

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra zoologie



**Behaviorální, fyziologické a ekologické
parametry související s personalitou u zvířat**

Bakalářská práce

Hana Šimánková

Školitel: Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Lucie Fuchsová

Praha 2009

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svojí školitelce Alici Exnerové a konzultantce Lucce Fuchsové za jejich vstřícnost, trpělivost a cenné rady při sepisování této práce.

Abstrakt

Personalita u zvířat odráží jejich jedinečnost. Vypovídá o jejich chování v nejrůznějších situacích. Zvířata jsou charakterizována podle své ochoty riskovat, dle své agresivity, aktivity, explorační v novém prostředí, vztahu k novým předmětům, včetně potravy. Následně jsou členěna na jedince agresivnější, aktivnější, méně neofobní a rychleji a povrchně explorační a na jedince méně agresivní, pasivnější, neofobní ve vztahu k novým objektům a prostředí a pomaleji a důkladně explorační.

Práce týkající se výzkumu personality u zvířat vypovídají o různých behaviorálních, fyziologických a ekologických parametrech, které se liší mezi jedinci s odlišným typem personality. Ve své práci se blíže věnuji jednotlivým vlivům – vnitřním charakteristikám jedinců i vnějšímu vlivu prostředí u různých druhů zvířat. Personalita jedince může být během ontogeneze různě stabilní, může mít vliv na jeho dominační postavení, reprodukční strategii, kognitivní schopnosti, vyrovnání se se stresem, průběh agonistických i sociálních interakcí, jeho disperzi a chování v prostředí s různou mírou predatorního tlaku či dostupností potravy.

Klíčová slova : personalita, behaviorální syndrom, temperament, stres, ontogeneze, kognitivní schopnosti, reprodukční úspěch

Abstract

Personality in animals reflects their individuality and affects their behaviour in various situations. Animals are characterized by their risk-taking behaviour, their aggressiveness, activity, exploration in novel environment, their attitude towards new objects, inclusive food and therefore we can divide them into more aggressive, more active, less neophobic and quickly and superficially exploring individuals and individuals who are less aggressive, more passive, more neophobic to new object and environment and explore slowly and thoroughly.

Works focused on animal's personality reflect various behavioural, physiological and ecological parameters which differ between various types of personalities. I reviewed particular influences – inner characteristics of individuals and outer environmental influence in various animal species. Individual's personality could be either stable or change during development and could influence dominance rank, reproductive strategy, cognitive skills, recovery from stress, course of agonistic and social interaction, dispersal and behaviour in environment with different predation pressure and food availability.

Keywords : personality, behavioural syndrom, temperament, stress, cognitive skills, development, reproductive success

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod..... | 5 |
| 2. Personalita..... | 5 |
| 3. Koncepce personality..... | 6 |
| 4. Fyziologie a kondice..... | 7 |
| 4.1 Behaviorální odpověď na stres..... | 8 |
| 4.2 Tělesná teplota a dechová frekvence..... | 8 |
| 4.3 Neuroendokrinnologické faktory..... | 9 |
| 4.4 Imunita, onemocnění..... | 10 |
| 4.5 Rychlost metabolismu..... | 11 |
| 5. Ontogeneze..... | 12 |
| 6. Zkušenost, kognitivní schopnosti..... | 14 |
| 6.1 Sociální učení..... | 14 |
| 6.2 Kognitivní schopnosti..... | 16 |
| 6.3 Habituace..... | 18 |
| 7. Sociální uspořádání, dominance, agresivita..... | 19 |
| 7.1 Sociální uspořádání, dominance..... | 19 |
| 7.2 Agresivita..... | 22 |
| 8. Risk-taking chování a disperze..... | 23 |
| 8.1 Risk-taking chování..... | 23 |
| 8.2 Disperze..... | 24 |
| 9. Reprodukce..... | 25 |
| 9.1 Sexuální výběr..... | 25 |
| 9.2 Reprodukční úspěch..... | 26 |
| 9.3 Rodičovská péče..... | 26 |
| 9.4 Mimopárová paternita..... | 27 |
| 9.5 Heritabilita..... | 28 |
| 10. Vliv prostředí..... | 29 |
| 10.1 Potravní zdroje..... | 29 |
| 10.2 Predační tlak..... | 30 |
| 11. Závěr..... | 32 |
| 12. Seznam použité literatury..... | 34 |

1. Úvod

Otázce personality u zvířat se zejména v poslední době věnuje řada autorů. Studium individuálních rozdílů v chování, fyziologii či způsobu života v různém prostředí nám poskytuje řadu odpovědí na otázky týkající se chování zvířat. Může nám pomoci vysvětlit, proč daný jedinec preferuje ke svému životu určitý typ prostředí, proč právě on je v čele skupiny. Dá se očekávat, jaký typ partnera bude vyhledávat i k jakým onemocněním bude vzhledem ke svému způsobu života náchylný. Zodpovězení na podobné otázky týkající se individuality zvířat nám umožňuje jim lépe porozumět.

Ve své bakalářské práci bych se chtěla zaměřit na vnitřní charakteristiky jedinců a vnější charakteristiky prostředí, které mohou s personalitou souviset. Z individuálních charakteristik jen pro příklad uvádím věk, reprodukční stav či dominantní status jedince, z vnějších charakteristik prostředí pak např. míru stability prostředí, dostupnost a kvalitu potravy či riziko predace a její předpověditelnost. Variabilita v chování je ovlivněna a podmíněna celou škálou různých faktorů, na které bych se chtěla blíže podívat a shrnout je tak, aby vznikl pokud možno ucelený náhled na ty parametry, kterou mohou personalitu zvířat charakterizovat.

Pro větší přehlednost budu ve své práci používat pro jedince, kteří jsou smělejší, aktivnější, vykazují agresivnější chování a rychleji prozkoumávají, označení *Fast*, které bude ekvivalentem *bold, fast explorers, proactive, rovers* a pro jedince méně smělé, pasivnější, méně agresivní, povrchně a pomalu zkoumající označení *Slow* jakožto ekvivalent pro *shy, slow explorers, reactive, sitters* bez ohledu na původní pojmenování v textu. Odlišné pojmenování souvisí se zaměřením testů a s druhem zkoumaných zvířat, nejedná se o odlišné typy personalit. Podrobněji se budu možné terminologii věnovat v podkapitole Klasifikace personality.

2. Personalita

Jedinci se liší tím, jak se chovají v nejrůznějších situacích, jak reagují na nové podněty, jak si dovedou poradit s neobvyklou událostí. Liší se jejich aktivita, agresivita, ochota riskovat, reakce na stres, náchylnost k jednotlivým chorobám, jejich hormonální hladina, reprodukční strategie, schopnost řešit určité typy úloh, úspěšnost v různém typu prostředí a ve vzájemných střetech či vyrovnání se s porážkou a emocionální labilita. Ony rozdíly charakterizují personalitu, neboli osobnost, která je unikátní pro každého jedince.

Tato individuální variabilita v chování, v přístupu k různým situacím, způsobu života a fyziologii, které charakterizují osobnost jedince, nemá jednotné označení. V odborných textech se můžeme setkat s řadou názvů jako personalita (Dall et al., 2004; Gosling & John, 1999),

temperament (French, 1993 ex Gosling & John, 1999; Réale et al., 2000), individualita (Stevenson-Hinde, 1978 ex Gosling & John 1999), behaviorální syndrom (Sih et al., 2004), „Coping style“ („strategy“) (Koolhaas et al., 1999; Benus et al., 1991 ex Bell & Stamps, 2004), behaviorální strategie (Verbeek et al., 1994) či individuální rozdíly (Coleman & Wilson 1998 ex, Sih et al., 2004).

Neexistuje jednotná definice osobnosti. Některé vycházejí z humánní psychologie, ale ve snaze nebyť nařčení z přílišného antropomorfizování, hledali autoři nejen odlišné označení, ale hlavně takovou formu, která by byla aplikovatelná na široké spektrum druhů.

Dall et al. (2004) definují personalitu jako konzistentní individuální rozdíly v chování - v agresivitě, plachosti, družnosti a aktivitě v čase a v různých kontextech. Uher (2008) přistupuje k personalitě v širším slova smyslu jako ke stálé inter-individuální variabilitě v chování. Personalita je podle Pervina & Johna (1997 ex Gosling, 2001) definována jako ty charakteristiky jedince, které popisují a vysvětlují stálé vzorce cítění, myšlení a chování.

Temperament je chápán jako něco, co vypovídá o stylech chování nebo tendencích, které vykazují kontinuitu v čase a mohou být rozpoznány v raných fázích života a které se odráží v míře a povaze odpovědi na nový či stresující podnět (Clarke & Boinski, 1995 ex Weinstein et al., 2008). Réale et al. (2000) viděli podobné individuální rozdíly v temperamentu, které mohou ovlivnit, jak zvířata reagují v nových situacích, vyhýbají se predaci, investují do reprodukce a chovají se v různých sociálních kontextech.

Behaviorální syndrom je definován jako soubor korelovaných chování vyjádřených buď v daném kontextu chování (např. korelace mezi potravním chováním v různých prostředích), nebo v různých kontextech (např. korelace mezi krmením, antipredačním, reprodukčním, agresivním a disperzním chováním) (Sih et al., 2004).

Koolhaas et al. (1999) definuje „Coping style“ jako soubor chování a odpovědí na stres, který je konzistentní v čase a který je charakteristický pro určitou skupinu živočichů.

Ve své práci budu jednotně používat pojem personalita.

3. Koncepce personality

Otázka koncepce personality není jednoznačná. Na personalitu lze nahlížet jako na kontinuum s dvěma extrémy. Jedinci se pak liší podél tohoto gradientu. Autoři pak dále často pracují s extrémy a jedince, jejichž chování kombinuje vlastnosti charakteristické pro extrémy, označují jako intermediální. Takové uspořádání je charakteristické pro bold-shy kontinuum (Wilson et al., 1994).

Dále je možné členit jedince do skupin, typů personality. Nejedná se tedy o čtyři odlišné skupiny, ale o čtyři možné typy klasifikace personality. Pojmenování jednotlivých typů personality

v rámci klasifikací často souvisí se zaměřením testů a druhem zkoumaných zvířat V odborných textech se můžeme setkat s jednotlivými typy personality:

1. proactive (rychlejší, agresivnější, aktivnější, povrchně explorují, rychleji formují rutinní chování) a reactive (pomalejší, méně agresivní, flexibilnější, rozváženější, důkladněji explorují) (Koolhaas et al., 1999). Členění na reactive a proactive bylo použito např. u potkanů (*Rattus norvegicus*), kteří byli řazeni do skupin hlavně podle jejich reakce na stresový podnět, emocionality (Koolhaas et al., 1999; Benus et al. 1991 ex Sih et al., 2004), dále u prasat (*Sus scrofa domestica*) (Hessing et al., 1994) a norků amerických (*Mustela vison*) (Malmkvist and Hansen, 2002 ex Sih et al., 2004).

2. fast explorers (povrchní, rychlá explorace nového prostoru, agresivnější, více riskují, kratší doba, než se přiblíží k novému objektu, tendence kopírovat chování jiného jedince) a slow explorers (pomalejší a důkladnější explorace, méně agresivní, obezřetnější, získávají informace o novém prostředí, lépe se vyrovnávají s porážkou) (Drent et al., 2003; Verbeek et al., 1994). Podle schopnosti a rychlosti explorovat byli jedinci zařazeni do skupin fast a slow explorers. Pokusy byly prováděny hlavně na ptácích, zejména na sýkorách koňadrách (*Parus major*) (Drent et al., 2003; van Oers et al., 2005; Verbeek et al., 1994).

3. bold (smělí, více riskují, agresivnější) a shy (opatrní, bázliví, méně agresivní, váhaví, snaží se vyhnout riziku) (Wilson et al., 1994; Réale et al., 2000; Brown et al., 2005). Pro zvířata typů bold a shy je hlavním kritériem ochota riskovat, smělost. S tímto rozřazením se můžeme setkat u slunečnice pestré (*Lepomis gibbosus*) (Coleman & Wilson, 1998 ex Sih et al., 2004), živorodek (*Brachyraphis episcopi*) (Brown & Braithwaite, 2005) a ovcí tlustorohých (*Ovis canadensis*) (Réale et al., 2000).

4. rovers (tuláci, opouští původní potravní zdroj a hledají nový) a sitters (sedící, posedávající, zůstávají poblíž původního potravního zdroje) (Pereira et al., 1993). Jedinci rovers a sitters byli identifikováni u octomilek (*Drosophila melanogaster*) (Pereira et al., 1993; Sokolowski et al., 1997).

Je ale také možné na dané čtyři dvojice nahlížet jako na dvě skupiny, dva typy personality, pro které jsou více či méně společné určité vlastnosti.

4. Fyziologie a kondice

Práce zaměřené na souvislost mezi personalitou a fyziologií zvířat nejčastěji porovnávají Fast a Slow jedince po působení stresového faktoru či jiné zátěžové situace. Fyziologický stres je vyvolán působením behaviorálního, environmentálního nebo demografického stresoru a je měřitelný jako zvýšená sekrece glukokortikoidů (Creel, 2001 ex. Cokrem, 2007). Glukokortikoidy, mezi něž patří

kortisol, se zúčastňují řízení přeměny všech živin (urychlují přeměny aminokyselin, stimulují glukoneogenezi, glykogenezi a lipolýzu). Zvyšují celkovou pohotovost organismu při zátěžových situacích (stresech, infekčních chorobách, velké tělesné námaze, dlouhodobém hladovění) (Carsia & Harvey, 2000).

Cockrem (2007) ve své práci definuje stres jako stav, kdy je zaktivována hypotalamo-hypofýzo-adrenální osa a kdy po působení stresoru dochází ke zvýšené tvorbě glukokortikoidů, aktivaci sympatického nervového systému a změnám chování. Fyziologické aspekty spojené se stresem podrobněji viz Carsia & Harvey (2000).

4.1 Behaviorální odpověď na stres.

Byly popsány 2 hlavní strategie, jak se jedinci vyrovnávají s působícím stresem. Pro Fast jedince je typická aktivní odpověď „útok-útěk“ (fight-flight), která se vyznačuje zvýšenou agresivitou (Cannon, 1915 ex Koolhaas et al., 1999). Slow jedinci jsou méně agresivní a na stresový podnět odpovídají pasivně. Tento typ odpovědi charakterizovaný imobilitou se označuje jako „ochrana-ústup“ (conservation-withdrawl) odpověď (Engel & Schmale, 1972 ex Koolhaas et al., 1999).

4.2 Tělesná teplota a dechová frekvence

Fyziologické parametry, na kterých je vidět patrný rozdíl mezi jedinci odlišných personalit, jsou tělesná teplota a dechová frekvence. Carere a van Oers (2004) prokázali u sýkor koňader, že se jedinci lišili ve své odpovědi na působící stres. Byly porovnávány dvě skupiny – sýkory odchycené z přírody a sýkory z uměle selektovaných linií Fast a Slow. Během experimentu se dané hodnoty měřily ve dne (během aktivní fáze) u 1. skupiny a v noci (během inaktivní fáze) u 2. skupiny, kdy byli ptáci odchyceni ve spánku. Sýkory byly umístěny do klece a poté byly odchyceny nebo probuzeny (stresový faktor). Tělesná teplota a dechová frekvence byly měřeny ihned po odchycení a po 5 minutách, kdy byly umístěny v látkovém pytlíku. Autoři předpokládali, že tělesná teplota i dechová frekvence budou po působení stresového faktoru vyšší u Slow jedinců z obou skupin. Podle očekávaných předpokladů byla u Slow jedinců naměřena vyšší tělesná teplota a vyšší dechová frekvence. Zvýšenou hodnotu dechové frekvence vysvětlili tím, že je řízena parasymptikem a ten je dominantní právě u Slow jedinců.

U sýkor z volné přírody byly během dne naměřené hodnoty tělesné teploty i dechové frekvence vyšší v zápětí po odchycení (1. měření) než po 5 minutách (2. měření). Vyšší hodnoty značily bezprostřední reakci na stres a mohly souviset s indukovanou hypertermií či emocionální horečkou a klesající hodnoty ve 2. měření naopak pozvolný návrat do normálu. Při 2. měření po 5

minutách byla u Slow sýkor naměřena vyšší tělesná teplota než u Fast sýkor, u nichž bylo prokázáno, že tělesná teplota během aktivní fáze klesala výrazněji s časem než u Slow jedinců.

Během noci byly oba zjišťované parametry u uměle selektovaných linií nižší než ve dne. Na rozdíl od předcházející skupiny, tělesná teplota byla vyšší ve 2.měření a její hodnoty stoupaly v čase. Nárůst tělesné teploty také může souviset se zaktivováním ze spánku do stavu bdělosti a aktivity. Hodnoty dechové frekvence se příliš nelišily mezi 2 testy. V noci byla u Slow sýkor naměřena vyšší dechová frekvence než u Fast jedinců při 1. i 2.měření.

U Fast i Slow samic byla zjištěna vyšší tělesná teplota v porovnání se samci. Tento výsledek byl zdůvodněn negativní korelací mezi tělesnou hmotností a tělesnou teplotou, kdy samice byly menší a lehčí než samci. Rozdíly mezi pohlavími ovšem nebyly prokázány ani v hodnotách dechové frekvence či výsledných reakcích na nový objekt.

4.3 Neuroendokrinnologické faktory

Aktivní chování Fast jedinců je spjaté s vyšší aktivací sympatiku a naopak nižší aktivací parasympatiku. Pro Slow jedince je situace opačná (Korte et al., 1997; 1999).

Jedinci se také liší aktivitou hypotalamo-hypofýzo-adrenální osy, která je aktivována po působení stresového faktoru (Carere et al, 2003a). Po působení stresového faktoru se z adrenálního kortexu uvolňují glukokortikoidové hormony (Roozendaal, 2002). Cavigelli a McClintok (2003) zjistili, že u potkanů, kteří méně explovali a byli více imobilní (Slow), byla zvýšená glukokortikoidová odpověď – zvýšená sekrece glukokortikoidů. Vyšší sekrece u Slow jedinců naznačuje, že na ně působící stresové faktory mají silnější účinky, neboť jsou bázlivější

Pro příklad lze uvést práci Carere et al. (2003a), kteří sledovali, jak se vyrovnávali Fast a Slow samci sýkor koňader s přítomností jiného agresivního samce, který představoval stresový faktor. U Slow samců byla zjištěná zvýšená sekrece glukokortikoidů. Následující den po setkání s agresivním samcem, sekrece výrazně poklesla. U Fast samců podobná odpověď nebyla téměř zaznamenána. Zajímavé je i mezidruhové srovnání s lidmi, kdy Kagan et al. (1987 ex Cavigelli, 2005) zjistili, že stydlivé děti (odpovídající Slow personalitě) při setkání s novou situací také reagují zvýšenou sekrecí glukokortikoidů.

Cockrem (2007) se ve své review zabýval vlivem stresu na ptáky. Fast jedinci byli aktivnější a byla u nich zjištěna nižší sekrece kortikosteronu, zatímco Slow jedinci se vyznačovali pasivním chováním, byli pomalí a opatrní a sekrece kortikosteronu u nich byla naopak výrazná. Kortikosteron je hlavní glukokortikoidový hormon u ptáků. Sapolsky et al. (2000) zkoumali vliv kortikosteronu na ptačí organismus a zjistili, že zvyšuje hladinu glukosy v krvi, která může být použita pro činnost mozku či svalů.

Hormon, který bezprostředně ovlivňuje agresivní chování, je testosteron. Pro agresivní jedince je typická jeho zvýšená koncentrace v plasmě. Hladina testosteronu však není po celý život stálá a v průběhu ontogeneze se mění. U myši domácích (*Mus musculus domesticus*) měli dospělí a prepubertální samci ve 23 dni života více testosteronu v plasmě. Pokud byla měřena hladina testosteronu při narození, byla vyšší u Slow neagresivních samců. Daný jev je zdůvodňován větší aktivitou T-sekrečních buněk (de Ruiter et al., 1992).

Dalším ze sledovaných hormonů je ACTH (adrenokortikotropní hormon), který stimuluje sekreci kortikosteronu (Carsia & Harvey, 2000). Ebner et al. (2005) zjišťovali změnu koncentrace ACTH v krevní plasmě u dospělých samců potkanů kmene Wistar, kteří byli vystaveni setkání s jiným jedincem (sociální konfrontaci). Cizí samec byl umístěn do klece domácího samce a poté, co domácí samec napadl nově přidaného samce, byli odděleni a byly zjišťovány hodnoty ACTH. U přidaných samců se po střetu s domácím samcem zvýšila hladina ACTH bez ohledu na to, zda byli Fast či Slow. U Slow domácích samců byla naměřena zvýšená hladina ACTH, což nasvědčuje tomu, že agresivní chování je spjato s nižší koncentrací adrenokortikotropního hormonu.

Adrenalin a noradrenalin svým účinkem zvyšují odbourávání tuků a glykogenu a zvyšují tak obsah glukózy v krvi. Zvyšují pohotovost organismu a metabolismus jedince (Carsia & Harvey, 2000). Pokud byla měřena hladina adrenalinu a noradrenalinu u slepic (*Gallus domesticus*) plemene White Leghorn, bylo zjištěno, že Fast slepice měly zvýšenou hladinu noradrenalinu v plasmě. Koncentrace adrenalinu se signifikantně nelišila mezi Fast a Slow jedinci (Korte et al., 1997).

4.4 Imunita, onemocnění

Rozdílná aktivita jedinců, vypořádání se stresem a jejich imunitní odpověď mohou pomoci vysvětlit, proč jsou někteří jedinci více náchylní k určitým nemocem (Koolhaas et al., 1999).

U Slow prasat bylo zjištěno, že mají nižší buněčnou imunitu a vyšší humorální imunitu, než Fast jedinci (Bolhuis et al., 2003). U Fast potkanů, kteří byli agresivnější a více útočili na jiné jedince, také byla zjištěna větší náchylnost k autoimunitnímu onemocnění EAE (experimentální alergická encephalomyelitida). Větší náchylnost může být zdůvodňována zvýšenou aktivitou sympatiku a vyšší hladinou noradrenalinu (Kavelaars et al., 1999).

Některé práce se zabývaly odolností či naopak náchylností jedinců k určitým chorobám – kardiovaskulárním onemocněním, infekčním chorobám a tvorbě vředů. Fast jedinci jsou více náchylní k tvorbě vředů, výskytu hypertenze, aterosklerozy či tachyarytmie v důsledku vyšší aktivity sympatiku. Bradyarytmie se naopak objevuje po působení stresových faktorů u Slow jedinců, u nichž je dominantní parasympatikus. Může pak dojít k náhlé srdeční smrti. Náchylnost k určitým chorobám byla zkoumána např. na potkanech, myších či makacích jávských (*Macaca fascicularis*)

(Sgoifo et al., 1997; Ely, 1981; Manuck et al., 1983; Murison & Skjerve, 1992 ex Koolhaas et al., 1999).

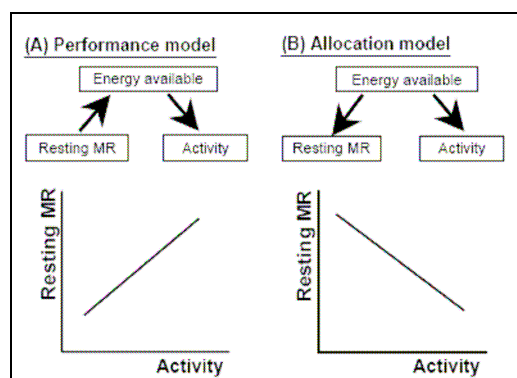
4.5 Rychlost metabolismu

Careau et al. (2008) se ve své práci pokusili vysvětlit rozdílné hodnoty klidového metabolismu mezi jedinci odlišných personalit. Ti jsou různě aktivní, odlišně explorují a také se jinak vypořádávají se stresem, což ovlivňuje rychlost metabolismu. Rychlost metabolismu je měřena jako rychlost, se kterou jsou oxidovány substráty a produkována energie (Brown et al., 2004).

U Slow jedinců dochází po působení stresového faktoru k zamrznutí (freezing), které je charakterizováno sníženou mobilitou a tím, že jedinec zůstává bázlivý po delší dobu. Na první pohled by se mohlo zdát, že se rychlost metabolismu zpomalila, ale při takové odpovědi se naopak jedinec aktivně vypořádává se stresem a rychlost jeho metabolismu je vyšší než v klidu. Fast jedinci se aktivně vypořádávají se stresem a jejich klidový metabolismus je nižší než u Slow jedinců.

Existují 2 protichůdné modely, které popisují vztah mezi rychlostí klidového metabolismu a aktivitou či agresivitou (Careau et al., 2008). Výkonnostní (Performance) model (viz Obrázek 1) předpokládá pozitivní vztah mezi klidovým metabolismem a aktivitou či agresivitou. Aktivnější a agresivnější Fast jedinci mají větší energetické nároky. V tomto modelu klidový metabolismus předurčuje množství energie, která je jedinci dostupná. Vyšší klidový metabolismus umožňuje jedincům investovat více energie do aktivity.

Alokačním (Allocation) model (viz Obrázek 1) naopak popisuje negativní vztah mezi klidovým metabolismem a aktivitou. V alokačním modelu je naopak nashromážděná energie dle potřeby investována do klidového metabolismu, nebo do aktivity. Proto mají aktivnější jedinci k dispozici méně energie, kterou mohou vložit do klidového metabolismu (Daan et al., 1990, Speakman, 1997 ex Careau et al., 2008).



Obrázek 1: Vztahy mezi dostupnou energií (Energy available), aktivitou (Activity) a klidovým metabolismem (Resting MR) ve výkonnostním (Performance) a alokačním (Allocation) modelu (Speakman, 1997, s. 25 ex Careau et al., 2008)

Fast jedinci mají větší energetické výdaje, což souvisí s větší spotřebou potravy. Následně také více a rychleji vylučují odpadní produkty v porovnání se Slow jedinci (Careau et al., 2008).

Fast a Slow jedinci se s působícím stresem vypořádávají odlišně. Aktivní odpověď Fast jedinců je spojena se zaktivováním sympatiku, nižší tělesnou teplotou a dechovou frekvencí, nižší aktivitou hypotalamo-hypofýzo-adrenální osy a následnou nižší sekrecí glukokortikoidů. Slow jedinci se vyznačují pasivní odpovědí na stres, vyšší aktivitou parasympatiku, vyšší tělesnou teplotou a dechovou frekvencí a vyšší sekrecí glukokortikoidů. (viz Tabulka 1) S tím souvisí i odlišná náchylnost a odolnost k různým chorobám.

| Fyziologické parametry | FAST | SLOW | Druh zvířat | Citace |
|--|-----------------|-----------------|-------------------------|------------------------------|
| Typ behaviorální odpovědi | aktivní odpověď | pasivní odpověď | potkani | Koolhaas et al., 1999 |
| HPA odpověď | nízká | vysoká | potkani | Cavigelli & McClintock, 2003 |
| Sekrece glukokortikoidů | nižší | vyšší | potkani | Cavigelli & McClintok, 2003 |
| Hladina kortikosteronu | nižší | vyšší | ptáci | Cockrem, 2007 |
| Aktivita sympatiku | vysoká | nízká | slepice (White Leghorn) | Korte et al., 1997 |
| Aktivita parasympatiku | nízká | vysoká | slepice (White Leghorn) | Korte et al., 1999 |
| Srdeční frekvence po stresovém stimulu | vyšší | nižší | slepice (White Leghorn) | Korte et al., 1999 |
| Dechová frekvence po stresovém stimulu | nižší | vyšší | sýkory koňadry | Carere et al. 2003a |
| Tělesná teplota po stresovém stimulu | nižší | vyšší | sýkory koňadry | Carere et al. 2003a |
| Hladina testosteronu | vysoká | nízká | myši domácí | de Ruitter et al., 1992 |
| Hladina noradrenalinu | vyšší | nižší | slepice (White Leghorn) | Korte et al., 1997 |
| Hladina ACTH | nízká | vysoká | potkani (Wistar) | Ebner et al. 2005 |

Tabulka 1: porovnávající fyziologické parametry u Fast a Slow jedinců.

5. Ontogeneze

Řada autorů si kladla otázku, zda je chování v průběhu života jedince stabilní či ne. Jako stabilní je považováno takové chování, jehož jednotlivé komponenty jsou během ontogeneze korelované. S podobným chováním se setkáváme u mláďete a následně i dospělé. Intenzita chování

(např. agresivity) se ovšem během ontogeneze může měnit (Hinde & Bateson, 1984 ex Bell & Stamps, 2004). Personalita je stabilní, pokud se prokáže, že dva typy chování, které nalezneme u jedince, jsou vzájemně asociované či korelované během dvou odlišných stádií ontogeneze. Nestabilní je personalita tehdy, pokud je dané chování korelované s jiným v určitém stádiu ontogeneze, ale později se daná korelace neprokáže (Bell & Stamps, 2004).

Bell a Stamps (2004) porovnávali dvě kalifornské populace koljušek tříostných (*Gasterosteus aculeatus*). Zaměřili se na agresivitu vůči jiným jedincům, aktivitu v neznámém prostředí a smělost v blízkosti predátora. Dané chování srovnávali u juvenilů, subadultů a dospělců. Výsledky se ve dvou populacích lišily. U populace koljušek z řeky Navarro se ukázalo, že jedinci, kteří byli jako mladí smělejší vůči predátorovi (Fast), pak byli i jako subadulti a dospělci smělejší. To naznačuje, že personalita v této populaci byla během vývoje stabilní. Byla zjištěna pozitivní korelace mezi smělostí a agresivitou v průběhu ontogeneze. Smělejší jedinci pak byli vůči jiným jedincům také agresivnější. Naopak se nepotvrdila stabilita aktivity během ontogeneze. Agresivnější a smělejší subadulti nebyli aktivnější. Toto chování se projevovalo pouze u juvenilů a dospělců.

Personalita jedince tedy může být stabilní během ontogeneze, i když některé dílčí prvky chování stabilní nejsou. To znamená, že i když jedinec od mládí vykazuje chování, které je charakteristické pro Fast či Slow jedince, může se u něj kdykoli během jeho vývoje projevit chování, které danému typu neodpovídá. Může to být vysvětleno tím, že některé vývojové stádium obývá jiné prostředí či se takové chování jeví v dané situaci optimální.

U populace koljušek z Putahovy zátoky se neprokázala stabilita personality během ontogeneze. Jejich chování bylo více labilní a záleželo značně na situaci, ve které se ryby nacházely. Možné vysvětlení rozdílných výsledků mezi populacemi lze nalézt v odlišném predačním tlaku, který na jedinců působí. V řece Navarro byl zjištěn větší predační tlak. Pokud byli jedinci z Putahovy zátoky přemístěny do řeky Navarro, stali se po čase odvážnějšími. To naznačuje, že chování v přítomnosti predátora, by mělo být u koljušek plastické

Stabilitou a konzistencí exploračního, sexuálního a sociálního chování u sýkor koňader se ve své práci zabývali Carere et al. (2005). Explorační chování bylo měřeno a srovnáváno u juvenilů a s 2-3 letým odstupem u dospělců. U Slow sýkor bylo chování méně stabilní. U řady jedinců, u nichž byla v raném věku stanovena personalita jako Slow, se při pozdějším měření projevovali jako Fast. Chování Slow jedinců bylo více plastické a u Fast sýkor bylo více konzistentní a neměnilo se v čase. Podobné výsledky, ale jen pro Fast jedince, získali ve své práci na sýkorách koňadrách zpětně odchycených z volné přírody Dingemanse et al. (2002) U Slow jedinců nebylo pozorováno plastické chování jako v předchozím případě. Explorační chování 2 linií –Fast a Slow bylo u jedinců konzistentní. Neprokázali, že by se s věkem měnilo.

Johnson a Sih (2007) ve své práci na lovčících (*Dolomedes triton*) (Arachnida: Pisauridae) sbírali data týkající se juvenilů a dospělců a zjišťovali, zda se lišilo jejich chování v různých kontextech (např. v různých stádiích vývoje, při různé dostupnosti potravy, příležitosti k páření, při různé kondici jedince), nebo bylo stabilní v různých situacích.

Pokud byli pavouci jako juvenilové smělejší, pak i jako dospělci se chovali podobně. Neprokázalo se, že by se smělost měnila během ontogeneze, i když by se dalo očekávat, že dospělci budou smělejší než mladí jedinci, neboť jsou větší a potencionálně méně zranitelní predátorem.

Smělost, u níž byla zjištěna stabilita během vývoje, je v tomto případě chápána pouze jako jedna z vlastností pro posouzení personality. Pokud byla posuzována stabilita personality během ontogeneze, bylo zjištěno, že není stabilní. Personalita (korelované chování) se vyskytovala pouze u dospělých pavouků po svlečení, u juvenilů nebyla nalezena. Může to souviset s celkovými změnami, tedy i chováním, mezi jednotlivými fázemi vývoje.

U jedinců však byla také zaznamenána tendence optimalizovat své chování dle situace. Jako př. lze uvést to, že samice strávily více času na vodě a byly smělejší, pokud měly dostatek potravy či byl v blízkosti potencionální partner. Proti očekávanému předpokladu, že samice, které nosí vajíčka, budou obezřetnější, však byly samice také smělejší při své péči o potomstvo.

Výsledky získané z řady prací zabývajících se stabilitou personality během ontogeneze podporují oba názory. Personalita jedince může být stabilní od jeho narození až do dospělosti, i když se některé dílčí chování může měnit dle situace. Typ personality se ale u některých jedinců může během vývoje změnit. Jedinec, který vykazoval v mladších stádiích vývoje chování typické pro určitý typ personality, se jako dospělec může chovat odlišně, neboť je to v dané situaci optimální např. v důsledku změny prostředí či míry predačního tlaku. U některých bezobratlých bylo zjištěno, že se personalita utváří až v dospělosti.

6. Zkušenost, kognitivní schopnosti

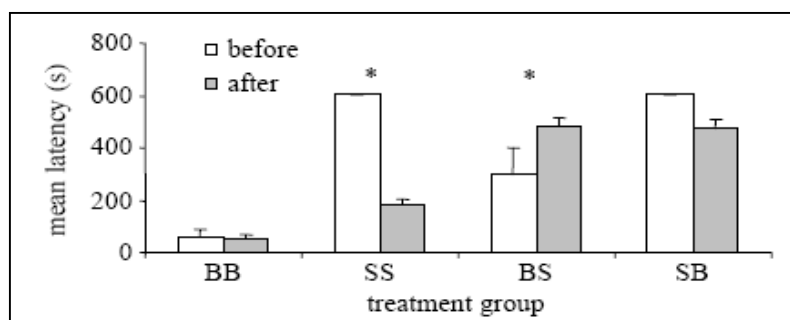
6.1. Sociální učení

Chování jedince může být ovlivněno tím, jaké zkušenosti získá během života. Značný vliv mohou mít právě ty, které získá pozorováním jiných jedinců. Sociální učení umožňuje jedincům reagovat na měnící se podmínky na základě zkušeností jiných jedinců. Pokud pozorují jedince, jehož chování je v dané situaci optimální, mohou pak sami na základě zkušeností, které pozorováním získají, vhodně přizpůsobit své chování.

V práci Frosta et al. (2007) pozorovali změnu chování u Fast a Slow pstruhů duhových (*Oncorhynchus mykiss*), kteří v různých úlohách sledovali Fast a Slow demonstrátory. Pstruzi byli umístěni do nádrže a mezi demonstrátorem a pstruhem, který ho pozoroval, bylo jednosměrně průhledné sklo, díky němuž demonstrátor nevěděl, že je pozorován.

Pokud Fast pstruzi pozorovali jiné Fast jedince při setkání s neznámým předmětem, v tomto pokusu dílkem Lega, příliš své chování nezměnili a zůstali stejně smělí, ale pokud pozorovali Slow pstruhy, kteří přistupovali k novému předmětu pomaleji, sami pak, i přes to že byli Fast, přistupovali k danému předmětu obezřetněji (viz Obrázek 2).

Přístup k novým předmětům u Slow pstruhů nebyl příliš ovlivněn, pokud sledovali Fast pstruhy (viz Obrázek 2). Je to vysvětlováno tím, že si uvědomili, že daný jedinec je silnější konkurent a bylo pro ně proto výhodnější zůstat obezřetní. Pokud ale Slow pstruzi pozorovali jiné Slow jedince, při svém přístupu k novému předmětu byli odvážnější a zkrátila se u nich doba, než začali daný objekt zkoumat (viz Obrázek 2) Vyhodnotili pozorovaného jedince jako slabšího či stejně silného soupeře a v dané situaci pro ně bylo výhodnější přiblížit se k předmětu jako první.



Obrázek 2: Průměrná latence (mean latency), s jakou se přiblížili pstruzi k novému předmětu předtím a poté, co sledovali demonstrátora. (BB) značí Fast (bold) pstruha pozorujícího Fast demonstrátora, (SS) Slow (shy) pozorující jiného Slow jedince, (BS) Fast pozorující Slow jedince, (SB) Slow pozorují Fast jedince (Frost et al., 2007)

V dalších pokusech byly sledovány vzájemné interakce a souboje. Cílem bylo zjistit, jak na různé jedince zapůsobilo vítězství či prohra. Vítězství představovalo pozitivní zkušenost a prohra negativní. Pokud Fast pstruzi prohráli, prodloužila se u nich doba, než se přiblížili k novému objektu. Vítězní Fast pstruzi představovali nejagresivnější skupinu. Pozitivní zkušenost v podobě vítězství nijak neovlivnila dobu, s jakou se přibližovali k novému předmětu. U vítězných i poražených Slow pstruhů se oproti původní zkrátila doba, než přistupovali k novému předmětu

Stöwe a Kotrschal (2007) sledovali přístup k novému objektu u Fast a Slow krkavců velkých (*Corvus corax*). Přítomnost sourozence nebo jedince, který nebyl spřízněn, měla odlišný vliv na krkavce, kteří se lišili personalitou. U Fast krkavců jiní jedinci zpomalili jejich přístup k novému objektu, neboť dávali pozor na to, co jejich sourozenci či jiní krkavci dělají. U Fast jedinců se

nelišila doba, kterou strávili poblíž nového objektu, pokud byli testováni sami či v různě složených dvojicích. Pokud byli Slow krkavci ve dvojici se svým Fast sourozencem, zkrátila se doba, než se přiblížili k novému objektu a potom u daného objektu strávili delší dobu.

Marcheti a Drent (2000) pozorovali reakce jedinců na potravu umístěnou v různě barevných krmítkách. Reakce se lišily mezi Fast a Slow sýkorami koňadrami, pokud byly testovány samy a pokud pozorovaly tutora, jedince, který byl trénován, aby se krmil z určitého krmítka. V pokusech, kde byly sýkory samy a nenašly potravu v obvyklém krmítku, Slow sýkory začaly dříve prozkoumávat různá krmítka. Pokud přes průhlednou přepážku pozorovaly tutora, stejně pak navštěvovaly různá krmítka, bez ohledu na to, u jakého se krmil tutor. Fast sýkory ovšem reagovaly jinak. Pokud byly testovány samy, návštěva krmítek byla rutinní, preferovaly ty, ve kterých dříve našly potravu. V případě, že sledovaly tutora, začaly jeho chování napodobovat a létaly na stejný typ krmítek.

Brown a Laland (2001) ve své review poukazují na to, že sociální učení u odchovaných různých druhů ryb může mít i své využití v praxi. Pokud byly ryby před svým vypuštěním trénovány a jako jedna z metod bylo využíváno právě učení odpozorováním jiných jedinců při krmení, hledání potravy a zorientování se v prostoru či v přítomnosti predátora, pak také v přírodě lépe přežívaly. Ryby během sociálního učení získávaly pro ně cenné zkušenosti, které jim následně umožnily rychleji se zorientovat a přizpůsobit novému prostředí.

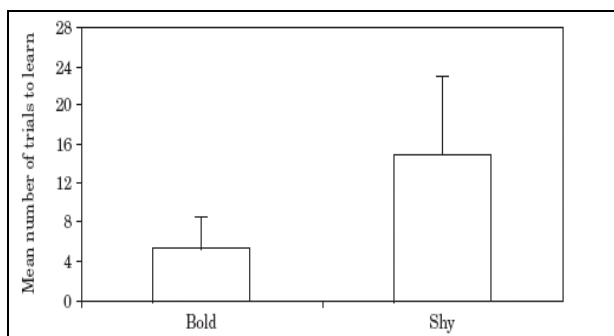
6.2 Kognitivní schopnosti

Jedinci odlišných personalit se mohou lišit svojí schopností něco se naučit a úspěšností v různých typech testů. Rozsah toho, co se dokáží naučit, je jednak podmíněn geneticky, ale je také ovlivněn prostředím, např. různým predačním tlakem, který na jedince působí, nebo přítomností jiných jedinců.

Dugatkin a Alfieri (2002) zkoumali rozdíly v asociativním učení u Fast a Slow samců živorodek duhových (*Poecilia reticulata*). V pokusech se živorodky nejprve učily spojit si kroužek ponořený do nádrže s potravou. V další fázi byly učeny, aby si spojily potravu s konkrétním barevným kroužkem. V takovém typu úloh se lépe dařilo Fast samcům, neboť se dříve naučili spojovat podnět s potravou. Autoři to zdůvodňují tak, že se Fast a Slow jedinci liší ve svých schopnostech asociativního učení. Další možné zdůvodnění vidí v tom, že Fast samci byli méně bázlivi a nebáli se přiblížit k danému kroužku. Vytvořili si s ním díky tomu silnější asociaci a pak byli také úspěšnější v řešení úlohy.

Sneddon (2003) se ve své práci na pstruzích duhových zaměřil na rozdíly v učení mezi Fast a Slow jedinci. Pstruzi byli umístěni do nádrže a v otevřeném prostoru se nacházel bílý kroužek

s potravou – peletami. Jedinci byli trénováni, aby se naučili spojit si nasypání pelet s rozsvícením světla. Bylo prokázáno, že Fast jedinci strávili více času na otevřeném prostoru, byli aktivnější a naučili se řešit úlohu rychleji než Slow jedinci (viz Obrázek 3). Ti strávili více času v úkrytu, méně plavali a k naučení úlohy potřebovali více opakování.



Obrázek 3: Množství pokusů (Mean number of trials to learn), které potřebovali Fast (bold) a Slow (shy) pstruzi, aby se naučili spojit si kroužek s potravou s rozsvícením světla (Sneddon, 2003)

Carere et al. (2003b) porovnávali schopnost Fast a Slow sýkor koňader nalézt skrytou potravu-mouchého červa pomocí vizuální značky, která byla umístěna na misce, nebo na základě pozice misky v prostoru. Byla měřená doba, než sýkory našly červa, a počet chyb, nesprávně navštívených misek. Zjistili, že se Fast a Slow sýkory nelišily v počtu chyb, ale Slow jedincům trvalo déle, než našli skrytého červa.

Exnerová et al. (in press) zkoumali, zda se u selektovaných linií (Fast a Slow) sýkor koňader lišila reakce na aposematickou kořist, rychlost averzivního učení a paměť na aposematický signál. Naivním sýkorám byl předkládán aposematický dospělec ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*). Slow sýkory se dříve naučily vyhýbat se aposematické kořisti a také během pokusů méně manipulovaly s rumenicemi a méně jich zabily než Fast sýkory. Pokud byla zkoumána paměť, jedinci obou personalit se zapamatovali svou zkušenost s plošticí.

Visser et al. (2003) porovnávali schopnosti koní řešit různé úlohy a možnou souvislost s emocionalitou či srdeční frekvencí. Někteří koně (*Equus caballus*) se lépe učili úlohy, ve kterých se vyhýbali negativnímu stimulu, jiní jedinci naopak vynikali v úlohách, ve kterých byli za správnou odpověď odměněni. Autoři hledali vysvětlení i v odlišné emocionální stabilitě, což je jedno z možných kritérií k posouzení personality. V tomto případě byla emocionalita zjišťovaná jako reakce na otevření deštníku. Výsledky naznačují, že jedinci, kteří byli emocionálně nestabilní, se také hůře učili, ale tyto výsledky nebyly průkazné. Je také možné, že jedinci s odlišnou personalitou jsou úspěšnější v odlišných typech úloh. Možný vliv personality na učení u koní je tak otázkou budoucího výzkumu.

Další faktor, který může mít vliv na individuální učení, je sociální postavení jedinců. Boogert et al. (2006) ve své práci zkoumali vztah mezi dominantním postavením jedinců, vztahem k novému (prostředí a neofobie) a individuálními schopnostmi učení u špačků obecných (*Sturnus vulgaris*). Předpokládali, že vyšší sociální postavení bude pozitivně korelované se schopností řešit potravní úlohy. Jedinci se lišili tím, jak se chovali v neznámém prostředí. Fast špačci se v novém prostředí krmili rychleji a méně váhali, Slow špačci se chovali opačně. Postavení špačků bylo určováno ze vzájemných agonistických interakcí a podle toho, jak jedinci přistupovali k potravě a vodě. Cílem úlohy bylo naučit špačky, aby našli červa v misce, která byla v každém kole pokusu z větší části zakryvána. Autoři zjistili, že danou úlohu se rychleji naučili Fast špačci a špačci, kteří byli dominantní v hejnu. Zjištěné výsledky podporují hypotézu, že kognitivní schopnosti jsou pozitivně korelované se sociální dominancí. V pokusu nebylo prokázáno, že by neofobie byla korelovaná s postavením špačků.

Vztah mezi neofobií a schopností se učit není mezi jednotlivými druhy stejný. U špačků nebyla prokázána korelace mezi neofobií k novým objektům a schopností se něco naučit (Boogert et al., 2006). Naopak neofobie k objektům korelovala s úspěšností v řešení úloh u holuba domácího (*Columba livia*) a hrdličky karibské (*Zenaida aurita*). Ptáci, kteří se pomaleji odhodlávali krmít z nového krmítka, se také později naučili, jak ho otevřít. Do klece jim byla umístěna černá krabice s potravou, kterou dříve neviděli. Právě podle latence, než se začali z neznámé krabice krmít, byla určena neofobie. Ptáci se dělili na Fast jedince, kteří se začali krmít dříve a Slow jedince, kteří k neznámému předmětu přistoupili později. Další část experimentu představovalo učení, kdy do krabice bylo umístěno zavřené krmítko. Ptáci měli za úkol ho pomocí kroužku či zásuvky otevřít. Bylo zjištěno, že méně neofóbní Fast ptáci se danou úlohu naučili rychleji (Seferta et al., 2001).

6.3.Habituace

Pokud jedinec opakovaně přichází do styku se stejným či podobným podnětem, postupem času si na něj zvyká a jeho reakce na danou situaci slábne. Habituace je definována jako snižující se odpověď na opakující se podnět (Domjan, 2003 ex. Ellenberg et al., 2009). Ellenberg et al. (2009) se ve své práci zaměřili na habituační potenciál tučňáků žlutookých (*Megadyptes antipodes*) na Novém Zélandu. Místní tučňáci jsou vystaveni turistickému ruchu. Habituace je zde chápána jako návyk na přítomnost lidí, kteří nejsou považováni za potenciální predátory. Tučňáci je postupem času ignorují a chovají se v jejich přítomnosti přirozeně. Jednotliví tučňáci se lišili ve své odpovědi na vyrušení a schopnosti habituace. Na individuální habituační potenciál mělo vliv pohlaví jedinců, jejich personalita (agresivní Fast či klidní Slow) a předchozí zkušenost s lidmi (např. odebrání krve).

Agresivní Fast jedinci se ze setkání s lidmi zotavili mnohem dříve než klidní a plašší Slow jedinci. U samců se reakce příliš nelišila mezi jedinci odlišných personalit, ale u samic byly zaznamenány viditelné rozdíly. Fast samicím trvalo zotavování kratší dobu, srovnatelnou jako samcům, ale plaché Slow samice potřebovaly delší čas na zotavení. Klidní jedinci se rychleji zadaptovali na vyrušení od lidí než agresivní tučňáci. U samic se postupně zkracoval čas, po který se zotavovaly (po 5 dnech u nich docházelo k habituaci), naopak samci reagovali na opakovaný stres spojený s lidskou přítomností méně flexibilně, přestože na počátku se zotavovali rychleji než samice. Zkušenost s lidmi (odběr krve) negativně ovlivnila habituaci tučňáků na přítomnost lidí.

Na přístup jedinců k novému objektu nebo novému typu potravy může mít vliv přítomnosti jiného jedince. Ta může jeho poznávání podpořit a urychlit učení, ale může stejně tak zpomalit či zcela inhibovat explorační chování. Jedinec může být v přítomnosti někoho dalšího obezřetnější, protože přítomnost jiného jedince s sebou nese možnou hrozbu agonistického střetu. Fast a Slow jedinci se liší ve svých dovednostech při řešení nejrůznějších úloh. U Fast jedinců, kteří jsou méně neofóbní, rychleji přistupují k neznámým předmětům nebo se rychleji zorientují v neznámém prostředí, se dané chování může projevit rychlejším učením a úspěšnějším vyřešením některých úloh. V jiných typech úloh (počet chyb před nalezením odměny, paměťové) jsou Fast i Slow jedinci stejně úspěšní. Z výsledků averzivního učení vyplývá, že v takovém typu úloh se naopak lépe daří Slow jedincům.

7. Sociální uspořádání, dominance, agresivita

7.1 Sociální uspořádání, dominance

Na ustavení vztahů mezi jedinci může mít značný vliv to, s jakým typem personality se u jednotlivých členů skupiny setkáme. Vztahy, které se utvářejí mezi juvenilny, pak mají u druhů žijících v dlouhodobých skupinách klíčovou roli v ustavení hierarchie mezi dospělci (De Waal & Luttrell 1986 ex. Weinstein & Capitanio, 2008).

K posouzení hierarchie se pozoruje chování jedinců v řadě situací. Lze uvést např. to, v jakém pořadí se krmí, sledují se jejich vzájemné interakce, agresivita v přítomnosti potravy i bez ní, množství vyhraných soubojů nebo vzájemných střetů. Lze sledovat celou skupinu nebo testovat izolované dvojice (každý s každým). Podrobněji viz Česká (2007).

Weinstein a Capitanio (2008) se ve své práci srovnávali mladé makaky rhesus (*Macaca mulatta*). Zjistili, že na navazování vztahů může mít vliv personalita jedinců, jejich postavení či

pohlaví. Slow makakové byli klidnější a méně aktivní. V porovnání s Fast makaky, navazovali méně vztahů s ostatními členy skupiny. Bylo to zdůvodněno tím, že samotný kontakt, v tomto případě vyzvání ke hře a hra samotná, vyžaduje aktivitu. Chování Fast makaků bylo celkově charakterizováno jako více aktivní - více běhali, skákali, šplhali a vzájemně zápasili. Další možné zdůvodnění je to, že Slow jedinci nebyli dostatečně motivovaní, aby vztahy začali navazovat. Jedním z benefitů navazování přátelských vztahů je totiž uklidňující efekt, kterým na sebe přátelé působí během stresových situací (Higley et al., 1992 ex Weinstein & Capitanio, 2008). Slow jedinci se ale vyznačují tím, že jsou klidní a daný efekt pro ně tedy není tak důležitý jako pro Fast jedince. Alternativní zdůvodnění je to, že Slow jedinci měli dostatek sociálních zkušeností, což se odrazilo v tom, že navazovali méně vztahů, ale dané vztahy byly stabilnější a kvalitnější. Takové vztahy mohou být pro jedince klíčové, neboť mu mohou napomoci se lépe začlenit do skupiny.

Mladí jedinci, kteří navazovali více vztahů, byli potomky výše postavených rodičů. Postavení mláďat bylo určeno na základě postavení jejich matek. Pokud jedinci navazovali nové vztahy, vybírali si podobně postavené makaky a makaky, kteří se chovali podobně jako oni. Daný jev byl vysvětlován tak, že jedinci s podobnou personalitou lépe vycházeli s někým, kdo se jim podobal. U takových jedinců se dalo očekávat podobné chování. Byl zjištěn i rozdíl mezi pohlavími, samci častěji přicházeli za jinými jedinci a vyzývali je ke hře.

Z dalších prací lze zmínit práci Fairbankse et al. (2004), kteří zjistili, že z rozdílů v impulzivité a tělesné hmotnosti mezi samci kočkodanů zelených (*Cercopithecus aethiops*) během adolescence lze předpovědět, jak bude uspořádaná skupina, kteří jedinci budou dominantní a kteří naopak submisivní. Skupina byla tvořena impulzivními Fast kočkodany, kteří byli agresivnější a více riskovali, méně impulzivními Slow kočkodany a jedinci s intermediálním fenotypem. U samců autoři rozlišovali dominantního alfa samce a ostatní jedince. Zjistili, že těžší a více impulzivní Fast samci obsadili častěji dominantní pozici alfa samce.

Dobrym kritériem pro postavení jedince ve skupině je množství střetů, ve kterých se mu podaří zvítězit. Verbeek et al. (1996) testovali vztah mezi chováním v agonistických interakcích a personalitou u samců sýkor koňader. U studovaných jedinců byl nejprve zjištěn typ personality na základě exploračního chování. Ve 12-15 týdnech byly sledovány vzájemné interakce, vždy ve dvojici Fast-Slow. Fast sýkory iniciovaly více soubojů a také v nich častěji vítězily a následně pak také měly vyšší postavení ve skupině.

Dingenmanse a de Goede (2004a) porovnávali ve své práci, jak se liší dominantní status teritoriálních a neteritoriálních Fast a Slow jedinců u sýkor koňader. Dominance byla určována z průběhu agresivních interakcí mezi jedinci v pokusech s potravou – lojovou koulí se slunečnicovými

semínky v průběhu dvou zim. Bylo zjištěno, že v obou sezónách byli samci agresivnější než samice a v soubojích o potravu vítězili, proto byli dále posuzováni zvlášť.

Teritoriální samci, jejichž teritoria byla umístěna blíže k potravě, měli také vyšší postavení než jedinci se vzdálenějšími teritorii. Pokud se porovnávali Fast a Slow samci, Fast juvenilové i dospělci byli dominantnější. U neteritoriálních samců se lišili výsledky mezi juvenilny a dospělci. Mladí Fast samci měli nižší postavení než mladí Slow samci. Naopak u dospělců byly výsledky opačné - s dominujícími Fast samci. To naznačuje, že vztah mezi dominancí a personalitou není v přírodě stabilní, ale je ovlivněn situací, v níž se jedinec nachází. U samic byla naměřená data použitelná jen z jedné sezóny. Samice s teritorií blíže k potravě, měly stejně jako samci, vyšší postavení. Data byla sbírána na dvou lokalitách a pouze na jedné bylo zjištěno, že Fast samice byly dominantnější než Slow samice.

Verbeek et al. (1999) zjišťovali uspořádání dominantní hierarchie u sýkor koňader z volné přírody. U sýkor byla nejprve otestována personalita při exploračním chování a pak bylo zkoumáno uspořádání ve skupinách podle vítězství v jednotlivých střetech mezi různými dvojicemi ve voliére. Po dvou týdnech se ustavila mezi jedinci stabilní hierarchie. V prvních dnech dominovali Fast jedinci, kteří vítězili ve vzájemných střetech nad Slow jedinci, ale postupem času se uspořádání změnilo. Fast jedinci buď porazili všechny Slow jedince a zaujali nejvyšší postavení, nebo jimi byli naopak poraženi a zaujali nejnižší postavení. Slow jedinci měli intermediální postavení, ale v průměru měli Slow jedinci vyšší postavení než Fast jedinci. Podle Verbeek et al. (1999) by nízké hierarchické postavení Fast jedinců mohlo souviset s tím, že pokud prohrají v zápase, hůře se vyrovnávají s porážkou. Většinou neopouští skupinu a po porážce nemají dostatečnou příležitost se zotavit. Nezbyvá jim tedy nic jiného, než se spokojit s nižším postavením. Vyšší postavení Slow sýkor je vysvětlován tím, že Fast a Slow sýkory odlišně řeší sociální konflikty. Pokud jsou Slow sýkory v souboji poraženy, lépe se s tím vyrovnají a iniciují nové souboje dříve než Fast jedinci. Autoři shrnují ve své práci postavení sýkor koňader ve skupině tak, že Fast jedinci obsazují buď ty nejvyšší nebo naopak nejnižší příčky, zatímco postavení Slow sýkor je nejčastěji někde uprostřed.

Pokud dochází ve skupině ke střetům o to, který jedinec bude dominantní, může to souviset s tím, jak se jedinci dokáží vyrovnat se stresem. U pstruhů duhových ve vzájemných střetech vítězily ty ryby, u nichž byla zaznamenána nižší kortisolová odpověď, což odpovídá Fast jedincům. Pokud během pokusu hladověly, pak se dominantní ryby začaly krmit dříve a byly agresivnější (Øyvind et al., 2004).

Na sociální uspořádání jedinců může mít vliv jejich personalita, pohlaví či postavení. Dominantní mohou být Fast i Slow jedinci. Pro dominanci Fast jedinců svědčí jejich větší agresivita, zejména v obraně teritoria, přístupu k potravě či množství vyhraných zápasů. Pokud se ustaví

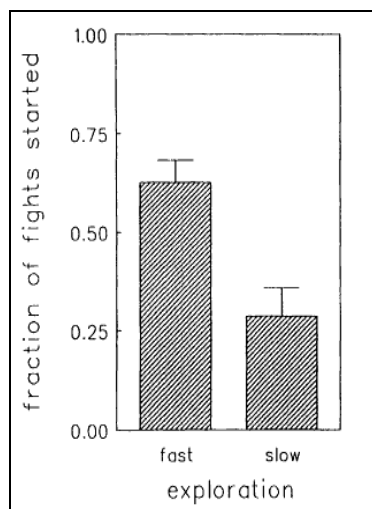
stabilní hierarchie, můžou však v průměru dominovat Slow jedinci, kteří se dokáží lépe vyrovnat s porážkou.

7.2 Agresivita

Samotné zhodnocení agresivity je jedno z možných měřítek, podle něžž můžeme jedince porovnávat a následně pak přiřadit k určitému typu personality. Chování Fast jedinců je charakterizované jako agresivnější v porovnání se Slow jedinci. Fast a Slow jedinci se projevují odlišně při vzájemných agonistických interakcích, během reprodukčního chování, při obraně teritoria či v neznámém prostředí.

De Ruiter et al. (1992) sledovali agonistické chování u dvou vyselektovaných linií myší – SAL (Short attack latency) a LAL (Long attack latency). SAL myši se vyznačovali krátkou latencí mezi jednotlivými útoky, byly agresivnější a toto aktivnější chování odpovídá Fast jedincům. U prepubertálních a dospělých SAL samců byla naměřena vyšší hladina testosteronu a větší množství testikulárních Leydigových buněk, které ho produkují. Delší doba mezi jednotlivými útoky, celkově pasivnější a méně agresivní chování bylo charakteristické pro Slow, LAL samce. Méně agresivní samci měli v plasmě nižší hladinu testosteronu. Zajímavé bylo, že při narození u nich byla zjištěna vyšší hladina testosteronu než u agresivních samců. Je to vysvětleno tím, že při narození jsou u Slow samců více aktivní T-sekreční buňky.

Verbeek et al. (1996) sledovali ve své práci agonistické chování při vzájemných interakcích samců sýkor koňader. Pokud se srovnávali Fast a Slow jedinci, Fast samci projevovali více agresivitu vůči Slow samcům. Pokud byly sledovány dvojice Fast-Slow, pak častěji iniciovali souboje právě Fast samci (viz Obrázek 4).



Obrázek 4: Podíl útoků (fraction of fights started), které vyvolali Fast a Slow samci sýkor koňader (Verbeek et al., 1996)

Získání lepšího teritoria a jeho následné udržení může být klíčové pro přežití či nalezení partnera. Agresivnější jedinci vítězí v soubojích o teritoria a vytlačí méně agresivní Slow sýkory na horší teritoria, což může zejména v případě nedostatku potravy, zhoršit jejich šanci na přežití (Both et al., 2005).

Mezi Fast a Slow jedinci je patrný rozdíl v agresivním chování. Fast jedinci častěji začínají střety a také v nich více vítězí, což může být důležité při získávání či obhajobě teritoria. Pokud je srovnávána frekvence útoků, pak je vyšší opět u Fast jedinců.

8. Risk-taking chování a disperze

8.1 Risk-taking chování

Risk-taking chování (riskantní) se objevuje u zvířat jako „trade-off“ mezi přístupem k nějaké činnosti (nejčastěji spojené s potravním chováním) s tím rizikem, že mohou být jedinci napadeni predátorem, a vyhnutím se riziku, tím, že jedinci setrvávají v úkrytu. Pokud se jedinci skrývají, je to pro ně bezpečnější, ale může to vést i k tomu, že strádají např. hlady či si nenajdou partnera.

Van Oers et al. (2004a) studovali risk-taking chování u sýkor koňader. Risk-taking chování bylo zjišťováno jako doba, za kterou se sýkory vrátily zpátky k misce s moučnými červy a začaly se opět krmit poté, co byly vyrušeny. Bylo zjištěno, že Fast jedinci se k misce vraceli dříve. Fast a Slow linie se lišily v průměru o 73 s. Kratší doba, po níž se Fast sýkory začaly krmit, značí, že takové sýkory více riskují. Pokud se dostanou do situace, kdy musí volit mezi rizikem predace a získáním potravy, jsou odvážnější a volí krmení. Slow sýkory reagovaly na vyrušení silněji a vyrovnávaly se s ním delším dobu. Takoví jedinci jsou v přírodě obezřetnější a méně riskují. Je u nich menší pravděpodobnost, že budou napadeni či sežráni, ale zároveň se zvyšuje riziko, že nebudou mít dostatek potravy. Bylo prokázáno, že variabilita v risk-taking chování byla mezi dvěma liniemi dědičná. Autoři si povšimli, že doba, která trvala jedincům do opětovného krmení, souvisela i se sociálními interakcemi mezi ptáky. Jaký vliv má přítomnost jiného ptáka a jeho chování je předmětem dalšího výzkumu.

Risk-taking chování se u okounů říčních (*Perca fluviatilis*) projevovalo v přítomnosti predátora jako volba mezi potravním chováním (krmením se v otevřeném prostoru) a ukrytím se ve vegetaci. Výsledky se lišily u různě starých jedinců a mezi dvěma studovanými jezery. Riziko predace souviselo s velikostí jedinců v populaci a jejich hustotou. Porovnávaná dvě švédská jezera se lišila populační hustou okounů, kteří jezera obývali. V jezeru Ängersjön byla zjištěna menší hustota okounů, kteří ale byli větší. Také se zde vyskytovalo mnohem více štik obecných (*Esox*

lucius), které jsou významným predátorem okounů, než v jezeru Fisksjön (Magnhagen & Heibo, 2001 ex Magnhagen & Borcharding, 2008). V jezeru Ängersjön byly mladší ryby smělejší (Fast) než dospělci. Tyto juvenilní ryby byly smělejší i než stejně staré ryby z jezera Fisksjön. Jezero Fisksjön se vyznačovalo větším rizikem kanibalismu a větší hustotou okounů. S přibývajícím věkem jedinců se situace změnila. Ryby starší než 1 rok z jezera Fisksjön byly smělejší a strávily více času mimo úkryt ve volné vodě než stejně staré ryby z jezera Ängersjön (Magnhagen & Borcharding, 2008).

Strategie Fast a Slow jedinců se v přítomnosti predátora liší. Fast jedinci více riskují a pokud jsou vyrušeni při nějaké činnosti, dříve se k ní opět vrací. Slow jedinci se s vyrušením vypořádávají delší dobu a v přítomnosti predátora jsou méně odvážní.

8.2 Disperze

Jedinci stejného druhu se mohou lišit vzdáleností, na kterou dispergují. V práci Fräsera et al. (2001) byla zjištěna souvislost s typem prostředí (zejména predančním tlakem), velikostí jedinců a v neposlední řadě i s jejich personalitou. Populace halančíků Hartových (*Rivulus hartii*), které se zdržovaly v místech řeky s vyšším predančním tlakem, zde byly rozmístěny fragmentárně, nesouvisle a disperze v takovém prostředí byla spojena s velkým rizikem. Naopak ryby z části řeky, kde byl menší predanční tlak, se vyskytovaly souvisleji. Souvislost mezi disperzí a velikostí jedinců byla prokázána pouze v prostředí s vyšším predančním tlakem. Jedinci, kteří byli větší, se pohybovali na delší vzdálenost. Ryby byly odchyceny z přirozeného prostředí a byla u nich zkoumána personalita ve dvou testech – jejich explorační v nádrži a doba, kterou strávily mimo úkryt. U Fast ryb (více explorovaly, strávily delší dobu mimo úkryt) bylo zjištěno, že dispergují na větší vzdálenost než Slow ryby.

Další souvislost mezi disperzí a personalitou zjistili ve své práci na sýkorách koňadrách Dingemanse et al. (2003). Potomstvo rodičů, kteří byly oba Fast, dispergovalo na nejdelší vzdálenost. Rodiče mohou ovlivnit pohnízdni disperzi svých potomků jednak tím, jak se sami chovají a pak také prostřednictvím genů. Pokud byl srovnáván rozdíl mezi pohlavími, bylo zjištěno, že samice dispergovaly na delší vzdálenost než samci. Fast samice byly aktivnější a více se pohybovaly než Slow samice. Samotná pohyblivost pak může souviset se schopností dispergovat. Pokud byli srovnáváni imigranti a jedinci, kteří se na daném území narodili, bylo zjištěno, že imigranti prozkoumávali nový prostor rychleji.

Fast jedinci dispergují na delší vzdálenost, což může souviset s jejich větší aktivitou. Obdobné výsledky byly zjištěné i v prostředí s vyšším predančním tlakem, kde roli může hrát to, že Fast jedinci jsou v přítomnosti predátora odvážnější. Větší schopnost Fast jedinců dispergovat a prozkoumávat prostředí je spojena s řadou výhod, zejména pokud jsou na daném území omezené potravní zdroje,

ale zároveň je spojena s vyšším rizikem mortality. Roli hraje i personalita rodičů, kteří svým chováním ovlivňují potomstvo.

9. Reprodukce

9.1 Sexuální výběr

Jedním ze studovaných fenoménů v souvislosti s personalitou je sexuální výběr. Řada prací se zabývala otázkou, zda chování související s výběrem partnera může být ovlivněno typem jeho personality. Carere et al. (2000 ex van Oers et al., 2008) pozorovali chování samců sýkor koňader selektovaných dle svého chování při exploraci na Fast a Slow linii. Fast a Slow samci se pak v přítomnosti samic chovali odlišně. Fast samci se častěji předváděli před Fast samicemi. U Slow samců nebyla prokázána odlišná preference pro Slow či Fast samice.

Godin a Dugakin (1996) studovali souvislost atraktivity a variability v personalitě u živorodek duhových (*Poecilia reticulata*). Srovnávali nápadné světle zbarvené a méně výrazné tmavé samce. Vycházeli z toho, že samice preferují výrazněji zbarvené samce, neboť zbarvení může sloužit jako dobrý indikátor zdravotního stavu a kvality samce. Dále posuzovali, jaký vliv má chování samců v přítomnosti potenciálního predátora na samičí výběr. Potvrdili, že pokud mají samice na výběr pouze mezi barevnými samci, volí ty výrazněji zbarvené. Pokud ale samice pozorovaly chování samců, pak si bez ohledu na zbarvení vybíraly ty, kteří byli v přítomnosti atrapy predátora odvážnější, tedy Fast samce. Pokud bylo srovnáváno zbarvení a personalita samců, Fast samci byli také většinou výrazněji zbarvení. Variabilita v chování tedy může být jedním z vhodných kritérií při samičím výběru.

Forstmeier (2004) pozoroval ve své práci preference samic zebřiček pestrých (*Taeniopygia guttata*) při výběru partnera. Některé samice si stále vybíraly agresivní samce a jiné naopak preferovaly jen neagresivní samce. Agresivní chování, podle něž lze posuzovat personalitu, by tak mohlo být jedno z kritérií při výběru partnera.

Jedinci odlišných personalit se neliší jen ve svém výběru partnera, ale odlišná může být i doba, než se začnou o budoucího partnera blíže zajímat. Carere et al. (2005) porovnávali dobu, než se Fast a Slow sýkory začaly zajímat o partnera, který byl umístěn v jiné kleci. Fast jedincům trvalo kratší dobu, než projevíli zájem o partnera opačného pohlaví. Větší rozdíl mezi Fast a Slow jedinci byl zaznamenán u samic.

9.2 Reprodukční úspěch

Both et al. (2005) a Dingemanse et al. (2004b) sledovali schopnost samců sýkor koňader obsazovat teritoria a jejich následný reprodukční úspěch. V porovnání Fast a Slow samců byli při obsazování a obhajobě teritorií úspěšnější Fast jedinci. V soubojích vítězili a podařilo se jim vybojovat nejkvalitnější teritoria s dostatkem potravy. Daná strategie se jevila úspěšnou tehdy, pokud bylo Fast samců méně než Slow samců. Pokud tito samci měli mláďata s Fast samicemi, měla největší hmotnost a nejlépe přežívala.

V opačném případě, pokud byla populační hustota Fast samců vyšší než Slow samců, pouze některým se podařilo obsadit kvalitní teritoria, ostatní Fast jedinci obsadili horší teritoria, na která byli lépe adaptováni Slow samci. Ti dokázali tato teritoria lépe využít a byli zde reprodukčně úspěšnější než Fast samci. Pokud měli Slow samci potomstvo se Slow samicí, pak bylo v lepší kondici než potomstvo s Fast samicí a jeho kvalita byla srovnatelná s dvojicí Fast-Fast. U Slow jedinců byla častěji zaznamenána lepší rodičovská péče, neboť se lépe vypořádávali se změnami v prostředí.

Pokud by se vycházelo pouze z vlastností jedinců, pak by se dalo očekávat, že pokud je dvojice tvořena Fast samcem, který obsadí kvalitní teritorium, a Slow samicí, která je úspěšnější v hnízdění a následné péči, pak by evoluce měla preferovat dvojice tvořené odlišnými typy personalit. Jejich mláďata by měla intermediální fenotyp. Ve srovnání dvojic tvořených jedinci odlišných a stejných personalit však bylo zjištěno, že potomstvo s vyšší fitness měly páry tvořené jedinci stejných personalit (Both et al., 2005).

9.3 Rodičovská péče

Péče o nově narozená mláďata je nezbytné pro jejich přežití. Rodičovská péče zahrnuje krmení a shánění potravy, péči o tělní pokryv, termoregulaci a zdravotní stav mláďat, ochranu před napadením predátorem, učení a předávání zkušeností.

Agresivní Fast samice myši domácích častěji kojily a čistily svá mláďata než samice, které byly selektovány v méně agresivní Slow linii. Dalo by se předpokládat, že jejich mláďata budou růst rychleji, ale daný předpoklad nebyl potvrzen. Fast i Slow mláďata měla při osamostatnění podobnou váhu. Delší doba kojení může souviset s tím, že mléko Fast samic je méně kvalitní než mléko Slow samic. Může se lišit i schopnost mláďat sát a produkce mléka samicí. Pokud byla mláďata matkám zaměněna, Fast mláďata sála od Slow matek rychleji. Další možné zdůvodnění je to, že Fast mláďata mají větší energetické nároky a potřebují být častěji kojena (Benus & Røndings, 1996).

Hollander et al. (2008) studovali, jak sýkory koňadry brání hnízdo. Obrana hnízda je nedílnou součástí rodičovské péče. Rodiče jsou vystaveni „trade-off“ mezi reprodukční úspěšností a vlastním

přežíváním. Bylo prokázáno, že jedinci odlišných personalit se lišili svojí reprodukční strategií a chováním v přítomnosti predátora. U Fast jedinců bylo zaznamenáno více alarmujících volání, pokud byli vyrušeni. V přítomnosti predátora byli smělejší. Fast jedinci více investovali do obrany svého hnízda. Toto tvrzení vyplývá minimálně z porovnání intenzity alarmujících volání, které jsou pro rodiče energeticky náročné. Mezi množstvím pohybů při obraně hnízda a exploračním chováním byla zjištěna negativní korelace. Fast sýkory byly při obraně hnízda méně pohyblivé (Hollander et al., 2008). Není zcela jasné, zda vyšší pohyblivost je pro ptáky negativním jevem, neboť tak na sebe upozorňují predátora (Montgomerie & Weatherhead, 1988 ex Hollander et al., 2008), nebo naopak pozitivním, neboť díky tomu, že se více pohybují, mohou získat informace o predátorovi (Curio & Regelmann, 1985 ex Hollander et al., 2008).

Žadonění mládřat o potravu je nezbytné pro jejich přežití a růst, ale je pro ně také energeticky náročné. Zároveň je s ním spojeno i nebezpečí, protože tím, že na sebe mládřata upozorňují, mohou vzbudit zájem predátorů. Shánění potravy pro žadonící mládřata může být pro rodiče náročné a vysilovat je. Pokud byla srovnávána Fast a Slow mládřata sýkor koňader, ukázalo se, že Fast ptáčata strávila více času žadoněním a byla při tom více neodbytná a rázná. Může to být užitečná strategie v kompetitci s ostatními sourozenci. Tím, že více žadonila, získala od rodičů více potravy, což je důležité hlavně tehdy, pokud je potravy málo. Zároveň to také může souviset s vyššími energetickými nároky (Carere et al., 2003c).

Jak již bylo zmíněno, u Slow samic a Slow samců sýkor koňader bylo pozorováno, že se lépe starali o své potomstvo, neboť dokázali lépe reagovat na změny v prostředí než Fast jedinci (Both et al., 2005).

9.4 Mimopárová paternita

Mimopárová paternita je jev, kdy má samice z páru mládřata i s jiným samcem. Možná vysvětlení představují hypotéza dobrých genů, kdy samice může zvýšit kvalitu svého potomstva, pokud má mládřata i se samcem, který je kvalitnější než její partner (Westneat & Stewart, 2003; Kempenaers et al., 1992 ex van Oers et al., 2008). Páření s jiným samcem může být také pojistka pro případ, že by byl současný partner neplodný (Krokene et al., 1998 ex Oers et al., 2008).

Při sledování paternity u mládřat sýkor koňader, bylo zjištěno, že pokud měli oba rodiče stejný typ personality - Fast či Slow (asortativní dvojice), pak u takové dvojice byl zaznamenán nejčastější výskyt mimopárové paternity. Jedno z možných vysvětlení pro tento jev u párů se stejnou personalitou předpokládá, že pokud by se samice pářila se samcem s odlišným typem personality, pak by se díky mimopárové paternitě mohla zvýšit variabilita ve snůšce, což se týče. Další možné vysvětlení mimopárové paternity je takové, že samice by kopulací s dalším samcem mohly

zvýšit počet mláďat s intermediálním fenotypem. (Fenotyp kombinující charakteristiky Fast a Slow jedinců. V případě že nahlížíme na personalitu jako na kontinuum s extrémy Fast a Slow, nachází se jedinci s intermediálním fenotypem mezi těmito extrémy.) Výsledky terénních výzkumů nepodporují tuto hypotézu, neboť samice nepreferovaly při výběru mimopárového samce jedince s odlišným typem personality.

Výskyt mimopárové paternity souvisí s celou řadou dalších faktorů a její výskyt pravděpodobně představuje jejich různou kombinaci. Z dalších faktorů, které mohou s mimopárovou paternitou souviset lze uvést míru, s jakou samec střeží samici či hlídá svoje teritorium, příležitosti, které se samici naskytou navštívit teritorium jiného samce a v neposlední řadě i různou atraktivitu a kvalitu jedinců (Oers et al., 2008).

9.5 Heritabilita

Na utváření personality se podílí dědičná složka (heritabilita) i vliv okolního prostředí. Personalita u jedinců sestává z jednotlivých znaků (dílčích chování). Aby byly dané znaky pro personalitu reprezentativní, měly by být dědičné, opakující se a vzájemně korelované (van Oers et al., 2004a).

Heritabilita jednotlivých znaků byla prokázána u řady divoce žijících živočišných druhů (Dingemanse et al., 2002) i u odchovaných a uměle selektovaných linií Fast a Slow sýkor koňader (Drent et al., 2003; van Oers et al., 2004a,b). Pro příklad lze uvést práci van Oerse et al. (2004a), kde byly prokázány konzistentní dědičné rozdíly ve vztahu k exploraci u sýkor koňader. Tyto rozdíly v exploraci byly korelované s dalšími znaky, např. risk-taking chováním, u něžž byla zjištěna nízká heritabilita založená na selekci po dvou generacích na linie Fast a Slow. Bylo patrné, že tyto dvě linie se po dvou generacích lišily ve své ochotě riskovat. Jedinci byli testováni při krmení a následném vyrušení. Do skupin byli vybráni juvenilové a utvořeny dvě skupiny jedinců, kteří se vrátili zpět ke krmení za nejkratší (více riskovali - Fast) a nejdelší dobu (méně riskovali - Slow). Následně byli v rámci skupin vytvořené páry. U potomků v druhé generaci byla zjištěná heritabilita 19% pro risk-taking chování (van Oers et al., 2004a) a u potomků ve čtvrté generaci byla heritabilita pro explorační chování 54% (Drent et al., 2003).

U některých jedinců se setkáváme s tendencí vybírat si partnery s určitým chováním, např. agresivní či smělé vůči predátorovi (Fast jedince). To naznačuje, že by personalita mohla sloužit jako kritérium při výběru partnera. Na reprodukční úspěch jedinců může mít vliv schopnost samců obsazovat teritoria, rodičovská péče nebo personalita obou partnerů. Jako nejuspěšnější se jeví páry

tvořené jedinci se stejnou personalitou, u takových párů však byl také zaznamenán nejčastější výskyt mimopárové paternity. Vysvětlení tohoto jevu není jednoznačné. Výsledky prací porovnávajících rodičovskou péči u Fast a Slow rodičů se u různých živočišných druhů liší. Lepší péče byla zaznamenána jak u Fast, tak Slow rodičů. Rozdílné tendence v exploračním chování a chování vůči predátorovi se ukázali být dědičné u řady volně žijících zvířat i uměle selektovaných linií.

10. Vliv prostředí

10.1 Potravní zdroje

Úspěšnost jednotlivých typů personalit se může lišit v odlišných typech prostředí a za různých podmínek. Dingemanse et al. (2004b) ve své práci na sýkorách koňadrách zjistili, že přežívání jedinců odlišných personalit se liší v různých prostředích a liší se i mezi pohlavími. Sledovali populaci během tří sezón. Obdobné výsledky byly získány ze dvou zim, které se vyznačovaly nedostatkem bukvic (*Fagus sylvaticus*) a jedinci trpěli hladem. Za takových podmínek lépe přežívali Slow samci a Fast samice. Během zim, které byly bohaté na úrodu bukvic, byli úspěšnější Fast samci a Slow samice. A celkové přežívání jak juvenilů tak i dospělců bylo lepší. V průběhu následujícího jara pak vzrostla kompetice o teritoria (Perdeck et al., 2000 ex Dingemanse et al., 2004b; Dingemanse et al., 2004b).

Dingemanse et al. (2004b) vycházeli z předpokladu, že samice jsou podřízené samcům. V tom případě by měly být více ovlivněny nedostatkem potravy, kdy v soubojích o potravu vítězí samci a mezi samicemi pak vzrůstá kompetiční potenciál. Tím lze zdůvodnit, proč byly v sezónách s nedostatkem potravy úspěšnější Fast samice, které byly agresivnější. V soubojích o potravu vítězily nad Slow samicemi. V letech s dostatkem potravy, kdy byla menší kompetice, lépe přežívaly Slow samice. Sih et al. (2003 ex Dingemanse et al., 2004) to zdůvodňují tak, že zvýšená agresivita Fast samic, která může být výhodná v určité situaci, naopak za jiných podmínek mohla vyústit i v jejich zvýšenou mortalitu.

U samců hraje hlavní roli zejména kompetice o teritoria. Fast teritoriální samci byli agresivnější a v sezónách s dostatkem potravy, kdy byla vyšší kompetice o teritoria, se jim dařilo lépe než Slow samcům. Snáze získávali nová teritoria a byli úspěšnější i při obhajobě stávajících teritorií. V letech s nedostatkem potravy, kdy byla kompetice o teritoria nižší, byli v daném prostředí naopak zvýhodňováni Slow samci (Dingemanse et al., 2004).

Počet mláďat, která přežila a následně se zapojila do reprodukce, souvisel s personalitou rodičů. Za předpokladu, že byla zima bohatá na množství bukvic, se to projevilo tak, že nejvíce

těchto mlád'at měly páry tvořené samcem a samicí se stejným typem personality. V letech s nedostatkem bukvic byl počet takových mlád'at nižší a v těchto letech nebyl zaznamenán signifikantní vliv personality otce na počet mlád'at.

Žádný typ personality není zvýhodňován dlouhodobě. Optimální typ personality se může na stejném místě v různých letech lišit, záleží na podmínkách prostředí. Pokud je omezeno množství potravy či jsou obsazena teritoria, vzrůstá o ně kompetice. Ve vzájemných soubojích vítězí častěji Fast jedinci. Množství potravy ovlivňuje množství energie, kterou mají jedinci k dispozici a kterou pak mohou investovat do dalších činností, např. reprodukce.

10.2 Predační tlak

Přítomnost predátora ovlivňuje chování jeho kořisti (Brydges et al., 2008). Reále a Festa-Bianchet (2003) studovali vliv predací tlaku na populaci ovčí tlustonohých během několika sezón. Mezi zaznamenané predátory patřili vlci (*Canis lupus*), medvědi baribalové (*Ursus americanus*), ale hlavně pumy americké (*Puma concolor*). V těch sezónách, kdy byl vyšší predací tlak, byla také zjištěna vyšší mortalita ovčí.

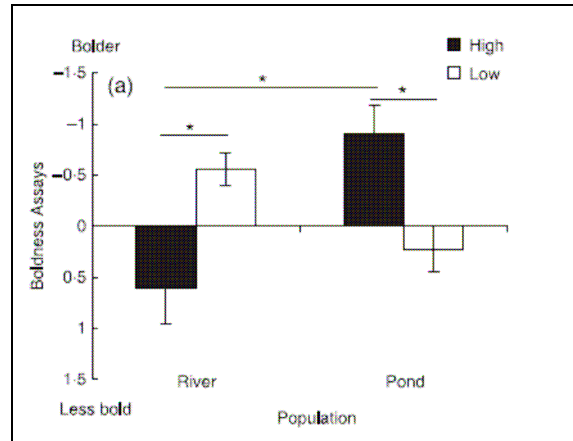
Pokud byl sledován vliv selekce na jednotlivé znaky personality (dílní chování) související s predací, lišil se v letech s nízkým a vysokým predací tlakem. Selekcí zvýhodňovala Fast jedince v sezónách, kdy se vyskytovalo více predátorů. Naopak v letech s nižším predací tlakem nebyl vliv selekce na personalitu zaznamenán. Personalita jedinců byla posuzována podle toho, kolikrát byla ovce chycena, když přišla olizovat sůl. Jako Slow ovce byly označeny ty, které byly chyceny ojedinele, jako Fast ty, které byly chyceny častěji.

Vliv predace se také lišil mezi různě starými jedinci. Ukázalo se, že starší ovce byly více zranitelné než mladé. Jako vysvětlení se nabízí to, že starší jedinci jsou snazší kořistí pro číhající predátory.

Brydges et al. (2008) ve své studii na populacích koljušek tříostných, které pocházely z rybníků a řek, které se lišily mírou predací tlaku, určili personalitu podle toho, jak dlouho trvalo rybám, než se začaly krmit a unikly z tmavého boxu. Výchozí předpoklad byl, že v prostředí s vyšším predací tlakem se budou vyskytovat méně smělé, více neofóbní a méně aktivní Slow koljušky, které se díky tomu spíše vyhnou možnému kontaktu s predátorem. Výsledky se však pro řeky a rybníky lišily.

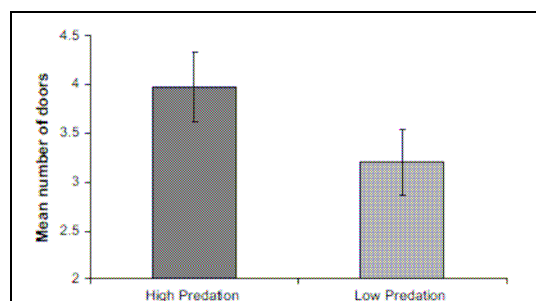
Data získaná z řek potvrdila hypotézu. V řekách, kde byl vyšší predací tlak, se vyskytovaly méně smělé a méně aktivní Slow populace koljušek než v řekách s nižším predací tlakem (viz Obrázek 5). Obdobné výsledky získal ve své práci na koljuškách tříostných Bell (2005), kdy aktivnější Fast jedinci se vyskytovali v řece, kde bylo méně predátorů.

Brydges et al. (2008) však u populací koljušek z rybníků zjistili opačné výsledky. Slow ryby se více vyskytovaly v rybnících s menším množstvím predátorů (viz Obrázek 5). V tomto případě se ale může jednat pouze o ojedinělý náhodný jev, neboť byl posuzován pouze 1 rybník s vyšším predáčním tlakem.



Obrázek 5: Srovnání vlivu predáčního tlaku na smělost (Boldness) populací koljušek v řece (River) a rybníce (Pond). Tmavé sloupce značí prostředí s vyšším v predáční tlak (High) a světlé s nižším (Low) (Brydges et al., 2008)

Brown a Braithwaite (2005) zkoumali kognitivní schopnosti živorodek (*Brachyraphis episcopi*), které byly umístěny do bludiště, ve kterém se měly zorientovat a najít kroužek s potravou. Ryby, které pocházely z prostředí s menším predáčním tlakem, se v bludišti dokázaly rychleji zorientovat a trvalo jim kratší dobu, než našly potravu. (viz Obrázek 6). Jako nejpravděpodobnější vysvětlení rozdílných kognitivních schopností spatřují autoři právě v rozdílné míře predáčního tlaku, který na jedince působí, a v kompetici o přístup k potravě. Další možné zdůvodnění by mohla představovat variabilita v personalitě, kdy Fast jedinci jsou méně neofóbní a bludiště prozkoumávají rychleji. Brown a Braithwaite však v tomto pokusu neprokázali, že by se Fast a Slow ryby vyskytovaly konzistentně ve 2 odlišných prostředích.



Obrázek 6: Znáznorňující množství dveří (Mean number of doors), které v pokusném akváriu navštívily ryby z prostředí z vysokým (High Predation) a nízkým (Low Predation) predáčním tlakem (Brown & Braithwaite, 2005)

Přítomnost predátorů může mít vliv na podíl jedinců s různým typem personality v dané populaci. Výsledky jednotlivých prací však nejsou jednotné. Prostředí s nižším predačním tlakem může zvýhodňovat Fast jedince, kteří ho dříve obsadí, neboť Slow jedinci jsou zdrženlivější. V jiných studiích naopak autoři zjistili, že se Fast jedinci více vyskytují v prostředí s více predátory, neboť se odváží riskovat a využít tak volné zdroje.

11. Závěr

Při výzkumu fyziologických parametrů u Fast a Slow jedinců jsou vidět patrné rozdíly, ať už je to např. odlišná hormonální hladina, dechová či tepová frekvence v souvislosti s vyšší aktivitou sympatiku či parasympatiku, odlišné energetické nároky či náchylnost k chorobám. Zdůvodnění těchto rozdílů spočívá v odlišném vypořádávání se s působícím stresem – aktivním či pasivním.

U některých znaků (díličích chování), které se podílí na utváření personality, bylo prokázáno, že jsou v čase stabilní a nemění se. Některé znaky jsou však během vývoje proměnlivé, což umožňuje jedincům reagovat na změny v prostředí a přizpůsobit své chování tak, aby bylo v dané situaci optimální. U některých bezobratlých bylo zjištěno, že se personalita utváří až v dospělosti. Otázka stability personality během ontogeneze není jednoznačná. Lze hledat odpovědi na to, kdy se personalita utváří, případně jaké faktory mohou mít vliv na její stabilitu (např. působící stres). Nelze opomenout vliv zkušeností, které jedinec během života získává a které mohou ovlivnit jeho chování.

Ze studií zaměřených na učení vyplývá, že Fast a Slow jedinci jsou úspěšní v řešení jiných typů úloh. Nejvíce prací zachycuje úlohy, ve kterých jsou úspěšnější Fast jedinci. Těm se daří lépe v úlohách, kde se mají zorientovat v novém prostředí, v asociativním učení či v nalezení odměny. Může to souviset s tím, že jsou méně neofóbní, v neznámém prostředí se zorientují dříve a k novým předmětům přistupují rychleji a méně bojácně. Prací, ve kterých by byli úspěšnější Slow jedinci, je méně. Neznamená to však, že by se učili hůře. Pokud byli srovnáváni Fast a Slow jedinci ve schopnosti naučit se rozpoznat asposematický signál, který představovala výrazně zbarvená a nechutná kořist, byli to právě Slow jedinci, kteří se dříve naučili kořisti vyhnout.

Na utváření vztahů mezi jedinci má vliv, zda jsou agresivnější nebo naopak klidní. Při ustavování hierarchie mohou dominovat Fast i Slow jedinci. Fast jedinci mají obvykle nejvyšší a nejnižší postavení a Slow jedinci intermediální. To souvisí s tím, že jsou Fast jedinci agresivnější a v jednotlivých střetech obvykle vítězí i je častěji iniciují. Pokud je porovnávaná dominance z okamžitých střetů, vítězí právě Fast jedinci. Při ustavování stabilní hierarchie se ale situace mění, neboť pokud ve střetu Fast jedinci prohrají, hůře se vyrovnávají s porážkou a ztrácí své postavení.

Při výběru partnera mohou jedinci zvolit strategii, že budou vyhledávat partnera se stejnou personalitou, ale stejně tak může dojít k tomu, že jsou preferováni jedinci jednoho typu personality, neboť jejich chování je v danou chvíli vyhodnoceno jako neoptimalnější. S výběrem partnera podle personality může souviset i reprodukční úspěch dané dvojice. U párů se stejnou personalitou bylo zjištěno, že jejich potomstvo nejlépe přežívalo. Dalo by se očekávat, že takové páry budou nejstabilnější, proto je překvapivé, že právě u takových párů byl zjištěn nejčastější výskyt mimopárové paternity. Zdůvodnění tohoto jevu není zcela jasné a je otázkou budoucího výzkumu.

Úspěšnost Fast a Slow jedinců se může lišit v různém prostředí. Zvýšená agresivita Fast jedinců se jeví výhodná, pokud dochází k vzájemným střetům Fast a Slow jedinců o omezené zdroje či teritoria, neboť v takových soubojích častěji vítězí právě Fast jedinci. Pokud je kompetice nižší, mohou být zvýhodňováni naopak Slow jedinci. Z chování Fast jedinců vyplývá, že hůře reagují na změny, proto by se jim mělo lépe dařit ve stabilním prostředí. Naopak Slow jedinci jsou flexibilnější a přizpůsobivější, proto by měli být zvýhodňováni v proměnlivém prostředí. Bylo by jistě zajímavé sledovat dané jedince v přirozených podmínkách, ale to prakticky není možné, neboť změny v prostředí jsou pozvolné.

Významným faktorem v prostředí, který na jedince působí, je predáční tlak. To, jak se jedinci v přítomnosti predátora zachovají, zda více riskují nebo jsou spíše v úkrytu, pak může mít vliv na jejich rozmístění v prostoru, mortalitu, kondici, budoucí reprodukci či kognitivní schopnosti.

Personalita u zvířat je zejména v posledních letech hojně zkoumané téma. Jsou studovány nejrůznější vlivy prostředí, fyziologické charakteristiky(zejména v souvislosti se stresem) a chování v nejrůznějších kontextech. Výsledky takových studií vysvětlují, proč se jeden jedinec chová v dané situaci zcela jinak než druhý. Většina prací je však zaměřena na omezený počet druhů a často tak schází mezidruhové srovnání. Dominují práce na ptácích, zejména na sýkorách koňadrách, na vybraných druzích ryb, ze savců pak převážně na potkanech či myších, To může souviset s tím, že dané druhy se běžně vyskytují a mají velký počet mláďat.

Ve své diplomové práci bych se chtěla zaměřit na problematiku stability personality během ontogeneze a na některé vybrané typy kognitivních úloh a porovnat v nich Fast a Slow sýkory koňadry.

12. Seznam použité literatury

* sekundární citace

- Bell, A.M. & Stamps, J.A.** 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 68: 1339-1348
- Bell, A.M.** 2005. Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 464-473
- Benus, R.F. & Rödings, M.** 1996. Patterns of maternal effort in mouse lines bidirectionally selected for aggression. *Animal Behaviour*, 51: 67-75
- *Benus, R.F., Bohus, B, Koolhaas, J.M., van Oortmerssen, G.A.** 1991. Heritable variation for aggression as reflection of individual coping strategies. *Experientia*, 47: 1008-1019
- Bolhuis, J.E., Parmentier, H.K., Schouten, W.G., Schrama, J.W., Wiegant, V.M.** 2003. Effects of housing and individual coping characteristics on immune responses of pigs. *Physiology & Behavior*, 79: 289-296
- Boogert, N.J., Reader, S.M., Laland, K.N.** 2006. The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Animal Behaviour*, 72: 1229-1239
- Both, Ch., Dingemanse, N.J., Drent, P.J., Tinbergen, J.M.** 2005. Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 74: 667-674
- Brown, C. & Braithwaite, V.A.** 2005. Effects of predation pressure on the cognitive ability of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Behavioral Ecology*, 16: 482-487
- Brown, C. & Laland, K.** 2001. Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *Journal of Fish Biology*, 59: 471-493
- Brown, J.H., Gilgooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B.** 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789
- Brydges, N.M., Colegrave, N., Heathcote, R.J.P., Braithwaite, V.A.** 2008. Habitat stability and predation pressure affect temperament behaviours in populations of three-spined sticklebacks. *Journal of Animal Ecology*, 77: 229-235
- *Cannon, W.B., 1915.** Bodily changes in pain, hunger, fear and range. Appleton, New York
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M.M., Réale, D.** 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117: 641-653
- Carere, C. & van Oers, K.** 2004. Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior*, 82: 905-912
- Carere, C., Drent, P.J., Privitera, L., Koolhaas, J.M., Groothuis, T.G.G.** 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, 70: 795-805

- Carere, C., Groothuis, T.G.G., Möstl, E., Daan, S., Koolhaas, J.M.** 2003a. Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Hormones and Behavior*, 43: 540-548
- Carere, C., Havekes, R., Oorebeek, M., Koolhaas, J.M., Groothuis, T.G.G.** 2003b. Finding food abilities in two lines of great tits (*Parus major*) selected for different „personalities“. In Personalities as epigenetic suites of traits. A study on a passerine Bird (C.Carere): 42-56. PhD dissertation, University of Groningen
- Carere, C., Koolhaas, J.M., Groothuis, T.G.G.** 2003c. Genetic selection for personality traits predicts begging strategies in a passerine bird (*Parus major*) In Personalities as epigenetic suites of traits. A study on a passerine Bird (C.Carere): 42-56. PhD dissertation, University of Groningen
- *Carere, C., Privitera L., Koolhaas J.M., Groothuis, T.G.G.** 2000. In: Atti XIX Convegno della Societa´ Italiana do Ethologia (Ed. by S.Guiliano), 18-19, San Giuliano Terme: Societa´ Italiana di Etologia.
- Carsia, R.V. & Harvey, S.** 2000. Adrenals. In Whittow, G.C. (Ed) Sturkie´s avian physiology, 5th edn. Academic, San Diego, CA,: 489-537
- Cavigelli, S.A. & McClintock, M.K.** 2003. Fear of novelty in infant rats predicts adult corticosterone dynamics and an early death. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100: 16131-16136
- Cavigelli, S.A.** 2005. Animal personality and health. *Behaviour*, 142: 1223-1244
- *Clarke, S.A. & Boinski, S.** 1995. Temperament in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*, 37: 103-125
- Cockrem, J.F.** 2007. Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, 148: 169-178
- *Coleman, K. & Wilson, D.S.** 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56: 927-936
- *Creel, S.** 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in ecology and evolution*, 16: 491-497
- *Curio, E. & Regelman, K.** 1985. The behavioural dynamics of great tits (*Parus major*) approaching a predator. *Zeitschrift für Tier Psychologie*, 69: 3-18
- Česká, M.** 2007. Dominanční hierarchie u sociálně žijících ptáků. Bakalářská práce. Katedra zoologie. Univerzita Karlova v Praze
- 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: 734-739
- *Dann, S., Masman, D., Groenewold, A.** 1990. Avian basal metabolic rates. their association with body composition and energy expenditure in nature. *American Journal of Physiology*, 259: 333-340

- de Ruiter, A.J.H., Koolhaas, J.M., Keijser, J.N., Van Oortmerssen, G.A., Bohus, B.** 1992. Differential testosterone secretory capacity of the testes of aggressive and nonaggressive house mice during ontogeny. *Aggressive Behavior*, 18: 149-157
- *de Waal, F.B.M. & Luttrell, L.M.** 1986. The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. *Folia Primatologica*, 46: 215-234
- Dingemanse, N.J. & de Goede, P.** 2004a. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*, 15: 1023-1030
- Dingemanse, N.J., Both, Ch., Drent, P.J., Tinbergen, J.M.** 2004b. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society London B*, 271: 847-852
- Dingemanse, N.J., Both, Ch., Drent, P.J., van Oers, K., van Noordwijk, A.J.** 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64: 929-938
- Dingemense, N.J., Both, Ch., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J.** 2003. Natal Dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society London B*, 270: 741-747
- *Domjan, M.** 2003. *The principles of learning and behavior*, 5th edn. Belmont, California: Wadsworth/Thomson Learning
- Drent, P.J., van Oers, K., van Noordwijk, A.J.** 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society London B*, 270: 45-51
- Dugatkin, L.A. & Alfieri, M.S.** 2003. Boldness, behavioral inhibition and learning. *Ethology, Ecology & Evolution*, 15: 43-49
- Ebner, K., Wotjak, C.T., Landgraf, R., Engelmann, M.** 2005. Neuroendocrine and behavioral response to social confrontation: residents versus intruders, active versus passive coping styles. *Hormones and Behavior*, 47: 14-21
- Ellenberg, U., Mattern, T., Seddon P. J.** 2009. Habituation potential of yellow-eyed penguins depends on sex, character and previous experience with humans. *Animal Behaviour*, 77: 289-296
- *Ely, D.L.** 1981. Hypertension, social rank, and aortic arteriosclerosis in CBA/J mice, *Physiology & Behavior*, 26: 655-661
- *Engel, G.L. & Schmale, A.H.** 1972. Conservation withdrawal: a primary regulatory process for organic homeostasis. *Physiology, emotions and psychosomatic illness*, Elsevier New York: 57-95
- Exnerová, A., Svádová, K., Fučíková, E., Drent, P.J., Štys, P.** 2009. Personality matters: Individual variation in reaction of naive bird predators to aposematic prey. In press

- Fairbanks, L.A., Jorgensen, M.J., Huff, A., Blau, K., Hung, Y., Mann, J.J.** 2004. Adolescent impulsivity predicts adult dominance attainment in male vervet monkeys. *American Journal of Primatology*, 64: 1-17
- Forstmeier, W.** 2004. Repeatability of mate choice in the zebra finches: consistency within and among females. *Animal Behaviour*, 68: 1017-1028
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T.** 2001 Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist*, 158: 124-135
- *French, J.M.** 1993. Assessment of donkey temperament and the influence of home environment *Applied Animal Behaviour Science*, 36: 249-257
- Frost, A.J., Winrow-Giffen, A., Ashley, P.J., Sneddon, L.U.** 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings of the Royal Society London B*, 274, 333-339
- Godin, J.J.G. & Dugatkin, L.A.** 1996. Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93: 10262-10267
- Gosling, S.D.** 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127:45–86.
- Gosling, S.D., John, O.P.** 1999. Personality dimension in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, 8: 69-75
- Hessing, M.J.C., Hagelso, A.M., Schouten, W.G.P., Wiepkema, P.R., van Beek, J.A.M.** 1994. Individual behavioral and physiological strategies in pigs. *Physiology & Behavior*, 55: 39-46
- *Higley, J.D., Hopkins, W.D., Thompson, W.W., Byrne, E.A., Hirsh, R.M., Suomi, S.J.** 1992. Peers as primary attachment sources in yearling rhesus monkeys (*Macaca mullata*). *Developmental Psychology*, 28: 1163-1171
- *Hinde, R.A. & Bateson, P.P.G.** 1984. Discontinuities versus continuities in behavioural development and the neglect of process. *International Journal of Behavioral Development*, 7: 129-143
- Hollander, F.A., van Overveld, T., Tokka, I., Matthysen** 2008. Personality and nest defence in the great tits (*Parus major*). *Ethology*, 114: 405-412
- Johnson, J.Ch. & Sih, A.** 2007. Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74: 1131-1138
- *Kagan, J., Reznick, J.S., Snidman, N.** 1987. The physiology and psychology of behavioral inhibition in children. *Child Development*, 58: 1459-1473

- Kavelaars, A., Heijnen, C.J., Tennekes, R., Bruggink, J.E., Koolhaas, J.M.** 1999. Individual behavioral characteristics of wild-type rats predict susceptibility to experimental autoimmune encephalomyelitis. *Brain, Behavior, and Immunity*, 13: 279-286
- *Kempnaers, B., Verheyen, G.R., Vandenbroeck, M., Burke, T., van Broeckhoven, C., Dhondt, A.A.** 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature*, 357: 494-496
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., de Boer, S.F., van Der Vegt, B.J., van Reenen, C.G., Hopster, H., de Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J.** 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23: 925-935
- Korte, S.M., Beuving, G., Ruesink, W., Blokhuis, H.J.** 1997. Plasma catecholamine and corticosterone levels during manual restraint in chicks from high and low feather pecking lines of laying hens. *Physiology & Behavior*, 62:437-441
- Korte, S.M., Ruesink, W., Blokhuis, H.J.** 1999. Heart rate during manual restraint in chicks from high- and low-feather pecking lines of laying hens. *Physiology & Behavior*, 65: 649-652
- *Krokene, C., Rigstad, K., Dale, M., Lifjeld, J.T.** 1998. The function of extrapair in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behavioral Ecology*, 9: 649-656
- Magnhagen, C. & Borcharding, J.** 2008. Risk-taking behaviour in foraging perch: does predation pressure influence age-specific boldness? *Animal Behaviour*, 75: 509-517
- *Magnhagen, C. & Heibo, E.** 2001. Gape size allometry in pike reflects variation between lakes in prey availability and relative body depth. *Functional Ecology*, 15: 754-762
- *Malmkvist, J. & Hansen, S.W.** 2002. Generalization of fear in farm mink, *Mustela vison*, genetically selected for behaviour towards humans. *Animal Behaviour*, 64: 487-501
- *Manuck, S.B., Kaplan, J.R., Clarkson, T.B.** 1983. Behaviorally induced heart rate reactivity and atherosclerosis in cynomolgous monkeys. *Psychosomatic Medicine*, 45: 95-108
- Marchetti, C. & Drent, P.J.** 2000. Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60: 131-140
- *Montgomerie, R.D. & Weatherhead, P.J.** 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology*, 63: 167-187
- *Murison, R. & Skjerve, A.** 1992. Individual behavioral characteristic and extent of stress-induced gastric ulceration in rats. *Acta Physiologica Hungarica*, 80: 127-133
- Øyvind, Ø., Korzan, W.J., Höglund, E., Winberg, S., Bollig, H., Watt, M., Forster, G.L., Barton, B.A., Øverli, E., Renner, K.J., Summers, C.H.** 2004. Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Hormones and Behavior*, 45: 235-241

- *Perdeck, A.C., Visser, M.E., van Balen, J.H.** 2000. Great tit *Parus major* survival and the beech-crop cycle. *Ardea*, 88: 99-106
- Pereira, S.H., Sokolowski, M.B.** 1993. Mutations in the larvae foraging gene affect adult locomotory behavior after feeding in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of National Academy of Science USA*, 90: 5044-5046
- *Pervin, L., John, O.P.** 1997. *Personality: Theory and research* (7th ed.) Wiley, New York
- Réale, D. & Festa-Bianchet, M.** 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65: 463-470
- Réale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M., Festa-Bianchet, M.** 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60, str.589-597
- Rooszendaal, B.** 2002. Stress and memory: opposing effects of glucocorticoids on Memory Consolidation and memory retrieval. *Neurobiology of Learning and Memory*, 78: 578-595
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U.** 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 21: 55-89
- Seferta, A., Guay, P., Marzinotto, E., Lefebvre, L.** 2001. Learning differences between feral pigeons and zenaida doves: The role of neophobia and human proximity. *Ethology*, 107: 281-293
- *Sgoifo, A., de Boer, S.F., Westenbroek, C., Maes, F.W., Beldhuis, H., Suzuki, T., Koolhaas, J.M.** 1997. Incidence of arrhythmias and heart rate variability in wild-type rats exposed to social stress. *American Journal of Physiology*, 273: 1756-1760
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.Ch.** 2004. Behavioural Syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology and evolution*, 19: 372-377
- *Sih, A., Kats, L.B., Maurer, E.F.** 2003. Behavioral correlations across situations and the evolution of ineffective antipredator behavior in a sunfish-salamander system. *Animal Behaviour*, 65: 29-44
- Sneddon, L.U.** 2003. The bold and the shy: individual differences in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Fish Biology*, 62: 971-975
- Sokolowski, M.B., Pereira, S.H., Hughes, K.** 1997. Evolution of foraging behavior in *Drosophila* by density-dependent selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94: 7373-7377
- *Speakman, J.R.** 1997. *Doubly labelled water: theory and practice*. Chapman and Hall. London
- *Stevenson-Hinde, J., Zunz, M.** 1978. Subjective assessment of individual rhesus monkeys. *Primates*, 19: 473-482

- Stöwe, M. & Kotrschal, K.** 2007. Behavioural phenotypes may determine whether social context facilitates or delays novel object exploration in ravens (*Corvus corax*). *Journal of Ornithology* 148: 179-184
- Uher, J.** 2008. Comperative personality research: methodological approaches. *European Journal of Personality*, 22: 427-455
- van Oers, K., Drent, P. J., de Goede, P., van Noordwijk, A. J.** 2004a. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society London B*, 271: 65-73
- van Oers, K., Drent, P.J., de Jong,G., van Noordwijk, A.J.** 2004b. Additive and nonadditive genetic variation in avian personality traits. *Heredity*, 93: 496-503
- van Oers, K., Drent, P.J., Dingemans, N.J., Kempenaers, B.** 2008. Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 76: 555-563
- van Oers, K., Klunder, M., Drent, P.J.** 2005. Context dependence of personalities: Risk-taking behavior in a social and nonsocial situations. *Behavioral Ecology*,16: 716-723
- Verbeek, M.E.M., Boon, A., Drent, P.J.** 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133: 945-963
- Verbeek, M.E.M., de Goede, P., Drent, P.J., Wiepkema, P.R.** 1999. Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. *Behaviour*, 136: 23-48
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J., Wiepkema, P.R.** 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48: 1113-1121
- Visser, E.K., van Reenen, C.G., Schilder, M.B.H., Barnevald, A., Blokhuis, H.J.** 2003. Learning performances in young horses using two different learning tests. *Applied Animal Behaviour Science*, 80: 311-326
- Weinstein, T.A.R. & Capitanio, J.P.** 2008. Individual differences in infant temperament predict social relationships of yearling rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 76: 455-465
- Weinstein, T.A.R., Capitanio, J.P., Gosling, S.D.** 2008. Personality in animals. In O. P. John, R. W. Robins, & L.A. Pervin (Eds.), *Handbook of personality theory and research*, 328–348 New York: Guilford.
- *Westneat, D.F. & Stewart, I.R.K.** 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 365-396
- Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., Dearstyne, T.** 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 442-446