

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Diplomová práce:

**Vývoj projevů osobnostních rysů: studie na hraboši polním
(*Microtus arvalis*)**



Bc. Gabriela Urbánková

**Školitel: doc. RNDr. František Sedláček, CSc.
České Budějovice, 2012**

Urbánková G., 2012: Vývoj projevů osobnostních rysů: studie na hraboši polním (*Microtus arvalis*) [(The development of an expression of personality traits: the common vole (*Microtus arvalis*) study), Master Thesis, in Czech].- 49 p, Faculty of Natural Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The aim of this study was investigate the development of behaviour of common vole in usually used personality test - Open Field test. This study also used a new behavioural approach – behavioural reaction norms - to investigate the relationship among personality traits, behavioural plasticity and body weight and chosen social characteristic. There were found the effects of adult body weight and litter size on individual behavioural plasticity and also the negative correlation between personality traits and behavioural plasticity, signaling the different level of habituation dependent on personality traits.

This study was supported by grant GAJU 117/2012/p

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

V Českých Budějovicích, 14. 12. 2012

.....
Bc. Gabriela Urbánková

Poděkování :

Chtěla bych poděkovat Františku Sedláčkovi za jeho cenné rady, pomoc a povzbuzení, kdykoli to během získávání dat a tvorbě této práce bylo třeba. Další obrovské poděkování patří Kláře Šichové a Nelle Mladěnkové a to nejen za to, že díky jim se jak práce v chovech, tak zpracovávání dat stalo téměř radostí. Kláře děkuji i za velkou pomoc a kontrolu textu při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat Honzovi Riegertovi za pomoc se statistickým zpracováním a za jeho mnohdy nadlidskou trpělivost a humor, se kterým šlo všechno lépe. Petře Lantové děkuji za důležité rady a připomínky během celé práce. Chtěla bych poděkovat i Radce Peškové za její péči o zvířata v chovech. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat svým skvělým rodičům, kteří za mnou stáli a stojí v dobrém i zlém, za jejich podporu a obětavost.

Obsah

1. Osobnost	1
1.2 Modely zvířecí osobnosti	2
1.2.1 Shy-bold	2
1.2.2 Proactive-reactive.....	3
1.2.3 Fast-slow.....	3
1.3 Metody hodnocení osobnosti	4
1.3.1 Open Field test	4
2. Vývoj osobnosti	6
2.1 Behaviorální reakční norma	7
3. Faktory ovlivňující vývoj osobnosti	9
3.1 Vliv sezónní kohorty.....	9
3.2 Počet sourozenců	10
3.3 Pohlaví sourozenců.....	11
4. Hraboš polní	12
4.1 Biologie druhu	12
4.2 Využití druhu v osobnostních studiích	13
5. CÍLE PRÁCE	14
6. MATERIÁL A METODIKA	14
6. 1 Zvířata a chovné podmínky.....	14
6.2 Open Field test.....	15
6.3 Zpracování dat	16
6.4 Statistické zpracování	17
6.4.1 Chování na úrovni skupiny	17
6.4.1.3 Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?	17
6.4.2 Chování na úrovni jedince	17
7. VÝSLEDKY	19
7. 1 Má předchozí zkušenost s experimentálním prostředím vliv na chování zvířat v OFT?	20

7.2 Dochází při opakovaném měření chování v OFT ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat?	20
7.3 Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?	21
7.4 Je behaviorální projev jedince v jednotlivých OFT konzistentní?	22
7.5 Má pohlaví, hmotnost, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí vliv na individuální projev zvířete?	23
7. 6 Existuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho chování?	25
8. DISKUZE	27
8.1 Chování na úrovni skupiny	27
8.1.1 Má předchozí zkušenost s experimentálním prostředím vliv na chování zvířat v OFT?	27
8.1.2 Dochází při opakovaném měření chování v OFT ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat?	28
8.1.3 Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?	28
8. 2 Chování na úrovni jedince	30
8.2.1 Je behaviorální projev jedince v jednotlivých OFT konzistentní?	30
8.2.2 Má pohlaví, hmotnost, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí vliv na individuální projev zvířete?	31
8.2.3 Existuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho chování?	35
9. Závěr	37
10.Literatura	38
11. PŘÍLOHY	49

1. Osobnost

Studium vnitrodruhové behaviorální variability je v posledních několika desetiletích středem velkému zájmu (Wilson, 1998; Koolhaas, 1999; Sih et al., 2004, Dingemanse et al., 2009; Boyer et al., 2010). Inter-individuální rozdíly v chování, které jsou konzistentní v čase a v různých situacích, a to nezávisle na pohlaví a věku zvířat, jsou výsledkem projevů jejich osobností (syn. personalita, Gosling, 2001; Sih et al. 2004; Réale et al., 2007; Biro & Stamps, 2008). Takováto různorodost byla nalezena v chování širokého spektra živočišných druhů, zahrnujícího savce, ryby, ptáky i bezobratlé (přehled v Stamps & Groothuis, 2010).

Zatímco lidská osobnost byla studována po staletí, individuální rozdíly v chování zvířat byly po dlouhou dobu zcela opomíjeny a vnímány spíše jako nežádoucí variabilita narušující výpovědní hodnotu získaných dat (Gosling & John, 1999, Carere & Locurto, 2011). Pozorované rozdíly byly nejčastěji přičítány nepřesnému měření či projevům neadaptivní variability (Carere & Locurto, 2011). Zlom ve vnímání behaviorální individuality nastal až v reakci na studie, které doložily jak konzistentnost inter-individuálních rozdílů (např. Drent et al. 2003), tak velmi těsný vztah mezi behaviorálním profilem zvířete a jeho life-history (např. Réale et al., 2000).

Počátky studia zvířecí osobnosti se potýkaly s celou řadou problémů. Prvním a zcela zásadním byl nejasný vztah mezi behaviorální variabilitou v chování lidí a zvířat. Zatímco jedna skupina autorů se rozhodla přebírat terminologii a metody používané v lidské psychologii (např. Capitanio, 1999; Putnam, 2011), řada ostatních k tomuto postupu přistupovala s většími rozpaky a snažila se spíše o vytvoření samostatných pojmů (např. Koolhaas et al., 1999; Réale et al., 2000; Sih et al., 2004). Pozůstatky těchto rozdílných přístupů přetrvávají v zoopsychologické literatuře dodnes, což lze demonstrovat už na samotném pojmu „osobnost“. Většina autorů tento termín používá pro označení vnitřních tendencí zvířete ovlivňujících jeho chování (např. Coleman & Wilson, 1998; Capitanio, 1999; Van Oers et al., 2004; English et al., 2010), tedy jako analogii lidské osobnosti. Naproti tomu, v kontextu behaviorálně ekologických studií je pojem „osobnost“ definován jako konzistentní inter-individuální rozdíly v chování a není vnímán jako přímá obdoba lidské osobnosti (např. Dingemanse, 2009).

Dalším problémem bylo a stále je kvantitativní uchopení behaviorální individuality. Osobnost je nutné vnímat jako mnohorozměrný komplex, v němž každý jedinec zaujímá unikátní polohu. V lidské psychologii byla k jejímu popisu vyvinuta celá řada modelů, přičemž do zoopsychologie byl převzat tzv. Pětifaktorový model (Big Five, John, 1990). Tento model zahrnuje dimenze Extraverze, Přívětivost, Otevřenost vůči nové zkušenosti, Emocionální stabilita (či Neuroticism), a Svědomitost. S jistým zjednodušením lze říci, že dimenze Extraverze odráží sociabilitu a aktivitu jedince, dimenze Přívětivost sklony jedince k agresivitě, dimenze Otevřenost vůči nové zkušenosti zvědavost a explorační chování, dimenze Emocionální stabilita v sobě zahrnuje zejména náchyllost jedince ke stresu a dimenze Svědomitost pak impulsivitu či spolehlivost (Gosling & John, 1999). Nicméně, Pětifaktorový model není plně mezidruhově univerzální. U většiny studovaných druhů byly nalezeny pouze dimenze Extraverze, Přívětivost a Emocionální stabilita, naproti tomu dimenze Svědomitost byla dosud nalezena pouze u šimpanzů (Gosling, 2001).

Vzhledem k množství živočišných druhů, jejichž chování bylo dosud v kontextu behaviorální individuality zkoumáno, snad ani nelze očekávat používání jednotné metody. Největší metodická různorodost panuje zejména v ekologicko-evolučních studiích. Kromě Pětifaktorového modelu osobnosti se zde lze setkat s celou řadou dalších modelů (viz Kap. 1.2).

Výsledkem aplikace různých metod je také vznik mnoha ekvivalentů pojmu „osobnost“. Mezi nejčastěji používané patří: „coping styles“ (Koolhaas et al., 1999), „temperament“ (Réale et al., 2000) či „behaviorální syndrom“ (Sih et al., 2004). Významové rozdíly mezi nimi jsou velmi malé a zpravidla pramení pouze ze zvyklostí autora.

1.2 Modely zvířecí osobnosti

1.2.1 Shy-bold

Koncept shy-bold kontinua byl převzat z lidské psychologie. Jeho existence byla doložena u řady živočišných taxonů zahrnující primáty (např. Suomi et al., 1991), psovitě (např. MacDonald, 1983) a kočkovité šelmy (např. Feaver, 1986), ptáky (např. Jones, 1991), hlodavce (např. Blanchard, 1986) či ryby (např. Wilson & Coleman, 1998; Brown et al., 2007). Pozice zvířete v tomto pomyslném gradientu je stabilní v čase (Dzieweczynski & Crovo, 2011) a jeho hraničními body jsou bojácnost (shy) a odvaha (bold). Rozdíly mezi

jednotlivými osobnostními typy lze demonstrovat na příkladu reakce na nový neznámý podnět. Zatímco „bold“ jedinci o něj budou projevovat zájem i za cenu vystavení se nebezpečí (např. predaci), zvířata „shy“ budou reagovat zdrženlivě (Coleman & Wilson, 1998). Tyto vlastnosti mohou významně zkreslit výsledky studií mapujících početnost zvířat. Pokud jsou k odchytu používány pastě vyžadující aktivní přístup zvířete, budou odchycena převážně zvířata typu „bold“ (Wilson & Coleman, 1998; Biro & Dingemanse, 2008). Zmíněné osobnostní typy se mohou lišit i v mnoha dalších rysech, jako je doba potřebná k dosažení pohlavní dospělosti či reprodukční úspěšnost (Réale et al., 2000; Réale et al., 2003).

1.2.2 Proactive-reactive

Tento model rozděluje jedince na základě jejich agresivity a schopnosti odolávat stresu (Koolhaas et al., 1999; Sih et al., 2004). Byly definovány dva hraniční osobnostní typy, jejichž behaviorální odpovědi byly původně označeny jako „fight-flight“ (útok-útek) a „conservation-withdrawal“ (ochrana-ústup; Canon, 1915 ex Koolhaas et al., 1999). Behaviorální odpověď typu „fight-flight“ je charakterizována proaktivním chováním – např. intenzivní kontrolou a teritoria a zvýšenou agresivitou, zatímco odpověď typu „conservation-withdrawal“ je spojena s reaktivní (pasivní) reakcí - např. imobilitou či nízkou úrovní agresivity (Koolhaas et al., 1999).

Tento model byl uplatněn především ve studiích zabývajících se vnitrodruhovou variabilitou v chování myši domácí (*Mus musculus domesticus*; van Oortmerssen & Bakker, 1981; Benus et al., 1989). Základem těchto prací bylo vyšlechtění dvou osobnostních typů, vymezených na základě latence útoku na vetřelce. Získané osobnostní linie byly označeny jako: SAL (Short Attack Latency) – rychle útočící a LAL (Long Attack Latency) – pomalu útočící. Bylo zjištěno, že jednotlivé osobnostní linie se liší i ve fyziologických vlastnostech - proaktivním jedincům (SAL) byla naměřena vyšší hladina testosteronu (Koolhaas et al., 1999).

1.2.3 Fast-slow

Model fast-slow byl zaveden ve studiích zabývajících se vnitrodruhovou variabilitou v chování sýkor koňader (*Parus major*, Drent et al. 2003). Principiálně ho lze považovat za analogii předchozího modelu proactive-reactive, s tím rozdílem, že dělícím kritériem pro vyšlechtění jednotlivých osobnostních linií byla reakce na nový podnět. Takto byly

vyselektovány dvě linie sýkor: „fast“ čili rychle prozkoumávající a „slow“ čili pomalu prozkoumávající (Drent et al., 2003; Carere & van Oers, 2004; Groothuis & Carere, 2005). Z výsledků těchto studií obecně vyplývá, že jedinci „fast“ se oproti zvířatům „slow“ rychleji odhodlávají k prozkoumávání nových podnětů, mají větší tendence k vytváření rutinního chování a jsou agresivnější.

1.3 Metody hodnocení osobnosti

Získávání osobnostních charakteristik jedince je v současné době uskutečňováno pomocí dvou hlavních metod: záznam prvků chování (behavioral codings of animal's behaviors) a hodnocení vlastností (subjective ratings of traits; Gosling, 2001). První metoda spočívá v hodnocení reakce jedince na experimentálně navozenou situaci. Hodnocení poté probíhá pomocí předem nadefinovaných druhů chování (např. Carter et al., 2012b) či pomocí zaznamenávání aktivity zvířete během testu (např. pomocí délky trajektorie, Goddard et al., 2008; Yaski et al., 2011). Druhá zmíněná metoda byla použita i v této práci.

Další metoda, čili hodnocení vlastností, opět pracuje s předem určenými termíny (např. aktivní, nejistý, bázlivý, odvážný, atd.), ale ty jsou získávány od pozorovatele (Gosling, 2001; Korpela, 2011). Tato metoda závisí na velmi dobrém a dlouhodobém obeznámení pozorovatele s chováním zvířete a jeho objektivitě při přiřazování jednotlivých charakteristik (Korpela, 2011), neboť zvířata jsou hodnocena na základě jeho vlastního úsudku.

V současné době se používají obě metody a výsledky z nich vyplývající jsou srovnatelné, zvláště pokud metodu hodnocení vlastností provádí více nezávislých pozorovatelů (Korpela, 2011).

1.3.1 Open Field test

Jak již bylo uvedeno v předchozí kapitole, hodnocení osobnostních charakteristik zvířat záznamem prvků chování je prováděno pomocí behaviorálních testů. Dosud bylo vyvinuto mnoho jejich druhů - např. Mirror test (např. Heschl & Burkart, 2006; Lamberty, 1998; Paterson et al., 2010) či Novel Object test (např. Haba et al., 2012; Heyser & Chemero, 2012), jež mají za úkol zachycovat různé osobnostní dimenze testovaných zvířat.

V současné době je však jedním z nejpoužívanějších testů tzv. Open Field test (dále jen OFT), který byl vyvinut k testování emocionální stability u hlodavců (Hall, 1934) a je hojně využíván v mnoha jiných typech behaviorálních studií - používá se např. při studiu prostorové paměti (Montiglio et al., 2010). Principem tohoto testu je umístění sledovaného zvířete do prázdné, často intenzivně nasvícené aparatury, jejíž rozměry jsou záměrně voleny větší, než jsou rozměry domovského boxu. Právě tyto faktory mohou u některých zvířat vyvolávat strach, což se projevuje snížením intenzity lokomoce, tigmotaxí (držení se u stěn aparatury), nehybným ztuhnutím na místě (freezing) a zvýšenou defekací (Hall, 1934; Archer, 1973) .

První OFT použitý ve studii Halla (1934) sestával z velké kruhové ohrady s papírovými stěnami, v jejímž středu byla umístěna potrava. Potkani byli na začátku umísťováni ke stěně ohrady a následně jim byla umožněna volná explorace. Intenzita defekace, urinace a příjmu nabízené potravy byly považovány za měřítko emocionality každého jedince.

Obliba OFT v zoopsychologických pracích je vyvolána celou řadou faktorů. Mezi ně patří především mezidruhová využitelnost, snadnost a rychlost provedení, technická nenáročnost, možnost použití v terénních podmínkách a mnoho dalších. Bohužel jeho používání je spojeno i s celou řadou nevýhod. První z nich je jeho „plochost“ – řada autorů se domnívá, že prostředí, které tento test nabízí, není dostačující k postihnutí komplexního projevu zvířete. Z tohoto důvodu byla vyvinuta i celá řada jeho modifikací – jednou z nejrozšířenějších je tzv. hole-board test (např. Boyer et al., 2010; Dingemans et al., 2009; Martin & Réale, 2008; Ohl et al., 2001). Hole-board test probíhá v aparatuře s dvojitým dnem, jehož horní díl je opatřen otvory. Tento test je standardně používán jako učební úloha (do děr jsou v různých konfiguracích hlodavcům umísťovány odměny), zatímco v kontextu osobnostních studií se jedná o explorační test, který je principiálně shodný s OFT. Nahlížení do otvorů ve spodním díle aparatury je zde považováno za ukazatel zvědavosti zvířete. Tento předpoklad je však velice diskutabilní, jelikož například podzemně žijící zvířata mohou tyto otvory vnímat spíše jako možný úkryt a sledován tak může být zcela jiný osobnostní rys.

Další, a mnohem závažnější problém využití OFT v zoopsychologických studiích vychází ze samotné definice osobnosti. Vzhledem k tomu, že základním předpokladem je konzistence jejích projevů v čase, je její postihnutí spojeno s opakovaným sledováním projevů každého jedince. To však může vyvolávat habituaci či senzitivizaci na behaviorální

test. Situace je o to složitější, že povaha těchto změn je u každého jedince jiná a stejně tak její intenzita může záviset na jeho stáří a osobnostním typu. U velmi mladých zvířat se habituace téměř neprojevuje, zatímco u dospělých zvířat dochází v průběhu opakovaných testování ke stále rychlejší habituaci (projevující se např. snížením aktivity, Chapillon & Roulet, 1997; Leussis & Bolivar, 2006). Odlišná rychlost habituace se objevuje i u různých behaviorálních typů, např. shy jedinci mají tendence aktivitu v průběhu času zvyšovat, zatímco bold jedinci mají sklon si brzy vytvářet rutinní chování a svou aktivitu snižovat, totéž platí pro jedince agresivní (Benus, 2001; Sih et al., 2004; Drent et al., 2005; Carere et al., 2005; Lantová et al., in prep.). Do dnešní doby také není zcela jasné, jak velké rozestupy je vhodné při opakovaných OFT zvolit (Bolivar et al., 2000). Zajímavé je zjištění, že opakovatelnost chování v OFT je na úrovni jedince vyšší při použití delších časových prodlev mezi jednotlivými opakováními (Lantová et al., in prep.).

2. Vývoj osobnosti

Rysový koncept osobnosti vychází z předpokladu konzistence projevů osobnostních rysů v průběhu času a v různých situacích. Právě tento předpoklad je zároveň jeho největším omezením, jelikož osobnost bezpochyby představuje dynamickou vlastnost jedince (Stamps & Groothuis, 2010).

Současný výzkum zvířecí osobnosti tak vychází z dlouho uznávané definice, že stálost osobnosti se ustanovuje po dosažení pohlavní dospělosti (Müller & Schrader, 2005) a dále jsou její projevy konzistentní. Nicméně pomocí tohoto přístupu není možné odpovědět na otázku, zda k ukončení vývoje opravdu dochází (Groothuis & Trillmich, 2011). Ukončení vývoje se zdá poměrně nepravděpodobné vzhledem k faktu, že během života zvíře prochází různými zkušenostmi, které mohou jeho chování významně ovlivnit (Stamps & Groothuis, 2010; Groothuis & Trillmich, 2011).

Skutečnost, že tomuto problému byla zatím věnována jen relativně malá pozornost, částečně pramení i z metodické a časové náročnosti potřebných studií. Při experimentech je nutné se soustředit na krátké a dlouhé časové intervaly, a to pokud možno po celý život sledovaného jedince (Stamps & Groothuis, 2010). Krátké intervaly by mohly sloužit ke zjištění, zda je určité chování konzistentní v čase, dlouhé intervaly pak k odhalení jeho možných změn v průběhu života.

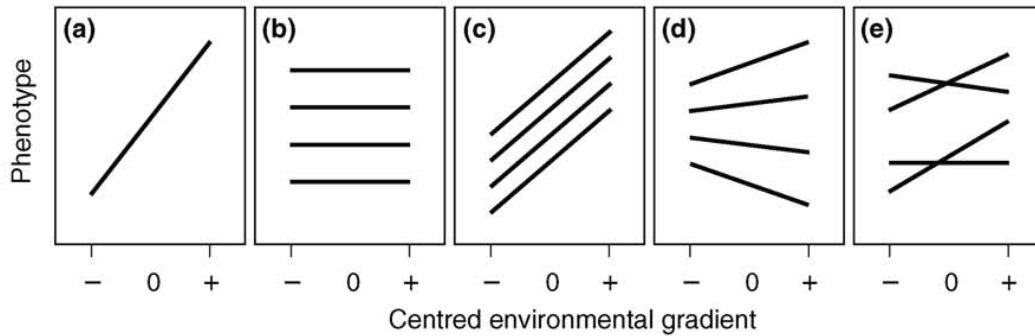
V nedávné době se objevilo několik teoretických prací, které vyzývají právě k dlouhodobému studiu vývoje zvířecí osobnosti (např. Stamps & Groothuis, 2010; Groothuis & Trillmich, 2011). Současné práce se zpravidla zaměřují spíše na ekologický a evoluční význam osobnosti a její možný vývoj je zpravidla ignorován, ačkoli je tato informace zcela zásadní (Stamps & Groothuis, 2010).

Nicméně, v nedávné době byl navržen zcela nový přístup ke studiu individuality chování, jehož prostřednictvím by bylo možné studovat i dynamickou složku osobnosti. Jedná se o koncept behaviorálních reakčních norem (Dingemanse et al., 2009).

2.1 Behaviorální reakční norma

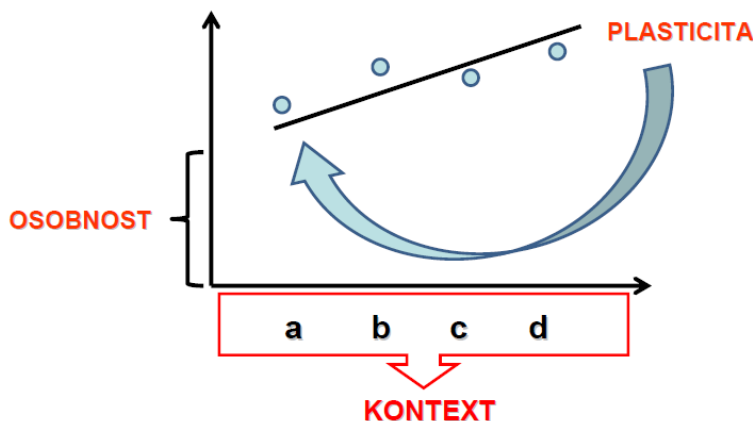
Koncept behaviorálních reakčních norem (dále jen BRN) v sobě integruje poznatky pocházející z behaviorální ekologie a kvantitativní genetiky. Jeho základem je předpoklad, že stejný genotyp může v různých kontextech produkovat různé behaviorální fenotypy (Dingemanse et al., 2010; Stamps & Groothuis, 2010). Jeho použití umožňuje zcela nový náhled na chování jedince. Namísto posuzování aktuálního projevu chování se nahlíží na behaviorální odpovědi jedince napříč různými kontexty (Dingemanse et al., 2010). Do nich lze zahrnout kontexty sociální (např. složení skupiny), fyziologické (např. vnitřní naladění zvířete), habitatové (např. predační tlak), ale lze sem také zahrnout kontext času (opakovaná měření, věk zvířete, Dingemanse et al., 2010). Prostřednictvím BRN je tak možno studovat i behaviorální vývoj jedince v průběhu ontogeneze.

Impulzem pro vytvoření tohoto konceptu byla mimo jiné i četná zjištění, že zřejmě existuje spojitost mezi osobností jedince a jeho behaviorální plasticitou (např. Koolhaas et al., 1999). Například se zdá, že pro vysoce agresivní zvířata je typická velmi malá behaviorální plasticita (např. Betini & Norris, 2012). Tato zvířata jsou velmi agresivní nejen při obraně teritoria, ale mohou i častěji napadat svého partnera či dokonce vlastní mláďata. Teoretické možnosti vztahu mezi osobnostním typem zvířete a jeho behaviorální plasticitou v různých kontextech uvádí Obr. 1. Detailnější poznání vztahu těmito dvěma charakteristikami je zcela zásadní. Zjištění, že tyto komponenty jsou na úrovni jedince nezávislé (na Obr. 1 možnost (e)), by nutně vedlo ke značným změnám ve vnímání behaviorální individuality zvířat.



Obr. 1. Hypotetické možnosti vztahu mezi osobnostním typem zvířete a jeho behaviorální plasticitou v různých kontextech: (a) v populaci se nalézají stejné osobnostní typy zvířat, které vykazují stejnou behaviorální plasticitu; (b) v populaci se nacházejí různé osobnostní typy zvířat a jejich chování nevykazuje napříč různými kontexty žádnou plasticitu; (c) v populaci se nacházejí různé osobnostní typy zvířat a jejich chování vykazuje stejnou plasticitu; (d) v populaci se nacházejí různé osobnostní typy zvířat a plasticita jejich chování je závislá na jejich osobnostním typu; (e) v populaci se nacházejí různé osobnostní typy zvířat a jejich behaviorální plasticita je nezávislá na jejich osobnostním typu. Obrázek byl převzat z práce Dingemanse a kolektivu (2009).

Kvantitativně jsou jednotlivé komponenty BRN získány proložení hodnot chování zvířete v různých kontextech regresní přímkou. Osobnost v kontextu behaviorální ekologie je poté vyjádřena interceptem a její vývoj v různých kontextech lze ohodnotit pomocí sklonu regresní přímky, viz Obr. 2 (Dingemanse et al., 2010; Betini & Norris, 2012). Tento sklon může být napříč kontexty různý a vyjadřuje tak intra-individuální behaviorální plasticitu.



Obr. 2. Grafické znázornění jednotlivých komponent BRN. Osobnost jedince je vyjádřena interceptem, sklon regresní přímky znázorňuje fenotypovou behaviorální plasticitu jedince (genotypu) v různých kontextech.

3. Faktory ovlivňující vývoj osobnosti

Na osobnost zvířete mají vliv nejen geneticky zděděné vlastnosti, ale i vnější prostředí, ve kterém zvířata žijí a na které se adaptují (Drent et al., 2005; Stamps & Groothuis, 2010). Díky velkému zájmu o personalitní studie se ukazuje, že lepší poznání jejich vlivu je důležité nejen pro pochopení evolučních souvislostí, ale zároveň i pro odhalení možných aspektů, které mohou ovlivnit behaviorální projev jedince, jako jsou např. roční období, ve kterém se zvíře narodilo, ale také sociální prostředí, např. počet sourozenců ve vrhu, poměr pohlaví ve vrhu či mateřská péče.

3.1 Vliv sezónní kohorty

Sezónní kohorta je souhrnný název pro část populace, která je narozená v určité fázi roku. Pro mnoho druhů hlodavců žijících v prostředí s výraznou sezonalitou je typická tvorba kohort v závislosti na období, ve kterém se jedinci narodili (Tkadlec & Zejda, 1998; Schwarz et al., 1964). V populaci můžeme fyziologicky odlišit dvě hlavní sezónní kohorty- jarní (jedinci narození na začátku rozmnožovacího období, tedy březen až červenec) a podzimní (jedinci narození v pozdní fázi rozmnožovacího období, tedy srpen až první půlka listopadu) (Moravec, 1985; Schwarz et al., 1964). Zvířata (zejména samice) z jarní kohorty mají velkou růstovou rychlost a dosahují maximální hmotnosti zhruba ve 3-4 měsících života (Schwarz et al., 1964; Tkadlec & Zejda, 1998). Tito jedinci jsou adaptováni na život v jednom rozmnožovacím období a alokují tak své zdroje do brzké reprodukce. Naopak jedinci z podzimní kohorty svůj růst okolo dvou měsíců života pozastavují, maximální hmotnosti a pohlavní dospělosti dosahují až po přezimování, kdy zároveň vstupují do reprodukce (Tkadlec & Zejda, 1998; Schwarz et al., 1964). Je možné, že díky těmto rozdílům v životních strategiích jedinci z různých kohort budou mít i odlišný behaviorální projev. Tento podstatný fakt nebyl ale doposud studován.

3.2 Počet sourozenců

Jak už bylo řečeno, velikost vrhu je často asociována s ontogenezí behaviorálního fenotypu (Hudson et al., 2011; Stamps & Groothuis, 2010; Rödel & Meyer, 2011). Přes tuto skutečnost stále existuje jen velmi malé množství prací zabývající se vlivem počtu sourozenců na vývoj individuálních rozdílů v chování, morfologii či fyziologii (Hudson et al., 2011), ačkoli je pro savce typické, že vždy po nějakou dobu vyrůstají ve společnosti svých sourozenců. V mnoha studiích bylo potvrzeno, že velikost vrhu ovlivňuje porodní hmotnost a hmotnost při odstavu (Bautista et al., 2007; Bautista et al., 2005; Rödel et al., 2008a; Rödel et al., 2008b). Mláďata z větších vrhů se rodí až s dvakrát menší porodní hmotností a vzhledem k větší konkurenci o mateřské mléko mají i menší hmotnost v době odstavu (Hudson et al., 2011). Ty samé rozdíly můžeme nalézt i v rámci jednoho vrhu. Větší mláďata přijímají více mléka než jejich menší sourozenci, tím pádem dosahují vyšších hmotností při odstavu (Rödel et al., 2008a). Velikost vrhu je spojena také s emocionalitou. U dospělých krys ve studii Dimitsantose a kolektivu (2007) zjistili, že jedinci z menších vrhů vykazovali při testech menší aktivitu a větší sklon k anxietě. Lze tedy říct, že jedinci z malých vrhů mají větší tendence k emoční nestabilitě. Autoři přisuzují tento výsledek právě počtu sourozenců a nikoliv případným rozdílům v mateřském stylu. Obdobné výsledky přináší i studie Rödela a Meyerové (2011).

Větší mláďata jsou oproti svým menším sourozencům ve značné výhodě. Mají lepší sací schopnosti, rychlejší rozvoj motorických funkcí a jsou kompetičně úspěšnější, a to před i po odstavu (Nicolás et al., 2011). Větší jedinci jsou schopni dříve najít bradavku a zároveň se na ní i déle udržet (Bautista et al., 2005). Pokud se jedná o altriciální mláďata, větší mláďata jsou schopna déle zaujímat centrální (termoregulačně výhodnou) pozici mezi svými sourozenci, zatímco menší jedinci se mnohem častěji ocitají na periferiích (Bautista et al., 2007; Hudson et al., 2011). Tato skutečnost má vliv i na rychlost jejich růstu. Mláďata, která tráví většinu času v centrální části, jsou svými sourozenci intenzivně zahřívána, což zvyšuje efektivitu přeměn živin z mateřského mléka na tělesnou hmotnost. Tento fakt byl zatím prokázán u potkanů (*Rattus norvegicus*) a králíků divokých (*Oryctolagus cuniculus*), dá se ale předpokládat, že podobné výsledky by mohly být nalezeny i u dalších druhů s altriciálními mláďaty (Hudson et al., 2011).

Rozdíly mezi mláďaty v úspěšnosti získávání mateřských zdrojů a s tím spojené rozdíly v rychlosti růstu jsou způsobené nejen jejich velikostí, ale také odlišně načasovaným dozráváním motorických schopností. Ve studii Muciña a kolektivu (2009) provedené na králících bylo zjištěno, že při testu na nakloněné rovině měla méně vážící mláďata větší problémy udržet rovnováhu než jejich těžší sourozenci. Časnější vývoj motorických schopností u větších mláďat vysvětluje jak jejich kompetiční převahu při získávání mateřských zdrojů, tak schopnost déle si udržet výhodnou centrální pozici mezi svými sourozenci. Poporodní hmotnost by tak mohla být dobrým prediktorem následného fyziologického a behaviorálního vývoje jedince.

Prenatálně jsou rozdíly v poporodních hmotnostech mláďat z vícečetných vrhů vyvolány heterogenním prostředím uvnitř dělohy (Argente et al., 2003; Foxcroft et al., 2006). Hlodavci se vyznačují tzv. dvojrohou dělohou (*uterus duplex*). V jejich rozích dochází k odlišnému zásobení zárodků krví a hormony, což má pravděpodobně vliv na jejich prenatální a posléze i postnatální vývoj (Coan et al., 2008). Byla prokázána dokonce i různá efektivita placenty v závislosti na místě nidace zárodku (Coan et al., 2008; Hudson et al., 2011). Zdá se, že implantace zárodku v děloze není ovlivněná geny, ale je náhodná (Fowden et al., 2009; Hudson et al., 2011)

3.3 Pohlaví sourozenců

Nestejná koncentrace pohlavních hormonů v jednotlivých oblastech dělohy může mít významný vliv na fyziologii, morfologii a pozdější chování jedince (Hudson et al., 2011). Tento efekt, známý jako *Intrauterine position effect (IUP)* (Ryan & Vandenberg, 2002), je provázen pronikáním testosteronu produkovaného samčími embryi do okolních zárodků. Toto se může dít dvěma způsoby: buď difúzí přes plodovou vodu nebo prostřednictvím krevního řečiště dělohy (Meisel & Ward, 1981; Ryan & Vandenberg, 2002). Děloha samice je prokrvována směrem od děložního čípku k vaječnům. Pokud se samičí plody nacházejí za samčími, jsou vystaveny mnohem větší hladině testosteronu než plody, které jsou před samčím zárodkem.

Pokud samičí embryo sousedí v děloze se samčím embryem či embryi, dochází k maskulinizaci mozku a tkání samičího plodu. Tento fakt má důsledky jak na fyziologii samice, tak i na její chování (vom Saal et al., 1999; Vandenberg, 2004). Samice sousedící se dvěma samčími embryi (2 M samice) jsou v porovnání s 0 M samicemi (nesousedí se

samčím embryem) v dospělosti agresivnější (Gandelman et al., 1977), mají delší estrální cyklus (vom Saal et al., 1999), vykazují samčí sexuální chování, více značkují a mají větší anogenitální vzdálenost (Meisel & Ward, 1981). Zároveň mají 2 M samice tendenci rodit více samců, čímž opět zvyšují procento 2 M samic. 0 M samice rodí naopak větší procento samic a vzhledem k dřívějšímu páření než 2 M samice jsou pro samce atraktivnější (vom Saal et al., 1999; Ryan & Vandenberg, 2002). *IUP* má vliv i na samčí embrya. 2 M samci jsou také agresivnější a v případě pískomilů bylo zjištěno, že 0 M samci tráví více času péčí o mláďata (Clark et al., 1998).

Vliv na morfologické a behaviorální parametry má nejen prenatální prostředí, ale i postnatální fáze ontogeneze. Ve studii na potkanech (Gracceva et al., 2011) byl zjištěn trend, že samci, kteří vyrůstali mezi sestrami, byli méně agresivní než samci, kteří vyrůstali pouze mezi bratry. Při testování v Open Field testu se naopak samci, kteří vyrůstali mezi bratry, chovali emočně nestabilně, a to zvláště v dospělosti. Byli mnohem bojácnější a trávili více času na periferiích arény. Podobný trend byl nalezen i v chování u myši domácích (*Mus domesticus*, Laviola et al., 1995).

4. Hraboš polní

4.1 Biologie druhu

Hraboš polní (*Microtus arvalis*) je jedním z našich nejběžnějších drobných savců (Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones et al., 1999). Jedná se o druh s polyfázickou aktivitou (aktivní během dne i noci, Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones et al., 1999). Hlavní rozmnožovací sezóna probíhá od března do půlky listopadu (Moravec, 1985; Schwarz et al., 1964), ale při vhodných podmínkách se mohou hraboši rozmnožovat i přes zimu (Moravec, 1985; Boyce & Boyce, 1988a). Jarní kohorta hrabošů se dožívá 2-7 měsíců, podzimní kohorta pak o něco déle, průměrně 10 měsíců (Moravec, 1985).

Samice se sdružují do skupin (v průměru o třech samicích) a vytvářejí rozsáhlý hnízdní systém, synchronizují svůj estrální cyklus a společně vychovávají potomky, kteří potom dispergují do blízkého okolí (Dobly, 2008; Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones et al., 1999; Boyce & Boyce, 1988b; Boyce & Boyce, 1988a). Tento hnízdní systém obsahuje zásoby potravy, několik hnízdních komor, únikovou chodbu a velké množství východů (Boyce & Boyce, 1988c). Při velkých populačních hustotách dochází k vyloučení

některých samic ze skupiny, ty pak osídlí menší nory (bez zásob potravy, únikových chodeb a s malým počtem východů) a potomky vychovávají samostatně (Boyce & Boyce, 1988b; Boyce & Boyce, 1988c). Přestože by se mohlo zdát, že tyto samice jsou oproti samicím ve skupině znevýhodněny, jejich reprodukční úspěch je naopak vyšší (dcery dospívají dříve a o 30% více dcer se dožívá první reprodukce, ačkoli samice ze skupin rodí potomků více). Pokud dcery zůstanou s matkami ve skupině, potlačí matky jejich dospívání a vstup do reprodukce (Dobly, 2008). Proto je pro samice výhodné vytvářet skupiny z navzájem nepříbuzných jedinců. Tato skutečnost může mít vliv i na větší reprodukční úspěch solitérních samic. Jejich dcery nemusí vynakládat takové množství energie na disperzi (která je také spojena s možnou predací) a zároveň na tyto dcery matky nepůsobí inhibičními feromony (Boyce & Boyce, 1988b).

Samci naproti tomu nemívají stálá území, ale postupně navštěvují říjné samice v koloniích (Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones et al., 1999). Samci jsou připraveni k rozmnožování o několik týdnů dříve než samice, proto lze předpokládat, že ovulace u samic je na začátku reprodukční sezóny provokovaná (Zejda et al., 2002). Ačkoli se o interakcích samci-samice během rozmnožovací sezóny příliš neví, soudí se, že samci se samicemi setrávají pouze po krátkou dobu (Borkowska & Ratkiewicz, 2010). V zimním období se hraboši sdružují do tzv. zimních společenstev, která jsou tvořena bez ohledu na pohlaví a stáří zvířat (Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones et al., 1999).

4.2 Využití druhu v osobnostních studiích

Hraboš polní byl použit jako modelový druh pro tuto studii z několika důvodů. Prvním z nich je fakt, že hraboš polní je v našich podmínkách velmi častým druhem, který se snadno chytá a velmi dobře snáší zajetí. Další nespornou výhodou je, že se i v laboratorních podmínkách rychle a ochotně rozmnožuje, jeho generační doba je krátká, takže jej lze využít pro zachycování vývoje chování v průběhu celého života. Na tomto druhu hlodavce bylo také provedeno velké množství ekologicky zaměřených prací, které mimo jiné poskytují komplexní informace o jeho biologii (např. Boyce & Boyce, 1988 a, b, c; Borkowska & Ratkiewicz, 2010).

Avšak, hlavním důvodem volby tohoto druhu je fakt, že na něm bylo provedeno již několik behaviorálních studií, mimo jiné dokládajících přítomnost konzistentních inter-

individuálních rozdílů v reakcích jedinců na nové prostředí a ovlivnění jejich povahy faktory sociálního prostředí (např. Lantová et al., 2011; Roubová, 2007, bakalářská práce; Šíchová 2008, bakalářská práce; Šíchová, 2010, diplomová práce).

5. CÍLE PRÁCE

Cílem této práce bylo odpovědět na následující otázky, navržené na základě dosavadních poznatků o chování hlodavců:

a) na úrovni skupiny

1. Má předchozí zkušenost s experimentálním prostředím vliv na chování zvířat v OFT?
2. Dochází při opakovaném měření chování v OFT ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat?
3. Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?

b) na úrovni jedince

1. Je behaviorální projev jedince v jednotlivých OFT konzistentní?
2. Má pohlaví, hmotnost, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí vliv na individuální projev zvířete?
3. Existuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho chování?

6. MATERIÁL A METODIKA

6.1 Zvířata a chovné podmínky

Testována byla laboratorně odchovaná F1 generace hrabošů polních, jejichž rodiče byli získáni ve volné přírodě. Odchyty probíhaly v červnu 2011 v Českých Budějovicích a v Kačici u Prahy. S cílem zabránit příbuzenskému křížení byly chovné páry sestavovány

kombinací samic a samců z různých odchytových lokalit. S cílem získat dvě kohorty mlád'at (jarní a podzimní) byla provedena dvě párování: první v červenci 2011 (sestaveno 19 párů, získáno 56 mlád'at). A druhé v říjnu 2011 (sestaveno 17 párů, získáno 36 mlád'at). Celkově bylo získáno 92 mlád'at, z nichž všemi testovacími sériemi prošlo 61 jedinců (40 samic, 21 samců).

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

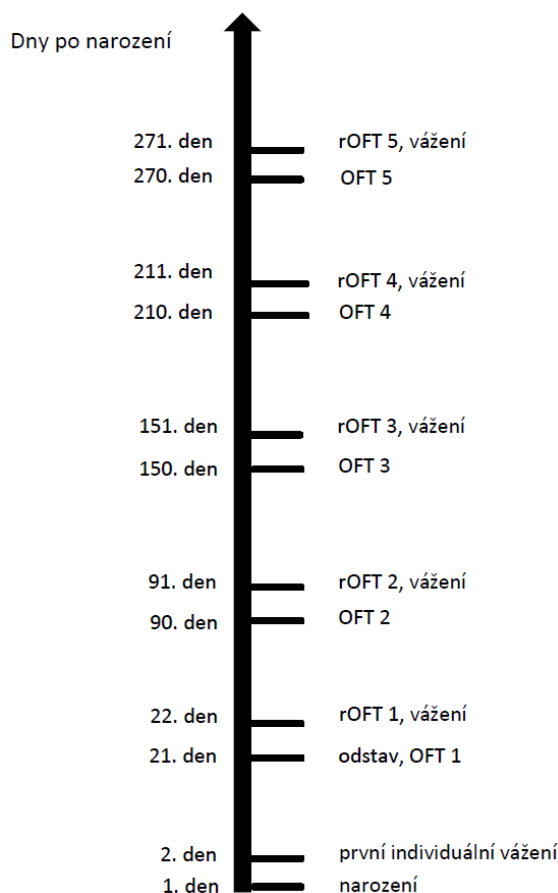
Mlád'ata byla vážena 2. den po porodu a poté po každé testovací sérii. Testy byly prováděny každé dva měsíce po dva dny (OFT a druhý den jeho repetice - rOFT) až do věku 9 měsíců, který lze u hrabošů polních považovat za stáří. Všechny testy byly prováděny mezi 8-15h.

Pro posouzení možného vlivu opakovaného testování na behaviorální projev byla vytvořena kontrolní skupina, čítající 41 hrabošů. Tato zvířata byla opět potomky volně odchycených rodičů. Kontrolní skupina byla testována pouze jednou v OFT a jeho repetici, a to ve věku pěti měsíců.

6.2 Open Field test

Open Field test (OFT) byl prováděn v experimentální aparatuře o rozměrech 75 x 75 cm, která byla rovnoměrně nasvícena 18 watt zářivkou. Po každém testu byla vytřena ředěným lihem a tím zbavena pachových značek. Test probíhal po dobu 3 min a jeho průběh byl zaznamenáván pomocí kamery. Tento čas byl zvolen s ohledem na snižující se výpovědní hodnotu reakce spolu se vzrůstající délkou testu, kdy dochází k habituaci na testové podmínky (tzv. intrasession habituation) (Bolivar et al., 2000; Montiglio et al., 2010). S cílem zajistit stejné výchozí podmínky, byla všechna zvířata umísťována do aparatury přímo z trubky umístěné v domovském boxu. Tento postup byl zvolen na základě potvrzení jeho vhodnosti jinými studiemi (např. Buhot et al., 2001; Goddard et al., 2008).

Na každém z testovaných zvířat bylo provedeno celkem deset OFT. Časovou posloupnost jednotlivých testů znázorňuje v Obr. 3.



Obr. 3: Znázornění časové posloupnosti OFT testů. Jako OFT jsou nazvány Open Field testy, které jsou opakovány po dvou měsících. Testy označeny jako rOFT jsou repetice Open field testů, které probíhaly den po OFT.

6.3 Zpracování dat

Videozáznamy byly analyzovány pomocí trackovacího programu (Modular tracking system 1.07), jehož prostřednictvím je možné sledovat pohyb zvířete v testovací aréně. Jeho výstupem je pak délka trajektorie (udána v metrech). Tento způsob hodnocení chování zvířat je standardně používán (např. Goddard et al., 2008; Yaski et al., 2011).

6.4 Statistické zpracování

6.4.1 Chování na úrovni skupiny

6.4.1.1 Má předchozí zkušenost s experimentálním prostředím vliv na chování zvířat v OFT?

Ke zjištění, zda opakovaná konfrontace s experimentálním prostředím ovlivňuje chování zvířat, bylo provedeno porovnání aktivity kontrolní (n=41) a testovací skupiny (n=61) hrabošů v OFT a jeho repetici. Tyto testy byly provedeny na zvířatech starých pět měsíců. Pomocí hierarchické analýzy variance (Nested ANOVA) byla testována nulová hypotéza:

H_0 : Chování kontrolní a testovací skupiny hrabošů se neliší.

6.4.1.2 Dochází při opakovaném měření chování v OFT ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat?

Porovnání aktivity zvířat (n=61) v jednotlivých testech bylo provedeno pomocí analýzy variance pro opakovaná měření (Repeated Measures ANOVA). Tímto způsobem byla testována hypotéza:

H_0 : Při opakovaném měření chování v OFT nedochází ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat.

6.4.1.3 Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?

Rozdíly ve změnách aktivity v OFT vyvolané různě dlouhými rozestupy mezi opakováními (dva měsíce a 24 hodin) byly porovnány pomocí hierarchické analýzy variance (Nested ANOVA). Testována byla hypotéza:

H_0 : Změny aktivity mezi jednotlivými opakováními OFT se při použití různě dlouhých časových rozestupů neliší.

6.4.2 Chování na úrovni jedince

6.4.2.1 Je behaviorální projev jedince v jednotlivých OFT konzistentní?

Konzistence behaviorálních projevů na úrovni jedince je základním předpokladem rysového konceptu osobnosti. S cílem zjistit, zdali v OFT byly sledovány skutečně projevy

osobnostních rysů zvířat, byl spočten koeficient vnitrotřídní korelace (ICC, *Intraclass Correlation Coefficient*, (τ), Boake, 1989), a to zvláště pro jednotlivé OFT a jejich repetice. Výpočet ICC byl prováděn následovně: $V_{ind} / (V_{ind} + V_{residual})$, kde V_{ind} je inter-individuální variabilita a $V_{residual}$ je intra-individuální variabilita naměřená v rámci opakovaných měření (Hayes & Jenkins, 1997). Příslušné parametry byly spočteny porovnáním hodnot průměrných čtverců (MS - mean square) pro jedince s MS Error získaných pomocí jednocestné ANOVY (vysvětlující proměnná - identita jedince, vysvětlovaná proměnná – délka trajektorie). Testována byla nulová hypotéza:

H_0 : Variabilita v behaviorálních projevech je vyšší na úrovni jedince než na úrovni skupiny.

6.4.2.2 Má pohlaví, hmotnost, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí vliv na individuální projev zvířete?

Analýze sloužící k zodpovězení této a následující otázky předcházela extrakce komponent behaviorální reakční normy (BRN) jedince.

6.4.2.2.1 Extrakce komponent BRN jedince

Získání komponent BRN jedince bylo provedeno pomocí lineární regrese. Jako vysvětlované proměnné byly pro každého jedince použity znormalizované (log transformace) hladiny jeho chování v OFT (vyjádřeno délkou trajektorie). Vysvětlující proměnnou byla chronologicky seřazená testování.

Tímto způsobem byly pro každého sledovaného jedince získány následující komponenty jeho BRN:

- a) osobnostní typ zvířete vyjádřený y interceptem. Jeho hodnota je přímo úměrná aktivitě zvířete ve všech provedených OFT.
- b) behaviorální plasticita vyjádřená regresním koeficientem β , jehož prostřednictvím je možné určit sklon regresní přímky ($\beta = 0$ – k vývoji chování nedochází; $\beta > 0$ – zvíře má tendence svou aktivitu v čase navyšovat; $\beta < 0$ – zvíře má tendence svou aktivitu v čase snižovat).

Identifikování vlivu vybraných faktorů sociálního prostředí (poměr pohlaví ve vrhu, počet mláďat ve vrhu) na komponenty BRN byl použit zobecněný lineární model se smíšenými efekty (GLMM). Jeho použití předcházela analýza nezávislosti jednotlivých proměnných

pomocí Spearmanovy korelační analýzy (Spearman's Rank Correlations). Jako pevné efekty (fixed effects) do analýzy vstupovaly - pohlaví (kategoriální proměnná), sezónní kohorta (kategoriální proměnná), poměr pohlaví ve vrhu (kontinuální proměnná), velikost vrhu (kontinuální proměnná) a hmotnost jedince v dospělosti (kontinuální proměnná). S cílem eliminovat možné pseudoreplikace způsobené opakovaným měřením byla identita rodiny do analýzy zahrnuta jako proměnná s náhodným efektem (random effect). Výsledný GLMM byl získán na základě srovnání AIC kritéria modelů obsahujících různou kombinaci pevných efektů. Zvolen byl model s nejnižší hodnotou AIC. Testovány byly tyto nulové hypotézy:

H_0 : Osobnostní typ zvířete není ovlivněn: H_{0a} : jeho pohlavím, H_{0b} : jeho hmotností, H_{0c} : pohlavím jeho sourozenců, H_{0d} : počtem jeho sourozenců.

H_0 : Behaviorální plasticita zvířete není ovlivněna: H_{0e} : jeho pohlavím, H_{0f} : jeho hmotností, H_{0g} : pohlavím jeho sourozenců, H_{0h} : počtem jeho sourozenců.

6.4.2.3 Existuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho chování?

Odhalení vztahu mezi osobnostním typem zvířete a jeho behaviorální plasticitou bylo provedeno pomocí Spearmanovy korelace. Tímto způsobem byla testována hypotéza:

H_0 : Neexistuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho behaviorálních projevů.

Všechna statistická zpracování byla provedena v programu R version 2.15.0 (The R foundation for Statistical Computing, 2012) a v programu Statistica 8, ve kterém byly vytvořeny i grafy.

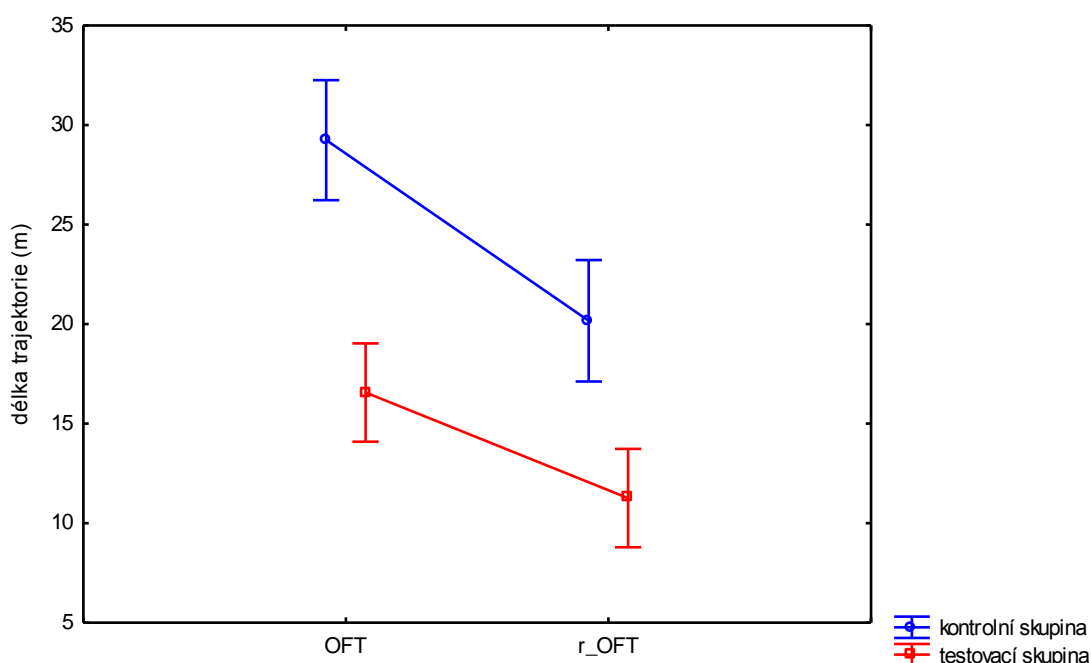
7. VÝSLEDKY

Na každém ze sledovaných zvířat bylo provedeno celkem pět OFT (časový odstup dva měsíce) a jejich pět repetice (časový odstup 24h). Celkem bylo otestováno 61 jedinců. Kontrolní skupina (n=41) byla testována pouze jednou a to v pěti měsících života.

7.1 Má předchozí zkušenost s experimentálním prostředím vliv na chování zvířat v OFT?

H_0 : Chování kontrolní a testovací skupiny hrabošů se neliší.

Zkušenost s experimentální situací měla významný vliv na míru aktivity v OFT (Nested ANOVA, $F(2,199) = 30,579$, $p = 0,0001$). Nulovou hypotézu tedy lze na 5% hladině významnosti zamítnout. Kontrolní skupina zvířat, která byla testována pouze jednou v OFT a rOFT, na nové prostředí reagovala aktivněji. Změna aktivity při opakování OFT po 24h měla u testovací a kontrolní skupiny stejný trend – **Graf 1**.

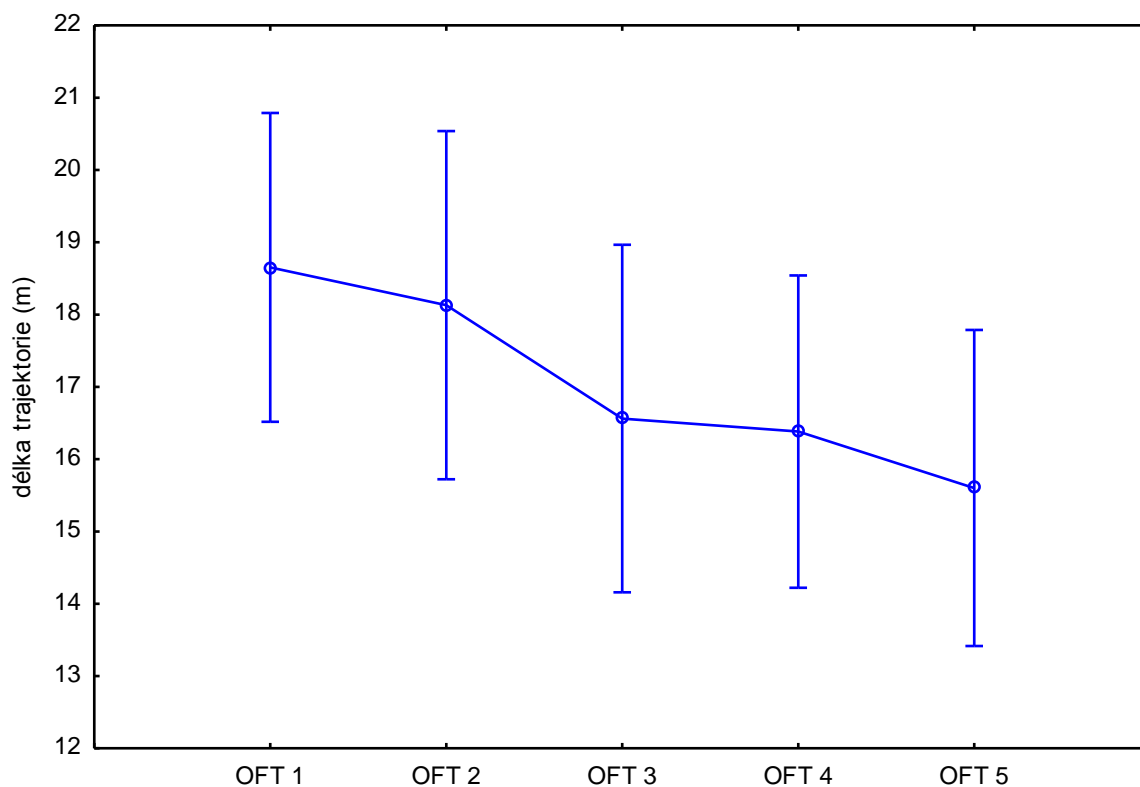


Graf 1. Kontrolní skupina reagovala oproti testovací skupině na nové prostředí aktivněji, přičemž změna aktivity mezi OFT a rOFT vykazovala u obou těchto skupin stejný trend. Nested ANOVA, $p = 0,0001$, testovací skupina ($n=61$), kontrolní skupina ($n=41$). Zobrazeny jsou průměrné hodnoty a střední chyba průměru (SE).

7.2 Dochází při opakovaném měření chování v OFT ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat?

H_0 : Při opakovaném měření chování v OFT nedochází ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat.

Ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat v průběhu opakovaného testování nedochází (Repeated Measures ANOVA, $F(4, 240) = 2,3639$, $p=0,053$). Nulovou hypotézu nelze na 5% hladině významnosti zamítnout. Byl ale zaznamenán indikativní trend poklesu aktivity v průběhu jednotlivých opakování OFT – **Graf 2**.

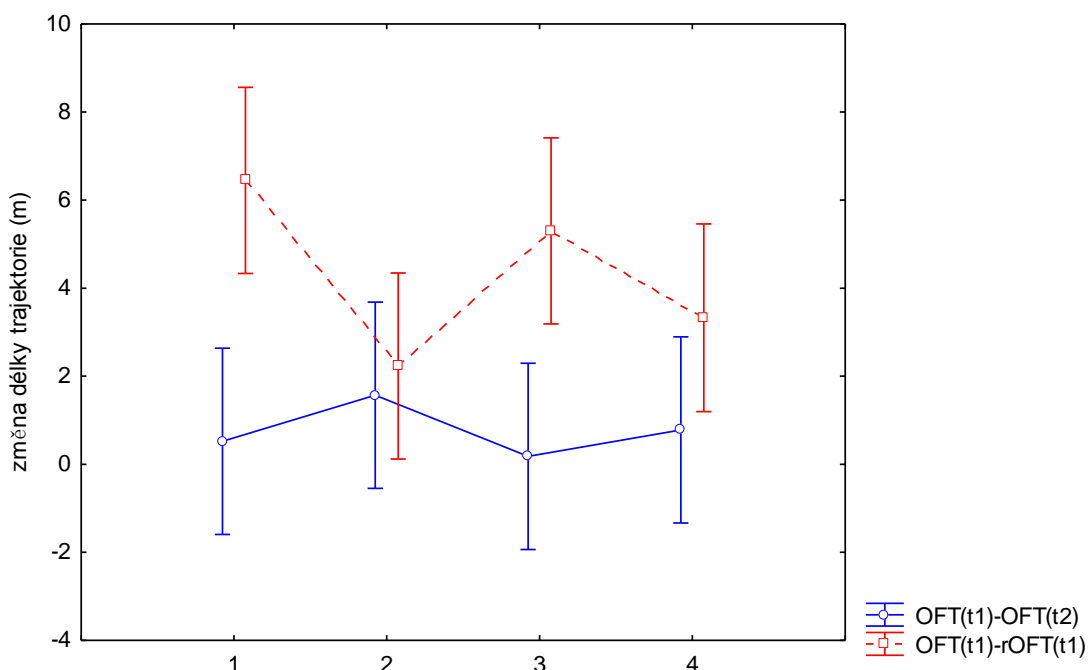


Graf 2. Při opakovaném měření chování v OFT (časový rozestup 2 měsíce) nedochází ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat. Je zde ale patrný trend poklesu aktivity. Repeated Measures ANOVA, $p = 0,053$, $n = 61$.

7.3 Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?

H_0 : Změny aktivity mezi jednotlivými opakováními OFT se neliší při použití různě dlouhých časových rozestupů.

Různě dlouhé časové rozestupy mají podobný vliv na chování zvířat (Nested ANOVA, $F(6,479) = 1,7071$, $p=0,117$). Nulovou hypotézu nelze tedy na 5% hladině významnosti zamítnout.



Graf 3. Na ose x jsou uvedena čísla intervalů změn v aktivitě: 1(OFT1-OFT2)/(OFT1-rOFT1), 2 (OFT2-OFT3)/(OFT2-rOFT2), apod. Odlišné časové intervaly (24h a dva měsíce) mají podobný vliv na aktivitu zvířat. Nested ANOVA, $p = 0,117$, $n = 61$.

7.4 Je behaviorální projev jedince v jednotlivých OFT konzistentní?

H_0 : Variabilita v behaviorálních projevech je vyšší na úrovni jedince než na úrovni skupiny.

Variabilita v behaviorálních projevech zvířat je menší na úrovni jedince, a to jak v případě dvouměsíčního (One-way ANOVA, $F(60, 244) = 5,157$, $p = 0,0001$, $ICC = 35,7\%$), tak v případě 24 hodinového rozestupu (One-way ANOVA, $F(60, 244) = 3,8260$, $p = 0,0001$, $ICC = 30,9\%$) mezi opakováními OFT. Nulovou hypotézu lze tedy na 5% hladině významnosti zamítnout.

7.5 Má pohlaví, hmotnost, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí vliv na individuální projev zvířete?

H₀: Osobnostní typ zvířete není ovlivněn: H_{0a}: jeho pohlavím, H_{0b}: jeho hmotností, H_{0c}: pohlavím jeho sourozenců, H_{0d}: počtem jeho sourozenců.

H₀: Behaviorální plasticita zvířete není ovlivněna H_{0e}: jeho pohlavím, H_{0f}: jeho hmotností, H_{0g}: pohlavím jeho sourozenců, H_{0h}: počtem jeho sourozenců.

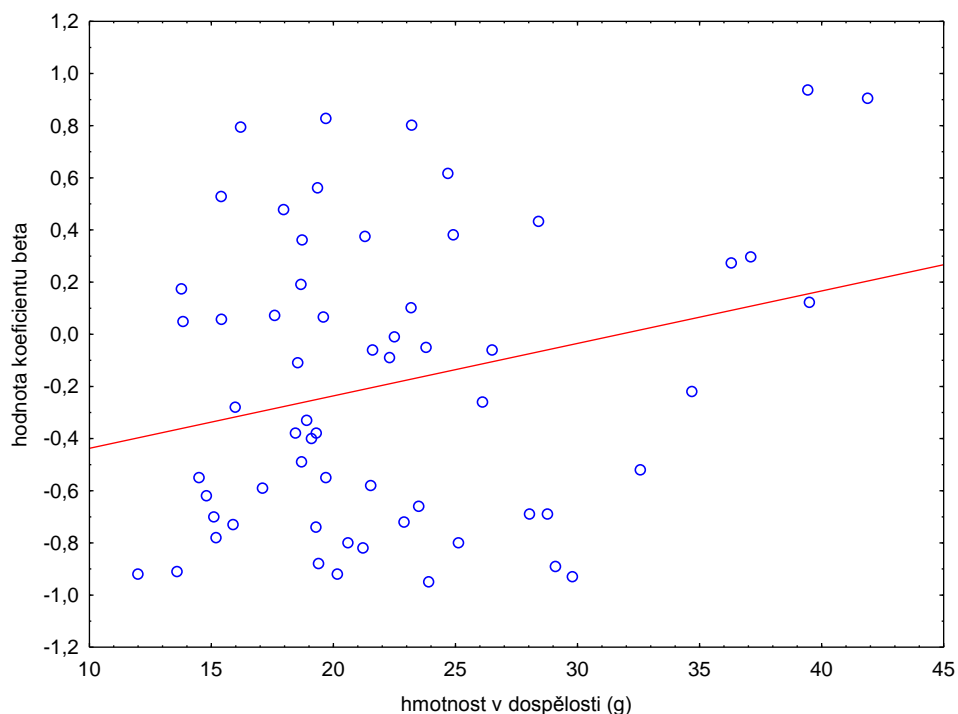
Analýze vlivu vybraných prediktorů pomocí zobecněného lineárního modelu se smíšenými efekty (GLMM) předcházelo zjištění vzájemných vztahů mezi jednotlivými proměnnými. Porodní hmotnost zvířat negativně korelovala s velikostí vrhu (Simple Regression, $p = 0,042$, Graf 7, kapitola Přílohy). Nebyl nalezen vztah mezi poporodní hmotností zvířat a hmotností naměřenou v dalších obdobích jejich života, zatímco tyto hmotnosti byly vzájemně pozitivně korelovány (Spearman's Rank Correlations, Tab. 2, kapitola Přílohy).

Do následné analýzy tak vstupovaly pevné efekty (fixed effects) - *pohlaví* (kategoriální proměnná), *sezónní kohorta* (kategoriální proměnná), *poměr pohlaví ve vrhu* (kontinuální proměnná), *velikost vrhu* (kontinuální proměnná) a *hmotnost jedince ve stáří třech měsíců – reflektující hmotnost v dospělosti* (kontinuální proměnná) a dále *identita rodiny* jako proměnná s náhodným efektem. Pomocí těchto prediktorů byla vysvětlována variabilita v komponentech BRN zvířat - interceptech a regresních koeficientech beta (stanovených zvlášť pro všechna měření - OFT1-OFT5 a zvlášť pro měření provedená po dosažení dospělosti OFT2-OFT5).

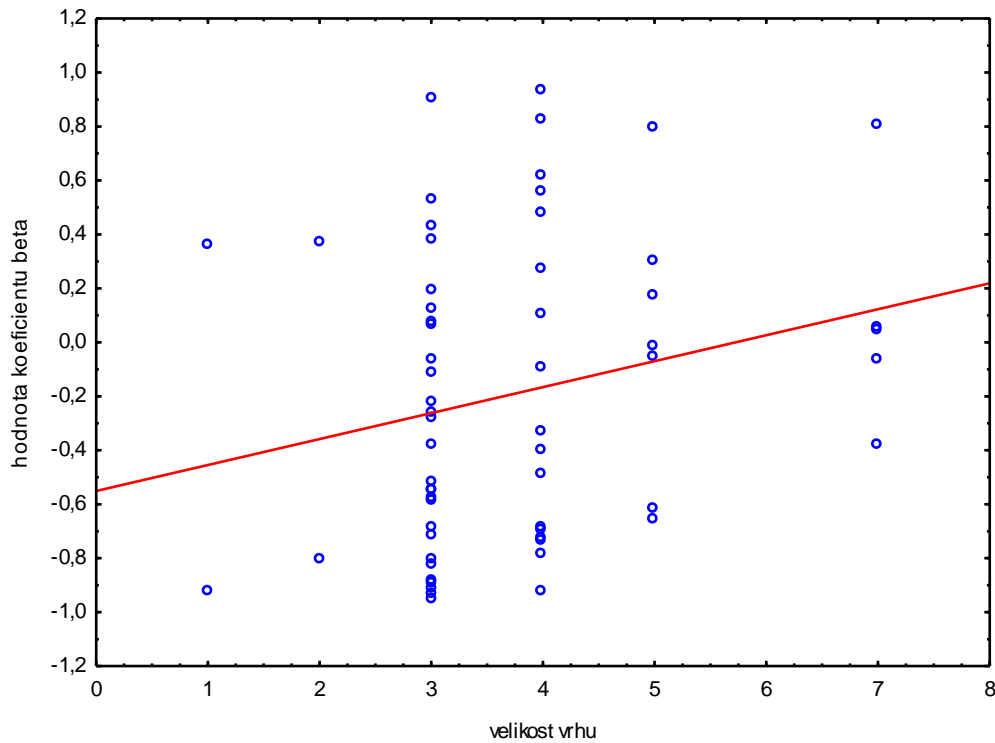
Byl zjištěn významný vliv hmotnosti zvířete ve stáří třech měsíců (Graf 4) a počtu jeho sourozenců (Graf 5) na hodnotu koeficientu beta (Tab. 1). Vliv ostatních prediktorů byl neprůkazný. Zamítnout lze tedy pouze nulové hypotézy H_{0f} a H_{0h}. Ostatní nulové hypotézy (H_{0a}, H_{0b}, H_{0c}, H_{0d}, H_{0e}, H_{0g}) zamítnout nelze.

Tab. 1. Výsledky nejlepších GLMM modelů – byl zjištěn vliv hmotnosti zvířete v dospělosti a počtu jeho sourozenců na hodnotu regresního koeficientu beta, který je vyjádřením behaviorální plasticity zvířat.

vysvětlovaná proměnná	model	d.f.	correlation	% vysvětlené variability	Chi	p
beta	hmotnost v dospělosti	5	-0.95	3.8	3.83	0.05027
beta	hmotnost v dospělosti + velikost vrhu	6		4.8	4.79	0.02853



Graf 4. Vztah mezi hmotností jedince (n=61) v dospělosti a hodnotou koeficientu beta. Jedinci s větší hmotností vykazovali větší behaviorální plasticitu a tendenci během života navyšovat aktivitu.

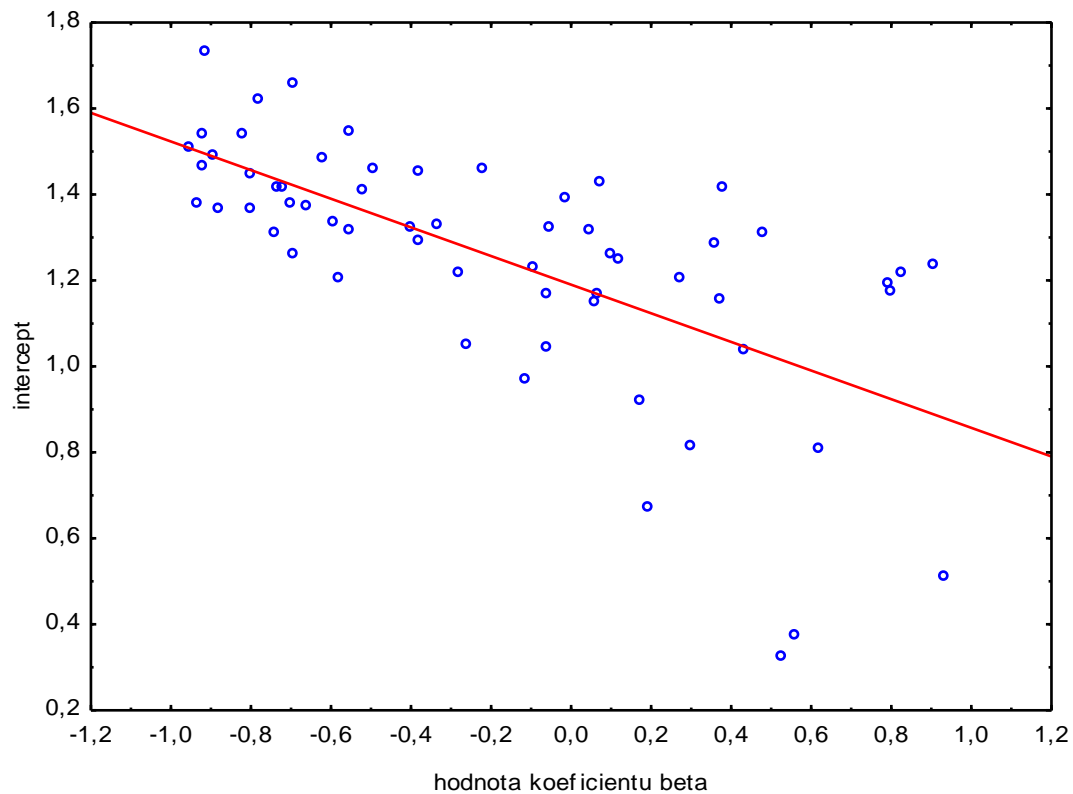


Graf 5. Vztah mezi velikostí vrhu a hodnotou koeficientu beta (n=61). Jedinci z velkých vrhů vykazovali větší behaviorální plasticitu a měli tendenci aktivitu v průběhu života zvyšovat.

7. 6 Existuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho chování?

H_0 : Neexistuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho behaviorálních projevů.

Mezi osobnostním typem zvířete (vyjádřeno y interceptem) a plasticitou jeho chování (regresní koeficient beta) byl zjištěn významný negativní vztah (Spearman's Rank Correlations, $\beta = 0,72787$, $p < 0,05$, Graf 6). Nulovou hypotézu lze tedy na 5% hladině významnosti zamítnout.



Graf 6. Mezi osobnostním typem jedince (vyjádřeno y interceptem) a jeho behaviorální plasticitou (vyjádřeno regresním koeficientem beta) existuje negativní vztah (n=61). Zvířata, která byla v novém prostředí hodně aktivní (osobnostní typ bold) měla tendence svou aktivitu v opakovaných testech snižovat, zatímco méně aktivní zvířata (osobnostní typ shy) svou aktivitu v jednotlivých OFT navyšovala.

8. DISKUZE

8.1 Chování na úrovni skupiny

8.1.1 Má předchozí zkušenost s experimentálním prostředím vliv na chování zvířat v OFT?

Poznání vývoje projevů osobnosti v průběhu života zvířete je zcela zásadní pro všechny behaviorální studie. I přes tuto skutečnost, existuje jen velmi malé množství prací (např. Groothuis & Trillmich, 2011; Stamps & Groothuis, 2010), které by se touto problematikou zabývaly. To je způsobeno především jejich metodickou náročností, a to zejména jsou-li individuální charakteristiky chování stanovovány pomocí behaviorálního testu. Tato metoda je spojena s opakovaným vystavením zvířete stejné experimentální situaci. Zaznamenané změny pak nemusí být vyvolány stárnutím jedince, ale jeho habituací či senzitivací na testovou situaci. K zásadnosti tohoto problému významně přispívá i fakt, že povaha této změny chování může záviset na osobnostním typu zvířete (Benus, 2001; Sih et al., 2004; Drent et al., 2005; Carere et al., 2005; Lantová et al., in prep.).

Pro zjištění možného vlivu opakovaných měření na změnu chování zvířat byla v této práci sestavena kontrolní skupina hrabošů. Zvířata, která jí tvořila, byla testována pouze jednou, a to v pěti měsících života, zatímco pravidelně testovaní hraboši v tomto věku prošli již třemi sériemi testů (OFT a jejich repetice). Zvířata z kontrolní skupiny vykazovala signifikantně vyšší míru aktivity, a to jak v OFT, tak i v jeho repetici. Na základě tohoto zjištění je možné se domnívat, že opakované testování má skutečně vliv na behaviorální projevy zvířat.

Nižší hladina aktivity u testovací skupiny zvířat je s největší pravděpodobností důsledkem uvykání si na experimentální situaci (Chapillon & Rouillet, 1997; Leussis & Bolivar, 2006). K podobnému závěru dospěla i studie McIlwainové a kolektivu (2001). V ní byla porovnávána úroveň aktivity v OFT u laboratorních myší, které procházely sérií testů, s jedinci bez předchozí zkušenosti. Intenzita reakce, reprezentovaná délkou ušlé trajektorie, byla i v této práci vyšší u nezkušených jedinců než u pravidelně testovaných zvířat. Snížení intenzity behaviorální odezvy tak zřejmě skutečně odráží habituaci na experimentální prostředí. Tato informace je velmi zásadní a ve své podstatě vylučuje možnost studia ontogenetických změn projevů osobnosti pomocí opakovaného umístění zvířete do stejného behaviorálního testu.

8.1.2 Dochází při opakovaném měření chování v OFT ke konzistentnímu vývoji reakcí zvířat?

V této práci bylo zjištěno, že aktivita zvířat se mezi jednotlivými opakováními OFT nelišila (viz Graf 2). Nicméně, je zde patrný trend k jejímu poklesu, a to s přibývajícím věkem zvířete a počtem provedených opakování OFT. Tento výsledek je možné vysvětlit jak již výše zmíněnou habituací, tak stářím zvířat i vzájemnou interakcí těchto dvou faktorů.

V průběhu ontogeneze dochází k významným změnám aktivity zvířete (např. Arakawa, 2005; Philpot & Wecker, 2008; Fahlström et al., 2012; Turner et al., 2012). Zatímco mladá zvířata jsou značně agilní a mají sklon více riskovat, u starších zvířat zpravidla dochází k poklesu intenzity těchto projevů (Philpot & Wecker, 2008). Pokles aktivity u starších jedinců může být způsoben nejen nižší behaviorální proaktivitou, ale také snížením jejich motorických schopností (Fahlström et al., 2012; Turner et al., 2012).

Změna aktivity zvířat v opakovaném OFT může být vyvolána také vzájemnou interakcí stáří zvířete a habituace. Je známo, že mladí jedinci se na testové podmínky téměř nehabituuji, zatímco dospělá zvířata si naopak přivykají rychle a tento trend je s přibývajícím věkem stále silnější (Leussis & Bolivar, 2006).

8.1.3 Má délka časového rozestupu mezi jednotlivými měřeními vliv na chování zvířat v OFT?

Jak již bylo řečeno výše, opakované testování zvířete je spojeno s rizikem jeho přivykání na experimentální situaci. Intenzita této změny je nepřímo úměrná délce časové prodlevy mezi jednotlivými opakováními testu (Bolivar et al., 2000; Leppänen et al., 2006; Deacon et al., 2009). Nicméně, do dnešní doby není jasné, jak velké rozestupy mezi testy je nutné zvolit, aby si zvířata testovou situaci již nepamatovala a umístění do OFT v nich skutečně vyvolávalo reakci na nový neznámý podnět. Absence tohoto velmi zásadního poznatku silně snižuje korektnost využití OFT v zoopsychologických pracích.

Autoři se s tímto problémem zpravidla vypořádávají prostřednictvím používání různě dlouhých intervalů mezi jednotlivými opakováními: např.: deset dní (Martin & Réale, 2008), dva týdny a dva měsíce (Lantová et al., in prep.) či šest měsíců (Clemens et al., 2009). V případě opakování po deseti dnech (Martin & Réale, 2008) u testovaných zvířat docházelo ke snížení jejich aktivity, což vyvolává domněnku, že jedinci si experimentální situaci stále pamatovali. V práci Lantové a kolektivu (in prep.), která byla provedena na hraboši polním, byl po dvou týdnech pozorován rapidní pokles aktivity zvířat v OFT, přičemž po delším

časovém rozestupu (dva měsíce) aktivita opět narostla. Zdá se tedy, že po dvou týdnech si hraboši experimentální prostředí testové aparatury stále pamatují a nejsou motivována k její další exploraci, zatímco po deseti týdnech dochází opět ke zvýšení aktivity.

V mé práci bylo záměrně zvoleno opakování testů ve dvou různě dlouhých časových rozestupech, a to 24 hodin a dva měsíce. I přesto, že nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl mezi změnami aktivity v důsledku různě dlouhých časových prodlev, naznačený trend je v principiální shodě se studií Lantové a kolektivu (in prep.) na stejném druhu. Při opakování OFT po 24 hodinách docházelo k většímu poklesu aktivity zvířat, než tomu bylo při rozestupu dva měsíce.

Stanovení adekvátních časových rozestupů mezi jednotlivými opakováními OFT představuje skutečně velký problém. V práci Clemense a kolektivu (2009) na svištích horských (*Marmota marmota*) bylo zjištěno, že zvířata si experimentální prostředí pamatují i po šesti měsících hibernace, což se projevilo rapidním poklesem jejich aktivity. Kontrolní skupina svišťů, která nebyla před hibernací testovaná, se oproti opakovaně testovaným zvířatům projevovala v OFT mnohem aktivněji, čímž bylo potvrzeno, že chování opakovaně testovaných zvířat je ovlivněno habituací.

Zjištění, že si hraboši pravděpodobně pamatují experimentální prostředí i po dvou měsících, je přesto překvapivé. Průměrný věk hraboše polního ve volné přírodě se pohybuje okolo pěti měsíců, dva měsíce tudíž představují značnou část jeho života. Tento výsledek lze přičíst faktu, že hraboš polní se v přirozeném prostředí pohybuje po svém domovském okrsku, který čítá u samic okolo 400 m², u samců okolo 1500 m² (Niethammer & Krapp, 1982; Mitchell-Jones et al., 1999). Tento druh se proto nutně musí vyznačovat dobrou prostorovou pamětí.

Mezi zvolenými časovými rozestupy (24h a dva měsíce) nebyly nalezeny rozdíly v chování hrabošů (viz Graf 3). Tento fakt byl zřejmě důsledkem značně různorodých reakcí na OFT na úrovni jedinců, což naznačuje přítomnost různých osobnostních typů ve sledovaném vzorku.

8. 2 Chování na úrovni jedince

8.2.1 Je behaviorální projev jedince v jednotlivých OFT konzistentní?

Konzistence behaviorálních projevů jedince je základním předpokladem rysového konceptu osobnosti (Bell, 2007; Sih et al., 2004; Uher, 2011). Lze jí zachytit pomocí opakovaných měření reakcí zvířete na stejnou testovou situaci (Bell et al., 2009; Uher, 2011). Hodnocení konzistence behaviorálních projevů jedince je pak nejčastěji prováděno na základě vnitrotřídního korelačního koeficientu (*Intra-class Correlation Coefficient, ICC*, Bell et al., 2009; Hayes & Jenkins, 1997). Jeho prostřednictvím lze porovnat variabilitu ve změnách chování na inter-individuální (změny chování celé sledované skupiny) a intra-individuální (změny chování jedince) úrovni. Pokud je zjištěna vyšší konzistence behaviorálních projevů na úrovni jedince, je sledované chování skupiny ovlivněno projevem osobnostních rysů jednotlivých zvířat.

V této práci byla zjištěna vyšší konzistence chování na úrovni jedince, použitý test tedy skutečně zachycoval projevy osobnostních rysů zvířat, což je v principiální shodě s předchozími zjištěními (Lantová et al., 2011). Hodnota opakovatelnosti behaviorálního projevu jedince byla 35,7% pro OFT (časový rozestup dva měsíce), pro repetice OFT (24 hodin) pak 30,9%. Tento výsledek lze považovat za přiměřený (např. Réale & Festa-Bianchet, 2003) a srovnatelný s prací Dingemans a kolektivu (2012b), provedené na sýkorách koňadrách či Lantové a kolektivu (in prep.) provedené také na hraboši polním. Hodnoty individuální opakovatelnosti chování se při použití různě dlouhých rozestupů skutečně mohou lišit (Sih et al., 2004; Martin & Réale, 2008; Dingemans et al., 2010; Stamps & Groothuis, 2010). Nicméně, tato skutečnost není v rozporu s konceptem osobnosti a zároveň naznačuje nutnost používání behaviorálních reakčních norem (BRN). Jak již bylo zmíněno (viz kapitola 2.1), tímto přístupem je možné zachytit nejen osobnostní typ zvířete, ale i jeho behaviorální plasticitu (Dingemans, 2009).

Získané výsledky tedy naznačují, že individuální opakovatelnost chování v OFT by mohla být vyšší při použití delších časových prodlev mezi jednotlivými opakováními. Dingemans a kolektiv (2002) na sýkorách koňadrách ale zjistili opačný stav. Zjištěno bylo, že se zvyšující se délkou intervalu mezi opakováními dochází k poklesu konzistence reakcí jedinců na nové prostředí. Autoři tento poznatek odůvodňují odlišným fyziologickým a emočním naladěním zvířete, ke kterému může docházet při delších časových intervalech.

Rozdílnost mezi výsledky výše uvedené studie a mé práce nejspíše pramení z použití velmi krátkého časového odstupu, který byl záměrně zvolen pro jednotlivé repetice OFT (24 hodin), s cílem zintenzivnit chování zvířat, které tak mohlo být ještě poznamenáno stresem způsobeným předchozím testováním. Je známo, že různé osobnostní typy na stres reagují odlišně (Koolhaas et al., 1999; Sih et al., 2004) a tato skutečnost se mohla promítnout i do výsledků této práce.

8.2.2 Má pohlaví, hmotnost, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí vliv na individuální projev zvířete?

8.2.2.1 Vliv pohlaví

Pohlavně podmíněné rozdíly v chování byly nalezeny již v celé řadě prací (např. Hall, 1934; Dingemanse et al., 2003; Leppänen et al., 2006; Alstott & Timberlake, 2009; Harris et al., 2010). Výsledky z nich vyplývající jsou poměrně nejednotné. V některých studiích se samice projevují jako bojácnější a emočně méně stabilní (Hall, 1934; Leppänen et al., 2006; Harris et al., 2010), zatímco jiné práce dokládají zcela opačná zjištění (Dingemanse et al., 2003; Alstott & Timberlake, 2009).

Předpoklad přítomnosti pohlavně podmíněných rozdílů v chování vychází z biologie sledovaného druhu. Zatímco samice často zůstávají v matčině domovském okrsku, samci po dosažení pohlavní dospělosti dispergují na velké vzdálenosti a hledají říjné samice (Borkowska & Ratkiewicz, 2010). Bylo tedy možné očekávat, že samci se budou v OFT projevovat aktivněji než samice. Nicméně, nebyly nalezeny žádné pohlavně podmíněné rozdíly a to v žádné z komponent BRN. Tento výsledek je ve shodě s výsledky práce provedené na stejném druhu (Šichová, 2008, bakalářská práce). Podobná absence mezipohlavních rozdílů byla zjištěna i v práci Dingemanse a kolektivu (2002) na sýkorách koňadrách. Samci si vytvářejí a obhajují teritoria, zatímco samice žádná nemají. I přesto, že zde mohl být předpoklad rozdílů v exploračním chování, samci a samice se od sebe nelišili. Rozdíly v exploračním chování mezi pohlavími nebyly nalezeny ani v případě zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*, Schuett & Dall, 2009).

Absence pohlavně podmíněných rozdílů v chování by mohla pramenit jak z nevyrovnaného poměru pohlaví ve studovaném vzorku, tak i z chovného uspořádání zvířat. Hraboši byli drženi ve standardních chovných boxech, stejné velikosti pro samce i samice. Ve volné přírodě se samci pohybují na mnohem větším území než samice. Fakt, že zvířata

(zejména samci) měla oproti podmínkám v přírodě pouze omezený prostor k pohybu, by také mohl být dalším možným důvodem pro nenalezení rozdílů v aktivitě mezi pohlavími.

Další možnou příčinou by mohla být i skutečnost, že zvířata byla po odstavu držena individuálně a nebylo jim umožněno páření. Tímto způsobem mohlo docházet k potlačení plného projevu mezipohlavních rozdílů v chování (Arteaga-Silva et al., 2007).

8.2.2.2 Vliv příslušnosti k sezónní kohortě

Hrafoši polní tvoří ve volné přírodě dvě sezónní kohorty – jarní a podzimní (Moravec, 1985; Schwarz et al., 1964; Tkadlec & Zejda, 1998). Pro zvířata z jarní kohorty je typický rapidní růst, brzký nástup pohlavní aktivity a krátký životní cyklus. Oproti tomu kohorta podzimní svůj vývoj pozastavuje a pohlavní dospělosti dosahuje až po přezimování (Moravec, 1985; Tkadlec & Zejda, 1998). Vzhledem k odlišnosti zmíněných životních strategií by bylo možné očekávat i přítomnost rozdílů v chování, která však nebyla v této práci potvrzena. Příslušnost k sezónní kohortě neměla vliv na žádnou z komponent BRN. Tento výsledek lze vysvětlit jak tvrzením, že i v rámci jednotlivých kohort existuje značná inter-individuální variabilita, tak se může jednat o důsledek držení zvířat v laboratorních podmínkách.

V experimentálních chovech, kde byli hraboši umístěni, byl nastaven konstantní světelný režim L:D 12:12 a všem zvířatům bylo podáváno stejné množství a druh potravy. Tímto způsobem tak mohlo dojít k potlačení vnímání sezonality, které je u zvířat spouštěno právě změnou světelných podmínek a potravní nabídky (Zhu et al., 2012). Délka dne a noci, která byla nastavena v laboratorních chovech, odpovídala spíše světelným podmínkám panujícím na začátku reprodukční sezóny, což mohlo vést k potlačení rozvoje podzimní kohorty zvířat (Nelson et al., 1997; Meyer et al., 2006; Zhu et al., 2012). Tvrzení, že tvorba kohort je tudíž ovlivněna spíše než geneticky působením vnějšího prostředí, se z evolučního hlediska zdá jako velmi pravděpodobné. Nicméně, jeho ověření by samozřejmě obnášelo provedení samostatné studie.

8.2.2.3 Vliv hmotnosti

Velikost zvířete může souviset s jeho chováním. Zvířata, která jsou ve srovnání s ostatními jedinci větší, se zpravidla projevují jako aktivnější, agresivnější a vykazují i větší ochotu riskovat (Koivula et al., 1995; Krause et al., 1998; Dowling & Godin 2002; Martín & López 2003; Biro & Stamps, 2008; Brown et al., 2007; Stamps, 2007). Tyto behaviorální rozdíly souvisí, mimo jiné, s různou intenzitou metabolismu, která je přímo úměrná velikosti zvířete (Martín & López, 2003; Careau et al. 2008).

I v této práci byly nalezeny rozdíly v chování podmíněné různou velikostí zvířat, které jsou v principiální shodě s výše citovanými studiemi. Byl zjištěn vztah mezi behaviorální plasticitou jedince a jeho hmotností v dospělosti. Větší jedinci vykazovali tendence zvyšovat svou aktivitu v jednotlivých opakováních OFT, zatímco u menších zvířat docházelo k jejímu poklesu. Podobné výsledky přináší i studie Wirth-Dzieciolowské a kolektivu (2005) na laboratorních myších. Myši s vyšší hmotností byly při testování v OFT aktivnější než myši s nižší hmotností. Vyšší míru aktivity si těžší jedinci udrželi v průběhu celého testování.

V předkládané práci byly s největší pravděpodobností zachyceny změny chování podmíněné uvykáním na testovou situaci (viz Graf 3, kapitola Výsledky). Zdá se tedy, že hmotnost jedince reflektuje také jeho emoční stabilitu – větší jedinci mají tendenci se na experimentální prostředí habituovat a umístění do něj v nich vyvolává jen velmi malý stres, zatímco u menších zvířat dochází spíše k senzitivaci projevující se postupným snižováním aktivity v důsledku působení stresu (Archer, 1973). Toto tvrzení je ve shodě se zjištěními učiněnými na volně žijících zvířatech – velcí jedinci jsou při vyhledávání potravy ochotni více riskovat a obecně se jeví jako odvážnější (Kurvers et al., 2012), což úzce souvisí s vyšší intenzitou metabolismu a nutností příjmu většího množství potravy (Brett & Groves, 1979; Bergvall et al., 2011; Réale et al., 2000).

8.2.2.4 Vliv poměru pohlaví

Pohlaví sourozenců nemělo v této studii žádný vliv na osobnostní typ jedince, ani jeho behaviorální plasticitu. Toto zjištění se neshoduje s výsledky ostatních prací, dokládajících vliv pohlaví sourozenců na fyziologické parametry jedinců a jejich behaviorální projev (např. vom Saal et al., 1999; Clark et al., 1998; Vandenberg, 2004; Monclús & Blumstein, 2012). Tento proces může probíhat jak v prenatální (vzájemné hormonální ovlivnění jednotlivých zárodků v děloze, vom Saal et al., 1999), tak

v postnatální (Gracceva, 2011) fázi ontogeneze. Samice z vrhů, jejichž poměr pohlaví je nakloneň ve prospěch samců, by se v OFT měly projevovat proaktivněji, tj. jejich aktivita by měla být vyšší (vom Saal et al., 1999; Gandelman et al., 1977; Moclús & Blumstein, 2012). Naopak samci, kteří mají velký počet sester by měli reagovat spíše reaktivně, tj. jejich aktivita by měla být oproti ostatním samcům nižší (Meisel & Ward, 1981; vom Saal et al., 1999; Ryan & Vandenberg, 2002).

Výsledky mé práce nepřinášejí podobná zjištění. Pohlaví sourozenců nemělo vliv ani na osobnostní typ zvířete, ani na jeho behaviorální plasticitu. Naproti tomu, v práci Šíchové (2010, diplomová práce) na stejném druhu tyto rozdíly nalezeny byly. Jedinci pocházející z vrhů tvořených převážně samci, se v OFT projevovali jako proaktivnější (tj. jejich aktivita byla vyšší). Je možné, že nesrovnalost výsledků mé a této práce pramení z menší variability v poměru pohlaví v mnou sledovaných vrzích. Pro komplexnější poznání možného vlivu poměru pohlaví na jednotlivé komponenty BRN by tak bylo vhodné provést spíše samostatnou studii s vyšším zastoupením vrhů s výrazně odlišnými poměry pohlaví.

8.2.2.5 Vliv počtu sourozenců

V předchozích studiích bylo zjištěno, že sociální prostředí, které na jedince působí během raných fází ontogeneze, může do značné míry utvářet jeho behaviorální vlastnosti (např. Dimitsantos et al., 2007). Jedním z nejdůležitějších faktorů, jejichž působení se může do povahy chování zvířete promítnout, je velikost vrhu, respektive počet jeho sourozenců (Rödel et al., 2008a,b; Eccard & Rödel, 2011; Hudson et al., 2011). Ovlivnění behaviorálního profilu jedince tak může být uskutečňováno jak intenzitou mateřské péče, která je nepřímo úměrná počtu mláďat (např. Champagne et al., 2003; Gyekis et al., 2011), tak vzájemnými interakcemi mezi jedinci, jejichž intenzita se s počtem sourozenců zvyšuje (např. Drummond et al., 1999; Hudson et al., 2011; Rödel et al., 2008b).

V této práci byl zjištěn vliv počtu sourozenců na behaviorální plasticitu jedince. Zvířata z větších vrhů měla tendence zvyšovat svou aktivitu v průběhu jednotlivých opakování. Tento poznatek je možné propojit s dalšími výsledky této práce. Bylo zjištěno, že mláďata z větších vrhů se oproti zvířatům z málo početných vrhů rodí menší. Také bylo prokázáno, že hmotnost zvířete v dospělosti nezávisí na jeho poporodní hmotnosti (měřeno druhý den po narození). Toto zjištění by mohlo souviset se skutečností, že zvířata byla po odstavu držena jednotlivě, a to v podmínkách nabízejících volný přístup k potravě. Jedinci z početnějších vrhů tak mohli postupně „dohánět“ své hmotnostní deficity, což mohlo být

propojeno i se změnou behaviorálního projevu zvířete ve směru aktivnějšího vztahu k okolí (viz kapitola 9.2.2.3, Vliv hmotnosti).

Co se týká osobnostního typu zvířete, mezi jedinci z různě početných vrhů nebyly nalezeny žádné rozdíly. Toto zjištění se neshoduje s výsledky předchozích prací provedených na stejném druhu. Studie Lantové a kolektivu (2011) a Šíchové (2010, diplomová práce) dokládají pozitivní vztah mezi počtem sourozenců, explorační aktivitou a emocionální stabilitou zvířete stanovených pomocí OFT. Jedinci, kteří pocházeli z větších vrhů, projevovali menší míru úzkosti, rychleji vstupovali do nového prostředí a zároveň ho aktivněji prozkoumávali. Skutečnost, že v mé práci tyto rozdíly nalezeny nebyly, může primárně pramenit z rozdílného chovného uspořádání. V prvně jmenované práci (Lantová et al., 2011) byla zvířata držena v rodinných skupinách spolu s rodiči a staršími sestrami, ve studii Šíchové (2010, diplomová práce), byli sledovaní jedinci po odstavu chováni v sourozeneckých skupinách, zatímco v mé práci byla zvířata po odstavu držena samostatně. Lze se tedy domnívat, že ovlivnění behaviorálního projevu zvířat probíhá zejména prostřednictvím vzájemných interakcí s jedinci, kteří zvíře obklopují, a jejich působení může být načasováno i do pozdějších fází ontogeneze. Tento výsledek lze považovat za velice zajímavý a podporující zjištění dalších studií (např. Dimitsantos et al., 2007), že ovlivnění chování jedince počtem jeho sourozenců je uskutečněno zejména jejich vzájemnými interakcemi a nikoliv intenzitou mateřské péče.

8.2.3 Existuje vztah mezi osobnostním typem zvířete a plasticitou jeho chování?

V této studii byl nalezen vztah mezi osobnostním typem zvířete a jeho behaviorální plasticitou. Toto zjištění lze pokládat za jeden z nejpodstatnějších výsledků celé práce. Koncept BRN představuje zcela nový myšlenkový a metodický posun v hodnocení vnitrodruhové variability v chování, především v možnosti uchopení její dynamické složky. Právě absence poznatků o možném vývoji behaviorálního projevu jedince byla až dosud největší slabinou rysového konceptu osobnosti (Ensminger & Westneat, 2012). Už samotná skutečnost, že má práce dokládá přítomnost inter-individuální variability v jednotlivých komponentách BRN (osobnostního typu zvířete a jeho behaviorální plasticity) je velice zásadním zjištěním.

Jak již bylo řečeno, tato studie dokládá negativní vztah mezi osobnostním typem zvířete a jeho behaviorální plasticitou (viz Graf 6). Osobnostní typ byl kvantifikován pomocí

hodnoty interceptu regresní přímky, jehož hodnota byla přímo úměrná aktivitě zvířete v jednotlivých testech. Behaviorální plasticita byla vyjádřena pomocí regresního koeficientu beta, který určuje sklon regresní přímky. Jedinci, kteří se svým projevem blížili osobnostnímu typu „bold“ (hodně aktivní zvířata), měli tendence svou aktivitu v průběhu opakovaných testování snižovat, zatímco jedinci „shy“ (málo aktivní zvířata) svou aktivitu postupně zvyšovali. Tento výsledek je v principiální shodě jak s prací provedené na stejném druhu (Lantová et al., in prep.), tak ostatními pracemi sledujícími vnitrodruhovou variabilitu v chování v OFT (přehled v Leussis & Bolivar, 2006).

Povaha mnou nalezeného vztahu mezi osobnostním typem zvířete a jeho behaviorální plasticitou odpovídá jedné z možných situací (viz Obr. 1, možnost (d), kapitola 2.1) navržených v teoretické práci Dingemanseho a kolektivu (2009). Z evolučního hlediska existence takového vztahu naznačuje vzájemné provázání jednotlivých komponent BRN i na genetické úrovni (Dingemanse, 2009; Kralj-Fišer & Schneider, 2012; Ensminger & Westneat, 2012; Carter et al., 2012a; Dingemanse et al., 2012a).

Nalezený vztah mezi komponentami BRN také představuje možné riziko při nezohlednění behaviorální plasticity do osobnostních studií. Jak již bylo řečeno, chování zvířat se v různých kontextech může měnit, a to v závislosti na jejich osobnostním typu. Tímto kontextem můžou být nejen opakovaná měření, ale také gradient prostředí (např. různá intenzita predačního tlaku), různá vnitřní vyladění zvířete či různé faktory sociálního prostředí (např. zastoupení dominantní jedinců ve skupině). Problém tak nastane, pokud bude chování zvířete měřeno pouze jednou, a to v různých kontextech, jejichž povaha však nebude zohledněna (což je zejména v terénních pracích velmi pravděpodobné). Naměřené hodnoty chování jedince mohou být pod- či nadhodnoceny, což může vést ke zkreslení výsledků mnoha behaviorálních studií.

9. Závěr

Cílem této práce bylo sledovat individuální vývoj chování hraboše polního v Open Field testu v průběhu života. Tento vývoj byl zachycen pomocí nového přístupu tzv. behaviorálních reakčních norem, které umožňují současné studium osobnostního typu a behaviorální plasticity. Bylo zjišťováno, jaký vliv na osobnostní typ a behaviorální plasticitu jedince mají hmotnost, pohlaví, příslušnost k sezónní kohortě a vybrané faktory sociálního prostředí (počet sourozenců a poměr pohlaví ve vrhu). Nebyl nalezen rozdíl mezi krátkým a dlouhým časovým rozestupem mezi jednotlivými opakováními testů. Srovnáním s kontrolní skupinou bylo zjištěno, že i při použití dlouhých časových rozestupů mezi testy dochází k habituaci na testové prostředí, která v podstatě vylučuje využívání jednoho osobnostního testu ve studiích vývoje chování. Dále byl odhalen vliv hmotnosti jedince a velikost vrhu, ze kterého pocházel, na jeho behaviorální plasticitu. Větší jedinci vykazovali tendence zvyšovat svou aktivitu v jednotlivých opakováních OFT, zatímco u menších zvířat docházelo k jejímu poklesu. Zvířata z větších vrhů měla tendence zvyšovat svou aktivitu v průběhu jednotlivých opakování. Naopak nebyl nalezen vztah mezi behaviorální plasticitou a pohlavím jedince, příslušností k sezónní kohortě a poměrem pohlaví ve vrhu. Na osobnostní typ zvířete neměla vliv žádná z charakteristik, ale byl nalezen negativní vztah mezi osobnostním typem a behaviorální plasticitou. Toto zjištění lze považovat za jeden z nejpodstatnějších výsledků celé práce,

10.Literatura

- Alstot, J., Timberlake, W. (2009). Effects of rat sex differences and lighting on locomotor exploration of a circular open field with free-standing central corners and without peripheral walls. *Behavioural Brain Research* (196), 214–219
- Arakawa, H. (2005). Age dependent effects of space limitation and social tension on open-field behavior in male rats. *Physiology & Behavior* (84), 429–436.
- Archer, J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behaviour*, 21(2), 205–235.
- Argente, M. J., Santacreu, M. A., Climent, A., Blasco, A., Valencia, D., Ciencia, D. De, & Valencia, A. (2003). Relationships between uterine and fetal traits in rabbits selected on uterine capacity. *Journal of Animal Science*, (81), 1265–1273.
- Arteaga-Silva M., Rodríguez-Dorantes M., Baig S., Morales-Montor J.(2007). Effects of castration and hormone replacement on male sexual behavior and pattern of expression in the brain of sex-steroid receptors in BALB/c AnN mice. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* (147), 607–615
- Bautista, A., García-Torres, E., Martínez-Gómez, M., & Hudson, R. (2007). Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(3), 331–339.
- Bautista, A., Mendoza-Degante, M., Coureaud, G., Martínez-Gómez, M., & Hudson, R. (2005). Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Animal Behaviour*, 70(5), 1011–1021.
- Bell, A. M. (2007). Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 274(1611), 755–761.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771–783.
- Benus, R. F. (2001). Coping in female mice from lines bidirectionally selected for male aggression. *Behaviour* (138), 997–1008.
- Benus, R. F., Koolhaas, J. M. & van Oortmensen, G. A. (1989). Behavioral strategies of aggressive and nonaggressive male-mice in active shock avoidance. *Behavioral Processes* (20), 1–12.
- Betini, G. S., & Norris, D. R. (2012). The relationship between personality and plasticity in tree swallow aggression and the consequences for reproductive success. *Animal Behaviour*, 83(1), 137–143.
- Bergvall, U.A., Schäpers, A., Kjellander, P., Weiss, A. (2011). Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama*. *Anim Behav.*(81),101–112.

- Biro, P. A., Dingenmanse, N. J. (2008). Sampling bias resulting from animal personality. *Trends in Ecology and Evolution* 24 (2):66-7
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(7), 361-368.
- Blakley, G., & Pohorecky, L. a. (2006). Psychosocial stress alters ethanol's effect on open field behaviors. *Pharmacology, Biochemistry, and Behavior*, 84(1), 51–61.
- Blanchard, R. J., Flannelly, K. J., & Blanchard, D. C. (1986). Defense behaviors of laboratory and wild *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology* (100), 101-107.
- Boake, Ch. R. B. (1989). Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*(3), 173-182.
- Bolivar, V. J., Caldarone, B. J., Reilly, & Flaherty, L. (2000). Habituation of activity in an open field: A survey of inbred strains and F1 hybrids. *Behavior Genetics*, 30(4), 285–293.
- Boon, A. K., Réale, D., & Boutin, S. (2008). Personality , habitat use , and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos* (117), 1321-1328.
- Borkowska, A. & Ratkiewicz, M. (2010). Promiscuity, male reproductive success and mate relatedness in a natural population of the common vole. *Journal of Zoology*, 280(2), 195–201.
- Boyce, Ch. C. K. & Boyce, J. L. III (1988a). Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *Journal of Animal Ecology* (57), 711-722.
- Boyce, Ch. C. K. & Boyce, J. L. III (1988b). Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *Journal of Animal Ecology* (57), 723-736.
- Boyce, Ch. C. K. & Boyce, J. L. III (1988c). Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *Journal of Animal Ecology* (57), 737-754.
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., & Chapuis, J.-L. (2010). Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *The Journal of Animal Ecology*, 79(3), 538–547.
- Brett, J. R. and Groves, T. D. D. (1979). Physiological energetic. *Fish physiology*. Academic Press, pp. 279 – 352.
- Brown, C., Jones, F., & Braithwaite, V. A. (2007). Correlation between boldness and body mass in natural populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Journal of Fish Biology*, (71), 1590-1601.

- Buhot, M. C., Dubayle, D., Malleret, G., Javerzat, S., & Segu, L. (2001). Exploration, anxiety, and spatial memory in transgenic anophthalmic mice. *Behavioral Neuroscience*, *115*(2), 455–467.
- Caldji, C., Tannenbaum, B., Sharma, S., Francis, D., Plotsky, P. M., & Meaney, M. J. (1998). Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of fearfulness in the rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* *95*(9), 5335-5340.
- Capitanio, J. P. (1999). Personality dimensions in adult male rhesus macaques: prediction of behaviors across time and situation. *American Journal of Primatology*, *47*(4), 299–320.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., Réale, D.(2008). *Oikos* (*117*) 641 – 653
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. G. (2005). Personalities in great tits, *Parus major*: Stability and consistency. *Animal Behaviour* (*70*), 795-805.
- Carere, C., & Locurto, C. (2011). Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, *57*(4), 491–498.
- Carere, C., & Van Oers, K. (2004). Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior*, *82*(5), 905–912.
- Carter, A., Goldizen, A., & Heinsohn, R.(2012a). Personality and plasticity: temporal behavioural reaction norms in a lizard, the Namibian rock agama. *Animal Behaviour* (*84*) 471:477
- Carter, A. J., Marshall, H. H., Heinsohn, R., & Cowlshaw, G. (2012b). How not to measure boldness: novel object and antipredator responses are not the same in wild baboons. *Animal Behaviour*, *84*(3), 603–609.
- Champagne, F., Francis, D. D., Mar, A., & Meaney, M. J. (2003). Variations in maternal care in the rat as a mediating influence for the effects of environment on development. *Physiology & Behavior*, *79*(3), 359–371.
- Chapillon, P., & Roullet, P. (1997). Habituation and memorization of spatial object's configurations in mice from weaning to adulthood. *Behavioural Processes*, (*39*), 249-256.
- Clark, M. M., Vonk, J. M., & Galef, B. G. (1998). Intrauterine position, parenting, and nest-site attachment in male Mongolian gerbils. *Developmental Psychobiology* *32*(3), 177-181.
- Clemens, L. E., Heldmaier, G., & Exner, C. (2009). Keep cool: memory is retained during hibernation in Alpine marmots. *Physiology & Behavior*, *98*(1-2), 78–84.
- Coan, P. M., Angiolini, E., Sandovici, I., Burton, G. J., Constância, M., & Fowden, a L. (2008). Adaptations in placental nutrient transfer capacity to meet fetal growth demands depend on placental size in mice. *The Journal of Physiology*, *586*(18), 4567–4576.

- Coleman, K., & Wilson, D. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56(4), 927–936.
- Deacon, R. M. J., Koros, E., Bornemann, K. D., & Rawlins, J. N. P. (2009). Aged Tg2576 mice are impaired on social memory and open field habituation tests. *Behavioural Brain Research* (197), 466-468.
- Dimitsantos, E., Escorihuela, R. M., Fuentes, S., Armario & Nadal, R. (2007). Litter size affects emotionality in adult male rats. *Physiology & Behavior*, 92(4), 708–716.
- Dingemanse, N. J., Barber, I., Wright, J. & Brommer, J. E. (2012a). Quantitative genetics of behavioural reaction norms: genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations. *J. Evol. Biol.* (25) 485–496
- Dingemanse, N. J., Bouwman, K. M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S. C., Matthysen, E. & Quinn, J. L. (2012b). Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* (81), 116–126
- Dingemanse, N. J., Both, Ch., Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* 64, 929-938.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81–89.
- Dingemanse, N. J., Van der Plas, F., Wright, J., Réale, D., Schrama, M., Roff, D., Van der Zee, E. & Barber, I. (2009). Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(1660), 1285–1293.
- Dobly, A. (2008). Breeding suppression between two unrelated and initially unfamiliar females occurs with or without social tolerance in common voles (*Microtus arvalis*). *Journal of Ethology*, 27(3), 299–306.
- Dowling, L. M. & Godin, J.-G. J. (2002). Refuge use in a killifish: influence of body size and nutritional state. – *Can. J. Zool.* (80) 782 – 788.
- Drent, P., Carere, C., Groothuis, T., & Koolhaas, J. (2005). Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition. *Behaviour*, 142(9), 1329–1355.
- Drent, P. J., Van Oers, K., & Van Noordwijk, A. J. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 270(1510), 45–51.
- Drummond, H., Vázquez, E., Sánchez-Colón, S., Matínez-Gómez & Hudson, R. (2000). Competition for Milk in the Domestic Rabbit: Survivors Benefit from Littermate Deaths. *Ethology* (106), 511-526.

- Dzieweczynski, T. L., & Crovo, J. (2011). Shyness and boldness differences across contexts in juvenile three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* from an anadromous population. *Journal of Fish Biology*, 79(3), 776–788.
- Eccard, J. a, & Rödel, H. G. (2011). Optimizing temperament through litter size in short-lived, iteroparous mammals in seasonal environments. *Developmental Psychobiology*, 53(6), 585–591.
- English, S., Nakagawa, S., & Clutton-Brock, T. H. (2010). Consistent individual differences in cooperative behaviour in meerkats (*Suricata suricatta*). *Journal of Evolutionary Biology*, 23(8), 1597–1604.
- Ensminger, A. L. & Westneat, D. F.(2012). Individual and sex differences in habituation and neophobia in house sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology* (118) 1085–1095
- Even, M.D., Dhar, M.G. & vom Saal, F.S. (1992) Transport of steroids between fetuses via amniotic fluid in relation to the intrauterine position phenomenon in rats. *Journal of Reproduction and Fertility*, (96), 709–716.
- Fahlström, A., Zeberg, H., & Ulfhake, B. (2012). Changes in behaviors of male C57BL/6J mice accross adult life span and effects of dietary restriction. *Age* (34), 1435-1452.
- Feaver, J. (1986). A metod for rating the individual distinktiveness of domestic cats. *Animal Behaviour* (34): 1016-1025
- Fowden, L., Sferruzzi-Perri, a N., Coan, P. M., Constancia, M., & Burton, G. J. (2009). Placental efficiency and adaptation: endocrine regulation. *The Journal of Physiology*, 587(14), 3459–372.
- Foxcroft, G. R., Dixon, W. T., Novak, S., Putman, C. T., Town, S. C., & Vinsky, M. D. A. (2006). The biological basis for prenatal programming of postnatal performance in pigs. *Journal of Animal Science*,(84), 105-112.
- Gandelman, R, vom Saal, F. S., & Reinish, J. M. (1977). Contiguity to male foetuses affects morphology and behaviour of female mice. *Nature* (266), 722-724.
- Goddard, M., Zheng, Y., Darlington, C. L., & Smith, P. F. (2008). Locomotor and exploratory behavior in the rat following bilateral vestibular deafferentation. *Behavioral Neuroscience*, 122(2), 448–459.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127(1), 45-86.
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality dimension in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*(8), 69-75.
- Gracceva, G., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. G. (2011). Does the early social environment affect structure and consistency of personality in wild-type male's rat? *Developmental Psychobiology*, 53(6), 614–623.

- Groothuis, T. G. G., & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(1), 137–150.
- Groothuis, T. G. G., & Trillmich, F. (2011). Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny. *Developmental Psychobiology*, 53(6), 641–655.
- Gyekis, J., Blizard, D., Stout, J. T., Vandenberg, D. J., McClearn, G. E., & Hager, R. (2011). Genetic and Maternal Effects on Offspring Mortality in Mice. *Evolutionary Biology*, 38(4), 434–440.
- Haba, R., Shintani, N., Onaka, Y., Wang, H., Takenaga, R., Hayata, A., Baba, A. (2012). Lipopolysaccharide affects exploratory behaviors toward novel objects by impairing cognition and/or motivation in mice: Possible role of activation of the central amygdala. *Behavioural Brain Research*, 228(2), 423–431.
- Hall, C. S. (1934). Emotional behavior in rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology* (22), 385-403.
- Hayes, J. P., & Jenkins, S. H. (1997). Individual Variation in Mammals. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 274-293.
- Heschl, A., & Burkart, J. (2006). A new mark test for mirror self-recognition in non-human primates. *Primates; Journal of Primatology*, 47(3), 187–198.
- Heyser, C. J., & Chemero, A. (2012). Novel object exploration in mice: not all objects are created equal. *Behavioural processes*, 89(3), 232–238.
- Hudson, R., Bautista, A., Reyes-Meza, V., Montor, J. M., & Rödel, H. G. (2011). The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Developmental Psychobiology*, 53(6), 564–574.
- Hudson, R., Raihani, G., González, D., Bautista, A., & Distel, H. (2009). Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality. *Developmental Psychobiology*, 51(4), 322–332.
- 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.
- Jones, R. B., Mills, A. D., & Faure, J. - M. (1991). Genetic and experimental manipulation of fear-related behavior in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of comparative psychology* (105)15-24.
- Kanda, L. L., Louon, L., & Straley, K. (2012). Stability in Activity and Boldness Across Time and Context in Captive Siberian Dwarf Hamsters. *Ethology*, 118(6), 518–533.

- Koivula K., Rytönen S. & Orell M. (1995). Hunger-dependency of hiding behaviour after a predator attack in dominant and subordinate willow tits. – *Ardea* (83), 397 – 404.
- 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(7), 925–935.
- Korpela, K. (2011). Sex influences rat personality more than geographical origin. *Applied Animal Behaviour Science*, 133(1-2), 95–100.
- Kralj-Fišer, S., Schneider, J. M. (2012). Individual behavioural consistency and plasticity in an urban spider. *Animal Behaviour* (84) 197:204
- Krause, J., Loader, S. P., McDermott, J., & Ruxton, G. D. (1998). Refuge use by fish as a function of body length-related metabolic expenditure and predation risks. *Proc. R. Soc. Lond. B* (265) 2373 – 2379.
- Kurvers, R. H. J. M., Nolet, B. A., Prins, H. H. T., Ydenberg, R. C., & van Oers K. (2012). Boldness affects foraging decisions in barnacle geese: an experimental approach. *Behavioral Ecology*. 10.1093/beheco/ars091
- Lamberty, Y. (1998). The mirror chamber test for testing anxiolytics: is there a mirror-induced stimulation? *Physiology & Behavior*, 64(5), 703–705.
- Lantová, P., Šichová, K., Sedláček, F., & Lanta, V. (2011). Determining Behavioural Syndromes in Voles - The Effects of Social Environment. *Ethology*, 117(2), 124–132.
- Lantová, P., Šmilauer, P., & Mappes, T. (in prep.). Personalities show contradictory patterns in stability and consistency of behaviour.
- Laviola, G. & Alleva, E. (1995). Sibling effects on the behavior of infant mouse litters (*Mus domesticus*). *Journal of Comparative Psychology* 109(1), 68-75.
- Leppänen, P. K., Ravaja, N., & Ewalds-Kvist, S. B. M. (2006). Twenty-three generations of mice bidirectionally selected for open-field thigmotaxis: selection response and repeated exposure to the open field. *Behavioural Processes*, 72(1), 23–31.
- Leussis, M. P., & Bolivar, V. J. (2006). Habituation in rodents: a review of behavior, neurobiology, and genetics. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30(7), 1045–1064.
- MacDonald, W. B. (1983). The „wetness of a dogs nose“. *Malahat Review* 63: 157.
- Matthysen, E., & Quinn, J. L. (2012). Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, (81), 116-126.

- Martín, J. and López, P. (2003). Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. – *Can. J. Zool.* (81): 1131 – 1137
- Martin, J. G., & Réale, D. (2008). Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, 75(1), 309–318.
- McGuire, B., & Sullivan, S. (2001). Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). *Journal of Mammalogy* 82(3), 690-699.
- McIlwain, K. L., Merriweather, M. Y, Yuva-Paylor, L. A., & Paylor, R. (2001). The use of behavioral test batteries: Effect of training history. *Physiology & Behavior*, (73), 705-711.
- Meisel, R. L., & Ward, I. L. (1981). Fetal female rats are masculinized by male littermates located caudally in the uterus. *Science (New York, N.Y.)*, 213(4504), 239–242.
- Meyer, L., Caston, J., & Mensah-Nyagan, a G. (2006). Seasonal variation of the impact of a stressful procedure on open field behaviour and blood corticosterone in laboratory mice. *Behavioural Brain Research*, 167(2), 342–348.
- Mitchell-Jones, A.J. Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, C., Thissen, J. B.M., Vohralík, V., & Zima J. (1999). The Atlas of European Mammals. *Academic Press*, London, 494 pp.
- Modular tracking system 1.07
- Monclús, R.& Blumstein, D. T. (2012). Litter sex composition affects life-history traits in yellow-bellied marmots. *Journal of Animal Ecology*, (81), 80–86
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Thomas, D., & Réale, D. (2010). Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Animal Behaviour*, 80(5), 905–912.
- Moravec, J. (1985). Age structures in a wild population of *Microtus arvalis* during its population cycle (Mammalia: Rodentia). *Věstník československé společnosti zoologické* (49), 123-131.
- Muciño, E., Bautista, A., Jiménez, I., Martínez-Gómez, M., & Hudson, R. (2009). Differential development of body equilibrium among littermates in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology*, 51(1), 24–33.
- Müller R. & Schrader L. (2005). Behavioural consistency during social separation and personality in dairy cows. *Behaviour* (142), 1289-1306.
- Nelson, R. J., Marinovic, C., Moffatt, C., Kriegsfeld, L. J., & Kim, S. (1997). The effects of photoperiod and food intake on reproductive development in male deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Physiology & Behavior*, 62(5), 945–950.

- Nicolás, L., Martínez-Gómez, M., Hudson, R., & Bautista, A. (2011). Littermate presence enhances motor development, weight gain and competitive ability in newborn and juvenile domestic rabbits. *Developmental Psychobiology* (53), 37–46.
- Niethammer, J., Krapp, F. (1982). Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/I: Nagetiere II: Cricetidae, Arvicolidae, Zapodidae, Spalacidae, Hystricidae, Capromyidae. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 649 pp.
- Ohl, F., Holsboer, F., & Landgraf, R. (2001). The modified hole board as a differential screen for behavior in rodents. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers : a Journal of the Psychonomic Society, Inc.* 33(3), 392–397.
- Paterson, N. E., Iwunze, M., Davis, S. F., Malekiani, S. a, & Hanania, T. (2010). Comparison of the predictive validity of the mirror chamber and elevated plus maze tests in mice. *Journal of Neuroscience Methods*, 188(1), 62–70.
- Paylor, R., Spencer, C. M., Yuva-Paylor, L. A., & Pieke-Dahl, S. (2006). The use of behavioral test batteries, II: Effect of test interval. *Physiology & Behavior* (87), 95-102.
- Philpot, R. M., & Wecker, L. (2008). Dependence of adolescent novelty-seeking behavior on response phenotype and effects of apparatus scaling. *Behavioral Neurosciences*, 122(4), 861-875.
- Putnam, S. P. (2011). Stability and instability of childhood traits: implications for personality development of animals. *Developmental Psychobiology*, 53(6), 510–520.
- Réale, D., & Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65(3), 463–470.
- Réale, D., Gallant, B. Y., Leblanc, M., & Festa-Bianchet (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* (60), 589-597.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D. McDougall, P. T., & Dingemans, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* (82), 291-318.
- Rödel, Heiko G, Bautista, A., García-Torres, E., Martínez-Gómez, M., & Hudson, R. (2008b). Why do heavy littermates grow better than lighter ones? A study in wild and domestic European rabbits. *Physiology & Behavior*, 95(3), 441–448.
- Rödel, Heiko G, & Meyer, S. (2011). Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats. *Developmental Psychobiology*, 53(6), 601–613.
- Rödel, Heiko G, Prager, G., Stefanski, V., Holst, D. Von, & Hudson, R. (2008a). Separating maternal and litter-size effects on early postnatal growth in two species of altricial small mammals, *Physiology & Behavior* (93), 826–834.
- Roubová, V. (2007). Personalita hraboše polního (*Microtus arvalis*): Chování v novém prostředí. Bakalářská práce, PřF Jihočeské univerzity, České Budějovice.

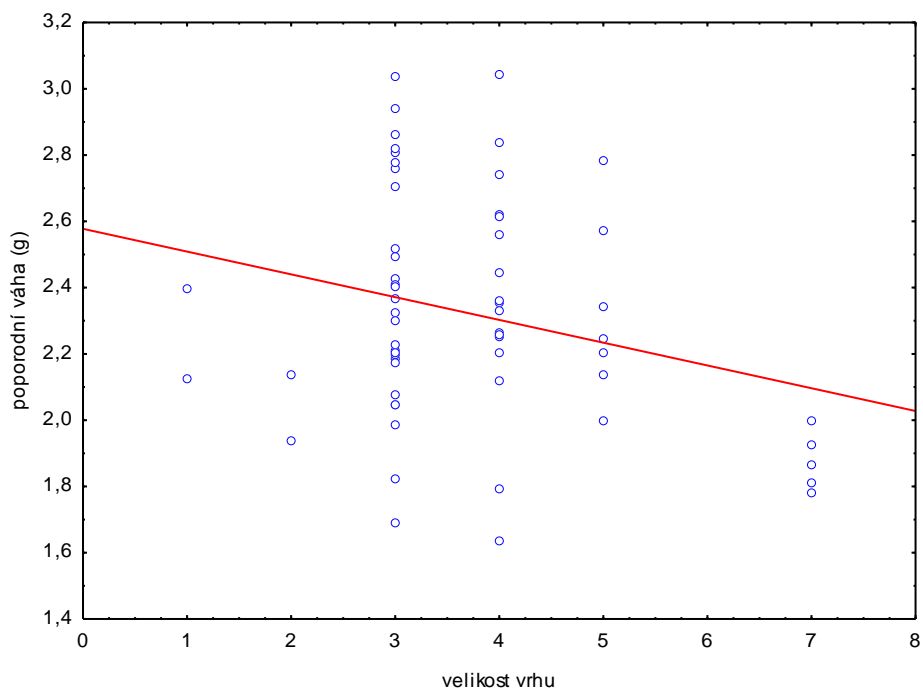
- Ryan, B. C. & Vandenbergh, J. G. (2002). Intrauterine position effects. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* (26), 665-678.
- Schuett W., Dall S.R.X.(2009). Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* (77), 1041–1050
- Schwarz, S. S., Pokrovski, A. V, Istchenko, V. G., Olenjev, V. G., Ovtschinnikova, N. A. & Pjastolova, O. A. (1964). Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals. *Acta Theriologica* 8(2), 11-43.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372–378.
- Stamps, J. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, 10(5), 355-363
- Stamps, J., Briffa, M., & Biro, P. (2012). Unpredictable animals: individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, 83(6), 1325–1334.
- Stamps, J., & Groothuis, T. G. G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85(2), 301–325.
- Statistica 8, StatSoft ČR,s.r.o.
- Suomi, S. J., Oneill, P. L., & Novak, M. A. (1991). Malizing laboratory-reared rhesus macaque (*Macaca mulata*) bahavior with exposure to complex outdoor enclosures. *Zoobiology* 10 (3): 237-245.
- Šíchová, K. (2008). Personalita hraboše polního (*Microtus arvalis*): chování ve dvou behaviorálních testech. Bakalářská práce, PřF Jihočeské univerzity, České Budějovice.
- Šíchová, K. (2010). Vliv sociálního prostředí na vývoj osobnostních rysů hraboše polního (*Microtus arvalis*). Magisterská práce, PřF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.
- The R foundation for Statistical Computing, 2012
- Tkadlec, E. & Zejda, J. (1998). Density-dependent life histories in female bank voles from fluctuating populations. *Journal of Animal Ecology* (67), 863-873.
- Turner, R. C., Seminerio, M. J., Naser, Z. J., Ford, J. N., Martin, S. J., Matsumoto, R. R. Rosen, C. L., & Huber, J. D. (2012). Effects of aging on behavioral assessment performance: implications for clinically relevant models of neurological disease. Laboratory investigation. *Journal of Neurosurgery* 117(3), 629-637.

- Uher, J. (2011). Individual behavioral phenotypes: an integrative meta-theoretical framework. Why “behavioral syndromes” are not analogs of “personality”. *Developmental Psychobiology*, 53(6), 521–548.
- van Oers, K., Drent, P. J., De Goede, P., & Van Noordwijk, A. J. (2004). Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1534), 65–73.
- van Oortmerssen, G. A., & Bakker, T. C. M. (1981). Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*. *Behavior Genetics* 11(2), 115-126.
- Vandenbergh, J. G. (2004). Animal models and studies of in utero endocrine disruptor effects. *ILAR journal / National Research Council, Institute of Laboratory Animal Resources*, 45(4), 438–442.
- vom Saal, F. S., Drickamer, L. C., Clark, M. M., Galef, B. G. Jr. & Vandenbergh, J. G. (1999). Intrauterine Position Phenomenon. *Encyclopedia of Reproduction* 2, 893-900.
- Wilson, D. S., & Coleman, K., (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour* (56), 927–936.
- Wirth-Dziewciłowska, E., Lipska, A., Wesierska, M. (2005). Selection for body weight induces differences in exploratory behavior and learning in mice. *Acta Neurobiol. Exp.* (65), 243–253
- Wöhr, M. & Schwarting, R. K. W. (2008). Ultrasonic calling during fear conditioning in the rat: no evidence for audience effect. *Animal Behaviour* (76), 749-760.
- Yaski, O., Portugali, J., & Eilam, D. (2011). Arena geometry and path shape: when rats travel in straight or in circuitous paths? *Behavioural Brain Research*, 225(2), 449–454.
- Zejda, J., Zapletal, M., Pikula, J., Obdržálková, D., Heroldová, M., & Hubálek, Z. (2002). Hlodavci v zemědělské a lesnické praxi. Agrospoj, s. r. o., Praha.
- Zhu, W., Zhang, H., & Wang, Z. (2012). Seasonal changes in body mass and thermogenesis in tree shrews (*Tupaia belangeri*): The roles of photoperiod and cold. *Journal of Thermal Biology*, 37(7), 479–484.

11. PŘÍLOHY

HMOTNOST	po porodu	odstav	3 měsíce	5 měsíců	7 měsíců	9 měsíců
po porodu	1,00000	0,49792	0,22841	0,17813	0,17867	0,23123
odstav	0,49792	1,00000	0,60969	0,48980	0,52192	0,52624
3 měsíce	0,22841	0,60969	1,00000	0,81323	0,79188	0,78686
5 měsíců	0,17813	0,48980	0,81323	1,00000	0,88612	0,90190
7 měsíců	0,17867	0,52192	0,79188	0,88612	1,00000	0,93365
9 měsíců	0,23123	0,52624	0,78686	0,90190	0,93365	1,00000

Tab. 2. Hmotnost zvířat po narození (váženo 2. den) nekorelovala s jejich hmotností v dospělosti.



Graf 7. Vztah mezi poporodní hmotností a velikostí vrhu (n=61). Byl nalezen negativní vztah, jedinci pocházející z velkých vrhů měli menší poporodní hmotnost.

