

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**



**Personalita v chování a její možná účast při
orientaci hlodavců – literární rešerše**

Bakalářská práce

Michaela Nováková

Školitel: doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

České Budějovice 2012

Nováková M., 2012: Personalita v chování a její možná účast při orientaci hlodavců – literární rešerše [Personality in the behaviour and its possible participation in the orientation of rodents – literary search Bc. Thesis, in Czech.], – 36 sp., Faculty of Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The aim of this study was to get to the heart of the matter of personality and spatial orientation of Rodents. Theoretical preparation for the experimental part of master theses was also part of this study.

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

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

V Českých Budějovicích dne 27. 4. 2012

.....
Michaela Nováková

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat panu školiteli doc. RNDr. Františku Sedláčkovi CSc. za cenné rady a věcné připomínky během vypracovávání této práce.

Obsah:

1. Úvod	1
1.1 Proč studovat osobnost zvířat?	1
1.2 Počátky zkoumání personality	2
2. Ekvivalenty pojmu personalita	2
3. Výskyt personality	4
4. Rysy personality - osobnostní dimenze	4
4.1 “Shy-bold” kontinuum	5
4.2 Osa “proactive-reactive”	5
4.3 “Fast-slow” model.....	6
4.4 Rovers versus sitters.....	7
5. Udržení variability personalit v populaci	7
6. Evoluční důsledky personality	8
7. Jaké faktory konkrétně zasahují do formování zvířecí personality?	8
7.1 Genetický základ	8
7.2 Podíl fyziologických mechanismů na personalitě.....	9
7.3 Poměr pohlaví zárodků v děloze	9
7.4 Vazby mezi personalitou a metabolismem.....	10
7.5 Vazby mezi personalitou, imunitou a onemocněním	11
7.6 Vazby mezi personalitou a parazitací.....	11
7.7 Vazby mezi personalitou a sociálním prostředím	12
7.8 Vazby mezi predací a personalitou	12
8. Metodologie výzkumu zvířecí osobnosti	13
8.1 Testy používané ke studiu personality	14
9. Vlastní studie: zasahují poznatky o personalitě chování do problematiky prostorové orientace?	14
9.1 Prostorová orientace - úvod.....	14
9.2 Mechanismy orientace a navigace.....	14
10. Pohlavní rozdíly ve schopnosti prostorové orientace	15
11. Strategie průzkumu prostoru labyrintu	16
12. Přehled bludišť používaných k testování prostorové orientace	17
12.1 T-labyrint (T-maze).....	17
12.2 Test na otevřené ploše (Open-field test)	18
12.3 Radiální labyrint (Radial-arm maze).....	18
12.4 Morrisovo vodní bludiště (Morris water maze)	18
12.5 Barnesův kruhový labyrint (Barnes maze).....	19
12.6 Pyramidový labyrint (Ziggurat task)	20
13. Hlavní poznatky z literární rešerše testů orientace	20
13.1 Pohlavní rozdíly a variabilita testů orientace	20
13.2 Variabilita hodnot stanovených parametrů	21
14. Návrh navazujícího vlastního experimentu a hypotetické výsledky	24
15. Závěr	25
16. Použitá literatura	26

1. Úvod

Každého jedince lze charakterizovat na základě různých hledisek - morfologickými počínaje a ekologickými konče, přičemž mezi stěžejní patří hledisko behaviorální. Všechny naznačené znaky jsou pro daného živočicha specifické, utváří jeho identitu a právě jedinečnost každého individua patří mezi jednu z obecných charakteristik všech živých organismů. V posledních dvaceti letech se začalo mnoho studií zabývat faktem, že zvířata projevují, stejně jako lidé (John 1990), jisté rysy chování označované jako personalita. Ty je možno definovat jako konzistentní individuální rozdíly v projevech chování napříč dvěma nebo více situacemi (Gosling 2001). Výsledné okamžité chování zvířete je proto jak důsledkem změn v prostředí tak jeho osobností neboli personalitou. Chování, které je optimální pro jednoho jedince, ale nemusí být ideální pro jiného, a může se podstatně lišit na základě jeho fyziologických parametrů, zkušeností, ale i aktuálního stavu daného živočicha (Dall et al. 2004).

Personalita ovlivňuje reprodukční úspěch zvířete, a tudíž na ní může být pohlíženo jako na součást life-history (Réale et al. 2007). Díky personalitě ovšem chování zvířete není tak neomezeně flexibilní, neboť jedinec se nemůže dokonale přizpůsobit na každou nastalou situaci a chová se v různých typech situací přibližně stejně (Korpela et al. 2011). To znamená, že například proaktivní zvíře hledající potravní zdroje může profitovat v situaci, kdy jsou podmínky relativně bezpečné, avšak ztrácí v případě, že jsou podmínky nepříznivé, například za vysokého predatorního rizika. To naznačuje, že není možné studovat roli personality v izolaci od ostatních vlastností a podmínek organismu, jelikož celkové fitness jedince je ovlivněné vždy jejich souhrou.

1.1 Proč studovat osobnost zvířat?

Existuje několik důvodů proč studovat personalitu (Carere & Eens 2005).

1. Odlišné typy personalit mohou mít vliv na výsledky rozličných testů, jelikož zvířata reagují na stejné podmínky různým způsobem
2. Jedinci se liší ve schopnosti vyrovnávat se se stresovou situací, což vede k rozdílům ve fitness mezi jedinci
3. Pro pochopení evolučních mechanismů, jelikož různá chování se vyvíjela vždy jako celek, což může být důvodem jejich trade-off

4. Lepší pochopení personality může vést k nalezení mechanismů, které lze obecně aplikovat na různé živočišné druhy
5. Pochopení zvířecích osobností může usnadnit jejich welfare

1.2 Počátky zkoumání personality

Tato oblast chování stála dlouho mimo zájem odborné veřejnosti, avšak v posledních dvaceti letech se stalo zkoumání personality zvířat důležitou oblastí behaviorálních věd.

Dříve byla individuální variabilita v chování zvířat v podstatě přehlížena jako zcela samozřejmá součást organismu. Rozdíly mezi jedinci byly vnímány jako chyba v měření nebo také výskyt neadaptivních jedinců kolem adaptivních. ale nyní se o ní projevuje čím dál větší zájem. Počátky studia personality zvířat sahají do sedmdesátých let dvacátého století, kdy Stevenson-Hinde a Zunze (1978) publikovali první studii zabývající se osobností zvířat. Poté byla tato problematika dlouho opomíjena, a až v devadesátých letech minulého století se začali vědci otázkou personality opět zabývat. Začínají si pečlivě všimnout toho, že jedinci, kteří pocházejí ze stejné populace, jsou stejné velikosti a pohlaví, se přesto liší v tom, jak se chovají v různých situacích (Wilson 1998). Například někteří jedinci jsou celkově agresivnější než jiní. Objevuje se termín “behaviorální syndrom”, který dává důraz na korelovanost některých rysů chování konzistentních napříč situacemi a u některých autorů i v čase (Bell, 2007; Sih et al. 2004). Stálost projevů chování je pravděpodobně z mnoha hledisek velice výhodná, neboť přestože se prostředí neustále mění, personalitní dimenze - být např. stále opatrný nebo naopak odvážný může být tou nejlepší strategií, jak se se zcela novými situacemi systematicky vypořádávat.

Vzrůstem zájmu o personalitu je tak překonáván dřívější přístup, kdy se etologická pozorování v behaviorální ekologii zaměřovala pouze na popis mezidruhové rozdílnosti (Groothuis & Carere 2005). Ovšem je nutno podotknout, že sice vzrůstá zájem o zkoumání individuálních rozdílů v chování živočichů, ekologické faktory, které se podílí na vytváření variability v personalitě, jsou stále poměrně nejasné.

2. Ekvivalenty pojmu personalita

Na počátku veškerého zkoumání je nezbytné přesně definovat pojmy, s kterými budeme dále pracovat. V případě studia osobnosti se však jedná o poněkud komplikovanější záležitost, jelikož zde existuje velká pojmová nejednotnost, a na chování jedince lze pohlížet z různých

hledisek. Nejčastěji se můžeme setkat s termíny jako je například behaviorální syndrom (Sih et al. 2004), temperament (Réale et al. 2000), individualita (Gosling & John 1999), behaviorální strategie (Verbeek et al. 1994), behaviorální profil (Groothuis & Carere 2005), ale také osobnostní rys (Funder 2001) či „coping style“ (Koolhaas et al. 1999). Všechny výše vyjmenované ekvivalenty termínu personalita jsou si v zásadě podobné, nicméně liší se v určitých detailech. Jednu z prvních definic personality podal Pervin a John (1997), jejíž podstatu tvoří myšlenka, že mezi projevy personality patří charakteristiky jedince popisující neměnné vzorce chování, vnímání a myšlení. Obdobně Dall et al. (2004) personalitu definuje stručně jako konzistentní individuální rozdíly v chování.

Pojem behaviorální syndrom označuje soubor korelovaných rysů chování vyjádřených v různých kontextech chování a v různých situacích (Sih et al. 2004). Zatímco samotný pojem personalita se týká variability mezi jedinci, behaviorální syndrom se spíše vztahuje k souboru korelovaných projevů chování, které vycházejí z rozdílných reakcí mezi jedinci na dané podněty. Obě výše zmíněné teorie jsou všeobecně v ekologickém a behaviorálním výzkumu uznávané, jelikož jsou obvykle snadno spojovány například s exploračním chováním, rodičovskou péčí, reprodukčním úspěchem a strategií a schopností přežití (viz např. Lantová et al. 2011). Například někteří jedinci jsou obecně agresivnější než jiní. Tento jev můžeme označit jako behaviorální syndrom, který je analogický termínu personalita nebo temperament a objeví se, pokud jsou dané individuální rozdíly, tedy úroveň agresivity, konzistentní napříč různými situacemi a u některých autorů i napříč časem (Bell, 2007). Behaviorální syndrom odkazuje na korelaci mezi formami agresivity v různých chováních u jedince, a tudíž by měl být pro danou populaci charakteristický. Oproti tomu personalita (behaviorální profil, temperament) nás informuje o konkrétní konfiguraci chování, kterou jedinec vykazuje a která také tvoří charakter jedince.

„Coping style“ vyjadřuje soubor chování a odpovědí na stres, který je konzistentní v čase a zároveň je charakteristickým prvkem pro danou skupinu živočichů (Koolhaas et al. 1999). Je zřejmé, že „coping style“ byl formován evolucí a vytvořil systém obecné adaptivní odpovědi v návaznosti na každodenní situace v daném habitatu. Koncept „coping style“ se hojně uplatnil v definování chování různých živočišných druhů jako například myší, potkanů, prasat, makaka rhesa, člověka, chobotnice a dalších (review Koolhaas et al 1999).

3. Výskyt personality

Studie zabývající se výzkumem chování ověřily existenci personality u širokého spektra organismů zahrnujícího členovce a všechny skupiny obratlovců od ryb po savce (viz např. Gosling 2001; Dall et al. 2004; Sih a Bell 2008). Dlouhá řada studií se zabývá zejména personalitou ptáků, přičemž jako jeden z modelových organismů zde slouží sýkory koňadry (*Parus major*), u kterých byly během exploračních pokusů vysledovány různé rysy chování označované termíny „Fast“ a „Slow“ (Carere et al. 2005). Jako příklad významu personality lze uvést fakt, že na počátku sezóny snáší Fast jedinci vejce dříve než ti, kteří jsou označováni jako Slow. Mláďata pocházející z dříve snesených snůšek jsou větší a včasná produkce první snůšky také umožní dřívější snesení druhé snůšky. Dospělí samci pocházející z Fast linie přívýběru preferují Fast samice, na rozdíl od Slow samců, kteří si samice vybírají nezávisle na tom, jaký typ personality zaujímají (Groothuis & Carere 2005). Nejen ptáci, ale i poiklotermní živočichové, jakými jsou ryby se staly předmětem zkoumání personality. Dle studie na okounovci nilském (*Oreochromis niloticus*) je zřejmé, že projevy personality u ryb lze vysledovat, pokud jsou vystaveny specifickým změnám prostředí. Okounovci, kteří reagovali na nové prostředí snadněji a rychleji začali vyhledávat potravní zdroje, byli označeni jako proaktivní. Naopak jedinci označení jako reaktivní snášeli nové podmínky prostředí hůře a po návratu do původního prostředí se u nich zvýšila hladina poststresového hormonu kortizolu (Martins et al. 2011).

4. Rysy personality - osobnostní dimenze

Osobnost je nutné vnímat jako mnohorozměrný model složený z jednotlivých osobnostních dimenzí (Gosling 2001). Každý jedinec v tomto modelu zaujímá určitou specifickou polohu a v každé dimenzi vykazuje specifické behaviorální tendence. Předpokládá se, že některé dimenze mohou být identické napříč mnoha živočišnými druhy, ale i člověka. V této souvislosti je třeba zmínit Pětifaktorový model – Velká pětka v současnosti všeobecně akceptovaný pro personality v lidské psychologii (John 1990). Tento model rozeznává u lidí pět dimenzí: extroverze, otevřenost vůči zkušenosti, svědomitost, emocionální stabilita a přívětivost. Avšak všechny uvedené dimenze není možné mezidruhově generalizovat (Gosling 2001), čímž je využitelnost tohoto modelu poněkud omezená. I přes tuto skutečnost lze ale minimálně tři z těchto dimenzí vypožorovat u většiny dosud prostudovaných

živočichů. Jsou jimi dimenze extraverze, emocionální stabilita a přívětivost (Gosling & John 1999).

Stejným způsobem jako se lidští psychologové zabývali dimenzemi u lidí se srovnávací psychologové pokusili identifikovat analogy Pětifaktorového modelu u zvířat. V této souvislosti se objevilo několik jednodušších modelů jako je např. behaviorální osa „proaktiv-reaktiv“, který v sobě zahrnuje dimenzi explorační, schopnost vyrovnání se s novými situacemi a bojácnost (Gosling & John 1999). Obdobný model nalezneme i u ptáků, konkrétně u sýkor koňader, u kterých byl označen jako „Fast-Slow“ model a u hlodavců je znám jako FA-SA (Benus et al. 1987).

4.1 “Shy-bold” kontinuum

Poloha v shy-bold kontinuu je považována za jednu z nejstabilnějších osobnostních charakteristik jedince, neboť vypovídá o míře odvážnosti nebo naopak nesmělosti daného zvířete, a tudíž souvisí s jeho ochotnou dostávat se do neznámých situací, tj. riskovat (Wilson et al. 1994). Zatímco některým jedincům nedělá nové prostředí sebemenší potíže, pro jiné to může být velký problém spojený se stresovou reakcí. Na krajních bodech tohoto kontinua je možno rozlišit dva typy osobností neboli shy a bold, které jsou fenotypově stabilní a v některých případech i částečně dědičné (Wilson et al. 1994). Jedinci charakterizovaní jako shy jsou obvykle bojácní a nejsou ochotní vykonávat neznámou aktivitu či riskovat. Na druhém pólu kontinua nalezneme jedince odvážné, smělé a takové, kteří jsou ochotni riskovat a to jak ve známém tak novém prostředí. Kagan (1994) vysledoval, že jedinci, kteří jsou shy jako mladí zůstávají shy i v dospělosti. Pohoda v shy-bold kontinuu byla studována například u domácích zvířat, primátů a několika dalších druhů (Gosling & John 1999). Prvky personality byly prokázány i u pavouků. Bell a Sih (2007) vypořizovali, že vybraní jedinci se konzistentně chovali agresivněji než jiní a tyto rozdíly v chování se jevíly jako stálé, ať už se jednalo o páření nebo kompetici. Lze předpokládat, že toto kontinuum je v přírodních populacích běžně rozšířené.

4.2 Osa “proactive-reactive”

S termíny proactive a reactive se setkáme u studie Henryho a Stephense (1977), který jako první použil tyto pojmy s cílem charakterizovat dva krajní typy behaviorálních reakcí na vyvolaný stres. Prvním typem odpovědi je aktivní reakce na stres neboli fight-flight (napadení-útek) reakce, která je definována jako aktivní ochrana teritoria a agresivita, a tudíž

charakterizuje proaktivní jedince. Druhým typem odpovědi na stresový podnět se jako první zabývali Engel a Schmale (1972), kteří ji označili pojmem conservation-withdrawal (ochrana-ústup) odpověď, která je charakterizovaná imobilitou a nízkou hladinou agrese. Tyto myšlenky vedly k hypotéze, že individuální rozdíly v agresivitě souvisí s tím, jak jedinci reagují na změny prostředí (Koolhas et al. 1999). Různá personalita jedinců je ovlivněna stabilitou prostředí, ve kterém se vyskytují, ať už jde o sociální strukturu či dostupnost potravních zdrojů.

Proaktivní jedinci jsou zároveň agresivní i odvážní, aktivně, avšak povrchně prozkoumávají svoje okolí, v populaci se většinou chovají jako dominantní, ale mají sklony k rutinnímu chování. V případě, že je kompetice vysoká a neměnné prostředí, mají tato zvířata oproti reaktivním vyšší fitness. Proaktivní jedinci obvykle vykazují vyšší četnost energeticky náročných rysů chování, jakými jsou například odvážnost a agresivita, a tudíž je možno předpokládat, že tento styl života je spojen s rychlejším bazálním metabolismem než ten, který zaujímají reactive jedinci. Více explorující jedinci získávají více informací o kvalitě habitatů, a tudíž mají dobrý předpoklad být v pozdější fázi života reprodukčně úspěšnější. Zatímco ostatní se množí dříve, jejich schopnost a ochota explorační je nižší a jsou znevýhodněni. Reaktivní jedinci jsou opatrní, bojácnější, méně agresivní a také pomaleji explorují. Tito jedinci jsou vnímavější ke změnám prostředí a na jeho případné změny jsou schopni pohotově reagovat. Reaktivní zvířata jsou úspěšná v nestabilních podmínkách a v situaci, kdy není velká kompetice. Zatímco méně agresivní zvířata na tom jsou lépe v situaci, kdy je tento rys chování výhodný, ale hůře se jim daří v kompetici, agresivnější jedinci jsou znevýhodněni v situacích, kdy jsou agresivní projevy chování přínosem pro daného jedince, například při styku s predátorem nebo při kompetici o zdroje (Sih et al. 2004). Předpokládá se, že jedinci, kteří jsou oproti ostatním aktivnější v situacích, kdy není přítomen predátor, se chovají aktivně i v predátorově přítomnosti. Také byla objasněna souvislost mezi personalitou a projevy stereotypního chování. U proaktivních potkanů vzrůstá náchylnost k tomuto typu chování.

4.3 “Fast-slow” model

Tento model se objevuje výhradně ve studiích zabývajících se personalitou ptáků, konkrétně vychází z prací zabývajících se chováním sýkory koňadry (*Parus major*), která slouží jako modelový druh pro zkoumání ptačí personaly. Ručně odchovaná mláďata byla po osamostatnění testována ve dvou behaviorálních experimentech: Novel Environment testu

(vypuštění jedince do nového prostředí) a Novel Object testu (předložení nového objektu do domovské klece sýkory). Na základě rychlosti reakce na jim dosud neznámý podnět (prostředí a předmět), byly získány dvě skupiny Fast a Slow a následně sestaveny uniformní reprodukční páry (Drent et al. 2003).

Jak již bylo naznačeno výše, Fast jedinci dospívají dříve, rychleji se rozmnožují a dospívají, jsou ochotni více riskovat a mají rychlejší bazální metabolismus než Slow jedinci. Fast jedinci také prozkoumávají prostředí povrchněji a v porovnání se Slow jedinci u nich dochází dříve k reprodukci. Naopak Slow jedinci se množí později a prostředí, ve kterém se vyskytují vždy pečlivě podrobí pečlivému průzkumu. Fast jedinci jsou odvážní a agresivní, zatímco Slow jedinci jsou plaší a méně agresivní. (Verbeek et al. 1994). Aktivnější jedinci mají sklony k tomu být odvážní, agresivní a vytváří se u nich jisté formy rutinního chování. Avšak obvykle jsou horšími rodiči, explorují pouze povrchově a nejsou adaptováni na měnící se podmínky prostředí (Dingemanse & Réale 2005).

4.4 Rovers versus sitters

S označením personalit rovers (tuláci, kteří opouští zdroj potravy ve snaze nalézt nový) a sitters (posedávající jedinci, kteří se vyskytují poblíž potravního zdroje, jež neopouští) se setkáváme zatím výhradně u octomilek (*Drosophila melanogaster*), pro které byly tyto typy personalit definovány (Pereira & Sokolowski 1993).

5. Udržení variability personalit v populaci

Z adaptivní perspektivy má pro jedince význam přizpůsobit své chování tomu, jaké jsou aktuální podmínky, což při relativně stabilních rysech personality ovšem může vést k výrazným individuálním rozdílům v chování v závislosti na daných podmínkách (Dall et al. 2004). Různé typy osobností mezi zvířaty jsou pak v populacích udržovány díky tomu, že jedinci zaujmou různé životní strategie a tím je mezi nimi poněkud oslabena vnitrodruhová kompetice (Gosling 2008). Různé behaviorální syndromy jsou úspěšnější v různých ekologických podmínkách v závislosti např. na množství potravních zdrojů a riziku predace. Stabilní koexistenci různých typů personalit v populaci lze odůvodnit evoluční teorií her, která říká, že úspěšnost daného fitness závisí na tom, s jakou frekvencí se v populaci vyskytuje určitý typ strategie, kterou daný jedinec zaujímá.

V mnoha případech bylo pozorováno, že variabilita v personalitě živočichů byla v přírodě konkrétně udržována fluktuující selekcí, která byla zdokumentována například u populací ptáků (Dingemanse et al. 2004, Quinn et al. 2009) či ještěrek (Cote et al. 2008). Na základě studie Bergmullera a Táborského (2010), jedinci zvyšují své fitness tím způsobem, že zauímají behaviorální strategie snižující riziko vzniku konfliktu, kterým je nejčastěji kompetice o zdroje, s jinými členy stejné populace. Selektce upřednostňuje znaky, které slouží k efektivnímu řešení konfliktů.

6. Evoluční důsledky personality

Dosud byly identifikovány nejméně dva důležité ekologické a evoluční důsledky personality (Sih et al. 2004). Jedním z nich je, že konzistentní individuální rozdíly v chování, tedy tendence chovat se vždy stejným způsobem, mohou představovat limitovanou plasticitu. Jestliže jedinec nemůže okamžitě změnit své chování podle daných okolností, pak může personalita jedince omezit škálu možností chování vůči jinému jedinci. Druhým důsledkem je fakt, že korelace mezi znaky působí jako evoluční constraint, protože genetická korelace mezi znaky může způsobit korelovanou odpověď na selekci na necílové znaky.

7. Jaké faktory konkrétně zasahují do formování zvířecí personality?

7.1 Genetický základ

Mnoho studií dokazuje, že personalita a její projevy nejsou omezeny pouze na vyšší obratlovce, a tak by základem individuálních rozdílů v personalitě měl být genetický faktor. Bouchard a Loehlin (2001) předpokládají, že vliv dědičnosti, působící na rysy personality, se pohybuje mezi 30%-60%. Je tedy zřejmé, že individuální rozdíly v chování jsou přibližně z poloviny dány genetickým faktorem a zhruba druhá polovina behaviorálního fenotypu je utvářena prostředím. Jinými slovy na formování personality se podílí nejen genetický faktor, ale i mechanismy fenotypové plasticity, které umožňují velkou diverzifikaci jednotlivých forem genotypů (Thompson 1991). I když zatím tedy nebylo učiněno mnoho genetických studií a nebyly zatím identifikovány geny, které by bylo možné přímo ztotožnit s určitým

behaviorálním rysem, je jasné, že heritabilita personality bude vcelku dosti vysoká (viz např. van Oers et al. 2005).

7.2 Podíl fyziologických mechanismů na personalitě

Definice personality neodkazuje pouze na rozdíly v chování, ale také na rozdíly ve fyziologii, neboť chování je přeci řízeno neurohumorálním systémem. Např. zvýšená reaktivita sympatiku je zřejmě spojena s proaktivitou jedinců myši domácí, přičemž u reaktivních jedinců je tomu naopak (Koolhaas et al. 1997). V souvislosti se stresovým faktorem působícím na personalitu živočicha byly zavedeny termíny „burying behavior“ (zahrabávání se), které souvisí s vysokou hladinou noradrenalinu a relativně nižší koncentrací adrenalinu a kortikosteroidů v krvi a pojem „freezing behavior“ (zamrznutí), které je především spojeno se sníženou mobilitou. Toto behaviorální zamrznutí je charakterizováno sníženou mobilitou a větší a dlouhodobější bázlivostí jedince. U samců divokých potkanů bylo prokázáno, že někteří vykazují vysoké hodnoty „burying behavior“ a také u nich byla zjištěna vyšší hladina katecholaminů (adrenalin a noradrenalin). Ke zvýšení hladin katecholaminů a také krevního tlaku docházelo ve větší míře u proaktivních samců (Sgoifo et al. 1996).

Vypořádání se jedinců s působícím stresem probíhá u Fast a Slow jedinců odlišně. Fast jedinci se vyznačují aktivací sympatiku, na rozdíl od Slow jedinců, pro něž je typická pasivní odpověď na stres, vyšší aktivitou parasympatiku. Tyto faktory následně odráží např. schopnost čelit nákaze různými typy nemocí (Cavigelli 2005). Výrazné rozdíly v personalitě mohou být také dány příslušností jedince k danému pohlaví. Obecně lze tvrdit, že samci jsou agresivnější, mají větší sklony k riskování a méně se zapojují do rodičovské péče. Svou roli zde hraje hladina testosteronu (Budaev 1999, Carere et al. 2003).

7.3 Poměr pohlaví zárodků v děloze

Na výslednou personalitu jedince má podstatný vliv poměr samic a samců již ve stavu vývoje zárodků v děloze. Jedinci, kteří se vyvíjí s různým počtem bratrů či sester se liší jak po stránce morfologické, tak i ve svém chování. Prostředí dělohy se během gravidity mění díky pohlavním hormonům jednotlivých plodů, přičemž hlavní úlohu v tomto procesu zaujímají hladiny testosteronu. Pokud se samice vyvíjí v přítomnosti dvou samců (MFM formace), je vystavena vyšší hladině testosteronu než samice např. sousedící jen s jedním

bratrem (MF). MFM formace způsobí, že samičí znaky dané samice jsou působením vysoké hladiny testosteronu potlačeny, a tudíž je samice aktivnější, agresivnější, méně atraktivní a rodí méně vrhů než samice z MF formace (Maestripieri 1993). Podle Williamse a Mecka (1991) byly samice pocházející z vrhu s převahou samců úspěšnější v orientaci než samice pocházející z vrhů s převahou samic.

7.4 Vazby mezi personalitou a metabolismem

Mnoho rysů personality je spojeno s určitými energetickými nároky, a tudíž je možno tvrdit, že chování a energetický metabolismus zvířat se vyvinuly společně jakožto různé stránky life-history syndromu (Careau et al. 2008). U hlodavců z čeledi Muroidea bylo prokázáno, že pečlivá explorace je pozitivně korelována s obdobím první reprodukce, přičemž oba tyto znaky jsou negativně korelovány z rychlostí bazálního metabolismu (Careau et al. 2009). Zvířata, jejichž explorace jsou povrchního charakteru, se začínají reprodukovat dříve než podrobní průzkumníci okolního prostředí. Toto zjištění je v souladu s modelem, který předpokládá, že existuje trade-off mezi důsledností explorace a okamžikem první reprodukce (Wolf et al. 2007). Rychle rostoucí jedinci (jedinci s rychlejším metabolismem) jsou dříve pohlavně aktivní a tedy pravděpodobně i bold, to znamená, že jsou neofilní a agresivnější než ti, kteří rostou pomalu, čímž jsou dlouho spíše shy, jelikož jejich osobnost se vyvíjí a dozrává pomaleji. Variabilita v rychlosti růstu jedinců je na začátku vývoje ovlivněna nerovnoměrným prokrvením dělohy během březosti, což má za následek odlišnou velikost plodů. Tím je dána variabilita v porodních vahách, a tudíž i ve velikosti mláďat, přičemž velká mláďata jsou pak konkurenčně úspěšnější.

Zajímavé výsledky ze studie porovnávající individuální rozdíly v personalitě a metabolismu u volně žijících hrabošů podává Lantová et al. (2011). Bylo zjištěno, že vztah mezi metabolismem a chováním jedince je přeci jen ovlivněn ještě dalšími faktory, než jen personalitou. Mezi ně patří například roční období, pohlaví a věk zkoumaného jedince. V testech hraboši reagovali na stres různými způsoby. Jedním z typů reakcí byl ten, kdy jedinci se snažili s nastalou situací aktivně vypořádat tím, že utekli nebo byli agresivní. Tento typ reakcí byl označen podle literárních údajů jako proaktivní, tj. jedincům se aktivoval sympatikus, a tím vzrostl krevní tlak, spotřeba glukózy a kyslíku. Došlo u nich k větší spotřebě energie - měli zvýšenou intenzitu metabolismu. Tito jedinci byli celkově aktivnější, odvážnější a více explorovali. Na opačné straně behaviorálního gradientu zvířata reagovala na stres pasivitou a nehybností a byla označena termínem reaktivní. U nich byla

charakteristická významná role parasympatiku. Dále bylo zjištěno, že hraboši během roku zaujmají různé fyziologické a behaviorální strategie, které tvoří rozmanitý systém reakcí. Ačkoliv je známo, že personalita jedince je během života poměrně stálá, některé rysy personality se mohou dále vyvíjet v souvislosti s velikostí těla nebo s věkem, jako je např. odvážnost, agresivita a sebedůvěra jedince.

7.5 Vazby mezi personalitou, imunitou a onemocněním

Skutečnost, že se jedinci liší ve své aktivitě, vypořádání se se stresovými situacemi a v imunitní odpovědi, může přispět k objasnění toho, proč jsou někteří jedinci více náchylní k určitým typům onemocnění (Koolhaas et al. 1999). Koncept personality je založen na tom, že se u různých jedinců druhu vyvinuly různé způsoby adaptace na přírodní podmínky. Jedinci označovaní jako Fast jsou vlivem vyšší sympatické aktivity náchylnější k projevům hypertenze, aterosklerosy či tachyrytmie. Například hypertenze se obecně projevuje častěji u dominantních nebo subdominantních samců, kteří mají zájem na tom, aby si udržely své pozice ve skupině. Větší náchylnost k autoimunitnímu onemocnění EAE (experimentální alergická encefalomyelitida) byla zjištěna také u Fast potkanů, kteří byli agresivnější a ve větší míře útočili na ostatní jedince (Kavelaars et al. 1999). V potkaních společenstvech jsou dominantními ti jedinci, kteří patří mezi proaktivní a v případě, že opakovanými útoky od ostatních členů skupiny přijdou o svou vedoucí pozici, je u nich patrné poškození stěny žaludku. Tento fakt svědčí o jasném vztahu mezi personalitou a patologickými změnami. Otázka, zda se u určitých jedinců projevuje sklon k nákaze určitými chorobami, byla opakovaně zkoumána na myších i potkanech (Koolhaas et al. 1999; Sgoifo et al. 1997; Ely 1981).

7.6 Vazby mezi personalitou a parazitací

Působení parazitů může mít významný podíl na formování chování. Tato skutečnost již byla prokázána studií na slunečnici pestré (*Lepomis gibbosus*), u které explorační aktivita byla korelována s mírou nakažení dvěma druhy motolic (Wilson et al. 1993). Jedna z hypotéz naznačuje, že jedinci jsou náchylnější k nákaze různými parazity v závislosti na tom, jakou mají personalitu, neboli nákaza určitým typem parazita je ovlivněna personalitou jeho hostitele, přičemž parazit působí na jeho zdraví a fitness mnoha různými mechanismy (Barber & Dingemanse 2010). Individuální rozdíly v chování tedy mohou ovlivnit nejen druh ale i počet parazitů, na které je dané zvíře náchylné. I přes všeobecně známý fakt, že

parazitě hrají významnou roli v ekosystémech a procesech s nimi souvisejících, byl dlouhou dobu jejich potenciální význam ve formování osobnosti jedinců ignorován. Nyní je již jasné, že parazité mají potenciál zvýšit selekční tlak ve stejné míře jako přítomnost predátorů nebo dostupnost potravních zdrojů a také mají vliv na zachování variability v personalitách jedinců napříč populacemi. Jedinci, kteří jsou v boji o zisk zdrojů agresivní, mohou být lépe uzpůsobeni k tomu, aby přežili a množili se i po tom, co jsou napadeni parazitem (Barber & Dingemans 2010). Jedinci se liší nejen v tom, zda jsou bold nebo shy, ale také v tom, jaké typy parazitů přenáší. To může být tím, že jedinci s různými personalitami obývají různé habitaty a tudíž jsou vystavováni nákaze různými typy parazitů (Wilson & Coleman 1998). Rysy chování jako například odvážnost a agrese spolu často korelují v populaci, která není napadená parazity. Oproti tomu v parazitované populaci spolu tyto dva rysy korelovat nemusí (Barber & Dingemans 2010).

7.7 Vazby mezi personalitou a sociálním prostředím

Personalita jedince dozrává během ontogenetického vývoje daného jedince. Předpokládá se, že v dospělosti jsou dané rysy personality více méně stabilní, přičemž k jejich formování dochází jak v jeho prenatálním tak raném postnatálním období. Na vývoj personality jedince tedy má u savců velký vliv nejen genotyp, ale také prostředí včetně sociálního uspořádání jako je např. mateřská péče o potomky a velikost vrhu. Lantová et al. (2011) totiž zjistila, že v nadprůměrně velkých vrzích se formují personality označované jako bold a podobný vliv má i relativně velký podíl sameček v menších vrzích. U drobných zemních savců je vedle vrhu významným faktorem jejich sociálního prostředí také populační hustota. Prochází výraznými změnami od několika jedinců až po stovky jedinců na hektar a má na život jedince mnohostranný vliv (Korpela et al. 2011). Podle očekávání bylo u testovaných hrabošů zjištěno, že projevy personality neovlivňuje hmotnost ani věk zvířete. Důležité bylo ale zjištění, že zvířata pocházející z populace s vysokou hustotou jedinců byla oproti jedincům z populací s menší hustotou signifikantně agresivnější a že s touto agresivitou je spojena i infanticida, která funguje jako zpětná vazba v regulaci početnosti a omezení kompetice.

7.8 Vazby mezi predací a personalitou

Predační tlak působí na personality velmi specificky, neboť často působí zcela protichůdně proti strategii personalit a efekt predace je výrazně modifikován populační hustotou

personalit. Následuje několik modelových příkladů s krajními polohami personalit a podmínek (viz např. Luttbeg & Sih 2010).

Větší temperamentnější jedinec se chová v přítomnosti predátora lépe než menší a bázlivější živočich. Jedinci s vyšším postavením jsou obezřetní jak během vysoké tak za nízké míry rizika predace. V prostředí s nižším nebo průměrným rizikem predace je výhodnější být odvážný na začátku sezony proto, aby jedinci získali určité postavení a následně svoje vyšší postavení využili k zisku většího množství potravních zdrojů. Z toho vyplývá, že v prostředí s průměrně vyšším rizikem by níže postavení (low-state) jedinci měli být odvážnější než výše postavení jedinci. Být odvážný na počátku sezony je výhodné v případě, že jsou zisky vysoké a nutné vynaložení energie nízké. Jestliže je málo zdrojů, měli by být odvážní jen ti jedinci, kteří jsou nejvíce ohrožení, například nedostatkem potravy.

Podle Stampse (2007) jsou někteří jedinci jak odvážní tak agresivní proto, aby získali i přes možná rizika více potravních zdrojů. Zatímco jiní jedinci jsou jak opatrní tak neagresivní s cílem minimalizovat riziko mortality. Některé studie naznačují, že korelace mezi odvážností a agresivitou se neobjevuje v relativně bezpečném prostředí, ale v takovém, kde je riziko predace středně velké (Bell 2007; Bell & Sih 2007; Dingemanse et al. 2007).

8. Metodologie výzkumu zvířecí osobnosti

Zachytit behaviorální variabilitu je možno dvěma metodami, kterými jsou hodnocení vlastností (trait rating) a záznamu prvků chování (behavioral coding) (Gosling 2001). První zmíněná metoda se zakládá na hodnocení behaviorálních charakteristik zvířete pomocí předem definovaného souboru adjektiv. Praktičnost využití této metody je patrná, především pokud v přírodě sledované jedince důvěrně známe a studie trvá dlouhou dobu. Nevýhody této metody tkví v tom, že je nutné jedince dobře rozlišovat a není využitelná pro krátkodobé studie, kdy se jedinci nemusí projevit ve svém celém behaviorálním profilu. Dalším záporem je její subjektivnost, jelikož zvířata jsou hodnocena na základě osobního pohledu pozorovatele (Itoh 1997). Druhou metodou sloužící k zachycení behaviorální různorodosti je záznam prvků chování. V porovnání s metodou hodnocení vlastností je zde míra subjektivity výrazně omezena, avšak tato metoda je často časově náročnější. Podstatou této metody je podrobení jedince behaviorálnímu testu, který je často spojen s tím, že jsou jedinci vystaveni určité stresové situaci. Za takových podmínek jedinci odhalují naplno své osobností rysy.

Získaná data informují např. o latenci vstupu do neznámého prostředí, o chování během explorační neznámého prostředí apod.

8.1 Testy používané ke studiu personality

Mezi nejběžněji používané testy k výzkumu personality patří novel environment test, radial arm maze test a open-field test. (Olton & Samuelson 1976, Montiglio et al. 2010).

9. Mohla by personalita v chování zasahovat do problematiky prostorové orientace?

Obsahem následující části rešerše jsou poznatky o orientaci a navigaci (především u hlodavců), u nichž bylo možné na základě dosti velké variability výsledků předpokládat, že by v nich svou roli mohla hrát také personalita v chování použitých experimentálních zvířat. Zaměřila jsem se konkrétně především na výrazné pohlavní rozdíly a na rozdíly pramenící z odlišných metodik, které mohly zrcadlit soubory obsahující jedince s odlišnými personalitami.

9.1 Prostorová orientace - úvod

Schopnost orientování se v prostoru je nepostradatelnou vlastností a důležitým znakem každého volně se pohybujícího živočicha. Pomáhá organismu při vyhledávání potravy, partnera či úkrytu před predátorem, a tudíž je tato vlastnost klíčovým prvkem pro přežití jedince. Prostorovou paměť lze definovat jako specifickou funkci mozku, zodpovědnou za rozpoznání, vyhodnocování, ukládání a zpětné vybavování si informací spojených s prostorovým vnímáním, ať už se jedná o polohu objektů či zapamatování si tras (viz např. Jacobs 1995).

9.2 Mechanismy orientace a navigace

Studium prostorové orientace živočichů započalo během 80. let 19. století, kdy klíčovým modelovým organismem se stal laboratorní potkan. Ale až po několika desetiletích průkopník exaktních orientačních technik Tolmann (1948) zjistil, že zvířata řeší úlohy v bludišti tím, že si vytvoří obecný náhled na celé prostředí, tzv. kognitivní mapu, která jim umožní snazší a rychlejší orientaci v bludišti a tudíž i efektivnější splnění úlohy. Tyto přesné

informace o uspořádání prostoru, který jedince obklopuje, jsou využívány k orientaci i navigaci (viz např. Trip 2001).

Pro určení polohy v prostoru živočichové využívají dva systémy, které jsou charakterizovány podle toho, zda se určení vztahuje k samotnému jedinci - egocentrický nebo také idiothetický, či k pevným bodům v prostředí - allocentrický rovněž označovaný jako allothetický (O'Keefe & Nadel 1978). Allothetický orientační systém je založen na určení směru a vzdálenosti k cíli podle vztahů ke známým orientačním bodům, které jsou nezávislé na poloze a pohybu zvířete. Mezi nejčastější orientační značky patří optické body nebo pachové zdroje, Slunce nebo magnetické pole. Idiothetický orientační systém je založen na určení směru a vzdálenosti k cíli, kdy jediným zdrojem informací jsou vestibulární systém, proprioreceptory, svalová vřeténka a zapamatované lokomotorické pokyny (Etienne & Jeffery 2004). V souvislosti s těmito systémy bylo definováno několik procesů, pomocí kterých lze v prostředí objekty vyhledat. Mezi ně řadíme path integration (sčítání uražené dráhy), beacon homing (orientaci pomocí majáku) a navigaci založenou na výrazných orientačních bodech v krajině. Běžně se ale stává, že dochází během orientace a navigace k prolínání uvedených systémů (Bures & Fenton 2000). Při orientaci v labyrintu vykazují potkani hierarchickou preference vizuálních, čichových a poté z pohybu generovaných idiothetických signalů (Jakubowska-Dogru et al. 2003).

Za hlavní zdroj individuálních rozdílů ve schopnosti prostorové orientace je doposud považováno jen pohlaví daného živočicha. Tyto rozdíly byly již dokumentovány u mnoha živočišných druhů, nejvíce však u savců, lidí (Voyer et al. 2007) a hlodavců (Jonasson 2005), ale i u ptáků (Range et al. 2006) či bezobratlých sépií (Jozet-Alves et al. 2008).

10. Pohlavní rozdíly ve schopnosti prostorové orientace

Rozdíly v kognitivních schopnostech samic a sameců savců jsou charakterizovány hypotézou velikosti teritoria živočicha. Podle ní má rozsah území živočicha výrazný vliv na selekční tlak směřující ke zlepšení schopností prostorové orientace sameců, zejména nutnost zapamatování si velkého množství orientačních bodů ve vlastním teritoriu. Pohlavní rozdíly v přístupu k úlohám prostorové orientace jsou proximálně ovlivněny působením pohlavních hormonů a jejich sezónními změnami, ale rozdílný vliv na pohlaví vykazuje také stress, věk, fyziologické změny velikosti mozku dokonce i typ samotného bludiště (Faraji et al. 2010).

Gaulin a Fitzgerald (1986) porovnávali schopnost prostorové orientace v závislosti na velikosti teritoria hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*) a hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*). Bylo zjištěno, že velikosti teritorií daných druhů se liší. Samci hraboše pensylvánského zaujímají čtyřikrát až pětkrát rozsáhlejší teritorium a mají lepší schopnost prostorové orientace než samice. Naopak velikost teritoria či míra kognitivních schopností je u obou pohlaví hraboše prériového identická. Zda jsou pohlavní rozdíly v prostorové orientaci důsledkem rozdílné velikosti teritoria nebo přímo rozdílností reprodukčního systému ale není zcela jasné (Healy et al. 2009). Dalším výrazným faktorem, který vyvolal mezi pohlavími rozdílné reakce, je stres. Samci v porovnání se samicemi lépe reagují na akutní hladiny stresu, který pak pro ně představuje menší komplikaci při řešení orientační úlohy (Mendl 1999, Healy et al. 2009).

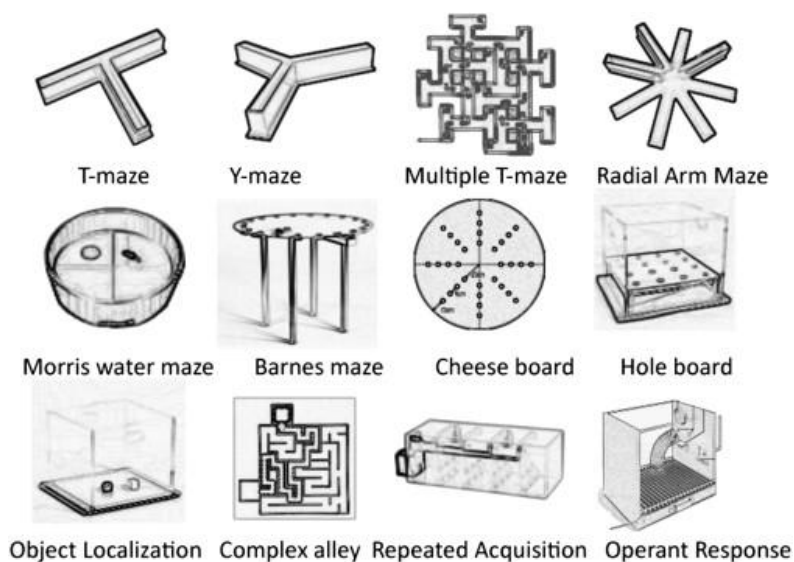
Rozdílně na pohlaví nakonec působí i vlastní prostředí jednotlivých labyrintů, což z hlediska metodiky je zcela zásadní moment. Např. v Morrisově vodním labyrintu byli samci laboratorního potkana, v porovnání se samicemi, v nalezení pod hladinou ukryté plošinky úspěšnější, jelikož jí našli rychleji a při jejím hledání uplavali kratší vzdálenost (Blokland et al. 2006, Bettis & Jacobs 2009). K poněkud odlišnému poznatku dospěl Faraji et al. (2010), neboť zjistil, že potkani obou pohlaví jsou schopni nalézt pod hladinou ukrytý ostrůvek stejným způsobem a stejně rychle. V pyramidovém bludišti (Ziggurat task) byli ale samci potkana opět úspěšnější, což odkazuje na lepší schopnosti orientace v komplexním systému cest.

11. Strategie průzkumu prostoru labyrintu

Získávání informací o okolí se odehrává prostřednictvím explorační, jelikož jedinci potřebují být stále informováni o tom, co se děje v jejich okolí a o výskytu nových stimulů (Carrillo-Mora et al. 2009). Díky dlouhodobému zkoumání pohybu jedinců v radiálním labyrintu bylo zjištěno, že zvířata nejčastěji zaujímají dvě strategie pohybu v bludišti. Algoritmický systém je definován tím, že zvířata se pohybují v labyrintu tak, že postupně vstupují do jednotlivých ramen ve směru nebo v protisměru hodinových ručiček. Nealgoritmický systém průzkumu bludiště se zakládá na tom, že se jedinci neřídí žádným jednotným systémem nebo pravidly průzkumu bludiště, a místo toho se v něm pohybují chaoticky bez jakéhokoliv daného řádu (Teskey et al. 1998).

12. Přehled bludišť používaných k testování prostorové orientace

Obrázek dole (obr. 1) poskytuje přehled nejběžnějších bludišť, pomocí kterých se testují schopnosti živočichů (převážně myšovitých) orientovat se v prostoru. V následující kapitole jsou nejčastěji používané typy bludišť popsány.



Obr. 1 Různé typy bludišť (Sharma et al. 2010).

12.1 T-labyrint (T-maze)

T-labyrint je jednoduchý model vyhodnocující rozsah prostorové paměti zvířat. Tento model se může objevovat jak ve vodní tak v suchozemské formě. Je tvořen třemi rameny, z nichž hlavní má délku 35 cm a postranní ramena mají 28 cm. Tyto rozměry jsou standardně používané pro velikost bludiště pro myši. Pokud jde ale o pokus s potkany, musí být velikost daného modelu větší, přičemž ideální rozměry jsou 50 cm jako délka hlavního ramene a postranní ramena by měla být 40 cm dlouhá. Tento behaviorální model na zkoumání prostorové orientace byl použit v mnoha studiích na myších (viz např. Pistel & Ingram 2010, Sanchez-Santed et al. 1997).

Úkolem jedinců je nalézt potravní zdroj, který se nachází v jednom z ramen. Obdobnou variantou T-bludiště je Y-bludiště, které se od původního modelu liší pouze tím, že má všechna ramena stejně dlouhá, a to 35 cm. Další variantou T-bludiště je takzvané mnohočetné T-bludiště (Multiple T-maze), které je tvořeno několika T-bludišti pospojovanými dohromady a bylo vytvořeno za účelem větší komplexity. Mezi

vyhodnocované parametry patří kvalita rozhodnutí, délka trasy nutná k nalezení cíle/odměny, rychlost a latence úspěšného dokončení úlohy.

12.2 Test na otevřené ploše (Open-field test)

Jeden z velmi důležitých rysů personality, charakter exploračního chování, je obvykle studován na zvířatech, která jsou umístěna do neznámého otevřeného prostředí, tedy testována v open-field testu. Původně byl open-field test vyvinut za účelem měření emocionality a tudíž byl tento přístup ve své době velmi kontroverzní (Walsh & Cummins 1976). Nyní je o tuto metodu proječován rostoucí zájem, jelikož poskytuje možnost provádět po delší době opakovaná jednorázová měření explorační aktivity a bylo zjištěno, že výsledky daných měření velmi dobře korelují s behaviorálními a ekologickými parametry ve volném prostředí (Dinemanse et al. 2004).

12.3 Radiální labyrint (Radial-arm maze)

Toto bludiště (RAM) bylo navrženo Oltonem a Samuelsonem (1976) pro testování prostorové paměti a orientace hlodavců. V souvislosti s tím, zda je zvířatům umožněn průchod mezi jednotlivými rameny bludiště, je možno rozlišit dva typy tohoto zařízení nazývané průchozí RAM a neprůchozí RAM. Základem RAM testu je centrální ploška a 8 nebo 12 ramen o šířce 5 cm a délce 35 cm (pro potkany 10 a 50 cm) v případě testování myši, přičemž na vrcholu každého ramene se nachází odměna (potrava). Testu se zúčastní hladová zvířata, která jsou umístěna do středu bludiště a jejich úkolem je vyhledávání potravy v každém z ramen, přičemž v ideálním případě by měli každé rameno během pokusu navštívit pouze jednou (viz např. Sharma et al. 2010). Obdobně jako u Y-bludiště existuje i akvatická forma RAM modelu. Tento typ bludiště byl mimo jiné použit ke studii pohlavních rozdílů v přístupu k prostorovým úlohám (LaBuda et al. 2002).

12.4 Morrisovo vodní bludiště (Morris water maze)

Morrisovo vodní bludiště bylo navrženo Richardem Morrisem (1981), který se zabýval tím, jaký vliv má ztráta hippocampu na prostorovou paměť. Toto bludiště bylo sestrojeno k testování schopnosti prostorové orientace a paměti daných zvířat. V průběhu let se tento test stal v behaviorálním výzkumu jedním z nejčastěji používaných (Gallagher et al. 1993, D'Hooge & De Deyn 2001). Jako modelový druh jsou pro tento test nejvíce používáni

potkani, a to proto, že jsou na rozdíl od myši dobrými plavci, snaží se ale dostat z vody ven, a tak aktivně hledají cesty, jak tohoto cíle dosáhnout. Myši jsou úspěšnější v řešení testů, které nejsou založené na stresových podmínkách a jejich schopnosti jsou srovnatelné s potkany, pokud jsou testovány v suchých labyrintech (Sharma et al. 2010).

Vlastní bludiště je tvořeno kulatým bazénem, přičemž v případě testování potkanů, by se jeho ideální rozměry měly pohybovat mezi 1,8 až 2 m (u myši 1-1,5 m) v průměru, hloubka bazénu by měla dosahovat asi 0,6 m a voda v něm by měla být do

výšky kolem 0,3 m. Vyvýšený ostrůvek ukrytý pod hladinou vody by měl mít v průměru kolem 10 centimetrů a neměl by být umístěn těsně u stěny bazénu, ale měl by se nacházet dále od okraje. Teplota vody v bazénu by se měla pohybovat kolem 26°C ($\pm 2^\circ\text{C}$), přičemž jako nejvhodnější tekutina se jeví voda zakalená mlékem nebo nějakou jinou inertní barvou. Vlastní pokus probíhá tak, že je zvíře vloženo do bazénku (pokus se provádí čtyřikrát, přičemž startovní pozice zvířete je vždy měněna) s cílem, aby našlo pod vodou vyvýšený stupínek, jedinou možnou „únikovou cestu“ z bludiště (vody), čímž je pokus ukončen. Pro následná vyhodnocení je trajektorie plavání natáčena kamerou (viz např. D'Hooge & Deyn 2001).

Stinnou stránkou tohoto experimentu může být skutečnost, že plavání ve vodním bludišti může na jedince působit jako stresový faktor, který negativně ovlivní jejich kognitivní schopnosti (Patil et al. 2009). Proto je vhodné zvíře seznámit s prostředím bludiště ještě před vlastním pokusem a tím míru stresu výrazně omezit (Morris 1981).

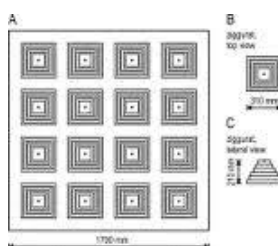
12.5 Barnesův kruhový labyrint (Barnes maze)

Toto zařízení bylo navrženo C. Barnesem (viz např. Barnes 1979, Moscovitch et al. 2005, Sharma et al. 2010) s cílem zamezit stresu přivolenému plaváním v Morrisově vodním labyrintu. Zaměřuje se na testování míry prostorové paměti a schopnosti orientace hlodavců, zejména však potkanů, v „suchém“ prostředí (Patil et al. 2009, McAfoose et al. 2009, Bach et al. 1995). Zařízení je tvořeno kruhovou plošinou o průměru kolem 90 cm, po jejímž obvodu se ve vzdálenosti 7,5 cm od sebe nachází otvory o průměru 5 cm, přičemž v jednom je možné se ukrýt a ostatní jsou slepé. Nejprve je vhodné zvíře tomuto labyrintu přivyknout. Habitace probíhá tak, že jsou zvířata umístěna do středu bludiště a jsou zakryta tmavým poklopem. Po uplynutí 10 s začíná odejmutím poklopu vlastní pokus, během kterého se myš po dobu 5 minut pohybuje na ploše labyrintu. Následně je na základě silného podnětu (hluk (78-108 dB), intenzivní světlo, průvan) stimulováno její únikové chování a zvíře hledá

možnost úniku (Moscovitch et al. 2005). Pokus končí nalezením otevřeného otvoru, do kterého se může zvíře ukrýt.

12.6 Pyramidový labyrint (Ziggurat task)

V pyramidovém bludišti (4 x 4 pyramidy rozmístěné v boxu cca 1 x 1 m - obr. 2) je zkoumána schopnost navigace a to tak, aby zvíře lokalizovalo pyramidu, na jejímž vrcholu se nachází návnada (potrava). Toto bludiště představuje dosti komplexní systém možných cest k úspěchu. V orientaci v tomto typu bludiště jsou úspěšnější samci myši a potkana, což reflektuje jejich lepší schopnost orientace v jejich přirozeném prostředí, tj. podzemních norách a nadzemních cestách na rozsáhlejších území. Pyramidy poskytují zvířeti během pohybu úkryt, ochranu a lepší možnost orientace. Tento test může přispět k prohloubení znalostí o mechanismech orientace a navigace díky pohybu v třírozměrném prostoru (Faraji et al. 2008). Pokus probíhá tak, že je zvíře umístěno do prostoru mezi pyramidami (zigguraty) a jeho úkolem je nalézt právě ten vrchol pyramidy, na kterém se nachází potrava. Nalezením potravy je pokus ukončen. V průběhu vlastního pokusu jsou zaznamenávány různé parametry, např. latence, dráha a rychlost pohybu, množství chyb atd. Předností tohoto testu je to, že zvířata nejsou stresována pohybem ve vodě, jak tomu je v Morrisově vodním labyrintu. Nevýhody pyramidového testu spočívají v tom, že orientace v labyrintu může být ovlivněna vůní potravy, což by znamenalo přímou orientaci podle čichu a nikoliv podle prostorové paměti.



Obr. 2. Pyramidový labyrint - 4 x 4 pyramidy rozmístěné v boxu cca 1 x 1 m

13. Hlavní poznatky z literární rešerše testů orientace

13.1 Pohlavní rozdíly a varibilita testů orientace

Z výše uvedeného přehledu je možné odvodit, že zohlednění personality v chování

testovaných zvířat minimálně přinese upřesnění poznatků, ne-li poznatky nové o schopnostech orientace a navigace. Předně jak vyplývá z kapitoly 10 o pohlavních rozdílech v orientaci, není stále jasné, jaké faktory způsobují pohlavní rozdíly. Zda-li za rozdíly stojí geneticky fixované chování zohledňující rozdílnou velikost domovských okrsků sameců a samic nebo do hry vstupuje hormonální regulace, která ale sebou přináší jako vedlejší produkt rozdílné schopnosti se vypořádat obecně se stresem nebo konkrétně s novým neznámým prostředím. Rozhodně tedy použití např. sameců s personalitou označenou jako „bold“ na jedné straně a jako „shy“ na druhé straně by ukázalo jak odvážné nebo bázlivé chování, na pozadí jednoho pohlaví, zasahují do orientace.

Podobným zdrojem podnětů jsou i údaje o jednotlivých testech používaných ke studiu orientace a navigace – kap. 12. Zde dosavadní poznatky ukazují, že každý test přináší ještě celou řadu dalších stimulů - více či méně stresu např. ve vodním labyrintu nebo při přebíhání volné plochy v open field testu. Tyto zátěže během pokusu ale mohou být různými personalitami různě vnímány. Je tedy jasné, že je třeba zúžit variabilitu testovaného materiálu opět např. použitím „bold“ a „shy“ jedinců na pozadí jednoho pohlaví. Nejde zde vlastně jen o přesnější studium orientačních a navigačních schopností pokusných zvířat, ale také o demaskování skrytých chyb metodiky běžně používaných testů. Pokud by nějaký test ukázal, že „shy“ zvířata v něm nejsou schopna plně rozvinout své orientační schopnosti, je třeba váhu těchto výsledků náležitě zohlednit. Je třeba pak také určité testy z tohoto hlediska doporučovat nebo dokonce se pokusit stávající test na základě „konsenzu“ obou uvedených krajních personalit modifikovat.

13.2 Variabilita hodnot stanovených parametrů

Druhým zásadním aspektem, který z výše dokumentované rešerše vyplývá, je velká variabilita hodnot stanovených parametrů prakticky ve všech studiích. Je velmi pravděpodobné, že tato velká variabilita je způsobena zastoupením různých personalit, které samozřejmě na stejné testy a podmínky reagují rozdílně. Tato variabilita je pak v drtivé většině “zlehčována až maskována” uváděním střední chyby průměru (1) jako míry variability, která má výrazně menší číselnou hodnotu než směrodatná odchylka.

Střední chyba průměru

$$\text{SEM} = \frac{s}{\sqrt{n}} \quad (1)$$

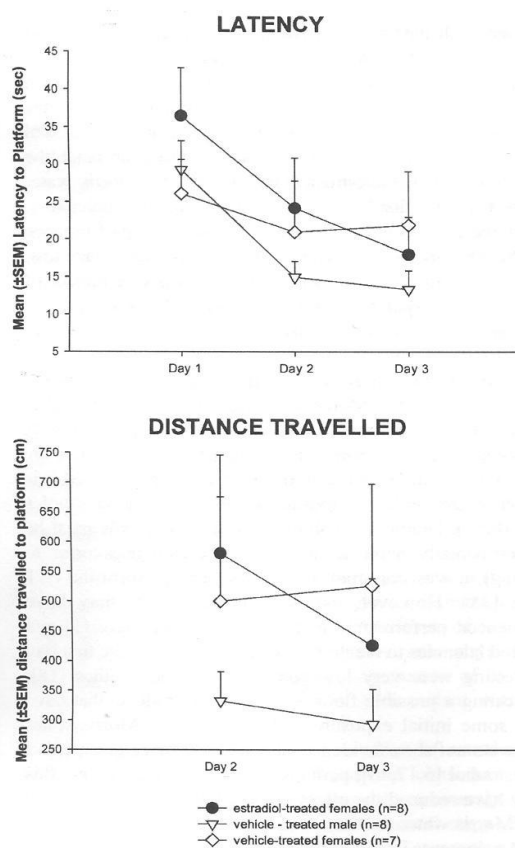
Střední chyba průměru (1) je údaj, který se týká průměru a nikoliv přímé variability. Popisuje přesnost našeho odhadu, tj. jak se námi získaný průměr výběrového souboru asi liší od průměru základního souboru. V případě velkého množství vzorků (tj. jedinců) klesá hodnota střední chyby průměru a v extrémních případech se může i limitně blížit až k nule. Z toho plyne, že SEM není vhodným parametrem při popisu behaviorální variability, jelikož nám o variabilitě vybraného vzorku v podstatě nic neřekne (viz Lepš 1996).

Směrodatná odchylka

$$s = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2}. \quad (2)$$

Mnohem vhodnějším parametrem pro popis variability souboru je směrodatná odchylka (2). Popisuje variabilitu dat výběrového souboru, tedy našich konkrétních dat a tudíž nás lépe informuje o možném zastoupení jednotlivých personalitních typů ve vybraném vzorku.

Porovnání obou parametrů lze ukázat například na studii zkoumající vliv rozdílných hladin estradiolu na schopnost prostorové orientace v Morrisově vodním bludišti (Galea et al. 2002). V této práci, jako v mnoha ostatních, byla vyjádřena variabilita střední chybou průměru (obr. 3).



Obr. 3 Příklad uvádění variability výsledků v behaviorálních testech (Galea et al. 2002).

Tab. 1 Postup výpočtu dvou směrodatných odchylek (2) ze dvou údajů střední chyby průměru (1) z obr. 3

Latence, 1. den, estradiol SEM = 7 s	Distance, 2. den, estradiol SEM = 160 cm
$SD = SE \cdot \sqrt{n}$	$SD = SE \cdot \sqrt{n}$
$SD = 7 \cdot \sqrt{8}$	$SD = 160 \cdot \sqrt{8}$
$SD = 7 \cdot 2,8$	$SD = 160 \cdot 2,8$
$SD = \pm 19,6 \text{ s}$	$SD = \pm 448 \text{ cm}$

Pomocí jednoduchého postupu vidíme (Tab. 1), jak v této studii střední chyba průměru na první pohled stírá variabilitu výběru a jak velká je ve skutečnosti variabilita souboru získaná výpočtem směrodatné odchylky. Daná střední chyba průměru z obr. 3 nám říká, že latence dosahuje hodnoty kolem sedmi sekund. Ve skutečnosti ale latence na základě výpočtu směrodatné odchylky čítá 19,6 sekund. Používáním střední chyby průměru dochází ve srovnání se směrodatnou odchylkou k výraznému potlačení variability vzorku. Při přebírání

poznatků z publikovaných studií je tedy nezbytně nutné postupovat opatrně a uvědomovat si stanovenou variabilitu a potenciální možnost přítomnosti rozdílných personalit ve vzorku.

Jak na příkladu latence z prvního grafu tak celkové dráhy z druhého grafu (obr. 3) je zřejmé, že ve studiích personality živočichů by mělo být upřednostněno počítání nikoliv s parametrem střední chyba průměru, ale se směrodatnou odchylkou.

14. Návrh navazujícího vlastního experimentu a hypotetické výsledky

Na základě získaných znalostí týkajících se personality a prostorové orientace hlodavců bych se ráda pokusila tyto získané informace sloučit s cílem navržení experimentu pro magisterské studium. Hlavním princip mého experimentu by spočíval v porovnání schopností prostorové orientace “shy” versus “bold” jedinců. Hypoteticky řečeno se bold jedinci budou pohybovat v labyrintu po delších drahách a úspěšné dokončení úlohy jim bude trvat déle než shy hrabošům. Tuto skutečnost je možno očekávat na základě rozdílných exploračních aktivit u shy a bold jedinců. Zvířata označovaná jako bold jsou odvážná, ochotná riskovat. V porovnání se shy jedinci mají vyšší explorační aktivitu, avšak prostředí prozkoumávají pouze povrchně. Tudíž se budou v labyrintu pohybovat po delších drahách, explorační úloha pro ně bude znamenat vyšší energetický výdej a úspěšné dokončení úlohy, tj. v případě Morrisova labyrintu nalezení skrytého ostrůvku, jim bude trvat déle než shy jedincům. Shy jedinci budou prostředí bludiště prozkoumávat pomaleji, ale důkladněji a k cíli se dostanou dříve a efektivněji než bold jedinci.

Zajímavé výsledky by mělo přinést porovnání bold a shy jedinců ve dvou typech labyrintů, přičemž každé z bludišť by bylo vhodnější pro jiný typ personality. Pokud by daný experiment proběhl úspěšně, bylo by možné na základě výsledných dat určit, který z daných labyrintů více vyhovuje určitému typu personality jedinců. Aby daný experiment byl úspěšně proveditelný, je nutné pečlivě promyslet technickou stránku věci, přičemž stěžejním prvkem bude výběr labyrintů. Jako jeden z vhodných labyrintů ke studiu prostorové orientace hlodavců je možné použít Morrisovo vodní bludiště. Druhým testem by pak měl být pyramidový labyrint.

15. Závěr

Cílem této práce bylo získání schopnosti orientování se v dostupné literatuře zabývající se problematikou personality a prostorové orientace hlodavců. Dalším záměrem bylo navrhnout vlastní studii pro magisterskou diplomovou práci. Během prostudování dostupné literatury jsem zaznamenala, mimo jiné i to, že mnoho prací počítá při statistickém vyhodnocování dat získaných během experimentů se střední chybou průměru. Pro vyhodnocování variability vzorku ovšem není vhodné tento parameter používat, jelikož jako vhodnější parametr se jeví směrodatná odchylka. Ta, na rozdíl od střední chyby průměru, variabilitu vzorku nestírá a proto je dobrým statistickým parametrem pro studium personality. Uvedená záležitost s publikováním variability dat mi přinesla velké zkušenosti a vědomí toho, že bych měla být stále kritická při práci s literaturou.

16. Použitá literatura

Bach M.E., Hawkins R.D., Osman M., Kandel E.R., Mayford M. (1995). Impairment of spatial but not contextual memory in CaMKII mutant mice with a selective loss of hippocampal LTP in the range of the theta frequency. *Cell* 81: 905–915.

Barber I., Dingemanse N.J. (2010). Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 365: 4077-4088.

Barnes C. (1979). Memory deficit associated with senescence: a neurophysiological and behavioral study in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 93:74–104.

Bell A.M. (2007). Future direction in behavioural syndromes research. *Proceedings of The Royal Society* 274: 755-761.

Bell A.M., Sih A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters* 10: 828-834.

Benus R.F., Koohlaas J.M., van Oortmensen G.A. (1987). Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour* 100: 105-112.

Bergmuller R., Taborsky M. (2010). Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 504-511.

Bettis T.J., Jasobs L.F. (2009). Sex-specific strategies in spatial orientation in C57BL/6J mice. *Behavioural processes* 82: 249-255.

Blokland A., Rutten K., Prickaerts J. (2006). Analysis of spatial orientation strategies of male and female Wistar rats in the Morris water escape task. *Behavioural brain research* 171: 216-224.

Bouchard T. J., Loehlin J.C. (2001). Genes, evolution and personality. *Behavior genetics* 31: 243-273.

Budaev S. V. (1999). Sex differences in the Big Five personality factors: Testing an evolutionary hypothesis. *Personality and Individual Differences* 26: 801-813.

Bures J., Fenton A.A. (2000). Neurophysiology of spatial cognition. *News in physiological science* 15: 233-240.

Careau V., Bininda-Emonds O.R.P., Thomas D.W., Reale D., Humphries M.M. (2009). Exploration strategies map along fast-slow metabolit and life-history continua in muroid rodents. *Functional ecology* 23: 150-156.

Careau V., Thomas D., Humphries M. M, Réale D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117: 641-653.

- Carere C., Eens M. (2005). Unravelling animal personalities: how and why animals 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 different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Hormones and Behavior* 43: 540-548.
- Carrillo-Mora P., Giordano M., Santamaría A. (2009). Spatial memory: Theoretical basis and comparative review on experimental methods in rodents. *Behavioural brain research* 203: 151-164.
- Cavigelli S.A. (2005). Animal personality and health. *Behaviour* 142: 1223-1244.
- Cote J., Dreiss A., Clobert J. (2008). Social personality trait and fitness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275: 2851-2858.
- Dall S.R.X, Huston A.I., McNamara J.M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters* 7: 734-739.
- D'Hooze R., De Deyn P.P. (2001). Applications of the Morris water maze in the study of learning and memory. *Brain Research Reviews* 36: 60-90.
- Dingemanse N.J., Réale D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142: 1159-1184.
- Dingemanse N.J., Wright J., Kazem A.J.N., Thomas D.K., Hickling R., Dawnay N. (2007). Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of stickleback. *Journal of Animal Ecology* 76: 1128-1138.
- Drent P.J., van Oers K., van Noordwijk A. J. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270: 45-51.
- Ely D.L. (1981). Hypertension, social rank, and aortic arteriosclerosis in CBA/J mice. *Physiology & Behavior* 26: 655-661.
- Engel G. L., Schmale A. H. (1972). Conservation-withdrawal: A primary regulatory process for organismic homeostasis. *Ciba Foundation Symposium* 8: 57-75.
- Etienne A.S., Jeffery K.J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus* 14: 180-192.
- Faraji J., Lehman H., Metz G.A. (2008). With hippocampal lesion show impaired learning and memory in the ziggurat task: A new task to evaluate spatial behavior. *Behavioural brain research* 189: 17-31.
- Faraji J., Metz G.A., Sutherland R.J. (2010). Characterization of spatial performance in male and female Long-Evans rats by means of the Morris water task and ziggurat task. *Brain research bulletin* 81: 164-172.

- Funder D.C. (2001). Personality. *Annual Review of Psychology* 52: 197-221.
- Galea L.A.M., Lee T.T.-Y., Kostaras X., Sidhu J.A., Barr A.M. (2002). High levels of estradiol impair spatial performance in the Morris water maze and increase „depressive-like“ behaviors in the female meadow vole. *Physiology and Behavior* 77: 217-225.
- Gallagher M., Burwell R., Burchinal M. (1993). Severity of spatial learning impairment in aging: development of a learning index for performance in the Morris water maze. *Behavioral Neuroscience* 107: 618–626.
- Gaulin S.J.C, Fitzgerland R.W., (1986). Sex-differences in spatial ability – an evolutionary hypotheses and test. *American naturalist* 127: 74-88.
- Gosling S.D. (2001). From mice to Men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127: 45-86.
- Gosling S.D. (2008). Personality in non-human Animals. *Social and Personality Psychology Compass* 2: 985-1001.
- Gosling S.D., John O.P. (1999). Personality Dimensions in Nonhuman Animals: A Cross-Species Review. *Animal psychological society* 8: 69-75.
- Groothuis T.G., Carere C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience Biobehavioural Review* 29: 137-150.
- Healy S.D., Bacon I.E., Harris A.P., Kelley L.A. (2009). Explanation for variation in cognitive ability: Behavioural ecology meets comparative cognition. *Behavioural Processes* 80: 288-294.
- Henry J.P., Stephens P.M. (1977). Stress, health and the social environment. A sociobiologic approach to medicine. Springer. New York.
- Itoh K. (1997). Personality assessment in primates. *Reichorui Kenkyu/Primate Research* 13[1],64.
- Jacobs L. F. (1995). The ecology of spatial cognition. *Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings* 82: 301-322.
- Jakubowska-Dogru E., Gumusbas U., Kara F. (2003). Individual variation in the spatial reference and working memory assessed under allothetic and idiothetic orientation cues in rat. *Acta Neurobiologiae experimentalis* 63: 17-23.
- 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.
- Josasson Z. (2005). Meta-analysis of sex difference in rodent models of learning and memory: a review of behavioral and biological data. *Neuroscience Biobehavioural Review*. 28:811-825.

Jozet-Alves C., Moderan J., Dickel L. (2008). Sex difference in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275: 2049-2054.

Kagan S. (1994). *Cooperative Learning*. San Clemente, California: 234-241.

Kavelaars A., Heijnen C.J., Tennekes R., Bruggink J.E., Koolhaas J.M. (1999). Individual behavioral characteristic of wild-type predict susceptibility to experimental autoimmune encephalomyelitis. *Brain behavior and immunity* 13: 279-286.

Koolhaas J.M., DeBoer S.F., DeRuiter A.J.H., Meerlo P., Sgoifo A. (1997). Social stress in rats and mice. *Acta physiologica scandinavica* 161: 69-72.

Koolhaas J. M. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neuroscience et Biobehavioral Reviews* 23: 925-935.

Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B. J., Van Reenen C.G., Hopster H., De Jong I.C., Ruis M.A.W, Blokhuis H.J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23: 925-935.

Korpela K., Sundell J., Ylonen H. (2011). Does personality in small rodents vary depending on population density? *Oecologia* 165: 67-77.

LaBuda C.J., Mellgren R.L., Hale R.L. (2002). Sex differences in the acquisition of a radial maze task in the CD-1 mouse. *Physiology & Behavior* 76: 213–217.

Lantová P., Zub K., Koskela E., Šichová K., Borowski Z. (2011). Is there a link between metabolism and personality in small mammals? The root vole (*Microtus oeconomus*) example. *Physiology & Behavior*. 104: 378-383.

Lepš J. Š. (2010). *Biostatistika*. Jihočeská univerzita České Budějovice, 166 str.

Luttbegg B., Sih A. (2010). Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical transaction of the Royal Society B-biological science* 365: 3977-3990.

Martins C.I.M., Silva P.I.M, Conceicao L.E.C, Costas B., Hoglund E., Overli O., Scharma J.W. (2011). Linking fearfulness and coping styles in fish. *Plos One* 6: 1-7.

McAfoose J., Koerner H., Baune B.T. (2009). The effects of TNF deficiency on age-related cognitive performance. *Psychoneuroendocrinology* 34: 615–619.

Mendl M. (1999). Performing under pressure: stress and cognitive function. *Applied Animal Behaviour Science*. 65:221-244.

Montiglio P.O., Garrant D., Thomas D., Réale D. (2010). Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Animal Behaviour* 80: 905-912.

- Morris R.G.M. (1981). Spatial localization does not depend on the presence of local cues. *Learning and Motivation* 12: 239–260.
- Moscovitch M., Rosenbaum R.S., Gilboa A., Addis D.R., Westmacott R., Grady C., McAndrews M.P., Levine B., Black S., Winocur G., Nadel L. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *Journal of Anatomy* 207: 35–66.
- O'Keefe J., Nadel L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*, Oxford University Press.
- Olton D.S., Samuelson R.J. (1976). Remembrance of places passed – spatial memory in rats. *Journal of experimental psychology* 2: 97-116.
- Patil S.S., Sunyer B., Hoger H., Lubec G. (2009). Evaluation of spatial memory of C57BL/6J and CD1 mice in the Barnes maze, the Multiple T-maze and in the Morris water maze. *Behavioral Brain Research* 198: 58–68.
- Pereira S.H., Sokolowski M.B. (1993). Mutations in the larvae foraging gene affect adult locomotory behavior after feeding in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of National Academy of Science USA*. 90: 5044-5046.
- Pervin L., John O.P. (1997). *Personality: Theory and research* (7th Ed.). New York: Wiley. Psychology 111, pp. 399-411.
- Pistell P.J., Ingram D.K. (2010). Development of a water-escape motivated version of the Stone T maze for mice. *Neuroscience* 166: 61–72.
- Quinn J.L., Patrick S.C., Bouwhuis S., Wilkin T.A., Sheldon B.C. (2009). Heterogenous selection on a heritable temperament trait in a variable environment. *Journal of Animal Ecology* 78: 1203-1215.
- Range F., Bugnyar T., Schoegl C., Kortschal K. (2006). Individual and sex differences in learning abilities of ravens. *Behavioural Process*. 73:100-106.
- 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: 589-597.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P., Dingemans N. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolutionary biology. *Biological Reviews*. 82: 291-318.
- Sanchez-Santed F., de Bruin J.P., Heinsbroek R.P., Verwer R.W. (1997). Spatial delayed alternativ of rats in a T-maze: effects of neurotoxic lesions of the medial prefrontal cortex and of T-maze rotations. *Behavioral Brain Research* 84: 73–79.
- Sgoifo A., DeBoer S.F., Haller J., Koolhaas J.M. (1996). Individual differences in plasma catecholamine and corticosterone stress responses of wild-type rats: Relationship with aggression. *Physiology & Behavior* 60: 1403-1407.

- Sgoifo A., DeBoer S.F., Westenbroek C., Maes F.W., Beldhuis H., Suzuki T., Koolhaas J.M. (1997). Incidence of arrhythmias and heart rate variability in wild-type rats exposed to social stress. *American Journal of Physiology* 273: 1756-1760.
- Sharma S., Rakoczy S., Brown-Borg H. (2010). Assessment of spatial memory in mice. *Life science* 87: 521-536.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 372-378.
- Stevenson-Hinde J., Stillwell-Barnes R., Zunz M. (1980). Subjective assesment of rhesus monkeys over four succesive years. *Primates* 21: 66-82.
- Teskey G.C., Ossenkopp K.P., Kavaliers M. (1998). Individual differences in radial arm maze performance and locomotor activity in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* *Physiology a Behavior* 65: 555-561.
- Thompson J.D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 246-249.
- Tolman E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological review* 54: 189-208.
- Touretzky D.S, Redish A.D. (1996). Theory of rodent navigation based on interacting representation of space. *Hippocampus* 6: 247-270.
- Trip S. (2001). Cognitive Navigation: Toward a biological basis for instructional design. *Educational Technology a Society*. pp.41-49.
- 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.
- Verbeek M.E.M., Drent P.J., Wiepkema P.R. (1994). Consistent individual-differences in early exploratory-behavior of male great tits. *Animal Behaviour* 48: 1113-1121.
- Voyer D., Postman A., Brake B., Imperato-McGinley J. (2007). Gender differences in object location memory: a meta-analysis. *Psychological Bulletin Review* 14: 23-28.
- Walsh R.N., Cummins R.A. (1976). Open-field test – a critical review. *Psychological bulletin* 83: 482-504.
- Williams C.L., Meck W.H. (1991). The organizational effects of gonadal-steroids on sexually dimorphic spatial ability. *Psychoneuroendocrinology* 16: 155-176.
- Wilson D.S. (1998). Adaptive individual differences within single population. *Procedings of the Royal Society of London series B-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.

Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L. (1993). Shy bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis-gibbosus*) – an ecological study of a psychological trait. *Journal of comparative psychology* 107: 250-260.

Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J. (2007). Life-history trade offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581-584.