

Přírodovědecká fakulta Jihočeské Univerzity v Č. Budějovicích  
Katedra zoologie



Magisterská diplomová práce  
2010

**Vliv sociálního prostředí na vývoj osobnostních rysů  
hraboše polního (*Microtus arvalis*)**

Bc. Klára Šíchová

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

Šíchová K., 2010. Vliv sociálního prostředí na vývoj osobnostních rysů hraboše polního (*Microtus arvalis*). [Early social environment affects development of personality traits in common vole (*Microtus arvalis*). Master thesis, in Czech.] – 37 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

***Annotation:***

The study investigated the effect of non-genetic social factors (represented by litter size, litter sex composition, and affinity to age cohort) on the development of consistent inter-specific differences in reaction to novelty in common voles (*Microtus arvalis*). The voles were tested in three behavioural experiments – Forced Open Field test (FOF), Unforced Open Field test (UFOF), and Radial-arm maze (RAM). A significant impact of components of social environment was detected.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Dále prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Č.Budějovicích dne 3.5.2010

.....  
Bc. Klára Šíchová

### ***Poděkování***

Děkuji Františkovi za vedení práce, cenné připomínky a neutuchající optimismus, kterým vždy člověka povzbudí a dobře naladí. Další velké poděkování patří Petře a Vojtovi Lantovým, a to nejen za pomoc se zpracováváním dat a kontrolou textu.

Také bych ráda poděkovala Lucce Třískové, Lence Brixové a Jitce Havlové, které se významně podílely na odchytu zvířat.

V neposlední řadě bych chtěla moc poděkovat panu Olince a to zejména za jeho pochopení a zatím nekonečnou trpělivost.

# Obsah :

<b>1. OSOBNOST ZVÍŘAT .....</b>	<b>1</b>
1.1. Definice osobnosti .....	1
1.2. Struktura osobnosti.....	2
1.3. Zvířecí superrysoy.....	2
1.3.1 Proactive-reactive „coping style“ .....	2
1.3.2 Slow-fast .....	3
1.4. Metodologie výzkumu osobnosti.....	4
1.5. Open Field test.....	4
<b>2. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ OSOBNOSTNÍ RYSY .....</b>	<b>6</b>
2.1. Geny .....	6
2.2. Sociální prostředí .....	7
2.2.1. Poměr pohlaví ve vrhu .....	8
2.2.2. Počet sourozenců.....	9
<b>3. ZDROJE VARIABILITY SOCIÁLNÍHO PROSTŘEDÍ U HLODAVCŮ.....</b>	<b>13</b>
<b>4. CÍLE PRÁCE .....</b>	<b>14</b>
<b>5. METODIKA .....</b>	<b>15</b>
5.1. Zvířata a chovné podmínky.....	15
5.2 Pokusná zařízení a vlastní testování.....	16
5.2.1 Nucený Open Field test ( <i>Forced Open Field test, FOF</i> ).....	16
5.2.2 Nenucený Open Field test ( <i>Unforced Open Field test, UFOF</i> ).....	16
5.2.3 Radiální labyrint ( <i>Radial Arm Maze test, RAM</i> ).....	16
5.3 Statistická analýza dat .....	19
5.3.1 Extrakce behaviorálních komponent .....	19
5.3.1 Identifikování vlivu příbuznosti, sociálního prostředí a pohlaví .....	19
<b>6. VÝSLEDKY .....</b>	<b>20</b>
6.1 Získané behaviorální komponenty .....	20
6.2 Rozdíly v chování podmíněné příslušností k rodině.....	21
6.3 Rozdíly v chování podmíněné sociálním prostředím .....	21
<b>7. DISKUZE .....</b>	<b>28</b>

<b>7.1. Vliv pohlaví.....</b>	<b>28</b>
<b>7.2. Vliv poměru pohlaví ve vrhu.....</b>	<b>28</b>
<b>7.3. Vliv počtu sourozenců.....</b>	<b>29</b>
<b>7.4. Vliv příslušnosti k věkové kohortě.....</b>	<b>30</b>
<b>8. ZÁVĚR .....</b>	<b>32</b>
<b>9. POUŽITÁ LITERATURA .....</b>	<b>33</b>

# 1. Osobnost zvířat

## 1.1. Definice osobnosti

Jedinečnost je obecnou vlastností všech živých organismů. Morfologické či fyziologické odchylky objevující se mezi zvířaty stejného druhu, věku a pohlaví byly vždy přijímány jako samozřejmé. Naproti tomu behaviorální individualita takovýchto jedinců byla vzhledem k její obtížné kvantifikaci po dlouhou dobu opomíjena či uměle odstraňována. Rapidní myšlenkový a metodologický zlom nastal až před přibližně 30 lety, kdy se objevila celá řada prací upozorňujících na vztah mezi osobnostním typem zvířete a jeho *life-history* (např. Benus *et al.*, 1991; Wilson, 1994). Náhle se tak začal ustanovovat nový vědní obor, stírající mezidruhové hranice ve studiu osobnosti.

Tento překotný vývoj s sebou však přinesl dosud přetrvávající terminologickou nejednotu. Zatímco psychologie lidské osobnosti v sobě zahrnuje celou řadu témat, majících v dnešní době již ustálený pojmový základ, zoopsychologie tímto procesem teprve prochází. Nezbytným prvním krokem při jejím studiu je proto zorientování se v základních pojmech. Už samotné vymezení termínu osobnost je v rámci zoopsychologie velice obtížné (Wagner, 2001). Pojmová nesourodost často pramení ze snahy autorů vyhýbat se termínům užívaným v lidské psychologii a zavádět názvy nové, přesně vystihujícího sledovanou povahovou vlastnost zvířete (Gosling, 2001).

V literatuře se lze nejčastěji setkat s termíny jako temperament (Réale *et al.*, 2000), „coping styles (strategy)“ (Boissy *et Bouissou* 1995; Koolhass *et al.*, 1999; Wechsler, 1995), behaviorální profil (Groothuis *et Carere*, 2005) či behaviorální syndrom (Sih *et al.*, 2004). Uvedené názvy je možné označit jako ekvivalenty k termínu osobnost, a jejich použití mnohdy závisí pouze na zvyklostech autora (Groothuis *et Carere*, 2005). Přehled přesných definic jednotlivých pojmů a jejich porovnání uvádím ve své bakalářské práci (Šíchová, 2008).

Principiálním základem všech uvedených konceptů je předpoklad konzistence osobnostních charakteristik v čase a v různých situacích, z čehož vyplývá i možnost predikce chování daného jedince (John, 1990). Časovou stálost osobnosti není vhodné vnímat jako absolutní, i po dosažení dospělosti se ještě může nepatrně vyvíjet (Capitanio, 1999). Důležitá je však skutečnost, že v rámci uvažované skupiny zvířat si daný jedinec zachovává stejnou pozici v osobnostním gradientu (Groothuis *et Carere*, 2005; Réale, 2007).

Konzistentní individuální rozdíly v chování byly nalezeny u širokého spektra živočišných druhů zahrnujících i bezobratlé (např. chobotnice, mravence, mšice). Dosud nejrozsáhlejší přehled výsledků těchto studií uvádějí přehledy Koolhaase *et al.* (1999), Goslinga (2001) a Bellové (2009).

## 1.2. Struktura osobnosti

Osobnost představuje mnohorozměrnou charakteristiku jedince (Gosling, 2001). Každý jedinec zaujímá v tomto uvažovaném prostoru specifickou polohu. Počet osobnostních dimenzí a jejich mezidruhová univerzálnost je jednou ze základních otázek zoopsychologie.

V lidské psychologii je nejhojněji využíván Pětifaktorový model – „Velká Pětka“ (*Big Five Model*, John, 1990), který pracuje s dimenzemi: Extraverze (*Extraversion*), Přívětivost (*Agreeableness*), Svědomitost (*Conscientiousness*), Emocionální stabilita (*Neuroticism*) a Otevřenost vůči zkušenosti (*Openness to experience*). Všechny uvedené dimenze však není možné mezidruhově generalizovat (Gosling, 2001), což značně omezuje jeho využitelnost. Minimálně tři z těchto dimenzí lze nicméně nalézt u většiny dosud prostudovaných živočichů, a to dimenze Extraverze, Přívětivost a Emocionální stabilita (*Neuroticismus*; Gosling & John, 1999). Dimenze Extraverze odráží typ reakce jedince na nové podněty. Přívětivost charakterizuje jeho sklony k agresivitě a dominanci. *Neuroticismus* v sobě zahrnuje individuální rozdíly ve schopnostech jedinců vyrovnávat se s podněty prostředí. V zoopsychologii je však tato dimenze označována spíše termínem Emocionální stabilita (John, 1990).

Principiálně se tyto univerzální dimenze odráží ve zvířecích superrysech, jež byly navrženy na základě rysového studia osobnosti. Jako rys je definována behaviorální vlastnost jedince, jejíž povaha je stálá napříč různými situacemi (např. anxieta, míra agresivity, apod.; Goldberg, 1971; Pervin and John, 1999)

## 1.3. Zvířecí superryisy

### 1.3.1 Proactive-reactive „coping style“

Koncept proactive-reactive principiálně vychází z prací Cannon (1915) a Engela *et Schmala* (1972). Jeho základem je individuální specifická reakce zvířat na stresové situace, jež může nabývat dvou krajních podob. První z nich je charakterizována proaktivním

přístupem, původně označeným jako „útok-útek“ („*fight-flight*“, Cannon, 1915). Naproti tomu behaviorální odpověď reaktivních jedinců typu „ochrana-ústup“ („*conservation-withdrawal*“, Engel *et* Schmal, 1972) je spíše pasivnější.

Typ reakce na stresové podněty souvisí s celou řadou dalších vlastností jedince. V této souvislosti byla provedena řada prací na myších (*Mus musculus domesticus*), selektovaných na základě latence útoku na linie rychle útočící (*Short Attack Latency*, SAL) a pomalu útočící (*Long Attack Latency*, LAL; van Oortmerssen *et* Bakker, 1981; Benus *et al.*, 1989). Proaktivní (SAL) zvířata aktivně kontrolovala své teritorium, byla agresivnější, rychleji reagovala na nové podněty a oproti reaktivním (LAL) jedincům měla také větší sklony k vytváření rutinních návyků. Reaktivní jedinci pomaleji prozkoumávali nové prostředí, byli pozornější k jeho detailům a jejich chování bylo více plastické (např. Benus *et al.* 1990, 1991; Marchetti *et* Drent 2000). Ve stabilním prostředí jsou tak sice oproti proaktivním jedincům značně znevýhodněni, nicméně při jeho změně se stávají velmi úspěšnými kompetitory (Benus, 1988).

Model proactive-reactive se velmi podobá následujícímu modelu slow-fast. Jejich vzájemné srovnání detailně shrnuje přehled Koolhasse (1999). Zdá se, že oba koncepty opravdu odrážejí stejné osobnostní dimenze, které tak lze považovat za mezidruhově univerzální.

Poloha jedince v proactive-reactive a slow-fast osobnostním gradientu je z velké části předurčena geneticky (viz Kap.2.1.).

### **1.3.2 Slow-fast**

Model slow-fast vychází ze studií individuálních rozdílů v chování sýkor koňader (*Parus major*). Ručně odchovaná ptáčata byla testovaná v sadě behaviorálních experimentů. Na základě rychlosti jejich reakce na nový podnět (prostředí a předmět), z nich byly sestavovány uniformní reprodukční páry (Drent *et al.*, 2003). Tímto způsobem byly získány dvě linie sýkor – fast a slow, které byly dále testovány.

Jedinci fast byli rychle explorační, agresivnější a ochotněji se vystavovali riskantním situacím. Snadno také formovali rutinní chování. Tyto laboratorně učiněná zjištění byla následně potvrzena i v přirozené populaci sýkor (Dingemanse, 2002; Van Oers *et al.*, 2004).



## 1.4. Metodologie výzkumu osobnosti

Získávání vstupních dat pro studium osobnostních charakteristik je v současné době uskutečňováno dvěma základními způsoby, a to metodou **Hodnocení vlastností (*trait rating*)** a **Záznamem prvků chování (*behavioral coding*)**.

Metoda Hodnocení vlastností se zakládá na popisu behaviorálních charakteristik zvířete pomocí předem definovaného souboru adjektiv. K jejímu provedení je nezbytná dlouhodobá a důvěrná znalost sledovaného jedince, což zmenšuje využitelnost této metody v krátkodobějších studiích. Jejím dalším nedostatkem je také možné subjektivní zatížení, jelikož zvířata jsou hodnocena na základě osobního dojmu pozorovatele (Itoh, 1997).

Naproti tomu Záznam prvků chování je časově náročnější, nicméně méně subjektivní metoda. Jejím základem je vystavení zvířete experimentální situaci, jež je velmi často spojena s navozením stresových podmínek, umožňujících lepší zachycení behaviorální variability sledovaných zvířat (nejčastěji Open Field test, viz dále). Chování zvířete je následně popisováno zaznamenáváním předem definovaných prvků chování, pomocí počítačových programů (nejčastěji Activities nebo Observer). Tato metoda hodnocení je použita i v této studii.

## 1.5. Open Field test

Metoda otevřeného prostoru (Open Field test) byla vyvinuta k testování spontánní explorační aktivity a emocionální stability laboratorních hlodavců (Hall, 1934). Míra lokomoční aktivity jedince a intenzita jeho defekace byla dávana do souvislosti s jeho aktuálním emočním stavem. Zvířata silně reagující na stresující podněty, reprezentované silným nasvícením arény a neznámým prostředím, projevovala zvýšenou intenzitu defekace a větší tendence ke ztuhnutí (Hall, 1934 a 1936).

I v dnešní době je Open Field jedním z nejhojněji užívaných testů umožňujících kvantifikaci individuálních rozdílů v reakcích na nové, neznámé prostředí (např. Muller *et* Schrader, 2005; Kazlauckas *et al.*, 2005). Zvířata jsou v jeho průběhu umístována do prázdné aparatury, ohraničené neprůhlednými stěnami. Rozměry testovacího zařízení jsou záměrně několikrát větší, než je velikost boxu, v němž je zvíře před testováním chováno. Velikost prostoru v kombinaci s intenzivním osvětlením tak působí jako „zesilovač“ projevů individuálních rozdílů v chování (Hessing *et al.*, 1994).

Nejčastěji se používají dva základní typy Open Field testu – nucený OF a nenucený OF.

Při nuceném exploračním testu je zvíře do aparatury umístováno přímo, bez možnosti se ukryt (Wilson *et al.*, 1976). Naproti tomu při nenuceném Open Field testu jsou jedinci do testovací aparatury umístováni v domovském boxu či jiné známé nádobě. Latence vstupu do neznámého prostředí je považována za ukazatel úzkostlivosti zvířete (Stam *et al.*, 1997).

Jako alternace klasického Open Field testu prováděného ve čtvercové aparatuře se často používá kruhová aréna (Roy *et Chapillon*, 2004), která zamezuje vysoce anxiózním zvířatům setrávat v rozích testovacího zařízení. Další modifikací Open Field testu mohou být různé labyrinty, jež zvířatům poskytují heterogenní prostředí umožňující sledovat nejen reakce na nové prostředí, ale i jejich různé explorační strategie. Obě tyto modifikace byly použity v současné studii s cílem zachytit více složek chování jedinců a maximálně eliminovat případné navykání hrabošů na experimentální situace.

## 2. Faktory ovlivňující osobnostní rysy

### 2.1. Geny

Dědičnost individuálních rozdílů v chování je v zoopsychologii studována především selekčními metodami. Jedny z prvních prací byly provedeny na laboratorních potkanech selektovaných na základě jejich emocionální stability v Open Field testu (Hall, 1940; Broadhurst, 1965; DeFries, 1974 a 1978). Jak lokomoční aktivita, tak intenzita defekace se u nich projevily jako silně dědivé a jdoucí ve společné fenotypové vazbě. Podobné experimenty byly uskutečněny i na norcích držných na chovných farmách, kde byl sledován generační vývoj bázlivosti, explorační aktivity a agresivity v závislosti na selekčním křížení (Hansen, 1996). Jako nejsilněji dědivá se projevila míra bázlivosti. Vyselektování dvou krajních osobnostních typů se u 90 % jedinců povedlo už v průběhu 5-6 generací.

Z hlediska dědičnosti individuálních rozdílů je jedním z nejkompexněji prozkoumaných živočišných druhů sýkora koňadra (*Parus major*). Křížením behaviorálně se podobajících samců a samic a následným sledováním chování jejich mláďat byla objevena dědivost způsobu reakce na nové podněty odpovídající hodnotě  $0.54 \pm 0.5$  (Drent *et al.*, 2003). Podobné hodnoty byly zjištěny i u individuální variability v ochotě riskovat (van Oers *et al.*, 2004). Dědičný základ těchto osobnostních rysů rovný hodnotě 0.30 byl nalezen i v přirozené populaci sýkor (Dingemans *et al.*, 2002). Pro individuální rozdíly v superrysu proaktivita-reaktivita byla u mléčného skotu nalezena dědivost pohybující se kolem hodnoty 0.50 (Dickson *et al.*, 1970). V podobné míře jsou dědivé i lidské osobnostní dimenze Extraverte (0.58) a Neuroticismus (0.44; Eaves *et al.*, 1989). Obecně se celková dědivost dimenzí Velké Pětky (Big Five Model) pohybuje v okolí hodnoty 0.48 (přehled prací v Bouchard *et al.*, 2001).

Značná část výzkumu dědičnosti zvířecího chování je zaměřená na vnitrodruhové rozdíly v agresivitě, a to zejména kvůli následnému využití ve srovnávací psychologii. Individuální variabilita v agresivním chování koreluje se způsobem reakce na nové podněty a je součástí jedincova „coping style“ (Groothuis *et al.*, 2005), jehož dědivost byla stanovena na 0.51 pro myši a 0.55 pro potkany (Sluyter *et al.*, 1996).

V současné době se ve studiu zvířecí osobnosti přistupuje také k molekulárním metodám. Mezi myšmi selektovanými na základě reakce na stresové podmínky a latence útoku na neznámého jedince na linii LAL (pomalu útočící) a SAL (rychle útočící; van Oortmerssen *et al.*, 1981; Benus *et al.*, 1989; Sluyter *et al.*, 1996) tak byly například

zjištěny rozdíly v expresi 122 hipokampálních genů (Feldker *et al.*, 2003). Podobně jsou kódovány i jednotlivé dimenze lidské osobnosti (Lesch, 2003; Reif *et al.*, 2003). Zdá se tedy, že vnitrodruhová variabilita v osobnostních rysech je utvářena univerzálními mechanismy.

Výsledky výše uvedených studií lze shrnout tvrzením, že individuální rozdíly v chování jak lidí, tak zvířat, jsou přibližně z poloviny podmíněny geny. Zbytek behaviorálního fenotypu je dále utvářen prostředím. Nižší dědivost osobnostních rysů v přirozených populacích naznačuje, že plasticita chování dynamicky reagující na aktuální vnější podmínky je zřejmě velmi výhodná a zvyšuje jedincovu fitness.

Na molekulární úrovni byly zatím popsány tři mechanismy, jež mohou tyto změny vyvolávat: (i) neuroendokrinní (vnímání okolního prostředí upravuje expresi genů pomocí endokrinních hormonů), (ii) epigenetické (chemické modifikace DNA či jí přidružených histonů) a (iii) působení mikrobiálních symbiontů (přímé ovlivnění transkripce genů hostitele) (Gilbert, 2005).

Expresí genů kódujících behaviorální variabilitu je též významně ovlivňována exogenními faktory, např. sociálním prostředím, v němž jedinci vyrůstají (např. Tanaka *et al.*, 1998).

## **2.2. Sociální prostředí**

Sociální prostředí působící v prenatální a raně postnatální fázi ontogeneze významně ovlivňuje jak morfologii a fyziologii zvířat, tak jejich chování v dospělosti (např. Bowlby, 1968; Levine, 2005). V případě chování se zdá, že hlavní funkcí těchto změn je jeho „nastavení“ tak, aby mládě v budoucnu co nejlépe uspělo v aktuálních podmínkách prostředí. To lze podpořit skutečností, že styl ovlivnění fenotypového projevu genů se naplno projevuje až po odstavení mláděte od rodičů (Carere, 2005; Champagne, 2006). Následující přehled dosavadních poznatků je zaměřen především na vliv snadno měřitelných složek sociálního prostředí, poměru pohlaví ve vrhu a počtu sourozenců, na vývoj osobnostních rysů Reakce na nové prostředí (Extraverze) a Emocionální stabilita (Neuroticismus) a jejich behaviorálních komponent.

### 2.2.1. Poměr pohlaví ve vrhu

Poměr pohlaví ve vrhu je významnou složkou sociálního prostředí savců. Jedinci vyrůstající s různým počtem bratrů a sester se liší jak morfologicky, tak behaviorálně. V zásadě existují dva základní způsoby vysvětlení této skutečnosti. První z nich je založen na teorii rodičovské investice (*Parental investment theory*; Trivers, 1972). Ta předpokládá, že rodiče za běžných podmínek ochotněji a aktivněji investují do vrhů, jejichž poměr pohlaví je nakloněn ve prospěch samců, a že právě intenzita rodičovské péče významně ovlivňuje vlastnosti mláďat (viz. Kap. 2.2.2.1).

Druhé možné vysvětlení lze založit na skutečnosti, že zárodky savců se vyvíjí ve sdíleném hormonálním prostředí dělohy. Bylo zjištěno, že toto prostředí není po celou dobu zcela uniformní. Jeho hormonální gradient je významně utvářen aktivitou pohlavních hormonů jednotlivých plodů. V souvislosti s vývojem chování mláďat jsou nejzásadnější hladiny testosteronu. V průběhu senzitivní periody nitroděložního vývoje dochází k výrazným změnám v hormonálním prostředí dělohy vyvolaným zvýšenou produkcí testosteronu samčími zárodky (Harris *et* Levine, 1965). Tento jev souvisí s maskulinizací jejich mozků. Testosteron však snadno difunduje membránami sousedních zárodků (Even *et al.*, 1992) a může tak působit i na ně. Tento jev vyvolávající morfologické, fyziologické a behaviorální změny v závislosti na umístění zárodka v děloze byl popsán jako *Intrauterine Position Effect* (IUP; Ryan *et* Vandenberg, 2002).

IUP ovlivňuje jak samce, tak samice. Samice vyvíjející se mezi dvěma samci (2 M samice) jsou během svého prenatálního vývoje vystaveny vyšším hladinám testosteronu než samice sousedící s jedním či žádným samčím zárodkem (1 M a 0 M samice; vom Saal *et* Bronson, 1980). Testosteron významně potlačuje feminní znaky 2 M samic, což vede například k prodloužení anogenitální vzdálenosti (Gandelman *et al.*, 1977; McDermott *et al.*, 1978) a pozdějšímu otevírání vagíny (McDermott *et al.*, 1978). IUP vyvolává dlouhotrvající změny v aktivitě, agresivitě, teritoriálním, disperzním a sexuálním chování zvířat (Ims, 1990; Ryan *et* Vandenberg, 2002). 2 M samice hlodavců jsou méně anxiózní, aktivnější (Hauser *et* Gandelman, 1977) a agresivnější než 0 M samice (vom Saal, 1989). Oproti nim i více značkují (Gandelman, 1977). IUP také souvisí s atraktivitou samic, 0 M samice se páří dříve a jsou pro samce výrazně atraktivnější než 2 M samice (vom Saal, 1989). 2 M samice za život také porodí menší množství vrhů, jejichž poměr pohlaví je opět významně nakloněn ve prospěch synů (Clark *et al.*, 1993; Vandenberg *et* Huggett, 1994). Změny vlastností podmíněné maskulinizací tak lze považovat za zvláštní případ negenetické dědičnosti.

To, s kterým pohlavím jedinec při nitroděložním vývoji sousedí se promítá i do jeho budoucího mateřského stylu. 0 M samci pískomilů tráví aktivní péčí o svá mláďata výrazně více času než 2 M samci (Clark *et al.*, 1998). Překvapivě, pro samice tento vztah zatím nebyl nalezen (vom Saal, 1989). IUP ovlivňuje nejen to, jak se zvíře bude v budoucnu starat o svá mláďata, ale i to, jak bude v raně postnatální fázi ontogeneze postaráno o něj. Jak 2 M samcům, tak 2 M samicím se dostává výrazně větší množství rodičovské péče než jejím 0 M bratrům a sestrám (Clark *et al.*, 1989).

Behaviorální a morfologické změny podmíněné IUP byly dosud podrobně prozkoumány u potkanů (Meisel *et Ward*, 1981), myši (McDermott, 1978), pískomilů (Clark *et Galef*, 1998) a prasat (Drickamer *et al.*, 1997).

Zjištění polohy jednotlivých plodů je běžně prováděno operativně. Předkládaná studie je však zaměřena spíše na případné dopady poměru pohlaví na chování mláďat než na odhalování jejich přesných příčin. Proto byl tento postup nahrazen kvantifikací počtu sameců a samic ve vrhu až v postnatální fázi jejich vývoje.

### **2.2.2. Počet sourozenců**

Počet sourozenců se významně promítá do celé řady vlastností jedince. Největší množství studií bylo v této souvislosti věnováno ovlivnění morfologických a fyziologických parametrů mláďat, jež může zásadně souviset s jejich reprodukčním úspěchem a přežíváním v dospělosti (Rodel *et al.*, 2010). Dalším podnětem k intenzivnímu studování vztahu mezi počtem sourozenců a kvantitativními charakteristikami mláďat byla i potřeba uspokojivě odpovědět na metodologické otázky spojené s chovem laboratorních hlodavců, a to především zda-li zachovávat přirozenou variabilitu ve velikostech vrhů či ji uměle standardizovat (Tanaka, 1998).

Paradoxně poměrně málo prací se v této souvislosti věnovalo dopadu velikosti vrhu či snůšky na vývoj behaviorálního profilu mláďat, a to i přesto, že jej lze považovat za velmi významný aspekt, zásadně ovlivňující výsledky řady studií. Dimitsantos *et al.* (2007) zjistili pozitivní závislost velikosti vrhu a emocionální stability potkanů v Open Filed testu (Dimitsantos *et al.* 2007). Podobný trend byl nalezen v reakcích sýkor koňader na nové prostředí – ptáčata z velkých snůšek se projevovala jako méně bázlivá a explorativnější než ptáčata z malých snůšek (Carere, 2005; Rauw, 2000). Nicméně, lze najít i studie nalézající principiálně opačné výsledky (Hinz *et al.*, 1983; LaBarba *et White*, 1971), či dokonce neodhalující žádnou závislost mezi velikostí vrhu a chováním zvířete v dospělosti

(Grota *et Ader*, 1969). Dimitsantos *et al.* (2007) přisuzují tuto nesrovnalost především nesourodosti jednotlivých studií ve smyslu použití jiných behaviorálních testů, různých linií laboratorních hlodavců či nepřirozené manipulaci s velikostí vrhu, náhodně upravovaného na požadovaný počet.

Povaha dopadu počtu sourozenců na chování mláďat v dospělosti tak stále není uspokojivě zodpovězena. I přes nesourodost výsledků, lze však na jejich základě vymezit dva proximální mechanismy ovlivňující chování mláďat, a to (i) negativní vztah mezi intenzitou mateřské péče a počtem mláďat a (ii) míru sourozenecké kompetice během raných fází postnatální ontogeneze.

### **2.2.2.1 Rodičovská (mateřská) péče**

Altriciální (nidikolní) mláďata obratlovců jsou během raných fází své postnatální ontogeneze zcela odkázána na péči rodičů. Ta nejen že zajišťuje samotné přežití, ale může významně působit na anatomické parametry mláďat (přehled prací v Rodel *et al.*, 2010) a fenotypový projev genů kódujících jejich osobnostní rysy, především Reakci na nové podněty a Emocionální stabilitu (Fairbanks, 1989; Maestripieri, 2005). Péče o mláďata představuje jednu z energeticky nejnákladnějších částí reprodukce (Thompson, 1992 *ex Girard*, 2002), lze v ní tedy očekávat značnou individuální variabilitu (Clutton-Brock, 1991 *ex Budaev et al.*, 1999). Vnitrodruhová variabilita v rodičovském stylu byla nalezena u celé řady obratlovců zastoupených rybami (např. cichlidy *Cichlasoma nigrofasciatum*, Zworykin *et al.* 1998), ptáky (např. sýkora koňadra, Drent *et Marchetti*, 1999) a savci (např. laboratorní myši, Calatayud, 2001).

Vnitrodruhová různorodost mateřských stylů je výsledkem epigenetického ovlivnění aktivity genů (Leckman *et Herman*, 2002) intenzitou mateřské péče dostávající se jedinci během rané postnatální ontogeneze. Molekulárně jsou tyto změny zprostředkovány ovlivněním estrogenových receptorů v hypothalamu samičích potomků. Silný negenetický základ mateřského stylu podporuje i zjištěná variabilita v intenzitě mateřské péče u inbredních myší (Champagne, 2007) a skutečnost, že oddělení dcer od matky záhy po porodu u nich vyvolává nevratná poškození mateřského chování vedoucí až k neschopnosti se o svá mláďata adekvátně starat.

Individuální specifita rodičovského stylu úzce souvisí s osobnostními charakteristikami rodičů (Maestripieri, 1993; Drent *et Marchetti* 1999). Takováto závislost byla nalezena pro krajní osobnostní typy zvířecího superysu slow-fast. Samci sýkor koňader typu fast

projevují vyšší agresivitu i vůči svým potomkům a zvyšují tak jejich disperzní aktivitu (Drent *et* Marchetti 1999). Podobný vztah byl nalezen i u savců, u nichž je péče o mláďata zajišťována především matkou. Souvislost mezi kvalitou mateřské péče a osobnostním typem matky byla objevena i pro superrys proaktivita-reaktivita reflektující individuální rozdíly v reakcích na nové podněty a v agresivitě. Matky pocházející z linie proaktivních myší tráví u svých mláďat výrazně více času než matky reaktivní linie (Mendl *et* Paul, 1991; Benus *et* Røndigs, 1996).

Frekvence kontaktu matek s mláďaty způsobuje dlouhodobé epigenetické změny v expresi genů kódujících chování. Molekulárně je tento proces uskutečňován metylací úseků DNA umožňující „vypínat“ a „zapínat“ transkripci postižených genů (Champagne, 2007). Zajímavé je i to, že takto vyvolané mohou být dále předávány i do dalších generací (Francis *et al.*, 1999; Champagne, 2007).

Mláďata laboratorních hlodavců, jímž se v raných fázích ontogeneze dostávalo intenzivní mateřské péče, jsou v dospělosti méně anxiózní a aktivněji prozkoumávají nové prostředí (Caldji *et al.*, 1998; Macri *et al.*, 2004; Wohr, 2008; Rödel *et al.*, 2010). Mateřský styl významně ovlivňuje i vývoj osobnostních rysů primátů. U šimpanzů je dokumentovaný pozitivní vztah mezi intenzitou mateřské péče a odvážností mláďat v dospělosti (Bard *et* Gardner, 1996). Podobná závislost byla zjištěna i u makaků (*Macaca mulatta*, Maestripieri, 1993).

Rodičovské chování je konzistentnější u samců než u samic (Bell, 2009). Zatímco pro samce je výhodné demonstrovat potenciální partnerce, jak dobrý je otec, a že se stejně dobře bude starat i o její mláďata, samice přizpůsobuje intenzitu mateřské péče aktuálním potřebám potomků. Zejména pohlaví a počet potomků tak mohou ovlivňovat chování matky. Jak již bylo uvedeno v Kap. 2.2.3, matka intenzivněji pečuje o vrhy, jejichž poměr pohlaví je nakloněn ve prospěch samců (Trivers, 1972). Pečující matka také řeší trade-off mezi časem stráveným fyzickým kontaktem s mláďaty a uspokojováním vlastních fyziologických potřeb. Bylo zjištěno, že u menších vrhů matka alokuje značný podíl celkového času ve prospěch péče o mláďata (Deviterne *et al.*, 1990). Nicméně, Dimitsantos *et al.* (2007) docházejí k opačnému zjištění, a jako zásadní faktor ovlivňující chování navrhují míru kompetice v raných fázích postnatálního vývoje mláďat.



### **2.2.2.2 Sourozenecká kompetice**

Jedna z nejkompexnějších studií zaměřených na epigenetický základ osobnostního kontinua slow-fast sýkor koňader odhaluje vztah mezi dostupností potravy, explorační aktivitou mládřat a jejich agresivitou (Carere, 2005; Krause *et al.*, 2009). Umělé snížení dostupnosti potravy zvýšilo explorační aktivitu a agresivitu ptáčat slow v porovnání s slow jejich rodiči.

Vztahem rané výživy mládřat a behaviorálních komponent osobnostních rysů se zabývala i celá řada prací provedených na laboratorních hlodavcích. Jejich výsledky lze principiálně shrnout tak, že snížení dostupnosti potravy, dostávající se jedinci v průběhu rané ontogeneze, zvyšuje jeho explorační aktivitu a agresivitu (Whatson *et al.*, 1976; Tonkiss *et al.*, 1987; Rauw, 2000; Dimitsantos *et al.*, 2007).

Mechanismem vyvolávajícím takovéto změny je pravděpodobně vysoká intenzita sourozenecké kompetice. U savců nastupuje záhy po narození a dosahuje vrcholu v laktační fázi vývoje (Bolles et Woods, 1964; Tanaka et Ichikawa, 1995 ex Tanaka, 1998). Její míra je přímo úměrná počtu mládřat (Mendl & Paul, 1991b; Benus et Henkelmann, 1998).

V předchozí studii na hraboši polním jsme zjistili pozitivní vztah mezi explorační aktivitou jedinců a velikostí vrhu, z něhož pocházeli. Podobně jako u výše uvedených prací, bylo množství sourozenců negativně korelováno s hladinou anxiety, vyvolané novým prostředím (Lantová *et al.*, in prep.). Nicméně, v této studii byli hraboši drženi v rodinných skupinách zahrnujících i samice z předchozích vrhů, nebylo tedy možné jednoznačně oddělit vliv mateřské péče (jejíž nedostatek mohl být u větších vrhů kompenzován péčí starších sester) a změn chování podmíněných zvýšenou kompeticí jedinců.

### 3. Zdroje variability sociálního prostředí u hlodavců

Populační hustoty mnoha druhů hlodavců velmi často fluktuují, což se odráží jak ve fyzické, tak psychické kondici zvířat. Nepříznivé vnější podmínky, reprezentované nedostatkem potravy či sociálním stresem, mohou u samic v raných fázích březosti vyvolávat resorpci zárodků. Tento proces není zcela neselektivní, přednostně bývají resorbována samčí embrya (Krackow, 1992). To je zřejmě podmíněno vyššími nároky samčího zárodku na přísun živin, jež matka ocitající se v nepříznivých podmínkách není schopna pokrýt. Poměr pohlaví v malých vrzích je pak velmi často nakloněn ve prospěch samic (Hemmer, 1992 *ex* Owusu *et al.*, 2009). Tento trend byl zjištěn jak u volně žijících druhů, tak u laboratorních zvířat (Krackow, 1992; Hemmer, 1992 *ex* Owusu *et al.*, 2009).

Poměr pohlaví mláďat je také ovlivňován hormonálními hladinami v těle jejich matky. Například Helle (2008) popsal, že matky hrabošů mokřadních (*Microtus agrestis*) s vysokými hladinami glukózy a testosteronu měly tendence rodit malé vrhy s více samci. Podobná závislost byla zjištěna i pro věk matky – čím starší matky, tím rodí více synů (McNamara *et* Houston, 1996).

Působení samců na poměr pohlaví ve vrhu není překvapivě zprostředkován hladinou jejich testosteronu, nýbrž celkovou tělesnou kondicí jedince. Samice pářící se s „zdatnými“ samci rodí více synů.

## 4. CÍLE PRÁCE

Cílem této práce je odpovědět na následující otázky vycházející z dosavadních výsledků studií, zaměřených na vliv složek sociálního prostředí na vývoj osobnostních rysů zvířat:

1. Je chování zvířat v novém prostředí ovlivněné jejich pohlavím?
2. Dokáže poměr pohlaví ve vrhu ovlivnit chování dospělých zvířat?
3. Jaký je vztah mezi velikostí vrhu a chováním v dospělosti?
4. Liší se jednotlivé vrhy stejných rodičů?

## 5. Metodika

### 5.1. Zvířata a chovné podmínky

Testována byla laboratorně odchovaná F1 generace hrabošů polních (*Microtus arvalis*) pocházející z volně odchycených rodičů. Odchyty probíhaly během května 2007 poblíž Českých Budějovic a Třeboně. S cílem zabránit případnému příbuzenskému křížení byly chovné páry sestavovány vždy kombinací samic a samců z odlišných odchytových lokalit. Celkem bylo sestaveno 13 rodičovských párů, z nichž každý odchovával jeden až tři vrhy mláďat. Jedinci pocházející z jednotlivých vrhů všech rodičů jsou v následujícím textu označovány jako věkové kohorty. Ve věku 20 dní byla mláďata odstavena a dále chována v sourozeneckých skupinách. Sourozenecké skupiny byly umístěny v plastových chovných nádobách typu VELAZ T4 (60 × 37.5 × 20.5 cm) opatřených drátěnou přepážkou oddělující bratry a sestry, čímž byl umožněn vizuální a pachový kontakt sourozenců, ale zároveň zamezeno případnému incestnímu páření. Toto chovné uspořádání bylo zvoleno s cílem zajistit přirozený psychický vývoj mláďat (Terranova *et* Laviola, 1995). Chovné nádoby byly vystlány dřevěnými hoblinami a obsahovaly plastové trubky sloužící jako úkryt. Hraboši byli krmeni granulemi ST1 a MOK, strava byla dále obohacována čerstvou trávou, kořenovou zeleninou a tvrdým pečivem. Také voda v napáječkách byla přístupná *ad libitum*. Teplota v chovné místnosti se pohybovala v rozmezí 18-22°C a její osvětlení bylo nastavené na režim 12:12.

Jeden týden před začátkem testování byla zvířata umístěna individuálně do samostatných chovných nádob (typu T3), s cílem zamezit případnému stresu a nestandardním podmínkám způsobených postupným odebíráním zvířat z chovné skupiny během testování (tzv. *test order effect*).

Zvířata byla testována až po dosažení dospělosti, ve stáří tří měsíců. Důvodem je skutečnost, že právě dosažení dospělosti je základem stability chování (Muller *et* Schrader, 2005). Provedení všech experimentálních sezení trvalo tři měsíce. S cílem zamezit případným věkovým změnám v osobnostních rysech hrabošů, byli jedinci v jednotlivých testech testování při dosažení stejného věku. Před započítáním experimentů byli všichni jedinci zváženi, individuálně označeni a habituováni na podmínky experimentální místnosti. Všechny experimenty probíhaly mezi 8:00 až 16:00 h. Hraboši byli po ukončení všech experimentů použiti pro udržování chovné kolonie Přírodovědecké fakulty.

## **5.2 Pokusná zařízení a vlastní testování**

### **5.2.1 Nucený Open Field test (*Forced Open Field test, FOF*)**

Použitá aparatura měla rozměry 70 x 50 x 30 cm a byla vyrobena ze skla. Na vnější části stěn aparatury byl upevněn filtrační papír zajišťující jejich neprůhlednost. Experimentální sezení bylo započato umístěním zvířete do pokusné aparatury (vždy do stejného rohu). Následně bylo zvířeti umožněno volně prozkoumávat nové prostředí po dobu pěti minut, načež bylo vráceno do domovského boxu. Hraboši byli přenášeni ve skleněné nádobě, která byla po každém jedinci vymývána vodou a následně lihem.

### **5.2.2 Nenucený Open Field test (*Unforced Open Field test, UFOF*)**

Hraboši byli testováni v neprůhledné kruhové aréně o průměru jeden metr. Zvíře bylo do aparatury umísťováno v plastové trubce pocházející z jeho domovského boxu, jež byla v aréně ponechána po celou dobu sezení. Následně byla měřena latence dobrovolného vstupu jedince do nového prostředí. Po vstupu do aparatury bylo zvířeti umožněno volně se pohybovat po dobu pěti minut.

### **5.2.3 Radiální labyrint (*Radial Arm Maze test, RAM*)**

Experiment probíhal v osmiramenném radiálním labyrintu z plexiskla o velikosti 100 x 100 cm. Centrální aréna měla v průměru 20 cm, jednotlivá ramen měla rozměry 40 × 10 cm. S cílem zvýšit explorační motivaci byla zvířatům 15 hodin před započátkem experimentu odebrána veškerá potrava (Miller *et* Dess, 1996).

Do koncových částí všech ramen labyrintu, kromě startovního, byl před každým sezením umístěn kousek preferované potravy - jetele plazivého (*Trifolium repens*). Testování bylo započato umístěním hraboše v plastové trubce, pocházející z jeho domovského boxu, do startovního ramene labyrintu, jehož pozice byla neměnná v průběhu všech sezení. V tomto rameni byl hraboš ponechán dvě minuty, poté byla opatrně odstraněna plexisklová přepážka oddělující rameno od zbytku aparatury, a zvířeti tak bylo umožněno volně prozkoumávat labyrint. Sezení bylo ukončeno ve chvíli, kdy zvíře zkonzumovalo jetel ve všech ramenech nebo po uplynutí 20 min od vpuštění hraboše do celého labyrintu.

Individuální rozdíly v chování hrabošů v Open Field testu a RAM testu jsou opakovatelné, nejedná se tedy o náhodné rozdíly vyvolané vnějším prostředím, nýbrž o vnitřní charakteristiky jedinců, jež lze považovat za projev jejich osobnosti, zejména dimenzí Emocionální stabilita a Reakce na nové podněty (Lantová *et al.*, *in prep.*).

Počáteční vzorek hrabošů obsahoval 63 jedinců. V průběhu testování však důsledkem technických problémů (útěk či úhyn zvířat) docházelo k jeho snižování. V FOF tak bylo testováno 63 jedinců, v UFOF 57, v RAM 35. Každý hraboš byl do vyjmenovaných testů umísťován pouze jednou s cílem zamezit případné individuálně specifické habituaci jedinců na experimentální situaci. Všechny pokusné aparatury byly mezi jednotlivými sezeními vymývány vodou a následně lihem a v průběhu experimentů nasvíceny světlem o intenzitě 90 lx. Všechny experimenty byly zaznamenány digitální kamerou a následně analyzovány pomocí programu Observer Video-Pro 3.0 (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands). Seznam sledovaných aktivit a jejich definice uvádí **Tab. 2**. Z videozáznamu byla také hodnocena celková trajektorie. Podlaha experimentálních aparatur byla vizuálně rozdělena na síť čtverců. Velikost jednoho čtverce byla stanovena tak, aby odpovídala průměrné velikosti těl hrabošů. Následně pak byl počítán počet čtverců, jimiž zvíře během pokusu prošlo.

**Tab. 2** Aktivity měřené v FOF, UFOF a RAM testech a jejich definice. U prvků chování zaznamenávaných programem Observer je uvedena jejich kvantitativní povaha: **S (state)** – činnost mající trvání; **E (event)** – jednorázová aktivita, měří se u ní pouze frekvence a latence, nemá trvání. Pro *states* byla zaznamenávána celková doba trvání, pro *events* frekvence.

Typ testu	Aktivita	Definice
<b>FOF</b> + <b>UFOF</b> + <b>RAM</b>	chůze	zvíře se pohybuje po aparatuře, všechny čtyři tlapky má na zemi; S
	panáčkování	zvíře stojí na zadních nohách, předními se buď opírá o stěnu, nebo stojí v prostoru; S
	délka trajektorie	počet čtverců, do nichž zvíře vstoupilo alespoň předními tlapkami; S
	skákání	zvíře skáče u stěny aparatury, E
	hrabání a kousání	zvíře hrabe nejčastěji v rozích aparatury, případně jí při tom okusuje, S
	čištění	zvíře čistí sebe samo, zahrnuje všechny typy čištění; S
<b>FOF</b>	imobilita v rohu	zvíře se strnule zdržuje v rohu aparatury; S
<b>FOF</b> + <b>UFOF</b>	skenování	zvíře se drží na místě, intenzivně se rozhlíží a čichá; S
	imobilita	zvíře se nepohybuje, je strnulé; S
	defekace	množství vyprodukovaného trusu v průběhu testování
<b>UFOF</b> + <b>RAM</b>	latence vstupu	doba uplynulá od umístění zvířete do aparatury až do jeho vylezení z domovské trubky; S
	čas strávený v úkrytu	doba strávená v domovské trubce; S
	počet nakouknutí do úkrytu	zvíře do trubky nakukuje, ale nevstupuje do ní; E
<b>RAM</b>	latence navštívení všech ramen labyrintu	zvíře navštíví všechna ramena labyrintu
	počet návratů	počet opakovaných vstupů do již navštíveného ramene
	algoritmická strategie	počet vstupů do ramen těsně přiléhajících ramenu, z něhož zvíře vystupuje
	nealgoritmická strategie	počet vstupů do jiných než těsně přiléhacích ramen labyrintu

## 5.3 Statistická analýza dat

### 5.3.1 Extrakce behaviorálních komponent

Vysoký počet naměřených behaviorálních proměnných byl nejprve zredukován analýzou hlavních komponent (*Principal Components Analysis, PCA*) na korelační matici. Jako významné byly stanoveny proměnné s PCA skóre vyšším nebo rovným 0.30 (případně nižším než  $-0.30$ ). Počet behaviorálních komponent byl stanoven na základě Kaiser-Guttmanova kritéria (*Kaiser-Guttman criterion*) – vybrány byly osy s eigenvalue  $> 1$  (Kaiser 1991).

### 5.3.1 Identifikování vlivu příbuznosti, sociálního prostředí a pohlaví

K identifikování vlivu příbuznosti, pohlaví a složek sociálního prostředí na získané behaviorální komponenty byl použit lineární model se smíšenými efekty (*Linear mixed effects model, LMM*). Do analýzy vstupovaly pevné efekty (*fixed effects*) reprezentované pohlavím (kategorická proměnná), poměrem pohlaví ve vrhu (kontinuální proměnná), hmotností jedince (kontinuální proměnná) a příslušností k věkové kohortě (kategorická proměnná). S cílem zjistit, do jaké míry je behaviorální variabilita hrabošů podmíněna jejich příbuzností, byla jako náhodný efekt (*random effect*) zvolena příslušnost k rodině. Na závěr byla provedena zpětná eliminace nesignifikantních pevných efektů, jejímž výsledkem byl model vysvětlující nejvíce zachycené variability. Tento výsledný LMM byl vystaven na základě srovnání AIC kritéria modelů obsahujících různou kombinaci pevných efektů. Vliv příslušnosti k rodině byl testován „likelihood ratio“ testem (LRT) s jedním stupněm volnosti, kdy byl srovnáván LMM model s náhodnou proměnnou příslušnost k rodině a lineární model (LM) bez tohoto náhodného prvku (Pinheiro & Bates 2000).

Statistické zpracování dat bylo provedeno v programu R 2.8.1 (R development core team 2008).



## 6. VÝSLEDKY

### 6.1 Získané behaviorální komponenty

Pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) byly pro každý ze třech provedených testů extrahovány čtyři behaviorální komponenty. První behaviorální komponenta získaná pro nucený Open Field test (**FOF1**, Tab.3) vysvětluje 26% celkové variability. Reflektuje **celkovou aktivitu jedince v novém prostředí**. Sytily ji aktivní prvky chování (celková délka trajektorie, skákání, hrabání a kousání) negativně korelované s čistěním, imobilitou v prostoru a imobilitou v rohu. Chování odrážející **proaktivitu** zvířete, skákání, hrabání a kousání společně s chůzí a panáčkováním, sytily behaviorální komponentu **FOF2** (Tab.3). Komponenta vysvětlila 20% variability. Behaviorální komponenta **FOF3**, zachycující **emocionální stabilitu** zvířete, obsahovala jako významné prvky defekaci, panáčkování a chůzi (Tab.3). Tato komponenta vysvětlovala 11% variability. **Bázlivost** zvířete se odrážela v behaviorální komponentě **FOF4** (Tab.3), která byla sycena čistěním, skenováním, imobilitou a intenzitou defekace. Vysvětlovala 10% variability.

První behaviorální komponenta nenuceného Open Field testu (**UFOF1**, Tab.4) vysvětlovala 28% variability a odrážela **celkovou aktivitu zvířete v novém prostředí**. Byla pozitivně sycena aktivními prvky chování (chůze, délka trajektorie, skákání, hrabání a kousání) a negativně prvky latence vstupu do nového prostředí a čas strávený v nabízeném úkrytu. Behaviorální komponenta **UFOF2** (Tab.4) zachycovala **bázlivost** zvířete. Jako významné pro ni byly určeny tyto prvky: doba strávená v nabízeném úkrytu a latence vstupu do nového prostředí (kladné skóre), chůze, skenování, imobilita a nakukování do úkrytu. Tato osa vysvětlovala 19% variability. Panáčkování a intenzita defekace pozitivně sytily behaviorální komponentu **UFOF3** (Tab.4), vypovídající o **reaktivitě** sledovaných zvířat. Skákání, hrabání a kousání k ní byly vztaženy negativně. **UFOF3** vysvětlovala 12% variability. Behaviorální komponenta **UFOF4** (Tab.4) byla charakterizována panáčkováním, skenováním, čistěním a intenzitou defekace. Tato osa vysvětlovala 10% variability a zachycovala **emocionální stabilitu** zvířat reagujících na neznámé prostředí.

Imobilita, latence vstupu do nového prostředí, chůze a panáčkování charakterizovaly první behaviorální komponentu RAM testu (**RAM1**, Tab.5), odrážející **celkovou aktivitu zvířat v novém prostředí**. **RAM 1** vysvětlovala 26% celkové variability. Behaviorální komponenta **RAM2** zachycující **systematičnost** zvířete zahrnovala čistění a algoritmickou a nealgoritmickou strategii prozkoumávání labyrintu. Behaviorální komponenta **RAM2**

vysvětlovala 15% variability. Skenování, imobilita a doba strávená v úkrytu charakterizovaly behaviorální komponentu **RAM3**, vysvětlující 12% variability. Behaviorální komponenta RAM3 zachycovala **bázlivost** jedince. Behaviorální komponenta **RAM4** vysvětlující 11% variability odrážela **zvědavost** jedince. Jako významné pro ni byly identifikovány prvky: chůze, latence vstupu do nového prostředí, počet nakouknutí do nabízeného úkrytu, počet návratů do již navštívených ramen labyrintu, hrabání a kousání.

## 6.2 Rozdíly v chování podmíněné příslušností k rodině

Příslušnost k rodině vysvětlovala pouze jednu ze získaných behaviorálních komponent, a to reaktivitu zvířat (osa UFOF3) ( $LRT = 5.25$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.022$ ).

## 6.3 Rozdíly v chování podmíněné sociálními prostředím

Celkem polovina z 12 behaviorálních komponent byla významně ovlivněna sledovanými složkami sociálního prostředí. Poměr pohlaví ve vrhu měl vliv na celkovou aktivitu jedinců v nenuceném Open Field testu (osa UFOF1). Hraboši, pocházející z vrhů s převahou samců, intenzivněji prozkoumávali nové prostředí, rychleji se odhodlávali do něho vstupovat a trávili méně času v nabízeném úkrytu (Tab. 6b). Také bázlivost zvířat v RAM testu (RAM3) byla na hranici průkaznosti ovlivněna poměrem pohlaví ve vrhu. Jedinci mající více samčích sourozenců se projevovali jako odvážnější – v nabízeném úkrytu trávili méně času (Tab. 6c).

Velikost vrhu ovlivnila bázlivost zvířat (osa UFOF2). Jedinci vyrůstající s velkým počtem sourozenců trávili v nenuceném Open Field testu méně času v nabízeném úkrytu, dříve vstoupili do nového prostředí a prozkoumávali jej aktivněji (Tab. 6b).

Příslušnost k věkové kohortě vysvětlila největší počet behaviorálních komponent. Oproti jedincům z prvních vrhů, se později narození jedinci v nenuceném Open Field testu projevovali jako proaktivnější (intenzivněji se pokoušeli opustit testovací arénu; UFOF2, Tab. 6a) a byli více emocionálně stabilní v nenuceném Open Field testu (UFOF4; Tab. 6b). Jedinci náležející k jednotlivým věkovým kohortám se na hranici průkaznosti lišili i v RAM testu. Později narozená zvířata rychleji prozkoumávala nové prostředí reprezentované labyrintem (RAM1; Tab. 6c).

Zjištěné výsledky shrnuje **Tab. 6**. Vliv složek sociálního prostředí na jednotlivé behaviorální komponenty je graficky zobrazen v Obr. 1-5. Zbylé behaviorální komponenty nebyly vysvětlené ani jedním ze sledovaných faktorů.

**Tab. 3** PCA skóre pro naměřené prvky chování a čtyři hlavní komponenty v nuceném Open Field testu. PCA skóre větší než 0.3 či menší než – 0.3 jsou vyznačena tučně.

Prvky chování	FOF1	FOF2	FOF3	FOF4
Chůze	0.18	<b>-0.52</b>	<b>-0.35</b>	-0.14
Délka trajektorie	<b>0.43</b>	-0.17	-0.29	-0.09
Panáčkování	0.06	<b>-0.48</b>	<b>0.45</b>	0.03
Skákání	<b>0.34</b>	<b>0.34</b>	0.14	0.21
Hrabání a kousání	<b>0.34</b>	<b>0.55</b>	-0.03	-0.03
Čištění	<b>-0.37</b>	-0.08	-0.01	<b>0.57</b>
Scanning	<b>-0.38</b>	0.09	0.08	<b>-0.52</b>
Imobilita	-0.22	0.13	-0.26	<b>-0.49</b>
Imobilita v rohu	<b>-0.40</b>	0.14	0.20	0.05
Defekace	0.25	-0.07	<b>0.67</b>	<b>-0.31</b>
% z celkové variance	25.9	19.9	11.1	10.0

**Tab. 4** PCA skóre pro naměřené prvky chování a čtyři hlavní komponenty v nenuceném Open Field testu. PCA skóre větší než 0.3 či menší než – 0.3 jsou vyznačena tučně.

Prvky chování	UFOF1	UFOF2	UFOF3	UFOF4
Chůze	<b>0.34</b>	<b>-0.33</b>	0.23	0.08
Délka trajektorie	<b>0.47</b>	0.01	0.06	-0.04
Panáčkování	0.24	-0.13	<b>0.35</b>	<b>0.57</b>
Skákání	<b>0.33</b>	0.22	<b>-0.47</b>	0.03
Hrabání a kousání	<b>0.37</b>	0.18	<b>-0.51</b>	-0.15
Čištění	-0.07	-0.27	0.07	<b>-0.47</b>
Scanning	-0.29	<b>-0.41</b>	-0.25	<b>0.89</b>
Imobilita	-0.14	<b>-0.37</b>	-0.29	-0.08
Latence vstupu do nového prostředí	<b>-0.35</b>	<b>0.30</b>	-0.08	0.11
Defekace	0.14	-0.04	<b>0.33</b>	<b>-0.62</b>
Čas strávený v úkrytu	<b>-0.32</b>	<b>0.37</b>	0.14	-0.06
Počet nakouknutí do úkrytu	-0.09	<b>-0.43</b>	-0.26	0.09
% z celkové variance	27.5	18.6	12.2	9.77

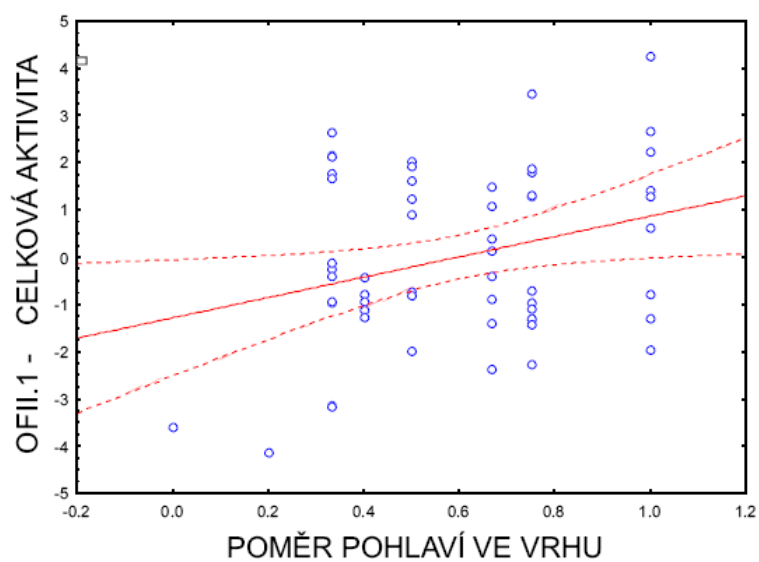
**Tab. 5** PCA skóre pro naměřené prvky chování a čtyři hlavní komponenty v RAM testu. PCA scóre větší než 0.3 či menší než – 0.3 jsou vyznačena tučně.

Prvky chování	RAM1	RAM2	RAM3	RAM4
Chůze	<b>-0.43</b>	0.01	0.11	<b>0.37</b>
Délka trajektorie	<b>-0.41</b>	-0.04	0.09	0.08
Panáčkování	-0.19	0.21	-0.14	<b>-0.39</b>
Skákání	0.05	<b>0.32</b>	0.01	<b>-0.32</b>
Hrabání a kousání	0.16	-0.21	<b>0.49</b>	-0.23
Čištění	<b>0.38</b>	0.19	<b>0.34</b>	-0.14
Algoritmická strategie	-0.16	<b>0.49</b>	-0.26	0.05
Nonalgoritmická strategie	-0.13	<b>-0.61</b>	-0.03	-0.02
Latence vstupu do nového prostředí	0.15	-0.21	-0.07	<b>0.33</b>
Latence navštívení všech ramen	<b>0.48</b>	0.05	-0.04	0.19
Počet návratů do již navštívených ramen	0.24	0.22	0.12	<b>0.52</b>
Čas strávený v úkrytu	0.23	-0.12	<b>-0.68</b>	0.06
Počet nakouknutí do úkrytu	-0.17	0.23	0.22	<b>0.33</b>
% z celkové variance	25.9	14.9	11.7	11.4

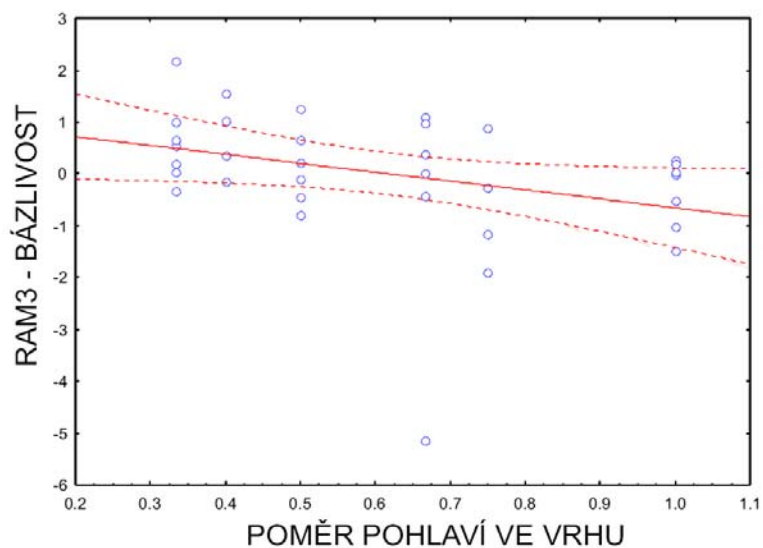


c) *Radial Arm test*

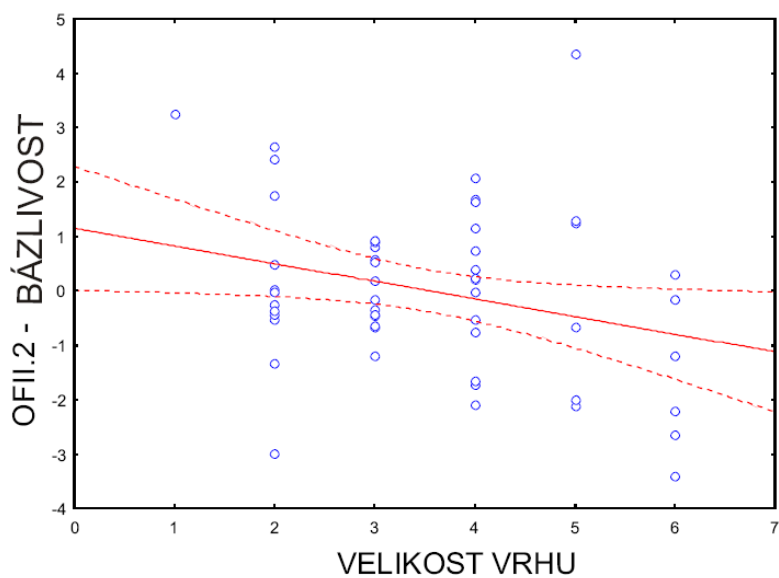
	Coefficient	DF	F-value	p
<b>RAM1</b>				
(Intercept)	0.63±0.38	1, 21	0.00	1.00
Vrh: druhý vs. první (*)	-1.19±0.69	2, 21	3.38	<b>0.05</b>
třetí vs. první (*)	-1.87±0.80			
<b>RAM3</b>				
(Intercept)	-1.22±0.65	1, 22	0.00	1.00
Poměr pohlaví ve vrhu	0.36±0.18	1, 22	2.09	<b>0.05</b>



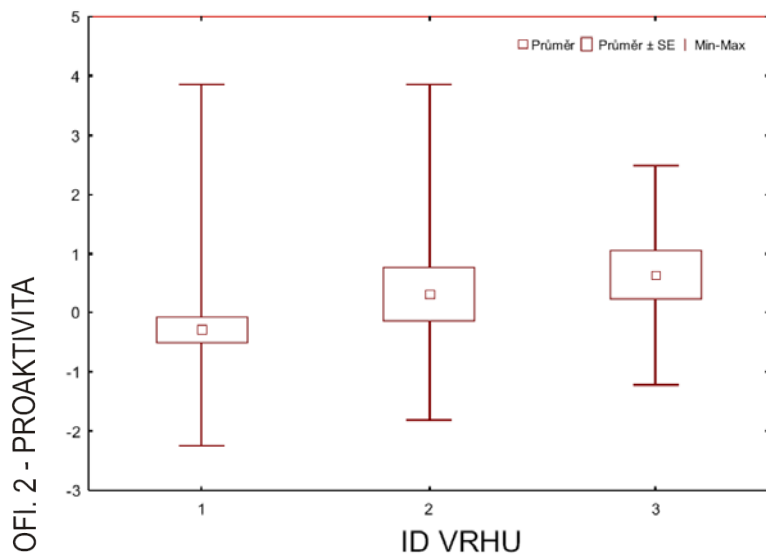
**Obr. 1** Vztah mezi celkovou aktivitou zvířat v nenuceném Open Field testu a poměrem pohlaví ve vrhu. Tečkovně je vymezen 95% konfidenční interval.



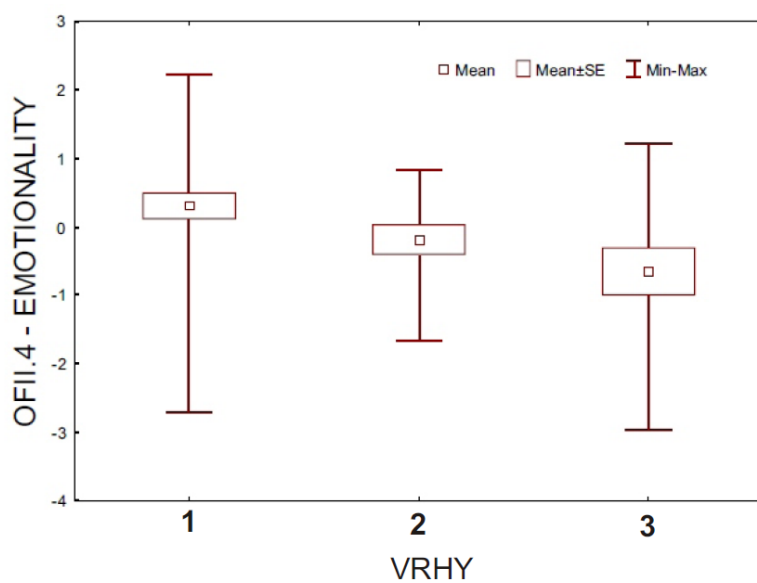
**Obr. 2** Počet samčích sourozenců snižoval bážlivost zvířat v RAM testu. Tečkovaně je vymezen 95% konfidenční interval.



**Obr. 3** Počet sourozenců snižoval bážlivost zvířat v nenuceném Open Field testu. Tečkovaně je vymezen 95% konfidenční interval.



**Obř. 4** Později narozená mláďata se v nuceném Open Field testu projevovala jako proaktivnější.



**Graf 5.** Později narozená mláďata byla více emocionálně stabilní v nenuceném Open Field testu.



## 7. Diskuze

### 7.1. Vliv pohlaví

Výsledky studií zabývajících se lidskou osobností často poukazují na vztah mezi pohlavím jedinců a jejich osobnostními charakteristikami. Ženy se oproti mužům obecně jeví jako méně emocionálně stabilní (Costa *et al.*, 1986; Viken *et al.*, 1994). Pohlavím podmíněné rozdíly v chování byly nalezeny i u některých živočišných druhů. Samice potkanů jsou méně úzkostné, obecně aktivnější a rychleji reagují na nové podněty prostředí (Eikelboom *et al.*, 1988; Jakubczak, 1973; Johnson *et al.*, 1991; Palanza, 2001).

Vzhledem k biologii sledovaného druhu hraboše bylo možné očekávat případné rozdíly v chování samců a samic. Zatímco samci zpravidla dispergují na velké vzdálenosti, samice ve většině případů zůstávají v domovském okrsku matky, z něhož jsou vypuzovány pouze za vysokých populačních hustot (Dolby *et al.*, 2000). Nicméně žádné pohlavím podmíněné rozdíly v reakcích na nové prostředí nalezeny nebyly. Podobná absence mezipohlavních rozdílů byla zjištěna i u sýkor koňader (Dingemanse, 2002).

### 7.2. Vliv poměru pohlaví ve vrhu

Teorie rodičovské investice předpokládá, že rodiče za běžných podmínek ochotněji investují do mláďat ze snůšek či vrhů, jejichž poměr pohlaví je nakloněn ve prospěch samců (Trivers, 1972). Jedinci mající větší množství bratrů by tak měli být odvážnější, aktivněji reagující na nové podněty a emocionálně stabilnější (Fairbanks, 1989; Maestripieri, 2005). U savců může být podobné ovlivnění chování vyvoláno uspořádáním plodů v matčině děloze (*Intrauterine Position Effect*; Ryan *et al.*, 2002). U samic vyvíjejících se mezi dvěma samčími zárodky dochází k mírné behaviorální maskulinizaci projevující se zvýšenou aktivitou v novém prostředí a agresivitou (Hauser *et al.*, 1977; vom Saal, 1989). Naproti tomu samci, kteří během nitroděložního vývoje sousedí se dvěma samičími zárodky, reagují na nové podněty emotivněji a zdráhavěji než jejich bratři (Benus, 1998; vom Saal, 1989).

U hraboše polního byl nalezen obdobný vztah mezi poměrem pohlaví ve vrhu a osobnostními charakteristikami zvířat. Jedinci pocházející z vrhů tvořených převážně samci se

v nenuceném Open Field testu jevíli jako proaktivnější a odvážnější - intenzivněji se snažili dostat z pokusné aparatury a trávili více času mimo nabízený úkryt.

Vzhledem k tomu, že individuální rozdíly v reakcích na nové prostředí nebyly podmíněné pohlavím (viz Kap. 5.1), lze zjištěné výsledky skutečně přisoudit vlivu počtu bratrů a sester.

### 7.3. Vliv počtu sourozenců

Skutečnost, že velikost snůšky či vrhu se může promítat do vývoje osobnostních charakteristik zvířat je tradičně vysvětlována dvěma základními mechanismy, a to (i) intenzitou rodičovské péče (např. Deviterne *et al.*, 1990) a (ii) mírou sourozenecké kompetice (Tanaka *et Ichikawa*, 1998; Rauw, 2000; Guerra *et Nunes*, 2001; Carere, 2005; Dimitsantsos *et al.*, 2007).

V předchozí práci zabývající se osobnostními rysy hraboše polního byl zjištěn pozitivní vztah mezi explorační aktivitou zvířat a velikostí vrhu, z něhož pocházeli. Jedinci vyrůstající s velkým množstvím sourozenců byli po umístění do nového prostředí méně úzkostní a aktivněji jej prozkoumávali (Lantová *et al.*, in prep.). Na základě výsledků této studie však nebylo možné jednoznačně oddělit vliv mateřské péče a sourozenecké kompetice, jelikož hraboši byli chováni v rodinných skupinách obsahujících jak rodiče, tak samice z předchozích vrhů. Starší sestry se tak mohly významně podílet na péči o mladší sourozence a kompenzovat tak případný nedostatek mateřské péče spojený s velikostí vrhu.

Z tohoto důvodu bylo v současné studii přistoupeno k jinému chovnému uspořádání. Mláďata hrabošů byla do věku dvaceti dnů držena společně s rodiči, poté byla chována v sourozeneckých skupinách složených pouze z jedinců stejného vrhu. I přes rozdílná chovná uspořádání se však výsledky obou studií principiálně shodují - hraboši vyrůstající ve velkých vrzích rychleji vstupovali do nového prostředí a trávili více času mimo nabízený úkryt, jež zároveň reprezentoval známé prostředí. Počet sourozenců tak pozitivně stimuloval aktivní reakci zvířat na nové podněty, což bylo umožněno jejich menší úzkostlivostí.

Pokud by se více početným vrhům dostávalo méně mateřské péče, měla by tato mláďata na nové prostředí reagovat pasivněji a bázlivěji (např. Caldji *et al.*, 1998; Macri *et al.*, 2004; Wohr, 2008), což neodpovídá výsledkům této práce. Nicméně, lze uvažovat o tom, zda výsledky studií postavených převážně na měření času stráveného fyzickým kontaktováním mláďat matkou skutečně reflektují její mateřský styl. Intenzivní kojení mláďat může souviset i s kondicí matky, jež se negativně odráží v nutriční kvalitě mléka. To je podpořeno i

skutečností, že intenzivně kojená mláďata často relativně pomalu rostou a matka je odstavuje až v pozdějším věku (Mendl, 1991) .

Výsledky této studie jsou v principiálním souladu se zjištěními Dimitsantsos *et al.* (2007), kteří nenašli rozdíly v intenzitě mateřské péče poskytované mláďatům z různě početných vrhů potkanů. Stejný trend byl zjištěn i u hraboše pospolitého (*Microtus socialis guentheri*; Libhaber *et* Eilam, 2004). Zdá se tedy, že fenotypové změny vyvolané velikostí vrhu byly spíše než intenzitou mateřské péče podmíněny sourozeneckou kompeticí.

Sourozenecká kompetice začíná u hlodavců záhy po narození a dosahuje vrcholu v laktační fázi jejich vývoje (Bolles *et* Woods, 1964; Tanaka *et* Ichikawa, 1995 *ex* Tanaka, 1998). Mláďata aktivně soupeří zejména o přístup k bradavkám matky. Vzhledem k tomu, že v této studii byly největší vrhy hrabošů zastoupeny šesti mláďaty, lze uvažovat o tom, zda sourozenci byli skutečně nuceni aktivně kompetovat. Pro mláďata mnoha druhů savců jsou však typické individuální preference jednotlivých bradavek související především s jejich tvarem, velikostí, přístupností, intenzitou produkce mleziva, nutriční kvalitou produkovaného mléka, frekvencí jakou jsou mláďata od bradavky odstrkována apod. (Donald, 1937; Ewer, 1959; Jeppesen, 1982; Fraser *et* Lin, 1984 *ex* McGuire *et* Sullivan, 2001). Jedinci upřednostňující jednotlivé bradavky si je tak aktivně „hají“. Intenzita těchto interakcí je přímo úměrná počtu sourozenců (Brzek *et* Konarzewski, 2001; McGuire *et* Sullivan, 2001).

Ovlivnění osobnostních charakteristik velikostí vrhu je z hlediska přežívání zřejmě velice výhodné, jelikož zvířeti poskytuje „návod“ jak uspět v podmínkách do nichž vstupuje. Populační denzity hrabošů často podléhají pravidelným fluktuacím (Elton, 1924 *ex* Ylonen, 1994). Období gradace a pesima jsou charakterizovány jak diametrálně odlišnou dostupností potravy, tak mírou sociálního stresu souvisejícího s početností populace. Během gradace dochází k výraznému početnímu nárůstu populace, což se odráží i ve velikostech jednotlivých vrhů (Ylonen, 1994). V podmínkách spojených s hojností potravy, která však každým dnem ubývá následkem zvyšujícího se počtu konzumentů, se tak jistě vyplatí být rychlý a agresivní.

#### **7.4. Vliv příslušnosti k věkové kohortě**

Adekvátní rodičovská péče je jednou z nejdůležitějších součástí úspěšné reprodukce, a to především u druhů odchovávajících altriciální mláďata. Mateřský styl matky se v průběhu jejího života vyvíjí, současně s tím, jak matka získává zkušenosti s péčí o potomky. Pozdější vrhy mláďat obecně lépe přežívají a jsou také celkově vitálnější než prvně narození potomci

(např. Wang *et* Novak, 1994; Lacy *et* al., 1996). Vývoj mateřského stylu také souvisí s postupným snižováním bázlivosti matky, což se opět může promítat i do chování jejich potomků (Fleming *et* al., 1981; Love *et* al., 2005).

V principiálním souladu s těmito skutečnostmi je i zjištění předkládané studie. Jedinci náležící ke stejné věkové kohortě se chovali podobně. Později narozená mláďata se jevila jako proaktivnější v nuceném Open Field testu (více se snažila opustit testovací aparaturu) a byla také emocionálně stabilnější v nenuceném Open Field testu (méně defekovala).

Lze však namítnout, že matky mohly zkušenosti s péčí o mláďata získat už před odchylem z volné přírody. Nicméně, změny v chování matky vůči mláďatům nesouvisí jen s její předchozí reprodukční zkušeností, nýbrž se může obdobně měnit i s jejím věkem (McNamara *et* Houston, 1996).

Nalezené rozdíly v osobnostních rysech jednotlivých věkových kohort hrabošů mohly být vyvolané i změnami chování jejich volně odchycených rodičů (Mousseau *et* Fox, 1998). Ty mohlo vyvolat postupné přivykání na laboratorní podmínky. Změna polohy jedinců v osobnostním gradientu spojená s umístěním volně odchycených jedinců do laboratorních podmínek byla pozorována i u slunečnic pestrých (Wilson, 1994).

## 8. Závěr

Cílem této práce bylo pomocí etologických metod ohodnotit vliv sociálního prostředí na vývoj individuálních rozdílů v reakcích na nové prostředí a emocionální stabilitě hrabošů polních. Byl odhalen vliv velikosti vrhu, poměru pohlaví ve vrhu a příslušnosti k věkové kohortě. Počet sourozenců pozitivně ovlivnil explorační aktivitu v dospělosti. Vrhly s větším zastoupením samců vykazovaly větší explorační aktivitu spojenou s menší úzkostlivostí těchto jedinců. Později narození jedinci se v Open Field testu jeví jako explorativnější, více emocionálně stabilní a proaktivnější. Příslušnost k rodině vysvětlovala pouze minimální část sledovaných osobnostních rysů. Nebyly nalezeny žádné rozdíly v chování samců a samic.

## 9. Použitá literatura

- Bell, A.M., Hankison, S. J., Laskowski, K L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77: 771–783.
- Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M., van Oortmerssen, G. A. (1991). Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia* 47: 1008–1019.
- Benus R.F., Koolhaas J.M. & van Oortmensen G.A. (1987). Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour* 100: 105-122.
- Benus R.F., Koolhaas J.M. & van Oortmensen G.A. (1988). Aggression and adaptation to light-dark cycle: role of intrinsic and extrinsic control. *Physiology et Behavior* 43, 131-137.
- Benus R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M. & van Oortmerssen, G. A. (1989). Behavioral strategies of aggressive and non-aggressive male mice in active shock avoidance. *Behavioural Processes* 20, 1–12.
- Benus RF, Bohus B, Koolhaas JM, et al. (1991) Heritable variation in aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia* 47: 1008-1019
- Blanchard, R.J., Flannelly, K.J., Blanchard, D.C. (1986). Defense behaviors of laboratory and wild *Rattus norvegicus*. *Journal of comparative psychology* 100, 101-107.
- Boissy, A. & Bouissou, M.F. (1995). Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied animal behaviour science* 46: 17-31.
- Bouitn, S. (1990). Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates – patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68 (2): 203-220
- Broadhurst, P.L., Bignami G. (1965): Correlative effect of psychogenetic selection: a study of the Roman high and low avoidance strains of rats. *Behaviour Research and Therapy* 2: 273–80.
- Budaev, S.V., Zworykin, D. D., Mochek, A. D. (1999). Individual differences in parental care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study. *Animal Behaviour* 58: 195-202
- Calatayud, F., Belzung, C. (2001). Emotional reactivity in mice, a case of nongenetic heredity? *Physiology & Behavior* 74 (3): 355-362

- Cameron, N. M., Shahrokh, D., Del Corpo, A. (2008). Epigenetic programming of phenotypic variations in reproductive strategies in the rat through maternal care. *Journal of Neuroendocrinology* 20 (6): 795-801.
- Clark, M.M. et Galef Jr., B.G. (1998). Effects of intrauterine position on the behavior and genital morphology of litter-bearing rodents, *Developmental Neuropsychology* 14: 197–211.
- Clark, M.M., Bone, S., Galef, Jr., B.G. (1989). Uterine positions and schedules of urination: correlates of different maternal anogenital stimulation. *Developmental Psychobiology* 22: 389–400.
- Clark, M.M., Karpiuk, P. , Galef Jr., B.G. (1993). Hormonally mediated inheritance of acquired characteristics in Mongolian gerbils. *Nature* 364: 712.
- Clark, M.M., Vonk, J.M., Galef, Jr., B.G. (1998). Intrauterine position, parenting, and nest-site attachment in male Mongolian gerbils. *Developmental Psychobiology* 32: 177–181.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). The Evolution of Parental Care. Princeton, *New Jersey: Princeton University Press.*
- Crusio, W. E. (2001). Genetic dissection of mouse exploratory behaviour. *Behavioural Brain Research* 125: 127–132.
- Dickson, D. P., Barr, G. R., Johnson, L. P. & Wieckert, D. A. 1970. Social dominance and temperament of Holstein cows. *J. Dairy Sci.*, 53, 904-907.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., Van Oers, K., Van Noordwijk, A. J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* 64: 929–37.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J. & Tinbergen, J.M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 847- 852
- DeFries JC, Hegmann JP, Halcomb RA. *Behav Biol.* (1978). Response to 30 generations of selection for Open Field activity in laboratory mice. *Behavior and Genetics* 8 (1): 3-13.
- Drent, P. J., Van Oers K., Van Noordwijk, A.J. (2003). Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of The Royal Society B* 270: 45–51.
- Drickamer, L.C., Arthur, R.D., Rosenthal, T.L. (1997). Conception failure in swine: importance of the sex ratio of a female's birth litter and tests of other factors, *Journal of Animal Science* 75: 2192–2196.

- Even M.D., Dhar, M.G., vom Saal, F.S. (1992). Transport of steroids between fetuses via amniotic-fluid in relation to the intrauterine position phenomenon in rats, *Journal of Reproduction and Fertility* **96** (2): 709–716.
- Fairbanks, L.A. (1989): Early experience and cross-generational continuity of mother-infant contact in vervet monkeys. *Developmental Psychobiology* **22**: 669-681
- Feldker DEM, Datson NA, Veenema AH, et al. (2003). GeneChip analysis of hippocampal gene expression profiles of short- and long-attack-latency mice: Technical and biological implications. *Journal of Neuroscience Research* **74**(5): 701-716
- formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and nonaggressive male mice. *Behaviour* **112**: 176–193.
- Gandelman, F.S. vom Saal and J.M. Reinisch, Contiguity to male fetuses affects morphology and behavior of female mice, *Nature* **266** (5604) (1977), pp. 722–724. Gandelman, R., vom Saal, F.S., Reinisch, J.M. (1977). Contiguity to male fetuses affects morphology and behavior of female mice, *Nature* **266**: 722–724.
- Gandelman, R., vom Saal, F.S., Reinisch, J.M. (1977). Contiguity to male fetuses affects morphology and behavior of female mice. *Nature* **266**: 722–724.
- Gilbert S.F 2001 Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world. *Developmental Biology* **233**: 1–12.
- Gilbert S.F 2005 Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: ecological aspects of animal development. *Journal of Bioscience* **30**., 65–74.
- García-Sevilla, L. (1984). Extraversion and neuroticism in rats. *Personality and Individual Differences* **5**: 511–532.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, **127**, 45-86.
- Hall, C.S. (1934): Emotional behaviour in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology* **22**: 345–52.
- Hall, C.S. (1936): Emotional behaviour in the rat: III. The relationship between emotionality and ambulatory activity. *Journal of Comparative Psychology* **22**: 345–52.
- Hall, C.S. (1940): The inheritance of emotionality in the rat. *Psychological Bulletin* **37**: 432–50.
- Harris, G.W et Levine, S. (1965). Sexual differentiation of the brain and its experimental control. *Journal of Physiology* **181**: 379–400.



- Hauser, H. *et* Gandelman, R. (1983). Contiguity to males in utero affects avoidance responding in adult female mice. *Science* 220: 437–438.
- Champagne, F. A., Meaney, M. J. (2007): Transgenerational effects of social environment on variations in maternal care and behavioral response to novelty. *Behavioral Neuroscience* 121: 1353-1363.
- Champagne, F.A., Francis D.D., Mar A., Meaney M. J. (2003): Variations in maternal care in the rat as a mediating influence for the effects of environment on development. *Physiology & Behavior* 79: 359-371.
- Kazlauckas, V., Schuh, J., Dall'Igna, O. P. (2005). Behavioral and cognitive profile of mice with high and low exploratory phenotypes. *Behavioural Brain Research* 162 (2): 272-278.
- Krause, E. T, Honarmand, M., Wetzel, J. (2009). Early Fasting Is Long Lasting: Differences in Early Nutritional Conditions Reappear under Stressful Conditions in Adult Female Zebra Finches. *PLOS ONE* 4 (3): 1395-1398
- Koolhass, J.M. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stressphysiology. *Neuroscience et Biobehavioral Reviews* 23: 925-935
- Leckman, J. F, Herman, A. E. (2002). Maternal Behavior and developmental psychopathology. *Biological Psychiatry* 51 ( 1): 27-43
- Leon M, Croskerry PG, Smith GK (1978) Thermal control of mother-young contact in rats. *Physiology & Behavior* 21: 793–811.
- Libhaber, N., Eilam, D. (2004). Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size. *Journal of Mammalogy* 85 (4): 748-755.
- Maestripieri, D. (2005): Early experience affects the intergenerational transmission of infant abuse in rhesus monkeys. *PNAS USA* 102: 9726-9729.
- Maestripieri, D. 1993. Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) II. Emotional bases of individual differences in mothering style. *Ethology* 95: 32–42
- Marchetti, C.*et* Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captives. *Animal Behaviour* 60: 131–140.
- McDermott, N.J., Gandelman, R., Reinisch, J.M. (1978). Contiguity to male fetuses influences ano-genital distance and time of vaginal opening in mice, *Physiology & Behavior* 20: 661–663.
- McGuire, B, Sullivan, S. (2001). Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). *Journal of Mammalogy* 82 (3): 690-699.

- Meek, L.R., Burda, K.M., Paster, E. (2000). Effects of prenatal stress on development in mice: maturation and learning. *71*: 543–549.
- Meisel, R.L. *et* Ward, I.L. (1981). Fetal female rats are masculinized by male littermates located caudally in the uterus. *Science* *213*: 239–242.
- Menard, J. L., and Meaney, M. J. (2001). Maternal care in early life influences patterns of defensive responding and associated fos expression in adulthood. *Society for Neuroscience* *541*: 4.
- Mendl, M., Paul, E.S. (1991a). Parental care, sibling relationships and the development of aggressive behaviour in two lines of wild house mice. *Behaviour* *116*: 11-41
- Mendl, M., Paul, E.S., (1991b). Litter composition affects parental care, offspring growth and the development of aggressive behaviour in wild house mice. *Behaviour* *116*: 90-108.
- Muller, R., Schrader, L. (2005). Behavioural consistency during social separation and personality in dairy cows. *Behaviour* *142*: 1289-1306.
- on activity and social behavior of male and female rats. *Developmental Psychobiology* *9*: 529-538.
- Réale, D., Gallant B.Y., Leblanc M. & Festa-Bianchet, M. 2000. Temperament in bighorn ewes: individual consistency and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* *60*:
- Rodel, H. G., Prager, G., Stefanski, V. (2008). Separating maternal and litter-size effects on early postnatal growth in two species of altricial small mammals. *Physiology & Behavior* *93* (4-5): 826-834
- Ryan, B. C.; Vandenbergh, J. G. (2002). Intrauterine position effects. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* *26* (6): 665-678.
- Szuran, T.F., Pliska, V., Pokorny, J., Welzl, H. (2000). Prenatal stress in rats: effects on plasma corticosterone, hippocampal glucocorticoid receptors, and maze performance. *Physiology & Behavior* *71*: 353–362.
- Tonkiss, J., Smart J.L., Massey R.F. (1987). Effects of early life undernutrition in artificially-reared rats. 2. Subsequent behaviour. *Physiology & Behavior* *41*: 555-562.
- Van Oers, K., Drent, P. J., de Goede P., Van Noordwijk, A. J. Realized heritability and repeatability of risk taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of The Royal Society B* *271*: 65–73.
- van Oortmerssen, G. A., Bakker, T. C. (1981). Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*. *Behavior Genetics* *11*: 115-126

- Vandenbergh, J.G., Huggett, C.L. (1994). Mothers prior intrauterine position affects the sex-ratio of her offspring in house mice. *PNAS USA* **91**
- vom Saal, F.S. (1983). Variation in infanticide and parental behavior in male mice due to prior intrauterine proximity to female fetuses: elimination by prenatal stress. *Physiology & Behavior* **30**: 675–681.
- vom Saal, F.S. (1989). Sexual-differentiation in litter-bearing mammals — influence of sex of adjacent fetuses in utero, *Journal of Animal Science* **67**: 1824–1840.
- vom Saal, F.S. (1989). The production of and sensitivity to cues that delay puberty and prolong subsequent oestrous cycles in female mice are influenced by prior intrauterine position. *Journal of Reproduction and Fertility* **86**: 457–471.
- vom Saal, F.S. et Bronson, F.H. (1980). Sexual characteristics of adult female mice are correlated with their blood testosterone levels during prenatal development, *Science* **208**: 597–599.
- Wilson D.S., Anne B. Clark, Kristine Coleman et Ted Dearstyne (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology et Evolution* **9**: 442-446.
- Watson, T.S., Smart, J.L., Dobbing, J. (1976). Undernutrition in early life: lasting effects
- Wechsler, B. (1995). Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behavior Science*. **43**: 123-134
- Ylonan, H. (1994). Vole cycles and antipredatory behavior. *Trends in Ecology & Evolution* **9** (11): 426-430.
- van Oers, K., Drent, P. J., de Goede, P. & van Noordwijk, A. J. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*: 65–73.

