

Etologie – teoretický úvod

Etologie je věda o chování živočichů; zkoumá toto chování biologickými metodami. Protože se u některých objektů etologie nejeví pojem „chování“ jako přesný popis pozorované činnosti (do etologie spadá i pozorování a zkoumání chování jednobuněčných prvků, i když už podle současného zoologického systému nepatří mezi živočichy), lze také říci, že jde o vědu o projevech či pohybech.

Jevy, kterými se dnes zabývá etologie, zkoumal například již na konci 19. století ruský fyziolog **Ivan Petrovič Pavlov** (1849-1936). Pomocí z dnešního pohledu nehumánních experimentů (např. vyoperování slinných žláz psa ven z tlamy) zkoumal činnost vyšší nervové soustavy a zavedl pojmy podmíněný a nepodmíněný reflex – nepodmíněný reflex je podle jeho studie vrozená reakce na určitý podnět (slintání při spatření/ucítní potravy) a podmíněný je získaná reakce na nový podnět (světlo/zvuk zvonku, které si dříve pes spojil s potravou). Nauce o vyšší nervové činnosti se říká **reflexologie**. Tato škola ovšem chápe získané (naučené) chování pouze jako sled nepodmíněných reflexů.

V počátcích 20. století studium chování živočichů ovlivnili i psychologové americké **behavioristické školy** (John Broadus Watson, Edward Lee Thorndike). Tito vědci používali ve výzkumu i laikům známé experimenty, např. bludiště pro myši. (Později se po dalším význačném zástupci behaviorismu, Burrhusi Fredericu Skinnerovi, začalo jistým typům pokusných pomůcek říkat Skinnerovy boxy.) Experimenty vždy spočívaly v tom, že živočich musel aktivně provést nějakou operaci, jež byla na základě automatického záznamu kvantifikována – většinou se jednalo o metodu pokusu a omylu, kdy při správném splnění úkolu bylo zvíře odměněno potravou.

„Pravá“ etologie ve smyslu jedné ze zoologických věd má své kořeny ve 30. letech 20. století. Jejími zakladateli byli Rakušan **Konrad Lorenz** (1903-1989) a Nizozemec **Nikolaas Tinbergen** (1907-1988). Směr, který se dnes nazývá **klasická evropská etologie**, byl zaměřen především na vrozené chování živočichů, které zkoumal jak ve volné přírodě, tak v lidské péči. Pozorovanými objekty byli zejména nejružnější ptáci a hmyz, později také savci a ryby. Postupem času se klasická etologie rozrostla i na projevy získaného chování. K zakladatelům směru se řadí i další Rakušan **Karl von Frisch** (1886-1982), který proslul svým výzkumem včelích tanců. Všichni tři vědci byli za svou práci oceněni roku 1973 Nobelovou cenou za fyziologii nebo lékařství (v r. 1904 byl toutéž cenou vyznamenán i I. P. Pavlov).

Podle původu lze chování živočichů rozdělit na dvě základní skupiny: **vrozené a získané**. Ačkoli se oba typy dají popsat charakteristickými znaky, v praxi mezi nimi nemusí být ostrá hranice a zejména u obratlovců je často obtížné určit, zda pozorované



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



projevy spadají mezi vrozené, nebo získané chování. Predispozice (např. anatomické či fyziologické) navíc nemusejí být zárukou konkrétních projevů chování, jež musejí být nadále rozvíjeny (např. kočkovité šelmy jsou již svou fyziognomií předurčeny k lovu a navíc k určitému typu lovecké techniky, kterou se však musejí naučit od rodičů; mláďata, která k tomu nedostanou příležitost, si s vysokou pravděpodobností nebudou schopna zajistit dostatečné množství potravy a zahynou).

Vrozené chování

Jde o chování podmíněné zděděnými geny, projeví se po narození či v určitých fázích života jedince, není naučené (vykazuje vysokou úroveň naprogramování, která je případně již pouze rozvíjena). Zahrnuje schopnost odpovídajícím způsobem reagovat na vnější podněty a jeho pomocí se realizují všechny základní životní potřeby.

Vrozené chování může nabývat mnoha forem, nejzákladnějšími jsou:

Reflex – odpověď organismu zprostředkovaná nervovým systémem na podnět z okolí; některými autory považovaný za základní jednotku chování (v případě vrozeného chování jde o nepodmíněný reflex)

Kineze – neřízený (necílený) pohyb organismu vyvolaný vnějším podnětem, nezáleží na tom, odkud podnět přišel (např. zatažení želví hlavy do krunýře)

Taxe – řízený a usměrněný pohyb (cíleně odněkud někam, určeno prostorovou orientací podnětu) organismu vyvolaný vnějším podnětem (fototaxe – pohyb za světlem, chemotaxe – sledování chemické stopy atp.)

Instinktivní chování (série činností/pohybů) – vzorec specifického sledu určitých složek chování; dnes se od pojmu instinkt ve vědě upouští a užívá se termín **vrozené koordinace** (případně dědičně fixovaná koordinační schémata), protože instinkt je tradičně chápán jako neměnný stereotypní proces, přičemž takové vrozené koordinace se např. u obratlovců již neobjevují.

Tyto vrozené koordinace se skládají z více fází, které po sobě následují ve specifickém pořadí:

Vnitřní vyladění – jinak též **motivace**. Jde o pohotovost k určitému chování. Souvisí s momentálním fyziologickým stavem (hlad, ospalost, sexuální vzrušení); tyto fyziologické stavy se dle specifické pravidelnosti dostavují tak, aby v přirozených podmínkách nastaly v příhodnou dobu (např. říje u jelenů, noční spánek u denních druhů atd.). Celkově určité vnitřní vyladění vyvolává v organismu jistý druh neklidu, na který pak jedinec reaguje.



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání

MSMT
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Apetenční chování – koordinovaná série pohybů, jejímž cílem je mezi mnoha podněty, se kterými se během nich jedinec setkává, nalézt právě ty správné podněty odpovídající předchozímu vnitřnímu vyladění (těmto podnětům se říká **spouštěče** např. partnera k námluvám, kořist k ulovení, vhodné místo ke spánku atd.).

Podnětová situace – okamžik nalezení správných podnětů (spouštěčů) přesně odpovídající vnitřnímu vyladění (setkání se s potenciálním partnerem, nalezení vhodné potravy); nastane-li podnětová situace okamžitě po vnitřním vyladění, tak k apetenčnímu chování vůbec nedojde. Někdy se mezi více vhodnými podněty musí jedinec rozhodovat a volit ten pro něj nejlepší (např. tygr se rozhoduje, kterého jedince ze stáda jelenů se pokusí ulovit)

Spouštěcí mechanismus – je uvolněn setkáním jedince s klíčovým spouštěčem, případně více takovými podněty (již zmíněný tygr musí nejen nalézt vhodnou kořist, ale také se dostat do situace vhodné pro útok atp.)

Konečné jednání – poslední fáze koordinačního schématu; sled činností vedoucích k uspokojení motivace. Podoba konečného jednání závisí jednak na spouštěči, který ho vyvolal (hladový medvěd se určitě nebude k malinovému keři nebo k medové brti opatrně plížit a posléze na ně divoce útočit), tak na tom, zda dojde k jeho konečné fázi – např. při odmítnutí u námluv k finální fázi nedojde a nastupuje opět apetenční chování, stejně tak u predátora, kterému se nezdařil lovecký pokus.

Typy vrozeného chování

Podmíněné látkovou výměnou – nejčastěji **potravní chování**: lov, pastva, pití; ale i tvorba zásob, krmení mláďat nebo ve výjimečných případech i používání nástrojů (šimpanz, vydra mořská, sup mrchožravý). Mezi chování podmíněné látkovou výměnou dále počítáme močení, kálení (pozor – pouze v základní formě; mnozí savci využívají zejména moč k označování svého teritoria, v tom případě již jde o kombinaci s komunikací)

Komfortní chování – převážně se do něj započítávají projevy starosti o pokryv těla, většinou srsti či peří (komfortní chování se týká hlavně savců a ptáků): čištění, olizování, prachové koupele, popelení, probírání, promazávání sekrety, slunění (vysušování). Do komfortního chování však spadá i protahování, slunění, zívání. Toto chování se může prolínat se sociálním chováním – např. vzájemné probírání srsti v opičí tlupě

Ochranné chování – slouží k sebezáchově, přežití jedince. Patří do něj i reakce na prostředí (vyhýbání se prudkému slunci, dešti apod.), případně na jedince stejného druhu; nejnápadnější projevy tohoto chování jsou však spojeny s ochranou před predátory:



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



Pohybové – převážně jde o útěk (po překročení tzv. útekové vzdálenosti, jež je ovlivněna jak druhem, který ji demonstruje, tak druhem predátora), dále často zahrnuje i zdánlivě nesmyslný a bezhlavý útok na predátora – po překročení tzv. kritické vzdálenosti; může nabírat mnoha jiných podob – např. tzv. **aposematické chování**: výhrůžná postavení, pózy (kobry), stavění se do obranné pozice (pižmoni)

Alarmující – má upozornit na nebezpečí především další jedince vlastního druhu, ale může být i šířeji srozumitelné; typické je např. výstražné sojčí pištění

Nepohybové – typicky ukrytí na skrytém či nedostupném místě

Mimetické – mohou se do něj počítat prvky chování zdůrazňující krycí (kryptické) zbarvení a tvar těla a dokreslovat tak celkovou kamufláž – např. nehybnost na správném podkladu, přesun na vyhovující lokalitu apod. (lupenitky, strašilky, někteří hlavonožci – sépie, chobotnice); prvky aposematického chování – odhalení výstražného zbarvení (kuňky – břicho, motýli – křídla, mamba černá – vnitřek tlamy); **mimikry** – vzájemná podobnost různých druhů s účelem vzájemné ochrany, existuje více typů: **Müllerovo/müllerovské mimikry** – vzájemná podobnost nebezpečných či nepoživatelných organismů, např. různé druhy vos, včel, sršní, čmeláků jsou si navzájem podobné a nemusejí tak používat žihadlo proti „zkušeným“ predátorům, kteří se setkali s některým z takto vybavených a zbarvených živočichů již dříve; müllerovské mimikry jsou vlastně posílením účinnosti výstražného (aposematického) zbarvení; **Batesonovo/batesonovské mimikry** – podobnost neškodného tvora nějakému nebezpečnému „vzoru“, např. pestřenky jsou zbarveny jako vosy, ale žihadlo nemají, nejedovaté užovky korálovky jsou podobné jedovatým korálovcům; jde vlastně o praktický příklad „beránka v rouše vlčím“

Rozmnožovací (reprodukční) chování – ve zkratce veškeré projevy a pohyby, které vedou k rozmnožování a předání genetické informace další generaci. V rámci dělení na tři podsystémy zahrnuje v rámci druhu i chování vůči příslušníkům stejného pohlaví. Podsystémy reprodukčního chování jsou:

Rivalský – směřuje ke zvětšení vzdálenosti mezi příslušníky stejného pohlaví (ve většině případů samčího); mezi jeho nejtypičtější projevy patří tvorba **teritorií** a chování spojené s jeho obhajobou (teritoriální chování/projevy): imponování (zdůrazňování velikosti a tvaru tělesných partií), bojovné chování (přetlačování rohy/parohy atd.); podstatou rivalského podsystému je vnitrodruhová agresivita, která však téměř nikdy nesměruje k fyzické likvidaci soka



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



Partnerský – cílem tohoto podsystemu je přiblížení partnerů opačného pohlaví, komunikace mezi partnery a následné sexuální chování. Partnerský podsystem často zahrnuje dvě fáze: **Epigamní chování** – jinak též námluvy; soubor projevů, jejichž cílem je setkání jedinců opačného pohlaví v jednom bodě v časoprostoru. Epigamní projevy patří k vůbec nejinteresantnějším v živočišné říši, už proto, že často jsou pro určitý druh specifické a jedinci tento typ chování vykazují právě a pouze tehdy, chtějí-li dosáhnout úspěšné reprodukce. Mezi namlouvací chování řadíme nejrozličnější projevy – uvolňování intenzivních pachů, hlasové projevy, tance, stavby hnízd, předvádění se, nošení darů a další. Druhou fází je **sexuální chování**, tedy proces, jehož konečným výsledkem je splynutí samčí a samičí pohlavní buňky (buněk). Pozor – sexuální chování ≠ kopulace, přesněji kopulace u mnoha živočichů není podmínkou spojení pohlavních buněk – např. u většiny ryb a obojživelníků dochází k sexuálnímu chování ve vodě, ale oplození je vnější; ocaseť obojživelníci mají vnitřní oplození pomocí tzv. spermatoforu („balíčku“ se spermii), takže u nich rovněž nedochází ke kopulaci. V rámci rozdílných přístupů samců a samic se u sexuálně se rozmnožujících druhů vyvinulo několik systémů:

Monogamie – ke kopulaci dochází v rámci jednoho páru samec/samice; striktní monogamie je u živočichů vzácná, lze ji nalézt např. u hus, labutí, gibbonů. Vyskytuje se také u některých v societách žijících živočichů, ve kterých se rozmnožuje pouze dominantní (alfa) pár – vlci, psi hyenové.

Polygamie – termín označující jakýkoli systém, kde se buď samec, nebo samice, případně oba dva páří s více partnery. Nadále se dají rozlišit:

Polygynie – systém, ve kterém se jeden samec páří s více samicemi, ale samice zpravidla jen s jedním samcem; jeleni, kolibříci, paviáni, koně Převalského...

Polyandrie – dosti vzácný systém, samice se v něm páří s více samci, ale ti jen s jednou samicí; obvykle způsobeno tím, že samci se starají o mláďata; např. někteří ptáci bahňáci nebo jihoamerické drápkaté opice

Polygynandrie – samec i samice se páří s více partnery; drobní savci, pěvci...

Třetím podsystemem reprodukčního chování je podsystem **pečovatelský**. Zahrnuje péči rodičů o potomstvo; v zásadě lze rozlišit tři základní podoby (čtyři, započítá-li se nulová péče, kdy po naklazení vajec se rodiče o potomky již nestarají): starostlivá matka (soliterní šelmy, krajty), starostlivý otec (mořský koník), starostliví oba rodiče (krmiví ptáci). Mezi těmito typy mohou nastávat přechody; zvláštním typem péče o potomstvo je živorodost, která je specificky náročná pro samici – matku. Nejvíce je pečovatelský podsystem rozvinut u ptáků a savců, ale jeho projevy jsou pozorovány



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



napříč celou živočišnou říší (např. samice některých štírů „vozí“ mláďata na hřbetě; americké žaby pipy uloží vajíčka v záhybech kůže na hřbetě, odkud se později „vylíhnou“ již metamorfované žabky, nikoli pulci; krokodýli střeží snůšku a pomáhají čerstvě vylíhlým mláďatům do vody; krajty a některé další druhy hadů střeží snůšku vajec atd.).

Sociální chování – jde o projevy chování u živočichů alespoň někdy začleněných do tzv. societ, což je pojem obecně nadřazený specifickým označením, jako jsou smečka, stádo, hejno, tlupa, roj, rodina, kolonie, hmyzí stát. Vztahy uvnitř society jsou utvářeny složitě pomocí sociální komunikace (různé society demonstrují její různou úroveň, některé vyústí v hierarchizovanou společnost s žebříčkem postavení jednotlivých členů, ale netýká se to plošně všech societ). Ve většině případů lze mezi jednotlivci začleněnými do society vyzorovat specifické předávání informací, které vede k vytváření nadindividuální strategie, jež zvyšuje šance na přežití – efektivnější získávání potravy, obrana proti přirozeným nepřátelům, vzdorování klimatickým podmínkám (akumulace tepla)... U rozvinutých societ může tento jev vést až k tak pokročilým formám chování, jako je dělba práce, vytváření složitých staveb či altruistické chování. Society se dají dělit podle různých kritérií, poměrně častým je dělení na otevřené/uzavřené podle možnosti fluktuace jedinců a anonymní/neanonymní podle schopnosti jednotlivých členů se navzájem rozeznat:

Anonymní otevřená – dočasné volné seskupení, ve kterém se navzájem rozpozná jen nepatrné množství členů (pokud vůbec nějaký), jedinci se mohou volně přidružovat či odcházet; jedná se např. o velká hejna ryb, velká migrační stáda kopytníků, hejna tažných ptáků či motýlů, kolonie netopýrů

Neanonymní otevřená – society, kde se členové navzájem rozpoznají v nejbližším sousedství, jejich vazby však nejsou příliš silné a panuje volnost ve členství, přesto reagují jako celek třeba při vyplašení; např. hnízdní kolonie ptáků, kolonie ploutvonožců

Anonymní uzavřená – často velmi početné society, kde se jedinci navzájem neznají přímo, ale rozpoznají se třeba podle charakteristického pachu, podle něž bezpečně identifikují případného cizího vetřelce (vlastního druhu), kterého mezi sebou nestrpí; jedná se většinou o sociální hmyz – včely, vosy, mravenci, všekazi, ale i africký hlodavec rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) nebo potkani

Neanonymní uzavřená – societa, kde se členové navzájem rozpoznají a panují mezi nimi často velmi úzké svazky. Jde např. o tlupy lidoopů a dalších opic, smečky vlků, lvů, psů hyenových atd.



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání

MT
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Komunikace – jejím cílem je předání informace. Můžeme rozlišit tři systémy komunikace na základě jejího záměru:

Difugní – komunikovaný signál má za cíl zvětšit vzdálenost mezi vysílačem a přijímačem signálu, je odpuzující; „jdi ode mě pryč“

Afinní – přesný opak, signál má za úkol přilákat – je zvací; „pojď ke mně“

Ohlašovací – může zprostředkovat jinou informaci, nemusí se týkat jedince vysílajícího signál, vyhodnocení záleží na přijímacím jedinci; může být prosté „jsem tady“

Komunikaci mezi živočichy můžeme dále rozdělit na typy podle způsobu předávané informace:

Chemická – zprostředkovaná **feromony**, chemickými látkami, které živočichové produkují. Nejčastěji se dešifruje pomocí „čichu“ (feromony se analyzují odlišnými orgány než běžné vůně/pachy). Jde o velice častý a efektivní typ vnitrodruhové komunikace, nejznámější úlohu hraje v reprodukčním chování, ale jsou zaznamenána i jeho další použití (orientace v prostoru, potravní chování).

Optická (vizuální) – možná překvapivě nehraje obecně u živočichů tak velkou roli, má totiž malý dosah jak prostorový (jedinci na sebe musejí vidět), tak časový (zatímco pachová stopa přetrvává, optické signály často mizí ihned se svým vysláním – postoje, posunky, výrazy). Takto komunikující živočichové navíc musejí mít dostatečně dobrý zrak a většinou i rozvinutou tělesnou motoriku.

Akustická (zvuková) – nejčastěji využívaná k reprodukčnímu, ale třeba i k obrannému chování; může mít značný dosah a může být vedena na specifických frekvencích (ultrazvuky u netopýrů a kytovců, infrazvuky u slonů, velryb, hrochů, aligátorů...).

Mechanická (taktilní, dotyková) – je možná mezi jedinci, kteří se znají (či alespoň poznají) na základě jiných znaků; hraje důležitou roli v reprodukčním a sociálním chování (výchova mláďat). Jedinci některých druhů živočichů se za určitých okolností tisknou k sobě (netopýři, papoušci) – tzv. **kontaktní typ**, jiné si typicky drží odstup (vlaštovky na drátě – vždy mají mezi sebou mezeru) – tzv. **distanční typ**. Ve specifických případech se navzájem dotýkají různé druhy živočichů (což nebývá obvyklé) – např. ptáci či ryby „čističí“

Jak už bylo řečeno, často nelze vést ostrou dělicí čáru mezi vrozeným a získaným chováním. Přejít mezi těmito dvěma kategoriemi je velmi neostrý, např. u exploračního a hravého chování.



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání

MSMT
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Explorační (pátrací, objevitelské) chování – dal by se na něj aplikovat i pojem zvědavost. Jde o shromažďování informací o neznámém prostředí a objektech v něm (přičemž těmito neznámými mohou být i nová mláďata vlastního druhu v societě). Jedinec se manifestací tohoto chování vystavuje určité míře rizika, na druhou stranu může získat informace, které v budoucnu povedou k nějakému zisku. Explorační chování poskytuje mnoho prostoru pro tzv. **fakultativní učení** – nevynucenou cestou (oproti tomu stojí **obligatorní učení**, kterému se jedinec nemůže bránit – např. zisk podmíněných reflexů, habituace, vtištění; viz dále).

Hravé chování, hra – zdánlivě neužitečná činnost prováděná především v mládí (avšak mnohé druhy živočichů si hrají i v dospělosti – psi, delfíni, primáti...). Bývá však průpravou pro určité chování v dospělosti („kočkování“ mláďat šelem je připravuje pro zvládnutí lovecké techniky), případně může sloužit jako ozkoušení schopností či společenského postavení v societě. Hra se dále vyznačuje volnou kombinací prvků chování, neúnavným opakováním, pozitivními emocemi a neukončeností. Hravé chování okamžitě zmizí při objevení životně důležitého podnětu.

Získané chování

Jde o relativně stálou změnu chování, jež je výsledkem zkušenosti daného jedince. Zpravidla je zprostředkována **učením**, což je adaptivní proces modifikující dosavadní chování, případně tvořící chování zcela nové. Hraje více či méně podstatnou roli takřka u všech obratlovců pečujících o potomstvo a zejména u druhů, jež žijí v societách. Učení u živočichů může být zprostředkováno nejrůznějšími formami, mezi které patří:

Vtištění (imprinting) – prvně popsáno u mláďat vrubozobých ptáků. Jde o zafixování určité odpovědi na podnět, s nímž jedinec přichází do kontaktu během krátkého citlivého období (tzv. senzitivní periody). Toto období může začínat ještě před narozením (poslední fáze fetálního vývoje savců) či vylíhnutím z vejce. Např. kachňata si ještě ve vejci mohou vtisknout hlas matky a její vzhled během několika hodin po vylíhnutí; samci podle toho v budoucnu rozpoznají potenciální sexuální partnerku. Obvykle je tento proces nevratný, dojde-li však k němu později, nemusí to platit. Zajímavé je, že vtisknou-li si mláďata během senzitivní periody neobvyklý podnět, jsou „poznamenána“ na celý život – experimentálně dokázáno na kachnách, které si vtiskly člověka namísto biologických rodičů. Imprinting byl popsán i u ryb – lososi si vtiskují chemismus vody, ve které se narodili, a později se do ní vracejí třít.

Motorická facilitace cvičením – jinak též **zpřesňování koordinace pohybů**. Mláďata se při tomto procesu učí zdokonalit vrozené pohyby (běhání, plížení, šplhání, létání).



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání



Habituace (návyk) – jde o postupné snižování citlivosti na podnět, který v minulosti vyvolával určitou odpověď; v konečné fázi může příslušná odpověď zcela vymizet. Jde např. o reakci na silný hluk, kterému se původně živočich snažil vyhnout (např. hejna špačků si tak zvykají na plašení pomocí hluku a ničí úrodu). Na principu habituace je založena i ztráta plachosti, což byl klíč k domestikaci mnoha druhů živočichů (k „ochočení“ však může dojít i pomocí imprintingu, viz výše). Od jiných („pravých“) forem učení se habituace liší tím, že v jejím důsledku určitá odpověď na podnět mizí, zatímco u ostatních typů učení se odpovědi na podněty posilují, případně se vyvíjejí nové.

Podmiňování – podle definice různých autorů se může chápat různě široce, proto v jeho rámci můžeme rozlišit více podtypů. Často je chápáno jako zpětná vazba úspěchu a neúspěchu (podle Lorenze). Za **klasické (pavlovské) podmiňování** se považuje proces učení, při kterém původně neutrální podnět (zvuk zvonku, rozsvícení světla) nakonec vyvolává stejnou odpověď, jako původní spouštěč (spatření/ucítění potravy) – vytváří se podmíněný reflex. To ovšem nějakou dobu trvá, a ačkoli posléze reflex nějaký čas přetrvává, nakonec vyprchá; jeho znovuoobnovení je však snazší, než původní vybudování. **Operantní (operační) podmiňování** funguje na principu posilování nového chování jeho důsledky. Aby jedinec dosáhl zmíněného posílení, je nucen provést nějakou konkrétní operaci (najít správnou cestu bludištěm, klovnout zobákem do správného terče, pohnout páčkou, stisknout tlačítko atp.), po jejímž uskutečnění se dočká odměny (potravy, vody, přístupu do úkrytu...). Živočichové se tu učí metodou **pokusů a omylu (úspěchu)**, které vzorce chování jsou výhodné, které nevýhodné a které vysloveně nebezpečné (např. savci a ptáci se tak poučují o chuti a požitelnosti různých bobulí nebo hmyzu). Platí při tom zásada, že negativní zkušenost je zpracovávána snáze a rychleji než pozitivní (špatné zážitky se lépe pamatují). V laboratoři je tento typ učení lépe rozpoznatelný a kvantifikovatelný než v přírodě, jistou dobu mu byla také věnována velká pozornost vědců (behavioristická škola, mezi jejíž metody se řadí i notoricky známá bludiště pro myši či „černé skříňky“ – Skinnerovy boxy).

Vhled (chápatost; insight) – nejsložitější typ učení, jenž je prokázán jen u některých druhů savců. Chování je vedeno vhladem tehdy, když jedinec dokáže novou situaci řešit pochopením souvislostí za současné absence jak dědičně naprogramovaných schémat chování, tak předchozí zkušenosti a zdlouhavého zkoušení metodou pokus – omyl. Nejklasičtější příkladem tohoto jevu je schopnost primátů (šimpanz, orangutan) poskládat na sebe bedny, případně použít tyč k získání ovoce zavěšeného pro ně příliš vysoko. Vhled bývá obecně považován za nejvyšší kognitivní proces, jehož jsou zvířata schopna, navíc jen náznakově (plného vhledu za pochopení skutečně všech souvislostí je schopen jen člověk).



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání

MSMT
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Imitace – též učení napodobováním; specifický typ učení vlastní jen některým obratlovcům (papoušci a jiní ptáci, primáti; vypovídající je i význam slov „papouškovat“ a „opičit se“). Jedinec přejímá prvky chování jiného jedince téže sociální skupiny, tento typ učení navíc umožňuje daný prvek chování šířit velice rychle jak horizontálně (mezi navzájem nepříbuznými jedinci), tak vertikálně (z generace na generaci). Imitovaným jedincem nejen nemusí být příslušník stejného druhu, napodobované chování dokonce nemusí být uvědomělé („mluvící“ ptáci, ať již loskutáci, papoušci či jiné druhy, fakticky nerozumějí tomu, co „říkají“).

Tradice – rovněž přenos naučeného chování horizontálně i vertikálně, který vede k uvědomělé změně v chování. Nejčastěji začíná novátorem, který se (lhostejně jak, třeba i náhodou) naučí nějakou novou dovednost, která se v societě dál předává a přetrvává i po smrti původního novátora. Takto vzniklá tradice pak může být charakteristická např. pro určitou populaci druhu. Je dosti obtížné zachytit vznik takové tradice, podařilo se to např. u makaka červenolícího (*Macaca fuscata*) v Japonsku: jedna samice přišla na to, že sladké brambory se lépe očistí omytím v horké vodě než v ruce a že se při tom zároveň i osolí a zlepší se jejich chuť. Od ní pak jednání přebrali i další členové tlupy. Podobně se makakové naučili rýži zbavovat zrněk písku ve vodě, plavat a lovit potravu v moři nebo se v zimě koupat v termálních pramenech. Ačkoli se moc často nepodaří zachytit přímo vznik tradice, podle odlišného chování různých populací stejného druhu můžeme usuzovat na jejich vznik – někteří autoři takto jako tradici označují různé dialekty zpěvných ptáků, vypořovány byly tradice v používání nástrojů u populací šimpanzů žijících v savaně a populací z deštných lesů, rovněž společenství potkanů vykazují chování s nejvyšší pravděpodobností vzniklé tradicí.



EVROPSKÁ UNIE
Evropské strukturální a investiční fondy
Operační program Výzkum, vývoj a vzdělávání

MSMT
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY