

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Biologie

Katedra zoologie



**Individuální rozdíly v mateřském chování
(mateřský styl) u savců**

Bakalářská práce

Iva Leszkowová

Školitel : doc. RNDr. Marek Špinko CSc.

Konzultantka : Ing. Ilona Stěhulová Ph.D.

Praha 2011

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně pod odborným dohledem školitele a konzultantky 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 19.8.2011

Podpis

Abstrakt

Pojem „mateřský styl“ slouží k popisu mezidruhové, interindividuální a intraindividuální proměnlivosti v mateřské péči. V užším slova smyslu se používá pouze pro označení stálé variability v mateřském chování mezi jednotlivými matkami téhož druhu .

Koncept mateřského stylu je založen na dobře doložené skutečnosti, že jednotlivé složky mateřského chování spolu korelují a tato vzájemná vazba umožňuje popsat rozmanitý repertoár chování matky několika málo dimenzemi, jako je například starostlivost, omezování, odmítavost a tolerance.

Mateřský styl byl hojně popsán u primátů (např. Berman, 1990; Fairbanks, 1996). Do dnešního dne pak byla existence mateřského stylu potvrzena také u některých hlodavců (morče: Albers, 1999; myš: Benus a Rondigs, 1996), hospodářských zvířat (prase: např. Špinka a kol., 2000; ovce: Dwyer a Lawrence, 2010; koza: O'Brien, 1984) a šelem (pes: Wilsson, 1984).

KLÍČOVÁ SLOVA : Mateřský styl, Mateřské chování, Individuální rozdíly,
Konflikt rodiče a potomka, Starostlivost, Odmítavost

Abstract

The expression "maternal style" in the wider sense serves to describe the interspecies interindividual and intraindividual, variability in the maternal care. In the narrow sense it is used only to designate permanent variability in the maternal behaviour among different mothers of the same species.

The concept of the maternal style is based on a well-documented fact, that individual parts of maternal behaviour correlate with one another and this mutual bond enables to describe the varied repertoire of the mothers' behaviour by a few dimensions, such as e.g. protectiveness, restrictive, rejection and laissez-faire.

Maternal style of primates was described in a wide range (e.g. Berman, 1990; Fairbanks, 1996). Up to today the existence of maternal style has been confirmed also with some rodents (guinea-pig: Albers, 1999; mouse: Benus a Rondigs, 1996), domestic animals (pig: e.g. Špinka et al., 2000; sheep: Dwyer a Lawrence, 2010; goat: O'Brien, 1984) and predators (dog: Wilsson, 1984).

KEYWORDS : Maternal style, Maternal behavior, Individual differences,
Parent-offspring conflict, Protectiveness, Rejection

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Kvalitativní a kvantitativní rozdíly v mateřském stylu.....	2
3. Mezidruhová, interindividuální a intraindividuální proměnlivost mateřského stylu.....	4
3.1 Mezidruhová variabilita v mateřském chování u primátů.....	4
3.2 Inter-individuální variabilita v mateřském stylu	6
3.3 Intraindividuální variabilita v mateřském chování	11
3.3.1 Faktory asociované s matkou.....	11
3.3.2 Faktory asociované s potomkem.....	15
3.3.3 Prostředí	19
4. Důsledky mateřského stylu pro matku a mládě.....	22
4.1 Vliv mateřského stylu na matku.....	22
4.2 Vliv individuálního mateřského stylu na potomka.....	23
4.2.1 Vliv mateřského stylu na chování potomka.....	23
4.2.2 Vliv matky na budoucí mateřský styl dcer.....	25
4.2.3 Vliv na fyziologický stav potomka.....	25
5. Proximální mechanismy určující mateřský styl.....	27
5.1 Psychologické mechanismy.....	27
5.2 Fyziologické mechanismy.....	27
6. Ultimální příčiny variability v mateřském stylu.....	29
7. Závěr.....	30
8. Seznam použité literatury	31

1.Úvod

Pojem mateřský styl bývá často definován jako individuální rozdíly v mateřském chování, které přetrvávají během jedné laktace nebo i v laktacích následujících (např. Berman, 1990, Maestripieri, 1993b). Při použití v tomto smyslu, tedy jako inter-individuální rozdíly mezi jednotlivými matkami, patří do kategorie stálých (v rámci času, kontextů či obojího) rozdílů v chování mezi jednotlivci jako jsou například temperament či osobnost (personalita) u zvířete (Dall a kol., 2004). Někteří autoři uvádí místo pojmu „personalita“, používaného hlavně v psychologii člověka, pro existenci těchto rozdílností v chování jednotlivců např. pojem „behaviorální typ“ (Sih a kol., 2004).

Koncept mateřského stylu se v širším pojetí využívá pro obecný popis proměnlivosti mateřského chování jak v rámci jedné samice, tak u jednoho druhu či mezidruhově.

Koncept mateřského stylu je založen na doložených skutečnostech, že jednotlivé parametry, charakterizující rozdílnost v mateřském chování, spolu navzájem korelují. Například pokud u matky dochází k vysoké míře iniciace kontaktu s mládětem, projevuje často i vysokou míru mateřské péče (např. grooming : Fairbanks a McGuire, 1988). Díky vzájemným korelacím různých typů chování lze koncept mateřského stylu považovat za tzv. „behaviorální syndrom“. Pojem „behaviorální syndrom“ se v etologii a behaviorální ekologii používá k označení navzájem korelovaných parametrů chování jednatelce, které se vyskytují ve více situacích a přetrvávají po různě dlouho dobu (Sih a kol., 2004). Velkou předností konceptu mateřského stylu je, že shrnuje jinak nepřehlednou rozmanitost mateřského chování do jedné, či několika málo proměnných. Často jsou jako proměnné uváděny starostlivost a odmítavost (Fairbanks a McGuire, 1988; Bardi a Huffman, 2002), v některých případech jsou ještě doplněny dalšími dimenzemi (např. tolerance: Maestripieri, 1994; vřelost: Maestripieri, 1998 ; aktivita mláděte: Shino a kol., 1995). Díky určeným proměnným lze dále pozorovat, jaké vlivy mají na mateřský styl mnohé důležité biologické faktory, asociované s matkou (např. kondice, věk, parita, hormonální vlivy, příslušnost k plemenu; Fairbanks a McGuire, 1995; Dwyer, 2008; Maestripieri, 2007; Dwyer a Lawrence, 1998), potomkem (např. pohlaví, počet mláďat; Maestripieri, 2002; Price a kol, 1986) i faktory environmentální (např. predace, potravní nabídka; Mashoodh a kol, 2009; Saito a kol., 2006).

Vliv mateřského stylu na mládě je také ovlivněn řadou faktorů a je tedy obtížné vyvodit obecný závěr. Např. mateřská odmítavost často způsobuje zvýšení rizika mortality potomka (Fairbanks a McGuire, 1995) a z krátkodobého pohledu může vést ke stresovým

projevům (Bardi a Huffman, 2002), avšak s ohledem na vývoj potomka bylo v některých případech dokázáno, že odmítavé matky posilují rozvoj nezávislosti svého mláděte a poskytují mu tak možné výhody do budoucího života (Fairbanks, 1996). Starostlivost na druhou stranu může vést např. k dlouhodobé závislosti na matce nebo k horšímu vyrovnání se neznámým situacím (Fairbanks a McGuire, 1988).

Při zaměření na kvalitu vztahu matky s potomkem jsou výsledky jasnější. Nekvalitní vztah, způsobený např. nadměrnou nervozitou matky či její agresivitou vůči potomkovi, působí na mládě z fyziologického i psychologického hlediska negativně (Weaver a kol., 2004; Pajor a kol., 2010).

V této práci se držím širšího pojetí pojmu mateřský styl, protože koordinované rozdíly mezi matkami jsou často ve srovnatelné míře pozorovány u téže matky v průběhu života, ale i na mezidruhové úrovni. Cílem mé bakalářské práce je podat souhrnný literární přehled o dosud publikovaných studiích zabývajících se stylem mateřského chování savců. Kromě toho se zaměřuji také na vliv mateřské péče na mládě.

2.Kvalitativní a kvantitativní rozdíly v mateřském stylu

Rozdíly v mateřském stylu mají v některých případech podobu disjunktních, kvalitativně odlišných strategií, jak je tomu například u solitérní versus komunální péče o mláďata u mnoha druhů hlodavců (*Rhodentia*) (Hayes, 2000) . Ve většině případu se však jedná o kvantitativní rozdíly, které je možné popsat pomocí jedné či více kontinuálních proměnných.

Některé z těchto základních proměnných byly nejdříve stanoveny u primátů (Fairbanks, 1996) a k popisu rozdílů v mateřském stylu byly použity termíny starostlivý (protective), omezující (restrictive), tolerantní (laissez-faire) a odmítavý (rejective). Tyto a některé další termíny se v mnoha následných studiích používají k popisu variabilit v mateřském stylu a jsou uvedeny následující tabulce.

Dimenze	Proměnné asociované s dimenzí	Druh zvířete a články	Poznámky
Starostlivost	-vysoká míra mateřské péče (např.grooming) - vyhledávání kontaktů s mládětem - omezování - doba strávená v	- <i>Cercopithecus aethiops sabaues</i> (Fairbanks a McGuire ,1988) - <i>Macaca fuscata</i> :(Bardi a Huffman ,2002) - <i>Pan paniscus</i> , <i>Pan troglodytes</i> (De Lathouwers a	- u <i>M. fuscata</i> a <i>M. mulatta</i> navíc přerušování kontaktu a opouštění matky ze strany potomka

	kontaktu s potomkem	Van Elsacker, 2004) <i>Macaca fuscata</i> , <i>Macaca mulatta</i> (Bardi a kol. ,2001)	
	- vysoká reakce na stresovou vokalizaci selat a na člověka přítomného u vrhu	- <i>Sus scrofa f. domestica</i> (Špinka a kol., 2000)	- sledování míry vokalizace prasnice, vzdálenost prasnice od zábrany a snaha prasnice o překonání zábrany
Odmítavost	- vysoká míra přerušování a nízká iniciace vyhledávání kontaktu s potomkem - časté opouštění - odmítání potomka	- <i>Cercopithecus aethiops sabaicus</i> (Fairbanks a McGuire ,1988) - <i>Macaca fuscata</i> (Bardi a Huffman, 2002) - <i>Macaca fuscata</i> - <i>Macaca mulatta</i> (Bardi a kol., 2001)	- u <i>M. fuscata</i> a <i>M. mulatta</i> navíc iniciace potomka ve vyhledávání matky a v tvorbě kontaktu
	- odmítavé chování - zabránění kontaktu s mléčnou bradavkou	- <i>Pan paniscus</i> , <i>Pan troglodytes</i> (De Lathouwers a Van Elsacker ,2004)	Vyšší skóre u <i>P. paniscus</i> , ve srovnání s <i>P.troglodytes</i>
Tolerantní chování	- nízká míra omezování a nízká úroveň odmítání potomka	- <i>Macaca arctoides</i> (Maestripiéri, 1994)	
Odstup	- přerušování kontaktu s mládětem - opouštění mláděte	- <i>Pan paniscus</i> , <i>Pan troglodytes</i> (De Lathouwers a Van Elsacker, 2004)	- negativní asociace s věkem mláděte <i>P.paniscus</i> - pozitivní asociace s věkem mláděte u <i>P.troglodytes</i>
Aktivita mláděte	- vyhledávání a opouštění matky mládětem	- <i>Macaca fuscata</i> :(Shino a kol., 1995)	
Nezávislost	- negativní korelace s dobou strávenou v kontaktu s matkou, groomingem a chováním mláděte v náručí matky	- <i>Macaca fuscata</i> , <i>Macaca mulatta</i> (Bardi a kol., 2001)	

„Stayers“	- separace matky od stáda - přítomnost u potomka/ků	- <i>Carpa hircus</i> (O' Brien, 1984) - <i>Susu scrofa f. domestica</i> (Pajor a kol, 2000)	
„Leavers“	- ponechání potomka/ků bez kontaktu - tendence ke zvýšenému pobytu mimo potomka/ky	- <i>Carpa hircus</i> (O' Brien, 1984) - <i>Susu scrofa f. domestica</i> (Pajor a kol, 2000)	
Klid	- nízká noční aktivita matky - opatrnost při změně polohy - umožňování masáže struku po kojení	- <i>Sus scrofa f. domestica</i> (Špinka a kol., 2000)	
Aktivita v kojení	- vysoká frekvence kojení - nízký poměr nutritivních procesů kojení	- <i>Sus scrofa f. domestica</i> (Špinka a kol., 2000)	Nutritivní kojení - ejekce mléka = viditelné rychlé sací pohyby u selete

3. Mezidruhová, interindividuální a intraindividuální proměnlivost mateřského stylu

Typ mateřského chování, tedy mateřský styl, se může velmi odlišovat jak mezi příslušníky různých druhů, tak mezi jedinci uvnitř téhož druhu, tak u jedné a téže matky v průběhu života. Tyto tři úrovně variability jsou postupně probrány v této bakalářské práci.

3.1 Mezidruhová variabilita v mateřském chování u primátů

Existence mateřského stylu byla studována u primátů od roku 1960 (Fairbanks, 1996). Většina studií zaměřených na sledování mateřského stylu u primátů se opírá o práci Roberta Hinda (1969), který stanovil standardní soubor behaviorálních aktivit (*Madingley's system*) k popisu vztahů mezi matkou a mládětem a k mezidruhovému srovnávání. Mezi analyzované chování patří např. iniciace či přerušování kontaktu matkou i mládětem, odmítání, omezování nebo péče o srst (*grooming*). Pomocí těchto behaviorálních aktivit je provedena řada studií mateřského stylu.

Ze studií mezidruhové variability v mateřském stylu lze uvést práci Maestripieriho (1994a,b) porovnávající různé druhy makaků. Konkrétně pozoroval matky makaků rhesus

(*Macaca mulatta*), makaků medvědíh (*Macaca arctoides*) a vepřích (*Macaca nemestrina*). Nejvíce starostlivý a omezující mateřský styl byl objeven u samic makaka vepřího. Tyto samice trávily v kontaktu s mládětem nejvíce času, v nejvyšším poměru kontakt s mládětem iniciovaly a docházelo u nich k častému omezování potomka. Oproti tomu samice makaka medvědího projevily nejintenzivnější péči o srst (*grooming*) mláděte a prakticky vůbec se u nich nevyskytovala odmítavost ani omezování. V souvislosti s tím byla naměřena také nejnižší míra stresového drbání srsti (*scratchingu* - definovaného jako opakované pohyby rukou či nohou, při kterých jsou konečky prstů umístěny v srsti jedince) u makaků medvědíh a jejich mateřský styl lze kategorizovat jako tolerantní (*laissez-faire*). Procento „*scratchingu*“ představovalo míru úzkostlivosti. Nejvyšší míra „*scratchingu*“ byla zaznamenána u matek makaka rhesus, stejně tak tyto samice projevily největší odmítavost k potomkovi, která však zároveň představovala aktivní podporu v rozvoji nezávislosti potomka. Podle autora souvisí tyto charakteristiky makaků rhesus s jejich sezónním způsobem rozmnožování, při kterém může dojít k porodu dalšího potomka, aniž by předešlý byl dostatečně nezávislý na matce, a proto zde dochází k většímu tlaku na osamostatnění mláděte. U porovnávaných druhů makaků se tedy projevilo mnoho výrazných rozdílů v typu mateřské péče – v udržování kontaktu s potomkem, úrovně „*scratchingu*“ či v péči o srst mláděte. Avšak některé obecné mateřské tendence zůstaly podobné, např. tendence samic redukovat dobu strávenou v kontaktu s mládětem s postupujícím věkem mláděte, vyšší úroveň „*scratchingu*“ v nepřítomnosti potomka, než v jeho přítomnosti.

Mezidruhová proměnlivost mateřského stylu byla demonstrována také u šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) a šimpanze bonoba (*Pan paniscus*). V této studii byly analyzovány tři hlavní dimenze, popisující variabilitu mateřské péče – starostlivost, odmítavost a odstup (*distance*). Faktor starostlivosti pozitivně koreloval s utvářením kontaktu s mládětem, vyhledáváním, omezováním a ventrálním kontaktem, odmítavost pozitivně korelovala s odmítáním mláděte a zabráněním kontaktu s bradavkou, faktor „odstup“ byl v pozitivní korelaci s přerušováním kontaktu s mládětem a opouštěním. Starostlivost dosahovala u obou druhů průměrně shodných hodnot a podle autorů odpovídá dimenzi starostlivosti, popisované u některých druhů kočkodanovitých (*Cercopithecidae*; Fairbanks a McGuire, 1988; Bardi a Huffman, 2002). Další dvě dimenze se mezidruhově lišily. V odmítavosti dosahovaly samice bonoba vyššího skóre, než šimpanz učenlivý. U faktoru odstup se u bonoba ukázala negativní asociace s věkem mláděte, zatímco u šimpanze

učení bylo spojení s věkem potomka pozitivní. U kočkodanovitých jsou dimenze odmítavost a odstup spojeny v jednu (Fairbanks a McGuire, 1988), zde však autoři uvádějí, že odmítání mláděte a zabránění kontaktu s bradavkou souvisí spíše s regulací kontaktu s bradavkou a s kojením, než s udržováním těsného kontaktu s mládětem (De Lathouwers a Van Elsacker, 2004).

3.2 Inter-individuální variabilita v mateřském stylu

Existence individuální variability v mateřském stylu jednotlivých matek téhož druhu byla prokázána u mnoha primátů, např. u kočkodana zeleného (*Cercopithecus aethiops sabaues*:Fairbanks a McGuire1988), makaka rhesus (*Macaca mulatta*:Berman, 1990)či makaka červenolícího (*Macaca fuscata*:Shino a kol., 1995; Bardi a kol., 2001;Bardi a Huffman , 2002).

Fairbanks a McGuire (1988) používají ve své studii kočkodanů zelených dvě základní charakteristiky, odmítavé a starostlivé mateřské chování. Odmítavé chování matky charakterizovala vysoká míra přerušování kontaktů s mládětem, nízká iniciativa tyto kontakty vyvolávat a časté opouštění potomka.

Oproti tomu starostlivé mateřské chování zahrnovalo vysokou míru mateřské péče, vyhledávání kontaktu s mládětem, jeho častější kontrolu a také jeho omezování.

Obě tyto úrovně mateřského chování byly navzájem výrazně nezávislé, z čehož vyplývá, že existují samice s vysokou či nízkou úrovní obou dimenzí mateřského stylu zároveň.

Z tohoto důvodu se v některých studiích používá podrobnější rozdělení na čtyři typy mateřských stylů: nízká odmítavost a starostlivost, vysoká odmítavost a nízká starostlivost, nízká odmítavost a vysoká starostlivost, a vysoká odmítavost a starostlivost matky vůči mláděti. (Fairbanks a McGuire, 1988; Bardi a Huffman, 2002).

Parametry odmítavost a starostlivost se do jisté míry uplatňují ve všech studiích mateřského stylu u primátů. Shodně byly definovány například pro makaky červenolící, kde představovaly většinu variability v mateřském chování. Odmítavost pozitivně korelovala s přerušováním kontaktu s mládětem a jeho opouštěním. Starostlivost byla v pozitivní korelaci s iniciací a udržováním kontaktu s mládětem, mírou omezování, dobou strávenou v kontaktu a péčí o srst potomka. Obě dimenze mezi sebou ani zde nekorelovaly, proto byl k charakteristice jednotlivých samic použit výše zmíněný tzv.„čtyřpolní“ popis mateřského chování (Bardi a Huffman, 2002).

Jako střední bod mezi odmítavostí a omezováním se uvádí tolerantní chování (*laissez-faire*). Tato charakteristika se vyskytuje často například u samic makaka medvědího (*Macaca arctoides*), které při péči o potomka prakticky neprokazují omezování ani odmítavý postoj (Maestripieri, 1994a).

V některých studiích mateřského stylu byla analyzována ještě další dimenze, popisující proměnlivost v mateřském chování jednotlivců. Shino a kol. (1995) pátrali po zdrojích variabilit ve vztazích matek s mláďaty u makaků červenolících během prvních 12 týdnů po porodu. Pomocí analýzy hlavních komponent identifikovali jako hlavní faktory opět mateřskou starostlivost a odmítavost a dále také třetího původce variabilit ve vztazích samic a mláďat - „*aktivitu potomka*“, asociovanou s vyhledáváním a opouštěním matky. Nejvíce se v celkových rozdílnostech ve vztazích samic s mláďaty uplatnila mateřská starostlivost (37%), dále pak aktivita mláděte (27%), a na posledním místě mateřská odmítavost (17%). Celkově tyto tři atributy vysvětlovaly 81% variability ve vztazích matek s potomky.

Bardi a kol. (2001) pozorovali mateřský styl u makaků rhesus a červenolících. I zde autoři popisují proměnlivost v mateřském stylu tradičně pojmy starostlivost a odmítavost, navíc však také analyzovali další dimenzi, nazvanou „*nezávislost*“. Dimenze dále popisují nejen chování matky, ale také typy chování potomka. Např. odmítavost je korelována s přerušováním kontaktů matkou a s iniciací kontaktů ze strany potomka (viz. tabulka). Třetí nalezená proměnná – *nezávislost* - negativně koreluje s časem stráveným v kontaktu s mládětem, péčí o srst mláděte a chováním mláděte v náruči matky, souvisí tedy s aktivitou matky a je negativně korelována s indikátory potřeb mateřské péče mláděte a podle autorů je spojena s nabýváním *nezávislosti* u potomka .

Maestripieri (1998) určil u makaků vepřích (*Macaca nemestrina*) také třetí proměnnou k popisu mateřského stylu. Kromě starostlivého a odmítavého chování uvádí dimenzi s označením „*vřelost*“. Mateřská *vřelost* pozitivně souvisí s procentem času, věnovanému péči o srst mláděte a chování mláděte v náruči matky.

Existence mateřského stylu byla zkoumána převážně na primátech, existují však i studie, zabývající se jinými druhy savců.

U myši domácí (*Mus musculus f. domesticus*) se díky mnoha vyšlechtěným kmenům zkoumá rozdílnost mateřského chování samic, příslušících k různým kmenům. Brown a kol. (1999) demonstrovali rozdílný poměr času strávený mateřským chováním u kmenů *C57BL/6J (B6)* a *DBA/2J (D2)*. Samice z *D2* linie vykazovaly častější kojení, častější odpočívání s

vrhem a jejich mláďata měla menší mortalitu, než u samic *B6* kmene. Benus a Rondigs (1996) srovnávali mateřské chování linie agresivních (*SAL*) a neagresivních (*LAL*) myši domácích. *SAL* matky prokázaly signifikantně častější olizování mláďat. Dále se ukázaly také rozdílnosti v regulaci váhy během laktace. *LAL* samice vážily v laktační periodě signifikantně více, než *SAL* samice.

Dwyer a Lawrence (2000b) demonstrovali individuální proměnlivost mateřské péče u ovce domácí (*Ovis aries*). Jako základní faktory variabilit v mateřském chování standardně určili starostlivost a odmítavost. Autoři se dále zabývali srovnáváním chování matek prvorodiček s multiparitními samicemi, při kterém objevili třetí faktor variabilit v mateřském chování, vyskytující se u multiparitních matek- „*agresi*“. U ovčí prvorodiček souvisela agrese s dimenzí „odmítavost“ a mezi odmítavostí a starostlivostí byl negativní vztah. Oproti tomu multiparitní matky měly tyto dvě dimenze navzájem nezávislé.

Existence individuálních variabilit v mateřské péči byla potvrzena také u zdivočelé populace kozy domácí (*Capra hircus*). O'Brien (1984) v této studii popsal dvě obecné strategie mateřské péče a podle rozdílné aktivity matek po porodu je nazval jako „*stayers*“ a „*leavers*“. Pozorované stádo se skládalo z 99 jedinců, žijících v rozlehlém prostranství s minimálním lidským zásahem od roku 1865. Některé matky zůstaly po porodu v blízkosti svého mláděte po celý den a vykazovaly kontinuální mateřskou péči („*stayers*“ strategie, $N = 16$), některé však během dne mládě opouštěly a věnovaly se pastvě s ostatními členy stáda („*leavers*“ strategie, $N = 20$). Tyto samice se staraly o mládě v ranních hodinách, než odešly na pastvu, a poté v odpoledních hodinách po návratu do místa odpočinku, kde svá mláďata zanechávaly. U některých matek však nebylo možné použít definici ani jedné ze strategií a mnohé využívaly k následujícímu potomkovi odlišný typ mateřského chování, než k předešlému. Podle autora je pro zdivočelou kozu domácí, obývající rozsáhlé prostředí s různými tlaky predátorů, taková plasticita v mateřském chování výhodná.

Existence mateřského stylu byla prokázána i u prasete domácího (*Sus scrofa f. domestica*). Špinka a kol.(2000) uvádí jako zdroj většiny variabilit v mateřské péči prasnic tři faktory – klid (pozitivně asociován např. s nízkou noční aktivitou matky či opatrností při lehání k selatům), starostlivost (např. vysoká reakce na stresovou vokalizaci selat) a aktivitu prasnice v kojení (např. pozitivně spojená s frekvencí kojení). Rozdílnosti v mateřské péči prasnic demonstroval také Pajor a kol.(2000). V této studii bylo 22 prasnic se selaty chovaných v ohradách s možností libovolně opouštět vlastní vrh do prostoru, kam byl selatům

vstup zabráněn. I v tomto případě, jako u kozy domácí, lze mateřský styl diferencovat na typy „*stayers*“ a „*leavers*“. Většina pozorovaných prasnic ($n = 19$) měla v rámci 2. - 5. týdne po porodu tendenci k zvyšování času stráveného mimo svůj vrh (*leavers*) díky častějším frekvencím opouštění vrhu či delší době trávené v prostoru mimo selata. V 5. týdnu věku selat činila tato doba 40% - 80% celkového času a jednotlivé prasnice se lišily hlavně ve frekventovanosti opouštění vrhu. Průměrná doba, kterou prasnice trávily mimo svůj vrh, se u všech matek, klasifikovaných jako „*leavers*“, s postupujícím věkem selat zvyšovala. Zbylé prasnice ($n=3$) naopak poměr času, kdy nebyly přítomné u svého vrhu, nezvyšovaly, a to ani v pokročilé laktaci (*stayers*). V prostoru mimo selata se vyskytovaly méně než 15% celkového času. Na typ mateřského stylu neměla vliv parita, velikost vrhu ani poměr pohlaví ve vrhu (Pajor a kol., 2000). U prasete byla potvrzena stálost způsobu vokalizace v průběhu kojení (Špinka a kol., 2002)

K podobným výsledkům dospěla studie Valrose a kol. (2003), ve které autoři zaznamenávali chování 24 Yorkšírských prasnic během prvních 5 týdnů laktace. Mezi pozorované chování patřila obecná aktivita prasnic (stání a chůze), frekvence ve změnách polohy ze stání do ležení a opatrnost matek při těchto změnách polohy, spočívající např. v očichávání selat a rytí do podestýlky před změnou polohy či v nepřítomnosti selat v nebezpečné zóně při změně polohy. Některé prasnice se chovaly obecně více aktivně, než jiné. Aktivita prasnic a frekvence změn polohy se během pozorované laktální periody zvyšovaly a vykazovaly u jednotlivých prasnic vysokou opakovatelnost, z čehož vyplývá, že tyto behaviorální charakteristiky jednotlivých prasnic jsou, alespoň v rámci jedné laktace, individuálně stabilní. Valros a kol. (2002) ukazují dále také stálost ve frekvenci kojení u prasnic během jedné laktace.

Wilsson (1984) demonstroval variabilitu v mateřské péči u fen Německého ovčáka (*Canis lupus f. familiaris*). Zaměřil se na období odstavu štěňat a zaznamenával několik typů sociálního chování, agresivních signálů matky a dobu strávenou kojením u 17 vrhů mezi 3. až 8. týdnem po porodu. Výsledky odhalily extrémnější agresivitu u některých fen, charakterizovanou hlavně ceněním zubů a inhibicí štěněte kousnutím při pokusech o sání mléka. Ostatní samice braly svá štěňata do tlamy, aniž by u toho prováděly jiné formy agresivního chování, a také pečovaly o srst mláďat intenzivněji, ve srovnání s agresivnějšími fenami.

Mateřské chování může být shodné v průběhu jedné laktace, ale matky se mohou chovat podobně také k po sobě následujícím potomkům. Přetrvávání shodného mateřského chování jednotlivých samic v jedné laktaci či mezi laktacemi následujícími bylo popsáno převážně u primátů. Fairbanks (1996) demonstrovala tento fenomén u kočkodanovitých (*Cercopithecidae*). Mateřské chování se s růstem potomka sice modifikovalo podle aktuálních požadavků matky i potomka, avšak samice s vysokou mírou odmítavosti, omezování či kontaktu s mládětem v prvních 2 měsících po narození potomka pokračovaly v relativně vysoké míře tohoto chování i v pozdějším věku mláděte. Objevila se také tendence k udržování do jisté míry shodného typu mateřské péče i o další narozené potomky.

Podobnou stálost mateřského chování v čase zaznamenala Berman(1990) u makaka rhesus, a to jak pro jednotlivé matky s mládětem, tak i pro jednotlivé rodiny, sestávající z matky a všech jejích mláďat. Makakové rhesus v této studii žili v zajetí, avšak v relativně rozlehlém prostředí (15,2ha) podporující složení society podobné stavu ve volné přírodě. Tlupa byla organizovaná do „multimale multifemale“ uspořádání a vyskytovaly se v ní tři matrilineární skupinky s rozpětím více než 4 generací. Součástí měřených hodnot byla např. vzdálenost matky od mláděte, vzájemný kontakt a jeho iniciace ze strany matky či relativní míra mateřské odmítavosti. Hodnoty pro každý pár matka – mládě byly měřeny v několika po sobě jdoucích periodách věku mláděte a poté zaneseny do personálního korelačního testu. Výsledky ukázaly signifikantně pozitivní korelaci pro každé měření vzájemných interakcí matky s potomkem během sousedících věkových period mláděte, z čehož vyplývá, že tyto interakce byly po celou dobu pozorování výrazně podobné. I během nesousedících věkových period se ukázala pozitivní korelace pro všechna měření každého páru matka – mládě, a to v procentu času stráveném v kontaktu s mléčnou bradavkou a procentu času bez kontaktu s matkou. Podobná pozitivní korelace byla zaznamenána pro každou rodinu (matku a všechny její potomky), po prvních 6. týdnech života mláďat se projevila větší podobnost v interakcích matek a mláďat ve stejné rodině (se stejnou matkou), než u párů v různých rodinách (s různými matkami). Rodinné odlišnosti v interakcích matky a potomka byly způsobeny primárně rozdílnostmi mezi jednotlivými matkami a nikoli odlišnosti mezi potomky. (Berman, 1990).

K popisu stálých individuálních rozdílů v mateřské péči byl koncept mateřského stylu použit také ve studii Alberse a kol.(1999) na morčeti domácím (*Cavia apperea f. porcellus*). K určení, zda je mateřské chování neměnné v čase, probíhalo pozorování samic (n = 10) během

4 následujících vrhů. K vyloučení možného vlivu podobnosti mláďat následujícího vrhu, která by mohla způsobit shodnou mateřskou péči, byla mláďata 1.a 4. vrhu adoptována jiným matkám (*cross-fostering*). K popisu mateřské péče byly použity parametry afiliativního a agresivního chování a lokomoce matky, zahrnující např. opouštění či vyhledávání mláďat. Doba trvání ventrálního kontaktu, péče o srst (*grooming*), míra agresivního chování a lokomoce byly u každé matky jiné, avšak při zaměření na jednu matku se projevila souhlasnost v těchto parametrech mateřské péče ke všem vrhům. V tomto případě se tedy projevila podobnost mateřského chování v čase (Albers a kol., 1999).

Stálost některých parametrů mateřského stylu mezi laktacemi byla objevena také u prasete domácího a ovce domácí. U prasnic byly objeveny konstantní individuální rozdíly v reakci na stresovou vokalizaci selat při zalehnutí (Pitts a kol., 2002) a stálost způsobu vokalizace v průběhu kojení (Špinka a kol., 2002).

U ovce domácí lze pozorovat stálost v úrovni mateřské starostlivosti mezi následujícími laktacemi, míra odmítavosti konstantní v čase nebyla, naopak se s přibývajícím paritou ovcí snižovala (Dwyer a Lawrence, 2000).

3.3 Intraindividuální variabilita v mateřském chování

Mateřský styl u téže matky je proměnlivý a může se tak měnit v průběhu života v závislosti na mnoha faktorech, které jsou popsány v této kapitole. Vychází to ze skutečnosti, že míra optimální investice do potomka je různá pro samice v různé situaci.

Faktory, působící na mateřský styl, lze kategorizovat do třech skupin: 1) faktory asociované s matkou (věk, kondice, parita, zkušenosti, temperament, příslušnost k plemeni), 2) faktory asociované s potomkem/ky (pohlaví, počet mláďat ve vrhu), 3) vliv prostředí.

3.3.1 Faktory asociované s matkou

Podle hypotézy rodičovských investic představuje množství energie, poskytnuté potomkovi, kompromis mezi potřebami potomka a matky (Trivers, 1974). Množství energie, které je v nejlepším zájmu darovat pro matku, je většinou nižší, než množství energie vyžadované mládětem. Čím více energie a úsilí matka mláděti poskytne, tím více snižuje svůj budoucí reprodukční potenciál (Fairbanks, 1993). S tím souvisí rozdílná mateřská péče matky v různém stavu (např. v různém věku, kondici, reprodukčním stavu). Tento fenomén je důležitý pro porozumění intraindividuální variabilitě v mateřské péči.

Věk a kondice

Podle hypotézy rodičovských investic (Trivers, 1974) s věkem samic stoupá mateřská starostlivost. U starých matek je nejvýhodnější pečovat o své mládě, jelikož nemají jistotu dalšího potomka. Oproti nim však mladé matky do svých mláďat neinvestují tolik energie, aby si zachovaly dobrý reprodukční potenciál do dalšího rozmnožovacího období. Tuto hypotézu podpořila například studie makaka rhesus, ve které starší samice investovaly do potomků více, než mladé (Hinde, 2009).

Podobně také u kozy domácí dochází se zvyšujícím se věkem k zintenzivnění mateřské péče. Starší samice více preferují tzv. „*stayers*“ způsob mateřského chování, kdy zůstávají s narozeným kůzlem dlouhou dobu a jen minimálně ho opouštějí (O'Brien, 1984).

Maestriperi (1993b), pozoroval u starších a/nebo více zkušených matek makaka rhesus také menší úroveň úzkostlivého chování, demonstrovaného nižší mírou vizuálního vyhledávacího chování samice v nepřítomnosti mláďete a méně častým stresovým drbacím chováním (*scratching*) samic.

Fairbaks a McGuire (1995) popisují vliv věku a kondice matky na kvalitu mateřské péče u kočkodanů zelených. Deskripce je založená na funkci ve tvaru písmene U s extrémními hodnotami na obou koncích a průměrem ve středu. Extrémy představují na jedné straně samice v neoptimálním věku pro reprodukci (méně než 3roky; více než 14let) nebo s nízkou tělesnou hmotností (3,9kg a nižší), na druhé straně pak samice v dobrém reprodukčním věku (5-13let) a v dominantním hierarchickém postavení. Matky v obou těchto stavech vykazovaly velkou míru odmítavého mateřského chování a nízkou úroveň vyhledávání tělesných kontaktů s mláďetem. Dominantní, reprodukčně úspěšné samice odmítaly mládě z důvodu zkrácení intervalu k dalšímu oplodnění a porodu, čímž zvyšovaly svou reprodukční úspěšnost. Samice ve špatné kondici či rizikovém věku odmítaly své potomky, jelikož jim nedokázaly poskytnout požadované množství energie, aniž by tím neohrožovaly své vlastní zdraví. Do středu funkce U byly umístěny samice s průměrným reprodukčním postavením, které opouštěly své potomky signifikantně méně a naopak se s nimi snažily častěji navazovat kontakt. Průměrné samice odstavovaly své mládě až ve 3. či 4. měsíci věku, což je o 1 až 2 měsíce později, než jak činily samice s extrémními statuty.

S věkem souvisí také připravenost matky pečovat o nově narozeného jedince a je možné předpokládat, že starší zkušené samice budou na fyzické nároky svého mláďete lépe připraveny, než mladé a nezkušené. Tato myšlenka byla potvrzena u *Landrasa* prasete

domáciho, kdy starší samice měly při pečování o své sele bohatší tukové zásobení, a tudíž se lépe vyrovnávaly s fyzickými nároky, spojenými s výživou a ošetřováním mláďete. Samice s vyšší hmotností se tak ukázaly jako starostlivější matky. Dalším důkazem je, že objemnější samice trávily delší dobu v poloze vleže, což mláďatům umožňovalo přístup ke struku. Silnější samice také nepotřebují šetřit tolik energie do budoucího reprodukčního cyklu, na rozdíl od samic s nízkou tělesnou hmotností. Úbytek hmotnosti samice během mateřské péče souvisel s růstem mláďete (Wallenbeck a kol, 2008).

Vliv tělesné hmotnosti na efektivitu mateřské péče u domestikovaných prasat zaznamenal také Pitts a kol. (2002). Prasnice v tomto experimentu měly možnost využívat volnou plochu (*get away area*), na kterou byl zabráněn přístup selatům. Samice s nižší tělesnou hmotností se v tomto areálu zejména v pozdní fázi laktace vyskytovaly mnohem častěji na úkor mateřské péče o vrh. Frekventovanějším navštěvováním této lokality prasnice omezovaly váhový úbytek, vzniklý laktací.

Parita a zkušenost

Dosavadní život a zkušenosti matky jsou spjaty s počtem již porozených mláďat, čili paritou. Lze se domnívat, že vyšší parita povede k rozsáhlejší a efektivnější mateřské péči.

Alternativu podává např. hypotéza zahrnující mateřské zkušenosti, která předpokládá, že mladá nezkušené matky vynaloží více úsilí do mateřské péče, jelikož není natolik efektivní, jako u starších zkušenějších matek (Fairbanks, 1996).

U plemen *Scottish Blackface* a *Suffolk* ovce domácí prvorodičky (do 2 let věku) projevovaly delší latenci v zahájení péče o srst novorozeného jehněte, častější vokalizaci, opouštění jehněte a zabraňování jehněti v pokusech o sání mléka, ve srovnání se samicemi s vyšší paritou. Se zvyšující se paritou a tedy i s přibývajícím zkušenostmi docházelo u ovcí k redukci odmítavého typu mateřského chování (Dwyer a Lawrence, 2000). Prvorodičky dále charakterizovala větší míra úzkostlivosti a odtazivosti a jejich mláďata měla vyšší mortalitu, než mláďata zkušených matek (Dwyer, 2008).

Studie Alexandra a kol. (1993) podává důkaz o tom, že efekt parity na mateřské chování u ovcí není spjat s jejím věkem. U primiparních ovcí plemene *Merino*, starých 5 let, kterým bylo v minulosti odepřeno oplodnění, pozoroval také delší latenci v zahájení péče o srst jehněte po porodu a vyšší podíl nekooperativního chování k jehněti, ve srovnání se

zkušenými matkami.

U plemen masného a masně-mléčného skotu (*Německý angus* a *Simmental*) měla parita vliv na reakce samic na člověkem prováděnou manipulaci s narozenými telaty (odstavení nově narozeného telete a značkování na ucho). Při této situaci se zaznamenávalo chování krav pomocí skóre v rozmezí hodnot 1 – 5. Hodnota 1 byla přidělena matkám, které při proceduře stály klidně a vykazovaly lhostejnost k teleti. Naopak skóre 5 představovalo nebezpečné krávy, které se snažily odstrčit manipulátora od svého telete. Prvotelky dosahovaly nižšího skóre a vykazovaly tedy menší behaviorální reakci na manipulaci s teletem, na rozdíl od krav s vyšší paritou (Hoppe a kol., 2008).

U prasete domácího se vyskytují rozporné výsledky pro vliv parity na mateřské chování. Např. Pajor a kol. (2000) tento efekt neprokázali. Pitts a kol (2002) nenalezli souvislost parity prasnic a využívání prostoru bez přístupu selat, objevili však slabou tendenci prasnic s vyšší paritou k méně časté mateřské péči. Gäde a kol.(2008) poukázal na častější zalehnutí selat u prasnic s vyšší paritou. Možné vysvětlení je, že s rostoucí paritou se zvyšovala velikost vrhu a také tělesná hmotnost samice, která souvisela s pohybovými problémy.

Parita může určovat mimo jiné i postavení samice v hierarchii a tím ovlivňovat míru mateřské péče. U makaků rhesus se u multiparních samic objevila tendence k vyšší dominanci, prvorodičky se naopak projevovaly jako submisivní. Dominantní postavení samice zodpovídalo za menší počet kontaktů s mládětem. Primiparní, a většinou tedy i submisivní matky vykazovaly naopak menší frekvenci odmítavého chování a udržovaly častěji kontakt s mládětem (Hinde a Spencer-Booth, 1971). Podobný efekt parity na mateřské chování byl pozorován v tlupách makaka vepřího. Samice po prvním porodu vykazovaly vyšší míru starostlivosti, ve srovnání s multiparními samicemi (Maestriperieri, 1998).

Tyto výsledky se dají vysvětlit např. hypotézou zahrnující mateřské zkušenosti, která předpokládá, že mladá nezkušené matky vynaloží více úsilí do mateřské péče, jelikož není natolik efektivní, jako u starších zkušenějších matek (Fairbanks, 1996).

Zkušenosti samice s úmrtí mláděte také v nemalé míře ovlivňuje mateřské chování. Fairbanks (1988a) demonstrovala tento fakt u matek kočkodanů zelených. Samice, kterým zemřelo mládě, byly k dalšímu potomkovi více starostlivé, omezující a hrály větší roli v udržování kontaktu s mládětem než matky, které své mládě úspěšně odchovaly.

Shodně reagovaly i klisny zdivočelého koně domácího (*Equus caballus*). Po předešlé zkušenosti se smrtí hříběte u nich docházelo k časnějšimu navození estrálního cyklu a zvýšené mateřské starostlivosti o následujícího potomka. Na tomto fenoménu je založená reprodukční strategie hřebců, kteří vědomě usmrtí hříbě od jiného otce (infanticida), aby klisna mohla co nejdříve znovu zabřeznout (Cameron a kol., 2003).

Plemeno

Mezi faktory, ovlivňující mateřské chování, patří u domácích zvířat také plemeno, které do určité míry ovlivňuje temperament a tím i chování zvířete.

Dwyer a Lawrence (1998) považují typ plemene za hlavní faktor, určující rozdílné mateřské chování u ovce domácí . Jejich studie srovnávala ovce mléčného plemene *Suffolk* a masného plemene *Blackface*. *Blackface* projevovaly větší míru péče o srst jehněte krátce po porodu a větší podíl kooperativního chování při pokusech jehněte o sání mléka. Ovce plemene *Suffolk* oproti tomu výrazně častěji projevovaly agresí vůči jehněti a ve větším poměru času ho opouštěly.

Odlišnosti v mateřském chování u různých plemen skotu zaznamenali Hoppe a kol. (2008). Krávy masného plemene *Aberdeen Angus* vykazovaly při manipulaci s teletem vyšší míru aktivní obrany než matky masně-mléčného plemene *Simmental*.

Při křížení plemene *Landrace* a *Large white* prasete domácího bylo demonstrováno odlišné mateřské chování u kříženců. Tyto prasnice vykazovaly vyšší procento zalehávání selat (Gäde a kol., 2008). Při zkřížení divokého prasete s domácí formou se rodily prasnice prokazující nižší hodnoty v některých aspektech mateřské péče, ve srovnání s domácími prasnicemi. Křížené samice projevovaly častější ukončování finální masáže struku při kojení a zvýšenou pohybovou aktivitu v noci, vedoucí rovněž k riziku zalehnutí selat. Avšak ve většině sledovaného chování se neprojevovaly výrazné variability mezi domácími a kříženými prasnicemi (Špinková a kol., 2000).

3.3.2 Faktory asociované s potomkem

Mateřské chování matky může ovlivnit chování a aktivita mláděte. Důkaz, že způsob chování mláděte může ovlivňovat matku a její chování, přinesl např. Wilsson (1984). Při pozorování fen Německého ovčáka a jejich vrhů objevil individuální rozdíly v chování matek i štěňat. Některé feny se projevovaly více agresivně, což podle autora může souviset s faktem, že některá štěňata se ve větším procentu času pokoušela sát mateřské mléko. Dalším důkazem

je fakt, že štěňata chovaná agresivní fenou prokazovala při separaci od matky v 8. týdnu častější vokalizaci.

Benus a Rondigs (1996) pozorovali signifikantně častější olizování mláďat u matek linie agresivní (SAL) myši domácí, ve srovnání s neagresivních linií (LAL) a poté adoptovali SAL mláďata LAL matkám a naopak. Úroveň mateřské péče SAL samic s vlastním či adoptovaným vrhem byla shodná, avšak péče LAL samic se SAL adoptovanými mláďaty dosahovala signifikantně vyšší úrovně, než při péči o LAL mláďata, což také naznačuje vliv časných zkušeností s mládětem na úroveň mateřské péče.

Pohlaví mláďete

Asociaci pohlaví potomka a mateřského chování vysvětluje například Trivers-Willardova hypotéza (Trivers a Willard, 1973), též hypotéza kvalitních samců, která tvrdí, že poměr narozených potomků je regulován podle kondice samice. Jak kondice matek klesá, poměr pohlaví narozených potomků se přiklání více k samičímu pohlaví.

Z více specifického pohledu tato hypotéza předpokládá, že matky v dobré kondici regulují svou investici do toho pohlaví, které jim nejpravděpodobněji přinese výhody do budoucna. Z tohoto pojetí se odrážejí i alternativní hypotézy, vysvětlující regulaci poměru pohlaví ze strany matky. Jedná se např. o „*local-resource competition hypothesis*“ a „*local resource enhancement hypothesis*“, které uvádějí souvislost mezi regulací pohlaví potomstva a sociálním postavením samice a předpokládají, že vysoko postavené samice budou investovat více do potomka filopatrického pohlaví (van Schaik a Hrdy, 1991).

Model Trivers-Willardovy hypotézy vychází ze třech základních předpokladů, které se však dají vztáhnout jen na určité druhy zvířat s přítomnou polygynií. Mezi předpoklady patří :

- kondice mláďete na konci období rodičovských investic má tendenci korelovat s kondicí matky během období rodičovských investic
- rozdíly v kondici mláďete na konci období rodičovských investic mají tendenci přetrvávat do dospělosti
- dospělý samci mají větší variabilitu v reprodukčním úspěchu, než samice, a k reprodukčnímu úspěchu jim napomohou i drobné výhody více, než samicím

Pokud daná kritéria platí, pak je pro matky v dobrém stavu výhodné směřovat své investice více k synům, jelikož jim do budoucna zajistí dobrou kondici, důležitou v kompetici

s ostatními samci o reprodukčně aktivní samice. Samice ve špatné kondici by svým synům takové benefity neposkytly a ti by tak v dospělosti pravděpodobně neuspěli v soutěži s ostatními samci. Avšak pokud svou investici směřují k dcerám, mají z velkou pravděpodobností zajištěny budoucí výhody ve formě vnoučat. Takto funguje Trivers–Willardova hypotéza například u losa evropského (*Alces alces*). Samice ve špatné kondici se přikláněly k produkci a vyšší investici do dcer, což jim přinášelo budoucí výhody ve větším množství „vnoučat“, než měly matky ve špatné kondici upřednostňující syny, a naopak (Trivers a Willard, 1973).

Avšak analýza různých studií Trivers-Willardovy hypotézy u kopytníků ukázala, jak se výsledky mění s použitím různých typů měření. Studie zaměřené na kondici matky před početím a dominantní chování matky objevily silný vztah mezi kondicí matky a poměrem pohlaví mláďete. Na druhou stranu, experimenty zacílené na měření morfologických či fyziologických parametrů kondice po porodu prokázaly pouze malou či žádnou souvislost s poměrem pohlaví potomků (Sheldon a West, 2004). Ve studii bizonů amerických (*Bison bison*) byla kondice matky měřená z krátkodobého i dlouhodobého hlediska (především reprodukční stav, věk, dominantní postavení, pre-pubertální váhový přírůstek, věk první reprodukce, datum narození, doba trvání kojení vlastní matkou). Naměřená kondice matek prokázala pouze nepatrnou souvislost s poměrem porozených potomků. Pouze u posledního mláďete starých samic se objevila tendence k většímu poměru produkce dcer (Green a Rothstein, 1991).

„*Local-resource competition hypothesis*“ se vztahuje na druhy zvířat, žijící v societách s jedním filopatrickým pohlavím a s intenzivní kompeticí o zdroje a byla doložena např. u některých druhů primátů, žijících v matrilineárních společenstvech. V těchto případech hypotéza předpokládá, že samice se pokusí zabránit ostatním samicím v produkci dcer, pokud jejich vlastní dcery zůstanou v rodné tlupě a budou muset soutěžit o limitované zdroje (van Schaik a Hrdy, 1991). Podporou této myšlenky jsou doložené skutečnosti, že v societách s filopatrií samic se vyskytuje obtěžování dcer ze strany ostatních samic, a to převážně dcer od nízko postavených matek. S tímto faktem je dále asociována vyšší míra mortality dcer od submisivních matek (Silk a kol., 1981). Další podporou je fakt, že intervaly mezi porody jsou delší při porodu dcery, než syna (např. Maatsriepieri, 2002).

Na „*local-resource competition hypothesis*“ navazuje „*local resource enhancement hypothesis*“ která pracuje se skutečností, že dcery jsou v matrilineárních společenstvech s

přítomnou hierarchií sociálně postavené poblíž svých matek (např. Fairbanks, 1993) a v dospělosti se z nich stávají spojenci v kompetici s ostatními matriliniemi. Proto je pro dominantní samice výhodné investovat do dcer, jelikož dominantní dcery zvětší úspěšnost rodinné skupiny v kompetici o zdroje (van Schaik a Hrdy, 1991).

Důkaz pro platnost těchto hypotéz podává např. studie makaků vepřích. Dominantní samice v této studii rodily více dcer a naopak submisivní samice ve větším poměru produkovaly syny. Středně postavené samice regulovaly poměr pohlaví ke svému věku. Pokud byly mladé, investovaly stejně jako dominantní samice více do dcer, avšak ve stáří se jejich investice přikláněla více k samčímu pohlaví potomka, shodně s nízko postavenými samicemi. Projevila se zde také odlišná energetická náročnost jednotlivých pohlaví. Jako energeticky náročnější na odchov se dle očekávání ukázaly být dcery. Z dlouhodobého hlediska porod samice prodlužoval interval dalšího porodu, což naznačuje zmíněnou vyšší energetickou náročnost samic (Maestriperi, 2002).

Makakové rhesus v souvislosti s pohlavím potomka regulují složení mateřského mléka. Pokud se samici narodí syn, produkuje mléko o vyšší energetické hodnotě, než v případě narození dcery. Avšak tento rozdíl je kompenzován kvantitou produkovaného mléka, která je pro syny nižší. Proto je celková dostupná energie pro obě pohlaví podobná (Hinde, 2009).

U masného skotu souvisí s pohlavím potomka doba trvání prvního sání mateřského mléka těsně po porodu. Lidfors a Jensen (1988) pozorovali signifikantně delší dobu prvního sání mléka u jaloviček, než u býčků. Zároveň také krávy trávily více času v kontaktu s potomkem, pokud se jednalo o jalovičku.

Počet mláďat

V neposlední řadě ovlivňuje mateřské chování také počet potomků v jednom vrhu.

U masného plemene skotu *Hereford* byly matky s dvěma narozenými telaty méně pozorné, což ohrožovalo jejich vzájemnou sociální vazbu. Oslabení sociálního vztahu bylo pravděpodobně alespoň částečně způsobeno rozdělením pozornosti matky mezi oba potomky. Porození dvou telat s sebou přinášelo také časnější přerušování kontaktů s mláďaty, a to již v 5. či 6. dnu po porodu. Oproti tomu samice s jedním teletem udržovaly kontakt delší dobu, u některých samic byl dokonce pozorován vzestup frekvence kontaktů s postupujícím časem.

Telata z dvojčat vykazovala také nedostatečnou výživu mateřským mlékem. Následkem toho se u telat vyskytovala zvýšená pohyblivost, související s opouštěním matky na větší vzdálenost a delší dobu, a menší míra agregace u matky, ve srovnání s telaty jedináčky. Deficit matky v produkci mléka dvojčata nahrazovala „alosáním“ u jiných samic, což opět vedlo k zeslabení sociální vazby na vlastní matku (Price a kol., 1986).

U prasnic plemene *Landrasa* velikost vrhu pozitivně korelovala s množstvím přijaté potravy. Prasnice s větším vrhem měly tendenci ke konzumaci většího množství potravy, což zapříčinilo nižší míru mateřské péče a progresivnější proces odstavu (Wallenbeck a kol., 2008). Prasnice ustájené v kotci s volným využíváním zvláštního kotce, který byl nepřístupný selatům (*get away area*), rovněž prokázaly asociaci mezi velikostí vrhu a mateřskou péčí. Častěji byly v „get away“ prostoru přítomné samice s většími vrhy, jejich péče tedy nebyla tak intenzivní, jako u samic s méně selaty (Pitts a kol., 2002).

U ovcí byl pozorován efekt velikosti vrhu na dobu strávenou péčí o srst. Ovce se dvěma mláďaty projevovaly po narození druhého mláděte redukcí v péči o srst prvního jehněte a druhorozenému věnovaly pouze 65% z celkové doby péče o srst prvního jehněte. Na druhou stranu se u ovcí se dvěma jehňaty projevila kratší doba latence před zahájením péče o srst po porodu (Dwyer a Lawrence, 1998).

3.3.3 Prostředí

Environmentální podmínky ovlivňují fyzický i psychický stav samic a tudíž i mateřskou péči. Např. Arey a Sancha (1996) poukázali na kvalitnější mateřskou péči prasnic, žijících v rodinném systému, ve srovnání s prasnicemi chovanými v porodních klecích. Rodinná kompozice se skládala ze čtyřčlenné skupiny prasnic, umístěné již během gestace do uzavřené arény se slámovým substrátem, volně přístupnou porodní ohradou a společným vnějším výběhem. Tyto prasnice strávily, ve srovnání s prasnicemi v klecích, méně času inaktivním ležením, více času věnovaly úpravě substrátu (zahrnující např. očichávání, rytí či pojídání slámy) a na nahrávku se stresovým voláním selat reagovaly častěji postavením z leže. U samic, chovaných v porodních klecích, docházelo k frekventovanějším snahám o sání mléka, u prasnic z rodinného systému byla delší doba trvání sání mléka. Selata z rodinného uspořádání vykazovala vyšší procento hravého chování a ve 2. týdnu po porodu měla větší váhový přírůstek, než selata z porodních klecí.

Chaloupková a kol. (2007) poukázali na intenzivnější stresové projevy v chování selat,

žijících v porodních klecích (standardní porodní klec bez podestýlky), ve srovnání se selaty chovanými v obohacených klecích (o 60% větší prostor, podestýlka). Selata ze standardních klecí při testu přístupu k člověku (umístění jednoho selete z vrhu do uzavřené experimentální místnosti po dobu 3 minut s přítomným neznámým člověkem) ve 26 dni věku intenzivněji vokalizovala a při transportu na jatka v 6 měsíci věku měla vyšší hladinu kortisolu, oproti vrhům chovaným v obohaceném prostředí. Měření pH masa po porážce selat ukázalo tendenci pro nižší hodnoty u jedinců ze standardní klece, ve srovnání s obohaceným prostředím.

Potravní nabídka

Vhodný příklad, jak potravní podmínky ovlivňují mateřské chování, poskytla studie na druhu *C57BL/6* laboratorní myši domácí. Experiment spočíval v separaci myší do třech skupin, při čemž každé skupině byla přidělována potrava v různém množství - nízkém, vysokém a variabilním. Samice žijící v prostředí s vysokou či variabilní dostupností potravy věnovala svým mláďatům větší péči, ve srovnání se samicemi umístěnými v potravně chudém prostředí (Coutellier a kol., 2009).

Korelace přítomnosti potravy s mateřským chováním byla sledována také u kojících samic potkana obecného (*Ratus norvegicus*), kterým byl nabízen roztok sacharózy nebo destilovaná voda. Ve skupině se sacharózovým roztokem docházelo k inhibici mateřského chování a iniciaci chování potravního. Přítomnost destilované vody mateřské chování nijak neovlivnila. Je tedy možné konstatovat, že u kojících samic potkana má stravovací chování přednost před chováním mateřským a není nijak tlumeno přítomností mláďat (Saito a kol., 2006).

U kočkodana zeleného se vliv potravní nabídky na mateřské chování objevil při změně diety, která po přeměně obsahovala vysoké procento vlákniny. Toto složení způsobilo snížení tělesné hmotnosti samic zhruba o 10%. Váhový úbytek dále zapříčinil signifikantní zvýšení odmítavého mateřského chování. Odmítavost a úbytek na hmotnosti navzájem pozitivně korelovaly, z čehož vyplývá, že čím více se zredukovala hmotnost matek, tím více odmítaly své mláďe (Fairbanks, Blau, Jorgensen, 2010).

Predace

Součástí života volně žijících živočichů je predace a její riziko. Vliv predace na mateřské chování byl zkoumán v laboratorních podmínkách u potkanů obecných. Jako stresový faktor predace byl použit pach kočky domácí (*Felis silvestris familiaris*), a to v

období prvního týdne po porodu. Již po pěti dnech byla pozorována zvýšená mateřská péče u samic, vystavených pachu predátora, oproti kontrolnímu vzorku (Mashoodh a kol., 2009)

Sociální prostředí a sociální interakce

Vliv sociálního prostředí na mateřské chování demonstruje např. studie dvou kolonií makaků rhesus (Maestripieri, 2001). Jedna kolonie čítala 5 skupin a žila v *Madingley* ve vnějším výběhu 8mx3mx4m s vnitřním prostorem 2,5mx1,5mx2m v počtu 14-30 jedinců, z nichž vždy pouze jeden byl samec. Ostatní členové byly dospělé samice se svými sub-adultními a juvenilními potomky a malými mláděty. Druhá pozorovaná kolonie pocházela z *Yerkes* a skládala se z 92 jedinců, konkrétně 3 dospělých samců, 35 dospělých samic a opět různě starých potomků. Jejich venkovní výběh zaujímal plochu 38mx38m. Samice obou skupin se výrazně nelišily ve věku, paritě, dominantní hodnotě ani v poměru pohlaví potomků, avšak lišily se v mateřském chování. Matky v *Madingleyské* kolonii trávily více času v kontaktu s potomkem, více své mládě omezovaly, méně odmítaly a při nepřítomnosti mláděte prokazovaly častější stresové drbání (*scratching*). V této societě docházelo navíc i k vyššímu procentu únosu mláděte ostatními členy tlupy. Nalezené vnitrodruhové variability v mateřském chování jsou podle autora způsobeny v nemalé míře právě různou sociální kompozicí v obou koloniích (Maestripieri, 2001). Stejně tak mezidruhové variability v mateřské péči hulmanů (*Colobinae*) a kočkodanů (*Cercopithecinae*) považuje Maestripieri (1994c) za následek rozdílného sociálního prostředí a variabilních sociálních interakcí obou druhů. Mezi takové sociální interakce zařazuje hlavně chování cizích samic k nově narozenému mláděti a reakce matky na manipulaci těchto samic s potomkem. Interakce cizích dospělých a juvenilních samic s mládětem byly popisovány jako poměr afiliativního a agresivního chování samic. Pokud se poměr přikláněl více k agresivnímu chování cizích samic, matky zaujímaly více starostlivý a omezující mateřský styl. U societ hulmanů byly zaznamenány převážně afiliativní interakce s mládětem ze strany cizích samic a tolerantnější mateřský styl, ve srovnání s kočkodany.

U kočkodanů zelených byl pozorován také vliv interakce s vlastní matkou na úroveň mateřského chování dcery během prvních 6. týdnů života mláděte. Vazba matky a mláděte byla klasifikovaná podle dvou parametrů chování, charakterizující mateřskou starostlivost-omezování potomka a procento času, strávené v těsném kontaktu. Omezování bylo klasifikováno jako aktivní znemožnění mláděti opustit kontakt s matkou. U samic s přítomnou vlastní matkou docházelo k nižší úrovni omezování potomka, menší míře iniciace a udržování

kontaktu s potomkem a k nižšímu procentu doby, strávené v těsném kontaktu. Mláďata s přítomnou babičkou se vyskytovala výrazně častěji mimo svou matku (nad 1m) a již v brzkém věku (2.-4.měsíc) prokazovala nejvyšší iniciaci v udržování kontaktu s matkou (vyhledávání a opouštění matky). Potomci bez babičky hráli největší roli v regulaci kontaktů s matkou až v pozdějším věku (4.-6.měsíc) (Fairbanks, 1988b).

U mnoha druhů primátů představuje jistou míru sociálního stresu inkorporace nových samců do rodné tlupy, která se odehrává, například u kočkodanovitých, během každých 3 – 4 let. V období této imigrace cizích samců byla pozorována intenzivnější mateřská starostlivost matek, způsobená pravděpodobně sníženou bezpečností v tlupě (Fairbanks, 1996).

K podobnému efektu dochází v societách šimpanze učenlivého, kde také hrozí infanticidní chování dospělců, a proto jsou zde samice výrazně více starostlivé, ve srovnání s šimpanzem bonobo, žijícího v méně rizikových podmínkách, kde jsou matky naopak více odmítavé a více času věnují sociálním interakcím s ostatními členy tlupy (De Lathouwers, Van Elsacker, 2004).

Vliv sociálních interakcí se samci na mateřské chování byl pozorován také ve stádech zdivočelého koně domácího. Stáda byla uspořádána ve dvou různých kompozicích. V některých žil pouze jediný hřebec, v jiných bylo přítomno několik hřebců, z nichž jeden vždy dominantní. Klisny následně prokazovaly různé mateřské chování v závislosti na typu stáda. Konkrétně byla zaznamenána vyšší míra starostlivosti vůči hříbatům u kobyl, žijících ve skupině s více hřebci. Za intenzivnější mateřskou péčí stojí pravděpodobně vyšší riziko infanticidy ze strany dospělých samců. S tímto faktem je asociována také horší fyzická kondice matky. Je možné konstatovat, že ve stádech s více samic mají klisny náročnější podmínky a udržení adekvátního mateřského chování je stojí více úsilí (Cameron a kol., 2002)

4.Důsledky mateřského stylu pro matku a mládě

4.1 Vliv mateřského stylu na matku

Jako důsledek vysoké míry starostlivého mateřského chování, způsobené smrtí předešlého potomka, se u samic kočkodanů zelených prodlužoval interval k dalšímu porodu (Fairbanks, 1988a). Naopak zkracování intervalu k následnému porodu je způsobeno odmítavějším mateřským stylem. Tuto strategií využívají matky kočkodana zeleného, které jsou v optimálním reprodukčním věku a dobré kondici pro další reprodukci (Fairbanks a

McGuire, 1995). Podobný důkaz pro schopnost matek ovlivnit svůj reprodukční úspěch po návratu do plodného období přinesli Berman a kol. (1993). Demonstrovali fakt, že matky makaka rhesus během prvního estrálního cyklu projevovaly nižší stupeň odmítavosti a častější iniciaci v navozování kontaktu mláděte s bradavkou. Tyto charakteristiky byly asociovány s neschopností matky zabřeznout.

4.2 Vliv individuálního mateřského stylu na potomka

Mateřské chování ovlivňuje psychický i fyzický stav potomka po celý jeho život. Potomek je tedy mimo dědičnosti znaků formován rovněž vnějšími faktory, převážně tedy typem mateřské péče (Faibanks a McGuire, 1988). Rozdílná mateřská péče může sloužit k ovlivnění vývoje potomka v souladu s aktuálními podmínkami životního prostředí. (Mashoodh a kol., 2009). Aktuální environmentální podmínky jsou příčinou různého rodičovského chování, které je v souladu s těmito podmínkami a dále ovlivňuje psychický a fyzický stav potomka. Jelikož většinou rodič a mládě obývají stejnou niku, dochází tímto způsobem k přenosu adaptivních vlastností rodičů na potomky. Pokud je rodič např. vystaven nepříznivému životnímu prostředí, projevuje se u něj zvýšená stresová reaktivita, která má dále za následek zintenzivnění některých behaviorálních a endokrinních reakcí mláděte na stres. Behaviorální zahrnují ostražitost a bázlivost, endokrinní například změnu reaktivity osy hypothalamus-hypofýza-nadledvinky. Změny těchto parametrů mláděti pomáhají lépe detekovat potencionální ohrožení či hrozbu jiného jedince a aktivují katabolické reakce lipolýzy, glykolýzy a glukoneogeneze, které vedou k mobilizaci tělesných zásob. Tyto efekty rodičovské péče demonstroval u potkana obecného Zhang a kol. (2004).

4.2.1 Vliv mateřského stylu na chování potomka

Tento vliv je v mnohých studiích demonstrován prostřednictvím pozorování rozvoje nezávislosti potomka. Obecně lze předpokládat, že odmítavé chování matky či nízká starostlivost budou působit na mládě negativně. Avšak právě s ohledem na nezávislost mláděte se ukazuje, že odmítání či málo starostlivý postoj matky podporuje nezávislost potomka, zatímco vysoká úroveň starostlivosti rozvoj nezávislosti zpožďuje.

Částečně v souladu s touto myšlenkou je studie makaků červenolících, jejíž výsledky ukazují, že mláďata od odmítavých matek prováděla v 5. měsíci věku signifikantně častěji stresové drbací chování (*scratching*), stresovou vokalizaci a častěji pokusy o navázání kontaktu s matkou, v 7. a 9. měsíci však rozdíl vymizel. Na druhou stranu se potomci

odmítavých matek ukázaly jako aktivnější při exploraci okolního prostředí. Tato rozdílnost od mláďat starostlivých matek se s postupujícím věkem také snížila (Bardi a Huffman, 2002).

Fairbanks a McGuire (1988) demonstrovali dlouhodobý efekt mateřské starostlivosti na chování potomka u kočkodanů zelených, žijících v zajetí, avšak v přirozeně komponovaných societách. Mláďata od matek s nízkou hodnotou starostlivosti vykazovala větší míru explorativního chování a dřívější nezávislost na matce. Důkaz podává sledování zájmu ročních mláďat o vnější prostředí a dvouletých mláďat v experimentu zkoumajícím reakci na neznámé prostředí. Potomci více starostlivých samic se o vnější prostor zajímali signifikantně méně a do neznámého prostředí vstupovali později, ve srovnání s potomky méně starostlivých matek. Mateřská odmítavost nebyla s těmito výsledky průkazně asociována.

Weaver a kol.(2004) se u makaka vepřího a makaka kápoového zaměřili na kvalitu vztahu mezi matkou a potomkem, měřenou pomocí poměru afiliativního a agresivního mateřského chování. Jejich studie ukazuje, že dle kvality vztahu je možné predikovat reakci mláděte na stresové situace, např. na umělou separaci matky ze skupiny. Po takto nečekaném odstavení někteří jedinci zaujímali pasivní postoj, často vokalizovali a po 2. týdnech po odstavení se u některých z nich projevila i agrese k ostatním členům tlupy. Tato mláďata zažila před odstavením nekvalitní vztah s matkou. Kvalitní mateřský vztah naopak vyvolal po separaci matky ostražitější chování mláděte, ale také časté sociální interakce s ostatními členy a malou míru stresové vokalizace. Tyto charakteristické reakce mláďat, spojené s předešlou kvalitou mateřské péče, přetrvávaly i v 16. až 17. měsíci věku, kdy byla vystavena další stresové zkoušce v podobě začlenění do nové sociální skupiny.

Pitts a kol. (2002) prokázali pozitivní působení nízké úrovně mateřského chování na selata prasete domácího při separaci od matky. Pokud byly v době před odstavením prasnice méně starostlivé a věnovaly se více času krmení mimo svůj vrh, měla jejich selata při odstavení signifikantně méně problémů a stresových projevů a dokonce i menší míru mortality, ve srovnání se selaty starostlivých matek. Odmítavé mateřské chování, zažité v brzkém věku, může ovlivňovat potomka i z dlouhodobého hlediska. Fairbanks (1996) pozorovala reakce dospívajících samců na cizího dospělého při kterých se ukázalo, že samci, kteří v dětství zažili odmítavý postoj matky, reagovali na cizince více odvážně a přistupovali k němu na kratší vzdálenost, v porovnání se samci od starostlivých matek.

4.2.2 Vliv matky na budoucí mateřský styl dcer

U kolonie kočkodanů zelených objevila Fairbanks (1989) tendenci k přenosu individuálního mateřského stylu z matky na dceru. Nejlepší prediktor mateřského chování samic v dospělosti byly zkušenosti z dětství s přístupem její matky. Podle toho bylo možné odhadnout, kolik času průměrně stráví samice v kontaktu se svým potomkem. Ten byl významně korelován s časem, který strávila během prvních šesti měsíců života v kontaktu se svou matkou.

Mezigenerační podobnost mateřského stylu pozorovala také Berman (1990) v societě volně žijících makaků rhesus, kde matky a dcery prokazovaly shodu v úrovni odmítavého mateřského postoje. Míra odmítavosti potomka u dcery byla však více podobná míře odmítavosti vlastní matky k mladšímu sourozenci, kterou dcera mohla pozorovat.

Maestripieri a kol. (2007) uvádí u makaků rhesus přenos určitých charakteristik mateřského chování z adoptivní matky na adoptovanou dceru. Adoptované dcery byly v péči o své první mládě shodné se svou nebiologickou matkou v míře odmítavosti a v péči o srst mláděte. Mezigenerační přenos tedy pravděpodobně funguje do jisté míry na principu časných zkušeností dcery s chováním ať již biologické či nebiologické matky.

4.2.3 Vliv na fyziologický stav potomka

Z fyziologického hlediska je hlavním parametrem, který může mateřský styl ovlivnit, mortalita mláděte. Pokud je kvalita mateřské péče nedostatečná, může mláděti hrozit vyšší riziko mortality, než pokud je péče matky kvalitní. Např. u prasete domácího byla objevena korelace mezi mortalitou selat, způsobenou zalehnutím, a reakcí prasnic na stresovou vokalizaci selat. Matky s intenzivnější reakcí na stresové volání měly nižší procento mortality selat (Wechsler a Hegglin, 1996).

Zvýšená úmrtnost mláďat byla zaznamenána také při odmítavém chování matek kočkodana zeleného. Odmítavost samic souvisela s jejich nízkou tělesnou hmotností či rizikovým věkem (Fairbanks a McGuire, 1995).

Vliv variabilního mateřského chování na fyziologický stav novorozence je možné dokázat např. pomocí měření hladiny stresového hormonu kortisolu či metabolotů serotoninu (hydroxiindolooctová kys, homovanilová kys.). Maestripieri a kol. (2009) sledovali existenci vztahu mezi fyziologickými a behaviorálními rozdílnostmi u makaků rhesus. U mláďat starostlivých matek naměřili výrazně vyšší hladinu kortisolu v plasmě, ve srovnání s mláďaty

odmítavých samic. Tyto mláďata vykazovala častější přerušování kontaktu s matkou, oproti tomu odmítaná mláďata se naopak ve větší míře pokoušela iniciovat kontakty s matkou. Podle autora jsou tyto efekty pouze krátkodobé, a z dlouhodobého hlediska způsobí vyšší koncentrace kortisolu u potomků starostlivých matek hypersenzitivitu vůči stresu.

Odmítavý mateřský styl má efekt na hladinu 5- hydroxiindoloctové kyseliny (5-HIAA) v cerebrospinálním moku (CSF) mláďat. Při odmítavém mateřském chování byly u mláďat naměřeny signifikantně nižší hodnoty 5-HIAA. Koncentrace 5-HIAA negativně korelovala s mírou stresového drbání srsti potomka, které je považováno za ukazatele úzkostlivosti. Potomci od odmítavých matek vykazovaly také nižší socializaci a vyšší procento solitérního hravého chování, a to přinejmenším v prvních 6.měsících věku, kdy probíhalo pozorování. Shodné hodnoty byly naměřeny i pro mláďata, chovaná adoptovanými matkami, což naznačuje, že tyto hodnoty nejsou způsobeny genetickou podobností (Maestripieri a kol., 2006). V pozdější studii Maestripieri (2008) shodně pozoroval dlouhodobou nižší hladinu 5-HIAA v CSF mláďat od odmítavých matek, a to během prvních 3 let života mláďete.

Při zaměření na vliv hrubého mateřského chování na mládě nebyly nalezeny signifikantní rozdíly v koncentracích 5-HIAA ani homovanilové kyseliny (HVA) mezi mláďaty chovanými hrubými matkami a kontrolním vzorkem, kde matky hrubost neprojevovaly. Objevila se však opět signifikantně nižší hladinu 5-HIAA a HVA mláďat, jejichž matky projevovaly vysokou míru odmítavosti. Shodná tendence byla nalezena i u adoptovaných mláďat. Variability v koncentracích 5-HIAA a HVA byly během tříletého pozorování stále v čase (Maestripieri a kol., 2006).

Koncentrace kortisolu, váhový přírůstek a tělesná hmotnost mláďete byly pozorovány u ovce plemena *Tsigai*. Měřené hodnoty pro mládě souvisely s temperamentem matky (určován při vážení samic pomocí stupnice 1-5;1-klidný, 5-nervózní). Klidnější ovce odchovala jehňata s vyšším váhovým přírůstkem a větší hmotností při odstavu, navíc měla tato jehňata nižší hladinu kortisolu a nižší skóre temperamentu, ve srovnání s jehňaty odchovanými nervózní matkou (Pajor a kol., 2010).

Samice divokých hyen skvrnitých (*Crocuta crocuta*) ovlivňují fyziologický a psychický stav svého potomka do určité míry hladinou androgenu. U dominantních samic byla nalezena signifikantně vyšší hladina androgenu v období gestace, ve srovnání se submisivními. Koncentrace androgenu měla podobné hodnoty i u narozených mláďat.

Dominantní samice tedy rodily potomky s vyšší hladinou androgenu, což se behaviorálně projevilo ve větší míře agrese u těchto mláďat (Dloniak a kol., 2006).

5. Proximální mechanismy určující mateřský styl

5.1 Psychologické mechanismy

Variabilita v mateřském chování může být podmíněna různou psychickou reaktivitou samic. Např. u matek makaka rhesus, trpících úzkostlivostí, dochází k vyšší starostlivosti o potomka, zahrnující častější vyhledávání a omezování mláděte. Jako prediktor úzkostlivosti se v této studii uplatnil vizuální monitoring samice v nepřítomnosti mláděte a poměr stresového drbání (*scratching*). Vizuální monitoring pozitivně koreloval s úrovní mateřské starostlivosti, drbací chování však nikoliv. Jeho vysoké a nízké hodnoty představovaly nízkou míru starostlivosti, střední hodnoty naopak vysokou úroveň starostlivého mateřského chování (Maestripieri, 1993b).

5.2 Fyziologické mechanismy

Z fyziologického hlediska je variabilita v mateřském chování popisována hladinou hormonálních látek a různých metabolitů v těle matky.

Jedním z důležitých hormonů pro mateřství a mateřskou péči je bez pochyby oxytocin, který zajišťuje hlavně stahy dělohy při porodu a ejekci mléka při kojení. Avšak podílí se také na mateřském chování samice. Důkazy poskytuje např. studie jaloviček, pozorovaných během první gestace a po porodu. Těmto samicím byla podána epidurální anestezie, blokující centrální i periferní výlev oxytocinu. Nepřítomnost oxytocinu v krvi samice způsobila redukci až úplné vymizení olizování novorozeného telete během 3 hodin po porodu (Williams a kol., 2001).

Pedersen a Prange (1979) uvádějí efekt oxytocinu u laboratorních potkanů. Samice, které nikdy nebyly gravidní, byly ošetřeny oxytocinem (aplikován do levé laterální intracerebrální dutiny). Kontrolní skupinu tvořily samice ošetřené podobně, avšak solným roztokem. Ze 13 samic s aplikovaným oxytocinem 6 projevilo plné mateřské chování k přítomným mláďatům, zahrnující např. olizování mláďat, seskupování mláďat na jedno místo či stavění hnízda. V kontrolní skupině se plné mateřské chování neprojevilo ani u jedné z 12 samic.

Valros a kol. (2004) demonstrovali efekt hladiny oxytocinu a prolaktinu na mateřskou

péči prasnic, s ohledem na kojení a tělesnou váhu prasnic i selat. Oba hormony byly měřeny během doby úspěšného kojení (charakterizované ejekcí mateřského mléka a indikované přítomností rychlých sacích pohybů u selat) a 15 min po úspěšném kojení. Koncentrace oxytocinu byla v nekojící fázi nižší, než při kojení, oproti tomu hladina prolaktinu dosahovala při kojení vyšších hodnot, ve srovnání s nekojící dobou. Množství oxytocinu měřené v nekojící fázi dále pozitivně korelovalo s váhovým přírůstkem jednotlivých selat ve vrhu, a v době kojení bylo v pozitivní korelaci s váhovým úbytkem prasnic.

Prolaktin hraje také důležitou roli v mateřském chování savců. Jako příklad může sloužit studie Bridgese a kol (1990) prováděná na dosud neoplozených samicích potkanů s provedenou ovariektomií. Pozorované samice byly nejprve ošetřeny steroidy pro potlačení produkce prolaktinu. Poté jim byl aplikován ovčí prolaktin a sledována reakce na cizí mláďata. Aplikace prolaktinu způsobila u samic rapidní nárůst mateřského chování (např. seskupování mláďat v hnízdě, nošení zpět do hnízda), oproti kontrolnímu vzorku.

Maestriperi a kol.(2007) poukázali na rozdílnou koncentraci 5-HIAA, související s rozdílným mateřským chováním makaka rhesus. Naměřil nižší koncentraci 5-HIAA v cerebrosinálním moku u matek s prokazatelně vyšší mírou odmítavého chování.

Změny ve fyziologii se projevily i v rámci laktační periody. U kojících matek bylo v plasmě naměřeno signifikantně vyšší množství kortisolu, prolaktinu a také tendence k vyšší hladině oxytocinu, ve srovnání s nekojícími samicemi (Maestriperi a kol., 2009). Příčinou vyšší koncentrace kortisolu u kojících matek, ve srovnání s nekojícími, je patrně stres, kterému podléhají matky v laktaci v souvislosti s rizikově nízkým věkem mláďat (Maestriperi a kol., 2008).

Bardi a Huffman (2006) demonstrovali asociaci mezi hladinou kortisolu a odmítavým chováním samic makaka rhesus a makaka červenolícího. Koncentrace kortisolu fluktovala v období před a po porodu a byla u obou druhů odlišně regulována. Makakové rhesus mezi těmito obdobími svou hladinu kortisolu výrazně neměnili, oproti nim samice makaka červenolícího vykazovaly signifikantně vyšší míru kortisolu před porodem. Asociace kortisolu se starostlivým mateřským chováním nebyla u obou druhů prokázána. Avšak pozitivní korelace se objevila v mateřské odmítavosti a koncentraci kortisolu.

S odmítavým mateřským chováním obou druhů makaků jsou signifikantně korelovány také metabolity estrogenu. Mezi odmítavým chováním a hladinou estrogen konjugátu (*EIC*)

se projevila negativní asociace (Bardi a kol., 2001).

Neurobiologické pozorování samic makaka rhesus s hrubým mateřským chováním ukázalo signifikantně vyšší hladinu kortikotropin-releasing hormonu (*CRH*) a *5-HIAA* v cerebro-spinálním moku, ve srovnání s kontrolním vzorkem matek, u kterých nebyla hrubost k mláděti nikdy zaznamenána. Vysoká koncentrace *CRH*, *5-HIAA* a také 3-methoxy-4-hydroxyphenylglycolu (*MHPG*) souvisela s mateřskou agresí a odmítavostí potomka. Hladina metabolitů *5-HIAA* a *MHPG* byla navzájem pozitivně korelovaná (Maestripiéri a kol., 2005).

U samic ovce domácí plemena *Tsigai* srovnával Pajor a kol. (2010) mateřské schopnosti a temperament jednotlivých ovcí. Temperament popisovalo skóre 1 – 5, které bylo u samic měřeno během 30s procesu vážení. Hodnota 1 představovala klidné jedince, hodnotu 5 získávaly naopak nervózní ovce. Klidnější matky měly při odstavu nižší koncentraci kortisolu (1,79 nmol/l) ve srovnání s nervóznějšími matkami (5,35 nmol/l). Klidné ovce vykazovaly také vyšší produkci mléka.

6.Ultimátní příčiny variability v mateřském stylu

Jako ultimátní příčinu variability v mateřském stylu lze uvést fakt, že samice modifikuje svou mateřskou péči v závislosti na svém aktuálním stavu, jako např. věku či fyzické kondici. Podle těchto okolností matka rozhoduje, jak optimálně investovat do potomka. Často je modifikována např. mateřská odmítavost, doba odstavu (Fairbanks a McGuire, 1995), čas strávený s potomkem/ky (Pitts a kol, 2002), nebo dochází k regulaci laktace (Wallenbeck a kol., 2006) .

Hypotéza rodičovský investic (Trivers, 1974) popisuje vliv kvality mateřské péče v souvislosti s věkem samice. Staré samice na konci svého životního reprodukčního období budou svému mláděti poskytovat kvalitnější mateřskou péči, jelikož nemají takovou jistotu dalšího potomka, jako mladé samice. Tak např. u kozy domácí dochází s postupujícím věkem k častější přítomnosti matky s mládětem (O'Brien, 1984).

Mladé samice v optimálním reprodukčním věku mohou projevovat naopak snížení míru mateřské péče za účelem co nejbližšího návratu do plodného stavu. Např. u kočkodanů zelených bylo pozorováno vysoce odmítavé chování mladých matek a zároveň také zkrácení jejich intervalů mezi porody, ve srovnání s matkami v průměrném věku, které své mládě neodmítaly (Fairbanks a McGuire, 1995).

Podobně matky modifikuje mateřské chování podle své aktuální kondice. Lze se domnívat, že neoptimální fyzická kondice přiměje matku k redukcí mateřské péče. Např. u prasete domácího dochází u matek s nízkou tělesnou hmotností k častějšímu opouštění vrhu, naopak matky s dobrým tělesným zásobením zůstávají více času u svých selat (Pitts a kol, 2002). Samice kočkodanů zelených projevují ve špatné fyzické kondici odmítavý mateřský postoj. Toto odmítání má za následek vyšší mortalitu mláďat. Podobný odmítavý postoj však v této studii zaujímaly i matky v optimální fyzické kondici, zřejmě opět za účelem zkrácení intervalů mezi porody. Tyto samice však odmítáním nezvýšily riziko mortality svých mláďat (Fairbanks a McGuire, 1995).

7.Závěr

Rozdílnost mateřského stylu je popisována jak mezidruhově, tak v rámci jednoho druhu. U primátů, žijících často v societách, je tato variabilita způsobena alespoň do jisté míry rozdílným sociálním prostředím či variabilitou v interakcích s ostatními členy skupiny. Ukazuje se, že základní dimenze mateřského stylu, popsané u jednoho druhu primátů, se dají použít i na další druhy. Otázkou zůstává, do jaké míry se tyto dimenze mohou generalizovat i na ostatní zvířata.

U samic mnoha druhů zvířat byla prokázána také existence stálých individuálních rozdílů v mateřském chování mezi samicemi v rámci jednoho druhu, které souvisí s temperamentem a osobností zvířete.

Mateřský styl je proměnlivý v průběhu života matky a je ovlivněn mnoha biologickými faktory i faktory prostředí. Řada z těchto faktorů je v přímé souvislosti s matkou, např. její kondice, věk, temperament, parita, zkušenosti, příslušnost k plemeni, psychický a fyzický stav. Další skupinou jsou faktory související s potomkem. Mládě dokáže přimět matku do jisté míry modifikovat mateřskou péči podle jeho potřeb nebo i jen nezištně ovlivnit chování matky prostřednictvím vlastního chování. Také počet potomků v jednom vrhu souvisí s odlišnou mateřskou péčí. Poslední, avšak neméně důležitou kategorii, působící na mateřský styl, představují environmentální faktory, např. potravní nabídka, predace, sociální prostředí.

Z reprodukčního hlediska se variabilita v mateřském stylu může vysvětlit jako kompromis mezi produkcí potomstva a mortalitou mláďete. Matky svým odmítavým postojem mohou zvyšovat počet odchovaných potomků, avšak současně může docházet k zvyšování

rizika mortality mláděte. Starostlivost na druhou stranu způsobuje prodlužování doby, kdy je matka schopná znovu otěhotnět, současně však snižuje riziko úmrtí mláděte.

Mateřský styl má krátkodobý i dlouhodobý vliv na fyziologický i psychický stav potomka. Odmítavost z krátkodobého pohledu může způsobit zvýšené riziko mortality mláděte, avšak v obecně bezpečném prostředí může vést k rozvoji soběstačnosti, nezávislosti a socializace mláděte. Vysoká míra starostlivosti na druhou stranu povede k větší opatrnosti potomka v neznámých situacích.

8. Seznam použité literatury

- Albers, P.C.H., Timmermans, P.J.A., Vossen, J.M.H. (1999). Evidence for the existence of mothering styles in guinea pigs (*Cavia apperea* f. *porcellus*). *Behaviour*, 136, 469-479.
- Alexander, G., Bradley, L. R., & Stevens, D. (1993). Effect of age and parity on maternal- behaviour in single-breeding Merino ewes. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 33(6), 721-728.
- Arey, D. S., & Sancha, E. S. (1996). Behaviour and productivity of sows and piglets in a family system and in farrowing crates. *Applied Animal Behaviour Science*, 50(2), 135-145.
- Bardi, M., & Huffman, M. A. (2002). Effects of maternal style on infant behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Developmental Psychobiology*, 41(4), 364-372.
- Bardi, M., & Huffman, M. A. (2006). Maternal behavior and maternal stress are associated with infant behavioral development in macaques. *Developmental Psychobiology*, 48(1), 1-9.
- Bardi, M., Shimizu, K., Fujita, S., Borgognini-Tarli, S., & Huffman, M. A. (2001). Hormonal correlates of maternal style in captive macaques (*Macaca fuscata* and *M-mulatta*). *International Journal of Primatology*, 22(4), 647-662.
- Benus, R. F., & Rondigs, M. (1996). Patterns of maternal effort in mouse lines bidirectionally selected for aggression. *Animal Behaviour*, 51, 67-75.
- Berman, C. M. (1990). Consistency in maternal-behavior within families of free-ranging rhesus-monkeys - an extension of the concept of maternal style. *American Journal of Primatology*, 22(3), 159-169.
- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R., & Suomi, S. J. (1993). Reproductive consequences of maternal-care patterns during estrus among free-ranging rhesus-monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(6), 391-399.
- Bridges, R. S., Numan, M., Ronsheim, P. M., Mann, P. E., & Lupini, C. E. (1990). Central prolactin infusions stimulate maternal-behavior in steroid-treated, nulliparous female rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(20), 8003-8007.
- Brown, R.E., Mathieson, W.B., Stapleton, J., Neumann, P.E. (1999). *Psychology & Behavior*. 67(4), 599-605.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2003). Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(2), 92-101.

- Chaloupkova, H., Illmann, G., Neuhauserova, K., Tomanek, M., & Valis, L. (2007). Prewaning housing effects on behavior and physiological measures in pigs during the suckling and fattening periods. *Journal of Animal Science*, 85(7), 1741-1749.
- Coutellier, L., Friedrich, A. C., Failing, K., Marashi, V., & Wurbel, H. (2009). Effects of foraging demand on maternal behaviour and adult offspring anxiety and stress response in C57BL/6 mice. *Behavioural Brain Research*, 196(2), 192-199.
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8), 734-739.
- De Lathouwers, M., & Van Elsacker, L. (2004). Comparing maternal styles in bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 64(4), 411-423.
- Dloniak, S. M., French, J. A., & Holekamp, K. E. (2006). Rank-related maternal effects of androgens on behaviour in wild spotted hyaenas. *Nature*, 440(7088), 1190-1193.
- Dwyer, C. M. (2008). Individual variation in the expression of maternal behaviour: A review of the neuroendocrine mechanisms in the sheep. *Journal of Neuroendocrinology*, 20(4), 526-534.
- Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B. (1998). Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: Effects of genotype and litter size. *Applied Animal Behaviour Science*, 58(3-4), 311-330.
- Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B. (2000a). Effects of maternal genotype and behaviour on the behavioural development of their offspring in sheep. *Behaviour*, 137, 1629-1654.
- Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B. (2000b). Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis aries*): Constancy and change with maternal experience. *Behaviour*, 137, 1391-1413.
- Fairbanks, L. A., McGuire, M.T. (1988). Long term effect of early mothering behaviour on responsiveness to the environment in vervet monkeys. *Developmental psychobiology*, 21(7), 7111 – 724.
- Fairbanks, L. A. (1988a). Mother-infant behavior in vervet monkeys - response to failure of last pregnancy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23(3), 157-165.
- Fairbanks, L. A. (1988b). Vervet monkey grandmothers - effect on mother-infant relationship. *Behaviour*, 104, 176-188.
- Fairbanks, L. A. (1989). Early experience and cross-generational continuity of mother-infant contact in vervet monkeys. *Developmental Psychobiology*, 22(7), 669-681.
- Fairbanks, L. A. (1993). What is good mother? Adaptive variatio in maternal behavior of primates. *Current directions in psychological sciences*, 2(6), 179-183.
- Fairbanks, L. A. (1996). Individual differences in maternal style: Causes and consequences for mothers and offspring. *Advances in the study of behaviour*, 25, 579 – 611.
- Fairbanks, L. A., Blau, K., & Jorgensen, M. J. (2010). High-Fiber Diet Promotes Weight Loss and Affects Maternal Behavior in Vervet Monkeys. *American Journal of Primatology*, 72(3), 234-241.
- Fairbanks, L. A., & McGuire, M. T. (1995). Maternal condition and the quality of maternal-care in vervet monkeys. *Behaviour*, 132, 733-754.
- Gade, S., Bennewitz, J., Kirchner, K., Looft, H., Knap, P. W., Thaller, G., & Kalm, E. (2008). Genetic parameters for maternal behaviour traits in sows. *Livestock Science*, 114(1), 31-41.

- Green, W. C. H., & Rothstein, A. (1991). Sex bias or equal-opportunity - Patterns of maternal investment in Bison. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(5), 373-384.
- Hayes, L. D. (2000). To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behaviour*, 59, 677-688.
- Hinde, K., Power, M. L., & Oftedal, L. T. (2009). Rhesus Macaque Milk: Magnitude, Sources, and Consequences of Individual Variation Over Lactation. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(2), 148-157.
- Hinde, R. A., & Spencer, Y. (1971). Towards understanding individual differences in rhesus mother-infant interaction. *Animal Behaviour*, 19(FEB), 165-&.
- Hoppe, S., Brandt, H. R., Erhardt, G., & Gauly, M. (2008). Maternal protective behaviour of German Angus and Simmental beef cattle after parturition and its relation to production traits. *Applied Animal Behaviour Science*, 114(3-4), 297-306.
- Lidfors, L., & Jensen, P. (1988). Behavior of free-ranging beef-cows and calves. *Applied Animal Behaviour Science*, 20(3-4), 237-247.
- Maestriperieri, D. (1993). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca-mulatta*) .2. Emotional bases of individual-differences in mothering style. *Ethology*, 95(1), 32-42.
- Maestriperieri, D. (1994a). Mother-infant relationship in 3 species of macaques (*Macaca-mulatta*, *Macaca-nemestrina*, *M-arctoides*) .1. Development of the mother-infant relationship in the first 3 months. *Behaviour*, 131, 75-96.
- Maestriperieri, D. (1994b). Mother-infant relationship in 3 species of macaques (*Macaca-mulatta*, *Macaca-nemestrina*, *M-arctoides*) .2. The social-environment. *Behaviour*, 131, 97-113.
- Maestriperieri, D. (1994c). Social-structure, infant handling, and mothering styles in group-living old-world monkeys. *International Journal of Primatology*, 15(4), 531-553.
- Maestriperieri, D. (1998). Social and demographic influences on mothering style in pigtail macaques. *Ethology*, 104(5), 379-385.
- Maestriperieri, D. (2001). Intraspecific variability in parenting styles of rhesus macaques (*Macaca mulatta*): The role of the social environment. *Ethology*, 107(3), 237-248.
- Maestriperieri, D. (2002). Maternal dominance rank and age affect offspring sex ratio in pigtail macaques. *Journal of Mammalogy*, 83(2), 563-568.
- Maestriperieri, D. (2008). Neuroendocrine mechanisms underlying the intergenerational transmission of maternal behavior and infant abuse in rhesus macaques. In D. Pfaff & C. Kordon & P. Chanson & Y. Christen (Eds.), *Hormones and Social Behavior* (pp. 121-130).
- Maestriperieri, D., Hoffman, C. L., Anderson, G. M., Carter, C. S., & Higley, J. D. (2009). Mother-infant interactions in free-ranging rhesus macaques: Relationships between physiological and behavioral variables. *Physiology & Behavior*, 96(4-5), 613-619.
- Maestriperieri, D., Hoffman, C. L., Fulks, R., & Gerald, M. S. (2008). Plasma cortisol responses to stress in lactating and nonlactating female rhesus macaques. *Hormones and Behavior*, 53(1), 170-176.

- Maestriperri, D., Lindell, S. G., Ayala, A., Gold, P. W., & Higley, J. D. (2005). Neurobiological characteristics of rhesus macaque abusive mothers and their relation to social and maternal behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(1), 51-57.
- Maestriperri, D., Lindell, S. G., & Higley, J. D. (2007). Intergenerational transmission of maternal behavior in rhesus macaques and its underlying mechanisms. *Developmental Psychobiology*, 49(2), 165-171.
- Maestriperri, D., McCormack, K., Lindell, S. G., Higley, J. D., & Sanchez, M. M. (2006). Influence of parenting style on the offspring's behaviour and CSF monoamine metabolite levels in crossfostered and noncrossfostered female rhesus macaques. *Behavioural Brain Research*, 175(1), 90-95.
- Maestriperri, D., Higley, J. D., Lindell, S. G., Newman, T. K., McCormack, K. M., & Sanchez, M. M. (2006). Early maternal rejection affects the development of monoaminergic systems and adult abusive parenting in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience*, 120(5), 1017-1024.
- Mashoodh, R., Sinal, C. J., & Perrot-Sinal, T. S. (2009). Predation threat exerts specific effects on rat maternal behaviour and anxiety-related behaviour of male and female offspring. *Physiology & Behavior*, 96(4-5), 693-702.
- O'Brien, P. H. (1984). Leavers and stayers - Maternal post-partum strategies in feral goats. *Applied Animal Behaviour Science*, 12(3), 233-243.
- Pajor, E. A., Kramer, D. L., & Fraser, D. (2000). Regulation of contact with offspring by domestic sows: Temporal patterns and individual variation. *Ethology*, 106(1), 37-51.
- Pajor, F., Muranyi, A., Szentleleki, A., Tozser, J., & Poti, P. (2010). Effect of temperament of ewes on their maternal ability and their lambs' postweaning traits in Tsigai breed. *Archiv Fur Tierzucht-Archives of Animal Breeding*, 53(4), 465-474.
- Pedersen, C. A., & Prange, A. J. (1979). Induction of maternal-behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76(12), 6661-6665.
- Pitts, A. D., Weary, D. M., Fraser, D., Pajor, E. A., & Kramer, D. L. (2002). Alternative housing for sows and litters Part 5. Individual differences in the maternal behaviour of sows. *Applied Animal Behaviour Science*, 76(4), 291-306.
- Price, E. O., Smith, V. M., Thos, J., & Anderson, G. B. (1986). The effects of twinning and maternal experience on maternal-filial social relationship in confined beef-cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 15(2), 137-146.
- Saito, T. R., Nishiya, T., Yokosuka, M., Tanaka, M., & Hau, J. (2006). Competition between maternal nursing behaviour and appetitive behaviour in lactating female rats. *Scandinavian Journal of Laboratory Animal Science*, 33(2), 111-114.
- Sheldon, B. C., & West, S. A. (2004). Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *American Naturalist*, 163(1), 40-54.
- Shino, G., D' Amato, F.R., Troisi, A. (1995). Mother-infant relationship in Japanese macaques : source of inter-individual variation. *Animal Behavior*, 49, 151-158.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372-378.

- Silk, J. B., Clarkwheatley, C. B., Rodman, P. S., & Samuels, A. (1981). Differential reproductive success and facultative adjustment of sex-ratio among captive female bonnet macaques (*Macaca-radiata*). *Animal Behaviour*, 29(NOV), 1106-1120.
- Spinka, M., Illmann, G., de Jonge, F., Andersson, M., Schuurman, T., & Jensen, P. (2000). Dimensions of maternal behaviour characteristics in domestic and wild x domestic crossbred sows. *Applied Animal Behaviour Science*, 70(2), 99-114.
- Spinka, M., Stehulova, I., Zacharova, J., Maletinska, J., & Illmann, G. (2002). Nursing behaviour and nursing vocalisations in domestic sows: Repeatability and relationship with maternal investment. *Behaviour*, 139, 1077-1097.
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14(1), 249-264.
- Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural-selection of parental ability to vary sex-ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.
- Valros, A. E., Rundgren, M., Spinka, M., Saloniemi, H., Rydhmer, L., & Algers, B. (2002). Nursing behaviour of sows during 5 weeks lactation and effects on piglet growth. *Applied Animal Behaviour Science*, 76(2), 93-104.
- Valros, A., Rundgren, M., Spinka, M., Saloniemi, H., & Algers, B. (2003). Sow activity level, frequency of standing-to-lying posture changes and anti-crushing behaviour - within sow-repeatability and interactions with nursing behaviour and piglet performance. *Applied Animal Behaviour Science*, 83(1), 29-40.
- Valros, A., Rundgren, A., Spinka, M., Saloniemi, H., Hulten, F., Uvnas-Moberg, K., Tomanek, M., Krejci, P., & Algers, B. (2004). Oxytocin, prolactin and somatostatin in lactating sows: associations with mobilisation of body resources and maternal behaviour. *Livestock Production Science*, 85(1), 3-13.
- Vanschaik, C. P., & Hrdy, S. B. (1991). Intensity of local resource competition shares the relationship between maternal rank and sex-ratio at birth in cercopitheicine primates. *American Naturalist*, 138(6), 1552-1562.
- Wallenbeck, A., Rydhmer, L., & Thodberg, K. (2008). Maternal behaviour and performance in first-parity outdoor sows. *Livestock Science*, 116(1-3), 216-222.
- Weaver, A., Richardson, R., Worlein, J., De Waal, F., & Laudenslager, M. (2004). Response to social challenge in young bonnet (*Macaca radiata*) and pigtail (*Macaca nemestrina*) macaques is related to early maternal experiences. *American Journal of Primatology*, 62(4), 243-259.
- Wechsler, B., & Heggin, D. (1997). Individual differences in the behaviour of sows at the nest-site and the crushing of piglets. *Applied Animal Behaviour Science*, 51(1-2), 39-49.
- Williams, G. L., Gazal, O. S., Leshin, L. S., Stanko, R. L., & Anderson, L. L. (2001). Physiological regulation of maternal behavior in heifers: Roles of genital stimulation, intracerebral oxytocin release, and ovarian steroids. *Biology of Reproduction*, 65(1), 295-300.
- Wilsson, E. (1984). The social-interaction between mother and offspring during weaning in german sheperd dogs - Individual-differences between mothers and their effect on offspring. *Applied Animal Behaviour Science*, 13(1-2), 101-112.

Zhang, T. Y., Parent, C., Weaver, I., & Meaney, M. J. (2004). Maternal programming of individual differences in defensive responses in the rat. In R. Yehuda & B. McEwen (Eds.), *Biobehavioral Stress Response: Protective and Damaging Effects* (Vol. 1032, pp. 85-103).