

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Magisterská diplomová práce

**Vliv osobnostních rysů hraboše polního
(*Microtus arvalis*) na rychlost učení v klasickém
labyrintu**

Bc. Lucie Trísková

Školitel: doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

České Budějovice 2010

Třísková, L. 2010: Vliv osobnostních rysů hraboše polního (*Microtus arvalis*) na rychlost učení v klasickém labyrintu [Effect of temperament traits of common vole (*Microtus arvalis*) on the speed of learning in classic maze, Mgr. Thesis, in Czech], 40 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

This thesis is focused on temperament traits of common voles (*Microtus arvalis*) and their ability to learn the way through the maze. I used the hole-board apparatus to determine temperament traits of animals and then I tested how fast they would learn the way in the classic maze. I tried to find correlations between these parameters.

Prohlašuji, že jsem svoji magisterskou diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č.111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své magisterské 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.

V Českých Budějovicích 29.4.2010

Bc. Lucie Třísková

PODĚKOVÁNÍ:

V první řadě bych chtěla poděkovat mému školiteli Františku Sedláčkovi za veškerou pomoc a rady, za řešení technických problémů s pokusnou aparaturou a především za jeho lidský přístup. Děkuji Petře Lantové za velkou pomoc se statistikou, dále Radce a Lence za výpomoc v chovech a Klárce za veškeré konzultace a nápady.

Nesmím opomenout poděkovat mým rodičům, kteří mě po celou dobu studia podporovali. Veliký dík patří také mému snoubenci Venouškovi, který mně ochotně pomáhal, věcně se mnou diskutoval a hlavně mě povzbuzoval během všech vysokoškolských let.

OBSAH

1. ÚVOD	2
1.1 Definice personality	2
1.2 Personalita u zvířat	2
1.3 Proč se osobností zvířat zabývat?	3
1.4 Osobnostní dimenze	3
1.4.1 Shy-bold kontinuum	4
1.4.2 Osa proaktivita – reaktivita	4
1.5 Čím je personalita ovlivněna?	5
1.5.1 Genetický vliv	5
1.5.2 Zkušenosti	5
1.5.3 Sociální kontext	5
1.5.4 Hormony	6
1.6 Individuální rozdíly v chování	6
1.6.1 Korelace mezi znaky	7
1.7 Dimenze exploration-avoidance	8
1.7.1 Explorace nového prostředí	8
1.7.2 Jak se zvířata v této dimenzi liší	8
1.7.3 Ekologické důsledky různých osobností v této dimenzi	9
1.8 Behaviorální testy sloužící k výzkumu osobnosti	10
1.8.1 Open-field	11
1.8.2 Hole-board	11
1.9 Učení v labyrintu	13
2. CÍLE	15
3. MATERIÁL A METODIKA	16
3.1 Pokusná zvířata	16
3.2 Chovné podmínky	16
3.3 Pokusné zařízení	16
3.3.1 Hole-board	16
3.3.2 Labyrint	17
3.4 Vlastní experiment	18
3.5 Hodnocení záznamů a statistické zpracování dat	19
4. VÝSLEDKY	21
4.1 Projevy personality v hole-board testu	21
4.2 Vztah mezi personalitou a rychlostí učení	22
5. DISKUSE	24
5.1 Vliv osobnostního projevu hraboše polního na rychlost učení v labyrintu	24
5.2 Vliv poměru pohlaví ve vrhu na rychlost učení v labyrintu	26
6. LITERATURA	28
7. PŘÍLOHY	34

1. ÚVOD

1.1 Definice personality

Personalita bývá nejčastěji definována jako celek duševního života individua, avšak v literatuře k tomuto pojmu existuje velké množství ekvivalentů – můžeme se setkat s termíny jako např. „coping styles“ (Koolhaas et al. 1999), behaviorální syndrom (Sih et al. 2004a, 2004b), temperament (Réale et al. 2000) či behaviorální profil (Groothuis a Carere 2005). Konkrétní podoba definice závisí na východiscích přístupu k teorii osobnosti. Pro biologii se jako nejvhodnější jeví přístup rysový (osobnostní rysy), a proto je v tomto oboru i nejčastěji používán (Funder 2001).

Obecně lze personalitu definovat tak, že se jedná o řadu korelovaných chování, která jsou stabilní napříč různými situacemi a v čase. Stabilita a konzistence jsou klíčovými charakteristikami u znaků personality a temperamentu (Zuckerman 1991). Tyto konzistentní behaviorální rysy jsou výsledkem znaků, které mají tendenci jít pospolu a obdařují jedince rozeznatelnými predispozicemi (Carere & Eens 2005).

1.2 Personalita u zvířat

Výzkumy zabývající se zhodnocením zvířecí osobnosti začaly již v sedmdesátých letech průkopnickými studiemi Stevensona-Hindeho & Zunze (1978) a byly znovu oživeny v devadesátých letech. Jednotlivá zvířata se stejně jako lidé zásadně liší v celé řadě znaků personality (Gosling 2001). Navzdory tomu se někteří vědci zdráhají připisovat znaky osobnosti, emoce a poznávací schopnosti zvířatům, ačkoliv uznávají, že lidská anatomie a fyziologie je podobná té zvířecí. V mnoha případech se prostě jen snaží vyhnout domnělému antropomorfismu, se kterým mají pojem osobnost zvířat spojený (Gosling 2001). Odchylky mezi zvířaty v rámci populace byly dříve interpretovány buď jako důsledek nepřesného měření nebo neadaptivní variace kolem adaptivního průměru (Wilson 1998).

V evoluční teorii se však nic neříká o tom, že by pouze fyzické znaky byly předmětem selekčního tlaku a již Darwin tvrdil, že emoce existují jak u lidí, tak i u zvířat. Znaky personality (např. extroverze a svědomitost) tedy nejsou u lidí tak unikátní, jak se dříve myslelo (Buss 1988).

1.3 Proč se osobností zvířat zabývat?

Studium personality jako celku či jejích jednotlivých částí je důležité z několika hledisek (Carere & Eens 2005) :

- 1) pro pochopení evolučních mechanismů, protože rozdílná, avšak korelovaná chování se nevyvíjela v izolaci, ale jako celek, což může být příčinou trade-off, které definují rozmezí nelimitované plasticity (Sih et al. 2004b)
- 2) odlišné typy osobností mohou mít značný vliv na výsledky nejen behaviorálních, ale i všech ostatních testů (zvířata odlišně reagují na stejné experimentální ošetření nebo na různé ekologické/environmentální podmínky)
- 3) jedinci mají rozdílné tendence, jak se vyrovnávají se zátěžovými situacemi či dlouhodobým stresem, což se projevuje zejména v chovech v zajetí a často to vede k rozdílům ve fitness jedince
- 4) lepší poznání zvířecí osobnosti může vést k nalezení základních mechanismů, které mohou být zevšeobecněny i na další živočišné druhy včetně člověka

1.4 Osobnostní dimenze

Osobnost je nutné vnímat jako mnohorozměrný model složený z jednotlivých osobnostních dimenzí (Gosling 2001). Jedinec vykazuje určité behaviorální tendence v každé dimenzi. Ke zhodnocení těchto dimenzí se nejčastěji používá Pětifaktorový model – tzv. Velká pětka (John 1990), který u lidí zahrnuje extroverzi, emocionální stabilitu, otevřenost vůči zkušenosti, přívětivost a svědomitost. Všechny uvedené dimenze však není možné mezidruhově generalizovat (Gosling 2001), což omezuje využitelnost tohoto modelu. Podle Goslinga a Johna (1999) jsou za dimenze s největší mírou univerzality považovány extroverze, emocionální stabilita a přívětivost.

Srovnávací psychologové se pokusili identifikovat a kvantifikovat analogy Velké pětky u zvířat. Gosling (2001) ve své review o zvířecí personalitě uvádí čtyři behaviorální syndromy, které byly opakovaně kvantifikovány u lidí a modelových organismů (např. u primátů, hlodavců, domácích zvířat atd.):

- 1) agresivita (tendence napadat jiné jedince)
- 2) aktivita (celková úroveň lokomoce)
- 3) sociabilita (tendence vyhledávat sociální interakce)
- 4) bázlivost (nervozita, vyhýbání se novým stimulům)

Při studiu zvířecí personality je největší pozornost věnována shy-bold (nesmělost-odvážnost) kontinuu a ose proaktivita-reaktivita, které mohou sloužit jako dobrý podklad vysvětlující spojování a posuny nižších dimenzí.

1.4.1 Shy-bold kontinuum

„Poloha“ jedince v tomto kontinuu vypovídá o míře jeho odvážnosti či nesmělosti, která přímo ovlivňuje průzkum či vyhýbání se novému prostředí. Behaviorální kontinuum nesmělost-odvážnost je známé každému z nás z našich vzájemných interakcí. Někteří jedinci se v nových a riskantních situacích cítí spokojeni, zatímco jiní lidé se ze stejných situací složí. Psychologové se na toto kontinuum dívají jako na základní osu rozdílů mezi lidmi, které se projevují i na úrovni fyziologické (např. hormonální). Individuální rozdíly podél kontinua se objevují brzy v životě jedince, jsou fenotypově stabilní alespoň u některých jedinců a jsou částečně dědičné (Wilson et al. 2004). Shy-bold kontinuum bylo studováno např. u některých primátů v zajetí, domácích zvířat, laboratorních hlodavců a několika dalších druhů zvířat (Gosling & John 1999, Gosling 2001), ale není toho mnoho známo o jeho taxonomické distribuci nebo následcích na přirozené populaci (Wilson et al. 2004). Předpokládá se však, že toto kontinuum je v přírodních populacích běžné a široce rozšířené napříč taxony.

1.4.2 Osa proaktivita – reaktivita

Tato osa zahrnující explorační chování, bázlivost, agresi a reakci na změny prostředí byla nalezena u řady druhů (Koolhaas et al. 1999). Proaktivní zvířata jsou agresivnější, odvážnější, rychleji prozkoumávají nové prostředí a snadno si vytváří rutinní chování, zatímco reaktivní jedinci jsou méně agresivní, bojácnější, pomaleji prozkoumávají nové prostředí, ale všímají si v něm většího množství detailů. Tyto dva typy jedinců si mohou vést odlišně za různých podmínek. Zatímco proaktivní zvířata budou upřednostňována za relativně konstantních podmínek, tak reaktivní jedinci se spíše uplatní v proměnlivějším prostředí.

Proaktivní-reaktivní osa byla důkladně prostudována u sýkory koňadry, u níž byly zjištěny korelace mezi exploračním chováním (Verbeek et al. 1994), potravním chováním (Drent & Marchetti 1999), odvážností/reakcí na nové prostředí (Verbeek et al. 1994), agresivitou/dominancí u mládřat (Verbeek et al. 1996), reakcí na prohraný zápas (Verbeek et al. 1999) a na stres (Carere et al. 2001, 2003). Výsledky těchto studií také naznačují, že explorační chování a odvážnost jsou dědičné.

1.5 Čím je personalita ovlivněna?

1.5.1 Genetický vliv

Personalita je ovlivněna geneticky (Bouchard & Loehlin 2001), tudíž by genetické faktory měly být základem individuálních rozdílů v personalitě (Cloninger 1998). Podle kvantitativních genetických studií je vliv dědičnosti na znaky personality odhadován mezi 30% až 60% (Bouchard & Loehlin 2001). Na produkci adaptivních fenotypů se kromě genetického vlivu podílí i mechanismy fenotypové plasticity, které dovolují jednotlivým genotypům dosáhnout mnoha forem (Thompson et al. 1991).

1.5.2 Zkušenosti

Individuální zkušenosti modulují osobnostní projev jedince v průběhu života (Sih et al. 2004b). Vybudování si či pozměnění behaviorálních syndromů pravděpodobně závisí na načasování zkušenosti během ontogeneze. Odlišné brzké zkušenosti často způsobují individuální rozdíly v behaviorálních typech osobností. Např. stresující či traumatizující zkušenost v raném mládí může u zvířete způsobit, že bude úzkostlivé a bázlivé po zbytek života.

Jako další příklad změny behaviorálního syndromu uvádím situaci, kdy je agresivní chování korelováno s antipredačním chováním ještě dříve, než zvíře získá nějakou zkušenost s predátorem, avšak následné setkání může tyto korelace oddělit pozměněním individuálního antipredačního chování bez ovlivnění agresivního chování v nepřítomnosti rizika (Sih et al. 2004b).

1.5.3 Sociální kontext

Větší míra rodičovské péče obvykle hraje klíčovou roli v určení behaviorálního typu jejich potomků. Interakce mezi matkou a potomky ovlivňuje rozvoj personality např. u potkanů (Meaney 2001) a makaků rhesus (Stevenson-Hinde et al. 1980). Stejně tak postnatální sociální interakce mohou ovlivnit behaviorální typ jedince. „Coping styles“ u mláďat myší domácích jsou více formovány jejich postnatálním sociálním prostředím (Benus & Henkelmann 1998) než „coping stylem“ jejich matky (Benus & Røndigs 1997).

Studie van Oerse et al. (2005) na sýkorách koňadrách testovala vztah mezi exploračním a „risk-taking“ chováním v různých kontextech. Autoři zjistili, že korelace mezi těmito chováními se odvíjí od přítomnosti a chování dalšího jedince, který byl umístěn v sousední kleci. Ten měl vliv na rozhodnutí pokusného jedince věnovat se potravě, což je v protikladu s vyhýbáním se predátorům. Pomalí průzkumníci obou pohlaví se stali odvážnějšími v přítomnosti společníka, zatímco reakce

rychlejších průzkumníků se lišila v závislosti na pohlaví, kdy samice se stávaly méně odvážné ve společnosti tohoto jedince.

Sýkory žijí v sociálních skupinách po značnou část života a tento sociální životní styl může ovlivňovat chování zvířat (Galef & Giraldeau 2001). Jedinci ve skupině mohou být svolnější k riskování než solitérní jedinci, protože život ve skupině snižuje individuální predační risk (Elgar 1989), avšak skupinové soužití zároveň zvyšuje kompetici o potravu, takže někteří jedinci mohou být ochotnější riskovat než ti, kteří jsou schopni sdílet dostupné zdroje. Složení skupiny může tudíž ovlivňovat individuální „risk-taking“ chování (Marchetti & Drent 2000) a vztah mezi dvěma sledovanými chováními se liší podle přítomnosti a chování dalších členů skupiny.

1.5.4 Hormony

Hormony se podílí na regulaci mnoha pochodů v organismu. Byla potvrzena souvislost mezi hormonálním profilem (částečně geneticky determinovaným) a behaviorálním typem jedince (Carere et al. 2003), kdy např. vyšší hladina testosteronu může být základem agresivity. U myší domácích byly rozdílné „coping styles“ spojené s odlišnou hladinou hormonů, kde proaktivní jedinci vykazovali pomalou reaktivitu hypothalamo-hypofyzární osy v odpovědi na stres (nízká hladina kortikosteronu), ale měli zvýšenou reaktivitu sympatického systému (vysokou hladinu katecholaminů), zatímco u reaktivních jedinců tomu bylo naopak (Koolhaas et al. 1997).

1.6 Individuální rozdíly v chování

Individuální rozdíly v personalitě jsou považovány za důležité determinanty behaviorálních a fyziologických adaptací zvířat k prostředí (Teskey et al. 1998) a jsou pravděpodobně všudypřítomné (Wilson 1998). Rozdílné fenotypy byly zaznamenány jak u místních populací stejného druhu, tak i mezi jedinci ve stejné populaci (Teskey et al. 1998). Individua stejného druhu, pohlaví a stáří se často od sebe svým chováním a fyziologií liší, a to dokonce za standardních podmínek (Carere & Eens 2005). Většina těchto odchylek je nenáhodných a jsou konzistentní napříč kontexty a v čase. Často se tyto individuální rozdíly stávají zřetelnými, když se jedinci musí vyrovnávat s každodenními změnami ve svém prostředí (a to jak sociálními, tak mimosociálními) jako důsledek využití odlišných strategií ve velmi podobných situacích (Broom 2001). Některé rozdíly mohou přetrvávat, protože v rámci jednoho prostředí existuje více optim. Optimální chování záleží na rovnováze požadavků trade-off. Pokud se individua v těchto konfliktech liší kvůli rozdílům v individuálním stavu (např. kondice, energetické rezervy, velikost zvířete), tak mohou vykazovat odlišné optimální chování ve stejném prostředí (Mangel & Stamps 2001).

Předpokládá se, že individuální rozdíly v reakci na sociální a mimosociální situace odrážejí adaptivní dědičné alternativní strategie, jak se vyrovnávat se změnami prostředí. Individuální rozdíly v behaviorálních strategiích byly zaznamenány například u laboratorních myší a potkanů v rozličných učebních úlohách a odpovědích na podněty prostředí. Agresivní myši s vyšší mírou aktivity vykazovaly rutinní učení v labyrintu s malou všímavostí ke změnám prostředí, zatímco méně agresivní zvířata byla více flexibilní v učení se labyrintu a snadno se adaptovala na změny prostředí labyrintu (Benus et al. 1987). Van Oortmerssen et al. (1985) demonstroval, že agresivní a neagresivní myši domácí se svým chováním liší v reakcích na změny sociálního prostředí. Když bylo šest samců současně vypuštěno do nového prostředí z jejich domovské klece, agresivní zvířata dříve opouštěla domovskou klec, aktivně prozkoumávala nové prostředí a útočně reagovala na jakoukoliv myš, kterou potkala. Avšak často bylo také pozorováno, že tyto myši náhle měnily své chování v útěk, možná proto, že ztratily kontakt se známým prostředím. Neagresivní samci byli mnohem více opatrní a po opuštění domovské klece se do ní snažili pravidelně vrátit. Touto strategií byli postupně seznámeni s novým okolím a věděli, kde se ukrýt v případě napadení.

1.6.1 Korelace mezi znaky

Důvod, proč mají behaviorální syndromy vážné důsledky pro evoluci a ekologii je jednoduchý. Přítomnost behaviorálních syndromů naznačuje korelace mezi chováními vyjádřenými v různých kontextech, tzn. že to, co zvíře dělá v jednom kontextu, dělá i v jiných kontextech (Sih et al. 2004a). Korelace znaků naznačuje, že se jednotlivé znaky nemohly vyvíjet v izolaci, nýbrž jako společný „balíček“ (Lynch & Walsh 1998).

Behaviorální korelace často produkují trade-off napříč kontexty, které mohou hrát klíčovou roli v evoluci. Například agresivní jedinci si dobře povedou v situacích, kde je agresivita upřednostňována (kompetice o potravu a o partnery), a naopak mohou být nemístně agresivní v případech, kdy je vhodnější pozornost a opatrnost (v přítomnosti predátora nebo v kontextu rodičovské péče, Sih et al. 2004a). To platí přesně naopak pro méně agresivní jedince. Behaviorální syndromy se tudíž mohou v některých kontextech projevit nepřizpůsobivým chováním a udržují tak individuální variace v chování zvířat v různorodém prostředí (Sih et al. 2004a).

Podobné korelace napříč kontexty byly zaznamenány např. pro aktivitu (Sih et al. 2003), nespěšnost či odvážnost (Wilson et al. 1994). Několik studií zaznamenalo, že agresivita je korelovaná s odvážností (Huntingford, 1976; Archer 1988; Riechert & Hedrick 1993). Posledně zmínění autoři ve svém experimentu s pavouky zjistili, že agresivnější jedinci byli zároveň odvážnější než ti méně agresivní, protože po simulovaném útoku rychleji vylézali ze své skrýše. Výskyt syndromu

agresivita-odvážnost poukazuje na to, že bychom měli evoluci potravních strategií, rozmnožování, teritoriálního a antipredačního chování nejlépe studovat pospolu, raději než abychom je brali jako nezávislé aktivity.

1.7 Dimenze exploration-avoidance

Já jsem se ve své diplomové práci zaměřila jen na jednu dimenzi personality, kterou je „exploration-avoidance“ - tzn. do jaké míry bude zvíře nové prostředí prozkoumávat či se mu vyhýbat a jak bude reagovat na nové podněty. Vědci zkoumali tuto dimenzi např. pomocí pokusů s učením zvířat (Verbeek et al. 1994; van Oers et al. 2003), ale také injekcí hormonů zvířatům (Prut & Belzung 2003).

1.7.1 Explorace nového prostředí

Když jsou zvířata vystavena neznámému prostředí nebo objektu, často vykazují chování, které můžeme obecně nazvat explorace – jedná se např. o míru lokomoce, orientování se v novém prostředí, čichání k novým objektům apod. (Berlyne 1950). Explorace zvířeti poskytuje informace o potravních zdrojích, úkrytech a příležitostech k páření. Avšak vstupováním zvířete do nového prostředí nebo věnováním se novým podnětům se u něj může také zvyšovat riziko predace, agrese od ostatních jedinců apod. Jestli zvíře bude nové prostředí prozkoumávat nebo se mu vyhýbat záleží na výsledku konfliktu „exploration-avoidance“ (Montgomery 1954) nebo na rovnováze mezi neofobickými a neofilickými tendencemi (Greenberg 2003). Neofilie může být charakterizována jako přitažlivost či zvědavost, kterou zvíře vykazuje k novému předmětu nebo místu jednoduše proto, že je nové, zatímco neofobie je přístup založený na strachu a vyhýbání se novým stimulům (Hughes 2007).

1.7.2 Jak se zvířata v této dimenzi liší

Jedinci bojácní versus odvážní vykazují velice odlišné normy reakce na šíři podmínek prostředí, se kterými se setkávají. Nesmělost a odvážnost mohou být obecně doménové kvůli fyziologickým (hormonálním) omezením, ale z adaptivního hlediska můžeme očekávat, že budou doménově specifické (Wilson et al. 1994). Můžeme např. očekávat korelaci mezi odvážností v sociálních interakcích a odvážností v exploraci nového prostředí. Odvážlivost sama o sobě byla předmětem několika studií, např. Wilson et al. (1994), Coleman & Wilson (1998) a Wilson (1998). Narozdíl od nesmělejších jedinců se odvážnější jedinci slunečnice pestré rychleji aklimatizovali na

laboratoř, více přijímali nabízenou potravu a vykazovali tendence přiblížit se k predátorovi (Wilson et al. 1994).

Studie na dalších organismech ukázaly, že vzhledem k nesmělým samcům jsou odvážnější samci pavích oček pro samičky atraktivnější (Godin & Dugatkin 1996), odvážnější sýkory dále dispergují (Dingemanse et al. 2003) a odvážnější ovce tlustorohé mají úspěšnější odstavy a lepší přežívání mlád'at (Réale et al. 2000).

Existuje řada prací na sýkorách, kde byly nalezeny konzistentní individuální rozdíly v exploračním chování. Vzhledem k pomalejším průzkumníkům byli rychlí průzkumníci agresivnější (Verbeek et al. 1994), méně neofobičtí (Verbeek et al. 1996) a pravděpodobněji si vytvářeli rutinní chování (Verbeek et al. 1994, 1996). Pomalé a rychlé linie se taktéž lišily ve svém hormonálním profilu (Carere et al. 2003) a odpovědi na sociální porážku (Carere et al. 2001).

Dingemanse et al. (2007) studovali chování koljušek tříostných, kde jedna populace žila ve velkém rybníku za přítomnosti rybožravého predátora a druhá v malém rybníku bez predátorů. U prvně zmíněné populace byly zaznamenány korelace mezi agresivitou, aktivitou a exploračním chováním, zatímco u druhé se tyto korelace nevyskytovaly. Tato situace se pro jednotlivé populace nezměnila dokonce ani po přemístění do laboratorních podmínek bez přítomnosti predátora.

Studie dle Wilsona et al. (1994) dokonce zaznamenala, že u jednoho páru dospělých slunečnic pestrých, které se často krmily spolu, se nesmělejší člen nikdy nekrmil během přímého pozorování experimentátorem, ačkoliv ten odvážnější to dělal poměrně často. Když byla odvážnější ryba experimentálně odstraněna z populace, nesmělá ryba strávila tři dny schovaná pod ponořeným stromovým pahýlem a neukázala se tak dlouho, dokud tam nebyl navrácen její odvážný společník!

Odvážní a nsmělí jedinci se však neliší pouze svým chováním, ale také typy parazitů, které mají na sobě. To je pravděpodobně způsobeno tím, že v důsledku různých behaviorálních typů využívají rozdílné habitaty, což je vystavuje odlišným druhům parazitů (Coleman & Wilson 1998).

Nesmělost a odvážnost jsou strategie, které jsou udržovány frekvenčně závislou selekcí. Jedinec, který se stane nsmělým nebo odvážným v závislosti na situaci nebude tak úspěšný jako jedinci, kteří jsou již od narození predisponováni k nsmělosti či odvážnosti (Wilson et al. 1994).

1.7.3 Ekologické důsledky různých osobností v této dimenzi

Carere & Eens (2005) uvádějí, že personalita má řadu důsledků pro fitness, stejně jako pro rozložení druhů, odpověď druhu na změny prostředí a na speciální rychlost (Sih et al. 2004a). Jednotlivé osobnosti mají různé výhody a nevýhody, které jsou měřené mortalitou, rozmnožovacím

úspěchem, disperzí, volbou partnera, využitím energie, funkcí imunitního systému, nemocemi a náchylností k parazitům (Both et al. 2005).

Jednotlivé osobnostní typy se tedy odlišně uplatní za různých podmínek, jak jsem již uváděla např. u proaktivních versus reaktivních jedinců, kde proaktivní zvířata sice vykompetují reaktivní jedince v relativně konstantních podmínkách, ale bude jim dlouho trvat, než se přizpůsobí měnícím se podmínkám. Naopak reaktivní jedinci si svého prostředí velmi všímají, a tudíž mohou být upřednostněni ve více proměnném prostředí. Rozdílné reakce na měnící se prostředí mohou mít důležité důsledky pro fungování zvířat v sociálním prostředí. Odvážnější a agresivnější samci myši se v novém prostředí (např. během emigrace) vyčerpávají útoky a odháněním ostatních samců (van Oortmerssen 1985). Zdá se tedy, že na přítomnost ostatních samců reagují velmi rutinním způsobem. Následkem tohoto slepě útočného chování je, že nakonec méně útoční samci budou úspěšnější v založení teritoria na novém území.

Dalším příkladem mohou být např. jedinci, kteří jsou celkově aktivnější a odvážnější v nepřítomnosti predátora (a tudíž žerou a rostou rychleji než ti méně odvážní), jenže tito jedinci mohou být nevhodně aktivní i v jeho přítomnosti a tím pádem trpět vyšší predací.

Velmi také záleží na intenzitě kompetice, která kolísá mezi léty a liší se mezi pohlavími. Rychlí průzkumníci mají vyšší fitness, když je kompetice intenzivní, zatímco pomalí průzkumníci si povedou dobře, když bude její míra nízká. Časová různorodost kompetičních režimů může pomoci vysvětlit udržení těchto dvou strategií v populaci (Dingemanse et al. 2004). Distribuce potravy je tedy důležitým faktorem, který určuje relativní výhody různých strategií (Barta & Szép 1992). Sýkorky v létě a zimě vytváří potravní hejna a jsou známé tím, že jsou schopné kopírovat chování jiných jedinců (Krebs et al. 1972). Marchetti & Drent (2000) ve své studii zjistili, že rychlí průzkumníci kopírují chování „učitelů“, zatímco pomalí průzkumníci jimi nejsou příliš ovlivněni. Toto tzv. sociální nebo pozorovací učení pak má vliv na využívání nových potravních zdrojů u sýkorek (Drent 1983), čímž si jedinci zvyšují svou fitness.

1.8 Behaviorální testy sloužící k výzkumu osobnosti

Stále se řeší otázka, jak nejlépe měřit neofóbiu u laboratorních zvířat. Jedním z nejčastěji používaných behaviorálních testů pro laboratorní zvířata byl až donedávna open-field, který je však stále více nahrazován testem hole-board.

1.8.1 Open-field

Open-field byl popsán jako test sloužící ke zhodnocení emocionality u krys (Hall 1934 ex Prut & Belzung 2003). U testu open-field je celková úroveň lokomoce a čas strávený ve středu arény (u kterého se předpokládá, že je u hlodavců předmětem odporu) často interpretován jako měření exploračního chování. Avšak Birke & Sadler (1986) argumentují, že nucení zvířete být v uzavřené aréně mu neumožňuje ukázat jeho motivaci k prozkoumávání neznámého prostředí, protože tato situace u něj vyvolává intenzivní stresovou odpověď. Zdá se tedy, že open-field může poskytovat platné behaviorální měření bázlivosti, ale limituje vědce zajímající se o měření neofilie (Brown & Nemes 2008). Další běžný problém s interpretací open-fieldu je, že výkony zvířat v tomto testu mohou být jednoduše výsledkem rozdílů celkové lokomoční aktivity, která nemusí souviset s rozdíly v exploračním chování (Berlyne 1960). Velké množství lokomoce v prostředí by tedy nemělo být ihned interpretováno jako neofilie nebo vyladění jedince k novému prozkoumávání (Welker 1957). Jakékoliv chování v novém prostředí bude ovlivněno konfliktem „exploration-avoidance“, kde obě polohy této dimenze motivují zvířecí aktivitu v open-fieldu (Koene et al. 2003). Raději než je umisťovat na koncích kontinua, mohou být neofilie a neofobie myšleny jako dva kolmé faktory, které se mohou nezávisle lišit (Greenberg 2003).

1.8.2 Hole-board

Jedná se o aparaturu dosti podobnou klasickému open-fieldu, od kterého se však liší přítomností různého počtu děr v podlaze, do kterých mohou zvířata strčit hlavu - toto chování je nazýváno jako „head-dipping“ (Norlan & Parkes 1973). Hole-board (HB) je v současnosti jedním z nejčastěji používaných testů sloužících k exploraci nového prostředí (File 2001). Tento test byl původně navržen Boissierem et al. (1964) a používá se zejména ke zjištění různých parametrů hlodavčího chování – ke zhodnocení lokomoce, rychlosti pohybů a možných účinků neuroaktivních drog na úzkost (Cassarubea et al. 2009a).

O této aparatuře se tvrdí, že se díky dalšímu parametru v měření v podobě strkání hlaviček do děr v podlaze vyhýbá obtížím s interpretací obecné lokomoce, která se ukazuje problematická v open-fieldu. Předpokládá se, že frekvence a délka trvání strkání hlaviček poskytne platné měření neofilie (nebo přímé explorační), která je nezávislá na lokomoční aktivitě zvířat (File & Wardill 1975). Vysoká frekvence strkání hlaviček je interpretována jako indikátor neofilie, zatímco nízká frekvence představuje nedostatek neofilie nebo se předpokládá, že u zvířat odráží vysoce úzkostný stav (Crawley 1985).

Hole-board je v současné době používán jako test na neofilii v mnoha oblastech behaviorální farmakologie (Kliethermes & Crabbe 2006a). Řada studií ukázala, že strkání hlaviček do děr a lokomoce se mohou lišit nezávisle na sobě (Abel 1995). Avšak jiná studie na inbredních kmenech myši zaznamenala, že strkání hlaviček a lokomoce jsou vysoce korelované (Kliethermes & Crabbe 2006b). Jestli tedy může být strkání hlaviček interpretováno jako platné měření neofilie zůstává nevyřešené (Renner 1990) – viz výsledky následujících studií: Brown & Nemes (2008) dělali pokusy, kdy opakovaně vystavovali potkany aparatuře hole-boardu. Výsledky jejich studie ukazují, že strkání hlaviček bylo časté během prvního testu, pokleslo během následujících dvou pokusů a zůstalo relativně stabilní během zbytku experimentu. Počáteční pokles frekvence strkání hlaviček po prvním pokusu může být interpretován dvěma způsoby. Zaprvé, strkání hlaviček může naznačovat neofilickou odpověď, která klesá, jakmile je zvíře obeznámeno s aparaturou - jedná se o přímé explorační chování, jehož míra se snižuje, jakmile aparatura ztrácí svou novost. Pokud by byla tato interpretace správná, tak by se dalo předpokládat, že strkání hlaviček bude častější v přítomnosti předmětů pod děrami, avšak v této studii nebyl žádný důkaz o vzrůstu tohoto chování. Druhé vysvětlení počátečního poklesu frekvence strkání hlaviček je, že toto chování může představovat ustrašenou neofóbickou odpověď, kdy se zvíře aktivně snaží najít únikovou cestu (Renner 1990). Ve studii Márques et al. (2005) vykazovali dospělí samci potkanů vzrůst hladiny kortikosteroidů po jediném vystavení hole-boardu, což naznačuje, že testování v této aparatuře je pro zvířata stresující událostí. Pokud je tato interpretace pravdivá, mohli bychom předpokládat, že jak strkání hlaviček pomalu ustává, ustrašenost také klesá. Tuto interpretaci podporují výsledky, že zatímco frekvence strkání hlaviček klesla po prvních několika testech, množství lokomoce a čas strávený v centrální části hole-boardu po těchto pokusech značně vzrostl (Brown & Nemes 2008).

Strkání hlaviček do děr se tedy dá interpretovat dvěma odlišnými způsoby a při vyhodnocování tohoto chování záleží na pozorovacích schopnostech experimentátora. V mých vlastních pokusech bylo toto chování dobře odlišitelné. Zvíře, které se snažilo nové prostředí prozkoumávat do děr pouze rychle „nakouklo“ a pokračovalo jiným chováním. Naopak zvíře, které se snažilo z nového prostředí uniknout, se u jedné díry zdrželo dlouhou dobu a většinou do ní zuřivě hrabalo - byla u něho vidět jednoznačná tendence najít útekovou cestu ven z aparatury.

1.9 Učení v labyrintu

Bylo zjištěno, že při průchodu labyrintem zvířata volí odlišné strategie v závislosti na typu jejich osobnosti (Benus et al. 1987, Benus et al. 1989, Teskey et al. 1998).

Řadu pokusů ohledně učení zvířat v labyrintu prováděla Benus et al. (1987). Vyselektovala dvě linie myši (agresivní a neagresivní) na základě rychlosti útoku na vetřelce, který vnikl do jejich domovského okrsku, a následně testovala, jak se budou lišit v naučení se cesty labyrintem. V prvním pokusu je učila cestu při stále stejné konfiguraci labyrintu a zjistila, že pomalu útočící (slow-attacking – SA) myši strávily výrazně více času dosažením cílového boxu než rychle útočící (fast-attacking – FA). Stejně výsledky byly zaznamenány i po zavedení drobných změn do labyrintu.

Předpokládá se, že agresivní a neagresivní zvířata se i v nesociálních situacích liší ve způsobu, jak reagují na změnu prostředí. Agresivní samci si během trénování ve standardním uspořádání labyrintu vedli velice konstantně bez vzrůstu počtu chyb či latence pohybu i po zavedení drobné změny, zatímco výkony neagresivních samců byly velice proměnlivé a snadno ovlivnitelné změnami prostředí.

Podle autorů rozdíly mezi SA a FA skupinou neukazují na odlišnou schopnost učení, ale zdá se, že odráží rozdíl v množství explorační. V prvním pokusu je cíl neznámý a chování myši může být považováno jako reakce na nové prostředí. Z pokusu vyplývá, že méně agresivní zvířata více prozkoumávají nové prostředí, a to dokonce ve známém prostředí, což je ve shodě se zjištěními van Oortmensena et al. (1985). Těmto zvířatům může samotná explorační sloužit jako odměna.

Je tu však i jiné a pravděpodobnější vysvětlení pro rozdílnost mezi agresivními a neagresivními samci. Agresivní samci vykonávali úlohy poměrně konstantně a byli relativně necitliví na změny prostředí, takže jako možné vysvětlení se nabízí, že chování agresivních myši je docela rutinní. Během opakovaných pokusů si pravděpodobně vybudují tuto jednotvárnost a následně nereagují na změny prostředí. Neagresivní jedinci naopak drží krok s každým detailem prostředí, a tudíž reagují na jakékoliv změny labyrintu.

V druhém experimentu se autoři snažili otestovat, do jaké míry je chování agresivnějších zvířat rutinní. Zvířata byla každý den vystavena odlišné konfiguraci labyrintu. Hypotézou bylo, že si agresivní zvířata v měnícím se prostředí povedou hůře než všímavější neagresivní jedinci, což bylo jasně potvrzeno. To poukazuje na skutečnost, že neagresivní zvířata se příliš nespolehnou na vybudování si rutinního chování a jsou schopna lépe si zapamatovat cestu labyrintem na základě větší všímavosti k detailům okolí.

Stejně experimenty byly zopakovány na potkanech, u kterých vyšly podobné výsledky jako u myši, z čehož vyplývá, že vztah mezi agresí a behaviorální reakcí na nové prostředí má

pravděpodobně obecnější platnost. Podtrhujícím mechanismem, kterým může být tento vztah objasněn, je organizace behaviorálního řízení, která je založena na dvou základních principech, a to na interakci a sebeorganizaci. Chování agresivních jedinců je více předurčeno sebeorganizací, zatímco chování těch neagresivních je více závislé na interakci s detaily prostředí. Individuální rozdíly v prostorové strategii a pozorovaná flexibilita v chování mohou odrážet disperzní a nedisperzní behaviorální strategie, které se vyskytují u přírodních, geneticky polymorfních populací hrabošů (Boonstra 1994). Disperzní hraboši vykazují vyšší míru aktivity a agresivnější chování, zatímco ti nedisperzní jsou méně agresivní a převážně zůstávají v rodném území.

2. CÍLE

Tato práce měla tři cíle:

- 1) provést hole-board test za účelem získat osobnostní rysy hrabošů polních
- 2) následně zjistit jejich schopnost a rychlost naučení se cesty v klasickém labyrintu za stabilní konfigurace
- 3) porovnat osobnostní rysy zvířat se schopností a rychlostí učení v labyrintu a nalézt případné korelace

Na základě prostudované literatury jsem testovala hypotézu, že odvaha a zvědavost je spojena s rychlým učením ve stabilním prostředí.

3. MATERIÁL A METODIKA

3.1 Pokusná zvířata

Kompletní pokus absolvovalo celkem 40 jedinců hraboše polního (*Microtus arvalis*) z F₃ generace pocházejících z chovů Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity. Každé z pokusných zvířat bylo individuálně označeno. Zvířata byla testována ve věku dvou měsíců (přesněji v rozmezí 61 – 79 dní), kdy jsou již považována za dospělé - dospělost je totiž předpokladem stability chování (Müller & Schrader 2005). Poměr pohlaví se nelišil od 1:1.

3.2 Chovné podmínky

Zvířata byla držena v sourozeneckých skupinách stejného pohlaví a stáří v chovných nádobách Velaz T3 v místnosti s průměrnou teplotou vzduchu 22±1°C a světelným režimem L:D 12:12. Ke krmení byly používány granule typu ST1 a MOK, dále čerstvá tráva, mrkev a tvrdé pečivo a voda, vše *ad libitum*. Chovné nádoby byly vystýlány hoblinami a vybaveny kusem (cca 20 cm a průměr 3 cm) plastové trubky sloužící za úkryt.

3.3 Pokusné zařízení

K pokusům byl použit hole-board test (obr. 1) a klasický labyrint (obr. 2 a 3). Obě aparatury byly vyrobeny z mléčného neprůhledného plexiskla a během pokusů byly umístěny na zemi.

3.3.1 Hole-board

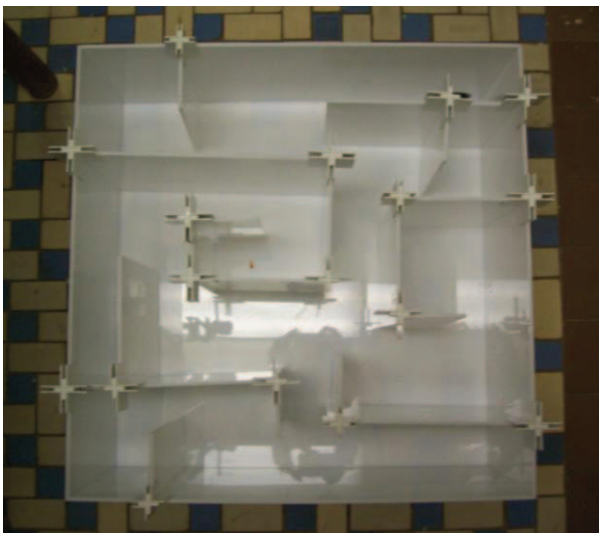
Používaná aparatura měla dvojité dno – první bylo plné a ve výšce 3 cm nad ním bylo umístěno dno druhé (falešné) s celkem šesti otvory o průměru 1,5 cm. Hole-board měl rozměry 90 x 90 x 45 cm.



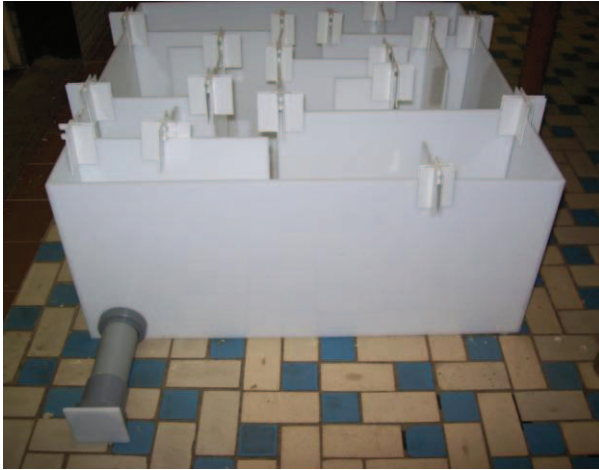
Obr. 1: Hole-board (pohled seshora).

3.3.2 Labyrint

Jednalo se o klasický labyrint. Přepážky byly tvořeny volnými, různě dlouhými stěnami z plexiskla, které byly upevněny za pomoci speciálně vyrobených spojů (viz obr. 2 a 3). Celý labyrint měl rozměry 50 x 50 x 30 cm.



Obr. 2: Labyrint (pohled seshora).



Obr. 3: Labyrint (pohled zepředu).

3.4 Vlastní experiment

Vlastní pokus probíhal v období 27. 7. – 14. 8. 2009 a 4. – 7. 9. 2009. Čtyři dny před vlastním experimentem byla zvířata umístěna samostatně do chovné nádoby T3 s čistou podestýlkou. První den pokusu byl prováděn hole-board test ke zjištění osobnostních rysů zvířat. Před každým použitím byla aparatura vždy důkladně vyčištěna vodou od nečistot a poté ředěným lihem od pachu zvířat, který by mohl nepředvídatelně ovlivnit chování testovaných jedinců. Hraboš byl v plastové trubce opatrně přenesen do testovací arény, a to vždy do levého spodního rohu. Trubka mu v tomto neznámém prostředí sloužila jako domovský prostor k habituaci. Zvířeti byl ponechán čas na vylezení z trubky, poté mu byla trubka odebrána. Pokud tak neučinil do 4 min., byl z trubky opatrně vyndán. Natáčení hraboše polního v hole-board testu trvalo 3 min. (měřeno od času opuštění trubky). Po skončení experimentů jsem ze záznamu sledovala následující prvky chování:

- **lokomoce:** pohyblivost, běhání, všechny nohy jsou v kontaktu se zemí
- **nepohyblivost:** zvíře sedí na místě bez hnutí
- **panáčkování:** zvíře stojí na zadních, předníma nohama se dotýká stěny aparatury
- **skákání:** zvíře skáče na zadních nohách
- **čištění:** zvíře se čistí předníma nohama
- **čichání:** zvíře očichává zem, popř. rozhlíží se kolem
- **hrabání:** zvíře hrabe do děr či do spojů aparatury
- **nakouknutí do díry:** zvíře jen krátce strčí hlavičku do díry

Po skončení hole-board testu bylo zvíře zváženo.

Druhý experiment probíhal následující dva dny. Z důvodu zajištění nezbytné motivace bylo nutné ponechat zvířata 24 - 48 hodin s omezeným množstvím potravy – a to tak, že zvířata byla udržována na 80 – 90% původní hmotnosti. Hraboš byl z domovského boxu opatrně přenesen v plastové trubce s plastovým uzávěrem na jednom konci a trubka byla následně „připojena“ k labyrintu, kde jako v předchozím experimentu sloužila k habituaci - viz obr. 3. Pokud zvíře z trubky nevylezlo do 3 min., bylo opatrně vyndáno do labyrintu. Natáčení trvalo tak dlouho, dokud zvíře nenalezlo správnou cestu labyrintem a nesežralo nabízenou odměnu v cíli – kousek mrkve. Pokud se mu to nepovedlo do 7 min., bylo natáčení ukončeno. Pokud hraboš odměnu našel, ale nesežral ji, byl experiment taktéž ukončen (nebyl dostatečně motivován). Testované zvíře bylo do labyrintu opakovaně umísťováno vždy s minimálně hodinovým odstupem od předchozího pokusu, aby nedocházelo ke stereotypnímu motorickému chování, které by mohlo ovlivnit rychlost nalezení odměny. Učení se cesty labyrintem vyžadovalo tolik opakování, dokud zvíře nesplnilo následující kritéria (viz Benus et al. 1987):

- dosažení odměny do 15 s
- bez chyby či maximálně s jednou chybou

Po ukončení pokusu byl labyrint vždy nejdříve důkladně vyčištěn vodou, následně ředěným lihem a nakonec vysušen. Experimentální zvíře bylo opět zváženo a ze dvou zaznamenaných hodnot byl vypočítán procentuální úbytek jeho hmotnosti. Jako nedostatečnou motivaci jsem hodnotila stav, kdy hraboš nevykazoval jakoukoliv snahu o prozkoumávání cest v labyrintu a nežral nabízenou odměnu. V těchto případech musely být experimenty v labyrintu ukončeny a zopakovány za několik dní.

3.5 Hodnocení záznamů a statistické zpracování dat

Záznamy chování jednotlivých zvířat v hole-board testu byly vyhodnoceny pomocí programu Observer XT. U jednotlivých prvků chování byla zaznamenávána:

- celková doba trvání (TD - total duration) - s výjimkou prvku „nakouknutí do díry“, který byl hodnocen jako „event“, nikoliv „state“
- latence (LA)
- frekvence (FR)

Zjištěné prvky chování byly zpracované pomocí analýzy hlavních komponent (PCA na korelační matici) následovanou varimax rotací. Tato metoda seskupí prvky chování do komponent, které pomáhají vyjádřit jednotlivé povahové rysy. Ortogonální varimax rotace maximalizuje varianci PCA skóre v rámci jednotlivých komponent a usnadňuje tak následnou interpretaci (Tabachnick & Fidell 1989). Hlavní komponenty byly vybrány pomocí Kaiser-Guttman kritéria (eigenvalue větší než 1; Kaiser 1991).

Vztah mezi chováním v hole-board testu, zachycujícím několik personalitních rysů jedince, a rychlostí učení byl testován použitím lineárního modelu s forward selekcí významných prediktorů při hladině pravděpodobnosti větší než 0,05. Rychlost učení představoval počet pokusů, který hraboši potřebovali ke splnění stanoveného kritéria úspěšného projití labyrintem. Proměnná byla zlogaritmována ($\log(x+1)$), aby byl zajištěn předpoklad normálního rozložení dat. Vysvětlovanou položku představoval počet pokusů potřebných k naučení se úlohy. Jako prediktory sloužily komponenty získané z PCA, dále pohlaví jedince, rodina¹ a vrh, ze kterých jedinec pocházel, a poměr pohlaví² v tomto vrhu. Rozdíl v rychlosti učení mezi pohlavími, rodinami a vrhy byl navíc testován užitím jednocestné ANOVY. Ke statistickému zpracování dat byl použit program R (R development core team).

¹ Jako rodina byla označována zvířata od stejných rodičů, která mohla pocházet buď z prvního, nebo druhého vrhu.

² Poměr pohlaví ve vrhu byl počítán jako poměr počtu samců ku velikosti vrhu.

4. VÝSLEDKY

4.1 Projevy personality v hole-board testu

Chování hrabošů v hole-board testu bylo pomocí PCA zformováno do jednotlivých komponent. Na základě Kaiser-Guttman kritéria byly vybrány první tři komponenty, jež vysvětlují nejvíce variability: PC1 (29,8%); PC2 (21,9%) a PC3 (14,2%). Skóre pro prvky chování význačné pro každou komponentu jsou shrnuty v tab. 1.

	PC1	PC2	PC3
TD lokomoce	0,867	0,088	0,210
TD nepohyblivost	- 0,852	0,153	- 0,128
TD čichání	- 0,123	- 0,185	0,680
TD hrabání	0,001	- 0,872	0,097
TD panáčkování	0,764	- 0,034	- 0,043
TD čištění	- 0,359	0,206	- 0,040
LA skákání	- 0,249	0,466	0,580
LA hrabání	- 0,019	0,942	0,121
LA nakouknutí do díry	- 0,449	- 0,117	- 0,732
FR nakouknutí do díry	0,307	0,027	0,782

Tab. 1: Výstup tří nejdůležitějších os získaných vyhodnocením hole-board testu pomocí PCA. Zkratky označují: TD = celková doba chování (total duration); LA = latence; FR = frekvence.

Nejvyšší kladné skóre na PC1 vykazuje lokomoce a nejvyšší negativní skóre imobilita. Pohyb je zde korelován s panáčkováním, tudíž se domnívám, že tato osa vysvětluje míru exploračního prostředí.

Nejvyšší kladné skóre na PC2 vykazuje latence hrabání a nejvyšší negativní skóre celková doba tohoto chování, což by mohlo naznačovat míru únikového chování zvířete.

Nejvyšší kladné skóre na PC3 vykazuje frekvence nakouknutí do díry, která je v korelaci s tendencí prozkoumávat a očichávat nové prostředí a delší latencí skákání, zatímco nejvyšší negativní skóre vykazuje latence nakouknutí do díry. Tendenci důkladně, avšak pomalu prozkoumávat nové prostředí mají zvířata označovaná jako reaktivní, tudíž by tato osa mohla být interpretována jako reaktivita jedince.

4.2 Vztah mezi personalitou a rychlostí učení

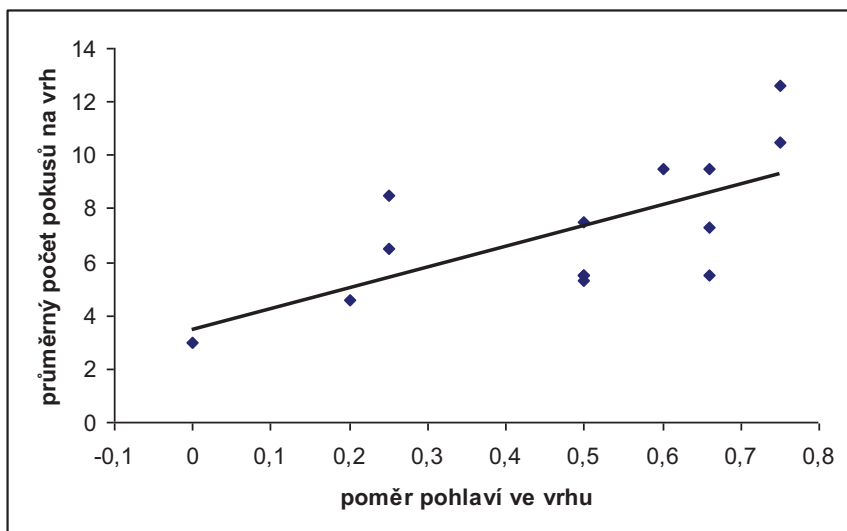
Pomocí lineárního modelu jsem se snažila vysvětlit, které prediktory jsou pro naučení se cesty v labyrintu významné. Vysvětlovanou složkou byl **zlogaritmovaný počet pokusů**, jako vysvětlující složky (prediktory) byly vybrány **osy PC1, PC2, PC3, pohlaví jedince, příslušnost k rodině, vrh a poměr pohlaví ve vrhu**.

Pro selekci signifikantních prediktorů byla použita forward selekce, která jako velice významný prediktor vzhledem k rychlosti učení vybrala poměr pohlaví ve vrhu a dále osu PC1 (tab. 2). Finální model vysvětlil 32,27% celkové variability.

	Estimate	t	p
Intercept	0,507	5,968	< 0,001
Poměr pohlaví	0,652	3,976	0,0003
PC1	- 0,049	- 2,364	0,023

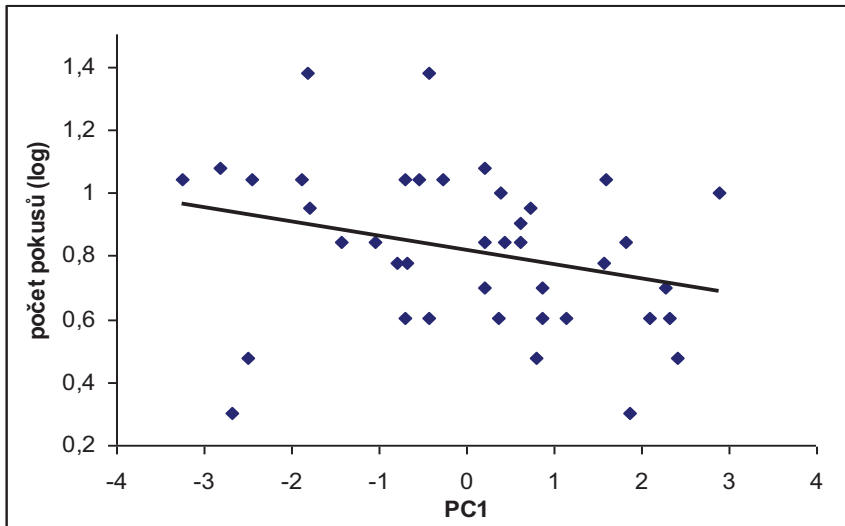
Tab. 2: Významné prediktory vzhledem k rychlosti učení vybrané forward selekcí.

Je důležité zopakovat, že poměr pohlaví ve vrhu byl počítán jako poměr počtu samců ku velikosti vrhu. Vzhledem k tomu, že mezi samci a samicemi nebyl zjištěn signifikantní rozdíl ($p > 0,05$), z výsledku plyne, že čím bylo ve vrhu více samců, tím více pokusů danému vrhu trvalo naučení se cesty labyrintem. Vrhů vychýlené ve prospěch samic se tedy učily rychleji než ty s převahou samců (Graf 1).



Graf 1: Vztah mezi poměrem pohlaví ve vrhu a rychlostí učení v labyrintu.

Vztah mezi PC1 a rychlostí učení byl negativní. To znamená, že zvířata, která vykazovala méně pohybu a byla hodnocena jako nesmělejší, potřebovala více pokusů k naučení se cesty labyrintem. Zvířata vyhodnocená jako pohyblivější a odvážnější se tedy cestu v neměnné konfiguraci labyrintu naučila během méně pokusů (Graf 2).



Graf 2: Vztah mezi osou PC1 a rychlostí učení v labyrintu. Osa byla charakterizovaná lokomocí a panáčkováním (kladné skóre) a imobilitou (záporné skóre), značí tedy celkovou aktivitu a odvahu jedince v novém prostředí.

Ani jednocestnou ANOVOU nebyl nalezen rozdíl mezi pohlavími ($F(1, 38) = 2,736$; $p = 0,106$), stejně jako mezi vrhy ($F(1, 38) = 0,169$; $p = 0,684$). Rozdíl mezi rodinami byl však na hranici průkaznosti ($F(11, 28) = 2,145$; $p = 0,051$).

5. DISKUSE

5.1 Vliv osobnostního projevu hraboše polního na rychlost učení v labyrintu

Výsledky této studie ukazují, že na schopnost a rychlost učení hraboše polního ve stabilní konfiguraci labyrintu měla vliv schopnost exploračního nového prostředí. Aktivnější a odvážnější zvířata se cestu ve stabilním prostředí labyrintu naučila během méně pokusů, zatímco nesmělejší zvířata, která vykazovala méně pohybu, potřebovala více pokusů k naučení se cesty labyrintem.

Mojí hypotézou bylo, že odvaha a zvědavost podmiňuje rychlé učení ve stabilní konfiguraci labyrintu a tato domněnka byla jasně potvrzena. Tento výsledek je podpořen i celou řadou studií, a to jak provedených na savcích, resp. hlodavcích (např. Benus et al. 1987, 1988, 1990, Teskey et al. 1998), tak i na ptácích (Verbeek et al. 1994, Drent & Marchetti 1999). Ačkoliv byla většina těchto studií prováděných tak, že experimentátoři vyselektovali dvě linie zvířat označované jako agresivní a méně agresivní a následně je učili v labyrintu, ukázalo se, že agresivita koreluje s odvážností a s rychlým učením úloh ve stabilních podmínkách. Jako přínos své studie považuji, že ačkoliv výzkum probíhal na laboratorně chovaných hraboších polních, tak tato zvířata představovala reprezentativní vzorek jedinců, který by mohl být odrazem strategií uplatňovaných v přírodě, protože hraboši nebyli vystaveni žádné umělé selekci.

Aby zvířata přežila, musí dobře znát prostředí, ve kterém se pohybují. Tato znalost může také ovlivnit výsledek kompetičních interakcí (Krebs 1982), tudíž účinnost exploračního chování má důležité následky pro život individua. Existuje zde však trade-off mezi rychlostí exploračního a pozorností k prostředí. Jedinci se konzistentně liší svou reakcí na nové situace a způsobem sbírání informací o prostředí, jak bylo zaznamenáno např. u myši a potkanů (Benus et al. 1987). Výsledky mojí práce jsou v souladu s touto studií, která ukázala, že ve stabilní konfiguraci labyrintu se lépe učili rychlí průzkumníci, kteří strávili exploračního nového prostředí méně času. Tento jev může být vysvětlován tím, že jakmile zvíře najde cíl či odměnu, tak již ztrácí pozornost ke svému prostředí a následné vykonávání úlohy má rutinní charakter (Van Oortmerssen et al. 1985, Verbeek et al. 1996). Rutina představuje chování, které je do velké míry nezávislé na aktuálních vnějších podnětech (Benus et al. 1988). Zvířata vykazující toto chování tedy obvykle vykonávají stejné úkoly rychle a bez váhání, ale jsou pomalí po zavedení změny do prostředí. Tito jedinci budou tedy zvýhodňováni ve stabilním prostředí.

Hraboši, kteří v pokusu vystupovali jako méně aktivní a nesmělejší, se naopak učili pomaleji. Takovým jedincům déle trvalo vstoupit do nového prostředí a potřebovali více pokusů k naučení se

cesty labyrintem. Jev je vysvětlován tím, že tato zvířata jsou důkladnější, protože stráví více času explorační nového prostředí a jsou všímavější k jeho změnám. Zmíněná strategie jim napomáhá lépe se přizpůsobit měnícím se podmínkám.

Podtrhujícím mechanismem odlišného stylu učení u dvou výše popsaných typů osobnosti by mohla být organizace behaviorálního řízení, která je založena na dvou základních principech, jmenovitě na sebeorganizaci a interakci (Benus et al. 1987). Chování aktivnějších a odvážnějších jedinců je potom více předurčeno vnitřní kontrolou - sebeorganizací, zatímco chování méně aktivních a nesmělejších zvířat je více závislé na interakci s vnějšími změnami. Vzhledem k časové náročnosti práce jsem prováděla pokusy pouze ve stabilní konfiguraci labyrintu, avšak učení hrabošů za měnících se podmínek by jistě přineslo další zajímavá zjištění.

Rutinní chování odvážnějších jedinců bylo dále zaznamenáno např. ve studii Verbeek et al. (1994), kteří u sýkor koňader zjistili konzistentní individuální rozdíly v exploračním chování a reakci na nové předměty. Rychlejší jedinci byli agresivnější a náchylnější k vytváření rutiny; jejich explorační se skládala zejména z rychlého poletování bez zvláštní pozornosti k jakémukoliv místu. Navíc když se tyto jedinci naučili, kde bývá umístěna miska se žrádlem, tak po zavedené změně vykazovali méně flexibility v přizpůsobení se nové situaci. Takoví ptáci jsou tedy nejlépe adaptováni na stabilní prostředí, protože neztrácí čas rozptylováním se drobnými změnami prostředí během explorační. Pomalejší průzkumníci byli méně agresivní, delší dobu jim trvalo, než začali prozkoumávat nové objekty, strávili více času explorační prostředí a nevytvářeli si rutinu (Drent & Marchetti 1999). Ptáci, kteří prozkoumávají nové prostředí důkladně a jsou vůči němu ostražití, budou snadno reagovat na jeho změny. Mohou být nejlépe adaptováni na nestabilní podmínky, ve kterých většinou nastávají důležité změny.

Rozdíly mezi těmito typy zvířat mohou být charakterizovány za pomoci osy směřující od pomalých, ale důkladnějších průzkumníků po rychlé, ale povrchní průzkumníky (Verbeek et al. 1994). Nálepka pomalého nebo rychlého průzkumníka by však neměla být interpretována jako rozdíly v rychlosti nebo schopnosti: spíše vypovídá o jedné z typických vlastností daného zvířete, jmenovitě o prozkoumávání neznámého prostředí. K analyzování výše zmíněných syndromů by bylo nejnadhnější vybírat taková individua, která vykazují nejadhnější a nejkonzistentnější chování a vynechat průměrné případy, tím bychom se ovšem opět dopouštěli selekce.

5.2 Vliv poměru pohlaví ve vrhu na rychlost učení v labyrintu

V závislosti na rychlosti učení vyšel velmi průkazně vliv poměru pohlaví ve vrhu, a to tak, že vrhy, které zahrnovaly více samic, byly celkově aktivnější a rychleji se učily. Zároveň však nebyl zaznamenán žádný rozdíl v rychlosti učení mezi pohlavími. Rozdíly mezi rodinami byly téměř na hranici průkaznosti, což znamená, že sourozenci z každé rodiny mají podobnou strategii učení, která je částečně dědičná (Bouchard & Loehlin 2001).

Ukázalo se, že vrhy vychýlené ve prospěch samic se ve stabilní konfiguraci labyrintu učily rychleji než ty s převahou samců. Tento výsledek je velmi překvapivý, neboť v literatuře jsem se setkala pouze s opačným fenoménem, kdy vrhy vychýlené ve prospěch samců se učí rychleji, což je vysvětlováno tím, že samčí pohlavní hormon testosteron vyvolává agresivní chování. Jak již bylo uvedeno, agresivita koreluje s rychlým učením ve stabilních podmínkách a vytvářením si rutinního chování. U vrhů vychýlených ve prospěch samců dochází k maskulinizaci samic vlivem tzv. intrauterinní pozice (IUP – Ryan & Vandenbergh 2002). Tento fenomén vyskytující se u savců byl demonstrován např. u myši (Vandenbergh & Huggett 1994), avšak byl nalezen i u jiných hlodavců nebo třeba u prasat. Mláďata ze stejného vrhu musí sdílet společný prostor v děloze matky a toto sdílení prostoru má za následek, že u velkých vrhů dojde u každého jedince k vývoji v mírně odlišném prostředí. Plody vyvíjející se v děloze tak mohou být vystaveny odlišným hormonálním hladinám v závislosti na pohlaví sousedících plodů (Ryan & Vandenbergh 2002). Jakýkoliv zárodek, který není umístěn na konci dělohy, bude buď obklopen dvěma samci, dvěma samicemi nebo jedním samcem a jednou samicí. Samičí zárodek vyvíjející se mezi dvěma samci má sklony vykazovat v dospělosti maskulinizované anatomické, fyziologické a behaviorální znaky, zatímco samičí zárodek vyvíjející se bez přítomnosti samců vykazuje v dospělosti znaky feminizované. IUP tedy významně ovlivňuje vývoj plodu (různá pozice v děloze znamená odlišnou hladinu hormonů a množství živin přijatých z krve matky) a má dalekosáhlé důsledky na chování jedince v budoucnosti (rozdílné reprodukční chování, agresivní chování, rodičovská péče apod.).

K maskulinizaci samic tedy dochází pronikáním testosteronu ze samčích zárodků do přilehlých samičích zárodků. U většiny savců samčí zárodky produkují pohlavní hormony dříve a ve větších dávkách než samičí zárodky a tyto steroidy mohou difundovat skrz amniovou tekutinu mezi zárodky. Výsledkem toho je, že jak samci, tak samice myši obklopené více bratry mají vyšší koncentraci testosteronu a nižší koncentraci estradiolu v krvi než zárodky vyvíjející se s méně bratry nebo bez bratrů. To je v souladu se studií vom Saala et al. (1983), kde měly samice pocházející z vrhu s minimem samců či bez nich vyšší fetální koncentraci estradiolu než samice obklopené bratry.

V dřívější studii tohoto autora však nebyl mezi takovými samicemi zjištěn žádný významný rozdíl (vom Saal & Bronson 1980), takže vliv IUP na hladinu estradiolu je nejasný.

IUP tedy způsobuje, že se konkrétní jedinec stane fyziologicky, morfologicky a behaviorálně více maskulinizovaným nebo možná i feminizovaným, což přispívá k velké variabilitě, která není původem genetická (Ryan & Vandenberg 2002). Maskulinizované samice, které vykazují zvýšenou hladinu testosteronu, budou mít vrhy vychýlené ve prospěch synů (Helle et al. 2008) a budou tento status dále předávat na své dcery i syny. Tito potomci tak budou predisponováni k agresivnějšímu a odvážnějšímu projevu než mláďata běžných, nemaskulinizovaných matek.

S velice zajímavým zjištěním přichází studie Quadagno et al. (1987), ve které autoři zkoumali vliv intrauterinní pozice na kompetici a chování u myší. Zjistili, že u samic, které nemají žádného bratra je pravděpodobnější, že ukradnou jinému zvířeti potravu. To je v protikladu s ostatními pracemi, které ukazují, že jedinci s více bratry jsou agresivnější (např. vom Saal et al. 1983). Tento rozpor však může být objasněn rozdílným metabolismem těchto jedinců. Zvířata, která nebyla v děloze obklopena samci, mají zvýšenou motivaci pro shánění potravy, která je popoháněná k tomu, aby byla agresivnější v určitých situacích.

V této studii se však výsledky nepodařilo vysvětlit intrauterinní pozicí. Přesto bych pro budoucí studie shledávala za užitečné vést si pečlivé záznamy nejen o pokusných zvířatech, ale i o jejich matkách - vědět, jaký byl poměr pohlaví ve vrhu, z něhož matka pocházela.

Důvod, proč se vrhy s převahou samic učily za stabilní konfigurace labyrintu rychleji, zůstává nejasný. Tento výsledek může být způsoben relativně malým vzorkem pokusovaných jedinců. Při zopakování pokusů s větším počtem zvířat by se ukázalo, zda je výsledek důsledkem nějaké odchylky či má obecnější platnost.

6. LITERATURA

- Abel, E.L. (1995). Further evidence for the dissociation of locomotor activity and head dipping in rats. *Physiology & Behavior* 57: 529–532
- Archer, J. (1988). Test for emotionality in rats and mice: A review. *Animal Behavior* 21: 205-235
- Barta, Z. & Szép, T. (1992). The role of information transfer under different food patterns: a simulation study. *Behavioral Ecology* 3: 318-324
- Benus, R. F. & Henkelmann, C. (1998). Litter composition influences the development of aggression and behavioural strategy in male *Mus domesticus*. *Behaviour* 135: 1229–1249
- Benus R F & Røndigs, M. (1997). The influence of the postnatal maternal environment in accounting for differences in aggression and behavioural strategies in *Mus domesticus*. *Behaviour* 134: 623–641
- 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, R.F.; den Daas, S.; Koolhaas, J.M. & van Oortmerssen, G.A. (1990). Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour* 112 (3/4): 176-193
- Benus, R.F.; Koolhaas, J.M. & van Oortmerssen, 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 Oortmerssen, G.A. (1988). Aggression and adaptation to light-dark cycle: role of intrinsic and extrinsic control. *Physiology & Behavior* 43:131-137
- Berlyne, D.E. (1950). Novelty and curiosity as determinants of exploratory behavior. *British Journal of Psychology* 41: 68–80
- Berlyne, D.E. (1960). Conflict, arousal and curiosity. McGraw Hill, New York, 350 pp.
- Birke, L.I.A. & Sadler, D. (1986). Patterns of exploratory behavior in the spiny mouse *Acomys cahirinus*. *Behavioral & Neural Biology* 45: 88–106
- Boissier, J.R.; Simon, P. & Lwoff, J.M. (1964). Use of a particular mouse reaction (hole board method) for the study of psychotropic drugs. *Thérapie* 19: 571–83
- Boonstra, R. (1994). Population cycles in microtines: The senescence hypothesis. *Evolution & Ecology* 8: 196–219
- Both, C.; Dingemanse, N.J.; Drent, P.J. & Tinbergen, J.M. (2005). Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 74: 667-674

- Bouchard, T.J. & Loehlin J.C. (2001). Genes, evolution and personality. *Behaviour Genetics* 31: 243–273.
- Broom, D.M. (2001). Coping with challenge: Welfare in animals including humans. Dahlem University Press, Dahlem
- Brown, G.R. & Nemes, C. (2008). The exploratory behaviour of rats in hole-board apparatus: Is head-dipping a valid measure of neophilia? *Behavioural Processes* 78 (3): 442-448
- Buss, A.H. (1988). Personality: Evolutionary heritage and human distinctiveness. Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Carere, C. & Eens, M. (2005). Unravelling animal personalities: how and why individuals consistently differ. *Behaviour* 142: 1149-1157
- Carere, C.; Groothuis, T.G.G.; Möstl, E.; Daan, S. & Koolhaas, J.M. (2003). Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for a different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Hormones & Behavior* 43: 540-8
- Carere, C.; Welink, D.; Drent, P.J.; Koolhaas, J.M. & Groothuis, T.G.G. (2001). Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles. *Physiology & Behavior* 73: 427-433
- Casarrubea, M.; Sorbera, F. & Crescimanno, G. (2009a). Structure of rat behavior in hole-board: 1) multivariate analysis of response to anxiety. *Physiology & Behavior* 96: 174-179
- Cloninger, C. R. (1998). The genetics and psychobiology of the seven-factor model of personality. In K. R. Silk (Ed.), *Biology of personality disorders* (pp. 63–92). Washington DC: American Psychiatric Press.
- Coleman, K. & Wilson, D.S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context specific. *Animal Behaviour* 56: 927–936.
- Crawley, J.N. (1985). Exploratory behavior models of anxiety in mice. *Neuroscience & Biobehavioral Review* 9: 37–44
- Dingemanse, N.J.; Wright, J.; Kazem, A.N.J.; Thomas, D.K.; Hickling, R. & Dawnay, N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*
- Dingemanse, N.J.; Both, C.; van Noordwijk, A.J; Rutten, A.L & Drent, P.J (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270: 741-747
- Dingemanse, N.J; Both, C.; Drent, P.J & Tinbergen, J.M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 847-852

- Drent, P.J. (1983). The functional ethology of territoriality in the great tit (*Parus major L.*) (PhD dissertation). Groningen: University of Groningen.
- Drent, P.J. & Marchetti, C. (1999). Individuality, exploration and foraging in hand raised juvenile great tits. In: Proceedings of the 22nd international ornithological congress, Durban (Adams N.J., Slotow R.H., editors). Johannesburg: Birdlife South Africa: 896–914.
- Elgar, M.A. (1989). Predator vigilance and group-size in mammals and birds - a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64: 13–33.
- File, S.E. & Wardill, A.G. (1975). Validity of head-dipping as a measure of exploration in a modified hole-board. *Psychopharmacology* 44: 53–59
- File, S.E. (2001). Factors controlling measures of anxiety and responses to novelty in the mouse. *Behavioural Brain Research* 125: 151-157
- Funder, D.C. (2001). Personality. *Annual Review of Psychology* 52:197-221
- Galef, B.G. Jr. & Giraldeau, L.A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61: 3–15
- Godin, J-G.J. & Dugatkin, L.A. (1996). Female mating preferences for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 93: 10262–67
- Gosling, S.D. & John, O.P. (1999). Personality dimension in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science* 8: 69-75
- Gosling, S.D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127: 45-86
- Greenberg, R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In: Reader, S.M., Laland, K.N. (Eds.), *Animal Innovation*. Cambridge University Press, Cambridge, 175–196
- Groothuis, T.G.G. & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 137-150
- Hall, C.S., 1934. Emotional behavior in rats. Part I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 18: 385–403
- Helle, S.; Laaksonen, T.; Adamsson, A.; Paranko, J. & Huitu, O. (2008). Female field voles with high testosterone and glucose levels produce male-biased litters. *Animal Behaviour* 75: 1031-1039
- Hughes, R.N. (2007). Neotic preferences in laboratory rodents: issues, assessment and substrates. *Neurosciences & Biobehavioral Reviews* 31: 441–464

- Huntingford, F.A. (1976) The relationship between antipredator behavior and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback. *Animal Behavior* 24: 245–260
- John, O.P. (1990). The "Big Five" factor taxonomy: Dimensions of personality in the natural language and in questionnaires. In LA Pervin (Eds.), *Handbook of personality: Theory and research*. New York: Guilford
- Kaiser, H. F. (1991). Coefficient alpha for a principal component and the Kaiser-Guttman rule. *Psychological Reports* 68: 855-858
- Kliethermes, C.L. & Crabbe, J.C. (2006a). Pharmacological and genetic influences on hole-board behaviors in mice. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior* 85: 57–65
- Kliethermes, C.L. & Crabbe, J.C. (2006b). Genetic independence of mouse measures of some aspects of novelty seeking. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 5018–5023
- Koene, P.; Bokkers, E.A.M.; Bolhuis, J.E.; Rodenburg, T.B.; Urff, E.M. & Zimmerman, P.H. (2003). The open-field: Test of emotionality or an approach-avoidance conflict? Oral paper - Friday 27/06/03, Session: Behavioural Tests - Rovigo Hall
- Koolhaas, J.M.; de Boer, S.F. & Bohus, B. (1997). Motivational systems or motivational states: behavioural and physiological evidence. *Applied Animal Behavior Science* 53: 131–143
- Koolhaas, J.M.; Korte, S.M.; De Boer, S.F.; Van der Vegt, B.J.; Van Reener, C.G.; Hopster, H. et al. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23: 925-35
- Krebs, J.R.; MacRoberts, M.H. & Cullen, J.M. (1972). Flocking and feeding in the great tit *Parus major*—an experimental study. *Ibis* 114: 507–530
- Krebs, J.R. (1982). Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioral Ecology & Sociobiology* 11: 185-194
- Lynch, M. & Walsh, B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sunderland (MA): Sinauer Associates
- Mangel, M. & Stamps, J. (2001). Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth. *Evolutionary Ecology Research* 3: 583–593
- Marchetti, C. & Drent, P.J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour* 60: 131-140
- Márquez, C.; Nadal, R. & Armanio, A. (2005). Responsiveness of the hypothalamic–pituitary–adrenal axis to different novel environments is a consistent individual trait in adult male outbred rats. *Psychoneuroendocrinology* 30: 179–187
- Meaney, M. J. (2001). Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual Review of Neuroscience* 24: 1161–1192

- Montgomery, K.C. (1954). The role of exploratory drive in learning. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 47: 60-64
- Müller, R. & Schrader, L. (2005). Behavioural consistency during social separation and personality in dairy cows. *Behaviour* 142: 1289-1306.
- Norlan, N.A. & Parkes, M.W. (1973). The effects of benzodiazepines on the behaviour of mice on a hole-board. *Psychopharmacology* 29: 277–286
- Prut, L. & Belzung, C. (2003). The open field as a paradigm to measure the effects of drugs on anxiety-like behaviors: A review. *European Journal of Pharmacology* 463: 3–33
- Quadagno, D.M.; McQuitty, C.; McKee, J.; Koelliker, L.; Wolfe, G. & Johnson, D.C. (1987). The effects of intrauterine position on competition and behavior in the mouse. *Physiology & Behavior* 41: 639-42
- R development core team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Réale, D.; Gallant, B.Y.; Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* 60: 589–597
- Renner, M.J. (1990). Neglected aspects of exploratory and investigatory behavior. *Psychobiology* 18: 16–22
- Riechert, S.E. & Hedrick, A.V. (1993). A test of correlations among fitness-related behavioral traits in the spider, *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelinadae). *Animal Behavior* 46: 669-675
- Ryan, B.C. & Vandenbergh, J.G. (2002). Intrauterine position effects. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 26: 665-678
- Sih, A.; Kats, L.B. & Maurer, E.F. (2003). Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfishsalamander system. *Animal Behaviour* 65: 29–44
- Sih, A.; Bell, A.M. & Johnson, J.C. (2004a). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 372–378
- Sih, A.; Bell, A.M.; Johnson, J.C. & Ziemba, R.E. (2004b). Behavioural syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology* 79: 241-277
- Stevenson-Hinde, J. & Zunz, M. (1978). Subjective assessment of individual rhesus monkeys. *Primates* 19: 473-482
- Stevenson-Hinde, J.; Stillwell-Barnes, R. & Zunz, M. (1980). Subjective assesment of rhesus monkeys over four successive years. *Primates* 21 (1): 66-82
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L.S. (1989). Principal components and factor analysis, in Using multivariate statistics (Tabachnick, B.G., ed.), New York, Harper & Row.

- Teskey, G.C.; Ossenkopp, K.P.; Kavaliers, M.; Innis, N. & Boon, F.H. (1998). Individual differences in radial maze performance and locomotor activity in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Physiology & Behavior* 65: 555-561
- Thompson, J.D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 246-249
- van Oers, K.; Drent, P.J.; de Goede, P. & van Noordwijk, A.J. (2003). Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 271: 65–73
- van Oers, K.; Klunder, M. & Drent, P.J. (2005). Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a non-social situation. *Behavioral Ecology* 16: 716-723
- van Oortmerssen, G.A; Benus, R.F & Dijk, D.J. (1985). Studies in wild house mice: Genotype-environment interactions for attack latency. *Netherlands journal of zoology* 35: 155-169
- Vandenbergh, J.G. & Huggett, C.L. (1994). Mother's prior intrauterine position affects the sex ratio of her offspring in house mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 11055-9
- Verbeek, M.E.M.; de Goede, P.; Drent, P.J. & Wiepkema, P.R. (1999) Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. *Behaviour* 136: 23-48
- Verbeek, M.E.M.; Drent P.J. & Wiepkema P.R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48: 1113-21
- Verbeek, M.E.M; Boon A. & Drent P.J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133: 23-48
- vom Saal, F.S. & Bronson, F.H. (1980). Sexual characteristics of adult female mice are correlated with their blood testosterone levels during prenatal development. *Science* 208: 597-9
- vom Saal, F.S.; Grant, W.M.; McMullen, C.W. & Laves, K.S. (1983). High fetal estrogen concentrations: correlation with increased adult sexual activity and decreased aggression in male mice. *Science* 220: 1306-9
- Welker, W.I. (1957). "Free" versus "forced" exploration of a novel situation by rats. *Psychological Reports* 3: 95–108
- Wilson, D.S. (1998). Adaptive individual differences within single population. *Proceedings of the Royal Society of London series-biological sciences* 353: 199-205
- Wilson, D.S.; Clark, A.B.; Coleman, K. & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 442-446
- Zuckerman, M. (1991). Basic dimensions of personality. *Psychobiology of personality*. New York: Cambridge University Press; 1-43

7. PŘÍLOHY

ID	TD lok	TD imob	TD čich	TD hrab	TD pan	TD čišt	LA skák	LA hrab	LA kouk	FR kouk
1	77,63	58,27	3,69	0,47	27,80	0,00	180,00	179,53	180,00	0
2	130,95	0,00	3,45	0,00	16,65	4,20	180,00	180,00	180,00	0
3	73,61	0,00	0,58	0,00	12,69	0,00	6,35	180,00	180,00	0
4	125,21	0,00	7,12	0,00	28,87	4,45	180,00	180,00	25,58	1
5	126,83	12,00	1,20	0,00	12,97	6,27	180,00	180,00	180,00	0
6	115,02	0,00	4,20	0,00	24,05	1,36	180,00	180,00	180,00	0
8	18,81	132,39	5,09	0,00	18,61	0,00	180,00	180,00	180,00	0
9	97,20	4,22	7,94	0,00	45,70	3,76	180,00	180,00	40,84	1
10	118,94	0,00	11,61	0,00	31,09	0,00	180,00	180,00	114,58	2
11	89,81	0,00	2,39	0,00	42,31	0,00	45,63	180,00	180,00	0
14	81,28	28,79	2,86	25,76	19,99	0,00	180,00	111,49	91,80	3
15	25,28	132,18	2,16	0,00	9,41	6,09	180,00	180,00	180,00	0
16	86,01	4,77	9,09	28,48	23,37	0,00	117,32	57,73	180,00	0
17	101,83	0,00	8,82	7,49	22,70	0,00	14,84	69,67	180,00	0
18	106,93	3,78	38,80	0,00	15,17	0,00	180,00	180,00	99,10	1
19	99,18	14,03	34,41	0,00	15,16	1,57	180,00	180,00	149,78	2
20	99,00	9,00	25,00	4,50	28,50	9,00	180,00	131,00	120,00	1
22	96,58	45,83	4,28	0,00	12,98	0,00	180,00	180,00	180,00	0
23	103,71	1,17	2,69	0,00	30,87	27,01	180,00	180,00	180,00	0
24	109,12	0,00	1,20	17,39	23,37	5,80	100,68	129,34	108,14	1
25	123,45	0,00	4,01	0,00	21,88	8,66	180,00	180,00	49,26	1
26	113,22	20,46	11,48	0,00	11,09	6,20	180,00	180,00	93,96	1
27	15,48	52,04	12,35	0,00	2,65	84,17	180,00	180,00	180,00	0
28	119,85	1,22	10,68	0,00	25,75	0,00	180,00	180,00	80,78	5
29	93,35	10,20	18,66	7,55	28,73	1,29	180,00	136,00	132,99	2
31	84,50	45,50	12,50	5,50	21,00	2,00	13,50	41,00	180,00	0
32	87,56	13,40	8,73	5,40	29,46	12,93	119,96	101,96	180,00	0
33	65,79	47,28	17,06	3,39	22,49	0,00	147,75	154,54	180,00	0
34	86,99	0,00	3,84	5,53	20,50	0,00	37,55	100,90	180,00	0
38	72,83	75,79	7,41	0,00	7,66	0,00	180,00	180,00	180,00	0
39	40,56	127,88	2,72	0,00	4,11	0,00	180,00	180,00	180,00	0
41	114,07	5,54	7,34	0,00	25,24	0,00	130,07	180,00	1,62	7
43	109,78	4,22	8,30	0,00	38,84	1,95	180,00	180,00	159,67	1
45	124,80	0,00	5,41	0,00	32,67	3,28	180,00	180,00	88,70	1
47	107,72	4,27	6,99	13,29	29,24	0,53	180,00	147,43	109,64	2
48	93,23	0,47	3,68	5,67	27,16	3,88	26,64	171,16	180,00	0
49	28,21	117,56	9,14	0,00	13,39	0,00	180,00	180,00	180,00	0
50	74,86	37,23	11,38	11,51	26,29	0,00	83,36	138,62	164,63	1
51	69,89	25,54	23,15	25,32	18,61	0,00	180,00	67,16	115,14	1
52	108,00	7,00	34,50	0,00	21,00	0,00	180,00	180,00	81,00	5

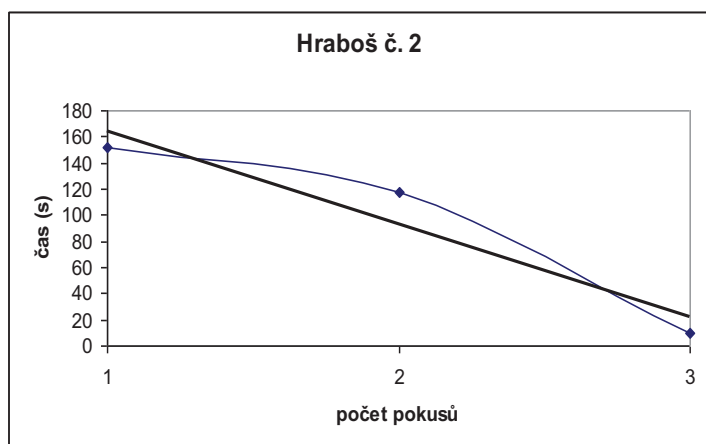
Tab. 3: Výstup prvků chování jednotlivých zvířat vyhodnocených pomocí programu Observer XT.

ID	PC1	PC2	PC3
1	-0,270	0,036	-1,399
2	0,803	0,274	-1,101
3	-0,432	1,697	-1,353
4	2,309	-0,639	0,221
5	0,443	0,132	-1,310
6	0,865	0,426	-1,053
8	-2,506	-1,071	-1,952
9	2,403	-0,224	0,142
10	1,869	-0,440	0,178
11	1,144	2,227	-1,099
14	-0,707	0,091	2,503
15	-2,818	-1,269	-2,169
16	-1,817	2,416	2,562
17	-0,713	2,851	0,999
18	0,611	-1,955	1,120
19	0,210	-1,830	0,773
20	0,367	-0,521	1,199
22	-0,428	-0,282	-1,358
23	0,718	0,349	-1,420
24	0,211	1,440	1,245
25	1,817	-0,646	-0,136
26	0,610	-1,168	-0,211
27	-3,254	-2,267	-2,272
28	2,283	-1,426	1,005
29	0,385	-0,321	1,296
31	-1,795	2,459	1,065
32	-0,534	1,436	0,219
33	-1,048	-0,047	-0,300
34	-0,686	2,382	0,204
38	-1,436	-0,875	-1,458
39	-2,680	-1,286	-2,030
41	2,888	-1,787	1,747
43	1,588	0,315	-0,500
45	2,095	-0,082	-0,192
47	0,870	0,187	1,267
48	0,197	2,085	-0,631
49	-2,445	-1,250	-1,694
50	-0,796	1,046	0,637
51	-1,888	0,150	3,279
52	1,563	-2,611	1,978

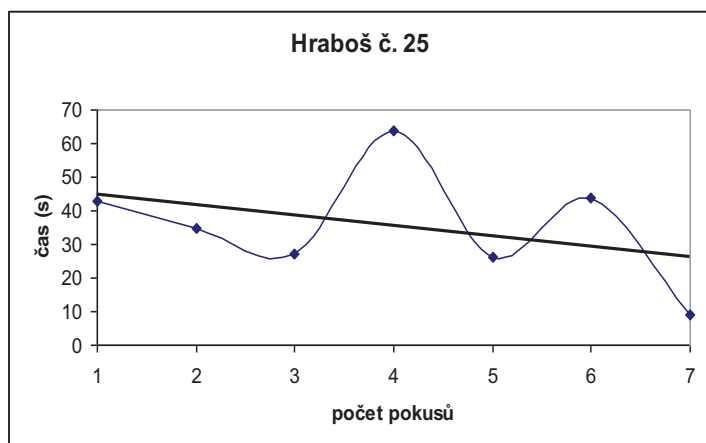
Tab. 4: Výstup tří nejdůležitějších os získaných pomocí PCA.

ID	pohlaví	rodina	vrh	poměr pohl.	pokus	log pokus
1	0	4	1	0,20	11	1,041
2	1	2	1	0,00	3	0,477
3	1	1	2	0,50	4	0,602
4	1	1	2	0,50	4	0,602
5	0	1	1	0,66	7	0,845
6	0	1	1	0,66	4	0,602
8	1	4	1	0,20	3	0,477
9	1	4	1	0,20	3	0,477
10	1	4	1	0,20	2	0,301
11	1	4	1	0,20	4	0,602
14	0	3	1	0,50	4	0,602
15	0	5	1	0,75	12	1,079
16	0	5	1	0,75	24	1,380
17	0	5	1	0,75	11	1,041
18	0	6	1	0,50	7	0,845
19	0	6	1	0,50	12	1,079
20	0	6	1	0,50	4	0,602
22	1	6	1	0,50	24	1,380
23	0	1	2	0,50	9	0,954
24	0	1	2	0,50	5	0,698
25	0	19	1	0,66	7	0,845
26	0	19	1	0,66	8	0,903
27	1	3	1	0,50	11	1,041
28	0	16	2	0,50	5	0,698
29	1	13	2	0,66	10	1,000
31	0	13	2	0,66	9	0,954
32	1	5	1	0,75	11	1,041
33	1	19	1	0,66	7	0,845
34	1	16	2	0,50	6	0,778
38	1	13	1	0,25	7	0,845
39	1	13	1	0,25	2	0,301
41	1	15	1	0,75	10	1,000
43	0	15	1	0,75	11	1,041
45	0	18	1	0,50	4	0,602
47	1	18	1	0,50	5	0,698
48	1	18	1	0,50	7	0,845
49	0	7	1	0,25	11	1,041
50	1	7	1	0,25	6	0,778
51	1	7	1	0,25	11	1,041
52	1	7	1	0,25	6	0,778

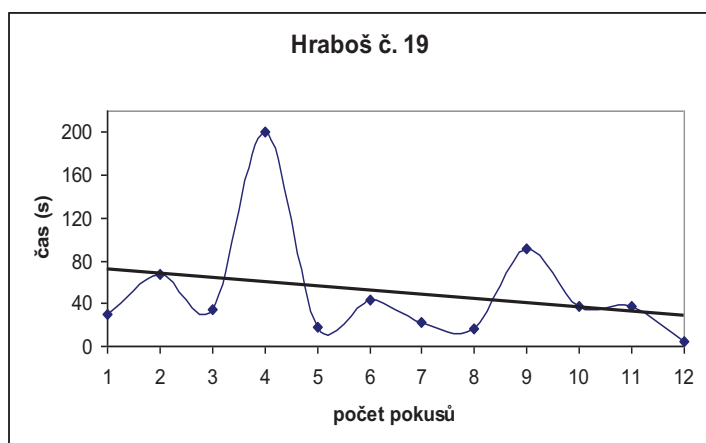
Tab. 5: Základní údaje o hraboších včetně počtu pokusů, které zvíře potřebovalo k naučení se cesty labyrintem.



Obr. 4: Křivka učení rychle se učícího hraboše s vloženým trendem.



Obr. 5: Křivka učení průměrně se učícího hraboše s vloženým trendem.



Obr. 6: Křivka učení pomalu se učícího hraboše s vloženým trendem.