

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE  
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ  
KATEDRA EKOLOGIE



DĚDIČNOST RŮZNÝCH TYPŮ CHOVÁNÍ PTÁKŮ  
BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Mgr. Zuzana Karlíková

Bakalant: Veronika Janatová

2016

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Veronika Janatová

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Dědičnost různých typů chování ptáků**

Název anglicky

**Heritability of various types of behaviour in birds**

---

### **Cíle práce**

Popsat jak funguje přenos různých povahových rysů z rodičů na potomky:

Na větší škále porovnat dědičnost chování u krmivých vs. nekrmivých druhů ptáků.

Na menší škále porovnat dědičnost jednotlivých aspektů chování (explorace, agresivita, ochota riskovat a další).

Zohledněn bude i fakt, zda se jedná o domestikovaný či divoký druh a vliv prostředí a stáří zvířete.

Kritické zhodnocení zjištěných výsledků z hlediska kvality a věrohodnosti jednotlivých prací.

Vyzdvihnutí mezer v dosavadních znalostech dědičnosti chování a nastínění směru dalšího výzkumu.

### **Metodika**

Literární rešerše dostupné literatury zaměřené na chování ptáků a jeho dědičnost (případně doplnit o vlastní pozorování, sběr dat pro DP)

## **Doporučený rozsah práce**

přibližně 30 normostran

## **Klíčová slova**

Dědičnost, vývoj, chování, vliv prostředí, osobnost

---

## **Doporučené zdroje informací**

Carere, C. & Maestriperi, D (2013) *Animal personalities : Behavior, Physiology, and Evolution*. The University of Chicago Press, London.

Fidler, A. E. et al. (2007) *Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274:1685-1691

Stirling, D. G. et al. (2002) *Selection, structure and the heritability of behaviour*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 277-289

van Oers, K. et al. (2005) *Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies*. *Behaviour*, 142: 1185-1206

VESELOVSKÝ, Z. – DUNGEL, J. *Obecná ornitologie*. Praha: Academia, 2001. ISBN 80-200-0857-8.

---

## **Předběžný termín obhajoby**

2015/16 LS – FŽP

## **Vedoucí práce**

Mgr. Zuzana Karlíková

## **Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

---

Elektronicky schváleno dne 1. 12. 2015

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Vedoucí katedry

---

Elektronicky schváleno dne 7. 12. 2015

**prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.**

Děkan

V Praze dne 12. 04. 2016

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Zuzany Karlíkové, a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze 12. 4. 2016

.....

## **Poděkování**

Tímto děkuji vedoucí mé práce Mgr. Zuzaně Karlíkové a to nejen za to, že mi poskytla své cenné zkušenosti i rady, ale především, že mi umožnila zúčastnit se výzkumu přímo v terénu. Tato zkušenost dala mému studiu opravdový smysl a zcela nový rozměr, který ani sebelepší čtenář z knihy nevyčte. Děkuji Ti za čejky!

Dále chci poděkovat mému příteli Filipovi Janků, který mi byl, po celou dobu studií, velkou oporou.

## **Abstrakt**

Cílem této práce je shrnutí dosavadních znalostí o dědičnosti různých typů chování u ptáků a dále snaha poukázat na složitost a důležitost ekologické podstaty těchto znalostí.

V první části této práce je stručně uvedeno, jakým způsobem bylo na projevy chování zvířat nahlíženo v minulosti, a jak je vnímáno dnešní společností. Poté je uveden popis metod uplatňovaných pro výzkum chování a dědičnosti, a také popis nejzákladnějších behaviorálních projevů živočichů, jejich všeobecná provázanost a neoddělitelnost. Druhá část je zaměřena na konkrétní behaviorální projevy ptáků, kteří jsou z mnoha důvodů jedním z oblíbených modelových organismů. Dále jsou stručně uvedeny faktory, které ptačí chování ovlivňují a ve třetí, hlavní části jsou hlouběji rozebrány vybrané vědecké práce, zabývající se jeho dědičností.

Přínosem této práce je tedy ucelení informací o výzkumu ptačího chování, o jeho dědičnosti a jeho souvislosti s ekologií. Snad může být také inspirací k dalšímu průzkumu hlubších souvislostí a k vyvolání nových otázek, na něž je třeba hledat odpovědi.

### **Klíčová slova**

Dědičnost, vývoj, chování, vliv prostředí, osobnost.

# **Abstract**

The goal of this thesis is the summary of existing knowledge about heritability of various types of behaviour in birds. The aim is also to emphasize the ecological nature of this knowledge.

This thesis consists of three main parts. The first part is focused on general view about how people looked at animal behaviour in the past and how they look at it now. Methods used for research of behavior and its heritability are described as well as basic behavioural traits, their general interconnections and inseparability in animals. The second part is aimed at specific behavioural traits in birds. The factors affecting bird behavior are also mentioned. In the third part, deep analyses of scientific studies considering particularly ethology and genetics are made.

The contribution of this thesis is to provide complete information about research of bird ethology, its heritability and connection with ecology. Perhaps, it could be inspiration for further research and raise new questions.

## **Keywords**

Heritability, evolution, behaviour, impact of environment, personality.

# Obsah

<b>ÚVOD</b> .....	<b>8</b>
<b>1. POJEM CHOVÁNÍ ŽIVOČICHŮ - DOBA MINULÁ A DNEŠNÍ</b> .....	<b>9</b>
<b>1.1 Proč vlastně zkoumat chování živočichů?</b> .....	<b>10</b>
<b>1.2 Uplatňované metody výzkumu</b> .....	<b>12</b>
<b>1.3 Prvky chování - reakce</b> .....	<b>13</b>
1.3.1 Vrozené vzorce chování - náhled mezi jednotlivé funkční okruhy.....	13
1.3.1.1 <i>Sociální chování</i> .....	14
1.3.1.2 <i>Sexuální chování</i> .....	15
1.3.1.3 <i>Rodičovské chování</i> .....	16
1.3.1.4 <i>Potravní chování</i> .....	17
1.3.1.5 <i>Ochranné chování</i> .....	18
1.3.1.6 <i>Další funkční okruhy chování</i> .....	19
1.3.2 Naučené chování .....	20
<b>2. BEHAVIORÁLNÍ PROJEVY PTÁKŮ - PTAČÍ OSOBNOST</b> .....	<b>23</b>
<b>2.1 Faktory ovlivňující ptačí chování</b> .....	<b>25</b>
<b>2.2 Prekociální vs. altriciální mlád'ata</b> .....	<b>27</b>
<b>3. DĚDIČNOST RŮZNÝCH TYPŮ CHOVÁNÍ</b> .....	<b>30</b>
<b>3.1 Explorativní chování</b> .....	<b>31</b>
3.1.1 Dědičnost explorační u volně žijících populací.....	31
3.1.2 Dědičnost explorační u domestikovaného ptactva .....	33
<b>3.2 Agresivní chování</b> .....	<b>33</b>
3.2.1 Dědičnost agrese u volně žijících populací.....	34
3.2.2 Dědičnost agrese u domestikovaného ptactva.....	35
<b>3.3 Neofobie</b> .....	<b>36</b>
3.3.1 Dědičnost neofobie u volně žijících populací .....	36
3.3.2 Dědičnost neofobie u domestikovaného ptactva.....	37



<b>3.4</b>	<b>Reakce na stres .....</b>	<b>38</b>
3.4.1	Dědičnost reakce na stres u volně žijících populací.....	38
3.4.2	Dědičnost reakce na stres u domestikovaného ptactva .....	39
<b>4.</b>	<b>DISKUSE .....</b>	<b>41</b>
<b>5.</b>	<b>ZÁVĚR.....</b>	<b>43</b>
<b>6.</b>	<b>CITACE.....</b>	<b>44</b>
<b>7.</b>	<b>SEZNAM OBRÁZKŮ .....</b>	<b>53</b>

# Úvod

Zvířecí chování je v současnosti předmětem výzkumu, především ve vztahu k individuální osobnosti (Rodenburg & Van Oers 2010, Inoue-Murayama et al. 2011, Flower et al. 2012, Dardenne et al. 2013, Pittet et al. 2013). Nejenže je fascinující objevovat tyto individuality jedinců, které byly dlouho přisuzovány výhradně lidem (Inoue-Murayama et al. 2011), ale bylo také zjištěno, že ve všeobecných základních principech se zvířecí chování od lidského příliš neliší - některé genetické studie již dokonce odhalují konkrétní geny, v souvislosti s určitými typy chování, které jsou velmi obdobné, jak u zvířat, tak i u lidí (Korsten et al. 2010). Nevysvětlenou otázkou ovšem stále zůstává, proč u některých druhů tyto nalezené spojitosti neplatí, a co vše tedy za jejich přítomností či absencí stojí (Korsten et al. 2010).

Znalosti genů, ve spojení s určitými typy chování, jsou nápomocny především v chovatelství (Veselovský 2005), kdy jsou pomocí šlechtění odstraňovány s chovů některé nežádoucí projevy. Tyto vědomosti jsou také aplikovány na volně žijící živočichy při ochraně přírody a reintrodukci ohrožených druhů (Flegr 2009). Přitom však může dojít ke snížení genetické variability (Flisikowski et al. 2009). Z tohoto důvodu jsou v opozici někteří vědci, kteří se snaží prokázat, že právě genetická rozmanitost umožňuje divokým populacím vyrovnat se se stresujícími změnami, které jsou obzvláště v dnešním světě velmi zásadní (Cockrem 2007).

# 1. Pojem chování živočichů - doba minulá a dnešní

Již v pradávných dobách, v období mladého paleolitu (40 000 - 10 000 let př. n. l.), naši předkové citlivě vnímali behaviorální projevy živočichů ve svém okolí. Dokladem toho jsou jeskynní malby a rytiny (Veselovský 2005). Převážně jde o vyobrazení lovné zvěře či naopak predátorů, v nejrůznějších postojích a s rozličnými výrazy. Jako příklad uvádí Zdeněk Veselovský (2005) malbu v jeskyni de la Mairie v jihozápadní Francii. Na ní je vyobrazen samec skotu, který čichem kontroluje říjnou samici. Pozorování a znalost chování živočichů tehdy vedlo k efektivnějšímu lovu a k ochraně před útoky predátorů. Bylo tedy velmi potřebné. Také zřejmě přispělo ke schopnosti držet živočichy v zajetí a později až k samotné domestikaci. Burchard Brentjes (1979) datuje první držení divokých zvířat v zajetí právě do období mladého paleolitu. Pro podporu tohoto tvrzení uvádí nález lebky medvěda hnědého v jeskyni poblíž Polského městečka Wojcieszów, které leží nedaleko hranice s Českou republikou. Lebka pochází právě z období kolem 30 000 let př. n. l. Její špičáky i řezáky byly výrazně (umělým zásahem) zbroušeny, téměř až ke kořenům. Sklovina, která obroušené plochy pokrývala, pak dokazuje, že k této úpravě zubů nemohlo dojít posmrtně. V Rakouské jeskyni Mixnitz byl dokonce nalezen jakýsi pravěký medvědinec, pocházející z období mezi 50 - 40 000 let př. n. l. Představovala jej dlouhá, hluboká jáma, nesoucí výrazné vrypy medvědíh drápů na strmých stěnách. V její blízkosti byly nalezeny tisíce medvědíh koster se známkami degenerace, typické pro jedince chované dlouhodobě v malých prostorech. Většina koster patřila jedincům, kteří ještě ani nedosáhli věku dvou let. Díky tomu bylo usouzeno, že se takto v zajetí držela především osiřelá mláďata. Tato schopnost držet zvíře v zajetí, nutně vyžadovala znalost stravovacích návyků a uvědomování si charakteristických vlastností a projevů konkrétního chovaného druhu. Například právě umění medvědů šplhat v kombinaci s užitím strmé hluboké jámy (Brentjes 1979).

Se vznikem měst a opouštěním života na venkově, byly nahrazeny staré dovednosti dovednostmi novými (Červinka et al. 2005). Snad právě izolovanost od volné přírody dokonce způsobila, že z pohledu chování byla po dlouhou dobu vnímána všechna zvířata, jako uniformní (Hebb 1946). Ještě v 19. století se zoologové dopouštěli chyb v interpretaci popisu zvířecího chování - etologové Zdeněk Veselovský (2005) a

Konrad Lorenz (1993), shodně uvedli mylnost dřívější představy o tom, že všechno chování je naučené, nebo že jde pouze o soubor nepodmíněných reflexů. Tedy o jednoduché a zcela stereotypní reakce na příchozí podněty z vnějšku. Také byly často zvířecí schopnosti podceňovány nebo chybně srovnávány se schopnostmi člověka. Další uvedenou a těmito autory označenou za chybnou, byla i domněnka, že se zvířata řídí pouze instinkty.

Dnes je již známo, že existuje chování vrozené, předávané geneticky z rodičů na potomky, které je však neustále přizpůsobováno a doplňováno zkušenostmi jedince (Veselovský 2005). Tyto získané zkušenosti se propisují do tzv. individuální a dále také do evoluční paměti (Flegr 2009). Neustálý tlak ze stran konkurence a predátorů působí, jako pohon samotné evoluce. Lovci, díky zkušenostem, zlepšují své lovecké strategie, případně rozšiřují svou potravní niku. Kořist zdokonaluje obranu, úkryty či taktiky útěku. Také všichni jedinci, tvořící society, potřebují znát chování svých společníků, aby byla spolupráce mezi nimi efektivní (Skalka 2011). Schopnost ukládat získané vjemy a zkušenosti do jakési „paměti“, však nepřísluší pouze živočichům. I rostliny totiž vytváří vlastní obrané strategie proti herbivorům a jiným svým škůdcům. Některé mají dokonce přizpůsoben cíleně vzhled a vlastnosti, ve prospěch opylovačů a roznašečů semen, k čemuž je určitý druh „paměti“ zapotřebí. A byl již prokázán i fakt, že spolu rostliny navzájem komunikují. Tato a jiná fascinující poznání z říše rostlin zkoumá izraelský biolog Daniel Chamovitz (2012). Objevuje a popisuje mezi rostlinami, zvířaty, ale i lidmi spoustu podobných znaků.

## 1.1 Proč vlastně zkoumat chování živočichů?

Výzkum chování živočichů má spoustu opodstatněných důvodů. Je-li známé přirozené chování, pak lze díky zpozorovaným abnormalitám určit například **změny v kvalitě životního prostředí** (Červinka et al. 2005). Tyto abnormality zajímají vědeckou společnost i v souvislosti s předpovědí blížící se živelné katastrofy. Takové studie se však prozatím nedají plánovat a většinou jsou zaznamenány jen náhodně. Prokazatelné důkazy, o blížícím se zemětřesení, byly pozorovány například u ropuch obecných (*Bufo bufo*) z okolí Italského města L'Aquila. Na těchto obojživelnících probíhal jiný výzkum a v jeho průběhu došlo k zemětřesení. Pět dní před událostí ropuchy opustily potěr. Vrátily se až o několik dní později (Grant & Halliday 2010).

Díky znalosti behaviorálních projevů lze také stanovit vhodný způsob **ochrany ohrožených druhů**. Zároveň se toto vědění uplatňuje při množení vzácných druhů v zajetí a při jejich následné reintrodukci (Veselovský 2005). Toho lze tedy využít v různých chovech. Některé druhy jsou silně teritoriální a zařazením do skupiny, bez potřebných znalostí, může zbytečně vyvolat agresi, poranění až úhyn, a mnohdy tím i finanční a časovou ztrátu pro chovatele. Jiné druhy naopak vyžadují přítomnost společníků a v izolaci vykazují poruchy chování a celkově neprospívají (Jelínek & Zicháček 2003).

Tyto vědomosti uplatní také každý, kdo chce s nějakým zvířetem **přímo spolupracovat**. Například při drezúře, v kynologických odvětvích nebo pokud má zvíře hrát roli tzv. zvířecího vyslance. Tedy slouží-li, povahově vhodný jedinec, jako výukový model při seznamování veřejnosti s příslušným živočišným druhem. Příkladem takových zvířecích vyslanců v České republice jsou například orli, sovy a sokoli, s nimiž se lze setkat na mnohých českých hradech. V Jihoafrické republice obdobně funguje, od roku 1997, gepardí vzdělávací středisko, které založila Annie Beckhelling. Zde jsou intenzivní lidskou péčí odchovávána osiřelá mláďata a vhodní jedinci jsou cvičeni ke kontaktu s veřejností (Marnewick et al. 2007). Slouží tedy, jako tzv. vlajkové druhy, jejichž hlavním účelem je prohloubit zájem veřejnosti o jejich poznání a tím i o potřebnou ochranu (Plesník et al. 2003). Podobně slouží i veškeré zoologické zahrady. I když v nich většinou nedochází k přímému kontaktu s veřejností, informační cedule spolu s možností vidět živočichy na vlastní oči, rozhodně zvyšují zájem návštěvníků o dané druhy.

Významným důvodem pro výzkum chování živočichů je také možnost nahlédnutí do minulosti - do **průběhu evoluce**. Stejně tak, jako ovlivňuje okolní prostředí vývoj vzhledu a projevů všech organismů, je tento děj opačný. Tedy i organismy ovlivňují podobu a vývoj okolního prostředí (Veselovský 2005). Proto je možné, na základě propojení některých rysů chování s fyzickým vzhledem, usuzovat na podobný styl chování u živočichů s jistými spojitostmi. Toho se využívá především u posuzování archeologických nálezů. Nikdy však nelze soudit celek dle jedné části a je třeba velkého úsilí, aby byla odhalena skutečná funkce některých struktur (Lorenz 1993).

## 1.2 Uplatňované metody výzkumu

Dříve nejvíce užívanou metodou pro výzkum chování, bylo samotné pozorování živočichů **ve volné přírodě**. Šlo o metodu časově a mnohdy i fyzicky náročnou, za to však poskytující údaje z prostředí, pro živočicha nejvíce přirozeného (Lorenz 1993). Pořízené záznamy z přímého pozorování, tzv. etogramy, byly dále hodnoceny etology a jednotlivé prvky těchto záznamů byly propojovány s příslušnými motivačními (funkčními) okruhy, což položilo jakýsi základ pro další hlubší výzkum (Veselovský 2005).

Dnes se k pozorování ve volné přírodě, mnohem častěji využívají digitální technologie (např. GPS technologie, kamerové záznamy či fotopasti) umožňující nepřítomnost výzkumníka, a také opakované přehrávání a uchovávání záznamu pro další potřebu (Hebblewhite & Haydon 2010).

Protikladnou metodou k pozorování živočichů ve volné přírodě je výzkum chování **v laboratorních podmínkách**. Zde však může docházet k úbytku intenzity projevů, převážně z důvodu útlumu některých přirozených podnětů (Lorenz 1993).

V laboratorních podmínkách se často využívají různé izolační pokusy, při nichž se dosahuje výsledků v rozlišení vrozených projevů od získaných (Lorenz 1993). U vrozených projevů se v kontrolovaných podmínkách zkoumá jejich vzájemné prolínání a síla. Nejčastěji jsou takto pozorovány reakce na nové subjekty v prostředí. Hodnocena je tedy míra explorativního neboli průzkumného chování (Drent et al. 2003) a neofobie, kterou vyjadřují projevy strachu ze všeho nového a neznámého (Dardenne et al. 2013). Dále projevy dominance, agresivního agonistického chování či teritoriality, především v reakci na přítomnost zástupce vlastního druhu (Verbeek et al. 1999). A neméně významným sledovaným chováním je i reakce na nedostatek potravy nebo ohrožení predátorem čili zvládnutí stresu a ochota riskovat (Cockrem 2007, Van Oers et al. 2004).

U posouzení vlivů okolního prostředí a schopnosti vyrovnat se s nimi se často využívá stanovení hladiny hormonů. U ptáků především hladiny kortikosteronu (Cockrem 2007). V otázkách dědičnosti jsou hojně užívány testy paternity (otcovství) a molekulární výzkum konkrétních genů DNA, ve spojení s určitým typem chování (Inoue-Murayama et al. 2011).

## 1.3 Prvky chování - reakce

Chování je přímou součástí fenotypu a rozumí se jím široká škála projevů vznikajících z reakcí na podněty vnitřní i na ty, které přichází z okolního prostředí. Základním prvkem všech reakcí je reflex (Flegr 2009). Reflexy jsou označovány za stereotypní, jednoduché pohyby související se specifickou reakcí na konkrétní podnět. Základ reflexu pak tvoří tzv. reflexní oblouk (Veselovský 2005).

V etologii se rozlišují dva typy reflexů, a sice nepodmíněné, spjaté s chováním vrozeným a podmíněné, spjaté s chováním získaným. U modálních projevů (u tzv. vrozených vzorců chování) jde o pohyby, které jsou často velmi spletité a přicházejí během vývoje jedince ihned v plném rozsahu, v jakém byly geneticky fixovány. Modální projevy mohou být obohacovány vlastními zkušenostmi, tedy učením (Flegr 2009, Veselovský 2005). Oproti nim jsou podmíněné reflexy a jimi vyvolané pohyby (tedy získané chování), vzniklé nově až v průběhu života jedince. Získávají jsou z opakujících se situací. Mohou se v průběhu života měnit a také zcela zanikat (Pavlov & Anrep 2003). Dalšími pohybovými projevy jsou tzv. taxe. Ty jsou závislé na směru, ze kterého podnět přichází (Lorenz 1993, Veselovský 2001).

Podněty, na něž reakce nastávají, mohou přicházet s různou silou. Tuto sílu určitého podnětu udává tzv. prahová hodnota, která je k vyvolání příslušné reakce potřebná. Tedy bude-li podnět slabý, nedosáhne prahové hodnoty a reakce na něj vyvolána nebude. Naopak bude-li podnět velmi silný, vysoce přesáhne práh a může vyvolat reakci přehnanou. Při déle trvajícím či opakovaném vystavení podnětu dochází k navykání si na něj, tedy k tzv. habituaci, při níž se reakce na konkrétní podnět snižuje. Protipólem je jev zvaný senzitace, kdy dochází naopak ke zvýšení intenzity reakcí (Lorenz 1993, Veselovský 2005).

### 1.3.1 Vrozené vzorce chování - náhled mezi jednotlivé funkční okruhy

Tyto okruhy jsou charakterizovány geneticky zafixovaným (vrozeným) sledem specifických projevů, přesně daných pro každý okruh a zároveň i v širším pojetí, pro každý živočišný druh (Klejduš 2013). Nazývají se modální, a jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, mohou být obohaceny o vlastní zkušenosti jedinců (Lorenz 1993, Veselovský 2005).

Realizací funkčních okruhů dochází k uspokojení potřeb živočicha. Tato realizace prochází několika fázemi:

- 1. fáze** - motivace (vnitřní vyladění pro určitý úkon)
- 2. fáze** - apetenční chování (aktivní vyhledávání spouštěče pro danou motivaci)
- 3. fáze** - filtrace nalezených spouštěčů (volba nejvíce vhodného - klíčového podnětu)
- 4. fáze** - chování konečné (fixní motorický projev)

Příkladem snadno rozlišitelného sledu těchto fází může být dravec motivovaný hladem (**1.**), vyhledávající kořist ve svém teritoriu (**2.**). Po výběru nejvhodnějšího (nejsnazšího) cíle (**3.**) zahájí útok zakončený krmením (**4.**), čímž svou potřebu uspokojí. Stejně tak, jako na chování živočichů, lze modální fáze aplikovat na chování lidí (Veselovský 2005).

#### ***1.3.1.1 Sociální chování***

Sociální chování vzniká při setkáních mezi dvěma a více jedinci (Obrázek 1). Příkladem sociálního chování je péče jednoho jedince o druhého či vzájemná péče více jedinců - tedy přímé vyhledávání fyzického kontaktu. Pozorováno bylo u primátů, papoušků a jiných ptáků, ale také u koní, psů, hlodavců, slonů a dalších živočichů (Skalka 2011). Taková péče má výhody pro obě strany. Občas je však spjata s jistou formou „podlézání“ do přízně druhého, často hierarchicky výše postaveného jedince. Jde tedy o manipulaci či ovlivňování druhých ve svůj vlastní prospěch (Veselovský 2005). Prohřešky v pravidlech sociální skupiny jsou tolerovány pouze mláďatům (Skalka 2011).

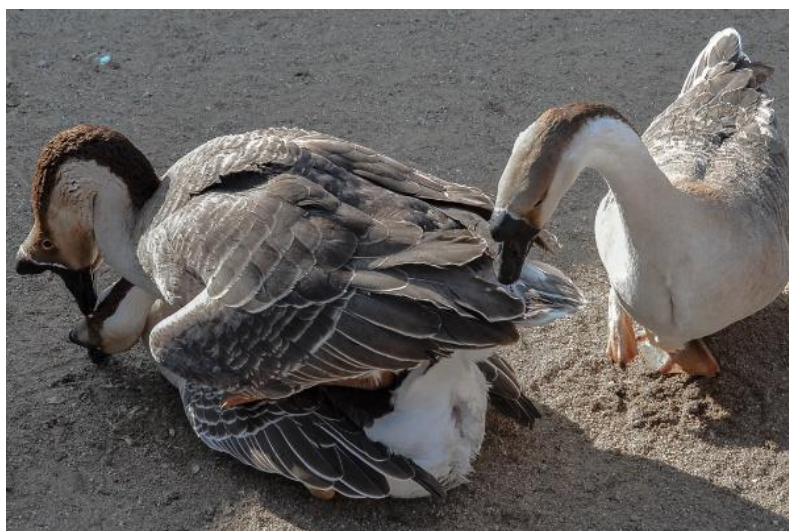


Obrázek 1: Plameňák růžový (*Phoenicopterus roseus*) konflikt. Foto: Veronika Janatová.



### 1.3.1.2 Sexuální chování

Sexuální chování je, u organismů rozmnožujících se pohlavně, obvykle úzce spojeno s chováním sociálním. Zahrnuje vyhledávání partnera (jedinec u svých protějšků často posuzuje jejich sílu, zdravotní stav a konkurenceschopnost, Veselovský 2005), teritoriální chování, námluvy a uzavírání párů (Skalka 2011). Pohlavní rozmnožování (Obrázek 2) zajišťuje nové kombinace vloh od obou rodičů. To vede k neustálému přizpůsobování se okolnímu prostředí, tedy k tzv. adaptabilitě (Kůs 2010).



Obrázek 2: Husa labutí (*Anser cygnoides*) kopulace. Foto: Veronika Janatová.

Sexuální chování je pro jednotlivé druhy velmi specifické, což zajišťuje ochranu před mezidruhovým křížením (Klejduš 2013). Námluvy a tok zahrnují různé projevy. Patří mezi ně zvukové signály, stavba hnízd či nor, ale i jiných staveb, výrazné pohyby a tance, pachové a feromonové signály, nošení nejrůznějších dárečků pro budoucího partnera a také změna zbarvení. Ta může být pouze dočasná (tzv. svatební šat často pozorovaný u ptáků) a po uplynutí období námluv se může vrátit do běžného, méně nápadného stavu (Veselovský 2001). Velmi často jde o kombinaci hned několika těchto projevů. Některé z nich jsou dokonce tak extrémní, že se při nich jedinec (nejčastěji samec) vystavuje obrovskému riziku napadení predátorem nebo totálnímu vyčerpání organismu, které plyne z nepřijímání potravy a současně z velkého výdeje energie při jejich provádění. Samice jsou častěji těmi, které si partnera volí. Někdy si však i ony mohou navzájem konkurovat. Taková situace nastává obvykle u

harémových svazků, tedy často u primátů (Veselovský 2005). V ptačí říši lze takto obrácené role pozorovat například u lyskonoha úzkozobého (*Phalaropus lobatus*, Obrázek 3). Pestřejší samice spolu bojují o samcovu přízeň. Na samcích pak leží veškerá rodičovská péče od stavby hnízda, přes inkubování vejce, až po vodění mláďat (Bejček & Šťastný 2006).



Obrázek 3: Lyskonoh úzkozobý (*Phalaropus lobatus*) kopulace. Foto: Zuzana Karlíková.

### **1.3.1.3 Rodičovské chování**

Rodičovské chování zahrnuje přímou i nepřímou péči o potomstvo. Nepřímá péče spočívá v obstarání nezbytně důležitých podmínek, které pomohou potomkům v překonání nejcitlivějšího stádia vývoje, a umožní tak jejich přežití, aniž by byl rodič přítomen. Příkladem je jednorázové zajištění potravní zásoby pro první období vývoje potomků, než budou sami schopni obstarat si vlastní zdroje nebo zajištění vhodného úkrytu (Veselovský 2005). Naopak přímá péče zahrnuje aktivní ochranu potomků před nepřáteli, povětrnostními podmínkami, hygienu, krmení či zajištění přísunu jiných potřebných látek (např. okysličování potěru). Vyžaduje tedy, ze strany rodičů, vysoké energetické výdaje - u některých ptačích druhů přesahují vzletná mláďata až o 20 % hmotnost svých rodičů (Klejduš 2013). Rodiče dokáží efektivně reagovat na náhlé změny svého okolí. Například nastane-li potravní nedostatek, může samice svou březost a laktaci předčasně ukončit, neboť riskuje nejen život svých nynějších

potomků, ale i jakýchkoliv dalších, pokud sama uhyne. Někdy dochází až k zabítí některých mláďat rodiči (tzv. infanticida), aby se tak zvýšila šance na úspěšné odchování alespoň těch zbývajících (Veselovský 2005).

Matka však není pro mládě pouze zdrojem potravy a ochrany, ale též vzorem, dle kterého se mládě učí základům sociálního chování, hierarchii, komunikaci vlastní svému druhu apod. (Skalka 2011).

#### **1.3.1.4 Potravní chování**

Potravní chování zahrnuje, jak samotné vyhledávání potravy, tak konkrétní výběr lokality. Dále výběr zdroje a s ním i způsob, jakým bude potrava ukořistěna či pozřena. Potravní preferenci přejímá mládě od svých rodičů, ovšem z širšího pohledu je potravní chování fixováno geneticky (Skalka 2011). Většina živočichů je navíc neustále vystavena nutnosti rozhodovat se současně mezi ostražitostí a vyhledáváním potravy. Během příjmu potravy se totiž riziko napadení predátorem zvyšuje. Hladoví jedinci proto vykazují zvýšenou ochotu riskovat (Lima 1998 ex Van Oers et al. 2004). Přitom je vždy rozhodující konkrétní situace, tedy je-li riziko predace absolutní nebo pouze relativní, a současně také fakt, zda je či není toto riziko předvídatelné (Van Oers et al. 2004).

Při krmení lze pozorovat konkrétní odlišnosti mezi jednotlivci a je-li shromážděno více jedinců u jednoho zdroje, je možné sledovat také často vznikající (vnitrodruhové i mezidruhové) konflikty (Van Oers & Naguib 2013).

Zajímavá je i schopnost některých druhů spolupracovat při získávání potravy. Taková kooperace probíhá mezi jednotlivci vlastního druhu. Příklady kooperace najdeme u velkých šelem - lvi a vlci (Skalka 2011), a stejně tak u sociálních kytovců - kosatky a delfíni (Veselovský 2005). Někdy lze kooperaci pozorovat také mezi jedinci druhů zcela odlišných - známý případ medozvěstky křiklavé (*Indicator indicator*) a medojeda kapského (*Mellivora capensis*, Dean et al. 1990). Kooperaci v potravním chování je však možné pozorovat i u některých druhů ptáků, například u pelikánů bílých (*Pelecanus onocrotalus*), kteří v řadě vedle sebe tlučou křídly o hladinu a nahánějí ryby na mělčinu, kde je poté vyloví (Veselovský 2001).

### 1.3.1.5 Ochranné chování

Ochranným chováním je souhrnně nazýváno vše, co napomáhá jednotlivcům nebo i skupinám v přežití útoku a vše, co jej odvrací či mu preventivně předchází. Bývá sem řazen tzv. konfuzní efekt<sup>1</sup> (Milinski & Heller 1978), který predátorovi znesnadňuje útok na jednotlivce. Dále sem patří různé protiúderné akce, jakou je chemická obrana či tzv. mobbing<sup>2</sup>. Častá je také akineze<sup>3</sup> či tanatóza<sup>4</sup>, jejichž opakem je prostý útěk (Veselovský 2005). A mezi velmi zvláštní ochrannou reakcí patří mutilace<sup>5</sup>, častá u ještěrek, slepýšů, mořských hvězdic, mloků, u některých hlodavců, ale také u ptáků, kteří však neztrácí část těla, nýbrž pouze větší množství peří při tzv. úlekovém pelichání (Veselovský 2001, Veselovský 2005).

Velmi hojně zastoupená je ochrana celkově odrazujícím vzhledem, jako je nafouknutí těla, roztažení kožních blan, či naježení srsti, ve snaze působit velkými zastrašujícími rozměry a také kamufláž zbarvením, která představuje hned dva typy (Komárek 2004). Prvním je nenápadné, splývající - tzv. kryptické zbarvení, které je velmi časté u mláďat a také u samic (Merilaita & Lind 2005). Druhým typem je zbarvení výstražné - tzv. aposematismus. Ten se dále dělí na mimikry Müllerovské a Batesovské. Mimikry Müllerovské představují výstražné zbarvení, které vlastní skutečně jedovatí živočichové. Naopak mimikry Batesovské jsou pouhým, velmi důvěryhodným, napodobováním jedovatých druhů druhy nejedovatými, které často matou nejen zbarvením, ale i podobným tvarem těla (Komárek 2004).

Kooperaci v ochranném chování hojně využívají africké surikaty (*Suricata suricatta*), které během vyhledávání potravy rozestaví své strážce a spoléhají na jejich včasné akustické varování před blížícím se predátorem (Flower et al. 2012). Surikaty se však spoléhají i na ptačí varovné volání. Takových ptačích druhů se v jejich blízkosti vyskytuje hned několik. Zoolog Thomas P. Flower, který se zabýval výzkumem chování surikat, objevil jejich zvláštní vztah s pěvcem jménem drongo africký (*Dicrurus adsimilis*). Drongo se totiž naučil, že spustí-li varovné volání, krmící se surikaty se rozutečou a zbyde po nich chutná, odhozená svačinka. Tohoto začal listivě využívat ve svůj prospěch a varuje surikaty i v případě, že jim žádné nebezpečí

---

<sup>1</sup> Konfuzní efekt - např. hejna ryb či špačků využívají velké početnosti ke zmatení predátora.

<sup>2</sup> Mobbing - kolektivní napadání predátora, ve snaze odehnat jej.

<sup>3</sup> Akineze neboli freezing - absolutní a náhlá strnulost.

<sup>4</sup> Tanatóza - dokonalé předstírání smrti.

<sup>5</sup> Mutilace - sebepoškozující mechanismus, odhození části vlastního těla ve snaze odvést pozornost.

nehrozí. Poté krade jejich pracně nalezenou potravu (Flower et al. 2012). Jeho lest však byla časem prokouknuta a surikaty na jeho volání přestávaly reagovat. Drongo se však naučil napodobovat všechny ptáky, na jejichž varování surikaty reagují a tyto hlasy dle potřeby střídá. Nejspíše si tedy uvědomuje příčinu a její následek (Flower et al. 2012). Podobné hlídky, jaké staví surikaty, a také spoléhání se na varování ptáků, konkrétně na zoborožce rodu *Tockus*, bylo pozorováno v souvislosti se studií mangusty drobné (*Helogale undulata*). Mangusty v přítomnosti zoborožců dokonce snižovaly počet rozestavených stráží (Rasová 1984 ex Veselovský 2005).

#### **1.3.1.6 Další funkční okruhy chování**

Funkčním okruhem je také **komfortní chování**, spojené s péčí o tělo (Obrázek 4). Příkladem jsou bahenní a písčné koupele sloužící k očištění povrchu těla, protahování, škrabání se, ale i zívání (Skalka 2011). Komfortní chování a všechny výše uvedené základní typy chování, jsou souhrnně označovány, jako tzv. **zajišťovací chování**. Udržující homeostázu neboli rovnováhu organismu s jeho okolním prostředím (Veselovský 2005). Tuto rovnováhu dále pomáhá udržovat **termoregulační chování** (ektotermie a endotermie, také svalový třes, hibernace, torporická strnulost s úsporou energie, slunění se, pocení a zrychlené dýchání), **chování spojené s biorytmy** (ty mohou být denní, přílivové, měsíční nebo i roční, v závislosti na časovém intervalu, po kterém se opakují) a samozřejmě i **spánek**, který je opět specifický pro jednotlivé živočišné druhy (Veselovský 2005, Skalka 2011).



Obrázek 4: Pelikán kadeřavý (*Pelecanus crispus*) drbání se. Foto: Veronika Janatová

### 1.3.2 Naučené chování

Naučené chování je získané z vlastních zkušeností (Veselovský 2005). Celé období, při němž se chování utváří, tedy od oplození až do posledního dne života, nese název ontogeneze chování a během něj, vlivem interakcí s okolním prostředím, dochází k tomuto získávání zkušeností (Galef & Laland 2005). A právě díky tomu, že je každý živočich, v každém okamžiku, ovlivněn rozličnou kombinací faktorů, utváří se jeho individuální rysy, tedy osobnost (Van Oers & Naguib 2013).

Téměř všichni živočichové s vyvinutou centrální nervovou soustavou, jsou schopni poučit se z úspěchů a neúspěchů, které jim vlastní chování přinese (Lorenz 1993). Prožívané zkušenosti se ukládají do paměti, kde jsou neustále porovnávány a hodnoceny. Paměť tedy hraje v procesu učení nezastupitelnou roli (Skalka 2011). Vjem se však do paměti nemusí uložit hned po první zkušenosti. Někdy je k fixaci zapotřebí prožít si děj opakovaně (Lorenz 1993).

Pro učení má každý druh své vlastní předpoklady. Čemu a v jakém rozsahu je schopen se naučit, odpovídá nejen jeho způsob života, ale právě i stav, do nějž se vyvinula jeho nervová soustava (Veselovský 2005).

Učení, probíhá nejintenzivněji v období raného mládí, kdy je nervová soustava nejcitlivější a vjemy nejsnáze přijímá (Skalka 2011). Mezi rané učení patří tzv. imprinting neboli vtištění, kterým si mládě trvale vtiskne do paměti podobu, ale i zvukové a pachové projevy své matky (Regolin et al. 2000). Vtištění probíhá pouze v krátkém období zvaném senzitivní perioda a časově se liší dle živočišných druhů (Veselovský 2005).

V dřívějších letech byl vyřčen zajímavý názor, a sice že schopnost mláďat rozpoznat biologický pohyb<sup>6</sup> a jeho následná preference, by mohla mít genetický základ (Johansson 1973 ex Regolin et al. 2000). Testy prováděné na jednodenních kuřatech, za pomoci promítání různých stylů pohybu, včetně slepičí chůze, a následné hodnocení jejich volby, však nepřinesly přesvědčivý důkaz pro toto tvrzení (Regolin et al. 2000). Procesy podobné zmíněnému vtištění matky jsou také vtištění specifík místa narození nebo dokonce rodiči preferované potraviny (Galef & Laland 2005).

---

<sup>6</sup> Biologický pohyb je pohyb těla, který je charakteristický pro každý živočišný druh.

V procesu raného učení vystupují tedy, jako vyučující vzory především rodiče, obzvláště pak matka (Skalka 2011). Následně, v průběhu osamostatnění se, probíhá sociální učení pozorováním a napodobováním chování dalších, převážně starších a často i dominantnějších jedinců vlastního druhu (Zentall 2012). Mladiství by takto měli být schopni často ušetřit cennou energii, vynaloženou do vlastního pokusu, který může skončit nezdarem (Galef & Laland 2005).

S učením souvisí i krátkodobé či dlouhodobé navykání si, tedy habituace, při níž se snižuje reakce na určitý, často opakovaný podnět (Veselovský 2005).

Jako příklad habituace si dovolím uvést svou vlastní zkušenost z pozorování holuba hřivnáče (*Columba palumbus*), který každý rok, v počtu přibližně čtyř až šesti párů, hnízdí na stromech v parku, před okny našeho bytu. Tito velcí holubi se ze zimoviště vracejí koncem února až v první polovině března. Zprvu posedávají na stromech, později se pohybují převážně na zemi. Vždy jsou z počátku poměrně plaší a na venčící se psi, vzdálené 10-15 metrů, reagují vzlétnutím na vysoko položené větve. Postupně se tolerance vzdálenosti snižuje na 2-3 metry a současně s tím se mění i místo, které holubi volí, jako bezpečné. Vybírají si větve, které jsou posazeny nejnižší k zemi, nebo dokonce pouze popolétnou o kousek vedle. S mým vlastním psem jsem dokonce zažila situaci, kdy se před námi holub odmítal zvednout ze svého vyleženého dolíčku, byť jsme byli už jen asi metr a půl od něj. Odlétl teprve poté, co v mém psovi převážil lovecký pud nad pouhou zvědavostí a naznačil proti holubovi útok.

K habituaci opačným, také již zmíněným jevem, kterým se intenzita reakcí na podnět naopak zvyšuje, je senzitace (Veselovský 2005).

Také k senzitaci si dovolím uvést vlastní zkušenost. Při první návštěvě veterináře byl můj pes veselý a radostný, až do doby, kdy dostal první injekci - očkování. Od té doby se při opakovaných návštěvách jeho chování měnilo. Při další návštěvě byl lehce nervózní po vstupu do čekárny a ještě více uvnitř ordinace, kterou si nepochybně spojil s nepříjemným zážitkem. Při dalších návštěvách se toto chování stupňovalo. Nejprve se začal lehce vzpouzet již v blízkosti domu, ve kterém veterinář sídlí. Později spolehlivě rozpoznal i konkrétní ulici.

Učení ovšem může probíhat nejen vtisknutím a návykem, ale také asociací, z níž výsledně vychází již zmíněný podmíněný reflex (Lorenz 1993, Veselovský 2005). Jde o proces spojení jednoho přichozícího podnětu s druhým, přičemž se oba několikrát ve

stejném sledu zopakují. Uspořádání sledu je fixováno a následně je ve stejném pořadí očekáváno (Lorenz 1993, Rangeová 2010). Například zašustění sáčku či zvuk otevírání lednice ve spojení s jídlem, je velmi častou asociací u domácích mazlíčků. Osobně mám ozkoušeno na psovi a morčeti. Pokud je však sled několikrát přerušen a nedojde-li k naplnění očekávání, může se dočasně snížit zájem o podstatu dané asociace (zvíře přestane na zvuk reagovat), a to až do doby kdy je její sled opět dodržován (Lorenz 1993). Takové chování se lidem často zdá být projevem inteligence a naprosté spontánnosti. Jde však většinou právě o asociaci, kterou si živočich zafixoval již v minulosti (Rangeová 2010).

Živočichové se mohou učit i pomocí tzv. vhledu a tzv. učením vhledem (Rangeová 2010). I když zní tyto termíny podobně, je v nich rozdíl. Vhled, je poznání, při němž živočich stojící před problémem či úkolem, sám nalezl řešení svým vlastním uvažováním i bez předchozích zkušeností. Následně je schopen se z tohoto poučit a využít nabytou zkušenost při řešení podobné situace, bude-li jí v budoucnu opět vystaven. Oproti tomu využívá tzv. učení vhledem, již dříve nabyté zkušenosti, které jsou účelně přeorganizovány, tak aby mohl být úspěšně vyřešen problém, s nímž se jedinec doposud nesetkal (Rangeová 2010). Do procesu učení je zahrnováno také zvědavé pátrací (explorativní) chování a hravé chování. Díky nim vzniká opět velké množství nových zkušeností (Zentall 2012).

Jako velmi zajímavý mi připadá poznatek o testování psích a papoušcích reakcí na některé úkoly. V podstatě všichni psi a dokonce i mnozí papoušci, kteří mají sociální vztah se svým chovatelem, se při řešení úkolu plně spoléhali na chovatelův úsudek. Někdy dokonce i v naprosto jednoduchých úkolech, namísto jakýchkoliv samostatných pokusů o získání odměny ze skryše, použili svou obvyklou prosbu o vydání jídla směrem k chovateli (Rangeová 2010).



## 2. Behaviorální projevy ptáků - ptačí osobnost

Velká početnost, schopnost létat, učenlivost, často pestrý, líbivý a extrémně rozmanitý vzhled i akustický projev, včetně schopnosti některých druhů napodobovat různé zvuky a dokonce i lidskou řeč - to vše vede k častému vyhledávání ptáků, jakožto cíle, pro vědecká i laická pozorování (Inoue-Murayama et al. 2011). Dále k tomu přispívá (na rozdíl od jiných živočichů) velmi rychlý vývoj od mláděte k dospělci, umožňující sledování ontogeneze chování v průběhu celého života, a také poměrně malý vzrůst, umožňující snazší chov a výzkum v zajetí (Veselovský 2001, Van Oers & Naguib 2013).

Ptáci se, jako jediní obratlovci, dokázali přizpůsobit téměř všem typům prostředí naší planety. To je však také důvodem, proč jejich chování (ale i vzhled) ovlivňuje tolik rozličných faktorů (Krause et al. 2009, zmíněno v kapitole 2.1). Z hlediska ochrany přírody jsou právě vztahy organismů s okolním prostředím a jejich vzájemné prolínání velmi důležité (Červinka et al. 2005). A jak již bylo dříve zmíněno, pomáhají tyto vztahy utvářet ptačí osobnost a jsou tedy neméně podstatné pro etologii (Van Oers & Naguib 2013).

V předešlých kapitolách popsané reflexy, reakce, modální fáze a naučené chování, jsou z všeobecného hlediska platné také pro ptáky. Některé projevy je možné přiřadit k vícedruhové skupině, některé ke konkrétnímu druhu, jiné k určitému pohlaví, a další k samotnému jedinci (Klejdus 2013).

Individuální rozdíly v ptačím chování byly pozorovány především při potravním chování, projevech explorační a neofobie (Dardenne et al. 2013). Dále u agresivního, agonistického chování a také u reakce na stres (Cockrem 2007).

Aby se dalo mluvit o ptačí osobnosti (což platí i pro jiné živočichy, včetně člověka), musí být pro jednotlivé rysy chování, splněny dvě podmínky. Za první spojení opakovatelnosti a dědičnosti, za druhé korelace jednotlivých rysů chování navzájem, v rámci jedince (Van Oers et al. 2004). Při studiích týkajících se osobnosti, je také aplikována snaha o začlenění aktuálních podmínek prostředí, které na jedince momentálně působí a mohou tak být jedním z vysvětlujících faktorů. Dále je také aplikována snaha o nalezení evolučního vysvětlení pro základní genetické struktury osobnosti (Van Oers et al. 2004).

Osobnost má velkou fenotypovou pružnost, která umožňuje reagovat jedinci na měnící se faktory životního prostředí. Působí na ni však také faktory mateřského vlivu (Groothuis & Carere 2005). Konkrétně bylo zjištěno, že matka předává do vajec určité množství hormonů, které mají později vliv na míru habituace a senzitivity ve vztahu ke stresujícím událostem (Schwabel 1993 ex Van Oers & Naguib 2013). Je jimi tedy určeno, jaké předpoklady bude mít potomek k učení a k vypořádání se s určitými stresory.

Vylučování stresového hormonu kortikosteronu bylo zkoumáno i v souvislosti s projevy strachu a bázlivosti. Rozdílná míra hladiny u jednotlivců některých ptačích druhů opět přispívá k potvrzení individuality, tedy osobnosti (Cockrem 2007).

U několika druhů sýkor, bylo pozorováno, že krmí svá holátka v rané fázi vývoje vysokým počtem pavouků (Ramsay & Houston 2003 ex Van Oers & Naguib 2013). Pavouci totiž obsahují relativně velké množství taurinu (Arnold et al. 2007). Na mládřatech sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) bylo tedy testováno, zda má tento zvýšený příjem taurinu vliv na variaci osobnosti (Arnold et al. 2007). Mládřata, která dostávala během této fáze růstu větší množství taurinu, než mládřata kontrolní, vykazovala vyšší odvahu při zkoumání nových objektů a byla také úspěšnější v testech prostorového učení. Závěr pokusu přinesl zjištění, že rodiče mohou při podávání vybrané potravy (v konkrétní fázi vývoje) obsahující specifické látky, změnit behaviorální fenotyp svých potomků. Otázkou však zůstává, zda se tomu takto účelně skutečně děje v přírodních podmínkách (Arnold et al. 2007).

Podobně bylo také na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*) sledováno, zda může kvalita potravy podávané mládřatům ovlivnit jejich chování v dospělosti (Krause et al. 2009). Výsledná zjištění prokázala, že samičky krmené v období růstu nekvalitní stravou, vykazovaly v dospělosti vyšší explorativní chování v novém prostředí a při potravním nedostatku vykazovaly zvýšený stres a vyšší váhový úbytek, než samičky krmené stravou vysoce kvalitní (Krause et al. 2009).

Vliv obsahu určitých látek, ale i celková kvalita potravy, se tedy zdají být dalšími důležitými faktory ve vztahu k projevům chování (Van Oers & Naguib 2013).

## 2.1 Faktory ovlivňující ptačí chování

Chování a vývoj osobnosti jsou ovlivňovány veškerými faktory vnějšího prostředí, které na jedince působí v průběhu života, a také faktory vnitřními (včetně genetické predispozice), díky nimž se utváří specifické morfologické a fyziologické znaky (Krause et al. 2009, Obrázek 6 - 9).

Obrázek 5: Plameňák růžový (*Phoenicopterus roseus*). Foto: Veronika Janatová.



Obrázek 6: Člunozobec africký (*Balaeniceps rex*). Foto: Veronika Janatová.

Obrázek 7: Kolpík bílý (*Platalea leucorodia*). Foto: Veronika Janatová.



Obrázek 8: Kasuár přilbový (*Casuarius casuarius*). Foto: Veronika Janatová.

Mezi **vnější faktory prostředí**, ovlivňující ptačí chování, patří periodické střídání ročního období, respektive dostatek potravy a současně i její kvalita, které se právě v závislosti na ročním období mění (Skalka 2011). Ročním obdobím se řídí tvorba tukových a někdy také potravinových zásob, pro přečkání nadcházející zimy, či jako energie pro daleké tahové cesty (Veselovský 2001). Ročním obdobím a hojností je pak řízeno i samotné rozmnožování (hnízdění). Například křivka obecná (*Loxia curvirostra*) hnízdí v podstatě kdykoliv během roku, právě v závislosti na úrodě semen, kterými se živí (Klejduš 2013). Dále chování ovlivňují denní a noční rytmy. Tyto periody řídí celkovou aktivitu ptáků a rovněž souvisí s preferencí potravy, jíž se daný druh živí (Jelínek & Zicháček 2003).

Mezi faktory prostředí patří nevyhnutelně také klimatické vlivy, jako je teplo, světlo, vlhkost, zatížení predací, ale i stav, tedy kvalita životního prostředí (Červinka et al. 2005). Ta je narušována zejména antropogenními vlivy (nebezpečné chemické látky v prostředí, znečištění vod, půd a ovzduší, změny a úbytek životního prostoru, hluk a světelný smog) a ojediněle i přírodními katastrofami (Červinka et al. 2005).

Chování dále významně ovlivňují vnitrodruhové sociální vztahy, jako jsou vztahy rodinné, partnerské (schopnost nalézt partnera), vztahy v rámci skupiny (hierarchickém postavení) a také konkurence (Rodenburg & Van Oers 2010). Složitost těchto vztahů se projeví adekvátním rozvojem nervové soustavy (Flegr 2009).

V užším pohledu na jedince samotného je jeho chování závislé na **faktorech vnitřních**. Mezi ně patří zdravotní stav, věk a velikost (Veselovský 2001). Dále míra získaných zkušeností a schopnost učit se (Zentall 2012). Také schopnost zvládat stresové situace (Cockrem 2007) a samozřejmě i příslušnost k určitému druhu (Van Oers et al. 2004).

Provázanost vnějších faktorů s vnitřními lze pozorovat například na preferenci uspořádání partnerských svazků pěvušky modré (*Prunella modularis*). Pěvuška uzavírá rozmanité partnerské svazky (Davies & Lundberg 1984). Zajímavá je u ní polyandrie (jedna samice + dva a více samců) nebo polygynandrie (tedy kooperativní polyandrie), kdy spolu několik samic a několik samců tvoří skupinu. Skupina poté pečuje o potomstvo společně. Preference konkrétního partnerského svazku pěvušek se může měnit právě v závislosti na potravní nabídce a na kvalitě teritoria (Davies & Lundberg 1984, Klejduš 2013).

## 2.2 Prekociální vs. altriciální mlád'ata

Prekociální mlád'ata ptáků jsou schopná již malou chvíli po vylíhnutí nejen rodiče následovat (tzv. vodivá mlád'ata), ale také shánět si vlastní potravu (Starck & Ricklefs 1998). Jejich smysly jsou připravené bystře vnímat okolní svět, často však, v prvních dnech života, vyžadují zahřívání a ochranu před predátory ze strany rodičů (Veselovský 2001, Klejdus 2013). Prekociální mlád'ata mívají především ptáci hnízdící na zemi, jako jsou vrubozobí (*Anseriformes*), bahňáci (*Charadrii*) nebo hrabaví (*Galliformes*, Bejček & Šťastný 2006).

U prekociálních mlád'at bylo testováno, zda a jakým způsobem ovlivňuje mateřské chování jejich vývoj (Pittet et al. 2013). Konkrétně bázlivost a společenskost matek, souhrnně tedy jejich reakce na nové prostředí či objekty. Testy byly provedeny na zkušených a nezkušených samicích křepelky japonské (*Coturnix japonica*), přičemž bylo nejprve posouzeno samotné chování budoucích matek. Bylo zjištěno, že nezkušené matky mnohem více reagovaly na nové subjekty a prostředí, než matky zkušené. Stejně chování pak bylo později pozorováno u jejich mlád'at. Tento výsledek byl však vyhodnocen, jako negenetický přenos z matky na potomky (Pittet et al. 2013). Dále byl testován vliv zkušenosti matek na kvalitu péče o kuřata, přičemž byly pozorovány následující rozdíly: nezkušené matky měly větší tendence kuřata klovat a šlapat na ně, než matky zkušené. Když byly od mlád'at odděleny, vykazovalo pět samic ze šestnácti zkušených, tíšňové volání. Z nezkušených samic jej nevykazovala žádná (Pittet et al. 2013).

Vliv mateřských zkušeností na péči o potomky, byl také zkoumán u kura bankivského (*Gallus gallus*), kde se údajně ovlivnění nepotvrdilo (Thornhill 1989 ex Pittet et al. 2013) a u zaopatření mlád'at rybáka obecného (*Sterna hirundo*), kde se péče, s rostoucí zkušeností matek zlepšovala (Limmer & Becker 2009). Vliv mateřské zkušenosti u ptáků na poporodní péči o potomstvo, nebyl prozkoumán detailně. Přesto je považováno za logické, že se s rostoucí zkušeností kvalita péče zvyšuje (Pittet et al. 2013).

Zajímavým zjištěním je komunikace ještě nevylíhlých mlád'at se svými rodiči. Během ní se mlád'ata učí rozpoznat jejich hlas (Veselovský 2001). Podobně je to s komunikací mezi sourozenci, kterou bývá často dosaženo synchronizace při líhnutí (např.

u vrubozobých). To umožňuje všem mládřatům opustit hnízdo brzy po vylíhnutí společně, čímž se výrazně snižuje riziko napadení predátory (Klejdus 2013).

Extrémním případem prekociálních mládřat jsou potomci tabonovitých (*Megapodiidae*). Taboni jsou nezájmem o vylíhnutá mládřata, ale především způsobem inkubace zcela jedineční. Kladou totiž snůšku do jakéhosi umělého inkubátoru, v němž se využívá jiného zdroje tepla, na místo toho rodičovského (Lemberk 2003). Například tabon holubí (*Leipoa ocellata*) využívá teplo vznikající přirozeným tlením organické hmoty. Samec hodnotu teploty zkoumá speciálními receptory, umístěnými na jazyku a na horním patře v zobáku. Pokud je hromada příliš ohřátá, rozhrne navršený materiál a vejce se tak ochladí. Pokud je naopak potřeba teplotu zvýšit, pak materiál přihrne (Lemberk 2003). Samec takto hlídá teplotu až 8 týdnů. Za to je však jakousi kompenzací fakt, že se taboní mládřata líhnou zcela samostatná. Poté, co se sama vyhrabou z inkubátoru na povrch, odcházejí do bezpečí lesního porostu, aniž by se o ně rodiče jakkoliv starali (Bejček & Šťastný 2006).

Jiné druhy tabonů, jakým je nejpestřejší, ohrožený tabon přilbový (*Macrocephalon maleo*), využívají k inkubaci tmavý, sluncem vyhříváný písek a někdy dokonce geotermální energii ve vulkanických oblastech (Lemberk 2003). Zde však samec teplotu líhně nehlídá a rodiče, ihned po naklazení a zahrabání vajec (každé je uloženo zvlášť), odcházejí zpět do lesů. Se svými mládřaty se tedy taboni vůbec nesetkají (Lemberk 2003).

Extrémní případ tabonů je z etologického hlediska velmi zajímavý, neboť tato mládřata nemají možnost učit se ze sledování způsobů chování svých rodičů. Je tedy pravděpodobné, že ve svých počátečních fázích života uplatňují výhradně vrozené vzorce chování a teprve později je obohacují o vlastní zkušenosti. V takovém případě by však měla mít mládřata geneticky předurčenou i potravní preferenci a také všechny jiné projevy chování, které jsou uplatňovány v mladém věku. Případně by mohlo být dalším předmětem studií, zda se mladí taboni po odchodu z líhniště v lesním porostu přeci jen s dospělými ptáky nesetkají.

Altriciální ptáčata zahrnují obzvláště mládřata pěvců. Líhnou se holá, slepá a jsou po dlouhou dobu plně závislá na péči rodičů, kteří je mimo krmení také zahřívají, ochraňují a pečují o jejich hygienu (Bejček & Šťastný 2006).

Mezi sourozenci altriciálních ptáků se často objevují sourozenecké konflikty, jejichž vznik je zapříčiněn mnoha vnitřními a vnějšími faktory. Za nejčastější příčinu hnízdní agrese je pokládán boj o potravu či o prostor (Forbes 2007).

Již Drummond (2001) však ve své práci zaměřené právě na hnízdní agresi mezi sourozenci shrnuje, že se sice u některých druhů míra této agrese s množstvím podávané potravy mění (autor odkazuje na práci Mock et al. 1987), ale u jiných druhů, například u dravců, je míra agrese na hojnosti potravy nezávislá (Gerhardt et al. 1997 ex Drummond 2001).

Na altriciálních mládřatech sýkor koňader (ptáčata celkem od sedmi párů) byla provedena jiná studie (Carere et al. 2005), která byla zaměřená taktéž na vztahy mezi potravou, sourozenci a rodiči. Mládřata, která byla ohodnocena vyšší hodnotou explorativního chování, vyžadovala po rodičích příděl potravy mnohem intenzivněji než mládřata s hodnotou nízkou (Carere et al. 2005). Tyto projevy byly pozorovány u mládřat až po jejich opeření a zřejmě tak souvisí s vyžíváním osobnosti v průběhu ontogeneze (Groothuis & Carere 2005). Výsledky tedy dokazují, že by sourozenecké vztahy u altriciálních ptáků mohly být ovlivněny osobností jednotlivců.

Mezi prekociálními a altriciálními ptáčaty existuje určitý mezistupeň. Do něj jsou řazena ptáčata polokrmivá, která se líhnou s hustým prachovým peřím. Mají dobře rozvinuté smysly a jsou schopná samostatného pohybu (Klejdus 2013). Polokrmivá ptáčata zůstávají po vylíhnutí na hnízdě (např. mládřata volavek a racků), nebo jej opouštějí, přičemž je rodiče vozí na hřbetě (např. u potápek). V obou těchto případech je rodiče zahřívají a krmí (Bejček & Šťastný 2006, Klejdus 2013).

### 3. Dědičnost různých typů chování

Jaroslav Flegr (2009) přirovnal organismy, z kybernetického hlediska, k systémům s pamětí. Ideou tohoto přirovnání je fixace informací o různých podnětech do jakési paměti, tedy jejich uložení pro další využití. Jak již bylo dříve zmíněno (v kapitole 1.), rozlišují se hned dva typy paměti. Prvním typem je paměť individuální (imunitní u rostlin - Chamovitz 2012), která je příslušná jednotlivému organismu a jeho osobním zkušenostem. Druhým typem je paměť evoluční (generační u rostlin - Chamovitz 2012). Ta, jakoby obalila široké spektrum individuálních pamětí zástupců druhu, shromáždila je, a to i v rámci mnoha generací.

Chování organismů tedy neovlivňují jen podněty získané v daný okamžik, ale také podněty, s nimiž se organismy setkaly již dříve (Flegr 2009). Zatímco nosičem evoluční paměti je především nukleová kyselina DNA, pro uchování individuální paměti slouží nervová a imunitní soustava organismu. Individuální paměť může nabývat charakteru pozitivního, ale i negativního. Může být tedy jak prospěšná, tak i škodlivá. Za to evoluční paměť, jakoby byla již protříděna časem a obsahuje pouze informace, které se staly trvalou součástí genofondu druhu a jsou tak nápomocné k jeho přežití (Flegr 2009). Informace v DNA se hromadí a mění v důsledku náhodných mutací (Rodenburg & Van Oers 2010).

Soubor všech vlastností, které jedinec vykazuje, je možné chápat, jako tzv. fenotyp daného jedince. Většina z těchto vlastností je podmíněna geneticky (genetickou informací) a zároveň vnějším i vnitřním prostředím (Krause et al. 2009). Příslušná genetická informace je obsažena v genomu jedince (Flegr 2009).

Odhady dědičnosti, které jsou získávány v laboratořích, by neměly být automaticky považovány za platné i pro přírodní populace, neboť zde panují rozdílné souvislosti (Lambrechts et al. 1999 ex Drent et al. 2003). Osobnostní rysy jsou obvykle velmi citlivé na stav prostředí, v němž posuzovaní jedinci vyrůstají. A právě tento stav se v konzistentním laboratorním prostředí a v dynamickém prostředí volné přírody výrazně liší (Drent et al. 2003).

Při výzkumu variace osobnosti, byl prokázán genetický základ především v projevech explorativního chování (Dingemanse et al. 2002, Drent et al. 2003, Korsten et al. 2010), neofobie (Dardenne et al. 2013), agresivního chování (Duckworth & Badyaev 2007, Komiyama et al. 2014) a také v reakci na stres (Cockrem 2007, Van Oers &



Naguib 2013). Tyto typy chování jsou tedy prokazatelně předávány z rodičů na jejich potomky (Van Oers & Naguib 2013).

### **3.1 Explorativní chování**

Rané explorativní chování (dále jen EEB - *Early Exploratory Behavior*, Korsten et al. 2010) je průzkumné chování, spojené s touhou objevovat nové podněty či zažívat vzrušení. Někdy je také uváděno, jako chování zvědavé nebo pátrací (Zentall 2012).

Toto chování bylo popsáno, jak u populací volně žijících ptáků (Dingemanse et al. 2002, Drent et al. 2003, Van Oers et al. 2004, Fidler et al. 2007, Korsten et al. 2010, Inoue-Murayama et al. 2011), tak i u druhů domestikovaných (Flisikowski et al. 2009, Kvarnström 2013, Komiyama et al. 2014, viz následující kapitoly).

Gen, který byl v souvislosti s ním identifikován a to nejen pro ptáky, ale také pro jiné živočichy a dokonce i pro člověka, se nazývá gen dopaminových receptorů D4 neboli DRD4 (Korsten et al. 2010). Je však pravděpodobné, že tento gen ovlivňuje nejen chování a osobnost v raném mládí, ale že má také vliv na učení a tvárnost, ve vztahu k okolí, v průběhu celého života (Zentall 2012).

#### **3.1.1 Dědičnost explorace u volně žijících populací**

Dědičnost EEB byla zjišťována například u evropských populací sýkor koňader (*Parus major*). Korsten a jeho kolegové (2010) ve své práci na sýkorách dědičnost EEB potvrdili a upozornili také na další zajímavá fakta. Jedním z nich je, že rozdíly v hodnotách EEB mezi jednotlivci, jsou fenotypově i geneticky korelovány s dalšími znaky. Jedinci s vyšší hodnotou EEB jsou rychlejší v průzkumu svého okolí, jsou relativně odvážní - více riskují, ale jsou také agresivnější a při krmení se rychle dostávají do stavů rutiny (Van Oers et al. 2004).

Další souvislosti byly u sýkor hledány mezi EEB hodnotou a genotypem ID15. Výsledky však byly odlišné nejen u jedinců, ale také v rámci vícero zkoumaných populací (Inoue-Murayama et al. 2011). U jedinců s vysokou hodnotou EEB (rychlí průzkumníci) se frekvence tří možných ID15 genotypů nijak výrazně nelišily, kdežto u jedinců s nízkou hodnotou EEB (pomalí průzkumníci) se tyto frekvence lišily významně (Inoue-Murayama et al. 2011). Oproti tomu se však u holandské populace sýkor koňader, důkazy o jakékoliv spojitosti ID15 s EEB vůbec nenašly (Korsten et

al. 2010). Dále Korsten a jeho kolegové (2010) zjistili spojitost genotypů DRD4 a SNP830 s EEB při výzkumu stejné populace holandských koňader, které studovali i Fidler et al. (2007). V dalších třech Evropských populacích, sdružení genotypu SNP830 s EEB buďto chybí, nebo je jen velmi slabé (Inoue-Murayama et al. 2011). Také vzájemně mezi genotypy ID15 a SNP830, byly nalezeny statisticky významné interakce (Inoue-Murayama et al. 2011). Širší souvislosti mezi genotypy kombinujícími DRD4 se zvláštními ID15 a SNP830 ve vztahu k EEB, však zatím potvrzeny nebyly (Inoue-Murayama et al. 2011).

Velmi zajímavý je názor, že výše uvedené významné rozdíly ve výsledcích jednotlivých pokusů, mohou mít příčinu v samotném chování odchycených jedinců, kteří byli testováni podrobeni (Inoue-Murayama et al. 2011). Je totiž možné, že i když je některý způsob odchytu proveden domněle náhodným výběrem jedinců, jsou odchyceni nenáhodně jen ti, s určitými osobnostními rysy (jednoduše řečeno - jen ti, kteří se chytit nechají). To by mohlo mít také zásadní evoluční následky, ve smyslu odchytu pouze jednoho typu jedinců a tedy jejich úbytku v prostředí. Zbylí jedinci v populaci, kteří odchyceni nebyli, pak mezi sebou kříží své stejné předpoklady a časem tak může docházet k ochuzení genetické variability (McDougall et al. 2006 ex Inoue-Murayama et al. 2011).

Dědičné rozdíly v explorativním chování u sýkor mohou také, přímo či nepřímo, ovlivňovat rozhodování mezi riskováním a hledáním potravy při zvýšeném riziku predace (Van Oers et al. 2004). V souvislosti s tím bylo testováno, je-li riskování opakovatelné, a zda je korelováno právě s chováním explorativním (Van Oers et al. 2004). Do testů bylo zařazeno 35 jedinců s projevy pomalého průzkumu a 38 jedinců s projevy rychlého průzkumu okolí. Proveden byl test chování ve vztahu k novému prostředí a následně dva testy ověřující chování ve vztahu k novým předmětům (test smělosti). Kombinace výsledků těchto testů je označována, jako zmíněné EEB. Finální výsledky ukázaly výrazné odlišnosti v riskování, nezávisle na pohlaví, velikosti a denní době, při níž test probíhal. Bylo však zjištěno, že pomalí průzkumníci reagují citlivěji na vylekání při krmení a zpět k potravě se vracejí později než rychlí průzkumníci. Dále bylo na potomcích testovaných jedinců potvrzeno, že i rozdíly v riskantním chování v této divoké populaci jsou dědičné (Van Oers et al. 2004).

Také Dingemanse et al. (2002) a Drent et al. (2003) potvrdili zjištění realizované dědičnosti EEB u sýkor koňader. Testováni byli rodiče odchycení ve volné přírodě

včetně jejich mláďat, která byla následně v laboratorních podmínkách uměle odchována.

### **3.1.2 Dědičnost explorace u domestikovaného ptactva**

Podobné testy, jako u volně žijících ptáků, byly aplikovány také na domestikované ptačí druhy. Díky nim byla potvrzena významná souvislost genu DRD4 s nežádoucím vyklováváním peří u nosnic (Flisikowski et al. 2009) - tato práce vycházela z etologické hypotézy, že zmíněné nežádoucí chování je výsledkem přesměrovaného EEB.

Podobných výsledků, tedy potvrzení dědičnosti průzkumného chování, dosáhl také Kvarnström (2013) ve své práci zabývající se analýzou chování kura bankivského (*Gallus gallus*). Autor dále uvádí zjištěnou provázanost průzkumného chování s chováním riskantním a dědičnost riskantního chování. Dále provázanost průzkumného chování s bázlivostí a také se smělostí. A zároveň potvrzuje zjištěnou dědičnost pro potravní chování.

V jiné zajímavé studii, o níž se zmíním podrobněji v pozdější kapitole, byl porovnáván vliv umělého výběru na rozdílnost genetické výbavy plemen japonských kohoutů. Také zde byly rovněž objeveny zásadní nepoměry hodnot genu DRD4 mezi jedinci, a sice ve spojení s agresivitou (Komiyama et al. 2014).

Individuální rozdíly v explorativním chování mají tedy v souhrnu určující hodnotu pro rozdíly v agresivitě (Naguib 2005), v čase potřebném k návratu k normálnímu stavu od vyrušení při krmení se (Verbeek et al. 1999), a také pro reakci na stres (Carere et al. 2001 ex Drent et al. 2003). Jedinci vykazující vyšší hodnoty pro exploraci jsou rovněž méně důkladní a tedy i méně citliví na možná rizika, která s této neopatrností vyplývají (Groothuis & Carere 2005). Jak je známo, tak právě tyto znaky souhrnně ovlivňují fitness jednotlivců, a tím i schopnost vyrovnat se s výkyvy okolního prostředí, což v širším smyslu vede k vlivu na schopnost přežívání celé populace (Drent et al. 2003).

## **3.2 Agresivní chování**

Dědičnost agresivního chování byla stejně, jako v případě explorativního chování, potvrzena pro volně žijící (Duckworth & Badyaev 2007) i domestikované ptactvo

(Komiya et al. 2014, Flisikowski et al. 2009). A jak již bylo řečeno, je agresivita s EEB přímo korelována - čím vyšší hodnoty pro EEB jedinec vykazuje, tím lze u něj pozorovat i vyšší míru agresivity (Van Oers & Naguib 2013).

Také je známo, jak již bylo v předchozích kapitolách zmíněno, že agresivita souvisí se zvládnutím stresu (Koolhaas et al. 2007) a je také velmi úzce spojena se sociálními vztahy (Veselovský 2005).

### **3.2.1 Dědičnost agrese u volně žijících populací**

Dědičnost agresivity byla hodnocena především u pěvců, jako je například salašník modrý (*Sialia sialis*). U tohoto druhu byla zjištěna opakovatelnost agresivního chování při obraně hnízda - především u samců (Duckworth 2006). Dokonce bylo v této studii prokázáno, že v porovnání s méně agresivními samci, vykazují mláďata vysoce agresivních samců zvýšenou mortalitu. K tomuto docházelo v důsledku snížení střídání samce se samicí na hnízdě v období inkubace, přičemž samice častěji pouštěla snůšku ve snaze vyhledat potravní zdroje, a tak docházelo k výraznému podchlazení vajec (Duckworth 2006). Výsledky také prokázaly, že úspěšnost při získávání partnerky a při následném zakládání snůšky, není pro agresivní a neagresivní samce rozdílná. Méně agresivní samci jsou však v počtu přeživších mláďat v populaci zvýhodněni (Duckworth 2006). Vysoká míra agrese u salašníků modrých byla dále zkoumána z hlediska vztahu k šíření druhu (Duckworth & Badyaev 2007), kde se vzhledem k velké hnízdní konkurenci ze strany jiných druhů, ukázala být pro salašníky modré prospěšná a dokonce potřebná.

U sýkor koňader byla agrese posuzována spolu s explorativním chováním, ve vztahu k dominanci (Van Oers & Naguib 2013). V testu byli dva samci odděleni neprůhlednou přepážkou a po jejím odstranění bylo zaznamenáno, který ze samců zaútočí, jako první na svého protivníka. Výsledkem bylo zjištění, že více bojovní jsou samci se schopností rychlého průzkumu svého okolí. Tedy že je agresivita přímo korelována s explorativním chováním (Van Oers & Naguib 2013). Dále byla prokázána její dědičnost a spojení se schopností obhájit si vlastní území s dostatkem potravních zdrojů. Navíc bylo zjištěno, že s velkou pravděpodobností hraje, při kontaktu s rivalem, velkou roli vizuální stránka. Všichni samci, u kterých bylo typováno, dle celkového vzezření a projevů, že budou průbojnější (agresivnější), opravdu v testu jednali dle tohoto předpokladu (Naguib 2005).

### 3.2.2 Dědičnost agrese u domestikovaného ptactva

U domestikovaného ptactva byla rovněž prokázána opakovatelnost a úzká spojitost agresivity se zvýšenou hodnotou DRD4 čili i s EEB. Například ve studii, v níž se hodnotila míra vlivu umělého výběru na genetické vybavy třech různých plemen japonských kohoutů (Komiya et al. 2014). Každé z těchto plemen bylo v minulosti šlechtěno pro jiné specifické vlastnosti. Šlo o bojové plemeno Shamo, vykazující vysokou agresivitu, plemeno Naganakidori, šlechtěné pro své výrazné a dlouhé hlasové projevy a okrasné plemeno Chabo, které bylo v testu použito pouze jako kontrolní. Výsledky studie přinesly zjištění, že bojové plemeno Shamo vykazuje výrazně vyšší hodnoty DRD4 než ostatní plemena. Naopak u plemene Naganakidori byly tyto hodnoty nejnižší (Komiya et al. 2014). Výsledky jsou tedy dalším potvrzením dědičnosti EEB, pro kterou je gen DRD4 stěžejní. Zároveň jsou dalším důkazem významného spojení DRD4 s agresivním chováním.

Podobné výsledky byly popsány při studii nosnic s cílem rozpoznat a následně v chovech minimalizovat (pomocí vhodného šlechtění) přenos genu, který by mohl být zodpovědný za vyšší míru kanibalismu a vyklovávání peří (Bijma et al. 2007 ex Rodenburg & Van Oers 2010). Zde však bylo také zjištěno (kromě souvislosti agresivity s DRD4), že míru agresivity významně ovlivňuje hladina serotoninu v krvi, a že právě ta má na omezení projevů kanibalismu v chovech vliv (Flisikowski et al. 2009). V souvislosti s funkčností serotonergního systému byl dále specifikován gen DEAF1, který má přímé spojení s jeho regulací. Rovněž i pro nežádoucí vyklovávání peří byl nalezen konkrétní související gen, a sice gen HTR2C (Biscarini et al. 2010).

Zároveň byla u nosnic, v rámci jiných studií, hodnocena spojitost mezi zvýšenou mírou agresivity, (tedy i zmíněného nežádoucího chování - vyklovávání peří, kanibalismus), a vysokou početností chovných skupin (Rodenburg & Koene 2007). Ta však byla potvrzena pouze u některých druhů nosnic. Bilčík & Keeling (2000) zjistili, že se zvyšujícím se počtem jedinců ve skupině (od 15 do 120 kusů) agresivita u plemene bílých nosnic (Hisex white hens) roste. Naopak Nicol et al. (1999) pozorovali u plemene hnědých nosnic (ISA brown hens) nejvyšší míru agresivity u nejmenších skupin (72 ptáků). U velkých skupin tohoto plemene (více než 264 ptáků) byly projevy agrese minimální.

K regulaci nežádoucího chování pro potřeby dalšího chovu může tedy výrazně přispět umělý výběr jedinců s nízkou agresivitou (Rodenburg & Van Oers 2010). To by však mohlo vést k výraznému snížení genetické variability. Podobné regulace nežádoucího chování by přitom bylo možné docílit i dodržení podmínek, které by co nejlépe simulovaly přirozené uspořádání skupin ve volné přírodě (Rodenburg & Koene 2007).

### **3.3 Neofobie**

Neofobie zahrnuje projevy strachu a vyhýbání se kontaktu s novými objekty či podněty (Marples et al. 1998, Dardenne et al. 2013). Zkoumána byla opět, jak u divokých druhů (Dardenne et al. 2013), tak u druhů domestikovaných (Marples et al. 1998), avšak u těchto studií není genetická podstata (dědičnost neofobie) hlavním cílem.

#### **3.3.1 Dědičnost neofobie u volně žijících populací**

Projevy neofobie byly v divokých populacích zkoumány například u vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*), které vykazují polokoloniální soužití. Testována byla hypotéza, že velikost skupiny souvisí s projevy neofobie a také s mírou společenské tolerance (Dardenne et al. 2013). Testy probíhaly v jižní Belgii v letech 2010 a 2011 během období rozmnožování. Dospělí jedinci byly kroužkováni a pro snazší identifikaci v průběhu pozorování, byli dále označeni barevnou značkou na ocase (Safran 2004 ex Dardenne et al. 2013). Zaznamenán byl i věk, celkový stav, pohlaví a některé morfologické znaky (délka křídel, délka ocasu a barva hrudi). Celkem bylo do testu zapojeno 78 párů pečujících o 7 až 15 dní stará mláďata. V nepřítomnosti rodičů byl do blízkosti hnízda umístěn model vlaštovky (pro testy tolerance) nebo nový, vlaštovkám neznámý objekt (pro testy neofobie). Po jejich návratu byla reakce zaznamenána, přičemž byla u projevů neofobie i sociální tolerance, pro jednotlivé ptáky, prokázána významná opakovatelnost a konzistence. Díky ní autoři předpokládají, že by pro tento ptačí druh, mohly mít oba projevy genetický základ (Dardenne et al. 2013).

Dále bylo zjištěno, že jedinci s projevy přátelských vztahů mezi sebou, měli tendenci vykazovat podobné hodnoty a to jak pro neofobii, tak i pro sociální toleranci. Naopak závislost hodnot pro toleranci na hodnotách pro neofobii se neprokázala (Dardenne et

al. 2013). Dále se také nepotvrdil vztah mezi neofobií ani sociální tolerancí k věku ptáků, či k jejich morfologii. Naopak načasování reprodukce bylo obdobné u ptáků s podobnými osobnostním rysy. Více neofobičtí ptáci zahajovali reprodukci v průměru dříve než ptáci vykazující vyšší sociální toleranci (Dardenne et al. 2013). Velikost skupiny zřejmě příliš nesouvisí s hustotou jedinců druhu v oblasti. Některá hnízda vhodná k odchovu totiž zůstala neobsazena i v letech, kdy byla hustota jedinců vysoká (Safran 2004 ex Dardenne et al. 2013). S rostoucí velikostí kolonie rostl i počet pozorovaných projevů neofobie. Současně byl také pozorován vyšší výskyt společensky tolerantnějších samic. To dokazuje spojitost osobnostních rysů s velikostí skupiny u tohoto druhu (Dardenne et al. 2013).

Mezi další druhy z divokých populací, u nichž byla neofobie zkoumána, patří kos černý (*Turdus merula*) a červenka obecná (*Erithacus rubecula*). Oba druhy byly vystaveny změnám ve složení, a také změnám v barvě běžně vyhledávané potravy (Marples et al. 1998). Jak u kosů, tak i u červenek byly zjištěny výrazné individuální rozdíly v projevech neofobie mezi jedinci. Zatímco některým stačily k přijetí nového potravního zdroje dva pokusy (tedy dvě setkání) jiní potřebovali dokonce až 87 pokusů, přičemž nebyl shledán významný rozdíl mezi výsledky obou druhů. Autoři však zmiňují, že zaznamenané individuální projevy nebyly v průběhu pokusu konstantní - tedy, že v rámci jedinců byly v průběhu testů pozorovány velmi rozdílné potřeby počtu pokusů, vedoucí k pozření neobvyklé potravy. Proto bylo usouzeno, že dědičnost neofobie ve vztahu k potravě u kosů a červenek, nelze z výsledků této studie jednoznačně potvrdit (Marples et al. 1998).

### **3.3.2 Dědičnost neofobie u domestikovaného ptactva**

U domestikovaného ptactva, v experimentech s křepelkami japonskými (*Coturnix japonicus*) bylo prokázáno, že neofobie (zde opět v souvislosti s přijímáním nových a neznámých potravin) genetický základ má. K těmto výsledkům se autoři přiklání na základě podobností reakcí mezi rodiči a jejich potomky napříč třemi generacemi. Avšak v této studii nebyly prokázány žádné hlubší souvislosti, které by jednoznačně vysvětlily, proč někteří z testovaných jedinců přijímali novosti v potravě rychleji a někteří pomaleji (Marples & Brakefield 1995).

### 3.4 Reakce na stres

U ptáků je dále schopnost rychlého a pomalého průzkumu, míra ochoty riskovat a reakce na nové objekty, spojena se zvýšenou hladinou kortikosteronu (Richard et al. 2008 ex Van Oers & Naguib 2013). Hormonální aktivita přímo koreluje se schopností vyrovnat se se stresory ve svém okolí (Wiepkema & Schouten 1992). U některých ptačích druhů již bylo prokázáno, že má rozdílnost jednotlivců v reakci na stres genetický základ, avšak u jiných druhů toto tvrzení jednoznačně prokázáno nebylo (Van Oers & Naguib 2013).

Zděděné predispozice pro míru zvládnání stresu každý jedinec velmi často využívá, když se potýká s obrovskou prostorovou, ale také časovou variabilitou, a to jak ve společenském (sociálním) prostředí, tak i mimo něj (Drent et al. 2003). Schopnost vyrovnat se s těmito častými výkyvy je důležitým určujícím faktorem pro fitness jedince. Toto však opět neplatí pouze pro ptáky, nýbrž i pro jiné živočišné druhy, včetně člověka. Každý jedinec na mírně stresující události reaguje jiným, avšak velmi konzistentním způsobem. Tyto rozdílné projevy jsou tedy v korelaci s fyziologickými projevy daného jedince (Mendl & Paul 1991 ex Drent et al. 2003).

#### 3.4.1 Dědičnost reakce na stres u volně žijících populací

U divokých populací ptáků vyšlo najevo, že méně agresivní a více opatrní jedinci (tedy pomalí průzkumníci), mají hormonálně větší odezvu na stresory, a že zauímají pasivní nebo reaktivní styl zvládnání stresu. Oproti nim velmi agresivní a více odvážní jedinci (tedy rychlí průzkumníci) přijímají proaktivní styl (Koolhaas et al. 2007). Jedinci s proaktivní osobností by měli být úspěšnější v konstantním prostředí, než jedinci s reaktivní osobností. Ti by měli být naopak zvýhodněni v měnícím se, nekonstantním prostředí (Benus et al. 1991). Proto nelze striktně říci, která osobnost je ideální. Pro přežívání druhu samotného je nejspíše velmi důležité, aby byly zastoupeny oba typy osobností (Cockrem 2007). V souvislosti s rozdílností jedinců v reakcích na stres a v konzistenci<sup>7</sup> vylučovaných stresových hormonů byla položena další otázka. A sice, do jaké míry je reakce na stres ovlivněna individuálním vnímáním stresoru. Například má-li jedinec již nějaké zkušenosti v dané situaci, díky čemuž by následovně reagoval mírněji a jaký vliv na reakci mají pro konkrétní situaci právě genetické predispozice

---

<sup>7</sup> Individuální konzistenci stresových hormonů ovlivňuje též pohlaví, věk a celková kondice jedince (Cockrem 2007).



(Sapolsky 1994). Doposud však nebylo prokázáno, který mechanismus hraje větší roli (Van Oers & Naguib 2013).

Carere et al. (2003) odhalili stejné výsledky u divokých populací (konkrétně sýkor koňader), jakých později dosáhli výše zmínění Koolhaas et al. (2007). Carere et al. (2003) se však navíc zaměřili na uvolnění kortikosteroidů před a po vystavení jedince sociálnímu stresu, v závislosti na denních rytmech. Do testu bylo zapojeno šestnáct samců a sociální stres byl vyvolán konfrontací každého z nich s dalším vysoce agresivním jedincem. Jeden den před, v den konfliktu a den po něm byly analyzovány metabolity stresových hormonů v exkrementech pokusných samců. Ptáci méně agresivní a více opatrní vykazovali trend směrem k vyšší odezvě v porovnání s ptáky agresivnějšími. U nich se neprojevila téměř žádná hormonální odpověď (Carere et al. 2003). Na základě těchto výsledků - prokázaná korelace reakcí na stres s agresivitou a mírou EEB, a současně opakovatelnost a konzistence v rámci jednotlivců - byla opět studie vyhodnocena, jako prokazující dědičnost reakcí na stres.

Při pětileté studii<sup>8</sup> prováděné na zebříčkách (Evans et al. 2006) byla rovněž potvrzena dědičnost reakce na stres a také bylo zjištěno, že samičky mívají vyšší hladiny kortikosteronu než samci. K tomuto faktu je tedy potřeba přihlížet (alespoň u tohoto druhu) v případě dalších testů (Evans et al. 2006).

### **3.4.2 Dědičnost reakce na stres u domestikovaného ptactva**

U domestikovaného ptactva, konkrétně při studii křepelky japonské (Odeh et al. 2003), byla stanovena dědičnost reakce na stres na základě kontroly hladiny stresových hormonů v plazmě. Toho se mělo později účelně využít k umělé selekci bázlivých a úzkostných jedinců z chovu. Dále bylo zjištěno (nicméně bez statistického významu), že tyto vlohy předávaly na své potomky častěji matky nežli otcové, přičemž byly ve vyšší míře předávány predispozice pro zvýšenou citlivost vůči stresu (Odeh et al. 2003).

Další studie u drůbeže ukázaly nejen, že je reakce na stres geneticky podložena ale také, že ptáci s vysokou citlivostí vůči stresu jsou i více náchylní k virovým onemocněním než ptáci s citlivostí nižší (Thompson et al. 1980 ex Odeh et al. 2003). Jako konkrétní příklad mohu uvést studii aktivace nadledvinek vlivem stresu, kterou

---

<sup>8</sup> Studie probíhala po 27 generací, kdy bylo odchováno a testováno 1714 ptáků (866 samců a 848 samic).

na krůtách domácích (*Meleagris gallopavo f. domestica*) provedli Brown & Nestor (1974). A z níž vyplynulo, že zvýšení množství kortikosteronu v plazmě vede také ke zvýšení hladiny katecholaminů<sup>9</sup>. Tuto kombinaci autoři spojují s následnými projevy hyperaktivity, vysokého krevního tlaku, zhoršení funkcí metabolismu a ke snížení schopnosti reprodukce.

---

<sup>9</sup> Mezi nejvýznamnější katecholaminy patří adrenalin, noradrenalin a dopamin.

## 4. Diskuse

Z rozboru studií v předchozích kapitolách vyplývá, že genetický předpoklad je pro některé typy chování, jako je např. EEB velmi zásadní (Korsten et al. 2010). V rámci hodnocení projevů chování u ptáků (ale i u dalších živočichů) by proto vždy mělo být uvedeno chování jejich rodičů (případně uvedeno, že se toto genetické predispozice v úvahu nebraly). Z některých studií hodnocení těchto predispozic nevyplývá a lze poté opravdu jen diskutovat, zda by uvážení dědičných rysů výsledek ovlivnilo či nikoliv.

Například v práci Van Oers & Naguib (2013) byly převzaty výsledky studie na zebříčkách od Krause et al. (2009). Ti testovali vliv kvality krmiva na projevy chování a zjistili, že samičky krmené nekvalitní stravou během růstu, vykazují v dospělosti zvýšené explorativní chování a vyšší reaktivnost na stres. Po dohledání původní studie od Krause et al. (2009), jsem však žádnou zmínku o tom, že by byly brány v úvahu genetické vlohy pro zvýšenou exploraci nebo stres, nenašla. Dokonce ani upřesnění, zda byly testované samičky zebříček z jedné rodiny. Tito jednotlivci mohli mít k exploraci a zvýšené citlivosti na stres genetické předpoklady. Ani v případě studií domestikované krůty se otázka genetické predispozice pro projevy neofobie bohužel vůbec neřešila (Lecuelle et al. 2011).

Dalším zajímavým tématem pro diskusi, které stojí za bližší prozkoumání, je načasování reprodukce u jedinců s podobnými osobnostními rysy. Takové chování bylo zjištěno při studii vlaštovek, a to sice ve spojení s neofobií a sociální tolerancí (Dardenne et al. 2013 ex Safran 2007). Z výsledků studie vyplývá, že jedinci s vyššími projevy neofobie zahájili reprodukci dříve než jedinci vykazující vyšší míru sociální tolerance. Děje se tak snad právě z důvodu vyšší bážlivosti a snížené průbojnosti? Jak již bylo řečeno, vyšší míra explorace souvisí s vyšší mírou agrese. Je tedy možné, a mohlo by se stát předmětem dalšího výzkumu, že se méně agresivní, více neofobičtí ptáci, hnízdící obvykle ve skupinách, snaží dřívějším obsazením hnízd předejít konfliktům v boji o ně. Pokud by se tento fakt potvrdil, mohl by být dalším důkazem pro myšlenku uvedenou ve studii Drent et al. (2003) převzatou z Lynch & Walsh (1998) a sice, že individuální rozdíly v chování a jejich dědičnost, mají velký význam pro vysvětlení soužití různých fenotypů. To je důležitým faktorem pro populační dynamiku a zároveň pro systém evoluce.

Znalosti principů chování, by mohly přinést také nový směr v chovech domestikovaného ptactva. Například u nežádoucího vyklovávání peří bylo zjištěno, že jde o přesměrované explorativní chování (již zmíněno v kapitole 3.1.2), vzniklé nejspíše z dlouhodobého neuspokojení touhy objevovat novosti a zažívat vzrušení - tedy ze stereotypu (Flisikowski et al. 2009). Připadá mi proto mnohem účelnější, než umělá selekce genů, pokusit se nežádoucí chování odstranit přirozenější cestou. Například rozšířením prostoru pro chov, alespoň občasným vypouštěním drůbeže do volného výběhu nebo přidáváním a obměnou neznámých objektů (průzkumných hraček) do obytných prostorů nosnic - zkrátka umožnit zvědavým jedincům prozkoumávat okolí a naplnit tím své potřeby.

## 5. Závěr

Nejvíce zkoumaným typem geneticky podloženého chování u ptáků je zjevně chování explorativní (Drent et al. 2003), které má velmi úzké vztahy k mnohým dalším behaviorálním projevům. Hodnoty explorace byly často předmětem studií ve spojení s vykazovanými rozdíly v agresivním chování (Naguib 2005, Komiyama et al. 2014) a v reakci na stres (Carere et al. 2001 ex Drent et al. 2003), u nichž byla rovněž prokázána dědičnost. A to jak u divoce žijících, tak i u domestikovaných druhů ptáků. Významná opakovatelnost (a s tím související dědičnost) se u některých druhů, prokázala v případě neofobie (Marples & Brakefield 1995, Dardenne et al. 2013) a sociální tolerance (Dardenne et al. 2013). Avšak u jiných druhů buď prokázána nebyla, nebo se vůbec nezkoumala. Přitom se právě sociální tolerance zdá být, z hlediska neustálého zmenšování životního prostoru, zajímavým a důležitým cílem pro výzkum. Ohledně sociálních vztahů bylo zjištěno, že hrají významnou roli především u jedinců vykazujících nižší hodnoty explorace (Rodenburg & Van Oers 2010). Toto zjištění je pokládáno za důkaz, že mohou fenotypové korelace kolísat v závislosti na interakcích s okolním prostředím, a mělo by k nim být přihlíženo také do budoucna (Rodenburg & Van Oers 2010). Především pak při studiích v laboratorních podmínkách.

Velmi významný je i poznatek, vyplývající z ucelení a porovnání studií na divoce žijících a na domestikovaných druzích. A sice, že se interakce s okolním prostředím v obou případech až tak výrazně neliší (liší se spíše v intenzitě, Rodenburg & Van Oers 2010). Totéž pak platí o podobnosti výsledků z rozličných studií jiných obratlovců včetně člověka (zmíněno například v: Mendl & Paul 1991 ex Drent et al. 2003, Van Oers et al. 2004, Korsten et al. 2010).

V budoucnu by, dle mého názoru, měl být výzkum chování (živočichů, ale i lidí) ještě více zaměřen na propojení studia genetiky a interakcí s životním prostředím. Obzvláště pak na propojení znalostí mezi volně žijícími a domestikovanými druhy. Následně by měly být získané vědomosti o fungování přírodních dějů hojně aplikovány, u všech populací, v nichž jsou doposud podmínky a pravidla nastaveny uměle - nepřírozeně (například v hospodářských chovech). Zvířata jsou takto dlouhodobě vystavována stresu, tím klesá jejich obranyschopnost a s ní rostou náklady na léčbu, či výzkum vedoucí k vyšlechtění odolnějších plemen. Pouze sama příroda dokáže nalézt ideální cestu, ač je to mnohdy obtížné přijmout.

## 6. Citace

**ARNOLD K. E., RAMSAY S. L., DONALDSON C., ADAM A.,** 2007: *Parental prey selection affects risk-taking behaviour and spatial learning in avian offspring.* Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences: 274 (1625), 2563-2569.

**BEJČEK V., ŠŤASTNÝ K.,** 2006: *Encyklopedie: Ptáci.* Granit s. r. o., Praha: 288 str., 3. vydání, ISBN 80-7234-602-4

**BILČÍK B., KEELING L. J.,** 2000: *Relationship between feather pecking and ground pecking in laying hens and the effect of group size.* Applied Animal Behaviour Science: 68 (1), 55-66.

**BISCARINI F., BOVENHUIS H., VAN DER POEL J., RODENBURG T. B., JUNGERIUS A. P., VAN ARENDONK J. A. M.,** 2010: *Across-line SNP association study for direct and associative effects on feather damage in laying hens.* Behavior genetics: 40 (5), 715-727.

**BRENTJES B.,** 1979: *Jak zvířata zdomácněla.* Horizont, Praha: 128 str., 1. vydání.

**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.

**CARERE C., GROOTHUIS T. G. G., MÖSTL E., DAAN S., KOOLHAAS J. M.,** 2003: *Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress.* Hormones and Behavior: 43 (5), 540-548.

**CARERE C., DRENT P. J., PRIVITERA L., KOOLHAAS J. M., GROOTHUIS T. G.**, 2005: *Personalities in great tits, Parus major: stability and consistency*. Animal Behaviour: 70 (4), 795-805.

**COCKREM J. F.**, 2007: *Stress, corticosterone responses and avian personalities*. Journal of Ornithology: 148 (2), 169-178.

**ČERVINKA P., COUFALOVÁ V., ČAPKOVÁ M., HORECKÁ K.**, 2005: *Ekologie a životní prostředí: učebnice pro střední a odborné školy a učiliště*. Nakladatelství České geografické společnosti, Praha: 120 str., 1. vydání, ISBN 80-86034-63-1.

**DARDENNE S., DUCATEZ 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.

**DAVIES N. B., LUNDBERG A.**, 1984: *Food distribution and a variable mating system in the dunnock, Prunella modularis*. The Journal of Animal Ecology: 895-912.

**DEAN W. R. J., SIEGFRIED W. R., MACDONALD I. A. W.**, 1990: *The fallacy, fact, and fate of guiding behavior in the greater honeyguide*. Conservation Biology: 4 (1), 99-101.

**DINGEMANSE 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.

**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.

**DRUMMOND H.**, 2001: *A revaluation of the role of food in broodmate aggression*. Animal Behaviour: 61 (3), 517-526.

**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.

**FIDLER A. E., VAN OERS K., DRENT P. J., KUHN S., MUELLER J. C., KEMPENAERS B.**, 2007: *Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird*. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences: 274 (1619), 1685-1691.

**FLEGR J.**, 2009: *Evoluční biologie*. Academia, Praha: 569 str., 2. opravené a rozšířené vydání, ISBN 978-80-200-1767-3.

**FLISIKOWSKI K., SCHWARZENBACHER H., WYSOCKI M., WEIGEND S., PREISINGER R., KJAER J. B., FRIES R.**, 2009: *Variation in neighbouring genes of the dopaminergic and serotonergic systems affects feather pecking behaviour of laying hens*. Animal genetics: 40 (2), 192-199.

**FLOWER T. P., CHILD M. F., RIDLEY A. R.**, 2012: *Investigating a link between bill morphology, foraging ecology and kleptoparasitic behaviour in the fork-tailed drongo*. Animal Behaviour: 84 (4), 1013-1022.

**FORBES S.**, 2007: *Sibling symbiosis in nestling birds*. The Auk: 124 (1), 1-10.



**GALEF B. G., LALAND K. N., 2005:** *Social learning in animals: empirical studies and theoretical models*. Bioscience: 55 (6), 489-499.

**GRANT R. A. & HALLIDAY T., 2010:** *Predicting the unpredictable; evidence of pre-seismic anticipatory behaviour in the common toad*. Journal of Zoology: 281 (4).

**GROOTHUIS T. G., CARERE C., 2005:** *Avian personalities: characterization and epigenesis*. Neuroscience & Biobehavioral Reviews: 29 (1), 137-150.

**HEBB D. O., 1946:** *Emotion in man and animal: an analysis of the intuitive processes of recognition*. Psychological review, 53 (2), 88.

**HEBBLEWHITE M., HAYDON D. T., 2010:** *Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences: 365 (1550), 2303-2312.

**CHAMOVITZ D., 2012:** *What a plant knows: A field Guide to the Senses of Your Garden - and Beyond*. Oneworld, Oxford, England: str. 1. vydání, ISBN 978-1-85168-910-1.

**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. ISBN 4431538917.

**JELÍNEK J., ZICHÁČEK V., 2003:** *Biologie pro gymnázia: (teoretická a praktická část)*. Nakladatelství Olomouc, Olomouc: 574 str., 6. rozšířené vydání, ISBN 80-7182-159-4.

**KLEJDUS J.**, 2013: *Z ptáčí perspektivy*. Centa, spol. s. r.o., Brno: 367 str., 1. vydání, ISBN 80-86785-24-6.

**KOMÁREK S.**, 2004: *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Dokořán, Praha: 2. vydání, ISBN 80-865-6972-1.

**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., HERMANNSTÄDTER C., BOUWMAN K. M., DINGEMANSE 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.

**KRAUSE E. T., HONARMAND M., WETZEL J., NAGUIB M.**, 2009: *Early fasting is long lasting: differences in early nutritional conditions reappear under stressful conditions in adult female zebra finches*. PloS one: 4 (3), e5015.

**KŮS E.**, 2010: *Dá mi? Nedá mi?: Pohledy do sexuálního života zvířat*. Krásná paní, Praha: 64 str., 1. vydání, ISBN 978-80-86713-66-3.

**KVARNSTRÖM J.**, 2013: *Consistency and heritability of personality in red junglefowl (Gallus gallus)*. Applying scientific research methods when teaching biology: 26 p.

**LECUELLE S., BOUVAREL I., CHAGNEAU A. M., LAVIRON F., LESCOAT P., LETERRIER C., 2011:** *Early visual experience of food does not appear to reduce subsequent feed neophobia in turkeys.* Poultry science: 90 (1), 1-9.

**LEMBERK V., 2003:** *Ohrožený tabon ze Sulawesi.* Živa 51: str. 35-36.

**LIMMER B., BECKER P. H., 2009:** *Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird.* Animal Behaviour: 77 (5), 1095-1101.

**LORENZ K., 1993:** *Základy etologie: Srovnávací výzkum chování.* Academia, Praha: 254 str., 1. vydání, ISBN 80-200-0477-7.

**MARNEWICK K., BECKHELLING A., CILLIERS D., LANE E., MILLS G., HERRING K., MEINTJES S., 2007:** *The status of the cheetah in South Africa.* Cat News: 3 (27-31).

**MARPLES N. M., BRAKEFIELD P. M., 1995:** *Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird.* Biological Journal of the Linnean Society: 55 (1), 17-27.

**MARPLES N. M., ROPER T. J., HARPER D. G., 1998:** *Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism.* Oikos: 161-165.

**MERILAITA S., LIND J., 2005:** *Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration.* Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences: 272 (1563), 665-670.

**MILINSKI H., HELLER R., 1978:** *Influence of a predator on the optimal foraging behavior of sticklebacks.* Nature: 275, 642-644.

**NAGUIB M.**, 2005: *Chapter 14: Singing Interactions in songbirds: implications for social relations and territorial settlement*. In **MCGREGOR P. K.**, [ed.]: *Animal communication networks*. Cambridge University Press, Cambridge: str. 300-319, ISBN 0-521-82361-7.

**NICOL C. J., GREGORY N. G., KNOWLES T. G., PARKMAN I. D., WILKINS L. J.**, 1999: *Differential effects of increased stocking density, mediated by increased flock size, on feather pecking and aggression in laying hens*. *Applied Animal Behaviour Science*: 65 (2), 137-152.

**ODEH F. M., CADD G. G., SATTERLEE D. G.**, 2003: *Genetic characterization of stress responsiveness in Japanese quail. 2: Analyses of maternal effects, additive sex linkage effects, heterosis, and heritability by diallel crosses*. *Poultry science*: 82 (1), 31-35.

**PAVLOV I. P., ANREP G.**, 2003: *Conditioned reflexes*. Dover Publications, Mineola, N. Y: 430 str., ISBN 0486430936

**PITTET F., COIGNARD M., HOUDELIER C., RICHARD-YRIS M. A., LUMINEAU S.**, 2013: *Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird*. *Animal Behaviour*: 85 (4), (797-805).

**PLESNÍK J., HANZAL V., BREJŠKOVÁ L.** [eds.], 2003: *Červený seznam ohrožených druhů České republiky*. *Příroda*: 22 (1-184).

**RANGE F.**, 2010: *Zvířata jsou chytřejší, než byste si mysleli!*. Plejáda, Plzeň: 174 str., 1. vydání, ISBN 978-80-87374-18-4.

**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).

**RODENBURG T. B., KOENE P.,** 2007: *The impact of group size on damaging behaviours, aggression, fear and stress in farm animals.* *Applied Animal Behaviour Science*: 103 (3), 205-214.

**RODENBURG T. B., VAN OERS K.,** 2010: *Interactions between behaviour and genetics in wild and domestic bird populations.* In 9th World Congress on Genetics, Applied to Livestock Production: (Vol. 99).

**SAPOLSKY R. M.,** 1994: *The physiological relevance of glucocorticoid endangerment of the hippocampus.* *Annals of the New York Academy of Sciences*: 746 (1), 294-304.

**SKALKA P.,** 2011: *Zvyky zvířat.* Plot, Praha: 1. vydání, ISBN 978-80-7428-068-9.

**STARCK J. M., RICKLEFS R. E.,** 1998: *Patterns of development: The altricial-precocial spectrum.* *Oxford ornithology series*: 8, 3-30 (chap. 1).

**VAN OERS K., DRENT P. J., DE GOEDE P., VAN NOORDWIJK A. J.,** 2004: *Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities.* *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*: 271 (1534), 65-73.

**VAN OERS K., NAGUIB M.,** 2013: *Chapter 3: Avian personality.* In **CARERE C., MAESTRIPIERI D.,** [eds.]: *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution.* University of Chicago Press, Chicago: str. 66-95, ISBN 978-0-226-92197-6.

**VERBEEK M. E., DE GOEDE P., DRENT P. J., WIEPKEMA P. R., 1999:** *Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits.* Behaviour: 136 (1), 23-48.

**VESELOVSKÝ Z., 2001:** *Obecná ornitologie.* Academia, Praha: 375 str., 1. vydání, ISBN 80-200-0857-8.

**VESELOVSKÝ Z., 2005:** *Etologie: Biologie chování zvířat.* Academia, Praha: 407 str., 1. vydání, ISBN 80-200-1331-8.

**WIEPKEMA P. R., SCHOUTEN W. G. P., 1992:** *Stereotypies in sows during chronic stress.* Psychotherapy and psychosomatics: 57 (4), 194-199.

**ZENTALL T. R., 2012:** *Perspectives on observational learning in animals.* Journal of Comparative Psychology: 126 (2), 114.

## 7. Seznam obrázků

<i>Obrázek 1: Plameňák růžový (Phoenicopterus roseus) konflikt. Foto: Veronika Janatová. ....</i>	<i>14</i>
<i>Obrázek 2: Husa labutí (Anser cygnoides) kopulace. Foto: Veronika Janatová.....</i>	<i>15</i>
<i>Obrázek 3: Lyskonoh úzkozobý (Phalaropus lobatus) kopulace. Foto: Zuzana Karlíková. ....</i>	<i>16</i>
<i>Obrázek 4: Pelikán kadeřavý (Pelecanus crispus) drbání se. Foto: Veronika Janatová.....</i>	<i>19</i>
<i>Obrázek 6: Plameňák růžový (Phoenicopterus roseus). Foto: Veronika Janatová. ....</i>	<i>25</i>
<i>Obrázek 7: Člunozobec africký (Balaeniceps rex). Foto: Veronika Janatová. ....</i>	<i>25</i>
<i>Obrázek 8: Kolpík bílý (Platalea leucorodia). Foto: Veronika Janatová. ....</i>	<i>25</i>
<i>Obrázek 9: Kasuár přilbový (Casuarius casuarius). Foto: Veronika Janatová.....</i>	<i>25</i>