

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Zoologie



**Bc. Eliška Pšeničková**

**Ontogeneze personality aneb opakovatelnost v behaviorálních a kognitivních testech**

Ontogeny of personality or repeatability in behavioral and cognitive tests

**Diplomová práce**

Vedoucí práce:  
RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultanti práce:  
RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.  
Mgr. Barbora Vobrubová

Praha, 2021



## **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 dne 11.8. 2021

.....

Bc. Eliška Pšeničková

## PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala mojí školitelce doktorce RNDr. Evě Landové, Ph.D. za to, že se mě ujala, že mi umožnila pracovat na zajímavém projektu se zvířaty, za cenné rady, komentáře k textu ale také i za to, že je mi vždy oporou ve chvílích, kdy jí jako školitelku nejvíc potřebuji.

Mým konzultantkám doktorce RNDr. Petře Frýdlové, Ph.D. děkuji za organizaci a technickou podporu pro naše testování a doktorandce Mgr. Barboře Vobrubové děkuji za poznámky k textu práce. Diplomátce Bc. Lucii Košinárové pak děkuji za poskytnutí části zpracovaných informací z jí provedených lovících pokusů na juvenilní fázi.

Ráda bych poděkovala doktorandce Mgr. Šárce Peléškové za laskavé provádění světem statistické analýzy, obětavou pomoc při vyhodnocování dat i čtení prvních verzí textů.

Obrovský dík patří doktorandce Mgr. Aleksandře Chomik za to, že se mnou už třetím rokem sdílí všechny radosti ale i strasti, které nás na během naší společné práce i v osobních životech doprovázejí.

Díky mým rodičům a rodině mohu studovat to, co jsem si vždycky opravdu přála studovat a velmi si jejich podpory vážím. Obrovskou oporou mi je též můj přítel Mgr. Tomáš Charvát, ve kterém mám svou spřízněnou duši a neskutečnou podporu.

## **ABSTRAKT**

Pro vývoj personality je důležitá individuální stabilita, a především dva vzory konzistence – strukturální a diferenciální. Hlavním cílem této diplomové práce bylo sledovat změny opakovatelnosti chování v čase (tedy diferenciální konzistenci), v průběhu ontogeneze a porovnat konzistentnost jednotlivých vybraných prvků chování v behaviorálních testech a vybraném kognitivním testu. Testování modelového druhu šupinatého plaza, gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*), v rámci běžných behaviorálních testů i ve vybraném kognitivním testu napříč ontogenezí přes tři životní fáze (juvenilní, subadultní a adultní fázi) po statistickém prověření prokázalo pro některé prvky chování vysoké odhady opakovatelnosti i významný vliv ontogenetické fáze. Konzistence chování se mezi juvenilními a adultními jedinci mohla pro určitá chování zvyšovat i snižovat, případně být konzistentní pouze v jedné životní fázi. V subadultním období nebylo chování obecně konzistentní, vyjma vokalizace v rámci testu reaktivity, kde se prokázala vysokým odhadem opakovatelnosti. Cílem testování ve vybraném kognitivním testu bylo zjistit nekognitivní složku variability, která by byla vysvětlitelná rozdílnou personalitou. Kognitivní styly spojené s personalitou však nebyly prokázány. Nejlepší odhady opakovatelnosti byly naměřeny u gekončíků nočních v testech, které souvisely s potravním chováním. Tato práce také zdůrazňuje potřebu optimalizovat teoretické modely referující ontogenezi personality zvířat.

**KLÍČOVÁ SLOVA:** personalita, ontogeneze, opakovatelnost behaviorálních testů

## **ABSTRACT**

Individual stability is important for the development of personality, and above all two patterns of consistency - structural and differential. The main goal of this diploma thesis was to monitor changes in the repeatability of behavior over time (i.e., differential consistency) during ontogenesis and to compare the consistency of selected elements of behavior in behavioral tests and a selected cognitive test. Testing of a model species of squamate reptile, the common leopard gecko (*Eublepharis macularius*), in standard behavioral tests and in a selected cognitive test across ontogenesis over three life stages (juvenile, subadult and adult phase) showed, after statistical examination, high estimates of repeatability and significant influence of ontogenetic phase. Behavioral consistency between juveniles and adults could increase or decrease for certain behaviors or remain consistent in only one phase of life. In the subadult period, the behavior was generally inconsistent, except for vocalization in the reactivity test, where it was demonstrated by high estimates of repeatability. The aim of testing in the selected cognitive test was to determine the non-cognitive component of variability, which could be explained by different personalities. Yet, cognitive styles associated with personality have not been demonstrated. The best estimates of repeatability were measured in leopard geckos in tests related to feeding behavior. This thesis emphasizes the need for optimization of theoretical models referring to the animal personality ontogenesis.

**KEY WORDS:** personality, ontogeny, repeatability of behavioural tests

# OBSAH

1. ÚVOD .....	1
2. TEORETICKÝ ÚVOD .....	3
2.1 Personalita .....	3
2.2 Ontogeneze personality .....	6
2.3 Opakovatelnost (repeatabilita) .....	9
2.3.1 Výpočet opakovatelnosti.....	9
2.3.2 Opakovatelnost chování.....	11
2.4 Gekončík noční ( <i>Eublepharis macularius</i> ) .....	12
2.4.1 Fylogenetické vymezení.....	12
2.4.2 Biologie a využití ve výzkumech.....	13
3. METODIKA.....	18
3. 1 Gekončík noční jako modelový druh šupinatého plaza pro studium personality, specifikace jeho odchovu a chovu pro účely studie .....	18
3.2 Behaviorální a kognitivní testování .....	19
3.2.1 Test reaktivity .....	22
3.2.2 Test vyvýšeného neohraničeného bludiště .....	24
3.2.3 Modifikované Morrisovo vodní bludiště.....	26
3.2.4 Test nové kořisti .....	28
3.2.5 Lovící pokusy: měření rychlosti lovu potravy .....	29
3.3 Statistické vyhodnocování .....	30
4. VÝSLEDKY.....	32
4.1 Výsledky výpočtu odhadů opakovatelnosti.....	32
4. 1.1 Test reaktivity .....	33
4.1.2 Test vyvýšeného neohraničeného bludiště .....	40
4.1.3 Modifikované Morrisovo vodní bludiště.....	40
4.1.4 Test nové kořisti .....	44
4.1.5 Lovící pokusy .....	44
4.2 Výsledky z ontogenetických modelů.....	47
4.2.1 Analýza hlavních komponent u vysvětlujících proměnných.....	47
4. 2. 2 Test reaktivity .....	47
4.2.3 Test vyvýšeného neohraničeného bludiště .....	49
4.2.4 Modifikované Morrisovo vodní bludiště.....	51
4.2.5 Test nové kořisti .....	54
4.2.6 Lovící pokusy .....	55

5. DISKUZE .....	57
5.1 Obecná diskuze výsledků práce .....	57
5.2 Ontogeneze a opakovatelnost chování u gekončků nočních ve srovnání s dostupnými literárními údaji.....	62
5.3 Limitace.....	63
5.4 Budoucí směřování .....	65
6. ZÁVĚR.....	66
7. SEZNAM LITERATURY .....	67
8. PŘÍLOHY .....	75

# 1. ÚVOD

Personalita zvířat je velmi atraktivním tématem, kterým se v posledních letech zabývalo mnoho vědeckých týmů z celého světa. Setkáváme se s výzkumy jak na zvířecích modelech z taxonů bezobratlých (Brodin, 2009; Gyuris *et al.*, 2012; Müller & Müller, 2015) tak i těch obratlovčích (Bell & Stamps, 2004; Carere *et al.*, 2005; Guenther & Trillmich, 2013), kde jsou oblíbeným modelem pro výzkum především drobní savci (Lynn & Brown, 2010; Kanda *et al.*, 2012; Graceva *et al.*, 2014), ptáci (shrnuto v van Oers & Naguib, 2013) i ryby (shrnuto v Toms *et al.*, 2010). Pro pochopení personality u zvířat, definované jako konzistentní individuální rozdíly v čase i mezi kontexty, je zcela zásadní znát faktory, které vznik a vývoj personality zapříčiňují (Groothuis & Trillmich 2011). Ovšem studií zkoumajících personalitu a její vývoj není obecně mnoho (shrnuto v Šimková *et al.*, 2017; Pšeničková, 2019), zvláště pak u obojživelníků či plazů (Wilson & Krause, 2012; Šimková *et al.*, 2017). Sledování krátkodobých konzistencí chování je zejména u savců pro mnoho zcela pochopitelných praktických důvodů celkově častější než studie zachycující měření přes více ontogenetických stádií u daných jedinců (Žampachová *et al.*, 2017; Pšeničková, 2019), přesto by experimentální měření ontogeneze personality mohlo poskytnout zajímavé výsledky, které by tuto problematiku pomohly více osvětlit a lépe uchopit (Duckworth, 2010). Jak již bylo zmíněno, sama definice personality u zvířat vyžaduje jistou konzistenci individuálních rozdílů chování napříč časem a různými kontexty (Réale *et al.*, 2007; Stamps & Groothuis, 2010). Na druhou stranu, být zcela rigidní ve svých vlastnostech by nemuselo být vždy zcela žádoucí (Sih *et al.*, 2004a; Sih *et al.*, 2004b) a jistá míra flexibility chování i vývoj personality jsou i při určité míře konzistentního chování možné (Duckworth, 2010). Během ontogeneze jedinci dostávají (zpravidla v senzitivních periodách, např. při dospívání) možnost pro remodelaci svého chování, aby optimalizovali své výchozí pozice vůči rozdílným selekčním tlakům, které na rozdílná ontogenetická stádia působí (Yuen *et al.*, 2015). Pokud bude personalita měřena jen určitou částí života, může poskytnout jen malý kousek skládky, se kterým nám bude k dispozici jen malý fragment celkové podoby personality daného druhu. Personalita, třebaže může působit jako cosi zcela intuitivního a důvěrně známého, je však tématem velmi širokým a zahrnuje mnoho proměnných, které svým dílem pomáhají ve skládání jejího celkového obrazu. Bude pravděpodobně výsledkem na sebe několika vzájemně působících faktorů, které mohou být environmentálního, maternálního (paternálního i raně postnatálního), genetického či fyziologického rázu (Carere *et al.*, 2005; Stamps & Groothuis, 2010; Réale & Digemansé, 2012). Teoretický koncept pro studium ontogeneze personality včetně určitých predikcí máme již celou dekádu k dispozici (Stamps & Groothuis, 2010). Nicméně řada predikcí neplatí pro zjištěný vývoj personality u některých

druhů (podrobněji viz Šimková *et al.*, 2017), patrně proto, že strategie vývoje personality se mohou u jednotlivých druhů lišit (Duckworth, 2010). Navíc je terminologie používaná v tomto podoboru studia personality velmi heterogenního rázu a metody nejsou stále standardizované (Cabrera *et al.*, 2021; Kaiser & Müller, 2021). Nový koncepční rámec (více diskutovaný v teoretickém úvodu v podkapitole o personalitě), který je dle autorek jasnější a urovnává chaotickou terminologii do uživatelsky příznivější podoby byl představen letos (Kaiser & Müller, 2021), jak se uchytlí, ukáže teprve čas.

Hlavním cílem této diplomové práce je behaviorálně testovat ontogenezi personality u modelového druhu šupinatého plaza. Práce se bude zaměřovat na změny opakovatelnosti chování v čase (tedy diferenciální konzistenci), která je statisticky počítána jako opakovatelnost (repeatability viz dále v teoretickém úvodu). Opakovatelnost bude sledována jak v běžných behaviorálních testech reaktivity, odvahy, explorační, lovu potravy, tak i ve vybraném kognitivním testu. Modelovým druhem šupinatého plaza byl zvolen gekončík noční (*Eublepharis macularius*), u kterého již byla prokázána ontogeneze antipredačního chování (Landová *et al.*, 2013). Protože je odvážnost vůči predátorovi (*boldness*) významnou složkou personality (Bell & Sih, 2007), lze tedy předpokládat i možnou ontogenezi celé personality u tohoto druhu. Personalita gekončíků nočních je v této práci studována během ontogeneze, což vyžaduje opakování vybraných personalitních i kognitivních testů v juvenilním, subadultním a adultním stádiu vývoje. Cílem práce je změřit repeatabilitu (diferenciální konzistenci) v průběhu ontogeneze a porovnat konzistentnost jednotlivých vybraných prvků chování v behaviorálních testech. Řada teoretických modelů predikuje postupné ustavení personality (Bergmüller & Taborsky, 2010; Dingemanse & Wolf, 2013), a některé z nich predikují větší individuální konzistenci v dospělosti (Groothuis & Trillmich, 2011). Proto je dalším cílem zjistit odkdy, je chování v ontogenezi gekončíků nočních více konzistentní a zda se případně liší personalita juvenilních a dospělých jedinců.

## 2. TEORETICKÝ ÚVOD

### 2.1 Personalita

Panuje obecná shoda v to, že aby personalita mohla být zvána personalitou, musí být objeveny konzistentní individuální rozdíly chování v průběhu času i v různých kontextech (Réale *et al.*, 2007; Stamps & Groothuis, 2010).

Temperament je v pojetích některých autorů synonymem pro personalitu (Réale *et al.*, 2007) a zvláště temperament nás lidí upoutával naši pozornost již před dávnými časy. Teorie o čtyřech tělesných šťávách rozdělující lidský temperament na sangviniky, melancholiky, choleriky a flegmatiky je všeobecně velmi známá dodnes. Původní myšlenka nejpravděpodobněji od Hippokrata rozpracovaná o pár století později Galénem byla nadále rozvíjena mnohými dalšími badateli, a to i těmi z dob nám mnohem bližších (Merenda, 1987).

Lidská psychologie přišla s konceptem *'Five-Factor Model'* či *'Big Five Model'* v rámci které lidskou osobnost zkoumá podrobněji v rámci jejích pěti dimenzí skrze dotazníková šetření. V rámci dimenze se vytváří personalitní osa. První dimenze ostražitosti odráží míru extroverze či introverze člověka. Druhá dimenze znázorňuje lidskou přívětivost, tedy míru přátelskosti. Třetí dimenze reflektuje svědomitost, čtvrtá dimenze pak míru emoční stability či neuroticismu. Poslední pátá dimenze se zaměřuje na vnímavost. Existují ale i další systémy s vlastním pojetím konceptu lidské personality, které nemusejí být založené na pěti faktorech (Digman & Inouye, 1986; Digman, 1990).

Směřujme ale naši pozornost, spíše než jen na nás samotné, na další živočišné druhy. Největšímu zájmu se v personalitních studiích provedených na savcích těší studium hlodavců a primátů (Žampachová *et al.*, 2017). Pro hodnocení personality primátů se využívají ve velkém různě modifikované dotazníky skládající se z několika otázek hodnotících prokazované vlastnosti (např. zvědavost, soucitnost, nezávislost aj.) u pozorovaných jedinců pomocí bodování v rozmezí několikabodových škál, které mohou být pětibodové (*'Manson Perry Questionnaire'*, Manson & Perry, 2013) či sedmibodové (*'Hominoid Personality Questionnaire'*, Weiss *et al.*, 2009) a zachycují míru výskytu určité vlastnosti. Primáti jsou pomocí dotazníků studování velmi intenzivně, zvláště pak naši nejbližší příbuzní z čeledi hominidů (Hominidae) (Springer *et al.*, 2012) (orangutan sumaterský a bornejský – *Pongo abelii* a *Pongo pygmaeus*, Weiss *et al.*, 2006, či šimpanzi učenliví – *Pan troglodytes*, Weiss *et al.*, 2007) ale i novosvětské všežravé a velmi bystré opice z čeledi malpovitých (Cebidae) (Springer *et al.*, 2012) (malpy kapucínské – *Cebus capucinus* a malpy hnědé – *Sapajus apella*, Robinson *et al.*, 2016) či naopak zástupce starosvětských a též poměrně inteligentních opic z čeledi kočkodanovitých (Cercopithecidae) (Springer *et al.*, 2012) (makaků magotů – *Macaca*

*sylvanus*, Konečná *et al.*, 2012). Použití dotazníků však skýtá určitá úskalí a pochyby o této metodě. Jde o subjektivní hodnocení zvířat výzkumnými pracovníky, která i přes preventivní opatření (např. nediskutování svého hodnocení s dalšími hodnotícími) můžou výsledek zatížit chybou (Žampachová *et al.*, 2017; Kaiser & Müller, 2021).

Pomocí různých multivariátních metod (nejčastěji dle faktorové analýzy) byly dotazníky vyhodnoceny a extrahovaly jednotlivé osy. U orangutanů a šimpanzů se objevila osa pro dominanci, přívětivost a extraverci (Weiss *et al.*, 2006; Weiss *et al.*, 2007), u šimpanzů přibyla ještě osa pro svědomitost (Weiss *et al.*, 2007) a u orangutanů osa pro neuroticismus (Weiss *et al.*, 2006). Pouhé tři dimenze, ze kterých byly vytvořeny osy pro asertivitu, otevřenost a neuroticismus nacházíme u malp (Robinson *et al.*, 2016) a osu přátelskosti, aktivity/rozrušení, důvěrnosti a oportunistu nacházíme pak u makaků (Konečná *et al.*, 2012). Nejen ale pomocí dotazníků lze primáty testovat. Ověření smělosti a explorativního chování bylo experimentálně provedeno v rámci čtyřleté studie u divoce žijících i v zajetí chovaných kosmanů bělovousých (*Callithrix jacchus*) v rámci pěti různých testů. Prokázali dlouhodobou konzistenci chování, která navíc korespondovala mezi oběma populacemi (Šlipogor *et al.*, 2021).

Nejsou to ale jen primáty, u kterých osobnostní osy nacházíme. Objevují se i u ostatních zvířat. Mezi nejčastěji se objevujícími osami, které byly však extrahovány z behaviorálního testování a nikoli z dotazníkových šetření, se nachází osa pro agresivitu, aktivitu, exploraci, smělost a sociabilitu (Réale *et al.*, 2007).

Pokud jsou osobnostní osy ve vzájemné korelaci, dochází ke vzniku behaviorálního syndromu, který může ještě dále vydělovat různé behaviorální typy (Sih *et al.*, 2004a). Příkladem behaviorálního syndromu může být spojení osy aktivity a smělosti u šidlatek *Lestes congener* (Brodin, 2009), který nacházíme též u křečků džugarských (*Phodopus sungorus*) (Kanda *et al.*, 2012) nebo propojení osy explorace a smělosti u halančků mramorovaných (*Kryptolebias marmoratus*) (Edenbrow & Croft, 2011). Velmi známými behaviorálními typy jsou například tzv. rychlí (*fast*) a pomalí (*slow*) průzkumníci pozorovaní například u juvenilních sameček sýkory koňadry (*Parus major*), kde rychlejší průzkumníci byli při svém průzkumu nového prostředí nepříliš důslední, třebaže rychlí a proti nim stála druhá skupina těch co sice prozkoumávali nové prostředí pomalu, zato však důkladněji (Verbeek *et al.*, 1994).

„*Coping style*“ je koncept osobnosti blízký a představuje soubor behaviorální a fyziologické odpovědi na stresovou situaci, který je konzistentní v čase a pro určitou skupinu jedinců. V rámci „*coping style*“ dělíme zvířata na reaktivní, jejichž odpověď je pasivnější

podoby, a zvířata proaktivní, která stres řeší aktivně, například zastrašováním, obranou nebo útekem (Koolhaas *et al.*, 1999).

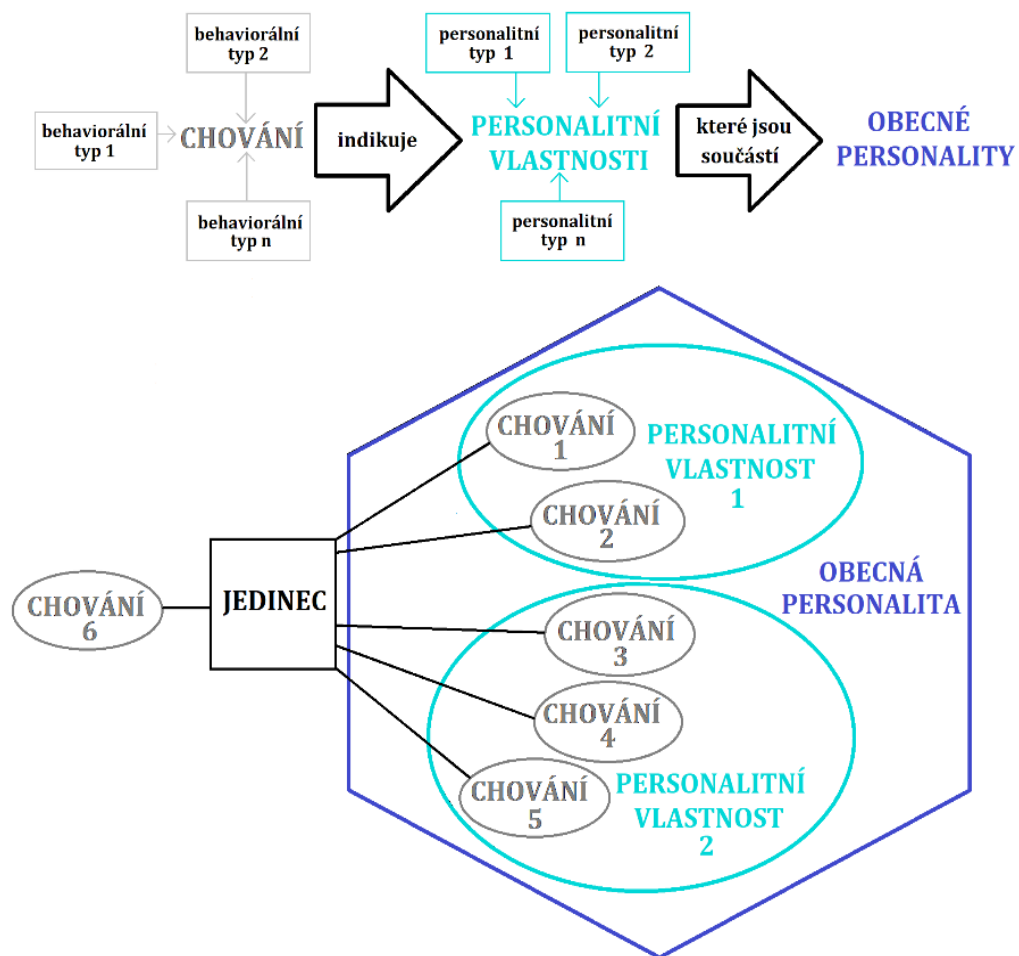
Chování každého jedince je vymezeno pro něj specifickou šířkou behaviorálního fenotypu, která je dílčí součástí absolutní šířky behaviorálních fenotypů všech pozorovaných jedinců. Aby byla zahrnuta celá šíře behaviorálního fenotypu, měl by být koncept individuální konzistence vztažen na celou pozorovanou skupinu, nikoliv na jedince (Réale & Dingemanse, 2012; (Kaiser & Müller, 2021).

Intraindividuální variabilita se dá vysvětlit pomocí teorie ‚*Pace-Of-Life Syndrom*‘, která rozděluje živočichy na ty, co žijí v pomalém a ty, co žijí v rychlém životním tempu. Obě tempa přinášejí specifickou, konzistentně individuálně navzájem rozdílnou *life-history*, projevy chování i fyziologickou odpověď (Réale *et al.*, 2010).

Uživatelsky přívětivější koncepční rámec jako teoretický základ pro studium zvířecích personalit s ustálenou a zjednodušenou terminologií byl představen letos začátkem roku. Autorky poukazují na skutečnost, že spíše než samotné personality, se u zvířat zkoumají a měří jejich personalitní vlastnosti (smělost, agresivita, aj.). Aby tyto vlastnosti mohly být identifikovány, je třeba, aby se zvíře chovalo jinak než ostatní, byly u něj prokázány individuální rozdíly chování, které musí být při opakovaném měření stabilní v čase, konzistentní v různých kontextech a být korelované (Kaiser & Müller, 2021).

Chování (které se dále může ještě rozdělovat na dílčí behaviorální typy v rámci určitého kontinua), indikuje určité personalitní vlastnosti (analogií jim jsou personalitní dimenze či osy, projevují se pouze za konkrétních podmínek jako dispozice a taktéž je lze rozdělovat v rámci určitého kontinua na personalitní typy), které jsou součástí obecné personality, pokud je zde i časová stabilita a kontextuální konzistence. Ne všechna chování (v Obrázku 1 to je chování 6) jsou do obecné personality zahrnuta, protože se nemusí shlukovat s ostatními do většího celku (shrnuje Obrázek 1.).

Obecná personalita není kontinuální, ale binární povahy, to znamená, že se buď vyskytuje, jsou-li splněné podmínky z definice, nebo nikoli. Některé personalitní vlastnosti se v průběhu ontogeneze mohou v důsledku měnících se podmínek prostředí změnit, zatímco jiné mohou zůstat stabilními (Kaiser & Müller, 2021).



**Obrázek 1:** Zjednodušená terminologie pro nový osobnostní koncepční rámec. Převzato a upraveno z Kaiser & Müller (2021).

## 2.2 Ontogeneze osobnosti

Experimentálním ověřením konzistence osobnosti v průběhu ontogeneze přes několik životních fází se pozornosti věnuje stále poskromnu, třebaže testování ve více životních fázích určitě poskytuje celistvější obraz zvířecí osobnosti. Obecně lze říct, že plasticita behaviorálních fenotypů je největší u juvenilních jedinců a zmenšuje se s rostoucím věkem zvířete (Hedrick & Kortet, 2012). Přestože si osobnost z definice nárokuje individuální konzistenci v čase a kontextech (Réale *et al.*, 2007; Stamps & Groothuis, 2010), během senzitivních period, kde asi ta největší v životě každého živočicha je samotné dospívání v plnohodnotného adultního jedince, je příznačná obecnou nestabilitou nejen v projevech chování ale i fyziologických změnách (Cabrera *et al.*, 2021). Navíc může být výhodné plasticky reagovat na nově přichozí výzvy a situace. Rozdílně organizované chování v jiných životních fázích v různých podmínkách prostředí může poukazovat na možnou adaptivní hodnotu osobnosti (Bischof, 2007; Bergmüller & Taborsky, 2010).

Pro popis, jak se personalita během života jedince vyvíjí, je dle koncepčního rámce představeného před více než deseti lety klíčová individuální stabilita a tři vzory časové konzistence, kterými konkrétně jsou konzistence diferenciální (*differential consistency*), střední (*mean-level consistency*) a strukturální (*structural consistency*) (Stamps & Groothuis, 2010).

Individuální stabilita odráží míru změny chování jedince v daném kontextu a čase. Je vyjádřena indexy (Stamps & Groothuis, 2010) a pro její měření se využívá například statistika individuální stability (Asendorpf, 1990; Asendorpf 1992).

Diferenciální konzistence popisuje vývoj rozdílu chování mezi pozorovanými jedinci v určitém kontextu skrze ontogenezi. Je vyjádřením poměru variability mezi skupinami i v rámci skupin a je tak v širokém slova smyslu opakovatelností (Stamps & Groothuis, 2010).

Střední konzistence reflektuje míru změn průměrné hodnoty chování vyjadřovaného stejnou skupinou jedinců v různých časech, ale ve stejném kontextu (Stamps & Groothuis, 2010).

Strukturální konzistence řeší míru zachování korelací napříč ontogenezí a je tak představitelkou stability behaviorálního syndromu v čase (Stamps & Groothuis, 2010). K rozvázání behaviorálního syndromu však může dojít v důsledku působení fyziologického, genetického či neurobiologického faktoru (Groothuis & Trillmich, 2011). Strukturální konzistence se navíc může vyskytnout i samostatně bez konzistence diferenciální, a proto je žádané sledovat konzistence obě, aby byly naplněny podmínky definice personality (Stamps & Groothuis, 2010).

Během ontogeneze se tak můžeme setkat s korelacemi chování, které jsou konzistentní, ale taktéž se můžeme setkat i s těmi nekonzistentními, protože na rozdíl od chování, které je v průběhu času plastické, korelace chování v daném kontextu plastické být nemusí. Proto je třeba při popisu ontogeneze personality rozlišovat stabilní a nestabilní behaviorální syndrom, který může být též stabilní pouze v jednom jediném znaku (Bell & Stamps, 2004).

Personalita může být během života buď celou dobu konzistentní, jako tomu bylo u šídlatek *Lestes congener*, u kterých byl behaviorální syndrom aktivity a smělosti přenesen z juvenilů na dospělce beze změny (Brodin, 2009), nebo se může v rámci jednotlivých životních fází proměňovat. Během personalitní změny v subadultní fázi, kdy u hroznýšů královských (*Boa imperator*) docházelo k remodelaci personality, došlo ke spojení dvou detekovaných os (osy agonistického chování a osy popisující kontext přijímání potravy) v osu

společnou. V juvenilní i adultní fázi byly tyto dvě osy opět jasně odděleny (Šimková *et al.*, 2017). Jiná personalita u juvenilních i adultních jedinců není ničím neobvyklým. K remodelaci během dospívání dochází často, a ne vždy se dostaneme do stejného výchozího bodu, jako tomu bylo u výše zmíněných hroznýšů. Například u gekonů panenských (*Lepidodactylus lugubris*), kteří byli v testování všichni signifikantně opakovatelní v exploraci i smělosti, tyto vlastnosti mezi juvenilní a adultní fází nekorelovaly a tvořily samostatné osy, které společně netvořily behaviorální syndrom (Sakai, 2018).

Zachovat si personalitu v nezměněné podobě (Brodin, 2009) je sice její silné potvrzení, každopádně rigidní behaviorální fenotyp s sebou může přinášet řadu obtíží, protože svou podstatou omezuje projevení fenotypové variability (Bell & Stamps, 2004; Sih *et al.*, 2004a). Plasticita v behaviorálních fenotypech by měla být teoreticky daná přírodním výběrem, kdy jen ti, co jsou schopni pružně reagovat na měnící se podmínky prostředí a optimalizovat své projevy chování, by měli být těmi úspěšnými (Dingemanse & Wolf, 2013). Evidentně ale šídlatky (Brodin, 2009) i přes možné obtíže spojené s konzistentní personalitou zvládají úspěšně přežívat. Možná by cena za fenotypovou plasticitu a náklady pro organismus s ní spojené byla celkově vyšší a nevýhodnou investicí v konečném důsledku snižující *fitness* více, než si udržet chování v původním a nezměněném stavu (DeWitt *et al.*, 1998).

Z pohledu teoretických modelů se může personalita ustavit vlivem (raně) působící zkušenosti (Dingemanse & Wolf, 2013) nebo díky procesu specializace skrze sociální interakce a nároky prostředí během života jedince (Bergmüller & Taborsky, 2010).

Behaviorální fenotyp může být ovlivněn minulou i aktuální událostí nebo i oběma zároveň. Tato raná zkušenost může buď provést nenávratnou změnu behaviorálního fenotypu, který je poté během ontogeneze již zcela neměnný, lhostejno, jaké faktory budou působit po faktoru prvním (například pokud bude během klíčové doby pro inkubaci nastavena vyšší teplota, může u druhu s teplotně určeným pohlavím dojít nejen k jeho změně, ale i ke změně nastavení jeho budoucího chování v dospělosti (Flores *et al.*, 1994)), nebo jeho projev bude proměnlivý a závislý buď a pouze na aktuálních podmínkách prostředí (s krátkodobými účinky působení), nebo může být ovlivněn jak minulými tak současnými faktory (Dingemanse & Wolf, 2013).

Ve druhém teoretickém modelu jsou pro vývoj personality klíčové nároky prostředí a sociální konflikty. Původně identičtí jedinci se díky nevyhnutelnému střetu zájmu v důsledku jejich totožného chování navzájem konfrontují, dojde k posunu znaků a specializaci jednotlivých chování v jednotlivé behaviorální fenotypy (Bergmüller & Taborsky, 2010).

Do obtíží se ale dostáváme, chceme-li tyto teoretické modely aplikovat na reálné výsledky experimentálních studií, což příliš nelze a je třeba teoretické modely optimalizovat. Navíc nelze předpokládat, že výchozí pozice všech jedinců je identická a chování bylo upravováno pouze vnějšími stimuly v jejich životech (sociálními interakcemi a nároky prostředí), když minimálně genetický základ je rozdílný a personalita by měla být výsledkem působení několika vzájemně se ovlivňujících faktorů (Stamps & Groothuis, 2010). Studií prováděných v původním prostředí pod přirozenými selekčními tlaky je prováděno v porovnání s laboratorním výzkumem stále poskrovnu z mnoha pochopitelných důvodů. Třebaže nastavením testu i výběrem skupiny zvířat lze mnohému předejít a leccos věrohodně nasimulovat, pokud je to jen trochu možné, měli bychom zvážit testování jedinců i v jejich přirozeném prostředí, a výsledky pak ideálně porovnat mezi sebou (Kelley *et al.*, 2015; Cabrera *et al.*, 2021; Šlipogor *et al.*, 2021).

Personalitní vlastnosti se mohou projevit pouze za konkrétních podmínek, například po dosažení určitého věku či zapůsobením jistých faktorů (Groothuis & Trillmich, 2011; Kaiser & Müller, 2021), proto je důležité prověřovat personalitu ve více testech v rozdílných kontextech s rozumně vyšším množstvím opakování v průběhu delšího časového úseku standardizovaným způsobem (Bell & Stamps, 2004; Groothuis & Trillmich, 2011; Kaiser & Müller, 2021).

Personalitních studií prováděných na plazech je pořád poskrovnu (např. Bajer *et al.*, 2015; Šimková *et al.*, 2017; Sakai, 2018; Payne *et al.*, 2021), proto si myslím, že by tato práce mohla být snad i přínosným dalším dílkem skládačky do celkového obrazu o (plazí) personalitě a jejím vývoji.

## 2.3 Opakovatelnost (repeatabilita)

### 2.3.1 Výpočet opakovatelnosti

Opakovatelnost (značená jako  $r$  dle anglického slova ‚*repeatability*‘) je koncept původně pro kvantitativní genetiky, ale je využívána i populačními genetiky a genetickými ekology (Lesells & Boag, 1987). Její hodnoty se dle použité metody vyskytují v rozmezí maximální hodnoty  $r = 1$  a minimální hodnoty poté buď  $r = 0$  nebo  $r = -1$  (Bell *et al.*, 2009). Vypočítává se jako sečtení genotypové variance ( $V_g$ ) a celkové genotypové variance prostředí ( $V_e$ ), které se následně vydělí fenotypovou variancí ( $V_t$ ), viz vzorec níže (Falconer, 1960 v Lessells & Boag, 1987).

$$r = \frac{V_g + V_e}{V_t}$$

Opakovatelnost je koeficient vnitrotřídní korelace (*intraclass correlation coefficient*), který je založen na komponentách variance (složkách rozptylu) odvozených z jednosměrné analýzy rozptylu (*Analysis of variance* – dále jen ANOVA) (Sokal & Rohlf, 1981 v Lessells & Boag, 1987) a lze ho vyjádřit vzorcem, ve kterém varianci komponenty mezi skupinami ( $S^2_A$ ) dělíme vzájemně sečtenou komponentou variance mezi skupinami ( $S^2_A$ ) a uvnitř skupin ( $S^2$ ), viz vzorec níže (Lessells & Boag, 1987).

$$r = \frac{S^2_A}{S^2_A + S^2}$$

Při výpočtu opakovatelnosti chování pro naše pojetí  $S^2_A$  značí variabilitu mezi skupinami a  $S^2$  pak znázorňuje variabilitu v rámci skupiny (Bell *et al.*, 2009; Wolak *et al.*, 2012). Pro pojetí behaviorálního testování jde v případě označení ‚skupina‘ o konkrétní jedince a jeho výsledky opakovaných testů (Nakagawa & Schielzeth, 2010). V širokém slova smyslu můžeme jako opakovatelnost nazvat diferenciální konzistenci (Stamps & Groothuis, 2010).

Do naposledy zmíněného vzorce (Lessells & Boag, 1987) používáme komponenty variance vypočítané ze středních čtverců v analýze variancí jako:

$$S^2 = MS_w$$

$$S^2_A = (MS_A - MS_w) / n_0$$

přičemž MS je označení pro průměr čtverců a index W znamená označení v rámci skupin a index A naopak označení mezi skupinami. Koeficient  $n_0$  velikosti vzorku dané skupiny v analýze rozptylu a počítá se jako:

$$n_0 = [1/(a - 1)] * \left[ \sum_{i=1}^a n_i - \left( \sum_{i=1}^a n_i^2 / \sum_{i=1}^a n_i \right) \right]$$

kde  $a$  značí počet skupin (jedinců) a  $n_i$  je velikost vzorku (počet opakování) pozorované skupiny (Lessells & Boag, 1987).

Opakovatelnost u dat s normálním rozdělením se dá počítat pomocí metod založených na korelačních opakovatelnostech (*correlation-based repeatabilities*), metod založených na analýze rozptylu (ANOVA) či pomocí lineárního smíšeného modelu (*linear mixed-effects*

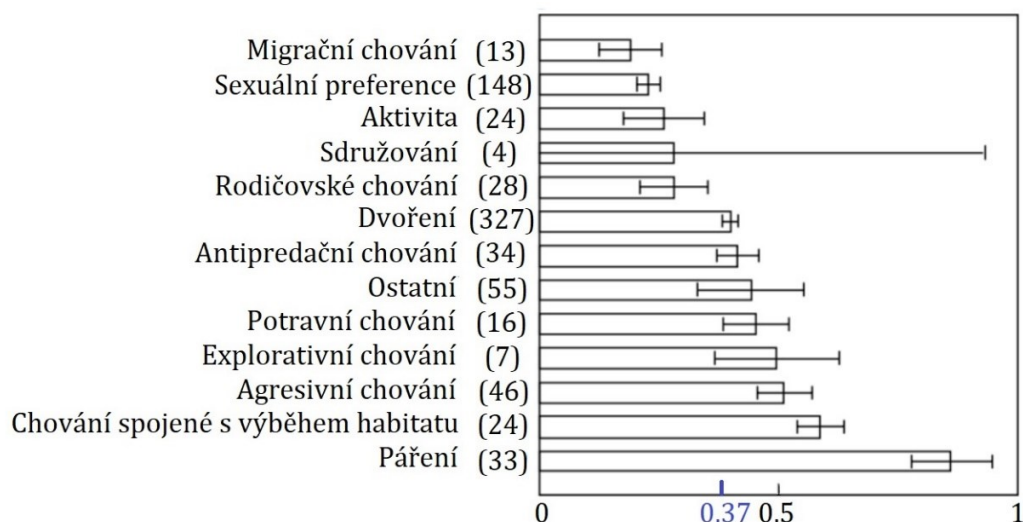
*model' - LMM*). Opakovatelnost u dat s nenormálním rozdělením se dá vypočítat pomocí zobecněného lineárního smíšeného modelu (generalised linear mixed-effects model - GLMM). Vypočítává se často pomocí programu R s využitím specifických balíčků pro dané výpočty (Nakagawa & Schielzeth, 2010; Wolak *et al.*, 2012).

### 2.3.2 Opakovatelnost chování

Opakovatelnost byla objevena u široké škály chování, napříč mnoha taxony, v jejich různých životních stádiích pozorovaných u obou pohlaví v terénních i laboratorních výzkumech v rámci různých intervalů mezi testováními i jejich rozdílnými počty opakování. Metaanalýza Bell *et al.* (2009) provedená ze 114 studií na 98 druzích z různých taxonů se 759 odhady opakovatelnosti (kde téměř všechny byly počítány dle obecně uznávaného doporučení Lessells & Boag (1987)) došla k průměrné opakovatelnosti chování  $r = 0,37$  (Bell *et al.*, 2009).

V rámci metaanalýzy byli porovnáváni bezobratlí a obratlovci a dále pak ektotermové a endotermové. Metaanalýza nezahrnovala studie fyziologické, performanční, morfologické a ty co se zaměřovaly na *life-history*. Taktéž nebyla zahrnuta testování na zvířatech ze zoologických zahrad a domestikantech (Bell *et al.*, 2009).

Ne všechny typy chování byly stejně opakovatelné. Nejméně opakovatelné bylo migrační chování a nejlepší opakovatelnost vycházela pro páření (více viz Obrázek 2). V rámci jednotlivých druhů též nebyla shoda a opakovatelnosti nabývaly různých hodnot. Většina testování byla provedena na dospělých obratlovcích v laboratorním prostředí s opakováním v kratších intervalech. Endotermové byli opakovatelnější než ektotermové pouze v laboratorním prostředí, pokud se testování provádělo v rámci terénních studií, rozdíl v opakovatelnosti mezi nimi zmizel. Opakovatelnost ektotermů v laboratorních podmínkách byla v porovnání s průměrnou hodnotou opakovatelnosti chování nižší a rovna  $r = 0,24$ . Celkově byl zaznamenán trend vyšší opakovatelnosti pro studie prováděné v přirozených prostředích ve srovnání s testováním v laboratorních podmínkách. Opakovatelnost byla též vyšší, pokud byly intervaly mezi pozorováními kratší a zdá se, že počet opakování testování ji nijak signifikantně neovlivnil. Samci byli opakovatelnější než samice pouze v dospělosti a pouze v případě, že šlo o chování spojené se sexuálními preferencemi, pokud se tato preference odebrala, opakovatelnější pohlavím se staly samice. Porovnat jednotlivé životní fáze v rámci jednotlivých druhů zcela nelze kvůli malému počtu pozorování, a tak každá další studie prověřující opakovatelnost chování v rámci druhu napříč jeho životními fázemi bude přínosná (Bell *et al.*, 2009).

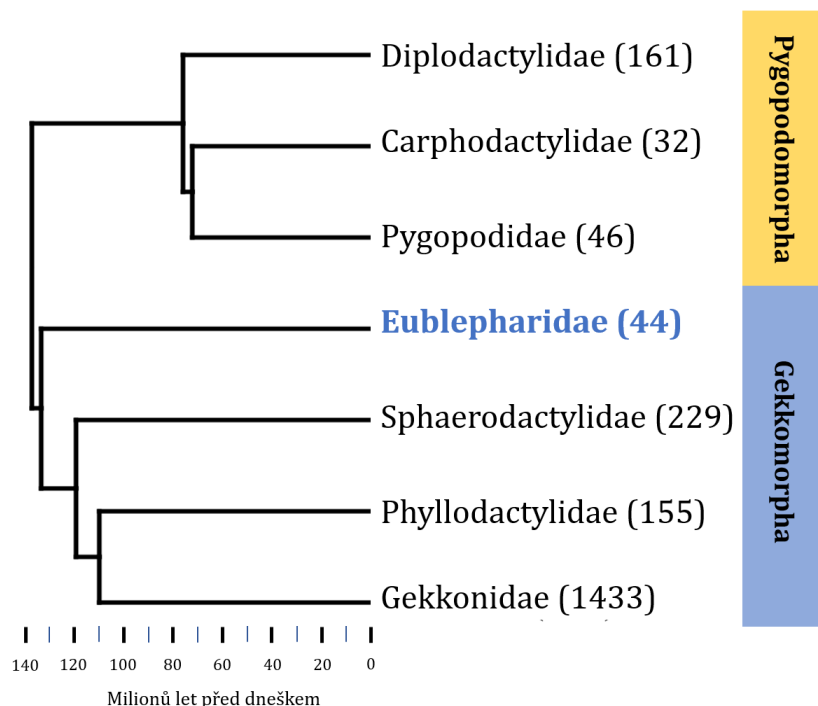


**Obrázek 2:** Průměrné opakovatelnosti vybraných chování s vyznačením celkové průměrné opakovatelnosti chování  $r = 0,37$ . Čísla v závorkách značí velikost vzorku a chybové pruhy označují 95 % konfidenčního intervalu. Převzato a upraveno z Bell *et al.* (2009).

## 2.4 Gekončík noční (*Eublepharis macularius*)

### 2.4.1 Fylogenetické vymezení

Gekončík noční (*Eublepharis macularius*) je šupinatý plaz z čeledi Eublepharidae, která je součástí skupiny Gekkota. V rámci skupiny Gekkota rozlišujeme dvě dílčí skupiny, kterými jsou Pygopodomorpha (zahrnující čeledi Diplodactylidae, Carphodactylidae a Pygopodidae) a Gekkomorpha (zahrnující čeledi Eublepharidae, Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae a Gekkonidae) (shrnuje Obrázek 3.) V čeledi Eublepharidae se společně s rodem *Eublepharis*, který zahrnuje 6 druhů, nachází i dalších 6 rodů (*Aeluroscalabotes* (monotypický), *Coleonyx* (s 8 druhy), *Goniurosaurus* (s 24 druhy), *Hemitheconyx* (se 2 druhy), *Holodactylus* (se 2 druhy) a *Rhynchocalamus* (monotypický) (Uetz *et al.*, 2021)).



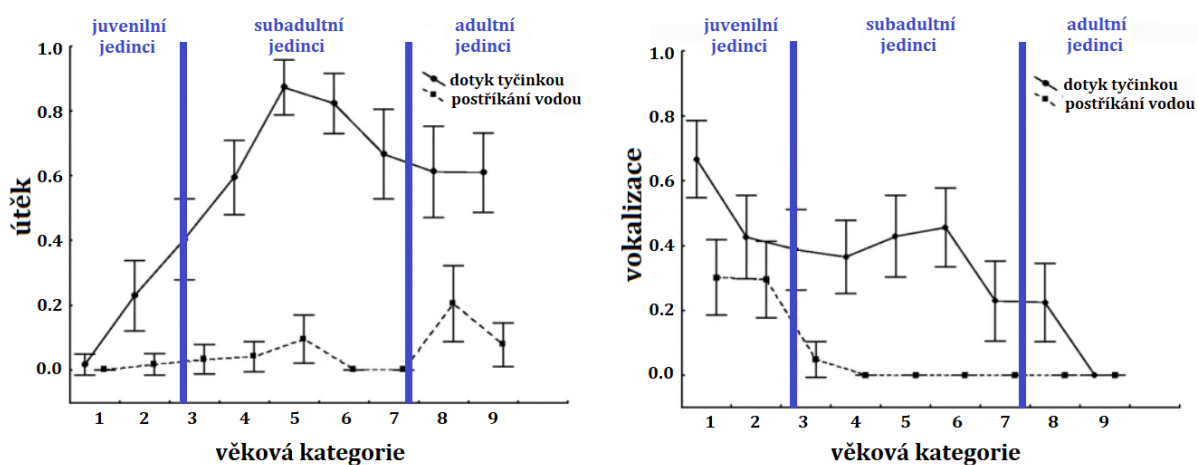
**Obrázek 3:** Znázornění fylogenetických vztahů čeledí ve skupině Gekkota, čísla v závorkách znázorňují počty druhů v jednotlivých čeledích (Uetz *et al.*, 2021, přístupné k 4.7.2021). Převzato a upraveno dle Pyron *et al.* (2013); Vitt & Caldwell (2013); Zheng & Wiens (2016) a Uetz *et al.* (2021).

## 2.4.2 Biologie a využití ve výzkumech

Díky menšímu vzrůstu, nenáročnému chovu i pro jeho nepříliš náročné dietetické požadavky, poklidnou povahu, dlouhověkost a nenáročný odchov si gekončík noční získal sympatie jak v řadách chovatelů, tak i u mnoha vědců již v minulém století. Slouží jako léty ověřený plazí model pro mnohé výzkumy. Využívá se především pro výzkum vlivu inkubační teploty na určení pohlaví (Bull, 1987; Viets *et al.*, 1993) kdy tento vliv teploty při inkubaci může mít přesah a vliv na chování jedince v dospělosti (Flores *et al.*, 1994). Agresivní a sexuální chování dospělců pak u tohoto druhu ale může být ovlivněno též hormonálně (Flores & Crews, 1995). Výzkum na těchto zvířatech byl ale též zaměřen na jejich antipredační chování (Landová *et al.*, 2013; Landová *et al.*, 2016) i jejich hybridizaci (Jančúchová-Lásková *et al.*, 2015).

Jsou to zvířata původně ze suchých prostředí z oblasti dnešního Afganistánu, Pákistánu, Iránu a severozápadní Indie (Seufer *et al.*, 2005 v Landová *et al.*, 2013; Khan, 2009). Jsou aktivní od soumraku po většinu noci a umějí vokalizovat, což je pro ještěry poměrně unikátní vlastnost. Vokalizaci používají především na svou obranu jakožto juvenilové. O

antipredačních strategií gekončků nočních můžeme obecně říci, že existují jakési dvě alternativní možnosti, jak se při střetu s predátorem zachovat. Jako juvenilové jsou gekončci noční velmi devenzivní, vokalizují a následně i kousají častěji v porovnání s adultními jedinci, kteří při simulovaném útoku predátora volí raději strategii rychlého úniku, který zpravidla vokalizací doprovázený není. Preferované vokalizaci a útoku v juvenilní fázi, stejně tak i u preferovaného útoku v adultní fázi předchází obvykle vysoké obranné postavení zvířete (*high posture*). Čím jsou zvířata starší, tím častěji utíkají a upouštějí od přímého střetu s byť i jen simulovaným predátorem. Vokalizace u nich též s postupujícím věkem postupně klesá. (Landová *et al.*, 2013). Tyto proměny útekové reakce a vokalizace skrze životní fáze gekončků nočních zachycují obrázky 4 a 5.



**Obrázek 4 a 5:** Úteková reakce a vokalizace měřená napříč ontogenezí gekončika nočního při simulovaném útoku predátora (dotyk tyčinkou), postříkáním vodou a její proměny během ontogeneze. Zaznamenána frekvence únikového chování v rámci konfidenčních intervalů s 95% přesností z GLM modelů. Přejato a upraveno z Landová *et al.* (2013).

Další možností jejich antipredačního chování je schopnost kaudální autotomie, která je ale extrémně energetickou ztrátou, neboť jim ocas slouží jako zásobárna energie, ze které v časech nedostatku čerpají. Kaudální autotomie obecně nastává buď intervertebrálně nebo intravertebrálně ve zlomové zóně, a následně dochází ke vzniku regenerátu, který je tvořen chrupavčitou kostrou již bez zlomových zón (Arnold, 1984). Hojení ran a regenerace po intervertebrální i intravertebrální autotomii pozorované přímo u gekončků nočních je v podstatě identické jak na úrovni morfologické, tak i histologické (Delorme *et al.*, 2012).

Mají jednu řadu subdigitálních neadhezivních lamel na jednotlivých prstech, které jsou zakončené drápkem. Mají oční víčka a mrkají. Tělo je kryto šupinami a pravidelně dochází

ke svlékání kůže, kterou po svleku požírají, aby doplnili minerální látky ze svlečky (Khan, 2009).

Jedná se o oportunistického hmyzožravce, který jak stárne, loví i v řadách obratlovců, ať už holátka myší, sympatricky se vyskytující gekony či dokonce juvenilní jedince svého vlastního druhu. U potravy je důležitý její pohyb. Loví rychlým výpadem proti pohybující se kořisti. Sami se stávají potravou například pro lišky, sovy i jiné ještěry či hady. Žijí v dírách a štěrbinách pod kameny i pod kůrou (Khan, 2009).

Gekončící noční dospívají mezi prvním a druhým rokem života a maximální velikosti dosahují přibližně okolo 400 dní věku (Frynta *et al.*, 2018). Nacházíme u nich pohlavní dimorfismus ve velikosti, samci jsou zpravidla větší než samice, mají prekloakální póry, kterými si značí své teritorium a vůči ostatním samcům se projevují agresivním chováním. Samice se navzájem snášejí. Před pářením se samec dvoří samici a vibruje ocasem. Páření probíhá od března do července, samec si při něm samici přidržuje zakusováním do její kůže (především za hlavou) a po přiblížení se kloak setrvávají v této pozici pár minut. Samice klade i vícekrát po sobě zpravidla dvě kožovitá vejce do vlčího substrátu na nenápadné místo. Žádná rodičovská péče o mláďata se zde nevyskytuje. Mláďata se líhnou přibližně po dvouměsíční inkubaci (Khan, 2009), naše zvířata se líhla průměrně 55. den od naklazení.

Gekončící noční dosahují po narození hodnot SVL (*„Snout-Vent Length“*, tj. délka těla od rostra po přední okraj kloaky) v rozmezí 53–64 mm (medián 58 mm, založené na pozorování 32 jedinců), dospělí jedinci mají hodnoty SVL v rozmezí 104–146 mm (medián 125 mm, založené na 68 jedincích) (Jančúchová-Lásková *et al.*, 2015). Tyto hodnoty přibližně odpovídají hodnotám, které jsme naměřily i u našich, v porovnání o něco menších zvířat. Naše zvířata po vyklubání dosahovala hodnoty SVL od 4,573 cm do 6,007 cm (průměrná hodnota pro SVL juvenilů byla 5,341 cm), nejlehčí gekončík vážil pouhých 1,58 gramů a nejtěžší pak 4,69 gramů (průměrná váha juvenilů byla 3,39 gramů). Během dospívání se hodnoty SVL zvýšily do rozmezí 9,027 cm až 11,128 cm (průměrná hodnota pro SVL subadultů byla 10,385 cm), váha se pohybovala v rozmezí 20,34 až 35 gramů (průměrná váha subadultů byla 28 gramů). U adultních jedinců byly naměřeny hodnoty SVL od 9,386 do 11,823 cm (průměrná hodnota pro SVL adultů byla 10,957 cm), a váha dosáhla hodnot od 30 do 59 gramů (průměrná váha adultů byla 43 gramů). Průměrné hodnoty naměřené u juvenilů, subadultů a adultů ze skenů, včetně jejich průměrné váhy a vypočteného BMI (*„Body Mass Index“*) shrnuje Tabulka 1.

**Tabulka 1:** Tabulka zachycuje průměrné hodnoty naměřené ze skenů juvenilů, subadultů a adultů pro SVL (*snout-vent length*) což je délka od rostra po přední okraj kloaky, HL (*head length*) pro délku hlavy od rostra po distální konec krčního lemu, HW (*head width*) pro šířku hlavy v nejširším místě, TW (*tail width*) pro šířku ocasu v nejširším místě. Hodnoty SVL, HL, HW, TW jsou uvedeny v centimetrech. Váha (WEIGHT) je uvedena v gramech. BMI je vypočten jako poměr třetí odmocniny váhy dělený hodnotou SVL.

	JUVENIL	SUBADULT	ADULT
SVL [cm]	5,341	10,385	10,957
HL [cm]	2,008	3,628	3,982
HW [cm]	1,209	2,283	2,509
TW [cm]	0,531	1,620	1,716
WEIGHT [g]	3,39	28	43
BMI	0,2794	0,2921	0,3189

U tohoto druhu se setkáváme s teplotním určením pohlaví (Bull, 1987; Gutzke & Crews, 1988; Viets *et al.*, 1993). Inkubační teploty v rozmezí 24–28 °C (ale i 32–35 °C, samice z této vyšší teploty jsou někdy označovány jako *hot females*) vedou k inkubaci samic. Samce odinkubujeme v teplotním rozmezí 31–32 °C. Pokud bychom chtěli mít poměr pohlaví přibližně vyrovnaný, měla by se zvolit teplota v rozmezích nad teplotním rozmezím pro chladnější inkubaci samic a pod teplotní inkubaci samců (Viets *et al.*, 1993).

Pro nevratnou diferenciaci v samce nebo samici ale může existovat i určitá kritická perioda, během které musí být jedinec dané teplotě vystaven. U samce je důležitá inkubace mezi 7.–20. dnem ve 32 °C, naopak pro nenávratný vývoj v samici je důležitý 14.–30. den v teplotě 26 °C (Bull, 1987). Samice inkubované ve vyšších teplotách (32,5 °C) prokazatelně vykazují vyšší agresivitu v porovnání se samice z běžné inkubační teploty pro samice (26 °C) (Flores *et al.*, 1994), což podporují i další studie (Flores & Crews, 1995). Často se uvádí, že samice inkubované ve vyšších teplotách bývají neplodné, což ale nemusí být pravdou. Zároveň se ukazuje, že samice inkubované ve vyšších teplotách se od samic inkubovaných v nižších teplotách liší jak behaviorálně, tak hormonálně (Viets *et al.*, 1993). Navíc samice inkubované v různých teplotách mohou být různě senzitivní na léčbu testosteronem. Samice z vyšších inkubačních teplot v porovnání se samicemi z nižších inkubačních teplot vykazovaly vyšší sklony k agresivnímu chování předtím i po léčbě testosteronem a ovarektomií a typicky samčí namlouvací chování, a to vibrování ocasem. Po aplikaci testosteronu a ovarektomií se toto namlouvací chování vyskytlo u více jak poloviny všech samic z obou inkubačních teplot (Flores & Crews, 1995).

V neposlední řadě jsou zvířata, u kterých během jejich ontogeneze dochází ke změně zbarvení, které je žlutobílé s černohnědou kresbou. Juvenilové jsou po vylíhnutí pruhovaní a tato kresba se, jak stárnou, postupně defragmentuje na drobné tečky po celém těle. Juvenilní zbarvení se zachovává do 70.–90. dne života (ale menší jedinci si ho mohou zachovávat i déle). Subadultní barevný vzor nacházíme u gekončků nočních mezi 90.–450. dnem života. Plné přebarvení v adultní vzor nastává mezi 150.–954. dnem života a je velmi individuální, není úzce spjata s hmotností nebo věkem (Landová *et al.*, 2013). Obrázky zvířat v jednotlivých životních stádiích zachycuje Tabulka 2 v metodické části o behaviorálním a kognitivním testování. Změna zbarvení je doprovázena ontogenetickou změnou antipredačního chování (Landová *et al.*, 2013). Je tedy zajímavé zjišťovat, zda dochází i k developmentu personality, protože například u gekonů panenských (*Lepidodactylus lugubris*) personalita objevena byla. Každý jedinec vykazoval signifikantní opakovatelnost pro exploraci i smělost, ale vlastnosti mezi jednotlivými životními fázemi nekorelovaly a netvořily behaviorální syndrom. Juvenilové byli odvážnější než dospělí, explorovali však méně (Sakai, 2018).

Nejspíše právě jejich zbarvení bude stát i za spoustou pověr o jejich jedovatosti, které si lidé sdílející s těmito tvory jedno prostředí předávají zvláště v severozápadním Pákistánu. Těmto zvířatům se zdaleka vyhýbají, ti odvážnější z nich je zabíjejí a věří, že jejich kousnutí vyvolá okamžitou smrt (Khan, 2009).

### 3. METODIKA

#### 3. 1 Gekončík noční jako modelový druh šupinatého plaza pro studium personality, specifikace jeho odchovu a chovu pro účely studie

Do testování bylo zařazeno 40 jedinců gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*). Jednalo se o jedince F2 generace, která vznikla z páření F1 generace, tedy zvířat již z laboratorního chovu (původ a specifikace zvířat z F1 generace viz Jančúchová-Lásková *et al.*, (2015); Frynta *et al.* (2018). Rodičovská generace (F1) je tedy teprve první generací zvířat chovaných v lidské péči a je výsledkem předchozího rozmnožování jedinců odchycených ve volné přírodě v Pákistánu a chovaných dlouhodobě na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy (F0) a označovaných jako tzv. žlutá morfa (genetický vztah k ostatním populacím a příbuzným druhům viz Starostová *et al.* (2005)). Tato diplomová práce navazuje na disertační projekt doktorandky Aleksandry Chomik, který studuje obecnou souvislost mezi personalitou a kognitivní performancí u gekončíka nočního. Předkládaný diplomový projekt studující vývoj personality (zejména vývoj opakovatelnosti jednotlivých behaviorálních parametrů) a širší projekt studující vztah personality a kognice na sebe úzce navazují a na řadě personalitních testů jsme proto s Aleksandrou Chomik spolupracovaly. Získaná data se však podstatně nepřekrývají a budou použita k řešení různých otázek, dle zaměření jednotlivých projektů. V této práci se také objeví z malé části výsledky z lovicích pokusů, které provedla na juvenilní fázi diplomantka Lucie Košinárová a které bude mít podrobněji rozebrané ve své diplomové práci zaměřující se na techniku lovu žab, kterou bude s technikou lovu gekončíků nočních porovnávat.

Založení experimentální generace prováděla doktorandka Aleksandra Chomik. Vejce se inkubovala v inkubátoru při teplotě 28 °C (+- 1 °C), přibližně po dobu dvou měsíců v malých plastových krabičkách o velikostech 10 x 8 x 5 cm, které byly vyplněny zvlhčeným lignocelem a opatřeny několika větracími otvory. V každé krabičce byly dvě vejce, které jsme během inkubace průběžně kontrolovaly, zda neplesniví a měnily jsme vzájemné pozice jednotlivých krabiček v inkubátoru. Celkově bylo vyinkubováno 47 mlád'at. Pohlaví gekončíků nočních (*Eublepharis macularius*) je určeno teplotně (Wagner 1980 v Viets *et al.*, 1993; Bull, 1987; Flores *et al.*, 1994), proto byla teplota inkubace nastavena tak, aby poměr pohlaví byl vyrovnaný a samci i samice vzešli z teploty, která nebyla ani příliš nízká, ani příliš vysoká. Mlád'ata se začala líhnout začátkem léta a líhla se postupně až do první poloviny září. Po vylíhnutí bylo každé zvíře zváženo, naskenováno pro následné určení SVL a dalších

velikostních parametrů a umístěno do jeho vlastní krabičky o velikosti 18 x 18 x 11 cm s několika větracími otvory pro cirkulaci vzduchu.

Gekončici byli během juvenilní fáze krmeni pouze cvrčky domácími (*Acheta domestica*), poté jsme je začaly krmit i larvami potemníků moučných (*Tenebrio molitor*) a potemníků brazilských (*Zophobas morio*) (dále v textu o nich budu mluvit jako o moučných červech). V domovské krabičce měli kromě mističky s vodou i mističku na moučné červy a papírovou ruličku, kterou využívali jako místo pro ukrytí. Krmení byli pravidelně zprvu dvakrát týdně jakožto juvenilové (v této životní fázi byli také krmeni v rámci lovicích pokusů) a poté jednou za 10 až 14 dní jakožto subadulti a adulti. Do vody jim byl přidáván veterinární vitamínový přípravek Kombisol AD<sub>3</sub>E a vápník. Potrava jim byla posypávána vitamínovým a minerálním přípravkem Roboran D. Stěny domečku jim byly při krmení postříkány rozprašovačem pro zvýšení vlhkosti a lepší průběh svlékání. Substrát v domovské krabičce byl tvořen mixem lignocelu a mulčovací kůry. Při krmení byl substrát čištěn od větších nečistot a jednou za čtyři měsíce byl vyměněn za nový.

### 3.2 Behaviorální a kognitivní testování

Nově narozená mláďata byla zařazována do první baterie testů pro juvenilní jedince neprodleně po vylíhnutí. Po juvenilní fázi (testována ve věku 1.–194. dne) následovala fáze subadultního (testována ve věku 185.–351. dne) a fáze adultního testování (testována ve věku 618.–731. dne). Souhrn prováděných testů, které jsou součástí této diplomové práce, i fází, ve kterých byly prováděny a počet opakování shrnuje Tabulka 2. Časové určení pro jednotlivá životní stádia, tedy pro vymezení juvenilních, subadultních a adultních jedinců jsem převzala z Landová *et al.* (2013).

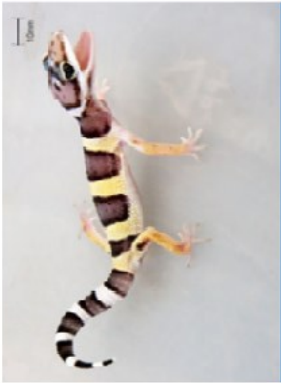


Baterie testů obsahovala test reaktivity, test vyvýšeného neohrazeného bludiště a modifikované Morrisovo vodní bludiště. Též byl proveden test nové kořisti a lovicí pokusy měřící rychlost lovu potravy. Během všech těchto testů jsou pozorovány přirozené projevy chování v rámci biologie tohoto druhu a zvířatům není způsobován vážný stres. Teplota v místnosti i boxy se zvířaty byly temperovány na 28 °C (+- 1 °C). Pro vyloučení mírných výkyvů tělesné teploty u jednotlivých zvířat byla zvířata vždy před testováním nahřívána v inkubátoru na teplotu 28 °C. Testování všech uvedených testů vyjma lovicího pokusu jsme prováděly napůl společně s doktorandkou Aleksandrou Chomik. Lovicí pokus prováděla na pozdně juvenilní fázi diplomantka Lucie Košinárová, tento pokus a test nové kořisti bude letos na podzim zopakován s adultní fází. Všechny výsledky z našeho testování, především záznamy o frekvenci, případně latenci a délce jednotlivých chování byly zaznamenávány do

předpřipravených záznamových archů (viz přílohy) již v průběhu testování, případně zpřesněny a doplněny po znovuprohlédnutí videozáznamů. Záznamové archy s originálními daty z testování jsou archivovány a k dispozici u autorky diplomové práce. Všechna videa pořízená během testování jsou archivována na externích discích. Pro natáčení videí byla použita digitální videokamera SONY HDR CX240EB, digitální videokamera Panasonic HC-V750 a později i GoPro (HERO 5) kamera. Čas byl měřen pomocí stopek s přesností na dvě desetiny vteřiny. Přehled vysvětlovaných proměnných i další k nim se vztahující informace shrnuje Tabulka 3.

Před testováním byly gekončikům dělány na hlavách bílým (později modrým) olejovým markerem s permanentním a voděodolným lakovým inkoustem tečky, které sloužily k pozdějšímu vyhodnocování videí v programu Ethovision, které pro svou další práci prováděla doktorandka Aleksandra Chomik v Národním ústavu duševního zdraví v Klecanech. V tomto programu je vyhodnocováno modifikované Morrisovo vodní bludiště a test vyvýšeného neohraničeného bludiště. Vyhodnocována byla dráha a čas od místa startu do nalezení skrytého ostrůvku v případě MWM. V případě vyvýšeného bludiště je vyhodnocována ještě celková dráha od středu kruhového bludiště k jeho neohraničenému okraji. Porovnání těchto dvou testů v programu Ethovision však není účelem této práce. Pro pozdější vyhodnocování v programu Ethovision je však důležitý kontrast zvířete a prostředí arény, proto byla zvířata značena netoxickými voskovými markery původně určenými ke značení včel. Bílý marker se osvědčil pro modifikované Morrisovo vodní bludiště, kde je aréna černá, avšak v testu vyvýšeného neohraničeného bludiště jsme v adultní fázi použily marker modrý, který se vůči bílému pozadí testovací arény osvědčil více a pro testování v modifikovaném Morrisově vodním bludišti taky fungoval dobře.

Původně bylo vyinkubováno 47 jedinců, šest jedinců bylo z testů vyřazeno díky zhoršené kondici (zhubnutí), jedno zvíře uhynulo (jedinec G2019001, příčinou byla porucha termostatu). Z testu modifikovaného Morrisova vodního bludiště byl vyřazen gekončík G2019007, odmítal aktivně plavat a pasivně se vznášel (*floating*). Pokud zvířata vykazovala ztrátu hmotnosti či zhoršenou kondici, byla z testování vyřazena, celkový počet jedinců v jednotlivých testech shrnuje Tabulka 2. Počet testovaných zvířat se může od původních 40 zvířat, která do testů vstupovala, lišit. Většinu behaviorálních testů ve všech fázích života absolvovalo 39 jedinců a kompletní data ze všech fází všech testů máme momentálně od 36 jedinců.

**Tabulka 2:** V jednotlivých sloupcích vidíme s kolika zvířaty (jejich počet značí n) a v kolika opakování (číslo před x) bylo prováděno testování, které v případě modifikovaného Morrisova vodního bludiště má ještě několik dílčích podčástí. Test nové kořisti a lovicí pokusy v adultní fázi budou provedeny na podzim roku 2021. Testování (vyjma lovicího pokusu v juvenilní fázi, který provedla diplomantka Lucie Košinárová) bylo napůl provedeno mnou a doktorandkou Aleksandrou Chomik. Obrázky gekončků nočních pro lepší ilustraci a znázornění změn zbarvení v různých ontogenetických fázích byly převzaty z Landová *et al.* (2013).

	 <b>JUVENILNÍ FÁZE</b> testována 1. - 194. den	 <b>SUBADULTNÍ FÁZE</b> testována 185. - 351. den	 <b>ADULTNÍ FÁZE</b> testována 618. - 731. den
<b>TEST REAKTIVITY TEST VYVÝŠENÉHO NEOHRANIČENÉHO BLUDIŠTĚ</b>	n=40; 6x n=40; 6x	n=39; 6x n=39; 6x	n=39; 6x n=39; 6x
	1. část: <b>PŘED-TRÉNINK</b> : n=39; 12x 2. část: <b>TRÉNINK</b> : n=39; 20x	3. část: <b>RE-TRÉNINK</b> : n=38; 10x 4. část: <b>KONTROLA I</b> : n=38; 3x 5. část: <b>ORIENTACE NA ZNAČKU</b> : n=38; 10x 6. část: <b>KONTROLA II</b> : n=38; 3x	7. část: <b>RE-TRÉNINK</b> : n=38; 10x n=43; 3x bude provedeno (podzim 2021) n=43; 7x bude provedeno (podzim 2021)
<b>MODIFIKOVANÉ MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ</b>			
<b>TEST NOVÉ KOŘISTI LOVICÍ POKUS</b>	n=47; 15x	n=47; 3x	

### 3.2.1 Test reaktivity

Testování (stresové) reaktivity v různých typech testů obecně dobře odráží personalitní rysy jedinců. Se stresem se jedinci setkávají v přirozeném prostředí téměř pořád. V rámci ‚*coping style*‘, což jsou rozdílné strategie pro vyrovnávání se se stresovým stimulem, obecně rozlišujeme jedince na ty, kteří řeší stresovou situaci buď pasivní (tzv. reaktivní jedinci) nebo aktivní (tzv. proaktivní jedinci) odezvou na stresový stimul (Koolhaas *et al.*, 1999).

V metodice tohoto testu jsme se držely již ozkoušené a publikované praxe, která prokázala opakovatelnost chování (Landová *et al.*, 2013), a kterou jsme zopakovaly ve třech životních fázích (juvenilní, subadultní a adultní) kompletně u celkem 37 jedinců gekončika nočního (*Eublepharis macularius*) v každé fázi po šesti opakováních, mezi kterými bylo rozmezí jednoho týdne. Test byl s každým zvířetem opakován celkem osmnáctkrát.

Test reaktivity probíhal v domovské krabici v juvenilní a subadultní fázi. V adultní fázi jsme jedince testovali v aréně, která byla o 10 cm vyšší, než byla jejich domovská krabice, aby z ní nebyli schopni uprchnout. Do této krabice bez víčka byli adultní jedinci přendáni a vzápětí proběhlo testování. Mezi jednotlivými adultními zvířaty byla krabice vymyta jarovou vodou a osušena. Po otevření domovské krabice byla vyndávána papírová rulička. v případě, že v ní byl gekončík ukrytý, byl opatrně vyndán. Následovalo samotné testování, skládající se ze třech dílčích fází. V první fázi bylo na zvíře během 10 vteřin celkem 5x stříknuto z rozprašovače (Obrázek 6). Ve druhé fázi přišlo 10x znatelné dotknutí se zvířete v jeho sakrální oblasti vatovou tyčinkou neprodleně jeden dotyk za druhým (Obrázek 7). V poslední třetí fázi bylo zvíře dalších 30 vteřin pouze pozorováno a ponecháno bez našeho dalšího zásahu (Obrázek 8). Během každé části bylo zaznamenáváno, zda se objevilo určité vysoké postavení, mávnutí či zkroucení ocasu, útek, freezing, explorace či u některých dokonce i vokalizace. Jednotlivá zvířata byla před testováním nahřívána v inkubátoru na teplotu 28 °C. Video byla natáčena na digitální videokameru SONY HDR CX240EB při běžném denním světle.

Postříkáním zvířete vodou z rozprašovače sloužilo ke zpozornění, dotyky vatovou tyčinkou pak simulovaly útok predátora. Síla dotyků vatovou tyčinkou byla znatelná. Obecná tendence, jak se v této stresující situaci zachovat byla buď zaútočit, nebo utéct. Poslední třetí fáze pokusu sloužila jako ukázka, jak se zvíře se stresující situací vyrovnává bezprostředně poté, co proběhne.

**Tabulka 3:** Zobrazuje prováděné testy, jejich vysvětlované proměnné, hodnocení, případné transformace. Sloupeček R značí, zda se vysvětlovaná proměnná vyhodnocovala jako odhad opakovatelnosti a MODEL Y značí, zda vstupovala do výpočtu ontogenetických modelů. Sloupec OZNAČENÍ zachycuje případné další pojmenování objevující se především v textu příloh. Sloupec PROJEV hodnotí pozorované chování.

TEST	VYSVĚTLOVANÉ PROMĚNNÉ	HODNOCENÍ	TRANSFORMACE	R	MODEL Y	OZNAČENÍ	PROJEV
Test reaktivity	ocasná vlna	1/0		ano		tail wave	zavlnění ocasem
	ocasná display	1/0		ano	ano	tail display	vystavení zakrouceného ocasu
	vysoké postavení	1/0		ano	ano	high posture	propnutí předních končetin a zvednutí těla
	defenzivní skóre	1/0		ano		defensive score	tail wave + tail display + high posture
	vokalizace	1/0		ano	ano	vocalization	vokalizace
	útěk	1/0		ano		escaping	útěk
	freezing	1/0		ano		freezing	znehybnění
	explorace	1/0		ano	ano	exploration	průzkumné chování
	latence prvního pohybu	[s]	ln	ano	ano	ln_move	latence dosáhnutí prvního pohybu
	latence dojití k okraji	[s]	ln	ano	ano	ln_edge	latence dosáhnutí okraje arény
Test vyvýšeného neohraničeného bludiště	skok z arény	1/0		ano	ano	jump	ocitnutí se mimo arénu
	latence skoku z arény	[s]		ano	ano	ln_jump	latence ocitnutí se mimo arénu
	nalezení domečku	1/0	ln	ano	ano	shelter	(ne)nalezení domečku (4 končetiny uvnitř)
	latence nalezení domečku	[s]	ln	ano		ln_shelter	latence nalezení domečku
Modifikované Morrisovo vodní bludiště	nalezení platformy	1/0		ano	ano	platform	(ne)nalezení platformy (4 končetiny na platformě)
	latence nalezení platformy	[s]	ln	ano	ano	ln_platform	latence nalezení platformy
	dotyky vatovou tyčinkou	frekvence		ano	ano	touches	počet dotyků vatovou tyčinkou v sakrální oblasti
Test nové kořisti	přijetí červa	1/0		ano		x_accepted	(ne)přijetí moučného červa
	počet přijatých červů	frekvence			ano	n_accepted	počet přijatých moučných červů
	latence přijetí červa	[s]	ln	ano		ln_accepted	latence přijetí moučného červa
Lovící pokusy	ulovení	[s]		ano	ano	catch	(ne)ulovení potravy
	latence ulovení potravy	1/0	ln	ano	ano	ln_catch	latence ulovení potravy



**Obrázek 6, 7, 8:** Průběh testu reaktivity s juvenilem zachycující (postupně zleva doprava) nejprve fázi s rozprašovačem, následnou fázi dráždění vatovou tyčinkou v sakrální oblasti zvířete a poté poslední fázi, kdy bylo zvíře ponecháno 30 sekund bez našeho dalšího zásahu, aby mohlo proběhnout pozorování chování bezprostředně po setkání se se stresovým stimulem během experimentu.

Mezi defenzivní (obránné) prvky chování lze zařadit z námi pozorovaných projevů zkroucení (*tail display*), či zavlnění (*tail wave*) ocasu a vysoké postavení (*high posture*), při kterém se zvíře zvysoka postaví na protažené přední končetiny. Vokalizace, která se projevuje zpravidla při útočném chování juvenilních jedinců je další námi pozorovaný projev chování. Obecně lze tvrdit, že s postupujícím věkem zvířata vokalizovala během tohoto testu čím dál tím méně. Oproti tomu stála úteková reakce, při které se zvířata snažila před simulovaným útokem predátora uniknout. Běhala po své domovské krabici, snažila se dotykům vatové tyčinky vyhnout či šplhala po stěnách krabičky. Poslední pozorované chování byl *freezing*, tedy celkové strnutí těla a explorační. Obranná reakce tedy může probíhat jak aktivní, tak pasivní formou. Vysvětlované proměnné z tohoto testu a další informace k nim se vztahující shrnuje Tabulka 3.

### 3.2.2 Test vyvýšeného neohraničeného bludiště

Dalším prováděným testem byl test vyvýšeného neohraničeného bludiště. Byl novým typem testu a představoval modifikovaný *open field test* (OFT). OFT je autorskou myšlenkou Hall a Ballachey (1932 v Perals *et al.*, 2017) a sloužil původně k měření hlodavčí pohybové aktivity a ochoty explorační. OFT dobře rozdělí zvířata na rychlé a pomalé průzkumníky (tyto dva behaviorální typy vzniklé v rámci behaviorálních syndromů jsou velmi známé např. z práce Verbeek *et al.* (1994) na juvenilních samečcích sýkory koňadry (*Parus major*)), ale nemáme jistotu, že měříme pouze aktivitu a průzkumné chování a už žádné jiné osobnostní rysy. Například latence pro vstup do nového prostoru, v našem případě vstup k okraji arény,

mohou spíše odrážet anxieta a smělost. Při hodnocení chování v OFT je třeba též nutně zvážit behaviorální syndromy (Perals *et al.*, 2017).

Testováno bylo ve třech životních fázích (juvenilní, subadultní a adultní) provedeno kompletně u celkem 37 jedinců gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*) v každé fázi po šesti opakováních, mezi kterými bylo rozmezí jednoho týdne. Test byl s každým zvířetem opakován celkem osmáctkrát.

Testovací aréna byla kruhová, neohraničená a měla svorkou ke spodnímu okraji připevněný zelený domeček. Průměr arény byl 88 cm. Aréna se nacházela ve výšce 71 cm nad podlahou. Zelený domeček byl 23 cm dlouhý, 9,3 cm široký, 6 cm vysoký (z okraje připevněnému k aréně s krátce lehce nakloněným přístupem) a z poloviny překrytý bílou plastovou folií, aby tvořil atraktivní místo pro ukrytí. Plastovou folií byla pro juvenilní jedince překrývána i aréna, aby se jim po jejím povrchu dobře pohybovalo (Obrázek 9). U subadultních a adultních jedinců byla folie již odebrána. Mezi jednotlivými pokusy byl povrch arény i domečku omýván jarovou vodou a osušen, abychom smyly případné značky, které si jedinci mohli udělat. Jednotlivá zvířata byla před testováním nahřívána v inkubátoru na teplotu 28 °C. Pro další vyhodnocení videí v programu Ethovision byla jedincům udělána olejovým markerem s permanentním a voděodolným lakovým inkoustem na hlavu velká bílá, později modrá, tečka. Video byla natáčena na digitální videokameru SONY HDR CX240EB a později na GoPro kamerku (HERO5) za svitu jedné lampy a při zatažených roletách.

Zvíře bylo dáno do středu arény, hlavou přímo opačným směrem, než byl umístěn domeček. Měřily jsme latenci prvního pohybu a latenci, ve kterém dojde zvíře k okraji arény. Maximální čas k nalezení úkrytu byl stanoven na 8 minut. Čas byl zastaven ve chvíli, kdy zvíře stálo všemi čtyřmi končetinami v domečku. Též bylo zaznamenáváno, jestli a kdy zvíře samo od sebe skočilo nebo přepadlo z okraje arény dolu na zem. Pokud byl jedinec v hledání domečku neúspěšný, byl po uběhnutí maximálního času (nebo po seskoku z arény) nasměrován a donucen vstoupit do domečku, ve kterém byl chvilku ponechán. Ti, kteří domeček našli sami, v něm též byli chvilku ponecháni (Obrázek 10). Vysvětlované proměnné z tohoto testu a další informace k nim se vztahující shrnuje Tabulka 3.



**Obrázek 9:** Testovací aréna pro test vyvýšeného neohraničeného bludiště se zeleným domečkem, který byl z části zakrytý, aby poskytoval atraktivní místo pro ukrytí jedince. Pro juvenilny byl povrch pokryt plastovou folií (viz tento obrázek), aby se jim po aréně lépe pohybovalo.

**Obrázek 10:** Adultní jedinec, který byl v testu vyvýšeného neohraničeného bludiště úspěšný.

### 3.2.3 Modifikované Morrisovo vodní bludiště

V případě Morrisova vodního bludiště (Morris, 1981) používáme navigaci v prostoru pomocí abstraktní mapy prostředí, která by se měla vytvářet po exploraci v prostředí arény ke skrytému cíli, tj. k platformě pod vodní hladinou, která neměnila své umístění (stejně jako aréna). Pro orientaci k cíli slouží uchopení vzájemných vztahů mezi jednotlivými značkami (O'keefe & Nadel, 1978 v Morris, 1984). Třebaže se jedná o kognitivní typ testu, propojenost kognice a personality, vzhledem k individuálním rozdílům v kognitivních testech, lze předpokládat (Carere & Locurto, 2011).

Testováno bylo ve třech životních fázích (juvenilní, subadultní a adultní), které měly i dílčí podčásti, kompletně celkem 36 jedinců gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*). Celkem bylo s každým jedincem provedeno 68 plaveb v několika dílčích částech. V rámci juvenilního testování bylo provedeno celkem 32 plaveb (v před-tréninku to bylo 12 plaveb a v následném tréninku pak 20 plaveb). U subadultních jedinců pokračovalo testování po tříměsíční pauze dalšími 26 plavbami (v re-tréninku 10 plavbami, v následující kontrole I. pak 3 plavbami, na to navazující fázi zvané jako orientace na značku proběhlo dalších 10 plaveb a testování subadultů bylo završeno posledními 3 plavbami v kontrole II.). V adultní fázi bylo provedeno posledních 10 plaveb v rámci re-tréninku téměř přesně po roce od poslední provedené plavby v rámci subadultní kontroly II. (viz Tabulka 2).

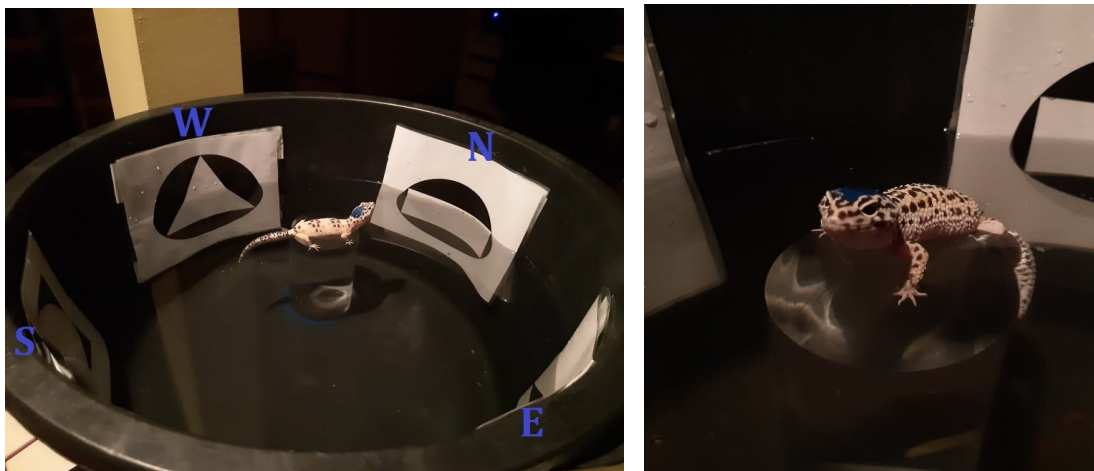
V před-tréninku byla juvenilní zvířata do arény pouštěna v jednom směru (S), šlo tedy o trénink na jednu značku poblíž cíle, takzvaný ‚cue learning‘. V tréninku byli juvenilní gekončiči pouštěni 5x z každého směru (W, E, N, S), abychom ověřily jejich alotetickou orientaci, tedy používání relativního vztahu mezi značkami. Plavby se uskutečnily ze směru S, poté N, následovalo E a poté W a pak znova dokola v tomto pořadí. Po třech měsících jsme prováděly se subadulty v rámci re-tréninku na připomenutí další plavby (v pořadí za sebou ze směrů W, S, N, E), následovala kontrola I. (plavby E, W, S, bez skryté platformy) a po ní už byly plavby prováděny již pouze se značkou N, která byla po plavbách v podčásti orientace na značku (plavby v pořadí za sebou ze směrů W, S, N, E) odebrána pro provedení posledních plaveb v kontrole II. (plavby E, W, S). V posledních dvou podčástech subadultní fáze jsme měly kolem arény (metr vysokou, černou papírovou zástěnu z pevného papíru. Tato černá zástěna měla zastínit případné další značky, podle kterých by se jedinci mohli při plavbách případně orientovat. V adultní fázi byl proveden re-trénink plavbami již opět bez zástiny a opět se všemi značkami (plavby v pořadí za sebou ze směrů W, S, N, E).

Jako arénu (Obrázek 11) jsme využily 65 litrový, černý, kulatý maltovník s horním průměrem 59 cm. Platformou byl 19,5 cm vysoký průhledný válec s průměrem 9 cm a na stěnách arény byly umístěny čtyři černobílé značky (Obrázek 13) zalaminované do folie a přilepené ke stěnám arény oboustrannou lepicí páskou. Aréna byla napouštěna vodou tak, aby nad platformou bylo 0,5 cm (pro juvenilní jedince) a 1 cm (pro subadultní a adultní jedince) vody, která byla ohřívána na 28 °C (+- 1 °C). Teplota vody se během testování průběžně sledovala pomocí teploměru a byla dle potřeby optimalizována na požadovanou teplotu. Jednotlivá zvířata byla před testováním nahřívána v inkubátoru na teplotu 28 °C. Videá byla natáčena pomocí digitální videokameru SONY HDR CX240EB a později i GoPro (HERO 5) kamerky a digitální videokamery Panasonic HC-V750 za svitu jedné lampy a při zatažených roletách. Zvířatům byly pro pozdější vyhodnocení v programu Ethovision dělány na hlavu bílé, později modré, tečky olejovým markerem s permanentním a voděodolným lakovým inkoustem.

Zvíře bylo do arény vkládáno tak, aby hlavou vždy směřovalo k platformě. Značku ze směru, z kterého bylo do arény vpuštěno mělo za hlavou. Na nalezení platformy, tedy dosáhnutí platformy všemi čtyřmi končetinami, bylo vyhrazeno v každé plavbě maximálně 8 minut. Pokud zvíře aktivně neplavalo, dotkly jsme se ho pomocí vatové tyčinky v sakrální oblasti. Dotyky jsme zaznamenávaly. Pokud se zvíře otáčelo na záda, bylo pomocí vatové tyčinky otáčeno zpět na břicho. Pokud zvíře kleslo ke dnu, hned z něj bylo vyloveno. Pokud nebyl jedinec v hledání platformy úspěšný, byl po uběhnutí maximálního času na platformu

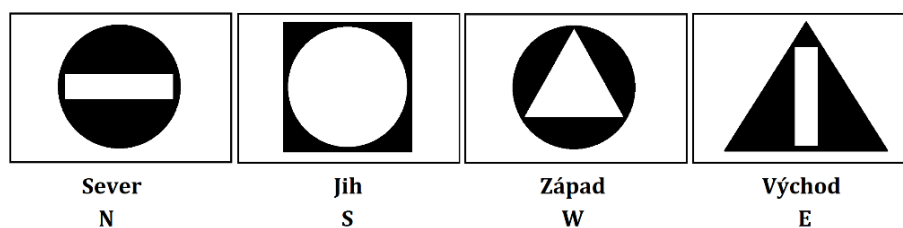
nasměrován, donucen na ní vystoupit a chvilku na ní setrvat. Ti, kteří platformu našli sami, na ní též byli chvilku ponecháni (Obrázek 12).

Tento kognitivní typ testu byl proveden, protože nás zajímala nejen rychlost učení, ale i individualita v kognitivních schopnostech detekovaná v předchozích diplomových pracích, (Voňavková, 2013; Hášová, 2016). V rámci této diplomové práce bude v tomto testu vyhodnocena opakovatelnost. Další výsledky, především ty týkající se kognice a jejího vzájemného vztahu s personalitou, z tohoto testu uvede v rámci své dizertační práce doktorandka Aleksandra Chomik. Vysvětlované proměnné z tohoto testu a další informace k nim se vztahující shrnuje Tabulka 3.



**Obrázek 11:** Aréna modifikovaného Morrisova vodního bludiště se značkami a vyznačenými směry (vlevo).

**Obrázek 12:** Úspěšný adultní jedinec v *re-trainingové* plavbě (vpravo).



**Obrázek 13:** Značky směrů z arény pro modifikované Morrisovo vodní bludiště.

### 3.2.4 Test nové kořisti

Během testu nové kořisti je jedinci předkládána neznámá potrava a měří se zpravidla latence přijetí této nové kořisti. Obecně přijetí či odmítnutí potravy může reflektovat mnoho proměnných, od fyziologicky daných skutečností, jako je míra hladu, po neofobní sklony

jedince až například po potravní personalitu. Ve studii provedené na hrozných královských (*Boa imperator*) (Šimková *et al.*, 2017) byly objeveny dvě personalitní osy, popisující agonistické chování a potravní personalitu, které vyjma subadultního období byly zcela nezávislé. Rychlost lovu kořisti pak korelovala s přijetím a odrážela smělost jedinců. Rychlejší lovci častěji kořist též přijali. Přestože přijímání nové kořisti nebylo u žádné z proměnných významně opakovatelné, byla mezi proměnnými v kontextu smělosti dobrá shoda. Naproti tomu všechny proměnné při přijímání známé kořisti byly významně opakovatelné.

Test nové kořisti byl proveden se všemi 47 jedinci gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*), které jsme odinkubovaly, jako první test v subadultní fázi jejich životů na samém konci února 2020 v rozmezí dvou dnů (ve 185.-234. dne věku). Každému jedinci byla předložena do jeho domovské krabičky, kde test probíhal, malá mistička, na které ležela jedna larva potměníka moučného (*Tenebrio molitor*) a pozorovalo se, za jak dlouho byla gekončíkem ulovena. S každým jedincem jsme toto opakovaly 3x. Předpoklad pro podání další larvy bylo ulovení larvy předchozí. Maximální čas pokusu byl stanoven na 10 minut. Pokud gekončík larvu neuložil, byl pozorován, zda se tak stalo alespoň v delším časovém rozmezí, další larva mu již nebyla předložena. Ne všichni ale larvu ulovili. Sledovalo se, jestli vůbec a za jakou dobu zvíře novou kořist uloví. Zvířata byla před testováním nahřívána v inkubátoru na teplotu 28 °C, teplota v místnosti byla temperována na 28 °C (+- 1 °C). Pro natáčení videí byla použita digitální videokamera SONY HDR CX240EB a digitální videokamera Panasonic HC-V750. S adultní fází bude tento test teprve zopakován v průběhu podzimu 2021. Vysvětlované proměnné z tohoto testu a další informace k nim se vztahující viz Tabulka 3.

### 3.2.5 Lovící pokusy: měření rychlosti lovu potravy

V rámci tohoto testování byla jedincům předkládána důvěrně známá potrava, kterou byla nymfa cvrčka domácího (*Acheta domestica*). Pro zdárné ulovení bylo třeba, aby se kořist pohybovala. Teprve pak může být zaznamenána a vyhodnocena jako kořist a po přiblížení a rychlém výpadu ulovena (Khan, 2009).

Lovící pokusy byly též provedeny se všemi 47 jedinci gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*), které jsme odinkubovaly a probíhaly během jejich pozdní juvenilní fáze života v rozmezí od 92.-194. dne života. Zvířata byla před testováním nahřívána v inkubátoru na teplotu 28 °C, teplota v místnosti byla temperována na 28 °C (+- 1 °C). Testování prováděla diplomantka Lucie Košinárová v rámci její závěrečné práce, ve které zkoumá podrobně techniku lovu žab, kterou poté bude porovnávat s technikou lovu gekončíků nočních. S adultní fází bude tento test teprve zopakován v průběhu podzimu 2021.

V této pozdně juvenilní fázi bylo provedeno celkem 15 opakování, mezi kterými bylo dodržováno rozmezí tří dnů mezi jednotlivými testovacími dny. Každému jedinci byla do jeho domovské krabičky vložena pro něj známá potrava, kterou byla menší nymfa cvrčka domácího (*Acheta domestica*). Zaznamenával se čas, ve kterém došlo k fixaci monokulární a binokulární (Obrázek 14), čas přiblížení se ke kořisti i výpadu proti kořisti (Obrázek 15) i jejímu ulovení (Obrázek 16). Předpoklad pro podání další nymfy bylo ulovení nymfy předchozí. Maximální čas pokusu byl stanoven na 10 minut. Pokud gekončík nymfu neuložil, byl pozorován, zda se tak stalo alespoň v delším časovém rozmezí, další nymfa, pokud předchozí podanou neuložil, mu již předložena nebyla. Ne všichni gekončíci nymfu cvrčka ulovili. Sledovalo se, jestli vůbec a za jakou dobu zvíře kořist uloví a frekvence, kolikrát se dané chování objevilo. Pro natáčení videí byla použita digitální videokamera SONY HDR CX240EB a digitální videokamera Panasonic HC-V750. Vysvětlované proměnné tohoto testu a další informace k nim se vztahující shrnuje Tabulka 3.



**Obrázek 14, 15 a 16:** Lovící pokus, na kterém zleva doprava pozorujeme nejprve fixaci kořisti, poté přiblížení se ke kořisti a následný výpad, kdy je kořist ulovena. Nymfa cvrčka se nachází v modrém kolečku.

### 3.3 Statistické vyhodnocování

U jednotlivých prvků chování (vysvětlované proměnné) i naměřených morfologických charakteristik (rozměry, váha) byla nejprve v programu STATISTICA verze 8.0 (StatSoft Inc., 2010) vyšetřována distribuce dat, shoda s normálním rozdělením či jiným typem rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test). Poté byly jednotlivé prvky chování transformovány přirozeným logaritmem ( $\ln$ ), aby se rozdělení dat přiblížilo rozdělení normálnímu tam, kde to bylo možné. Data s binomickým (tj. binární data popisující například to, zda chování proběhlo či nikoliv) či Poissonovým rozdělením (četnost prvků chování) vstupovala do analýz v neupravené podobě a byly pro ně použity metody adekvátní těmto distribucím dat.

Dále byl vypočten index BMI (vypočítáno jako poměr třetí odmocniny váhy děleno SVL) a provedena analýza hlavních komponent (PCA) pro naměřená morfologická data (viz Přílohy), aby mohly být vybrány vhodné vysvětlující proměnné vstupující do lineárních modelů. Byly extrahovány individuální PC skóry pro smysluplně interpretovatelné osy (PC1, PC2) a byly identifikovány behaviorální prvky nejvíce přispívající k těmto multivariátním osám.

U vybraných typů chování (viz Tabulka 3) byla následně spočtena opakovatelnost pomocí programu R, verze 4.1.0R (Core Team, 2020) s použitím balíčku rptR (Stoffel *et al.*, 2017), a to jak v rámci jednotlivých životních fází v průběhu opakování experimentů, tak mezi jednotlivými životními fázemi navzájem, tedy opakovatelnost v průběhu ontogeneze. Pro binární data byla použita funkce rptBinary, pro nebinární data pak funkce rptGaussian a vybrána *link-scale approximation*.

Na závěr byl vypočten vliv jednotlivých fází ontogeneze (juvenilní, subadultní, adultní), pohlaví, naměřených tělesných rozměrů a BMI na vybrané behaviorální prvky v jednotlivých testech. Za tímto účelem byl pro data s normálním rozdělením vytvořen lineární model se smíšenými efekty LME s odfiltrovaným vlivem opakování (příkaz lme v balíčku nlme pro R (Pinheiro *et al.*, 2021), kde byla individuální identita zvířete použita jako náhodný faktor. Pro data s binomickým či Poissonovým rozdělením byl pak použit zobecněný lineární model GEEGLM (příkaz geeglm v rámci balíčku geepack pro R (Yan, 2002; Yan & Fine, 2004; Halekoh *et al.*, 2006). Následně byl efekt jednotlivých vysvětlujících proměnných vypočten prostřednictvím ANOVY. V případě signifikantního vlivu fází ontogeneze byl pak proveden post hoc Tukeyho test, aby se ukázalo, které fáze se vzájemně průkazně odlišují (příkaz lsmeans v rámci stejnojmenného balíčku pro R (Lenth, 2016)).

Vysvětlujícími proměnnými byly hodnoty SVL, šířka a délka hlavy, šířka ocasu, váha, BMI a pohlaví jedince. Zvířata byla před zahájením prvního testu v nové životní fázi zvážena a naskenována. Skeny byly vyhodnoceny pomocí programu ImageJ, verze 1.40g (Rasband 1997–2018) dle Jančúchová-Lásková *et al.* (2015) byla změřena délka a šířka hlavy, SVL a šířka ocasu, hodnoty byly následně upraveny pomocí přirozeného logaritmu (ln) více viz Přílohy. První osa byla sycena prvky nejvíce korelující s velikostí zvířete (SVL a jednotlivé rozměry), PC2 potom s kondicí jedince (BMI). Proto byly skory první osy použity pro odhad velikosti zvířete a tato multivariátní proměnná byla používána jako vysvětlující (velikost) v dalších modelech. Vysvětlované proměnné pak pro jednotlivé testy shrnuje Tabulka 3, kde jsou uvedeny i případné transformace dat a výpočty prováděné pro výpočet odhadů opakovatelnosti (sloupeček R) či pro ontogenetické modely (MODELÝ).

## 4. VÝSLEDKY

### 4.1 Výsledky výpočtu odhadů opakovatelnosti

Průměrná hodnota opakovatelnosti chování byla na základě metaanalýzy více než stovky personalitních studií u různých druhů zvířat stanovena na  $r = 0,37$  (Bell *et al.*, 2009). V laboratorním prostředí u ektotermních organismů byla na základě metaanalýzy behaviorálních studií ektotermů stanovena průměrná opakovatelnost chování rovna  $r = 0,24$  (Bell *et al.*, 2009). Tyto hodnoty slouží jako orientační hodnoty, pro stanovení ‚běžné‘ opakovatelnosti u ektotermů a jsou s ní porovnávány hodnoty opakovatelnosti získané v této studii. Hodnoty opakovatelnosti byly sumarizovány následovně: statisticky průkazné, avšak nízké opakovatelnosti jednotlivých behaviorálních prvků do  $r = 0,19$  budou zmíněny, protože nás zajímá celkové rozpětí naměřených hodnot pro jednotlivá chování, ale nebudou dále považovány za důležitou personalitní charakteristiku. Hodnoty v rozmezí  $r = 0,20-0,23$  byly ve shrnujících výsledkových tabulkách ztučněny a pokládám je už za výsledky, které si zaslouží pozornost a interpretaci v rámci určité stability chování, které může souviset s určitými rysy personalit. Výsledky od 0,24 výše byly ve shrnujících výsledkových tabulkách ztučněny a označeny červenou barvou. Tyto hodnoty považuji za dobré hodnoty pro opakovatelnost chování v rámci našich pokusů vzhledem k výsledkům metaanalýzy (Bell *et al.*, 2009) a lze je považovat za důkaz určité individuální stability chování a pravděpodobnou složku personality (podobně také Šimková *et al.*, 2017 u hadů).

Pro binární data byl vypočten odhad opakovatelnosti s ohledem na ID pomocí zobecněného smíšeného lineárního modelu glmm (*Generalised Linear Mixed-Effects Model*) a logitového linku. Byla vybrána *link-scale approximation*. Pro data nebinární povahy byl vypočten odhad opakovatelnosti pro ID pomocí lineárního mixovaného modelu lmm (*Linear Mixed-Effects Model*).

Zajímalo nás rozmezí hodnot, ve kterých se vysvětlovaná chování v jednotlivých testech pohybují, vyšší hodnoty (rozmezí  $r = 0,2-0,23$ ) a hodnoty dosahující čísel nad průměrnou opakovatelnost chování pro laboratorní ektotermy (rozmezí  $r = 0,24$  a výše). Odhad opakovatelnosti byl vypočten jednak pro juvenilny, subadulty, adulty, pro všechny životní fáze dohromady (J+S+ A), pro skupinu juvenilů a subadultů (J+S), subadultů a adultů (S+A) a pro juvenilny a adulty (J+A). Vypočtena byla taky opakovatelnost s ohledem na životní fázi (ŽIVOTNÍ FÁZE), tedy odhad opakovatelnosti chování vysvětlený životní fází. Hodnoty odhadů opakovatelnosti zachycují tabulky 4–13 a obrázky 17–21 níže v textu.

#### 4. 1.1 Test reaktivity

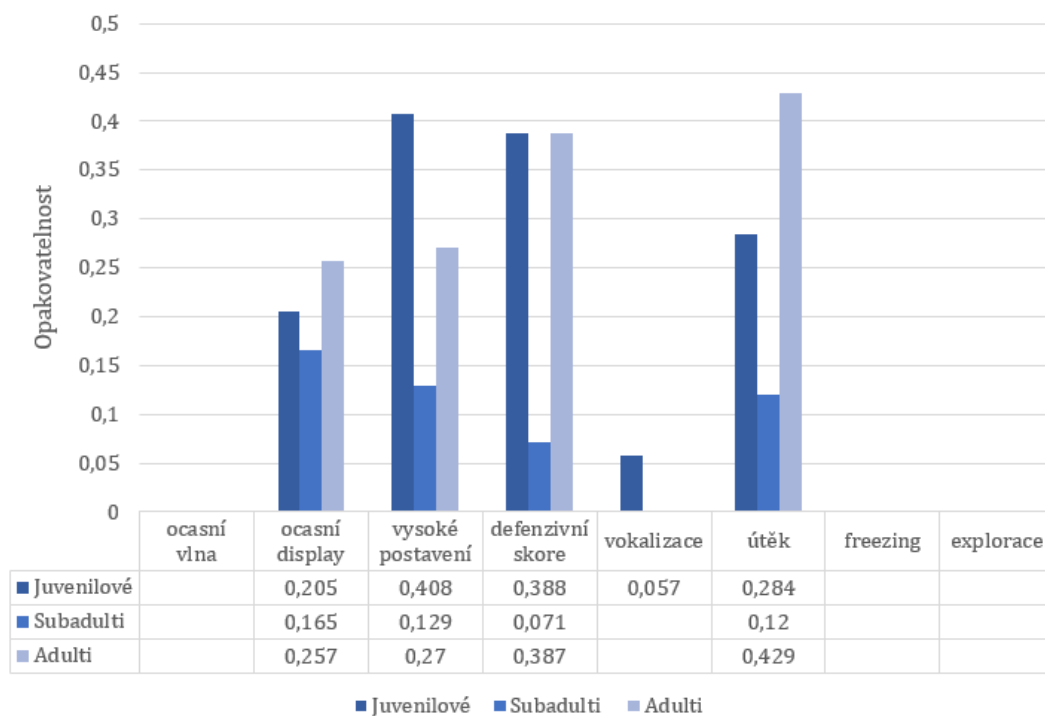
Do vyhodnocování odhadů opakovatelnosti vstupovaly všechny námi naměřené hodnoty v rámci tohoto testu bez dalších úprav. V tomto testu šlo o binární data, která zachycovala podstatnou část variability chování u tohoto druhu plaza (porovnání zachycené variability za pomoci presence a absence behaviorálního prvku, frekvence a délky tohoto prvku bylo provedeno v separátním experimentu, Chomik *et al.* (dosud nepublikováno). Pro test reaktivity bylo vyhodnocováno osm vysvětlovaných proměnných (ocasní vlna, ocasní display, vysoké postavení, defenzivní chování, vokalizace, útěk, freezing a explorace viz tabulka 3). Defenzivní chování bylo označeno hodnotou 1, pokud se alespoň v jednom chování ze skupiny, kterou tvořila ocasní vlna, ocasní display a vysoké postavení, v rámci testu objevilo. Test měl tři podfáze – fázi stříkání vody z rozprašovače, fázi se sérií deseti dotyků vatovou tyčinkou a fázi bez našeho zásahu. Pro všechny jmenované prvky chování v těchto třech podfázích byly v rámci tohoto testu vyhodnoceny odhady opakovatelnosti viz tabulka 4, 5 a 6 a obrázek 17, 18 a 19.

Opakovatelnost pro ocasní vlnu, freezing a exploraci pro první část testu (fázi stříkání vody z rozprašovače, tabulka 4, obrázek 17) ukázala pro všechny pozorované konstantní odpověď, protože počet naměřených hodnot pro toto chování byl nízký (reakce na rozprašovač byly jen mírné) a byla zde tudíž i nízká variabilita chování. Vokalizace byla dalším chováním, které vykazovalo konstantní odpověď pro subadulty, adulty a jejich společnou skupinu, navíc pro životní fázi se tato hodnota nepodařila vypočítat. Významné hodnoty opakovatelnosti byly naměřeny v rámci juvenilní a adultní fáze pro ocasní display (juvenilové:  $r = 0,205$ ;  $p = 0,0001$  a adulti:  $r = 0,257$ ,  $p < 0,0001$ ), vysoké postavení (juvenilové:  $r = 0,408$ ;  $p < 0,0001$  a adulti:  $r = 0,27$ ;  $p < 0,0001$ ), defenzivní chování celkově (juvenilové:  $r = 0,388$ ;  $p < 0,0001$  a adulti:  $r = 0,387$ ;  $p < 0,0001$ ) a útěk (juvenilové:  $r = 0,284$ ;  $p < 0,0001$  a adulti:  $r = 0,429$ ,  $p = 0,0001$ ). Ocasní display dosahoval pro skupinu juvenilů a subadultů vyšší hodnoty ( $r = 0,2$ ;  $p < 0,0001$ ). Ostatní naměřené opakovatelnosti dosahovaly menších hodnot jak v subadultní fázi, tak po všechny fáze dohromady i další sloučené skupiny. Model započítávající (korigující na) vliv životní fáze na opakovatelnost také nedosáhl vyšších hodnot opakovatelnosti.

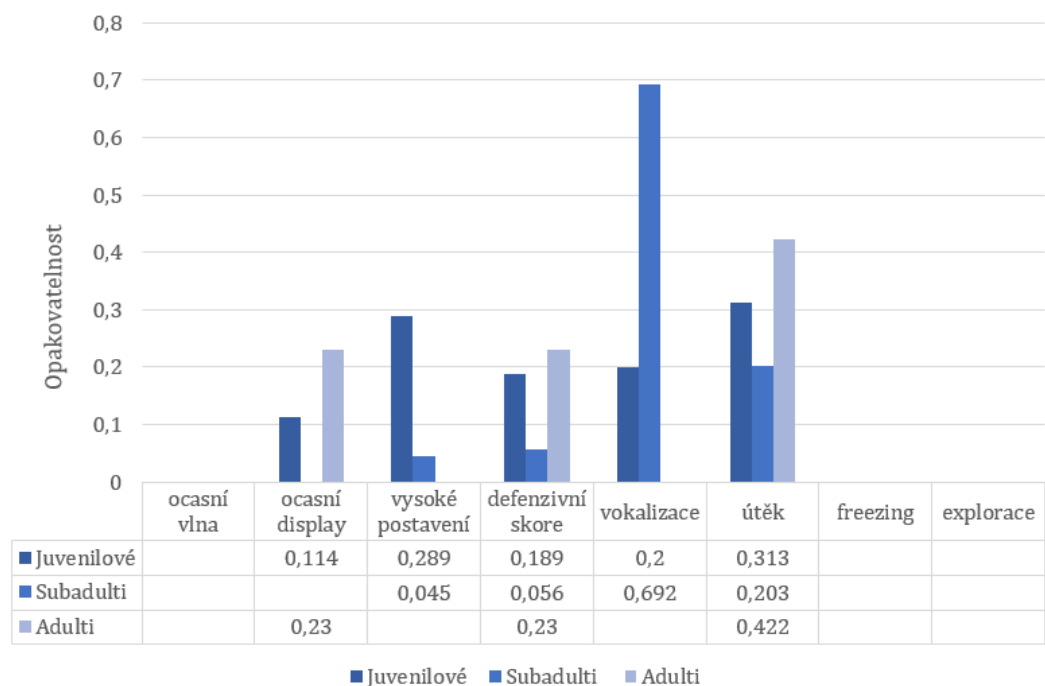
Ve druhé části testu (viz tabulka 5, obrázek 18), kde byl simulován útok predátora deseti dotyky vatovou tyčinkou v sakrální oblasti zvířete se opět konstantní odpovědí pro výpočet odhadu opakovatelnosti ukázala ve všech měření ocasní vlna, freezing a explorace. Hodnoty opakovatelnosti pro ocasní display byly vyšší pouze u adultních jedinců ( $r = 0,23$ ;  $p < 0,0001$ ). Vysoké postavení prováděli vysoce opakovatelně pouze juvenilové ( $r = 0,289$ ;  $p < 0,0001$ ). Defenzivní chování celkově vycházelo téměř průkazně již pro juvenilní fázi

( $r = 0,189$ ;  $p = 0,0001$ ) a pro adultní fázi vykazovalo již dobrou opakovatelnost ( $r = 0,23$ ;  $p < 0,0001$ ). Naopak, pro celkové defenzivní chování ve druhé části testu u subadultních jedinců nebyla opakovatelnosti statisticky signifikantní p-hodnoty ( $r = 0,056$ ;  $p = 0,1090$ ) a celkové defenzivní chování subadultů v této fázi testu nemůžeme považovat za stabilní. Vokalizace se nejvíc projevila u subadultních jedinců a dosáhla relativně vysoké hodnoty opakovatelnosti v porovnání s ostatními hodnotami naměřenými v rámci tohoto testu ( $r = 0,692$ ;  $p < 0,0001$ ). Opakovatelně ale vokalizovali v této části testu i juvenilové ( $r = 0,2$ ;  $p = 0,0001$ ). V rámci skupiny juvenilních a subadultních jedinců byla také naměřena hodně vysoká hodnota opakovatelnosti ( $r = 0,437$ ;  $p < 0,0001$ ). Útěk v této fázi testu byl nejlépe opakovatelným chováním napříč pozorovanými vývojovými skupinami. U juvenilů ( $r = 0,313$ ;  $p < 0,0001$ ), subadultů ( $r = 0,203$ ;  $p = 0,0001$ ), adultů ( $r = 0,422$ ;  $p < 0,0001$ ) i pro skupinu tvořenou subadulty a adulty ( $r = 0,247$ ;  $p < 0,0001$ ) a juvenily a adulty ( $r = 0,244$ ;  $p < 0,0001$ ). Určitou míru opakovatelnosti pro útěk můžeme zjistit i v rámci skupiny složené ze všech životních fází ( $r = 0,198$ ;  $p < 0,0001$ ) a model korigující na systematický vliv životní fáze byl též průkazný ( $r = 0,197$ ;  $p < 0,0001$ ). Z hodnot opakovatelnosti pro útěk i pro další behaviorální parametry naměřené v této části testu lze vidět zejména opakovatelnost, se kterou si jednotlivá zvířata volí útěk jako obrannou strategii.

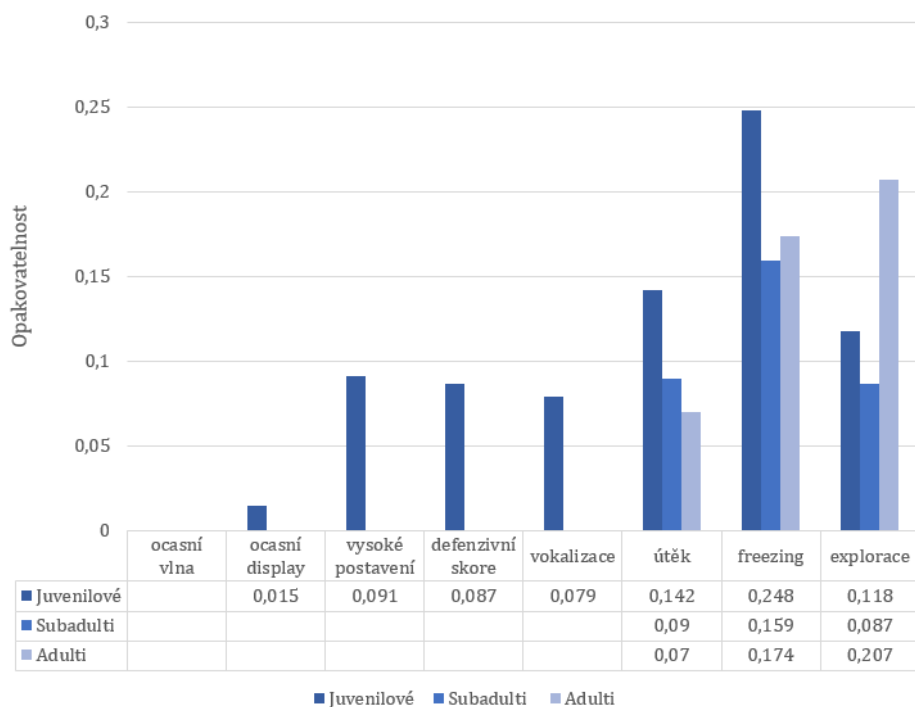
V poslední fázi tohoto testu (viz tabulka 6, obrázek 19) byly hodnoceny projevy chování bezprostředně po simulovaném útoku predátora (po dotecích tyčinkou). Výsledky opakovatelností pro jednotlivá chování v průběhů ontogeneze nabývají mezi sebou obecně obdobně nízkých hodnot a jen v minimech případů se dostávají nad hodnotu  $r = 0,1$ . Významně opakovatelnou hodnotu nalezneme u juvenilů ve freezingu ( $r = 0,248$ ;  $p < 0,0001$ ), ostatní naměřené hodnoty pro freezing se pohybují u všech pozorovaných skupin ve vyšších číslech v porovnání s ostatními hodnotami naměřenými v této části testu pro další chování, stále ale dosahují nízkých hodnot. Druhou vyšší hodnotu nalézáme pro exploraci adultních jedinců ( $r = 0,207$ ;  $p < 0,0001$ ). Odhad opakovatelnosti v závislosti na životní fázi se pro ocasní display, vysoké postavení a vokalizaci se nepodařilo spočítat.



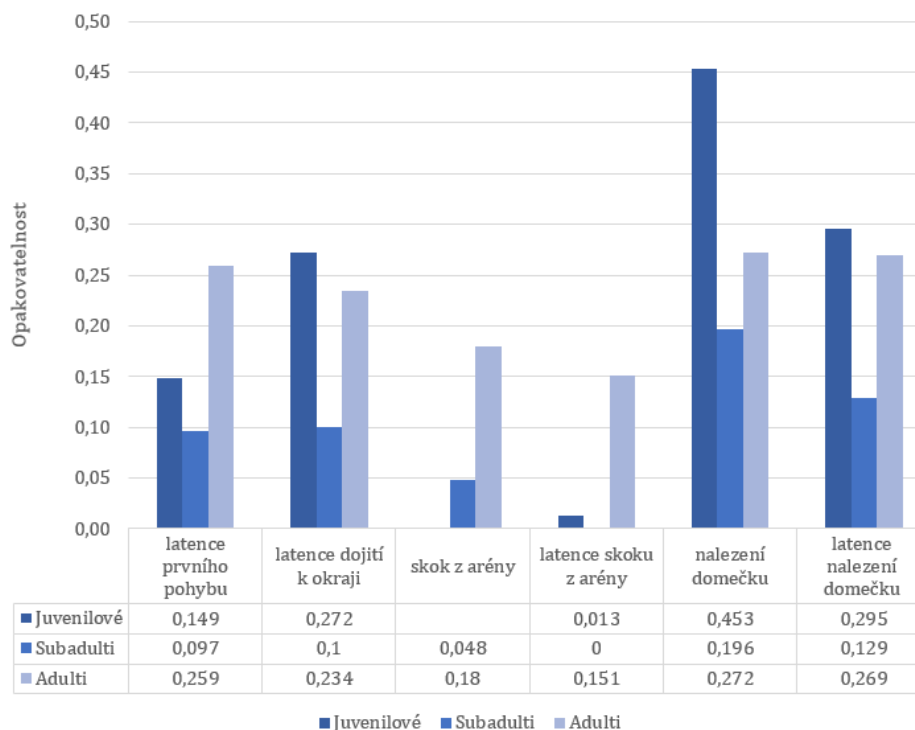
**Obrázek 17:** Sloupcový graf zobrazující rozpětí naměřených hodnot opakovatelnosti, test reaktivity, 1. fáze testu.



**Obrázek 18:** Sloupcový graf zobrazující rozpětí naměřených hodnot opakovatelnosti, test reaktivity, 2. fáze testu.



**Obrázek 19:** Sloupcový graf zobrazující rozpětí naměřených hodnot opakovatelnosti, test reaktivity, 3. fáze testu.



**Obrázek 20:** Sloupcový graf zobrazující rozpětí naměřených hodnot opakovatelnosti, test vyvýšeného neohrazeného bludiště.

**Tabulka 4:** Test reaktivity – 1. fáze testu. Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro juvenilny, subadulty, adulty, všechny životní fáze (J+S+A), skupinu juvenilů a subadultů (J+S), subadultů a adultů (S+A), juvenilů a adultů (J+A) i opakovatelnost v závislosti na životní fázi (ŽIVOTNÍ FÁZE). Výpočty, které se nepodařilo provést značí v tabulce X. Vyšší hodnoty jsou ztučněné a zbarvené do červená. Červené hodnoty si zaslouží s ohledem na Bell *et al.* (2009) vyšší zřetel.

	TEST REAKTIVITY - PRVNÍ ČÁST - FÁZE STRÍKÁNÍ VODY Z ROZPRAŠOVAČE							
	JUVENILOVÉ	SUBADULTI	ADULTI	J + S + A	J + S	S + A	J + A	ŽIVOTNÍ FÁZE
Ocasní vlna ( <i>tail wave</i> ')	Odpověď je konstantní R = 0,205 SE = 0,079 CI = [0,045; 0,348] P = 0,000123 [LRT] R = 0,408 SE = 0,1 CI = [0,2; 0,579] P = 3,15e-10 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,165 SE = 0,082 CI = [0,017; 0,335] P = 0,000478 [LRT] R = 0,129 SE = 0,067 CI = [0,002; 0,259] P = 0,00493 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,257 SE = 0,09 CI = [0,073; 0,418] P = 8,89e-06 [LRT] R = 0,27 SE = 0,119 CI = [0,068; 0,515] P = 9,87e-06 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,178 SE = 0,05 CI = [0,082; 0,273] P = 5,54e-15 [LRT] R = 0,073 SE = 0,028 CI = [0,018; 0,127] P = 2,63e-05 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,2 SE = 0,066 CI = [0,077; 0,329] P = 5,92e-10 [LRT] R = 0,141 SE = 0,047 CI = [0,046; 0,227] P = 4,68e-07 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,187 SE = 0,06 CI = [0,066; 0,3] P = 1,54e-09 [LRT] R = 0,127 SE = 0,049 CI = [0,039; 0,24] P = 2,75e-06 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,188 SE = 0,061 CI = [0,068; 0,3] P = 1,77e-09 [LRT] R = 0,063 SE = 0,031 CI = [0,003; 0,121] P = 0,0047 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,186 SE = 0,054 CI = [0,08; 0,293] P = 1,87e-15 [LRT] R = 0,08 SE = 0,031 CI = [0,022; 0,143] P = 1,29e-05 [LRT]
Vysoké postavení ( <i>high posture</i> ')	R = 0,388 SE = 0,093 CI = [0,182; 0,534] P = 6,95e-10 [LRT]	R = 0,071 SE = 0,05 CI = [0; 0,177] P = 0,0561 [LRT]	R = 0,387 SE = 0,1 CI = [0,17; 0,562] P = 2,85e-09 [LRT]	R = 0,14 SE = 0,041 CI = [0,059; 0,213] P = 1,62e-11 [LRT]	R = 0,173 SE = 0,053 CI = [0,067; 0,274] P = 6,37e-09 [LRT]	R = 0,141 SE = 0,048 CI = [0,048; 0,238] P = 2,16e-07 [LRT]	R = 0,194 SE = 0,058 CI = [0,084; 0,311] P = 6,74e-10 [LRT]	R = 0,142 SE = 0,04 CI = [0,063; 0,214] P = 1,28e-11 [LRT]
Vokalizace ( <i>vocalization</i> ')	R = 0,057 SE = 0,111 CI = [0; 0,45] P = 0,12 [LRT]	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	R = 0,02 SE = 0,045 CI = [0; 0,163] P = 0,115 [LRT]	R = 0,026 SE = 0,061 CI = [0; 0,247] P = 0,145 [LRT]	Odpověď je konstantní	R = 0,036 SE = 0,076 CI = [0; 0,303] P = 0,0897 [LRT]	X
Útěk ( <i>escaping</i> ')	R = 0,284 SE = 0,091 CI = [0,108; 0,451] P = 4,53e-07 [LRT]	R = 0,12 SE = 0,066 CI = [0; 0,257] P = 0,00696 [LRT]	R = 0,429 SE = 0,209 CI = [0,104; 0,954] P = 0,000174 [LRT]	R = 0,123 SE = 0,042 CI = [0,046; 0,212] P = 3,5e-10 [LRT]	R = 0,195 SE = 0,06 CI = [0,075; 0,312] P = 1,27e-10 [LRT]	R = 0,08 SE = 0,037 CI = [0,012; 0,155] P = 0,000453 [LRT]	R = 0,122 SE = 0,048 CI = [0,03; 0,22] P = 4,99e-06 [LRT]	R = 0,168 SE = 0,049 CI = [0,074; 0,263] P = 1,05e-12 [LRT]
Freezing ( <i>freezing</i> ')	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní
Explore ( <i>exploration</i> ')	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní

**Tabulka 5:** Test reaktivity – 2. fáze testu. Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro juvenilů, subadulty, subadulty, adulty, všechny životní fáze (J+S+A), skupinu juvenilů a subadultů (J+S), subadultů a adultů (S+A), juvenilů a adultů (J+A) i opakovatelnost v závislosti na životní fázi (ŽIVOTNÍ FÁZE). Vyšší hodnoty jsou ztučněné a zbarvené do červena. Červené hodnoty si zaslouží s ohledem na Bell *et al.* (2009) vyšší zřetel.

	TEST REAKTIVITY - DRUHÁ ČÁST - FÁZE DOTYKŮ VATOVOU TYČINKOU							
	JUVENILOVÉ	SUBADULTI	ADULTI	J + S + A	J + S	S + A	J + A	ŽIVOTNÍ FÁZE
Ocasní vlna ( <i>tail wave</i> ')	Odpověď je konstantní R = 0,114 SE = 0,064 CI = [0; 0,247] P = 0,00994 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0 SE = 0,048 CI = [0; 0,134] P = 1 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,23 SE = 0,099 CI = [0,046; 0,41] P = 1,97e-05 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,083 SE = 0,033 CI = [0,023; 0,15] P = 3,49e-06 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,079 SE = 0,039 CI = [0,01; 0,162] P = 0,00108 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,095 SE = 0,045 CI = [0,015; 0,189] P = 7,17e-05 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,106 SE = 0,044 CI = [0,023; 0,197] P = 5,18e-05 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,095 SE = 0,038 CI = [0,029; 0,171] P = 8,54e-07 [LRT]
Vysoké postavení ( <i>high posture</i> ')	R = 0,289 SE = 0,111 CI = [0,087; 0,506] P = 1,17e-06 [LRT]	R = 0,045 SE = 0,087 CI = [0; 0,335] P = 0,179 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,099 SE = 0,044 CI = [0,026; 0,202] P = 9,08e-07 [LRT]	R = 0,088 SE = 0,033 CI = [0,027; 0,155] P = 3,4e-07 [LRT]	R = 0,159 SE = 0,064 CI = [0,046; 0,287] P = 1,18e-07 [LRT]	R = 0,023 SE = 0,043 CI = [0; 0,128] P = 0,171 [LRT]	R = 0,102 SE = 0,052 CI = [0,014; 0,221] P = 0,000137 [LRT]	R = 0,135 SE = 0,058 CI = [0,03; 0,257] P = 3,53e-08 [LRT]
Defenzivní chování ( <i>defensive score</i> ')	R = 0,189 SE = 0,078 CI = [0,036; 0,338] P = 0,000198 [LRT]	R = 0,056 SE = 0,061 CI = [0; 0,207] P = 0,109 [LRT]	R = 0,23 SE = 0,093 CI = [0,048; 0,41] P = 1,46e-05 [LRT]	R = 0,088 SE = 0,033 CI = [0,027; 0,155] P = 3,4e-07 [LRT]	R = 0,124 SE = 0,049 CI = [0,031; 0,219] P = 3,62e-06 [LRT]	R = 0,082 SE = 0,039 CI = [0,014; 0,159] P = 0,00018 [LRT]	R = 0,112 SE = 0,046 CI = [0,03; 0,207] P = 1,02e-05 [LRT]	R = 0,098 SE = 0,039 CI = [0,031; 0,177] P = 9,07e-08 [LRT]
Vokalizace ( <i>vocalization</i> ')	R = 0,2 SE = 0,079 CI = [0,045; 0,346] P = 0,000137 [LRT]	R = 0,692 SE = 0,112 CI = [0,567; 0,982] P = 5,61e-09 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,089 SE = 0,04 CI = [0,019; 0,173] P = 5,85e-07 [LRT]	R = 0,089 SE = 0,04 CI = [0,019; 0,173] P = 5,85e-07 [LRT]	R = 0,153 SE = 0,061 CI = [0,042; 0,284] P = 3,78e-08 [LRT]	R = 0,437 SE = 0,181 CI = [0,257; 0,948] P = 8,43e-08 [LRT]	R = 0,061 SE = 0,035 CI = [0; 0,136] P = 0,00677 [LRT]	R = 0,145 SE = 0,055 CI = [0,046; 0,256] P = 1,83e-09 [LRT]
Útěk ( <i>escaping</i> ')	R = 0,313 SE = 0,166 CI = [0,076; 0,755] P = 2,64e-07 [LRT]	R = 0,203 SE = 0,093 CI = [0,04; 0,379] P = 0,000103 [LRT]	R = 0,422 SE = 0,143 CI = [0,152; 0,72] P = 3,66e-10 [LRT]	R = 0,198 SE = 0,062 CI = [0,086; 0,324] P = 5,51e-17 [LRT]	R = 0,164 SE = 0,064 CI = [0,049; 0,291] P = 9,34e-09 [LRT]	R = 0,247 SE = 0,081 CI = [0,096; 0,403] P = 6,53e-14 [LRT]	R = 0,244 SE = 0,078 CI = [0,093; 0,397] P = 7,33e-13 [LRT]	R = 0,197 SE = 0,06 CI = [0,078; 0,316] P = 4,4e-17 [LRT]
Freezing ( <i>freezing</i> ')	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní
Explorace ( <i>exploration</i> ')	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní

**Tabulka 6:** Test reaktivity – 3. fáze testu. Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro juvenilny, subadulty, adulty, všechny životní fáze (J+S+A), skupinu juvenilů a subadultů (J+S), subadultů a adultů (S+A), juvenilů a adultů (J+A) i opakovatelnost v závislosti na životní fázi (ŽIVOTNÍ FÁZE). Výpočty, které se nepodařilo provést značí v tabulce X. Vyšší hodnoty jsou ztučněné a zbarvené do červená. Červené hodnoty si zaslouží s ohledem na Bell *et al.* (2009) vyšší zřetel.

TEST REAKTIVITY - TŘETÍ ČÁST - FÁZE POZOROVÁNÍ BEZ DALŠÍCH ZÁSAHŮ								
	JUVENILOVÉ	SUBADULTI	ADULTI	J + S + A	J + S	S + A	J + A	ŽIVOTNÍ FÁZE
Ocasní vlna ( <i>tail wave</i> ')	Odpověď je konstantní R = 0,015 SE = 0,034 CI = [0; 0,111] P = 0,384 [LRT]	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní R = 0,008 SE = 0,012 CI = [0; 0,037] P = 0,295 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,009 SE = 0,016 CI = [0; 0,053] P = 0,353 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,013 SE = 0,068 CI = [0; 0,245] P = 0,354 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0,014 SE = 0,018 CI = [0; 0,061] P = 0,279 [LRT]	Odpověď je konstantní X
Vysoké postavení ( <i>high posture</i> ')	R = 0,091 SE = 0,074 CI = [0; 0,278] P = 0,0172 [LRT]	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	R = 0,026 SE = 0,021 CI = [0; 0,075] P = 0,0232 [LRT]	R = 0,039 SE = 0,032 CI = [0; 0,119] P = 0,0205 [LRT]	Odpověď je konstantní R = 0 SE = 0,015 CI = [0; 0,047] P = 0,5 [LRT]	R = 0,038 SE = 0,036 CI = [0; 0,129] P = 0,0322 [LRT]	X
Defenzivní chování ( <i>defensive score</i> ')	R = 0,087 SE = 0,065 CI = [0; 0,23] P = 0,0285 [LRT]	R = 0 SE = 0,063 CI = [0; 0,17] P = 0,5 [LRT]	Odpověď je konstantní	R = 0,027 SE = 0,019 CI = [0; 0,072] P = 0,0246 [LRT]	R = 0,027 SE = 0,023 CI = [0; 0,083] P = 0,0916 [LRT]	R = 0 SE = 0,015 CI = [0; 0,047] P = 0,5 [LRT]	R = 0,059 SE = 0,035 CI = [0; 0,131] P = 0,00549 [LRT]	R = 0,031 SE = 0,021 CI = [0; 0,082] P = 0,0164 [LRT]
Vokalizace ( <i>vocalization</i> ')	R = 0,079 SE = 0,137 CI = [0; 0,523] P = 0,0605 [LRT]	Odpověď je konstantní	Odpověď je konstantní	R = 0,014 SE = 0,026 CI = [0; 0,083] P = 0,201 [LRT]	R = 0,02 SE = 0,041 CI = [0; 0,13] P = 0,201 [LRT]	Odpověď je konstantní	R = 0,032 SE = 0,066 CI = [0; 0,248] P = 0,0924 [LRT]	X
Útěk ( <i>escaping</i> ')	R = 0,142 SE = 0,074 CI = [0; 0,303] P = 0,00175 [LRT]	R = 0,09 SE = 0,058 CI = [0; 0,211] P = 0,0257 [LRT]	R = 0,07 SE = 0,057 CI = [0; 0,212] P = 0,0595 [LRT]	R = 0,074 SE = 0,03 CI = [0,018; 0,136] P = 2,62e-06 [LRT]	R = 0,092 SE = 0,041 CI = [0,016; 0,173] P = 8,47e-05 [LRT]	R = 0,087 SE = 0,042 CI = [0,011; 0,177] P = 0,00016 [LRT]	R = 0,069 SE = 0,034 CI = [0,001; 0,141] P = 0,00111 [LRT]	R = 0,078 SE = 0,032 CI = [0,019; 0,14] P = 1,6e-06 [LRT]
Freezing ( <i>freezing</i> ')	<b>R = 0,248</b> <b>SE = 0,081</b> <b>CI = [0,077; 0,383]</b> <b>P = 6,69e-06 [LRT]</b>	R = 0,159 SE = 0,068 CI = [0,025; 0,294] P = 0,000954 [LRT]	R = 0,174 SE = 0,073 CI = [0,031; 0,312] P = 0,000451 [LRT]	R = 0,143 SE = 0,041 CI = [0,062; 0,222] P = 2,76e-12 [LRT]	R = 0,186 SE = 0,05 CI = [0,081; 0,281] P = 5,45e-10 [LRT]	R = 0,148 SE = 0,047 CI = [0,057; 0,237] P = 6,02e-08 [LRT]	R = 0,137 SE = 0,047 CI = [0,048; 0,23] P = 1e-06 [LRT]	R = 0,146 SE = 0,041 CI = [0,066; 0,225] P = 1,95e-12 [LRT]
Explorace ( <i>exploration</i> ')	R = 0,118 SE = 0,061 CI = [0,001; 0,243] P = 0,00702 [LRT]	R = 0,087 SE = 0,054 CI = [0; 0,191] P = 0,0284 [LRT]	<b>R = 0,207</b> <b>SE = 0,082</b> <b>CI = [0,053; 0,354]</b> <b>P = 8,48e-05 [LRT]</b>	R = 0,099 SE = 0,032 CI = [0,035; 0,162] P = 3,32e-08 [LRT]	R = 0,095 SE = 0,039 CI = [0,02; 0,175] P = 8,7e-05 [LRT]	R = 0,137 SE = 0,048 CI = [0,041; 0,233] P = 2,8e-07 [LRT]	R = 0,096 SE = 0,041 CI = [0,018; 0,181] P = 0,00014 [LRT]	R = 0,103 SE = 0,034 CI = [0,038; 0,167] P = 2,07e-08 [LRT]

### 4.1.2 Test vyvýšeného neohraničeného bludiště

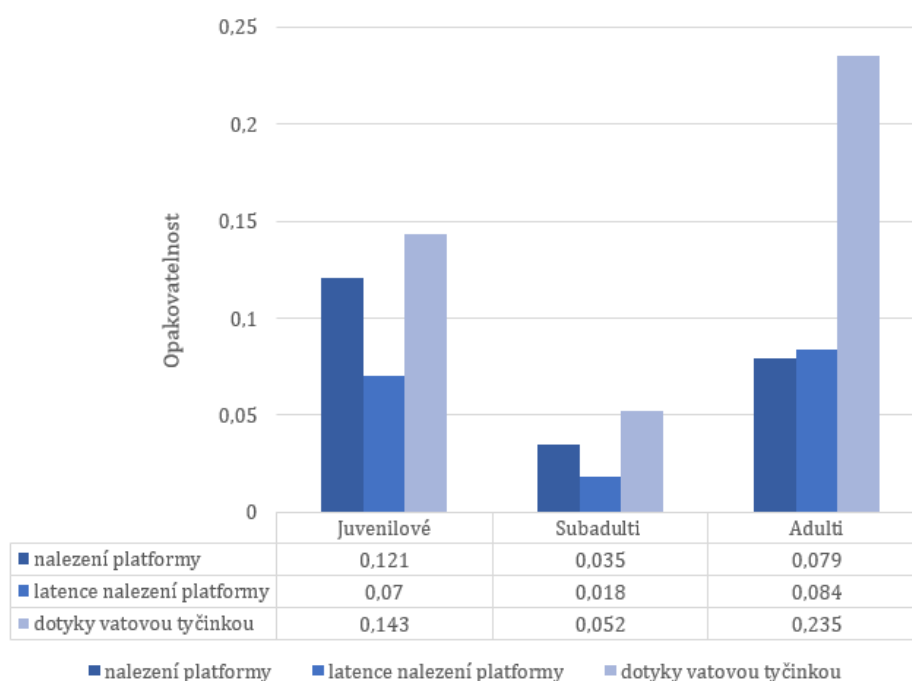
Do vyhodnocování odhadů opakovatelnosti vstupovaly všechny námi naměřené hodnoty v rámci tohoto testu. Binární data (tj. skok z arény a nalezení domečku) nebyly upravované, latence (prvního pohybu, dojití k okraji, skoku z arény a nalezení domečku) byly upraveny pomocí použití přirozeného logaritmu ( $\ln$ ) (viz tabulka 3). Pro test vyvýšeného neohraničeného bludiště bylo vyhodnocováno šest vysvětlovaných proměnných zmíněných výše. Pro všechny jmenované prvky chování byly v rámci tohoto testu vyhodnoceny odhady opakovatelnosti viz tabulka 7 a obrázek 20.

Vypočtené hodnoty opakovatelnosti v rámci tohoto testu ukázaly několik dobrých hodnot opakovatelnosti chování. Latence prvního pohybu byla nejlépe opakovatelná v rámci adultní fáze ( $r = 0,259$ ;  $p < 0,0001$ ). Latence dojití k okraji arény nabývala dobrých hodnot jak u juvenilů ( $r = 0,272$ ;  $p < 0,0001$ ) tak u adultů ( $r = 0,234$ ;  $p < 0,0001$ ). Nalezení domečku bylo opět vysoce opakovatelné pro juvenilny ( $r = 0,453$ ;  $p < 0,0001$ ) i adulty ( $r = 0,272$ ;  $p < 0,0001$ ), subadulti ale také dosáhli téměř dobré opakovatelnosti ( $r = 0,196$ ;  $p = 0,0003$ ). Dobrých hodnot opakovatelnosti pro nalezení domečku dosahovaly též skupina subadultů a adultů ( $r = 0,22$ ;  $p < 0,0001$ ) i juvenilů a adultů ( $r = 0,209$ ;  $p < 0,0001$ ). Stejný trend byl nalezen i pro latenci nalezení domečku, juvenilní jedinci ( $r = 0,295$ ;  $p < 0,0001$ ) a adultní jedinci ( $r = 0,269$ ;  $p < 0,0001$ ) dosahují dobrých hodnot stejně jako skupina složená z juvenilů a adultů ( $r = 0,201$ ;  $p < 0,0001$ ), subadultní jedinci zde pak dosahují nižších hodnot opakovatelnosti ( $r = 0,129$ ;  $p = 0,0047$ ), která se blíží hranici průkaznosti.

### 4.1.3 Modifikované Morrisovo vodní bludiště

Do vyhodnocování odhadů opakovatelnosti vstupovaly jednak všechny námi naměřené hodnoty v rámci tohoto testu bez ohledu na míru učení a dílčí kognitivní úkol, který zvířata v určité životní fázi řešila, tj. bez ohledu na počátek nebo konec učení, či přítomnost či nepřítomnost blízkých či vzdálených značek. Dále byly vypočteny též odhady opakovatelnosti pro kognitivně ekvivalentní části testu (kontrolní fáze s ostrůvkem, kdy už zvířata úlohu zvládala pro juvenilní, subadultní i adultní fázi). Tato data z kontrolních fází také vstupovala do vyhodnocování ontogenetických modelů (Tabulka 10). Binární data (nalezení platformy ano (1), ne (0)) nebyla upravována, stejně jako dotyky vatovou tyčinkou pobízející zvířata k aktivnímu plavání (v případě, že se pouze vznáší a neplavou). Latence (nalezení platformy) byly upraveny pomocí použití přirozeného logaritmu ( $\ln$ ) (viz tabulka 3). Pro modifikované Morrisovo vodní bludiště byly vyhodnocovány tyto tři výše zmíněné proměnné, jejich naměřené hodnoty odhadu opakovatelnosti zachycuje tabulka 8, 9 a 10 a obrázek 21).

Nejlepší opakovatelnost pro nalezení platformy v modifikovaném Morrisově vodním bludišti měli juvenilové v před-tréninku ( $r = 0,143$ ;  $p < 0,0001$ ) a též měli nejvyšší opakovatelnost pro latenci nalezení platformy ( $r = 0,098$ ;  $p < 0,0001$ ). Pro kontrolu I nebyl vypočten odhad opakovatelnosti pro nalezení platformy a latenci nalezení platformy, protože byla v této části odebrána. Nejnižších hodnot odhadů opakovatelností bylo naměřeno v rámci subadultní fáze, navíc ne všechny hodnoty byly signifikantní. Nejvyšších odhadů opakovatelností v rámci MWM (které jsou také signifikantní), nalézáme u různých parametrů juvenilní fáze. Dotyky vatovou tyčinkou, tj. míra aktivního či pasivního plavání, nabývaly jako jediné vyšší opakovatelné hodnoty z celého měření v rámci adultní fáze ( $r = 0,235$ ;  $p < 0,0001$ ).



**Obrázek 21:** Sloupcový graf zobrazující rozpětí naměřených hodnot opakovatelnosti, modifikované Morrisovo vodní bludiště.

**Tabulka 7:** Test vyvýšeného neohraničeného bludiště. Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro juvenilů, subadultů, a adultů, všechny životní fáze (J+S+A), skupinu juvenilů a subadultů (J+S), subadultů a adultů (S+A), juvenilů a adultů (J+A) i opakovatelnost v závislosti na životní fázi (ŽIVOTNÍ FÁZE). Vyšší hodnoty jsou ztučněné a zbarvené do červená. Červené hodnoty si zaslouží s ohledem na Bell *et al.* (2009) vyšší zřetel.

TEST VYVÝŠENÉHO NEOHRANIČENÉHO BLUDIŠTĚ								
	JUVENILOVÉ	SUBADULTI	ADULTI	J + S + A	J + S	S + A	J + A	ŽIVOTNÍ FÁZE
latence prvního pohybu	R = 0,149 SE = 0,063 CI = [0,033; 0,279] P = 0,00152 [LRT]	R = 0,097 SE = 0,057 CI = [0; 0,218] P = 0,0247 [LRT]	<b>R = 0,259</b> <b>SE = 0,072</b> <b>CI = [0,119; 0,398]</b> <b>P = 4,49e-07 [LRT]</b>	R = 0,087 SE = 0,03 CI = [0,032; 0,147] P = 8,21e-07 [LRT]	R = 0,091 SE = 0,035 CI = [0,027; 0,161] P = 0,000207 [LRT]	R = 0,15 SE = 0,045 CI = [0,064; 0,24] P = 3,19e-08 [LRT]	R = 0,08 SE = 0,034 CI = [0,014; 0,147] P = 0,000821 [LRT]	R = 0,092 SE = 0,03 CI = [0,036; 0,152] P = 2,86e-07 [LRT]
latence dojití k okrají	<b>R = 0,272</b> <b>SE = 0,074</b> <b>CI = [0,122; 0,407]</b> <b>P = 1,4e-07 [LRT]</b>	R = 0,1 SE = 0,056 CI = [0; 0,21] P = 0,0209 [LRT]	<b>R = 0,234</b> <b>SE = 0,07</b> <b>CI = [0,101; 0,371]</b> <b>P = 3,77e-06 [LRT]</b>	R = 0,097 SE = 0,03 CI = [0,041; 0,158] P = 9,19e-08 [LRT]	R = 0,112 SE = 0,041 CI = [0,038; 0,197] P = 1,14e-05 [LRT]	R = 0,157 SE = 0,045 CI = [0,07; 0,241] P = 1,05e-08 [LRT]	R = 0,098 SE = 0,039 CI = [0,026; 0,179] P = 7,49e-05 [LRT]	R = 0,103 SE = 0,034 CI = [0,039; 0,171] P = 1,88e-08 [LRT]
skok z arény	Odpověď je konstatní	R = 0,048 SE = 0,049 CI = [0; 0,175] P = 0,13 [LRT]	R = 0,18 SE = 0,087 CI = [0,028; 0,354] P = 0,000443 [LRT]	R = 0,043 SE = 0,024 CI = [0,001; 0,095] P = 0,0051 [LRT]	R = 0,012 SE = 0,017 CI = [0; 0,056] P = 0,292 [LRT]	R = 0,08 SE = 0,038 CI = [0,009; 0,159] P = 0,00105 [LRT]	R = 0,068 SE = 0,038 CI = [0; 0,147] P = 0,00419 [LRT]	R = 0,051 SE = 0,027 CI = [0,005; 0,11] P = 0,00244 [LRT]
latence skoku z arény	R = 0,013 SE = 0,031 CI = [0; 0,101] P = 0,423 [LRT]	R = 0 SE = 0,027 CI = [0; 0,092] P = 0,5 [LRT]	R = 0,151 SE = 0,063 CI = [0,03; 0,274] P = 0,00135 [LRT]	R = 0,022 SE = 0,017 CI = [0; 0,061] P = 0,0795 [LRT]	R = 0,024 SE = 0,022 CI = [0; 0,077] P = 0,155 [LRT]	R = 0,038 SE = 0,027 CI = [0; 0,098] P = 0,0542 [LRT]	R = 0,038 SE = 0,026 CI = [0; 0,096] P = 0,0548 [LRT]	R = 0,023 SE = 0,017 CI = [0; 0,061] P = 0,0674 [LRT]
nalezení domečku	<b>R = 0,453</b> <b>SE = 0,145</b> <b>CI = [0,172; 0,766]</b> <b>P = 1,05e-10 [LRT]</b>	R = 0,196 SE = 0,079 CI = [0,033; 0,345] P = 0,000399 [LRT]	<b>R = 0,272</b> <b>SE = 0,086</b> <b>CI = [0,088; 0,411]</b> <b>P = 3,66e-06 [LRT]</b>	R = 0,186 SE = 0,051 CI = [0,085; 0,282] P = 3,68e-16 [LRT]	R = 0,193 SE = 0,06 CI = [0,074; 0,302] P = 2,2e-10 [LRT]	<b>R = 0,22</b> <b>SE = 0,061</b> <b>CI = [0,097; 0,334]</b> <b>P = 3,69e-11 [LRT]</b>	<b>R = 0,209</b> <b>SE = 0,061</b> <b>CI = [0,08; 0,319]</b> <b>P = 2,57e-11 [LRT]</b>	R = 0,198 SE = 0,053 CI = [0,092; 0,299] P = 6,75e-17 [LRT]
latence nalezení domečku	<b>R = 0,295</b> <b>SE = 0,078</b> <b>CI = [0,139; 0,448]</b> <b>P = 1,65e-08 [LRT]</b>	R = 0,129 SE = 0,06 CI = [0,011; 0,244] P = 0,00474 [LRT]	<b>R = 0,269</b> <b>SE = 0,07</b> <b>CI = [0,116; 0,396]</b> <b>P = 1,89e-07 [LRT]</b>	R = 0,17 SE = 0,042 CI = [0,092; 0,258] P = 2,29e-16 [LRT]	R = 0,174 SE = 0,048 CI = [0,085; 0,273] P = 5,16e-10 [LRT]	R = 0,177 SE = 0,047 CI = [0,085; 0,27] P = 2,71e-10 [LRT]	<b>R = 0,201</b> <b>SE = 0,053</b> <b>CI = [0,101; 0,305]</b> <b>P = 3,06e-12 [LRT]</b>	R = 0,173 SE = 0,044 CI = [0,088; 0,256] P = 7,64e-17 [LRT]

**Tabulka 8 (A), 9 (B) a 10 (C):** Modifikované Morrisovo vodní bludiště. Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro juvenilní, subadulty, adulty (označeno jako A) a jejich celé fáze, které mohou mít i dílčí podfáze. Další skupiny, v rámci kterých byl vyhodnocen odhad opakovatelnosti byla skupina tvořená všemi fázemi, dále pak skupina juvenilů a subadultů (J+S), subadultů a adultů (S+A), juvenilů a adultů (J+A) a též byl vypočten odhad opakovatelnosti pro vliv životní fáze (označeno jako B). Odhady opakovatelnosti pro stejnou skupinu zvířat, která vstupovala i do ontogenetických modelu shrnuje poslední tabulka (označeno jako C). Vyšší hodnoty odhadu opakovatelnosti jsou ztučněny.

	MODIFIKOVANÉ MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ										
	JUVENILOVÉ					SUBADULTI					ADULTI
	CELÁ JUVENILNÍ FÁZE	PŘED-TRÉNINK	TRÉNINK	CELÁ SUBADULTNÍ FÁZE	RE-TRÉNINK	KONTROLA I	ORIENTACE NA ZNAČKU	KONTROLA II	CELÁ ADULTNÍ FÁZE = RE-TRÉNINK		
<b>nalezení platformy</b>	R = 0,121 SE = 0,031 CI = [0,059; 0,184] P = 6,47e-19 [LRT]	R = 0,143 SE = 0,048 CI = [0,046; 0,235] P = 3,67e-07 [LRT]	R = 0,11 SE = 0,034 CI = [0,045; 0,181] P = 1,46e-09 [LRT]	R = 0,035 SE = 0,016 CI = [0,003; 0,069] P = 0,00093 [LRT]	R = 0,113 SE = 0,051 CI = [0,02; 0,213] P = 0,000126 [LRT]	X	R = 0,074 SE = 0,039 CI = [0; 0,155] P = 0,00619 [LRT]	R = 0,083 SE = 0,082 CI = [0; 0,294] P = 0,178 [LRT]	R = 0,079 SE = 0,041 CI = [0,002; 0,159] P = 0,00383 [LRT]		
<b>latence nalezení platformy</b>	R = 0,07 SE = 0,021 CI = [0,032; 0,115] P = 8,89e-11 [LRT]	R = 0,098 SE = 0,037 CI = [0,03; 0,17] P = 5,5e-05 [LRT]	R = 0,075 SE = 0,026 CI = [0,031; 0,127] P = 1,55e-06 [LRT]	R = 0,018 SE = 0,012 CI = [0; 0,045] P = 0,0551 [LRT]	R = 0,006 SE = 0,018 CI = [0; 0,062] P = 0,452 [LRT]	X	R = 0,014 SE = 0,02 CI = [0; 0,066] P = 0,335 [LRT]	R = 0,129 SE = 0,094 CI = [0; 0,336] P = 0,108 [LRT]	R = 0,084 SE = 0,038 CI = [0,013; 0,167] P = 0,00254 [LRT]		
<b>dotyky vatovou tyčinkou</b>	R = 0,143 SE = 0,034 CI = [0,08; 0,213] P = 1,16e-26 [LRT]	R = 0,197 SE = 0,049 CI = [0,1; 0,287] P = 3,33e-12 [LRT]	R = 0,146 SE = 0,038 CI = [0,072; 0,22] P = 1,65e-15 [LRT]	R = 0,052 SE = 0,02 CI = [0,017; 0,094] P = 2,44e-05 [LRT]	R = 0,017 SE = 0,022 CI = [0; 0,075] P = 0,29 [LRT]	R = 0,14 SE = 0,094 CI = [0; 0,333] P = 0,0897 [LRT]	R = 0,108 SE = 0,043 CI = [0,028; 0,191] P = 0,000231 [LRT]	R = 0,122 SE = 0,092 CI = [0; 0,314] P = 0,122 [LRT]	R = 0,235 SE = 0,057 CI = [0,125; 0,345] P = 5,42e-12 [LRT]		

	MODIFIKOVANÉ MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ				
	J + S + A vše; kdy mohli najít (vyloučená kontrola I)	CELÉ FÁZE			ŽIVOTNÍ FÁZE
		J + S	S + A	J + A	
<b>nalezení platformy</b>	R = 0,082 SE = 0,02 CI = [0,045; 0,124] P = 7,26e-29 [LRT]	R = 0,096 SE = 0,024 CI = [0,05; 0,14] P = 1,16e-27 [LRT]	R = 0,062 SE = 0,021 CI = [0,022; 0,104] P = 5,73e-09 [LRT]	R = 0,09 SE = 0,023 CI = [0,044; 0,131] P = 3,82e-19 [LRT]	R = 0,084 SE = 0,021 CI = [0,042; 0,124] P = 2,34e-29 [LRT]
<b>latence nalezení platformy</b>	R = 0,044 SE = 0,012 CI = [0,021; 0,07] P = 2,68e-14 [LRT]	R = 0,04 SE = 0,013 CI = [0,017; 0,068] P = 2,68e-10 [LRT]	R = 0,042 SE = 0,016 CI = [0,014; 0,076] P = 9,54e-06 [LRT]	R = 0,061 SE = 0,018 CI = [0,028; 0,102] P = 8,24e-13 [LRT]	R = 0,045 SE = 0,013 CI = [0,023; 0,073] P = 8,01e-15 [LRT]
<b>dotyky vatovou tyčinkou</b>	R = 0,106 SE = 0,023 CI = [0,061; 0,154] P = 2,11e-40 [LRT]	R = 0,099 SE = 0,024 CI = [0,054; 0,145] P = 6,77e-31 [LRT]	R = 0,092 SE = 0,025 CI = [0,047; 0,146] P = 9,73e-15 [LRT]	R = 0,137 SE = 0,031 CI = [0,08; 0,198] P = 1,06e-33 [LRT]	R = 0,107 SE = 0,024 CI = [0,062; 0,157] P = 2,28e-41 [LRT]

	OPAKOVATELNOST V MODIFIKOVANÉM MORRISOVÉ VODNÍM BLUDIŠTI PRO VYBRANÉ ČÁSTI PRO ONTOGENETICKÉ MODELY			
	JUVENILOVÉ	SUBADULTI	ADULTI	J + S + A
<b>nalezení platformy</b>	R = 0,067 SE = 0,037 CI = [0; 0,142] P = 0,0113 [LRT]	R = 0,103 SE = 0,047 CI = [0,008; 0,194] P = 0,000347 [LRT]	R = 0,076 SE = 0,04 CI = [0,001; 0,157] P = 0,00539 [LRT]	R = 0,069 SE = 0,023 CI = [0,026; 0,114] P = 3,3e-09 [LRT]
<b>latence nalezení platformy</b>	R = 0,055 SE = 0,033 CI = [0; 0,128] P = 0,0303 [LRT]	R = 0 SE = 0,016 CI = [0; 0,057] P = 1 [LRT]	R = 0,067 SE = 0,037 CI = [0; 0,148] P = 0,0123 [LRT]	R = 0,04 SE = 0,016 CI = [0,012; 0,075] P = 7,99e-05 [LRT]
<b>dotyky vatovou tyčinkou</b>	R = 0,13 SE = 0,045 CI = [0,043; 0,218] P = 2,44e-05 [LRT]	R = 0,016 SE = 0,022 CI = [0; 0,077] P = 0,31 [LRT]	R = 0,232 SE = 0,057 CI = [0,117; 0,344] P = 1,46e-11 [LRT]	R = 0,091 SE = 0,026 CI = [0,045; 0,144] P = 3,44e-13 [LRT]

#### 4.1.4 Test nové kořisti

Do vyhodnocování odhadů opakovatelnosti vstupovaly všechny námi naměřené hodnoty v rámci tohoto testu za rané subadultní životní fáze. Binární data (přijetí červa) nebyla upravována, stejně jako přijetí červa v závislosti na jeho pořadí. Latence (přijetí červa) byly upraveny pomocí použití přirozeného logaritmu (ln) (viz tabulka 3). Pro test nové kořisti byly vyhodnocovány tyto tři výše zmíněné proměnné, jejich vypočtené hodnoty odhadu opakovatelnosti zachycuje tabulka 11.

Všechny pozorované proměnné, tj. latence přijetí červa ( $r = 0,722$ ;  $p < 0,0001$ ), přijetí červa ( $r = 0,994$ ;  $p < 0,0001$ ) a přijetí červa v závislosti na jeho pořadí ( $r = 0,997$ ;  $p < 0,0001$ ) vykazovaly velmi vysokou hodnotu pro odhad opakovatelnosti v rámci subadultní fáze.

**Tabulka 11:** Test nové kořisti provedený na subadultech. Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro raně subadultní životní fázi. Vyšší hodnoty jsou ztučněné a zbarvené do červena. Červené hodnoty si zaslouží s ohledem na Bell *et al.* (2009) vyšší zřetel.

TEST NOVÉ KOŘISTI	
SUBADULTI	
latence přijetí červa	$R = 0,722$ $SE = 0,059$ $CI = [0,584; 0,808]$ $P = 9,42e-19$ [LRT]
přijetí červa	$R = 0,994$ $SE = 0,006$ $CI = [0,987; 0,999]$ $P = 1,73e-24$ [LRT]
přijetí červa v závislosti na jeho pořadí	$R = 0,997$ $SE = 0,011$ $CI = [0,944; 1]$ $P = 1,3e-25$ [LRT]

#### 4.1.5 Lovící pokusy

Do vyhodnocování odhadů opakovatelnosti vstupovaly všechny naměřené hodnoty v rámci tohoto testu v pozdně juvenilní životní fázi. Binární data (ulovení) nebyla upravována. Latence ulovení byla upravena pomocí použití přirozeného logaritmu (ln) (viz tabulka 3). Pro lovící pokusy byly vyhodnocovány tyto dvě výše zmíněné proměnné (latence ulovení, ulovil ano (1) ne (0)) také v závislosti na testovacím dnu a pořadí pokusu. Vypočtené hodnoty odhadu opakovatelnosti zachycuje tabulka 12 a 13.

Všechny naměřené odhady opakovatelnosti dosahovaly vysokých hodnot. Ulovení ( $r = 0,272$ ;  $p < 0,0001$ ), latence ulovení ( $r = 0,232$ ;  $p < 0,0001$ ), ulovení v závislosti na testovacím dni ( $r = 0,298$ ;  $p < 0,0001$ ), ulovení v závislosti na pořadí pokusu ( $r = 0,298$ ;  $p < 0,0001$ ), latence ulovení v závislosti na testovacím dni ( $r = 0,257$ ;  $p < 0,0001$ ) i latence ulovení v závislosti na pořadí pokusu ( $r = 0,235$ ;  $p < 0,0001$ ).

Zajímalo nás i jaký je odhad opakovatelnosti v rámci první a druhé poloviny testování. Všechny naměřené odhady opakovatelnosti v rámci první poloviny testování dosahovaly opět vysokých hodnot. Ulovení ( $r = 0,359$ ;  $p < 0,0001$ ), latence ulovení ( $r = 0,301$ ;  $p < 0,0001$ ), ulovení v závislosti na testovacím dni ( $r = 0,359$ ;  $p < 0,0001$ ), ulovení v závislosti na pořadí pokusu ( $r = 0,415$ ;  $p < 0,0001$ ), latence ulovení v závislosti na testovacím dni ( $r = 0,302$ ;  $p < 0,0001$ ) i latence ulovení v závislosti na pořadí pokusu ( $r = 0,308$ ;  $p < 0,0001$ ).

Všechny naměřené odhady opakovatelnosti v rámci druhé poloviny testování dosahovaly opět vysokých hodnot, v porovnání s první polovinou byly však menší. Ulovení ( $r = 0,249$ ;  $p < 0,0001$ ), latence ulovení ( $r = 0,22$ ;  $p < 0,0001$ ), ulovení v závislosti na testovacím dni ( $r = 0,33$ ;  $p < 0,0001$ ), ulovení v závislosti na pořadí pokusu ( $r = 0,268$ ;  $p < 0,0001$ ), latence ulovení v závislosti na testovacím dni ( $r = 0,249$ ;  $p < 0,0001$ ) i latence ulovení v závislosti na pořadí pokusu ( $r = 0,222$ ;  $p < 0,0001$ ).

**Tabulka 12 (A) a 13 (B): Lovící pokusy.** Shrnuje naměřené výsledky odhadů opakovatelnosti pro pozdní juvenilní životní fázi ve všech provedených pokusech (označeno jako A). V rámci skupiny první a druhé poloviny testování (označeno jako B). Vyšší hodnoty jsou ztučněné a zbarvené do červena. Červené hodnoty si zaslouží s ohledem na Bell *et al.* (2009) vyšší zřetel.

	LOVÍCÍ POKUSY		
	všichni subadulti	testovací den (1,-15)	pokus (1,-3)
ulovení	R = 0,272 SE = 0,061 CI = [0,15; 0,389] P = 1,56e-85 [LRT]	R = 0,298 SE = 0,061 CI = [0,172; 0,401] P = 3,07e-91 [LRT]	R = 0,298 SE = 0,065 CI = [0,161; 0,418] P = 4,12e-91 [LRT]
latence ulovení	R = 0,232 SE = 0,041 CI = [0,153; 0,308] P = 2,93e-94 [LRT]	R = 0,257 SE = 0,042 CI = [0,171; 0,335] P = 1,26e-107 [LRT]	R = 0,235 SE = 0,042 CI = [0,156; 0,322] P = 5,49e-96 [LRT]

	LOVÍCÍ POKUSY					
	1,-7, testovací den		8,-15, testovací den		pokus	
	všichni subadulti	testovací den	pokus	všichni subadulti	testovací den	pokus
ulovení	R = 0,359 SE = 0,071 CI = [0,203; 0,476] P = 1,77e-51 [LRT]	R = 0,359 SE = 0,073 CI = [0,203; 0,495] P = 1,73e-51 [LRT]	R = 0,415 SE = 0,076 CI = [0,252; 0,55] P = 2,44e-57 [LRT]	R = 0,249 SE = 0,071 CI = [0,113; 0,389] P = 4,13e-33 [LRT]	R = 0,33 SE = 0,081 CI = [0,169; 0,479] P = 2,46e-40 [LRT]	R = 0,268 SE = 0,073 CI = [0,128; 0,418] P = 7,9e-35 [LRT]
latence ulovení	R = 0,301 SE = 0,05 CI = [0,206; 0,398] P = 3,6e-54 [LRT]	R = 0,302 SE = 0,05 CI = [0,205; 0,394] P = 1,18e-54 [LRT]	R = 0,308 SE = 0,05 CI = [0,206; 0,408] P = 4,93e-56 [LRT]	R = 0,22 SE = 0,04 CI = [0,138; 0,295] P = 4,2e-41 [LRT]	R = 0,249 SE = 0,044 CI = [0,163; 0,336] P = 6,74e-49 [LRT]	R = 0,222 SE = 0,04 CI = [0,147; 0,304] P = 1,22e-41 [LRT]

## 4.2 Výsledky z ontogenetických modelů

V předchozí kapitole byly hodnoceny jednotlivé behaviorální prvky z pohledu individuální stability chování, vypočtené pro jednotlivé životní fáze. Dále byla vypočtena i opakovatelnost napříč těmito fázemi, kde byl vliv ontogeneze korigován (odfiltrován). Snížení opakovatelnosti některých behaviorálních prvků v některých životních fázích, nebo napříč těmito životními fázemi poukazuje na nezanedbatelný vliv ontogeneze. Následující oddíl výsledků obsahuje modely, kdy sledujeme stejné vysvětlované proměnné, ovšem hlavní vysvětlující proměnné postihují buď samotnou ontogenezi (životní fáze), nebo faktory s ní spjaté (velikost, kondice). V těchto modelech je vysvětlována ta část variability chování, která zůstává po statistickém odfiltrování vlivu individua (jedinec je v těchto modelech kódován jako náhodný faktor). Dále jsou tedy uvedeny výsledky týkající se vlivu ontogeneze a dalších faktorů na jednotlivé prvky chování, bez ohledu na identitu jedince. Tato část výsledků tedy tvoří zrcadlovou část k předchozí kapitole o opakovatelnosti chování (vyjadřující naopak míru individuální stability určitého chování).

### 4.2.1 Analýza hlavních komponent u vysvětlujících proměnných

Byla provedena analýza hlavních komponent (PCA) z vysvětlujících proměnných pro jednotlivé životní fáze (juvenilní, subadultní a adultní) a byly extrahovány její osy potřebné do následující analýzy. Pro další statistické vyhodnocování byla použita pouze PC1, a protože byla nejvíce sycena morfologickými parametry (šířka a délka hlavy, šířka ocasu, SVL, váha), představuje tak velikost zvířete (faktor 1: juvenilové: 61,48 %; subadulti: 48,85 %; adulti: 53,60 %). Osa PC2 byla sycená pouze hodnotou BMI, a tak jsem se rozhodly použít BMI hodnoty v původní podobě (podrobněji viz Přílohy).

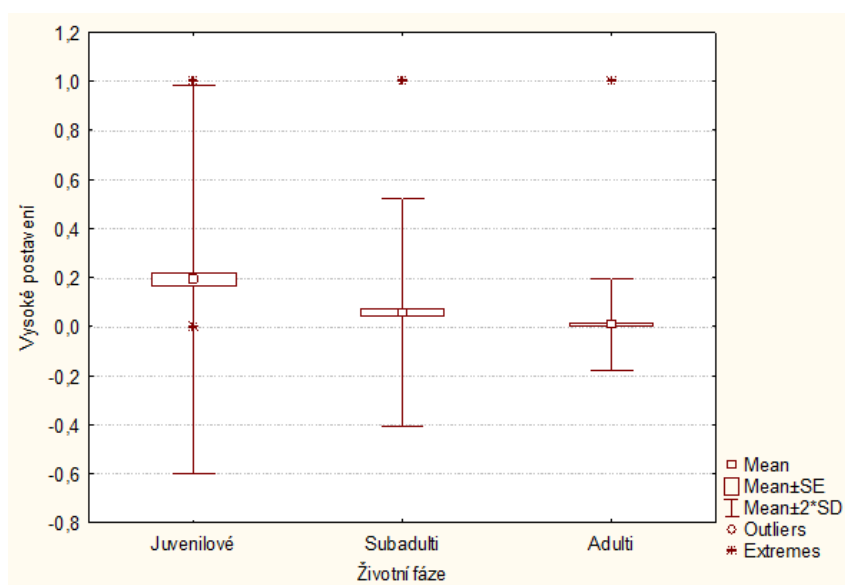
### 4. 2. 2 Test reaktivity

Do zobecněného lineárního modelu GEEGLM (*Generalized Estimating Equations Generalized Linear Model*) pro test reaktivity vstupovaly čtyři vysvětlující proměnné (životní fáze, pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 38 zvířat napříč třemi životními fázemi z prostřední podfáze testu (část s dotyky vatovou tyčinkou). Vysvětlované proměnné byly ocasní display, vysoké postavení, vokalizace a útěk (viz tabulka 3). Vyloučenými proměnnými byla ocasní vlna, freezing a explorační kvůli malému výskytu chování, který byl u těchto proměnných zaznamenán. Vyloučen byl též celkový skor defenzivního chování, protože obsahoval prvky

(ocasní vlna, ocasního display a vysokého postavení), které jsme zde hodnotili v modelech jednotlivě.

Pro tři ze čtyř zkoumaných závislých proměnných odhalila ANOVA životní fázi jako jedinou průkaznou vysvětlující proměnnou, a to pro ocasní display ( $\chi^2 = 24,4529$ ;  $p < 0,0001$ ), vysoké postavení ( $\chi^2 = 33,722$ ;  $p < 0,0001$ ) a vokalizaci ( $\chi^2 = 25,4078$ ;  $p < 0,0001$ ). Na základě těchto výsledků byl post hoc proveden Tukeyho test, jeho výsledky se však už pro jednotlivé prvky chování liší. Pro ocasní display ukázal v kontrastech signifikantní hodnotu jak pro juvenilny a subadulty ( $p < 0,0001$ ) tak pro adulty a subadulty ( $p < 0,0001$ ), subadulti se tedy statisticky liší od obou zbývajících věkových kategorií. Z vizualizace pomocí krabicového diagramu je patrná nejnižší frekvence a také snížení variability projevu tohoto chování v subadultní fázi, načež se obojí v adultní fázi opět zvyšuje téměř na původní juvenilní hodnoty. V případě vysokého postavení se od sebe průkazně odlišují všechny fáze (juvenilové a subadulti  $p < 0,0001$ ; subadulti a adulti  $p = 0,0325$ ; juvenilové a adulti  $p < 0,0001$ ) s nejvyšší frekvencí i variabilitou chování u juvenilů, přičemž obě vlastnosti měly snižující se tendenci s tím, jak zvířata stárá (obrázek 22). Obdobný trend se projevil rovněž u vokalizace, kde došlo až k téměř úplnému vymizení tohoto chování u adultů, avšak statisticky průkazný byl pouze rozdíl mezi juvenilny a subadulty ( $p < 0,0001$ ).

Pro útěk ANOVA neodhalila pro žádnou ze čtyř vysvětlujících proměnných signifikantní hodnotu. Pro všechna ostatní pozorovaná chování (ocasní display, vysoké postavení, vokalizaci) tedy byla signifikantní vysvětlující proměnnou životní fáze, avšak rozdíly mezi skupinami byly pro každý prvek chování jiné.



**Obrázek 22:** Vizualizace vysokého postavení v závislosti na životní fázi.

### 4.2.3 Test vyvýšeného neohraničeného bludiště

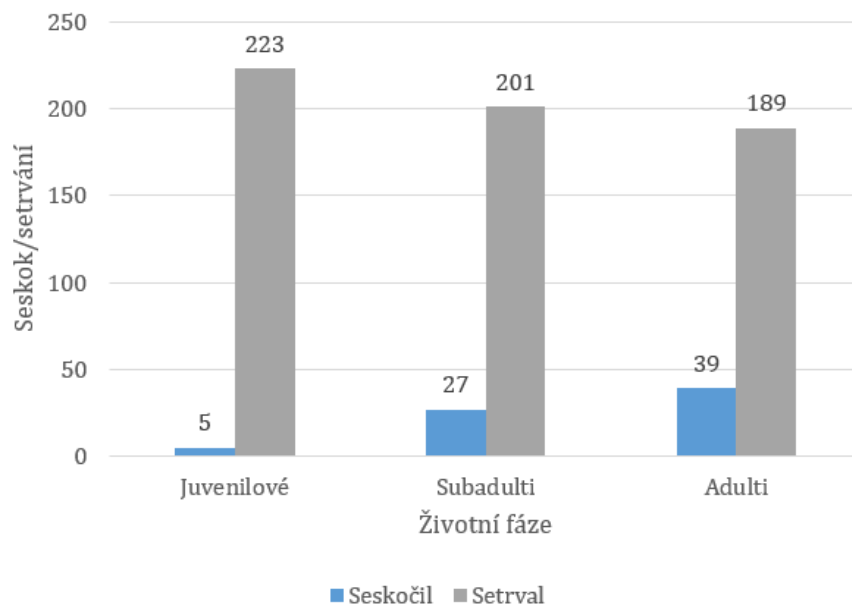
Do zobecněného lineárního modelu GEEGLM (*Generalized Estimating Equations Generalized Linear Model*) pro test vyvýšeného neohraničeného bludiště vstupovaly čtyři vysvětlující proměnné (životní fáze, pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 38 zvířat napříč třemi životními fázemi. Vysvětlované proměnné byly skok z arény a nalezení domečku.

ANOVA odhalila jako jedinou průkaznou vysvětlující proměnnou životní fázi pro seskočení z okraje arény ( $\chi^2 = 21,2014$ ;  $p < 0,0001$ ) i nalezení domečku ( $\chi^2 = 15,0739$ ;  $p = 0,0005$ ). Výsledky post hoc Tukeyho testu byly také v obou případech stejné, juvenilové se průkazně liší od subadultů (seskok  $p = 0,0009$ , domeček  $p = 0,0078$ ) i adultů (seskok  $p < 0,0001$ , domeček  $p = 0,0005$ ), přičemž frekvence obou prvků chování se s věkem zvyšuje (obrázek 23, 24 a 25), adulti tedy nejochotněji skákali z okraje arény i nejlépe nacházeli domeček.

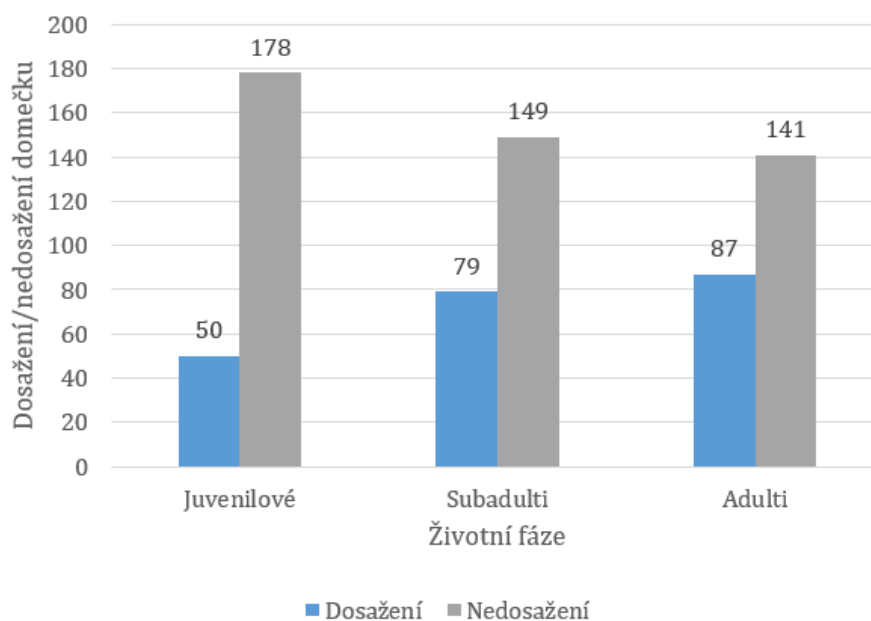
Do lineárních modelů se smíšenými efekty LME (*Linear Mixed-Effect*) pro test vyvýšeného neohraničeného bludiště vstupovaly čtyři vysvětlující proměnné (životní fáze, pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 38 zvířat napříč třemi životními fázemi. Vysvětlované proměnné byly latence prvního pohybu, dojití k okraji a skoku z arény. Vyloučena byla latence nalezení domečku.

Výsledky těchto modelů se vzájemně lišily o něco více. Pro latenci prvního pohybu v aréně ANOVA odhalila jako průkaznou vysvětlující proměnnou životní fázi ( $F = 11,9857$ ;  $p < 0,0001$ ) a post hoc Tukeyho test ukázal, že se subadulti liší od adultů ( $p = 0,0058$ ) i juvenilů ( $p < 0,0001$ ). Udělat první pohyb nejdéle trvalo subadultům.

Pro latenci dosažení neohraničeného okraje arény odhalila ANOVA jako průkazné vysvětlující proměnné životní fázi ( $F = 16,2467$ ,  $p < 0,0001$ ) a BMI ( $F = 4,0868$ ,  $p = 0,0436$ ). Post hoc Tukeyho test opět ukázal signifikantní odlišnost pro juvenilů a subadulty ( $p < 0,0001$ ), tak pro subadulty a adulty ( $p = 0,0015$ ). Dojít k okraji nejdéle trvalo subadultům a jedincům s větším BMI, byť jeho efekt byl malý a p-hodnota se blížila hranici průkaznosti (obrázek 25).



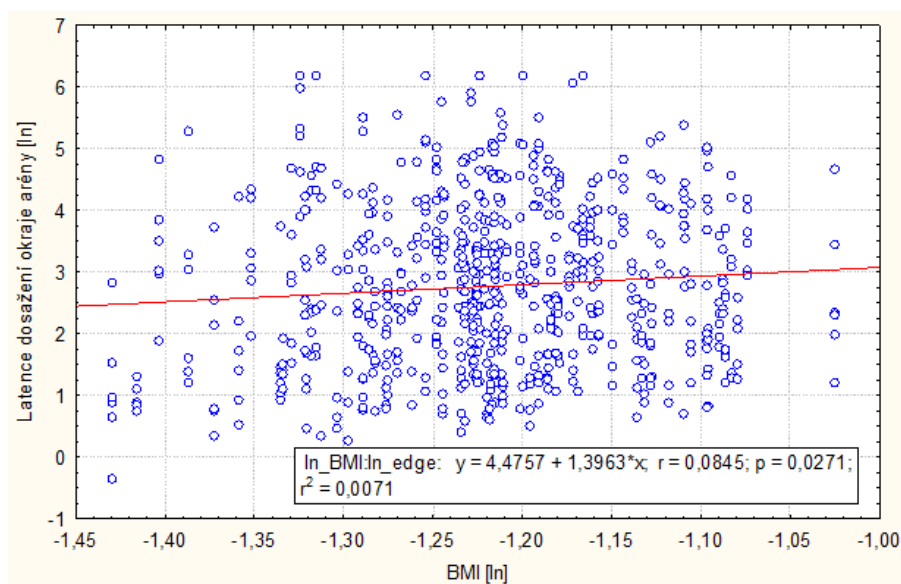
**Obrázek 23:** Znárodnění počtů seskoků či setrvání v aréně vyvýšeného neohraničeného bludiště ve třech životních fázích pomocí sloupcového grafu.



**Obrázek 24:** Znárodnění počtů dosažení či nedosažení domečku v testu vyvýšeného neohraničeného bludiště ve třech životních fázích pomocí sloupcového grafu.

Pro latenci seskoku z okraje arény byla jediná průkazná vysvětlující proměnná opět životní fáze (ANOVA,  $F = 6,0300$ ,  $p = 0,0026$ ) a post hoc Tukeyho test ukázal v kontrastech signifikantní hodnotu pro juvenilů a adultů ( $p = 0,0017$ ) s nejvyššími hodnotami u juvenilů. Protože však k seskoku nedošlo při každém kole experimentu, ale zvláště v případě juvenilů bylo toto chování spíše vzácné, odpovídají tyto výsledky také více frekvenci seskoků. Je to dáno způsobem zápisu výsledků, kdy, jestliže nedošlo k seskoku, je udána hodnota latence rovna maximální délce pokusu. Podíváme-li se pouze na časy seskoků, ke kterým došlo, ukáže se, že u juvenilů je latence nejkratší a u subadultů nejdelší.

Souhrnně lze tedy říct, že juvenilové udělali první pohyb, došli k okraji arény i seskočili z okraje nejrychleji, zatímco nejdelší čas byl naměřen u subadultů. Četnost seskoků či nalezení domečku však byla u juvenilů naopak nejnižší, nejvyšší pak u adultů.



**Obrázek 25:** Vizualizace latence dosažení okraje arény v závislosti na BMI.

#### 4.2.4 Modifikované Morrisovo vodní bludiště

Do zobecněného lineárního modelu GEEGLM (*Generalized Estimating Equations Generalized Linear Model*) pro modifikované Morrisovo vodní bludiště vstupovaly čtyři vysvětlující proměnné (životní fáze, pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). V následujících modelech byla zahrnuta byla kompletní měření od 37 zvířat napříč kognitivně srovnatelnými fázemi (konec učení a kontrolní fáze) u juvenilů,

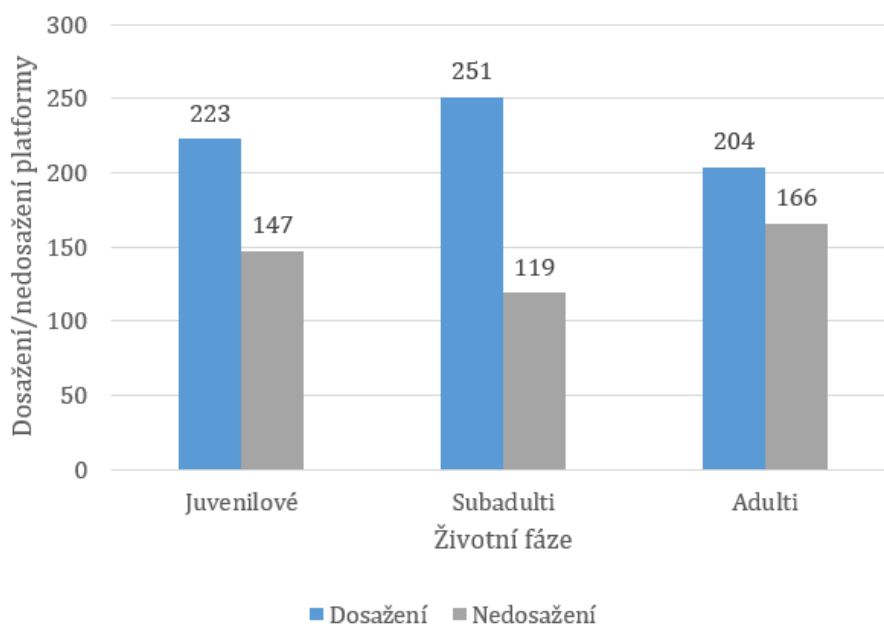
subadultů a adultů. Vysvětlované proměnné byly nalezení platformy (ano (1), ne (0)), latence nalezení platformy a dotyky vatovou tyčinkou (motivace k aktivnímu plavání).

Pro nalezení platformy (tj. našel či našel) a počet dotyků vatovou tyčinkou (tj. aktivní plavání) ANOVA odhalila opět jedinou průkaznou vysvětlující proměnnou, a to životní fázi (platforma  $\chi^2 = 12,6229$  a  $p = 0,0018$ ; tyčinka  $\chi^2 = 57,061$  a  $p < 0,0001$ ). Subadulti nacházeli platformu nejčastěji (Obrázek 26), průkazný byl však jen rozdíl subadulti vs. adulti (post hoc Tukeyho test;  $p = 0,0012$ ), ve srovnání s juvenilími byl viditelný trend, avšak statisticky neprůkazný ( $p = 0,0813$ ).

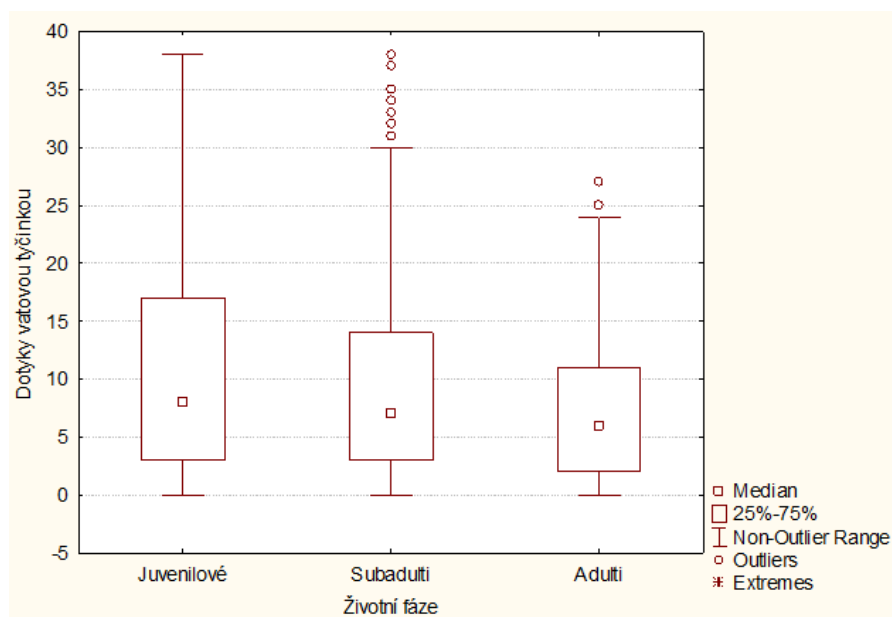
V případě dotyků vatovou tyčinkou pro aktivní plavání (Obrázek 27) se jejich počet i variabilita v rámci této proměnné snižovaly s rostoucím věkem, přičemž adulti se dle post hoc Tukeyho testu signifikantně lišili od juvenilů ( $p < 0,0001$ ) i subadultů ( $p < 0,0001$ ).

Do lineárního modelu LME (*Linear Mixed-Effect*) pro modifikované Morrisovo vodní bludiště vstupovaly čtyři vysvětlující proměnné (životní fáze, pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 37 zvířat napříč třemi životními fázemi ve srovnatelných testech. Vysvětlovanou proměnnou byla latence nalezení platformy.

I na latenci pro dosažení platformy měla statisticky významný vliv pouze životní fáze (ANOVA,  $F = 7,596$ ;  $p = 0,0005$ ). Provedený post hoc Tukeyho test pak ukázal, že v tomto případě se statisticky odlišují subadulti od juvenilů ( $p = 0,0036$ ) i adultů ( $p = 0,0014$ ). Subadulti nacházeli platformu nejrychleji a dle výsledků předchozího GEEGLM modelu také nejčastěji, avšak vykazovali také nejvyšší variabilitu v naměřeném čase.



**Obrázek 26:** Znázornění dosažení či nedosažení platformy ve třech životních fázích pomocí sloupcového grafu.

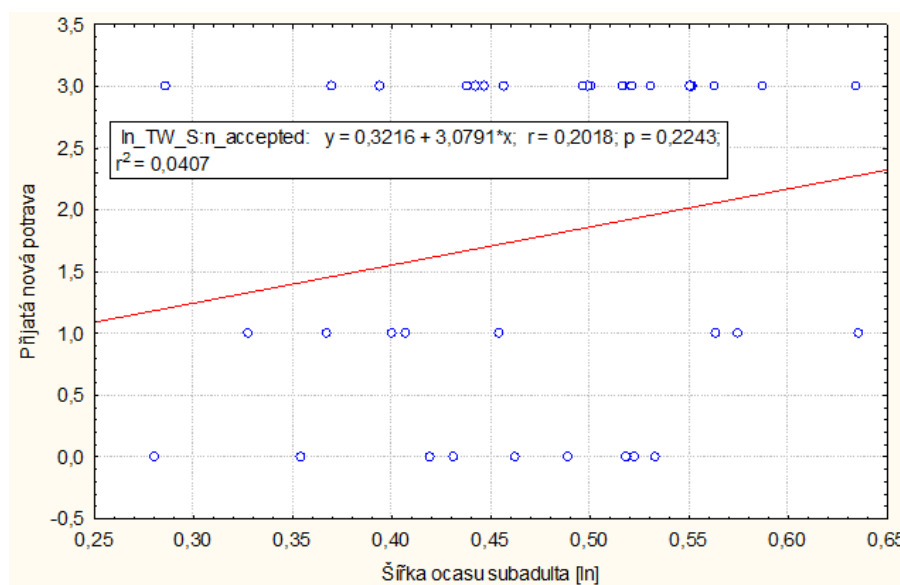


**Obrázek 27:** Vizualizace znázorňující počet dotyků vatovou tyčinkou, které byly potřeba, aby zvíře aktivně plavalo v závislosti na životní fázi.

## 4.2.5 Test nové kořisti

V případě testu nové kořisti byly vypočítány dva alternativní modely, protože nás v souvislosti s lovem nové kořisti zajímala nejen celková kondice, ale i další parametry jako je tloušťka ocasu (množství zásob) či změna tvaru hlavy (velikost čelistí může specificky souviset s lovem nové potravy). Do prvního rozšířeného zobecněného lineárního modelu GEEGLM (*Generalized Estimating Equations Generalized Linear Model*) pro test nové kořisti v modelu bylo vybráno šest vysvětlujících proměnných (pohlaví, SVL, délka a šířka hlavy, šířka ocasu a BMI). Do druhého modelu vstupovaly už jen tři vysvětlující proměnné jako v předchozích modelech (pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 38 zvířat v rámci raně subadultní životní fáze. Vysvětlovanou proměnnou byl počet přijatých červů.

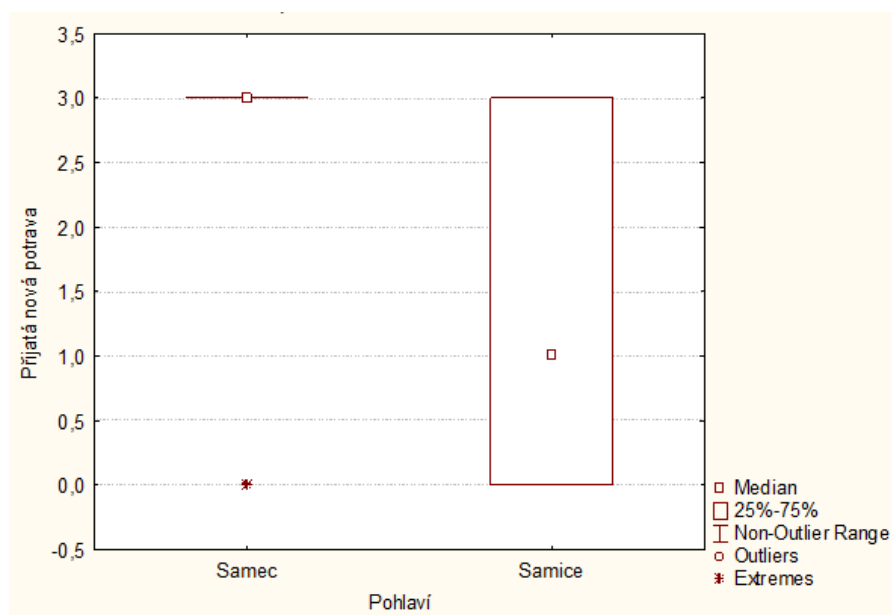
V rozšířeném modelu, do kterého jako vysvětlující proměnné vstupovaly naměřené rozměry zvířat jednotlivě, se kromě pohlaví (ANOVA,  $\chi^2 = 10,9630$ ,  $p = 0,0009$ ) ukázala jako statisticky významná také šířka ocasu ( $\chi^2 = 4,7313$ ;  $p = 0,0296$ ), kdy více červů přijímali jedinci s širším ocasem (Obrázek 28).



**Obrázek 28:** Vizualizace počtu přijatých červů v závislosti na šířce ocasu.

ANOVA v redukovaném modelu odhalila pro vysvětlení počtu přijatých červů jako průkaznou vysvětlující proměnnou pohlaví ( $\chi^2 = 10,9630$ ;  $p = 0,0009$ ), velikost ani kondice zvířete neměly signifikantní vliv. Vizualizace (Obrázek 29) ukázala vyšší počet přijatých červů jakožto nové kořisti pro samce. Z jedenácti samců deset sežralo všechny tři červy. Pouze jeden

samec nesežral, ani později nepřijal, novou potravu. Samice měly větší variabilitu v tomto potravním chování.



**Obrázek 29:** Vizualizace znázorňující počet přijatých červů v závislosti na pohlaví.

#### 4.2.6 Lovící pokusy

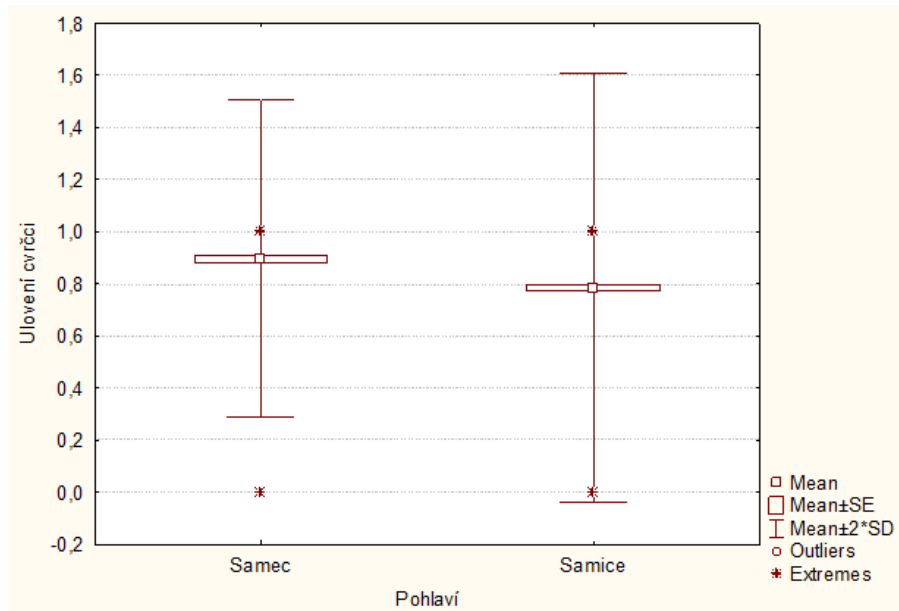
Do zobecněného lineárního modelu GEEGLM (*Generalized Estimating Equations Generalized Linear Model*) pro lovící pokusy vstupovaly tři vysvětlující proměnné (pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 37 zvířat v rámci pozdně juvenilní životní fáze. Vysvětlovanou proměnnou byl počet přijatých cvrčků.

ANOVA odhalila pro vysvětlení ulovení potravy (tj. ulovil či neulovil) jako průkaznou vysvětlující proměnnou pohlaví ( $\chi^2 = 28,8311$ ;  $p < 0,0001$ ) a BMI ( $\chi^2 = 7,1691$ ;  $p = 0,0074$ ), také v tomto experimentu častěji ulovili samci (obrázek 30). Celkový počet přijatých a nepřijatých cvrčků v rámci tohoto testu u samců i samic shrnuje obrázek 31.

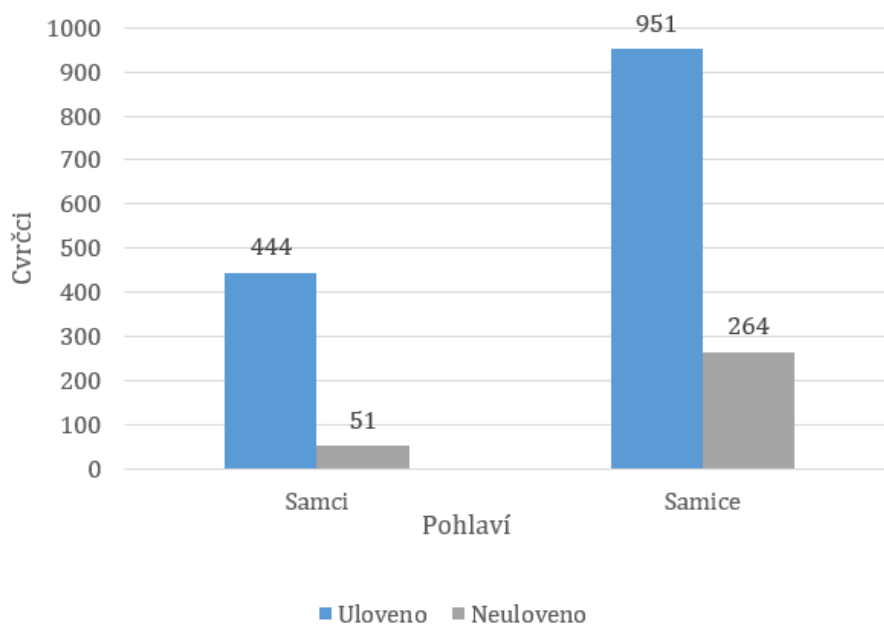
Do lineárního modelu LME (*Linear Mixed-Effect*) pro lovící pokusy vstupovaly tři vysvětlující proměnné (pohlaví, PC1 představující velikost zvířete a BMI představující kondici zvířete). Zahrnuta byla kompletní měření od 37 zvířat v rámci pozdně juvenilní životní fáze. Vysvětlovanou proměnnou byla latence ulovení potravy.

ANOVA však pro vysvětlení latence ulovení potravy neodhalila pro žádnou ze tří testovaných vysvětlujících proměnných průkaznou hodnotu. Latenci ulovení potravy tedy

pravděpodobně vysvětluje nějaká jiná, námi v tomto případě nevyšetřovaná vysvětlující proměnná.



**Obrázek 30:** Vizualizace znázorňující ulovení potravy v závislosti na pohlaví.



**Obrázek 31:** Znázornění počtu ulovených či neulovených cvrčků v rámci lovicích pokusů s ohledem na pohlaví zvířete pomocí sloupcového grafu.

## 5. DISKUZE

### 5.1 Obecná diskuze výsledků práce

Nejlepších odhadů opakovatelností dosahovali gekončící noční v testech, které souvisely s potravním chováním. Všechny hodnoty v lovicích pokusech byly vysoce opakovatelné pohybující se v rozmezích  $r = 0,220 - 0,415$ . Latence ulovení nové potravy dosáhla ještě vyšší hodnoty opakovatelnosti a to  $r = 0,722$ . Hranice průměrné hodnoty opakovatelnosti chování  $r = 0,37$  (Bell *et al.*, 2009) tak byla vysoce překročena. Navíc pokud zvíře přijalo novou potravu hned napoprvé, skoro ve všech případech pro test nové kořisti nebyl problém přijmout i druhého a třetího červa ( $r = 0,994$ ). Lovící pokusy dosahovaly v první polovině celého testování vysokých hodnot odhadů opakovatelnosti v rozmezí  $r = 0,301 - 0,415$ , v druhé polovině byly odhady opakovatelnosti stále vysoké, ale v porovnání s první polovinou testování byly nižší. Měření v těchto testech zatím proběhla pouze v rámci jedné životní fáze. Testování se provádělo na pozdně juvenilní (lovící pokusy) a raně subadultní (test nové kořisti) životní fázi a bohužel se nezvládlo udělat ve všech třech životních fázích jako ostatní testy. ANOVA odhalila jak pro lovicí pokusy, tak pro test nové kořisti jako průkaznou vysvětlující proměnnou pro ulovení i vysvětlení počtu přijatých červů vliv pohlaví. Samci ulovili i přijali novou potravu častěji, samice za to byly ve svém potravním chování velmi variabilní. Bohužel v našem vzorku zvířat nemáme (třebaže jsme se o to primárně nastavením inkubační teploty snažili) vyrovnaný poměr pohlaví 1:1 ale 3:1 ve prospěch samic. Průkaznou vysvětlující proměnnou se ale také ukázala v testu nové kořisti šířka ocasu (samci se širším ocasem přijali více červů) a v lovicích pokusech hodnota BMI. Pro latenci ulovení v rámci lovicích pokusů ale nebyla jako signifikantní proměnná vyhodnocena žádná z námi pozorovaných vysvětlujících proměnných odrážející velikost či kondici, naopak byla u této proměnné naměřena vysoká opakovatelnost v juvenilní fázi. Doba, ve které se zvíře rozhodne, a i uloví potravu, je tedy individuálně stabilním prvkem a mohla by být jedním z ukazatelů personalitní osy nazývané také jako *foraging personality*, zjištěné například u hroznýšů královských (*Boa imperator*) (Šimková *et al.*, 2017). Vliv samotné ontogeneze na tento parametr potravního chování, nebo i na případnou samostatnou personalitní osu u gekončků nočních zatím nelze zhodnotit, protože lovicí pokusy a test nové potravy budou teprve znovu testovány v adultní fázi (podzim 2021). Nicméně, právě u hroznýšů královských byla pro prvky chování spojené s lovem potravy zjištěna jak vysoká opakovatelnost, tak i nezanedbatelný vliv ontogeneze.

Průkazné odhady opakovatelnosti u gekončků nočních byly zjištěny i u některých prvků chování v rámci testu reaktivity a v testu vyvýšeného neohrazeného bludiště. Často se ukázalo, že vysvětlované proměnné z juvenilní a adultní fáze dosahují vyšších

signifikantních hodnot odhadů opakovatelnosti v porovnání s fází subadultní, která má odhady opakovatelnosti nižší a v mnoha případech až nesignifikantní. Pokles konzistence u jednotlivých prvků chování v subadultním období však nebývá u zvířat ničím neobvyklým (Bell & Stamps, 2004; Favati *et al.*, 2016). V testu vyvýšeného neohraničeného bludiště se nalezení domečku a latence jeho nalezení i dojití k okraji drží trendu, kdy je vysoký odhad opakovatelnosti v juvenilní fázi snížen ve fázi subadultní a pro fázi adultní nabývá opět vysokých, ale v porovnání s juvenily nižších, hodnot. Stejný trend v testu má i v testu reaktivity vyhodnocované chování označované jako vysoké postavení spojené s antipredační odpovědí v první části testu. Trend vysoké juvenilní hodnoty odhadu opakovatelnosti, snížený v subadultní fázi a zvýšený v adultní fázi tentokrát nad původní juvenilní hodnotu, byl naměřen v testu reaktivity v první fázi testu také pro další antipredační chování, pro ocasní display a pro útěk. Útěk jako antipredační taktika byl však důležitou individuální charakteristikou ve druhé fázi tohoto testu, kdy zvířata reagovala na dotyk vatové tyčinky simulující útok predátora. Útěková reakce u adultů nabývala u odhadů opakovatelnosti jedněch z nevyšších naměřených hodnot (první část:  $r = 0,429$ ; druhá část:  $r = 0,422$ ), které poukazují na významnost tohoto chování u dospělých gekončků, což je v souladu s výsledky ontogenetické studie další studie provedených na tomto druhu plaza (Landová *et al.*, 2013). Právě volba útěku, či aktivní obrany, by mohla být jedním z důležitých individuálně konzistentních chování u dospělých gekončků poukazující na odvážnost jedince, která je často spojována se odvážností (*boldness*) v jiných studiích personality u plazů (Payne *et al.*, 2021) či ryb (Bell & Stamps, 2004).

Další poměrně vysokou hodnotu opakovatelnosti v testu reaktivity ve druhé fázi testu byla vokalizace. U juvenilů byla naměřena vyšší hodnota, ale měření u subadultů ji vysoce předčilo (juvenilové:  $r = 0,2$ ; subadulti:  $r = 0,692$ ). Adultní fáze toto chování již téměř nevykazovala, což je opět v souladu se studií o vlivu ontogeneze na preferované prvky antipredační odpovědi (Landová *et al.*, 2013). V předchozí studii se ale vokalizace vytrácela již s koncem juvenilní fáze a subadulti již vokalizovali poměrně méně než v této diplomové práci. V tom se naše výsledky lehce rozcházejí, třebaže vymezení věkových kategorií pro juvenilní, subadultní a adultní jedince gekončků nočních jsem z této studie převzala. Rozdíl může být způsoben i tím, že v předchozí studii (Landová *et al.*, 2013) vyhodnocovali v případě vokalizace a útěku chování, kterým celá série antipredačního chování končí, zatímco zde byla počítána čistě presence či absence behaviorálního prvku. To znamená, že subadulti mohou ve své antipredační odpovědi použít jak vokalizaci, tak i útěk poměrně často. Se stoupajícím věkem však frekvence vokalizace klesá, a útěk je stále častější konečnou odpovědí. V případě antipredační odpovědi se tedy zdá, že určité prvky antipredační odpovědi jsou individuálně

typické u juvenilů a subadultů (vokalizace), jiné jsou zase individuálně typické v rámci subadultního a adultního období (útěk). Ale protože je odvážnost v každém věkovém období reflektována jinými behaviorálními prvky, je těžké ji postihnout v rámci celé ontogeneze.

Co se týče zhodnocení významnosti jednotlivých behaviorálních prvků v různých fázích testu reaktivity, byla v první fázi testu u juvenilů důležitá hrozba v podobě vysokého postavení, které mohlo být doplněno vztyčením ocasu (ocasní display). Vysoké postavení u adultů přecházelo často rovnou v útekovou reakci. Ve druhé fázi testu (část s dotyky vatovou tyčinkou) mohla přetrvat hrozba (v podobě postoje, postavení ocasu) anebo útek z fáze první. Nicméně v této fázi testu byla důležitá volba mezi vokalizací (která měla velmi vysoký odhad opakovatelnosti u subadultů) a útekovou reakcí. Právě tyto parametry byly jako jediné opakovatelné i pro subadultní fázi, kde jinak většina behaviorálních prvků nebyla opakovatelná. V poslední části testu vykazovali jistou míru individuální stability (opakovatelnosti) opět jiné prvky chování. V juvenilní fázi se ukázal jako opakovatelný jeden z prvků pasivní obrany freezing ( $r = 0,248$ ) a pro adultní fázi se jako opakovatelné chování po testu jeví explorační ( $r = 0,207$ ). Skoro to vypadá, jako by pro některé dospělé jedince stresové chování skončilo hned po simulaci. Naopak v juvenilním období se objevuje individuálně typický freezing, který jinak dospělí gekončící používají jako antipredační při setkání s pro gekončičky velmi nebezpečnými subterestrickými hroznými indickými (*Eryx johnii*) (Landová *et al.*, 2016). Juvenilní gekončící se tedy po fázi po simulaci útoku predátora liší spíše individuální mírou přetrvávající opatrnosti či „bojácnosti“.

Bez dalšího měření proximálních fyziologických parametrů (tepová frekvence, stresové hormony) je však těžké odhadnout míru stresu v jednotlivých fázích reaktivity testu. Zda například i po samotné taktilní stimulaci stále nedochází u některých jedinců k vyplavování stresových hormonů, což by se dalo předpokládat. Proto by bylo v budoucnu výhodné, změřit například srdeční frekvenci v jednotlivých fázích testu, ovšem pouze neinvazivní metodou.

Útek je hlavní obrannou reakcí proti simulovanému útoku u adultních jedinců gekončiček nočních. Jedno z vysvětlení je i na základě *life-history*, kdy bylo změřeno, že dospělí gekončící jsou díky větší velikosti schopni vyvinout i větší rychlost než juvenilové, a mají tak šanci predátorovi uniknout (McElroy *et al.*, 2008). Mláďata gekončiček tak spíše volí aktivní obranu, postoje, vokalizaci, ale i tak je volba strategie obrany do určité míry individuálně typická a reflektuje prvky chování spojované obvykle v personalitních studiích s odvážností (*boldness*) (Landová *et al.*, 2013). Odvážnější reakce u juvenilní jedinců reportované v jiných personalitních studiích, jak u bezobratlých larev ruměnic pospolných (*Pyrrhocoris apterus*) (Gyuris *et al.*, 2012) a nymf cvrčků (*Gryllus integer*) (Niemelä *et al.*, 2012) tak i u mladých

gekonů panenských (*Lepidodactylus lugubris*) (Sakai, 2018), může být alternativně vysvětlena ještě nedostatečnou zkušeností s hrozbami, které postupně upraví behaviorální fenotyp jedince (Bergmüller & Taborsky, 2010). V mládí se navíc může vyplatit podstupovat více rizik, více tím získat a rychleji dospět do reprodukce schopného jedince. Zatímco v dospělosti, když už se jí jedinec dožije, je třeba být obezřetný a vůči riziku více vyhraněný, ztráta by byla, v porovnání s juvenilí, větší (Gyuris *et al.*, 2012). Obě tyto teorie (schopnost rychlého útěku spojená s větší velikostí), tak i rozdílné vážení rizik mohou synergisticky působit tak na volbu odlišných preferovaných antipredačních taktik v juvenilním a adultním období. Tím je ovšem velmi ztíženo nalezení prvků antipredačního chování, které by mohly přispívat k jednotné osobnostní ose označované jako ‚*boldness*‘ ve všech fázích ontogeneze.

Navíc, nejen v testu reaktivity, ale i v dalším testu konstruovaném k měření odvážnosti (vyvýšené bludiště) byl u mnoha parametrů chování potvrzen nezanedbatelný vliv ontogeneze. Výsledky ontogenetických modelů se s výsledky odhadů opakovatelnosti v testu reaktivity i testu vyvýšeného neohraničeného bludiště shodují a potvrzují vliv životní fáze (pro ocasní display, vysoké postavení a vokalizaci v rámci testu reaktivity a pro test vyvýšeného neohraničeného bludiště pak pro všechny vysvětlující proměnné). Pouze v případě útěku v rámci testu reaktivity nebyla neměřena jako signifikantní vysvětlující žádná námi pozorovaná proměnná. Volba útekové reakce je tedy vysvětlitelná právě existujícími individuálními strategiemi, i přes měnící se celkové ‚*pattern*‘ preferované antipredační reakce v rámci ontogeneze.

V rámci testu vyvýšeného neohraničeného bludiště byla jako signifikantně průkazná vysvětlující proměnná prokázána kromě životní fáze i hodnota kondice (BMI) jako vysvětlení pro latenci dosažení neohraničeného okraje arény. Z modelů v rámci tohoto testu vycházelo, že se fáze mezi sebou navzájem liší, rozdílní jsou subadulti, kterým nejdéle trvalo udělat první pohyb, a tak se i nejdéle nepřekvapivě dostávali k okraji arény, kde stejné vyšlo i pro jedince s vyšší hodnotou BMI. Nejlépe nacházeli domeček a nejochotněji z okraje arény skákali adulti. Je možné, že zde docházelo k učení, a proto nalézali domeček nejčastěji, opakování pro nalezení domečku bylo osmnáct. Také je ale třeba vzít v úvahu, že se jedinci, na rozdíl od testovací arény, zvětšovali, zesílili a nalézt domeček pro ně možná bylo ve vyšším věku snazší.

Je zajímavé, že okraje arény dosahovali spíše jedinci v dobré kondici. Toto ‚riskantní‘ chování bývá v teoretických modelech zohledňující životní fázi a kondici přičítáno spíše jedincům v celkově horší kondici, kteří více explorigují a riskují (Bergmüller & Taborsky, 2010; Gyuris *et al.*, 2012). Juvenilové a subadulti se v porovnání s adulty příliš po aréně nepohybovali, setrvali často ve středu arény. Jak zvířata stárli, po aréně se pohybovala více, více z okraje arény také přepadávala. Toto chování lze vysvětlit jak vzrůstajícími zkušenostmi

jedinců, tak i celkově lepší pohybovou performancí a schopností skákat, která vzrůstá u dospělých jedinců. Pokud toto chování dospělých odráží větší ochotu riskovat, je tato skutečnost v rozporu s výše zmíněnými teoretickými modely (Bergmüller & Taborsky, 2010; Dingemanse & Wolf, 2013).

Opakovatelnost v kognitivním testu zaměřeném na prostorovou orientaci byla měřena proto, že některé práce reportují učení a prostorovou paměť u želv a šupinatých plazů (La Dage *et al.*, 2017; Szabo *et al.*, 2020), jiné nikoliv (Day *et al.*, 1999; Bezzina *et al.*, 2014). Tam, kde se zvířata v testech zlepšují díky motorické performanci, nikoliv testované kognitivní schopnosti se předpokládá možný vliv personality (vliv rozdílné míry explorační aktivity). Proto byla v této práci počítána jak celková opakovatelnost přes různé typy behaviorálních úloh, tak i v kognitivně srovnatelných fázích. Cílem bylo zjistit nekognitivní složku variability, která by byla vysvětlitelná rozdílnou personalitou (rozdílná míra aktivity). Pokud by gekončici dosahovali vysoké opakovatelnosti pouze u proměnných reflektujících nejvíce kognitivního kritéria (jako je čas nalezení ostrůvku, úspěšnost nalezení ostrůvku), mohli bychom uvažovat spíše o individuálně typických kognitivních schopnostech. Oproti očekávání, gekončici noční v testu modifikovaného Morrisova vodního bludiště (který je standardním kognitivním testem prostorové orientace) dosahovali nejnižších odhadů opakovatelnosti právě v proměnných odrážejících kognitivní schopnosti.

Nejlépe opakovatelná byla naopak non-kognitivní proměnná, tj. počet potřebných dotyků vatovou tyčinkou v sakrální oblasti, který měl vyvolat aktivní plavbu zvířete. U adultů dosahuje jediného vyššího odhadu opakovatelnosti, který byl v rámci tohoto testu naměřen ( $r = 0,235$ ), ale jedná se opravdu o výjimku, hodnoty z ostatních měření jsou řádově nižší. Tato proměnná možná odráží určitou míru aktivity, ale zároveň i motivace k řešení úlohy. Navíc se frekvence dotyků nutící zvíře aktivně plavat s věkem snižuje, což může reflektovat jak zlepšující se motorickou performanci, tak i učení.

Pokud bychom měli zhodnotit rozdíly v kognitivní performanci v rámci ontogeneze, je patrný trend pro nalezení platformy i času potřebného k jejímu nalezení. U juvenilů vidíme lepší opakovatelnost v kognitivní výkonnosti, která se výrazně snížila u subadultů a následně opět zvýšila nad původní juvenilní hodnotu u adultů. Nicméně, hodnoty opakovatelnosti pro kognitivní proměnné jsou velmi nízké (viz tabulka 8). Odhad opakovatelnosti pro dotyky (neboli míru ochoty k aktivnímu plavání) měl pro juvenilů a subadultů obdobně nízkou hodnotu opakovatelnosti, která se řádově zvedla ve fázi adultní.

Ontogenetické modely v případě prověřování vlivu počtu dotyků vatovou tyčinkou potřebných pro vyvolání aktivní plavby ukázaly, že se s rostoucím věkem zvířat počet dotyků

snižoval, adultní jedinci se signifikantně lišili jak od juvenilů, tak od subadultů. Pro všechny ontogenetické modely provedené v rámci testu modifikovaného Morrisova vodního bludiště se jako jedinou průkaznou vysvětlující proměnnou ukázala opět životní fáze. Nejčastěji a nejrychleji nacházeli platformu subadulti, avšak vykazovali také nejvyšší variabilitu v naměřeném čase.

Opakovatelnosti, které jsou měřené v rámci studií prováděných na plazech obecně dosahují nízkých hodnot (Bajer *et al.*, 2015; Šimková *et al.*, 2017; Payne *et al.*, 2021) v porovnání s průměrnou hodnotou opakovatelností chování  $r = 0,37$  (Bell *et al.*, 2009). Studií je navíc stále poskrovnu. Vzhledem k tomu, že průměrná hodnota opakovatelnosti chování u laboratorních ektotermů byla vypočtena na  $r = 0,24$  (Bell *et al.*, 2009) před více než deseti lety a chování v recentnějších studiích jsou stále měřena v nižších hodnotách, myslím si, že mnou arbitrálně stanovená míra opakovatelnosti pro identifikaci individuálně konzistentních prvků chování  $r = 0,20$  je adekvátní vzhledem k malému množství personalitních studií u ektotermů. U těchto prvků chování bude do budoucna zajímavé statisticky vyšetřit, zda spolu vzájemně korelují v jednotlivých životních fázích. Vyšetření potencionálního behaviorálního syndromu však již přesahuje rámec zadání této práce. Stanovení dostatečné míry individuální stability v určitých typech chování je při měření personality u zvířat obecným problémem (Žampachová *et al.*, 2017). Pro stanovení obecně přijímané míry opakovatelnosti, která by spolehlivě ukazovala míru stability chování u plazů, kterou již můžeme považovat za personalitu, je potřeba shrnout a analyzovat více personalitních studií obdobného typu.

## 5.2 Ontogeneze a opakovatelnost chování u gekončků nočních ve srovnání s dostupnými literárními údaji

Konzistence určitých chování rostla u gekončků s věkem pouze u některých prvků chování (např. preference útěku v testu reaktivity, různé parametry chování v testu vyvýšeného bludiště, či proměnné určující kognitivní výkon v modifikovaném Morrisově vodním bludišti). Podobně se konzistence chování zvyšovala u explorační mezi juvenilní a adultní fází u volně žijících gekonů panenských (*Lepidodactylus lugubris*) (Sakai, 2018).

U jiných prvků chování se může v průběhu ontogeneze opakovatelnost snižovat, u gekončků k takovému snížení repeatability došlo v mnoha testech během subadultní fáze. K podobnému snižování opakovatelnosti v průběhu ontogeneze došlo v parametrech chování odrážejících smělost jedinců u gekonů panenských (*Lepidodactylus lugubris*) (Sakai, 2018) či u explorační laboratorně odchovaných ještěrek zelených (*Lacerta viridis*) (Bajer *et al.*, 2015). Ve výše zmíněných studiích byla opakovatelnost vyšší vždy v juvenilní než v subadultní

životní fázi. Problematickou životní fází se tedy jeví subadulti, což ale není vzhledem k našim dosavadním poznatkům o ontogenezi personality, ničím neobvyklým (Bell & Stamps, 2004; Šimková *et al.*, 2017). Pokud je chování pro zvíře důležité například vzhledem k jeho antipredačnímu chování (Landová *et al.*, 2013), může se vyskytnout i v rámci jinak poněkud problematické subadultní fáze, jako tomu bylo u vokalizace v testu reaktivity.

Porovnání s teoretickými modely (Bergmüller & Taborsky, 2010; Dingemanse & Wolf, 2013) je problematické. Model personality vznikající během života (Bergmüller & Taborsky, 2010) se příliš nehodí pro zvířata, která jsou chována a testována v pro ně nepřírodném laboratorním prostředí (které může konzistenci modulovat – Bajer *et al.*, 2015; Kelley *et al.*, 2015) ale spíše pro zvířata z volné přírody, kde mohou naplno skrze sociální konflikty a nárok prostředí lépe pomocí procesu specializace upravovat své behaviorální typy. Jistý posun v behaviorálních typech ale vzhledem k simulování útoku predátora v testu reaktivity vyloučit nemůžeme. Vliv zkušenosti na ustanovení personality (Dingemanse & Wolf, 2013) je model opravdu velmi obecné povahy. U gekončků nočních může mít vliv na budoucí chování inkubační teplota, zvláště v případě samic z vyšších inkubačních teplot, které jsou pak v porovnání se samicemi z nižších inkubačních teplot v dospělosti agresivnější (Flores *et al.*, 1994). Inkubací jsme cílili na teplotu, kde se v určitém poměru líhnou u gekončků samci i samice, ale samic máme ale v porovnání se samci třikrát více. Samice také například v parametrech odrážejících rychlost lovu vykazovaly vyšší variabilitu nežli samci a toto chování bylo zároveň vysoce opakovatelné. Mírné výkyvy inkubační teploty, tedy mohou stát za individuálně typickým chováním jednotlivých samic.

Obecným trendem ve všech testech je fakt, že v subadultní fázi se chování v mnoha parametrech měnilo a stávalo se méně opakovatelným, nezůstávalo tak na jedné úrovni po celou dobu. Pravděpodobně na nestabilitu chování subadultů bude mít spíše zásluhu samotné dospívání (Sinn *et al.*, 2008; Cabrera *et al.*, 2021), než samotný vliv jakékoliv zkušenosti. Ovšem s jistou výjimkou kognitivních testů. Navíc možná se inkubační teplota může v případě gekončků podepisovat pouze na agresivitě či sexuálním chování, které jsme v této práci neměřili a ostatní osobnostní vlastnosti nemusí tak zásadně ovlivňovat.

### 5.3 Limitace

Mezi hlavní limitace studií prověřující personalitu zvířat obecně patří malá pozorovaná skupina, nepřírodné prostředí laboratoře, nevhodně zvolený počet opakování ale i provedení pozorování, které nejde přes všechny ontogenetické životní fáze, nevhodné

zvolení či případně nevhodné nastavení testu neodrážející ekologické nároky a potřeby zvířete.

Velikost naší skupiny by určitě mohla být větší, ale označení jako malé skupiny zde rozhodně není vhodné (např. ve studii prováděné na gekonech panenských (*Lepidodactylus lugubris*) (Sakai, 2018) vstupovalo do testování 44 juvenilů a 41 adultů, což je obdobné číslo zvířat, které jsme testovali i my). Pozorovat gekončičky noční v jejich přirozeném prostředí by jistě mohlo přinést zajímavé výsledky pro porovnání divokých a laboratorních zvířat (Bajer *et al.*, 2015; Payne *et al.*, 2021), mohlo by být ale komplikované tím, že se jedná o zvířata, která aktivují nejvíce po setmění. Navíc v přírodě se tato zvířata nedožívají vyššího věku, jako tomu bývá v laboratorním chovu, a jsou častou potravou ostatním zvířatům (Khan, 2009). Především laboratorní výzkum by se zde tedy měl dát tolerovat. Počet opakování, se domnívám, byl zvolen pro čistě personalitní testy v rozumné míře a ve většině případů i napříč třemi životními fázemi a umožnil zkoumat přirozené projevy chování, které zohledňovaly ekologii i životní tempo gekončičků nočních (Réale *et al.*, 2010).

Pokud by se test reaktivity někdy opakoval, možná bych zvážila vynechání třetí fáze testu. Naměřené hodnoty odhadů opakovatelnosti nejsou vysoké a vypadá to, že bezprostředně po setkání se se stresovým stimulem mají jedinou vysoce opakovatelnou reakci pouze juvenilové ve freezingu ( $r = 0,248$ ). Druhou a poslední vyšší naměřenou hodnotou odhadu opakovatelnosti pak byla v poslední části testu explorační u adultní fáze ( $r = 0,207$ ) (viz tabulka 6). Starší zvířata se po přímém skončení stresové simulace v podobě dotyků vatovou tyčinkou viditelně dál nestresují. Další problém vidím v použití defenzivního skóre chování, které by se při případném podrobnějším zpracování mělo vytvořit z frekvencí a délek jednotlivých chování. Součet frekvencí či délek prokázaných prvků chování (ocasná vlna, očasného displaye a vysokého postavení) by nejspíš lépe reflektovalo skutečnou hodnotu defenzivního chování. Binární data sice obsahují velkou část variability chování v rámci jednotlivých prvků, ale pro výpočet celkového defenzivního skóre byla méně vhodná.

Zkreslení v testu nové kořisti a lovcích pokusech může způsobit fakt, že se potrava ne vždy aktivně pohybovala, což je pro její rozpoznání a následné ulovení u gekončičků nočních důležité (Khan, 2009). V testu nové kořisti jsme se tomu snažili předejít výběrem aktivnějších moučných červů, po předložení jsme však již s novou potravou nijak nemanipulovali a přestal-li se moučný červ hýbat, nešlo s tím v průběhu pokusu již nic udělat. Při dalším opakování testu nové kořisti na adultní fázi bych zvážila použití například nymf švábů, u kterých předpokládám celkově aktivnější pohyb. Další možnou limitací by mohl být malý počet zvířat, která do testu vstoupila, p-hodnoty však byly v obou testech sledující přijetí

potravy pro všechny hodnoty opakovatelnosti vysoce signifikantní. V adultní fázi proto bude zvaženo zkrácení testování lovících pokusů na polovinu testovacích dní.

## 5.4 Budoucí směřování

Personalita zvířat je širokým tématem, kde by se dalo řešit i v rámci těchto dat mnoho dalších otázek. Hlavním cílem této diplomové práce však bylo behaviorálně otestovat ontogenezi personality gekončků nočních a zaměřit se především na diferenciální konzistenci v širokém slova smyslu – tedy spočítat opakovatelnost chování a zhodnotit případné proměny a konzistence. Personalitou zvířat se nadále plánuji zabývat v rámci své dizertační práce, ve které bych se ráda zaměřila i na druhou z konzistencí (především na změnu strukturální konzistence neboli behaviorálního syndromu), a v rámci které snad na některé další otázky týkající se plazí personality časem poskytnu odpovědi.

## 6. ZÁVĚR

Byl otestován modelový druh šupinatého plaza, gekončík noční (*Eublepharis macularius*), v rámci běžných behaviorálních testů i ve vybraném kognitivním testu napříč ontogenezí přes tři životní fáze (juvenilní, subadultní a adultní fázi) a byla u něj statisticky prověřena opakovatelnost chování a její konzistence. Výsledky statistického vyhodnocení byly porovnány s teoretickými modely.

Některá chování gekončíků nočních dosahují vysokých odhadů opakovatelnosti jak v rámci jednotlivých životních fází, tak napříč životními fázemi u juvenilních a adultních jedinců. V subadultním období není chování opakovatelné, vyjma vokalizace naměřené v rámci testu reaktivity. Konzistence mezi juvenilí a adultí může zaznamenávat jak zvyšující se, tak snižující se trend. Behaviorální testy vycházejí pro testování tohoto druhu jako vhodná alternativa pro měření personalitních charakteristik. Vybraný kognitivní test se pro tato měření neosvědčil.

Teoretické modely se nedají zcela aplikovat na naše výsledky a je potřeba formulovat nové, více konkrétní modely zohledňující více faktorů, které by se na zvířecí osobnost, která je velmi komplexní povahy, mohly podílet.

## 7. SEZNAM LITERATURY

Sekundární citace jsou značeny \*.

1. **Arnold, E. N. (1984).** Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History*, **18(1)**, 127-169.
2. **Asendorpf, J. B. (1990).** The Measurement of Individual Consistency. *Methodika*, **4**.
3. **Asendorpf, J. B. (1992).** Beyond stability: Predicting inter-individual differences in intra-individual change. *European Journal of Personality*, **6(2)**, 103-117.
4. **Bajer, K., Horváth, G., Molnár, O., Török, J., Garamszegi, L. Z., & Herczeg, G. (2015).** European green lizard (*Lacerta viridis*) personalities: linking behavioural types to ecologically relevant traits at different ontogenetic stages. *Behavioural processes*, **111**, 67-74.
5. **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.
6. **Bell, A. M., & Sih, A. (2007).** Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology letters*, **10(9)**, 828-834.
7. **Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009).** The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal behaviour*, **77(4)**, 771-783.
8. **Bergmüller, R., & Taborsky, M. (2010).** Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in ecology & evolution*, **25(9)**, 504-511.
9. **Bezzina, C. N., Amiel, J. J., & Shine, R. (2014).** Does invasion success reflect superior cognitive ability? A case study of two congeneric lizard species (*Lampropholis*, Scincidae). *PLoS One*, **9(1)**, e86271.
10. **Bischof, H. J. (2007).** Behavioral and neuronal aspects of developmental sensitive periods. *Neuroreport*, **18(5)**, 461-465.
11. **Brodin, T. (2009).** Behavioral syndrome over the boundaries of life—carryovers from larvae to adult damselfly. *Behavioral Ecology*, **20(1)**, 30-37.
12. **Bull, J. J. (1987).** Temperature-sensitive periods of sex determination in a lizard: Similarities with turtles and crocodylians. *Journal of Experimental Zoology*, **241(1)**, 143-148.
13. **Cabrera, D., Nilsson, J. R., & Griffen, B. D. (2021).** The development of animal personality across ontogeny: a cross-species review. *Animal Behaviour*, **173**, 137-144.

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. **Carere, C., & Locurto, C. (2011).** Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, **57(4)**, 491-498.
16. **Day, L. B., Crews, D., & Wilczynski, W. (1999).** Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal behaviour*, **57(2)**, 393-407.
17. **Delorme, S. L., Lungu, I. M., & Vickaryous, M. K. (2012).** Scar-free wound healing and regeneration following tail loss in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, **295(10)**, 1575-1595.
18. **DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998).** Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, **13(2)**, 77-81.
19. **Digman, J. M., & Inouye, J. (1986).** Further specification of the five robust factors of personality. *Journal of personality and social psychology*, **50(1)**, 116.
20. **Digman, J. M. (1990).** Personality structure: Emergence of the five-factor model. *Annual review of psychology*, **41(1)**, 417-440.
21. **Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2013).** Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour*, **85(5)**, 1031-1039.
22. **Duckworth, R. A. (2010).** Evolution of personality: developmental constraints on behavioral flexibility. *The Auk*, **127(4)**, 752-758.
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. \* **Falconer, D. S. 1960.** Introduction to quantitative genetics, 1st ed. London, Longman.
25. **Favati, A., Zidar, J., Thorpe, H., Jensen, P., & Løvlie, H. (2016).** The ontogeny of personality traits in the red junglefowl, *Gallus gallus*. *Behavioral Ecology*, **27(2)**, 484-493.
26. **Flores, D., Tousignant, A., & Crews, D. (1994).** Incubation temperature affects the behavior of adult leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Physiology & Behavior*, **55(6)**, 1067-1072.

27. Flores, D. L., & Crews, D. (1995). Effect of hormonal manipulation on sociosexual behavior in adult female leopard geckos (*Eublepharis macularius*), a species with temperature-dependent sex determination. *Hormones and Behavior*, **29**(4), 458-473.
28. Frynta, D., Jančúchová-Lásková, J., Frýdlová, P., & Landová, E. (2018). A comparative study of growth: different body weight trajectories in three species of the genus *Eublepharis* and their hybrids. *Scientific reports*, **8**(1), 1-11.
29. Graceva, 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.
30. Groothuis, T. G., & Trillmich, F. (2011). Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny. *Developmental Psychobiology*, **53**(6), 641-655.
31. Guenther, A., & Trillmich, F. (2013). Photoperiod influences the behavioral and physiological phenotype during ontogeny. *Behavioral Ecology*, **24**(2), 402-411.
32. Gutzke, W. H. N., & Crews, D. (1988). Embryonic temperature determines adult sexuality in a reptile. *Nature*, **332**(6167), 832-834.
33. Gyuris, E., Feró, O., & Barta, Z. (2012). Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrhocoris apterus*. *Animal Behaviour*, **84**(1), 103-109.
34. \* Hall, C., & Ballachey, E. L. (1932). A study of the rat's behavior in a field. A contribution to method in comparative psychology. *University of California Publications in Psychology*.
35. Halekoh U, Højsgaard S, Yan J (2006). "The R Package geepack for Generalized Estimating Equations." *Journal of Statistical Software*, **15**/2, 1-11.
36. Hášová, Tereza. *Aspekty prostorové orientace u gekončíka nočního Eublepharis macularius*. Praha, 2016. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Landová, Eva.
37. Hedrick, A. V., & Kortet, R. (2012). Sex differences in the repeatability of boldness over metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**(3), 407-412.
38. Jančúchová-Lásková, J., Landová, E., & Frynta, D. (2015). Experimental crossing of two distinct species of leopard geckos, *Eublepharis angramainyu* and *E. macularius*: viability, fertility and phenotypic variation of the hybrids. *PLoS One*, **10**(12), e0143630.
39. Kaiser, M. I., & Müller, C. (2021). What is an animal personality? *Biology & Philosophy*, **36**(1), 1-25.
40. 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.

41. **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.
42. **Khan, M. S. (2009).** Natural history and biology of hobbyist choice leopard gecko *Eublepharis macularius*. *Talim ul Islam College, Rabwah, Pakistan*.
43. **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.
44. **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.
45. **LaDage, L. D., Irvin, T. E. C., & Gould, V. A. (2017).** Assessing spatial learning and memory in small squamate reptiles. *Journal of visualized experiments: JoVE*, **(119)**.
46. **Landová, E., Jančúchová-Lásková, J., Musilová, V., Kadochová, Š., & Frynta, D. (2013).** Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67(7)**, 1113-1122.
47. **Landová, E., Musilová, V., Polák, J., Sedláčková, K., & Frynta, D. (2016).** Antipredatory reaction of the leopard gecko *Eublepharis macularius* to snake predators. *Current zoology*, **62(5)**, 439-450.
48. **Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987).** Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, **104(1)**, 116-121.
49. **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.
50. **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.
51. **McElroy, E. J., Hickey, K. L., & Reilly, S. M. (2008).** The correlated evolution of biomechanics, gait and foraging mode in lizards. *Journal of Experimental Biology*, **211(7)**, 1029-1040.
52. **Merenda, P. F. (1987).** Toward a four-factor theory of temperament and/or personality. *Journal of Personality Assessment*, **51(3)**, 367-374.
53. **Morris, R. G. (1981).** Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and motivation*, **12(2)**, 239-260.

54. **Morris, R. (1984)**. Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of neuroscience methods*, **11(1)**, 47-60.
55. **Müller, T., & Müller, C. (2015)**. Behavioural phenotypes over the lifetime of a holometabolous insect. *Frontiers in Zoology*, **12(1)**, 1-10.
56. **Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010)**. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, **85(4)**, 935-956.
57. **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.
58. **van Oers, K. & Naguib, M. (2013)**. Chapter 3. Avian Personality. In C. Carere & D. Maestriperi (Ed.), *Animal Personalities* (pp. 66-95). Chicago: University of Chicago Press.
59. \* **O'keefe, J., & Nadel, L. (1978)**. The hippocampus as a cognitive map. *Oxford university press*.
60. **Payne, E., Sinn, D. L., Spiegel, O., Leu, S. T., Gardner, M. G., Godfrey, S. S., Wohlfeil, C., & Sih, A. (2021)**. Consistent after all: behavioural repeatability in a long-lived lizard across a 6-year field study. *Animal Behaviour*, **174**, 263-277.
61. **Perals, D., Griffin, A. S., Bartomeus, I., & Sol, D. (2017)**. Revisiting the open-field test: what does it really tell us about animal personality? *Animal Behaviour*, **123**, 69-79.
62. **Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2021)**. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-152, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
63. **Pšeničková, Eliška**. *Ontogeneze personality u zvířat*. Praha, **2019**. Bakalářská práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Landová, Eva.
64. **Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013)**. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, **13(1)**, 1-54.
65. **R Core Team (2020)**. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
66. **Rasband WS (1997-2018) ImageJ**. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA. Available online at: <https://imagej.nih.gov/ij>. Accessed 2016

67. 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.
68. 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.
69. Réale, D., & Dingemans, N. J. (2012). Animal personality. *eLS*.
70. Robinson, L. M., Morton, F. B., Gartner, M. C., Widness, J., Paukner, A., Essler, J. L., Brosnan, S. F., & Weiss, A. (2016). Divergent personality structures of brown (*Sapajus apella*) and white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Journal of Comparative Psychology*, **130**(4), 305.
71. Russell V. Lenth (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, **69**(1), 1-33
72. Sakai, O. (2018). Comparison of personality between juveniles and adults in clonal gecko species. *Journal of ethology*, **36**(3), 221-228.
73. \* Seufer, H., Kaverkin, Y., & Kirschner, A. (Eds.). (2005). *The eyelash geckos: care, breeding and natural history*. Kirschner & Seufer Verlag.
74. Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution*, **19**(7), 372-378.
75. 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.
76. Sinn, D. L., Gosling, S. D., & Moltschaniwskyj, N. A. (2008). Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Animal Behaviour*, **75**(2), 433-442.
77. \* Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman and Company, **1**(968), 776.
78. Springer, M. S., Meredith, R. W., Gatesy, J., Emerling, C. A., Park, J., Rabosky, D. L., Stadler, T., Steiner, C., Ryder, O. A., Janečka, J. E., Fisher, C. A., & Murphy, W. J. (2012). Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PloS one*, **7**(11), e49521.
79. Stamps, J., & Groothuis, T. G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, **85**(2), 301-325.
80. Starostová, Z., Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2005). Dwarf and giant geckos from the cellular perspective: the bigger the animal, the bigger its erythrocytes?. *Functional Ecology*, **744-749**.

81. **StatSoft Inc. (2010)** Statistica (data Analysis Software System), Version 8.0. StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA
82. **Stoffel, M., Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2017)** rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models.. *Methods Ecol Evol*. Accepted Author Manuscript.
83. **Szabo, B., Noble, D. W., & Whiting, M. J. (2020)**. Non-avian reptile learning 40 years on: advances and promising new directions. *EcoEvoRxiv*.
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. **Toms, C. N., Echevarria, D. J., & Jouandot, D. J. (2010)**. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior. *International Journal of Comparative Psychology*, **23(1)**.
86. **Uetz, P., Hošek, J., & Hallermann, J. (2021)**. The reptile database. Available from: [www.reptile-database.org](http://www.reptile-database.org). (Přístupné k 04/07/2021).
87. **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.
88. **Viets, B. E., Tousignant, A., Ewert, M. A., Nelson, C. E., & Crews, D. (1993)**. Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Journal of Experimental Zoology*, **265(6)**, 679-683.
89. **Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013)**. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
90. **Voňavková, Monika. Testování prostorové orientace u gekončíka nočního (Eublepharis macularius)**. Praha, **2013**. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce Landová, Eva.
91. **\* Wagner, E. (1980)**. Temperature-dependent sex determination in a gekko lizard. *Q Rev Biol*, **55**, 21.
92. **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.
93. **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.

94. **Weiss, A., Inoue-Murayama, M., Hong, K. W., Inoue, E., Udono, T., Ochiai, T., Matsuzara, 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.
95. **Wilson, A. D., & Krause, J. (2012).** Personality and metamorphosis: is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts? *Behavioral Ecology*, **23(6)**, 1316-1323.
96. **Wolak, M. E., Fairbairn, D. J., & Paulsen, Y. R. (2012).** Guidelines for estimating repeatability. *Methods in Ecology and Evolution*, **3(1)**, 129-137.
97. **Yan J (2002).** "geepack: Yet Another Package for Generalized Estimating Equations." *R-News*, **2/3**, 12-14.
98. **Yan J, Fine JP (2004).** "Estimating Equations for Association Structures." *Statistics in Medicine*, **23**, 859-880.
99. **Yuen, C. H., Pillay, N., Heinrichs, M., Schoepf, I., & Schradin, C. (2015).** Personality does not constrain social and behavioural flexibility in African striped mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **69(8)**, 1237-1249.
100. **Zheng, Y., & Wiens, J. J. (2016).** Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular phylogenetics and evolution*, **94**, 537-547.
101. **Žampachová, B., Landová, E., & Frynta, D. (2017).** Methods for measuring mammalian personalities: In which animals and how accurately can we quantify it? *Lynx, series nova*, **48**, 183-198.

## 8. PŘÍLOHY

**Příloha 1:** Tabulka výsledků z hodnocení skenů juvenilních jedinců (J) s transformací ln. Tabulka zachycuje u každého jedince (G20190XX) jeho pohlaví (F – samice, M – samec), ln\_SVL\_J (*snout-vent length*) je délka od rostra po přední okraj kloaky, ln\_HL\_J (*head length*) je délka hlavy od rostra po distální konec krčního lemu, ln\_HW\_J (*head width*) je šířka hlavy v nejširším místě, ln\_TW\_J (*tail width*) je šířka ocasu v nejširším místě. Hodnoty ln\_SVL\_J, ln\_HL\_J, ln\_HW\_J, ln\_TW\_J jsou uvedeny v centimetrech. Váha (ln\_WEIGHT\_J) je uvedena v gramech. ln\_BMI\_J je vypočten jako poměr třetí odmocniny váhy dělený hodnotou SVL\_J.

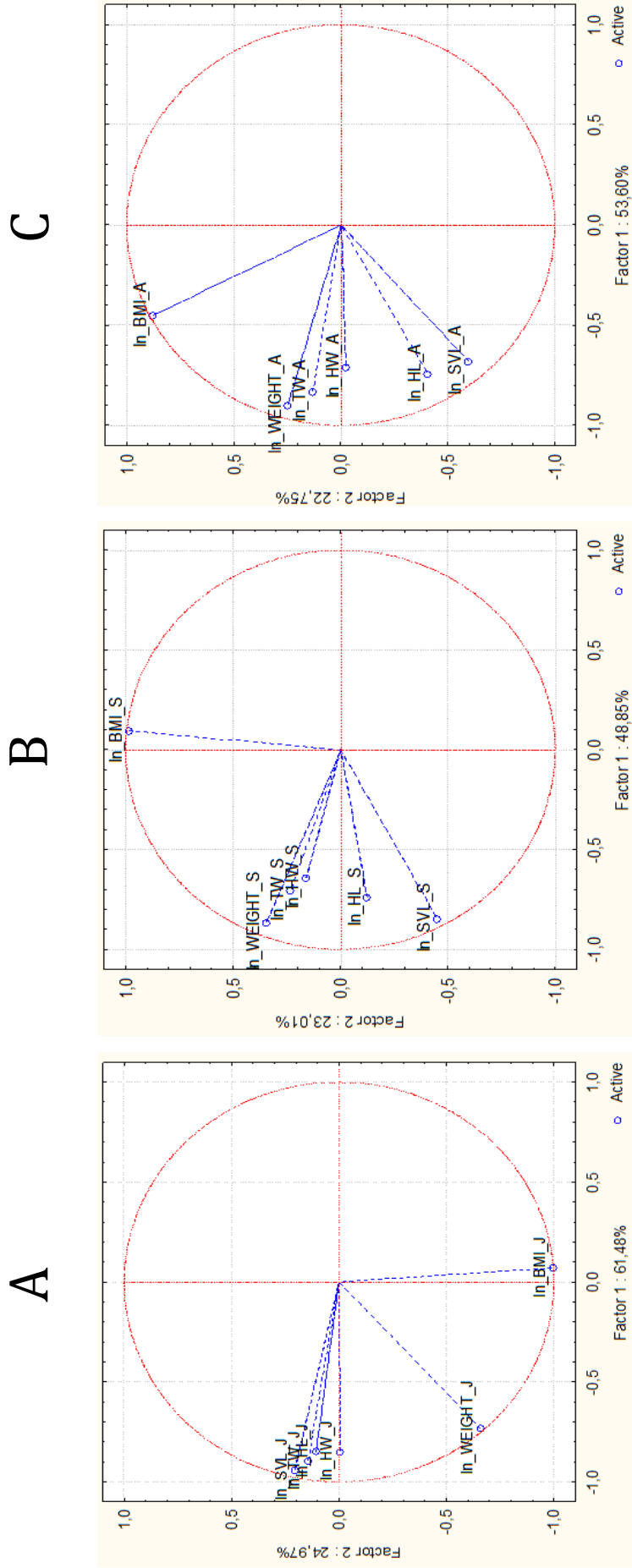
SEX	ID	ln_SVL_J	ln_HL_J	ln_HW_J	ln_TW_J	ln_WEIGHT_J	ln_BMI_J
M	G2019002	1,67634862	0,6595904	0,03149867	-0,7153928	1,07500242	-1,3180145
F	G2019003	1,7395886	0,78618205	0,22154227	-0,5412848	1,05779029	-1,3869918
F	G2019004	1,61382826	0,60431597	0,13453089	-0,6405547	0,76546784	-1,3586723
F	G2019005	1,76780825	0,77149615	0,27763174	-0,6329933	1,01523068	-1,429398
F	G2019006	1,72490716	0,69364706	0,24842136	-0,4525567	0,9282193	-1,4155007
M	G2019007	1,79292546	0,84500953	0,23980399	-0,5481814	1,16938136	-1,4031317
M	G2019008	1,75699548	0,74288927	0,27914574	-0,5225609	1,30833282	-1,3208845
F	G2019009	1,61303145	0,57380042	0,09803374	-0,7528972	1,30291275	-1,1787272
M	G2019010	1,7655866	0,71832748	0,22952316	-0,5568696	1,24126859	-1,3518304
M	G2019011	1,66846125	0,71930214	0,27914574	-0,5656339	1,36097655	-1,2148024
M	G2019012	1,6780307	0,70655687	0,21993842	-0,6124893	1,20597081	-1,2760404
F	G2019013	1,61402737	0,66114038	0,21913553	-0,7528972	1,36097655	-1,1603685
M	G2019014	1,73941299	0,75565239	0,19309663	-0,5586163	1,53686722	-1,2271239
F	G2019015	1,52016945	0,43696378	0,06672363	-0,8347107	0,69314718	-1,2891204
M	G2019016	1,7406416	0,73140589	0,3314597	-0,4620355	1,54543258	-1,2254974
F	G2019017	1,54415245	0,50380101	0,06485097	-0,8187104	0,80647587	-1,2753272
M	G2019018	1,7774915	0,84242888	0,27914574	-0,3509769	1,48160454	-1,2836233
M	G2019019	1,74658775	0,75612198	0,23269776	-0,3812604	1,50629715	-1,2444887
M	G2019020	1,5247511	0,57380042	0,02858746	-1,0272223	0,45742485	-1,3722762
F	G2019021	1,53622185	0,61193713	0,02371653	-1,1874435	1,53471437	-1,0246504
F	G2019023	1,62452355	0,53766228	0,04114194	-0,5905906	1,21491274	-1,2195526
F	G2019024	1,71217499	0,75235904	0,13453089	-0,6051363	1,13140211	-1,335041
F	G2019025	1,695065	0,71832748	0,25231393	-0,5691612	1,2753628	-1,2699441
F	G2019026	1,67522565	0,68158054	0,08525984	-0,8533159	1,178655	-1,2823407
F	G2019027	1,57712131	0,62272472	0,15357909	-0,7700282	1,02961942	-1,2339148
F	G2019028	1,6819446	0,8825271	0,05826891	-0,7339692	1,13462273	-1,303737
F	G2019029	1,64885092	0,73812055	0,27155269	-0,5430045	1,30291275	-1,2145467
F	G2019030	1,61700918	0,60486227	0,11955924	-0,7700282	1,30833282	-1,1808982
F	G2019031	1,74850396	0,71637531	0,21833199	-0,520876	1,25846099	-1,329017
F	G2019032	1,66562919	0,70260234	0,31261856	-0,5656339	1,36353737	-1,2111167
F	G2019033	1,72294515	0,70606341	0,24764102	-0,6217572	1,22377543	-1,31502
F	G2019034	1,61283215	0,6770178	0,23586232	-0,7528972	1,28093385	-1,1858542
F	G2019035	1,72935201	0,77656879	0,21672298	-0,5175146	1,51732262	-1,2235778
F	G2019036	1,58083266	0,59498293	0,12751332	-0,8486321	0,74193735	-1,3335202
F	G2019037	1,73112443	0,71343988	0,35557434	-0,4764242	1,521699	-1,2238914
F	G2019038	1,58821428	0,54812141	0,09349034	-0,7940731	0,79299252	-1,3238834
F	G2019039	1,79042525	0,80289805	0,3213586	-0,384193	1,47932923	-1,2973155
F	G2019040	1,74780758	0,89731177	0,22474227	-0,4604494	1,50851199	-1,2449703
F	G2019041	1,52649099	0,62433287	0,07881118	-0,9888614	0,48242615	-1,3656823

**Příloha 2:** Tabulka výsledků z hodnocení skenů subadultních jedinců (\_S) s transformací ln. Tabulka zachycuje u každého jedince (G20190XX) jeho pohlaví (F – samice, M – samec), ln\_SVL\_S (*snout-vent length*) je délka od rostra po přední okraj kloaky, ln\_HL\_S (*head length*) je délka hlavy od rostra po distální konec krčního lemu, ln\_HW\_S (*head width*) je šířka hlavy v nejširším místě, ln\_TW\_S (*tail width*) je šířka ocasu v nejširším místě. Hodnoty ln\_SVL\_S, ln\_HL\_S, ln\_HW\_S, ln\_TW\_S jsou uvedeny v centimetrech. Váha (ln\_WEIGHT\_S) je uvedena v gramech. ln\_BMI\_S je vypočten jako poměr třetí odmocniny váhy dělený hodnotou SVL\_S.

SEX	ID	ln_SVL_S	ln_HL_S	ln_HW_S	ln_TW_S	ln_WEIGHT_S	ln_BMI_S
M	G2019002	2,22224234	1,31103188	0,76500262	0,28593054	3,04213865	-1,2081961
F	G2019003	2,37471969	1,33552724	0,88871396	0,55158362	3,521939	-1,20074
F	G2019004	2,34257474	1,26243037	0,82110055	0,53062825	3,45631668	-1,1904692
F	G2019005	2,35023175	1,20267196	0,73907611	0,45679174	3,18469837	-1,2886656
F	G2019006	2,403335	1,37092688	0,87212984	0,5229518	3,55534806	-1,218219
M	G2019007	2,31431602	1,31399245	0,85738962	0,44660705	3,24024585	-1,2342341
M	G2019008	2,3873857	1,30752168	0,92147726	0,50077529	3,40119738	-1,2536532
F	G2019009	2,31845844	1,22171449	0,81226266	0,35417181	3,27032911	-1,2283487
M	G2019010	2,34631486	1,27870915	0,83116848	0,49895545	3,34427423	-1,2315568
M	G2019011	2,38637462	1,40192162	0,86961832	0,37018329	3,30321697	-1,2853023
M	G2019012	2,33930268	1,09058012	0,76033843	0,44276089	3,08053288	-1,3124584
F	G2019013	2,32766787	1,22817749	0,81933921	0,39406706	3,20680324	-1,2587335
M	G2019014	2,3510895	1,29170892	0,7975072	0,5630385	3,37895177	-1,2247722
F	G2019015	2,23291342	1,12428004	0,77288215	0,45425527	3,26956894	-1,1430571
M	G2019016	2,33717974	1,2759213	0,84457988	0,51700648	3,52636053	-1,1617262
F	G2019017	2,31005711	1,32654436	0,83897763	0,52176556	3,22525543	-1,234972
M	G2019018	2,37425438	1,33552724	0,81713316	0,43825493	3,48339162	-1,2131238
M	G2019019	2,38977146	1,33867851	0,79163413	0,55100741	3,42686513	-1,2474831
M	G2019020	2,39352209	1,35686555	0,92267034	0,46247536	3,35480434	-1,275254
F	G2019021	2,34545299	1,34911157	0,91788945	0,63551807	3,46448512	-1,1906246
F	G2019023	2,3602878	1,33631599	0,80334597	0,58723096	3,43075618	-1,2167024
F	G2019024	2,32464008	1,33078165	0,83029702	0,57492655	3,32143241	-1,2174959
F	G2019025	2,38481003	1,27982212	0,85569111	0,63445818	3,48000856	-1,2248072
F	G2019026	2,20397949	1,10658046	0,81359333	0,36741704	3,01258939	-1,199783
F	G2019027	2,36696735	1,26044765	0,78024189	0,32786386	3,34003095	-1,2536237
F	G2019028	2,34679335	1,36813039	0,82461394	0,51879379	3,34392131	-1,2321529
F	G2019029	2,31441485	1,27312566	0,81580719	0,56360781	3,27978276	-1,2211539
F	G2019030	2,30936208	1,21817152	0,84801189	0,40746311	3,2480462	-1,22668
F	G2019031	2,40946446	1,33078165	0,87796562	0,43113286	3,42491391	-1,2678265
F	G2019032	2,33708313	1,23663359	0,7975072	0,55043088	3,432373	-1,1929588
F	G2019033	2,20022009	1,25476097	0,75752944	0,28065746	3,12763734	-1,1576743
F	G2019034	2,33078375	1,30941332	0,80289805	0,4001175	3,29583687	-1,2321715
F	G2019035	2,36217388	1,31479836	0,83638135	0,49652384	3,34356827	-1,2476511
F	G2019036	2,40206837	1,30833282	0,79253992	0,48919332	3,33113251	-1,2916909
F	G2019037	2,32385723	1,2828764	0,86961832	0,51819838	3,33576958	-1,211934
F	G2019038	2,35384839	1,32495073	0,71490867	0,51641	3,33077492	-1,2435901
F	G2019039	2,36687358	1,31962023	0,77794778	0,53297843	3,13766577	-1,320985
F	G2019040	2,31194119	1,27312566	0,84415005	0,41936801	3,15145315	-1,2614568
F	G2019041	2,36958932	1,31345482	0,84586827	0,57210885	3,5031521	-1,201872

**Příloha 3:** Tabulka výsledků z hodnocení skenů adultních jedinců (\_A) s transformací ln. Tabulka zachycuje u každého jedince (G20190XX) jeho pohlaví (F – samice, M – samec), ln\_SVL\_A (*snout-vent length*) je délka od rostra po přední okraj kloaky, ln\_HL\_A (*head length*) je délka hlavy od rostra po distální konec krčního lemu, ln\_HW\_A (*head width*) je šířka hlavy v nejširším místě, ln\_TW\_A (*tail width*) je šířka ocasu v nejširším místě. Hodnoty ln\_SVL\_A, ln\_HL\_A, ln\_HW\_A, ln\_TW\_A jsou uvedeny v centimetrech. Váha (ln\_WEIGHT\_A) je uvedena v gramech. ln\_BMI\_A je vypočten jako poměr třetí odmocniny váhy dělený hodnotou SVL\_A. Poslední řádek tabulky uvádí průměrnou hodnotu ze všech měření pro sloupec.

SEX	ID	ln_SVL_A	ln_HL_A	ln_HW_A	ln_TW_A	ln_WEIGHT_A	ln_BMI_A
M	G2019002	2,348896	1,33789162	0,78618205	0,19721017	3,40119738	-1,2151635
F	G2019003	2,3995303	1,44715425	0,98507025	0,55388511	3,95124372	-1,0824491
F	G2019004	2,41350015	1,44243837	0,9290095	0,5641768	3,95124372	-1,0964189
F	G2019005	2,40387734	1,37573885	0,85569111	0,50561206	3,8286414	-1,1276635
F	G2019006	2,42196685	1,37700131	0,94662593	0,59222126	3,91202301	-1,1179592
M	G2019007	2,45298589	1,43841232	0,95666463	0,5630385	3,71357207	-1,2151285
M	G2019008	2,43921169	1,42695634	0,98991287	0,56018705	3,73766962	-1,1933218
F	G2019009	2,36565378	1,33815399	0,86877975	0,42983247	3,4657359	-1,2104085
M	G2019010	2,39479958	1,38328985	0,93137637	0,577175	3,66356165	-1,1736124
M	G2019011	2,38701815	1,42093731	0,95011228	0,48735227	3,71357207	-1,1491608
M	G2019012	2,36000458	1,37801014	0,92267034	0,50741983	3,71357207	-1,1221472
F	G2019013	2,35915444	1,35866619	0,95358652	0,41144718	3,66356165	-1,1379672
M	G2019014	2,35858728	1,37674895	0,93137637	0,59498293	3,80666249	-1,0896998
F	G2019015	2,23921922	1,22348127	0,81580719	0,46436275	3,49650756	-1,0737167
M	G2019016	2,39744062	1,39376638	0,96698385	0,55790003	3,63758616	-1,1849119
F	G2019017	2,414663	1,42407173	0,97342692	0,5630385	3,8501476	-1,1312805
M	G2019018	2,4257757	1,44691898	0,9662231	0,57661336	3,95124372	-1,1086945
M	G2019019	2,43484067	1,42503419	0,94234827	0,59553435	3,80666249	-1,1659532
M	G2019020	2,39725871	1,47590652	0,9913982	0,54696467	3,78418963	-1,1358622
F	G2019021	2,412963	1,46024161	1,00393524	0,64500681	3,95124372	-1,0958818
F	G2019023	2,3925172	1,35738035	0,92028275	0,59718679	3,8501476	-1,1091347
F	G2019024	2,38619068	1,3729558	0,90583627	0,66680321	3,76120012	-1,1324573
F	G2019025	2,41725217	1,29527496	0,92584495	0,56644953	3,98898405	-1,0875908
F	G2019026	2,31461247	1,21669158	0,90056777	0,32280787	3,40119738	-1,18088
F	G2019027	2,42789528	1,38704408	0,92624106	0,45488999	3,58351894	-1,233389
F	G2019028	2,38037912	1,36813039	0,8603551	0,5353231	3,55534806	-1,1952631
F	G2019029	2,3867424	1,38429236	0,91348681	0,5359084	3,66356165	-1,1655552
F	G2019030	2,38683433	1,39277333	0,97342692	0,53649337	3,68887945	-1,1572078
F	G2019031	2,44130301	1,40658706	0,95320109	0,54754321	3,78418963	-1,1799065
F	G2019032	2,41358965	1,33789162	0,97569108	0,69264706	3,95124372	-1,0965084
F	G2019033	2,35622064	1,33841628	0,8645763	0,36880112	3,55534806	-1,1711046
F	G2019034	2,33253217	1,39846994	0,95858364	0,64027369	3,76120012	-1,0787988
F	G2019035	2,44512578	1,38328985	0,88541907	0,58221562	4,07753744	-1,0859466
F	G2019036	2,42125662	1,39550184	0,83854538	0,54985401	3,71357207	-1,1833993
F	G2019037	2,3510895	1,35247901	0,89731177	0,38048912	3,73766962	-1,1051996
F	G2019038	2,47004679	1,33157415	0,79434906	0,5988365	3,80666249	-1,2011593
F	G2019039	2,38084159	1,44243837	0,89975476	0,67803354	3,76120012	-1,1271082
F	G2019040	2,36330383	1,33762919	0,84672627	0,43631757	3,58351894	-1,1687975
F	G2019041	2,43475306	1,37977314	0,91549041	0,68208623	3,95124372	-1,1176718



**Příloha 4:** PCA vysvětlujících proměnných juvenilů (A), subadultů (B) a adultů (C).

SVL (*snout-vent length*) je délka od rostra po přední okraj kloaky, HL (*head length*) je délka hlavy od rostra po distální konec krčního lemu, HW (*head width*) je šířka hlavy v nejširším místě, TW (*tail width*) je šířka ocasu v nejširším místě. WEIGHT je váha. BMI je hodnota vypočtena jako poměr třetí odmocniny váhy dělený hodnotou SVL.

**Příloha 5: Ontogenetické modely – seznam tabulek výsledků.**

**1. TEST REAKTIVITY**

**Model 1:** Vysvětlující proměnné pro ocasní display – GEEGLM

**Model 2:** Vysvětlující proměnné pro vysoké postavení – GEEGLM

**Model 3:** Vysvětlující proměnné pro vokalizaci – GEEGLM

**Model 4:** Vysvětlující proměnné pro útěk – GEEGLM

**2. TEST VYVÝŠENÉHO NEOHRANIČENÉHO BLUDIŠTĚ**

**Model 5:** Vysvětlení pro seskok/ setrvání v aréně – GEEGLM

**Model 6:** Vysvětlení pro nenalezení/nalezení domečku – GEEGLM

**Model 7:** Vysvětlení latence prvního pohybu po aréně – LME

**Model 8:** Vysvětlení latence dojití k neohraničenému okraji arény– LME

**Model 9:** Vysvětlení latence skoku z okraje arény – LME

**3. MODIFIKOVANÉ MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ**

**Model 10:** Vysvětlení nalezení platformy – GEEGLM

**Model 11:** Vysvětlení aktivní plavby – dotyky vatovou tyčinkou– GEEGLM

**Model 12:** Vysvětlení času stráveného plavbou k platformě – LME

**4. TEST NOVÉ KOŘISTI**

**Model 13a:** Vysvětlení počtu přijatých červů– podrobnější – GEEGLM

**Model 13b:** Vysvětlení počtu přijatých červů – GEEGLM

**5. LOVÍCÍ POKUSY**

**Model 14:** Vysvětlení ulovení cvrčka – GEEGLM

**Model 15:** Vysvětlení latence ulovení cvrčka – LME

## **Příloha 6:** Tabulky výsledků ontogenetických modelů.

Výsledky modelů pro určení vlivu vybraných vysvětlujících proměnných na pozorované chování v jednotlivých testech (ANOVA, průkazné p-hodnoty jsou vyznačeny tučně).

### **1. TEST REAKTIVITY**

**Model 1:** Vysvětlující proměnné pro ocasní display – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	24,4529	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	1,4892	0,2223
<b>PC1</b>	1	0,0410	0,8395
<b>BMI</b>	1	0,7427	0,3888

**Model 2:** Vysvětlující proměnné pro vysoké postavení – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	33,722	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	2,381	0,1228
<b>PC1</b>	1	0,224	0,6358
<b>BMI</b>	1	1,035	0,3090

**Model 3:** Vysvětlující proměnné pro vokalizaci – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	25,4078	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	1,4393	0,2303
<b>PC1</b>	1	2,0168	0,1556
<b>BMI</b>	1	0,5048	0,4774

**Model 4:** Vysvětlující proměnné pro útěk- GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	2,63774	0,2674
<b>POHLAVÍ</b>	1	0,93852	0,3327
<b>PC1</b>	1	0,03024	0,8619
<b>BMI</b>	1	0,00109	0,9737

**2. TEST VYVÝŠENÉHO NEOHRANIČENÉHO BLUDIŠTĚ**

**Model 5:** Vysvětlení pro seskok/ setrvání v aréně - GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	21,2014	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	1,5848	0,2081
<b>PC1</b>	1	2,5756	0,1085
<b>BMI</b>	1	0,0350	0,8516

**Model 6:** Vysvětlení pro nenalezení/nalezení domečku - GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	15,0739	<b>0,000533</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	0,2110	0,645966
<b>PC1</b>	1	0,5091	0,475516
<b>BMI</b>	1	0,8675	0,351653

**Model 7: Vysvětlení latence prvního pohybu po aréně – LME**

	<b>numDF</b>	<b>denDF</b>	<b>F-value</b>	<b>p-value</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>1</b>	<b>642</b>	<b>337,6741</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	642	11,9857	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	36	0,2750	0,6032
<b>PC1</b>	1	642	0,3340	0,5635
<b>BMI</b>	1	642	3,2555	0,0717

**Model 8: Vysvětlení latence dojití k neohraničenému okraji arény– LME**

	<b>numDF</b>	<b>denDF</b>	<b>F-value</b>	<b>p-value</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>1</b>	<b>642</b>	<b>1203,3067</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	642	16,2467	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	36	0,3515	0,5570
<b>PC1</b>	1	642	0,2503	0,6170
<b>BMI</b>	1	642	4,0868	<b>0,0436</b>

**Model 9: Vysvětlení latence skoku z okraje arény – LME**

	<b>numDF</b>	<b>denDF</b>	<b>F-value</b>	<b>p-value</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>1</b>	<b>642</b>	<b>64867,30</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	642	6,03	<b>0,0026</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	36	0,08	0,7745
<b>PC1</b>	1	642	2,43	0,1195
<b>BMI</b>	1	642	0,90	0,3422

### 3. MODIFIKOVANÉ MORRISOVO VODNÍ BLUDIŠTĚ

**Model 10:** Vysvětlení nalezení platformy – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	12,6229	<b>0,001815</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	0,5330	0,465364
<b>PC1</b>	1	0,9952	0,318484
<b>BMI</b>	1	2,2668	0,132170

**Model 11:** Vysvětlení aktivní plavby – dotyky vatovou tyčinkou – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	57,061	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	1,230	0,2674
<b>PC1</b>	1	1,475	0,2245
<b>BMI</b>	1	0,446	0,5044

**Model 12:** Vysvětlení času stráveného plavbou k platformě – LME

	<b>numDF</b>	<b>denDF</b>	<b>F-value</b>	<b>p-value</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>1</b>	<b>1069</b>	<b>8701,759</b>	<b>&lt;0,00001</b>
<b>ŽIVOTNÍ FÁZE</b>	2	1069	7,596	<b>0,0005</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	35	1,145	0,2919
<b>PC1</b>	1	1069	1,227	0,2682
<b>BMI</b>	1	1069	0,606	0,4366

#### 4. TEST NOVÉ KOŘISTI

**Model 13a:** Vysvětlení počtu přijatých červů – podrobnější – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	10,9630	<b>0,0009295</b>
<b>ln_SVL_S</b>	1	0,1289	0,7195389
<b>ln_HL_S</b>	1	1,2709	0,2595986
<b>ln_HW_S</b>	1	2,1956	0,1384021
<b>ln_TW_S</b>	1	4,7313	<b>0,0296190</b>
<b>ln_BMI_S</b>	1	0,8761	0,3492798

**Model 13b:** Vysvětlení počtu přijatých červů – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	10,9630	<b>0,0009295</b>
<b>PC1_S</b>	1	2,0436	0,1528498
<b>Ln_BMI_S</b>	1	0,6292	0,4276464

## 5. LOVÍCÍ POKUSY

**Model 14:** Vysvětlení ulovení cvrčka – GEEGLM

	<b>Df</b>	<b>X2</b>	<b>P(&gt; Chi )</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	28,8311	<b>&lt;0,0001</b>
<b>PC1_J</b>	1	2,3790	0,122973
<b>BMI_J</b>	1	7,1691	<b>0,007417</b>

**Model 15:** Vysvětlení latence ulovení cvrčka – LME

	<b>numDF</b>	<b>denDF</b>	<b>F-value</b>	<b>p-value</b>
<b>(Intercept)</b>	<b>1</b>	<b>1672</b>	<b>318,9134</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>POHLAVÍ</b>	1	34	2,7302	0,1077
<b>PC1_J</b>	1	34	0,0473	0,8292
<b>ln_BMI_J</b>	1	34	1,0686	0,3086



**Příloha 8:** Záznamový arch z testu vyvýšeného neohrazeného bludiště (pracovně pojmenovaného jako Elevator test) zachycují čtvrté opakování prováděné na juvenilních jedincích. Při pozdějším vyhodnocení videozáznamů byl u všech jedinců doplněn sloupeček s hodnotami pro čas prvního pohybu a sloupeček s časem dosažení okraje arény. Čas byl měřen pomocí stopek a byl uváděn ve vteřinách.

JUVENIL - 4.		ELEVATOR TEST				
date	ID	jump	finding shelter		total time of the experiment	Notes
			Y/N	time		
29.07.2019	2019001	0	0	8:00	8:00	
29.07.2019	2019002	0	0	8:00	11:00	longer video, sorry
29.07.2019	2019003	0	0	8:00	8:00	
12.08.2019	2019004	0	0	8:00	8:00	
19.08.2019	2019005	0	0	8:00	8:00	
19.08.2019	2019006	0	0	8:00	8:00	
19.08.2019	2019007	0	1	1:00	1:00	
19.08.2019	2019008	0	0	8:00	8:00	
19.08.2019	2019009	0	0	8:00	8:00	
26.08.2019	2019010	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019011	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019012	0	1	4:40	4:40	
03.09.2019	2019013	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019014	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019015	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019016	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019017	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019018	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019019	0	0	8:00	8:00	
03.09.2019	2019020	0	1	5:25	5:25	
23.09.2019	2019021b	0	0	8:00	8:00	
09.09.2019	2019022	0	0	8:00	8:00	
09.09.2019	2019023	0	0	8:00	8:00	
09.09.2019	2019024	0	0	8:00	8:00	
17.09.2019	2019025	0	0	8:00	8:00	
17.09.2019	2019026	0	1	1:15	1:15	
17.09.2019	2019027	0	0	8:00	8:00	
17.09.2019	2019028	0	1	7:25	7:25	
17.09.2019	2019029	0	0	8:00	8:00	
17.09.2019	2019030	0	0	8:00	8:00	
17.09.2019	2019031	0	0	8:00	8:00	
17.09.2019	2019032	0	1	3:55	3:55	
17.09.2019	2019033	0	0	8:00	8:00	
23.09.2019	2019034	0	0	8:00	8:00	
23.09.2019	2019035	0	0	8:00	8:00	
23.09.2019	2019036	0	0	8:00	8:00	
23.09.2019	2019037	0	0	8:00	8:00	
24.09.2019	2019038	0	0	8:00	8:00	
24.09.2019	2019039	0	1	4:45	4:45	
24.09.2019	2019040	0	1	1:36	1:36	

**Příloha 9:** Záznamový arch ze druhého opakování pre-tréninku adultních jedinců v modifikovaném Morrisově vodním bludišti s výchozí pozicí ze značky S, včetně postranních vysvětlivek zkratk uvedených v poznámkách.

PRE-TRAINING ADULTS 2.S		MORRIS WATER MAZE			
DATE	ID	Found platform		Touches	Notes
		Y/N [1,0]	Total time [min]		
16.06.2021	2019002	0	8:00	5	13 s on the start
16.06.2021	2019003	1	1:33	0	
16.06.2021	2019004	1	0:35	0	
16.06.2021	2019005	0	8:00	7	
16.06.2021	2019006	1	7:54	8	
16.06.2021	2019008	1	2:40	6	
16.06.2021	2019009	1	3:50	2	
16.06.2021	2019010	1	1:51	4	
16.06.2021	2019011	1	5:54	2	V
16.06.2021	2019012	1	1:25	1	
16.06.2021	2019013	0	8:00	2	V, T!, maybe hand in the arena, sorry
16.06.2021	2019014	1	1:27	0	
16.06.2021	2019015	0	8:00	23	V
16.06.2021	2019016	1	0:03	0	
16.06.2021	2019017	0	8:00	11	V
16.06.2021	2019018	1	1:58	8	
16.06.2021	2019019	1	1:19	2	♥
16.06.2021	2019020	1	4:35	6	
16.06.2021	2019021	1	4:06	0	
16.06.2021	2019023	0	8:00	9	Aa
16.06.2021	2019024	0	8:00	21	
16.06.2021	2019025	0	8:00	0	D!!! HOROR, hand 2x in arena, sorry
16.06.2021	2019026	0	8:00	5	T!
16.06.2021	2019027	0	8:00	15	
16.06.2021	2019028	1	6:00	13	
16.06.2021	2019029	1	0:05	0	
16.06.2021	2019030	1	4:59	5	
16.06.2021	2019031	1	2:29	4	
16.06.2021	2019032	1	3:24	4	
16.06.2021	2019033	1	2:14	7	
16.06.2021	2019034	0	8:00	2	Ap, S, V
16.06.2021	2019035	0	8:00	8	V!
16.06.2021	2019036	0	8:00	11	
16.06.2021	2019037	0	8:00	15	Aa
16.06.2021	2019038	0	8:00	5	
16.06.2021	2019039	0	8:00	23	
16.06.2021	2019040	0	8:00	7	
16.06.2021	2019041	1	3:15	2	

10 s on the start for card  
V = vocalization  
T = turning  
A = "aquabella" Aa = active  
Ap = pasive  
D = diving  
S = sleeping  
♥ = new setting

**Příloha 10:** Záznamový arch z testu nové kořisti provedeného na subadultních jedincích.

NOVEL PREY TEST - SUBADULTS								
date	ID	1st_worm_s	2nd_worm_s	3rd_worm_s	1st_accepted	2nd_accepted	3rd_accepted	accepted
26.02.2020	G2019001	56	59	138	1	1	1	1
26.02.2020	G2019002	40	36	37	1	1	1	1
26.02.2020	G2019003	30	144	14	1	1	1	1
26.02.2020	G2019004	13	31	64	1	1	1	1
26.02.2020	G2019005	165	35	29	1	1	1	1
26.02.2020	G2019006	600	0	0	0	0	0	0
26.02.2020	G2019007	28	17	9	1	1	1	1
26.02.2020	G2019008	56	6	6	1	1	1	1
26.02.2020	G2019009	600	0	0	0	0	0	0
26.02.2020	G2019010	307	268	26	1	1	1	1
26.02.2020	G2019011	41	16	50	1	1	1	1
26.02.2020	G2019012	276	13	7	1	1	1	1
26.02.2020	G2019013	93	18	10	1	1	1	1
26.02.2020	G2019014	122	9	59	1	1	1	1
26.02.2020	G2019015	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019016	202	17	9	1	1	1	1
26.02.2020	G2019017	160	52	192	1	1	1	1
26.02.2020	G2019018	27	22	6	1	1	1	1
26.02.2020	G2019019	34	34	12	1	1	1	1
26.02.2020	G2019020	600	0	0	0	0	0	0
26.02.2020	G2019021	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019022	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019023	56	19	18	1	1	1	1
26.02.2020	G2019024	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019025	140	48	14	1	1	1	1
26.02.2020	G2019026	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019027	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019028	600	0	0	0	0	0	0
26.02.2020	G2019029	600	0	0	0	0	0	1
26.02.2020	G2019030	600	0	0	0	0	0	1
26.06.2020	G2019031	600	0	0	0	0	0	0
26.06.2020	G2019032	46	16	158	1	1	1	1
26.06.2020	G2019033	600	0	0	0	0	0	0
27.02.2020	G2019034	31	600	0	1	0	0	1
27.02.2020	G2019035	66	504	62	1	1	1	1
27.02.2020	G2019036	600	0	0	0	0	0	0
27.02.2020	G2019037	600	0	0	0	0	0	0
27.02.2020	G2019038	172	470	600	1	1	0	1
27.02.2020	G2019039	600	0	0	0	0	0	0
27.02.2020	G2019040	600	0	0	0	0	0	0
27.02.2020	G2019041	5	24	27	1	1	1	1
27.02.2020	G2019042	28	600	0	1	0	0	1
27.02.2020	G2019043	52	54	599	1	1	1	1
27.02.2020	G2019044	12	41	48	1	1	1	1
27.02.2020	G2019045	15	110	14	1	1	1	1
27.02.2020	G2019046	28	6	5	1	1	1	1
27.02.2020	G2019047	27	10	13	1	1	1	1