

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Přátelství mezi zvířaty

Bakalářská práce

Autor práce: Nikola Pfauserová

Vedoucí práce: doc. Mgr. Ondřej Slavík, Ph.D.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Přátelství mezi zvířaty" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 16. 4. 2015

Nikola Pfauserová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Mgr. Ondřeji Slavíkovi, Ph.D. za vedení práce, cenné rady a odborný dohled. Děkuji Ing. Pavlovi Horkému, Ph.D. za statistickou analýzu dat a návrh pokusu. A v neposlední řadě děkuji Ing. Marii Wackermannové, za pomoc při realizaci pokusu.

Přátelství mezi zvířaty

Souhrn

V retrospektivním pohledu na metody studia zvířat byly nejdříve zkoumány projevy agresivity. Agresivní chování vzbuzovalo větší zájem než běžné projevy či přátelské chování. Důležitost opačného chování, pacifického, kooperativního a partnerského, byla většinou přehlížena. V dnešní době je známo, že použití výrazu přátelství pro určitý druh chování zvířat nemusí představovat nevhodně použitý antropomorfismus. Přátelství, jako vztah mezi dospělými jedinci v divočině, je vytvářeno buď z existenčních důvodů, nebo jen proto, že jedinci chtějí trávit čas spolu. Byť se přátelstvím mezi zvířaty zabývalo již několik vědců, stále není stanovena přesná definice přátelství (není přátelství jednotně definováno).

Pro účel této bakalářské práce jsem prováděla experiment na sumci velkém *Silurus glanis* Linnaeus, 1758. Tento druh ryby jsem si vybrala, protože žije v malých sociálně organizovaných skupinách. Sumci se běžně dožívají několika desítek let a tak u nich lze očekávat i významné sociální vztahy. Navíc je sumec chovaný i v zajetí a má velký význam v akvakultuře. Výzkum sociálního chování těchto ryb může přispět ke zlepšení welfare v chovech těchto zvířat.

Experiment spočíval v potvrzení hypotézy, že *S. glanis* je schopen rozpoznat pachovou stopu skupiny, jejíž členy zná. Prostředí s pachovou stopou známých členů skupiny pak bude preferovat před prostředím, kde voda pachovou stopu neobsahuje. K experimentu byl použit testovací žlab, díky kterému bylo možné sledovat preference jedince mezi čistou vodou a vodou s pachovými stopami familiární skupiny. Experiment byl prováděn na 40 juvenilních jedincích sumce velkého. Ryby byly chovány společně v jedné nádrži. Jak bylo předpokládáno, sumci byli schopni rozlišit prostředí s pachovou stopou familiární skupiny. V návaznosti na tento experiment budu studovat sociální vztahy mezi sumci a postupně bych tak chtěla dospět až ke studiu přátelství.

Klíčová slova: sociální vztahy, přátelství, familiarita, ryby, sumec velký *Silurus glanis*

Animal friendship

Summary

When we look retrospectively on the methods of animal studies, aggressive behaviours were studied on the first place. Aggressive behaviour was more interesting than usual and friendly behaviours. The importance of opposite behaviour e. g. pacific, cooperative and affiliative, was usually disregarded. Nowadays it is known that usage of the word friendship for animals doesn't necessarily have to be inappropriate usage of anthropomorphism. Friendship as a relationship between adult individuals in the wildlife is based on survival reasons or simply because these individuals want to spend time together. Even though few scientists have already taken the animal friendship into consideration, there is no precise definition of friendship.

For the purpose of this bachelor thesis I have done an experiment with Wels Catfish *Silurus glanis*. I choose this particular fish because it lives in small socially organized groups. Catfish can usually live for decades so significant social bonds between individuals can be expected. Moreover Catfish is commonly bred and has very important place in aquaculture. Research of the social behaviour of these fish can help to improve the welfare in these animal breeding.

The experiment was supposed to confirm the hypothesis that *S. glanis* is able to recognize the chemical cues of its familiar group. He will prefer the environment with known chemical cues over the unknown environment. For the experiment I have used a pool with artificial stream. It was possible to observe the individual preference between clean and familiar environment (water). For the experiment 40 juvenile Wels Catfish were used. The fish were breed together in one tank. As we expected, Catfish were able to recognize the familiar environment. Based on this experiment I will study social relationships among Catfish and finally I would like to study friendship.

Keywords: social relationships, friendship, familiarity, fish, Wels Catfish *Silurus glanis*

Obsah

1. Úvod.....	7
2. Cíl práce	8
3. Přehled literatury	9
3.1 Život ve skupině.....	9
3.1.1 Agregace	9
3.1.2 Sociální skupiny – society	10
3.1.2.1 Anonymní otevřená společnost	10
3.1.2.2 Neanonymní otevřená společnost.....	10
3.1.2.3 Anonymní uzavřená společnost.....	11
3.1.2.4 Individualizovaná uzavřená společnost.....	11
3.2 Sociální chování.....	11
3.2.1 Kooperace	12
3.2.1.1 Reciprocita.....	12
3.2.1.2 Mutualismus	13
3.2.1.3 Příbuzenský výběr	14
3.2.1.4 Skupinový výběr.....	15
3.2.2 Altruismus.....	15
3.2.3 Eusocialita.....	16
3.3 Přátelství	18
4. Materiál a metody	23
4.1 Ryby.....	23
4.2 Experiment.....	24
1.1.1 Rozdělení žlabu.....	25
1.1.2 Vlastní průběh.....	26
1.1.3 Analýza dat	27
5. Výsledky	28
6. Diskuze	29
7. Závěr.....	32
8. Seznam literatury	33

1. Úvod

Etologie je jednou z nejmladších biologických vědních disciplín. Tato vědní disciplína je zajímavá také proto, že v projevech zvířat poznáváme i prvky podobné lidskému chování. Studium sociálního chování zvířat má velký význam např. pro zlepšení welfare v produkčních chovech a také je důležitým aspektem při reintrodukcích zvířat do volné přírody.

Sociální chování lze sledovat od náhodných vztahů mezi soliterně žijícími jedinci až po složité modely chování v rámci komplexních společností. Socialita je zájmem průřezu vědních disciplín, jako je především etologie, behaviorální ekologie, neuroetologie, sociobiologie a dalších vědních oborů.

Je obecně známo, že sdružování zvířat a následné pozitivní sociální chování přináší zvířatům výhody. Zvířata žijící ve skupinách snáze např. vyhledávají a využívají zdroje (potrava, úkryt, reprodukční partneři) a jsou také schopna lépe se vyhýbat predátorům. Jsou známé různé formy kooperace zvířat, které se váží právě na socialitu. Nejméně prozkoumanou částí sociálního chování je přátelství. Jedná se o nadstandardní sociální vztah, který může existovat dokonce i na mezidruhové úrovni. Zatímco biologové popisují přátelství jako sociální nástroj pro zvýšení fitness, sociologové popisují lidské přátelství jako bezpodmínečné. Může se ale jednat o rozdíl, který vzniká užitím rozdílných přístupů k výzkumu.

V této literární rešerši se věnuji zejména popsání sociálního chování a jeho vrcholné formy, přátelství. Experimentální část práce pak spočívala v jednoduchém testu ověření schopnosti sumce velkého rozpoznávat podle pachy jedince, se kterými měl společnou dřívější zkušenost. Tento experiment samotné přátelství mezi sumci nedokazuje, avšak slouží jako podklad pro zkoumání přátelství, kterému bych se chtěla věnovat v diplomové práci.

2. Cíl práce

Cílem mé bakalářské práce bylo sumarizovat publikované údaje popisující přátelství mezi zvířaty. Ačkoliv přátelství přináší partnerům užitek, zisk nebo výhody, nejsou tyto faktory pro vznik přátelství podmínkou. Protože bych se v diplomové práci ráda přátelstvím mezi zvířaty zabývala, bylo vhodné ověřit, zda jako modelový druh mohu využít sumce velkého. Nejprve proto bylo nezbytné testovat, zda jsou sumci schopni rozlišovat jedince podle předchozí sociální zkušenosti a zda k rozlišení jedinců používají pachový signál (rozlišení podle přímého kontaktu již bylo dříve prokázáno).

3. Přehled literatury

3.1 Život ve skupině

Život ve skupině můžeme označit jako všudypřítomný fenomén v říši zvířat (Krause et Ruxton, 2002). Život ve skupině přináší jedinci určité výhody (benefits), ale zároveň i výdaje (costs). Muleta et Schausberger (2013) uvádí, že mnoho skupinově žijících zvířat je schopno rozpoznat a následně se přednostně sdružovat s jedinci familiárními, tedy s těmi, se kterými se setkala již v minulosti.

Rozdělovat druhy zvířat na skupinová a solitérní je do značné míry umělé. Mnoho druhů (ne-li většinu) můžeme označit jako „něco mezi“, protože v některých obdobích může být ve spojení s příslušníky stejného či jiného druhu, ale ne stále. Dodnes jsou některé druhy zvířat, o kterých je mylně obecně známo, že jsou vždy žijící ve skupinách, takto zařazovány (Krause et Ruxton, 2002).

Empirické studie obratlovců a bezobratlých prokázaly, že zvířata tvoří skupiny zejména z jednoho nebo z více důvodů: snížení rizika predace; získávání potravních zdrojů; páření; péče o potomstvo; homeostáza; termoregulace; zlepšené vnímání a rozhodování; snížení energetických výdajů na přesuny a další (Kao et al., 2014; Hofmann et al., 2014; Krause et Ruxton, 2002; Beauchamp, 2013).

Život ve skupině přináší i určité nevýhody, často míra „nevýhodnosti“ roste spolu s velikostí skupiny (Beauchamp, 2013). Nevýhodou jsou například omezené zdroje a boj o ně, dále zvýšené riziko predace, zvýšená možnost šíření nákazy a parazitů, možnost infanticidy a podobně (Krause et Ruxton, 2002; Beauchamp, 2013).

3.1.1 Agregace

Nejjednodušším typem živočišné společnosti je agregace. Jedná se o zcela volné nahloučení živočichů (většinou i různých druhů) na určitém místě. Na tomto místě se mohou živočichové shlukovat zejména za účelem získání potravy, přenocování, přezimování či rozmnožování (Veselovský, 2005). Často se jedinci shlukují u napajedel, či na místě vhodném pro hibernaci. U některých druhů ptáků existují jasné náznaky toho, že tato seskupení mají i určité sociální výhody. Může zde docházet například k předávání informací a podobně. Agregace proto často hraničí se sociální skupinou velmi těsně (Immelmann et Berr, 1989). Nejedná se ale o sociální

strukturu jako takovou, často se označuje za společnost zdánlivou. Členové společnosti hledají pouze vhodné místo, nikoliv společnost ostatních jedinců (Veselovský, 2005).

3.1.2 Sociální skupiny– society

Tyto společnosti můžeme rozdělit na otevřené a uzavřené. Ke vzniku sociálních skupin dochází dvěma způsoby – vzájemným setkáním nebo tak, že zvířata zůstávají v mateřské skupině. V prvním případě se jedinci v době tahu či v době rozmnožování připojí k otevřené anonymní společnosti. V druhém případě zůstávají mláďata v uzavřené společnosti i v dospělosti. Dokonalé systémy se vyskytují zejména u živočichů s výrazně vyvinutou péčí o potomstvo (zejména ptáci, savci, hmyz). Mezi výhody soužití v sociálních skupinách patří například ochrana, získávání potravy, rozmnožování, stavby a společné úkryty, dělba práce, zvyšování zdatnosti či altruismus (Veselovský, 2005).

3.1.2.1 Anonymní otevřená společnost

Představuje nashromáždění velkého množství jedinců jednoho druhu (ptačí hejna na tahu, stáda lichokopytníků či sudokopytníků). Na rozdíl od agregací nejsou tato seskupení vázána na určité místo. Většina jedinců se nezná, do této formace mohou volně vstupovat i vystupovat další jedinci. U jedinců vyhledávajících tento typ uskupení můžeme pozorovat určité sociální tendence, sociální pud (Veselovský, 2005).

Anonymní skupina zvířat je společnost, ve které se členové, na rozdíl od individualizované skupiny, navzájem jednotlivě nerozpoznávají. Existují dva druhy anonymních skupin – otevřené a uzavřené. Otevřené skupiny jsou schopné výměny členů a tak může být složení skupiny v neustálém toku. Otevřené anonymní skupiny zahrnují hmyzí roje, rybí hejna, ptačí hejna a kočovná stáda různých savců. Otevřená anonymní skupina se liší od agregace v tom, že je produktem sociální přitažlivosti (Immelmann et Berr, 1989).

3.1.2.2 Neanonymní otevřená společnost

Immelmann et Berr (1989) uvádějí, že otevřená společnost individualizovaná spočívá v rozpoznávání každého jednotlivce skupiny. Tento způsob sociální společnosti můžeme najít u některých masožravců a mnohých primátů. Podle Veselovského (2005) se v sociálním smyslu jedná o již evolučně vyšší formaci. Příkladem mohou být kolonie hnízdicích ptáků (rackové, volavky, tučňáci, alky). Zde se v důsledku velkého množství jedinců jednotlivci neznají, znají se jen nejbližší sousedé (Veselovský, 2005).

3.1.2.3 Anonymní uzavřená společnost

Jedná se o společnost, kde se jednotliví jedinci vzájemně poznávají. Každý jedinec je vybaven určitým pachem, zejména se jedná o výměšky pachových žláz, či o aktivní označování jedinců močí (Veselovský, 2005). V uzavřených skupinách jsou členové odlišeni od nečlenů určitými charakteristikami specifickými pro danou skupinu, jako je charakteristická vůně členů skupiny nebo vůně (zápach) úlu (Immelmann et Berr, 1989). Výhodou tohoto označení je fakt, že jím lze vybavit i velké množství jedinců. Klasickým příkladem jsou zástupci blanokřídlého hmyzu, termity, ale i někteří savci. (Veselovský, 2005). Uzavřené skupiny zahrnují roje včel, kolonie mravenců a termitů, a kolonie mnoha hlodavců (Immelmann et Berr, 1989).

3.1.2.4 Individualizovaná uzavřená společnost

Tuto formu sociální společnosti je možné nalézt především u vyšších obratlovců a spočívá v dokonalém poznávání všech jednotlivých členů mezi sebou. Vzájemná osobní znalost je jedním z předpokladů pomoci při lovu, dělení kořisti a při péči o mláďata. Schopnost vzájemného poznávání je typická nejen pro savce, ale i pro mnoho druhů ptáků, obojživelníků, plazů, ryb, ale i některých bezobratlých. Vzájemné poznávání do značné míry zabraňuje páření blízce příbuzných jedinců, tedy inbreedingu. U sociálně žijících zvířat, například lvů, opouštějí mladí samci svou smečku, u psů hyenovitých naopak samice (Veselovský, 2005).

3.2 Sociální chování

Sociální chování sahá od jednoduchých interakcí mezi jedinci až po život v komplexních společnostech, které se vyznačují například dělbou práce, spoluprací, altruismem a podobně. Slovo „sociální“ je často chybně interpretováno jako přátelské. To přispívá ke společensky známé, avšak mylné představě, že se nutně jedná o pozitivní chování a že spolupráce vždy směřuje k určitému vzájemně prospěšnému konci (Dickinson et Koenig, 2014). K vývoji sociálního chování došlo pravděpodobně z části i proto, že jedinci, kteří sdílejí geny, si navzájem mohou společnou kooperací zvyšovat genetické fitness (Keeling et Gonyou, 2001). Z evolučního hlediska za sociální (společenské) chování můžeme považovat takové chování jedince, které ovlivňuje jeho vlastní fitness a fitness dalšího jednotlivce, případně více jednotlivců (West et al., 2007). Sociální chování může být i značně sobecké. Do sociálního chování lze řadit třeba i teritorialitu či agresivitu (Barrows, 2011). Za posledních 50 let výzkum sociálního chování učinil obrovský pokrok, kterému však pravděpodobně často brání špatná

komunikace mezi vědci. Dochází zde k nejasnostem, kdy má jeden termín více významů, či kdy existuje více různých termínů pro jeden jev (West et al., 2007).

3.2.1 Kooperace

Proč jedinci spolupracují? Prvním vysvětlením je, že jedinec, který se účastní kooperace, přímo navyšuje svou fitness, to znamená, že výhody (benefits) z tohoto chování převyšují výdaje (costs). Toto chování se může projevit v případě, že jedinci sdílejí určitý zájem, a proto spolupracují. Jinou možností je, že jsou zde určité mechanismy, které kooperaci vynucují. Jedná se zejména o možnost odměn pro spolupracující či sankcí pro nespolupracující jedince. Jedním z mechanismů v prosazování kooperace je například reciproční altruismus (West et al., 2007). Druhým vysvětlením je, že kooperace poskytuje nepřímé výhody (benefits), protože je zaměřena na jedince, kteří nesou stejný gen, tedy na jedince příbuzné. Nejčastějším případem je kooperace, kdy jedinec pomáhá v rozmnožení blízkých příbuzných, čímž nepřímo podporuje předávání svých genů dalším generacím. I v tomto případě je tu více mechanismů, které tuto kooperaci podmiňují. První, kdy kooperace je přednostně zaměřena jedince pokrevně příbuzné, kde je nutné, aby jedinec byl schopen tyto jedince rozpoznat. Druhý, kdy díky vysoké populační hustotě, která má za důsledek zvýšenou genetickou podobnost jedinců na jednom místě (tedy zvyšuje genetickou příbuznost sousedů), je možné směřovat kooperaci bez rozdílu na všechny jedince v okolí (sousedy), jelikož se předpokládá, že sousedé budou příbuzní. Další způsob jak získat kooperaci nepřímé benefity je zaměřen na nepřibuzné jedince, kteří však sdílí stejné geny. Tento způsob však podmiňuje fakt, že gen (či více pevně vázaných genů), které podmiňují kooperační chování, musí být jedinec schopen rozpoznat například podle určitého fenotypového znaku (West et al., 2007; Mitteldorf et Wilson, 2000).

Podle Dugatkina (1997) vedou k výsledné kooperaci čtyři cesty. Jednou cestou ke kooperaci je reciprocita, druhou je mutualismus, kde kooperace je jeho vedlejším produktem, třetí je příbuzenský výběr a čtvrtou skupinový výběr.

3.2.1.1 Reciprocita

Jedná se o způsob chování, kdy jednotlivci dosáhnou vyššího fitness, když si pomáhají, než když nespolupracují (Eberle et Kappeler, 2008). V rámci reciprocit se může vyvinout jak altruistické, tak kooperační chování, pokud dochází k vzájemné výměně prvků (projevů) tohoto chování. Když jedinec vyloží své úsilí, aby pomohl druhému, očekává, že v budoucnu mu bude jeho chování oplaceno (Trivers, 1971). V rámci reciprocit je kooperace v budoucnosti

oplcena kooperátorovi recipientem (Alfieri et Dugatkin, 2011). Tento systém však podléhá riziku možného podvádění. Jedinec, který pouze přijímá, ale neoplácí, nemá žádné výdaje (costs) a přijímá pouze výhody (benefits) z daného vztahu. Toto chování mu přináší nejvyšší výnos (Trivers, 1971).

Aby docházelo k recipročnímu chování, reciproční kooperaci, je nutné, aby organismus byl schopen rozeznávat jednotlivce a pamatoval si události z minulosti (Alfieri et Dugatkin, 2011).

Jako příklad reciprocity uvádí Dugatkin (1997) vzájemný grooming (čistění srsti) ve stádě impal *Aepyceros melampus* (Lichtenstein, 1812), či varovné chování před predátorem u živorodky duhové *Poecilia reticulata* Peters, 1859. Alfieri et Dugatkin (2011) i Trivers (1971) jako příklad reciprocity uvádí mezidruhové čištění, které je popisováno u pyskouna rozpůleného *Labroides dimidiatus* (Valenciennes, 1839) v interakci s kanicem bělopruhým *Epinephelus striatus* (Bloch, 1792).

3.2.1.2 Mutualismus

Mutualismus je taková forma symbiózy, ze které mají oba zúčastněné organismy prospěch. Alfieri et Dugatkin (2011) uvádějí jako třetí způsob kooperace kooperaci jako vedlejší produkt mutualismu. Během této kooperace spolupracují dva a více jedinců na dosažení výsledku, který by nemohl být dosažen tak efektivně, nebo vůbec, pokud by pracoval každý jedinec samostatně. Jako příklad můžeme uvést případ, kdy jedinec brání ostatní v rámci obrany sebe samotného (Eberle et Kappeler, 2008). V rámci této formy kooperace podvodníci (jedinci, kteří nespolečně spolupracují) ve výsledku mají nižší výnos, než spolupracující jedinci. K této kooperaci dochází zejména v době, kdy environmentální situace určuje, kdy je výnosnější spolupráce a kdy ne. Když je životní prostředí drsné, vyplatí se spolupracovat, když je mírné, nejlepší strategií je nespolečně spolupracovat (Alfieri et Dugatkin, 2011).

Můžeme dělit mutualismus na přímý, kdy dochází k fyzické interakci a nepřímý, kdy nedochází k přímému kontaktu, ale jedinci těží z přítomnosti druhého (Boucher et al., 1982). Dále mutualismus můžeme rozdělit na proximální, ultimátní, obligátní, fakultativní a podmíněný (Mazancourt et al., 2005). Fakultativní mutualismus se někdy nazývá protokooperace (Allaby, 2014).

Pro tento typ spolupráce nejsou žádné zvláštní nároky na paměť jednotlivce či schopnost rozpoznávání ostatních jedinců. Důležité je, aby byl jedinec schopen rozlišit drsné a mírné podmínky životního prostředí a v návaznosti na to kooperoval či nekooperoval s ostatními jedinci (Dugatkin, 1997; Alfieri et Dugatkin, 2011).

Wilson et al. (2014) popisuje vztah čistící ryby pyskouna rozpůleného *Labroides dimidiatus* a jejího „zákazníka“ jako mutualistický vztah. *L. dimidiatus* získává čištěním potravu a ryba, jako klient, je zbavena nežádoucích mikroorganismů a parazitů. Tato interakce je typicky charakterizována jako čistý přínos pro oba účastníky. Vzhledem k zájmům zúčastněných stran je zde ale poměrně vysoké riziko potenciálního konfliktu, zájmy nemusí být rovny. Například potenciální náklady a přínosy pro oba účastníky se mohou změnit s podmínkami prostředí nebo dle individuálního stavu, závislém na úvaze jedince, jako je například míra hladu či kondice.

3.2.1.3 Příbuzenský výběr

Pravděpodobně se jedná o nejvíce studovaný a nejlépe probádaný způsob kooperace (Dugatkin, 1997). Podle Alfieriho et Dugatkina (2011) je to nejintuitivnější způsob kooperace. Jednotlivci si mezi sebou pomáhají pouze v případě, že mají společné geny, jsou si příbuzní (Eberle et Kappeler, 2008). Příbuznost je definována jako pravděpodobnost sdílení genů (Nowak, 2006). Předpokládá se, že příbuzní jedinci se vůči sobě chovají méně konkurenceschopně a nezištně, protože sdílí poměrně velké množství genů. V důsledku tohoto jevu jedinec předává své geny dalším generacím i skrze své příbuzné (West et al., 2002). Je důležité, aby jedinec byl schopen rozpoznat své příbuzné. Pokrevní příbuzní sdílí mnoho genů, které mají stejný původ, například jsou odvozeny od společných předků (Alfieri et Dugatkin, 2011). Pravděpodobnost, že dva bratři mají stejný gen je 1/2, zatímco stejná pravděpodobnost u bratranců je 1/8 (Nowak, 2006).

Hamiltonovo pravidlo říká, že „ $rb - c > 0$ “, kde „ b “ jsou výhody (benefits), které získá recipient, „ r “ koeficient příbuznosti mezi recipientem a kooperátorem, a „ c “ jsou výdaje (costs) kooperátora vyložené na kooperaci. Jedná se tedy o přímou úměru mezi genetickou příbuzností a tím, zdali se jim poskytnutí pomoci vyplatí (Alfieri et Dugatkin, 2011). Hamiltonova teorie se stala široce známá jako "příbuzenská selekce" nebo "inkluzivní fitness" (Nowak, 2006).

3.2.1.4 Skupinový výběr

Selekce se netýká pouze jednotlivců, ale i celých skupin (Nowak, 2006). Jako kooperaci podmíněnou skupinovým výběrem, můžeme označit jev, kdy výdaje kooperátorů uvnitř skupiny jsou nižší, než výnosy mezi více skupinami. Pro tento typ kooperace je důležité, aby jedinec byl schopen kategoricky rozeznávat kooperující a nekooperující jedince (Alfieri et Dugatkin, 2011). Jednoduchý model skupinové selekce pracuje na základě, že populace je rozdělena do skupin. Ve skupině se mohou vyskytovat 2 typy jednotlivců – kooperátoři, kteří pomáhají ostatním v jejich skupině a podvodníci, kteří nepomáhají. Jednotlivci ve skupině se rozmnožují úměrně jejich ziskům. Teoreticky skupina složená pouze z kooperujících jedinců poroste rychleji, než skupina složená čistě z jedinců nekooperujících (podvodníci), přičemž ale ve skupině složené z kooperátorů i podvodníků, se podvodníci množí rychleji, než kooperátoři (dáno jejich nulovými výdaji a tudíž vyššími zisky). Proto zde probíhá selekce na dvou úrovních – na nižší, v rámci skupiny, kdy jsou upřednostňováni podvodníci a na vyšší, mezi skupinami, kdy jsou upřednostňováni kooperátoři (Nowak, 2006). Ukázalo se, že příbuzenský výběr a skupinová selekce jsou jen různé způsoby pojetí stejného evolučního procesu. Jsou to matematicky identické modely. Oba přístupy nám říkají, že zvyšování výhod (benefitů) skupiny a snižování nákladů jednotlivců podporuje kooperaci (West et al., 2007).

3.2.2 Altruismus

Obecně můžeme altruismus popsat jako jev, kdy jedinec je ochoten obětovat část svých osobních zájmů ve prospěch druhých. Jedná se o dar, který je poskytnut bez nároku na očekávání budoucí osobní odplaty. V této definici není specifikován ani typ altruismu, ani „osobní zájmy“, které jedinec obětuje. Tato definice se tedy může vztahovat na mnoho jevů. Jinými slovy jako altruistické chování můžeme označit jev, kdy altruistický jedinec zvyšuje fitness ostatních jedinců na úkor svého. Typickým příkladem jsou včely, termiti, mravenci (Clavien et Chapuisat, 2013).

Altruistické chování lze definovat jako chování jedince, které je přínosem pro jiného jedince (nikoliv úzce příbuzného) i když je pro jedince vykonávajícího „škodlivé“. Přínos (benefit – to, co jedinec těží z altruistického chování) a škoda (cost – náklad, to, co jedinec do svého chování investoval) jsou vztaženy k inkluzivní fitness a náklady převyšují nad benefity (Trivers, 1971).

Barrows (2011) klasifikuje altruismus podle příbuznosti aktérů do dvou skupin. První, kdy aktéry jsou příbuzní jedinci a druhý, kdy si aktéři příbuzní nejsou. Clavien et Chapuisat (2013) popisují čtyři typy altruismu – psychologický, reprodukční, behaviorální a preferenční. Psychologický altruismus, kde hlavní motivací je zlepšovat zájmy a welfare ostatních jedinců, reprodukční altruismus, kde jedinec svým chováním zvyšuje šance ostatních na přežití a reprodukci, behaviorální altruismus, kdy jedinec přebírá náklady (costs) v zájmu ostatních a preferenční altruismus, kdy altruistický jedinec preferuje zájmy ostatních jedinců před svými.

Altruistické chování je běžné v celé živočišné říši, a to zejména u druhů s komplexními sociálními strukturami (Okasha, 2013). Například upíří obecní *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) se pravidelně dělí o svou potravu tak, že krev darují ostatním členům skupiny, kteří se nenakrmili, čímž jim zajistí, že nejsou hladoví (Wilkinson, 1990). U mnoha druhů ptáků, chovnému páru pomáhají při péči o jejich mláďata jiní „pomocníci“ ptáci, kteří chrání hnízdo před predátory a pomáhají krmit mláďata. Kočkodan obecný *Chlorocebus aethiops* (Linnaeus, 1758) varovným voláním upozorňuje ostatní opice na přítomnost dravců, i když při tom přitahuje pozornost k sobě a tím zvyšuje svou osobní šanci, že bude napaden. V sociálních hmyzích koloniích (mravenci, vosy, včely a termity), sterilní pracovníci věnují celý svůj život péči o královnu, výstavbě a ochraně hnízda, shánění potravy či péči o larvy. Takové chování je extrémně altruistické – sterilní pracovníci samozřejmě nemají jejich vlastní potomky, tak mají vlastní exkluzivní fitness nula, ale jejich činy výrazně napomáhají reprodukčnímu úsilí královny (Okasha, 2013), zde již nehovoříme o altruismu jako takovém, ale popisujeme tento jev jako eusocialitu (viz kapitola 3.2.3).

3.2.3 Eusocialita

Jedná se o vysoce rozvinutou sociální strukturu, evolučně pokročilou úroveň koloniální existence. Jsou popsány určité rysy, které eusocialitu definují – dospělé jedince je možné zařadit do dvou nebo více překrývajících se generací, probíhá zde vzájemná kooperace v rámci péče o mladé a jedinci jsou rozděleni na reprodukční a nereprodukční (nebo alespoň méně reprodukční) kasty (Wilson et Hölldobler, 2005). Jedná se o systém, ve kterém někteří jedinci snížili vlastní celoživotní reprodukční potenciál ve prospěch reprodukce jiných jedinců (Nowak et al., 2010).

Strukturu eusociálních společenstev lze přirovnat k jednomu velkému organismu, který je složen z jedinců, kteří plní různé funkce a tvoří tzv. kasty. Jedinec sám o sobě nemá žádný význam, avšak jako celek jsou jedinci schopni dosáhnout určitého cíle.

Eusociální druhy nejdeme jak mezi zástupci hmyzu, tak ale i mezi korýši či savci. Jako eusociální zástupce hmyzu můžeme uvést například všekazy *Isoptera* Brullé, 1832, některé zástupce polokřídlých *Hemiptera* Linnaeus, 1758 či některé zástupce blanokřídlého hmyzu *Hymenoptera* Linnaeus, 1758 – některé druhy včel, vos, mravenců. Zástupci korýšů *Crustacea* Brünnich, 1772 – rod *Synalpheus* Bate, 1888. V rámci savců jsou uváděny desítky druhů rypošů, z toho dva druhy rypošů s pokročilou eusocialitou – rypoš lysý *Heterocephalus glaber* Rüppell, 1842 a rypoš damarský *Fukomys damarensis* (Ogilby, 1838). Nejvíce zástupců však spadá pod kmen členovci *Arthropoda* Latreille, 1829 (Plowes, 2010).

3.3 Přátelství

Evoluční původ lidského přátelství můžeme pozorovat u mnoha sociálně žijících druhů zvířat. Bylo prokázáno, že jednotlivci některých druhů zvířat jsou schopni formovat vztah – přátelství, který může trvat až několik let (Seyfarth et Cheney, 2012). Jak lidé, tak i zvířata (zejména žijící ve skupinách) se chovají více přátelsky (mají bližší, pevnější vztah) k některým jedincům, než k jiným. Lidské přátelství je uznáváno již dlouho, avšak termín přátelství v rámci popisu chování zvířat začali vědci používat teprve nedávno. Tento trend se projevil zejména v období, kdy začaly probíhat hlubší výzkumy chování našich nejbližších příbuzných, opic. První vědeckou knihou napsanou na toto téma byla kniha Barbary B. Smuts – *Sex and Friendship in Baboons* z roku 1985. Dodnes není používání termínu přátelství vědci plně akceptováno (Massen et al., 2010).

Přátelství bylo doloženo například u koní, slonů, hyen, delfínů, šimpanzů a dalších opic. Vazby vznikají jak mezi samicemi, mezi samci, tak mezi samicí a samcem, nejsou tedy nijak závislé na pohlaví. Přátelství je ovlivňováno genetickou příbuzností, ale není pravidlem, že by přátelství mohlo vznikat pouze mezi příbuznými jedinci (Seyfarth et Cheney, 2012). Bylo prokázáno, že přátelství může vznikat i mezi jedinci různých druhů (Dagg, 2011).

Přátelství by mělo být definováno na základě kvality a vzorů interakcí mezi jednotlivci. V závislosti na tom můžeme definovat přátele jako dvojici jedinců, kteří se vzájemně vůči sobě chovají přátelsky, to znamená, že projevují afiliativní interakce v takové míře a s takovou četností, že je lze odlišit od ostatních jedinců, kteří přáteli nejsou. V porovnání s jedinci, kteří mezi sebou nemají silný vztah – přátelství, přátelé vykonávají afiliativní interakce podstatně častěji a v delším časovém období. Afiliativní interakce zahrnují společné trávení času, rozhovory, vokalizaci, grooming, blízký tělesný kontakt – vzájemné objímání, choulení se, společné shánění a sdílení potravy a také formování spojenectví proti ostatním. Afiliativní interakce nezahrnují agresivní ani reprodukční chování. V rámci reprodukčního chování je nutné rozlišit sexuální chování s jiným účelem, než je reprodukce, v některých případech by mohlo být též považováno za afiliativní interakci (Brent et al., 2014).

Přátelství, jako vztah mezi dospělými jedinci v divočině, je přítomno buď z existenčních důvodů, nebo jen proto, že jedinci chtějí trávit čas spolu, chtějí trávit čas společnou relaxací, krmením či groomingem ostatních (Dagg, 2011). Grooming – jedná se o chování zvířat, které můžeme pozorovat v rámci celé živočišné říše. Grooming hraje významnou roli v rámci

sociálních vazeb zejména u primátů (včetně člověka) (Dunbar, 2010). Jedná se o sociální interakci, kdy může jít buď o odstraňování odumřelé kůže, parazitů či jiných cizích částic z pokožky či srsti ostatních jedinců, nebo o škrábání, masáž či jemné doteky mezi jednotlivci. Jedná se o ritualizovanou formu komfortního chování (čistění těla a srsti), která má jasné sociální význam a také sociální kontext. Jedná se o polarizované chování dvou, výjimečně i většího počtu, jedinců, z nichž jeden čistí srst druhého jedince, případně ho hladí nebo jinak manipuluje s jeho srstí (Vančatová, 2009). Grooming má pozitivní vliv na vztahy jedinců, upevňuje důvěru a je prostředkem k udržování hygieny a dobrého zdraví. Grooming najdeme nejen u sociálně žijících savců, ale například i u ptáků, hmyzu či ryb. Je pozorován jak u teplokrevných, tak u studenokrevných zvířat.

Určité chování můžeme zcela pochopit pouze tehdy, když se na něj podíváme ze čtyř různých rovin pohledu – fylogenetické, ontogenetické, příčinné a funkční. Proximální roviny vysvětlení popisují blíže jev samotný, jak chování vzniká během fylogeneze a ontogeneze a jaký je jeho konkrétní neurofyziologický mechanismus, tj. jeho bezprostřední příčina. Tato proximální vysvětlení ale nedokážou objasnit, proč se od sebe různé jevy liší, proč třeba příbuzné druhy žijí různými způsoby. Smysluplnou odpověď nám dá jen pohled z roviny ultimální, tj. proč dané chování v konkrétním ekologickém kontextu přispívá k fitness (funkční rovina). Na proximální rovině se ptáme jak: jak dané chování probíhá na neuronální, hormonální a biochemické úrovni, jak se formuje během ontogeneze a jaká je jeho evoluční historie. Na druhé straně tu máme rovinu ultimální a ptáme se proč: tady mluvíme o adaptivním významu daného chování (či jiného morfologického nebo fyziologického znaku) (Grim, 2000).

Zatímco biologové popisují přátelství jako sociální nástroj pro zvýšení fitness, sociologové popisují lidské přátelství jako bezpodmínečné. Massen et al. (2010) uvádí, že se jedná pouze o rozdíl, který vzniká užitím rozdílných přístupů k výzkumu. Sociologové se zaměřují na proximální vysvětlení, zatímco biologové se zabývají vysvětlením ultimálním.

U společenských druhů zvířat lze rozlišit strukturu sociálních vztahů na dvou úrovních. První – jedinec interaguje se členy jeho skupiny jinak, než s jedinci cizími, takže z populační perspektivy by téměř každý ve skupině mohl být považován za "přítele". Druhá – vztahy se všemi členy skupiny obvykle nejsou rovnocenné, tudíž je možné používat pojem "přítel" k rozlišení těch dvojic v dané skupině, které projevují určité typy chování (mají mezi sebou úzký vztah) mimořádně často (Cords, 2002).

Massen et al. (2010) došli k závěru, že jak přátelství lidské, tak přátelství mezi zvířaty jsou v konečném důsledku prospěšná. Na proximální úrovni přátelství ať u lidí či zvířat nemusí být motivace nutně založeny na benefitech, jsou často bezpodmínečná. Lidé sdílejí s mnoha zvířaty podobný fyziologický základ pro socialitu, společenskost. Můžeme tedy říci, že biologové i sociologové popisují stejný jev. Z tohoto důvodu se použití termínu přátelství pro zvířata zdá být opodstatněné.

Popsat přátelství zvířat je o mnoho těžší, než popsát přátelství lidské. Nemůžeme přesně vědět, co pro ně přátelství znamená, nebo proč zrovna upřednostnili toho jednoho jedince, se kterým se přátelí. U některých druhů zvířat se přátelství vůbec nemusí vyskytovat, u některých je téměř nemožné ho rozpoznat. U zvířat, jako jsou například sloni či kosatky, mají všichni jedinci mezi sebou ve skupině tak úzké vztahy, že je nemožné určit dvojici přátel, kteří mezi sebou mají přátelský vztah, který by byl výjimečný. Mnoho druhů zvířat je naopak soliterně žijících, nejedná se o sociální druhy. Například gepardi, pumy, okapi či orangutani. Některá zvířata, byť žijí ve skupinách, nejsou vůči sobě nijak přátelská. Jedná se o sociální, ale ne společenská zvířata. Do této skupiny patří například hroši, surikaty, žirafy či kotulové (Dagg, 2011).

Přátelství často zahrnuje kooperativní interakce, které jsou oddělené v čase, což závisí na paměti a na emocích spojených s interakcemi minulými. Užívání termínu přátelství, když mluvíme o zvířatech, není antropomorfismus. Mnoho studií ukazuje, že zvířata sama jsou schopna rozpoznat vztahy ostatních jedinců (Seyfarth et Cheney, 2012).

Výhody, plynoucí z přátelství jsou mnohé. Jedinci mohou varovat ostatní před nebezpečím, mohou přátelům ukázat cestu k vodě, či je přivést ke zdroji kvalitnější potravy, mohou mezi sebou sdílet potravu. Přátelé se mohou navzájem podporovat či ochraňovat v konfliktech, mohou si být nápomocni při předcházení možné infantidě (usmrcení mláďat). Přátelé si projevují náklonnost a vzájemně se starají o očistu, hygienu, zbavování odumřelé kůže či parazitů při groomingu. Důležité je i sdělování aktuálních informací a možnost učit se od ostatních jedinců. V rámci přátelství mohou jednotlivci čerpat výhody altruistického chování ostatních. Pokud je jeden na dominantnější pozici, než druhý, pro jedince na nižším stupni dominance může být toto přátelství výhodné (Dagg, 2011).

Aby bylo možné srovnávat přátelství, jak v rámci jednoho druhu, tak i mezidruhově, musíme vzít v úvahu fakt, že jednotlivé druhy se mohou velmi lišit. Například hodina v rámci jednoho dne strávená ve společnosti druhého jedince nemusí mít nijak velký význam u společenských

druhů zvířat, zatímco společně strávená hodina u soliterně žijících zvířat může hrát poměrně významnou roli v jejich vztahu. Další rozdíly můžeme pozorovat například u volně žijících zvířat a zvířat v zajetí, kdy volně žijící zvířata tráví více času hledáním potravy a pohybem, zatímco zvířata v zajetí mohou trávit více času vzájemně sblížujícím tělesným kontaktem. Kromě toho jsou patrné rozdíly i v chování jednotlivců v rámci skupin. Jednotlivci se liší v četnosti afiliativního chování. Proto by míra přátelství, sociálního vztahu, měla být popisována pro každého jedince zvlášť. Hodnocení přátelství by mělo být založeno na vzájemném hodnocení obou jedinců (Massen et al., 2010). Přátelství můžeme rozdělit na dva typy podle toho, jestli se jedná o dva jedince ve skupině, kde přátelství je ovlivněno evolučním vývojem, sociální strukturou skupiny, nebo jestli se jedná o dvě individua, kde je přátelství ovlivněno a tvořeno zejména právě vlivem těchto dvou jedinců (Dagg, 2011).

Přátelství je ovlivňováno například mechanismem pro zabránění inbreedingu, kdy domovskou skupinu opouštějí buď mladí samci, nebo mladé samice. V tom případě je častější, že dlouhodobé přátelské vztahy se tvoří spíše mezi jedinci pohlaví, které zůstává po celý život v mateřské skupině (Seyfarth et Cheney, 2012; Dagg, 2011). Ne všechna přátelství jsou podmíněna příbuzností daných jedinců, mnohá jsou formována mezi jedinci nepříbuznými (Seyfarth et Cheney, 2012).

Nejčastěji se ale přátelství utváří mezi jedinci příbuznými, nejčastěji mezi matkou a dcerou, neméně často mezi sourozenci. Tento úzký vztah mezi matkou a dcerou můžeme pozorovat například u žiraf *Giraffa camelopardalis thornicrofti* Lydekker, 1903 (Bercovitch et Berry, 2013) a u dalších savců žijících ve stádech – bizoni *Bison bison* (Linnaeus, 1758) (Green et al., 1989), jeleni *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 (Albon et al., 1992) či sloni *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) (Archie et al., 2006). Často také tvoří partnerství jedinci, kteří jsou si věkově blízcí (Brent et al., 2014).

Přátelstvím budovaným samci jsou samci konkurenceschopnější a zvyšuje se jim reprodukční úspěšnost. Dlouhotrvající přátelství u samic často snižuje míru stresu, podmiňuje pozitivně délku života samic či zvyšuje šanci na přežití mláďat (Seyfarth et Cheney, 2012; Dagg, 2011).

U druhů, jako jsou makakové, paviáni či sloni, mladí samci opouštějí svou mateřskou skupinu. U těchto druhů je více pravděpodobné, že pevný dlouhotrvající vztah se vytvoří spíše mezi samicemi, které zůstávají v rodné skupině po celý život. Naopak u druhů jako jsou šimpanzi či delfíni, kdy skupinu opouští mladé samice, dlouhodobé vztahy se utváří mezi samci. Nelze však

tvrdit, že všechna přátelství jsou postavena na příbuzenství. Například u paviánů, kdy samice nemá matku ani dceru, často tvoří pevné pouto buď se sestrou, nebo nepříbuznou samicí, často podobného věku. Mnoho šimpanzích samců tvoří své nejsilnější pouto s nepříbuzným samcem. Hřebci ve stabilních stádech tvoří dlouhotrvající pevné vazby nezávislé na příbuznosti. Zdá se, že přírodní výběr je silnou motivací pro tvorbu přátelství, ne jen příbuzenská selekce (Seyfarth et Cheney, 2012).

Samice paviánů babuinů *Papio cynocephalus* (Linnaeus, 1766) často utvářejí blízké vztahy s jednotlivými samci z několika důvodů. Samec, se kterým je samice v blízkém vztahu, ochraňuje její mláďata před potencionální infanticidou (zabíjení mláďat), ochraňuje ji před obtěžováním ze strany dominantních samic a je pomocníkem při výchově a budoucí péči o mládě (Palombit et al., 1997). Infanticida je jev, který nastává zřídka a jen u některých druhů zvířat. Infanticidu mohou páchat jak samci, tak i samice. Pro předejití infanticidě existují různé strategie, které samice využívají. Například strategie, kdy se samice páří s více samci je poměrně účinná v předcházení tomuto jevu, protože nikdo neví, kdo je vlastně otcem. Dále „půjčování“ mláďete dvěma různým samcům, kteří by ho v případě nebezpečí chránili, nebo samotné samice tvoří koalice na ochranu svých mláďat (Dagg, 2011). Téměř všechny samice *Papio cynocephalus* si vytváří tyto silné vazby s jedním nebo dvěma samci, s nimiž kopulovaly během cyklu, a tudíž je zde určitá pravděpodobnost, že samec je otcem mláďete. Samice jsou zde primárně zodpovědné za udržování tohoto vztahu (Palombit et al., 1997).

Vědci tradičně popisují socialitu jako jev, který se vyvinul ve spojení se společnou ochranou zdrojů či s ochranou před predátory. Zdá se, že socialita (zejména společenskost samic) je adaptivní sama o sobě, zvířata nemusí vytvářet skupiny nejen na základě potřeby chránit společné zdroje, nebo pro zmírnění ohrožení predátorem, jedinci se mohou sdružovat s jinými i proto, že jim to poskytuje možnost vytvářet dlouhodobé, pevné vztahy, přátelství (Seyfarth et Cheney, 2012).

4. Materiál a metody

Experiment probíhal v období od 21. ledna 2015 do 20. února 2015 v prostorách Demonstrační a pokusné stáje České zemědělské univerzity v Praze.

4.1 Ryby

V experimentu bylo použito 40 běžně pigmentovaných juvenilních jedinců sumce velkého *S. glanis* (viz obr. 1). Uměle odchovaní jedinci pocházeli od místních dodavatelů ryb. Sumci byli po převozu umístěni v nádrži o objemu 380 l po dobu 3 měsíců. Pět dní před začátkem experimentu byli jedinci v celkové anestezii (2-phenoxyethanol; 0,2 ml l⁻¹) označeni pasivními integrovanými transpondéry (PIT, Passive Integrated Transponder, např. Brannas et al., 1994) s unikátním kódem. Užitím pasivních integrovaných transpondérů jsme předešli opakovanému použití jednotlivých sumců v experimentu. V rámci značení byli sumci zváženi a změřeni. Průměrná hmotnost jedince byla 13,35 g při průměrné délce 111,4 mm. V době experimentu byli sumci 6 měsíců staří. Nádrž obsahovala úkryty z plastových trubek (20 cm dlouhé, o průměru 6 cm). Sumci byli krmeni jednou denně ad libitum granulovaným krmivem BioMar. Prokysličení vody bylo zajištěno vzduchovým čerpadlem. Světelný režim byl nastaven na 12:12 hod (světlo/tma). Čištění vody probíhalo pomocí biologického filtru a UV sterilizéru, jednou denně byla nádrž manuálně zbavena zbytků krmiva a jiných pevných částic a vyměněny 2/3 vody. Průměrná teplota vody byla 20 °C.



Obrázek 1 Experimentální jedinec sumce.

4.2 Experiment

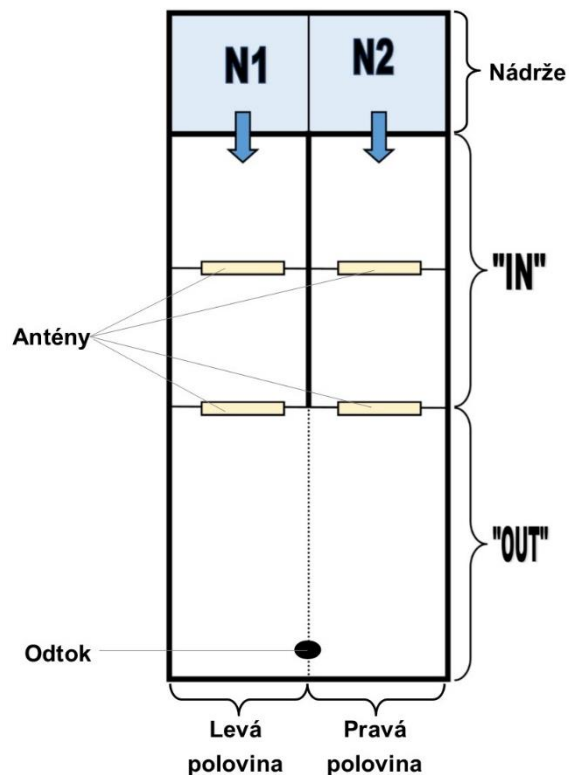
Samotný experiment probíhal v testovacím žlabu délky 240 cm a šířky 100 cm, v kterém byla výška hladiny 15 cm. Žlab byl rozdělen nastavitelnými příčkami na několik částí (viz obrázek 2). Testovací žlab byl opatřen čtyřmi čtvercovými rámovými anténami, které automaticky zaznamenávaly pohyb označených ryb. Antény detekují přiblížení mikročipu (PIT) v rybě a ukládají i datum a přesný čas detekce. Součástí žlabu byly dvě oddělené nádrže (N1, N2), každá o objemu 100 litrů. Nádrže byly umístěny nad žlabem a opatřeny kohoutem, který umožňoval konstantní vypouštění nádrže do žlabu. Na druhém konci žlabu byl umístěn odtok, díky čemuž v průběhu testování ryby byl ve žlabu mírný proud, díky kterému nedocházelo k úplnému míšení čisté a familiární vody. Pohyb ryby ve žlabu byl zaznamenáván anténami a zároveň natáčen videokamerou (GoPro Hero 3) umístěnou nad žlabem.



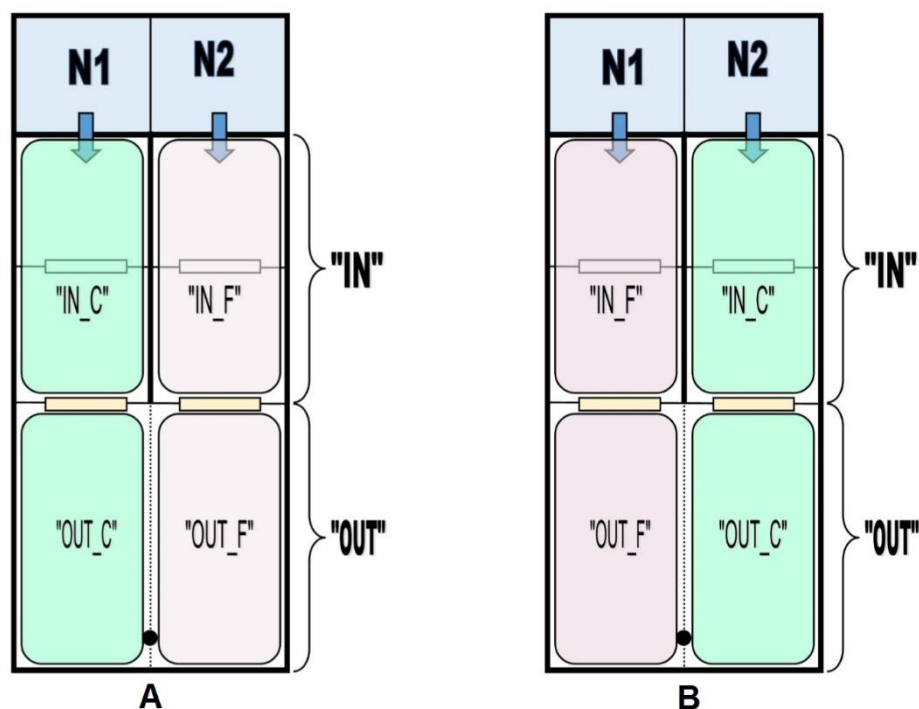
Obrázek 2 Detail testovacího žlabu.

1.1.1 Rozdělení žlabu

Testovací žlab je v horní části podélně rozdělen příčkou na dvě poloviny – pravou a levou. Každá polovina je rozdělena dvěma branami s anténami na tři menší úseky, kdy ve dvou horních úsecích jsou vždy zcela odděleny pravá a levá část žlabu, zatímco spodní část žlabu je otevřená plocha bez příček. Ve spodní části žlabu dochází k částečnému mísení vody z obou nádrží. Pro vyhodnocení experimentu byly ve žlabu popsány pouze 4 sektory, protože rozdíl mezi 2 horními úseky nebyl pro náš pokus významný (viz obrázek 3). Při experimentu vždy jedna nádrž obsahovala vodu čistou (bez pachové stopy) a druhá nádrž vodu familiární (s pachovou stopou skupiny). Díky tomu můžeme vždy jednu polovinu žlabu označit jako čistou „C“ a druhou jako familiární „F“. Abychom předešli ovlivnění pokusu např., kdy ryby trvale preferují část pokusného prostředí, docházelo k prostrídání familiární a čisté vody mezi pravou a levou nádrží. Při vyhodnocování tedy popisujeme, zda se ryba nachází v horní („IN“) či dolní („OUT“) části žlabu a zda je ve familiární či čisté polovině. Takto vznikají zóny „IN_C“, „IN_F“, „OUT_C“ a „OUT_F“ (viz obrázek 4).



Obrázek 3 Schematické rozdělení žlabu.



Obrázek 4 Schéma jednotlivých zón; N1, N2 – nádrže na vodu, IN_C, IN_F, OUT_C, OUT_F – jednotlivé zóny. V obrázku je naznačeno (A, B) střídání familiární a čisté vody v rámci žlabu.

1.1.2 Vlastní průběh

Obě nádrže nad žlabem byly naplněny vodou, jedna tzv. čistou vodou a druhá vodou z původního akvária, kde byla umístěna celá skupina 40 sumců. Voda byla v akváriu minimálně 24 h před napuštěním nádrže. Plnění nádrže vodou s pachovou stopou skupiny probíhalo přečerpáním přes filtr akvária. Testovací žlab byl naplněn čistou vodou do výšky cca. 15 cm. Před začátkem pokusu došlo k otevření odtoku žlabu, spuštění kamery a otevření obou nádrží, s čistou i s familiární vodou. Jako začátek pokusu lze označit okamžik, kdy je ryba vypuštěna do žlabu. Ryba byla vypouštěna do žlabu ve spodní části, na rozhraní zóny „OUT_C“ a „OUT_F“, vždy na stejném místě. Pokus probíhal na každé rybě pouze jednou a to po dobu deseti minut. Mezi pokusy na jednotlivých rybách byl žlab vypuštěn a vypláchnut čistou vodou. Obsah nádrží vystačil na test dvou jedinců. Vzhledem k velikosti akvária, ze kterého byla voda do nádrže přečerpávána, bylo možné v jednom dni provést test na 4 jedincích.

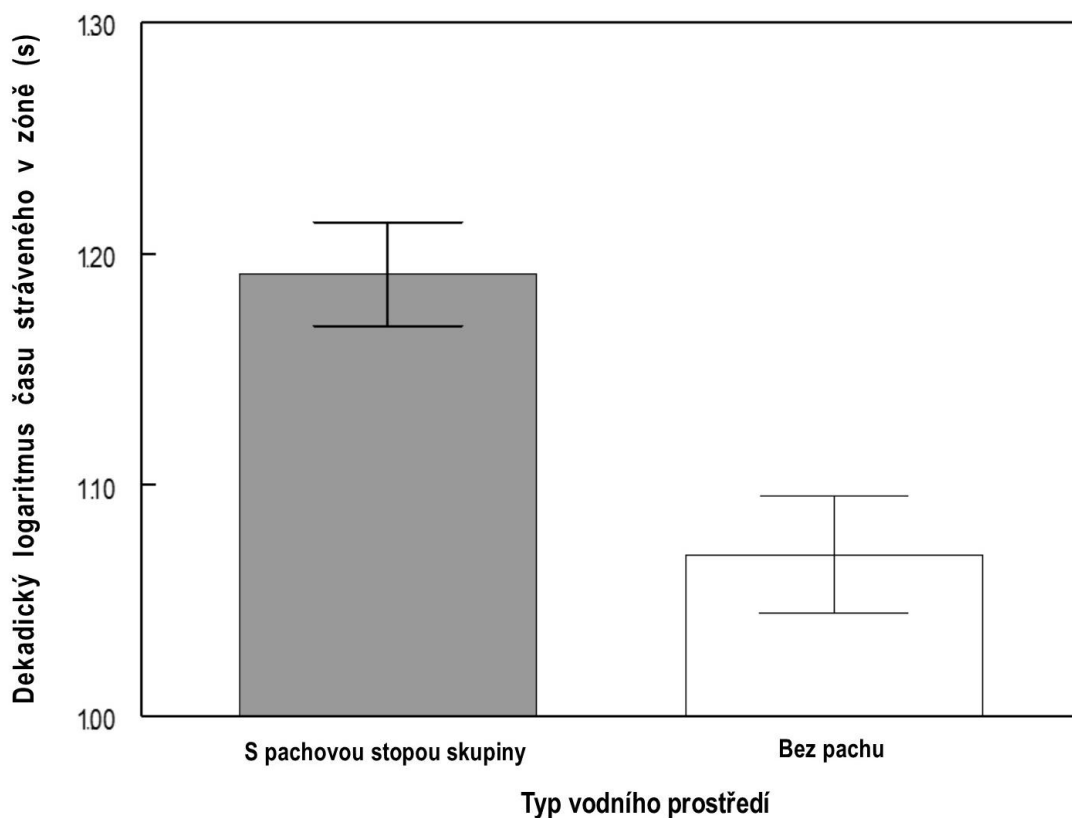
1.1.3 Analýza dat

Vyhodnocení pokusu probíhalo na základě videozáznamu. Celkem bylo vyhodnoceno 40 video souborů o délce 10 minut. Vyhodnocení proběhlo pomocí programu EthoLog 2.2 (Ottoni, 2000). Zaznamenáním tzv. state events bylo vyhodnoceno, v jaké zóně se ryba vyskytuje a zároveň byla zaznamenána doba, kterou ryba v jednotlivých zónách strávila.

Statistická analýza byla realizována pomocí programu SAS (Statistical Analyses System, verze 9.4). Pro vyhodnocení doby strávené jedincem ve stanovené zóně byla použita procedura MIXED. Tato procedura umožňuje modelovat závislou proměnnou se započítáním náhodných faktorů (v našem případě byl jako náhodný faktor zvolený jedinec). Rozdíly mezi třídami byly vyhodnoceny pomocí tzv. Tukey-Kramerova testu.

5. Výsledky

Výsledky testů ukázaly, že běžně pigmentovaní sumci s vysokou významností ($F_{1,834} = 12.95$, $P < 0.0003$) upřednostňovali prostředí s vodou, která obsahovala pachovou stopu z původního akvária. Vztah mezi časem stráveným v zóně pokusného prostředí s obsahem pachové stopy a bez pachové stopy ukazuje obrázek č. 5.



Obrázek 5 Graf zobrazující vztah mezi časem stráveným v dané zóně a typem zóny (famiální – s pachovou stopou skupiny; čistou – bez pachu).

6. Diskuze

Ve svém pokusu jsem pozorovala preferenci jedince na základě rozpoznávání pachu. Pokus byl prováděn na sumci velkém *Silurus glanis*, kdy jsem pozorovala preference mezi vodou s pachovou stopou familiárních jedinců či vodou čistou (bez pachové stopy). Sumci výrazně preferovali vodu s pachovou stopou své skupiny. Rozlišování jedinců sumce velkého podle předchozí zkušenosti bylo již prokázáno (Slavík et al., 2011; 2012), ale předchozí experimenty byly vždy založeny na přímém kontaktu jedinců. Nebylo tak jednoznačně možné zjistit, jakým způsobem sumci určují, které jedince budou preferovat. V mém experimentu bylo poprvé prokázáno, že sumci jsou schopni vybírat jedince pouze na základě pachové stopy. Skutečnost, že zvířata preferují známé jedince je všeobecně známá a výsledek testu se shoduje s výsledky dřívějších prací. V předchozích experimentech se často jednalo o preferenci založenou na více podnětech (např. kombinace pachových a vizuálních podnětů (Barber et Wright, 2001; Ward et al., 2007; Griffiths et Magurran, 1997; Slavík et al., 2011; 2012).

Sociální zvířata si vybírají jedince, se kterými budou trávit čas či s nimi budou spolupracovat, podle mnoha kritérií. Zvířata často tvoří dlouhodobé vazby (vztahy) a to zejména s nepřibuznými jedinci (Griffiths et Ward, 2011). Familiarita (neboli známost) je označována zejména jako jev, který navyšuje výhody vycházející ze seskupování zvířat. Rybí hejna, která jsou tvořena familiárními jedinci, bývají soudržnější a často vykazují účinnější antipredační chování (Chivers et al., 1995).

Familiarita je závislá na schopnosti jedince tzv. *social recognition*, tedy rozlišování jedinců. Toho lze dosáhnout buď tak, že jedinec se učí rozpoznat individuální identitu nejčastěji se vyskytujícími jedinci v průběhu času (Griffiths et Magurran, 1997), nebo rozpoznává jedince podle vlastností, které jsou společné skupinám jedinců obývajících určité životní prostředí, jako jsou například chemické podněty specifické pro jedince obývající určitou oblast (Ward et al., 2004).

Chemické podněty jsou důležitou součástí chování zvířat, umožňují jim navigaci po jejich stanovištích, detekci přítomnosti dravců a kořisti, sociální rozpoznávání – identifikaci a diskriminaci v rámci stejného druhu. U mnoha druhů sladkovodních ryb je známo, že sociální rozpoznávání je založeno především na chemických podnětech. Tyto mechanismy rozpoznávání jsou však často narušeny přítomností antropogenních kontaminantů ve vodním prostředí (Ward et al., 2008).

Pachové stopy jsou důležitou složkou shromažďování zvířat napříč taxony. Nedávné laboratorní studie prokázaly význam chemických podnětů v rámci sociálního chování ryb. Je známo, že tyto podněty zprostředkovávají informace o nedávné zkušenosti s biotopem, a že ryby jsou přitahovány k jednotlivcům s podobným pachem. Ryby jsou schopny se podle pachu orientovat v jejich sociálním prostředí a získávat aktuální místní informace (Ward et al., 2007). Biologické pachy zprostředkovávají informace týkající se individuální identity. Mohou poskytnout cenné informace o jedinci či zprostředkovávat mnoho aspektů sociálních vztahů. Slouží jako informace o hierarchickém uspořádání, o členství ve skupinách, jsou teritoriálním značením a jsou důležité i při páření (Zenuto et Fanjul, 2002). Chemické složení vody, životní prostředí a potrava ovlivňují pachový profil ryby (Ward et al., 2007).

Muleta et Schausberger (2013) publikovali experiment, který spočíval v preferenčním výběru určité skupiny. Savečka oranžová *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, 1957 byla oddělena od své skupiny a následně si v rámci experimentu vybírala, zda se přidruží k familiární skupině či ke skupině cizí. Autoři prokázali, že *Phytoseiulus persimilis* ve většině případů preferuje skupinu familiární a pravděpodobně je schopna familiární skupinu určit podle pachu.

Steck et al. (1999) ve svém experimentu na koljuškách tříostných *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 prokázali, že jedinci nemají žádné preference, mají-li si vybrat mezi nefamiliárním sourozencem či nefamiliárním nepříbuzným jedincem (kdy všichni jedinci jsou stejné velikosti). Z toho vyplývá, že jedinec se pravděpodobně rozhoduje na základě familiarity (Steck et al., 1999). U koljušky tříostné je rozpoznávání jedinců důležitou součástí rozmnožování, jedná se o izolační mechanismus, kterým koljušky předchází nežádoucímu křížení. V experimentu Rafferty et Boughman (2006) srovnávaly limnetickou a bentickou formu samice koljušky tříostné v preferenci pachu konspecifického či heterospecifického samce. Bentická koljuška preferovala pach konspecifického samce, zatímco limnetická samice neprokázala žádnou preferenci. Tyto rozdíly jsou pravděpodobně důsledkem adaptace na různorodé životní prostředí (Rafferty et Boughman, 2006).

Střevle potoční *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) se při determinaci mezi familiární a nefamiliární skupinou rozhoduje nejen na základě pachu, ale i na základě vizuálního podnětu. Střevle vykazovaly výraznou tendenci preferovat familiární skupinu a také se se s vyšší pravděpodobností přidruží k většímu hejnu, mají-li na výběr ze dvou různě velkých nefamiliárních skupin. Mají-li však střevle na výběr mezi větším nefamiliárním a menším familiárním hejnem, není preference jedince tak jasná. Pravděpodobně existuje prahová

hodnota velikosti skupiny, při jejímž překročení je velikost skupiny pro jedince výhodnější než familiarita (Barber et Wright 2001). Podobně je jeleček velkohlavý *Pimephales promelas* (Rafinesque, 1820) schopen rozlišit jedince pocházející z familiárního hejna od jedinců z hejna cizího, ale pouze v případě, může-li je determinovat pomocí pachu. Avšak pokud se testovaný jedinec mohl řídit pouze dle vizuálních podnětů, experiment neprokázal výrazné preference familiárních ani nefamiliárních skupin (Brown et Smith, 1995). Studie Todda et al. (1967) ukázala, že sumeček žlutý *Ameiurus natalis* (Lesueur, 1819) pozná jedince vlastního druhu pomocí feromonů. Po tréninku pomocí odměny a trestu byli sumečci schopni rozlišovat mezi pachy dvou ryb. Hlavním zdrojem vnitrodruhových chemických podnětů podílejících se na determinaci je hlen na povrchu jejich těla.

Mnoho studií pracuje s relativně malým počtem jedinců a podle Griffiths et Magurran (1997) může být obtížnější či trvat déle, vybudovat známost (familiaritu), je-li k dispozici podstatně více potenciálních partnerů. Podle výsledků experimentu na živoročkách duhových *Poecilia reticulata* Peters, 1859 můžeme konstatovat, že vývoj schopnosti rozpoznávat familiární jedince trvá nějaký čas. Živorodky byly schopny rozpoznávat a tedy preferovat familiární jedince po 12 dnech společného soužití (Griffiths et Magurran, 1997). Ward et al. (2007) upozorňuje na fakt, že ryby chované v laboratorních podmínkách obývají stejný biotop (voda má stejné chemické složení) a jsou krmeny stejnou potravou, což může mít vliv na jejich pach. Podle Krause et Ruxton (2002) pokusy testující preference jedinců v rámci sociální přitažlivosti mohou být velmi užitečným nástrojem při následném popisování a definicích sociálních vztahů mezi zvířaty.

7. Závěr

Lze shrnout, že jsem našla dostatek informací popisujících přátelské vztahy mezi zvířaty, abych toto téma mohla zpracovat jako bakalářskou práci. Vztahy mezi zvířaty mohou být natolik silné, že lze použít i termín přátelství, obvykle používaný pro vztahy mezi lidmi. Přátelství mezi zvířaty přináší účastníkům vztahu užitek (mohou se od sebe např. učit), ale určitý přínos nebo nově získaná výhoda není podmínkou pro vznik přátelství. Analogii je zřejmě možné hledat i u přátelství lidí, které ve většině případů nemá racionální základ. Ačkoliv sociální vazby ve skupině nutně neznamenají vznik přátelství mezi členy skupiny, je sociálně organizovaná skupina pravděpodobně vhodným společenským uspořádáním pro vznik přátelství (přátelství však mohou vznikat i mezi jedinci u soliterně žijících druhů). Zvířata se sdružují do sociálně organizovaných skupin za účelem spolupráce. Různé typy spolupráce mohou být založeny na výhodách, které získává skupina nebo jedinec. Aby sociální chování mohlo jako takové vzniknout, jedinci musí být schopni navzájem se rozlišovat. K tomu používají akustické, vizuální nebo chemické (pachové) signály. Chemické signály jsou rozšířené nejen u zvířat žijících na souši, ale také ve vodním prostředí, např. u ryb. Abych později mohla studovat těsnější sociální vztahy u ryb, potřebovala jsem ověřit, zda studovaný druh rozlišuje jedince podle předchozí zkušenosti. Dále jsem potřebovala určit přesný mechanismus tohoto rozlišení. Tento experiment se mi podařilo úspěšně dokončit a na základě jeho výsledků mohu konstatovat, že sumec velký rozlišuje známé a neznámé jedince i podle pachové stopy. Tuto skutečnost budu využívat v dalších experimentech pro diplomovou práci.

8. Seznam literatury

- Albon, S. D., Staines, H. J., Guinness, F. E., Clutton-Brock, T. H. 1992.** Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer. *Journal of Animal Ecology*, 131-137.
- Alfieri, M. S., Dugatkin, L. A. 2011.** Cooperation and cognition in fishes. In: Brown, C., Laland, K., & Krause, J. (eds.). 2008. *Fish cognition and behavior*. John Wiley & Sons. *Fish Cognition and Behaviour*, 258-276.
- Allaby, M. (ed.). 2014.** *A Dictionary of Zoology*. Oxford: Oxford University Press, 704 s. ISBN: 0199684278.
- Archie, E. A., Moss, C. J., Alberts, S. C. 2006.** The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), 513-522.
- Barber, I., Wright, H. A. 2001.** How strong are familiarity preferences in shoaling fish?. *Animal Behaviour*, 61(5), 975-979.
- Barrows, E. M. 2011.** *Animal behavior desk reference: a dictionary of animal behavior, ecology, and evolution*. CRC press.
- Beauchamp, G. 2013.** *Social predation: how group living benefits predators and prey*. Elsevier.
- Bercovitch, F. B., Berry, P. S. M. 2013.** Age proximity influences herd composition in wild giraffe. *J. Zool.* 290: 281– 286.
- Boucher, D. H., James, S., Keeler, K. H. 1982.** The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 315-347.
- Brannas, E., Lundqvist, H., Prentice, E., Schmitz, M., Brannas, K., Wiklund, B. S. 1994.** Use of the Passive Integrated Transponder (PIT) in a fish identification and monitoring system for fish behavioral studies. *Transactions of the American Fisheries Society* 123: 395-401.
- Brent, L. J., Chang, S. W., Gariépy, J. F., Platt, M. L. 2014.** The neuroethology of friendship. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1316(1), 1-17.
- Brown, G. E., Smith, R. J. F. 1994.** Fathead minnows use chemical cues to discriminate natural shoalmates from unfamiliar conspecifics. *Journal of Chemical Ecology*, 20(12), 3051-3061.
- Clavien, C., Chapuisat, M. 2013.** *Altruism across disciplines: one word, multiple meanings*. Springer Netherlands. *Biology & Philosophy*, 28, 125 – 140.

- Cords, M. 2002.** Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour*, 139(2-3), 291-314.
- Dagg, A. I. 2011.** *Animal friendships*. Cambridge University Press. ISBN: 9780521183154
- Dickinson, J., Koenig, W.** Social behaviour, animal. *Encyclopædia Britannica* [online]. 2014. [cit. 2014-12-15]. Dostupné z <<http://www.britannica.com/EBchecked/topic/550897/social-behaviour-animal>>.
- Dugatkin, L. A. 1997.** The evolution of cooperation. *Bioscience*, 355-362.
- Dunbar, R. I. 2010.** The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(2), 260-268.
- Eberle, M., Kappeler, P. M. 2008.** Mutualism, reciprocity, or kin selection? Cooperative rescue of a conspecific from a boa in a nocturnal solitary forager the gray mouse lemur. *American Journal of Primatology*, 70(4), 410-414.
- Green, W. C. H., Griswold, J. G., Rothstein, A. 1989.** Postweaning associations among bison mothers and daughters. *Animal Behaviour* 38: 847–858.
- Griffiths, S. W., Ward. A. 2011.** Social Recognition of Conspecifics. In: Brown, C., Laland, K., & Krause, J. (eds.). 2008. *Fish cognition and behavior*. John Wiley & Sons. *Fish Cognition and Behaviour*, 186–216.
- Griffiths, S. W., Magurran, A. E. 1997.** Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire?. *Animal Behaviour*, 53(5), 945-949.
- Grim, T. 2000.** Paralelní vysvětlení. Proč a jak se ptát "proč" a "jak". *Vesmír* 79(2): 92–93.
- Hofmann, H. A., Beery, A. K., Blumstein, D. T., Couzin, I. D., Earley, R. L., Hayes, L. D., Hurd, P. L., Lacey, E. A., Phelps, S. M., Solomon, N. G., Taborsky, M., Young, L. J., Rubenstein, D. R. 2014.** An evolutionary framework for studying mechanisms of social behavior. *Trends in ecology & evolution*, 29(10), 581-589.
- Chivers, D. P., Brown, G. E., Smith, R. J. F. 1995.** Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): implications for antipredator behaviour. *Canadian Journal of Zoology*, 73(5), 955-960.
- Immelmann, K., Berr, C. 1989.** *A dictionary of ethology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Kao, A. B., Miller, N., Torney, C., Hartnett, A., Couzin, I. D. 2014.** Collective Learning and Optimal Consensus Decisions in Social Animal Groups. *PLoS computational biology*, 10(8).

Keeling, J. L., Gonyou, H. 2001. Social behavior in farm animals. CABI Publishing. ISBN: 9780851993973

Krause, J., Ruxton, G. D. 2002. Living in groups. OUP Oxford. ISBN: 9780198508182

Massen, J. J., Sterck, E. H., de Vos, H. 2010. Close social associations in animals and humans: functions and mechanisms of friendship. *Behaviour*, 147(11), 1379-1412.

Mazancourt, C., Loreau, M., Dieckmann, U. 2005. Understanding mutualism when there is adaptation to the partner. British Ecological Society. *Journal of Ecology*, 93, 305 – 314.

Mitteldorf, J., Wilson, D. S. 2000. Population viscosity and the evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology*, 204(4), 481-496.

Muleta, M. G., Schausberger, P. 2013. Smells familiar: group-joining decisions of predatory mites are mediated by olfactory cues of social familiarity. *Animal behaviour*, 86(3), 507-512.

Nowak, M. A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *science*, 314(5805), 1560-1563.

Nowak, M. A., Tarnita, C. E., Wilson, E. O. 2010. The evolution of eusociality. *Nature*, 466(7310), 1057-1062.

Okasha, S. Biological Altruism. The Stanford Encyclopedia of Philosophy [online]. 3. června 2003. Aktualizace z 21. července 2013 [cit. 2014-12-02]. Dostupné z <<http://plato.stanford.edu/archives/fall2013/entries/altruism-biological/>>.

Ottoni, E. B. 2000. EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 32(3), 446-449.

Palombit, R. A., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 1997. The adaptive value of ‘friendships’ to female baboons: experimental and observational evidence. *Animal Behaviour*, 54(3), 599-614.

Plowes, N. 2010. An Introduction to Eusociality. *Nature Education Knowledge* 3(10):7.

Rafferty, N. E., Boughman, J. W. 2006. Olfactory mate recognition in a sympatric species pair of three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 17(6), 965-970.

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 2012. The evolutionary origins of friendship. *Annual review of psychology*, 63, 153-177.

- Slavík, O., Maciak, M., Horký, P. 2012.** Shelter use of familiar and unfamiliar groups of juvenile European catfish *Silurus glanis*. *Applied Animal Behaviour Science*, 142(1), 116-123.
- Slavík, O., Pešta, M., Horký, P. 2011.** Effect of grading on energy consumption in European catfish *Silurus glanis*. *Aquaculture*, 313(1), 73-78.
- Smuts, B. B. 1985.** Sex and friendship in baboons. Transaction Publishers. 303 s. ISBN: 9780202368849.
- Steck, N., Wedekind, C., Milinski, M. 1999.** No sibling odor preference in juvenile three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*. 10 (5). 493-497.
- Todd, J. H., Atema, J., Bardach, J. E. 1967.** Chemical communication in social behavior of a fish, the yellow bullhead (*Ictalurus natalis*). *Science*, 158(3801), 672-673.
- Trivers, R. L. 1971.** The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly review of biology*, 35-57.
- Vančatová, M. 2009.** Chování a sociální struktura primátů. Biologické a biosociální faktory ovlivňující integraci žáků a studentů se specifickými potřebami, 77.
- Veselovský, Z. 2005.** Etologie: Biologie chování zvířat. Vyd. 1. Praha: Academia, 2005. ISBN: 8020013318.
- Ward, A. J., Duff, A. J., Horsfall, J. S., Currie, S. 2008.** Scents and scents-ability: pollution disrupts chemical social recognition and shoaling in fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), 101-105.
- Ward, A. J., Hart, P. J., Krause, J. 2004.** The effects of habitat-and diet-based cues on association preferences in three-spined sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 15(6), 925-929.
- Ward, A. J., Webster, M. M., Hart, P. J. 2007.** Social recognition in wild fish populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1613), 1071-1077.
- West, S. A., Pen, I., Griffin, A. S. 2002.** Cooperation and competition between relatives. *Science*, 296(5565), 72-75.
- West, S. A., Griffin, A. S., Gardner, A. 2007.** Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of evolutionary biology*, 20(2), 415-432.
- Wilkinson, G. S. 1990.** Food sharing in vampire bats. *Scientific American*, 262(2), 76-82.

Wilson, A. D., Krause, J., Herbert-Read, J. E., Ward, A. J. 2014. The Personality Behind Cheating: Behavioural Types and the Feeding Ecology of Cleaner Fish. *Ethology*, 120, 904–912.

Wilson, E. O., Hölldobler, B. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(38), 13367-13371.

Zenuto, R. R., Fanjul, M. S. 2002. Olfactory Discrimination of Individual Scents in the Subterranean Rodent *Ctenomys talarum* (tucu-tuco). *Ethology*, 108(7), 629-641.