

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Eliška Pšeničková

Ontogeneze personality u zvířat

Ontogeny of animal personality

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultantka: Mgr. Barbora Žampachová

Praha, 2019

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych zde poděkovala své školitelce RNDr. Evě Landové, Ph.D. a konzultance Mgr. Barboře Žampachové za odborné rady, vstřícnost a čas, který mi během psaní této práce věnovaly. Velké poděkování si dále zaslouží Tomáš Charvát, moji rodiče a rodina za jejich ohromnou podporu, kterou mi při studiu poskytli, a které si neskutečně vážím.

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze: 9.5. 2019

Podpis:

ABSTRAKT

Personalita neboli konzistentní individuální rozdíly v chování zvířat napříč časem a kontexty, je oblíbeným tématem, kterým se zabývá velké množství studií. Prací popisujících vývoj personality v delším časovém rozmezí ale není nyní mnoho. Pro vývoj personality je důležitá především střední (normativní) konzistence, diferenciatní konzistence (opakovatelnost), strukturální konzistence a individuální stabilita. Personalita je obecně plastičtější u juvenilních jedinců, u kterých často projevy chování nabývají vyšší intenzity, ve smyslu, že jsou smělejší, agresivnější, aktivnější a více explorativní a postupem času, jak jedinci dospívají se plasticita i intenzita projevů chování zmenšuje. Dospívání je období, kdy často dochází k restrukturalizaci chování, které není v této fázi života jedinců stabilní a konzistentní. Chování se ale během ontogeneze nemusí nutně změnit, může zůstat nezměněné, případně se může intenzita chování s věkem naopak zvyšovat. Vybrané modely zachycující ontogenezi personality zvířat zcela neplatí a je třeba formulovat nové, které více počítají i s dalšími proměnnými, kterými mohou být například genetické nebo maternální efekty. Tato práce je rešerší studií týkajících se ontogeneze personality u zvířat.

KLÍČOVÁ SLOVA:

Personalita, ontogeneze, vývoj, střední (normativní) konzistence, diferenciatní konzistence (opakovatelnost), strukturální konzistence, individuální stabilita

ABSTRACT

Personality, consistent differences among individuals in their behaviour across time and contexts is a popular topic that is being addressed in a large number of studies. However, there are not many studies describing the development of personality over a longer period of time. The most relevant factors for development are: mean-level consistency (also called normative consistency), differential consistency (also called repeatability), structural consistency, and individual stability. Personality is generally more plastic in juveniles, where behavior is often more intense, in the sense that they are bolder, more aggressive/active/explorative, and over time, as individuals mature, plasticity and intensity of behavior decreases. Adolescence is a period in which behavior is often restructured and thus is not stable and consistent at this life-stage. However, behavior does not necessarily change during ontogeny, it may remain unchanged, or the intensity of behavior may also increase with age. Selected models describing the ontogeny of the animal personality are not sufficient and new ones need to be formulated. These should include more variables, for example genetic or maternal factors. This work is a review of studies about ontogeny of animal personality.

KEY WORDS:

Personality, ontogeny, development, mean-level consistency (normative consistency), differential consistency (repeatability), structural consistency, individual stability

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. PERSONALITA.....	1
3. VÝVOJ PERSONALITY	4
4. VYBRANÉ TEORETICKÉ MODELY	6
4.1 MODEL I: PERSONALITA VZNIKAJÍCÍ BĚHEM ŽIVOTA.....	7
4.2 MODEL II: VLIV ZKUŠENOSTI NA USTANOVENÍ PERSONALITY	9
5. ONTOGENEZE PERSONALITY	10
5.1 METODY EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ.....	11
5.2 VÝSLEDKY VYBRANÝCH EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ.....	15
5.2.1 BEZOBRATLÍ	15
5.2.2 RYBY	17
5.2.3 OBOŽIVELNÍCI	19
5.2.4 PLAZI.....	19
5.2.5 PTÁCI	20
5.2.6 SAVCI.....	21
6. DISKUZE.....	24
6.1 EXPERIMENTÁLNÍ PRÁCE	24
6.2 KONZISTENCE	25
6.2.1 ONTOGENETICKÝ EFEKT.....	26
6.2.2 VLIV PŘEDCHOZÍ ZKUŠENOSTI	26
6.2.3 ENVIRONMENTÁLNÍ EFEKT	26
6.2.4 POKLESY KONZISTENCE.....	27
6.2.5 MOŽNÉ LIMITACE.....	27
6.2.6 OSY	28
6.2.7 TEORIE <i>PACE-OF-LIFE SYNDROM</i>	29
6.2.8 POHLAVNÍ ROZDÍLY	29
6.2.9 MATERNÁLNÍ EFEKT	30
6.3 VÝSLEDKY EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ VE SROVNÁNÍ S PREDIKOVANÝMI VÝSLEDKY VYBRANÝCH TEORETICKÝCH MODELŮ	30
7. ZÁVĚR	32
8. SEZNAM LITERATURY	34

1. ÚVOD

Studium personality zvířat se v posledních letech těší velké oblibě (Gosling, 2001; Réale *et al.*, 2007) a je prováděno na vsutku široké škále organismů. Přímým vývojem personality zvířat, tj. sledováním konzistencí chování v delším časovém období, se už tolik prací nezabývá, třebaže několik studií na toto téma existuje (Stamps & Groothuis, 2010; Šimková *et al.*, 2017). Studium personality je ve většině publikovaných prací nyní zaměřeno především na krátkodobé konzistence chování, pozorované v rádech dnů či týdnů. Studované organismy nacházíme z řad mnoha taxonů od bezobratlých (např. šídlatky (*Lestes congener*), Brodin, 2009; křížák zlatitý (*Agriope aurantia*), Foellmer & Khadka, 2013; madelinka řeřišnicová (*Phaedon cochleariae*), Müller & Müller, 2015) po obratlovce (např. koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*), Bell & Stamps, 2004; sýkora koňadra (*Parus major*), Carere *et al.*, 2005; morče divoké (*Cavia aperea*), Guenther *et al.*, 2014). Obliba studia personalit u endotermních živočichů (např. svišť žlutobřichý (*Marmota flaviventris*), Petelle *et al.*, 2013; zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata*), Wuerz & Krüger, 2015) vysoce převyšuje počty studií ektotermních organismů (skokan skřehotavý (*Rana ridibunda*), Wilson & Krause, 2012b; hroznýš královský (*Boa imperator*), Šimková *et al.*, 2017). Výsledky v poslední době publikovaných prací se velmi různí, a ne vždy přináší kongruentní výsledky.

Tato práce se celkově zabývá teoretickou i experimentální evidencí ontogeneze personality, tedy vývojem individuálně konzistentního chování u zvířat a má několik dílčích cílů. Prvním z nich je vytvoření komplexního přehledu studovaných organismů a prověření důkazů o ontogenezi personality. Druhým cílem je vytvoření přehledu nejčastěji používaných metod při studiu ontogeneze personality. Třetím cílem je zhodnotit, do jaké míry personalita zůstává během ontogeneze konzistentní a zda je tato konzistence srovnatelná u různých chování spojených s personalitou. Čtvrtým cílem je srovnat predikce teoretických modelů s výsledky experimentálních prací a pátým cílem této práce je navrhnout, které důležité parametry vývoje personality nejsou těmito modely vysvětleny.

2. PERSONALITA

Než se budu plně věnovat různým aspektům personality zvířat, ráda bych stručně okomentovala výzkum personality u lidí, protože z něho některé studie personality u zvířat více či méně ideově vychází nebo v minulosti vycházely. Lidská psychologie představila „*Five-Factor Model*“ též „*Big Five Model*“, což je koncept 5 základních os personality lidí. Konkrétně je to osa N, která popisuje dimenzi emoční stability až lability (neuroticismu), osa A představuje dimenzi příjemného a milého chování po antagonismus, osa E zachycuje dimenzi od extroverze po introverzi, osa O přináší dimenzi od otevřenosti po uzavřenost vůči novým zkušenostem a poslední osa C zobrazuje dimenzi zahrnující svědomitost až impulzivnost (Digman, 1990). Koncept „Velké pětky“ však není zcela všemi přijat a

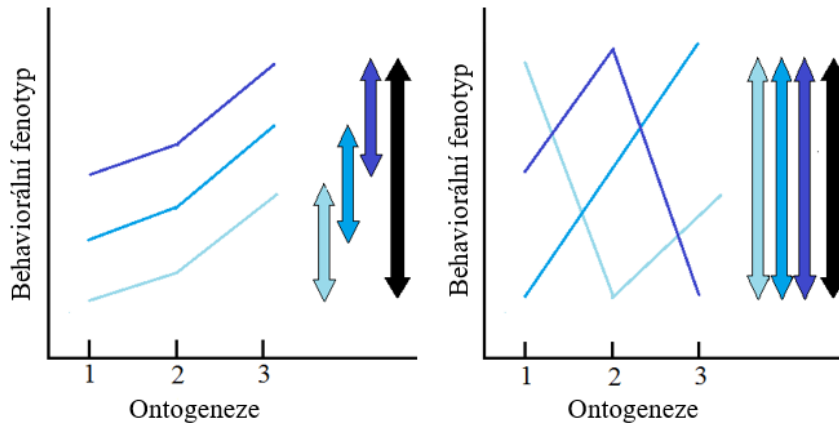
uznáván (např. Eysenck, 1992 a jeho článek reagující proti zastáncům tohoto konceptu Costa & McCrae, 1992). Můžeme se také setkat se zastánci jednoho obecného faktoru personality, též označovaného jako „*The Big One*“, představující pouze 1 hlavní osu personality namísto 5 výše zmíněných (Musek, 2007).

Personalita u lidí je hodnocena pomocí dotazníkových šetření a poté jsou výsledky těchto dotazníků statisticky zpracovány pomocí různých multivariátních metod (nejčastěji pomocí faktorové analýzy), která z variability získaných odpovědí extrahuje výše zmíněné osy personality. Pomocí dotazníků se hodnotí zejména personalita lidoopů. Obecně vzato nejintenzivněji studovaná skupina, co se personality týče, jsou primáti (Kelley *et al.*, 2015). Dotazníky vyplňují chovatelé či samotní výzkumní pracovníci, kteří pracující s pozorovanými zvířaty zpravidla delší dobu. Aby se předešlo možnému zkresení, respondenti o jednotlivých hodnoceních nemluví a nechávají si je pouze pro sebe. Velmi častým dotazníkem je *Hominoid Personality Questionnaire* (dále jen HPQ) nejčastěji používaný u lidoopů (Weiss *et al.*, 2009). Tento dotazník se skládá z 54 otázek, u kterých respondenti hodnotí na sedmibodové škále, jak moc daný jedinec vykazuje určitou vlastnost, kterou může být např. pozornost, zvědavost, hravost či nezávislost. Pokud respondent vypozeruje, že je daná vlastnost úplně nepřítomna nebo se projevuje velmi zanedbatelně, zaškrtně v dotazníku číslo 1. Průměrná hodnota dané vlastnosti je označována číslem 4. Pod číslem 7 se označuje extrémně velká přítomnost dané vlastnosti. Hodnocení od 1 do 7 se říká Likertova sedmibodová škála. Tento dotazník může být různě modifikován a posléze být používán pro studium různých druhů primátů – např. šimpanzů (*Pan troglodytes*) (King & Figueredo, 1997; Weiss *et al.*, 2007), orangutanů (*Pongo pygmaeus*, *Pongo abelii*) (Weiss *et al.*, 2006), makaků magotů (bezocasých) (*Macaca sylvanus*) (Konečná *et al.*, 2012) či malpy hnědé (*Sapajus apella*) a malpy kapucínské (*Cebus capucinus*) (Robinson *et al.*, 2016). Dalším známým dotazníkem je *Manson Perry Questionnaire* (zkratka MPQ), který se od HPQ liší tím, že má místo sedmibodového hodnocení škálu pouze pětibodovou (Manson & Perry, 2013). Dotazníky měřící personalitu zvířat lze využít spolehlivě jenom v některých případech a to tam, kde má chovatel s individuálním chováním jednotlivých jedinců dlouhodobou zkušenost, tu mají např. terénní pracovníci, kteří sledující tlupu šimpanzů v Gombe již 30 let (Weiss *et al.*, 2017). Vzhledem k tomu, že se ale stále jedná o subjektivní hodnocení zvířete lidským respondentem, existují o této metodě pochyby, protože může odrážet spíše stabilitu subjektivních pohledů lidských respondentů a díky tomu pak méně přesněji zachycovat časovou stabilitu chování pozorovaných zvířat (Žampachová *et al.*, 2017a).

Objevit podobné osy personality vycházející z podobných dotazníkových metod i u zvířat bylo více než nasnadě. Ne vždy se ale objevují osy všechny, některé osy mohou být kombinované, tak jako je to s osou C (poslušnost) a O (otevřenost) u psů a koček. Osa C zahrnující svědomitost byla prokazatelně objevena u našich blízkých příbuzných, šimpanzů a autoři spekulují, že se objevila nedávno v evoluci u homininů (Gosling & John, 1999).

Nejčastějšími osami extrahovanými ovšem již z behaviorálních testů zvířat jsou agresivita, aktivita, explorační, smělost (*boldness*) a sociabilita (Réale *et al.*, 2007). Podrobněji budou tyto osy probrány na konkrétních příkladech dále v této práci.

Pro personalitu zvířat neexistuje pouze jedna ustálená definice. Autoři definic personality se shodují však v tom, že jde o konzistentní individuální rozdíly v chování zvířat napříč časem a různými kontexty (Réale *et al.*, 2007; Stamps & Groothuis, 2010).



Obr. 1: Co je a co není personalita? Relativní i absolutní šířka behaviorálního fenotypu u jednotlivých jedinců v průběhu ontogeneze určuje, zda se jedná (vlevo) nebo nejedná o personalitu (vpravo). V levé i pravé části obrázku jsou na ose x vyneseny pod čísly 1, 2 a 3 tři různé fáze ontogeneze, osa y v levé i pravé části pak vynáší behaviorální fenotyp. Celou šíři behaviorálního fenotypu pak znázorňují černé šipky, zbylé šipky v různých odstínech modré pak představují šíři konkrétních behaviorálních fenotypů různých jedinců. Tito jedinci a jejich „personality“ jsou znázorněny křivkou stejného odstínu modré barvy, jako barva šipky, která vynáší šíři jejich behaviorálního fenotypu. Levá část obrázku znázorňuje personalitu, pravá nikoliv. Převzato a upraveno z Réale & Dingemans, 2010.

Co lze z výše uvedené definice označit jako personalitu a co naopak nikoliv si můžeme ilustrovat pomocí obr. 1. Existence konzistentních rozdílů v průběhu ontogeneze je závislá i na rozdílech v šířce behaviorálního fenotypu, jak ilustruje obr. 1. V levé části obr. 1 vidíme, že během ontogeneze se všichni tři jedinci chovali přibližně stejně, pokud jde o celkový trend projevu, avšak s rozdílnou intenzitou v každém bodě. Zachovávají si tedy svůj rank, tj. status relativně vůči ostatním. Projev chování je v daném bodě, pokud mluvíme o personalitě, očekávaný a předvídatelný, např. kdybychom přidali na osu x bod 4, jedinec znázorněný nejsvětější modrou barvou by měl další bod (v levé části obr. 1) jeho křivky umístěn v porovnání s ostatními opět nejnižší ze všech pozorovaných. Naproti tomu v pravé části obr. 1 vidíme naprosto nepředvídatelné chování jedinců během ontogeneze, kdy dochází k překryvu jejich behaviorálního fenotypu s celkovým behaviorálním fenotypem ve všech případech. Toto není personalita, nejsou zde konzistentní rozdíly v chování zvířat napříč časem a kontextem,

projevy chování jsou zcela náhodné. Rank není zachován a není zde vidět předvídatelné opakování projevu (Réale & Dingemans, 2010).

Při studiu personality se často setkáme i s dalšími pojmy, které s ní souvisí. Jsou jimi např. temperament, behaviorální syndrom či *coping style*. Někteří autoři mezi pojmy temperament a personalita nevidí rozdíl a považují je za totožné (Réale *et al.*, 2007).

Behaviorální syndrom můžeme chápat jako propojení os chování do vzájemné korelace. V rámci behaviorálních syndromů mají jednotlivci své behaviorální typy (Sih *et al.*, 2004). Příkladem behaviorálních typů mohou být pomalí (*slow*) a rychlí (*fast*) průzkumníci z hlediska exploračních strategií pozorovaných na juvenilních samečcích sýkory koňadry (*Parus major*) (Verbeek *et al.*, 1994). Rychlí průzkumníci byli zároveň i agresivnější což ilustruje vzájemné propojení os, konkrétně osy explorační a agresivní (Drent *et al.*, 1996).

Dále uvádím přímou citaci podle práce Koolhaas *et al.*, 1999: „*Coping style je koherentní soubor behaviorálních a fyziologických stresových reakcí, konzistentních v průběhu času a charakteristické pro určitou skupinu jedinců.*“ Můžeme tedy pozorovat rozdílné strategie zvířat při vyrovnávání se se stresující situací. V rámci *coping style* můžeme rozlišit dvě skupiny zvířat. Jsou to zvířata proaktivní, která řeší stres aktivně, např. útekem, a zvířata reaktivní, která tak nečiní a spíše, než aktivní útek volí *freezing*. Zvládání stresu v dospělosti (*coping style*) pak může být ovlivněno právě vystavením působení stresu (tím může být např. nedostatečná mateřská péče) v rané ontogenezi, což je známo zejména u hlodavců (Champagne, 2008; Starr-Phillips & Beery, 2014).

3. VÝVOJ PERSONALITY

Studium vývoje personality u zvířat generuje též mnoho pojmů, které je třeba rozlišovat. Je tedy, zvláště pak při prvních seznámeních s touto problematikou, často velmi obtížné se v těchto studiích plně a bez problémů hned zorientovat. Po podrobnějším nahlédnutí do problematiky už nelze personalitu vnímat úplně intuitivně. Nejspíš právě také proto jsou studie vývoje personality nepříliš časté, třebaže je důležité studovat i její vývoj (Stamps & Groothuis, 2010).

Pro studium vývoje ať už lidských či zvířecích personalit je klíčové určit, jak měřit časové změny ve znacích chování a vztahů mezi nimi (Stamps & Groothuis, 2010). Opět zde narážíme na psychologické studie u lidí, které vytvořily sety několika termínů pro popsání různých způsobů měření časových změn v chování, např. popisy různých kontinuit pozorovaných v longitudinálním výzkumu (Caspi & Roberts, 2001).

Pro popis vývoje personality je důležitá individuální stabilita, a především tři vzory časové konzistence. Konkrétně strukturální konzistence (*structural consistency*), střední konzistence (též

označovaná jako normativní konzistence; *mean-level consistency*) a diferenciální konzistence (též někdy zvaná v širokém slova smyslu jako opakovatelnost – *repeatability; differential consistency*) (Stamps & Groothuis, 2010).

Dále uvádím přímou citaci podle práce Stamps & Groothuis, 2010: „*Individuální stabilita popisuje časovou konzistenci chování z hlediska jednotlivce.*“ Měří se např. pomocí statistiky individuální stability (J. B. Asendorpf, 1990; J. B. Asendorpf, 1992). Indexy individuální stability pak odhadují míru časové změny chování jedince v daném kontextu v čase, bez ohledu na směr této změny (Stamps & Groothuis, 2010).

Opět uvádím přímou citaci podle práce Stamps & Groothuis, 2010: „*Strukturální konzistence popisuje časové změny ve vztahu mezi vzorci chování, které jednotlivci vyjadřují ve více než jednom kontextu.*“ Představuje stabilitu behaviorálního syndromu v čase, tj. zda jsou vztahy mezi různými rysy personality stejné ve všech fázích ontogeneze. Řeší otázku, zda chování, která korelují v rané ontogenezi, korelují i v dospělosti.

Strukturální konzistence ale může být narušena v důsledku působení různých fyziologických, neurobiologických nebo genetických faktorů, díky kterým dojde k rozdělení behaviorálního syndromu a chování v něm dříve spojená spolu přestanou korelovat. Působící faktor může zapůsobit buď přímo na konkrétní vlastnost a změnit pouze tu jednu jedinou, nebo zapůsobí nepřímě skrze interakci s jinými vlastnostmi (Groothuis & Trillmich, 2011).

Další přímou citací podle práce Stamps & Groothuis, 2010 je: „*Střední (normativní) konzistence odhaduje, do jaké míry se mění průměrná hodnota skóre chování vyjádřeného v daném kontextu, když je stejná skupina jedinců testována ve stejném kontextu v pozdějším časovém období.*“ Zároveň představuje tradiční metodu měření časových změn chování a je jakýmsi „pozadím“ každé studie protože, přináší obecné schéma změn chování všech jedinců zahrnutých do studie.

Diferenciální konzistenci (někdy též behaviorální konzistenci (Bergmüller & Taborsky, 2010) můžeme chápat jako vývoj rozdílů chování mezi jedinci v určitém kontextu napříč ontogenezí. Je vypočítávána pomocí dat shromážděných do intervalů, a odráží tak jednotlivá skóre chování jedinců relativně vůči ostatním, tzn. ukazuje jejich rank. Opakovatelnost představuje vyjádření poměru variability mezi skupinami a v rámci skupiny. Je výpočtem stability chování v čase, což je jedním z nároků personality. Diferenciální konzistence vyjadřuje tak v širokém slova smyslu opakovatelnost (Stamps & Groothuis, 2010) a převážně nese číselné hodnoty v rozmezí 0 až 1. To se může se dle použité metody výpočtu měnit, minimální hodnota je vždy $r = -1$, a maximální pak $r = 1$. Opakovatelnost se značí písmenem r a byla navrhuta pro kvantitativní genetiku (Lessells & Boag, 1987). Průměrná hodnota opakovatelnosti chování obecně je $r = 0,37$ (Bell *et al.*, 2009), každopádně pro chování spojené s personalitou by průměrná hodnota chování měla být vyšší, orientačně okolo $r = 0,5$ (Žampachová *et al.*, 2017a).

Kromě výše zmíněných termínů je nutné ještě definovat kontextuální obecnost (*contextual generality*) a již několikrát zmíněný pojem kontext. Dle další přímé citace z práce Stamps & Groothuis, 2010: „*Kontextem jsou všechny okolnosti a vnější stimuly, které obklopují jedince v době projevení chování.*“ Kontextuální obecnost pak popisuje korelaci mezi naměřenými hodnotami určitého chování vícero jedinců v jednom kontextu s hodnotami chování v jiném kontextu nebo více kontextech. Popisuje chování skupin jedinců. Pokud je někde vysoká kontextuální obecnost, pak to znamená, že si jedinec zachovává svůj rank relativně vůči ostatním studovaným jedincům napříč kontexty. Kontextuální obecnost porovnává výsledky chování jedinců mezi sebou v různých kontextech, zatímco zdánlivě stejná strukturální konzistence popisuje vývoj daného chování u jednoho jedince napříč časem (Stamps & Groothuis, 2010).

Poslední přímou citací z práce Stamps & Groothuis, 2010 popíšme personalitu z pohledu jejího vývoje: *Personalita tedy znamená, že jedinci ve stejné skupině, vzorku nebo populaci vykazují různé úrovně stejného vzorce chování nebo různé vzorce chování ve stejném kontextu v daném věku (tj. stupni ontogeneze) a čase. Kromě toho personalita předpokládá určitý stupeň kontextuální obecnosti a též stabilitu jak diferenciální, tak strukturální konzistence v průběhu času* (Stamps & Groothuis, 2010).

Pro naplnění podmínek definice personality, tj. konzistence ve svých individuálních rozdílech chování napříč časem a různými kontexty, je nutné sledovat, jak se diferenciální konzistence (opakovatelnost) mění v průběhu ontogeneze a zároveň s ní je nutno sledovat i strukturální konzistence (stabilita behaviorálního syndromu), neboť strukturální konzistence se může vyskytnout bez diferenciální konzistence (Stamps & Groothuis, 2010). Jak se tyto dvě konzistence mění během ontogeneze predikují teoretické modely představené v následující kapitole.

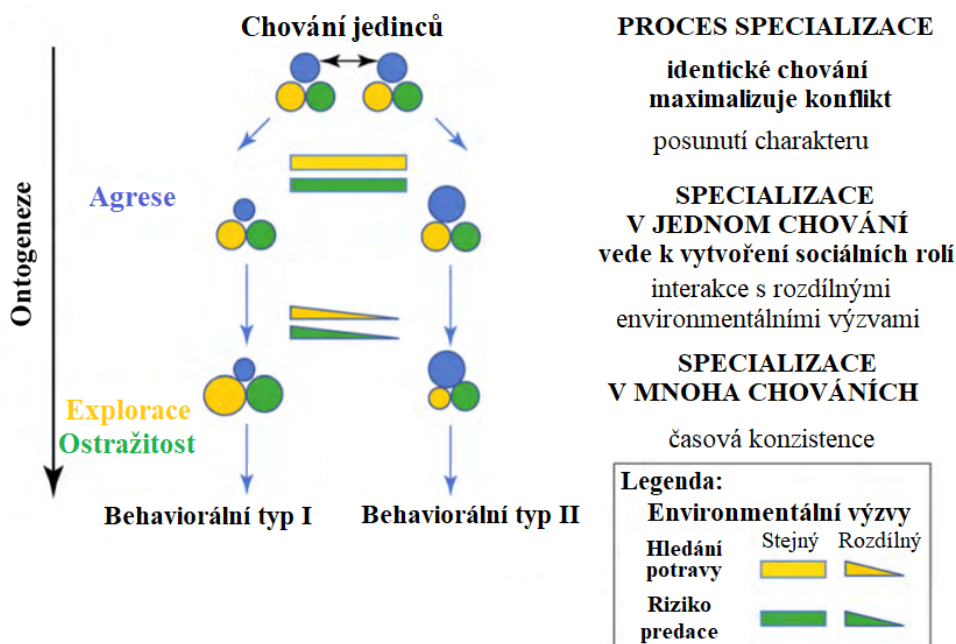
4. VYBRANÉ TEORETICKÉ MODELKY

Personalitu může popisovat několik modelů. Model „Co je a co není personalita?“ představený na obr. 1 (Réale & Dingemans, 2010) uvádím pro lepší ilustraci problematiky již výše, v kapitole 2. Dalšími vybranými modely jsou: model demonstrující personalitu vznikající během života (Bergmüller & Taborsky, 2010) a následně model popisující vliv zkušenosti na ustanovení personality (Dingemans & Wolf, 2013).

Níže představené modely jsou založeny na zobrazení interindividuální variability a šířce behaviorálních (feno)typů jedinců a jejich proměnách během působení environmentálních faktorů v průběhu ontogeneze. Tyto modely jsem si vybrala, protože demonstrují různé mechanismy vzniku behaviorálních typů, zachycují změny personality v čase (tj. diferenciální konzistenci) a stabilitu behaviorálních syndromů (tj. strukturální konzistenci).

4.1 MODEL I: PERSONALITA VZNIKAJÍCÍ BĚHEM ŽIVOTA

Na formování personalit mají zcela bez pochyby svůj podíl sociální faktory a prostředí. Prostředí dává možnost projevení různých behaviorálních typů, např. již zmiňovaných pomalých (*slow*) a rychlých (*fast*) průzkumníků sýkory koňadry (*Parus major*) (Verbeek *et al.*, 1994). Jak mohou být sociální konflikty a nároky prostředí klíčové pro vývoj osobnosti můžeme vidět na obr. 2, který znázorňuje první teoretický model – osobnosti vznikající během života (Bergmüller & Taborsky, 2010).



Obr. 2: MODEL I: Personalita vzniklá během života. Modré kolečko svou velikostí znázorňuje velikost projevu agrese. Žluté kolečko pak svou velikostí popisuje velikost projevu explorační a zelené kolečko a jeho velikost značí míru ostražitosti u dvou jedinců v průběhu ontogeneze při konfliktech a výzvách prostředí, které nakonec utváří dva rozdílné behaviorální typy I a II. Převzato a upraveno z Bergmüller & Taborsky, 2010.

Na prvním teoretickém modelu porovnáváme vývoj chování dvou jedinců v průběhu jejich ontogeneze. Na začátku ontogeneze můžeme říci, že jsou ve svých projevech chování stejní. Sociální konflikty a nároky prostředí však vyvolávají posunutí znaků a potřebu začít formovat svůj vlastní behaviorální typ. Postupně přes interakce s rozdílnými environmentálními výzvami (těmi mohou být např. hledání potravy nebo riskování predace) dochází ke specializaci nejprve v jednom chování, která se následně překlene do specializací dalších chování. U jedince, který směřuje k behaviorálnímu typu I je vidět, že je v začátku specializace v porovnání méně agresivní než jedinec směřující k behaviorálnímu typu II. Explorace a ostražitost je nyní u obou jedinců na stejné úrovni, jaká je pro oba výchozí. S dalšími interakcemi se ale specializují u obou jedinců i explorace a ostražitost. U jedince směřujícího k behaviorálnímu typu I vidíme, že se v porovnání s předchozím stavem oba projevy chování upravují a nabývají větších rozsahů. Explorace nabývá největší hodnoty, agresivita zůstává stejná, jaká byla

v předchozím stavu a ostražitost se lehce zvětší. U druhého jedince můžeme pozorovat, že agresivita je již z předchozího stavu ustanovena, ostražitost se taktéž zachovává a explorace se naopak zmenšuje. Toto celé se časově ustálí a dá tak vzniknout konečnému, časově konzistentnímu behaviorálnímu typu I a II (Bergmüller & Taborsky, 2010).

Jako zdroj, o který zvířata kompetují můžeme považovat víceméně cokoliv přes potravu, místo pro život či partnera vhodného pro reprodukci. Tyto zdroje souhrnně zaštituje pojem zvaný ekologická nika (Hutchinson, 1959). Konflikt o zdroje je časem však nevyhnutelný. Jeho důsledkem dojde k vytvoření intraspecifické ekologické niky, která tento konflikt řeší. I pro samotného jedince je výhodné zbytečně neztrácet svou energii a prostředky při možných konkurenčních konfliktech o zdroje a pravděpodobně, aby se předešlo těmto ztrátám, dochází proto u jedinců k posunutí znaků (Bergmüller & Taborsky, 2010), které mohou být u sympatrických druhů jinak morfologické, ekologické, behaviorální nebo fyziologické (Brown & Wilson, 1956). Dochází tedy ke specializaci sociální niky jedinců, což můžeme chápat jako důsledné odlišení chování relativně vůči chování ostatních jedinců. Tato chování též vyplývají ze sociálních rolí jedinců a reflektují jejich vzájemné postavení ve skupině. Chování jedinců se přizpůsobuje aktuálním podmínkám, které jim poskytuje prostředí včetně těch sociálních (Bergmüller & Taborsky, 2010).

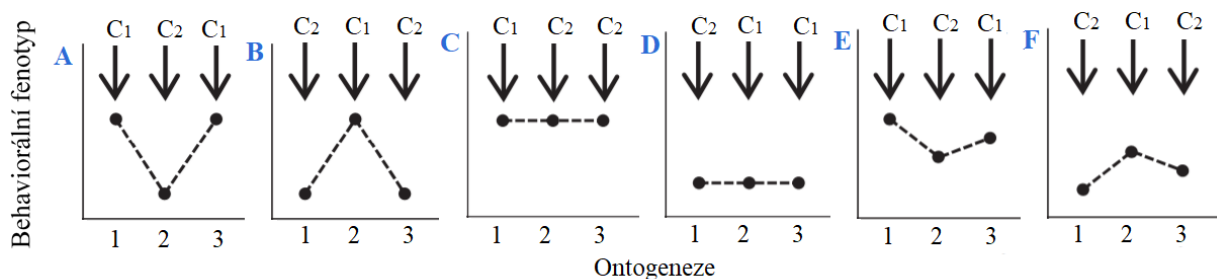
Fenotypová plasticita je schopnost jedinců (nebo genotypů) generovat rozdílné fenotypické znaky v závislosti na prostředí (Dingemanse & Wolf, 2013). Vyjadřuje tak fenotypovou variabilitu v rámci jednotlivých genotypů (Piersma & Drent, 2003) a je to obecné označení pro všechny typy environmentálně vyvolaných fenotypových variací (Stearns, 1989). Teoreticky by plasticita měla být důsledek přirozeného výběru. Plastičtější jedinci by měli být lépe schopni reagovat na změny prostředí, a tak by měli být celkově úspěšnější v porovnání s ostatními, kteří na změny prostředí nereagují flexibilně (Dingemanse & Wolf, 2013). Selektce fenotypové plasticity působí na evoluci šířky reakčních norem, tedy na rozsah fenotypů a genotypů produkovaných v daných prostředích, a schopnost se učit, která umožňuje jedinci adaptivní reakce na nové výzvy v průběhu jejich životů (Paenke et al., 2007). Reakční norma je popisována jako výsledek vztahu mezi fenotypem a kontinuálním gradientem prostředí (Woltereck, 1909). Je to rozsah fenotypů, které mohou být vyprodukovány jedinci s daným genotypem a mohou být použity k odhadu vývojové plasticity, který určuje rozsah, jakého může genotypu dosáhnout. Reakční normy mohou být neměnné nebo flexibilní, tedy schopné změn během života jedince (Dingemanse & Wolf, 2013).

Udržování fenotypové plasticity organismus ale samozřejmě něco stojí. Musí být schopen získat z prostředí informaci potřebnou pro danou plastickou reakci. To může stát energii vydanou jak za sensorické a regulační mechanismy, tak následně i za rozdílné typy chování, či morfologické změny. Fenotypová plasticita může být extrémně nevýhodná, pokud organismus vyhodnotí informace z prostředí špatně, a tudíž i neadekvátně zareaguje. Podobné nepřesnosti mohou vést ke snížení celkové

fitness. Zároveň je nutno brát v potaz, že mezi přijetím informace z prostředí a konečným stavem daného plastického znaku je časové období, kdy se znak mění a může být aktuálně nevýhodný. Mezi další nevýhody mohou patřit např. negativní účinky epistáze nebo pleiotropie genů fenotypové plasticity na ostatní geny (DeWitt *et al.*, 1998).

4.2 MODEL II: VLIV ZKUŠENOSTI NA USTANOVENÍ PERSONALITY

Druhý teoretický model (Dingemans & Wolf, 2013) představuje ustanovení personality vlivem rané zkušenosti. Vliv rané zkušenosti může zapříčinit jednorázovou nebo trvalou změnu fenotypu, která může být různě velká, trvalá či dočasná. Behaviorální fenotyp může totiž být ovlivněn událostí v ontogenezi jak minulou, tak aktuálně přítomnou.



Obr. 3: MODEL II: Vliv zkušenosti na ustanovení personality. Na grafech A–F jsou na ose *x* vyneseny pod čísly 1, 2 a 3 tři různé fáze ontogeneze. Osa *y* pro všechny grafy A–F pak vynáší behaviorální fenotyp. Pod *C*₁ a *C*₂ vynášíme působící faktory, v případě *C*₁ způsobí působící faktor vysokou odpověď, v případě *C*₂ faktor naopak vyvolá nízkou odpověď. Odpověď může být pro *C*₁ a *C*₂ ustanovena vždy na stejnou úroveň, lhostejno, v jakém působí pořadí za sebou, hodnota se vždy zachová stejná (graf A a B). Další možností je, že po zapůsobení prvního faktoru se odpověď pro celou ontogenezi ustanoví na hodnotu působení prvního faktoru (graf C a D) nebo bude zachována vyšší odpověď pro *C*₁ a nižší pro *C*₂, ale nikdy ne víc, než tomu bylo v předchozím bodě (graf E a F). Převzato a upraveno z Dingemans & Wolf, 2013.

Behaviorální fenotypy v případě grafu A i B Obr. 3 určují aktuální podmínky prostředí, které jsou jediné, ze kterých jedinci vycházejí a mají krátkodobé účinky. Minulé fenotypy nikterak neovlivňují současné a vychází se pouze z aktuálních informací.

V grafech označených písmeny C a D Obr. 3 vidíme, že v prvním bodě ontogeneze je dle působícího faktoru ustanovena hodnota buď vysoká (působí-li jako první faktor *C*₁) nebo nízká (působí-li jako první faktor *C*₂), které se už konstantně po zbytek ontogeneze držíme. První hodnota představuje velmi silný faktor, který zapůsobí v senzitivním období a ustanoví odpověď pro celý zbytek ontogeneze právě na jednu určitou úroveň a dále se již její hodnota v dalších bodech nemění ani po zapůsobení rozdílného faktoru, než byl faktor první. Příkladem může být studie prováděná na gekončících nočních (*Eublepharis macularius*) u kterých lze pomocí inkubační teploty ovlivnit nejen pohlaví snůšky, ale také jejich budoucí chování v dospělosti (Flores *et al.*, 1994). Dalším příkladem může být přenesení

mateřského chování u potkanů přes generace. Samice, o které se jako o mláďata jejich matky dobře staraly, budou stejnou mateřskou péčí věnovat svým mláďatům (Champagne, 2008).

V poslední dvojici grafů E a F Obr. 3 vidíme, že behaviorální fenotyp je ovlivněn jak minulými, tak současnými faktory. Trend vysokého efektu faktoru C_1 a nízkého efektu C_2 je zachován. Působí-li jako první vysoký faktor, odpověď se ustanoví vysoko a po dalším působení, tentokrát nízkého faktoru, v porovnání s předchozím, klesá. Pokud ve třetím bodě ontogeneze zapůsobí opět vysoký faktor, odpověď bude v porovnání s předchozí vyšší, ale už ne tak vysoká, jako tomu bylo, když působil vysoký faktor poprvé. Fenotyp je ovlivněn jak minulými, tak současnými podmínkami.

Koncept personality sám o sobě předpokládá určitou stabilitu behaviorálního fenotypu (Réale *et al.*, 2007; Gosling, 2001), každopádně behaviorální fenotyp by neměl být zcela rigidní. Během svého života organismus prochází různými prostředními a životními fázemi (např. senzitivními periodami, kterými může být dospívání, první reprodukce, aj.), pro které může být velmi výhodné (někdy až přímo velmi žádané – např. před a po metamorfóze obojživelníků) být schopen plasticky reagovat na nově přichozí situace a konflikty (Bergmüller & Taborsky, 2010). A třebaže to nebude nejspíš vůbec jednoduché, je nutné objasnit, jak dynamika vývoje personalit u zvířat funguje. Otázkou tedy svým způsobem stále zůstává, co přesně personalita představuje – je to něco neměnného od narození do smrti nebo zobrazuje cosi postupně vyvíjejícího či reorganizujícího se v závislosti na ontogenezi či např. senzitivním období (Groothuis & Trillmich, 2011)? Již od konce 80. let minulého století je známé, že vývoj chování může být silně ovlivněn faktory prostředí během časné senzitivní fáze (Bateson, 1979). Toto chování může být upevňováno během pozdější senzitivní periody ve specifickém momentu života daného jedince. Senzitivní periody jsou předvídatelná nestabilní období, vedoucí k remodelaci personalit (Bischof, 2007). Můžeme je vidět jako jakési „záchytné body“, kdy lze osobnost přestrukturalizovat dle aktuálních požadavků. Samozřejmě ne vše může být změněno úplně od základu.

5. ONTOGENEZE PERSONALITY

V této kapitole budou nejprve představeny metody vybraných experimentálních prací zaměřujících se na ontogenezi personalit u zvířat. Jejich souhrn představuje tabulka 1. Následně budou představeny výsledky, které přinesly vybrané experimentální práce. Práce byly vybírány podle toho, zda testují alespoň dvě různé životní fáze zvířat. Těmito fázemi mohli být juvenilní, subadultní (mladší, starší) a adultní jedinci (mladší, starší), ale také roční jedinci. Zachycení pozorovaných stádií (časové osy) pak též zobrazuje Tab. 1.

5.1 METODY EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ

Nejčastěji používaným typem testu v těchto vybraných experimentálních pracích je *Open field test* (dále jen OFT) a jeho variace (Hall, 1934), který je jakousi univerzální metodou zkoumající především explorační chování zvířat. Zvíře je v tomto testu uvedeno do neznámého prostředí arény, ze které nemá možnost uniknout. Je pozorováno aktivní i neaktivní chování společně s jejich charakteristickými behaviorálními rysy. Zaznamenává se zejména latence pohybu, výstupy z úkrytu (pokud je zvířeti poskytnut), aktivita v novém prostředí, vstup do středu arény či počet vstupů do nových oblastí. Může se pozorovat explorace dobrovolná nebo částečně nucená (např. když po nějaké době seberou zvířeti jeho úkryt (Guenther *et al.*, 2014)). Lze také pozorovat úplně nucenou exploraci, kdy je zvíře do arény vloženo úplně bez úkrytu (Žampachová *et al.*, 2017b). Tento test nemusí striktně odrážet jen míru explorační, ale podle hodnocených znaků chování může též sloužit pro popis i jiných os, kterými mohou být aktivita (Kelley *et al.*, 2015) nebo smělost (Lynn & Brown, 2010). OFT může mít i různé variace a různé obměny, jako jsou např. *long field test* (Guenther & Trillmich, 2013), *hole board test* či *nose-in-hole test* (Boissier & Simon, 1962), *dark-light test* (Aulich, 1976) a mnoho dalších.

Long field test v případě studie Anji Guenther a Fritze Trillmicha (Guenther & Trillmich, 2013) je 5 metrů dlouhá chodba, připojena k domácí kleci morčat divokých (*Cavia aperea*), zaznamenávající vzdálenost průzkumných procházek chodbou. Obdobně funguje i test tunelového bludiště použitý při testování křečička džungarského (*Phodopus sungorus*) (Kanda *et al.*, 2012) nebo test nového bludiště použitého při testování rivulusů (halančíků) mramorovaných (*Kryptolebias marmoratus*) (Edenbrow & Croft, 2011). V *hole board testu* či *nose-in-hole testu* máme na podlaze arény vytvořeno několik otvorů, které umožňují nahlídnutí dovnitř. Zvíře, které nahlíží do děr v podlaze arény, prokazatelně explorační chování projevuje. Zaznamenává se počet nakouknutí do děr a čas, za který budou všechny díry prozkoumány, jako tomu bylo u hraboše polního (*Microtus arvalis*) (Herde & Eccard, 2013). Při *dark-light testu* pozorujeme zvíře v aréně, která je tvořena částí tmavou, zastíněnou a částí osvětlenou. Smělejší jedinci by měli trávit více času v osvětlené části arény, která by měla být částí, která je pro zvířata více stresující. Pozoruje se např. latence vnoření se z bezpečné černé krabice do bílého prostoru další krabice u hrabošů polních (*Microtus arvalis*) (Herde & Eccard, 2013; Gracceva *et al.*, 2014). Tento test byl použit i na mandelinky řeřišnicové (*Phaedon cochleariae*) (Müller & Müller, 2015). Další variantou OFT je test volné explorační testovaný na cvrčkovi *Gryllus integer* (Niemelä *et al.*, 2012). Nebo bariérový test (Prior, H. & Sachser, 1995), testující explorační a smělost hrabošů polních (*Microtus arvalis*). Zde byla sledována latence skoku z bariéry (Herde & Eccard, 2013; Gracceva *et al.*, 2014).

Kromě OFT možné explorační chování a smělost sledovat pomocí testu nového předmětu (*novel object test*), při kterém je do domácího či jinak známého prostředí zvířete přidán nový, neznámý předmět (Barnett, 1958). Novým předmětem pro morčata divoká (*Cavia aperea*) tak může být zelený stojánek na vejce, žlutá plastová kachnička či červené plastové prasátko (Guenther & Trillmich, 2013; Guenther

et al., 2014), nebo pro sýkory koňadry (*Parus major*) např. tužková baterie nebo gumová figurka růžového pantera (Groothuis & Carere, 2005) a pro zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) dřevěné kostky, polystyrenové kuličky nebo dřevotřískové desky různých barev (Wuerz & Krüger, 2015). OFT s novým předmětem testovaný na ruměnicích pospolných (*Pyrrhocoris apterus*) používal různě barevná a velká plastová víčka (Gyuris *et al.*, 2012). Je sledována latence prvního kontaktu (měří se čas do prvního dotknutí) či latence celkově (tj. vyhodnocení za celou dobu experimentu).

Kromě testu nového předmětu máme i test nového prostředí, který je velmi častým testem především u ptáků (Carere *et al.*, 2005; Wuerz & Krüger, 2015; Favati *et al.*, 2016), ale byl použit pro měření především explorační a smělosti i pro kojlušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) (Bell & Stamps, 2004), skokany skřehotavé (*Rana ridibunda*) (Wilson & Krause, 2012b) nebo hroznýše královské (*Boa imperator*) (Šimková *et al.*, 2017). Tento typ testů můžeme též považovat za modifikovanou verzi OFT. U ptáků se počítal počet přeletů z místa na místo, u ostatních zvířat byl zaznamenáván počet navštívených míst, překročení jistých hranic, ale také bylo hodnoceno, jak se zvířata chovají, jestli jsou ostražitá či nikoli.

Osu zaměřující se na především na pozorování smělosti hlodavců můžeme prověřit např. pomocí testu vyvýšeného křížového (či plusového) bludiště (*elevated plus maze*, EPM) (Montgomery, 1955, Pellow *et al.*, 1985). Tato metoda sleduje chování zvířete, které je umístěno na vyvýšené místo, které má tvar kříže nebo znaménka plusu, kde jsou dvě ramena bludiště ohraničená stěnami, které brání pádu a dvě ramena bez tohoto ohraničení, která jsou otevřená. Zvířata vyskytující se v otevřených ramenech bludiště jsou považována za odvážnější v porovnání s těmi, která se zdržují v ramenech s ohraničením. Hodnotí se procento času v otevřených ramenech bludiště a procento vstupů do těchto ramen především u potkanů (*Rattus norvegicus*) (Lynn & Brown, 2009; Lynn & Brown, 2010).

Neobvyklou metodou testující smělost je *Flight Initiation Distance* (dále jen FID). Testování spočívá v tom, že se pozorovatel začne pomalu přibližovat a pozoruje svůj objekt, ve chvíli, kdy si ho zvíře všimne, pozorovatel se objeví v tzv. výstražné vzdálenosti. Pohyb ke zvířeti stále pomalým tempem trvá a ve chvíli, kdy se zvíře dá na útěk, spočítá se jeho úteková vzdálenost, tj. vzdálenost mezi pozorovatelem a místem útěku zvířete (Ydenberg & Dill, 1986). Zobrazuje antipredační chování, které se běžně používá pro měření individuální odvahy jedinců (William E. Cooper Jr., 2009). Vzdálenost FID je nepřímo úměrná smělosti, smělejší jedinci budou mít kratší FID v porovnání s těmi méně smělými. Tento test společně s testem krotkosti, kdy bylo hodnoceno chování během odchyty do živochytných pastí jako reakce jedince na uvěznění a manipulaci, byl prováděn na volně žijící populaci svišťů žlutobříchých (*Marmota flaviventris*) v průběhu devíti let (Petelle *et al.*, 2013). FID byla ale testována i na skokanech skřehotavých (*Rana ridibunda*) (Wilson & Krause, 2012b).

Dalším testem hodnotícím smělost zvířat je test tonické imobility. V něm jsou zvířata krátce nedobrovolně znehybněna a poté, co jsou uvolněna z držení, sleduje se, jak dlouho po uvolnění jim

nehybnost ještě vydrží. Tento test se používá v aplikované etologii jako měřítko strachu. Předpokládá se, že simuluje útok dravce. Delší trvání tonické imobility nacházíme u méně směhlých zvířat a odráží jejich úroveň strachu (Jones, 1986; Gallup, 1977). Tento test byl proveden na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*) (Wuerz & Krüger, 2015) a kuru bankivském (*Gallus gallus*) (Favati *et al.*, 2016).

Smělost ale testuje i spousta jiných testů. Jmenujme např. *Threat test* prováděný na sepiole *Euprymna tasmanica* (Sinn *et al.*, 2008) nebo *Startle test* u šídlatky *Lestes congener* (Brodin, 2008), stepníka *Stegodyphus sarasinorum* (Parthasarathy *et al.*, 2019) či cvčka *Gryllus integer* (Hedrick & Kortet, 2012), ale také *Emergence test* u potkana (*Rattus norvegicus*) (Lynn & Brown, 2010). Smělost hrozných královských (*Boa imperator*) odráží přijetí či nepřijetí nové potravy, tou pro ně bylo myši hole, živé kuře, mrtvá bodlinatka (*Acomys*), kuřecí krk, mrtvé kuře nebo živá bodlinatka (*Acomys*) (Šimková *et al.*, 2017). Testuje se reakce po zapůsobení, které má zvíře nějak překvapit či vyděsit. Proměnnou může být např. šťouchnutí plastovým kapátkem, dotknutí předmětem nebo náhlé vypuštění vzduchu do místa testování ale také čas do obnovení aktivity po *freezingu*, nebo latence opustit box.

Existuje několik typů testů testující obecně aktivitu např. aktivita v domácím prostředí nebo aktivita (a zároveň smělost) při vystavení tlaku predátora (ten může být známý či nikoliv) při antipredačním testu nebo testu aktivity v kontextu krmení. Je pozorována na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*) (Wuerz & Krüger, 2015), skokanech (*Rana ridibunda*, *Rana dalmatina*) (Wilson & Krause, 2012b; Urszán *et al.*, 2015), koljuškách devítiostrých (*Pungitius pungitius*) (Herczeg *et al.*, 2013), hrozných královských (*Boa imperator*) (Šimková *et al.*, 2017) nebo na mandelinkách řeřišnicových (*Phaedon cochleariae*) (Müller & Müller, 2015) či šídlatkách *Lestes congener* (Brodin, 2008). Je sledována především latence a obnovení pohybu či ochota žrát v přítomnosti predátora.

Zrcadlový test je metoda pro studium agresivních a sociálních vzorců chování zvířat, reagujících na svůj odraz v zrcadle (Gallup, 1968). Agresivitu vůči svému odrazu pozorovali a měřili na čikarím červeném (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Kelley *et al.*, 2015), zebříčce pestré (*Taeniopygia guttata*) (Wuerz & Krüger, 2015) nebo rivulusovi (halančíkovi) mramorovaném (*Kryptolebias marmoratus*) (Edenbrow & Croft, 2013). Další test měřící agresi byl prováděn na obou zástupcích klepítkačů – křižáku zlatitým (*Agriope aurantia*) (Foellmer & Khadka, 2013) a u stepníka *Stegodyphus sarasinorum* (Parthasarathy *et al.*, 2019) ale také na koljušce tříostré (*Gasterosteus aculeatus*) (Bell & Stamps, 2004).

Mezi další testy prověřující agresivní chování, ale též i sociabilitu, patří *resident-intruder test* (Koolhaas *et al.*, 2013), kdy je do domácí klece s jejím obyvatelem přidán další jedinec, představující narušitele a je pozorována jejich vzájemná interakce. Obdobnou variací testu je *neutral cage test*, kdy se, jak již napovídá název, setkají dva jedinci na neutrální půdě a je opět pozorována jejich vzájemná interakce (Munclinger & Frynta, 2000). Tento typ testu může sloužit i pro mezidruhové srovnání (Frynta *et al.*, 2005). Tyto testy nejsou prováděny ve vybraných experimentálních pracích, ale jsou velmi známé, proto je zmiňuji.

Tab. 1: Přehled použitých typů testů a časové osy

ŽIVOČICH				TEST	ČASOVÁ OSA			
BEZOBRATLÍ	HLAVONOŽCI		<i>Euprymna tasmanica</i>	80.	druh sepioly	BT, FeedA	J-A	
	KLEPÍTKATCI		<i>Argiope aurantia</i>	31.	Křížák zlatitý	AgrT, AgrT	J-A	
			<i>Stegodyphus sarasinorum</i>	70.	druh stepníka	AgrT, BT	J-SubA	
	HMYZ	HEMIMETABOLA		<i>Pyrrohocoris apterus</i>	43.	Ruměnice pospolná	OFT, BT	J-A
				<i>Gryllus integer</i>	46.; 68.	druh cvrčka	BT, BT, Vex	J-A
				<i>Lestes congener</i>	12.	druh šídlatky	AkT, AkT, BT, BehP, FeedA AkTPredZ, AkTPredN	J-A
	HOLOMETABOLA		<i>Phaedon cochleriae</i>	65.	Mandelinka řeřišnicová	AkTH, PredT, D-LT	J-A	
OBRATLOVCI	RYBY		<i>Gasterosteus aculeatus</i>	7.	Koljuška tříostná	NET, PredT, AgrT	J-SubA-A	
			<i>Pungitius pungitius</i>	47.	Koljuška devítiostná	FeedA	J-A	
			<i>Kryptolebias marmoratus</i>	23.; 24.	Rivulus (halančík) mramorovaný	PredT, NBl, MirrT	J-SubA-A	
			<i>Gambusia holbrooki</i>	73.	Gambusie Holbrookova	OFT	J-SubA-A	
			<i>Poecilia reticulata</i>	93.	Živorodka duhová	OFT	J-A	
	OBOJŽIVELNÍCI		<i>Rana dalmatina</i>	87.	Skokan štíhlý	AkTH, NET, PredT	J-A	
			<i>Rana ridibunda</i>	98.	Skokan skřehotavý	AkTH, OFT, PredT,	J-A	
	PLAZI		<i>Boa imperator</i>	84.	Hroznýš královský	ReaT, ResT, HanT, S, NPT, FamP, FeedA, OFT, AkTH, AkT	J-SubA-A	
	PTÁCI		<i>Parus major</i>	14.; 39.	Sýkora koňadra	NOT, NET	J-A	
			<i>Taeniopygia guttata</i>	100.	Zebříčka pestrá	NET, NOT, AkTH, MirrT, TonI	SubA-Aml-As	
			<i>Gallus gallus</i>	28.	Kur bankivský	NET, TonI, PredT	J-SubA-A	
	SAVCI		<i>Cavia aperea</i>	29.; 41.; 42.	Morče divoké	OFT, LFT, NOT	J-SubA-A	
			<i>Rattus norvegicus</i>	60.; 61.	Potkan	OFT, TKřížBl, BT	SubAml-SubAs-Aml-As	
			<i>Microtus arvalis</i>	37.; 49.	Hraboš polní	OFT, D-LT, BarrT, NIHT	J-A	
			<i>Pohodopus sungorus</i>	53.	Křečík džungarský	OFT, TunBl	J-A	
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>			54.	Čikarí červený	OFT, MirrT	J-Y		
<i>Marmota flaviventris</i>			72.	Svišť žlutobřichý	FID, D	J-Y-A		

Vysvětlení zkratk z Tab. 1: Čísla odkazují na citace (viz. Seznam literatury). Testy: AgrT = test agresivity; AkT = test aktivity, AkTH = test aktivity v domácím prostředí; AkTPredN = test aktivity s neznámým predátorem; AkTPredZ = test aktivity se známým predátorem; BT = test smělosti; BarrT = bariérový test; BehP = test stanovení behaviorálního profilu; D = test krotkosti; D-LT = dark-light test; FamP = test známé kořisti; FeedA = testy spojené s potravou, aktivita krmení; FID = Flight Initiation Distance; HanT = Handling test; LFT = long field test; MirrT = zrcadlový test; NBl = nové bludiště; NET = test nového prostředí; NIHT = Nose in hole test, NOT = test nového předmětu; NPT = test nové kořisti; OFT = open field test; PredT = antipredační test, ReaT = reaktivita test; ResT = Restrain test; S = stresová odpověď; TKřížBl = test křížového bludiště; TonI = test tonické imobility; TunBl = tunelové bludiště; VEx = test volné explorační; Osa: A = adulti; Aml = adulti mladší; As = adulti starší; J = juvenilové; SubA = subadulti; SubAml = mladší subadulti; SubAs = starší subadulti; Y = roční jedinci.

Agonistické chování popisuje chování v krizových či konfliktních situacích. Tyto situace se simulují u hroznýšů královských (*Boa imperator*) v testu reaktivity sledující odpověď na podráždění dotykem, dále pak v *restraint testu*, který zaznamenává obranné chování po zamezení jejich volného pohybu, *handling testu* prováděném přenášením hroznýšů z místa na místo nebo testu stresové odpovědi, byl zaznamenáván srdeční tep a dechová frekvence před a po stresové aktivitě (Šimková *et al.*, 2017).

Na popis socialibility, páté nejčastější osy personality (Réale *et al.*, 2007) se zaměřili např. u ještěrek *Egernia whitii*. Bohužel ale tato studie nebyla prováděna v průběhu ontogeneze (McEvoy *et al.*, 2015), a proto nebyla do seznamu vybraných experimentálních prací zařazena.

5.2 VÝSLEDKY VYBRANÝCH EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ

5.2.1 BEZOBRATLÍ

Při testování sepioly *Euprymna tasmanica* (Sinn *et al.*, 2008) byli méně smělí jedinci v testu ohrožení (*Threat test*) konzistentnější v čase. V testu potravního chování byli juvenilní jedinci obecně smělejší než jedinci adultní. Během zrání a následně až do dospělosti docházelo ke snižování této vlastnosti, byli tedy smělejší čím dál tím méně. Korelace mezi oběma testy nebyly významné, nabývaly nízkých hodnot a nebyl tedy objeven behaviorální syndrom. Odvážnější sepioly v testech ohrožení nemusely být nutně odvážně také v testech potravního chování. O testech potravního chování lze říci, že v nich odvážnější jedinci měli větší fenotypovou konzistenci po celou dobu. Konzistence chování na ose smělí – plaší (*bold – shy*) jedinci se u jedinců zvyšovala s věkem, nejprve během juvenilní fáze a poté při dospívání. Během období páření nebyly zachovány žádné konzistence v žádném testu. Během dospívání však při testu ohrožení měly plaché sepioly tendenci zůstat plachými, ale odvážné se stávaly ještě odvážnějšími. Opačný vzor byl nalezen v krmicích testech, kdy plaché sepioly svá krmení změnily více, zatímco smělejší jedinci měli tendenci své fenotypy měnit méně. Konzistence se během ontogeneze mění, během dospívání není zachována, ale kromě tohoto období vždy nějaká existuje.

Ve studii zabývající se křížákem zlatitým (*Argiope aurantia*) (Foellmer & Khadka, 2013) se testovalo, zda je sexuální kanibalismus výsledek agresivního syndromu. Výsledky ukazují, že čím byla samice v mládí agresivnější vůči kořisti (cvrčkovi) při krmicích testech, tím víc byla agresivnější jako dospělá vůči samci. Žádná ze samic nezabila samce před kopulací, ale po ní to udělalo 77 % samic. Agresivita v kontextu krmení byla pozitivně korelována a opakovatelná napříč juvenilním a adultním stádiem a je tedy u těchto pavouků spolehlivým personalitním rysem napříč ontogenezí. Byl objeven agresivní syndrom.

Juvenilové i subadulti stepníka *Stegodyphus sarasinorum* (Parthasarathy *et al.*, 2019) z krátkodobé části (měření trvající 21 dní opakováno 6x vždy po 4 dnech) této personalitní studii vykazovali významné intraindividuální rozdíly v agresi i smělosti, které byly i dobře opakovatelné. Smělost juvenilů i subadultů krátkodobé části studie byla lépe opakovatelná než agrese. Agrese juvenilních jedinců průměrně rostla. Subadulti z dlouhodobé části (měření trvající 51 dní opakováno 6x vždy po 10 dnech) této personalitní studie též vykazovali významnou intraindividuální variabilitu v agresi a smělosti v dlouhodobém horizontu, ale opakovatelnost v porovnání s krátkodobě sledovanou částí poklesla. Tito pavouci byli méně konzistentní ve svých vlastnostech chování při delším pozorování. Agresivita u těchto pavouků měla klesající tendenci. Smělost uvnitř kolonie vykazovala významné poklesy a značí v ní tak nerovnoměrnou variabilitu. Tělesná kondice nebyla signifikantním prediktorem pro smělost ani pro agresi, což naznačuje, že nutriční stav nemá vliv na osobnostní typy jedinců. Nebyl objeven behaviorální syndrom. Opakovatelnost měla snižující se tendenci. Personalita měřená v mládí byla buď krátkodobá a postupně zanikla, nebo jde o artefakt měření, z důvodu příliš krátkých intervalů mezi jednotlivými měřeními.

Pokud budeme mluvit o experimentech prováděných na šídlatkách *Lestes congener* (Brodin, 2008) je třeba zmínit, že larvy neupravily svou aktivitu v závislosti na tom, zda byly nakrmené nebo hladové, což je překvapující, nebo když byly podrobeny neznámým podnětům, které simulovaly přítomnost predátora, ale obecně snížily aktivitu při známé hrozbě predace. Aktivní jedinci byli také odvážnější a efektivněji hledali potravu než méně aktivní jedinci. Aktivita i smělost byla opakovatelná a korelovala mezi larvami a dospělci a byla opakovatelná. Behaviorální typy byly mezi stádii přeneseny z juvenilních jedinců na dospělé, což poukazuje na to, že behaviorální syndrom může ovlivnit (a případně i omezit) fenotypovou plasticitu jedince, protože má efekt na disperzi dospělců. Přenesení personalitních charakteristik skrze metamorfózu je silným důkazem existence personality.

Studie ruměnic pospolných (*Pyrrhocoris apterus*) (Gyuris *et al.*, 2012) zjistila, že intraindividuální variabilita byla opakovatelná a stabilní napříč ontogenezí a korelační struktura mezi charakteristikami chování zůstávala v průběhu času neměnná. Larvy se však od dospělých obecně lišily tím, že byly odvážnější (tzn. že začaly zkoumat prostředí dříve než adulti), důkladněji prozkoumaly své prostředí (interagovaly více s novými předměty v OFT) a zdálo se, že jsou aktivnější před konečným přechodem do adultní fáze života než dospělci po finální ekdysi. Byly objeveny behaviorální syndromy mezi smělostí, aktivitou a exploračními.

První studie zabývající se ontogenezí personality u cvrčka *Gryllus integer* (Hedrick & Kortet, 2012) došla k následujícím závěrům. Nymfy obou pohlaví se nelišily svou smělostí ani v jednom měření, ani jejich hmotnost nebyla významně jiná. Dospělí samci byli významně těžší, ale s žádným sledovaným chováním hmotnost nekorelovala. Všichni jedinci byli poměrně opatrní. Samci i samice byli odvážnější jako nymfy a s dospělostí se stali plaššími, zvláště pak samci. Jako nymfy byli méně

pohybliví, především samci. Toto souvisí nejspíše také s tím, že ještě nemají tak silné nohy a křídla, aby se mohli rychle a na větší dálku přemisťovat. Tato studie poukazuje také na fakt, že se mohou vyskytovat pohlavní rozdíly v chování. Samci byli méně smělí v dospělosti v porovnání se samicemi. Nebyl objeven behaviorální syndrom.

Ve druhé studii (Niemelä *et al.*, 2012) prováděné na stejném druhu cvrčků jako předchozí práci (*Gryllus integer*) byla smělost opakovatelná během ontogeneze, ale signifikantnější výsledky byly u juvenilní jedinců, u kterých byla také vyšší. Samci a samice se v této studii nelišili v odvážnosti v dospělosti a jediný rozdíl mezi pohlavími byl v tom, že samci byli, stejně jako v první studii, těžší než samice, ale s žádným chováním to opět nekorelovalo.

U larev mandelinky řeřišnicové (*Phaedon cochleariae*) Müller a Müller, (2015) identifikovali dvě dimenze chování, jednu pro smělost a druhou pro aktivitu na populační úrovni. Larvy a mladí dospělí se shodovali napříč zkoumanými rysy, zatímco konzistence v čase byla zjištěna pouze u dospělých, ale nebyla nalezena mezi larvami a dospělými. Individuální rozdíly mezi stádii byly konzistentní mezi kontexty ale už ne i v čase. Larvy byly méně aktivní, než dospělí brouci, což ale není nikterak překvapující, vzhledem k tomu, že larvy nemusí shánět partnera pro páření ani hledat místo pro kladení vajíček jako dospělé samice, které byly v porovnání s dospělými samci aktivnější. Mladší larvy byly smělejší než další stádia. Behaviorální dimenze aktivity a smělosti byla nalezena ve všech pozorovaných stádiích, tj. ve dvou stádiích larválních a třech adultních, ale nebyly nutně spojeny do behaviorálního syndromu, protože nebyla nalezena vzájemná korelace. Larvy, které se vyvíjely rychleji, byly aktivnější.

Behaviorální syndrom se u bezobratlých může objevit a být přenesen mezi stádii. Ne vždy se ale vyskytuje. Objevuje se opakovatelné chování, zvláště pak smělost. Může být konzistentní a opakovatelné napříč časem i různými kontexty. Konzistence mohou být stabilní či nikoliv, ale ne ve všech sledovaných fázích tomu tak musí být, např. během dospívání často chování konzistentní není.

5.2.2 RYBY

Koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) (Bell & Stamps, 2004) ze zátoky Putah, která leží v Kalifornii, byly obecně odvážnější vůči predátorům, agresivnější a aktivnější než koljušky z řeky Navarro, která protéká Kalifornií též. Mezi populací koljušek z Navarro řeky nebylo jediné chování stabilní napříč ontogenezí. Jediná významná korelace napříč ontogenezí byla mezi juvenilními a dospělými jedinci v agresii. V každé fázi ale nějaké chování korelovala mezi sebou, což ukazuje, že nějaké behaviorální syndromy mohou být stabilní a nějaké nikoliv. Mezi koljuškami ze zátoky Putah je také málo důkazů pro stabilitu jednotlivých chování napříč ontogenezí a jediné vzájemné korelace v agresivním chování se nachází mezi juvenilí a subadulty, a korelace u smělosti opět mezi subadulty a adulty. Behaviorální syndrom může být stabilní ale i v jednom znaku chování, koljušky z řeky Navarro byly agresivnější po celou dobu testování. Chování ryb ze zátoky Putah je v porovnání labilnější napříč

kontextem než chování koljušek z řeky Navarro. Nejspíš je to zapříčiněno rozdílným tlakem predace. Chování je v čase plastické a behaviorální syndromy se ne vždy objevily. I když jednotlivá chování byla nestabilní, korelace mezi nimi stabilní byly.

V další studii pozorovali koljušky devítiostné (*Pungitius pungitius*) (Herczeg *et al.*, 2013) a jejich potravní aktivitu v závislosti na vlivu rodiny ze které pocházejí, zda hraje roli odkud jsou původně jejich rodiče, kteří mohli být ze sladkovodní nebo mořské populace. Obě populace se křížily mezi sebou, aby byl ověřen maternální efekt. Příznaky maternálního efektu byly nalezeny jen u hybridů, kteří měli matky původně ze sladkovodní populace. Zdá se, že v izolovaných sladkovodních plochách, kde je málo predátorů, oba genetické i maternální efekty upřednostňují vysokou potravní aktivitu po celý život. Brzy v ontogenezi všechny skupiny kromě čistě mořských koljušek vykazovaly vyšší krmnou aktivitu. V pozdějších fázích byly čistě sladkovodní koljušky neaktivnější. Velké sladkovodní koljušky jsou aktivnější v krmení než jejich normálně velcí mořští příbuzní. Potravní aktivita je zde důležitá, protože v ní koljušky mají individuální konzistenci a je konzistentní i v průběhu života. Koljušky v ní vykazují různé typy personality. Celkově jsou koljušky devítiostné původně ze sladkovodních populací v krmení více odvážně, agresivní a rychlejší než koljušky devítiostné z mořského prostředí (Herczeg *et al.*, 2009).

Rivulus (halančík) mramorovaný (*Kryptolebias marmoratus*) je oviparní hermafroditní ryba s vnitřním samooplozením (Harrington, 1961). V experimentech Edenbrowa a Crofta (2011) vycházelo, že smělejší jedinci také více explorativní, a proto jsou tyto dvě osy velmi často spojeny do behaviorálního syndromu, který je také jedním z nejrozšířenějších (Sih *et al.*, 2004). Dospěli k závěru, že se fenotypy jedinců liší v rozsahu daném vývojovou plasticitou. Behaviorální syndrom explorace a smělosti byl během ontogeneze halančíků vysoce plastický. Korelace mezi explorací a smělostí se však během ontogeneze u tohoto druhu stala silnou a byla udržována od 61. dne života, tj. před začátkem pohlavní dospělosti, která začíná u tohoto druhu ve třetím měsíci života. Fenotypy, které se v průměru reprodukuje později, pravděpodobně explorují více.

Simulované riziko predace vytvořilo u stejného druhu rivuluse (halančíka) mramorovaného (*Kryptolebias marmoratus*) v jiné studii (Edenbrow & Croft, 2013) opakovatelné chování na individuální úrovni pro smělost a agresivitu, která byla opakovatelná na úrovni jedinců se stejným genotypem, ale pouze v prostředí se simulovaným tlakem predace. Jiná chovná prostředí nevytvářela konzistentní individuální rozdíly v chování.

Personalita gambusí Holbrookových (*Gambusia holbrooki*) (Polverino *et al.*, 2016) se projevila, ale ne ve všech testovaných stádiích, např. juvenilové ji neměli a objevila se až během a po pohlavním zrání. Vznik personality byl umožněn poklesem plasticity chování jedinců během ontogeneze. Rozdíly v osobnosti se v průběhu života zesílily, což je důsledkem poklesu individuální plasticity chování. Dospělí měli menší aktivitu plavání než juvenilové nebo subadulti.

Ve studii prováděné na živorodkách duhových (*Poecilia reticulata*) White & Wilson (2019) sledovali, zda mohou být maternální efekty považovány za potenciální zdroj variability v chování jejich mláďat. Maternální efekt a stejně tak aditivní genetické vlivy jsou důležité determinanty pro rizikové chování potomstva, i když jsou identifikovatelné pouze u dospělců.

Behaviorální syndromy ryb jsou vysoce plastické. Jednotlivá chování mohou být nestabilní, ale zároveň se stabilními korelacemi mezi nimi. Potravní aktivita i maternální efekt mohou hrát významnou roli pro formování personality ryb. Personalita se může projevit díky simulování rizika predace ale i samovolně po období dospívání.

5.2.3 OBOJŽIVELNÍCÍ

Studie Wilsona a Krause (2012b) testovala skokany skřehotavé (*Rana ridibunda*). Pulci, kteří byli více explorativní, byli také více aktivní a také smělejší. Ve všech pozorování byla vysoká vzájemná korelace. Větší žáby byly aktivnější a měly kratší latenci pohybu než malé žáby. Velikost těla u juvenilních žab nekoreluje s FID. Explorace a aktivita byla vysoce konzistentní a opakovatelná napříč ontogenezí. Aktivita a explorace tak pravděpodobně vytváří behaviorální syndrom jak u pulců, tak u žab.

Ve druhé studii zabývající se ontogenezí personality u obojživelníků byly experimenty prováděny se skokanem štíhlým (*Rana dalmatina*) (Urszán *et al.*, 2015). Opakovatelná byla pouze aktivita, což může být významné pro různé životní strategie *life-histories*. Nebyly nalezeny žádné korelace mezi různými typy chování a intraindividuální variabilitou u jedenáctidenních nebo naivních třiceti dvou až třiceti šesti denních pulců. Je možné, že se ve fázi třiceti dvou až třiceti šesti dnů objevil behaviorální syndrom, ale vzhledem k malému množství testovaných jedinců nebyl prokázán. Byla nalezena silná podpora teorie *Pace-of-life syndrom* (Réale *et al.*, 2010) (dále jen POLS, podrobněji probráno v podkapitole 6.2.7), ale pouze okrajově významný trend pro behaviorální syndrom u naivních skokanů. Mezi intraindividuálními variacemi chování a *life-histories* strategiemi jsou silné vazby. V této studii byla u pulců udržovaných v předvídatelném prostředí nízká intraindividuální behaviorální variabilita aktivity spojená s vyšší rychlostí růstu. Účinky předchozího testování (pokud nebyli naivní) se též projeví a to tak, že již jednou testovaní pulci vykazovali opakovatelné chování v antipredačním testu (*Risk-tasking test*) a silné behaviorální korelace v intraindividuálním chování.

5.2.4 PLAZI

Studie hroznýšů královských (*Boa imperator*) (Šimková *et al.*, 2017) zjistila v chování těchto zvířat dvě jasně oddělené osy personality. První popisuje kontext přijímání potravy a druhá osa popisuje agonistické chování. Během remodelace v subadultní fázi životů hroznýšů tato chování tvoří stejnou jedinou osu, která se v dospělosti zase rozdělí, stejně tak jako tomu bylo v juvenilní fázi. Rychlost lovu koreluje s následným příjmem potravy. Ti jedinci, kteří jsou rozhodnuti okamžitě kořist chytit, jsou také ochotnější jí později přijmout. Přijetí neznámé kořisti odráží u hroznýšů jejich smělost. V kontextu

přijímání známé potravy byly všechny proměnné tohoto kontextu významně opakovatelné. Kontext smělosti přijetí nové kořisti má mezi proměnnými dobrou shodu, ale žádná z proměnných neměla významnou opakovatelnost. V kontextu exploračního času pro překročení hranice v aréně OFT významnou shodu a opakovatelnost. Posledním kontextem bylo agonistické chování, kde byla většina proměnných opakovatelná, ale shoda nebyla významná pro většinu případů. Nejlepší opakovatelnost a shoda byla nalezena pro test stresové odpovědi. Když jsou hadi ve stresu, zvýší se jim frekvence srdečního tepu a frekvence dýchání se naopak sníží. Pohlavní rozdíly nebyly nikdy významné. Byla objevena personalita spojená s krmením, která má vývojový efekt napříč ontogenezí a je stabilní v kontextu nové kořisti. Agonistická personalita se během ontogeneze nemění, opakovatelnost je stabilní, ale mění se korelace s ostatními individuálně konzistentními prvky chování Intenzita agonistického chování a interindividuální rozdíly se stabilizují po prvním roce. Jde tedy opět o individuálně konzistentní chování, některá z os personality (potravní chování) se v průběhu ontogeneze mění podstatně, jiné se v určité době ustaví (agonistické chování), ale během ontogeneze se mění behaviorální syndrom (podobný je u juvenilů a dospělců, jiný u subadultů). Je tedy otázkou, zda jsou naplněny podmínky definice personality.

5.2.5 PTÁCI

Na sýkorách koňadrách (*Parus major*) (Carere *et al.*, 2005) se testovaly velmi známé behaviorální typy *slow* a *fast* personalit spojující určitou míru explorační, smělosti a agresivity. *Slow explorers* provádějí pomalejší, avšak zároveň také důkladnější průzkum nových předmětů i prostředí, a jsou v porovnání s *fast explorers* také méně agresivní i smělí. (Verbeek *et al.*, 1994). Experimentálně měřeny byly u juvenilních a adultních jedinců a výsledky studií potvrdily platnost konceptu *slow* a *fast* (Carere *et al.*, 2005; Groothuis and Carere, 2005). Obě linie jsou v čase konzistentní, *slow* linie je v dospělosti v exploraci ale méně stabilní než linie *fast*. *Slow* linie tráví více času rozhodováním, než zaútočí či nezaútočí, a také jim trvá delší dobu, než začnou interagovat s opačným pohlavím.

Test tonické imobility a test nového prostředí (více viz podkapitola 5.1) byly během ontogeneze u obou pohlaví zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) (Wuerz & Krüger, 2015) velmi opakovatelné, pravděpodobně reprezentují dvě samostatné osy, které nekorelují s jinými vlastnostmi. Nebyl nalezen žádný stabilní behaviorální syndrom pro všechny fáze ontogeneze zebříček. Během sexuálního zrání dochází k restrukturalizaci vlastností. Mladé samice, které dosáhnou reprodukčního věku jsou v porovnání se staršími samicemi agresivnější a aktivnější. U samců nic podobného pozorováno nebylo. Nebojácnost (*fearlessness*, z hlediska os řazena jako smělost) a explorační vyšly jako nejvíce opakovatelné rysy ve všech šesti testech. Samice měly obecně lepší opakovatelnost než samci.

Ve studii testující kury bankivské (*Gallus gallus*) (Favati *et al.*, 2016) nebyl objeven žádný behaviorální syndrom. Většina chování se měnila během ontogeneze, jen smělost v testu nové arény a testu tonické imobility měly stabilní střední konzistenci během ontogeneze. Explorační klesala v průběhu

ontogeneze, až se ustálila na nízké úrovni ve 34. týdnu života kurů, tedy u mladých dospělců. Kuřata, která zpočátku dosahovala vysoké explorační aktivity v období, kdy se stala nezávislými, začala vykazovat její snížení, zatímco zpočátku méně explorativní kuřata zůstala později pasivnější. Můžeme říci, že explorační chování je během dospívání nestabilní. Individuální konzistence chování byla na nízké úrovni během senzitivních fází (těmi u kurů jsou období mezi 10. – 12. týdnem života, kdy se stávají zcela nezávislými jedinci a dále pak období mezi 20. – 25. týdnem života, kdy dospívají sexuálně) jejich životů, ale později v dospělosti se stala konzistentnější. Letová odezva, tedy čas pro únik po zaznamenání predátora, při jeho simulovaném útoku, byla aktivnější u juvenilních jedinců. Dospělí mají zase opatrnější přístup v nových a potenciálně rizikových situacích. Predikovat personalitu pro dospělé podle chování kuřátek je zcela vyloučeno u samců a ani u samic není příliš spolehlivé. Nebyl objeven behaviorální syndrom.

5.2.6 SAVCI

Dobrym experimentálním zvířetem pro tento typ studií jsou morčata divoká (*Cavia aperea*). V první studii (Guenther & Trillmich, 2013) prenatalní simulace jarních nebo podzimních podmínek díky upravené fotoperiodě neovlivnila hmotnost při narození ani hmotnost mezi pohlavími. Samice narozené „na podzim“ dospívaly výrazně později v porovnání se samicemi narozenými „na jaře“. Juvenilové silně reagovali na prenatalní periodu, behaviorální fenotypy samic narozených „na podzim“ byly méně explorativní a více averzivní k riziku, než tomu bylo u „jarních“ samic. Subadultní jedinci vykazovali více explorativní fenotypy, rozdíly vyvolané fotoperiodou mezi samci a samicemi zde mizí a v dospělosti nakonec fotoperioda nemá na fenotypy jedinců žádné účinky u obou pohlaví. Prenatalní environmentální podněty indikující dobré podmínky vedly k rychlejšímu zrání vysoce postavených samic, ve špatných podmínkách tomu bylo naopak. Rané osobnostní rysy, ačkoli opakovatelné, se dokázaly měnit během ontogeneze v takové míře, že časné skupinové rozdíly v behaviorálních fenotypech úplně zmizely u dospělých. Nebyl objeven behaviorální syndrom.

Ve druhé studii prováděné opět na morčatech divokých (*Cavia aperea*) tato výzkumná skupina (Guenther *et al.*, 2014) testovala, jak vzrůstající a klesající fotoperioda před a po narození ovlivní vývoj tří behaviorálních a dvou fyziologických rysů, jejich časové konzistence a korelací mezi nimi. Smělost prokázala významnou opakovatelnost v čase na rozdíl od exploračního chování, které nebylo opakovatelné. Zjistili, že experimentování s fotoperiodou ovlivnilo typy osobnosti v některých, ale ne ve všech rysech. To může souviset s tím, že u morčat existují dvě nezávislé osy osobnosti.

Ve třetí studii prováděné na morčatech divokých (*Cavia aperea*) byl proveden *Match-mismatch* experiment, který spočíval ve vystavení jedinců buď do předvídatelných nebo nepředvídatelných podmínek (Finkemeier *et al.*, 2016) a prokázal velkou vývojovou plasticitu v osobnostních rysech, díky narušení fotoperiody. Výsledky prokázaly, že fyziologie a osobnostní rysy jsou ovlivněny a posilněny fotoperiodou a liší se v časové stabilitě během dospívání. Nebojácnost (z hlediska os řazena jako

smělost) byla jediná, která byla opakovatelná během ontogeneze, ale pouze jen, když se nezměnila fotoperioda, ve všech třech testováních. Při změně fotoperiody opakovatelná nebyla. Všichni, kteří neměli změněnou fotoperiodu, si udrželi dobrou opakovatelnost chování. Rozdíl pohlaví byl patrný, samci rychleji rostli v pozdní dospělosti, a to zcela bez ohledu na fotoperiodu, ale jinak byli na fotoperiodu senzitivnější. Byli více plastičtí v nebojácnosti (smělosti) a dospělí samci byli více explorativní.

U morčat divokých (*Cavia aperea*) nebyl nalezen behaviorální syndrom. Smělost byla dobře opakovatelná, ale jen tehdy pokud se během testování nezměnila fotoperioda. V dospělosti se ale i dobře opakovatelné behaviorální rysy z juvenilní fáze zcela vytrácí.

Cílem studie prováděné na potkanech (*Rattus norvegicus*, kmen: *Lister-hooded*) (Lynn & Brown, 2009) bylo zkoumat ontogenezi exploračního chování v nových prostředích u potkanů napříč dospíváním. Obecná lokomoce i explorační aktivita má během ontogeneze adolescentních potkanů zvyšující se trend. Lokomoční aktivitu mají v obou testech vyšší samice než samci. Samice též tráví více času v otevřených ramenech křížového bludiště a jsou tedy v porovnání se samci smělejší. Samcům s rostoucím věkem více roste celková hmotnost, jsou v porovnání se samicemi těžší. Hmotnost chování nijak neovlivňovala.

V další studii zabývající se ontogenezí personality u potkanů (*Rattus norvegicus*, kmen: *Lister-hooded*) (Lynn & Brown, 2010) zkoumali, zda se chování, které se podobá úzkosti u potkanů zvyšuje, klesá nebo zůstává stabilní během přechodu z adolescence do dospělosti. Opět samci s rostoucí věkem vážili více než samice. Latence k odchodu z boxu byla vyšší u samic, ale vliv na celkový počet vstupů a výstupů z boxu nemělo ani pohlaví, ani věk. Na lokomoci měl věk i pohlaví velký vliv. Po ustálení váhy vliv věku přetrvával, starší jedinci byli aktivnější, opět samice byly aktivnější než samci. Doba strávená v otevřených ramenech vyvýšeného křížového bludiště i procento vstupů do otevřených ramen se zvětšoval lineárně s věkem, ale na rozdíl od předchozí studie zde nebyl žádný významný vliv pohlaví. Obecně známá věc, že úzkost (anxieta) s věkem potkanů klesá, byla potvrzena. Úzkost se snižovala ve všech věkových skupinách i ve všech testech napříč ontogenezí.

Lokomoční aktivita potkanů v OFT pozitivně korelovala s aktivitou v testu vyvýšeného bludiště v obou studiích. Nebyl objeven behaviorální syndrom. Konsistence chování s věkem rostla.

Hraboši polní (*Microtus arvalis*) (Herde & Eccard, 2013) vykazovali konzistentní individuální rozdíly ve svém chování. Analýza ukázala na možné behaviorální syndromy, kde jsou v kombinacích smělost, explorační aktivita a aktivita. Během krátké doby byla opakovatelnost i kontextová obecnost vysoká. Všechny proměnné v krátkodobé studii (skupina *short term adult* byla testována 2x během jednoho týdne) adultů byly vysoce korelovány mezi prvním a druhým testováním, aktivita a explorační aktivita byly ve všech testech u těchto zvířat vysoce opakovatelné. U dospívajících zvířat bylo chování při exploraci konzistentní, zatímco aktivita nebyla. Hraboši, kteří byli testováni po dlouhé době (skupina *long term*

adult pak byla testována v rozmezí 3 měsíců ještě 4x) měli opačný vzor chování pro exploraci a aktivitu než dospívající zvířata. Zvířata měla v delším intervalu mezi testováními menší konzistenci než ta v kratším. Byl objeven behaviorální syndrom. Byly nalezeny korelace i konzistence chování. Hraboši vykazovali konzistentní individuální rozdíly chování.

V dalším experimentu byl opět testován vliv sezónních změn v raném životě a v dospělosti u hraboše polního (*Microtus arvalis*) (Gracceva et al., 2014). Juvenilní fáze při odstavu, tj. ve 3. týdnu života, je stále velmi senzitivní fází, kdy se upravuje chování, tělesná hmotnost a citlivost HPA osy při změně sezónních podmětů. Zdá se, že zimní podmínky vyvolávají u juvenilů spíše obezřetnější personalitu, méně aktivní a s vyšší hladinou stresu. Dospělí jedinci již v reprodukčním věku nejsou tak plastiční a při změně sezónních podmětů nevykazují žádnou změnu chování. Byla objevena personalita. Během pozdního vývoje ale může dojít k posunutí *bold – shy* osy.

Výsledky testování čikarího červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Kelley et al., 2015) ukazují, že některé rysy osobnosti u tohoto druhu nejsou konzistentní napříč ontogenezí a že rozvoj osobnosti může být závislý nejen na změnách fyziologických ale také na změnách životního prostředí. Agresivita a aktivita byla korelována u juvenilů i ročních jedinců, ti též vykazovali přítomnost behaviorálních syndromů. V behaviorálním syndromu byla spojována vysoká aktivita s vysokou agresivitou, a naopak nízká aktivita s nízkou agresivitou. Diferenciální stabilita byla zachována pro aktivitu, ale ne pro agresii. Důležité pro personalitu bylo jejich včasné rozptýlení do okolí a získání území, protože existují určité náznaky, že sociální změny během dospívání mohou na ni mohou mít vliv. Tato zvířata prodělávají během dospívání změny personality. Zatímco juvenilové vykazovali individuální rozdíly v aktivitě a agresii, ne všechny formy stability byly udržovány napříč ontogenezí i poté, co dospěli. Zpětný odchyt je odhadován na 72 %.

Ve studii pozorující křečičky džungarské (*Phodopus sungorus*) (Kanda et al., 2012) není překvapující, že se celková úroveň aktivity projevuje jako hlavní složka variability v obou prováděných testech a že individuální aktivita je nejkonzistentnějším individuálním znakem, opakovatelným jak v čase, tak napříč oběma testy. Juvenilové byli v průměru méně aktivní v obou testech, aktivita je u nich velmi variabilní. Úroveň aktivity se tak jeví jako stabilní individuální znak pro hlodavce. Smělost a aktivita vytvořili behaviorální syndrom.

Environmentální efekt působící na skupinu svišťů žlutobříchých (*Marmota flavivetris*) (Petelle et al., 2013) a různé skupiny ovlivňoval různě. Krotkost byla signifikantně korelována ve všech fázích života a byla s věkem stabilní. Úroveň smělosti byla naopak ve všech fázích rozdílná. Roční jedinci ukázali konzistentní individuální rozdíly ve smělosti, která u nich byla dobře opakovatelná. Korelace mezi odvážností a krotkostí nebyla pro žádný věk významná, podle toho můžeme usoudit, že krotkost a smělost se vyvíjí v různých fázích života. Osobnost svišťů se vyvíjí v raném věku a je usměrňována s věkem. Rozdíly ve vývoji personality umožňují jedincům jednat adaptivně. Personalita se objevila

v různých věkových kategoriích a nemusela nutně mezi kategoriemi korelovat. Nebyl nalezen žádný behaviorální syndrom.

6. DISKUZE

6.1 EXPERIMENTÁLNÍ PRÁCE

Studií zabývajících se ontogenezí personality u zvířat obecně není momentálně mnoho, třebaže mohou přinést zajímavé poznatky, protože ontogenetická perspektiva totiž poskytuje komplexnější pochopení funkce a vývoje osobnosti (Stamps & Groothuis, 2010). Nejvíce studií experimentálně testujících chování alespoň dvou životních fází zvířat (těmi mohou být juvenilní, subadultní (mladší, starší) a adultní jedinci (mladší, starší) ale také roční jedinci. Podrobně viz Tab. 1) je ve skupině savců. Mezi ně počítáme i klasická laboratorní zvířata, která nejsou tolik náročná na chov, mají rychlý generační obrat a jdou u nich dobře zachytit jednotlivá životní stádia i rozpoznat pohlaví. Také je to skupina, která nám je jakožto dalším zástupcům savců nejbližší a možná i proto je v tomto typu studií nejvíce zastoupená. Do této skupiny jsem zařadila celkem 10 prací (viz Tab. 1). Druhou nejpočetnější skupinou byly ryby se 6 studii (viz Tab. 1). Skupina zahrnující práce o ontogenezi personality u hmyzu čítá 5 studií (viz Tab. 1). Zbývajících 10 prací pokrývají skupinu ptáků, plazů, obojživelníků, klepítkačů a hlavonožců (viz Tab. 1).

Studie zkoumající ontogenezi personality obojživelníků jsou prozatím pouze 2, třebaže by studie právě této skupiny velmi pravděpodobně, díky tomu, že to jsou jediní tetrapodní obratlovci prodávající během svých životů metamorfózu, mohly přinést zajímavé výsledky. Metamorfózu můžeme v širokém slova smyslu chápat jako sérii morfologických a fyziologických změn včetně změn v chování během postembryotického vývoje (Wilbur, 1980). Bylo by tedy dobré na obojživelníky v těchto studiích nezapomínat a studovat je mnohem více (Wilson & Krause, 2012a).

Třebaže laboratorní výzkum hraje průkopnickou roli ve studiu ontogeneze personality, studia v přirozených podmínkách zvířat mohou možná přinést přesnější a méně zkreslené výsledky, protože v přírodě působí na ontogenezi personality přirozené selekční tlaky a variabilita v individuálním chování nebývá uměle redukována člověkem ještě před započítáním samotných experimentů (Kelley *et al.*, 2015). Kvůli návyku na prostředí v zajetí a nižší rozmanitosti situací je možné, že jsou ve svém chování zvířata chovaná v zajetí „uměle“ stabilnější. Laboratorní prostředí také nemusí díky svému omezenému prostoru stimulovat určité chování (např. tvorbu stabilních typů aktivity nebo vývoj antipredačního chování) (Herde & Eccard, 2013). Je tedy zřejmé, že ve volné přírodě jsou podmínky oproti laboratoři diametrálně odlišné. Selektivní tlak nebo boj o zdroje je něco, co v laboratorních podmínkách lze jen těžko zcela zachytit, a proto by bylo dobré provádět tyto přírodní či polopřírodní studie, příkladem

tohoto typu studií je experimentování se svišti žlutobřichými (*Marmota flaviventris*) (Petelle *et al.*, 2013) nebo s čikarím červeným (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Kelley *et al.*, 2015). Ekologické podmínky totiž ovlivňují jak *life-history* parametry, tak expresi behaviorálních typů a budoucí studie by je tak měly zvážit (Herde & Eccard, 2013).

6.2 KONZISTENCE

Je logické předpokládat, že se jedinci během různých etap svých životů musí změnit, protože jejich životní nároky se také mění. A proto je tedy nasnadě očekávat změny při přechodech z jedné životní fáze do další. Jednotlivci procházejí rozsáhlými hormonálními změnami v průběhu sexuálního zrání, což je samozřejmě fáze, kdy dochází také k reorganizaci chování (Favati *et al.*, 2016). Abychom mohli studovat ontogenetické změny v syndromech chování, musíme měřit jednotlivé vzorce chování v různých fázích života a potom mezi nimi vyhodnotit jejich vzájemné vztahy (Bell & Stamps, 2004). Během ontogeneze se mohou objevit behaviorální fenotypy či různé behaviorální typy (Sih *et al.*, 2004; Stamps & Groothuis, 2010; Trillmich & Hudson, 2011), které se mohou měnit nebo být přizpůsobovány v senzitivních fázích života či různých fázích *life-history* (např. během dospívání, když dosáhnou pohlavní dospělosti (Hedrick & Kortet, 2012), nebo při změně sezóny – fotoperiody (Guenther & Trillmich, 2013)). Tato vývojová flexibilita behaviorálních typů může jednotlivcům umožnit přizpůsobit se místním podmínkám prostředí, včetně rizika predace (Bell & Stamps, 2004) nebo konkurenčnímu prostředí (Carere *et al.* 2005).

Stejně jako jednotlivé znaky, tak i korelace mezi nimi mohou být konzistentní nebo nekonzistentní napříč ontogenezí (Guenther *et al.*, 2014). Chování je v čase plastické, ale korelace chování v daném kontextu být plastické nemusí. Proto můžeme mít v rámci popisu ontogeneze personality stabilní nebo nestabilní behaviorální syndrom (Bell & Stamps, 2004). Nestabilní behaviorální syndrom detekujeme, když chování koreluje jen v některých stádiích ontogeneze, ale ne ve všech (Sinn *et al.*, 2008) a stabilní behaviorální syndrom (Brodin, 2008) najdeme, když jsou objeveny stále stejné korelace mezi chováním napříč ontogenezí. Stabilitu behaviorálních znaků je nutné testovat, nejen pouze předpokládat (Wuerz & Krüger, 2015). Navíc, behaviorální syndrom může být stabilní i v jednom znaku, jak tomu bylo u koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*) z řeky Navarro, které byly po celou ontogenezi agresivnější v různých kontextech (Bell & Stamps, 2004). Výsledky studie prováděné na morčatech divokých (*Cavia aperea*) (Guenther *et al.*, 2014) ukazují, že osobnost není nutně stabilní od narození až do smrti, a že se vyvíjí během ontogeneze, což potvrzuje i předchozí studie (Guenther & Trillmich, 2013). Může tak dojít k rozpojení i posílení vazeb mezi korelovanými vlastnostmi a ty se mohou objevit pouze v určitém věku nebo ve chvíli, kdy je důležité, aby se objevily. Tyto vazby ve vzájemné korelaci mohou být rozpojeny, např. dojde-li k jejich narušení nějakým fyziologickým, neurobiologickým nebo genetickým faktorem (Groothuis & Trillmich, 2011). Ani personalita zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) (Wuerz & Krüger, 2015) nebo čikariho červeného

(*Tamiasciurus hudsonicus*) (Kelley *et al.*, 2015) nemusí být vždy stabilní po celou dobu života. Rozvoj osobnosti může být závislý na změnách životního prostředí (Guenther & Trillmich, 2013), stejně tak jako na fyziologických změnách (Kelley *et al.*, 2015). Jedinci se také liší v plasticitě jejich chování. Individuální plasticita a personalita tak mohou být považovány za komplementární aspekty fenotypu (Gracceva *et al.*, 2014).

6.2.1 ONTOGENETICKÝ EFEKT

Juvenilní jedinci mají často vyšší projevy chování než jejich další životní stádia a jsou také ve svých projevech více plastičtí. Příkladem jsou sepioly *Euprymna tasmanica* (Sinn *et al.*, 2008), které byly jako juvenilní jedinci smělejší, stejně jako cvrčci *Gryllus integer* (Hedrick & Kortet, 2012) nebo mandelinky řeřišnicové (*Phaedon cochleariae*) (Müller & Müller, 2015). Aktivnější a zároveň i smělejší byli před finální ekdýsi juvenilové ruměnic pospolných (*Pyrrhocoris apterus*) (Gyuris *et al.*, 2012). Juvenilní a subadultní stádia gambusíí Holbrookových (*Gambusia holbrooki*) (Polverino *et al.*, 2016) měly vyšší aktivitu plavání než dospělci. Personalita gambusíí Holbrookových (*Gambusia holbrooki*) se objevila až během a po pohlavním zrání, díky poklesu plasticity chování jedinců během ontogeneze. Je důležité zmínit, že se u těchto ryb rozdíly personality objevily i bez stimulace zapříčiněné různými faktory vnějšího prostředí.

6.2.2 VLIV PŘEDCHOZÍ ZKUŠENOSTI

Každopádně je také třeba zmínit, že vystavení simulované predaci během ontogeneze ve studii rivulusů (halančíků) mramorovaných (*Kryptolebias marmoratus*) (Edenbrow & Croft, 2013) bylo klíčovým faktorem, který generoval vznik konzistentních individuálních rozdílů, behaviorálních typů. Mladiství jedinci kura bankivského (*Gallus gallus*) (Favati *et al.*, 2016) mají aktivnější letovou odezvu po zpozorování predátora v porovnání s dospělými kury, kteří jsou pozornější a opatrnější v nových a potenciálně rizikových prostředích. Tyto příklady můžeme klasifikovat jako ovlivnění chování díky předchozí zkušenosti.

Opatrnější chování v dospělosti pozorujeme i bez předchozí zkušenosti u cvrčka *Gryllus integer* (Hedrick & Kortet, 2012) či rumněnic pospolných (*Pyrrhocoris apterus*) (Gyuris *et al.*, 2012). Svišti žlutobříší (*Marmota flavivetrus*) (Petelle *et al.*, 2013) byli též jako mláďata méně opatrní. U hraboše polního (*Microtus arvalis*) (Gracceva *et al.*, 2014) může být během pozdního vývoje personalita upravena posunutím osy smělí – plaší (*bold – shy*).

6.2.3 ENVIRONMENTÁLNÍ EFEKT

Významnou vývojovou plasticitu v osobnostních rysech můžeme vyvolat pomocí (jiných) prostředí, např. pomocí narušení fotoperiody při *match-mismatch* experimentu na morčatech divokých (*Cavia aperea*) (Finkemeier *et al.*, 2016). Juvenilové i subadulti často zažívají odlišný selekční tlak než dospělí a důsledkem toho mohou vykazovat rozdílné behaviorální fenotypy. Je obecně známo že rostoucí fotoperioda předpovídající jarní až letní podmínky, které jsou považovány za období hojnosti

a dostatku zdrojů v porovnání s obdobím podzimu až zimy, kdy se fotoperioda zkracuje. U morčat divokých (*Cavia aperea*) i jejich domestikovaných forem je načasování pohlavní dospělosti silně ovlivněno fotoperiodou. Morčata jsou zvířata žijící v sezónních podmínkách, a proto musí být vysoce plastická na změny prostředí. Samci se obvykle rozmnožují po překročení hranice 500 gramů váhy, což většinou znamená, že se rozmnožují až další rok svého života. Samice musí řešit *trade off*, zda se rozmnoží později v sezóně, kdy se narodily, a už budou mít nějaké potomstvo (protože je lepší nějaké, než žádné), nebo zda budou investovat do svého samotného přežití, přečkají zimu a rozmnoží se, až budou vhodnější podmínky pro ně samotné i jejich mláďata. (Guenther & Trillmich, 2013). Vliv fotoperiody byl studován i na hraboších polních (*Microtus arvalis*) (Gracceva *et al.*, 2014), kdy v druhé fázi experimentů byly dospělé samice hrabošů umístěny na 4 týdny do rozdílných fotoperiod a poté otestovány. Vliv fotoperiody se na dospělé samice hrabošů nikterak ve změnách chování nepodepsal. Samice nevykazovaly žádnou změnu v chování pravděpodobně proto, že v reprodukčním věku již nejsou tak plastické, jak bývaly jako mláďata.

6.2.4 POKLESY KONZISTENCE

Konzistence chování klesala, pokud mezi jedním a dalším testováním byly větší prodlevy (např. byla zvířata testována v delším intervalu). Bylo to tak jak u stepníka *Stegodyphus sarasinorum* (Parthasarathy *et al.*, 2019) (krátkodobá část studie testovala stepníky celkem šestkrát a to každý 4. den a dlouhodobá část studie testovala stepníky také šestkrát, ale tentokrát to bylo každý 10. den) i u hraboše polního (*Microtus arvalis*) (Herde & Eccard, 2013) (skupina *short term adult* byla testována dvakrát během jednoho týdne a skupina *long term adult* pak byla testována v rozmezí 3 měsíců ještě čtyřikrát). Pokles konzistence v chování v delších časových úsecích může odrážet nepřítomnost významných individuálně konzistentních prvků chování, tak i komplikace způsobené nedostatečným smplováním, pokud se jedná o výraznou ontogenezi personality.

6.2.5 MOŽNÉ LIMITACE

Jsou-li jednotlivé znaky chování a korelace mezi nimi stabilní napříč ontogenezí, pak korelace mohou představovat základní omezení fenotypové variability a personalita může vytvořit jistá vývojová omezení (Bell & Stamps, 2004; Sih *et al.*, 2004). U šídlatky *Lestes congener* (Brodin, 2008) došlo k přenesení behaviorálních typů z juvenilních jedinců na dospělé. Aktivnější a zároveň i smělejší juvenilní jedinci byli tedy i aktivnějšími a smělejšími dospělci, kteří měli vyšší disperzi v porovnání s méně aktivními juvenilny, potažmo dospělci. Koexistence těchto dvou personalitních typů je pro šídlatky zřejmě výhodná, jak v juvenilním stádiu, tak i v dospělosti.

Samice křižáka zlatitého (*Argiope aurantia*) (Foellmer & Khadka, 2013), které byly v mládí agresivnější vůči kořisti, byly v dospělosti také agresivnější vůči samci, a v 77 % případů došlo k sexuálnímu kanibalismu. Sexuální kanibalismus lze popsat jako situaci, když jedinec napadne a zabije svého partnera před, během, bezprostředně po kopulaci a často se předpokládá jako extrémní projev

sexuálního konfliktu. Vyskytuje se u hmyzu a pavoukovců, kde obvykle samice kanibalizují samce (Elgar, 1992). Agresivita v kontextu krmení byla prediktabilní pro kanibalistický útok samic na samce v čase páření, ale sami autoři varují na opatrnější interpretaci tohoto výsledku. Korelace byla významná, ale interpretují to i tak, že jejich výsledek podporuje přelévání agrese. Navíc se domnívají, že by sexuální kanibalismus u těchto pavouků neměl být vysvětlován jen jako produkt syndromu chování, ale také je to opatření, aby se zabránilo samcům v monopolizaci otcovství.

6.2.6 OSY

Velmi často se v různých pracích u různých modelových taxonů objevovaly právě dvě osy chování (personality). Byly objeveny např. pro smělost a exploraci u zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*), kde jde o dvě samostatné osy (Wuerz and Krüger, 2015). Dále pak byla nalezena osa popisující kontext přijímání potravy a osa agonistického chování u hroznýšů královských (*Boa imperator*), které se pouze v průběhu dospívání spojují v osu jednu (Šimková *et al.*, 2017). Další příkladem mohou být dvě dimenze u mandelinky řeřišnicové (*Phaedon cochleariae*) (Müller & Müller, 2015), konkrétně aktivita a smělost, které byly nalezeny ve všech pozorovaných stádiích, ale neměly vzájemnou korelaci a tak nebyly nutně spojeny do behaviorálního syndromu. V behaviorálním syndromu byla ovšem spojena smělost a explorativní chování u rivuluse (halančika) mramorovaného (*Kryptolebias marmoratus*) (Edenbrow & Croft, 2011). Tyto dvě osy byly také objeveny u morčat divokých, ale byly samostatné (*Cavia aperea*) (Guenther *et al.*, 2014). Behaviorální syndrom aktivity a smělosti byl ještě objeven např. u šidlatky *Lestes congener* (Brodin, 2008) nebo také syndrom tvořený z aktivity a exploračního chování u skokana skřehotavého (*Rana ridibunda*) (Wilson and Krause, 2012b). Hlavní osy časově konzistentního chování jsou tedy i ve studiích nalézány velmi často, skoro vždy jde o odvážnost v kombinaci s různými dalšími osami (potravní chování, explorace, aktivita). Zajímavé je, že ačkoliv jsou tyto osy stabilní, jejich provázanost nebo naopak samostatnost ukazuje na složitost v naplnění druhého hlavního rysu personality – konzistence mezi kontexty, tedy na potíže s prokázáním strukturální konzistence.

Aktivita krmení (*feeding activity*) není identifikována jako personalitní znak u většiny zkoumaných druhů (Réale *et al.*, 2007), každopádně ve studii zabývající se koljuškami devítiostnými (*Pungitius pungitius*) (Herczeg *et al.*, 2013) a hroznýši královskými (Šimková *et al.*, 2017) je velmi důležitá. V ontogenezi koljušek hraje významnou roli, protože je u jedinců konzistentní napříč ontogenezí. U hroznýšů také nacházíme *feeding/foraging* osu personality sycenou řadou opakovatelných parametrů potravního chování. Divergence v ontogenetickém posunu v potravních osobnostních rysech má zcela jistě genetický základ, ale je důležité zmínit, že vše nemůže být vysvětleno prostými aditivními genetickými účinky.

6.2.7 TEORIE PACE-OF-LIFE SYNDROM

Intraindividuální variabilitu mezi jedinci, lze vysvětlit pomocí teorie *Pace-of-life syndrom* (dále jen POLS) (Réale *et al.*, 2010). POLS jsou konzistentní individuální rozdíly mezi rysy chování, fyziologií a znaky *life-history*. Odvážní jedinci mají tendenci vystavovat se více rizikům a díky tomu mohou potenciálně získat větší odměny. Kdežto plašší jedinci mají tendenci přijímat méně rizik a díky tomu mohou propásnout např. příležitost k páření nebo získání zdrojů, které by se jim mohly hodit (Sih *et al.*, 2004). Například cvrčci *Gryllus integer* (Hedrick & Kortet, 2012) byli jako dospělci, zvláště pak samci, více plašší, v porovnání se samicemi. Sexuálně zralý cvrček by měl být již vyhraněný vůči riziku, protože úspěšně dospěl, sbíral drahocenné zdroje, které lze nyní investovat do reprodukce, ale také snadno ztratit, pokud nebude dostatečně obezřetný. V rané fázi je daleko prospěšnější být riskantní, sbírat drahocenné zdroje a rychle vyrůst, aby se mohl brzy reprodukovat, ale v pozdějších fázích toto riskantní chování již není výhodné. Ztráty by byly příliš veliké, proto jsou samci méně smělí v dospělosti (Gyuris *et al.*, 2012). Tyto pohlavní a ontogenetické rozdíly ovšem další studie prováděná na těchto zvířatech nepotvrzuje, třebaže je v souladu s POLS teorií, nevyjadřuje jí silnou podporu. (Niemelä *et al.*, 2012). POLS teorii podporují i výsledky dalších studií např. studie skokanů štíhlých (*Rana dalmatina*), kde se pulci vykazující vysokou aktivitou vyvíjeli rychleji (Urszán *et al.*, 2015). Nebyla definována žádná teorie, která by vysvětlovala vznik rozdílných personalit s ohledem na pohlaví jedince. Svým způsobem by ale tyto pohlavní rozdíly mohl vysvětlit POLS.

6.2.8 POHLAVNÍ ROZDÍLY

Pohlavní rozdíly v chování nacházíme např. ve studii zaměřující se na mandelinky řeřišnicové (*Phaedon cochleariae*) (Müller & Müller, 2015) byly v dospělosti samice aktivnější než jejich samci. Pravděpodobně to souviselo s tím, že samice musí hledat dobré místo pro naklazení vajíček, a tak jsou celkově aktivnější. Další rozdíly v ontogenezi personality mezi samci a samicemi byly zjištěny u zebříčky pestré. Během sexuálního dospívání dochází u zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*) (Wuerz & Krüger, 2015) k restrukturalizaci vlastností. Mladé samice, které dosáhnou reprodukčního věku jsou v porovnání se staršími samicemi aktivnější a agresivnější na svůj odraz v zrcadle v zrcadlovém testu. Nic podobného u samců zebříček nalezeno nebylo. Samci byli navíc v projevech chování méně opakovatelní než samice. Dalším příkladem mezipohlavních rozdílů v průběhu ustavení personality jsou morčata. Samci morčat divokých (*Cavia aperea*) ve studii (Finkemeier *et al.*, 2016) rostli v porovnání se samicemi rychleji a to bez ohledu na fotoperiodu. Celkově ale byli více ovlivněni fotoperiodou než samice a nejspíše proto byli plastičtější v „nebojácnosti“. Pohlavně zralí samci byli více explorativní. U svišťů žlutobříchých (*Marmota flavivetris*) (Petelle *et al.*, 2013) byli samci odvážnější jako roční jedinci, kdežto samice byly odvážnější v dospělosti. V OFT prováděném na hraboších polních (*Microtus arvalis*) (Gracceva *et al.*, 2014) se samci pohybovali víc než samice. Naopak ve studii potkanů (*Rattus norvegicus*) (Lynn & Brown, 2009) měly v OFT i v testu vyvýšeného křížového bludiště celkovou lokomoční aktivitu a větší procento času stráveného na otevřených ramenech bludiště vyšší naopak

samice. V další studii zkoumající personalitu potkanů (*Rattus norvegicus*) (Lynn & Brown, 2010) se již vliv pohlaví v takové míře neprojevil a u samců, stejně jako v předchozí studii (Lynn & Brown, 2009), s rostoucím věkem rostla více jejich tělesná hmotnost.

6.2.9 MATERNÁLNÍ EFEKT

Příznaky mateřského efektu se projevily pouze u hybridů koljušek devítiostných (*Pungitius pungitius*) (Herczeg *et al.*, 2013), kteří měli matky původně z rybníční populace. Mateřský vliv je tedy třeba zohledňovat a neměl by být zanedbáván, protože i v další studii prováděné tentokrát na živorodkách duhových (*Poecilia reticulata*) (White & Wilson, 2019) zjistili, že jak aditivní genetické účinky, tak právě i vliv matky jsou důležité determinanty pro rizikové chování potomstva, i když jsou identifikovatelné pouze u dospělců. Ve studii rivulusů (halančíků) mramorovaných (*Kryptolebias marmoratus*) (Edenbrow & Croft, 2013) měla identita matky silný vliv na velikost potomků, ale nikoliv na jejich chování. Vliv matky (tzkv. maternální efekt) je široce uznávaný faktor působící jako důležitý zdroj fenotypové plasticity, který může přetrvávat i po několik generací (Bernardo, 1996; Green, 2008). V posledních letech výzkum prokázal, že rozdíly v koncentracích androgenů ve vejcích racků chechtavých (*Larus ridibundus*) ovlivňují jejich *life-history* a znaky personality (Eising & Groothuis, 2003). A takových zdrojů může být více, např. ovlivnění HPA osy v ranné ontogenezi mírou rodičovského chování (Tang *et al.*, 2014), nebo metylace a demethylace DNA a RNA, která zprostředkovává interakci mezi mateřským chováním, dalšími faktory prostředí a expresí DNA (Weaver *et al.*, 2004)

6.3 VÝSLEDKY EXPERIMENTÁLNÍCH PRACÍ VE SROVNÁNÍ S PREDIKOVANÝMI VÝSLEDKY VYBRANÝCH TEORETICKÝCH MODELŮ

Ontogeneze personality zachycená ve výsledcích vybraných teoretických prací není zcela shodná s návrhy vybraných teoretických modelů I a II. Model I popisuje personalitu vnikající během života (Bergmüller & Taborsky, 2010) a model II pak popisuje vliv zkušenosti na ustanovení personality (Dingemanse & Wolf, 2013).

Každopádně existují studie, které průběhem ontogeneze personality odpovídají některým částem modelu II. Příkladem je např. studie šídlatek *Lestes congener* (Brodin, 2008) či studie samic křížáků zlatitých (*Argiope aurantia*) (Foellmer & Khadka, 2013). V modelu II pozorujeme situaci, kdy na ustanovení personality má vliv raná zkušenost. Tato první zkušenost ustanoví odpověď na jednu úroveň, které se pak chování výše zmíněných živočichů nadále neměnně drží (v modelu II je to konkr. část C a D, více viz podkapitola 4.2). Behaviorální typy šídlatek *Lestes congener* (Brodin, 2008), které měly už v juvenilní fázi, byly přeneseny do adultní fáze. Behaviorální syndrom aktivity a smělosti byl u nich přenesen i skrze metamorfózu. Agresivitu z juvenilní fáze až do dospělosti si ponechaly i samice křížáka

zlatitého (*Argiope aurantia*) a podporují tak tuto část vybraného teoretického modelu II také. Čím více byla samice v mládí agresivní vůči potravě, tím více byly později agresivnější vůči samci.

Jistou podobnost s modelem II, nacházíme u studie stepníka *Stegodyphus sarasinorum* (Parthasarathy *et al.*, 2019), kde agrese juvenilů postupně roste a s přechodem do subadultního stádia začne pomalu klesat. Má podobný průběh jako jedna z částí modelu II (konkr. část B, více viz podkapitola 4.2). Průběh je sice podobný, ale neodpovídá modelu, neboť nejde o změny v důsledku aktuálně působících faktorů, které ustanovují odpověď podle působícího faktoru buď vysokou nebo nízkou, a to bez ohledu na faktory minulé.

Zbylé části tohoto vybraného teoretického modelu II, který popisuje vliv zkušeností, ať už to jsou zkušenosti krátkodobé, které neřeší minulé zapůsobení nebo i zkušenosti dlouhodobé, co počítají i s předchozím působením a pracují s ním, nelze na výsledky vybraných experimentálních prací aplikovat, protože tak nevycházejí.

Většinou je počáteční hodnota měření personalitních charakteristik umístěna vysoko nebo naopak nízko a během dospívání dochází k jejímu otočení na hodnotu jí opačnou u konečné hodnoty měření. Pokud je počátečních nebo konečných hodnot v měření více, jsou většinou všechny téměř stejně vysoké nebo nízké v začátku i v konci měření. Velmi často také pozorujeme postupné snižování intenzity chování s přibývajícím věkem, např. u smělosti cvrčků *Gryllus integer* (Hedrick & Kortet, 2012), aktivity plavání gambusí Holbrookových (*Gambusia holbrooki*) (Polverino *et al.*, 2016) či u exploračního chování kurů bankivských (*Gallus gallus*) (Favati *et al.*, 2016), které se ustavuje v předposledním měření v dospělosti na nízké hodnotě. Obrácený trend, tedy postupné zvyšování hodnoty chování nacházíme také, např. u aktivity mandelinky řeřišnicové (*Phaedon cochleariae*) (Müller & Müller, 2015) nebo u obou studií prováděných na potkanech (*Rattus norvegicus*) (Lynn & Brown, 2009; Lynn & Brown, 2010), kdy se s věkem zvyšovala celková lokomoční aktivita, explorační chování i smělost. Fází, kdy začíná docházet ke snižování nebo naopak zvyšování projevů chování, je dospívání, kdy se z juvenilních jedinců postupně začínají formovat reprodukce schopní mladí adultní jedinci. Je to období, kdy je třeba pružně zareagovat na změny, které dospívání přinese a přizpůsobit se nově nastoleným podmínkám. Dospívání je období, které je díky rozsáhlým změnám v organismu obecně nestabilní a tato nestabilita se v tomto období reflektuje i v chování (Šimková *et al.*, 2017). Dalším nestabilním obdobím, kdy nebyly zachovány žádné konzistence v žádném testu, je např. u sepiol *Euprymna tasmanica* období páření (Sinn *et al.*, 2008).

Myslím si, že výsledky vybraných experimentálních prací nelze úplně porovnávat s Modelem I. Tento model popisuje osobnost vznikající během života v důsledku nároků prostředí a sociálních konfliktů, kterými jedinec během života musí projít a které nakonec zformují každému jedinci jeho behaviorální typ. Tento model mi přijde jako neuplatnitelný pro laboratorní zvířata. Ne vždy jsou experimentální zvířata zcela vystavena sociálním konfliktům a výzvám v takové míře, které by musela

čelit v přírodě ve svém přirozeném prostředí. To považuji za jeden z problémů modelu I. Nutno ale podotknout, že jedna studie, prováděná na divoké populaci čikarího červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Kelley *et al.*, 2015) upozorňuje, že získání území, které s sebou přináší určitou výzvu prostředí může osobnost ovlivnit. Konflikty a výzvy jsou sice simulovány různými testy (např. test agresivity, zrcadlový test, test s predátorem, různé antipredační testy, aj.) ale dle mého názoru nelze spoléhat na to, že by osobnost zvířat (a to už u všech zvířat, nejen těch laboratorních) byla formována jen a pouze tím, s čím se zvířata v životě setkají a nic víc by nehrálo ani částečnou roli na konečném výsledku. Problém vidím také v tom, že si myslím, že nelze spoléhat na to, že by všechna zvířata začínala své životy ve stejném výchozím bodě a byla ve svých projevech chování na začátku identická. Vystavení sociálním konfliktům a výzvám zcela bezpochyby na tvorbě osobnosti zvířat má svůj částečný podíl, bylo by ale dobré věnovat více pozornosti také dalším faktorům, kterými mohou být maternální (paternální) účinky i genetický základ osobnosti, který model I nezahrnuje. Myslím si, stejně jako někteří autoři (Carere *et al.* 2005; Stamps a Groothuis 2010), že osobnost sama o sobě je výsledkem působení několika vzájemně na sebe působících faktorů (environmentálních, maternálních (paternálních) nebo genetických), které vytvářejí společně celkový obraz toho, jak se chování nakonec projeví. Osobnosti jsou totiž částečně zděděny (Drent *et al.*, 2003) a studie naznačují, že přibližně 52 % variability ve zvířecí osobnosti může být způsobeno aditivní genetickou variací (Dochtermann *et al.*, 2015).

Teoretické i experimentální práce po odečtení zděděné variability chování mohou tedy vysvětlit zhruba polovinu existující variability v osobnostních rysech. Mechanismy vzniku osobnosti, načasování i selekční tlak na sestavu odlišných vlastností v juvenilním i dospělém věku však mohou být u různých druhů a za určitých podmínek velice různé. V rámci osobnosti formované v průběhu života záleží na konkrétních faktorech prostředí i plasticitě jednotlivých druhů i jedinců, kterou je možné postupně stabilizovat (ořezávat, sestavovat) do podoby individuálně stabilních rozdílů v chování, konzistentních v čase i mezi kontexty. Nicméně některé výsledky experimentálních studií, např. vývoj osobnosti u hroznýšů nemá odpovídající teoretický model. Řada prací také ukazuje ontogenezi konzistentních individuálních rozdílů v čase, nikoli však mezi kontexty. Je otázkou, jak takovým případům říkat a zda je strukturální konzistence opravdu nutnou podmínkou osobnosti zvířat.

7. ZÁVĚR

Osobnost ovlivňují především genetické, maternální a environmentální faktory, které jsou navzájem propojené. Vybrané teoretické modely nejsou zcela dostačující. Je potřeba vytvořit nové modely, které budou zahrnovat více proměnných, především pak genetické, maternální a environmentální, díky nimž budou snad tyto modely přesnější. Nejvíce experimentálních měření se obecně provádí na savcích, ptácích, rybách ale také na hmyzu. Zvířata z jiných taxonů nejsou zastoupena tak početně, ale přesto se v experimentálních pracích objevují také. Pro popis vývoje osobnosti je

důležitá individuální stabilita a tři vzory časové konzistence – strukturální, diferenciální a střední (normativní) konzistence. Personalita je obecně plastičtější u juvenilních jedinců a postupem času, jak jedinci dospívají, se plasticita projevů chování zmenšuje. Dospívání je období, kdy často dochází k restrukturalizaci chování, které není v této fázi života jedinců stabilní a konzistentní. Nejčastějším testem je OFT a jeho variace, ale existuje i mnoho dalších testů (např. test nového prostředí, zrcadlový test, antipredační testy, aj.). Mezi nejčastěji prověřované osy chování patří osy popisující aktivitu, explorační chování a smělost. Osy mohou být spojeny do behaviorálních syndromů v rámci kterých mohou vytvářet různé behaviorální typy. Mohou být vytvořeny též různé *coping style* přístupy pro zvládání stresu. Je překvapivé, že pokud porovnáme sýkory z hlediska jejich explorační a myši z hlediska jejich agrese, nacházíme shodu (Groothuis and Carere, 2005). Podobnost mezi různými taxony naznačuje základní princip pro organizaci zvířecích personalit. Pokud porovnáme behaviorální typy sýkorek a *coping style* u myši, tak pak sýkorky označované jako *fast* jsou svým způsobem analogické myším proaktivním jedincům a sýkorky označované jako *slow* tvoří dvojici s reaktivními myšmi.

Studii zabývajících se experimentálním měřením ontogeneze personality není nyní mnoho, každopádně s největší pravděpodobností budou v následujících letech přibývat. Tyto studie totiž mohou vrhnout světlo na základní principy fungování personality obecně, co do vysvětlení zúčastněných genetických i negenetických mechanismů. Ontogeneze personality a rozdíly mezi organizací chování v juvenilním období a v dospělosti zase poukazuje na odlišné selekční tlaky pro obě životní období a má přímý vztah k mechanismům vysvětlujícím výhody personality v různých kontextech (v různých podmínkách prostředí) a tedy její možnou adaptivní hodnotu.

8. SEZNAM LITERATURY

Sekundární citace jsou označeny *.

1. **Asendorpf, J. B. (1990).** The Measurement of Individual Consistency. *Methodika*, *4*.
2. **Asendorpf, J. B. (1992).** Beyond stability: Predicting inter-individual differences in intra-individual change. *European Journal of Personality*, *6(2)*, 103-117.
3. **Aulich, D. (1976).** Escape versus exploratory activity: An interpretation of rats' behaviour in the open field and a light-dark preference test. *Behavioural Processes*, *1(2)*, 153-164.
4. **Barnett, S. A. (1958).** Experiments on 'neophobia' in wild and laboratory rats. *British journal of psychology*, *49(3)*, 195-201.
5. **Bateson, P. (1979).** How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour*, *27*, 470-486.
6. **Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009).** The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal behaviour*, *77(4)*, 771-783.
7. **Bell, A. M., & Stamps, J. A. (2004).** Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, *68(6)*, 1339-1348.
8. **Bergmüller, R., & Taborsky, M. (2010).** Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in Ecology & Evolution*, *25(9)*, 504-511.
9. **Bernardo, J. (1996).** Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist*, *36(2)*, 83-105.
10. **Bischof, H. J. (2007).** Behavioral and neuronal aspects of developmental sensitive periods. *Neuroreport*, *18(5)*, 461-465.
11. * **Boisier, J. R., & Simon, R. (1962).** La reaction d'exploration chez la souris (Note preliminaire). *Therapie*, *17*, 1225-1232.
12. **Brodin, T. (2008).** Behavioral syndrome over the boundaries of life—carryovers from larvae to adult damselfly. *Behavioral Ecology*, *20(1)*, 30-37.
13. **Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956).** Character displacement. *Systematic zoology*, *5(2)*, 49-64.
14. **Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. (2005).** Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, *70(4)*, 795-805.
15. **Caspi, A., & Roberts, B. W. (2001).** Personality development across the life course: The argument for change and continuity. *Psychological Inquiry*, *12(2)*, 49-66.
16. **Costa Jr, P. T., & McCrae, R. R. (1992).** Four ways five factors are basic. *Personality and individual differences*, *13(6)*, 653-665.
17. **DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998).** Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, *13(2)*, 77-81.

18. **Digman, J. M. (1990).** Personality structure: Emergence of the five-factor model. *Annual review of psychology*, **41(1)**, 417-440.
19. **Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2013).** Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour*, **85(5)**, 1031-1039.
20. **Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2015).** The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282(1798)**, 20142201.
21. **Drent, P. J., Verbeek, M. E., & Boon, A. (1996).** Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, **133(11-12)**, 945-963.
22. **Drent, P. J., Oers, K. V., & Noordwijk, A. J. V. (2003).** Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270(1510)**, 45-51.
23. **Edenbrow, M., & Croft, D. P. (2011).** Behavioural types and life history strategies during ontogeny in the mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Animal Behaviour*, **82(4)**, 731-741.
24. **Edenbrow, M., & Croft, D. P. (2013).** Environmental and genetic effects shape the development of personality traits in the mangrove killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Oikos*, **122(5)**, 667-681.
25. **Eising, C. M., & Groothuis, T. G. (2003).** Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study. *Animal Behaviour*, **66(6)**, 1027-1034.
26. **Elgar, M. A. (1992).** Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates. *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*, 128-155.
27. **Eysenck, H. J. (1992).** Four ways five factors are not basic. *Personality and individual differences*, **13(6)**, 667-673.
28. **Favati, A., Zidar, J., Thorpe, H., Jensen, P., & Løvlie, H. (2015).** The ontogeny of personality traits in the red junglefowl, *Gallus gallus*. *Behavioral Ecology*, **27(2)**, 484-493.
29. **Finkemeier, M. A., Trillmich, F., & Guenther, A. (2016).** Match–mismatch experiments using photoperiod expose developmental plasticity of personality traits. *Ethology*, **122(1)**, 80-93.
30. **Flores, D., Tousignant, A., & Crews, D. (1994).** Incubation temperature affects the behavior of adult leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Physiology & Behavior*, **55(6)**, 1067-1072.
31. **Foellmer, M. W., & Khadka, K. K. (2013).** Does personality explain variation in the probability of sexual cannibalism in the orb-web spider *Argiope aurantia*? *Behaviour*, **150(14)**, 1731-1746.
32. **Frynta, D., Slabova, M., Vachova, H., Volfova, R., & Munclinger, P. (2005).** Aggression and commensalism in house mouse: a comparative study across Europe and the Near

- East. *Aggressive Behavior*, **31(3)**, 283-293.
33. **Gallup Jr, G. G. (1968)**. Mirror-image stimulation. *Psychological bulletin*, **70(6p1)**, 782.
 34. **Gallup, G. G. (1977)**. Tonic immobility: The role of fear and predation. *The Psychological Record*, **27(1)**, 41-61.
 35. **Gosling, S. D. (2001)**. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, **127(1)**, 45–86.
 36. **Gosling, S. D., & John, O. P. (1999)**. Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current directions in psychological science*, **8(3)**, 69-75.
 37. **Gracceva, G., Herde, A., Groothuis, T. G., Koolhaas, J. M., Palme, R., & Eccard, J. A. (2014)**. Turning Shy on a Winter's Day: Effects of Season on Personality and Stress Response in *Microtus arvalis*. *Ethology*, **120(8)**, 753-767.
 38. **Green, B. S. (2008)**. Maternal effects in fish populations. *Advances in marine biology*, **54**, 1-105.
 39. **Groothuis, T. G., & Carere, C. (2005)**. Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **29(1)**, 137-150.
 40. **Groothuis, T. G., & Trillmich, F. (2011)**. Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny. *Developmental Psychobiology*, **53(6)**, 641-655.
 41. **Günther, A., Finkemeier, M. A., & Trillmich, F. (2014)**. The ontogeny of personality in the wild guinea pig. *Animal Behaviour*, **90**, 131-139.
 42. **Guenther, A., & Trillmich, F. (2012)**. Photoperiod influences the behavioral and physiological phenotype during ontogeny. *Behavioral Ecology*, **24(2)**, 402-411.
 43. **Gyuris, E., Feró, O., & Barta, Z. (2012)**. Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrhocoris apterus*. *Animal behaviour*, **84(1)**, 103-109.
 44. **Hall, C. S. (1934)**. Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, **18(3)**, 385–403.
 45. **Harrington, R. W. (1961)**. Oviparous hermaphroditic fish with internal self-fertilization. *Science*, **134(3492)**, 1749-1750.
 46. **Hedrick, A. V., & Kortet, R. (2012)**. Sex differences in the repeatability of boldness over metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66(3)**, 407-412.
 47. **Herczeg, G., Ab Ghani, N. I., & Merilä, J. (2013)**. Evolution of stickleback feeding behaviour: genetics of population divergence at different ontogenetic stages. *Journal of Evolutionary Biology*, **26(5)**, 955-962.
 48. **Herczeg, G., Gonda, A., & Merilä, J. (2009)**. Predation mediated population divergence in complex behaviour of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). *Journal of evolutionary biology*, **22(3)**, 544-552.
 49. **Herde, A., & Eccard, J. A. (2013)**. Consistency in boldness, activity and exploration at different stages of life. *BMC ecology*, **13(1)**, 49.

50. **Hutchinson, G. E. (1959).** Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93(870)**, 145-159.
51. **Champagne, F. A. (2008).** Epigenetic mechanisms and the transgenerational effects of maternal care. *Frontiers in neuroendocrinology*, **29(3)**, 386-397.
52. **Jones, R. B. (1986).** The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review. *World's poultry science journal*, **42(1)**, 82-96.
53. **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.
54. **Kelley, A. D., Humphries, M. M., McAdam, A. G., & Boutin, S. (2015).** Changes in wild red squirrel personality across ontogeny: activity and aggression regress towards the mean. *Behaviour*, **152(10)**, 1291-1306.
55. **King, J. E., & Figueredo, A. J. (1997).** The five-factor model plus dominance in chimpanzee personality. *Journal of research in personality*, **31(2)**, 257-271.
56. **Konečná, M., Weiss, A., Lhota, S., & Wallner, B. (2012).** Personality in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): Temporal stability and social rank. *Journal of Research in Personality*, **46(5)**, 581-590.
57. **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 & Biobehavioral Reviews*, **23(7)**, 925-935.
58. **Koolhaas, J. M., Coppens, C. M., de Boer, S. F., Buwalda, B., Meerlo, P., & Timmermans, P. J. (2013).** The resident-intruder paradigm: a standardized test for aggression, violence and social stress. *JoVE (Journal of Visualized Experiments)*, **(77)**, e4367.
59. **Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987).** Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, **104(1)**, 116-121.
60. **Lynn, D. A., & Brown, G. R. (2009).** The ontogeny of exploratory behavior in male and female adolescent rats (*Rattus norvegicus*). *Developmental psychobiology*, **51(6)**, 513-520.
61. **Lynn, D. A., & Brown, G. R. (2010).** The ontogeny of anxiety-like behavior in rats from adolescence to adulthood. *Developmental psychobiology*, **52(8)**, 731-739.
62. **Manson, J. H., & Perry, S. (2013).** Personality structure, sex differences, and temporal change and stability in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Journal of Comparative Psychology*, **127(3)**, 299.
63. **McEvoy, J., While, G. M., Sinn, D. L., Carver, S., & Wapstra, E. (2015).** Behavioural syndromes and structural and temporal consistency of behavioural traits in a social lizard. *Journal of Zoology*, **296(1)**, 58-66.
64. **Montgomery, K. C. (1955).** The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory drive. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **48(4)**, 254-260.

65. **Müller, T., & Müller, C. (2015).** Behavioural phenotypes over the lifetime of a holometabolous insect. *Frontiers in Zoology*, **12**(1), S8.
66. **Munclinger, P., & Frynta, D. (2000).** Social interactions within and between two distant populations of house mouse. *FOLIA ZOOLOGICA-PRAHA-*, **49**(1), 1-6.
67. **Musek, J. (2007).** A general factor of personality: Evidence for the Big One in the five-factor model. *Journal of research in personality*, **41**(6), 1213-1233.
68. **Niemelä, P. T., Vainikka, A., Hedrick, A. V., & Kortet, R. (2012).** Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology*, **26**(2), 450-456.
69. **Paenke, I., Sendhoff, B., & Kawecki, T. J. (2007).** Influence of plasticity and learning on evolution under directional selection. *The American Naturalist*, **170**(2), E47-E58.
70. **Parthasarathy, B., Joshi, C. H., Kalyadan, S. S., & Somanathan, H. (2019).** Early ontogenic emergence of personality and its long-term persistence in a social spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **73**(3), 35.
71. **Pellow, S., Chopin, P., File, S. E., & Briley, M. (1985).** Validation of open: closed arm entries in an elevated plus-maze as a measure of anxiety in the rat. *Journal of neuroscience methods*, **14**(3), 149-167.
72. **Petelle, M. B., McCoy, D. E., Alejandro, V., Martin, J. G., & Blumstein, D. T. (2013).** Development of boldness and docility in yellow-bellied marmots. *Animal Behaviour*, **86**(6), 1147-1154.
73. **Polverino, G., Cigliano, C., Nakayama, S., & Mehner, T. (2016).** Emergence and development of personality over the ontogeny of fish in absence of environmental stress factors. *Behavioral ecology and sociobiology*, **70**(12), 2027-2037.
74. **Prior, H., & Sachser, N. (1995).** Effects of enriched housing environment on the behaviour of young male and female mice in four exploratory tasks. *Journal of Experimental Animal Science (Germany)*.
75. **Réale, D. & Dingemans, N. J., 2010.** Chapter 16: Personality and individual social specialisation. In: T. Székely, A. J. Moore & J. Komdeur (Eds.) *Social behaviour: genes, ecology and evolution*, 1st edn, pp. 420. Cambridge University Press
76. **Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010).** Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**(1560), 4051-4063.
77. **Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemans, N. J. (2007).** Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, **82**(2), 291-318.
78. **Robinson, L. M., Morton, F. B., Gartner, M. C., Widness, J., Paukner, A., Essler, J. L., ... Weiss, A. (2016).** Divergent personality structures of brown (*Sapajus apella*) and white-faced

- capuchins (*Cebus capucinus*). *Journal of Comparative Psychology*, **130**(4), 305–312.
79. **Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004).** Behavioral syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*, **79**(3), 241-277.
 80. **Sinn, D. L., Gosling, S. D., & Moltchanivskyj, N. A. (2008).** Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Animal Behaviour*, **75**(2), 433-442.
 81. **Stamps, J., & Groothuis, T. G. (2010).** The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, **85**(2), 301-325.
 82. **Starr-Phillips, E. J., & Beery, A. K. (2014).** Natural variation in maternal care shapes adult social behavior in rats. *Developmental psychobiology*, **56**(5), 1017-1026.
 83. **Stearns, S. C. (1989).** The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, **39**(7), 436-445.
 84. **Šimková, O., Frýdlová, P., Žampachová, B., Frynta, D., & Landová, E. (2017).** Development of behavioural profile in the Northern common boa (*Boa imperator*): Repeatable independent traits or personality? *PloS one*, **12**(5), e0177911.
 85. **Tang, A. C., Reeb-Sutherland, B. C., Romeo, R. D., & McEwen, B. S. (2014).** On the causes of early life experience effects: evaluating the role of mom. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **35**(2), 245-251.
 86. **Trillmich, F., & Hudson, R. (2011).** The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Developmental Psychobiology*, **53**(6), 505-509.
 87. **Urszán, T. J., Török, J., Hettyey, A., Garamszegi, L. Z., & Herczeg, G. (2015).** Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. *Oecologia*, **178**(1), 129-140.
 88. **Verbeek, M. E., Drent, P. J., & Wiepkema, P. R. (1994).** Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, **48**(5), 1113-1121.
 89. **Weiss, A., King, J. E., & Perkins, L. (2006).** Personality and subjective well-being in orangutans (*Pongo pygmaeus* and *Pongo abelii*). *Journal of personality and social psychology*, **90**(3), 501.
 90. **Weiss, A., King, J. E., & Hopkins, W. D. (2007).** A cross-setting study of chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality structure and development: zoological parks and Yerkes National Primate Research Center. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, **69**(11), 1264-1277.
 91. **Weiss, A., Inoue-Murayama, M., Hong, K. W., Inoue, E., Udono, T., Ochiai, T., Matsuzawa, T., Hirata, S., & King, J. E. (2009).** Assessing chimpanzee personality and subjective well-being in Japan. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, **71**(4), 283-292.
 92. **Weiss, A., Wilson, M. L., Collins, D. A., Mjungu, D., Kamenya, S., Foerster, S., & Pusey, A. E. (2017).** Personality in the chimpanzees of Gombe National Park. *Scientific data*, **4**,

170146.

93. **White, S. J., & Wilson, A. J. (2019).** Evolutionary genetics of personality in the Trinidadian guppy I: maternal and additive genetic effects across ontogeny. *Heredity*, **122**(1), 1–14.
94. **Wilbur, H. M. (1980).** Complex life cycles. *Annual review of Ecology and Systematics*, **11**(1), 67-93.
95. **Cooper Jr, W. E. (2009).** Variation in escape behavior among individuals of the striped plateau lizard *Sceloporus virgatus* may reflect differences in boldness. *Journal of Herpetology*, 495-502.
96. **Weaver, I. C., Cervoni, N., Champagne, F. A., D'Alessio, A. C., Sharma, S., Seckl, J. R., Dymov, S., Szyf, M., & Meaney, M. J. (2004).** Epigenetic programming by maternal behavior. *Nature neuroscience*, **7**(8), 847.
97. **Wilson, A. D., & Krause, J. (2012a).** Metamorphosis and animal personality: a neglected opportunity. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**(10), 529–531.
98. **Wilson, A. D., & Krause, J. (2012b).** Personality and metamorphosis: is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts? *Behavioral Ecology*, **23**(6), 1316–1323.
99. * **Woltereck, R. (1909).** Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. D. Tsch. Zool. Ges.*, 1909, 110-172.
100. **Wuerz, Y., & Krüger, O. (2015).** Personality over ontogeny in zebra finches: long-term repeatable traits but unstable behavioural syndromes. *Frontiers in Zoology*, **12**(1), S9.
101. **Ydenberg, R. C., & Dill, L. M. (1986).** The economics of fleeing from predators. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 16, pp. 229-249). Academic Press.
102. **Žampachová, B., Landová, E., & Frynta, D. (2017a).** Methods for measuring mammalian personalities: In which animals and how accurately can we quantify it? *Lynx, series nova*, **48**, 183–198
103. **Žampachová, B., Kaftanová, B., Šimánková, H., Landová, E., & Frynta, D. (2017b).** Consistent individual differences in standard exploration tasks in the black rat (*Rattus rattus*). *Journal of Comparative Psychology*, **131**(2), 150-162