

# Principy ETOLOGIE

2/0/0 Ko

# ETOLOGIE –

**vědní obor zabývající se studiem chování a životními projevy živočichů převážně v jejich přirozeném prostředí.**

**Klade důraz na druhově specifické chování, adaptivnost a evoluci, klasifikuje a porovnává druhově a mezidruhově typické způsoby reakci při sledování jejich vývoje a dílčích biologických funkcí. Studuje zejména komunikační systémy zvířat, jejich interakce v sociálních vazbách příslušných společenstev, problém intra- a interdruhové agresivity.**

Popisná (deskriptivní) x experimentální etologie

Hlavní oblasti etologie (ekoetologie, etofyziologie, neuroetologie, etoendokrinologie, etogenetika, fylogeneze a ontogeneze chování, humánní etologie /etologie člověka/)

## **Historie výzkumu chování**

**Aristoteles** (384 – 322 př.n.l.) citlivá x rozumná duše, člověk obě

Tomáš Aquinský (1225 – 1274) - třetí pojem: appetitus naturalis

D. HUME (1711 – 1757), G.L.L. BUFFON (1717 – 1788) – zvířata nejsou stroje

H.S. REIMARUS - vrozené chování k zachování jedince.

**Ch. Darwin, (J.B. Lamarck)** – evoluční teorie, ale i vývoj chování

Předchází anekdotické období – FABRE, BREHM – antropomorfismy

Oblast experimentální zoopsychologie (pol. 19. stol.)

Na zač. 20. stol. – Evropa – kauzální příčiny pozorovaných jevů chování. Kritika behaviorizmu

C.O. WHITMAN, O. HEINROTH – srovnávací fylogenetická metoda v chování zvířat – etogramy příbuzných druhů – posun chování do oblasti biologických věd.

J. v. UEXKÜLL - vztahy mezi zvířaty a prostředím. Zvířata vnímají pouze část prostředí s "klíči" (podněty pro regulaci).

Ruská fyziologická škola – I.M. SEČENOV, I.P. PAVLOV – objektivní metody zkoumání mozku a psychických projevů.

Americká srovnávací psychologie – behaviorismus (B.F.Skinner)

Bezprostřední vznik etologie

**Konrad LORENZ, Nikolaas TINBERGEN, Karl von FRISCH**

– dlouhodobá orientace na jeden druh živočicha, popis celého chování – **etogram**.

Specifita etogramu – srovnání (hlavně vrozené projevy) s morfologickými taxonomickými znaky. Rozšíření oblasti etologie – nové výklady způsobů regulace instinktivního chování. 1973 Nobelova cena (za fyziologii)

Rozvoj sociobiologie – W.D. Hamilton, J.M. Smith, E.O. Wilson (60. až 80. léta min. stol.)

Neuroetologie

Česká etologie – roztržštěná, jednotlivci

Pojem chování:

**aktivní adaptace živých systémů k měnícím se podmínkám prostředí. A. a. rozumíme komplex všech pohybových funkcí organismu.**

Odlišnosti: 1. integrační akt, účastní se celý organismus  
2. jev s mimořádnou různorodostí  
3. stálost určitých konstant – aktivní přizpůsobení

Popis chování: **1. popis schématu pohybu končetin**  
**2. opis prostřednictvím důsledku.**

Kategorizace a klasifikace etologie - nejčastější hledisko:

- a) **funkční k.** – podle funkcí, podle adaptačního významu
- b) **kauzální k.** – výsledek společných příčin nebo faktorů

Podle prostředí: **1. ve volné přírodě** – podřízení se cíli v terénu

- a) pohyb – zvyk zvířat, přizpůsobení
- b) úkryty – stany
- c) posedy pro místa s pravidelnou návštěvou
- d) dopravní prostředky – omezeně v našich podmínkách
- e) útěková vzdálenost
- f) rozlišování zvířat ve skupině – značkování v societách

Písemné záznamy, diktafon (magnetofon), video (film), moderní záznamové aparatury (telemetrie)

### **v polopřirozených podmínkách**

- zvířata v zajetí (srovnání s činností v přirozených podmínkách - pes)
- ochočená zvířata volně žijící

### **v laboratorních podmínkách – výhody**

Záznamové aparatury – podmínky užití

- a) metodika musí odpovídat zkoumanému problému
- b) metoda musí sledovat ten specifický projev
- c) nutnost kontroly podnětu
- d) opakovatelnost výsledků

Studium vrozených i naučených projevů chování – různé metodické postupy, technické prostředky (experimentální práce).

### **vlastnosti receptivních projevů**

Metody měření: I. Metody bez uplatnění učení

- a) preferenční – upřednostňovací
- b) zkoušky podnětu – reakce na p.

II. Metody předpokládající nácvik

- a) podmiňování-vhodná odpověď-odměna
- b) diskriminační-rozlišení podnětů za odměnu

### **vlastnosti reaktivních projevů**

Metody měření: I. Měření motivačních procesů

- a) měření všeobecné spontánní aktivity
- b) m. výběru – několikanásob. deprivace, výběr
- c) obstrukční m. – překonání překážky

II. Měření procesů učení

- a) bludiště
- b) Skinnerova m. – volba s odměnou
- c) metoda problému – vyřešení otevírání

III. Měření inteligenčních schopností zvířat – počet, barva, ...

**M. měření individuálních vlastností – m. habituačního testu**

**Vlivy sociální izolace a deprivace** – různé podmínky izolace zvířat (rozdílná délka) v různé fázi ontogenetického vývoje.

Podmínka: **sociální zvířata**, ne solitérní

Metoda Kašpar Hauser

- I. stupeň – vývoj od uměle oplodněného vajíčka bez kontaktu s rodiči
- II. stupeň – izolace těsně po narození
- III. stupeň – izolace od začátku činnosti příslušných orgánů

### **Studijní literatura:**

Novacký, M., Czako, M.: Základy etologie. SPN Blava 1987

Gaisler, J.: Základy etologie. SPN Praha 1988

Veselovský, Z.: Chováme se jako zvířata? Panorama Praha 1992

Lorenz K.: Základy etologie. Academia Praha 1993

Franck, D., Etologie. UK Praha 1996

Veselovský, Z.: Etologie. Biologie chování zvířat. Academia Praha 2005

Uhlenbroeková, Ch.: Život zvířat. KK Praha, 2008



III-2003



Zdeněk Veselovský

# ETOLOGIE

Biologie chování zvířat



ACADEMIA

2468



# ŽIVOT ZVÍŘAT

CHARLOTTE UHLENBROEKOVÁ



OBRAZOVÝ PRŮVODCE SVĚTEM ZVÍŘAT A JEJICH CHOVÁNÍ

KNIŽNÍ KLUB

Zdeněk Veselovský / CHOVÁME SE JAKO ZVÍŘATA?

Zdeněk Veselovský

# CHOVÁME SE JAKO ZVÍŘATA?



PANORAMA  
PRAHA

# ETOLOGIE



DIERK FRANCK

UNIVERZITA  
KARLOVA



VYDAVATELSTVÍ  
KAROLINUM

# Vrozené chování (instinktivní)

## **Dědičný základ - druhově charakteristické.**

Kromě nich – nižší úroveň vrozených mechanismů.

Alleho stupnice

1. slabě organizované odpovědi (zvířata bez nervové soust.)
2. reflexní reakce
3. kinezy - orto-, klino- nejjednodušší kineze – panožkový pohyb
4. tropizmy (taxe) – orientované odpovědi – fobotaxe, podle podnětu, podle směru
5. vlastní instinktivní chování

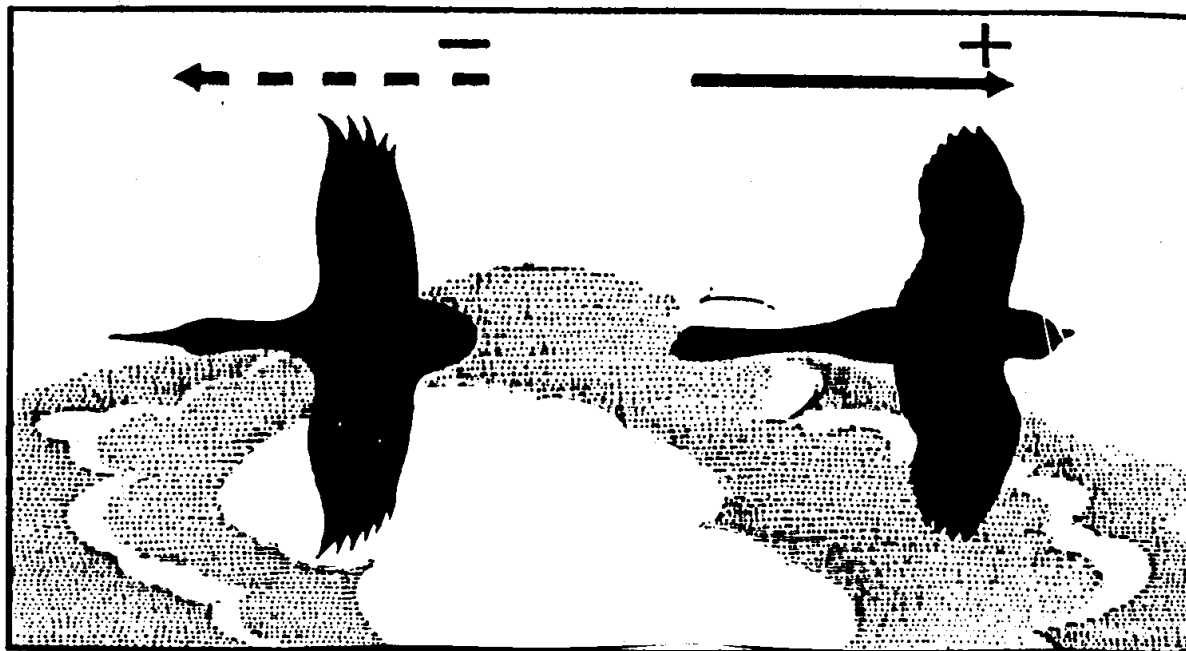
## Výzkum etologie v přirozených podmínkách → **vrozené mechanismy chování**

1. vrozený instinktivní projev je vyvolán vždy konkrétním podnětem a jeho vjemem – tzv. **podněťová situace**
2. určité složky instinktivního podnětu následují ve stejném pořadí
3. instinktivní projevy jsou druhově charakteristické

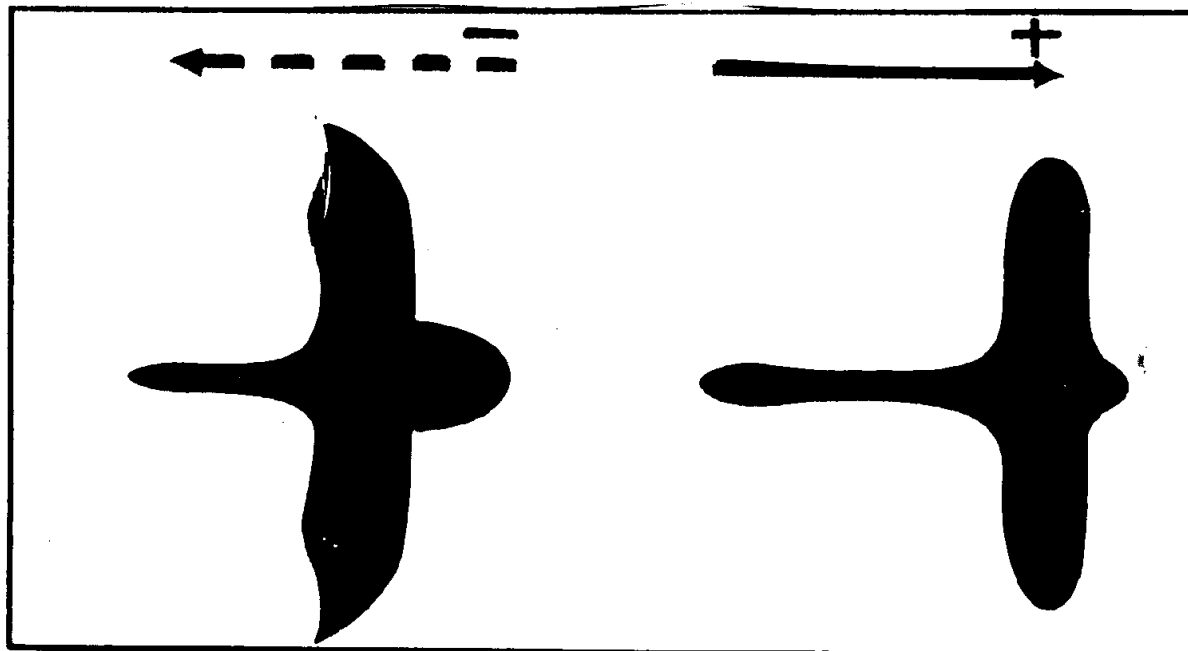
Ověřování terénních poznatků v experimentální práci:

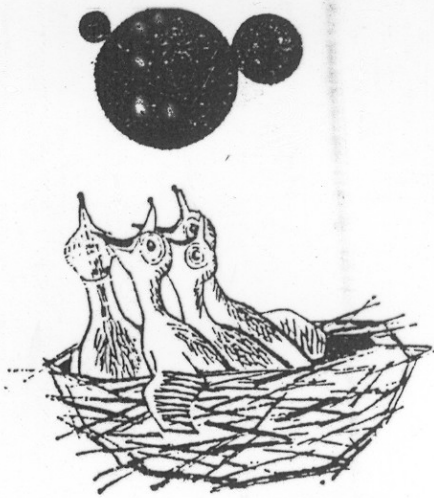
– zvíře reaguje na určité znaky – **klíče, klíčové podněty**  
(atrapy – dravci, koljuška)

Kachna,  
kormorán

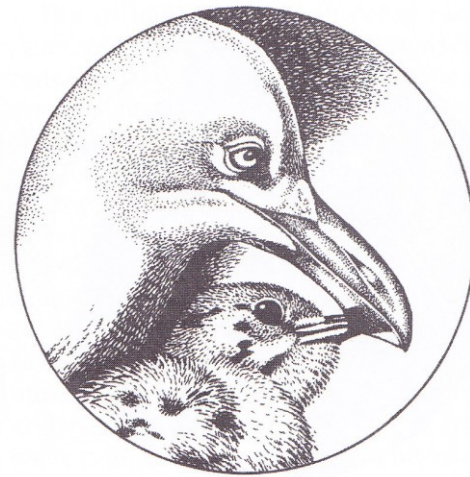


Jestřáb

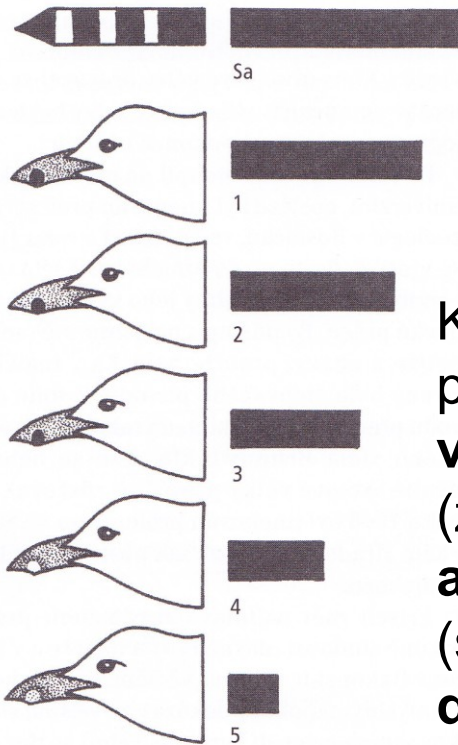




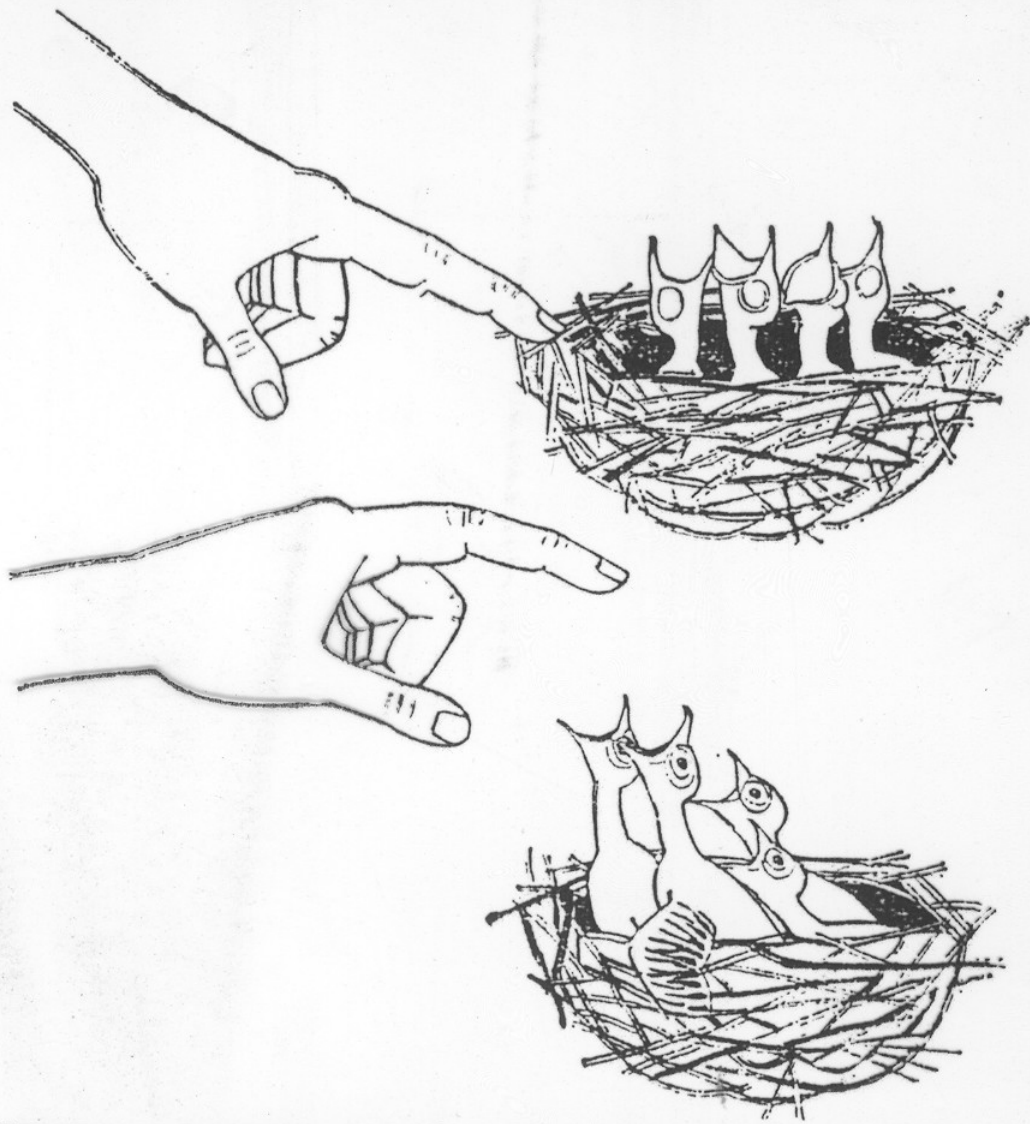
Při pokusech s mláďaty krmivých ptáků se přišlo na to, že žebrají i na atrapy, které se matce vůbec nepodobají. Ukázalo se však, že mají vrozen velikostní poměr mezi matčíným tělem a její hlavou. Na horním obrázku mláďata žebrají směrem nalevo, protože pravá „hlava“ je k tělu příliš velká. Na dolním obrázku žebrají naopak napravo, protože levá „hlava“ je v poměru k tělu příliš malá. — Podle N. Tinbergena (1965)



Obr. 10 Malá mláďata racků stříbrných (*Larus argentatus*) žebrají na rodičích potravu tak, že je klovou do jasně červené skvrny na dolní čelisti žlutého zobáku. Tinbergen (1963) na základě mnoha pokusů zjistil, že mláďata nejlépe reagují na žlutý zobák s červenou skvrnou (1), méně na žlutý zobák s černou skvrnou (2), ještě méně na zobák s modrou skvrnou (3) a nejméně na žlutý zobák s bílou (4) či žlutou skvrnou (5). Jako nejúčinnější se ukázala nadnormální atrapa (Sa) – prostá tyčinka červeně a bíle proužkovaná, které mláďata dávala přednost i před normálně zbarveným zobákem



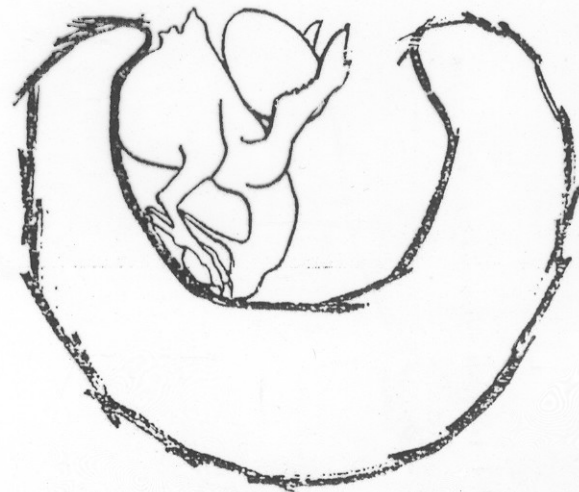
**Klíčové podněty:**  
**vizuální**  
 (zrakové),  
**akustické**  
 (sluchové),  
**dotykové**  
 (taktilní),  
**chemické**



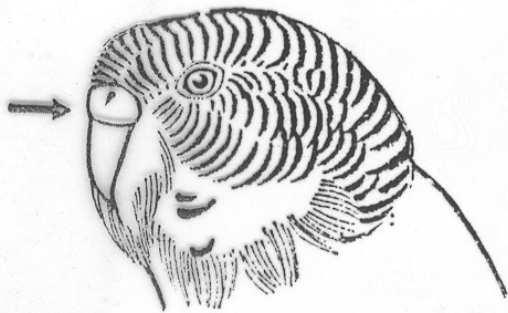
Čerstvě vylíhlá mláďata krmivých ptáků žebrají o potravu, ačkoliv dosud nemají otevřené oči. Reagují na lehký otřes, který je způsoben dosednutím rodiče na okraj hnízda. Pokusně lze vyvolat tuto reakci lehkým klepnutím do hnízda. Zpočátku mláďata reagují pouze na toto zachvění a hlavu vztyčují kolmo nahoru. Když se jim však otevřou oči, žebrají jen tím směrem, odkud přilétá rodič s potravou. — Podle N. Tinbergena (1939)



Samec červenky (*Erithacus rubecula*) reaguje útokem i na pouhý chomáček rezavého perí z hrudi. — Podle D. Lackinga (1943)

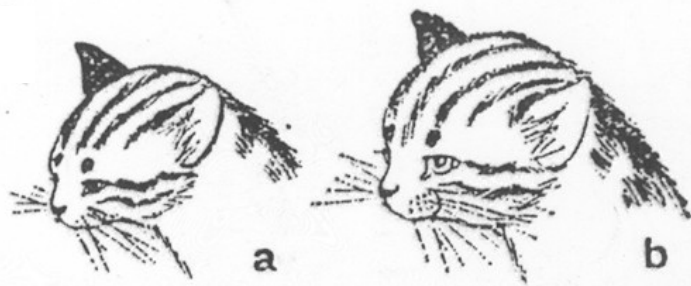
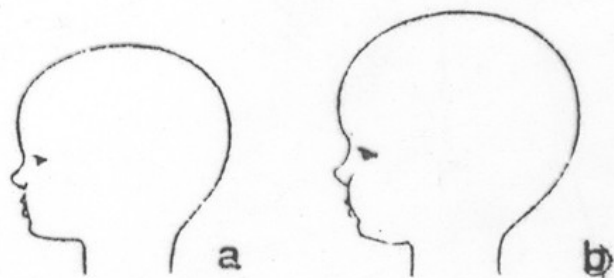


Mládě kukačky obecné (*Cuculus canorus*) vyhazuje vajíčka hostitelů z hnízda. — Podle O. Heinrotha (1938)



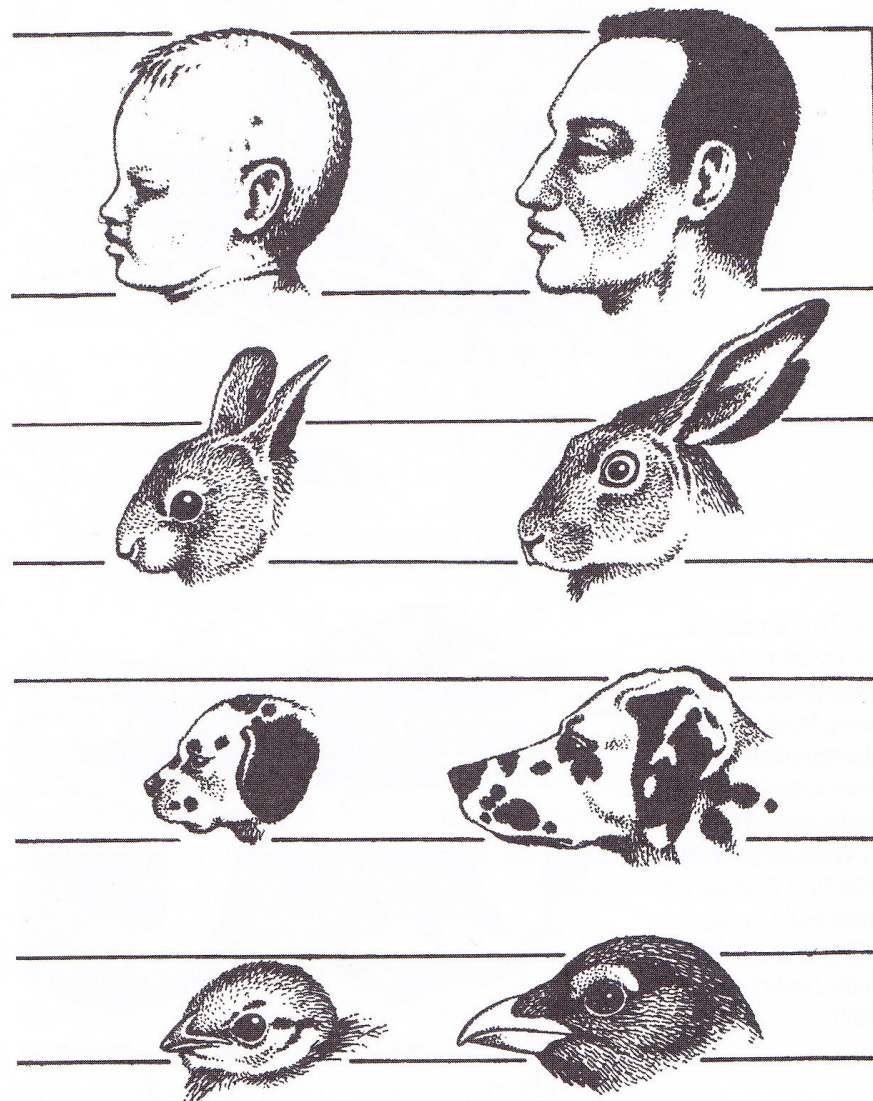
Jedinci různého pohlaví se u andulek (*Melospithacus undulatus*) poznávají podle různého zbarvení ozobí: samec má ozobí modré, samice hnědavé.

Předčasně narozené dítě je schopno šplhat po šňůře

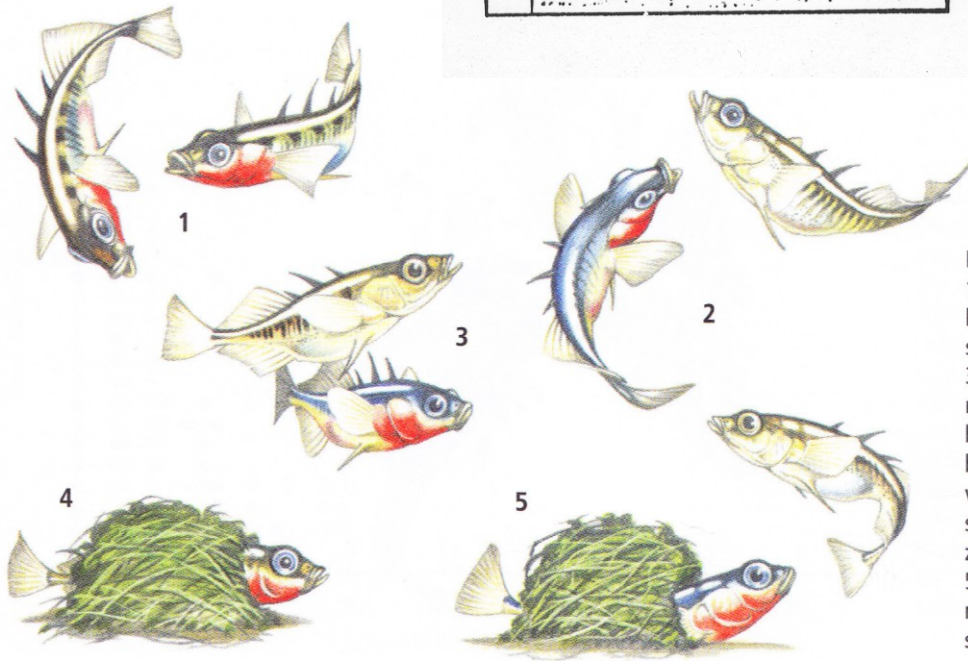
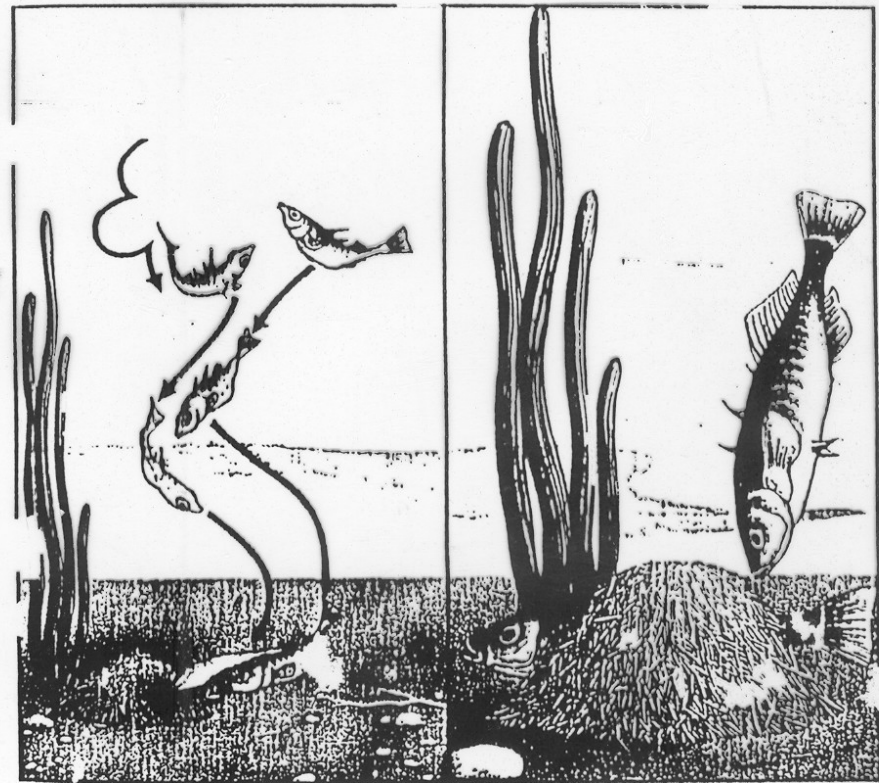
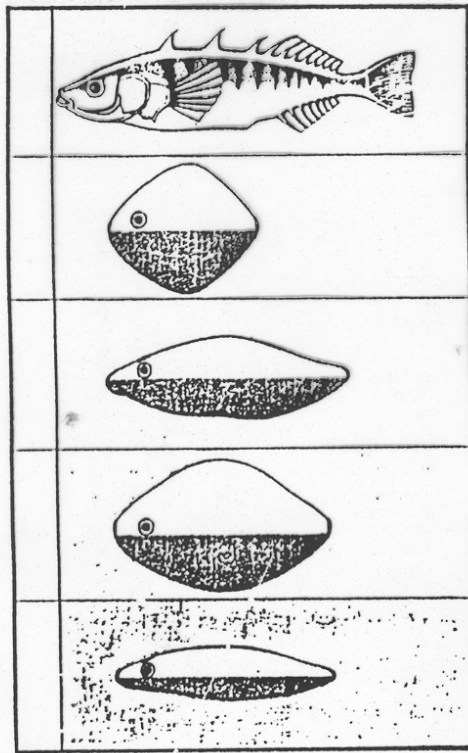


Hlava dítěte a kotěte ve skutečných proporcích (a) je zesílením znaků zidealizována (b). Většině se více líbí b.

Obr. 22 Slavné Lorenzovo dětské schéma dokazuje vrozené symboly dětí, které přenášíme i na zvířata



## Různé atrapy s reakcí koljušky



Koljuška tříostná:  
1) dva samci si  
hroží, 2) samec láká  
samici k vytření,  
3) samice má jik-  
rami naplněné  
bříško, samec má  
břícho jasně čer-  
vené, 4) samec si  
slepjuje hnízdo  
z vodních rostlin,  
5) samec láká sa-  
mici k hnízdu a sne-  
šené jikry oplodní

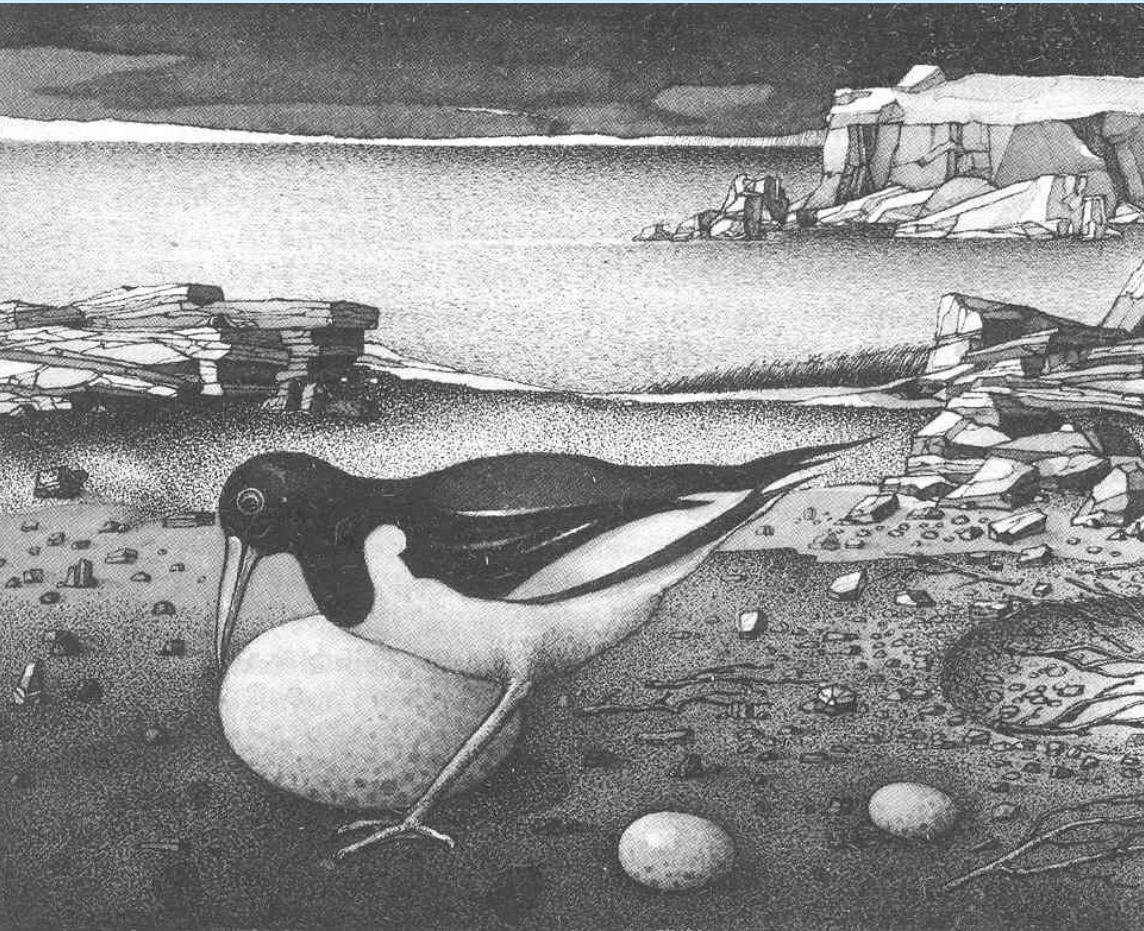
Teorie klíčového podnětu –  
zjednodušení, většinou více –  
sumarizace

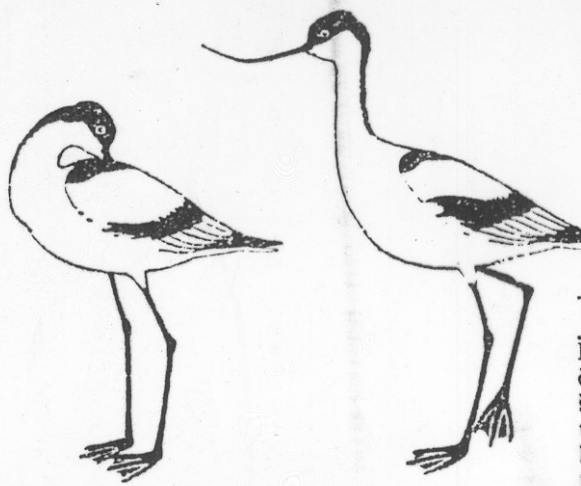
Při větším počtu podnětů –  
řetězová posloupnost  
vyvolávající reakce  
– **instinktivní automatismy.**

Příklad: včela a květ



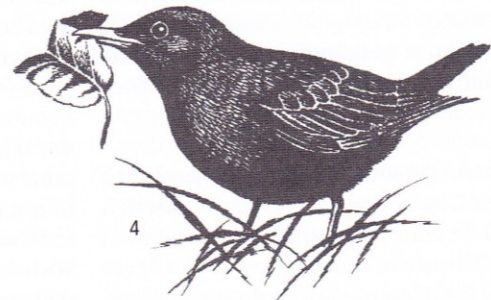
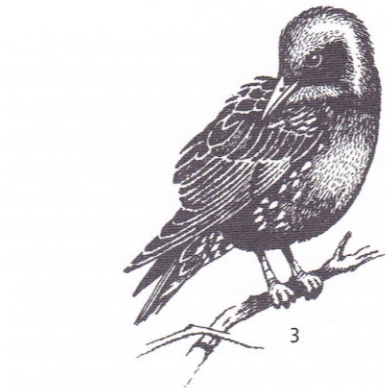
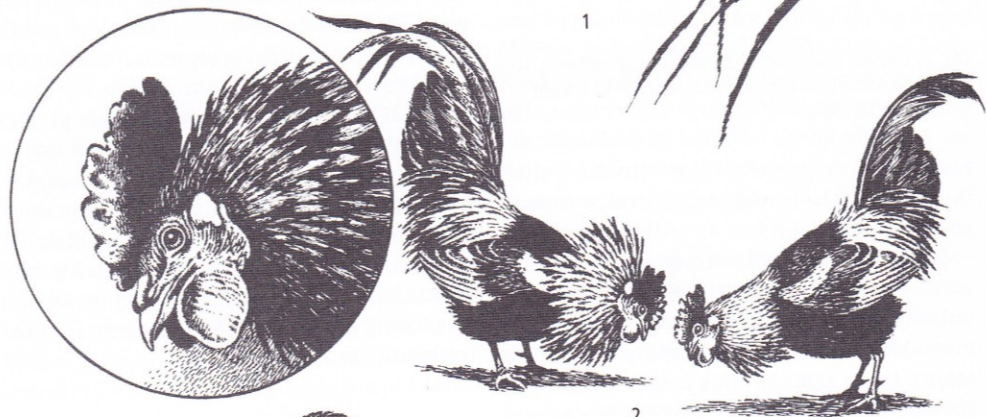
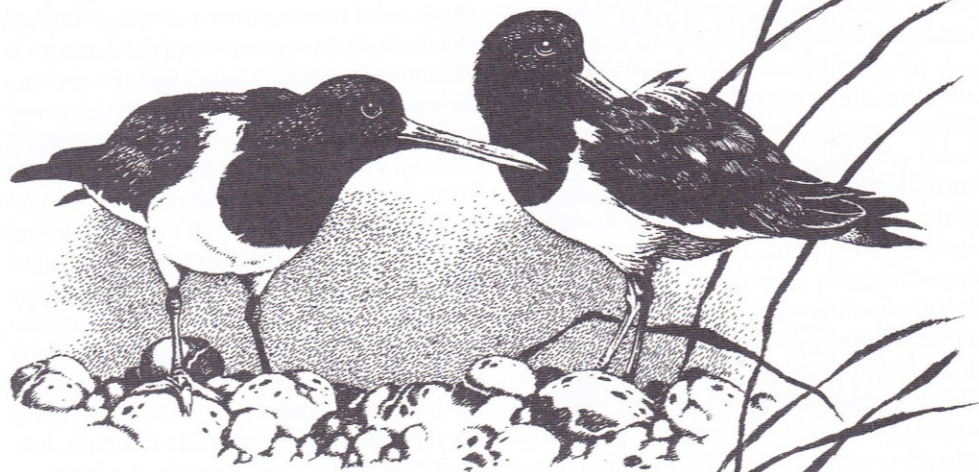
**Nepřiměřenost podnětů** – upřednostnění barevnějších, kontrastnějších i větších (velikostně, početně) předmětů → **nadoptimální klíčové podněty** – přirozené zabezpečení sociálních interakcí a úspěšného zabezpečení rozmnožování (vzpomeň křeček a černá skvrna na hrudi).



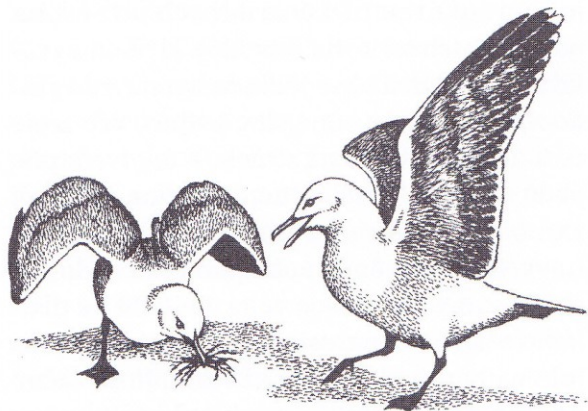


Obr. 27 Konfliktní chování. Přeskokové chování: 1) ústřičníka velkého, který při střetu s jiným silným soupeřem předstírá spánek, 2) soupeřících kohoutů, kteří kloou náznakově do země, 3) komfortní projev špačka. Přeorientované chování: 4) kos černý bojuje s listem jako náhradním soupeřem

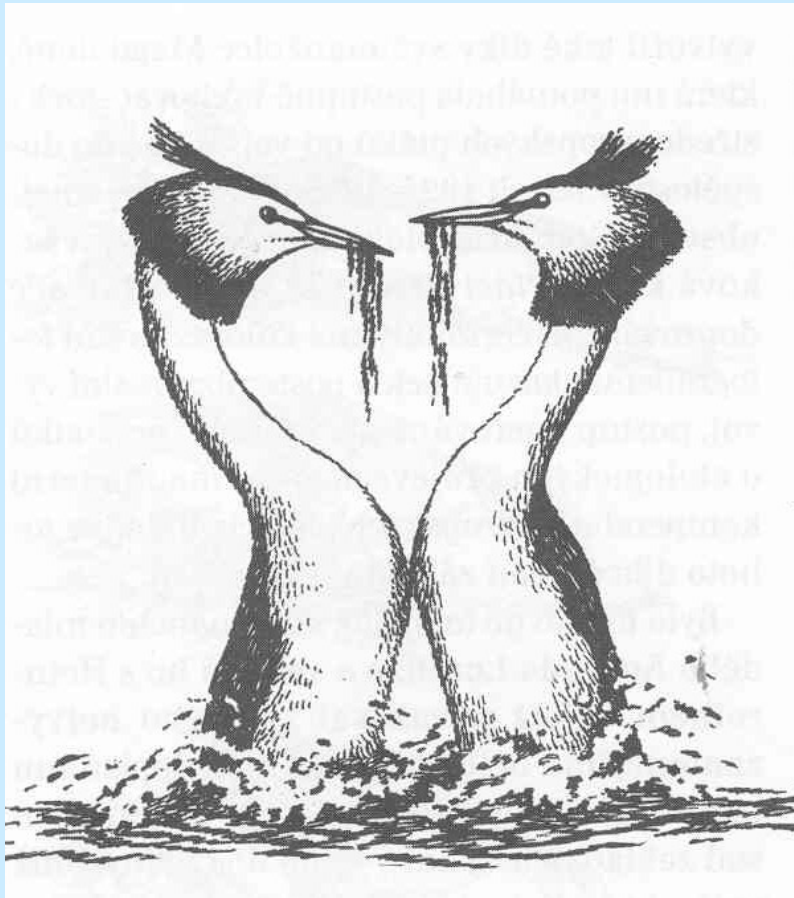
Setkají-li se dva tenkozobci opační (*Recurvirostra avosetta*), stává se někdy, že místo souboje zdánlivě usnou. Je to příklad tzv. přeskokového jednání. — Podle N. Tinbergena (1951)



Obr. 28 Přeorientované chování racka stříbřitého. Pták nalevo si svou agresivitu vybíjí trháním trsu trávy



**Přeskokové aktivity** – dvě a více stejně zaměřených aktivit stejné intenzity naladění. Potom – třetí, úplně jiná.



**Ritualizace** – určité prvky chování ztratily původní funkci, přeměna normálního způsobu chování na projev **biokomunikace**.



Kačer kachničky mandarinské (*Aix galericulata*) si při toku náznakově čistí křídlo. Toto čištění původně vzniklo jako přeskokové jednání. Dalším vývojem se tento projev ritualizoval a u tohoto druhu se dokonce vytvořil zvláštní signál – nápadně mohutná a ozdobná letka na každém křídle. Čištění je vždy spojeno s náznakovým napitím, které má význam pozdravu. — Podle K. Lorenze (1941)

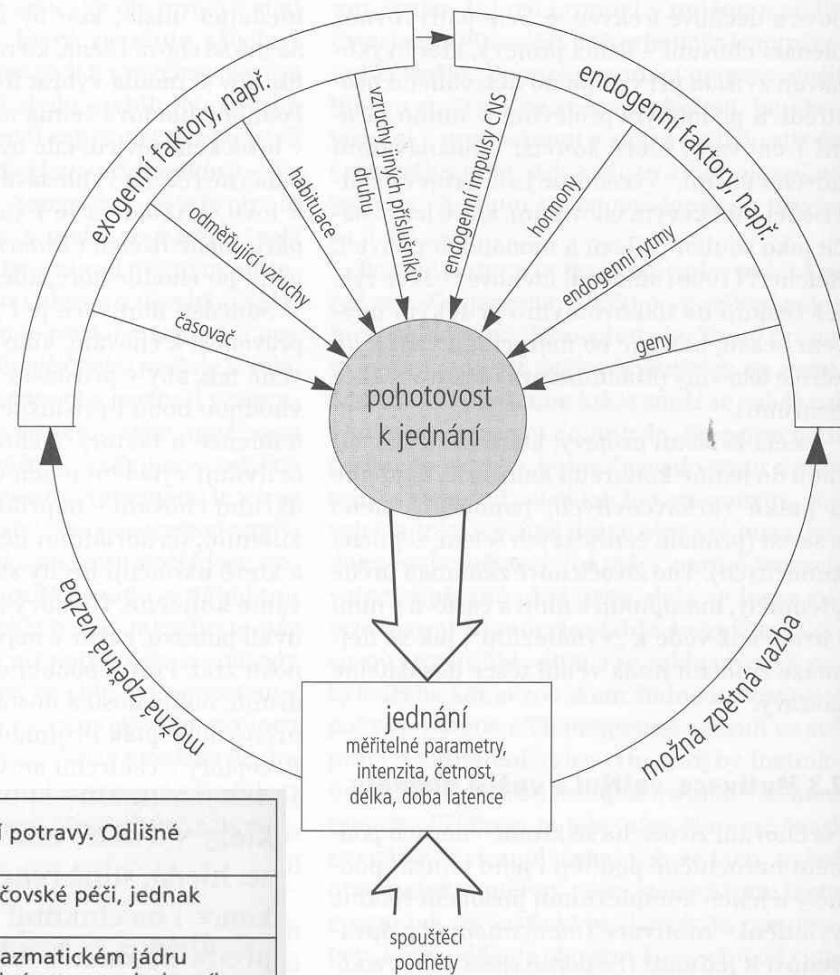
# Vyhledávací a ukončovací instinktivního chování - otázka hybných sil

**Motivační mechanismus** → vyhledávací (apetenční) chování

Hromadění "podráždění" – hledání spouštěcí podnětové situace →

**konzumační akt** (ukončovací, závěrečný).

Ukončovací aktivity redukuje schopnost odpovědi (možné opakování sokol).



|                  |   |
|------------------|---|
| VNITŘNÍ PODNĚTY: | smyslové buňky měří obsah glukózy v krvi a signalizují nutnost přijímání potravy. Odlišné osmotické senzory řídí přijímání tekutin  |
|                  | hormonální hladiny v krvi jednak ovlivňují chování při námluvách a rodičovské péči, jednak stimulují nutnou agresivitu v teritoriálním a společenském chování   |
|                  | endogenní cykly – vnitřní hodiny, které jsou u savců umístěny v suprachiasmatickém jádru hypotalamu – zvláště cirkadiální a cirkanuální rytmy, jsou nepostradatelné pro rozvrh denního programu, mají rozhodující význam při rozmnožování, vytváření zásob, ale i pro prostorovou orientaci a migraci |
|                  | podstatně se uplatňuje i ontogeneze živočicha, jeho tělesné dospívání a uzrávání modálních koordinačních projevů  |
|                  | produkce autonomních, spontánních vzruchů z neuronových center v centrální nervové soustavě   |
|                  | geny  |
| VNĚJŠÍ PODNĚTY:  | motivující vnější podněty   |
|                  | habituace   |
|                  | pozitivní posilující podněty a časový odstup (latence) mezi signálem a odpovědí, který ovlivňuje jejich prahovou hodnotu  |
|                  | časovače – vnější podněty, kterými denní a roční periodicitu synchronizuje činnost živočicha s podmínkami vnějšího prostředí  |

Schéma motivace jako výsledek vztahu mezi vnějšími a vnitřními faktory

## Modifikace vrozených projevů

Vrozené chování nelze oddělit od naučeného, tvoří komplex.

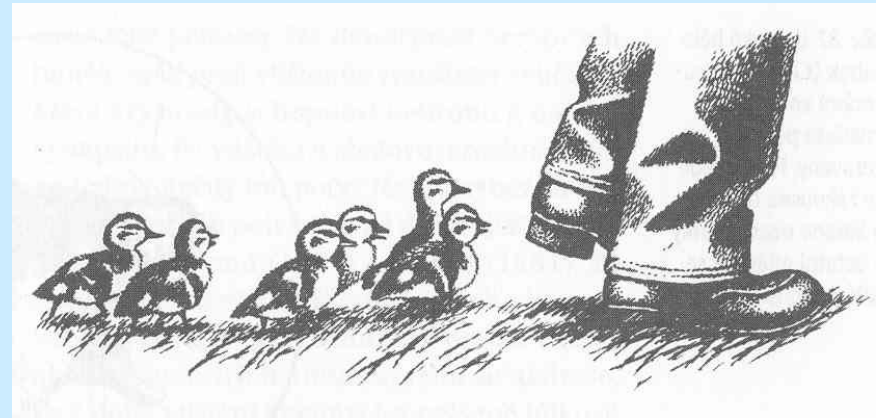
### Vztah mezi vrozeným chováním a učením

Historie etologie: 1. výzkum instinktivního chování  
mechanismus získaných individuálních projevů – učení.

#### Přechod: **obligatorní učení**

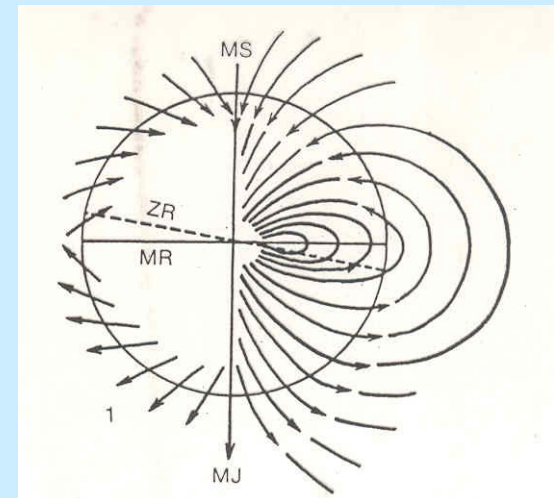
– v pevně fixovaných životních  
citlivých (kritických) obdobích dojde  
k zapamatování jednorázového zážitku  
**/vtištění (imprinting)/**

**Fakultativní učení** - po celý život.



### Procesy vycházející z vtištění

Mláďata ryb a ptáků si vtisknou místo narození.  
Zatímco mladí ptáci podle magnetické inklinace  
místa narození (úhel magnetických siločár),  
ryby podle pachu a dalších vlastností vody.  
Řadíme sem i vliv časných zkušeností  
s agresivitou rodičů na pozdější chování  
mláďat (primáti). Mladé kachny (stromové)  
preferují hlas matky před vzhledem (seskok).



## **Regulace chování v etologických teoriích**

Kontrola instinktivního chování - nervová ústředí (energetické systémy shromažďující specifickou energii)

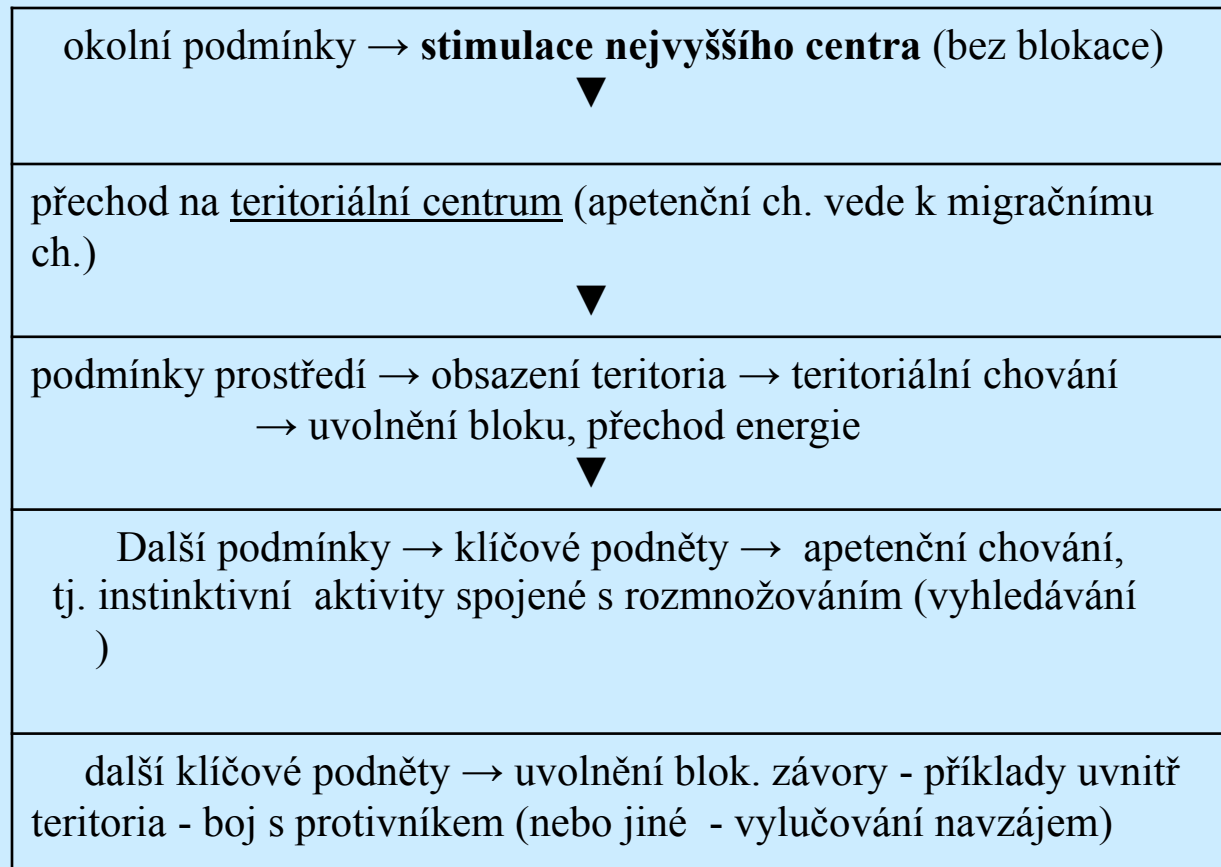
Instinktivní chování zahrnuje komplex dědičných, druhově specifických pohybových koordinací (vzorů instinktivních aktivit).

Koordinující dispozice – v CNS.

## **Hierarchie instinktivního chování**

Každý instinktivní mechanismus je ve stavu schopnosti okamžité reakce na podněty. Intenzivní aktivace jednoho ztěžuje průběh druhého → blokády

## Seřazení aktivit do stupňů (hierarchie) - rozmnožovací aktivity koljušky



# UČENÍ

1. **změna v chování**
2. **důsledek zážitků, zkušeností** ne růstu, jejichž zdrojem jsou informace o vnějším nebo vnitřním prostředí, což je odlišuje od růstu
3. **relativní stálost v čase** (odlišnost od krátkodobých změn v důsledku fluktuací v motivaci, nebo únavy)

Metodologické problémy učení – jak měřit? Výsledek učení: **změna v chování**

Vyhasínání paměťových stop. Křivka učení



## Typy učení

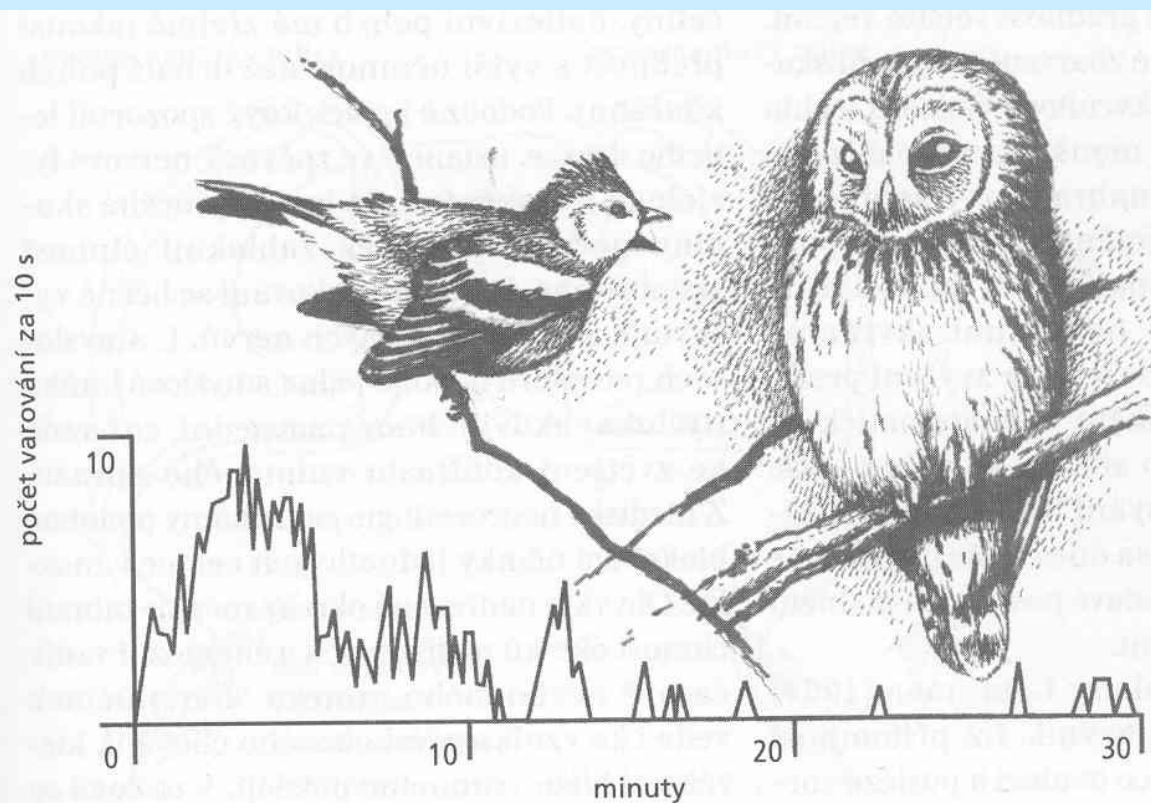
### **Habituace –**

přizpůsobování stálé, opakující se změně prostředí.

Úlekové poskočení potkana. Orientačně-pátrací chování (potkan).

### **Senzitace –** zvýšení reakcí na podnět:

*Betta* – se známými samci nebojuje, s novým ano.



Obr. 14 Senzitace a habituace pěnkavy obecné na stejný podnět. Po objevení živé sovy zvýší pěnkava prvých 10 minut počet varovného volání a útočných projevů (senzitace), od 15. minuty tyto projevy mizí a nastává habituace na stejný podnět (podle Hindeho 1954)

## **Podmiňování I.P. Pavlova**

Metoda podmíněných reflexů – klíčová úloha pro procesy učení.

Reflexní činnost = reflexní oblouk.

Nižší nervová činnost: genetický přenos, nepodmíněné reflexy (polykání, ...)

**Instinkty** – řetězovité spojení komplexů nepodmíněných reflexů.

Vyšší nervová činnost – **podmíněné reflexy** – proměnlivé, dočasné. Také reflexní charakter, ale konkrétní obsah je odrazem momentálních podmínek. Změna podmínek vyvolá změnu obsahu podmíněného reflexu. Akusticko-sekreční podmíněný reflex – psi – zvuk není indiferentní podnět, ale signál (podmíněný reflex, příjem potravy a slinění zůstává nepodmíněným reflexem. Oblast neurofyzologie.

**Instrumentální (operantní) podmiňování.** Behaviorismus – zúžení pojmu chování pouze na komplex fyzických reakcí – likvidace psychologie – paradox USA.

Experimenty spočívají v úniku z klecí s jednoduchou západkou.

Obecné schéma: orientačně-pátrací chování bez zaměření (chaotické), náhodné otevření západky. Opakování: orientace na západku → výsledek vyřešení úniku.

### 1. zákon účinku –

tendence opakování projevů chování s uspokojováním potřeb -  
tendence vyloučení projevů chování s potrestáním

### 2. zákon cviku –

opakováním projevů se tyto upevňují,  
sílí vazba mezi projevem a účinkem

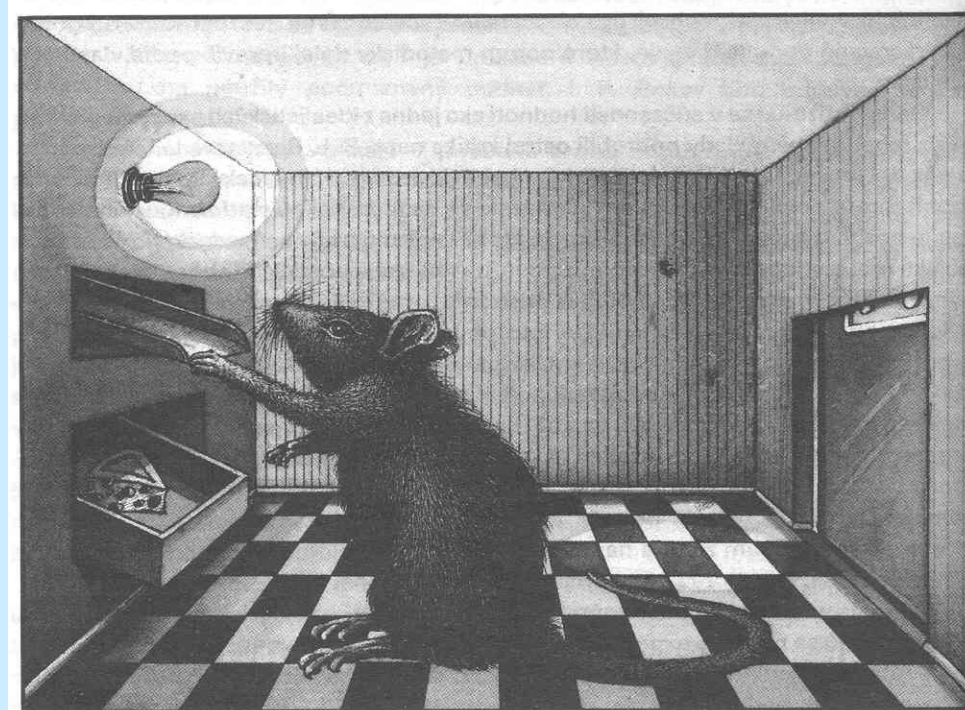
### Skinnerova klec –

termín "posilnění"

(odměna i trest)

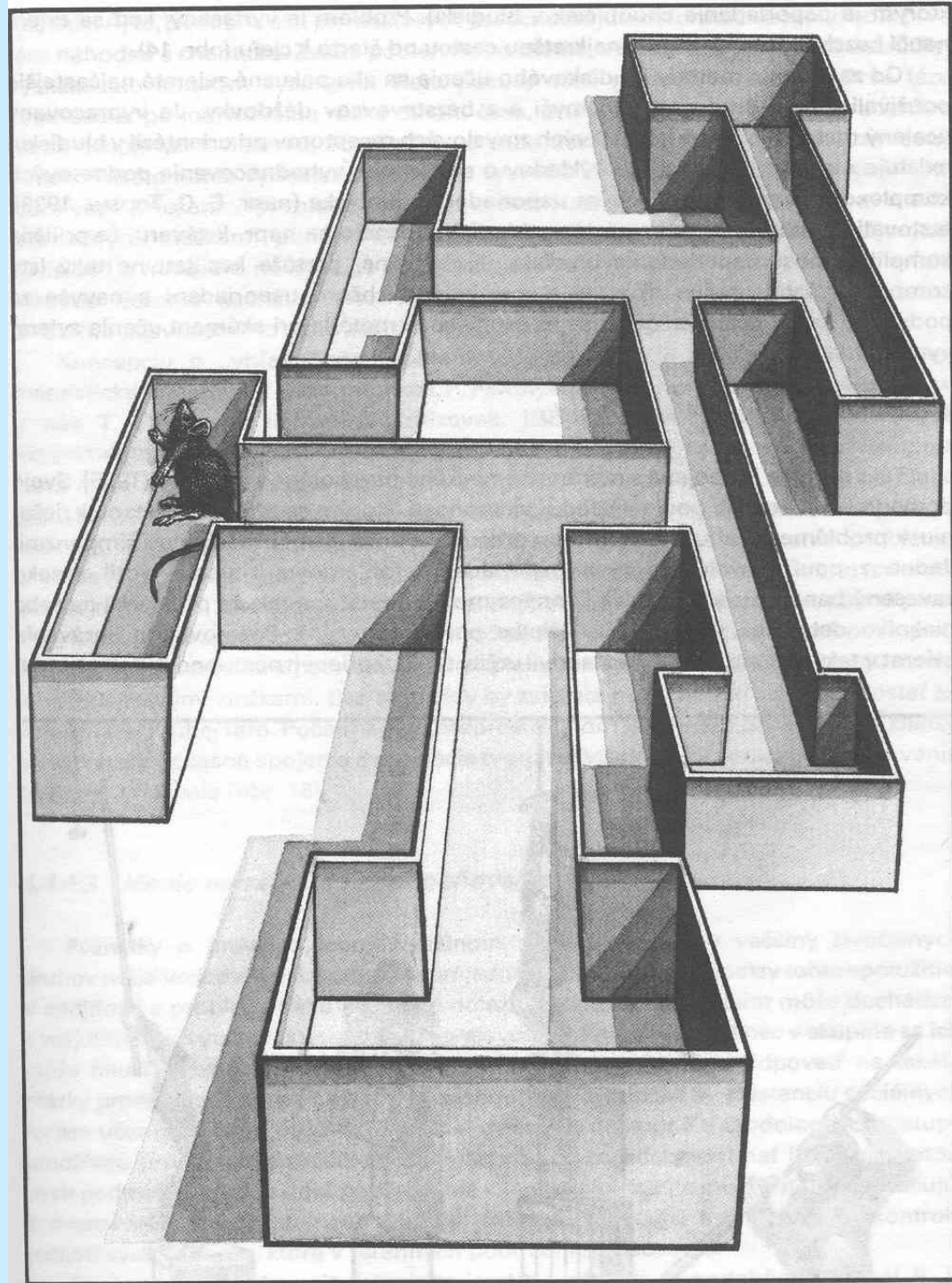
- motivační nebo

emociální složka regulace chování.



## Vyšší formy učení a myšlení

**Bludištní učení –  
nejrozpracovanější**



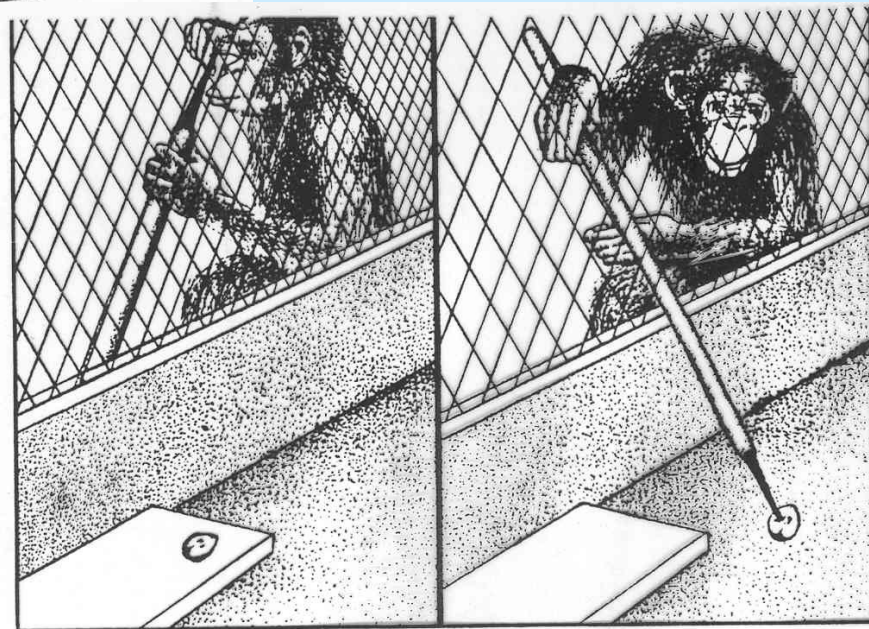
# Učení na základě "vhledu" –

metoda okliky – zavěšený banán + šimpanz + bedny.

Paralaktické x telotaktické ryby:  
první se orientují až u překážky

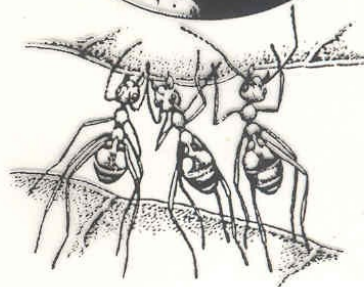
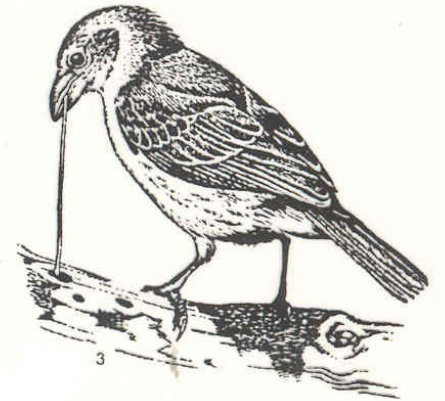
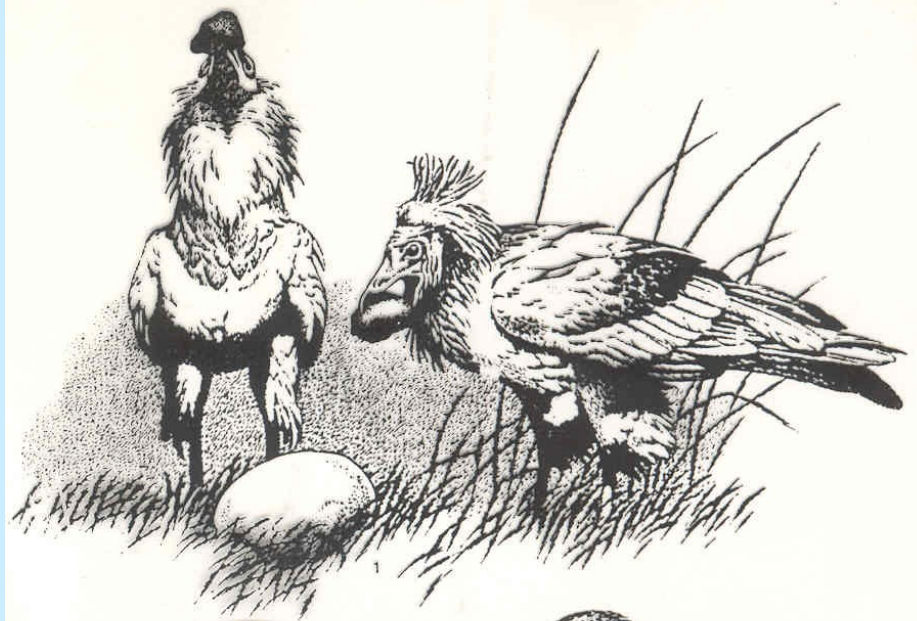


Jiné problémové „vhledové“ učení s  
„nedostupnou“ potravou



## Používání nástrojů u zvířat

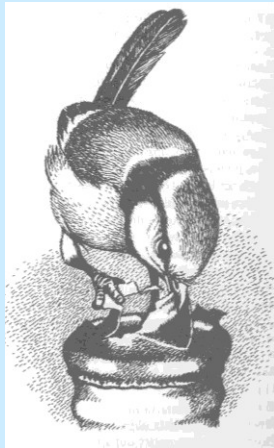
– poměrně rozšířené –  
rozbíjení kořisti - vrány, supi,  
sešívání listů – mravenci *Oecophylla*,  
poustevníček – vysazuje sasanku,  
stříkoun sráží hmyz do vody,  
Darwinovy pěnkavy – ostny na larvy,  
vydra mořská – rozbíjení kořisti aj.



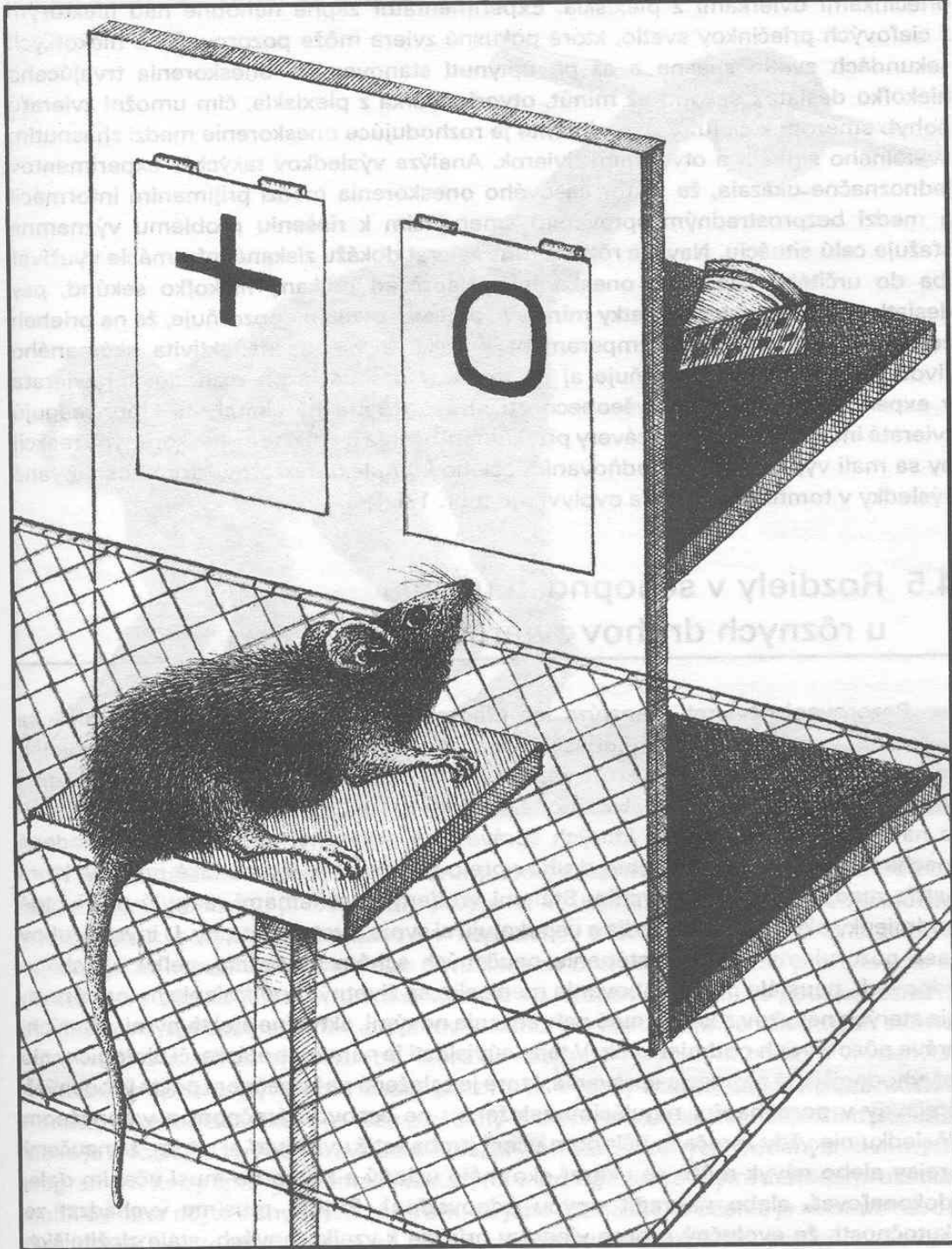
■ Supi mrchožrouti rozbíjejí pštrosí vejce házením kamenů (1). šimpanzi loví termity pomocí nasliněné větvičky (2), galapážská zemi pěnkava napichuje larvy brouků v chodbičkách ve dřevě ostnem kaktusu (3), mravenci rodu *Oecophylla* sešívají listy pro hnízdo pomocí larev, které mají snovací žlázy (4)

**Učení na základě napodobování** – efektivnější zisk potravy podle rodičů – kuřata, kočky, nejefektivnější u opic (46 %).

Zvl. případ: **tradice** – využívání poznatků po generace – sýkory (Londýn – Anglie), makakové  
**Napodobování zvuků** – ptáci



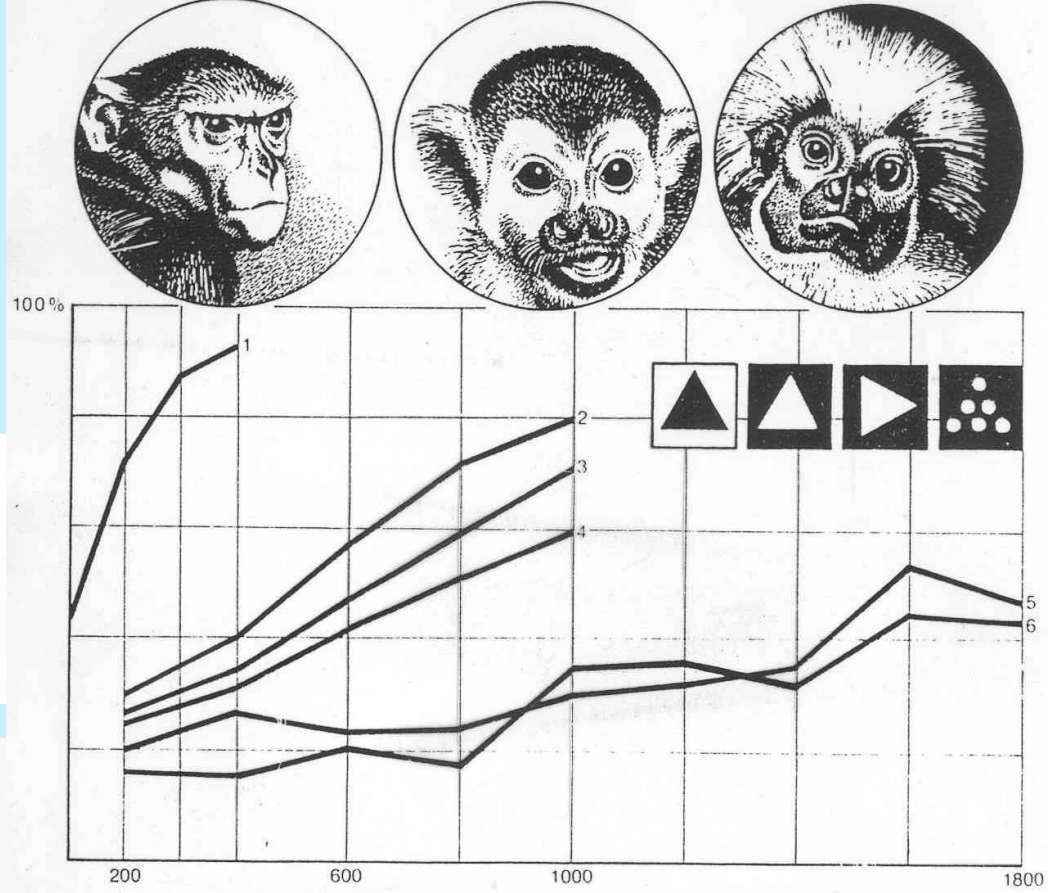
**Učení s opožděnou reakcí** – opačně: jaký časový interval může uplynout, aby informace se dala ještě využít?  
Potkani – x sek., psi - 10x sek., opice 10x min.



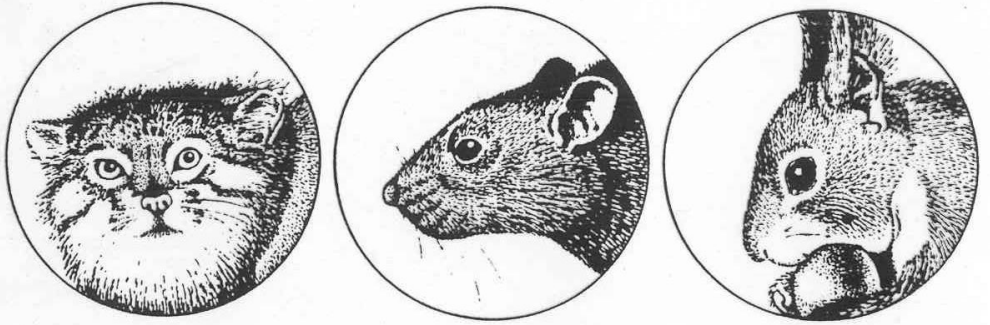
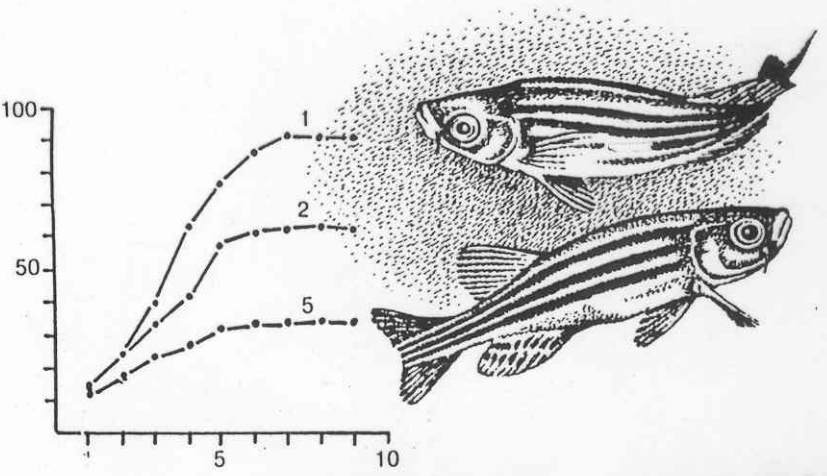
# Rozdílné schopnosti učení

- A) druhy s převahou vrozených schémat
  - B) druhy s převahou naučených schémat
- Co je výhodnější?

■ Rozdíly v rychlosti učení učebních souborů, například trojúhelníků v nejrůznějších provedeníh a řady dalších obrazců u makaka (1), kotula (2), tamarína (3), kočky (4), potkana (5) a veverky (6). Na vodorovné ose je počet zadanych úloh, na svislé ose procento správných odpovědí. Makak se učí výrazně rychleji, na rozdíl od něho u potkana a veverky se učení nijak zvlášť nelepší ani po 800 úlohách, i když i u nich jejich procvičováním procento správných rozhodnutí stále pomalu roste



■ U ryb žijících v hejnech, jako je zebříčka (*Brachydanio rerio*), závisí učení na počtu ryb. Pět ryb se učí výrazně lépe, což dokazuje plochá dráha křivky s méně pokusy (počet udává svislá osa), než když je ryba jenom jedna. Na vodorovné ose je vynesena počet úloh, které se ryby musely naučit





## Odlišné schopnosti v učení

A) druhy s převahou vrozených schémat

B) druhy s převahou naučených schémat

Co je výhodnější?

Čím jsou živočichové fylogeneticky výš, tím rozsáhlejší jsou schopnosti učení.

I v životně důležité oblasti mohou druhy ad A) vykazovat překvapivě vysoké schopnosti - květolib včelí. Pro stanovení schopnosti učení nelze užít jeden univerzální test – schopnost učení je vyvinuta v různých oblastech - nutný etogram, jeho analýza, jednotlivé oblasti.  
Včely – dlouhodobá paměť

**Paměť** – uchování minulých zážitků včetně učení po určitou dobu

Krátkodobá (pracovní, operační) p. s malou kapacitou, rychlým vybavením

Dlouhodobá sekundární paměť

Dlouhodobá terciární paměť (číst, psát, vlastní jméno ...)