vystavení stresu	26
4. DISKUSE	29
5. ZÁVĚR	33
6. PŘEHLED LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ	34
7. PŘÍLOHY	40

Úvod

Chování obecně je neoddělitelnou součástí života, dlouhou dobu se předpokládalo, že individuální rozdíly mezi jedinci, tedy že každý jedinec má svou vlastní osobnost, lze pozorovat pouze u lidí. Později však bylo doznáno, že ani chování jedinců různých jiných živočišných druhů není uniformní (popisují např. Clark & Ehlinger, 1987; Coleman & Wilson, 1998).

Evoluční teorie pro behaviorální syndromy dosud nebyla kompletně vytvořena, avšak z poznatků lze již významně čerpat. Dnes se již vědci hojně věnují individualitě jedinců různých živočišných druhů, především pak jejímu funkčnímu významu z hlediska etologie a ekologie, genetiky nebo také evoluční biologie. Vyhledávány a popisovány jsou nejen individuální rozdíly jedinců v určitém typu chování jako je např. úroveň agresivity nebo reakce na stres, ale také korelace mezi nimi. Dále je zkoumána genetická podmíněnost daných vlastností a korelací, jejich původ, podstata a dopady, ale také jejich proměnlivost či konzistentnost v různých situacích i obdobích života jedinců.

Do popředí výzkumu se v současnosti dostávají především behaviorální syndromy – soubory opakovatelných behaviorálních korelací (Sih *et al.*, 2004a), neboť z nich, právě díky jejich konzistenci a genetické podmíněnosti, vyplývají významné ekologické důsledky (Sih *et al.*, 2004b, Sih *et al.*, 2012), které ovlivňují prosperitu jedinců a v konečném důsledku i prosperitu celých populací. Jejich pochopení a následné propojení se současnými znalostmi ekologie a biologie druhů, může přinést zcela nový a ucelenější pohled na život jako takový. Může přinést nové poznatky o vývoji druhů (včetně člověka), napomoci k hlubšímu pochopení vnitrodruhových i mezidruhových vztahů, ale také např. přispět k účinnější ochraně i záchraně ohrožených druhů či ke zlepšení jejich životních podmínek.

1. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je sumarizace dosavadních vědomostí o behaviorálních syndromech a specifikace jejich vlivu na prosperitu jedinců i celých populací. Práce má za cíl popsat již zjištěné závěry, ve snaze zvýšit povědomí o důležitosti zohlednění behaviorálních syndromů v ekologii, případně i v dalších vědních oborech, které doposud chybí. K dosažení tohoto cíle bude využito následujících bodů:

- deskripce BS – co to jsou BS, role genetiky, metody detekce BS
- vliv BS na jedince – omezená behaviorální plasticita, vliv na přizpůsobivost, přežívání a konkurenceschopnost, role BS v interakci mezi jedinci (socialita, agresivita a vnitrodruhové konflikty, vyhledávání partnerů atd.)
- vliv BS na populace – jakou roli hrají faktory prostředí (predační tlak versus konkurenční tlak), změny v prostředí (náhlé, krátkodobé versus dlouhodobé)
- vyhledání mezer v ekologii (případně i jiných vědních oborech), které by bylo vhodné doplnit o znalost BS
- stanovení možností a významu dalšího výzkumu BS

Hlavní přínos práce spočívá v analýze studií behaviorálních syndromů a následné shrnutí poznatků o chování.

2. Behaviorální syndrom – definice

Behaviorální syndrom neboli syndrom chování je soubor korelovaných vlastností, které jsou u jedince víceméně konzistentní (Sih *et al.*, 2004a). Je to tedy jakýsi balíček vlastností jedince, jejichž hodnota (např. míra agresivity, úroveň reakce na stres nebo míra v ochotě riskovat) je určitým způsobem vzájemně provázána a v průběhu života jedince je projevována opakovaně. Samotné behaviorální korelace lze pozorovat jednak v rámci různých typů chování v jedné situaci (např. reakce na stres a agresivita při konfrontaci se sokem), v rámci jednoho typu chování v různých situacích (např. potravní chování v různých biotopech) nebo také v rámci různých typů chování v různých situacích (např. reakce na stres a agresivita při konfrontaci se sokem v různých biotopech) (Sih *et al.*, 2004b).

Konzistence vzájemných korelací, která je udávána jako podmínka průkaznosti behaviorálních syndromů, přináší jedincům určitá, potenciálně velmi významná omezení v rámci tzv. ekologických důsledků (Drent *et al.*, 2003; Sih *et al.*, 2004a; Sih *et al.*, 2004b). Autoři v tomto smyslu zmiňují zejména omezenou behaviorální plasticitu, sníženou konkurenceschopnost, zvýšené riziko predace, náchylnost k infekcím nebo lepší či naopak horší přizpůsobivost k náhlým změnám v prostředí. Podrobněji budu tyto ekologické důsledky rozebírat v kapitolách 3.1 a 3.2, v rámci objasnění vlivu behaviorálních syndromů na prosperitu jedinců a populací.

2.1 Zásadní role genetiky a vliv získaných zkušeností

Základem behaviorálních syndromů je genetiky. Každý jedinec v populaci dědí po rodičích určité pevně zafixované vlastnosti, které mu (mimo jiné) pomáhají reagovat na přicházející podněty, jakmile je to zapotřebí (např. Galef & Laland 2005; Koolhaas *et al.*, 2007; Komiyama, 2014). Dědičnost byla prokázána např. pro zvědavé neboli explorativní chování (Dingemanse *et al.*, 2002; Korsten *et al.*, 2010), pro agresivní chování (Duckworth & Badyaev, 2007; Komiyama *et al.*, 2014). Geneticky podmíněný je také způsob, jakým jedinec reaguje na stres (Cockrem, 2007; Van Oers & Nahuib, 2013) nebo na novosti ve svém okolí (tzv. neofobie – strach z nového) (Dardenne *et al.* 2013).

Do dějů však zásadně vstupují zkušenosti. Geneticky fixované vlastnosti se uplatní především v případě, kdy jedinec nemá na daný podnět jinou vhodnou odpověď (reakci) – tedy nemá dosud s podnětem zkušenost, ze které by mohl vhodněji čerpat, nebo nemá-li čas vhodnou odpověď v získaných zkušenostech „hledat“. V opačných případech (již známé nebo neakutní podněty) se naopak mohou zkušenosti významně uplatnit, a to téměř bez ohledu na geneticky fixované vlastnosti (Quinn *et al.*, 2011). Např. jedinec, geneticky více agresivní a odvážný, nemusí vzhledem ke zkušenostem, agresivně vyhánět z území jedince jiného druhu, zjistí-li, že je mu nějakým způsobem ku prospěchu, nebo mu vůbec neškodí a agresivní výpady tak přinášejí pouze zbytečné energetické ztráty. Pozorovateli se pak tento geneticky agresivní a odvážný jedinec může zdát jako neagresivní a opatrný (Sih *et al.*, 2004a), což může vést k mylným výsledkům.

V rámci genetických korelací uplatňuje evoluční ekologie dva hlavní pohledy – omezující a adaptivní. Omezující pohled, který je příkladem konvenční teorie životních dějů, považuje genetické korelace za zdroj omezení evoluce optimálních znaků (Sih *et al.*, 2012). Předpokládá se, že korelace odráží nějaký základní mechanismus, který je obtížné oddělit i v průběhu evoluce (Sih *et al.*, 2004). Genetická korelace může být například důsledkem pleiotropie (kdy jeden gen řídí dva nebo více znaků) nebo hlubokého, základního fyziologického omezení (např. vrozený kompromis mezi velikostí a počtem nebo kompromis mezi alokací energie). Adaptivní pohled předpokládá, že se genetické mechanismy mohou samy vyvíjet přírodním výběrem (Sih *et al.*, 2004). Oba tyto pohledy se také liší v předpovědích o různosti korelací mezi behaviorálními znaky vzhledem k odlišnému prostředí. Pokud genetické korelace mezi znaky chování působí jako omezení, pak by se syndromy chování měly obtížně rozpadat. Pokud jsou například agresivita a smělost pozitivně korelovány (stejní jedinci jsou jak agresivnější, tak smělejší než jiní jedinci, (Sih *et al.*, 2012)) v jedné populaci, měly by být pozitivně korelovány i v jiných populacích téhož druhu. Kromě toho by korelace chování mezi populacemi měly být ve stejném směru jako korelace uvnitř populací. Populace, které jsou v průměru odvážnější než jiné populace, by měly být také agresivnější. Naproti tomu v adaptivním pohledu se korelace mezi danou dvojicí chování mohou výrazně lišit, pokud jsou v různých prostředích upřednostňovány různé korelace.

Ačkoliv se tedy v rámci behaviorálních syndromů jedná o soubor geneticky podmíněného chování, které je projevováno opakovaně, není toto chování, zejména v souvislosti se získanými zkušenostmi, zcela neměnné. Naopak je zkušenostmi obohacováno (Galef & Laland, 2005). Zároveň však lze říci, že geneticky fixované chování, které se bez ohledu na získané zkušenosti projeví zejména v akutních a nových situacích, významně zasahuje do výsledku událostí, neb omezuje možnost volby tím, že zkušenosti upozaduje (tzv. omezená behaviorální plasticita). To může hrát zásadní roli v přežití jedinců i v prosperitě celých populací (Sih *et al.*, 2012).

2.2 Detekce behaviorálních syndromů

Detekce behaviorálních syndromů prochází, zřejmě díky své složitosti a komplexnosti, velmi nesnadnou cestou. Také samotných metod zjišťování těchto syndromů z různých typů chování nebo jejich vázanosti na určité situace je opravdu mnoho. Zkoumají se konflikty uvnitř a napříč různými situacemi zahrnujícími jednu nebo více behaviorálních funkčních kategorií v chování, obvykle při nastavení daných podmínek ve stejném časovém úseku. Testují se tedy především behaviorální korelace a jejich opakovatelnost, popřípadě i dědičnost, a to např. u ptáků (Drent *et al.*, 2003; Dingemase *et al.*, 2004), ale i obojživelníků, ryb a primátů (Clark *et al.*, 1987) a také u hospodářských a laboratorních zvířat (Sih *et al.*, 2012).

Pro detekci behaviorálních syndromů existuje několik testovacích metod, velmi často se využívá metoda light/dark boxu, která je založena na vrozené averzi hlodavců k jasně osvětleným oblastem a následně na exploračním chování v reakci na mírný stresový faktor. Konflikt při této metodě probíhá mezi tendencí zkoumat nové prostředí a původní tendenci uhýbat neznámému (Bourin & Hascoët, 2003).

Další testy chování jsou bludiště pro sledování orientace a schopnosti se adaptovat, "open field", ve kterém se posuzuje přirozené chování ve volné přírodě a primární zaměření na teritorialitu, sociální chování a komunikaci mezi jedinci (Bourin & Hascoët, 2003). Dále můžeme testy chování rozšířit o habituační test s eliminací rušivých jevů, reakce na podmět s umělou simulací v laboratoři, test méně častých jevů pro nenormální chování a test frekvence výskytu zvolených prvků k posouzení vnějších faktorů na sociální chování, konkrétně stres a agrese (Bourin & Hascoët, 2003).

Metody pro pozorování rozdělujeme také dle časového rozmezí od selektivního, skupinového, nepřetržitého až po kombinované sledování, které odstraňuje nedostatky předchozích metod, ale je vhodné pouze pro aktivitu s krátkou dobou trvání (Bourin & Hascoët, 2003). Takové pozorování může probíhat ve volné přírodě, laboratorních a kontrolovaných podmínkách a soustředit se na synchronní pozorování několika vlastností a behaviorálních syndromů jedince, dichronní pro jednu vlastnost u více jedinců, bichronní pro několik aktivit jedince a kombinované (Bourin & Hascoët, 2003).

Co se týče samotné metodiky dosavadních studií behaviorálních korelací a syndromů, je zřejmé, že se výzkum stále ještě soustředí především na testování dospělců přímo odchycených v přírodě, případně posléze na jejich uměle odchované potomstvo, a to v kontrolovaných laboratorních podmínkách (Tabulka 1) (např. Drent *et al.*, 2003; Quinn *et al.*, 2012). Někteří autoři zabývající se chováním zmiňují, že tito jedinci mohou již při samotném odchytu procházet jakýmsi sítím, dle svých behaviorálních znaků (Garamszegi *et al.*, 2009, Inoue – Murayama *et al.*, 2011). Je tedy možné, že jsou např. pochyťáni pouze jedinci, kteří jsou neopatrní a zároveň odvážní a odhodlají se odchytovou past prozkoumat. To vše detekci behaviorálních syndromů znesnadňuje. Navíc, chování obecně je ovlivněno nezměrnou řadou faktorů jako je teplota prostředí, fáze dne a ročního období, aktuální fyzická kondice a nemoci (včetně parazitů), potenciální přítomnost predátora, zdroj potravy, přítomnost partnerů, ale i konkurentů, přítomnost jiných živočišných druhů, velikost prostoru v němž se živočich nachází a v neposlední řadě také již zmíněnou genetickou výbavou jedince, zkušenostmi, které doposud získal a danou situací – akutní/neakutní, známá/neznámá (např. Regolin *et al.*, 2000; Galef & Laland, 2005; Bell *et al.*, 2009; Quinn *et al.* 2011; Hammond -Tooke *et al.*, 2012 a další). Některé z výše jmenovaných faktorů lze sice v laboratorních podmínkách zcela jistě kontrolovat (např. teplota, fáze dne, roční období) drtivou většinu však nikoli.

3. Role behaviorálních syndromů v ekologii

V předchozích kapitolách uvádím definici behaviorálních syndromů jakožto konzistentní (opakovatelné) behaviorální korelace, které jsou geneticky silně fixovány, avšak za určitých podmínek mohou být rovněž ovlivněny (proměněny) např. zkušenostmi, ale i spoustou dalších faktorů. Na základě těchto korelací jsou někteří jedinci např. více konkurenceschopní, díky vyšší míře agresivity (Hedrick, 2000; Dingemanse, 2003; Duckworth & Badyaev, 2007) a současně s tím i odolnější vůči různým infekcím, díky méně zatíženému imunitnímu systému, vlivem lepšího zvládnání stresu (Brown & Nestor 1974). Zároveň mohou být také vizuálně nápadnější, díky výraznějším sekundárním pohlavním znakům, vlivem zvýšených hladin testosteronu a karotenoidů (Peters, 2007) a také méně opatrní vůči riziku predace (Riechert & Hedrick, 1993; Wilson *et al.*, 1994). Zejména pokud zvýšeně investují svou pozornost do boje s konkurenty a nedávají si tak dostatečný pozor na ostatní dění (Bell, 2005, Brydges *et al.*, 2008). Oproti tomuto výčtu, který je pouze jakousi ochutnávkou toho, jak se mohou jednotlivé korelace spojit do komplexních syndromů, jsou další jedinci pravým opakem. Jsou tedy sice méně konkurenceschopní a náchylnější k infekcím, za to jsou však méně nápadní a především opatrnější, což pro ně může znamenat snížené riziko predace (Sih *et al.*, 2004).

Zdá se, že za normálních okolností, kdy jsou příznivé podmínky prostředí a kdy je variabilita jedinců v populaci vysoká, není žádný ze syndromů favorizován (Cockrem, 2007). V takovém případě se mohou zdát behaviorální syndromy a jejich výzkum nepodstatné. V dnešním světě lze však obecně stabilní a příznivé podmínky, jako je dostatek zdrojů, zdravá a únosná míra vnitrodruhové i mezidruhové konkurence, nebo např. jakási únosná početnost predátorů nalézt čím dál vzácněji. Prostředí je narušováno a pozměňováno zejména lidskou činností. Objevuje se nedostatek zdrojů, úkrytů, nemožnost nalézt partnera, přemnožení predátorů či dokonce umělé zavedení zcela nových druhů včetně predátorů. A právě v takto „narušeném“ nebo pozměněném prostředí nabývají behaviorální syndromy, respektive ekologické důsledky, které z nich pro jedince i celé populace vyplývají, svého významu.

3.1 Vliv behaviorálních syndromů na prosperitu jedince

Mezi důsledky vyplývající z behaviorálních syndromů, které mohou ovlivňovat prosperitu jedinců patří především omezená behaviorální plasticita, zvýšená nebo naopak snížená konkurenceschopnost jedince, míra agrese a také sociální interakce a schopnost nalézt vhodného partnera. Behaviorální plasticita ovlivňuje chování a následnou adaptaci na změny prostředí, vytváří se zde konzistentní rozdíly a každý jedinec vykazuje část behaviorální diverzity, což ovlivňuje i schopnost socializace a vytváří překážky při vyhledávání partnerů, pokud není jedinec konkurenceschopný a odhodlaný při případné fragmentaci prostředí vstoupit za své hranice. Všechny tyto skutečnosti velmi silně ovlivňují chování jedinců a jejich schopnost se přizpůsobit, získat zkušenosti a neřídit se pouze genetickou informací jsou kritické pro jejich prosperování a budoucnost druhu.

3.1.1 Omezená behaviorální plasticita

Jedinci v rámci jedné populace vykazují konzistentní rozdíly v chování a jejich osobnost souvisí s tím, do jaké míry dokážou přizpůsobit své chování měnícím se podmínkám. Osobnost jedince je úzce spjata s plasticitou chování a geny jedince, který se bez zkušeností může chovat pouze dle zakódované genetické informace a na náhlé situace reagovat nevhodně a vystavit se tak riziku, kde by mu zkušenost nabídla praktičtější reakci (Mathot *et al.*, 2012). Jedinec se během svého života neustále učí něčemu novému a neorientuje se pouze podle BS, které zdědil, ale dle logiky a zkušeností přejatých od okolí.

Variabilita chování byla studována převážně na úrovni populace, ale novější práce poukázaly na skutečnost, že v rámci populace existují rozdíly v chování, které se opakují v určitých kontextech a situacích (Bell *et al.*, 2009). Tyto rozdíly nyní považujeme za „osobnost zvířat“ a vidíme vliv ekologické a environmentální nejistoty na rozdíly v behaviorální plasticitě (Sih *et al.*, 2004).

V neustále měnících se podmínkách mohou jedinci přizpůsobovat své chování a zároveň se od sebe lišit a vytvářet konzistentní rozdíly. Tato skutečnost tedy naznačuje, že plasticita chování je omezená, přičemž každý daný jedinec vykazuje pouze část behaviorální diverzity přítomné v celé populaci (Sih *et al.*, 2004). Vzniká zde tedy potenciaální existenční výhoda u jedinců schopných

se adaptovat a je třeba si položit otázku proč by tedy měla být plasticita vůbec omezená (Wolf *et al.*, 2008). Nejčastější myšlenka je, že plasticita tedy schopnost být plastický a adaptovat se na změny je časově i fyzicky nákladná a že existují limity výhod, které mohou jedinci z plasticity získat, a proto je behaviorální plasticita omezená (Mathot *et al.*, 2012).

Omezená behaviorální plasticita se dá projektovat v nejistotě jedinců, kteří se neustále rozhodují kdy, kde a jak hledat zdroj potravy, partnera a vhodné místo pro vyvedení potomků. Populace totiž není vševidoucí a jejich rozhodování je plné nejistoty, jelikož nikdy nemohou znát skutečný stav všech možností a rizik s nimi spojených.

V takovém případě, kdy je jedinec vystaven stresu např. z predace přichází na řadu reakce dle genetické informace, která představuje jisté riziko, protože není vždy správná (Mathot *et al.*, 2012). Reaktivní jedinec využívá přístup, ve kterém se nesnaží cokoli předvídat a reaguje pouze na to, k čemu již došlo, jedná se o defenzivní chování. Naopak proaktivní jedinec se snaží situaci předvídat a včas přebrat iniciativu. Takové chování je geneticky dané a při vzniku nejistoty může dojít k jeho použití v nevhodnou dobu, a to i za předpokladu, že jedinec i populace mají mnoho zkušeností s určitými faktory prostředí, ale nedokážou je využít. Výhody, které poskytuje behaviorální plasticita a s ní spojená adaptace jsou omezené, a ne vždy použitelné v praxi (Mathot *et al.*, 2012).

3.1.2 Přežívání a konkurenceschopnost jedince

Konkurenceschopnost jedince se vztahuje k několika BS a jedná se o faktor propojený primárně s mírou agrese, ale nejedná se vždy pouze o zvýhodnění v environmentálním prostředí. Vyšší míra agrese vede k vyšší konkurenceschopnosti v případě udržení si teritoria a zisku dostatečného množství zdrojů, bohužel však mají jedinci s tímto BS obtíže s vyvedením normálního počtu potomků, jelikož je jejich pozornost zaměřena na konkurenční souboje a péči o mláďata nemůže obstarat pouze samice a také je zvýšena úmrtnost v boji (Duckworth, 2006), tento BS byl nejčastěji pozorován u druhů ptactva.

Individuální rozdíly v chování jedince, označované často jako personalita zvířat, jsou předmětem zájmu výzkumů (Coleman & Wilson, 1998; Dingemanse *et al.*, 2004; Koolhaas *et al.*, 1999; Sih *et al.*, 2004). Studie prokázali, že právě

individuální rozdíly v chování jedince (personalita) má vliv např. na přežívání (Dingemanse *et al.*, 2004), celkovou zdatnost jedince či na jeho schopnost učit se (např. Carere & Locurto, 2011). Navíc tyto odlišnosti v chování jsou částečně dědičné (Dingemanse, 2002; Drent *et al.*, 2003).

Je jednoznačné, že fyzicky zdatní jedinci mají větší šanci na přežití. Agresivnější mláďata, která se lépe dostanou ke stravě od rodičů, jsou více konkurenceschopná a z vrhu nejsilnější. Smělost jako taková byla předmětem studie Colemana a Wilsona (1998): Plachost a odvaha u slunéčka dýňového. V této studii laboratorní testy prokázaly, že smělá slunéčka *Lepomis gibbosus* se rychleji aklimatizují, více se živí exponovanou, obtížně zachytitelnou kořistí a více se zapojují do kontroly predátorů než plachá slunéčka. Odvážní a plaší jedinci se liší nejen v různých formách chování, ale mnohdy jsou také atraktivnější pro partnery.

Snad nejúplnější studie ekologického a evolučního významu syndromu chování se týká prací, které pracují s druhem Sýkora koňadra (Quinn *et al.*, 2012). První práce zjistily konzistentní individuální rozdíly v exploračním chování (aktivita v neznámém prostředí). Oproti "pomalým" průzkumníkům byli "rychlí" průzkumníci také agresivnější (Verbeek, *et al.*, 1994).

3.1.3 Sociální interakce mezi jedinci

Socialitou lze chápat určitou míru „společenskosti“, do jaké se jednotlivci v živočišné populaci mají tendenci sdružovat v sociálních skupinách. Tlaky prostředí vyvolávají různý stupeň sociality, v závislosti na druhu a jeho ohrožení, nebo ohrožení potomstva, jedná se o reakce na přežití a evoluční tlaky (Cote *et al.*, 2008). Některé změny v prostředí mohou vyvolat změny také v sociální oblasti, což vzhledem k rozlišnosti behaviorálních syndromů u některých jedinců může způsobit jistou formu diskomfortu (Cote *et al.*, 2008).

Někteří jedinci se kromě námluv a páření nestýkají a žijí samostatně, naopak někteří se zaměřují výlučně na ochranu a vývoj potomků, kdy rodiče investují svůj čas a sociální kapitál ve prospěch svých vlastních potomků (Cote *et al.*, 2008). Tito jedinci, kteří se starají o svá mláďata, ale žádné jiné společenské rysy nevykazují, jsou označováni jako „podsociální“. Jedinec, který vykazuje vysoký stupeň společenskosti, se označuje jako zvíře sociální. Jako nejvyšší stupeň sociality označují sociobiologové eusocialitu, která vykazuje překrývající se dospělé generace,

dělbu práce, kooperativní péči o mladé, a v některých případech existující biologicky kastovní systém, např. mravenci, včely. Každá skupina má jednu chovnou samici (královnu); je chráněna velkým počtem mužských obránců. Obdobně jako u jiných takovýchto eusociálních společností, členové sdílejí jeden životní prostor (Sih *et al.*, 2012). Toto behaviorální chování jedinců a různý stupeň socializace, je typické pro jedince, které mají určité společenské znaky (nejčastěji mají příbuzné začleněné do čeledí). Je vyvoláno potřebou ochrany proti predátorům a zachování rodu apod.

3.1.4 Vliv behaviorálních syndromů na vyhledávání partnerů

S behaviorální plasticitou a osobnostními rysy je úzce spojeno i vyhledávání a výběr partnerů a udržování populace. Často zmiňovaným mechanismem je právě pohlavní výběr. Na vyhledávání partnerů a udržování populace má vliv mimo jiné i populační hustota a dosah partnera. Také byl doložen význam podobnosti v behaviorálních vlastnostech partnerů pro úspěch reprodukce, např. u ptáků a ryb několikrát dokumentován (Schuett *et al.*, 2010), vliv osobnostního rysu byl zaznamenán například u sýkory koňadry (*Parus major*) (Dingemanse *et al.*, 2004).

Upřednostňování určitých fenotypů a určitých znaků během reprodukce je označováno jako asortativní párování. Asortativní párování je pozitivní, kdy je jedincem upřednostňován jedinec s podobnými fenotypy. Negativní asortativní párování vede naopak k preferenci spíše odlišných jedinců. V případě aktivního výběru podobných partnerů, může být výhodou, že podobné páry s větší pravděpodobností předávají více svého genetického materiálu (Thiessen *et al.*, 1997).

Z hlediska behaviorálních syndromů je potřeba věnovat pozornost nejen společným rysům partnerů, ale také limitaci při snaze partnera nalézt. Životní prostředí vystavuje jedince i populace mnohým enviromentálním změnám, což jedincům s určitým typem BS znevýhodňuje i zvýhodňuje nalezení partnera. Pokud dochází k fragmentaci prostředí a predátoři jsou nuceni cíleně se pohybovat pouze po vnějších krajích fragmentu, tak dříve nebo později budou plaší jedinci z vnitřního kruhu fragmentu příliš bojácni a odmítnout se vystavit riziku v této lokaci, což způsobí, že jejich šance na nalezení ideálního partnera bude snížena (Lipton *et al.*, 2004). Naopak odvážní jedinci daného druhu získají mimo většího spektra partnerů také různé druhy obživy a přístup ke většímu množství zdrojů

potravy, avšak se vystavují predaci a jejich šance na vyvedení potomstva bude nižší než v bezpečné vnitřní oblasti fragmentu.

Ve studii, kterou provedl Lipton *et al.* (2004) bylo zjištěno, že většina chování zvířat je regulována tak, aby bylo dosaženo cílů nezbytných pro přežití a reprodukci. O základních motivačních nebo hnacích stavech, které jsou předpokládaným prostředníkem takového chování zaměřeného na cíle, je známo jen málo. V této studii je popisováno chování samce háďátka obecného (*Caenorhabditis elegans*) při hledání partnera, které se podobá motivovanému chování obratlovců.

Pokud je dospělý samec ponechán sám na omezené ploše s potravou, nakonec zdroj potravy opustí a začne se potulovat po destičce, v případě hermafroditů, kteří se nepotřebují pářit k opuštění dochází pouze zřídka.

3.1.5 Aktivní a pasivní agrese

Působení škodlivých nebo potencionálně škodlivých podnětů na druhé zvíře za účelem získání výhody, tomu říkáme agrese (Sih *et al.*, 2012). Lze ji využít k dosažení nebo udržení hierarchické úrovně, priority v přístupu k partnerce a potravě. Škodou rozumíme jakékoliv fyzické či emocionální ublížení na zdraví druhého jedince.

Agresivní jedinci obecně vykazují aktivní reakci při vystavení stresové či ohrožující situaci, nicméně pokud se dostanou do konfliktu ve společnosti a jsou poraženi, vyberou si jako možnost řešení útěk, nebo únik (Duckworth, 2006). V nesociální situaci se aktivně vyhýbají šokům a reagují nekontrolovatelným útokem při vystavení nebezpečí. Naopak neagresivní jedinci obvykle zaujímají pasivní strategii, v obou situacích reagují nehybností a stažením se (Duckworth, 2006).

Jedinec, který je aktivní a reaguje agresivně si často vytvoří vzorec chování a poté při změně v jeho prostředí není schopen reagovat správně, zatímco pasivní jedinci toho schopni jsou. Aktivní a pasivní strategie chování představuje dva rovnocenné, ale různé styly zvládání situací. Při aktivní strategii se jedinci snaží odstranit sama sebe od zdroje, nebo odstranit samotný zdroj stresu, naopak při pasivní strategii se jedinec zaměřuje na snižování dopadu stresu na jejich emoce (Benus *et al.*, 1991).

Samotná úspěšnost obou strategií je však velmi závislá na stabilitě prostředí a změnách, kterým mohou být jedinci vystaveny. Rutina, kterou si vytváří aktivní strategie může být vhodná pro rychlejší provedení reakce na změnu, využitelné je to pouze při předvídatelných situacích. Pokud je jedinec vystaven něčemu novému a variabilnímu může docházet k rozvoji stresové patologie, protože se jedná o neočekávanou změnu (Duckworth, 2006).

3.2 Vliv behaviorálních syndromů na prosperitu populace

Z pohledu ekologie je obecně známé, že jsou populace vystaveny mnoha faktorům. Mezi ty nejvýznamnější zcela jistě patří konkurenční tlak, predační tlak, a především změny v prostředí, které mohou být náhlé, pozvolné, krátkodobé či dlouhodobé a mohou být způsobeny činností člověka nebo mít přírodní charakter (např. živelné katastrofy). Způsob, jakým populace na tyto faktory reagují a jak se s nimi vyrovnávají je výrazně ovlivněn variabilitou behaviorálních syndromů jedinců v populaci a také samotným charakterem faktoru či změny, který na populaci působí (Quinn *et al.*, 2011; Sih *et al.*, 2012).

Každý jedinec v populaci reaguje na tlaky a změny v prostředí jiným způsobem. Jedinci s vysokou mírou zvědavosti (explorace), kteří jsou obvykle smělejší a agresivnější mohou díky těmto vlastnostem snáze, respektive rychleji, vyhledávat nové zdroje nebo obsadit a udržet nová území (Carere *et al.*, 2005). Celkově se jim však lépe daří v nepříliš proměnlivém prostředí (Benus *et al.*, 1991; Dingemans, 2003), což může být způsobeno faktem, že jejich chování častěji upadá do stereotypu (Koolhaas *et al.*, 1999). Méně agresivní jedinci vyhledávají nové zdroje pomaleji a stejně tak hůře obsadí a udrží nová území, což vyplývá i z jejich opatrnosti (Verbeek *et al.*, 1994, Jones & Godin 2010). Jsou však více flexibilní a změnám se tak přizpůsobují snáze (Benus *et al.*, 1991; Koolhaas *et al.*, 1999; Dingemans, 2003). Z pohledu teorie behaviorálních syndromů a omezené behaviorální plasticity je pro populace mnohem rizikovější náhlá nebo zcela nová změna (obzvláště pokud se v krátkém časovém horizontu opakuje), při níž se bude reakce odvíjet především dle geneticky podmíněných vlastností jedinců, přestože by jiná reakce byla vhodnější (Quinn *et al.*, 2011). Např. nastane-li život ohrožující situace vyžadující bezprostřední útěk, pak mohou zahynout zejména ti jedinci, kteří jsou geneticky vybaveni k reakci na stres tzv. „freezingem“ (znehybněním).

Pro prosperitu populace, včetně dobré adaptace na přicházející změny, je tedy velmi důležitá vysoká genetická variabilita jedinců (Cockrem, 2007).

3.2.1 Konkurenční tlak

V odborném smyslu se konkurenční tlak mezi živočichy vyskytuje tehdy, když několik živočichů (stejného nebo různého druhu) využívá společné zdroje, kterých je nedostatek; nebo pokud zdrojů není nedostatek, konkurence se vyskytuje tehdy, když živočichové, kteří o tyto zdroje usilují, přesto při tom jednomu nebo druhému škodí (Beecham, 1999). Jeden způsob konkurence zahrnuje jakékoli zasahování jednoho druhu druhým bez ohledu na to, zda využívají společné zdroje či nikoli, a druhý zahrnuje do významu konkurence i predátorství.

Behaviorální syndromy ovlivňují konkurenceschopnost populace a její následnou variabilitu a také vystavují i celé populace riziku. Zvládat adaptaci a případný souboj s jiným či stejným druhem je v pořádku, ale jak jsem již zmínila, vše má své nevýhody. Pokud se v populaci vyskytuje velké množství jedinců s nízkou mírou agresivity, plachostí a nezájmem o prozkoumávání okolí, jejich šance na udržení populace v případě vystavení se problému ve formě jiného druhu, opravdu nízká. Tato populace nebude cítit nutkání o své území soupeřit a bude pro ně pravděpodobně příjemnější se konfliktu, nebo predaci vyhnout, tímto přijdou o potřebné zdroje a hrozí úhyn, nebo velké ztráty.

Z opačného pohledu, pokud naroste konkurenční tlak, můžou více konkurenceschopní jedinci získat výhodu, jelikož jim jejich behaviorální syndromy a zkušenosti umožní se bránit a případně získat nové území, což je kritické pro zdroje potravy a také pro potencionální rozšíření populace (Beecham, 1999). Může samozřejmě dojít k jistému snížení jedinců, kteří jsou méně konkurenceschopní, avšak to pouze posílí celkovou populaci a umožní růst.

3.2.2 Predační tlak

Predační tlak a predace je považována za hlavní selekční sílu behaviorálních znaků živočichů, její význam v průběhu vývoje je zřejmý, ale můžeme pozorovat schopnosti behaviorálně ovlivňovat riziko, že se stanou kořistí v průběhu

svého života. Populace musí být schopná si uvědomit riziko predace v případě shánění potravy a vytvořit si adaptaci na určité úrovni rizika predace tzv. antipredátorské flexibilní chování (Lima & Dill 1989).

Existuje mnoho způsobů, jak může predáčnÍ tlak ovlivnit rozhodování zvířat. Zatímco predáčnÍ tlak se v průběhu evoluce může měnit jen málo, během ekologického času (tj. během života zvířete) se riziko, že se stane kořistí, může značně měnit během roku, denně nebo dokonce z minuty na minutu (Lima & Dill 1989). Protože zvíře musí během svého života dosáhnout více než jen vyhnout se predaci, jeho adaptace proti predátorům by měly být nějakým způsobem citlivé na aktuální úroveň rizika predace.

Pokud predáčnÍ tlak naroste, populace, která se adaptuje a je z hlediska BS opatrnější a upřednostní bezpečné prostředí s méně kvalitní potravou bude pravděpodobně méně lovena predátory, pokud bude jednat na základě genů i zkušeností (Lima & Dill 1989). V takovém případě dojde k selekci slabých, ale hlavně neopatrných jedinců, což může snížit genetickou variabilitu a populace se tak stane opatrnější a utrpí na rozšiřování a kvalitě zdrojů.

Z pohledu úrovně populace není vztah vždy jasně prospěšný pro predátora a negativní pro kořist, jelikož predátor může odstraňovat staré a nemocné jedince a tím populaci prospívat například k lepší adaptaci při migraci anebo eliminaci škodlivých genů. Stále však můžeme pozorovat negativní vlivy pro kořist a přímé důsledky jednání predátora, kterými je mimo usmrcení i potlačení růstu populace a poškození zdroje potravy, pokud predátor vytvoří teritorium v dané lokaci, značně tím sníží šanci na zisk potravy (Lima & Dill, 1989). Každý živočich na výskyt predátora a predaci reaguje jinak, což ovlivňuje jeho šanci na přežití, ale také šanci na rozšíření populace a případnou migraci druhu do jiného prostředí.

3.2.3 Dlouhodobé a náhlé změny v prostředí

Změny v životním prostředí jsou velmi rozmanité jak časově, tak typem působitele a jedinci i populace reagují na náhlé, pozvolné, přírodní i změny způsobené lidskou činností rozdílně.

Změny prostředí ovlivňují rozmístění i dynamiku populace živočichů, avšak schopnost předpovídat behaviorální reakce je často ztížena poměrně omezenými znalostmi trofických interakcí (Pettorelli *et al.*, 2005). Ukázalo se totiž, že je obtížné rozeznat přímé a nepřímé účinky změn v prostředí na populace živočichů, a to kvůli omezeným informacím o prostorovém měřítku a poměrně nízkému počtu pozorování BS určitých druhů. I pouhé změny v rozložení vegetace ovlivní všechny trofické úrovně v populaci a mohou být pro jisté jedince s BS fatální a způsobit velké snížení počtu populace, nebo jejich úplné vyhynutí (Pettorelli *et al.*, 2005).

Dlouhodobá změna prostředí nastává ve chvíli globálních klimatických změn způsobených přirozenou variabilitou prostředí a lidskou činností. Do této změny jsou zařazeny výkyvy počasí, srážek a také delší vlny veder, povodně, období sucha spojené s nedostatkem podpovrchové vody a antropogenní změny.

Chování populací se adaptuje a dochází k selekci, která bude upřednostňovat chování, které je přesně specifické pro danou oblast, nebo pro daný typ prostředí (Wilson, 1998). Při změně klimatu, může dojít ke změně trofie systému, změně toků látek a koloběhu živin, což velmi ovlivní veškeré druhy a ty, které byli srovnatelné konkurenceschopností se díky této výhodě lépe přizpůsobí změnám, které nastanou a tím vytlačí jiné druhy, což má velký vliv na ostatní populace. Pokud tedy žije více druhů v určité níse, může docházet k asynchronní fenologii skupin tzn. desynchronizace výskytu druhů, které je možné naleznout v určité oblasti v daný čas právě díky absenci konkurenta, který se zde v minulých letech v danou dobu vyskytoval.

Jinými slovy, selekce by měla upřednostňovat schopnost adaptace na dané podmínky a vzniklé změny a být schopná oddělit maladaptivní kombinace znaků (Wilson, 1998). V návaznosti na toto adaptivní uvažování někteří výzkumníci tvrdí, že pokud zde existuje korelace mezi chováním, je to způsobeno dobrým fungováním určité kombinace znaků, což znamená, že behaviorální syndrom může být výsledkem selekce, nikoliv jejím omezením (Cheverud, 1996).

Vlivem antropogenní činnosti konkrétně výstavbou budov a silnic dochází k důležitému efektu, jenž provází mnoho změn chování a územního rozšíření populací. Okrajovaný efekt (ekotonální) je komplex změn abiotických i biotických

až do hloubky 250 metrů na daném fragmentu prostředí, jedná se o dobrovolný efekt fragmentace, kdy se mění poměr vnitřní části fragmentu, ve prospěch okrajů. Menší fragmenty mají větší okrajový efekt a organismy přicházejí o výhodu vnitřní části a začínají být zranitelní. Pokud se jedná o specialisty a druhy vázané na prostředí, nedokáží si najít alternativu ani v případě, že by se nacházela pouze pár metrů od nich, jelikož se nechtějí vystavit riziku například otevřené plochy, takové chování značí plachost jedinců.

Dochází zde i k vyššímu výskytu predátorů a druhy v jakékoliv fázi vývoje jsou zde více náchylní k napadení predátorem, jelikož se zde děje něco jiného než uvnitř fragmentu. Bylo prokázáno, že ptačí hnízda, která se nacházejí blíže okraje, jsou častěji kořistí predátorů než ta uvnitř lesa a je možné rozpoznat behaviorální syndromy již na samém okraji této zóny, jelikož je populace obeznámena s větším výskytem predátorů, a tudíž s rizikem predace, upřednostní snížení explorační daného území (Sih et al., 2011).

Jednou ze zásadních ekologických a evolučních problémů je potřeba porozumět reakcím organismů na člověkem vyvolané rychlé změny prostředí (HIREC -human-induced rapid environmental change), a které organismy jsou postaveny do evolučně nových podmínek (Sih et al. 2011). Reakce organismů na člověkem vyvolané rychlé změny prostředí zahrnují například změny stanovišť, vystavení novým druhům spojených s ekologickými invazemi, novým abiotickým podmínkám (např. chemické, světelné nebo hlukové znečištění – změna klimatu). Druhy se nápadně liší ve schopnosti vyrovnat se se změnou prostředí. Výzkumy prokazují, že i v rámci jednoho rodu se některým druhům, kteří jsou předmětem zájmu ochrany, se daří špatně, na rozdíl od jiných invazivních. Mezi behaviorální reakce na HIREC patří např. vyrovnávání se s novými nepřáteli (novými predátory nebo chorobami), osvojování si nových zdrojů (např. nových stanovišť, nové zdroje potravy) a přizpůsobení načasování událostí (např. načasování migrace a rozmnožování) nebo využití prostoru (např. vzorce pohybu) (Tuomainen & Candolin, 2010). Právě pochopení této variability v reakci na chování na HIREC může pomoci buď chráněným a ubývajícím druhům, nebo omezit invazivní a škodlivé druhy. Studie se zaměřují na tyto cíle, aby přinášely poznatky o reakci na změny prostředí.

Flexibilita chování zlepšuje reakce na nové situace. Studie ukazují, že druhy s průměrnou BT, která je více flexibilní se lépe učí a mají tendenci být invazivnější, nebo se častěji urbanizují (Sol *et al.* 2002). Více explorativní jedinci efektivněji hledají potravu a nové kořisti (např. Sol *et al.* 2002) a lépe nacházejí úkryt na nových stanovištích. Naopak druhy s relativně nepružnými BT mají tendenci se novým prostředím vyhýbat. Smělost ovlivňuje reakce chování a nová stanoviště. Studie k měření odvahy použily vzdálenost zahájení letu (vzdálenost, na kterou se zvířata nechají přiblížit k člověku, než utečou), zjistily, že městští ptáci jsou obvykle odvážnější než jejich protějšky sídlící na venkově (Evans *et al.*, 2010), a že opatrné druhy jsou náchylnější k rušení člověkem (Evans *et al.*, 2010). Smělost může však být i škodlivá, pokud je prostředí skutečně nebezpečné. Nevhodná smělost je klíčovým problémem při reintrodukcích zvířat odchovaných v zajetí (např. Bremner-Harrison *et al.*, 2004). BT vytvářena zkušenostmi, může v rámci reintrodukčních programů vycvičit jedince tak, aby produkovali BT, a kteří budou lépe připraveni zvládat výzvy, jimž budou čelit po vypuštění (Conrad *et al.*, 2011).

Vyšší vnitrodruhová variabilita BT může usnadnit reakci populací na změny prostředí. To, zda má druh vhodnou variabilitu BT, aby mohl dobře reagovat na HIREC, závisí na předchozím působení evolučních sil. Aby se zmírnily negativní dopady snížené variability BT, mohou se využít programy ochrany/reintrodukce (Watters & Meehan 2007). Například programy obnovy stanovišť, reintrodukce nebo odchovu v zajetí mohou být zaměřeny na zvýšení variability struktury stanovišť nebo potravních režimů.

3.2.4 Vystavení stresu

Stres je velmi důležitý faktor a jedinci jsou mu vystavováni neustále, ať už se jedná o environmentální změny, teritoriální chování, nebo vystavení se predaci. Z pohledu BS můžeme rozdělit reakce na stres do dvou typů a každá reakce je součástí jiného behaviorálního syndromu. Při vystavení stresu můžeme v následující studii Carere *et al.* (2005) pozorovat reaktivní jedince s nízkou mírou agrese a proaktivní, kteří jsou neopatrní a při vystavení stresu budou zmatení s vyšší mírou agrese.

Výzkum vztahů mezi fyziologickými a behaviorálními charakteristikami ptačích osobností objevil význam individuálních rozdílů v reakcích na stres a v osobnostech ptáků. Ptáci žijí v prostředí, které se stále průběžně mění, a musí

reagovat na různé podněty ve svém okolí. Je-li podnět vyhodnocen jako nebezpečí, vyvolaná stresová situace aktivuje funkci nadledvin a zvyšuje sekreci stresových látek kortikosteronu, u jednotlivých ptáků se reakce na stres a behaviorální reakce na podněty výrazně liší. Byly zkoumány reakce „strachového“ chování několika druhů, které naznačili, že kortikosteronové reakce a reakce na „strachové“ chování jsou u jednotlivých ptáků propojeny (Carere *et al.*, 2005).

Reakce zvířat se liší svými reakcemi ve vztahu na prostředí a na jiná zvířata. Některá jsou agresivnější a nebojácnější. Ptáci s proaktivní osobností mají odvážné a rychlé behaviorální reakce, a relativně nízké stresové reakce kortikosteronu na podněty, zatímco ptáci s reaktivní osobností mají relativně pasivní plaché a pomalé behaviorální reakce a velké reakce kortikosteronu. Kortikosteron a behaviorální reakce závisejí na osobnosti každého ptáka (Cockrem, 2007). Vychází se proto z předpokladu, že zvířata s proaktivní osobností budou pravděpodobně úspěšnější v prostředí, které zůstává konstantní, než zvířata s reaktivní osobností (Cockrem, 2005). Naopak opatrnější styl reaktivních zvířat může být úspěšnější v měnícím se prostředí, a proto neexistuje optimální osobnost pro všechny situace.

Obecné definice stresu mohou zahrnovat reakce zvířat na širokou škálu podnětů. Cockrem ve své studii definoval stres jako „stav, kdy je hypotalamo-hypofyzární funkce adrenální (HPA) osy aktivována zvýšenou sekrecí glukokortikoidů v reakci na stresor“. Reakce na stres aktivují nervový systém a vyvolávají zvýšenou sekreci glukokortikoidů.

Zatěžující činitele lze klasifikovat jako fyzické nebo emocionální. Fyzické stresory vycházejí z těla narušením fyzikálních nebo chemických parametrů tkání, jako je například pokles koncentrace glukózy v krvi. Na rozdíl od toho emocionální stresory jsou vyhodnocením informací ve vztahu k uloženým informacím, které jsou buď naučené nebo zděděné a vyžadují zpracování v limbických nebo kortikálních oblastech mozku, např. pohled na predátora (Cockrem, 2007). Právě zvýšení hladiny kortikosteronu v plazmě bylo využito ve výše uvedené studii k určení, kdy a do jaké míry je pták vystaven stresu. Příkladem využití reakcí kortikosteronu k určení, kdy ptáci prožívají stres, byla studie kortikosteronu a behaviorálních reakcí sýkory koňadry (*Parus major*) v zajetí (Cockrem & Silverin, 2002b). Sýkory koňadry ve voliére byly vystaveny po dobu 60 minut působení predátora (vycpaná sova Tengmalmova) nebo vycpané pěnkavy obecné (*Fringilla montifringilla*), která

pro sýkory koňadry nepředstavuje hrozbu. Sýkory vykazovaly podobné změny v chování, ale pouze při pohledu na sovu se objevila kortikosteronová, tedy stresová reakce.

Aktivace osy HPA, kdy zvíře vnímá podnět jako hrozbu, a kdy na tento podnět vytváří behaviorální a fyziologickou reakci. Toto chování způsobené strachem pomáhá zvířeti se vyhnout možným negativním následkům nebo případné nebezpečí snížit (např. vzdálenost, ke které se lze k ptákovi přiblížit, než uletí). Bázlivost ptáků se nejčastěji měří pomocí behaviorálních testů, při nichž se ptáci setkávají s nezvyklými a překvapivými podněty (leknutí). Dalším testem, který se používá např. u kuřat a křepelek, je test tzv., tonické nehybnosti. Tonická nehybnost je určitá naučená reakce, kterou lze vyvolat krátkým fyzickým omezením pohybu, při němž pták zůstává v klidu a vykazuje sníženou reaktivitu na vnější podněty (Jones, 2005), u které se předpokládá, že je formou obraného chování proti predátorům (Gallup, 1977).

Mezi charakteristické znaky tonické nehybnosti u kuřat je dočasné potlačení reakce na vzpřímení, snížená vokalizace a přerušované zavírání očí (Gallup, 1977). Testy s tonickou nehybností se u kuřat provádějí tak, že se pták položí na bok nebo na záda a lehce znehybní, přičemž se mu jedna ruka drží nad hlavou a druhá ruka se položí na hrudní kost po dobu cca 15 sekund (Fraisie & Cockrem, 2006). Poté se pták uvolní a měří se doba do prvního pohybu hlavy a trvání tonické nehybnosti. Některé druhy kuřat byly vyhodnoceny za bázlivější než jiné. Například při testu bílých nosnic plemene Leghorn a hnědých nosnic plemene Hyline bylo zjištěno, že doba trvání tonické nehybnosti (do prvního pohybu hlavy nosnice) byl větší u bílých slepic než u hnědých slepic (Fraisie & Cockrem, 2006).

4. Diskuse

V rámci této literární rešerše jsem vyhledávala vědecké publikace týkající se výzkumu behaviorálních korelací a behaviorálních syndromů. K získání potřebných výsledků a sledování již dříve publikovaných studií byla použita odborná elektronická databáze a také dostupné katalogy knihoven. Jelikož veškeré použité studie byly povětšinou dostupné pouze v anglickém jazyce k jejich vyhledávání bylo nutné použít klíčová hesla v angličtině jako např. „behavioral syndromes nebo predation pressure“.

Dostupné publikace se aktuálně soustředí především na behaviorální syndromy obecně (Sih *et al.*, 2012), v případě prací zaměřených na konkrétní druhy pak převažují druhy ptactva např. *Parus major*, *Tachycienta bicolor*, *Casmerodius albus* (Verhulst *et al.*, 1997; Quinn *et al.*, 2012) a vodního společenstva (Bell, 2015). Mimo tyto zmíněné druhy byly v rešerši zahrnuty i práce zabývající se BS u druhů jako je salašník západní (*Sialia mexicana*), koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*) nebo kančík příčnopruhý (*Amatitlania nigrofasciata*).

Terminologie v oblasti výzkumu behaviorálních syndromů či behaviorálních korelací je doposud poměrně neucelená a zasloužila by si sjednotit. Rozdíly v individualitě jedinců označili Pervin a John (1999) jako typy osobnosti. Objevují se ale také označení jako např. temperament, personalita, behaviorální tendence, strategie, osy chování, behaviorální syndromy (Sih *et al.*, 2004a; Sih *et al.*, 2004b) nebo konstrukty (např. Huntingford, 1976; Riechert & Hedrickz, 1993; Gosling, 2001).

Přestože je obecně doporučováno pozorování BS v přírodních podmínkách, většina studií, z důvodu lepší proveditelnosti, opakovatelnosti pokusu a hlavně simulace podmínek, provádí pozorování BS v podmínkách laboratorních. Dle mého názoru, některé z výše zmíněných faktorů/označení právě v neznámých laboratorních prostorech nabývají na zcela novém a netušeném významu, případně mohou být naopak účinně maskovány. Ačkoli laboratorní testování pokročilo a nyní je již vidět snaha „vyzdobit“ prostředí testovacích boxů přirozenými objekty, jako jsou úkryty, podestýlka, větve apod., pravděpodobně není možné obsáhnout a eliminovat vše, co by z hlediska přirozenosti projevů mohlo působit rušivým efektem. Chování

pak může být nepříznivě (často nenápadně) ovlivněno a z provedených testů mohou být vyvozeny nesprávné nebo zkreslené výsledky. Behaviorální syndromy jsou stejně komplexní jako ekologické důsledky, které z nich mohou vyplývat a snad by tedy mohlo být užitečnější spíše nežli eliminovat ovlivňující faktory, pokusit se o testování dobře prozkoumaných a snadno dostupných druhů přímo v terénu. Takových prací je však prozatím poměrně málo (viz Přílohy, Tabulka 1).

Dále je doporučováno specifické zaměření na mláďata, jelikož nejsou jejich reakce ovlivněny zkušenostmi, ale pouze genetickou částí BS. Z pohledu behaviorálních syndromů, je genetika základem všeho, jelikož každý jedinec v populaci dědí po rodičích určité vlastnosti, které mu (mimo jiné) pomáhají okamžitě reagovat na dané podněty (např. Galef & Laland, 2005; Koolhaas *et al.*, 2007; Komiyama, 2014). Tyto geneticky fixované vlastnosti se však uplatní především v případě, kdy jedinec nemá na daný nový podnět jinou vhodnou odpověď (reakci) – tedy nemá dosud s podnětem zkušenost, ze které by mohl vhodněji čerpat, nebo nemá-li čas vhodnou odpověď v získaných zkušenostech hledat (Quinn *et al.*, 2011). Na základě této myšlenky, bychom měli být schopni účinněji detekovat behaviorální syndromy spíše krátce po narození jedinců nežli později u dospělců, kdy do reakce vstupuje nepřeborné množství neodhadnutelných získaných zkušeností. Přesto je potřeba sledovat BS i u dospělců a následně se zaměřit na další populace jedinců téhož druhu. Tyto práce se zaměřují především na agresivitu a obranné chování před predátorem a jak ovlivňují BS vyhledávání partnerů a schopnost přivést na svět potomky. Studie provedená P. Drentem v roce 2003 věnovala pozornost dědičnosti BS a zaměřila se primárně na agresivitu a odvahu při jeho vystavení. V reálném prostředí čtyř generací proběhl obousměrný experiment nového prostředí se závislostí na rychlosti přesunu a reakce na nové objekty. V tomto případě sledováním druhu sýkora koňadra bylo možné určit, že dochází k 54% dědičnosti pro průzkumné chování a zvládání stresu v populaci volně žijících ptáků.

Chování zvířat hraje důležitou roli při utváření ekologických procesů, proto oblast zájmu o chování zvířat, studium behaviorálních syndromů (osobností zvířat) stejně jako korelace chování, je zkoumána již historicky (Sutherland, 1996; Fryxell & Lundberg, 1998). Právě tyto výzkumy vedly například k optimalitě stravy krmivářů, využívání biotopů a vyhýbání se predátorům, které jsou základem

interakcí mezi predátory a kořistí a kompetičních interakcí, jež následně potenciálně vysvětlují hlavní vzorce v ekologii populací a společenstev (Valdovínost *et al.*, 2010).

Behaviorální syndromy mohou také vysvětlit chování, které se v izolovaném kontextu jeví jako nápadně neadaptivní (např. nepřiměřeně vysoká aktivita v přítomnosti predátorů nebo nadměrný sexuální kanibalismus – požívání samečka při nebo po kopulaci). Mohou také pomoci vysvětlit zachování individuální proměnlivosti v typech chování, což je jev, který je všudypřítomný, ale často ignorovaný (Sih *et al.*, 2004). Výsledky studií totiž nasvědčují, že chování populace nebo druhu může mít důležité ekologické a evoluční důsledky, včetně významného vlivu na rozšíření druhů, na relativní tendence druhů být invazivní nebo dobře reagovat na změny prostředí. Jelikož se invazivní druhy poměrně lehce adaptují na nové podmínky, je možné takové chování sledovat a v případě potřeby nasadit vhodného predátora. Potencionálně by tak bylo možné zabránit vytlačování původních druhů druhy invazivními, které byly dovezeny, a které nemají v novém prostředí přirozeného nepřítele.

Některé práce zdůrazňují roli chování v aplikovaných ekologických otázkách, jako jsou ekologické invaze nebo relativní schopnosti druhů vyrovnat se s rychlými změnami prostředí způsobenými člověkem (Sih *et al.*, 2011). Jiné studie se zaměřili na ekologické poznatky, které vycházejí z nového důrazu v chování zvířat na behaviorální syndromy (tzv. osobnosti zvířat), kdy u mnoha jedinců se vykazuje konzistenční chování v rámci jednotlivce i mezi jednotlivci. U mnoha druhů se někteří jedinci projevují konzistentně méně agresivnějším behaviorálním typem chování, zatímco jiní jsou konzistentně méně agresivní nejen v konkurenčním soutěžení, ale také v potravním, pářicím, rodičovském nebo antipredátorském chování (Riechert & Hendrick, 1993). Mezi zdokumentované osy BT patří např. variabilita a odvážnost (Wilson *et al.*, 1994). Syndromy chování jsou ekologicky důležité, protože BT jedinců může vést k suboptimálnímu chování v některých prostředích. Pozornosti se proto dostává zkoumání důsledků behaviorálních syndromů pro hlavní otázky ekologie (Reale *et al.*, 2007).

Rozšíření a početnost druhů a jejich populační dynamika jsou často silně ovlivněny interakcemi mezi druhy – konkurencí, predací, parazitismem a/nebo mutualismem, které jsou často prostředkovány prostorovou a/nebo časovou

variabilitou prostředí. Pochopení limitů rozšíření a početnosti a interakcí druhů je o to důležitější, kdy ve světě se v důsledku rychlých změn životního prostředí způsobených člověkem („HIREC“) dostává menšina organismů do nových situací s novými limitujícími faktory a v některých případech se uvolňují předchozí limitující faktory. Některé druhy reagují na HIREC špatně, zatímco jiné rozšiřují své areály (např. invazní druhy) (Sih *et al.*, 2012)

V práci Bell (2005) se vracíme k syndromu aktivity, agresivity a odvahy a také k testování hypotézy, že korelace mezi chováním mohou působit jako evoluční omezení. Tato hypotéza předpokládá, že agresivita, odvaha a aktivita v prostředí, které je pro jedince neznámé by spolu měly pozitivně souviset jak v rámci různých populací, tak mezi jednotlivci. Měření probíhalo na jedincích odchytených ve volné přírodě a následně na jejich potomcích ze dvou různých populací. Pomocí výpočtů dědičnosti a genetické korelaci mezi různým chováním došli k výsledku, že chování je geneticky korelována pouze v jedné populaci, ale ve druhé ne. Agresivita a odvaha spolu povětšinou souvisela negativně napříč populacemi, tyto výsledky indikují, že syndromy chování nepůsobí vždy jako evoluční omezení.

Zájem o behaviorální syndromy se v posledních letech zvyšuje kvůli jejich evolučnímu významu (Wilson, 1998; Sih *et al.*, 2004). Evoluční důsledek behaviorálních syndromů je, že korelované znaky se nemusí vyvíjet volně a nezávisle, takže upřednostnění jednoho typu chování může vést ke změně zcela jiného chování, např. agresivita může vést ke změně smělosti jedince (Stamps, 1991). Můžeme zde rozepsat hypotézu omezení, která byla zmíněna v práci Bell v roce 2005. Předpokládá, že syndromy vycházejí ze společné vazby mezi chováním, např. hormonů a účinky na více než jednu tkáň jedince (Ketterson & Nolan, 1999). Tato hypotéza také předpokládá, že ustálená soustava jevů, která je základem korelovaných znaků, se nevyvíjí snadno, jelikož by vyžadovala velké genetické změny nebo evoluci hormonálních mechanismů. Dochází tedy k závěru, že evoluční změny v jednom chování vedou ke změnám v korelovaném chování.

5. Závěr

Nedávné práce zobrazují důležitost behaviorálních syndromů, protože mohou omezit plasticitu chování, následně vysvětlit neoptimální reakce jedinců a pomoci udržet individuální variabilitu chování. Ačkoliv rozsah sledovaných druhů nebyl příliš rozsáhlý, podařilo se s ohledem na dříve provedené studie sledovat vliv jednotlivých faktorů a behaviorálních syndromů na prosperitu jedinců a populací.

Faktory a BS jsou spolu úzce provázané a navzájem schopné se pozitivně i negativně ovlivňovat, studie, které v posledních letech proběhly spíše poukazují na negativní ovlivňování populací a potvrzenou provázanost jistých faktorů a behaviorálních syndromů, samozřejmě pozorujeme i pozitivní ovlivnění BS. Tyto faktory mohou mít zásadní vliv na stav jedince, distribuci druhů, početnost populace a nutné přizpůsobení se změnám prostředí, ke kterým dochází hlavně v posledních letech velmi často.

Přestože již proběhlo mnoho rozsáhlých studií stále se nacházíme v ranné fázi výzkumu, jelikož dosavadní studie soustředí svou pozornost na poměrně malou variabilitu druhů a povětšinou pouze v laboratorních podmínkách. K pochopení BS v širším pojetí je zapotřebí další práce s větším počtem druhů a studií zejména v přírodním prostředí, aby bylo možné sledovat korelaci určitého chování při vhodných podmínkách a následnou stabilitu behaviorálních syndromů. Stále potřebujeme propojit ostatní obory a rozšířit povědomí i rozsah BS, a proto bych ráda pokračovala ve studiu a navázala diplomovou prací.

6. Přehled literatury a použitých zdrojů

Beecham JA, Farnsworth KD. (1999): *Animal Group Forces Resulting from Predator Avoidance and Competition Minimization*. Journal of Theoretical Biology;198(4):533-548.

Bell, A. M. (2005). *Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (Gasterosteus aculeatus)*. Journal of evolutionary biology, 18(2), 464-473.

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

Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M., Van Oortmerssen G. A. (1991). *Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies*. *Experientia*, 47(10), 1008-1019.

Bourin, M., Hascoët, M. (2003). *The mouse light/dark box test*. European journal of pharmacology, 463(1-3), 55–65.

Bremner-Harrison, S., Prodohl, P.A., Elwood, R.W. (2004). *Behavioural trait assessment as a release criterion: Boldness predicts early death in a reintroduction programme of captive-bred swift fox (Vulpes velox)*. Anim. Conserv., 7, 313–320.

Brown K. I., Nestor K. E., (1974): 2. *Implications of selection for high and low adrenal response to stress*. Poultry Science 53 (4): 1297-1306.

Brydges, N. M., Colegrave, N., Heathcote, R. J., Braithwaite, V. A. (2008). *Habitat stability and predation pressure affect temperament behaviours in populations of three-spined sticklebacks*. Journal of Animal Ecology, 77(2), 229-235.

Carere C, Drent PJ, Privitera L, Koolhaas JM, Groothuis TGG (2005) *Personalities in great tits, Parus major: stability and consistency*. Anim Behav 70:795–805

Carere C., Locurto CH. (2011). *Interaction between animal personality and animal cognition*. Current Zoology. 57. 491-498.

- Clark, A.B., Ehlinger, T.J.** (1987) *Pattern and adaptation in individual behavioral differences. In Perspectives in Ethology* (Bateson, P.P.G. and Klopfer, P.H., eds), pp. 1–47, Plenum Press
- Cockrem, J. F.** (2007). *Stress, corticosterone responses and avian personalities. Journal of Ornithology*, 148(2), 169-178.
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B., Sih, A.** (2011). *Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. J. Fish Biol.*, 78, 395–435.
- Cote, J., Dreiss, A., Clobert, J.** (2008). *Social personality trait and fitness. Proc. R. Soc. B*, 275, 2851–2858.
- Dardenne S., Duckatez S., Cote J., Poncin P., Stevens V.M.**, (2013): *Neophobia and social tolerance are related to breeding group size in a semi-colonial bird. Behavioral Ecology and Sociobiology*: 67 (8), 1317-1327.
- Digemane N. J., Both C., Drent P. J., Van Oers K., Van Noordwijk A. J.**, (2002): *Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. Animal Behaviour*: 64 (6), 929-938.
- Dingemane N. J.**, (2003): *Natural selection and avian personality in a fluctuating environment* (Doctoral dissertation).
- Drent P. J., van Oers K., van Noordwijk A. J.**, (2003). *Realized heritability of personalities in the great tit (Parus major). Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270 (1510): 45-51
- Duckworth R. A.**, (2006). *Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. Behavioral Ecology* 17 (6): 1011-1019
- Duckworth R. A., Badyaev A. V.**, (2007): *Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (38): 15017-15022
- Endler J.A.** (1991). *Interactions between predators and prey. In: Behavioural ecology – an evolutionary approach* (Eds: Krebs J.R. & Davies N.B.), Blackwell Scientific, Oxford.

- Evans, J., Boudreau, K., Hyman, J.** (2010). *Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows*. *Ethology*, 116, 588–595.
- Fryxell, J.M. & Lundberg, P.** (1998). *Individual Behaviour and Community Dynamics*. Chapman & Hall, NY.
- Galef B. G., Laland K. N.,** (2005): *Social learning in animals: empirical studies and theoretical models*. *Bioscience* 55 (6): 489-499.
- Garamszegi L. Z., Eens M., Török J.,** (2009): *Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis**. *Animal Behaviour* 77 (4): 803-812.
- Gosling S D.** (2001): *From mice to men: what can we learn about personality from animal research*. *Psychological Bulletin* 127:45–86.
- Hammond-Tooke C. A., Nakagawa S., Poulin R.,** (2012): *Parasitism and behavioural syndromes in the fish *Gobiomorphus cotidianus**. *Behaviour* 149 (6): 601-622.
- Hedrick, A.V.** (2000). Crickets with extravagant mating songs compensate for predation risk with extra caution. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267: 671–675.
- Huntingford F A.** (1976). *The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus**. *Animal Behaviour* 24:245-260.
- Cheverud J M.** (1996). *Vývojová integrace a evoluce pleiotropie*. *American Zoologist* 36: 44-50.
- Inoue-Murayama M., Kawamura S., Weiss A.,** (2011): *From genes to animal behavior: Social structures, personalities, communication by color*. Tokyo, New York: Springer, Primatology monographs
- Jones, K. A., Godin, J. G. J.** (2010). *Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1681), 625-632.
- Ketterson, E. D., Nolan, V., Jr** (1999). *Adaptation, Exaptation, and Constraint: A Hormonal Perspective*. *The American naturalist*, 154(S1), S4–S25.

- Komiyama T., Iwama H., Osada N., Nakamura Y., Kobayashi H., Tateno Y., Gojobori T.,** (2014): *Dopamine Receptor Genes and Evolutionary Differentiation in the Domestication of Fighting Cocks and Long-Crowing Chickens*. PloS one 9 (7): e101778.
- Koolhaas J. M., de Boer S. F., Buwalda B., van Reenen K.,** (2007): *Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms*. Brain, Behavior and Evolution 70 (4): 218-226.
- Korsten P., Mueller J. C., Hermannstadter C., Bouwman K. M., Dingemans N. J., Drent P. J., Patrick S.C.** (2010): *Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations*. Molecular ecology: 19 (4), F832-843.
- Lima S.L., Dill L.M.,** (1989). *Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus*. Canadian Journal of Zoology 68: 619-640.
- Lipton J, Kleemann G, Ghosh R, Lints R, Emmons SW.** (2004) Mate searching in *Caenorhabditis elegans*: a genetic model for sex drive in a simple invertebrate. J Neurosci; 24(34):7427–34
- Mathot, K. J., Wright J., Kempenaers B. and Dingemans N.J.,** (2012), *Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity*. Oikos, 121: 1009-1020.
- Pervin L, John O P,** editors. (1999). *Handbook of Personality: Theory and Research*. Second Edition. New York: Guilford.
- Peters A.,** (2007): *Testosterone and carotenoids: An integrated view of trade-offs between immunity and sexual signalling*. Bioessays 29 (5): 427-430.
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Myrsetrud, A., Gaillard, J., Tucker, C.J., & Stenseth, N.C.** (2005). *Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change*. Trends in ecology & evolution, 20 9, 503-10 .
- Quinn J. L., Cole E. F., Bates J., Payne R. W., Cresswell W.,** (2011): *Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, rspb20112227.

- Reale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J.** (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.*, 82, 291–318.
- Regolin L., Tommasi L., Vallortigara G.,** (2000): *Visual perception of biological motion in newly hatched chicks as revealed by an imprinting procedure.* *Animal Cognition* 3 (1): (53-60).
- Riechert, S.E., Hedrick, A.V.** (1993). *A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider Agelenopsis aperta (Araneae, Agelenidae).* *Anim. Behav.* 46: 669–675.
- Scheiner S M.** (1993), *Genetics and evolution of phenotypic plasticity.* *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:35–68.
- Schuett, W., Tregenza, T. and Dall, S.R.X.** (2010), *Sexual selection and animal personality.* *Biological Reviews*, 85: 217-246.
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J. C.** (2004a). *Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview.* *Trends in ecology & evolution*, 19(7), 372-378.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E.** (2004b). *Behavioral syndromes: an integrative overview.* *The quarterly review of biology*, 79(3), 241-277.
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J.** (2012). *Ecological implications of behavioural syndromes.* *Ecology letters*, 15(3), 278-289.
- Smith, B. R., Blumstein, D. T.** (2008) *Fitness consequences of personality: a meta-analysis.* *Behavior. Ecol.* 19, 448- 455.
- Sol, D., Timmermans, S., Lefebvre, L.** (2002). *Behavioural flexibility and invasion success in birds.* *Anim. Behav.*, 63, 495–502.
- Stamps, J.A.** (1991). *Why evolutionary issues are reviving interest in proximate behavioral mechanisms.* *Am. Zool.* 31: 338–348.
- Sutherland, W.J.** (1996). *From Individual Behaviour to Population Ecology.* Oxford University Press, Oxford.
- Thiessen D., Young R. K., Delgado M.** (1997). Social pressures for assortative mating, *Personality and Individual Differences*, Volume 22, Issue 2, Pages 157-164,

- Tuomainen, U., Candolin, U.** (2010). *Behavioural responses to human-induced environmental change*. Biol. Rev., 86, 640–657.
- Valdovinos, F.S., Ramos-Jiliberto, R., Garay-Narvaez, L., Urbani, P. & Dunne, J.A.** (2010). *Consequences of adaptive behaviour for the structure and dynamics of food webs*. Ecol. Lett., 13, 1546–1559.
- Van Oers K., Nahuib M.,** (2013): *Chapter 3: Avian personality*. In CAREERE C., MAESTRIPIERI D., [eds.]: *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press, Chicago: str. 66-95
- Verbeek, M. E., Drent, P. J., Wiepkema, P. R.** (1994). *Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits*. Animal Behaviour, 48(5), 1113-1121.
- Verhulst, S., Perrins, C. M., Riddington, R.** (1997) *Natal dispersal of great tits in a patchy environment*. Ecology 78, 864–872.
- Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K. & Dearstyne, T.** (1994). *Shyness and boldness in humans and other animals*. Trends Ecol. Evol. 11: 442–446.
- Wilson D.S.** (1998) *Adaptive individual differences within single populations*. Philos Trans Roy Soc Lond B 353:199–205
- Wolf M., Sander van Doorn, Weissing F.** (2008). *Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities*. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 105: 15825–15830

7. Přílohy

author	tested species	age group				way of capturing individuals	tested in..	tested behavior	what was tested and results (in colors)	
		ad. F	ad. M	juv. F	juv. M					
Drent <i>et al.</i> , 2003	<i>Parus major</i>	15	15	81		capture: breeding	lab	agressivity, activity	corell.	heredity
Duckworth, 2006	<i>Sialia mexicana</i>	42	42	230		capture:	out	agressivity, reproduction	corell.	
Bell, 2005	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0	0	83		breeding	lab	agressivity, risk, activity	corell.	
Quinn <i>et al.</i> , 2012	<i>Parus major</i>		156			capture:	out	risk, courage for food	corell.	repeat.
Quinn <i>et al.</i> , 2012	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>					breeding	lab	reaction, agressivity, activity	corell.	
Brydges, 2008	<i>Gasterosteus aculeatus</i>		66			capture:	lab	activity, courage	corell.	

Tabulka 1 Sledování behaviorálních syndromů a jednotlivých faktorů.