

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra obecné zootechniky a etologie**



**Kojení v rané fázi laktace psa domácího**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Simona Haničincová**

**Vedoucí práce: Ing. Helena Chaloupková, Ph.D.**

© 2015 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Kojení v rané fázi laktace psa domácího" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17.4.2015

---

### **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Heleně Chaloupkové Ph.D. za její vstřícný přístup, ochotu a trpělivost, kterou mi věnovala, cenné rady a odborné vedení při psaní mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat MVDr. Radku Rajmonovi za ochotu při poskytování cizojazyčné literatury.

# Kojení v rané fázi laktace psa domácího

## Souhrn

Úspěšným předpokladem pro přežití a správný vývoj jedince je zvládnutí nejobtížnějších fází jeho života. U savců je kromě fáze prenatalní a perinatální, kdy přežití mláďate závisí pouze na schopnostech matky, nejrizikovější fází ontogeneze neonatální perioda. Pokud se jedná o mláďata altriciální, tedy s nízkou úrovní vyvinutých životních funkcí bezprostředně po porodu, přežití v neonatální periodě závisí jak na správné péči matky, bez které by se altriciální mláďata neobešla, tak na schopnosti mláďat získat co nejvíce mleziva a později mléka, jediného zdroje potravy v této periodě. Není proto divu, že se u některých druhů savců vyskytuje mezi mláďaty agonistické chování, kdy spolu mláďata soupeří o struky matky a tedy největší množství přijaté potravy. Co je však pozoruhodné, je fakt, že u některých mláďat jako jsou koťata a selata, se objevují výrazné boje o místa u struků, kdy často dochází i k vážným zraněním mláďat, zatím co u jiných druhů mláďat savců, například štěňat, nebylo žádné takové chování pozorováno. Možným vysvětlením bojů je agonistické chování mezi sourozenci za účelem co největšího příjmu potravy, dostatečné termoregulace a upevňování dominantního postavení, nebo neúčelné poranění ostatních sourozenců kvůli předčasnému vývinu některých orgánů potřebných k přežití v budoucnosti, tedy drápů a ostrých zubů.

**Klíčová slova:** pes, chování, kojení, neonatální perioda, kompetice, ontogeneze

# **Nursing during early lactation period in domestic dog**

## **Summary**

Successful presumption for survival and right development of the individual is to manage the most difficult phase of his life. In mammals, except prenatal and perinatal phase when pup survival depends only on the abilities of the mother, the riskiest stages of ontogeny is neonatal period. As regards altricial young ones, with low levels of vital functions developed immediately after the birth, survival in the neonatal period depends on both the proper care of the mother, when young ones would not dispense without and ability of the young ones to get the most of colostrum and later milk, the only food sources in this period. It is therefore not surprising there is occurrence of young agonistic behavior in certain species of mammals when young ones compete with mothers teats and therefore received the largest amount of food. But what is remarkable is the fact that significant battles of space at the teat appear at some young ones as kittens and piglets which often occur to serious injuries of young mammals, while in other species of young mammals, such as pups, behavior like that haven't been observed. A possible explanation of fighting is agonistic behavior between siblings in order to maximize food intake, adequate thermoregulation and strengthening of a dominant position, or ineffective injuries to other siblings due to premature development of some organs necessary for survival in the future than claws and sharp teeth.

**Keywords:** dog, behavior, nursing, neonatal period, competition, ontogeny

# Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>8</b>
<b>2 Cíl práce</b> .....	<b>9</b>
<b>3 Literární rešerše</b> .....	<b>10</b>
<b>3.1 Mateřské chování</b> .....	<b>10</b>
3.1.1 Schpnost péčeo potomstvo .....	10
3.1.1.1 Altriciální mláďata .....	11
3.1.1.2 Prekociální mláďata.....	11
3.1.2 Aktivace mateřského chování.....	11
3.1.2.1 Aktivace smyslovými faktory.....	11
3.1.2.2 Aktivace fyziologickými faktory.....	12
3.1.2.3 Hormony a jejich účinek na aktivaci chování .....	12
3.1.3 Nevhodné mateřské chování .....	13
3.1.4 Mateřský vliv na vývoj mozku a chování v prenatalním období.....	14
3.1.4.1 Prenatální stres .....	14
3.1.4.2 Vliv prenatalního prostředí na velikost a hmotnost mláďat .....	15
3.1.4.3 Epigenetika.....	16
<b>3.2 Období raného vývoje psa domácího</b> .....	<b>17</b>
3.2.1 Základní biologie .....	17
3.2.1.1 První týden života.....	17
3.2.1.2 Druhý týden života .....	17
3.2.1.3 Třetí týden života .....	17
3.2.2 Vývojové periody .....	18
3.2.2.1 Primární perioda .....	18
3.2.2.2 Socializační perioda.....	21
3.2.2.3 Preioda juvenilní (obohacování) .....	22
<b>3.3 Vliv sourozenců na vývoj jedince v rané fázi ontogeneze</b> .....	<b>23</b>
3.3.1 Vztahy mezi sourozenci .....	23
3.3.2 Rozdíly mezi sourozenci v raném vývoji .....	23
3.3.2.1 Morfologie.....	23
3.3.2.2 Fyziologie a chování .....	24
3.3.3 Dlouhodobý efekt na fenotypové chování .....	26
3.3.4 Kompetice mezi sourozenci .....	26
3.3.4.1 Agonistické chování štěňat .....	27

3.3.4.2	Agonistické chování kořat .....	28
3.3.4.3	Agonistické chování selat .....	29
3.3.5	Možná vysvětlení agonistického chování .....	30
3.3.5.1	Boj o mlezivo .....	31
3.3.5.2	Termoregulace .....	33
3.3.5.3	Stimulace mléčné žlázy .....	33
3.3.5.4	Složení mléka.....	34
3.3.6	Agonistické chování jako epifenomén .....	35
<b>4</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>37</b>
<b>5</b>	<b>Seznam použité literatury.....</b>	<b>38</b>

# 1 Úvod

Vývoj chování a osobnosti savců v dospělosti je ovlivněn mnoha faktory. Svou roli ve vývoji jedince hrají vlivy dědičné, vrozené a získané. Mezi dědičné vlivy patří genetické předpoklady zděděné po rodičích, které nejsou ovlivnitelné vnějším prostředím. Vrozené vlivy se formují v průběhu prenatalní periody, kdy je jedinec v ochranném lůnu matky, vnímá a prožívá vše co matka, a to ovlivňuje jeho budoucí chování. Získané vlivy jsou vlivy postnatalní, tedy v období bezprostředně po porodu, až po zbytek života. Z hlediska intenzity postnatalních faktorů je nejdůležitější periodou neonatální, tedy novorozenecká. Toto období je velice důležité pro formování jedince nejen z hlediska morfologického vývoje, ale i vývoje osobnosti, neboť mozek savců je v tomto období nejvíce plastický a tedy vnímavý vůči všem vnějším i vnitřním podnětům, velmi tak ovlivňuje budoucí chování jedince.

Bakalářská práce se zabývá neonatální periodou altriciálních savců se zaměřením na Psa domácího, jež se rodí s nevyvinutými funkcemi důležitými pro přežití, jsou tedy přímo závislí na péči matky a vztazích mezi sourozenci ve vrhu. Hlavním důležitým předpokladem pro přežití altriciálních mláďat je správná péče matky, kterou se zabývá první část práce. Je zde zmíněn i vliv matky v období před porodem. Druhá část práce je věnována studii v období raného vývoje Psa domácího, s přihlédnutím k člověku jako majiteli psa a možnostech jeho pozitivního i negativního vlivu na budoucí povahu štěněte. Třetí část se zabývá neméně důležitou problematikou sociálních vztahů ve vrhu, kompeticí mezi sourozenci a vzájemným ovlivňováním při kojení. Zde je na místě srovnání s ostatními altriciálními druhy savců, zejména selaty a koťaty, kteří vykazují výrazné agonistické chování a zamyšlení se nad možným vysvětlením bojů mezi mláďaty.



## **2 Cíl práce**

Cílem práce je zjistit dosavadní znalosti o kojení v rané fázi ontogeneze psa domácího z pohledu etologie se zaměřením na boje o struky mezi sourozenci, agonistické chování ve vrhu a preferenci struků. Součástí práce je i porovnání s dalšími druhy domácích zvířat, která mají více-četné vrhy, zejména s kočkou domácí a s prasetem domácím.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Mateřské chování

Schopnost dobře adaptovaného mateřského chování bezprostředně po porodu je základem pro přežití novorozenců, neboť matka je jejich jediným zdrojem potravy na několik dnů nebo týdnů (González-Mariscal and Poindron, 2002). U savců je pouze málo druhů, kdy o potomky pečují oba rodiče. Je to dáno především tím, že otec nemůže splnit nutriční potřeby mláďat ihned po porodu. Péče, kterou matka svým mláďatům dává, je důležitá nejen pro přežití mláďat, ale ovlivní jejich vývoj i po stránce fyziologické a psychické, a to nejen krátkodobě, ale taky dlouhodobě (Scafidi et al., 1990). Interakce mezi matkou a potomstvem představuje první sociální zkušenosti mláďat a může tedy ovlivnit jejich chování a priority v dospělosti. To se může projevit stravovacími návyky a výběrem sexuálního partnera v dospělosti (Mirza and Provenza, 1992).

#### 3.1.1 Schopnost péče o potomstvo

Všechna mláďata savců přicházejí na svět s jiným stupněm vyspělosti, pokud se jedná o jejich motorické a smyslové vjemy, nebo schopnost termoregulace. Chování matky by mělo být perfektně přizpůsobeno potřebám mláďat, je tedy u všech druhů savců rozdílné, v závislosti na stupni rozvoje mláďat při narození. Samice, která rodí altriciální mláďata, tedy s nízkou úrovní vývoje při narození, musí mít větší mateřskou péči než samice, které rodí mláďata prekociální, tedy s vysokým stupněm vývoje. Do kategorie altriciálních mláďat můžeme zařadit např. vačnatce, králíky, krysy, myši, psy a kočky, mezi prekociální mláďata patří např. kopytníci, morčata, ploutvonožci, prasata a další. U primátů je situace neurčitá, neboť pohyblivost mláďat při narození je velmi malá, avšak jejich smyslový vývoj je na vysoké úrovni. Altriciální mláďata jsou obvykle při narození slepá a hluchá, zatímco primáti mají tyto smysly mnohem více vyvinuté. Péče poskytovaná matkou může být tedy rozdílná (Poindron, 2005).

### 3.1.1.1 Altriciální mláďata

U altriciálních mláďat je chování matky uzpůsobeno existenci vaku nebo hnízda. Matka buduje hnízdo tak, aby udržela všechna mláďata pohromadě a byla schopná rychle reagovat, když se mládě odchýlí z hnízda pryč. Samice často opatruje uvnitř hnízda všechna mláďata, i když patří jiné matce (Rosenblatt et al., 1979). Avšak poté, co mláďata hnízdo opustí, mohou matky projevovat výběrové mateřské chování (Holmes, 1990).

### 3.1.1.2 Prekociální mláďata

U prekociálních mláďat matka stavit hnízdo nemusí a vyvíjí výhradní vztah pouze se svými mláďaty. Po porodu se matka učí v několika málo hodinách svá mláďata rozeznat. Stará se pouze o ně, odmítá pečovat o jakékoliv jiné mládě. Tyto vzájemné interakce mezi matkou a potomstvem jsou velmi dobře dokumentovány u ovcí a koz. Výjimkou tohoto pravidla je mateřské chování prasnic, i když jejich novorozenci mají jeden z nejvyšších vývoju pohybové i smyslové soustavy. I přes to matka staví hnízdo a mláďata v něm zůstávají zhruba jeden týden. Mateřské chování u prasat je málo selektivní (Jensen, 1989), pravděpodobně vzhledem k vysokému počtu selat ve vrhu a kvůli špatné termoregulaci selat v prvním týdnu života. Skutečnost, že matka akceptuje a stará se i o jiná mláďata nemusí nutně znamenat, že nerozezná svá mláďata od cizích. U některých druhů samice rozpoznají své mladé a přitom akceptují i cizí, u jiných druhů matky naopak rozpoznají a akceptují pouze svá mláďata (Poindron, 2005).

## 3.1.2 Aktivace mateřského chování

Kromě faktu, že mateřské chování by mělo být upraveno optimálním způsobem k potřebám novorozence, mateřská aktivace by měla být maximální při porodu mláďat. K této aktivaci dochází dvěma způsoby.

### 3.1.2.1 Aktivace smyslovými faktory

Jednou z možností je, že matka je schopna velmi rychle vyjádřit mateřské chování, jakmile je v přítomnosti novorozence, dokonce i samice, které nikdy dřív žádná mláďata

neměly. Tak je tomu například u myši a v tomto případě je aktivace mateřského chování hlavně pod smyslovou kontrolou (Noirot, 1972).

### 3.1.2.2 Aktivace fyziologickými faktory

Jiným řešením je, že aktivace mateřského chování je naopak kompletně kontrolováno fyziologickými jevy, které doprovázejí porod. Tento druhý typ kontroly lze nalézt například u ovce.

Mezi těmito dvěma extrémními případy je střední cesta u potkanů. Potkaní samice, která nikdy dříve nerodila a nevychovala mláďata, může vykazovat mateřské chování, pokud je vystavena nepřetržitě mláďatům- zde hrají roli fyziologické faktory. Nicméně samici, která rodí poprvé, stačí pár hodin po porodu interakce s potomky, aby získala mateřské zkušenosti, které jí umožní vymanit se z fyziologických faktorů. Poté bude schopna projevovat mateřské chování v mnohem kratším čase po porodu, bez ohledu na její fyziologický stav (Bridges, 1994).

### 3.1.2.3 Hormony a jejich účinek na aktivaci chování

Sociální chování, jako je např. komunikace, agrese a reprodukce se vyvinulo na základě adaptací morfologie mozku, neuronového spojení a neurochemie (Insel and Young, 2000). Většina tohoto chování je modulována neuropeptidy, jako jsou oxytocin a vazopresin (antidiuretický hormon, též ADH). Na rozdíl od klasických neurotransmiterů, neuropeptidy mají poměrně flexibilní účinky: mohou být uvolňovány ze všech částí neuronové membrány v určité oblasti mozku a mohou působit jak krátké a vzdálenější, tak rychlé a dlouhotrvající akce. Tento systém neuropeptidů tak vykazuje vysoký stupeň plasticity, např. jejich aktivita, která může být měněna podněty fyziologickými, nebo podněty z prostředí. U savců je v peripartálním období aktivita oxytocinu a vazopresinu vysoce zvýšena, a to v důsledku fyziologické, zejména hormonální adaptace, ale taky podněty, které vyvolávají potomci sáním (Neumann, 2003).

Oxytocin je jako neurohormon v periférii rozhodující pro peripartální reprodukční funkce, tedy podporu porodu a spouštění mléka. Pedersen and Prange (1979) zjistili aplikací oxytocinu samicím potkanů, že tento hormon vyvolává spontánní mateřskou péči, i u samic, které nikdy předtím nerodily. Pedersen et al. (1982) studovali účinky vazopresinu na

mateřské chování. Aplikace anti-vazopresinu samicím potkanů vyvolala zpoždění mateřské péče.

Těmito výzkumy byly hormony oxytocin a vazopresin označeny za určující pro správnou mateřskou péči. Je však třeba zdůraznit, že i jiné hormony se podílejí na regulaci mateřské péče a na agresi matky, a to prolaktin, dopamin, sexuální steroidy, jako je estrogen a progesteron, nebo kortikotropin uvolňující faktor (Bosch and Neumann, 2007).

### **3.1.3 Nevhodné mateřské chování**

Mateřské chování je rozhodující pro přežití novorozenců a zahrnuje pozornost, péči, kojení a ochranu novorozenců. Ačkoli mateřské chování je instinktivní, může být negativně ovlivňováno léky, bolestí, stresem a nadměrným lidským zásahem. Mateřské vytváření pouta je zprostředkováno feromony při porodu. Porod by měl probíhat v klidném, známém prostředí, s minimálním rušením lidí, ale s dostatečným dohledem. Matky s dobrým mateřským instinktem dávají najevo opatrnost při vstupu nebo pohybu v porodním boxu a netraumatizují novorozence tím, že na ně šlápnou nebo lehnou (England, 2011).

Neuroendokrinní reflex, který reguluje kontrakce buněk mléčné žlázy a následné spuštění mléka je zprostředkován oxytocinem a aktivován sáním novorozenců. Během stresu je vylučováno nadměrné množství adrenalinu, který způsobuje vazokonstrikci, blokuje přístup oxytocinu do mléčné žlázy a zabraňuje spuštění mléka. U nervózních, rozrušených matek je pravděpodobné, že mají špatnou dostupnost mléka. Umístění vrhu do blízkosti matky usnadňuje jejich zahřátí (novorozenci nemají termoregulaci ani třes do čtyř týdnů po narození) a zajišťuje, že mléko je snadno dostupné. Normální mateřské chování zahrnuje jemné vyhledávání novorozenců, kteří se odplazili mimo porodní box. Olizování novorozenců bezprostředně po porodu stimuluje kardiovaskulární a plicní funkce a odstraňují plodovou vodu (England, 2011).

Matky, které vykazují malý zájem v resuscitaci novorozenců, mohou mít špatné mateřské chování po celé poporodní období. Mateřské olizování stimuluje reflex urinace a defekace a udržuje novorozence v čistotném, suchém stavu. Příležitostně může při nadměrném ochranném chování docházet až k agresi (England, 2011).

### 3.1.4 Mateřský vliv na vývoj mozku a chování v prenatálním období

#### 3.1.4.1 Prenatální stres

Ačkoliv jsou úvahy o vztazích mezi matkou a potomstvem často omezeny pouze na období po porodu, události, které nastaly před porodem, mají taky značný vliv na vývoj mozku a chování potomků. Nepříznivé vlivy působící na vyvíjející se plody jsou vyvolány především stresem, jemuž je vystavena březí samice. Vliv stresu v tomto období může vyvolat dlouhodobé následky na chování potomstva týdny, měsíce i roky po skončení působení stresu v prenatálním období. Prenatální stres může být vyvolán mnoha faktory, jako je nedostatek potravy, spánkový deficit, nepříznivé klimatické vlivy, špatné zacházení se zvířaty, nestabilní sociální podmínky a spousta dalších. Březí samice je na stres nejnáchylnější v raném období březosti a v třetím trimestru březosti. Prenatálně stresovaná mláďata mají retardovaný vývoj motorických funkcí, sníženou aktivitu při objevování a při hře, zhoršenou schopnost učit se a problémy v sociálním a sexuálním chování.

Například zvýšení hladiny sociálního stresu v průběhu těhotenství u morčat, experimentálně vyvolané změnou stabilního složení skupiny, kdy byla těhotná samice přemísťována mezi jiné kolonie morčat každých pár dní, změnilo chování a neuroendokrinní funkce samčích i samičích potomků (Kaiser and Sachser, 2005). Samičí potomci vykazovali permanentní behaviorální maskulinizaci, typické chování samců při hrách a námluvách, měli vyšší hladiny sérového testosteronu a zvýšenou činnost nadledvinek (Kaiser et al. 2003). Naproti tomu samčí potomci těchto sociálně zatížených matek byli v dospělosti zaostalí ve vývoji a byl u nich opožděný hypofýzo-adreno-kortikální vývoj (Kaiser et al. 2003). Sociální zkušenosti matky během prenatálního období mohou tedy ovlivnit vývoj potomků, u kterých se to projeví hlavně v reprodukční funkci. Tyto účinky jsou významné zejména u druhů, které mají delší prenatální období a relativně malou interakci ve vztahu matka-mláďe po porodu (např. u morčete). U altriciálních druhů, jako jsou myši a potkani, jež rodí mláďata s úplnou závislostí na matce, je mateřská péče především postnatální. Prenatální mateřské prostředí však hraje klíčovou roli při utváření chování i u těchto druhů. Například prenatální stres matek myši a potkanů vede k dlouhodobým změnám v chování potomstva, typicky ovlivňuje činnost hypotalamo-hypofyzární osy a negativně působí na sexuální chování (Welberg and Seckl, 2001).

Vliv stresu matky během těhotenství na následné fyziologické a behaviorální změny mláďat je způsoben pravděpodobně prostřednictvím glukokortikoidů z oběhu matky (Dardnaudéry and Maccari, 2008).

#### 3.1.4.2 Vliv prenatalního prostředí na velikost a hmotnost mláďat

Prenatální prostředí má vliv i na velké individuální rozdíly v tělesné hmotnosti při porodu u mnoha druhů savců a následné rozdíly v postnatálním růstu a přežití. U několika druhů byly popsány rozdíly v hmotnosti plodů, vztahující se na místo implantace v děloze, což může být vysvětleno nestejným přívodem krve podél děložních rohů (Argente et al., 2003). Mnoho literatury také pojednává o vlivu pohlaví sousedních plodů na různé aspekty raného vývoje, zejména maskulinizující účinky samčích sousedů na morfologii, fyziologii a dlouhodobé chování samic (Bánszegi et al., 2009).

Hudson and Trillmich (2008) popisuje velké rozdíly placentární účinnosti, zejména množství tělesné hmotnosti plodu na gram placenty. Rozdíl v napájení jednotlivých plodů živinami, enzymy a složkami imunitního systému, stejně jako rozdílné odstraňování odpadních látek, by mohlo ovlivnit pozdější růst, fyziologii a chování mláďat. Rozdíly ve fetálním krevním zásobení mohou vést k tomu, že plody jsou různě ovlivněny fyziologickým stavem matky.

Rozdíly ve velikosti vrhu a v relativní tělesné hmotnosti ve vrhu jsou také spojeny s rozdíly v cirkulaci hladiny stresu v souvislosti s hormonem kortikosteronem. Hudson and Trillmich (2008) udává, jak může koncentrace kortikosteronů u potkanů negativně ovlivnit velikost vrhu a pozitivně ovlivnit tělesnou hmotnost (Bautista et al., 2010). Přestože tyto účinky byly menší, není ještě známo, zda mají funkční význam, nebo spíše odráží další základní rozdíly mezi lehčími a těžšími sourozenci. Je překvapivé, že mláďata z velkých vrhů nebo s nízkou tělesnou hmotností vůči ostatním jedincům ve vrhu pravděpodobně podléhají většímu stresu (Hudson and Trillmich, 2008). Může to být vysvětleno dvěma způsoby: pomalejším zráním stresové odpovědi hypotalamo-hypofýzo-nadledvinové osy u mláďat s nižší tělesnou hmotností, nebo sníženou regulací tohoto systému, aby se zabránilo vysokým metabolickým ztrátám kvůli silné fyziologické stresové reakci a následnému ohrožení růstu energeticky oslabených zvířat (Rödel et al., 2011).

Vzhledem k rozdílům energetické bilance a stresové reakce u sourozenců dochází i k rozdílům ve fungování imunitního systému. Zejména počet lymfocytů negativně koreluje s velikostí vrhu a hmotností těla mláďat (Bautista et al., 2010).

#### 3.1.4.3 Epigenetika

O behaviorální charakteristice jedince rozhodují geny a životní prostředí, působící na fyzickou i psychickou stránku jedince. Nejen prenatální a rané postnatální prostředí jsou důležitými faktory pro formování jedince, ale i prostředí předchozích generací. Stres rodičů a dokonce prarodičů může mít vliv na změny v chování a fyzické charakteristiky potomků prostřednictvím epigenetických procesů (Rodenburg, 2014).

Epigenetika byla poprvé popsána Waddingtonem (1942) jako dědičné genetické modifikace, kde jsou samotné struktury DNA beze změny. Epigenetické procesy způsobují změny v genové funkci, ale ne v genovém pořadí. Hlavními mechanismy jsou změny v metylaci DNA, modifikace histonů a vazba transkripčního faktoru (McGowan et al., 2008). Tyto mechanismy vedou ke změnám v rozkladu chromozomů, čímž ovlivňují expresi genu (Crews, 2008).

Rutherford et al. (2009) popsal epigenetické změny u prasat, kdy sociální stres prožívaný matkou byl přeložený na mláďata, což se projevilo zvýšenou citlivostí mláďat na bolest při kupírování ocasů.

Epigenetické účinky nehrají pouze roli napříč generacemi, ale mohou být přeneseny i po narození rodičovským chováním. Champagne (2008) uvádí příklad ve studii mateřského chování u myši, kdy bylo zjištěno, že vysoký stupeň olizování a čištění vedlo ke změnám v metylaci receptorů estrogenů u potomků. Výsledkem byla stejná úroveň čištění a olizování u mláďat v dospělosti při péči o jejich vlastní potomky.

Epigenetické změny způsobují různé faktory, např. stres, hormony, výživa, léky, sociální interakce a další.



## 3.2 Období raného vývoje psa domácího

### 3.2.1 Základní biologie

#### 3.2.1.1 První týden života

Během prvního týdne života spí novorozená štěňata většinu dne (80%) a sají v krátkých intervalech každé 2-4 hodiny. Protože mozek není při narození dostatečně vyvinut, většina neuro-motorických reflexů chybí a motorické schopnosti jsou pouze na úrovni plazení, sání a úzkostlivé vokalizace. Novorozenci odpovídají pouze na podněty, jako jsou zápach, tlak a bolest. Matky vyvolávají urinaci a defekaci olizováním urogenitální oblasti (England, 2011).

V třetím dnu života by měla štěňata být schopna zvednout hlavu a za týden se mohou koordinovaně plazit. Štěňata nejsou schopna během prvních dnů života udržet tělesnou teplotu. Tělesná teplota při narození (34,7-37,2°C) je nižší než u dospělců a během prvního týdne života roste na 36,1-37,8°C. Srdce a frekvence dýchání mohou být při narození nepravidelné (puls: 160-200 tepů za minutu; dech: 10-20 dechů za minutu). Během prvního týdne se fyziologie novorozenců mění na mimoděložní (puls: 200-220 tepů za minutu; dech: 16-35 dechů za minutu). Pupeční šňůra uschne během prvního dne života a může odpadnout během 3-4 dnů. Pohlaví u novorozených štěňat je jednoznačné, varlata u psů normálně sestupují během dvou týdnů života (England, 2011).

#### 3.2.1.2 Druhý týden života

Během druhého týdne života štěňata začínají ložit a jejich tělesná teplota pomalu stoupá k normální teplotě dospělých. 10. -12. den života mláďata zdvojnásobí svou hmotnost a začínají otevírat oči (England, 2011).

#### 3.2.1.3 Třetí týden života

Během třetího a čtvrtého týdne života se novorozenci mohou začít orientovat podle zvuků a jejich vnímání vzdálenosti je lepší. Vnější zvukovody se otevírají 14. -16. den života. Duhovka není moc dobře pigmentována (má modro-šedou barvu) a rohovka je slabě zakalená kvůli zvýšenému obsahu vody. Na konci třetího týdne jsou štěňata schopna vstát a mají lepší posturální reflexy a během čtvrtého týdne by měla být schopna chodit dokola

a objevovat okolí. Sání a všechny reflexy spojené s ošetřovatelstvím v tomto čase mizí nebo už chybí úplně. Na konci čtvrtého týdne jsou novorozenci schopni regulovat svou tělesnou teplotu, která by měla být v normálním rozmezí jako u dospělých psů (England, 2011).

### 3.2.2 Vývojové periody

Během prvního roku života, kdy se nervová soustava zvířat nejvíce vyvíjí a ukládá informace, byly identifikovány tři periody vývoje, které vysvětlují rozdíly mezi jedinci, jejich schopnost odpovídat na podněty a zpracovávat informace. Každá perioda je odlišná v délce, přičemž se mohou částečně překrývat. Zkušenosti během těchto tří period ovlivňují chování a individuální tvarování zvířat. První perioda může být nazvána primární, neboli neonatální periodou, neboť začíná 3. den a končí 16. den života. Druhá perioda se nazývá socializační perioda, začíná 3. týdnem a končí 12.-14. týdnem věku. Třetí perioda je nazvána juvenilní a pokračuje až do jednoho roku věku (Battaglia, 2009).

Whitney (1975) popsal tyto tři periody vývoje u psů. Podle něj trvá neonatální perioda od narození do jedenácti dnů věku, pokračuje druhou periodou rapidního vývoje, s účastí matky a majitele. Třetí perioda začíná odstavením a pokračuje do dospělosti. Různí autoři popsalí tyto periody trochu odlišně, nicméně všichni poukazují na jejich význam pro konečný vývoj jedince.

#### 3.2.2.1 Primární perioda

Když Lorenz (1935) poprvé popsal důležitost procesu stimulace, zaměřil se na imprinting během rané fáze života a jeho vliv na pozdější vývoj jedince. Poukázal na rozdíly mezi vtiskováním, podmiňováním a dalšími formami zkušeností, které se vyskytují v rané fázi života a probíhají velmi rychle, přičemž mají trvalé následky.

Fox (1972) byl jedním z prvních, kdo studoval primární periodu. Ve studii používal elektrické encefalogramní experimenty (EEG) u potkanů, myší a později psů. Jeho studie zaznamenávají, že tato je perioda obdobím senzitivity, které začíná narozením a pokračuje po tři týdny věku. Scott and Fuller (1965) zjistili, že během prvních osmi týdnů života má stimulace u psů velký význam, pomáhá totiž rozvíjet jejich chování.

Primární perioda je časem nezralosti a zaostalosti, kdy je štěně citlivé na omezené, ale důležité stupně stimulů, jako jsou tepelné a hmatové stimulace a pohyb (Fox, 1972). Scott and Fuller (1965) prokázali, že novorozené štěně zaznamenává největší změnu

v tělesném a behaviorálním vývoji během 1. -6. týdne života. Popsali tuto fázi jako kritickou periodu, kterou definovali jako zvláštní období v životě, kdy malé množství zkušeností bude mít velký vliv na pozdější efekt. Teorie je založena na zjištění, že procesy v organismech jsou nejnárodněji měnitelné v období nejintenzivnějšího rozvoje orgánů.

Dunbar (1985) popisuje, že novorozená štěňata jsou schopna reflexní odpovědi na jisté stimuly s omezenou motorickou kapacitou, jsou však citlivá na dotek a pohyb. Do studií rané stimulace byli zapojeni psi i kočky. Fox (1971) a Werboff et al. (1968) použili elektroencefalogramy na měření elektrické aktivity v mozku štěňat, neboť mozek je citlivý na změny v rozrušení, v emotivním stresu, ve svalovém napětí, na změny oxygenu a dýchání. Fox (1971) prokázal, že štěňata a kočata, která jsou vystavena cvičení rané stimulace, mají lepší výsledky v některých testech než nestimulující psi a kočky.

Fox (1972) studoval taky ostatní altriciální savce, jako jsou potkani a myši. Studie ukázala, že odebrání myších a potkaních mláďat z jejich hnízda na 3 minuty každý den během prvních pěti až deseti dnů života zapříčiní změnu teploty k normálu. Tato mírná forma stresu je dostatečná k stimulaci hormonální, nadledvinkové a ke stimulaci hypofyzárního systému.

Ačkoliv ještě není přesně stanovená míra optimálního množství stresu potřebná k tomu, aby byla zvířata psychicky a fyzicky odolnější, vědci obecně souhlasí s tím, že nějaká forma stresu význam má. Na druhou stranu, tolerance ke stresu může být mezi jedinci velmi odlišná. Co může být pro jednoho hodně intenzivní, nemusí být pro ostatní intenzivní vůbec.

Jeden z nejlepších příkladů významu primární periody byl prokázán americkými vojáky v psím plemenném programu zvaném „Bio Sensor Program“, který byl vyvinut v letech 1968-1976 s cílem poskytnout psy na podporu vojákům ve Vietnamské válce. Částí tohoto programu bylo rané neurologické stimulační cvičení, které bylo vyvinuto pro velmi mladá štěňata ve víře, že by tyto rané experimenty mohly způsobit pozitivní a dlouhotrvající změny ve výkonu. Rané stimulační cvičení probíhalo od 3. dne života a pokračovalo do 16. dne, neboť tento časový interval byl shledán jako perioda rychlého neurologického růstu a vývoje. Toto časové ohraničení nezralosti bylo identifikováno jako perioda, kdy by mohlo stimulační cvičení prospět novorozencům, třebaže štěňata v tomto věku nemají pravidelné mozkové vlny (EEG), motorickou koordinaci a normální vidění a nejsou schopna udržet tělesné funkce bez pomoci matky (Battaglia, 2009).

Rané neurologické stimulační cvičení zahrnovalo sérii pěti cviků, prováděných každý den, mezi které patřily: taktilní stimulace (Obrázek 1), držení vztyčené hlavy štěněte

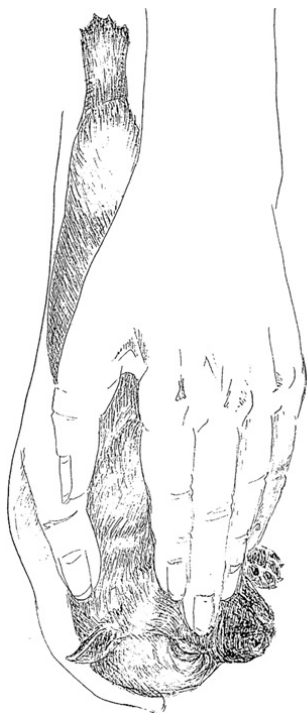
(Obrázek 2), hlava štěněte směřující dolů (Obrázek 3), pozice na zádech (Obrázek 4) a termální stimulace (Obrázek 5). Každý z těchto cviků se prováděl po dobu tří až pěti sekund. Výsledky byly následující: lepší kardiovaskulární výkonnost, lepší srdeční činnost, lepší funkce nadledvinek, zvýšená odolnost vůči stresu a vůči chorobám (Battaglia, 2009).



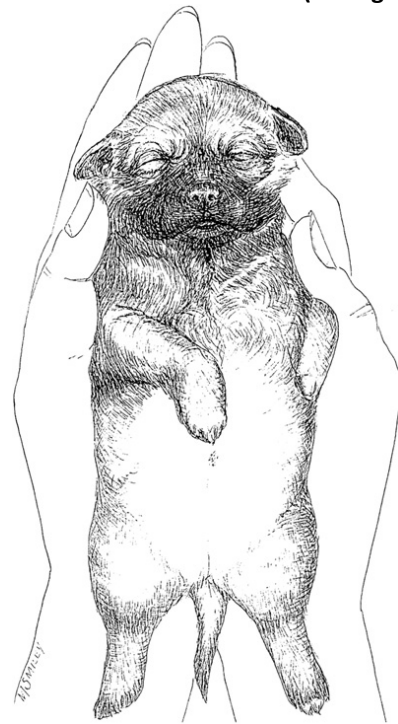
**Obrázek 1: Taktální stimulace (Battaglia, 2009)**



**Obrázek 2: Hlavou vzhůru (Battaglia, 2009)**



**Obrázek 3: Hlava dolů (Battaglia, 2009)**



**Obrázek 4: Na zádech (Battaglia, 2009)**



**Obrázek 5: Termální stimulace (Battaglia, 2009)**

U ostatních studií byly výsledky podobné. Fox (1972) dokázal, že stimulace štěňat je velmi efektivní v učení, kdy stimulovaná štěňata jsou více aktivní a zkoumavá než jejich nestimulovaní sourozenci. Taky líp zvládají řešení úkolů, kdy stimulovaná štěňata projevují méně stresu a lepší výsledky.

#### 3.2.2.2 Socializační perioda

Druhá perioda se nazývá socializační. Mnoho vědců se shoduje, že mezi všemi druhy nedostatek adekvátní socializace může mít za následek nepříjemné chování, často se projevující agresí nebo lhostejností vůči partnerům. Proces socializace jedinců zahrnuje zavedení různých složitých předmětů do jejich života, např. u psů jsou to hračky, textury, zvuky, nové objekty, zkušenosti, raná stimulace od lidí obou pohlaví a různého věku (Hubrecht, 1995). Scott and Fuller (1965) uvádějí, že k socializaci došlo tehdy, kdy socializované zvíře předvedlo jeho sociální dovednosti dospělým jedincům nebo jiným druhům zvířat.

Pfaffenberger (1963) a Dunbar (1985) dosáhli stejného závěru jako Scott and Fuller (1965) v tom, že štěňata, která nebyla nikdy vystavena zkušenostem mimo domov, jsou ochuzena a negativně ovlivněna. Údaje týkající se laboratorních myší a potkanů prokazují, že stres v malém množství může produkovat dospělé, kteří odpovídají na různé okolnosti

s maximální flexibilitou. Fox (1972) uvádí, že nestresovaní sourozenci začínají být snadno vyčerpání téměř k smrti, pokud jsou vystaveni delšímu stresu. Podobné výsledky byly zaznamenány u hlodavců. U potkanů, svázaných 24 hodin se vytvořily vážné žaludeční vředy, ale sourozenci vystavení brzké stimulaci byli mnohem více odolní vůči stresovým testům a vředy nebyly prokázány. Pohlavní zralosti bylo dosaženo dříve u sourozenců vystavených ranému stresovému cvičení. V testech na rozdílnosti ve zdraví a v nemocech, byla stresovaná zvířata více resistantní k některým formám rakoviny a infekčním nemocem a vydržela delší hladovění i vystavení chladu po delší dobu, než jejich nestresovaní sourozenci.

Deneberg and Bell (1960) zaznamenal, že rané zkušenosti mohou nepříznivě ovlivnit učení a musejí být prováděny s opatrností (mnoho stresu může způsobit patologické změny více než fyzické nebo psychické zlepšení).

### 3.2.2.3 Perioda juvenilní (obohacující)

Třetí hlavní perioda v procesu růstu a vývoje se nazývá obohacující. Je na rozdíl od prvních dvou period jiná v tom, že zahrnuje delší časový rámec, během kterého zvíře začíná zrát a posunuje se směrem k finální fázi dospělce. Termín "obohacování" má zaznamenat pozitivní součet zkušeností, které mají souhrnný efekt na jedince. Obohacující zkušenosti zahrnují širokou škálu zajímavých, nových a vzrušujících zkušeností, s pravidelnými možnostmi svobodně zkoumat, manipulovat a vzájemně působit s lidmi a jinými druhy. Je to čas, kdy rozdílné zážitky mohou způsobit změnu v chování u dospělců (Denenberg and Bell, 1960). Jedinci chovaní v obohaceném prostředí měli později v životě tendence být více zvědaví a byli více schopni provádět složitější úkoly.

Fox (1972) zaznamenal, že štěňata, která nedostala příležitost k prozkoumání oblasti jinde než v jejich boudě, zůstanou raději v boudě, když jim je konečně umožněno zkoumat mimo boudu. Ostatní sourozenci, kteří byli vystaveni venkovní stimulaci, byť na krátkou dobu mezi 5. – 8. týdnem života, projeví aktivitu a zvědavost. Nestimulovaná štěňata byla typicky bojácná v neznámém objektu.

Studie obohacování byly prováděny na různých druzích. Nyman (1967) uvádí, že krysy, které měly málo zkušeností v kritických periodách, tyto zkušenosti už v dalším vývinu nezískaly. Výsledky naznačují, že deprivace nebo izolace můžou být spojeny s širokou škálou chování a neurofyzilogickými nedostatky nebo abnormalitami v pozdějším životě.

Můžeme tedy obecně říci, že stimulace během každé z tří period přispívá kumulativním způsobem k podpoře dalších fází vývoje a výkon může být zlepšen nezávisle na dědičnosti.

### **3.3 Vliv sourozenců na vývoj jedince v rané fázi ontogeneze**

#### **3.3.1 Vztahy mezi sourozenci**

Sourozenecké vztahy, zejména v rané fázi ontogeneze, přispívají k utváření individuálních rozdílů v morfologii, fyziologii a v chování zvířat. U většiny savců tvoří sourozenecké vztahy významnou součást raného sociálního prostředí. Protože většina mláďat savců tráví více času se svými sourozenci než se svými rodiči, lze očekávat, že vliv sourozenců bude mít významný dopad na každého jedince, ať už po stránce fyzické, psychické nebo behaviorální. Ve skutečnosti sourozenecké vztahy představují bohatou kombinaci nákladů a přínosů pro mláďata, která často čelí soutěžím a bojům, aby získala dostatečné, obvykle jen omezené zdroje (Nicolás et al., 2011).

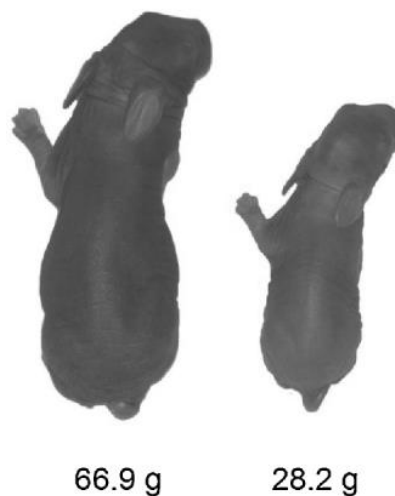
Nejvíce prozkoumané druhy v této oblasti jsou ty, které se běžně používají v psychobiologickém a biomedicínském výzkumu, tedy domácí a divoký králík evropský, kočka domácí, laboratorní potkan a laboratorní myš.

#### **3.3.2 Rozdíly mezi sourozenci v raném vývoji**

##### **3.3.2.1 Morfologie**

Velikost vrhu velmi ovlivňuje tělesnou hmotnost jedinců při narození a při odstavu. Mláďata z malých vrhů jsou obvykle těžší při porodu, mají větší přístup k mléku a jsou tedy těžší při odstavu než mláďata z velkých vrhů (Hudson, 2008). Mláďata z malých vrhů mohou být při narození až dvakrát těžší než mláďata stejného druhu z velkých vrhů. Byly tedy prokázány i podstatné rozdíly v tělesné hmotnosti jedinců jednoho vrhu při narození, při příjmu mléka a následné hmotnosti při odstavu. Nejtěžší mláďata při narození obvykle získají více mléka a dosáhnou vyšší hmotnosti při odstavu než jejich lehčí sourozenci. Lze očekávat, že hmotnostní rozdíly ve vrhu ovlivní vývoj mláďat, včetně jejich chování (Hudson, 2008)

Sourozenci z různých vrhů mohou taky navzájem nepřímo ovlivnit růst a vývoj tím, že oslabí fyzický stav matky a tím i množství prostředků, které mohou být přiděleny nejmladšímu vrhu (Martínez-Gómez et al., 2004). Podle Martínez-Gómez et al. (2004) byl u divokých králíků a laboratorních potkanů s neomezeným přístupem k potravě u druhého a následujícího vrhu prokázán nižší růst než u vrhu prvního (Obrázek 6). U potkanů byly taky zjištěny rozdíly v ukazatelích imunokompetence u mláďat z prvního vrhu v porovnání s mláďaty následujících vrhů. Konkrétně počet lymfocytů a monocytů byl výrazně nižší u mláďat multiparních samic, než u mláďat samic primiparních (Bautista et al., 2010).



**Obrázek 6: Rozdíly v hmotnosti (Hudson et al., 2011)**

### 3.3.2.2 Fyziologie a chování

Rozdíly v tělesné hmotnosti a v růstu v mezi sourozenci v neonatální periodě jsou doprovázeny jasnými rozdíly v oblasti chování. U králíků má lokalizace těžších mláďat, rychlejší přísátí k bradavce a delší doba sání za následek větší přísun mléka (Bautista et al., 2005). Těžší mláďata taky zabírají více centrální, tepelně výhodnější pozice uprostřed vrhu a k tomu vynaloží méně času, úsilí i energie než mláďata lehčí. Podobný vzorec chování byl pozorován i u potkanů (Bautista et al., 2010).

Rozdíly mezi sourozenci v přístupu ke zdrojům, jako je mléko a tepelná izolace, jsou důležité pro růst a rané přežití. Nezáleží však jen na hmotnosti jedinců, ale alespoň částečně taky závisí na rozdílech v dozrávání motorických schopností. Při testování během prvního

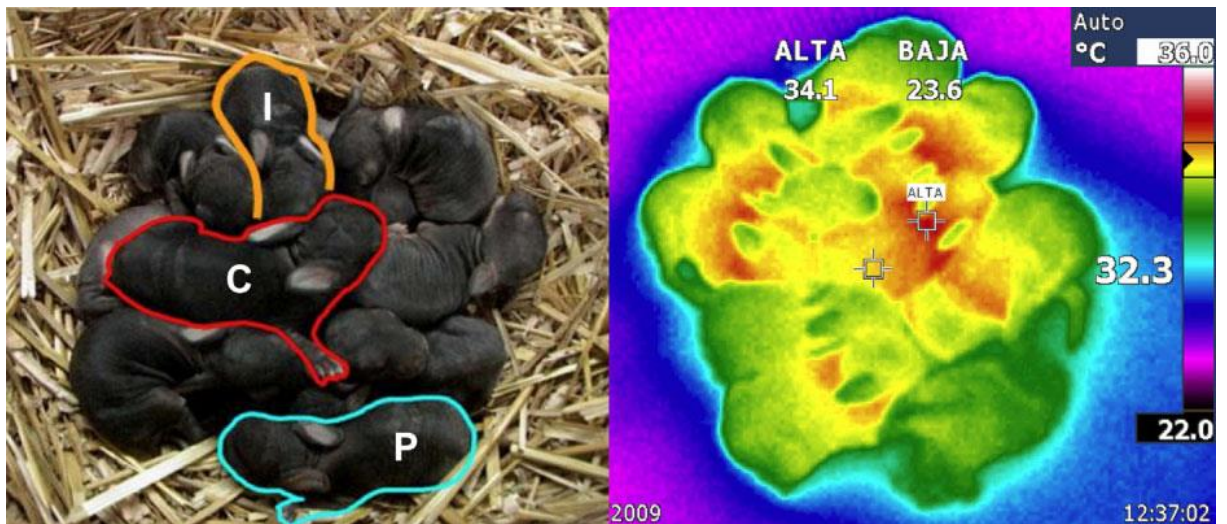


postnatálního týdne na šikmé ploše měla lehčí mláďata větší potíže udržet si rovnováhu než těžší sourozenci a stejný výsledek se projevil i v pozdějším věku (Hudson et al., 2010).

Přes evidentní konkurenci mezi sourozenci o zdroje má větší počet jedinců ve vrhu i svoje pozitiva. Při nízkých teplotách, které se běžně vyskytují v přírodě např. v králičích norách, mláďata s větším počtem sourozenců rychleji přibývají na váze a mají větší pravděpodobnost na přežití, než ta, která vyrůstají samostatně (Bautista et al., 2003). Taký mají lepší sací výkon, rychlejší motorický výkon a větší úspěch v boji o jídlo a vodu po odstavu (Nicolás et al., 2011).

Rozdíly v růstu a chování ve vrhu jsou doprovázeny jasnými fyziologickými rozdíly. Jedním z nich je účinnost, se kterou jsou mláďata schopna převést množství mléka na tělesnou hmotnost. To bylo zvláště dobře studováno u králíka evropského, zejména proto, že u tohoto druhu neobvykle omezená mateřská péče umožňuje sledovat a manipulovat s mláďaty, aniž bychom jakkoli narušili vztah mezi matkou a potomky. Po porodu v noře (nebo laboratorním hnízdě) matka okamžitě opouští mláďata, uzavírá vstup do doupěte a vrací se jen na několik minut mláďata nakrmit, přibližně každých 24 hodin. Nestará se o ně intenzivně a mláďata jsou závislá na přítomnosti svých sourozenců, kteří udržují přiměřenou teplotu. Jak již bylo uvedeno výše, mláďata s nižší tělesnou hmotností obvykle zaujímají pozice na obvodu shluku vrhu, mají tudíž nižší tělesnou teplotu, a pravděpodobně z toho důvodu jsou méně schopny přeměnit mléko na tělesnou hmotnost (Bautista et al., 2003), (Obrázek 7). Podobný vzor byl zjištěn i mezi sourozenci laboratorních potkanů, může to být tedy společné pro všechny druhy altriciálních mláďat (Blumberg and Sokoloff, 1998).

Stejně jako mnoho altriciálních savců, novorozenci králíků jsou dobře zásobeni interskapulární zásobou hnědé tukové tkáně (BAT), která pod kontrolou noradrenalinu metabolizuje na výrobu tepla procesem netřesové termogeneze (Blumberg and Sokoloff, 1998). To souvisí s mláďaty na okraji shluku, která musí investovat více energie k udržení přiměřené tělesné teploty. První pokrokové studie prokazují, že mají vyšší expresi odpojení proteinu-1, nezbytného pro metabolizaci BAT (Nicolás et al., 2011). V trvale chladných podmínkách, jako může nastat v případě mláďete s nízkou tělesnou hmotností na okraji shluku (Obrázek 7), zásoby BAT mohou být rychle vyčerpány, což má za následek situaci ohrožující život, v níž mohou umírající mláďata již dobře konkurovat sourozencům při tahanici o struk (Blumberg and Sokoloff, 1998).



Obrázek 7: Vztah mezi tělesnou hmotností, polohou a tělesnou teplotou ve vrhu (Hudson et al., 2011)

### 3.3.3 Dlouhodobý efekt na fenotypové chování

Jednou z nejdůležitějších otázek, týkajících se možného příspěvku sourozenců na utváření osobností jednotlivců u savců je, do jaké míry v průběhu raného vývoje sahají. Emocionalita u dospělých laboratorních potkanů nelze vysvětlit rozdíly v mateřském chování, proto je údajně spojena s velikostí vrhu a vztahy mezi sourozenci. Studie populace divokých králíků prokázala, že samci z malých vrhů a tedy s větší tělesnou hmotností se chovali k jiným mláďatům útočněji v období dospívání. Tito samci taky lépe bojovali v rámci sexuálních konfliktů během prvního rozmnožovacího období, bez ohledu na jejich tělesnou velikost (Rödel and Meyer, 2011).

Informace jsou však stále nedostatečné, pokud se jedná o možné dlouhodobé účinky sourozeneckým vztahů v utváření fenotypového chování jedinců, zejména u populací žijících v přírodě, s kterými se těžko manipuluje.

### 3.3.4 Kompetice mezi sourozenci

Všechna mláďata savců jsou závislá alespoň nějakou dobu na mateřském mléce v období raného postnatálního růstu a přežití. Produkce mléka je však pro matku energeticky náročná (Loudon and Racey, 1987). Jde tedy o omezený zdroj, o který budou pravděpodobně mláďata soutěžit. Důkazy sourozeneckých bojů pocházejí z širokých nálezů negativní korelace mezi velikostí vrhu a přibývání potomstva na váze před odstavením. Kojení a jeho související efekty na postnatální růst tak poskytuje dobře definovanou a funkčně významnou

souvislost, ve které studuje konkurenci sourozenců a možné důsledky těchto dlouhodobých rozdílů v jedincově chování, fyziologii a životní historii (Hudson et al., 2011)

Detailní informace o chování mláďat savců během kojení jsou stále velmi vzácné (Hudson and Trillmich 2008). Je to způsobeno z velké části obtížností pozorování. Např. u vrhů, které jsou zvláště vhodné pro studium rané sourozenecké rivality, mláďata často vyrůstají v uzavřeném hnízdě, doupěti, nebo vacích a jsou energicky bráněna často dobře vyzbrojenými rodiči. Z dostupných údajů vyplývá, že mláďata přednostně používají řádek bradavek, který vede přes matčin žaludek. Zadní bradavky jsou tedy používány častěji u kočky domácí a ostatních kočkovitých (Hudson et al., 2008), u některých hrabošů (McGuire and Sullivan, 2001) a u divokých kanců (Fernández-Llario and Mateos-Quesada, 2005). Více centrální bradavky jsou užívány králíkem domácím (Bautista et al., 2005) a laboratorními potkany a přední bradavky jsou nejpoužívanější prasetem domácím (Puppe and Tuchscherer, 1999).

#### 3.3.4.1 Agonistické chování štěňat

Pes má obvykle pět párů prsních žláz rozložených podél ventrální polohy hrudníku a břicha.

Arteaga et al. (2013) zkoumal, zda novorozenci psa domácího mají vytvořený vzor pro užívání bradavek, jak je tomu např. u koček a prasat. Štěňata používala dvě střední prsní řady bradavek více než řady přední a zadní. Zdá se však, že to nijak nesouvisí s vyšší kvalitou bradavek. Není žádný důkaz o tom, že by sourozenci agresivně bojovali o střední řady a užívání těchto řad není spojeno s větší individuální počáteční hmotností nebo větším přírůstkem hmotnosti. Je to spíše způsobeno tím, že štěňata měla ke středním řadám bradavek nejlepší přístup. Pozorování tedy nenaznačuje, že sourozenci psa domácího používají pouze určité bradavky. Všechny bradavky byly využívány několika štěňaty, a naopak, každé štěně používalo několik bradavek, pravděpodobně náhodně (Arteaga et al., 2013).

Velmi rozdílný vzorec sání a boj mezi sourozenci byl popsán u jiných druhů savců, zejména u psů velmi podobných koček a taky u prasat.

### 3.3.4.2 Agonistické chování koťat

Kočky mají čtyři symetrické páry bradavek a obvykle rodí tři až šest altriciálních mláďat. Oči koťat jsou zavřeny prvních pár dní po porodu, ale mláďata mají hustou srst a ostré drápy na předních tlapkách. Rázně se plazí kolem a můžou se přisát k bradavce, zatímco porod stále probíhá. Porod obvykle trvá 1 až 2 hodiny. V průběhu porodu začne matka mláďata olizovat a zaujme typickou poporodní polohu, ležíc na jedné straně směrem k mláďatům. Během prvních dnů matka opouští mláďata zřídka kdy, čímž mají koťata dostatek příležitostí přisát se k bradavce a zůstat na ní připevněna. Mléko však teče pouze 15-20 minut několikrát denně (Hudson and Trillmich, 2008). Odstav začíná kolem čtvrtého a pátého týdne života (Bateson 2000).

Hudson and Trillmich (2008) uvádějí, že koťata mají vytvořen specifický vzorec sání. Během několika hodin po narození vykazují obecně zájem o zadní bradavky a v závislosti na velikosti vrhu typicky opouští nepoužité bradavky nejvíce vepředu. Během tří dnů po narození každé koťe používá převážně jednu nebo dvě konkrétní bradavky.

Od narození koťata vykazují agonistické chování pouze při sání. To se projevuje tím, že novorozenec tlačí proti hlavě a čumáku sourozence, přisátého k bradavce, ve snaze ho vytlačit. Při vysoce intenzivním boji mohou koťata vydávat pronikavé zvuky, drápat ostatní dráčky na předních tlapkách, což může v pozdějším věku vést k povrchovému poranění obličeje, a občas i k trhlinám, způsobenými zadními tlapkami. Boje jsou hodně časté a vzhledem k tomu se koťata mohou pokusit v průměru asi dvakrát za hodinu o uvolnění sourozence z bradavky (Hudson and Trillmich, 2008). Agonistické chování koťat je zobrazeno na Obrázku 8.



**Obrázek 8: Agonistické chování koťat během kojení (Hudson and Distel, 2013)**

#### 3.3.4.3 Agonistické chování selat

Domácí prasata obvykle mají sedm párů bradavek a rodí vrhy v průměrném počtu devíti až desíti prekociálních mláďat. Selata přicházejí na svět s otevřenýma očima, mohou stát a chodit během několika minut po narození, ale nemají plně vyvinutou termoregulaci (Kammersgaard et al., 2011). Mají k dispozici ostré špičáky a třetí řezáky, označované jako jehly, které mohou způsobit tržné rány sourozencům v průběhu boje při kojení (Fraser, 1975). Porod trvá 2-3 hodiny, během kterého se již narozená selata přisají k bradavkám. Kojící prasnice leží na straně směrem k selatům a během prvních pár dnů málokdy mláďata opouští. Na rozdíl od prvních 6 hodin, kdy je mléko neustále k dispozici, musí selata později masírovat vemeno se snahou o spuštění mléka, což trvá přibližně 10-20 sekund. Matky nepomáhají selatům během sání, kromě rytmického vrčení, které označuje spouštění mléka. U divokých prasat se matky a její potomci zdržují v porodním hnízdě po dobu asi sedmi dní a odstav probíhá mezi 14 a 17 týdnem věku (Jensen, 1986). Selata často mění bradavky během prvních hodin po porodu a stejně jako koťata používají určité bradavky během tří dnů, zejména s preferencí pro přední pozice (Puppe and Tuchscherer 1999).

U divokých prasat je chování matek a selat zřejmě stejné, i když prasnice mají pouze pět párů struků a v průměru jen 3,5 mláďat (Gundlach, 1968). Na rozdíl od domácích forem divoká selata preferují zadní struky (Mateos-Quesada, 2005).

Od narození selata také vykazují agonistické chování během kojení (obrázek 9). Tlačí se navzájem hlavou a rameny, mohou se taky navzájem kousat a někdy si způsobují zranění na obličeji (Fraser, 1975). Boje jsou často doprovázeny kvíkotem a jsou během prvních 2-3 hodin po porodu nejintenzivnější. Po pár hodinách se boje snižují (Hartsock and Graves, 1976).



Obrázek 9: Agonistické chování selat při kojení (Skok and Škorjanc 2014)

### 3.3.5 Možná vysvětlení agonistického chování

Zjištění, že kořata i selata vykazují agonistické chování během sání a preference pro zvláštní bradavky nebo struky vedou k názoru, že sourozenci bojují za přístup ke struku, který produkuje více mléka (Hartsock et al., 1977). Nicméně u koček nebyl nalezen žádný vztah mezi používáním konkrétních bradavek a zvýšením tělesné hmotnosti (Hudson and Trillmich, 2008), žádný rozdíl nebyl nalezen ani v kvalitě mléka bradavek (Jacobsen et al., 2004). Podobně je tomu i u domácího prasete, vztah mezi přibýváním na váze a bradavkami je slabý (Fraser and Morley Jones, 1975) a žádný významný rozdíl v přírůstku hmotnosti nebyl nalezen ani u selat sajících zejména z předních a středních struků. Výrazně nižší přírůstek hmotnosti byl prokázán u selat sajících zejména ze zadních struků v porovnání s těmi, kteří sají z ostatních struků (Puppe and Tuchscherer, 1999), což může být způsobeno menším množstvím proteinů a imunoglobulinů zadní mléčné žlázy (Wu et al., 2010). Rozdíly v přibýváním na váze a v horší kvalitě zadních žláz jsou pravděpodobně výsledkem domestikace, vzhledem k tomu, že u divokého prasete, které má menší vrhy a méně struků, selata přednostně sají ze zadních struků (Fernández-Llario and Mateos-Quesada, 2005).

Kromě toho se zdá, že frekvence kojeneckých kompeticí jsou pravděpodobně závislé spíše na sourozencích než na rozdílné kvalitě prsní žlázy. U selat počet bojů koreluje

s počtem změn bradavky během prvních hodin po porodu (Hemsworth et al., 1976) a selata sající na jednom z konců vemene, a tedy s menším počtem sousedních sourozenců, vykazují větší souvislost s použitím struku, mají menší zranění na obličeji (Fraser, 1975) a podílejí se na méně bojích než ta, která zabírají prostřední řady. Podobně kořata zabírající méně používané přední bradavky se účastní méně kompetic než ta, která zabírají střední řady (Hudson and Trillmich, 2008).

Je taky možné, že sourozenci budují během kojení dominantní vztahy (Leyhausen, 1956).

### 3.3.5.1 Boj o mlezivo

K nejintenzivnějším bojům mezi selaty dochází na začátku laktace, později boje ustávají (De Passillé et al., 1988). Toto zjištění vyvolává otázku, proč selata provádí takové nákladné chování a k nejintenzivnějším bojům dochází na začátku kojení. Ke konkurenci obvykle dochází mezi jednotlivci, kteří bojují o omezené zdroje. Pravděpodobně nejvíce zřetelný aspekt, který je třeba zvážit, je jednorázový a omezený zdroj mleziva.

Příjem mleziva je zásadní pro mláďata savců, protože poskytuje první zdroj vnější energie. Mlezivo přispívá k posílení termoregulační schopnosti (Herpin et al., 2002), stimuluje střevní rozvoj (Farmer et al., 2006) a zajišťuje mateřský imunoglobulin, zejména imunoglobulin G, který dodává mnoha druhům savců pasivní imunitu, zejména u kopytníků. Mlezivo však nemá stejný význam pro pasivní imunitu všech savců. Důležitost mleziva závisí na přenosu mateřských protilátek na potomstvo. Tento přenos může být prenatální, přes chorioalantoidní placentu nebo přes stěnu žloutkového váčku (u primátů a zajícovců) nebo postnatální, z kolostra přes střevní stěnu (u kopytníků a vačnatců). Někteří savci mohou přenášet protilátky na potomky jak před, tak i po narození (masožravci a hlodavci), (Baintner, 2007). U savců s prenatální pasivní imunizací je význam přenosu imunoglobulinů přes mlezivo relativně malý. Pokud je prenatální přenos protilátek inhibován (např. kopytníci), musí být k dispozici velké množství protilátek postnatálně (Langer, 2009). Mechanismus přenosu protilátek se odráží v rozdílech mezi složením mleziva a zralého mléka. U některých savců (např. kopytníků) se mlezivo a zralé mléko ve svém složení značně liší. U jiných savců (např. primátů a zajícovití) je složení mleziva a zralého mléka podobné. U kopytníků a psů je v mlezivu podstatně větší obsah bílkovin než v mléce, zatímco u některých jiných savců (např. potkani a kočky) mléko obsahuje více proteinů než mlezivo (Langer, 2009). Proto boj

o mlezivo může mít zásadní vliv u některých savců, zejména u prasat, jež jsou jediní skuteční multiparní kopytníci. Devillers et al. (2007) uvádí, že velikost vrhu domácích prasat neovlivňuje výnos mleziva. Jinými slovy, selata velkých vrhů mají k dispozici méně mleziva na jedince, než selata vrhů menších.

Druhým důležitým omezením vztahujícím se k mlezivu je kapacita vstřebávání imunoglobulinů v tenkém střevě. Imunoglobuliny jsou obvykle k dispozici pouze na krátkou dobu před tím, než se střeva po narození uzavřou, kdy je kapacita vstřebávání intaktních protilátek vyčerpána. Uzavření střeva se většinou shoduje s obdobím produkce mleziva, probíhá až do 48 hodin po narození. U selat se obvykle uzavření střeva vyskytuje do 24 hodin po porodu. Hlavní pokles imunoglobulinů je asi 12 hodin od začátku porodu (Devillers et al., 2004).

Na základě těchto omezení spojených s mlezivem není divu, že většina bojů při kojení selat probíhá během prvního dne po porodu, kdežto druhý den se počet bojů zmenšuje na polovinu (De Passillé et al., 1988). Toto chování však neplatí pro kořata, která bojují po celou dobu laktace ve stejném množství (Hudson and Trillmich, 2008). Kolostrum nemá pro kořata zvláštní význam, protože je u nich přenos imunoglobulinů prenatální. Kromě toho, mléko u koček obsahuje relativně více bílkovin, tuků a sacharidů než mlezivo (Langer, 2009). Toto složení mléka může přispět k trvalým bojům mezi kořaty po celou dobu laktace.

I když frekvence bojů o struky nemá souvislost s přibýváním na váze, De Passillé et al. (1988) zjistil, že selata, která vyhrála nejvíce bojů o struky první den laktace, významně zvýšila svou hmotnost v prvních 3 dnech laktace. Schopnost selat bojovat o struky má velký význam zejména pro selata narozena nakonec. Ačkoli mají tato selata tendence vážit při narození o něco více než selata narozená dřív, mají taky tendenci konzumovat méně kolostra (Fraser and Rushen, 1992) a mají relativně nízkou hladinu imunoglobulinů (De Passillé et al. 1988). Kromě toho De Passillé et al. (1988) uvádí, že selata, která se účastní méně bojů o struky, mají nízké hladiny sérového Imunoglobulinu G. Z toho důvodu silnější (a více agresivní) novorozenci mohou získat dřívější mlezivo, které je bohaté na imunoglobuliny, protože jsou schopni úspěšně obsadit a využít více než jeden struk. V důsledku toho mají tito jedinci větší šanci na přežití, navíc byla zvýšena jejich fitness, což přispívá k jejich pozdější reprodukční aktivitě. Proto by měl přírodní výběr upřednostňovat neonatální tendence bojů o struky, čímž se zajistí největší a nejzdravější jedinci (Andersen et al., 2011).



Příjem mleziva představuje hlavní faktor pro přežití selat, a to poskytováním energie a imunitní ochrany (Farmer et al., 2006). Selata by se měla snažit požit co největší množství mleziva co nejdříve po porodu. Neomezené boje o struky však nepřinášejí žádné výhody, proto je určitá úroveň sacího uspořádání důležitá, protože snižuje přehnané spory o struky (De Passillé et al., 1988). Skok and Škorjanc (2014) uvádí, že proces tvorby sacího řádu u selat je obvykle ukončen druhý týden laktace. Autoři dále uvádějí, že mortalita byla vyšší u vrhů, ve kterých byl sací řád nějak narušen a zpožděn, než u vrhů, kde byl sací pořádek brzy stanoven.

### 3.3.5.2 Termoregulace

Další otázkou je, zda produkce kolostra/mléka představuje konečné kritérium kvality mléčné žlázy. Při posuzování kvality sací pozice bychom měli brát v úvahu taky termoregulaci. Stejně jako u většiny savců novorozená kořata a selata mají špatně vyvinutou termoregulaci (Herpin et al., 2002), udržování optimální tělesné teploty je tedy rozhodující pro jejich růst a přežití (Kammersgaard et al., 2011). Během prvních dnů po porodu se selata raději drží v blízkosti matky, obvykle podél vemene v podobných pozicích jako v průběhu kojení spíše než v okolním prostředí (Vasdal et al., 2010). Vasdal et al. (2010) uvádí, že selata tráví většinu času kojením (40% pozorování) den po porodu, následně se doba kojení snižuje.

Sociální termoregulace je zásadní pro přežití selat. Některé studie ukázaly, že nejdříve narozená selata preferují přední pozice při kojení (Fraser, 1984); nicméně, Rosillon-Warnier and Paquay (1984) uvádí, že selata se zpočátku orientují ke střední části vemene prasnice. Dále, Skok and Škorjanc (2014) uvádí, že první týden po porodu se nejvíce selat soustředí na střední část vemene. Když se selata choulí k sobě, tepelné ztráty jsou značně sníženy, proto je velmi přínosné dodržovat si pozici ve středu vemene (i když jen na krátkou dobu), zatímco vnější polohy jsou spojeny s mnohem vyšší ztrátou tepla (Curtis, 1970).

### 3.3.5.3 Stimulace mléčné žlázy

Hudson and Distel (2013) zjistili, že kořata, která nebyla připojena k bradavce, tlačila proti hlavě a čumáku sourozenců, kteří byli připojeni, ve snaze je vytlačit. Identické agonistické reakce byly pozorovány i u selat. Selata se zapojila do agonistického chování během kojení, při kterém tlačila a kousala do svých sourozenců, kteří byli připojeni ke struku.

Produkce mléka závisí na délce a intenzitě stimulace mléčné žlázy (masáže) před spuštěním mléka. Určité množství stimulace je důležité, aby se spustilo uvolňování oxytocinu a vypuzování mléka (Algers and Jensen, 1991). Bezděchová et al. (2014) uvádí, že stimulace mléčné žlázy po spuštění mléka, kdy selata pokračovala v boji, pomáhá stimulovat další produkci mléka (Algers and Jensen, 1991). Muns et al. (2013) uvádí, že kapacita selat stimulovat vemeno je rozhodující pro jejich tělesnou hmotnost a přežití. Kromě toho tělesná hmotnost selat je důležitým faktorem při vysvětlování produkce mléka a množství příjmu mléka (Skok and Škorjanc, 2013). Například těžší selata (která pravděpodobně způsobují lepší stimulaci žlázy, nebo mají větší sílu sání) přijmou více mléka z prsní žlázy, než jejich lehčí sourozenci. Kromě toho mohou sourozenci nepřímo ovlivnit růst prsní žlázy, jakož i okolní mléčné žlázy. Jinými slovy, energická masáž určitých struků může stimulovat vyšší mléčnou produkci u okolních žláz, kvůli stimulaci průtoku krve, což by mělo rovněž přitahovat živiny a hormony (např. oxytocin a prolaktin) do prsní tkáně v této oblasti (Drake et al., 2008).

Můžeme tedy předpokládat, že tlačení a bojování o struky do jisté míry stimuluje mléčnou žlázu, která je mnohem účinnější, než když tuto masáž provádí pouze jedno sele.

Vylučování mléka může být taky vyvoláno nemechanickou stimulací vemene (Algers and Jensen, 1991). U některých savců, jako jsou lidé a dobytek, je masáž před spuštěním mléka mnohem kratší nebo chybí úplně. U těchto savců boj v rámci kojení nenastane. Boj se v průběhu kojení pravděpodobně nevyvíjí, protože tito savci rodí obvykle pouze jedno mládě ve vrhu. Na druhé straně někteří savci s většími vrhy vyvinuli speciální mechanismy, které zabraňují vzájemnému bojování o struky. Například u mnoha hlodavců je spojení s bradavkou vytrvalé. Mláďata těchto druhů zůstávají trvale připojena k bradavce v průběhu prvního týdne života (Gilbert, 1995) a proto k bojům během sání nedochází.

#### 3.3.5.4 Složení mléka

Zatímco žlázy jsou většinou stejné kvality, pokud jde o produkci mléka, složení mléka se mění ve vztahu k anatomické poloze struku. Wu et al. (2010) zjistil, že přední mléčné žlázy mají aktivnější syntézu bílkovin v mléce a v mlezivu u prasnice. Tyto žlázy produkují například více imunoglobulinů (které poskytují pasivní imunitu) a laktoferin, což je glykoprotein s baktericidní aktivitou (Farmer et al., 2006). U posuzování mléčného složení u koček bylo zjištěno, že pouze malé procento laktózy se mění ve vztahu k pozici struků, s vyšší úrovní laktózy v zadních strucích (Jacobsen et al., 2004). Laktóza je důležitým zdrojem energie, se

svou podjednotkou galaktózy, která může být potřebná pro správný vývoj mozku (Urashima et al., 2001). Je zajímavé, že kořata většinou dávají přednost zadním bradavkám a v závislosti na velikosti vrhu nejvíce opouštějí přední, nepoužité bradavky (Hudson and Trillmich, 2008). Avšak otázka, zda se složení mléka liší v závislosti na pozici struku obecně, nebo zda je ovlivňováno jinými faktory, zůstává stále otevřená.

### **3.3.6 Agonistické chování jako epifenomén**

Příčně vystupující zuby u selat a rány způsobené kousáním při kompetici, jakož i nenápadné agonistické chování kořat vedou k přesvědčení, že jsou u těchto druhů vyvinuty kojenecké boje (Fraser and Thompson, 1991). Vzhledem k tomu, že se nepodařilo vysvětlit toto chování, ani pokud jde o získání lepšího zdroje mléka, ani v případě stanovení časné dominance u savců, je třeba zvážit jiné možnosti. Poslední možností je epifenomén, kdy zbraně kořat a selat i jejich bojové chování mohou být považovány za vedlejší produkty velkých vývojových procesů. Je téměř triviální, že růst a vývoj ostrých zatahovacích drápů koček musí předcházet jejich konečné funkci pro lov kořisti, boj a lození po stromech. U kořat jsou drápy jejich hlavním prostředkem jak uniknout nebezpečí, i když lezení není pozorováno až do doby kolem čtvrtého týdne života. Drápy jsou používány při kojenecké kompetici, ale zranění jsou jen povrchová a vzácná a vyskytují se jen v pozdějším věku, až po druhém týdnu života, kdy už jsou kořata silnější (Hudson and Trillmich, 2008). Nicméně nelze vyloučit, že zranění mohou mít za následek závažné infekce v přirozených podmínkách.

Stejně jako u jiných savců, primární funkcí dočasných zubů u selat je vymezení prostoru pro finální chrup, který zahrnuje u dospělých prasat taky kly (Pond, 1977). Fakt, že zuby selecích novorozenců vyčnívají bočně, může být jednoduše nezbytný k zajištění úplnému uzavření čelisti kvůli dostatečnému tlaku při sání. Zdá se, že jejich vliv na sourozence je menšího významu, nebyl zjištěn žádný vztah mezi velikostí ostrého zubu při narození a následným růstem jednotlivých selat (Tucker and Widowski, 2009), nebo mezi stupněm pokousání obličeje a zvýšenou tělesnou hmotností u selat (Fraser, 1975). Dále, selata s ostrými zuby nemají výhodu v závislosti přibývání na váze více než jejich sourozenci, kterým byly tyto zuby useknuty, s výjimkou velkých vrhů, nebo u selat s nízkou porodní hmotností (Fraser and Thompson, 1991). Nicméně význam nálezů u těchto velkých vrhů je sporný, neboť vyplývá z domestikace.

Je zřejmé, že neuronové programy pro agonistické chování existují již při narození, ale zdá se, že se uvolní pouze jako vedlejší produkt vysokého vzrušení při kojení (Hudson and Trillmich, 2008)

Podobný argument se může vztahovat i na chování novorozených selat v průběhu kojení. Kousání prekociálních selat má funkci na rozdíl od agonistického chování kořat například při zkoumání objektů vydáváním zvuků, dokonce pro uši matky (Blackshaw et al., 1997). Při vysokém vzrušení kousání selat během sání, stejně jako posouvání a drápání kořat může tedy představovat epifenomén spíše než agonistické chování. Pro ucelené závěry je doposud málo údajů a důkazů, jestli se skutečně jedná o agonistické chování, nebo jde pouze o epifenomén (Hudson and Trillmich, 2008).

Zatímco obvyklá dvojčata hyeny skvrnité mohou bojovat o přednostní přístup ke strukům, jiní savci, jako pes domácí, králík evropský nebo všechny druhy hlodavců ukazují malé množství nebo žádné agonistické chování během kojení. Stejně tak není doposud jasné, proč byl u některých druhů, jako je kočka a prase vyvinut vzor pro individuální používání bradavek, zatímco u jiných druhů, včetně psa domácího, nikoliv (Arteaga et al., 2013).

## 4 Závěr

Období raného vývoje psa domácího má zásadní vliv na jeho budoucí fyzickou i psychickou stránku. Z hlediska morfologie štěňat je rozhodující dostatečný příjem mleziva a poté mléka. O množství přijatého mléka rozhoduje více vlivů, v první řadě správné mateřské chování matky. Jelikož pes domácí je mládětem altriciálním, rodí se s nevyvinutými funkcemi potřebnými k přežití, je plně závislé na mateřské péči a i malé zaváhání ze strany matky může být rozhodující pro život jedince. Velkou roli zde hraje stres, a to v období po i před porodem, jelikož stres ovlivňuje vylučování hormonů, jenž se přímo přenáší z matky na mláďata skrze placentu v prenatalním období, a ovlivňuje množství mleziva a mléka v období postnatálním.

Stres však nepůsobí na mláďata jen negativně. S ohledem na psychický vývoj jedince je stres v omezeném množství spíše faktorem pozitivním, neboť mláďata v rané fázi ontogeneze vystavená malému množství stresu se později v dospělosti jevila jako odolnější vůči stresovým situacím než mláďata nestresovaná. Zde je však velmi tenká hranice mezi adekvátním a přehnaným množstvím stresu působícím na mládě, navíc u každého jedince je tato hranice nastavena individuálně.

Dalším omezujícím faktorem příjmu mléka je souboj o struky mezi sourozenci. Zde se můžeme opírat zejména o výzkumy koťat a selat, které prokázaly výrazné agonistické chování mezi sourozenci při kojení. Proč se vyskytují tyto souboje, kdy dochází ke vzájemnému zranění mláďat, zatím nebylo dostatečně objasněno. O důvodech bojů se můžeme pouze domnívat, ale ať už jde o získání nejlepšího místa u struků, snahu přijmout co nejvíce mleziva za omezený čas, dostatečnou termoregulaci nebo dominantní chování, další otázkou zůstává, proč se toto výrazně agresivní chování u psa domácího nevyskytuje. Dosud chybí jasné porovnání domestikovaných zvířat s volně žijícími blízkými příbuznými, neboť pozorování ve volné přírodě je složitější. K objasnění chování novorozených mláďat z vícečetných vrhů je potřeba dalších výzkumů.

## Seznam použité literatury

- Algers, B., Jensen, P. 1991. Teat stimulation and milk production during early lactation in sows: effects of continuous noise. *Can. The Journal of Animal Science*. 71. 51-60.
- Andersen, I. L., Nævdal, E., Bøe, K. E. 2011. Maternal investment, sibling competition, and offspring survival with increasing litter size and parity in pigs (*Sus scrofa*). *Behavioral ecology and sociobiology*. 65. 1159-1167.
- Argente, M. J., Santacreu, M. A., Climent, A., Blasco, A. 2003. Relationship between uterine and fetal traits in rabbits selected on uterine capacity. *The Journal of Animal Science*. 81. 1265-1273.
- Arteaga, L., Bautista, A., González, D., Hudson, R. 2013. Smell, suck, survive: chemical signals and suckling in the rabbit, cat and dog. *Springer*. 51-59.
- Baintner, K. 2007. Transmission of antibodies from mother to young: evolutionary strategies in a proteolytic environment. *Veterinary immunology and immunopathology*. 117. 153-161.
- Bánszegi, O., Altbäcker, V., Bilkó, Á. 2009. Intrauterine position influences anatomy and behavior in domestic rabbits. *Physiology and Behavior*. 98. 258-262.
- Bateson, P. 2000. Behavioural development in the cat. In: *The Domestic Cat. The Biology of its Behaviour*. 7-22.
- Battaglia, L. 2009. Periods of Early Development and the Effects of Stimulation and Social Experiences in the Canine. *Journal of Veterinary Behavior*. 4. 203-210.
- Bautista, A., Drummond, H., Martínez-Gómez, M., Hudson, R. 2003. Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology*. 43. 208- 215.

Bautista, A., Mendoza-Degante, M., Coureaud, G., Martínez-Gómez, M. Hudson, R. 2005. Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Animal Behaviour*. 70. 1011-1021.

Bautista, A., García-Torres, E., Prager, G., Hudson, R., Rödel, H. G. 2010. Development of behavior in the litter huddle in rat pups: Within- and between-litter differences. *Developmental Psychobiology*. 52. 35-43.

Bezděchová, B., Illmann, G., Andersen, I. L., Haman, J., Ehrlenbruch, R. 2014. Litter competition during nursings and its effect on sow response on Day 2 postpartum. *Applied Animal Behaviour Science*. 150. 9-16.

Blackshaw, J. K., Swain, A. J., Blackshaw, A. W., Thomas, F. J. M., Gilles, K. J. 1997. The development of behaviour in piglets from birth to weaning in three farrowing environments. *Applied Animal Behaviour Science*. 55. 37-49.

Blumberg, M. S., Sokoloff, G. 1998. Thermoregulatory competence and behavioral expression in the young of altricial species- Revisited. *Developmental Psychobiology*. 33. 107-123.

Bosch, O. J., Neumann, I. D. 2007. Brain vasopressin regulates maternal behavior and aggression. *Society for Neuroscience*. 2007. Online.

Bridges, R. S. 1994. Endocrine regulation of parentel behavior in Rodents. *Psychoneuroendocrinology*. 19. 611-622.

Crews, D. 2008. Epigenetics and its implications for behavioral neuroendocrinology. *Frontiers in Neuroendocrinology*. 29. 344-357.

Curtis, S. E. 1970. Environmental-thermoregulatory interactions and neonatal piglet survival. *The Journal of Animal Science*. 31. 576-587.

Dardnaudéry, M., Maccari, S. 2008. Epigenetic programming of the stress response in male and female rats by prenatal restraint stress. *Brain Research Reviews*. 57. 571-585.

De Passillé, A. M. B., Rushen, J., Hartsock, T. G. 1988. Ontogeny of teat fidelity in pigs and its relation to competition at suckling. *Canadian Journal of Animal Science*. 68. 325-338.

Denenberg, V., Bell, R. 1960. Critical periods for the affects of infinite experience on adult learning. *Science*. 131. 227-228.

Devillers, N., Farmer, C., Mounier, A. M., LeDividich, J., Prunier, A. 2004. Hormones, IgG and lactose ganges around parturition in plasma, and colostrum or saliva of multiparous sows. *Reproduction Nutrition Development*. 44. 381-396.

Devillers, N., Farmer, C., Le Dividich, J., Prunier, A. 2007. Variability of colostrum yield and kolostrum intake in pigs. *Animal*. 1. 1033-1041.

Drake, A., Fraser, D., Weary, D. M. 2008. Parent- offspring resource allocation in domestic pigs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62. 309-319.

Dunbar, I. 1985. *Socialization*, Center for Applied Animal Behavior.

England, G. 2011. *BSAVA Manual of Canine and Feline Reproduction and Neonatology*. Wiley. 240. ISBN: 1905319193.

Farmer, C., Devillers, N., Rooke, J. A., Le Dividich, J. 2006. Colostrum production in swine: from the Mađary glands to the piglets. *CAB Revue*. 3. 1-16.



Fernández-Llario, P., Mateos-Quesada, P. 2005. Udder preference in wild boar piglets. *Acta Ethologica*. 8. 51-55.

Fox, M. 1971. *Integrative Development of Brain and Behavior in the Dog*. University of Chicago Press. 225-233.

Fox, M. 1972. *Understanding Your Dog*. Coward, McCann and Geoghegan. 74. 100-108.

Fraser, D., Morley Jones, R. 1975. The 'teat order' of suckling pigs. I. Relation to birth weight and subsequent growth. *Journal of Agriculture Science*. 84. 387-391.

Fraser, D. 1984. The role of behaviour in swine production: a review of research. *Applied Animal Ethology*. 11. 317-399.

Fraser, D., Thompson, B. K. 1991. Armed sibling rivalry among suckling piglets. *Behavioral Ecology nad Sociobiology*. 2., 9-15.

Fraser, D., Rushen, J. 1992. Colostrum intake by newborn piglets. *Canadian Journal of Animal Science*. 72. 1-13.

Gilbert, A. N. 1995. Tenacious nipple attachment in rodents: the sibling competition hypothesis. *Animal Behaviour*. 50. 881-891.

González-Mariscal G. P., Poindron P. 2002. Parental care in Mammals: Immediate internal and sensory factors of control. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 69. 215-298.

Gundlach, H. 1968. Brutfürsorge, Brutpflege, Verhaltensontogenese und Tagesperiodik beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.). *Zeitschrift Tierpsychology*. 25. 955-995.

Hartsock, T. G., Graves, H. B. 1976. Neonatal behavior and nutrition-related mortality in domestic swine. *The Journal of Animal Science*. 42. 235-241.

Hartsock, T. G., Graves, H. B., Baumgardt, B. R. 1977. Agonistic behavior and the nursing order in suckling piglets: relationships with survival, growth and body composition. *The Journal of Animal Science*. 44. 320-330.

Hemsworth, P. H., Winfield, C. G., Mullaney, P. D. 1976. A study of the development of the teat order in piglets. *Applied Animal Ethology*. 2. 225-233.

Herpin, P., Damon, M., Le Dividich, J. 2002. Development of thermoregulation and neonatal survival in pigs. *Livestock Production Science*. 78. 25-45.

Holmes W. G. 1990. Parent-offspring recognition in mammals: a proximate and ultimate perspective. Oxford University Press. 441-460.

Hubrecht, R. 1995. Enrichment in puppyhood and its effects on later behavior in dogs. *Laboratory Animal Science*. 45. 70-75.

Hudson, R., Trillmich, F. 2008. Sibling competition and cooperation in mammals. *Behaviour Ecology and Sociobiology*. 62. 299-307.

Hudson, R., Distel, H. 2013. Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119. 353-359.

Champagne, F. A. 2008. Epigenetic mechanisms and the transgenerational effects of maternal care. *Frontiers in Neuroendocrinology*. 29. 386-397.

Insel, T. R., Young, L. J., 2000. Neuropeptides and the evolution of social behavior. *Current Opinion in Neurobiology*. 10. 784-789.

Jacobsen, K. L., DePeters, E. J., Rogers, Q. R. & Taylor, S. J. 2004. Influences of stage of lactation, teat position and sequential milk sampling on the composition of domestic cat milk (*Felis catus*). *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 88. 46-58.

Jensen, P. 1986. Observations on the maternal behaviour of free-ranging domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science*. 16. 131-142.

Jensen P. 1989. Nest choice and nest-building of free-ranging domestic pigs due to farrow. *Applied Animal Behaviour Science*. 22. 13-21.

Kaiser, S., Kruijver, F. P. M., Swaab, D. F., Sachser, N. 2003. Early social stress in female guinea pigs induces a masculinization of adult behavior and corresponding changes in brain and neuroendocrine function. *Behaviour Brain Research*. 144. 199-210.

Kaiser S., Kruijver F. P. M., Straub R. H., Sachser N., Swaab D. F. 2003. Early social stress in male guinea-pigs changes social behaviour, and autonomic and neuroendocrine function. *Journal of Neuroendocrinology*. 15. 761-769.

Kaiser, S., Sachser, N. 2005. The effects of prenatal social stress on behaviour: mechanisms and function. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 29. 283-294.

Kammersgaard, T. S., Pedersen, L. J., Jørgensen, E. 2011. Hypothermia in neonatal piglets: interactions and causes of individual differences. *The Journal of Animal Science*. 89. 2073-2085.

Langer, P. 2009. Differences in the composition of kolostrum and milk in eutherians reflect differences in immunoglobulin transfer. *Journal of Mammal*. 90. 332-339.

Leyhausen, P. 1956. Verhaltensstudien an Katzen. *Z. Tierpsychology*. 2. 1-120.

Lorenz, K. 1935. Der kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornith*. 89. 194-289.

- Loudon, A. S. I., Racey, P. A. 1987. *Reproductive Energetics in Mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- Martínez-Gómez, M., Juárez, M., Distel, H., Hudson, R. 2004. Overlapping litters and reproductive performance in the domestic rabbit. *Physiology and Behavior*. 82. 629- 636.
- McGowan, P. O., Meaney, M. J., Szyf, M. 2008. Diet and the epigenetic(re)programming of phenotypic differences in behavior. *Brain Research*. 1237. 12-24.
- McGuire, B., Sullivan, S. 2001. Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). 82. 690-699.
- Mirza S. N., Provenza F. D. 1992. Effects of age and conditions of exposure on maternally mediated food selection by lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. 33. 35-42.
- Muns, R., Manzanilla, E. G., Sol, C., Manteca, X., Gasa, J. 2013. Piglet behavior as a measure of vitality and its influence on piglet survival and growth during lactation. *The Journal of Animal Science*. 91. 1838-1843.
- Neumann, I. D. 2003. Brain mechanisms underlying emotional alterations in the peripartum period in rats. *Depression and Anxiety*. 17. 111-121.
- Nicolás, L., Martínez-Gómez, M., Hudson, R., Bautista, A. 2011. Littermate presence enhances motor development, weight gain and competitive ability in newborn and juvenile domestic rabbits. *Developmental Psychobiology*. 53. 37-46.
- Noirot, E. 1972. The onset and development of maternal behavior in rats, hamsters and mice. *Advanture Study of Behavior*. 4. 107-145.
- Nyman, A. 1967. Problem solving in rats as a function of experience at different ages. *Journal of Genetic Psychology*. 110. 31-39.

Pedersen, C. A., Prange, A. J. 1979. Induction of maternal behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 76. 6661-6665.

Pedersen, C. A., Ascher, J. A., Monroe, Y. L., Prange, A. J. 1982. Oxytocin induces maternal behavior in virgin female rats. *Science*. 216. 648-650.

Pfaffenberger, C. 2001. *The New Knowledge of Dog Behavior*. Dogwise Publishing. 208. ISBN: 1929242042

Poindron, P. 2005. Mechanisms of activation of maternal behaviour in mammals. *Reproduction Nutrition Development*. 45. 341-351.

Pond, C. M. 1977. The significance of lactation in the evolution of mammals. *Evolution* 32. 177-199.

Puppe, B., Tuchscherer, A. 1999. Developmental and territorial aspects of suckling behaviour in the domestic pig (*Sus scrofa f. domestica*). *Journal of Zoology*. 249. 307-313.

Rodenburg, T. 2014. The role of genes, epigenetics and ontogeny in behavioural development. *Applied Animal Behaviour Science*. 8-13.

Rosenblatt J. S., Siegel H. I., Mayer A. D. 1979. Progress in the study of maternal behavior in the rat: hormonal, nonhormonal, sensory, and developmental aspects. *Advantage Study of Behavior*. 10. 225-311.

Rosillon-Warnier, A., Paquay, R. 1984. Development and consequences of teat-order in piglets. *Applied Animal Behaviour Science*. 13. 47-58.

Rödel, H. G., Meyer, S. 2011. Conditions of early development influence ontogeny of personality types in young laboratory rats. *Developmental Psychobiology*. 10.

Rutherford, K. M. D., Robson, S. K., Donald, R. D., Jarvis, S., Sandercock, D. A., Scott, E. M., Nolan, A. M., Lawrence, A. B. 2009. Pre-natal stress amplifies the immediate behavioural responses to acute pain in piglets. *Biology Letters*. 5. 452-454.

Scafidi F. A., Field T. M., Schanberg S. M., Bauer C. R., Tucci K., Roberts J., Morrow C., Kuhn C. M. 1990. Massage stimulates growth in preterm infants: A replication. *Infant Behavior and Development*. 13. 167-188.

Scott, J. P., Fuller, J. L. 1965. *Dog Behavior, The Genetic Basics*. University Chicago Press.

Skok, J., Škorjanc, D. 2014. Group suckling cohesion as a prelude to the formation of teat order in piglets. *Applied Animal Behaviour Science*. 154. 15-21.

Tucker, A. L., Widowski, T. M. 2009. Normal profiles for deciduous dental eruption in domestic piglets: effect of sow, litter, and piglet characteristics. *The Journal of Animal Science*. 87. 2274-2281.

Urashima, T., Saito, T., Nakamura, T., Messer, M. 2001. Oligosaccharides of milk and colostrum in non-human mammals. *Glycoconjugate Journal*. 18. 357-371.

Vasdal, G., Glærum, M., Melisova, M., Bøe, K. E., Broom, D. M., Andersen, I. L. 2010. Increasing the piglets' use of the creep area- A battle against biology? *Applied Animal Behaviour Science*. 125. 96-102.

Waddington, C. H. 1942. The Epigenotype. *Endeavour*. 1. 18-20.

Welberg, L. A., Seckl, J. R. 2001. Prenatal stress, glucocorticoids and the programming of the brain. *Journal of Neuroendocrinology*. 13. 113-128.

Werboff, J., Anderson, A., Hagge, B. 1968. Handling pregnant mice: gestational and postnatal behavior effects. *Physiology and Behavior*. 3. 35-39.

Whitney, L. 1975. *Dog Psychology, The Basis of Dog Training*. Howell Book House. 102-104.

Wu, W. Z., Wang, X. Q., Wu, G. Y., Kim, S. W., Chen, F. & Wang, J. J. 2010. Differential composition of proteomes in sow colostrum and milk from anterior and posterior mammary glands. *The Journal of Animal Science*. 88. 2657-2664.