

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Študijný program: Ekologická a evoluční biologie



**Slavomíra Rišová**

**Disperzia a personalita**  
**Dispersal and personality**

Bakalárska práca

Vedúci práce: prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Konzultantky: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Mgr. Iveta Štolhoferová, Ph.D.

Mgr. Veronika Rudolfová

Praha, 2024

## **Pod'akovanie**

Najväčšia vďaka patrí môjmu školiteľovi, prof. RNDr. Danielovi Fryntovi, Ph.D., a konzultantke, RNDr. Eve Landovej, Ph.D., ktorí si na mňa, aj napriek svojim plným harmonogramom, vždy našli čas a venovali mi svoju plnú pozornosť, užitočné rady a ohľaduplnú kritiku, bez ktorých by práca nevznikla. Ďakujem aj konzultantkám Mgr. Ivete Štolhoferovej, Ph.D. a Mgr. Veronike Rudolfovej, ktoré pomohli pri výbere zaujímavej témy a taktiež pri záverečných úpravách práce. Ďalej by som rada poďakovala svojim najbližším, rodine a priateľom, ktorí ma počas celého obdobia písania bakalárskej práce udržiavali motivovanú a v dobrej nálade.

## **Prehlásenie**

Prehlasujem, že som záverečnú prácu spracovala samostatne a že som uviedla všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca, ani jej podstatná časť, nebola predložená k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 29.04.2024

Podpis

## Abstrakt

Disperzia zvierat je dôležitou oblasťou ekológie, ktorej štúdium je dôležité pre pochopenie zloženia a dynamiky populácie. Získané poznatky majú široké využitie v rôznych oblastiach, či už v snahe o introdukciiu ohrozených druhov, alebo naopak, o potlačenie šírenia tých invázných. Disperzia však začína na úrovni jedincov, a preto je najskôr potrebné zistiť, ktorými vlastnosťami dispergujúci jedinci disponujú. Jedným z možných hľadísk, v ktorom sa dispergátori môžu od rezidentov líšiť, je ich personalita. Táto bakalárska práca prináša súhrn literatúry, ktorá sa personalitným prediktorom disperzie venuje, porovnáva personalitné rysy medzi sebou, a to v rámci aj naprieč tromi vybranými taxónmi, ktorými sú ryby, vtáky a ako zástupcovia cicavcov – hlodavce. Literatúra naznačuje, že v kontexte personality jedincov existujú, okrem iných, tri hlavné typy disperzie. Prvý typ, uplatňujúci sa hlavne v počiatočoch života, je disperzia submisívnejších jedincov teritoriálnych rýb a hlodavcov vynútená v dôsledku agresie zo strany dominantnejších jedincov. U vtákov je však nutné obsadiť si čo najskôr vhodné teritórium, a preto u nich dochádza k opačnej závislosti – k skoršej disperzii dominantných jedincov. Druhým typom je dobrovoľná disperzia exploračne a lokomočne aktívnych a asociálnych jedincov. Dôležitou vlastnosťou v každom prípade je smelosť, ktorá je aj v prípade dobrovoľnej disperzie nutná. Tretím typom disperzie, je disperzia vynútená vonkajšími biotickými a abiotickými faktormi, pri ktorých sa personalitné rozdiely medzi dispergátormi a rezidentami stierajú.

Kľúčové slová: disperzia, personalita, osi personality, ryby, vtáky, cicavce, invázne druhy

## **Abstract**

Dispersal of animals is an important area of ecology, the study of which is crucial for understanding population composition and dynamics. The acquired knowledge has broad applications in various fields, whether in the efforts to introduce endangered species or, conversely, to suppress the spread of invasive ones. However, dispersal begins at the individual level, so it is first necessary to determine which traits dispersing individuals possess. One possible aspect in which dispersers may differ from residents is their personality. This bachelor thesis provides a summary of literature that focuses on personality predictors of dispersal, comparing personality traits among each other, both within and across three selected taxa: fish, birds, and representatives of mammals – rodents. The literature suggests that in the context of individual personality, besides others, three main types of dispersal exist. In the first type, primarily observed in early stages of life, dispersal of more submissive individuals of territorial fish and rodents is enforced due to aggression from more dominant individuals. However, in birds, it is necessary to secure suitable territory as quickly as possible, leading to the opposite dependence – earlier dispersal of dominant individuals. The second type involves voluntary dispersal of exploratory and locomotorly active and asocial individuals. Courage is an important trait in each case and is necessary for voluntary dispersal. The third type of dispersal is enforced by external biotic and abiotic factors, where personality differences between dispersers and residents disappear.

Key words: dispersal, personality, personality traits, fish, birds, mammals, invasive species

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Disperzia .....	2
3. Personalita .....	3
4. Ryby .....	6
4.1 Medzidruhové rozdiely .....	6
4.2 Vnútrodruhové rozdiely .....	7
4.3 Disperzia a behaviorálne syndrómy .....	9
4.4 Personalita na inváznych frontoch .....	11
5. Vtáky .....	14
5.1 Agresivita/dominancia .....	14
5.2 Exploračná aktivita .....	16
5.3 Boldness .....	18
6. Cicavce .....	20
6.1 Agresivita/dominancia .....	20
6.2 Explorácia/aktivita .....	22
6.3 Sociabilita .....	25
7. Diskusia.....	27
7.1 Sociálna hierarchia.....	27
7.2 Exploračno-lokomočný behaviorálny syndróm .....	28
7.3 Boldness.....	29
7.4 Sociabilita .....	29
7.5 Personalita jedincov inváznych druhov .....	29

7.6 Vynútená disperzia .....	30
8. Záver .....	31
Použitá literatúra .....	32

# 1. Úvod

V živote organizmu je mnoho dôležitých momentov. K týmto momentom nepochybne patrí narodenie, rozmnoženie a smrť jedinca, ktoré udržiavajú rovnováhu v zložení populácie. Pri jej popise si však iba s jednoduchou natalitou a mortalitou nevystačíme. Je potrebné zohľadniť ďalší dôležitý faktor – pohyb (Townsend, Begon a Harper 2003). Zvieratá často neostávajú celý život na jednom mieste, ale premiestňujú sa, čím ovplyvňujú nie len svoju individuálnu zdatnosť, ale aj zdatnosť, dynamiku a genetické zloženie celej populácie, čo prináša dôsledky až na úroveň celých druhov (Bowler a Benton 2005).

Pohybu živočíchov sa venujú ekológovia a zoológovia po celom svete, pričom je ich úloha veľmi neľahká. Existuje totiž toľko rôznych typov a príčin pohybu zvierat, že je takmer nemožné prebádať každý jeho aspekt (Clobert et al. 2001). Preto je dôležité zamerať sa na jednotlivé príčiny a prediktory disperzie a po kúskoch sa približovať k jej porozumeniu.

Okrem veľkého množstva typov a príčin pohybu komplikujú štúdium disperzie aj individuálne rozdiely medzi jedincami. V dnešnej dobe je totiž už všeobecne známe, že nie len ľudia, ale aj zvieratá majú svoju osobnosť a že medzi jednotlivými jedincami existujú rozdiely v správaní a reakciách na vonkajšie podnety. Tieto rozdielne reakcie sa uplatňujú aj v oblasti disperzie. V rovnakých podmienkach a za rovnakých okolností totiž nedispergujú všetci rovnako, ale iba tá podmnožina jedincov, ktorá sa k odchodu zo svojho domova odhodlá (Cote et al. 2010). Osobnostné rysy, ktoré prevažujú v tejto podmnožine dispergujúcich jedincov môžeme nazývať personalitnými prediktormi disperzie, ktoré sú predmetom tejto bakalárskej práce.

Hlavným cieľom práce je poskytnúť prehľad doterajšej literatúry zaoberajúcej sa problematikou personalitných prediktorov disperzie a na jej základe posúdiť, či existuje nejaká všeobecne platná spojitosť personality a disperzie. Čiastkové ciele zahŕňajú porovnanie jednotlivých personalitných osí medzi sebou a posúdenie ich spojitosti s disperziou v rámci troch vybraných taxónov živočíchov. Následne je cieľom použiť získané poznatky v ďalšom porovnaní jednotlivých taxónov medzi sebou a zistiť, či sa naprieč taxónmi nachádzajú nejaké spoločné zákonitosti s prípadným navrhnutím pôvodu existujúcich rozdielov. Vybranými taxónmi sú ryby, vtáky a ako zástupcovia cicavcov – hlodavce. Týmto taxónom sa totižto v kontexte personalitných prediktorov disperzie venuje dostatočné množstvo literatúry na to, aby sa dal diskutovať vplyv jednotlivých personalitných rysov na ochotu či schopnosť jedinca dispergovať. Inými taxónmi sa literatúra zaoberá pomerne málo, a preto v práci nie sú uvedené.

## 2. Disperzia

Disperzia môže mať mnoho rôznych podôb a definícií. V biológii sa však berie v širšom zmysle ako pohyb rastlín a živočíchov. U zvierat, ktorým sa táto práca venuje, sa rozoznáva niekoľko základných typov disperzie. Prvým je takzvaná natálna disperzia, chápaná ako pohyb jedincov z miesta narodenia na miesto, kde prvýkrát dochádza k rozmnožovaniu. Druhým typom je disperzia rozmnožovacia, ku ktorej dochádza pri presune z jedného miesta rozmnožovania do iného (Begon, Townsend a Harper 2006). Tieto typy disperzie sa uplatňujú bežne v živote zvierat a sú nevynútené inými vonkajšími faktormi. Disperzia však môže byť aj vynútená, a to v prípade prítomnosti faktorov znižujúcich kvalitu prostredia, ktorými môžu byť napríklad vysoká hustota populácie vedúca k veľkej intrašpecifickej kompetícii, nedostatok potravných zdrojov, či prítomnosť predátora. Disperzia je teda nedobrovoľná a zvieratá sú nútené opustiť svoje domovské lokality s víziou vylepšenia podmienok pre život (Bowler a Benton 2005).

Odchod do novej lokality však neprináša len výhody. Spája sa s ním množstvo nákladov v každej z troch fáz disperzie – emigrácia, presun a imigrácia (Clobert et al. 2001). Emigrácii, čiže samotnému odchodu jedinca z pôvodnej lokality, predchádza napríklad investícia do pohybového aparátu, či vystavovanie sa predátorom pri exploračných cestách, vedených z dôvodu získania čo najväčšieho počtu informácií o prostredí, cez ktoré jedinec disperguje. Voči predátorom je jedinec zraniteľný aj vo fáze presunu, ktorá sa zároveň vyznačuje svojou energetickou náročnosťou. Takisto neexistuje garancia, že nové prostredie, do ktorého jedinec imigruje, bude dostatočne vyhovujúce. Výsledkom je tak „trade-off“ medzi výhodami a nákladmi disperzie a vysoká mortalita dispergujúcich jedincov (Bonte et al. 2012).

Rolu nehrajú len výhody a náklady, ale aj intrašpecifické rozdiely medzi jednotlivými jedincami. Veľmi významným prediktorom disperzie je napríklad pohlavie, pričom prevaha určitého pohlavia v miere disperzie neplatí univerzálne. Dôležitý je hlavne sociálny systém daného druhu, pričom majú samci a samice v rôznych sociálnych systémoch rozdielnu motiváciu k disperzii. U vtákov dispergujú viac samice, u cicavcov naopak samci, u rýb všeobecné pravidlo nie je. Aj s vekom sa pravdepodobnosť disperzie mení. Počas dospievania jedinca totiž dochádza k postupnému rozvoju pohybovej aktivity, a preto je disperzia možná až vo vyššom veku. Taktiež rôzne vekové kategórie pociťujú rôzny tlak motivujúci k disperzii (Begon, Townsend a Harper 2006; Bowler a Benton 2005). Odlišná intenzita tlaku sa uplatňuje aj pri veľkosti jedincov. Vyššiu intenzitu môžu pociťovať menší jedinci, ktorí sú väčšinou slabší v kompetícii oproti veľkým jedincom, a preto dispergujú častejšie. Veľkí jedinci sú však často v disperzii úspešnejší, čo vedie k opačnému vzťahu. Preto je dôležité brať ohľad na kontext (Bowler a Benton 2005). V posledných rokoch sa výskum čoraz viac zameriava aj na personalitné prediktory disperzie, ktoré sú hlavným predmetom tejto práce, a preto sa im budem venovať viac v ďalších kapitolách.



### 3. Personalita

Personalita či osobnosť je fenomén, ktorý je v oblasti vedy intenzívne skúmaný. Jeho hlbšie pochopenie môže poskytnúť dôležitý náhľad do ľudskej a zvieracej psychiky. Popis personality a konkrétnych personalitných rysov je však rôznorodý a medzi literatúrou zaoberajúcou sa ľuďmi a literatúrou pojednávajúcou o zvieratách sa výrazne líši. Aj samotný názov fenoménu má rôzne podoby. Niektorí autori ho nazývajú temperament, iní personalita, objavuje sa aj anglický názov „coping mechanism“. Každý z autorov pritom pojmu prisudzuje mierne odlišný význam. V súčasnosti sa však všeobecne prijíma definícia, ktorá tvrdí, že personalita popisuje individuálne rozdiely v správaní jedincov rovnakého druhu, ktoré sú konzistentné v čase a v rôznych kontextoch (Koolhaas et al. 1999; Gosling 2001; Réale et al. 2007).

V kontexte ľudskej personality je známe napríklad staršie delenie gréckeho filozofa Galéna, ktoré rozdeľuje osobnosť na štyri typy – sangvinik, choleric, melancholik a flegmatik (Steluack a Stalkas 1991). Ďalšími, v bežnej komunikácii často používanými pojmami, sú pojmy introvert a extrovert, ktoré popisujú vzťah človeka k okolitému svetu (Jung, Plocek a Babka 2020). V súčasnosti je však v ľudskej psychológii v popredí delenie s názvom „The Five-Factor model“, ktoré popisuje päť faktorov či osí personality posudzujúcich mieru otvorenosti voči skúsenosti, mieru svedomitosti, extravenzie, prívetivosti a neuroticizmu človeka. Pod každou osou sa ešte skrýva niekoľko vlastností, ktorými človek buď disponuje, alebo nie, čím sa posudzuje, kde sa na danej osi človek nachádza (Digman 1990). Je zrejmé, že zvieratám (okrem primátov) nie je možné prisúdiť takú širokú škálu vlastností, akú majú ľudia. Preto sa osí personality skúmané u zvierat od tých ľudských líšia, no v skutočnosti vychádzajú z ľudského päťfaktorového modelu. Jednotlivé personalitné osi zvierat totiž predstavujú podmnožinu vlastností vychádzajúcich z jednotlivých faktorov, ktoré sú u zvierat prítomné (Gosling a John 1999). Najčastejšie študovanými a v tejto práci rozoberanými sú: miera smelosti v prostredí, kde je prítomné isté nebezpečie (ďalej nazývané boldness), exploračné chovanie ako ochota alebo záujem preskúmania neznámych prostredí a objektov, všeobecná miera aktivity v bezpečnom a pre jedinca známom prostredí, agresivita voči iným jedincom rovnakého druhu a sociabilita, ako tendencia k združovaniu sa či tvoreniu priateľských vzťahov s jedincami rovnakého druhu (Réale et al. 2007).

Podobne ako u ľudí, ani u zvierat nie sú jednotlivé personalitné znaky presne ohraničené a existujú medzi nimi isté korelácie. Ak jedinec disponuje jednou konkrétnou vlastnosťou, je veľmi pravdepodobné, že bude mať aj vlastnosť inú, ktorá s prvou vlastnosťou súvisí. Tieto korelované vlastnosti sa spájajú do takzvaných behaviorálnych syndrémov, ktoré sú častým predmetom skúmania vedcov, nie len v kontexte disperzie. Príkladom behaviorálneho syndrómu by mohla byť takzvaná „proactive-reactive“ os personality, kde proaktívni jedinci vykazujú vyššiu mieru agresivity, smelosti a exploračného chovania. Reaktívni jedinci sú naopak nespeli a v nových, meniacich sa prostrediach sa zmenám prispôbujú s opatrnosťou (Sih, Bell a Johnson 2004).

U ľudí je testovanie personalít, vďaka nožnej komunikácii, pomerne jednoduché. Väčšinou prebieha pomocou vyplňovania dotazníkov, ktoré majú zistiť, kde sa v rámci personalitných osí daný subjekt nachádza. Z ľudskej psychológie vychádza aj testovanie primátov, kde dotazník vyplňa chovateľ daného jedinca. So zvieratami iných skupín však väčšinou ich chovateľ nemá taký vzťah a nepozná ich natoľko, aby vedel odpovedať na otázky týkajúce sa ich personalít. Preto sú k posudzovaniu osobností potrebné špecializované behaviorálne testy. Tieto testy sa snažia simulovať konkrétne situácie, s ktorými sa zvierá v prírode môže stretnúť. Na základe reakcií testovaného jedinca v týchto situáciách je možný odhad a priradenie určitých osobnostných charakteristík (Žampachová, Landová a Frynta 2017).

Behaviorálnych testov posudzujúcich personalitu zvierat je veľké množstvo. Preto sú v nasledujúcej časti vymenované len tie testy, ktoré sa používali v štúdiách zaoberajúcich sa personalitnými prediktormi disperzie a sú spomínané v tejto bakalárskej práci.

Boldness sa u rýb a hlodavcov často testuje takzvaným „dark-light“ testom, kde sa meria latencia odchodu z tmavého úkrytu do otvoreného osvetleného prostredia, pričom jedinci, ktorí z úkrytu vyjdú najskôr, sú považovaní za najsmelších (Cote et al. 2010; Eccard et al. 2023). U vtákov sa za smelých často považujú jedinci, ku ktorým môže pri testovaní človek pristúpiť bližšie a pri jeho pristupovaní uletia neskôr – „flight initiation distance“ test (Luna et al. 2019).

Explorácia a aktivita rýb, vtákov aj hlodavcov sa meria „open field“ testom, v ktorom sú zvieratá vložené do otvoreného prostredia, kde sa posudzuje ich pohyb. Pri rôznych modifikáciách open field testu môžu byť súčasťou napríklad rôzne exploračné diery a zákutia, ktoré majú jedinci možnosť exploraovať. Vtedy sa jedná o takzvaný „hole board test“. Pre stanovenie miery exploračného chovania sa počíta počet navštívení týchto kompartmentov. Aktivita sa pritom posudzuje množstvom času, ktorý strávia testovaní jedinci pohybom (Quinn et al. 2011; Závorka et al. 2015; Merrick a Koprowski 2017). Je však ťažké rozlíšiť, čo je ešte exploraácia, a kedy ide už o všeobecnú aktivitu, pretože aktivita by mala byť podľa niektorých autorov posudzovaná v prostredí pre jedinca familiárnom, pričom sa však táto podmienka veľmi často nedodrhuje (Fairbairn 1978; Réale et al. 2007).

Agresivita a sociabilita jedincov sa niekedy posudzuje prostým pozorovaním interakcií medzi jedincami v ich sociálnej skupine (Schradin a Lamprecht 2002; Blumstein, Wey a Tang 2009). Používajú sa však aj behaviorálne testy, kde sa do neutrálneho prostredia vložia dvaja jedinci, zatiaľ čo sa počíta množstvo agonistických alebo afiliatívnych interakcií medzi nimi (Rusu a Krackow 2005). Alternatívnym typom testu, v ktorom sa agresivita a sociabilita posudzuje podobne, ale jedinec je sám a interaguje so svojím odrazom v zrkadle, je takzvaný test „mirror-image stimulation“ (Aliperti et al. 2021). U vtákov a hlodavcov je tiež rozšírený „resident–intruder test“, v ktorom sa simuluje narušenie teritória testovaného jedinca iným jedincom a posudzuje sa miera agresivity rezidenta voči votrelcovi (Kaliste-Korhonen a Eskola 2000; Duckworth 2006a).

Personalita je fenoménom zložitým a stále plne neprebádaným. Preto tak ako preňho existuje veľké množstvo rôznych pomenovaní a definícií, existuje aj kvantum rôznych testov, ktoré ho skúmajú. Vymenované behaviorálne testy sú základnými typmi, ktoré sa vo výskume personalitných prediktorov disperzie vyskytujú. Avšak v rôznych štúdiách sa nachádzajú rôzne variácie týchto testov, ktoré môžu mať na výsledky veľký vplyv, čo je potrebné brať na zreteľ. Nasledujúce kapitoly sa už priamo venujú problematike riešenej v tejto práci, a teda personalitným prediktorom disperzie v troch vybraných taxónoch, podľa ktorých sú jednotlivé kapitoly pomenované.

## 4. Ryby

Personalitným prediktorom disperzie rýb bola v posledných rokoch venovaná veľká pozornosť. Rôzni autori k problematike pristupovali rôznymi spôsobmi a takisto sa líšila aj ich motivácia k výskumu. Zatiaľ čo väčšina skúmala rozdiely v rámci druhu, či už samostatne pre jeden osobitný znak, alebo znaky spájali do behaviorálnych syndrémov, niektorí poskytli náhľad do rozdielov medzidruhových. Je tiež dôležité poznamenať, že je veľmi zásadné rozlišovať od seba teritoriálne a neteritoriálne druhy rýb, pretože je pravdepodobné, že disperzia sa u nich bude líšiť vo viacerých ohľadoch.

### 4.1 Medzidruhové rozdiely

Rehageová a Sih (2004) porovnávali disperzné správanie a boldness medzi štyrmi druhmi živočíchov v umelom prostredí, pričom dva pozorované druhy boli invázne (*Gambusia affinis* a *Gambusia holbrooki*) a dva neinvázne (*Gambusia geiseri* a *Gambusia hispaniolae*). Výsledky potvrdili intuitívnu domnienku, že invázne druhy, ktoré sú v prírode schopné efektívneho rozšírenia územia svojho výskytu, boli disperzne výrazne aktívnejšie ako druhy neinvázne. Ako jeden z možných predpokladov ich úspechu sa ukázalo boldness, ktoré zaisťuje sebavedomý pohyb v neznámom prostredí kľúčový pre kolonizáciu nových území. *G. affinis* a *G. holbrooki* boli totiž v behaviorálnych testoch výrazne smelšie ako *G. hispaniolae*, avšak nie smelšie ako *G. geiseri*. Podľa autorov *G. geiseri* spĺňa behaviorálny profil invázneho druhu, a preto musia za jeho kolonizačným neúspechom stáť iné demografické, biotické, či abiotické faktory.

Medzidruhové rozdiely v boldness sa uplatňujú nie len u inváznych a neinváznych druhov, ale aj v nestabilných prostrediach, kde sú jedinci žijúci na premenlivej periférii nútení k periodickému presunu do stabilnejšieho centra. Takýmto prostredím je napríklad Národný park Everglades v štáte Florida v USA, ktorý je tvorený jazerom a príslušnými periodicky vysychajúcimi močariskami (Hoch et al. 2015). Ukázalo sa, že druhy vyskytujúce sa v týchto močariskách vykazujú vyššiu mieru boldness a exploračnej aktivity ako druhy v stálom prostredí jazera. Rozdiely v rôznych obdobiach počas roka neboli stále a ukazovali sa iba vo fázach meniacej sa hladiny vody, čo poukazuje na dôležitosť týchto osobitných znakov pre iniciáciu pohybu (Hoch et al. 2019).

Je logické, že druhy, ktoré sú známe svojou výraznou disperziou, či už vychádzajúcou z prirodzenej rozpínavosti inváznych druhov, alebo z nutnosti úteku pred nevyhovujúcimi podmienkami, disponujú predpokladmi pre zvýšenú mieru pohybu. Otázkou však je, či tieto predpoklady môžeme nazývať osobitosťou. Zdroje pojednávajúce o osobitosti totiž vysvetľujú pojem rôznymi spôsobmi, avšak najčastejšie sa vyjadrujú o jednotlivcovi a odlišnostiach medzi jednotlivcami toho istého druhu (Réale et al. 2007). Medzidruhové rozdiely v znakoch skúmaných aj pri štúdiu osobitosti tak môžu byť iba jednoduchou charakteristikou daného druhu, zatiaľ čo osobitné rozdiely jednotlivcov ostávajú

prehliadané. Harrison et al. (2019) v štúdií monitorujúcej pohyb piatich behaviorálne a ekologicky rôznorodých druhov riečnych rýb navyše zistili, že rozdiely vo vzdialenostiach pohybov vykazovali väčšiu mieru opakovateľnosti na úrovni jednotlivcov ako rozdiely na úrovni druhov. Týmto výsledkami poukázali na to, že vnútrodrohové rozdiely, a tým aj personalita, môžu byť niekedy v predikcii disperzie dôležitejšie ako odlišnosti medzidruhové.

## 4.2 Vnútrodrohové rozdiely

Pri nahliadnutí do problematiky personalitných prediktorov disperzie rýb na úrovni jednotlivcov sa škála skúmaných znakov rozširuje. K boldness a explorácii pribúda agresivita a lokomočná aktivita.

Agresivita je v spojení s disperziou hojne rozoberaná hlavne u cicavcov a vtákov, no pri štúdiu rýb sa jej nevenuje toľko pozornosti. Je však dôležité podotknúť, že o agresivite ako prediktore disperzie cicavcov a vtákov pojednávajú články popisujúce teritoriálne druhy, zatiaľ čo majorita štúdií o rybách v tomto kontexte sa zameriava na druhy neteritoriálne. Výsledkom môže byť uprednostnenie iných personalitných znakov v skúmaní disperzie. Schradin a Lamprecht (2002) však agresivite pozornosť venovali a popísali na nej závislé disperzné rozhodnutia samíc teritoriálneho druhu *Neolamprologus multifasciatus*. Tento druh žije v skupinkách pozostávajúcich z jedného až troch samcov, okolo piatich samíc a potomstva. Teritórium tvorí vyhlbené miesto v piesku, v ktorom sú uložené schránky ulitníkov, slúžiace ako úkryt pred predátormi, a tiež aj ako miesto rozmnožovania. V rámci samčieho teritória si však aj samice agresívnymi interakciami obhajujú schránky a tvoria si svoje vlastné subteritória. V skupine môže dôjsť k odchodu samice a zaujatiu miesta v inom teritórii s iným samcom (Suriyampola a Eason 2015). Schradin a Lamprecht (2002) v experimentálnom akváriu obsahujúcom tri umelo vytvorené teritória, pričom v každom z nich bol samec ale iba v jednom štyri samice, pozorovali, že samice, ktoré boli voči ostatným samiciam agresívnejšie, si dokázali obhájiť väčší počet schránok. V každom zo šiestich pozorovaní opustili pôvodné teritórium dve samice, a to vždy tie, ktoré mali najnižší počet schránok. Odchod preto mohol byť spôsobený priamo agresiou, ktorej sa submisívnejšie samice chceli vyhnúť, podobne ako ukázal Taborsky (1985) u podobného druhu *Lamprologus brichardi*, kde takzvaní helpri, napriek svojej ochote ostať v teritórii a pomáhať rozmnožujúcemu sa páru, boli vyhnaní agresívnymi prejavmi ostatných členov skupiny. Avšak, samice neodchádzali urýchlene a kdekoľvek. Zakaždým najskôr cieľové teritórium navštevovali a po odchode získali do svojho subteritória väčší počet schránok, ako mali k dispozícii predtým. Preto je pravdepodobné, že sa pre neschopnosť zaistenia si úspechu v pôvodnom teritórii rozhodli pokúsiť sa o to inde, a agresivita zo strany dominantných samíc nebola hlavným spúšťačom odchodu (Schradin a Lamprecht 2002).

Nie len u samíc obhajujúcich si subteritória, ale aj u samcov teritoriálnych druhov dochádza k agresívnym interakciám a vplyvu dominancie na disperzné rozhodnutia. Grabowska et al. (2019) skúmali druh *Babka gymnotrachelus*, ktorého samci si v období rozmnožovania obhajujú teritória a sú

vysoko agresívni voči prípadným narušiteľom. V experimentálnom disperznom teste autori pozorovali, že už krátko po vypustení jedincov do testu si dominantnejší jedinci obsadili úkryty umiestnené na začiatku experimentálneho prúdu, čo donútilo submisívnejších jedincov k odplávaniu do vzdialenejších nádrží a úkrytov.

Ďalšie, medzi sebou značne podobné, skúmané parametre sú explorácia (alebo tiež exploračná aktivita) a lokomočná aktivita. Rasmussen a Belk (2012) posudzovali disperziu kaprovitej ryby *Lepidomeda aliciae* v prirodzenom prostredí rieky v lokalitách bez predátora, na základe jej exploračnej aktivity. Ukázalo sa, že jedinci, ktorí boli pri určovaní disperzných vzdialeností po roku od prvého odchytu nájdení vo väčších vzdialenostiach, boli v behaviorálnych testoch exploračne aktívnejší. Podobné výsledky pozorovali aj Závorka et al. (2015), ktorí personalitný znak nazvali iba ako aktivitu, a takisto vykazovali väčšiu mieru pohybu v prirodzenom prostredí jedinci aktívnejší. Táto pozitívna korelácia sa však ukázala iba pri jedincoch s nižšou mierou aktivity, čo si autori vysvetľujú buď tým, že pri vysokej aktivite už výraznejšiu disperziu nie je možné dosiahnuť kvôli vonkajším obmedzeniam v podobe prekážok, predátorov či nedostatku úkrytov, alebo jednoducho nízkou prediktabilitou disperzného správania vysoko aktívnych jedincov. Je však dôležité zmieniť, že skúmané personalitné znaky boli testované podobným spôsobom. Exploračná aktivita ako vzdialenosť prejdená za minútu v akváriu s kruhovou dráhou (Rasmussen a Belk 2012) a všeobecná aktivita open field testom ako počet prekročených štvorcov, ktoré pomyselné rozdeľovali akvárium počas tridsiatich minút (Závorka et al. 2015). V obidvoch testoch bola ryba predom neoboznámená s prostredím a preto ťažko vytýčiť hranicu medzi zvedavosťou a aktivitou. V každom prípade sa ale pri oboch experimentoch ukázala pozitívna korelácia disperzie a aktivity.

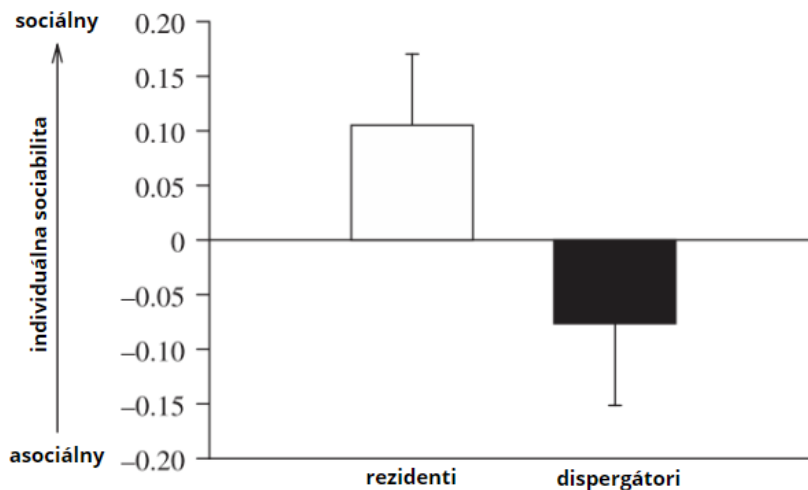
Rozchod v pomenovaní znaku nastal aj v prípade popísania smelosti jedinca. Zatiaľ čo Fraser et al. (2001) smelosť označil ako boldness, Edelsparre, McLaughlin a Rodríguez (2013) jej dali názov risk-taking. Testovanie však znovu prebiehalo podobne, a to meraním času, za ktorý sa jedinec osmelil vyjsť z tmavého neosvetleného útočiska do neznámeho otvoreného priestoru akvária. U dvoch neteritoriálnych sladkovodných druhov *Rivulus hartii* a *Salvelinus fontinalis* sa preukázala zvýšená miera disperzie smelších jedincov. Disperzia bola posudzovaná ako v prirodzenom prostredí, tak v experimentálnom umelo vytvorenom prúde. V experimentálnom teste disperzie našli Edelsparre, McLaughlin a Rodríguez (2013) negatívnu koreláciu boldness a disperzie, ale keďže v prirodzenom prostredí boli tieto parametre jasne pozitívne korelované, autori usúdili, že prostredie disperzného testu bolo pre plachých jedincov natoľko nové, že pod vplyvom stresu urýchlene preplávali na druhú stranu disperzného kanála. Je vhodné tiež podotknúť, že na rozdiel od disperzného testu Frasera et al. (2001), v prostredí chýbali úkryty v podobe rastlín alebo iných miest, kde sa mohli jedinci zastaviť a ukončiť svoj postup.

V rámci osobitných prediktorov disperzie rýb, ktoré sú posudzované samostatne, vidíme prítomnosť istých závislostí. Agresívni jedinci vytlačujú submisívnejších, aktívnejší a smelší jedinci dispergujú viac. Ak sa však pozeráme na osobitosť z väčšej mierky, v kontexte behaviorálnych syndrómov, závislosti nemusia byť také jednoznačné.

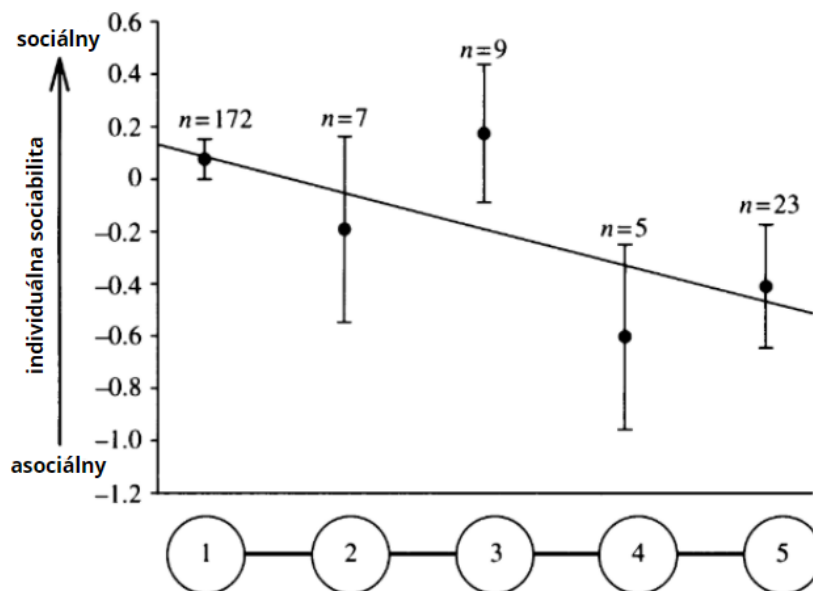
### 4.3 Disperzia a behaviorálne syndrómy

Keďže hranice medzi jednotlivými osobitnými rysmi sú u rýb nejasné a často dochádza k ich vzájomnej korelácii (Sih, Bell a Johnson 2004), je vhodné pozerat' sa na prediktory disperzie nie jednotlivo, ale v rámci behaviorálnych syndrómov tvorených týmito korelovanými znakmi. V tomto kontexte je sériou štúdií prebádaná sladkovodná živorodka druhu *Gambusia affinis*. Živorodka komária sa zaradila medzi 100 najinvasívnejších druhov podľa GISD (Global invasive species database 2024), čo dokazuje jej schopnosť efektívnej disperzie a expanzie rozšírenia. Ukázalo sa, že jednotlivé osobitné znaky (boldness, explorácia, aktivita a sociabilita) sú vzájomne korelované. Najvýznamnejšie korelovali v štúdiu, ktorú uskutočnili Cote et al. (2010; 2011), osobitné znaky boldness, explorácia a aktivita medzi sebou, kedy smelší jedinci ochotnejšie a sebavedomejšie explorovali nové prostredia a tým boli aj všeobecne aktívnejší. Avšak ukázala sa aj na prvý pohľad prekvapivá korelácia boldness a sociability, čo však autori pri bližšom nahliadnutí do života rýb v krdli nepovažujú za také nečakané. Cote et al. (2013) zdôrazňujú, že život vo väčšom krdli síce chráni ryby pred predátormi riediacim efektom, skoršou detekciou a zmätením predátora, ale zároveň tiež zvyšuje riziko útoku, keďže krdel' je pre predátora viditeľnejší ako samostatný jedinec. Preto musia byť sociálni jedinci, voliaci život vo väčších skupinách, tolerantnejší k stresu a riziku, inými slovami – smelší. U rýb, rovnako ako aj u iných skupín je ale všeobecne akceptovaný názor, že čím je jedinec vo väčšej skupine, tým menej je to preňho stresujúce, čo vidno na zníženej ostražitosti jednotlivca vo veľkých krdľoch (Roberts 1996). Preto je domnienka, ktorú formulovali Cote et al. (2013) veľmi diskutabilná.

Cote et al. (2010) ďalej zistili, že sociabilita môže byť v disperzných rozhodnutiach dokonca dôležitejšia ako zvyšné tri parametre. V experimente disperzie, kde na 24 hodín vložili vždy po 30 živorodiek *Gambusia affinis* do umelo vytvoreného prostredia s pomalým prúdom, pozostávajúceho z piatich za sebou zoradených nádrží s množstvom rastlín a iných úkrytov, nepozorovali závislosť pravdepodobnosti disperzie či vzdialenosti preplávaných rybami za tento čas na boldness, explorácii ani aktivite. Naopak, asociálnejší jedinci dispergovali s vyššou pravdepodobnosťou a vykazovali signifikantnú tendenciu disperzie do vzdialenejších nádrží v porovnaní s jedincami sociálnejšími (obr. 1 a 2).



Obr. 1.: Priemerná individuálna sociabilita jedincov *Gambusia affinis*, ktorí v disperznom teste neopustili prvú nádrž (rezidenti – biela farba) a jedincov, ktorí opustili prvú nádrž (dispergátori – čierna farba). Prevzaté a upravené z Cote et al. 2011.



Obr. 2: Závislosť medzi priemernou individuálnou sociabilitou jedincov *Gambusia affinis* a vzdialenosťou ich disperzie v disperznom teste. Os x – poradie nádrže, v ktorej boli jedinci po skončení disperzného testu nájdení, os y – priemerná sociabilita jedincov, n – počet nájdenej jedincov v danej nádrži. Prevzaté a upravené z Cote et al. 2010.

Zhodný výsledok získali autori aj v nadväzujúcej štúdií s rovnakou metodikou, avšak preskúmaný bol navyše aj sociálny kontext skupiny. Čím bola priemerná sociabilita skupiny nižšia a boldness skupiny vyššia, tým ďalej dispergovali jednotlivci bez ohľadu na ich vlastnú personalitu. Autori sa domnievajú, že asociálna skupina sa prirodzene znižuje odchodom asociálnych jedincov, čo vedie k disperzii sociálnych jedincov, ktorým malá skupina nevyhovuje. Zároveň môže zvýšená miera odchodu naznačovať nízku kvalitu skupiny, a tým motivovať jedincov k vyhľadaniu nových, vhodnejších podmienok (Cote et al. 2011). V ďalšej štúdií už autori rátať s behaviorálnym syndrómom sociability a boldness a potvrdili svoju hypotézu disperzie predovšetkým asociálnych nesmelých



jedincov. Ukázali ďalej, že disperziu neovplyvňuje len sociálny kontext, ale aj prítomnosť predátora. Po pridaní pstruha, ako prirodzeného predátora živorodiek, sa personalitné rozdiely medzi dispergátormi a filopatrickými jedincami znegovali. Sociálni smelí jedinci začali dispergovať viac, čo si autori vysvetľujú ako odhodlanie smelých jedincov na útek pred predátorom, zatiaľ čo asociálni plachí jedinci svoju disperznú aktivitu znížili. Keďže disperzia sama o sebe predstavuje riziko v podobe zvýšenej viditeľnosť pre predátora, plachí jedinci môžu voliť stratégiu úkrytu (Cote et al. 2013).

Coates, Hale a Morrongiello (2019) sa pokúsili otestovať behaviorálny syndróm boldness a sociability na rybách rodu *Hypseleotris*, ktoré žijú v občasných, často vysychajúcich vodných tokoch v Austrálii. Nie len že nenašli koreláciu medzi boldness a sociabilitou, ale taktiež zistili opačnú závislosť disperzného pohybu na boldness. V podobnom teste disperzie aký uskutočnili aj Cote et al. (2010; 2011; 2013), jedinci, ktorí boli v behaviorálnom teste smelší, ostávali v blízkosti miesta ich vypustenia do prostredia experimentu, zatiaľ čo jedinci plachší prekonalí väčšie vzdialenosti, čo sa s predchádzajúcimi výsledkami nezhoduje. Pôvod rozdielnych výsledkov môžeme hľadať v odlišných podmienkach, v ktorých *Gambusia* a *Hypseleotris* žijú. *Gambusia* žije v stálych tokoch, kde si jedinci môžu dovoliť pohybovať sa po okolí. Pre *Hypseleotris* však disperzia znamená výrazné riziko, keďže sa v efemérnom prostredí občasných tokov môže jednoducho stať, že kvôli vyschnutiu niektorej časti vodného toku ostane jedinec uväznený v nevyhovujúcom prostredí. Preto autori predpokladajú, že permanentné jazierka sú cenným zdrojom, ktorý si smelší jedinci bránia a nútia tým plachých jedincov k disperzii von z optimálneho prostredia (Coates, Hale a Morrongiello 2019).

#### **4.4 Personalita na invázných frontoch**

Veľkú motiváciu k štúdiu personalitných prediktorov disperzie zvierat predstavuje snaha o pochopenie rozsiahleho šírenia invázných druhov, ktoré pre kolonizované ekosystémy často predstavujú hrozbu. Preto sa niektorí vedci rozhodli preskúmať predpoklady kolonizačného úspechu, ktorými zrejme invázne druhy disponujú, priamo na invázných frontoch, respektíve na hraniciach rozširujúceho sa územia výskytu invázných druhov.

Lopez, Jungman a Rehageová (2012) boli v hľadaní personalitných predpokladov invázneho chovania neúspešní. Aj keď sa im podarilo zistiť, že jedinci populácií na invázných frontoch boli v lepšej telesnej kondícii a ich reprodukčná investícia kvantifikovaná gonadosomatickým indexom bola vyššia, nepreukázala sa zvýšená či znížená miera laboratórne testovaného boldness ani disperznej tendencie. Pozorovaným druhom bola sladkovodná ryba z čeľade Cichlidoité, *Hemichromis letourneuxi*, ktorá žije v monogamných pároch s biparentálnou starostlivosťou o mláďatá v stojatých vodách v Afrike (Maddern 2016). Je možné, že vzhľadom k monogamnému spôsobu života, disperzia nefunguje spôsobom odchodu smelých jedincov, ale je závislá na iných znakoch personality, ako tomu bolo napríklad u teritoriálneho druhu *Neolamprologus multifasciatus*, kde hrala významnú rolu agresivita

(Schradin a Lamprecht 2002). Cote et al. (2010; 2011; 2013) taktiež ukázali, že v porovnaní s boldness je v disperzných rozhodnutiach významnejšia sociabilita. Ďalší faktor, ktorý mohol ovplyvniť výsledky je samotné prevedenie behaviorálnych testov. Lopez, Jungman a Rehageová (2012), totiž vždy testovali súčasne v jednom akváriu náhodne zvolený pár, ktorého jedinci sa mohli v pohybe vzájomne ovplyvňovať a zotrieť tak individuálne rozdiely.

Ďalším druhom, u ktorého sa nepodarilo preukázať rozdiel personalít medzi populáciami žijúcimi na hraniciach územia a v jeho strede je živorodka *Poecilia reticulata*. Tento druh tropickej inváznej ryby žije nepôvodne v rieke Gillbach v Nemecku, ktorá je počas zimy pre živorodku príliš chladná, avšak jedinci dokážu prežiť v okrajových častiach s vyššou teplotou vody, ktorá je spôsobená vypúšťaním teplej vody z blízkej uhoľnej elektrárne. Lukasová et al. (2021) porovnávali okrajové oblasti s centrálnymi, ale nenašli znížený alebo zvýšený počet aktívnejších, smelších či sociálnejších jedincov v žiadnej z lokalít. Je vhodné uvažovať, že keďže disperzia do teplejších oblastí je vynútená každoročným poklesom teplôt, tak sa neuplatňujú rovnaké závislosti ako pri disperzii nevynútenej. Jedinci totiž nemajú na výber a ak chcú prežiť, musia sa odhliadnuť od ich personalít premiestniť.

Niektoré štúdie, skúmajúce druh *Neogobius melanostomus*, však boli v snahe zameranej výskum invázných frontov úspešné. Táto sladkovodná invázna ryba, vyskytujúca sa napríklad v Azovskom, Čiernom či Kaspickom mori, je okrem svojej invázivnosti známa aj samčou starostlivosťou o oplodnené ikry. Vysoko agresívni samci v dobe ochrany ikier dokonca neprijímajú potravu, čo často vedie k ich úhynu (Meunier et al. 2009). V skúmaní súvislostí ich kolonizačného úspechu sa objavujú rôzne výsledky. Zatiaľ čo Myles-Gonzalezová et al. (2015) pozorovali na invázných frontoch oproti starším populáciám smelších a aktívnejších jedincov, Thorlacius a Brodin (2018) namiesto zvýšenej aktivity a boldness našli v novo založených populáciách jedincov asociálnych. Thorlacius, Hellström a Brodin (2015) ďalej však uvádzajú, že v ich predošlej nepublikovanej štúdií sa na invázných frontoch nachádzali smelší, aktívnejší a asociálnejší jedinci, avšak diskutujú, či je personalitné zloženie v nových populáciách výsledkom práve disperzie jedincov s týmito znakmi, alebo dispergujú jedinci rôzni, no úspešne sa rozmnožia len tí, ktorí disponujú smelosťou, aktivitou a sociálnosťou. Preto do behaviorálnych testov zaradili aj test disperznej tendencie, pričom skúmali jej koreláciu s ostatnými znakmi personalít v pôvodnej a v novo založenej populácii. Výsledky ukázali, že na invázných frontoch mali ryby zvýšenú tendenciu k disperzii, ktorá navyše korelovala s ich aktivitou v behaviorálnom teste. V starej populácii sa táto korelácia nenašla, a preto sa autori domnievajú, že predpoklady umožňujúce úspešnú disperziu nie sú tie isté ako predpoklady na úspešný rast populácie. Po úspešnej kolonizácii nového územia sa podľa nich selekciou menia vlastnosti populácie a personalitné znaky charakterizujúce úspešných dispergátorov miznú (Thorlacius, Hellström a Brodin 2015).

Výsledky štúdií zaoberajúcich sa rozdielmi personalít na hraniciach a v centrách území rozšírenia invázných druhov nie sú jednoznačné. V prípade štúdií, v ktorých sa nepreukázal rozdiel personalít medzi týmito lokalitami, však nachádzame možné dôvody negatívnych výsledkov a keďže ďalšie štúdie ukazujú významnú prevahu smelších, asociálnejších a exploračnejších jedincov v populáciách na frontoch ich rozširovania, môžeme predpokladať, že istá závislosť existuje.

## 5. Vtáky

Disperzia vtákov sa od disperzie rýb líši vo viacerých ohľadoch a tým sa odlišujú aj oblasti záujmu vedcov študujúcich túto problematiku. Kým u rýb je disperzia oboch pohlaví, s výnimkou teritoriálnych druhov, porovnateľná, u vtákov známych svojím teritoriálnym správaním prevažuje disperzia samíc (Clobert et al. 2001). Štúdie sa však nezameriavajú iba na samičiu disperziu, ale aj na samčiu. Z personalitných charakteristík sa zaoberajú hlavne agresivitou či dominanciou v rámci teritórií a exploračnou aktivitou, ktorá je podľa Verbeekovej, Boonovej a Drenta (1996) s agresivitou a dominanciou úzko spojená. Pri pozorovaní agresívnych prejavov sýkorky *Parus major* totiž zistili, že exploračne aktívnejšie sýkorky iniciovali viac konfliktov a viac konfliktov aj vyhrali. Doerr a Doerrová (2005) spájajú exploračnú aktivitu s treťou študovanou vlastnosťou, ktorou je boldness.

### 5.1 Agresivita/dominancia

Pôvodná domnienka v otázke natálnej disperzie vtákov vychádza z oedipovskej hypotézy (s anglickým názvom The Oedipus hypothesis) formulovanej Libergom a von Schantzom (1985), ktorá popisuje rozdiely v disperzii medzi pohlaviami v rôznych rozmnožovacích systémoch vtákov a cicavcov. Nerovnováhu popisuje s predpokladom, že o disperzii z veľkej časti rozhodujú rodičia, ktorí mláďatá v určitom štádiu po vyliahnutí vyhánajú z hniezda. Liberg a von Schantz (1988) v reakcii na kritiku tvrdia, že aj keď v niektorých prípadoch môže rodičovská agresivita skutočne vynútiť odchod mláďat, nemusí to platiť vždy. Keppie a Towersová (1992) otestovali túto hypotézu na promiskuitne sa rozmnožujúcom jariabkovi druhu *Dendragapus canadensis*. Experiment pozostával z jednej kontrolnej lokality, kde neboli vykonané žiadne úpravy a jednej experimentálnej lokality, z ktorej boli, po dosiahnutí trojtýždňového veku mláďat, odobrané všetky dospelé vtáky rovnakého druhu. Ukázalo sa, že v oboch lokalitách dochádzalo k vyleteniu z hniezda v podobnom čase a disperzné vzdialenosti boli porovnateľné. Autori preto zavrhnú hypotézu rodičmi vynútenej disperzie, pretože mladé vtáky opúšťali materské územie v rovnakej miere aj pri absencii rodičov, či iných dospelých jedincov. Aj Nilsson a Smith (1985) pozorovali, že mláďatá druhu *Parus palustris* neboli z hniezda vyhánané, a to ani po odchode väčšiny ostatných mláďat. Navyše sa stále dožadovali potravy, ktorú im rodičia ochotne poskytl. Prišli aj na to, že jedinci, ktorí sa osamostatnili skôr, boli ťažší a mali dlhšie krídla a dlhší behák, čo sú podľa autora známe znaky dominantnejších jedincov. Výskum sa preto z rodičovskej agresivity presmeroval na agresivitu individuálnu alebo súrodeneckú.

Existujú minimálne dve hypotézy popisujúce disperziu na základe agresivity či dominancie. Prvá, ktorú formuloval Christian (1970), predpokladá vytlačanie submisívnejších jedincov dominantnými súrodencami, ktorí preferujú zotrvanie v mieste narodenia kvôli vysokému riziku, ktoré so sebou disperzia nesie. Druhá hypotéza vraví, že ak však benefity skoršej disperzie prevyšujú nad benefitmi zotrvania, dominantní jedinci, ktorí majú často v kompetícii o potravu navrch oproti submisívnejším, by

mali vďaka lepšej kondícii odchádzať skôr, aby mohli včas zabojovať o voľné teritórium. Zároveň predpokladá aj prekonávanie menších vzdialeností dominantnými jedincami, kvôli narastajúcim nákladom disperzie s jej vzdialenosťou (Ellsworth a Belthoff 1999). Ellsworth a Belthoff (1999) túto hypotézu testovali a sčasti potvrdili na sove *Otus kennicottii*, ktorá má pôvod v Severnej a Strednej Amerike a je známa biparentálnou starostlivosťou o mláďatá. Autori sa zamerali na sociálnu hierarchiu medzi súrodencami a poradie vyletenia z hniezda. Zistili, že tak ako predpokladali, v šiestich zo siedmich rodín opustili hniezdo najskôr najdominantnejší jedinci a v piatich sa osamostatnili ako poslední tí najsubmisívnejší. V štyroch rodinách bolo poradie odchodu zhodné s poradím sociálnej hierarchie súrodencov. Avšak nenašlo sa spojenie poradia v sociálnej hierarchii a vzdialenosti disperzie.

Duckworthová (2006a; 2006b) sa zamerala na výskum druhu *Sialia mexicana*. Salašník hájový je monogamný druh hniezdiaci v dutinách stromov alebo vo vtačích búdkach vytvorených ľuďmi. Jedinci tohto druhu nie sú schopní vyhlíbiť si vlastné dutiny, a preto sú odkázaní na tie, ktoré sú už v prírode vytvorené. Limitujúce zdroje vedú k vysokej vnútrodruhovej a medzidruhovej kompetícii, a to s druhmi iných vtákov, ktoré sú takisto závislé na existujúcich dutinách. V rámci vnútrodruhovej kompetície ukázala Duckworthová (2006a; 2006b), že agresívnejší jedinci si boli schopní vybojovať teritórium s vyšším počtom vtáčích búdok. Táto vysoká snaha bola však pomerne prekvapivá, pretože väčšie teritórium samcom nezvýšilo fitness v podobe početnejšieho potomstva, naopak jeho obhajoba bola natoľko náročná, až sa prejavila v podobe zníženej starostlivosti o mláďatá s výsledkom ich vyššej mortality. Pri pozorovaní dvoch typov biotopov, jedného otvorenejšieho s väčšou hustotou vtáčích búdok a druhého uzavretejšieho s nižším počtom búdok, sa zistilo, že agresívnejšie jedince často uprednostnili otvorenejšie teritórium, v ktorých mali k dispozícii viac vtáčích búdok. Táto preferencia sa vyskytovala aj u dominantných jedincov s kratšími chvostami a behákmi, čo ich v otvorenom biotope oproti väčším jedincom znevýhodňovalo, zatiaľ čo jedinci s podobnou morfológiou tela žijúci v uzavretom biotope s množstvom stromov sa rozmnožovali úspešnejšie (Duckworth 2006b). Nie je jasné, ako sa táto na pohľad nevýhodná stratégia v populácii udržiava, ale je očividné, že agresivita a dominancia hrá v obsadzovaní teritórií, a tým aj v natálnej disperzii, veľkú rolu.

V inej štúdii sa Duckworthová a Badyaev (2007) zamerali okrem salašníka hájového aj na salašníka horského (*Sialia currucoides*). Rozšírenie oboch druhov bolo v minulosti v Amerike negatívne ovplyvnené rozsiahlou ťažbou dreva, no vďaka programom zameriavajúcim sa na ich reintrodukcii sa vystavalo množstvo vtáčích búdok, v ktorých sa salašníci úspešne usadili. Salašník horský bol v kolonizácii rýchlejší, avšak salašník hájový ho ako agresívnejší druh postupne vytlačal z obsadeného územia, čo Duckworthová a Badyaev (2007) využili ako prírodný experiment a porovnali personalitu jedincov salašníka hájového na okraji expanzie s personalitou jedincov na skoršie obsadených územiach. Jedinci osídľujúci nové územia, interagujúci s horským druhom, boli agresívnejší ako jedinci žijúci v centre populácie, kde horský druh prítomný už nebol. Agresivita v nových populáciách sa

s rokmi po obsadení znižovala. Autori interpretujú tieto výsledky ako kolonizáciu nových území agresívnejšími jedincami, avšak je možné, že zvýšená miera agresivity bola len dôsledkom medzidruhovej kompetície. V ďalšej štúdií Duckworthová (2008) ale ukazuje, že pôvodná interpretácia výsledkov môže byť správna. Autorka umiestnila nové vtačie búdky na územia, ktoré predtým salašníci hájoví neobývali a porovnávala jedincov, ktorí tieto búdky obsadili s jedincami v starších dlhodobo existujúcich populáciách. Nie len že boli v nových populáciách samci aj samice signifikantne agresívnejšie ako samci a samice v starých populáciách, ale dokonca boli všetci jedinci obývajúci nové vtačie búdky klasifikovaní v behaviorálnom teste agresivity do kategórie agresívni, zatiaľ čo v starých populáciách bolo 38% jedincov klasifikovaných ako neagresívni.

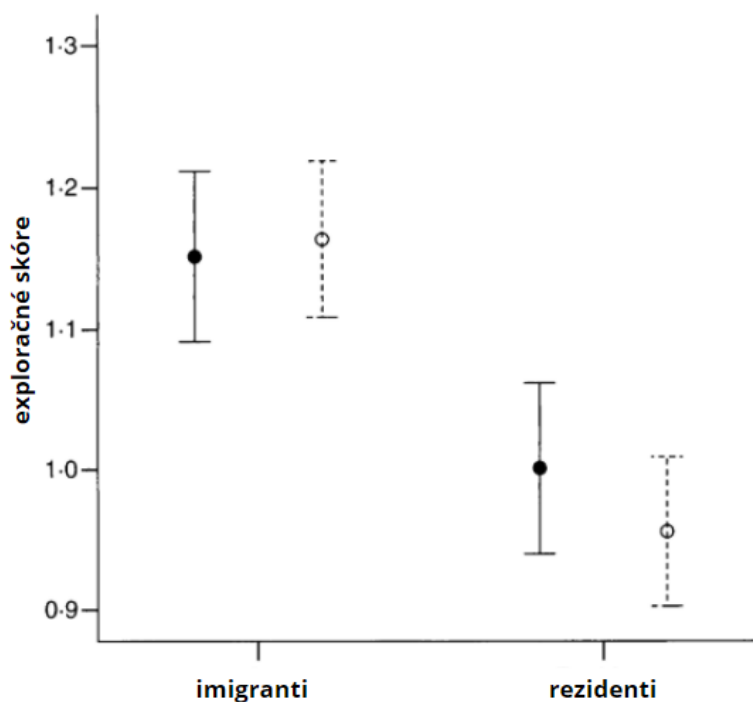
V spomenutých štúdiách sa jednoznačne ukazuje závislosť disperzie na miere agresivity a dominancie jedincov s prevahou disperzie dominantnejších vtákov. Avšak rovnako ako aj pri ostatných personalitných znakoch, ani agresivita nie je samostatná vlastnosť nezávislá na iných vlastnostiach. Už Duckworthová (2008) pozorovala, že agresívnejší jedinci zdieľali hranicu teritória so svojimi príbuznými zriedkavejšie ako menej agresívni jedinci. Aguillonová et al. (2015) sa vo svojej štúdií so salašníkami druhu *Sialia mexicana*, ktorá trvala jedenásť rokov, zamerali priamo na príbuzenské vzťahy a vzdialenosti medzi príbuznými. Samci, ktorí sa osamostatnili od svojich rodičov sa usadili bližšie k miestu narodenia, ak sa v blízkosti nenachádzal žiaden príbuzný. Ak však nejaký príbuzný prítomný bol, odchádzali jedinci ďalej, pričom táto vzdialenosť bola pozitívne korelovaná s agresivitou jedinca aj agresivitou jeho príbuzného. Tieto výsledky ukazujú, že agresívnejší jedinci sú voči sebe málo tolerantní a preferujú väčší odstup od členov svojej rodiny, z čoho môžeme predpokladať istú spojitosť agresivity so sociabilitou.

## 5.2 Exploračná aktivita

Nilssonová et al. (2010) študovali exploračnú a všeobecnú aktivitu na sýkorke druhu *Cyanistes caeruleus*. Sýkorka belasá je v Európe hojne rozšírený monogamný druh s čiastočnou migráciou. Väčšina jedincov tohto druhu pred zimou nemigruje, avšak v populáciách obývajúcich severnejšie časti Európy sa nájdu aj jedinci, ktorí sa na zimu presúvajú do južnejších oblastí (Heldbjerg a Karlsson 1997). V štúdií skúmajúcej rozdiely medzi jedincami s rozdielnymi stratégiami sa porovnávala miera aktivity a exploračného chovania migrujúcich jedincov a jedincov zotrvávajúcich vo svojich teritóriách. Pri určovaní miery exploračnej aktivity sa bral do úvahy čas, za ktorý testovaný jedinec pristúpil k neznámemu objektu, ktorým bola plyšová hračka zavesená na bidle, čas strávený pri objekte a počet návštev bidla, na ktorom bol daný objekt umiestnený. Na základe podoby behaviorálneho testu však môžeme uvažovať, či sú hodnotené vlastnosti pomenované správne, a či namiesto exploračnej aktivity nebola meraná skôr neofóbia alebo boldness. Napriek opačným očakávaniam autorov sa ukázalo, že jedinci ktorí zvolili stratégiu migrácie pristupovali k neznámemu objektu signifikantne skôr, zatiaľ čo nemigrujúci jedinci sa k objektu často ani nepriblížili. Autori uvádzajú, že štúdie zaoberajúce sa

migrujúcimi druhmi vtákov našli opačné vzdialenosti, a preto usudzujú, že migrácia sýkorky belasej sa svojimi vlastnosťami približuje skôr natálnej disperzii.

Silné argumenty v oblasti disperzie exploračne aktívnejších jedincov priniesli Dingemanse et al. (2003) v štúdií zameranej na sýkorku veľkú (*Parus major*). Počas siedmich rokov štúdie nazbierali autori dáta o disperzných vzdialenostiach a exploračnom správaní 227 jedincov, z ktorých získali jednoznačný výsledok. Ako prvé zistili, že samice, ktorých rodičia boli v open field teste exploračne aktívnejší, dispergovali do väčších vzdialeností ako samice s rodičmi menej aktívnymi. U samcov bola závislosť podobná, avšak neukázala sa pozitívna korelácia s oboma rodičmi ale iba s otcom. Na dedičnosť exploračného chovania či tendencie dispergovať poukazujú podobne aj Korsten et al. (2013), ktorí na základe rodokmeňa dvanástich generácií sýkoriek taktiež objavili vysokú mieru dedičnosti disperzného a exploračného správania. Dingemanse et al. (2003) ďalej ukazujú, že aj miera pohybu jedincov po ich osamostatnení, ktorá je u samíc pozitívne korelovaná s exploračnou aktivitou, pozitívne koreluje so vzdialenosťou neskoršej natálnej disperzie. Posledným zistením bol rozdiel v miere exploračnej aktivity medzi jedincami žijúcimi v lokalite štúdie dlhšiu dobu a jedincami, ktorí do lokality štúdie prileteli a usadili sa v nej až neskôr. Imigranti boli totiž signifikantne exploračnejší. Takisto v podobnej štúdií, porovnávajúcej imigrantov a pôvodných obyvateľov sýkoriek veľkých, bolo exploračné skóre imigrantov, pridelené jedincom v open field teste, o 11% vyššie ako exploračné skóre rezidentov (obr. 3). Rozdiely v rámci populácie sa však neukázali. Jedinci s väčšími vzdialenosťami natálnej disperzie nevykazovali zvýšenú mieru exploračného chovania ako v predošlej štúdií, ktorú viedli Dingemanse et al. (2003). Autori však argumentujú, že zatiaľ čo predošlá štúdia bola realizovaná v oblasti v blízkosti národného parku, kde mohli vtáci dispergovať, táto štúdia bola vykonaná vo fragmentovanom, poľnohospodárskou aktivitou poznačenom lese, čo mohlo viesť k silnej selekcii proti disperzii, a tak sa rozdiely medzi jedincami zotreli (Quinn et al. 2011). Van Overveld et al. (2014) prišli na podobnú závislosť, avšak našli isté rozdiely medzi samcami a samicami. Podobne ako v predošlých štúdiách, aj v tejto štúdií dispergovali na väčšie vzdialenosti exploračne aktívnejší jedinci. Na úrovni populácie sa však táto pozitívna korelácia ukázala iba u samíc, zatiaľ čo na úrovni viacerých populácií boli z imigrantov exploračne aktívnejší iba samci. Pôvod rozdielnych výsledkov je nejasný. Autori uvažujú, že rozdiel môže byť spôsobený tým, že samice sýkoriek všeobecne dispergujú na väčšie vzdialenosti ako samci, a preto ich personalitné rozdiely vo väčších mierkach nemusia hrať rolu. Vzhľadom na to, že pri disperzii na danej lokalite sa však samice v exploračnom chovaní signifikantne líšili a navyše ich pôvod bol neznámy, ostáva otázka rozdielnych závislostí exploračného chovania a disperzie u samcov a samíc nevyriešená.



Obr. 3: Porovnanie priemerného exploračného skóre (získaného v behaviorálnom teste explorácie) sýkoriek veľkých medzi jedincami, ktorí sa nenarodili v lokalite štúdie, ale počas priebehu štúdie sa v tejto lokalite usadili (imigranti), a jedincov s pôvodom v tejto lokalite (rezidenti). Testovanie exploračného chovania prebehlo najprv na nedospelých jedincoch (plný krížok) a znova po ich dospení (prázdny krížok). Prevzaté a upravené z Quinn et al. 2011.

Zdá sa, že mieru explorácie vtákov môžeme do istej miery považovať za prediktor disperzie. Pozitívna korelácia explorácie a pravdepodobnosti či vzdialenosti disperzie sa ukazuje v rôznych typoch experimentov, či už pri pozorovaní exploračného chovania rodičov, vzdialeností disperzie samotných jedincov, alebo tiež pri sledovaní rozdielov imigrantov a stálych obyvateľov skúmanej lokality.

### 5.3 Boldness

Explorácia, tak ako aj iné osobnostné znaky, taktiež koreluje s inými vlastnosťami a tvorí tak už spomínaný behaviorálny syndróm. Exploračne aktívni jedinci majú výhodu v získavaní informácií z prostredia, avšak aktívny prieskum okolia predstavuje isté riziko. Preto títo jedinci musia byť zároveň dostatočne smelí na to, aby vyššie riziko dokázali tolerovať (Doerr a Doerr 2005).

Ako mieru smelosti brali Luna et al. (2019; 2020) strach z človeka. Štúdia sa venovala porovnávaniam jedincov kuvika *Athene cunicularia* žijúcich v meste a na vidieku. Kuvik zemný je monogamný druh s biparentálnou starostlivosťou o mláďatá, obývajúci rozsiahle územie Severnej a Južnej Ameriky (Coulombe 1971). Autorov zaujímala natálna a taktiež rozmnožovacia disperzia kuvika. Smelosť sa posudzovala testom, v ktorom sa ku jedincovi pomaly približoval človek, pričom bola meraná vzdialenosť medzi kuvikom a človekom, v ktorej jedinec už uletel. Jedinci, ktorí uleteli neskôr, čiže po dosiahnutí menšej vzdialenosti, sa považovali za smelších (takzvaný „flight initiation distance“ test). Mestskí jedinci vykazovali neprekvapivo vyššiu toleranciu voči prítomnosti človeka ako tí z vidieku.



Ukázalo sa, že smelší jedinci si zvolili miesto svojho prvého rozmnoženia ďalej od miesta narodenia ako jedinci plachší, a to bez ohľadu na to, či daný jedinec pochádzal z mestskej lokality alebo z vidieckej lokality (Luna et al. 2020). Avšak po obsadení svojho prvého teritória sa závislosť disperzie na personalite mení. Smelší jedinci ostávali svojim miestam rozmnožovania viac verní, zatiaľ čo jedinci plachí dispergovali na väčšie vzdialenosti. Táto disperzia bola však hlavne vo vidieckych oblastiach často spôsobená prítomnosťou predátorov, ktorým sa nesmelí jedinci vyhýbali viac (Luna et al. 2019). Obsadené teritórium preto pravdepodobne predstavuje zdroj, ktorý jedinci opúšťajú neochotne a len v prípade nutnosti, pričom smelí jedinci sú k nebezpečiu tolerantnejší, a preto odchádzajú zo svojich teritórií menej.

## 6. Cicavce

Personalitným prediktorom disperzie cicavcov sa hlavne v minulosti venovala veľká pozornosť. Skúmanými druhmi boli prevažne druhy hlodavcov, a keďže štúdií zameriavajúcich sa na iné skupiny cicavcov je málo, v ďalších podkapitolách sa práca orientuje práve na hlodavce. V starších štúdiách sa autori zaoberali samostatnými personalitnými znakmi a len málo či vôbec ich spájali do behaviorálnych syndrémov. Preto sú nasledujúce podkapitoly rozdelené podľa konkrétnych personalitných rysov.

### 6.1 Agresivita/dominancia

Veľké množstvo štúdií zaoberajúcich sa problematikou osobnostne podmienenej disperzie, a to nie len hlodavcov, sa odkazuje na hypotézu formulovanú Christianom (1970). Ten tvrdil, že agresivita je akýmsi mechanizmom utvárajúcim sociálnu hierarchiu zvierat žijúcich v skupine a že disperzia podriadených jedincov, vynútená agresívnym vytláčaním dominantnejšími jedincami, je pohonom pre evolúciu druhov v novo obsadených oblastiach. Svoju hypotézu podložil štúdiami, ktoré neskúmali priamo disperziu, ale pozorovali útek submisívnejších jedincov pred dominantnejšími, alebo ich vymiznutie z oblasti štúdie (Bronson 1963; Healey 1967). Po formulovaní tejto hypotézy sa viaceré štúdie pustili do jej testovania. Gerlachová (1990) ukázala, že v disperznom teste v laboratórnom prostredí, kde do klietkového systému s možnosťou disperzie preplávaním do samostatných klietok vložila vždy jeden pár myši druhu *Mus domesticus* s potomstvom, sa skutočne prejavilo vytláčanie submisívnejších jedincov tými dominantnými. V tomto prípade však šlo hlavne o agresívne prejavy dominantného otca voči samčiemu potomstvu, avšak ak otec nebol dostatočne dominantný, dochádzalo aj k prevzatiu teritória iným jedincom, teda synom. Následne sa otec buď podriadil, alebo odišiel do disperznej klietky.

Významným prínosom v skúmaní problematiky bola štúdia Fairbairnovej (1978), ktorá rozdelila disperziu na dva typy. Prvý typ, uplatňujúci sa v období rozmnožovania, kedy sú voči sebe jedinci vysoko agresívni a dominantní jedinci agresívne utláčajú submisívnejších, a druhý typ, kde je disperzia poháňaná vysoko aktívnymi jedincami. Samci druhu *Peromyscus maniculatus*, ktorí boli skrotálni mali zároveň aj vyššiu váhu a boli viac agresívni ako samci, ktorí sa nerozmnožovali. Skrotálni samci odchytení v lokalite, z ktorej boli pravidelne odobraní všetci jedinci, boli v laboratórnom teste agonistických interakcií v neutrálnej klietke klasifikovaní ako menej agresívni oproti samcom, ktorí zotrvali v pôvodnej lokalite po dobu aspoň štyroch týždňov. K podobnému záveru disperzie submisívnejších došli aj Huang, Weyová a Blumstein (2011), ktorí skúmali svišťa druhu *Marmota flaviventris* v prirodzenom prostredí, a aj keď nenašli priame spojenie sociálnej hierarchie a disperzie, ukázala sa znížená miera disperzie samcov v lepšej telesnej kondícii, ktorá pozitívne korelovala so sociálnym postavením. V inej štúdií, realizovanej v laboratórnych podmienkach, boli porovnávané dva poddruhy myši – *Mus musculus musculus* a *Mus musculus domesticus*. Po pozorovaní agonistických

prejavov samčích párov v neutrálnej klietke a určení miery dominancie, boli jedinci vložený po dvoch do prostredia disperzného testu. Disperzný test pozostával z dvoch klietok, kde mali samci svoju vlastnú podstielku, centrálnej klietky, v ktorej bola umiestnená potrava a disperznej klietky, do ktorej bolo možné sa dostať až po preplávaní nádrže s vodou. Všetci samci poddruhu *Mus musculus musculus*, ktorí boli neskôr nájdení v disperznej klietke boli v páre submisívnejší, avšak dispergujúci samci poddruhu *Mus musculus domesticus* boli z 80% dominantní. Autori diskutujú, že tendencia dominantných samcov k odchodu do disperznej klietky mohla byť spôsobená tým, že samci *M. musculus domesticus* boli exploračne aktívnejší ako samci *M. musculus musculus*, a preto nemuselo ísť o disperznú tendenciu ale len o prostú zvedavosť. Avšak sociálne postavenie s exploračnou aktivitou jedincov nekorelovalo, takže hypotéza stále nevysvetľuje, prečo bola veľká väčšina jedincov v disperznej klietke dominantných (Hiadlovská et al. 2021). Ďalšou pripomienkou k metodike disperzného testu by mohlo byť, že druh myši domovej žije v prirodzenom prostredí v skupinách s jedným dominantným samcom, viacerými samicami a potomstvom (Noyes, Barrett a Taylor 1982), zatiaľ čo disperzný test tieto podmienky nenapodobňoval. Správanie samcov teda mohlo mať inú podobu, ako by malo v prostredí mimo laboratória.

Aj medzi blízko príbuznými druhmi či poddruhmi sa môžu nachádzať výrazné rozdiely v rôznych ohľadoch ovplyvňujúcich disperziu. Zatiaľ čo v predchádzajúcej štúdií Hiadlovskej et al. (2021) pôvod rozdielných výsledkov nebol jasný, v štúdií Myersovej a Krebsa (1971) ho môžeme nachádzať v odlišných systémoch párovania či rôznej miere agresivity a tolerancie k ostatným jedincom daného druhu. V poloprirodzenom prostredí experimentu sa autori zamerali na dva druhy hrabošov – *Microtus pennsylvanicus* a *Microtus ochrogaster*. V oblasti štúdie dochádzalo k prirodzenému kolísaniu hustoty populácie, ktoré viedlo k odhaleniu odlišností v disperznom správaní týchto dvoch druhov počas populačných maxím. Zatiaľ čo agresívni jedinci *M. ochrogaster* dispergovali konzistentne s predošlými výsledkami menej aj mimo období s vysokou hustotou populácie, ale aj počas nich, agresívni hraboši *M. pennsylvanicus* počas populačných maxím dispergovali v niektorých lokalitách štúdie viac. Závislosť zvýšenej miery disperzie a agresivity jedincov *M. pennsylvanicus* síce nebola signifikantná, ale poukázala na vysoký vplyv populačnej hustoty v kontexte disperzie. Je možné, že jedinci *M. pennsylvanicus*, ktorí sa rozmnožujú promiskuitne a sú voči sebe vysoko agresívni a asociálni (Madison 1980), vysoké populačné hustoty nezvládajú tak dobre ako jedinci druhu *M. ochrogaster*, ktorí tvoria monogamné páry a majú medzi sebou skôr afiliatívne interakcie (Thomas a Birney 1979). Nižšia tolerancia k vysokým hustotám preto môže viesť k vymiznutiu dôležitosti sociálnej hierarchie v obdobiach vysokých populačných hustôt.

Istú podporu hypotézy disperzie jedincov s nižšou hranicou tolerancie k neoptimálnym podmienkam prinášajú aj Rusuová a Krackow (2005). Tí vychovávali samcov myši druhu *Mus musculus domesticus* vo fraternalných pároch, v ktorých si jedinci buď rozdelili pozície dominantného a submisívneho samca,

alebo ostali vo vzťahu priateľskom. Po dosiahnutí veku 61 dní boli, vždy jeden dominantný jedinec a jeden jedinec z priateľského páru, vložený do rezidentnej populácie troch samíc s možnosťou úniku do disperznej klietky oddelenej od rezidentnej populácie vodnou nádržou. Vo všetkých testoch si bol jeden z nich schopný obhájiť teritórium, pričom druhý jedinec sa stal podriadeným. Pri porovnaní pôvodne dominantných a pôvodne priateľských samcov sa ukázalo, že v prípade neúspechu dispergovali z neobhájeného teritória priateľskí samci signifikantne neskôr, a to aj napriek tomu, že utrpeli v dôsledku agresívnych interakcií viac zranení v porovnaní s neúspešnými dominantnými samcami. Tieto výsledky teda poukazujú na nižšiu hranicu tolerancie dominantných jedincov voči nevyhovujúcim podmienkam. V tomto prípade sa jednalo o nemožnosť obhájenia si vlastného teritória. Podobne zníženú toleranciu voči agresivite mali aj nerozmnožujúce sa agresívne samice eusociálneho rypša druhu *Heterocephalus glaber*, ktoré odchádzali od skupiny častejšie ako menej agresívne samice, pričom neboli vystavené väčšej agresii zo strany rozmnožujúcej sa kráľovnej (Toor et al. 2020).

V optimálnych podmienkach môže fungovať pravidlo, podľa ktorého dominantní jedinci vytlačajú submisívnych, pretože ich vytlačenie im prináša výhody v podobe kvalitnejšieho, či lepšieho teritória (Aliperti et al. 2021). Taktiež aj motivácia vyhnúť sa potenciálnemu riziku, ktoré so sebou disperzia nesie, je pravdepodobne vysoká (Clobert et al. 2001). V neoptimálnych podmienkach, za vyšších hustôt populácie či neschopnosti prevziať teritórium od pôvodného vlastníka teritória, je však na jedincov vyvinutý tlak opačný, motivujúci k disperzii. Vtedy záleží na prahu tolerancie jedinca k tomuto tlaku, ktorý vedie k skoršej disperzii jedincov menej tolerantných. Ako naznačujú štúdie, sú to práve jedinci dominantnejší či agresívnejší.

## 6.2 Explorácia/aktivita

Explorácia a aktivita boli v tejto práci kvôli metodickým nejasnostiam zámerné spojené do jednej podkapitoly. Vlastnosť, ktorú niektorí autori nazývajú aktivitou, merajú iní rovnakým testom, avšak dávajú jej meno explorácia. Hranica medzi týmito osobnostnými znakmi však môže byť veľmi tenká a niektorí autori dokonca počítajú so vzájomnou pozitívnou koreláciou týchto vlastností a spájajú ich do exploračno-lokomočného behaviorálneho syndrómu (Hoset et al. 2011; Merrick a Koprowski 2017).

Existenciu exploračno-lokomočného behaviorálneho syndrómu nepodporuje už v predošlej podkapitole spomenutá štúdia Fairbairnovej (1978), ktorá ukázala pozitívnu koreláciu lokomočnej aktivity s disperziou, ale negatívnu koreláciu exploračného chovania a disperzie. Exploráciu autorka spája so sociálnym postavením jedincov druhu *Peromyscus maniculatus* a tvrdí, že dominantnejší jedinci sa v nových prostrediach pohybujú sebavedomejšie a podľa jej výsledkov dispergujú menej. Exploráciu, agresivitu a neofiliu spájajú aj iní autori do behaviorálneho syndrómu s osobnostnou osou boldness, avšak často predpokladajú naopak pozitívnu koreláciu s disperziou (Holekamp 1986; Sih, Bell a Johnson 2004; Malange, Izar a Japyassú 2016). Zhodný výsledok negatívnej korelácie exploračného

chovania hrabošov *Microtus pennsylvanicus* a *Microtus ochrograster* s disperziou našli vo svojej štúdií aj Myersová a Krebs (1971), ale čo sa týka lokomočnej aktivity, pozorovali tendenciu disperzie skôr menej aktívnych jedincov. Fairbairnová (1978) však ich test aktivity kritizuje, pretože jedinci boli v teste vložený do pre nich nového a neznámeho prostredia, a preto tvrdí, že bola testom meraná namiesto lokomočnej aktivity exploračná aktivita.

S disperziou menej exploračných jedincov však mnoho štúdií a autorov nesúhlasí, a naopak tvrdia, že exploračia a aktivita sú pozitívne korelované a zvyšujú pravdepodobnosť či vzdialenosť disperzie. Holekampová (1986) sledovala bežné denné činnosti sýľov *Spermophilus beldingi*, ktorí žijú v skupinách a rozmnožujú sa promiskuitne (Sherman a Morton 1987). Keďže takmer všetci samci dispergovali, zameriavala sa na disperzné rozhodnutia samíc. Pozorovala, že filopatrické samice strávili oddychom 28% času, zatiaľ čo dispergujúce samice boli výrazne aktívnejšie, preskúmavali cudzie nory a oddychu venovali iba 3% svojho času. Hosetová et al. (2011) merali exploračnú aktivitu hraboša *Microtus oeconomus* ako počet návštev rôznych kompartmentov testovacej klietky, pričom v jednom kompartmente bola samica, v druhom samec a tretí bol prázdny. Celkový čas strávený chôdzou bol braný ako lokomočná aktivita. Aktivita a exploračia boli pozitívne korelované medzi sebou, ale taktiež aj s tendenciou dispergovať v následnom teste disperzie. Merricková a Koprowski (2017) už počítali priamo s exploračno-lokomočným behaviorálnym syndrómom meraným open field testom. Sledovaním veвериц *Tamiasciurus hudsonicus grahamensis* pomocou rádiových obojkov takisto zistili zvýšenú pravdepodobnosť ale aj väčšiu vzdialenosť disperzie aktívnejších samcov aj samíc. Cooperová et al. (2017) takisto monitorovali disperzné vzdialenosti veвериц *Tamiasciurus hudsonicus* rádiovými obojkami, avšak signifikantná tendencia aktívnejších jedincov dispergovať na väčšie vzdialenosti sa ukázala až po zohľadnení hustôt populácii v roku narodenia daného jedinca. Pri nižších hustotách aktívnejší jedinci zjavne dispergovali ďalej, zatiaľ čo pri hustotách vyšších sa táto závislosť nenašla. Na rozdiel od predošlých štúdií autori nenašli spojenie aktivity a pravdepodobnosti disperzie.

Krackow (2003) sa zamerával nie na pravdepodobnosť alebo vzdialenosť disperzie, ale na čas, za ktorý sa jedinci myši *Mus musculus musculus* rozhodnú odísť z vopred založenej skupiny štyroch samcov a štyroch samíc, pričom testovaní samci, vložený do populácie boli na rozdiel od samíc vystavení výraznej agresii. V experimente sa objavili rozdiely medzi disperznými rozhodnutiami samcov a samíc. Exploračne aktívnejší samci ušli skôr, zatiaľ čo exploračne aktívnejšie samice odchádzali signifikantne neskôr. Autor popisuje túto odlišnosť ako dôsledok rozdielnych pravdepodobností reprodukčného úspechu v rezidentných populáciách. Zatiaľ čo samec, v prítomnosti ďalších štyroch samcov, má šancu na úspech pomerne nízku, nie je až také nepravdepodobné, že sa rozmnoží samica. Preto sú samci motivovaní odchádzať z nevhodného prostredia čo najskôr, s cieľom nájsť si iné príležitosti k rozmnožovaniu. Samice sa naopak snažia zotrvať čo najdlhšie a získať čo najviac informácií o prostredí, pretože disperzia by pre nich bola príliš nákladná.

Spomenuté štúdie ukazujú jasnú spojitosť aktivity a explorácie s disperziou, a to až na pár prípadov, zväčša v podobe pozitívnej korelácie. Autori týchto štúdií kvantifikovali personalitné znaky v behaviorálnych testoch v laboratórnom prostredí. Ak však exploračnú aktivitu posudzujeme na základe pohybov v prirodzenom prostredí, môžu sa objaviť iné výsledky. Zatiaľ čo Larsen a Boutin (1994) nenašli rozdiely v početnosti či vzdialenosti exploračných výprav filopatrických a dispergujúcich veверíc *Tamiasciurus hudsonicus*, Haughlandová a Larsen (2004) pozorovali väčšiu vzdialenosť natálnej disperzie veверíc, ktorých exploračné výpravy boli dlhšie. Je dôležité spomenúť, že cieľová destinácia disperzie jedincov sa nachádzala vždy na území predtým daným jedincom preskúmaným. To však neplatilo v štúdií, ktorú vykonali Selonen a Hanski (2006) na poletuške slovenskej (*Pteromys volans*). Menej exploračne aktívni jedinci poletušky totiž dispergovali často na veľké vzdialenosti, pričom väčšinou miesto disperzie predtým nenavštívili. Explorácia v prírode má význam v získavaní čo najväčšieho množstva informácií o okolí, na základe ktorých je možné urobiť disperzné rozhodnutie. Autori sa však domnievajú, že jedinci poletušky urobia rozhodnutie dispergovať do vzdialených lokalít už dávno pred samotnou disperziou, a preto ďalšia explorácia nemá zmysel, pretože by aj tak neprinesla jedincom potrebné informácie.

Ďalším typom štúdie, ktorý bol spomenutý už v kapitole zaoberajúcej sa rybami, je porovnávanie okrajov územia výskytu inváznych druhov s jeho centrom. Eccardová et al. (2023) tento typ štúdie vykonali na druhu *Apodemus sylvaticus* a *Myodes glareolus*, o ktorom aj Schirmerová et al. (2019) zistili, že jeho exploračne aktívnejší a smelší jedinci konajú viac pohybu a majú väčšie teritória. Zatiaľ čo u *Apodemus sylvaticus* sa nenašli žiadne rozdiely v miere exploračného chovania či boldness, u jedincov druhu *Myodes glareolus* sa ukázalo, že samci z novších lokalít na hraniciach územia mali väčšiu averziu voči riziku ako samci v starších populáciách v centre územia. Je možné, že na nových územiach je na jedincov vyvinutý tlak zo strany predátorov, a preto sú opatrnejší jedinci úspešnejší ako tí, ktorí sa riziku vystavujú, v dôsledku čoho dochádza k zvýšenému počtu nasmelých jedincov v novších populáciách (Eccard et al. 2023). Je však otázka, či je tento vzťah naozaj len dôsledkom vysokej mortality smelých jedincov, alebo majú nasmelí jedinci aj vyššiu tendenciu k disperzii.

Hranica medzi aktivitou a exploračiou je nejasná a je možné, že v skutočnosti ani neexistuje. Je pravdepodobné, že sa tieto vlastnosti prekrývajú a dopĺňajú (Hoset et al. 2011). Zatiaľ čo väčšina štúdií konštatuje pozitívnu koreláciu týchto znakov s disperziou, existujú aj také, ktoré nachádzajú iné závery. Pôvod rôznych výsledkov je neznámy, avšak čo sa posúdiť dá, je rozdielny význam exploračie v laboratórnom behaviorálnom teste a exploračie v prírode, ktorá predchádza disperzii. Explorácia v prírode prináša zvieratú dôležité informácie, na základe ktorých sa zvieratá rozhoduje, no pre posúdenie exploračného chovania ako súčasti personality jedinca a prípadné spájanie s disperziou, sú vhodnejšie laboratórne behaviorálne testy.

### 6.3 Sociabilita

Už v roku 1977 prišiel Bekoff (1977) s hypotézou, podľa ktorej si jedinci, ktorí majú problém interagovať s ostatnými jedincami v skupine, nevytvoria dostatok sociálnych pút a ich obmedzená integrácia do skupiny vedie k ich disperzií. Bekoff (1977) medzi sebou porovnával druhy psových šeliem a tiež druhy hlodavcov, skúmal rozdiely v tvorbe sociálnych pút, nástup agonistických interakcií v ontogenéze a pravdepodobnosť disperzie na základe sociability jedinca. Vychádzal okrem iného aj zo štúdie skúmajúcej svišťa druhu *Marmota flaviventris*, ktorý je flexibilný čo sa týka sociálneho usporiadania. To znamená, že môže žiť buď v kolóniách zložených z jednotlivých skupín samcov a ich háremov, alebo v monogamných pároch v satelitných oblastiach mimo kolónie. Ukázalo sa, že samice, ktoré boli v teste mirror-image stimulation agresívnejšie, obývali skôr menšie územia s menším počtom samíc v hárme, alebo dokonca vedeli zredukovať hárem až do takej miery, že nakoniec žili v monogamných pároch mimo kolónie. Sociálnejšie samice naopak často žili na veľkých územiach s veľkým počtom jedincov (Svendsen 1974). Hypotézu sociálnej súdržnosti druhu *Marmota flaviventris* testovali aj Blumstein, Weyová a Tangová (2009). Tí ju svojimi výsledkami nie len že potvrdili, ale aj zdôraznili význam afiliatívnych interakcií na rozdiel od interakcií agonistických, ktoré variabilitu v disperzii nevysvetľovali. Keďže samci dispergovali od skupiny takmer vždy, sociálny základ disperzie sa prejavil hlavne u samíc. Druhom s podobnou sociálnou flexibilitou je aj africká myš *Rhodomys pumilio*, ktorá má takisto, okrem života v skupine jedného samca, viacerých samíc a potomstva, možnosť solitérneho života. Schoepfová a Schradin (2012) pozorovali, že jedinci, ktorí odišli od skupiny a presedlali na solitérny spôsob života, boli už pred disperziou viac agresívni voči rovnakému pohlaviu, viac skúmať a viac priateľskí voči opačnému pohlaviu, pričom po disperzii sa miera týchto prejavov ešte zvýraznila. Autori tvrdia, že nebolo pozorované agresívne vytlačanie jedincov dominantnejšími jedincami, ale zotrvanie v skupine mohlo viesť k potlačeniu reprodukčného úspechu niektorých jedincov. Preto sa jedinci vysoko motivovaní k rozmnožovaniu, a teda tí s vyššou náklonnosťou k opačnému pohlaviu, rozhodli opustiť skupinu.

Po testovaní disperzných rozhodnutí jedincov druhu *Mus musculus domesticus*, ktorý žije výhradne v skupinách a solitérny život nevyhľadáva, pričom samec si pre reprodukčný úspech musí obhájiť teritórium a viaceré samice, objavila Gerlachová (1998) existenciu akýchsi koalícií mladých samcov. Samci, ktorí ostávali so skupinou v centrálnej klietke disperzného testu, sa od samcov, ktorí sa rozhodli odísť do disperznej klietky oddelenej vodnou nádržou, nelíšili v čase strávenom s ostatnými členmi rodiny. Avšak mladí filopatrickí samci boli v kohorte rovnako starých bratov integrovanejší a vytvárali koalície, ktoré ich po dosiahnutí dospelosti chránili pred agresiou zo strany dominantného samca. Neintegrovaní samci boli pritom nútení opustiť skupinu. U samíc sa nenašla žiadna závislosť pravdepodobnosti odchodu do disperznej klietky na počte sociálnych vzťahov. Rovnako ani pri skúmaní hraboša *Microtus oeconomus* sa nenašla korelácia sociability jedincov s disperznými rozhodnutiami, ale zistilo sa, že sa dispergátori vystavovali väčšiemu riziku ako filopatrickí jedinci. V teste sociability si

totiž z rôznych možností často vyberali spoločnosť neznámeho samca, ktorý predstavuje pre mláďatá potenciálne riziko v podobe infanticídy (Hoset et al. 2011).

V prírode skúmal sociabilitu a disperzné rozhodnutia samíc *Clethrionomys rufocanus* Ims (1989; 1990). Laboratórne vychované samice vypustil na ostrov s rozlohou dvoch hektárov a sledoval ich neskoršie rozmiestnenie v priestore. V prvom experimente si všimol, že teritória filopatrických samíc sa prekrývali vo väčšej miere ako teritória samíc, ktoré dispergovali z ostrova preč, a to bez preferencie k príbuzným alebo nepríbuzným jedincom (Ims 1989). Preto sa rozhodol otestovať tieto výsledky v ďalšom experimente, v ktorom už sociabilitu samíc testoval v behaviorálnom teste, v ktorom pozoroval interakcie vždy dvoch samíc. Výsledky tohto experimentu potvrdzujú hypotézu zvýšenej miery disperzie asociálnych jedincov, pretože samice s asociálnejšou personalitou si obsadili signifikantne väčšie a vzdialenejšie teritória od matky, zatiaľ čo samice sociálne ostávali v jej blízkosti (Ims 1990). Pre rozšírenie poznatkov v tejto veci by bolo prospešné, ak by autor mal dáta aj o personalitách samíc, ktoré skutočne dispergovali z ostrova, preplávaním na pevninu.

Aj v rámci sociability zvierat vidíme isté rozdiely medzi rôznymi druhmi v miere jej vplyvu na disperzné rozhodnutia jedincov. Je zjavné, že u sociálnych druhov, ktorých jedinci sa môžu rozhodnúť pre solitérny spôsob života, hrá spoločnosť veľkú rolu s výsledkom osamostatnenia sa asociálnych jedincov. Ak sa však pozeráme na druhy žijúce výhradne v skupinách, kde je dôležitým faktorom v disperzii agresia dominantného samca, založenie si koalície, v ktorej sú samci v bezpečí môže predstavovať istú výhodu. Disperzia je však vedená skôr agresivitou a neschopnosťou ubrániť sa pred tlakom vyvinutým zo strany dominantného samca, ako tým, že je jedinec asociálny.



## 7. Diskusia

Téma personalitných prediktorov disperzie je značne komplexná, pretože v literatúre, ktorá sa touto témou zaoberá sa objavuje pomerne veľký počet druhov s odlišnými spôsobmi života. V rámci každého druhu sú navyše analyzované rôzne osobnostné charakteristiky a rôzne typy disperzie. Preto je tvorba jednoduchého a celkovo platného súhrnu náročná úloha. Diskusia sa preto zameriava na prehľadné a kontextualizované zhrnutie niektorých všeobecnejších poznatkov, na ktoré som počas spracúvania tejto témy narazila.

Disperzia tvorí dôležitú časť života živočíchov s rôznymi dôsledkami v prežívaní jedincov, v prípadnej expanzii a evolúcii druhov (Clobert et al. 2001). Jej celkové porozumenie je však kvôli nespočetnému množstvu faktorov, ktoré ju ovplyvňujú, ťažko dosiahnuteľným cieľom, ktorému sa venuje veľké množstvo vedcov. Aj keď záujem zúžime len na jeden konkrétny prediktor disperzie, stále nie je výskum jednoduchý a závislosti sa líšia od druhu k druhu, od situácie k situácii. Preto sa aj vo výskume personalitných prediktorov disperzie vyskytuje množstvo rôznych typov štúdií.

Niektorí autori sa zamerali na medzidruhové rozdiely v správaní pohyblivejších a menej pohyblivých druhov. Ukazuje sa, že úspešnosť invázných druhov či druhov nútených k pravidelným presunom v efemérnych prostrediach, je u rýb podmienená určitou smelosťou a exploračnou aktivitou, ktorá je v presunoch cez neznáme a nové prostredia nevyhnutná a u pohyblivejších druhov výraznejšia (Rehage a Sih 2004; Hoch et al. 2019). Personalitou sa však myslia skôr vnútrodruhové individuálne rozdiely medzi jedincami (Réale et al. 2007).

### 7.1 Sociálna hierarchia

Vo vnútrodruhových vzťahoch niektorých druhov sú významným činiteľom rodičia, pretože práve oni sú úplne prvými subjektami, s ktorými sa jedinec vo svojom živote stretne. To samozrejme neplatí vždy. Hlavne ryby často rodičovskú starostlivosť nemajú, a preto svojich rodičov počas života ani nestretnú. Čo sa týka vtákov a cicavcov, rodičovská starostlivosť je bežná, a preto je vplyv rodičov na rozhodnutia jedinca prítomný (Balshine 2012). Zatiaľ čo vtáčí rodičia zrejme svoje mláďatá z hniezda nevyháňajú a vzorne sa o nich starajú, aj keď je ich osamostatnenie oneskorené (Nilsson a Smith 1985; Keppie a Towers 1992), v rodinách hlodavcov sú hlavne samci po dosiahnutí určitého veku, v dôsledku samčej kompetície o samice, vystavení agresii zo strany dominantného samca a často nútení k opusteniu skupiny (Gerlach 1990; 1998). V oboch prípadoch, a takisto aj u teritoriálnych druhov rýb, však ďalej dochádza aj k vnútrodruhovým stretom s jedincami inými ako s rodičmi, či už súrodencami, alebo nepríbuznými. V takýchto interakciách je dôležitá sociálna hierarchia a agonistické prejavy, ktorými sa jedinci v disperzných rozhodnutiach vzájomne ovplyvňujú.

V kontexte súrodeneckých či iných vnútrodruhových interakcií sa objavujú medzi taxónmi rozdiely. U vtákov sa prejavuje skoršia natálna disperzia dominantnejších jedincov, u teritoriálnych rýb a hlodavcov je to však naopak. Pôvod týchto rozdielov môžeme hľadať v rozdielnych mierach rizika disperzie. Disperzia môže nepochybne prinášať určité výhody, a ak je prínos disperzie vyšší ako jej riziko a náklady, je pre jedincov výhodné dispergovať. To sa uplatňuje u vtákov, pre ktorých disperzia nie je taká nákladná a pohyb na veľké vzdialenosti je možný (Klarevas-Irby, Wikelski a Farine 2021). Je preto v záujme mláďat rýchlo dospieť a vyletieť z hniezda čo najskôr, pre obsadenie čo najvhodnejšieho teritória. V kompetícii o jedlo majú výhodu dominantnejšie mláďatá, čo vedie k ich rýchlejšiemu dozretiu a skoršiemu osamostatneniu sa oproti jedincom submisívnejším (Ellsworth a Belthoff 1999). Pre hlodavce a teritoriálne ryby však predstavuje disperzia obrovské riziko spojené s vysokou mortalitou (Bonte et al. 2012), a tak majú jedinci veľkú motiváciu zotrvať v miestach svojho narodenia a tomuto riziku sa nevystavovať. Preto u nich dochádza k opačnému vzťahu ako u vtákov, a to k vytlačaniu submisívnejších jedincov tými dominantnejšími (Fairbairn 1978; Taborsky 1985; Schradin a Lamprecht 2002; Grabowska et al. 2019). Je však otázka, či ide skutočne o útek pred agresívnymi prejavmi dominantnejších jedincov, alebo sa s vedomím neschopnosti rozmnožiť sa v nevyhovujúcom prostredí a s víziou lepšieho reprodukčného úspechu, jedinec dobrovoľne rozhodne opustiť svoju skupinu. Je možné, že ide o spojenie oboch týchto faktorov. Čo sa týka agresivity a dominancie, je naprieč taxónmi zhodná jedná závislosť, a to úspešnejšie obhajovanie kvalitnejších teritórií dominantnejšími jedincami (Schradin a Lamprecht 2002; Duckworth 2006b; Coates, Hale a Morrongiello 2019; Aliperti et al. 2021).

## 7.2 Exploračno-lokomočný behaviorálny syndróm

Vo všetkých troch taxónoch uvedených v tejto práci sa objavuje existencia takzvaného exploračno-lokomočného behaviorálneho syndrómu, ktorý môže predikovať disperziu jedincov. Jedinci, ktorí sú zvedavejší a ochotnejší objavovať nové prostredia, sú zároveň aj jedincami všeobecne aktívnejšími, čo sú dobré predpoklady k prekonávaniu prekážok počas disperzie. Zdá sa, že disperzia nie je vedená len nedobrovoľným odchodom submisívnejších jedincov, ale aj jedincami, ktorí síce dispergovať nemusia, ale sú natoľko aktívni, že sa rozhodnú opustiť svoju pôvodnú lokalitu sami (Holekamp 1986; Dingemanse et al. 2003; Quinn et al. 2011; Rasmussen a Belk 2012; Závorka et al. 2015; Merrick a Koprowski 2017). Existujú však aj štúdie, ktoré s exploračno-lokomočným prediktorom disperzie nesúhlasia. Napríklad Fairbairnová (1978) spája exploračnú aktivitu so sociálnym postavením. Vo výsledkoch svojej štúdie totiž ukázala, že zníženú mieru disperzie neprejavovali len dominantní samci, ale aj exploračne aktívni samci. Preto zavrhuje hypotézu, ktorá hovorí, že exploračnejší jedinci majú vyššiu tendenciu k odchodu do neznámeho prostredia a navrhuje novú hypotézu. Tá tvrdí, že je pohyb samcov *Peromyscus maniculatus* v neznámom prostredí spojený s ich sociálnym postavením, pričom dominantní samci sú v novom prostredí sebavedomejší. Istú podporu

tejto hypotézy priniesli aj Myersová a Krebs (1971), ktorí taktiež pozorovali zníženú mieru disperzie exploračne aktívnych jedincov.

### **7.3 Boldness**

S exploračným chovaním je úzko spojená aj takzvaná neofília (záujem o nové premety či situácie) alebo ochota riskovať, kde sa znova ukazuje výraznejšia disperzia smelších jedincov, a to ako u rýb, tak aj u vtákov a hlodavcov (Fraser et al. 2001; Hoset et al. 2011; Edelsparre, McLaughlin a Rodríguez 2013; Luna et al. 2020). Avšak je potrebné rozlišovať natálnu disperziu od rozmnožovacej či vynútenej. Zatiaľ čo v rámci natálnej disperzie je disperzia vedená smelšími jedincami, po úspešnom obsadení teritória dochádza k opačnej závislosti. Ako ukazujú Luna et al. (2019), takzvaná fidelita, čiže vernosť svojmu teritóriu, je vyššia u smelších jedincov, čo naznačuje, že smelí jedinci sú síce po dospeť ochotnejší dispergovať ďalej, ale po obsadení svojho teritória už opúšťajú svoje vybojované teritória zriedkavo, a to iba v prípade nutnosti.

### **7.4 Sociabilita**

Pri spájaní personalitných znakov rýb do behaviorálnych syndrémov sa ukázalo, že môže byť v disperzii niektorých druhov, skôr ako exploračia, aktivita a boldness, dôležitejšia sociabilita (Cote et al. 2010). Sociabilita nepochybne hrá v disperzných rozhodnutiach veľkú rolu, hlavne u druhov rýb žijúcich v krdľoch (Cote et al. 2010; 2011), hlodavcov s možnosťou výberu medzi solitérnym životom a životom v skupine (Blumstein, Wey a Tang 2009; Schoepf a Schradin 2012), ale do istej miery aj u vtákov (Aguillon et al. 2015). Asociálnejším jedincom a jedincom, ktorí v skupine nie sú dostatočne integrovaní, život v tejto skupine nevyhovuje a preto dispergujú vo väčšej miere, pričom však nezáleží len na spoločenskosti daného dispergujúceho jedinca, ale aj na sociálnom kontexte, a teda sociabilite ostatných jedincov v skupine (Fogarty, Cote a Sih 2011; Aguillon et al. 2015). Zdá sa, že integrita skupiny je pri vysokom počte asociálnych jedincov narušená, čo vedie všeobecne k zvýšenej miere disperzie.

### **7.5 Personalita jedincov invázných druhov**

Všetky vyššie spomenuté vlastnosti podporujúce disperziu sa spájajú u invázných druhov, ktoré sú v disperzii a expanzií svojho územia mimoriadne úspešní. Tak ako u rýb, aj u vtákov sú jedinci žijúci v populáciách na okrajoch expanzie územia smelší, aktívnejší a asociálnejší (Duckworth a Badyaev 2007; Myles-Gonzalez et al. 2015; Thorlacius, Hellström a Brodin 2015; Thorlacius a Brodin 2018), čo sa zhoduje s výsledkami predošlých štúdií. V štúdiu zaoberajúcej sa hlodavcami druhov *Apodemus sylvaticus* a *Myodes glareolus* sa však rozdiely medzi populáciami na hraniciach a v centre územia buď nenašli, alebo boli opačné (Eccard et al. 2023). Je nejasné, prečo mali jedinci na hraniciach väčšiu

averziu voči riziku, ale je možné, že je to znova spojené s vysokým rizikom disperzie hlodavcov, a práve nesmelí jedinci boli voči hrozbám lepšie chránení a prežili.

## 7.6 Vynútená disperzia

Všetky uvedené závislosti platili s výchytkami v takzvanej nevynútenej disperzii, ktorá prebieha v relatívne optimálnych podmienkach a nie je spôsobená vonkajšími abiotickými alebo biotickými faktormi. Ak sa však zvierca ocitne v prostredí nevyhovujúcom pre jeho život, vtedy je reč o takzvanej vynútenej disperzii. Ukazuje sa, že pri vynútenej disperzii dochádza k narušeniu či obráteniu závislostí, ktoré platili v disperzii nevynútenej.

Disperzia môže byť vynútená napríklad v prítomnosti predátora, kedy sa personalitné rozdiely dispergátorov a rezidentov u rýb *Gambusia affinis* zmývajú. Zdá sa, že smelšie ryby volia stratégiu úteku a plachšie stratégiu ukrytia (Cote et al. 2013). Ďalším nevhodným prostredím pre ryby je periodicky vysychajúci vodný tok, kde namiesto toho, aby disperziu viedli smelí jedinci, si títo jedinci chránia vzácny zdroj permanentných jazierok a nútia k odchodu jedincov, ktorí sa do rizika púšťajú menej ochotne (Coates, Hale a Morrongiello 2019). Častým problémom v živote zvierat je aj vysoká hustota populácie či neschopnosť prevziať si už obsadené teritórium. V takomto prípade sa zdá, ako bolo pozorované u hlodavcov, že v disperzných rozhodnutiach hrá úlohu hranica tolerancie jedinca voči danému problému. Jedinci s nižšou toleranciou, a teda jedinci asociálnejší a voči ostatným jedincom agresívnejší, odchádzajú z nevhodného prostredia najskôr (Myers a Krebs 1971). Pri neschopnosti samcov prevziať už obsadené teritórium odchádzajú skôr dominantnejší jedinci, ktorí majú o vlastné teritórium veľký záujem a nedokážu tolerovať iného dominantného samca (Rusu a Krackow 2005).

## 8. Záver

Rozhodnutie jedinca, či dispergovať, a do akej vzdialenosti dispergovať, jednoznačne nie je jednoduchá záležitosť podmienená malým množstvom faktorov. Keď sa zo všetkých prediktorov disperzie zameriame len na tie personalitné, stále objavujeme veľké množstvo nezhôd a výnimiek, nie len naprieč taxónmi, ale aj v rámci jednotlivých taxónov. Aj druhy blízko príbuzné sa môžu výrazne líšiť vo svojich vlastnostiach a sociálnom usporiadaní, čo môže viesť k odlišným vzťahom a zákonitostiam. V optimálnych podmienkach však môžeme nachádzať isté tendencie k disperzii u jedincov s určitými personalitnými rysmi. Zdá sa, že existuje viacero dôvodov, pre ktoré zvieratá dispergujú, no štúdie uvedené v tejto práci naznačujú tri hlavné dôvody – disperziu z dôvodu vytlačenia dominantnými jedincami v skorších fázach života, dobrovoľnú disperziu založenú na personalite a vynútenú disperziu spôsobenú nevyhovujúcimi podmienkami.

Disperzia je hlavne na počiatku života ovplyvnená interakciami s rodičmi a súrodencami. Submisívni jedinci hlodavcov a teritoriálnych rýb často nemajú na výber a sú nútení, v dôsledku agresie zo strany rodičov a súrodencov, proti svojej vôli dispergovať. U vtákov k vyhánaniu mláďat z teritória zväčša nedochádza a platí u nich opačná závislosť, a to skoršia disperzia dominantnejších jedincov, ktorí majú veľkú motiváciu k obhájeniu si čo najlepších teritórií. K disperzii však nedochádza len v prípade nutnosti, čiže z donútenia inými jedincami, alebo z nutnosti obsadiť si teritórium. Zdá sa, že jedinci všetkých uvedených taxónov dispergujú aj dobrovoľne, buď z väčšej vrodenej tendencie k explorácii, alebo k aktivite. Ďalším dôvodom dobrovoľnej disperzie je aj nízka sociabilita jedincov, uplatňujúca sa hlavne u druhov rýb, vtákov a hlodavcov, ktoré majú možnosť výberu medzi solitárnym spôsobom života a životom v skupine. Ak už je dôvod disperzie akýkoľvek, v každom prípade musí byť daný dispergujúci jedinec dostatočne smelý na to, aby sa k disperzii odhodlal. Jednotlivé personalitné rysy sa medzi sebou dopĺňajú a neplatí, že sa v disperzii uplatňujú vždy všetky naraz. Napríklad, ak by bol jedinec vysoko asociálny, mohol by byť dostatočne motivovaný k disperzii, a to aj napriek tomu, že by jeho všeobecná aktivita bola nízka.

Akonáhle sa však do vzťahov zapoja vonkajšie faktory znižujúce kvalitu prostredia vedúce k vynútenej disperzii, závislosti platiace v optimálnych podmienkach sa narušia, alebo sa dokonca obrátia. Ak je prostredie narušené, smelí jedinci nedispergujú, ale snažia sa o obsadenie čo najstálejších lokalít. Ak je v prostredí prítomný predátor, nedochádza k disperzii iba aktívnych jedincov, ale aj neaktívnych jedincov, ktorí sa predátorovi snažia uniknúť. Príkladov by mohlo byť mnoho, no jedno je jasné. Správanie zvierat pri vynútenej disperzii je veľmi nepredvídateľné a jeho interpretácia je náročná. Disperziu zvierat totiž okrem personalít ovplyvňuje aj pohlavie, sociálny systém a množstvo iných biotických a abiotických faktorov, a preto ostáva otázkou, či je generalizácia, o ktorú sa často pokúšame vôbec možná.

## Použitá literatura

AGUILLON, Stephanie M. et al., 2015. Kin aggression and resource availability influence phenotype-dependent dispersal in a passerine bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. Vol. 69, č. 4, s. 625–633. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1873-5>

ALIPERTI, Jaclyn R. et al., 2021. Bridging animal personality with space use and resource use in a free-ranging population of an asocial ground squirrel. *Animal Behaviour* [online]. Vol. 180, s. 291–306. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.07.019>

BALSHINE, Sigal, 2012. Patterns of parental care in vertebrates. V : ROYLE, Nick J., SMISETH, Per T. a KÖLLIKER, Mathias (ed.), *The evolution of parental care*, s. 62–80. ed. 1. Oxford : Oxford University Press. ISBN 978-0-19-969258-3.

BEGON, Michael, TOWNSEND, Colin R. a HARPER, John L., 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. ed. 4. Malden : Blackwell Publishing. ISBN 978-1-4051-1117-1.

BEKOFF, Marc, 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. *The American Naturalist* [online]. Vol. 111, č. 980, s. 715–732. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/2460326>

BLUMSTEIN, Daniel T., WEY, Tina W. a TANG, Karisa, 2009. A test of the social cohesion hypothesis: Interactive female marmots remain at home. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 276, č. 1669, s. 3007–3012. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0703>

BONTE, Dries et al., 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews* [online]. Vol. 87, č. 2, s. 290–312. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>

BOWLER, Diana E. a BENTON, Tim G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* [online]. Vol. 80, č. 2, s. 205–225. Cit z : <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>

BRONSON, F. H., 1963. Some correlates of interaction rate in natural populations of woodchucks. *Ecology* [online]. Vol. 44, č. 4, s. 637–643. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1933009>

CLOBERT, Jean et al., 2001. *Dispersal*. Oxford : Oxford University Press. ISBN 0-19-850659-7.

COATES, William D., HALE, Robin a MORRONGIELLO, John R., 2019. Dispersal decisions and personality in a freshwater fish. *Animal Behaviour* [online]. Vol. 157, s. 209–218. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.07.012>

COOPER, Eve B. et al., 2017. Personality is correlated with natal dispersal in North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behaviour* [online]. Vol. 154, č. 9–10, s. 939–961. Cit z : <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003450>

COTE, Julien, CLOBERT, J., et al., 2010. Personality-dependent dispersal: Characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the*

*Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 365, č. 1560, s. 4065–4076. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0176>

COTE, Julien, FOGARTY, Sean, et al., 2010. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 277, č. 1687, s. 1571–1579. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2128>

COTE, Julien et al., 2011. Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish: Group composition matters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 278, č. 1712, s. 1670–1678. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1892>

COTE, Julien et al., 2013. Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 280, č. 1773. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2349>

COULOMBE, Harry N., 1971. Behavior and population ecology of the burrowing owl, *Speotyto cunicularia*, in the Imperial Valley of California. *The Condor, Summer* [online]. Vol. 73, č. 2, s. 162–176. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1365837>

DIGMAN, John M., 1990. Personality structure: Emergence of the five-factor model. *Annual review of psychology* [online]. Vol. 41, č. 1, s. 417–440. Cit z : <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.41.020190.002221>

DINGEMANSE, Niels J. et al., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 270, č. 1516, s. 741–747. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>

DOERR, Erik D. a DOERR, Veronica A. J., 2005. Dispersal range analysis: Quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia* [online]. Vol. 142, č. 1, s. 1–10. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1707-z>

DUCKWORTH, René A. a BADIYAEV, Alexander V., 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. Vol. 104, č. 38, s. 15017–15022. Cit z : <https://doi.org/10.1073/pnas.0706174104>

DUCKWORTH, Renée A., 2006a. Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. *Behavioral Ecology* [online]. Vol. 17, č. 6, s. 1011–1019. Cit z : <https://doi.org/10.1093/beheco/arl035>

DUCKWORTH, Renée A., 2006b. Aggressive behaviour affects selection on morphology by influencing settlement patterns in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 273, č. 1595, s. 1789–1795. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/25223524>

DUCKWORTH, Renée A., 2008. Adaptive dispersal strategies and the dynamics of a range expansion. *American Naturalist* [online]. Vol. 172, č. 1. Cit z : <https://doi.org/10.1086/588289>

ECCARD, Jana A. et al., 2023. The timid invasion: behavioural adjustments and range expansion in a non-native rodent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. Vol. 290, č. 2003. Cit z : <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0823>

EDELSPARRE, Allan H., MCLAUGHLIN, Robert L. a RODRÍGUEZ, Marco A., 2013. Risk taking not foraging behavior predicts dispersal of recently emerged stream brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Ecosphere* [online]. Vol. 4, č. 6. Cit z : <https://doi.org/10.1890/ES13-00013.1>

ELLSWORTH, Ethan A. a BELTHOFF, James R., 1999. Effects of social status on the dispersal behaviour of juvenile western screech-owls. *Animal Behaviour* [online]. Vol. 57, č. 4, s. 883–892. Cit z : <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1050>

FAIRBAIRN, Daphne J., 1978. Behaviour of dispersing deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Sociobiology* [online]. Vol. 3, č. 3, s. 265–282. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4599172>

FOGARTY, Sean, COTE, Julien a SIH, Andrew, 2011. Social personality polymorphism and the spread of invasive species: A model. *American Naturalist* [online]. Vol. 177, č. 3, s. 273–287. Cit z : <https://doi.org/10.1086/658174>

FRASER, D. F. et al., 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist* [online]. Vol. 158, č. 2, s. 124–135. Cit z : <https://doi.org/10.1086/321307>

GERLACH, Gabriele, 1990. Dispersal mechanisms in a captive wild house mouse population (*Mus domesticus* Ruddy). *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. Vol. 41, č. 1–3, s. 271–277. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1990.tb00835.x>

GERLACH, Gabriele, 1998. Impact of social ties on dispersal, reproduction and dominance in fetal house mice (*Mus musculus domesticus*). *Ethology* [online]. Vol. 104, č. 6, s. 487–499. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00085.x>

GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE, 2024. *100 of the world's worst invasive alien species* [online]. Cit z : [http://www.iucngisd.org/gisd/100\\_worst.php](http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php)

GOSLING, Samuel D. a JOHN, Oliver P., 1999. Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current directions in psychological science* [online]. Vol. 8, č. 3, s. 69–75. Cit z : <https://doi.org/10.1111/1467-8721.00017>

GOSLING, Samuel D., 2001. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* [online]. Vol. 127, č. 1, s. 45–86. Cit z : <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>

GRABOWSKA, Joanna et al., 2019. The role of intraspecific competition in the dispersal of an invasive fish. *Freshwater Biology* [online]. Vol. 64, č. 5, s. 933–941. Cit z : <https://doi.org/10.1111/fwb.13275>



HARRISON, Philip M. et al., 2019. Individual differences exceed species differences in the movements of a river fish community. *Behavioral Ecology* [online]. Vol. 30, č. 5, s. 1289–1297. Cit z : <https://doi.org/10.1093/beheco/arz076>

HAUGHLAND, Diane L. a LARSEN, Karl W., 2004. Exploration correlates with settlement: Red squirrel dispersal in contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology* [online]. Vol. 73, č. 6, s. 1024–1034. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00884.x>

HEALEY, Michael C., 1967. Aggression and self-regulation of population size in deermice. *Ecology* [online]. Vol. 48, č. 3, s. 377–392. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1932673>

HELDJERG, H. a KARLSSON, L., 1997. Autumn migration of blue tit *Parus caeruleus* at Falsterbo, Sweden, 1980-94: population changes, migration patterns and recovery analysis. *Ornis Svecica* [online]. Vol. 7, č. 3–4, s. 149–167. Cit z : <https://doi.org/10.34080/os.v7.22968>

HIADLOVSKÁ, Zuzana et al., 2021. Ontogeny of social hierarchy in two European house mouse subspecies and difference in the social rank of dispersing males. *Behavioural Processes* [online]. Vol. 183. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104316>

HOCH, J. Matthew et al., 2015. Migration strategies vary in space, time, and among species in the small-fish metacommunity of the Everglades. *Copeia* [online]. Vol. 2015, č. 1, s. 157–169. Cit z : <https://doi.org/10.1643/CE-14-040>

HOCH, J. Matthew et al., 2019. The influence of personality on small fish migration and dispersal in the Everglades. *Wetlands* [online]. Vol. 39, č. 5, s. 991–1002. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01147-w>

HOLEKAMP, Kay E., 1986. Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Ecological Monographs* [online]. Vol. 56, č. 4, s. 365–391. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1942552>

HOSET, Katrine S. et al., 2011. Natal dispersal correlates with behavioral traits that are not consistent across early life stages. *Behavioral Ecology* [online]. Vol. 22, č. 1, s. 176–183. Cit z : <https://doi.org/10.1093/beheco/arq188>

HUANG, Brian, WEY, Tina W. a BLUMSTEIN, Daniel T., 2011. Correlates and consequences of dominance in a social rodent. *Ethology* [online]. Vol. 117, č. 7, s. 573–585. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01909.x>

CHRISTIAN, John J., 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution. *Science* [online]. Vol. 168, č. 3927, s. 84–90. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1728511>

IMS, Rolf Anker, 1989. Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. *Ecology* [online]. Vol. 70, č. 3, s. 607–616. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1940212>

IMS, Rolf Anker, 1990. Determinants of natal dispersal and space use in grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*: a combined field and laboratory experiment. *Oikos* [online]. Vol. 57, č. 1, s. 106–113. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/3565743>

JUNG, Carl Gustav, PLOCEK, Karel a BABKA, Petr, 2020. *Psychologické typy*. 1. Praha : Portál. ISBN 978-80-262-1654-4.

KALISTE-KORHONEN, E. a ESKOLA, S., 2000. Fighting in NIH/S male mice: consequences for behaviour in resident-intruder tests and physiological parameters. *Laboratory animals* [online]. Vol. 34, č. 2, s. 189–198. Cit z : <https://doi.org/10.1258/002367700780457626>

KEPPIE, Daniel M. a TOWERS, Julie, 1992. A test on social behavior as a cause of dispersal of spruce grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. Vol. 30, č. 5, s. 343–346. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4600697>

KLAREVAS-IRBY, James A., WIKELSKI, Martin a FARINE, Damien R., 2021. Efficient movement strategies mitigate the energetic cost of dispersal. *Ecology Letters* [online]. Vol. 24, č. 7, s. 1432–1442. Cit z : <https://doi.org/10.1111/ele.13763>

KOOLHAAS, J. M. et al., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* [online]. Vol. 23, s. 925–935. Cit z : [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)

KORSTEN, Peter et al., 2013. Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nature Communications* [online]. Vol. 4. Cit z : <https://doi.org/10.1038/ncomms3362>

KRACKOW, Sven, 2003. Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*). *Ethology* [online]. Vol. 109, č. 8, s. 671–689. Cit z : <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00913.x>

LARSEN, Karl W. a BOUTIN, Stan, 1994. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology* [online]. Vol. 75, č. 1, s. 214–223. Cit z : <https://doi.org/10.2307/1939395>

LIBERG, Olof a VON SCHANTZ, Torbjorn, 1985. Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the Oedipus hypothesis. *The American Naturalist* [online]. Vol. 126, č. 1, s. 129–135. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/2461568>

LIBERG, Olof a VON SCHANTZ, Torbjorn, 1988. The Oedipus hypothesis: a reply to Marks and Redmond. *The American Naturalist* [online]. Vol. 132, č. 1, s. 155–158. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/2461759>

LOPEZ, D. P., JUNGMAN, A. A. a REHAGE, J. S., 2012. Nonnative African jewelfish are more fit but not bolder at the invasion front: A trait comparison across an Everglades range expansion. *Biological Invasions* [online]. Vol. 14, č. 10, s. 2159–2174. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0221-1>

LUKAS, Juliane et al., 2021. Consistent behavioral syndrome across seasons in an invasive freshwater fish. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. Vol. 8. Cit z : <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.583670>

LUNA, Álvaro et al., 2019. Personality-dependent breeding dispersal in rural but not urban burrowing owls. *Scientific Reports* [online]. Vol. 9, č. 1. Cit z : <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39251-w>

LUNA, Álvaro et al., 2020. Sex, personality and conspecific density influence natal dispersal with lifetime fitness consequences in urban and rural burrowing owls. *PLoS ONE* [online]. Vol. 15, č. 2. Cit z : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226089>

MADDERN, Mark, 2016. *Hemichromis letourneuxi* (African jewelfish). *CABI Compendium* [online]. Cit z : <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.114751>

MADISON, Dale M., 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. Vol. 7, č. 1, s. 65–71. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4599306>

MALANGE, J., IZAR, P. a JAPYASSÚ, H., 2016. Personality and behavioural syndrome in *Necomys lasiurus* (Rodentia: Cricetidae): notes on dispersal and invasion processes. *Acta Ethologica* [online]. Vol. 19, č. 3, s. 189–195. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s10211-016-0238-z>

MERRICK, Melissa J. a KOPROWSKI, John L., 2017. Altered natal dispersal at the range periphery: The role of behavior, resources, and maternal condition. *Ecology and Evolution* [online]. Vol. 7, č. 1, s. 58–72. Cit z : <https://doi.org/10.1002/ece3.2612>

MEUNIER, Benjamin et al., 2009. First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research* [online]. Vol. 35, č. 4, s. 608–612. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2009.08.012>

MYERS, Judith H. a KREBS, Charles J., 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*. *Ecological Monographs* [online]. Vol. 41, č. 1, s. 53–78. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1942435>

MYLES-GONZALEZ, Emelia et al., 2015. To boldly go where no goby has gone before: Boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behavioral Ecology* [online]. Vol. 26, č. 4, s. 1083–1090. Cit z : <https://doi.org/10.1093/beheco/arv050>

NILSSON, Anna L. K. et al., 2010. Migratory and resident blue tits *Cyanistes caeruleus* differ in their reaction to a novel object. *Naturwissenschaften* [online]. Vol. 97, č. 11, s. 981–985. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0714-7>

NILSSON, Jan-Åke a SMITH, Henrik G., 1985. Early fledgling mortality and the timing of juvenile dispersal in the marsh tit *Parus palustris*. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)* [online]. Vol. 16, č. 4, s. 293–298. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/3676693>

NOYES, Robert F., BARRETT, Gary W. a TAYLOR, Douglas H., 1982. Social structure of feral house mouse (*Mus musculus L.*) populations: effects of resource partitioning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. Vol. 10, č. 3, s. 157–163. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4599477>

QUINN, John L. et al., 2011. Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology* [online]. Vol. 80, č. 5, s. 918–928. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/23017184>

RASMUSSEN, Josh E. a BELK, Mark C., 2012. Dispersal behavior correlates with personality of a North American fish. *Current Zoology* [online]. Vol. 58, č. 2, s. 260–270. Cit z : <https://academic.oup.com/cz/article/58/2/260/1804712>

RÉALE, Denis et al., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* [online]. Vol. 82, s. 291–318. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>

REHAGE, J. Schöpf a SIH, Andrew, 2004. Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness: a comparison of four *Gambusia* species. *Biological Invasions* [online]. Vol. 6, č. 3, s. 379–391. Cit z : <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000034618.93140.a5>

ROBERTS, Gilbert, 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* [online]. Vol. 51, s. 1077–1086. Cit z : <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0109>

RUSU, Alina S. a KRACKOW, Sven, 2005. Agonistic onset marks emotional changes and dispersal propensity in wild house mouse males (*Mus domesticus*). *Journal of Comparative Psychology* [online]. Vol. 119, č. 1, s. 58–66. Cit z : <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.1.58>

SELONEN, Vesa a HANSKI, Ilpo K., 2006. Habitat exploration and use in dispersing juvenile flying squirrels. *Journal of Animal Ecology* [online]. Vol. 75, č. 6, s. 1440–1449. Cit z : <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01168.x>

SHERMAN, Paul W. a MORTON, Martin L., 1987. Four months of the ground squirrel. V : TOPOFF, Howard (ed.), *The natural history reader in animal behavior*, s. 127–137 [online]. New York Chichester : West Sussex: Columbia University Press. Cit z : <https://doi.org/10.7312/topo93832-016>

SCHIRMER, Annika et al., 2019. Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. *Oecologia* [online]. Vol. 189, č. 3, s. 647–660. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04365-5>

SCHOEPF, Ivana a SCHRADIN, Carsten, 2012. Differences in social behaviour between group-living and solitary African striped mice, *Rhabdomys pumilio*. *Animal Behaviour* [online]. Vol. 84, č. 5, s. 1159–1167. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.08.019>

SCHRADIN, Carsten a LAMPRECHT, Jürg, 2002. Causes of female emigration in the group-living cichlid fish *Neolamprologus multifasciatus*. *Ethology* [online]. Vol. 108, č. 3, s. 237–248. Cit z : <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00775.x>

SIH, Andrew, BELL, Alison a JOHNSON, J. Chadwick, 2004. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* [online]. Vol. 19, č. 7, s. 372–378. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>

STELMACK, Robert M. a STALIKAS, Anastasios, 1991. Galen and the humour theory of temperament. *Personality and Individual Differences* [online]. Vol. 12, č. 3, s. 255–263. Cit z : [https://doi.org/10.1016/0191-8869\(91\)90111-N](https://doi.org/10.1016/0191-8869(91)90111-N)

SURIYAMPOLA, Piyumika S. a EASON, Perri K., 2015. Sex differences in territorial defense in a shell-breeding cichlid, *Neolamprologus multifasciatus*. *Acta Ethologica* [online]. Vol. 18, s. 59–68. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s10211-014-0182-8>

SVENDSEN, Gerald E., 1974. Behavioral and environmental factors in the spatial distribution and population dynamics of a yellow-bellied marmot population. *Ecology* [online]. Vol. 55, č. 4, s. 760–771. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/1934412>

TABORSKY, Michael, 1985. Breeder-helper conflict in a cichlid fish with broodcare helpers: an experimental analysis. *Behaviour* [online]. Vol. 95, č. 1/2, s. 45–75. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4534474>

THOMAS, Jeanette A. a BIRNEY, Elmer C., 1979. Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. Vol. 5, č. 2, s. 171–186. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4599227>

THORLACIUS, Magnus a BRODIN, Tomas, 2018. Investigating large-scale invasion patterns using small scale invasion successions-phenotypic differentiation of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) at invasion fronts. *Limnology and Oceanography* [online]. Vol. 63, č. 2, s. 702–713. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/10.2307/26628880>

THORLACIUS, Magnus, HELLSTRÖM, Gustav a BRODIN, Tomas, 2015. Behavioral dependent dispersal in the invasive round goby *Neogobius melanostomus* depends on population age. *Current Zoology* [online]. Vol. 61, č. 3, s. 529–542. Cit z : <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.3.529>

TOOR, Ilapreet et al., 2020. Aggression and motivation to disperse in eusocial naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Animal Behaviour* [online]. Vol. 168, s. 45–58. Cit z : <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.022>

TOWNSEND, Colin R., BEGON, Michael a HARPER, John L., 2003. *Essentials of ecology*. 2. Malden : Blackwell Publishing. ISBN 1-4051-0328-0.

VAN OVERVELD, Thijs et al., 2014. Seasonal- and sex-specific correlations between dispersal and exploratory behaviour in the great tit. *Oecologia* [online]. Vol. 174, č. 1, s. 109–120. Cit z : <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2762-0>

VERBEEK, Monica E. M., BOON, Anne a DRENT, Piet J., 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* [online]. Vol. 133, č. 11/12, s. 945–963. Cit z : <https://www.jstor.org/stable/4535403>

ZÁVORKA, Libor et al., 2015. Linking lab activity with growth and movement in the wild: Explaining pace-of-life in a trout stream. *Behavioral Ecology* [online]. Vol. 26, č. 3, s. 877–884. Cit z : <https://doi.org/10.1093/beheco/arv029>

ŽAMPACHOVÁ, Barbora, LANDOVÁ, Eva a FRYNTA, Daniel, 2017. Methods for measuring mammalian personalities: In which animals and how accurately can we quantify it? *Lynx* [online]. Vol. 48, s. 183–198. Cit z : <https://doi.org/10.2478/lynx-2017-0011>