Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Zemědělská fakulta

Studijní program: N4106 Zemědělská specializace

Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů

Zadávající katedra: Katedra biologických disciplín

Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

Diplomová práce

Vliv rychlosti postnatálního vývoje na formování personality v chování

Vedoucí diplomové práce doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

Konzultant diplomové práce: : Mgr. Klára Šíchová

Autor diplomové práce: Bc. Eva Schmidtmajerová

České Budějovice 2014

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně a uvedla v ní veškerou literaturu a ostatní zdroje, které jsem použila.

V Českých Budějovicích, dne

…… .....

podpis

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Datum: 25, 4, 2014 Podpis: Schmidtmajerová

Mé poděkování patří především a nejvíce mé konzultantce Mgr. Kláře Šíchové, za trpělivost, velkou pomoc a povzbuzení během tvorby této práce, další poděkování patří mému školiteli doc. RNDr. Františku Sedláčkovi, CSc., který mě přijal do skvělého kolektivu a Prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi, DrSc., za pomoc při statistickém vyhodnocení. Ráda bych také poděkovala rodině a mému příteli za velkou pomoc a podporu při psaní této práce a hlavně za velkou podporu morální a finanční během celého studia.

Souhrn

Vnitrodruhová variabilita v chování zvířat se těší značnému vědeckému zájmu. Hlavních důvodů je hned několik - (i) individuální rozdíly v chování byly dosud nalezeny u širokého spektra živočišných druhů včetně bezobratlých a zdá se tedy, že se jedná o mezidruhově univerzální charakteristiku a (ii) téměř všechny provedené studie dokládají konzistentní povahu inter-individuálních rozdílů v chování. Zjištěná variabilita tudíž není výsledkem náhody či nestandardních podmínek, nýbrž vzniká v důsledku projevů unikátních psychických vlastností každého jedince.

Cílem této diplomové práce bylo empiricky prověřit jednu z teorií týkající se právě vnitrodruhové variability v chování zvířat. Ta předpokládá, že rozdíly v chování přímo souvisí s individuálními rozdíly v rychlosti růstu. Jako studovaný druh byl zvolen jeden z našich nejčastějších hlodavců - hraboš polní (*Microtus arvalis*), a to především proto, že na tomto druhu již bylo provedeno značné množství studií dokládajících mimo jiné i přítomnost konzistentních rozdílů v chování.

U sledovaného druhu nebyla nalezena žádná souvislost mezi individuálními růstovými charakteristikami a osobnostním profilem, a to přesto, že oba znaky vykazovaly značnou vnitrodruhovou variabilitu. Na základě výsledků mojí studie proto není možné potvrdit navrženou teorii, která předpokládá pozitivní vztah mezi proaktivitou zvířete a jeho růstovou rychlostí. To však nemusí znamenat obecnou absenci zmíněného vztahu a budoucí studie by tak mohly poskytnout velmi zajímavé srovnání.

Klíčová slova: osobnostní rysy, rychlost růstu, hraboš polní, *Microtus arvalis,*

Open Field test.

Summary

Intraspecific variability in the behavior of animals is enjoying a considerable scientific interest for several reasons: (i) individual differences in behavior were found in a wide range of animal species, including invertebrates and it seems that personality is an universal interspecific characteristic (ii) almost all studies demonstrate a consistent nature of inter-individual differences in behavior. Observed variability is therefore a manifestation of unique psychological characteristics of each individual, rather than a result of non-systematic variability or non-standardized conditions.

The aim of this thesis was to empirically examine one of the theories regarding the laws of intraspecific variability in animal behavior, which assumes that differences in behavior are directly related to individual differences in the rate of growth. One of our most common rodents, common vole (*Microtus arvalis*) was chosen as a model species, mainly because lots of previous studies on this species have demonstrated, among other things, presence of consistent differences in behavior.

No link between individual growth characteristics and personality profile for this species was found, although both characteristics showed a considerable intraspecific variability. Based on the results of my study it is therefore not possible to confirm a positive relationship between proactivity of the animal and its growth rate. This does not mean, however, that this relationship is generally absent in the model species and future studies could thus provide a very interesting comparison.

Key words: personality traits, growth rate, common vole, *Microtus arvalis*,

Open Field test.

1 RŮST DROBNÝCH SAVCŮ 8

1.1 Růst 8
1.1.1 Biologie a růstové charakteristiky hraboše polního 9

1.2 Modely růstu 9
1.2.1 Gompertzův model (1825) 10
1.2.2 Richardsova křivka (1959) 10

1.3 Vnitrodruhová variabilita v rychlosti růstu 11

2 VNITRODRUHOVÁ VARIABILITA V CHOVÁNÍ 12

2.1 Terminologie 12
2.1.1 Zvířecí osobnost 13
2.1.2 Shy - bold kontinuum 13
2.1.3 Proactive - reactive kontinuum 14
2.1.4 Fast - slow kontinuum 14

3 PROČ SE ZABÝVAT ZVÍŘECÍ OSOBNOSTÍ? 15

3.1 Lidská psychologie 15

3.2 Ekologie, evoluční biologie a antropogenní aktivita 15

4 VZTAH MEZI OSOBNOSTNÍMI CHARAKTERISTIKAMI A RYCHLOSTÍ RŮSTU 16

5 CÍLE PRÁCE 19

6 MATERIÁL A METODIKA 20

6.1 Zvířata a chovné podmínky 20

6.2 Open Field test 20

6.3 Zpracování dat 21
6.3.1 Open Field test 21
6.3.2 Extrakce růstových parametrů 21

7 VÝSLEDKY 23

7.1 Ohodnocení vlivu pohlaví a příslušnosti k sezónní kohortě na hodnoty růstových parametrů. 28

7.2 Vztah růstových a osobnostních charakteristik 28
7.2.1 Extrakce individuálních růstových parametrů 29

8 DISKUZE 38

8.1 Vliv pohlaví a příslušnosti k sezónní kohortě na hodnoty růstových parametrů 38

8.2 Vztah osobnostních a růstových charakteristik 38

9 ZÁVĚR 42

10 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY 43

1 RŮST DROBNÝCH SAVCŮ

1.1 Růst

Růst, jakožto obecná vlastnost živých organizmů, byl definován už Aristotelem (Novák *et al*., 2007; Bogin, 1999). Zvětšování tělesných rozměrů je u živočichů uskutečňováno téměř výhradně množením buněk, tzv. **aktivním růstem**. Aktivní růst je možné dále dělit na růst determinovaný a nedeterminovaný. Determinovaný (ukončený) růst je typický pro většinu živočišných skupin, kdy dospělý jedinec dosáhne určité konečné velikosti a dále již neroste. U některých živočišných skupin se lze setkat i s nedeterminovaným (neukončeným) růstem (většina bezobratlých, ryby, želvy, korýši), kdy zvíře pokračuje v růstu i po dosažení dospělosti (Rozsypal *et al*., 1994, Romanovský *et al*., 1985).

Pro některé živočišné skupiny je typický tzv. **růst pasivní**. Ten je umožněn přijímáním vody z prostředí, zvětšováním buněk, vytvářením dutin uvnitř těla či tvorbou mezibuněčných hmot (produkty buněk). Například vířníci dosahují během vývoje určitého konečného počtu tělesných buněk, které se dále nemnoží a růst zvířete je dále uskutečňován pouze jejich zvětšováním (Rozsypal *et al*., 1994, Romanovský *et al*., 1985).

Vzhledem k tomu, že moje diplomová práce je zaměřena zejména na růst drobných savců, budu se dále věnovat pouze aktivnímu růstu. Jeho průběh lze obecně znázornit exponenciálně probíhající růstovou křivkou. Období maximální růstové rychlosti je u plazů, ptáků a savců načasováno do embryonálního období. U řady savců poté dochází k náhlému zvýšení růstové rychlosti také před pohlavním dozráním.

Růst všech částí těla a orgánů není současný, jejich růstové rychlosti se zpravidla různí. Hovoříme pak o tzv. **nerovnoměrném (alometrickém)** r**ůstu**. Je-li rychlost růstu orgánu vyšší než růst celého těla, jde o pozitivně alometrický růst, v opačném případě o negativně alometrický růst. V různých fázích ontogeneze se forma alometrie může měnit. Naopak, orgány s růstovou rychlostí stejnou jako má celé tělo, rostou **růstem rovnoměrným (izometrickým)** (Pokorný & Tomášková, 2007).

Zvětšování těla podléhá různým fyzikálním omezením. Například prodloužení těla na dvojnásobek při zachování jeho proporcí znamená asi osminásobné zvětšení váhy, což vyžaduje jinou stavbu kostí. Zmenšení objemu těla je spojeno se zvýšením relativního povrchu (P / V = a^2 / a^3 = 2 * log a / 3 * log a, povrch roste 3/2 krát rychleji než objem). Větší povrch také znamená intenzivnější výměnu tepla (ale i vody a plynů) s okolím, tj. u

teplokrevných živočichů většinou větší ztráty tepla. Malí teplokrevní živočichové proto potřebují relativně (vzhledem k hmotnosti) více potravy a energie na udržení tělesné teploty než velká zvířata (Vácha a kol. 2004).

1.1.1 Biologie a růstové charakteristiky hraboše polního

Moje práce se zabývá růstovými charakteristikami a chováním jednoho z našich nejběžnějších drobných savců - hraboše polního (*Microtus arvalis*). Jedná se o druh s polyfázickou aktivitou (Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones *et al*., 1999). Hlavní rozmnožovací sezóna probíhá od března do půlky listopadu (Moravec, 1985; Schwarz *et al*., 1964), při vhodných podmínkách se mohou hraboši rozmnožovat i přes zimu (Moravec, 1985; Boyce & Boyce, 1988). Jarní kohorta hrabošů se dožívá 2-7 měsíců, podzimní kohorta pak o něco déle, průměrně 10 měsíců (Moravec, 1985).

Růst hraboše polního je velmi rychlý a prochází dvěma hlavními obdobími. První se vyznačuje prudkým vývojem všech tělesných ústrojí a jejich rozměrů, druhé období nastává mezi 20. – 25. dnem a růst dále probíhá ve výrazně nižší intenzitě až do konce života (Kratochvíl, 1959). K aproximaci růstu tohoto druhu je velmi často používán Gompertzův model růstu (Tkadlec, 2001) - viz dále.

1.2 Modely růstu

Změny tělesné hmotnosti nebo velikosti pozorované v průběhu života zvířat je obtížné matematicky vyjádřit. Vhodným způsobem je požití matematických modelů umožňujících popsání růstu pomocí několika parametrů (Meyer, 1995; Nešetřilová *et al.*, 1999). Pomocí růstových křivek je také možné popisovat celou řadu dalších procesů z nejrůznějších oborů.

Mezi nejčastěji používané matematické modely patří model logistický, Brody, von Bertalanffy a Gompertzův (Marcato, 2007). Růstové křivky jsou nejčastěji znázorňovány lineárním, kvadratickým, lineárně hyperbolickým a kvadraticky logaritmickým proložením růstových dat (Dave, 1971; Bianchini Sobrinho, 1984).

Modelování růstu zvířat je důležité nejen z pohledu biologie, ale také chovatelské praxe. Prostřednictvím modelu je možné odhadnout důležité růstové charakteristiky zvířat (např. rychlost růstu, ranost, denní přírůstek, konečné velikosti a hmotnosti, latence

dosažení pohlavní dospělosti) v některých parametrech modelů. Tyto parametry pak mohou být použity například jako základ umělé selekce (např. Beltran, 1992; Mignon-Grasteau *et al.*, 2000).

1.2.1 Gompertzův model (1825)

Jedná se o sigmoidní funkci navrženou Benjaminem Gompertzem (1825). Tento typ matematického modelu pro časové řady předpokládá, že růst je nejpomalejší na začátku a na konci ontogeneze jedince (http://cs.wikipedia.org). Gompertzova rovnice nezapadá do základních rovnovážných rovnic populační dynamiky. Je velmi úspěšná pro data nádorového bujení, s *x(t)* reprezentujícím počet nádorových buněk v čase *t*. Patří ke skalárním autonomním diferenciálním rovnicím, jež generují dynamické systémy v R (obor reálných čísel) a jsou biologicky významné. Nalézá uplatnění nejen v biologii, ale i v ekonomii. Využívá se například ke znázornění průběhu zájmu o nový výrobek (Studnička, 2010). Velké uplatnění má Gompertozova křivka v zemědělství a živočišné výrobě. Gompertzovu funkci použil pro predikci hmotnosti jalovic českého strakatého skotu, černostrakatého nížinného skotu a jejich kříženců Mikšík *et al*. (1988) a pro modelování růstu býčků českého strakatého skotu od narození do dospělosti Pulkrábek *et al.* (1985).

Gompertzova křivka velmi často nalézá uplatnění v populační dynamice a měření růstu drobných savců (Yoccoz, 1993; Calder, 1982; Tkadlec, 2001). Z tohoto důvodu byla použita i v mojí práci

1.2.2 Richardsova křivka (1959)

K aproximaci růstu živočichů je také velmi často používána Richardsonova čtyřparametrová Richardsova křivka (Hyánek, 1978). Její výhodou je, že v sobě obsahuje logistickou křivku jako podmodel, von Bertalanffyho model a známou Gompertzovu křivku jako „limitní“ podmodel. Tato obecnost je značnou výhodou, protože zaručuje značnou pružnost Richardsovy křivky a umožňuje spojovat výhody jednotlivých podmodelů. Logistická křivka však často nevyhovuje praktickým aplikacím díky tomu, že je symetrická kolem své inflexe (Černý, 2004).

1.3 Vnitrodruhová variabilita v rychlosti růstu

Za jednoho z prvních autorů, kteří upozornili na značnou vnitrodruhovou variabilitu v rychlosti růstu, lze považovat antropologa E. Robertse, který se na konci devatenáctého století zabýval hodnocením růstových křivek u člověka. K měření variability dále výrazně přispěli Francis Galton (antropolog) s Karlem Pearsonem (matematik), kteří se od roku 1874 zabývali výzkumy růstu a vývoje lidí a zvířat (Howell, 2010). Mezi další významné momenty patří výsledky antropologa Franze Boase, který se zaměřil především na zkoumání tempa růstu, čímž potvrdil dynamickou povahu růstových procesů. Mimo jiné zjistil, že růstové tempo se u různých živočišných skupin liší a jeho individuální povaha je výsledkem interakce genů a faktorů vnějšího prostředí (Bouchalová, 1987).

Vnitrodruhová variabilita v růstových rychlostech byla dosud pozorována u mnoha obratlovčích druhů zahrnujících ryby (Bjorklund *et al.*, 2003; Gallego & Heath, 1997; Wang *et al.*, 1998), obojživelníky (Ragland & Carter, 2004), plazy (Davenport & Scott, 1993), ptáky (Kirkpatrick & Lofsvold, 1992; Smith & Wettermark, 1995) i savce (Kirkpatrick & Lofsvold, 1992). Zajímavé je také zjištění, že individuální rozdíly v rychlostech růstu mohou v průběhu ontogeneze genotypově autokorelovat - například zvířata, která rostou rychleji jako mláďata, rostou rychleji i po dosažení pohlavní dospělosti (Kirkpatrick & Lofsvold, 1992; Vaughn *et al.*, 1999).

Jednou z hlavních příčin existence individuálních rozdílů v rychlostech růstu by mohlo být různé množství potravních zdrojů či jejich nestejná dostupnost (Hentschel, 1999). Konzistentní rozdíly v rychlosti růstu však byly zjištěny i za podmínek, kdy byla zvířata chována samostatně, potrava byla dostupná *ad libitum* a nebyli přítomni žádní predátoři ani parazité (viz např. Ragland & Carter, 2004; Martins *et al.,* 2005). V souvislosti s tímto zjištěním, byly v nedávné době navrženy dvě teorie, které předpokládají vztah mezi vnitrodruhovou variabilitou v růstových rychlostech a individuálními rozdíly v chování zvířat (osobnostními rysy) (Stamps, 2007; Réale *et al*., 2010).

2 VNITRODRUHOVÁ VARIABILITA V CHOVÁNÍ

Inter-individuální rozdíly v chování, které jsou konzistentní v čase a v různých situacích, a to nezávisle na pohlaví a věku zvířat, jsou výsledkem projevů jejich osobností (Gosling, 2001; Sih *et al*., 2004; Réale *et al.*, 2007; Biro & Stamps, 2008). Osobnost je nutné vnímat jako mnohorozměrnou charakteristiku, která je tvořena soubory vzájemně korelovaných chování (Gosling, 2001). Povaha vzájemných korelací je velmi často druhově specifická, případně se může lišit i na vnitrodruhové úrovni (např. populace žijící v prostředí s různým predačním tlakem, Sih *et al*., 2004). U většiny druhů byla nalezena pozitivní asociace mezi mírou agresivity a úrovní denní aktivity, odvahou a tendencí ke stereotypnímu chování (Koolhaas *et al*., 1999; Sih *et al.*, 2004; Groothuis & Carere, 2005;Sih *et al.,* 2004; Bell, 2008; Réale *et al.*, 2009).

Bylo také zjištěno, že osobnostní profil zvířete úzce souvisí s jeho fyziologickými charakteristikami (např. Koolhaas *et al*., 1999). Myši, které byly selektované na základě odlišné míry agresivity, se následně lišily i v množství kortikosteronu, který byl vyplaven při reakci na stresovou situaci (Koolhaas *et al*., 1999). Souvislost mezi individuálními rozdíly v chování a ve fyziologických charakteristikách byla nalezena i u dalších živočišných skupin zahrnujících savce, ptáky, ryby a plaze (Koolhaas *et al.*, 1999; Groothuis & Carere, 2005; Øverli *et al*., 2007).

2.1 Terminologie

Počátky studia personality zvířat sahají do sedmdesátých let dvacátého století, kdy Stevenson - Hindehy a Zunze (1978) publikovali první studii zabývající se osobností zvířat. Poté byla tato problematika dlouho opomíjena, a až v devadesátých letech minulého století se začali vědci otázkou personality opět zabývat. Například si začínají všímat, že někteří jedinci jsou celkově agresivnější než jiní. Objevuje se termín "behaviorální syndrom", který předpokládá přítomnost konzistentních vnitrodruhových rozdílů v souborech vzájemně korelovaných chování (Bell, 2007; Sih *et al.*, 2004).

Stálost individuálních projevů chování je pravděpodobně z mnoha hledisek velice výhodná, neboť přestože se prostředí neustále mění, konzistentní povaha jednání může být tou nejlepší strategií, jak se zcela novými situacemi se systematicky vypořádávat. Vzrůstem zájmu o personalitu je tak překonáván dřívější přístup, kdy se etologická

pozorování v behaviorální ekologii zaměřovala pouze na popis mezidruhové rozdílnosti (Groothuis & Carere, 2005).

2.1.1 Zvířecí osobnost

Vymezit termín osobnost není lehké, což je mimo jiné zřejmé také z počtu publikovaných definic (Réale *et al.*, 2007). Zjednodušeně lze říci, že pokud mluvíme o osobnosti u zvířat, rozumíme tím konzistenci v jejich chování napříč časem a různými kontexty (pod vlivy okolního prostředí, za interakcí s ostatními jedinci, v konfrontaci s predátorem či novou potravou apod.). Například určitý jedinec se chová nebojácně a proaktivně jak v novém, neznámém prostředí, tak i v přítomnosti predátora. Naproti tomu jiný jedinec bude v téže situaci mnohem bojácnější (Dall *et al*. 2004). Neznamená to však, že by se chování nemohlo měnit s věkem či okolním prostředím, ale to, že stále budou existovat jasné rozdíly mezi jedinci (Réale *et al*., 2007). V některých studiích se autoři antropomorfním termínům jako osobnost či personalita vyhýbají a preferují spíše pojmy jako je behaviorální styl či temperament (Réale *et al.* 2007).

Ke studiu zvířecích osobností již bylo využito mnoho druhů z různých taxonů. Například Gosling (2001) ve svém přehledu uvádí 64 různých druhů, přičemž 84 % bylo savců, 8 % ryby, 4 % ptáci a poslední 4 % obojživelníci, plazi měkkýši a členovci. Pro studium zvířecích personalit je základem identifikace podobných vzorců a znaků chování napříč různými taxony a jejich následná generalizace. Musí být zřejmé, že co se ukazuje jako nebojácnost u pavouka nebo chobotnice, je i nebojácnost u pstruha či člověka (Gosling, 2008).

Počet osobnostních dimenzí (rysů) a jejich mezidruhová univerzálnost je jednou ze základních otázek zoopsychologie. Podle tohoto konceptu osobnosti je základním momentem behaviorální rys, který má konkrétní hodnotu na kontinuu a je definován jako vlastnost jedince, která je stálá napříč různými situacemi (Goldberg, 1971). V následujících kapitolách uvádím jejich přehled.

2.1.2 Shy - bold kontinuum

„Shy – bold“ kontinuum rozděluje jedince na základě jejich individuální míry odvahy (např. chování v přítomnosti predátora nebo jiné hrozby) a reakce na nové podněty (např.

prostředí, předměty, apod.; Wilson *et al*., 1994). Rozlišujeme dva krajní osobnostní typy - jedince shy a bold (Wilson *et al.*, 1994). Jedinci charakterizovaní jako shy jsou obvykle bojácní, na neznámé podněty reagují zdrženlivě. Jedinci bold jsou odvážní, smělí a, ochotni riskovat, a to jak ve známém, tak v novém prostředí. Kagan (1994) vysledoval, že jedinci, kteří jsou shy jako mladí zůstávají shy i v dospělosti. Přítomnost shy-bold kontinua byla prokázána jak u mnoha druhů domácích a laboratorních zvířat, tak u druhů volně žijících (přehled v Gosling & John, 1999).

2.1.3 Proactive - reactive kontinuum

S termíny „proactive“ a „reactive“ se setkáme ve studii Henryho a Stephense (1977), který jako první použil tyto pojmy s cílem charakterizovat dva krajní typy behaviorálních reakcí na vyvolaný stres. Prvním typem odpovědi je aktivní reakce na stres, která se může projevit vysokou mírou agresivity (např. při hájení teritoria či jiného zdroje) či vysokou mírou neofilie (aktivní prozkoumávaní nových podnětů – prostředí, předmětů apod.). Druhým typem odpovědi na stresový podnět je reaktivní reakce charakterizovaná strachem z nových podnětů a nízkou hladinou agresivity. Koexistence a zastoupení jednotlivých osobnostních typů zvířat je určována povahou prostředí, ve kterém žijí - například v prostředí s malým počtem zdrojů, jehož povaha je spíše neměnná, budou zvýhodněny proaktivní typy zvířat.

2.1.4 Fast - slow kontinuum

„Fast-slow“ model byl zaveden ve studiích zabývajících se vnitrodruhovou variabilitou v chování sýkor koňader (*Parus major*, Drent *et al*., 2003). Principiálně ho lze považovat za analogii předchozího modelu proactive-reactive, s tím rozdílem, že dělícím kritériem pro vyšlechtění jednotlivých osobnostních linií byla reakce na nový podnět. Takto byly vyselektovány dvě linie sýkor: „fast“ čili rychle prozkoumávající a „slow“ čili pomalu prozkoumávající (Drent *et al.*, 2003; Carere & van Oers, 2004; Groothuis & Carere, 2005). Z výsledků těchto studií obecně vyplývá, že jedinci „fast“ se oproti zvířatům „slow“ rychleji odhodlávají k prozkoumávání nových podnětů, mají větší tendence k vytváření rutinního chování a jsou agresivnější (Drent *et al.*, 2003).

3 PROČ SE ZABÝVAT ZVÍŘECÍ OSOBNOSTÍ?

3.1 Lidská psychologie

Zkoumání zvířecí osobnosti je relativně novou a tedy i rychle se vyvíjející vědní oblastí. Zvířecí studie mohou mimo jiné pomoci objasnit biologické, genetické a environmentální základy lidské osobnosti (Vazire *et al*. 2007).

3.2 Ekologie, evoluční biologie a antropogenní aktivita

V literatuře se lze setkat s mnoha názory na srovnatelnost lidské a zvířecí osobnosti (McCrae *et al*., 2000; Gosling, 2001; Caspi *et al*., 2005). Například z pohledu behaviorální ekologie nejsou tyto dva koncepty analogické (Dingemanse *et al.*, 2010), zatímco jiní autoři předpokládají jejich srovnatelnost (např. Gosling, 2001).

Nelze opomenout ani možné metodické, hospodářské a ekonomické dopady behaviorální individuality (Sneddon, 2003). Ohodnocením osobnostních rysů zvířat lze například vhodně uzpůsobit individuální podmínky chovu či vybrat jedince, který bude pro danou práci vhodný (Gosling, 2008). Existence individuálních vzorců chování může také ovlivnit výsledky mapování početností volně žijících zvířat (Biro & Dingemanse, 2009). Bylo zjištěno, že jedinci se v ochotě vstupovat do pastí liší. Proto je důležité zvolit tak vhodně nakombinovanou metodu odchytu, aby bylo možné tento vliv minimalizovat.

Zajímavý je názor, že některé způsoby rybolovu mohou ovlivňovat evoluci ryb (Coltman *et al*., 2003; Hutchings & Fraser, 2008). Při komerčním rybolovu dochází k chytání převážně velkých a proaktivních jedinců, jejichž genotyp se tak postupně vytrácí z populace (Řežucha, 2010). Tímto způsobem dojde ke změně struktury postižené populace, což může mít negativní vliv na výnosy a v důsledku toho i na ekonomiku (efektivitu) rybolovu (Uusi-Heikkilä *et al*., 2008).

Studium zvířecí osobnosti má svůj význam i z pohledu ochranářské praxe. Je účinné do zajetí umísťovat nebojácné jedince, kteří se v něm lépe rozmnožují, zatímco zpět do přírody vypouštět spíše plaché jedince, s tendencí vyhýbat se predátorům (Smith & Blumstein, 2008).

4 VZTAH MEZI OSOBNOSTNÍMI CHARAKTERISTIKAMI A RYCHLOSTÍ RŮSTU

Výsledky dosud provedených studií naznačují, že rychlost růstu je značně individuální, a to i v případě jedinců stejného druhu, pohlaví i stáří. V souvislosti s tímto zjištěním byla navržena teorie, která předpokládá souvislost mezi osobnostními rysy zvířete, jeho životní strategií, životním tempem a fyziologickými charakteristikami (Stamps, 2007, shrnutí viz tabulka 1 níže). Smith a Blumstein (2008) zdůrazňují, že pro odvážná, proaktivní zvířata je charakteristický také vysoký reprodukční úspěch a nižší úroveň přežívání.

Tab. 1: vztah individuálních vzorců chování, životního tempa, životní historie a fyziologických charakteristik (Stamps, 2007).

	životní tempo	
pomalé		rychlé
dlouhý život		krátký život
opožděná reprodukce		předčasná reprodukce
nízké tempo růstu		vysoké tempo růstu
	životní historie	
filopatrie		vysoký rozptyl
vysoký stupeň mateřské péče		nízký stupeň mateřské péče
nízká agresivita		vysoká agresivita
plachost		agresivita
důkladný průzkum		povrchní průzkumník
vysoká družnost		nízká družnost
	chování	
vysoká reaktivita HPA osy		nízká reaktivita HPA osy
nízká reaktivita sympatického systému		vysoká reaktivita sympatického systému

vysoká reaktivita parasympatického systému		nízká reaktivita parasympatického systému
	fyziologie	
pomalý metabolismus		rychlý metabolismus
nízká citlivost vůči oxidativnímu stresu		vysoká citlivost vůči oxidativnímu stresu
rychlá imunitní odpověď		pomalá imunitní odpověď

Předpoklad vzájemných interakcí mezi genetickými predispozicemi, fyziologickými a behaviorálními charakteristikami a životní historií je také základem hypotézy "peace-of-life" syndrom (POLS, Réale *et al*., 2010). Ta předpokládá, že proaktivní chování (odvaha, agresivita a aktivita) je spojeno s vyšší úrovní výdajů energie a rychlejší životní strategií (tj. rychlý růst, brzké rozmnožování a krátká délka života). Opačný trend je pak možné pozorovat v případě jedinců, pro které jsou typické spíše reaktivní reakce (plachost, nízká agresivita a aktivita). Výsledky dosud provedených studií navržené teorie částečně podporují, nicméně drtivá většina z nich byla provedená zejména na rybách, tj. organismech s neukončeným růstem.

Práce uskutečněná na živorodkách duhových (*Poecilia reticulata*) uvádí, že populace žijící v horním toku s nižším predačním tlakem vykazuje pomalejší životní tempo než populace žijící v dolním toku, která je vystavena vyššímu predačnímu tlaku. Jednotlivé populace se také lišily v načasování pohlavní dospělosti, velikostech těla, reprodukční produktivitě a míře rodičovské investice (Reznick *et al.*, 1996).

Studie provedená na stejném druhu ryb prokázala také rozdíly v jejich ochotě riskovat, kdy živorodky z dolních toků reagovaly na přítomnost makety predátora proaktivněji než ryby z horních toků (Fraser & Gilliam, 1987). Podobný vliv míry predace na životní strategie (Walsh & Reznick, 2009) a smělost kořisti (Fraser & Gilliam, 1987) byl doložen i u jiného druhu ryby - halančíkovce Hartova (*Rivulus hartii*) (Reznick *et al.*, 1996). Podobný trend nalezli i autoři Jennions a Telford (2002) u živorodek gambusenek - ryby žijící v oblastech s vysokou mírou predace vykazovaly rychlejší životní tempo než populace s nízkou predací.

Zajímavé je také zjištění, že pro ryby žijící v prostředí s vysokou mírou predace jsou charakteristické vyšší hodnoty bazálního metabolismu, než mají ryby žijící v prostředí s nižším predačním tlakem. Uvedená závislost byla nalezena například u menidií kanadských (*Menidia menidia*) (Režucha, 2010). Ryby žijící ve vysokých zeměpisných šířkách vykazovaly vyšší hodnoty bazálního metabolismu, rychlejší růst, vyšší příjem

potravy, nižší úroveň přežívaní a větší zranitelnost vůči predátorům, než tomu bylo u ryb z populace obývající nižší zeměpisné šířky (Billerbeck *et al*., 2001; Lankford *et al.*, 2001; Arnott *et al.,* 2006; Chiba *et al.*, 2007).

Na savcích bylo dosud provedeno jen relativně malé množství prací, nicméně zdá se, že navržené teorie bude možné generalizovat i na druhy s ukončeným růstem. Careau a kolektiv (2009) se u hrabošovitých zabýval vztahem mezi mezidruhovou variabilitou v reakcích na nové prostředí a rychlostí metabolismu. Mimo jiné prokázal, že mezidruhové rozdíly v exploračním chování přímo souvisí s rychlostí nástupu pohlavní dospělosti, zatímco s rychlostí bazálního metabolismu korelují nepřímo.

V jiné studii Careau a kolektiv (2010) srovnává standardizovaná data týkající se osobnostních charakteristik různých psích plemen (Draper, 1995) s publikovanými odhady hodnot jejich rychlosti růstu a energetické spotřeby. Ukázalo se, že málo agresivní plemena pomaleji rostou a mají nižší úroveň energetické spotřeby než plemena agresivní.

Zdá se tedy, že osobnostní charakteristiky by mohly skutečně souviset s životním tempem a historií, a to jak u zvířat s neukončeným, tak s ukončeným růstem. Právě vztah mezi individuálními hodnotami růstových parametrů a vnitrodruhovou variabilitou v chování drobných savců (hrabošů polních) je předmětem mojí diplomové práce.

5 CÍLE PRÁCE

Tato práce je věnována experimentálnímu ověření navržených teorií dávajících do souvislosti osobnostní rysy zvířete, rychlost jeho životního tempa a jeho životní historii. Studie si kladla dva hlavní cíle:

1. Na úrovni skupiny ohodnotit vliv možných faktorů (pohlaví, příslušnost k sezónní kohortě), které by mohly významně přispívat ke vzniku vnitrodruhové variability v hodnotách růstových parametrů. Testovány byly tyto hypotézy:

H01: Samci a samice se v hodnotách růstových parametrů neliší.

H02: Příslušnost zvířete k sezónní kohortě (jarní/podzimní) nemá vliv na hodnoty jeho růstových parametrů.

2. Na úrovni jedince ohodnotit vztah mezi hodnotami jeho růstových parametrů a jeho behaviorálními charakteristikami (reakce na umístění do Open Field testu). Testována byla tato hypotéza:

H03: Behaviorální profil zvířete nesouvisí s hodnotami jeho růstových parametrů.

6 MATERIÁL A METODIKA

6.1 Zvířata a chovné podmínky

Testována byla laboratorně odchovaná F1 generace hrabošů polních, jejichž rodiče byli získáni ve volné přírodě. S cílem zabránit příbuzenskému křížení byly chovné páry sestavovány kombinací samic a samců z různých odchytových lokalit. Odchyty probíhaly v Českých Budějovicích a v Kačici u Prahy. Od vytvořených párů byly získány dvě kohorty mláďat - jarní a podzimní. Z prvního spárování rodičů v červenci bylo získáno 56 mláďat a z druhého spárování v říjnu 36 mláďat. Celkově bylo získáno 92 mláďat, z nichž všemi testovacími sériemi prošlo 61 jedinců (40 samic, 21 samců).

Po odstavu byla zvířata držena individuálně v chovných boxech typu Velaz T3, který obsahoval dřevěné hobliny a plastovou trubku jako úkryt. V experimentálních chovech byl nastaven světelný režim LD 12:12 a udržována konstantní teplota 18-20°C. Zvířata byla krmena standardním krmivem pro hlodavce MOK a ST1, strava byla doplňována čerstvou trávou, senem a tvrdým chlebem. Voda byla zajištěna pomocí napáječek. Potrava i voda byla zvířatům přístupná *ad libitum.*

Mláďata byla vážena 2. den po porodu a poté po každé testovací sérii v Open Field testu – tedy po prvním měsíci, a pak každé dva měsíce (viz další kapitola), a to až do stáří devíti měsíců, které u nich lze považovat za období senescence. Tento postup byl zvolen s cílem zmapovat vývoj jejich růstových rychlostí a chování v průběhu co nejširšího úseku jejich ontogeneze. Všechny testy byly prováděny přes den od 8:00 do 15:00.

6.2 Open Field test

Open Field test (OFT) byl prováděn v experimentální aparatuře o rozměrech 75 x 75 cm, která byla rovnoměrně nasvícena zářivkou s výkonem 18 W. Po každém testu byla aparatura vytřena ředěným lihem a tím zbavena pachových značek. Test probíhal po dobu 3 min a jeho průběh byl zaznamenáván pomocí kamery. Tento čas byl zvolen s ohledem na snižující se výpovědní hodnotu reakce se vzrůstající délkou testu, kdy dochází k habituaci na testové podmínky (tzv. *intrasession habituation*) (Bolivar *et al*., 2000; Montiglio *et al.*, 2010). S cílem zajistit stejné výchozí podmínky, byla všechna zvířata umísťována do aparatury přímo z trubky umístěné v domovském boxu. Tento postup byl zvolen na základě ověření jeho vhodnosti také jinými studiemi (Goddard *et al.*,

2008). Jak je naznačeno výše, uvedený test byl proveden po jednom měsíci života testovaných zvířat a dále po třech, pěti, sedmi a devíti měsících, tedy celkem pětkrát.

6.3 Zpracování dat

6.3.1 Open Field test

Videozáznamy z Open Field testu byly zpracovány pomocí sledovacího programu (Modular tracking system 1.07), jehož prostřednictvím je možné zachytit a analyzovat pohyb zvířete v testovací aréně. Jeho výstupem je pak délka trajektorie (udána v metrech). Tento způsob hodnocení chování zvířat v OFT je standardně používán (viz např. Goddard *et al*., 2008; Yaski *et al.*, 2011).

Data z Open Field testu byla dále zpracována v rámci diplomové práce Mgr. Gabriely Urbánkové (viz Urbánková, 2012), která s jejich poskytnutí pro účely mojí studie souhlasila. Jsou to data, která ukazují, jakou konkrétní dráhu jednotlivá zvířata v OFT urazila, a jestli délky těchto drah během pěti testů (sezení) narůstaly, klesaly nebo případně zůstaly stejné. To ukazuje koeficient beta (sklon proložené přímky pěti hodnotami drah u každého jedince). Protože data neměla normální rozložení, byla všechna logaritmicky transformována.

6.3.2 Extrakce růstových parametrů

Růstové parametry sledovaných hrabošů byly odhadnuty s použitím Gompertzova modelu růstu. Data o závislosti hmotnosti zvířete na jeho stáří byla proložena Gompertzovou rovnicí tvaru:

$$W(x) = \frac{A}{1 + e^{-K(x - T_i)}}, \qquad (1)$$

kde $W(x)$ je hmotnost zvířete v gramech ve věku x, A je asymptotická hodnota křivky $W(x)$ pro x blížící se nekonečnu, tedy maximální hmotnost dospělého jedince, K je růstová konstanta (rychlost růstu) a T_i je inflexní bod křivky $W(x)$. Data byla proložena metodou nejmenších čtverců v EXCELu prostřednictvím modulu Řešitel. Byla prokládána pouze

data u těch jedinců, kteří se dožili konce pokusu – data o jedincích, kteří zahynuli dříve, byla analyzována zvlášť.

Pro analýzu závislostí mezi naměřenými hodnotami různých charakteristik jednotlivých zvířat a odhadnutými parametry Gompertozovy rovnice (1) pro každé zvíře byly použity metody regresní a korelační analýzy.

Pro porovnání hodnot vypočtených průměrů byly použity standardní t-testy

7 VÝSLEDKY

V tabulkách 2A - samci a 2B - samice jsou uvedeny hodnoty behaviorálních charakteristik (délka trajektorie v jednotlivých Open Field testech i jejich průměr a vývoj aktivity vypočítaný z délky trajektorií v jednotlivých OFT), pohlaví, hmotnost zvířete druhý den po narození, identifikační číslo rodiny, z níž zvíře pochází, poměr pohlaví ve vrhu, z něhož zvíře pochází, příslušnost k sezónní kohortě (jarní a podzimní), hmotnost zvířete ve stáří 140 dní, tedy po dosažení dospělosti a počet sourozenců ve vrhu, z něhož zvíře pochází. Dále jsou zde uvedeny odhadnuté parametry logistické rovnice (1) pro každé zvíře, tedy A – asymptotická hodnota křivky $W(x)$ pro x blížící se nekonečnu, tedy maximální hmotnost dospělého jedince, K – růstová konstanta (rychlost růstu) a T_i – inflexní bod křivky $W(x)$ – více viz kapitola 8.2.1 Extrakce individuálních růstových parametrů.

Tab. 1A: samci a 1B: samice - sumarizace naměřených hodnot.

ID značí identifikační číslo zvířete; A je asymptotická hodnota křivky $W(x)$ pro x blížící se nekonečnu, tedy maximální hmotnost dospělého jedince; K je růstová konstanta (rychlost růstu); T_i je inflexní bod křivky $W(x)$; log_t1 je behaviorální charakteristika - délka trajektorie z prvního Open Field testu; log_beta je behaviorální charakteristika - vývoj aktivity (stanovený z délek trajektorií v jednotlivých OF testech, "+" znamená, že zvíře aktivitu spíše zvyšuje, "-" znamená, že zvíře aktivitu v průběhu jednotlivých sezení spíše snižuje; sex je pohlaví (1 - samec, 2 – samice); bw_2 je hmotnost zvířete druhý den po narození; family_ID je identifikační číslo rodiny, z níž zvíře pochází; sex_ratio je poměr pohlaví ve vrhu, z něhož zvíře pochází, 1 - všichni samci, 0 - samé samice; cohort je příslušnost k sezónní kohortě, 1- jarní, 2 – podzimní; OFT3_bw je hmotnost zvířete ve stáří 140 dní (= dospělost); litt_size je počet sourozenců ve vrhu, z něhož zvíře pochází; log_OFT2 až OFT5 je behaviorální charakteristika, délka trajektorie pohybu zvířete v jednotlivých Open Field testech a oft_MEAN je log průměrné délky trajektorie pohybu zvířete z jednotlivých testů (sezení).

Tab. 2A: samci

ID	A	K	Ti	log_t1	log_beta	sex	bw_2	fam_ ID	sex_ ratio	cohort	OFT3_ bw	lit_ size	log_OFT2	log_OFT3	log_OFT4	log_OFT5	oft_MEAN
4	40.50	0.12	24.23	0.57	0.94	1	2.74	12	0.25	1	39.55	4	0.899	0.860	1.002	1.170	1.048
6	39.06	0.05	37.05	1.48	-0.52	1	2.71	15	0.66	1	40.30	3	1.262	1.215	1.213	1.325	1.317
9	45.56	0.03	57.31	1.31	-0.69	1	2.45	19	0.25	1	45.14	4	1.077	0.916	1.006	1.022	1.043
20	53.63	0.03	70.60	1.60	-0.69	1	2.94	7	0.66	1	49.81	3	1.662	1.464	1.445	1.509	1.465
22	37.17	0.14	20.03	1.57	-0.22	1	2.82	7	0.66	1	45.46	3	1.336	1.331	1.199	1.530	1.336
23	25.49	0.12	22.25	1.22	-0.06	1	1.93	13	0.42	1	28.22	7	1.089	0.598	0.904	1.254	1.026
24	27.76	0.10	25.44	1.20	0.80	1	1.78	13	0.42	1	30.89	7	1.249	1.340	1.430	1.335	1.315
29	15.03	0.14	16.05	1.47	0.05	1	1.86	13	0.42	1	15.06	7	1.215	1.273	1.194	1.508	1.176
47	35.80	0.03	52.56	1.53	-0.82	1	2.43	9	0.66	1	36.57	3	1.471	1.404	1.342	1.408	1.332
48	31.72	0.13	21.64	1.30	0.38	1	2.17	9	0.66	1	36.53	3	1.661	1.567	1.495	1.543	1.513
59	21.19	0.11	19.67	1.21	-0.59	1	2.50	2	0.33	2	24.70	3	1.365	1.025	1.218	0.992	1.176
60	30.48	0.16	17.31	0.94	-0.06	1	2.37	5	0.66	2	25.30	3	1.180	1.490	1.202	0.890	1.226
66	29.49	0.16	16.33	1.25	-0.09	1	2.61	6	0.75	2	30.80	4	1.351	1.013	1.051	1.352	1.266
68	40.28	0.15	21.91	1.28	0.91	1	2.05	9	0.33	2	44.10	3	1.422	1.396	1.439	1.597	1.442

72	34.92	1.18	20.05	1.29	-0.93	1	2.30	10	0.33	2	34.20	3	1.006	0.776	0.878	0.547	0.919
73	30.10	0.14	18.49	1.22	0.43	1	2.78	15	0.66	2	31.00	3	0.903	1.185	1.434	1.214	1.239
75	39.63	0.14	19.71	1.22	0.12	1	3.04	15	0.66	2	40.50	3	1.254	1.268	1.390	1.184	1.282
79	25.03	0.14	17.54	1.34	-0.66	1	2.58	17	0.40	2	24.20	5	1.254	1.257	1.331	1.116	1.268
85	40.12	0.12	25.54	0.69	0.30	1	2.00	21	0.60	2	41.00	5	0.940	1.102	1.264	0.754	1.120
87	26.25	0.13	20.08	1.08	-0.05	1	2.25	21	0.60	2	26.60	5	1.507	1.333	1.564	1.013	1.362
91	39.96	0.13	22.82	1.15	0.27	1	2.36	23	0.25	2	35.90	4	1.264	1.337	1.490	1.158	1.300

Tab. 2B: samice

ID	A	K	Ti	log_t1	log_beta	sex	bw_2	fam_ID	sex_ratio	cohort	OFT3_bw	lit_size	log_OFT2	log_OFT3	log_OFT4	log_OFT5	oft_MEAN
2	24.17	0.14	16.42	0.59	0.62	2	2.84	12	0.25	1	25.10	4	1.436	1.467	1.315	1.364	1.231
3	19.91	0.14	13.90	1.29	0.48	2	3.04	12	0.25	1	20.97	4	1.383	1.532	1.333	1.462	1.438
5	21.40	0.15	14.70	1.03	0.07	2	2.81	15	0.66	1	23.81	3	1.169	1.460	1.311	0.999	1.308
8	21.78	0.13	16.82	1.27	-0.74	2	2.62	19	0.25	1	20.63	4	1.219	1.251	1.245	1.119	1.210
10	15.73	0.14	14.33	1.46	-0.78	2	2.36	19	0.25	1	15.23	4	1.570	1.523	1.369	1.253	1.438

13	15.96	0.13	15.68	0.89	0.17	2	2.34	5	0.20	1	16.17	5	1.169	0.733	1.017	1.057	1.100
17	30.71	0.03	60.65	1.03	0.19	2	2.21	6	0.00	1	27.34	3	0.387	0.901	0.480	1.200	0.854
18	23.91	0.13	19.21	1.30	-0.58	2	2.19	6	0.00	1	23.60	3	0.855	0.822	1.078	0.793	0.951
19	16.39	0.12	17.51	1.21	-0.28	2	2.07	6	0.00	1	14.99	3	1.245	1.110	1.085	1.229	1.123
25	18.13	0.14	17.00	1.08	0.06	2	2.00	13	0.42	1	20.90	7	1.378	1.144	0.904	1.355	1.200
27	20.34	4.80	19.91	1.35	-0.38	2	1.81	13	0.42	1	20.00	7	1.271	0.896	1.073	1.228	1.162
30	24.22	0.14	18.54	1.32	-0.49	2	2.25	14	0.00	1	26.97	4	1.377	1.273	0.577	1.214	1.105
32	19.07	4.19	19.88	1.32	-0.73	2	2.27	14	0.00	1	19.01	4	1.355	1.208	0.961	1.154	1.165
33	20.91	3.80	19.86	0.41	0.56	2	2.56	14	0.00	1	23.39	4	0.405	0.491	0.672	0.469	0.526
34	25.12	0.13	18.63	1.28	-0.26	2	2.76	16	0.00	1	28.35	3	0.876	0.476	0.850	1.050	0.908
35	20.08	1.42	19.75	1.37	-0.38	2	2.86	16	0.00	1	19.49	3	1.388	1.333	1.520	1.136	1.281
40	31.62	0.05	39.02	1.45	-0.80	2	1.94	4	0.50	1	32.70	2	1.316	1.214	1.199	1.248	1.250
43	24.02	0.11	23.38	1.56	-0.33	2	1.64	1	0.75	1	26.68	4	1.003	0.937	1.070	1.269	1.148
46	30.12	0.12	21.97	0.97	-0.11	2	2.05	9	0.66	1	30.26	3	0.973	0.812	1.099	0.873	0.929
52	23.21	0.14	19.86	1.36	0.10	2	1.79	17	0.00	1	30.64	4	1.202	1.306	1.115	1.441	1.256
53	25.76	0.14	18.38	1.33	0.36	2	2.40	10	0.00	1	31.12	1	1.305	1.253	1.326	1.366	1.266

54	35.36	0.03	61.22	1.19	0.38	2	2.14	11	0.50	1	31.94	2	1.348	1.106	1.180	1.435	1.283
56	34.28	0.03	55.01	1.50	-0.92	2	2.13	3	0.00	1	39.55	1	1.350	1.372	1.320	1.207	1.315
57	17.65	0.13	15.91	1.39	-0.55	2	2.33	2	0.33	2	18.70	3	1.494	1.570	1.374	1.217	1.395
58	24.93	3.04	20.04	1.46	-0.72	2	2.41	2	0.33	2	22.60	3	0.828	0.896	1.083	0.597	0.763
64	12.90	0.27	7.53	1.27	-0.92	2	2.33	6	0.75	2	13.40	4	1.322	1.211	1.002	0.877	1.173
67	26.40	3.61	19.90	1.32	-0.89	2	2.20	9	0.33	2	30.50	3	1.404	1.258	1.169	0.989	1.159
69	23.53	0.15	16.76	1.24	-0.88	2	2.23	9	0.33	2	19.60	3	1.078	0.706	0.922	0.539	0.915
70	18.00	8.81	19.93	0.93	0.53	2	1.83	10	0.33	2	17.40	3	0.269	0.340	1.018	1.316	0.827

7.1 Ohodnocení vlivu pohlaví a příslušnosti k sezónní kohortě na hodnoty růstových parametrů.

Jedním z cílů mojí diplomové práce bylo ohodnocení vlivu pohlaví a příslušnosti k sezónní kohortě na zjištěné individuální rozdíly v hodnotách růstových parametrů. Byly testovány následující hypotézy:

H_{01}: Samci a samice se v hodnotách růstových parametrů neliší.

Tuto hypotézu bylo možné zamítnout na jednoprocentní hladině významnosti. Samci dosáhli statisticky signifikantně vyšší hmotnosti v dospělosti než samice, pokud je pro odhad této hmotnosti použit parametr *A* z rovnice (1) (t-test, d.f. = 28, t = 5.87, $P < 0.001$).

H_{02}: Příslušnost zvířete k sezónní kohortě (jarní/podzimní) nemá vliv na hodnoty jeho růstových parametrů.

Tuto hypotézu lze zamítnout na pětiprocentní hladině významnosti. Jarní kohorta dosáhla podstatně větší hmotnosti v dospělosti, než kohorta podzimní (t-test, d.f. = 9, t = 2.45, $P < 0.05$).

7.2 Vztah růstových a osobnostních charakteristik

Předchozí studie provedené na hraboších polních dokládají konzistentní povahu individuálních rozdílů v reakcích na nové prostředí (Lantová *et al.*, 2011) a v této mojí práci především hledám jejich vazbu na růstové parametry jednotlivých zvířat.

7.2.1 Extrakce individuálních růstových parametrů

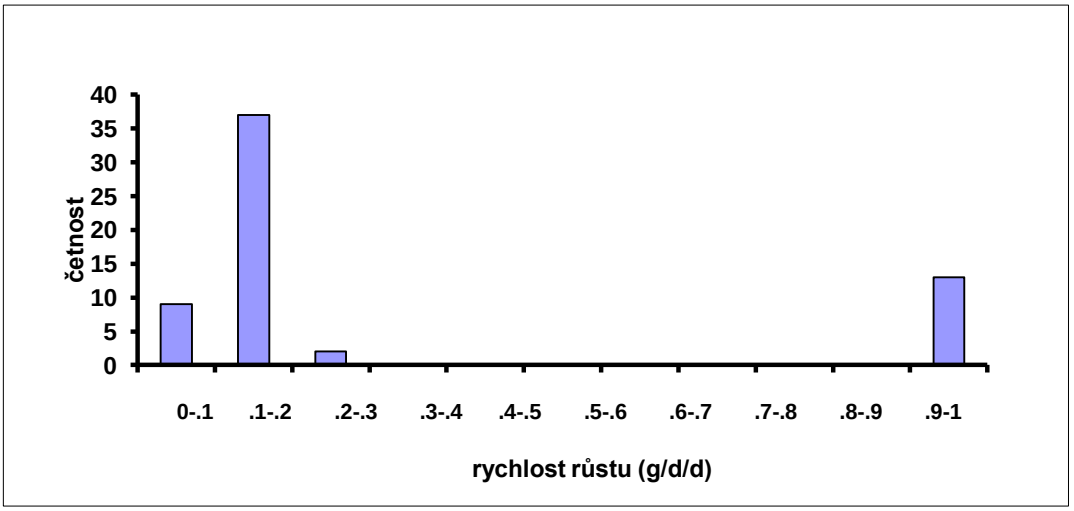
Proložením dat o závislosti hmotnosti zvířete na jeho stáří Gompertzovou rovnicí (1):

$$W(x) = \frac{A}{1 + e^{-K(x - T_i)}}, \qquad (1)$$

byly pro každého jedince extrahovány následující růstové parametry - asymptotická hodnota křivky $W(x)$ pro x blížící se nekonečnu, tedy maximální hmotnost dospělého jedince, K – růstová konstanta (rychlost růstu) a T_i – inflexní bod křivky $W(x)$.

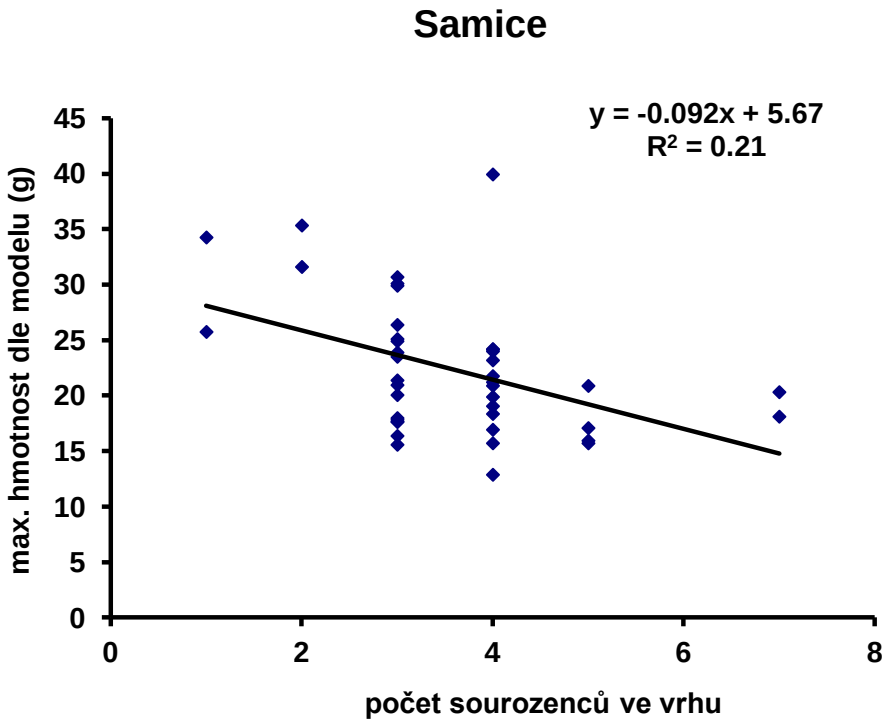
Distribuce četností rychlosti růstu jedince (parametr K) vykazovala silnou bimodalitu (Graf 1). Většina hodnot parametru K se pohybovala v rozmezí 0-0.3, u několika jedinců však byla hodnota parametru K větší než 1. Graf 3 ukazuje, že k tomu došlo u jedinců, kteří dosáhli své finální, velice malé, hmotnosti již brzo během juvenilního vývoje a dále nerostli. Tito jedinci byli vyloučeni z následující analýzy.

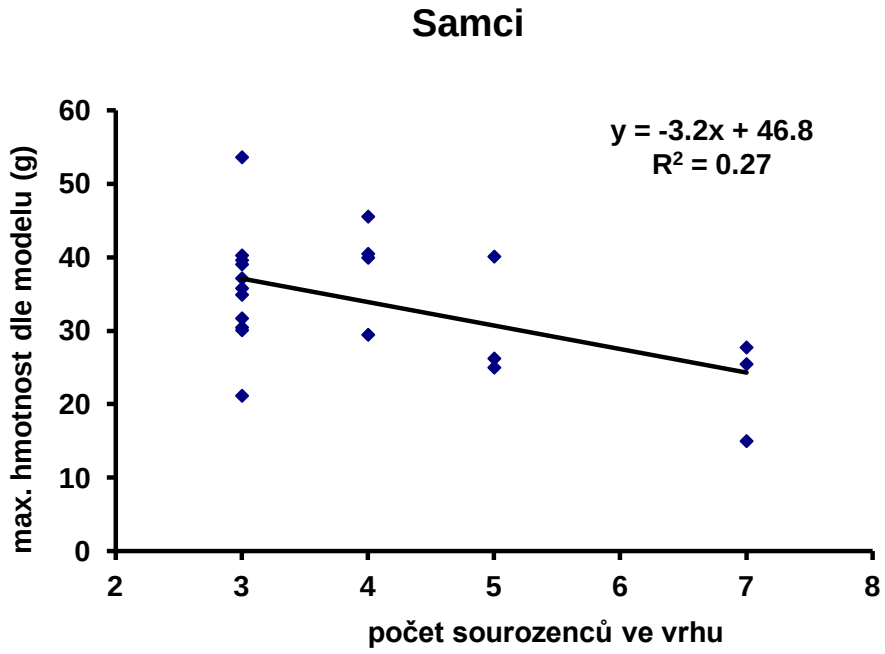
Graf 1: Distribuce četností rychlosti růstu jedince (parametr K)



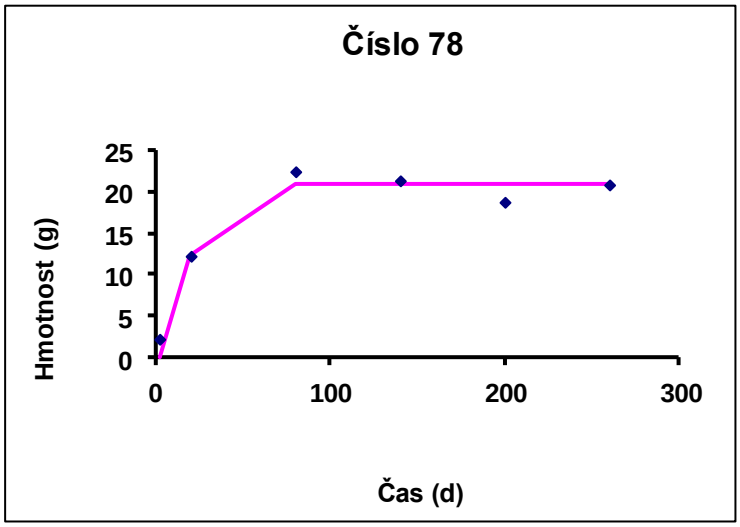
Graf 2 ukazuje závislost mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a počtem sourozenců daného jedince ve vrhu, zvlášť pro každé pohlaví. Korelace je v obou případech negativní, ale při sloučení obou pohlaví je tato korelace nevýznamná (viz tabulka 3).

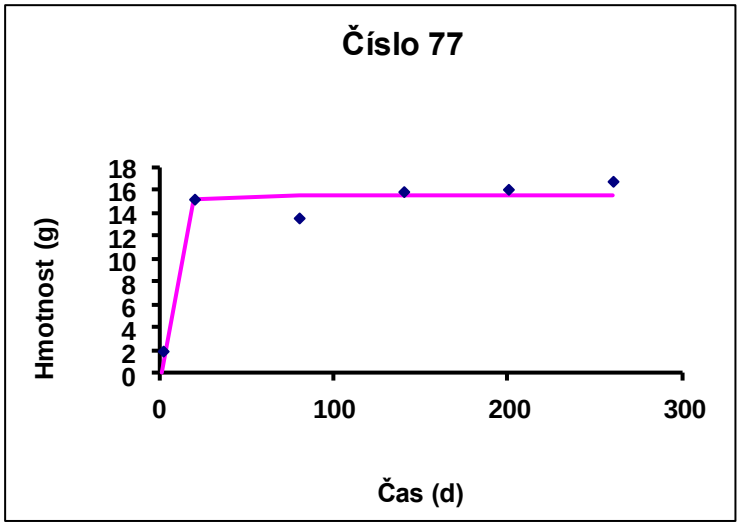
Graf 2: Závislost mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a počtem sourozenců daného jedince ve vrhu.

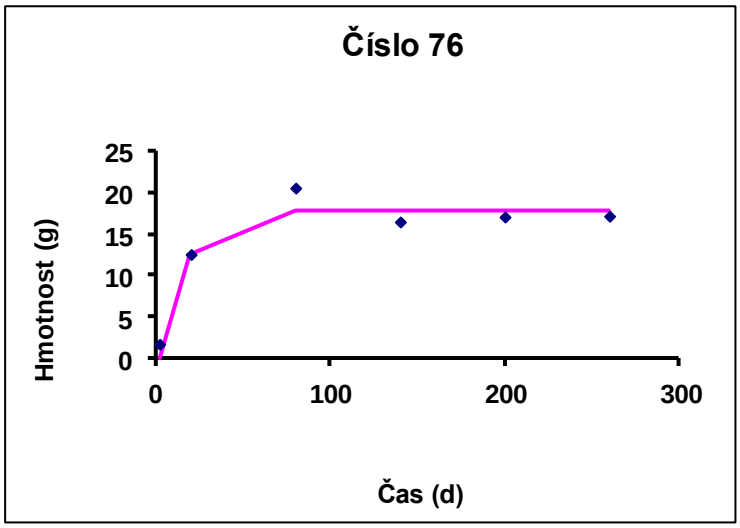




Graf 3: ukázka růstu tří jedinců, kteří vykázali růstový koeficient *K* větší než 1.







Odhadnuté parametry logistické rovnice (1) byly zkorelovány s ostatními naměřenými hodnotami pro každé zvíře, uvedenými v tabulce 1A a 1B, a výsledky (korelační matice) jsou uvedeny v tabulce 3. Tímto způsobem byla testována následující hypotéza:

H03: Behaviorální profil zvířete nesouvisí s hodnotami jeho růstových parametrů.

Tuto hypotézu nelze na základě získaných výsledků zamítnout - viz tabulka 3. Růstové parametry sledovaných hrabošů nesouvisí s jejich behaviorálním profilem.

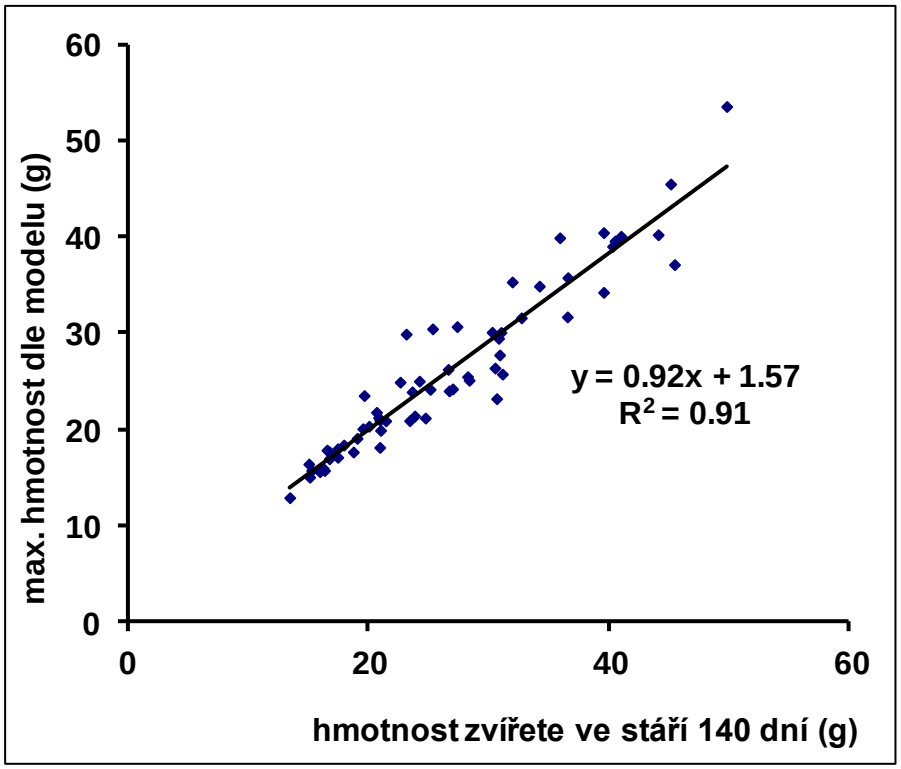
Nicméně, mezi některými proměnnými byla nalezena vysoká korelace (viz tučně vyznačené hodnoty v tabulce 2) - u nich byla následně provedena podrobnější analýza dotyčné závislosti – tyto závislosti jsou dále ilustrovány grafy a výpočtem regresní rovnice a variačního koeficientu.

Tab. 3: Korelační matice závislostí mezi odhadnutými parametry logistické rovnice (1) a ostatními naměřenými hodnotami pro každé zvíře, uvedenými v tabulce 2. Tučně jsou vyznačeny hodnoty korelačního koeficientu v absolutní hodnotě větší než 0.6 u celé populace (tj. statisticky signifikantní s P < 0.001 a vysvětlující více než 36% celkové variability) a větší než 0.5 zvlášť u samců a u samic (tj. statisticky signifikantní s P < 0.02 u samců a P < 0.001 u samic a vysvětlující více než 25% celkové variability). Hodnoty 0.5 a 0.6 byly zvoleny arbitrárně.

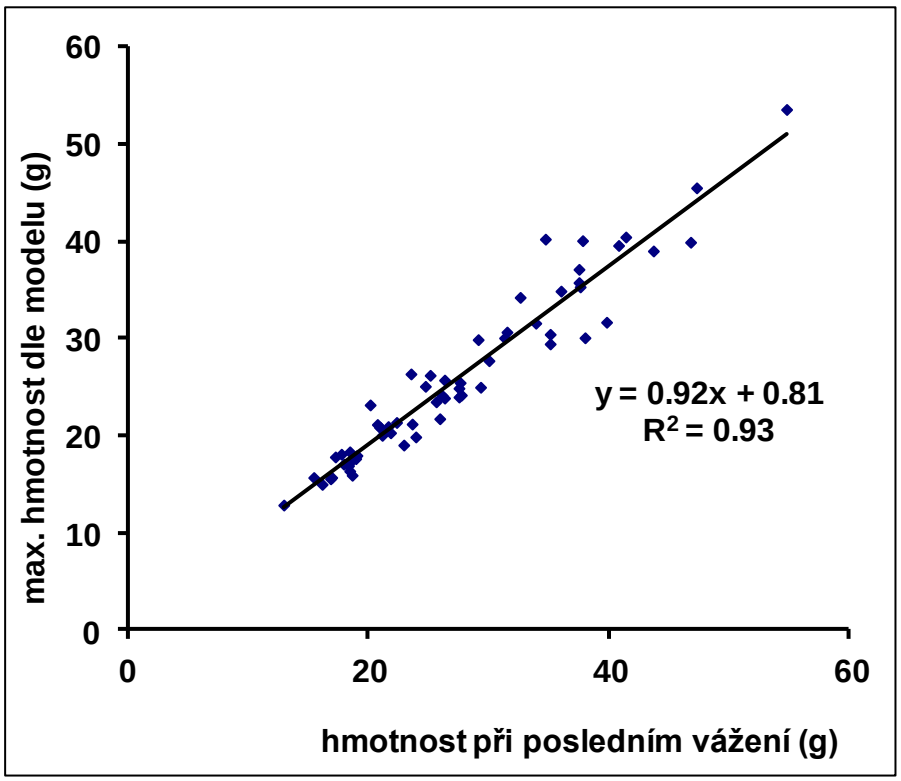
		log_t1	log_beta	sex	bw_2	fam_ID	sex_ratio	cohort	OFT3_bw	lit_size	log_OFT2	log_OFT3	log_OFT4	log_OFT5	oft_MEAN
celá populace	**A**	0.00	0.10	**-0.64**	0.26	-0.11	0.31	-0.13	**0.95**	-0.28	0.02	0.03	0.12	0.15	0.13
	K	0.05	-0.15	0.28	-0.27	0.13	-0.19	0.30	-0.31	-0.01	-0.15	-0.12	0.00	-0.23	-0.18
	Ti	0.17	-0.12	-0.21	0.03	-0.22	0.06	-0.37	**0.60**	-0.28	-0.03	-0.03	-0.05	0.20	0.03
samci	**A**	0.01	-0.05		0.46	0.12	0.05	-0.15	**0.94**	**-0.52**	0.06	0.10	0.06	0.04	0.15
	K	-0.02	-0.26		-0.10	-0.11	-0.22	0.31	-0.09	-0.14	-0.29	-0.37	-0.42	**-0.56**	-0.49
	Ti	0.37	-0.44		0.26	0.00	0.06	**-0.51**	**0.59**	-0.22	0.29	0.11	0.04	0.18	0.16
samice	**A**	0.04	0.00		-0.07	-0.39	0.01	-0.35	**0.90**	**-0.53**	-0.16	-0.12	-0.12	0.08	-0.12
	K	0.05	-0.13		-0.29	0.17	-0.07	0.41	-0.26	0.06	-0.13	-0.12	0.10	-0.23	-0.13
	Ti	0.04	0.02		-0.21	-0.36	-0.09	-0.33	**0.64**	-0.42	-0.21	-0.13	-0.19	0.16	-0.10

Graf 4: Závislost mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a jeho hmotností jak ve stáří 140 dní, tj, při dosažení dospělosti (a), tak jeho hmotností při posledním vážení (b). Odhadnuté parametry a variační koeficient jsou uvedeny uvnitř grafů

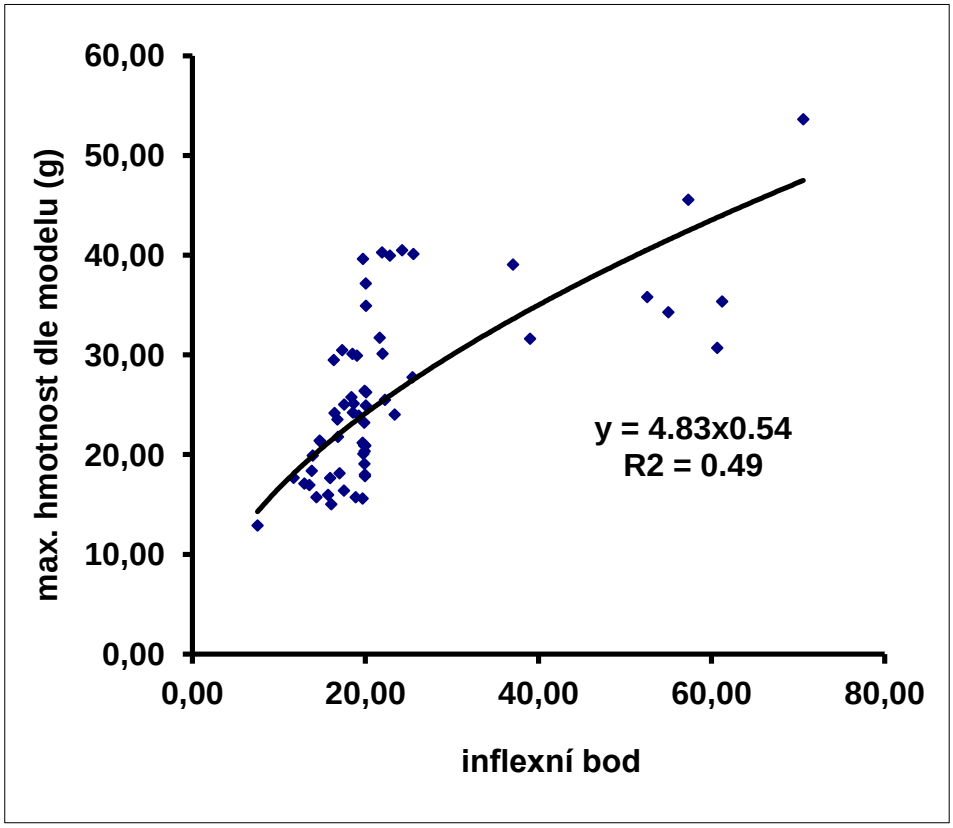
a



b



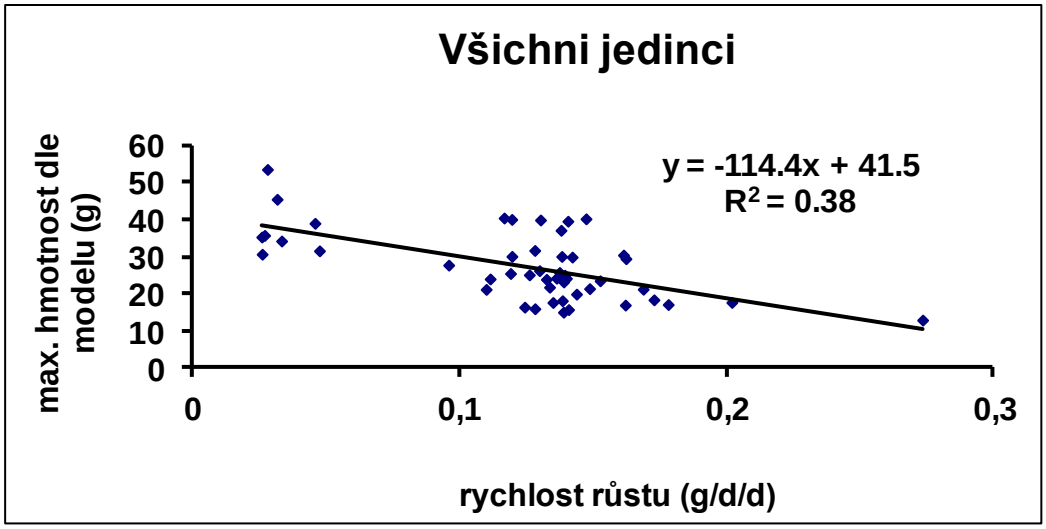
Graf 5: Závislost mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a inflexním bodem křivky (1). Závislost je proložena mocninnou křivkou.

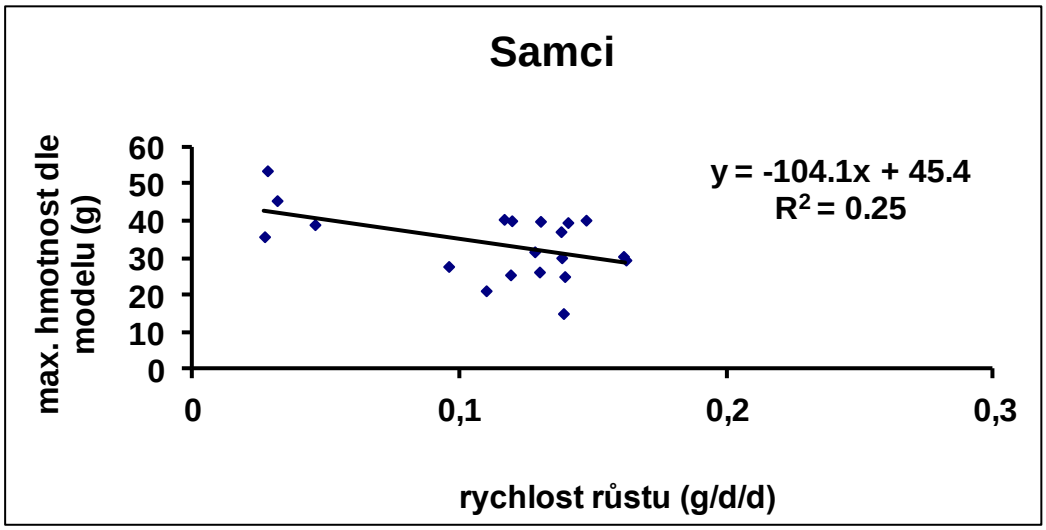


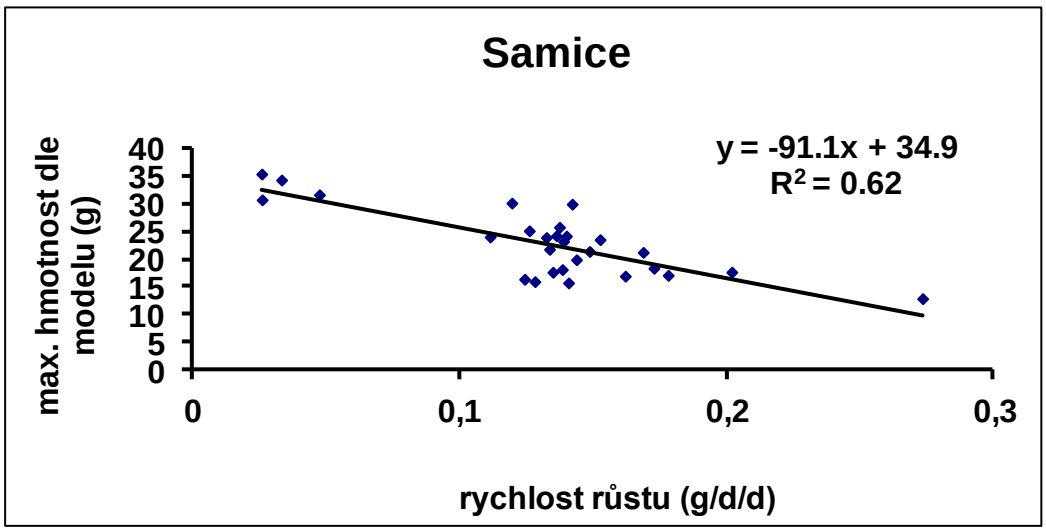
Ukazuje se, že maximální hmotnost dospělého jedince odhadnutá modelem (1) je velice dobře zkorelována s jeho hmotností jak ve stáří 140 dní (tj, při dosažení dospělosti) – Graf. 4a, tak i s jeho hmotností při posledním vážení (Graf 4b). Obě závislosti vysvětlují více než 90% variability v datech.

Zajímavá závislost je uvedena v Grafu 5: mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a inflexním bodem křivky (1) je proložena mocninná křivka, která vysvětluje téměř 50% variability v datech.

Graf 6: Závislost mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a rychlostí růstu jedince (parametr *K* v rovnici (1)), a to jak pro celou populaci, tak pro každé pohlaví zvlášť.







Závislost uvedená v Grafu 6 mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem (1) a rychlostí růstu jedince (parametr *K* v rovnici (1)) je demonstrována přímkou (vztahem), která vysvětluje celkově přes 60% variability v datech. Tato závislost jasně

ukazuje, že největší zvířata měla nejpomalejší růst a obráceně – ta nejrychleji rostoucí dosahovala nejmenších hmotností.

8 Diskuze

8.1 Vliv pohlaví a příslušnosti k sezónní kohortě na hodnoty růstových parametrů

Hodnoty růstových parametrů sledovaných hrabošů polních byly významně ovlivněny jejich pohlavím a příslušností k sezónní kohortě. Samci dosáhli v dospělosti statisticky signifikantně vyšší hmotnosti než samice. Toto zjištění není překvapivé a je v principiální shodě s literaturou týkající se sledovaného druhu hlodavce (viz např. Nagy, 2003).

Dále bylo zjištěno, že zvířata pocházející z jarní kohorty dosáhla v dospělosti významně vyšší hmotnosti než jedinci narození na podzim. Tento výsledek odpovídá trendu, který byl mnoha autory pozorován na volně žijících populací studovaného druhu (Moravec, 1985; Schwarz *et al*., 1964; Tkadlec & Zejda, 1998). Mláďata hrabošů polních se zpravidla rodí ve dvou hlavních obdobích a vytváří tak dvě sezónní kohorty - jarní a podzimní. Pro jedince z jarní kohorty je typický mnohem rychlejší tělesný vývoj, brzké zapojení do reprodukce a krátký životní cyklus. Oproti tomu kohorta podzimní svůj vývoj pozastavuje a úplně dospívají až na jaře po přezimování, jejich reprodukce je tedy koncentrována do pozdějšího věku (Moravec, 1985; Boonstra, 1989; Gliwicz, 1994; Tkadlec & Zejda, 1998). Zjištěný rozdíl ve hmotnostech dospělých zvířat tak s největší pravděpodobností odráží rozdílnou povahu ontogenetického načasování období maximální růstové rychlosti - viz třetí odstavec následující kapitoly. Skutečnost, že tento trend byl sledován i ve standardizovaných podmínkách laboratorního chovu, je velmi zajímavá.

8.2 Vztah osobnostních a růstových charakteristik

K extrakci individuálních růstových charakteristik byl použit Gompertzův model růstu. Jeho vhodnost byla potvrzena celou řadou studií (Amanico, 2014). Získané hodnoty růstových parametrů byly následně porovnány s dalšími charakteristikami (hmotnost v dospělosti, pohlaví a počet sourozenců ve vrhu) a behaviorálním profilem sledovaných zvířat. Ten byl získán pomocí opakovaného testování hrabošů v Open Field testu. V předchozích studiích bylo zjištěno, že konfrontace hraboše s Open Field testem vyvolává reakce, jejichž povaha je na úrovni jedince konzistentní (opakovatelná) a lze je tedy považovat za projev jeho osobnostních rysů (viz Lantová *et al.* 2011).

Výsledky mojí práce dokládají velmi těsný vztah mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnuté modelem a jeho hmotností jak ve stáří 140 dní (tj, při dosažení dospělosti), tak při posledním vážení, tj. ve věku devíti měsíců. Pro odhad jeho hmotnosti v dospělosti tak bylo možné použít kteroukoliv z těchto hodnot. Odhad pomocí Gompertzova modelu je však nejlepším odhadem skutečné hodnoty hmotnosti dospělého jedince, neboť průměruje možné chyby měření a byl proto použit.

Zjištěná korelace mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem a inflexním bodem křivky znamená biologicky, že hraboši, kteří začnou dříve zpomalovat svůj růst, mají vysokou pravděpodobnost, že jejich hmotnost v dospělosti bude malá. Finální velikost zvířete je tedy zřejmě do jisté míry determinována již během jeho juvenilního vývoje (Kratochvíl, 1959).

Dále byl nalezen negativní vztah mezi maximální hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem a počtem jeho sourozenců. Toto zjištění není příliš překvapivé: větší vrh znamená, že se matka musí starat méně o každého jednotlivce (např. při alokaci mléka), čímž pochopitelně každý z jedinců ve vrhu trpí – a to se může projevit v jeho finální hmotnosti. Tento výsledek je v principiální shodě s literaturou (např. Deviterne *et al.*, 2007).

Negativní korelace mezi hmotností dospělého jedince odhadnutou modelem a rychlostí jeho růstu jedince (parametr K) naznačuje, že jedinci, kteří rychle rostou, nabývají v dospělosti spíše podprůměrnou hmotnost. Biologické vysvětlení tohoto fenoménu není známo. V analýze růstových křivek skotu z hlediska ranosti a tělesné velikosti v dospělosti, kde pro odhad parametrů růstových křivek byla zvolena Gompertzova rovnice, bylo zjištěno, že rychleji dospívající zvířata mají v dospělosti nižší hmotnost. Během odchovu lze různě rychle dospívající zvířata rozlišit podle relativního přírůstku hmotnosti od narození do věku 6 měsíců, podle absolutního přírůstku hmotnosti v období od 6 do 9 měsíců věku a podle dosažené hmotnosti v období od 9 do 15 měsíců věku (Kratochvílová *et al.*, 2002).

Distribuce četností rychlosti růstu hrabošů vykazovala značnou bimodalitu, která byla zřejmě artefaktem způsobeným případy, kdy šlo o neduživého jedince, jenž poměrně rychle dosáhne své finální velikosti a dále neroste. Tyto případy bylo tedy správné při dalších analýzách vyloučit.

Hlavním cílem mojí diplomové práce bylo otestovat možný vztah mezi růstovými parametry zvířete a jeho behaviorálním profilem. Na základě získaných výsledků nelze souvislost mezi těmito charakteristikami prokázat. Společným předpokladem obou testovaných teorií (viz kap. 4) je pozitivní vztah mezi rychlostí růstu zvířete a jeho

proaktivitou (Stamps, 2007; Réale *et al.*, 2010). Tato myšlenka nachází své kořeny v klasickém pojetí r- a K- strategií. Pokud by tento vztah platil u sledované skupiny hrabošů polních, byl by nalezen pozitivní vztah mezi rychlostí jejich růstu a proaktivním chováním v Open Field testu. Jinými slovy, jedinci, kteří na umístění do prostředí vyvolávajícího stres (otevřený a nasvícený prostor) reagují proaktivně, tj. i přes možná rizika jej intenzivně prozkoumávají, by měli růst rychleji než reaktivně reagující hraboši. Tento výsledek je v rozporu s výsledky dalších prací, v nichž byl vztah mezi proaktivním chováním a rychlejším růstem prokázán (Stamps, 2007; Mangel *et al.*, 2001; Werner *et al.*, 1993; Careau *et al*., 2008).

Nicméně, existují i studie, které podobně jako moje práce souvislost mezi osobnostními charakteristikami a rychlostí růstu nenašly. Příkladem může být studie provedená na sýkoře modřince *Cyanistes caeruelus,* kde bylo sledováno chování a růstové a fyziologické charakteristiky volně odchycených ptáků. Bylo zjištěno, že růstové charakteristiky sýkor nesouvisí s jejich chováním v behaviorálních testech (Kluen, 2014). K podobným výsledkům dochází i práce provedená na volně žijících křečcích dlouhoocasých (*Peromyscus maniculatus*) (Careau *et al.*, 2001) a hraboších pensylvánských (*Microtus pennsylvanicus)* (Timonin *et al*., 2011).

Nelze však opomenout skutečnost, že studie, které vztah mezi osobnostními charakteristikami zvířat a hodnotami jejich růstových parametrů nenalezly, jsou téměř vždy provedeny na volně žijících zvířatech. Skutečně, dosud největší počet empirických potvrzení vztahu mezi životním tempem, životní historií a osobnostním profilem pochází z prací provedených na domestikovaných druzích či zvířatech chovaných v laboratoři (Abrahams & Sutterlin, 1999). Výsledky těchto prací souhrnně dokládají přímé spojení mezi osobnostními charakteristikami, rychlostí metabolismu a růstu jedince.

V kontextu výše uvedených skutečností se absence vztahu mezi růstovými charakteristikami a behaviorálním profilem hrabošů jeví jako překvapivá, jelikož zvířata byla v průběhu celého života chována ve standardizovaných laboratorních podmínkách. Možnou příčinou však může být skutečnost, že rodiče sledovaných jedinců byli odchyceni ve volné přírodě. Výsledky řady studií ukazují, že zkušenosti matky během gravidity, individuální rozdíly v mateřském stylu a stres, který mohlo laboratorní prostředí u volně odchycených zvířat bezpochyby vyvolat, mohou mít dlouhodobé účinky na chování a růstové parametry jejich potomků (Groothuis & Trillmich, 2011). Lze se proto domnívat, že zaznamenaná variabilita v růstových parametrech hrabošů byla výsledkem působení některého z uvedených rušivých faktorů, a že tak byl překryt možný vztah s osobnostními charakteristikami.

Další možnou příčinnou by mohl být chovný design, který byl v této studii použit. Hraboši byli po svém odstavení od matky chování samostatně. Tento postup byl zvolen s cílem eliminovat možný vliv hierarchie ustanovené mezi zvířaty drženými společně. Právě ta by mohla vést ke vzniku variability v růstových parametrech, a to i v případě, že je potrava dostupná *ad libitum*. Stálá přítomnost sourozenců může totiž také generovat chronický stres, který se projeví odchylnou rychlostí růstu. Budoucí studie eliminující vliv zmíněných faktorů by tak byla velmi přínosným srovnáním.

9 ZÁVĚR

Hodnoty růstových parametrů sledovaných hrabošů polních byly významně ovlivněny jejich pohlavím a příslušností k sezónní kohortě. Samci dosáhli v dospělosti významně vyšší hmotnosti než samice, což je pro tento druh typické. Bylo také zjištěno, že zvířata pocházející z jarní kohorty dosahují v dospělosti výrazně vyšší hmotnosti než jedinci narození na podzim.

Hlavním cílem této práce bylo experimentálně ověřit možnou souvislost osobnostních rysů zvířete a hodnot jeho růstových parametrů. Tento předpoklad však nebyl u sledovaných hrabošů potvrzen. To může být způsobeno absencí zmíněného vztahu u studovaného druhu hlodavce či působením nežádoucích vlivů vnějšího prostředí jako je chovné uspořádání, ovlivnění růstu testovaných zvířat možným stresem matky v graviditě či různorodostí mateřských stylů péče o mláďata.

10 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Abrahams, M V., and Arnold Sutterlin. "The foraging and antipredator behaviour of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon." *Animal Behaviour* (1999): 933-942.

Abramson, P R., et al. "The talking platypus phenomenon: Competency ratings as a function of sex and professional status." *Psychology of Women Quarterly* (1977): 114-124.

Amancio, A, et al. "Use of mathematical models in the study of bodily growth in GIFT strain Nile tilapia." Revista Ciência Agronômica (2014): 257-266.

Arendt, J. D. Adaptive intrinsic growth rates: an inte gration across taxa. *The Quarterly Review of Biology* (1997): 72, 149–177.

Bianchini S, E. Estudo da curva de lactação de vacas da raça Gir. 1984. 88 f. Diss. Tese (Doutorado em Genética). *Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto,* (1984).

Billerbeck, M et al"Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. II. Trade-offs with vulnerability to predation in Menidia menidia." *Evolution* (2001): 1873-1881.

Biro, P A., et al. "Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates." *Journal of Animal Ecology* (2006): 1165-1171.

Biro, P A., and Judy A. Stamps. "Are animal personality traits linked to life-history productivity?." *Trends in Ecology & Evolution* (2008): 361-368

Bogin, B. "Evolutionary perspective on human growth." *Annual Review of Anthropology* (1999): 109-153.

Bogin, B.: Patterns of Human Growth. Cambridge University Press, (1999).

Boissy, A. & Bouissou, M.F. Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied animal behaviour science* (1995). 46: 17-31.

Boonstra R: Life history variation in maturation in fluctuating meadow vole populations (Microtus pennsylvanicus). *Oikos* (1989) 54: 265-274.

Bouchalová, M.: Vývoj během dětství a jeho ovlivnění. 1. vyd. Avicenum, zdravotnické nakladatelství, 1987

Brzęk, P, and Marek Konarzewski. "Relationship between avian growth rate and immune response depends on food availability." *Journal of Experimental Biology* (2007): 2361-2367.

Calder III, William A. "The relationship of the Gompertz constant and maximum potential lifespan to body mass." *Experimental gerontology* (1982): 383-385.

Careau, V., et al. "Genetic correlation between resting metabolic rate and exploratory behaviour in deer mice (Peromyscus maniculatus)." *Journal of evolutionary biology* (2011): 2153-2163.

Careau, V., et al. "Energy metabolism and animal personality." Oikos (2008): 641-653.

Černý, M. R. "Růstové křivky v ekonometrii." sborník ze setkání doktorandů (2004).

Čuta, M. "Růst a vývoj dětí studie ELSPAC." (2011). Davenport, J., and C. R. Scott. "Individuality of growth, appetite, metabolic rate and assimilation of nutrients in young green turtles (Chelonia Mydas L.)."Herpetological journal (1993): 26-31.

Dave, B. K. First lactation curve of Indian water buffalo. JNKVV Res. J. (1971) 5:93–98.

Deviterne, D., & Perrin, P. P. Cognitive task fulfilment may decrease gaze control performances. Physiology & behavior, (2007) 861-866.

Drent, P. J., et al Realised heritability of personalities inthe great tit (Parus major). Proceedings of The Royal Society B (2003). 270: 45–51.

Dingemanse, N., J., et al. "Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity." Trends in Ecology & Evolution (2010): 81-89.

Finkel, T, & Nikki J. Holbrook. "Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing." Nature (2000): 239-247.

Gilliam, J., Douglas F. "Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows." Ecology (1987): 1856-1862.

Gliwicz J.: Why do some young voles stop growing? Pol. Ecol. Stud. (1994) 20(3-4): 335-341.

Goldberg, L., "Five models of clinical judgment: An empirical comparison between linear and nonlinear representations of the human inference process."Organizational Behavior and Human Performance (1971): 458-479.

Groothuis, T, & Fritz Trillmich. "Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny." Developmental psychobiology (2011): 641-655.

Howell, B. M.: Human Growth and Development. In Birx, H. J. (ed.): 21st Century Anthropology. A reference Handbook. SAGE Publications, (2010).

Hyankova, L., et al. "Divergent selection for shape of growth curve in Japanese quail. 1. Responses in growth parameters and food conversion." British poultry (2001): 583-589.

Kirkpatrick, M, and D Lofsvold. "Measuring selection and constraint in the evolution of growth." Evolution (1992): 954-971.

Kluen, E, Heli Siitari, and Jon E. Brommer. "Testing for between individual correlations of personality and physiological traits in a wild bird." Behavioral Ecology and Sociobiology (2014):

Koolhass, J.. Coping styles in animals: current status in behavior andstressphysiology. Neuroscience et Biobehavioral Reviews (1999). 925-93505-213.

Koops, W., & M. Grossman. "Applications of a multiphasic growth function to body composition in pigs." Journal of animal (1991): 3265-3273.

Kratochvilova, M., et al. "Growth curve analysis in cattle from early maturity and mature body size viewpoints." Czech journal of animal (2002): 125-132.

Kukla, L, et al. "Twins Growth Modelling from Parent Growth Potential and Body Height and Weight Dynamic Phenotypes." (2007).

Lantová, P., Šíchová, K., Sedláček, F. & Lanta, V. Determining Behavioural Syndromes in Voles - The effect of Social Environment. Ethology, (2011): 124-132.

Mikšík, J., Pulkrábek, J., Tuček, M., Hyánek, J.: Predikce hmotnosti jalovic na základě Gompertzovy funkce, Živoč. Výr. 33, (1988): 105 - 112.Živoč. Výr., 41, 381–385.

Mangel, M, & Judy Stamps. "Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth." Evolutionary Ecology Research 3.5 (2001): 583-593.

McElreath, R, & Pontus Strimling. "How noisy information and individual asymmetries can make 'personality'an adaptation: a simple model." Animal Behaviour (2006): 1135-1139.

Menchaca, D., et al. "Thrombopoietic effects of pegylated recombinant human megakaryocyte growth and development factor (PEG-rHuMGDF) in patients with advanced cancer." The Lancet (1996): 1279-1281.

Meyer, K.: Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. Livest. Prod. Sci., (1995): 125–137

Mitchell-J, A. J. et al. (eds). The atlas of European mammals. – Academic Press. (1999)

Mignon-G, S., et al. "Genetic analysis of growth curve parameters for male and female chickens resulting from selection on shape of growth curve."Journal of Animal (2000): 2515-2524

Moravec, J. Age structures in a wild population of Microtus arvalis during its population cycle (Mammalia: Rodentia). Věstník československé společnosti zoologické (49), (1985). 123-131.

Muller, R, & Schrader. L., "Behavioural consistency during social separation and personality in dairy cows." Behaviour (2005): 9-10.

Nagy, L. Alpine Biodiversity in Europe. Springer, (2003). pp.477

Nešetřilová, H., et al. "Multiphasic growth models for cattle." Czech J. Anim. (2005): 347-354.

Nešetřilová, H.; Šařecová, P.; Louda, F.; Nová, V.: Multiphasic growth models in cattle. Czech University of Agriculture, (1999), 145 pp

Nešetřilová, H., and Jan Pulkrábek. "Růstové modely českého strakatého skotu."

Niethammer, J. Krapp, F. Microtus arvalis (Pallas, 1779) - Feldmaus. In Handbuch der Sfiugetiere Europas,Edited by J. Niethammer & F. Krapp. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft (1982). pp. 284-318

Pokorný, R., & I. Tomášková. "Allometric relationships for surface area and dry mass of young Norway spruce aboveground organs.". For. (2007): 548-554.

Pulkrábek, J.- Šiler, R.- Tuček, M.- Mejsnar, J.: Růst býčků českého strakatého skotu od narození do dospělosti, Živoč. Výr. (1985): 55 - 64.

Ragland, G. J., & P. A. Carter. "Genetic covariance structure of growth in the salamander Ambystoma macrodactylum." (2004): 569-578.

Réale, D., et al. "Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological (2010): 4051-4063

Réale, D., et al. Temperament in bighorn ewes: individual consistency and correlates with behaviour and life history. AnimalBehaviour (2000)

Relichová, J., Malina, J.: Panoráma biologické a sociokulturní antropologie 2: Genetika. Editor: Jaroslav Malina. Nauma, (2000)

Reznick D et al Life-historyevolution in guppies (Poecilia reticulata: Poecilidae). IV.Parallelism in life-history phenotypes. (1996a): 319–338

Romanovský, A., et al. "Dynamics of tubulin structures in Xenopus laevis oogenesis." Journal of embryology and experimental morphology (1985): 75-86.

Romanovský, A., Obecná biologie. 2. vyd. Praha: Státní pedagogické nakladatelství, (1988), 695 s. 569-570

Rozsypal, S et al Přehled biologie, nakladatelství scientia spol. s r.o., v (1994), isbn 80-85827-32-8,

Russell, G. A., and M. A. Chappell. "Is BMR repeatable in deer mice? Organ mass correlates and the effects of cold acclimation and natal altitude." Journal of Comparative Physiology (2007): 75-87.

Řežucha, R. "Vztah mezi osobnostními charakteristikami a reprodukčními strategiemi samců hořavky duhové (Rhodeus amarus)." (2010)

Schwarz, S., et al Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals. Acta Theriologica, (1964): 11-43.

Sih, A, et al ."Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview." Trends in Ecology & Evolution (2004): 372-378.

Smith, B., & Daniel T. Blumstein. "Fitness consequences of personality: a meta-analysis." Behavioral Ecology (2008): 448-455.

Sneddon, L U. "The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic." Applied Animal Behaviour (2003): 153-162.

Stamps, J "Growth- mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals."Ecology (2007): 355-363.

Stamps, J, & T G Groothuis. "The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives." Biological Reviews (2010): 301-325.

Studnicka, A., & Cirineo S., "Corruption and human trafficking in Brazil: Findings from a multi-modal approach." European Journal of Criminology (2010): 29-43.

Tholon, P, & Sandra Aidar de Queiroz. "Mathematic models applied to describe growth curves in poultry applied to animal breeding." (2009): 2261-2269

Timonin, M. E., et al. "Individual differences in the behavioural responses of meadow voles to an unfamiliar environment are not correlated with variation in resting metabolic rate." Journal of Zoology (2011): 198-205.

Tkadlec, E. & Zejda, J. Density-dependent life histories in female bank voles fromfluctuating populations. Journal of Animal Ecology (1998)., 863-873

Tkadlec, E, & Nils Chr Stenseth. "A new geographical gradient in vole population dynamics." Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological (2001): 1547-1552.

Uusi-Heikkilä, Silva, et al. "A behavioral perspective on fishing-induced evolution." Trends in ecology & evolution (2008): 419-421.

Vazire, S., et al Are women really more talkative than men?. (2007). 82-82.

Walsh, M R., & David N. Reznick. "Phenotypic diversification across an environmental gradient: a role for predators and resource availability on the evolution of life histories." Evolution 63.12 (2009): 3201-3213.

Werner, E et al. "Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity." American Naturalist (1993): 242-272.

Yoccoz, N et al. "Growth and reproduction in island and mainland populations of the vole Microtus epiroticus." Canadian Journal of Zoology 71.12 (1993): 2518-2527.