



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů

**Sociální chování samců laboratorních potkanů
v komplexním prostředí za přítomnosti samice**

Diplomová práce

**Autor práce: Bc. Barbora Kadlecová
Program: management zdraví a welfare zvířat**

Vedoucí práce: doc. RNDr. Marek Špínka, CSc.

© 2024 ČZU

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci „Sociální chování samců laboratorních potkanů v komplexním prostředí za přítomnosti samice“ jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové 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 diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17. 4. 2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. RNDr. Marku Špinkovi, CSc., za vedení práce, inspirativní diskuse nejen nad tématem práce a také za poskytnutí videozáznamů pro následný sběr dat. Dále bych ráda poděkovala RNDr. Jiřímu Hadravovi, Ph.D., za cenné rady a konzultace především při sestavování skriptu pro statistické vyhodnocení v programu RStudio. V neposlední řadě patří poděkování přátelům a rodině za podporu při zpracování dat a psaní závěrečné práce.

Sociální chování samců laboratorních potkanů v komplexním prostředí za přítomnosti samice

Souhrn

V diplomové práci jsem se zaměřila na otázku, jak je sociální chování samců laboratorních potkanů (*Rattus norvegicus*) z kmene *Long-Evans* ovlivněno ranou ontogenetickou zkušeností se sociální hrou. Konkrétně jsem se věnovala prostorové synchronizaci samce se samicí a interakcím mezi samcem a samicí, přičemž samci měli po odstavu různou možnost realizování sociální hry. Cílem práce bylo ověřit čtyři hypotézy: (1) zvýšená zkušenost s hrou v rané ontogenezi zvyšuje prostorovou synchronizaci chování se samicí, (2) zvýšená zkušenost s hrou vede k vyšší četnosti sociálních interakcí se samicí, (3) prostorová synchronizace je vyšší během noci před estrálním obdobím ve srovnání s nocí následující a (4) četnost sociálních interakcí je vyšší před estrálním obdobím než po něm. V teoretické části práce jsem se věnovala dopadu raných ontogenetických zkušeností a estrálního cyklu na chování dospělých, přičemž jsem zahrнула témata jako raný vývoj a ontogeneze savců, sociální chování nebo estrální cyklus, zejména se zaměřením na potkany, kterým byla věnována samostatná kapitola.

V rámci přípravy na experimenty došlo k odchovu tří odlišných skupin samců potkanů, z nichž měla každá během fáze rané ontogeneze rozdílnou možnost sociální hry. Jednalo se o skupinu K s kinematicky omezenou hrou nižší klecí, skupinu P sloužící jako kontrolní skupina s neomezenou hrou a skupinu S se sociálně omezenou hrou partnerstvím s potkanem z kmene *Fischer 344*.

Výsledky nepodpořily tvrzení, že intenzivnější herní zážitky během rané ontogeneze zvyšují prostorovou synchronizaci se samicí (H1). U potkanů jsem pozorovala preferenci mezi třemi oblastmi klece (nejvyšší preferenci vykazovali pro oblast, kde se nacházelo běhací kolečko a zdroj vody), avšak bez statisticky významných rozdílů v trávení času ve stejné části klece jako samice mezi třemi skupinami (K, P, S). Při zkoumání četnosti sociálních interakcí se samicí (H2) jsem zaznamenala 1 030 interakcí. Statistická analýza ukázala, že rozdílné herní příležitosti během rané ontogeneze významně ovlivnily četnost interakce typu hravý souboj, kdy skupina typu K vykazovala výrazně více interakcí než kontrolní skupina P, což naznačuje specifický vliv prostorového omezení herních prvků. Avšak rozdílné možnosti sociální hry během rané ontogeneze významně neovlivnily četnost směrových sociálních interakcí samců se samicí. Nedostatek dat nedovolil posouzení dopadu estrální noci na chování potkanů (H3 a H4). To podtrhuje výzvy spojené se studiem hravého chování a potřebu dalšího výzkumu k objasnění vlivu omezení hravého chování během rané ontogeneze, zejména ve vztahu k estrálnímu cyklu.

Klíčová slova: raná ontogenetická zkušenost, *Rattus norvegicus*, omezení sociální hry

Social behaviour of male laboratory rats in a complex environment with the presence of a female rat

Summary

In the diploma thesis I focused on the question of how the social behavior of male laboratory rats (*Rattus norvegicus*) from the *Long-Evans* strain is affected by early ontogenetic experience with social play. The primary focus was on the spatial synchronization of a male with a female and the interactions between a male and a female, while the males had different possibilities of the performance of social play after weaning. The study aimed to validate four hypotheses: (1) increased play experience in early ontogeny enhances spatial synchronization with the female, (2) increased play experience in early ontogeny enhances frequency of social interactions with the female, (3) spatial synchronization is higher during the night preceding the estrous night compared to the night following, (4) the frequency of social interactions is higher before the estrous night than after. The theoretical section explored the impact of early ontogenetic experience on adult behavior, incorporating themes such as key experiences in early development, the social behaviour and estrous cycle in mammals, with a separate chapter dedicated to the biology of rats.

In preparation for the experiments, three distinct groups of male rats were established, each undergoing specific limitation of social play during their early ontogenesis. The three groups were K treatment with spatial limited play, P treatment a control group with unrestricted social play, and S treatment with spatial play but a non-playful partner from the rat strain *Fischer 344*.

The results did not support that more intense play experiences during early ontogeny would increase spatial synchronization with a female (H1). I observed the rats' preference for three specific areas in the cage (specifically, the highest preference was for the area where the running wheel and the water source were located) but with no statistically significant differences among the three groups (K, P, S). In examining the frequency of social interactions with females (H2) I recorded 1,030 interactions. The statistical analysis revealed that differential play opportunities during early ontogeny significantly impacted the frequency of the playful fight, when the K type group exhibited significantly more interactions than the control group P, suggesting a specific influence of limited 3D-play elements. Although the different experiences with social play did not impact the directional social interactions between males and females. Data limitations prevented a conclusive assessment of the impact of the estrous night on social behavior between male and female rats (H3 and H4). This underlines the challenges inherent in studying the social behavior of laboratory rats and highlights the need for further research to elucidate the complexities of their interactions, particularly in relation to the estrous cycle.

Keywords: early ontogenetic experience, *Rattus norvegicus*, restricted social play

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce a hypotézy	9
3	Vliv rané ontogeneze na sociální chování potkanů	10
3.1	Biologie potkanů a laboratorní kmeny	10
3.1.1	Long-Evans	12
3.1.2	Fischer 344	13
3.2	Estrální cyklus savců	13
3.2.1	Estrální cyklus potkanů	16
3.3	Raná ontogenetická zkušenost	16
3.3.1	Prenatální fáze	17
3.3.2	Postnatální fáze	17
3.4	Sociální chování savců	19
3.4.1	Reprodukce a péče o potomstvo	20
3.4.2	Dominanční chování	20
3.4.3	Afiliativní chování	21
3.4.4	Hravé chování	21
3.4.5	Komunikace	22
3.4.6	Sociální chování potkanů	22
3.4.7	Sociální hra u potkanů	24
4	Postup práce	27
4.1	Omezení hry během ontogeneze	27
4.2	Testování vlivu ontogenetické zkušenosti	27
4.3	Stanovení metodiky analýzy chování	28
4.3.1	Prostorová synchronizace	28
4.3.2	Četnost sociálních interakcí	28
4.4	Výběr videozáznamů k analýze chování	29
4.5	Analýza chování	30
4.5.1	Opakovatelnost pozorování	30
4.6	Zpracování získaných dat	31
4.6.1	Statistická analýza prostorové synchronizace chování	31
4.6.2	Statistická analýza četnosti sociálních interakcí	32
5	Výsledky	33
5.1	Výsledky screeningu aktivity v průběhu noci	33
5.2	Výsledky vlivu omezení hry na prostorovou synchronizaci se samicí	34
5.2.1	Vyhodnocení vlivu omezení hry na prostorovou synchronizaci se samicí ..	34
5.3	Výsledky vlivu omezení hry na četnost sociálních interakcí se samicí	36
5.3.1	Vyhodnocení vlivu omezení hry na četnost sociálních interakcí se samicí ..	37
5.4	Vyhodnocení sociálního chování vůči samicí kolem estrální noci	38
5.4.1	Výsledky prostorové synchronizace se samicí kolem estrální noci	39
5.4.2	Výsledky četnosti sociálních interakcí se samicí kolem estrální noci	39
6	Diskuse	40

6.1	Shrnutí výsledků mé práce a členění diskuse	40
6.2	Výsledky testovaných hypotéz v kontextu dosavadních zjištění.....	40
6.2.1	Vliv herní deprivace v rané ontogenezi na prostorovou synchronizaci	41
6.2.2	Vliv herní deprivace v rané ontogenezi na četnost interakcí.....	41
6.2.3	Hravý souboj v kontextu herní deprivace v rané ontogenezi	41
6.3	Použité metody v kontextu dosavadních zjištění.....	42
6.3.1	Způsob herní deprivace jedinců	42
6.3.2	Načasování herní deprivace jedinců v rámci ontogeneze	44
6.3.3	Způsob hodnocení sociálního chování	44
6.3.4	Pohlaví pozorovaných jedinců	45
6.3.5	Příslušnost k laboratornímu kmeni.....	45
6.4	Limity provedeného experimentu a analýzy chování	45
6.4.1	Vliv estrálního cyklu na sociální chování vůči samici	45
6.4.2	Videozáznamy.....	46
6.4.3	Značení potkanů	46
6.5	Další možnosti výzkumu v oblasti sociálního chování potkanů	46
7	Závěr	47
8	Literatura.....	48
9	Přílohy	I
	Příloha 1: Přehled vybraných videozáznamů k analýze.....	I
	Příloha 2: Přehled nedostupných videozáznamů	I
	Příloha 3: Přehled estrálních nocí a zabřeznutí samic	II
	Příloha 4: Výčet zkratk vybraných prvků chování.....	II
	Příloha 5: Postup statistického vyhodnocení (skript) – výskyt v kleci.....	II
	Příloha 6: Postup statistického vyhodnocení (skript) – synchronizace	III
	Příloha 7: Postup statistického vyhodnocení (skript) – četnost (směrové – M).....	III
	Příloha 8: Postup statistického vyhodnocení (skript) – četnost (směrové – F).....	IV
	Příloha 9: Postup statistického vyhodnocení (skript) – četnost (hravý souboj)	IV

1 Úvod

Zkušenosti a zážitky z období před dosažením dospělosti mají u savců vliv na pozdější projevy chování, na reakce, na nové podněty nebo na interakci s ostatními. Období od početí po narození jedince nazývané prenatalní fáze je zásadní pro formování chování. Nejvíce vnímaví jsou jedinci během senzitivních period. Neméně významné je ale i následující období ontogeneze, které trvá od narození do konce života a je označované jako postnatální fáze. Mezi významné milníky ontogenetického vývoje savců kromě početí a narození patří také odstav a dosažení pohlavní dospělosti. Individuální zkušenost každého jedince z celého období ontogeneze se podílí na jeho chování v dospělosti (West & Zimmerman 1987; West & King 1987; D'Aniello & Scandurra 2016).

Vliv rané ontogenetické zkušenosti na chování dospělých jedinců je studován, neboť získané poznatky nám mohou pomoci vysvětlit některé fenomény zaznamenané během pozorování savců nejen ve volné přírodě, ale také u jedinců chovaných v zajetí. U psů je vliv během rané fáze vývoje (zvláště pak v rámci socializační periody) zásadní například pro práci během výcviku a nápravu nevhodného chování nebo při výběru pracovních psů (Lopes et al. 2015; Bray et al. 2021). U primátů je zásadní také pro inovace odchovu v zajetí nebo snížení agresivního chování (Bernstein & Ehardt 1986; Bachevalier 1990). V případě potkanů se mnoho studií zaměřuje na téma rané ontogeneze v souvislosti s testováním různých látek se snahou zjistit jejich vliv na chování v dospělosti (Petrov et al. 2003; Vaglenova et al. 2004; Mooney & Varlinskaya 2011; Paccola et al. 2014). Málo studií se u laboratorních linií věnuje propojení pozorování chování s ontogenetickou zkušeností, byť například informace o tom, jak ustájení během dospívání (a možnost v něm projevovat přirozené chování) ovlivňuje následné chování dospělých jedinců, může být zásadní nejen při řešení ustájení laboratorních potkanů během rané ontogeneze, ale i pro design dalších experimentů z různých vědních oblastí.

Jedním z témat, která jsou často diskutována v článcích v souvislosti s ontogenetickou zkušeností u savců, je sociální chování, především pak hra (Govindarajulu et al. 1993; Donaldson et al. 2002; Pellis et al. 2015). Některé experimentální studie ukazují, že sociální hra během rané ontogeneze zvýhodňuje jedince v krátkém i delším časovém horizontu, a to především v ohledu sociálního chování a v reakci na proměnlivost prostředí (Martin & Bateson 1985; Pellis & Pellis 1997; Donaldson et al. 2002; Pellegrini et al. 2007; Pal 2010). Přestože dnes je tento názor obecně podporován, navazující výzkumy zabývající se jednotlivými aspekty či prvky hry a jejich konkrétním vlivem na chování dospělých jedinců stále chybí, a to i u intenzivně zkoumaných druhů jako je potkan (*Rattus norvegicus*).

V rámci této diplomové práce nebyla možnost sociální hry potkanům (ani v jednom případě experimentální skupiny jedinců) zcela odebrána. Hra během rané ontogeneze byla u jednotlivých skupin dvěma různými způsoby omezena, čímž došlo k zabránění juvenilním jedincům vykazovat určité spektrum prvků hry. Tento design experimentu umožňuje porovnat jednotlivé experimentální skupiny laboratorních potkanů mezi sebou a hlouběji se věnovat jednotlivým aspektům hry a zkoumat jejich vliv na chování dospělých potkanů.

2 Cíl práce a hypotézy

Cílem práce je porovnat sociální chování samců laboratorních potkanů kmene *Long-Evans* lišících se možností sociální hry během rané ontogeneze, zejména z hlediska sociálního chování vykazovaného vůči cyklující samicí. Konkrétně práce cílí na ověření následujících hypotéz (H1, H2, H3, H4) a případně na prozkoumání vlivu zkušenosti se hrou během rané ontogeneze na vytyčené hypotézy H3 a H4:

- H1: intenzivnější zkušenost se hrou během rané ontogeneze zvýší prostorovou synchronizaci chování se samicí,
- H2: intenzivnější zkušenost se hrou během rané ontogeneze zvýší četnost sociálních interakcí se samicí,
- H3: prostorová synchronizace chování se samicí bude vyšší během noci, která předchází období estru, než během noci, která následuje po období estru,
- H4: četnost sociálních interakcí se samicí bude vyšší během noci, která předchází období estru, než během noci, která následuje po období estru.

3 Vliv rané ontogeneze na sociální chování potkanů

V předchozí kapitole jsou vytyčeny čtyři hypotézy, kterými se tato práce zabývá. Vzhledem k vytyčeným hypotézám v této teoretické části rozvinu několik stěžejních témat: nejprve klíčovou zkušenost během rané ontogeneze a její dopady na chování v dospělosti, dále sociální chování a estrální cyklus. Právě vliv ontogenetické zkušenosti a estrálního cyklu na sociální chování potkanů je zastřešujícím tématem pro všechny vytyčené hypotézy. Nelze opomenout také představení druhu potkan (*Rattus norvegicus*), a zejména laboratorního kmene *Long-Evans*, jehož chování jsem pozorovala.

3.1 Biologie potkanů a laboratorní kmeny

Potkani patří mezi hlodavce (Rodentia), druhově nejpočetnější řád savců, do čeledi myšovití (Muridae) a do rodu *Rattus*, podobně jako krysa obecná (*Rattus rattus*) a dalších více než 60 druhů, respektive osm druhů v rámci České republiky (Aplin & Chesser 2003; Anděra & Horáček 2005). Tento rod představuje taxonomicky různorodou skupinu hlodavců známou pro jejich globální rozšíření, vyskytují se od tropických deštných pralesů po vyprahlé pouště, což podtrhuje jejich schopnost adaptace. První zástupci rodu *Rattus* se objevili před přibližně 2 až 3 miliony let (na konci pliocénu) v palearktické oblasti (Rowe et al. 2011). Recentní druhy dnes najdeme ve všech habitatech a například potkan obecný se z původních lokalit v Eurasii rozšířil na všechny kontinenty vyjma Antarktidy (Anděra & Horáček 2005). Jeho šíření zřejmě silně napomohl lodní transport, jeho vysoká míra adaptability nejen na silně podmáčené habitaty a omnivorie (Anděra & Horáček 1982).

Divocí jedinci potkana se vyznačují robustní stavbou těla, špičatým čenichem a dlouhým šupinatým ocasem bez srsti. Zbarvení srsti potkanů se může lišit, ale obecně vykazuje odstíny hnědé a šedé (Anděra & Horáček 2005). Tradičně jsou rozlišovány dva poddruhy divokého potkana – kosmopolitní potkan obecný (*Rattus norvegicus norvegicus*) a asijský potkan východní (*Rattus norvegicus caraco*) (Anděra 1999). Nově se můžeme setkat také s vyčleněním poddruhů *Rattus norvegicus humiliatus* a *Rattus norvegicus soccer*, které se spolu s potkanem východním vyskytují ve východní Asii (Zhao et al. 2020). Potkan je označován za synantropní druh, který má prospěch z pobytu spolu s člověkem (Schweinfurth 2020), žije se nejen semeny, vejci ptáků nebo drobnými živočichy (až do velikosti králíka), ale také zbytky potravin a dalšími odpady (Anděra & Horáček 1982).

Potkani mají silně rozvinuté explorativní chování, jsou díky tomu schopni dobré orientace v terénu nebo nalezení nového potravního zdroje. Při hledání potravy jsou velmi obezřetní, například neznámou potravu nejprve zkonzumují jen ve velmi malém množství a výrazně preferují složky potravy, které znají nebo které ochutnal bez újmy jiný jedinec (Galef 1986; Galef & Whiskin 2003; Anděra & Horáček 2005; Schweinfurth 2020). Významným zdrojem informací je u potkanů také opakování matčina chování nebo následování dalších jedinců stejného druhu při hledání potravy. Při tom využívají silně rozvinuté olfaktorické a vokalizační schopnosti, kdy potkani vokalizují nejen ve slyšitelném spektru, ale vydávají a přijímají také ultrazvukové signály (Galef & Jeimy 2004).

Z divokého potkana (*Rattus norvegicus*) vznikl prostřednictvím chovu v zajetí domestikovaný potkan, u něž následným procesem šlechtění došlo k vytvoření jednotlivých

laboratorních linií potkanů (Gaisler & Zima 2018). Potkan domácí je prvním živočichem, který byl domestikován primárně pro vědecké účely, až později se stal i „domácím mazlíčkem“ (Kuramoto et al. 2012). Domestikovaní jedinci se od divokých odlišují nižší délkou dožití nebo dřívejším načasováním pohlavního dospívání. Také jsou popsány změny ve velikosti orgánových soustav, například u nadledvin nebo na pohlavních orgánech samců (pozorováno zmenšení prepuciálních žláz) a v chování jedinců například v rámci sociální hry (Suckow et al. 2006; Sharp & Villano 2012; Himmler et al. 2013).

Potkani jsou nejen kvůli laboratornímu využití, nýbrž také z důvodu přenosu zoonotických onemocnění jedni z nejdetailněji popsaných živočišných druhů (Schweinfurth 2020). Dospělí jedinci dosahují průměrné váhy mezi 140 až 500 gramy, délka ocasu nepřesahuje délku těla a bývá v rozmezí 125 až 230 milimetrů (Anděra & Horáček 1982). Délka těla bez ocasu se pohybuje zpravidla od 100 do 270 milimetrů, samice jsou obvykle drobnější než samci (Anděra & Horáček 1982; Himsforth et al. 2014). V pozici klidové je tělo potkana shrbené, v pohybu protáhlé. Potkaní hlava je menší velikosti a s rostrálním zúžením, na hlavě jsou výrazné ušní boltce, které jsou průsvitné, velmi málo ochlupacené a tenké. U potkanů jsou na hlavě přítomny také hmatové chlupy, a to v okolí brady, tlamy a očních víček. Oči potkanů jsou drobnější velikosti. Albinotičtí jedinci mají oči bez pigmentu (růžové až červené), u ostatních potkanů je pigment přítomen a oči jsou tmavé (černé). Ocas potkanů je lysý a na povrchu šupinatý. Potkani se vyznačují rozdílnou velikostí končetin, kdy delší a mohutnější jsou končetiny pánevní oproti předním. Na každé končetině je umístěno pět prstů, kdy hrudní končetiny mají první prst bez drápu, s neosrstěnými nášlapovými polštáři (Anděra & Horáček 2005; Suckow et al. 2006; Sharp & Villano 2012).

Domestikovaní potkani nejsou rozlišeni na poddruhy, existuje u nich však značný počet laboratorních kmenů (Harker & Whishaw 2002; Schweinfurth 2020). Mezi kmeny potkanů rozlišujeme outbrední (z angl. *outbreeding*) a inbrední (z angl. *inbreeding*) kmeny. Termíny outbreeding a inbreeding označují dvě různé šlechtitelské strategie používané u zvířat, včetně chovu laboratorních potkanů (Gaisler & Zima 2018).

Outbreeding zahrnuje páření jedinců, kteří jsou méně příbuzní než průměrní členové populace. Jedná se o šlechtitelskou strategii zaměřenou na udržení nebo zvýšení genetické rozmanitosti v populaci. Účelem je zavedení nového genetického materiálu do populace, snížení rizika negativních účinků páření blízce příbuzných jedinců a podpora genetické diverzity neboli ochrana před hromaděním nežádoucích recesivních alel (Klötting et al. 2003; Tuttle et al. 2018). Běžné outbrední kmeny potkanů jsou *Sprague-Dawley* a *Wistar* (Clause 1993; Klötting et al. 2003).

Inbreeding zahrnuje páření blízce příbuzných jedinců. Vede ke zvýšení pravděpodobnosti, že budou mít identické alely na určitém genovém lokusu (Gaisler & Zima 2018; Tuttle et al. 2018). Inbreeding se často používá k vytvoření geneticky homogenních populací pro experimentální účely. I když může upravit žádoucí vlastnosti, zvyšuje se inbreedingem riziko projevu nežádoucích až latentních (neslučitelných se životem) rysů, jako je snížená plodnost (Tuttle et al. 2018). Inbredními kmeny potkanů jsou například *Fischer 344* nebo *Lewis* (Pitarokoili et al. 2017; Siviy 2018).

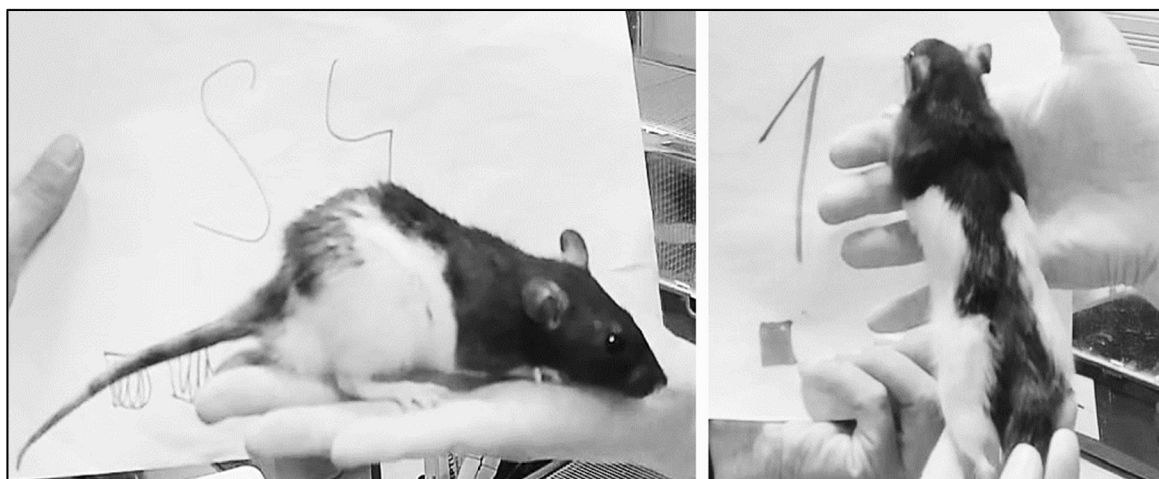
Potkan je významným laboratorním druhem pro biologii, medicínu nebo psychologii a poprvé byl jako modelový druh využit začátkem 19. století (Abbot 2004; Foster & Frost 2018; Gaisler & Zima 2018). Jednalo se o jeho albinotickou variantu a byl součástí experimentů

zaměřených na výživu a vliv omezení přístupu kyslíku (Abbot 2004). Mezi nejznámější kmeny patří bílý *Wistar*, dále také *Sprague-Dawley*, *Long-Evans*, *Fischer 344*, *Lewis* nebo *Spontaneously hypersensitive rat* (Clause 1993; Webb et al. 2003; Amenta et al. 2010; Clemens et al. 2014; Pitarokoili et al. 2017; Siviý 2020).

Za nejvýznamnější kmen laboratorních potkanů bychom mohli označit albinotický outbrední kmen *Wistar*. Historie kmenu *Wistar* sahá až do roku 1906 a na jeho propagaci se významně podílel americký Wistarův institut ve Filadelfii (Clause 1993; Foster & Frost 2018). Kmen *Wistar* je významný nejen pro své užití během laboratorních experimentů, ale také jako základní kmen, ze kterého byla odvozena více než polovina všech ostatních laboratorních kmenů potkanů. Také je popsáno několik rozdílných variant potkanů patřících do kmene *Wistar*, například *Wistar Hannover* nebo *Wistar Kyoto*, které vykazují drobné variace ve fyziologii či behaviorálních rysech (Kurtz & Morris 1987; Will et al. 2003; Hayakawa et al. 2013; Foster & Frost 2018).

3.1.1 Long-Evans

Jeden z prvních kmenů odvozených od laboratorního kmene *Wistar* je potkan s černou hlavou a pruhem na zádech nazývaný *Long-Evans*. Na rozdíl od albinotických kmenů *Wistar* či *Fischer 344* zde zůstala zachována pigmentace (obr. 1).



Obr. 1: Příklad zbarvení jedinců kmene *Long-Evans*

Kmen *Long-Evans* vznikl roku 1915 selekcí kříženců mezi samicí bílého potkana *Wistar* a nedomestikovaného samce z okolí města Berkeley ve Spojených státech a patří tak mezi outbrední linie (Foster & Frost 2018). Jedním z cílů křížení bylo získání kmene vhodného pro studie o učení a paměti. Za původem linie *Long-Evans* stojí dva američtí biologové, embryologové Joseph Abraham Long a Herbert McLean Evans (Amoroso & Washington 1972; Foster & Frost 2018).

Na rozdíl od kmenů *Wistar* nebo *Fischer 344* jsou jedinci kmene *Long-Evans* pigmentovaní, proto se běžně využívají ve studiích, kde je zásadní přítomnost pigmentu, například v rámci studií zaměřených na zrak. U pigmentovaných laboratorních kmenů byly prokázány lepší vizuální schopnosti (Lund 1965; Petruno et al. 2013). Pravidelně jsou jedinci kmene *Long-Evans* modelovým druhem také v toxikologických studiích, především ve spojitosti

s tématem alkoholové závislosti, protože tento kmen je známý tím, že je schopen přijímat větší dávky alkoholu (Khanna et al. 1991; Chappell et al. 2013).

3.1.2 Fischer 344

Některé linie jsou známé, jelikož vykazují zcela jedinečné vlastnosti, které mnohdy vznikly jen jako důsledek šlechtění za jiným účelem. Například až koncem 20. století bylo u linie *Fischer 344* popsáno, že nejde pouze o linii s výraznými morfologickými a sensorickými odlišnostmi (Webb et al. 2003), rovněž se jedná o linii, která vykazuje hravé chování ve výrazně nižší míře než ostatní laboratorní potkani. *Fischer 344* je (na rozdíl od kmene *Long-Evans*) inbredním kmenem laboratorních potkanů (Siviy et al. 1997).

U kmene *Fischer 344* bylo popsáno, že vykazuje prvky hry ve velmi nízké intenzitě v porovnání s dalšími laboratorními kmeny (Siviy 2020). Tím se stává ideálním adeptem pro výzkum vlivu sociální hry na chování. Sociální hra běžně hravého potkana může být omezena spárováním juvenilů s juvenilním partnerem, který byl ovlivněn podáním zklidňujících látek (Einson et al. 1978). Další variantou je nabídnout jako partnery adultní jedince, kteří zpravidla méně reagují na výzvu mladšího jedince ke hře (Pellis et al. 2017), nebo lze využít právě spárování s jedincem z kmene *Fischer 344*, čímž se sníží četnost sociálního chování (Schneider et al. 2016a; Stark & Pellis 2020).

3.2 Estrální cyklus savců

Druhově nejpočetnější skupinou savců jsou placentálové (Placentalia), kteří zpravidla plod během jeho vývoje v děloze vyživují pomocí placenty (Anděra & Horáček 2005). Samice placentálních savců obvykle od dosažení pohlavní dospělosti provází fyziologické změny v pravidelných cyklech. U samic většiny druhů savců jsou tyto fyziologické změny označovány jako estrální cyklus (Aritonang et al. 2017). Výjimku tvoří lidoopi včetně člověka (Hominidae) a několik dalších zástupců primátů (Primates) (Setchell et al. 2011; Mayor et al. 2019), někteří letouni (Chiroptera) (Rasweiler & de Bonilla 1992; Zhang et al. 2007) a bécouni (Macroscelidea) (van der Horst 1954; Carter 2018) a nově také jeden druh hlodavců (Rodentia) – myš bodlinatá (*Acomys cahirinus*) (Bellofiore et al. 2017). U těchto druhů je periodický cyklus nazýván menstruačním cyklem a při neoplození vajíčka u nich dochází k vyloučení endometria (sliznice dělohy) doprovázenému menstruačním krvácením (Wade & Schneider 1992; Hawkins & Matzuk 2008). Tyto opakující se cykly jsou zásadní pro reprodukci, dochází při nich k morfologickým změnám vaječnicků, dělohy i pochvy a ovlivňují chování samic a nepřímo také samců (Radi et al. 2009; Paccola et al. 2013; Miller et al. 2021).

Estrální i menstruační cyklus probíhá pod vlivem steroidních pohlavních hormonů a hormonů hypofýzy (obr. 2). Mezi pohlavní hormony běžně přítomné u samic savců patří gestageny (nejznámějším je progesteron) a estrogeny (především estron, estriol a estradiol) (Hawkins & Matzuk 2008). Na estrálním cyklu se významněji podílí progesteron a estradiol (Radi et al. 2009). Jejich sekreci ovlivňuje hypotalamo-hypofýzo-gonádová osa (HHG-osa), kdy činnost hypotalamu skrze aktivitu adenohipofýzy ovlivňuje produkci hormonů v pohlavních žlázách (Aritonang et al. 2017). Hypotalamus uvolňuje gonadoliberin (*gonadotropin-releasing hormone*, GnRH), který vede k produkci dvou gonadotropních

hormonů, konkrétně dochází k sekreci folitropinu (folikulostimulační hormon, FSH) a lutropinu (luteinizační hormon, LH) adenohipofýzou (Aritonang et al. 2017). Třetím gonadotropním hormonem je choriogonadotropin (CG), který není produkován hypofýzou, nýbrž placentou (Shemesh 2001; Klochkov et al. 2005). Spolu s gonadotropiny se často hovoří také o hormonu prolaktinu (PRL), který má velmi odlišnou chemickou strukturu, ale také se významně podílí na reprodukci savců (Bachelot & Binart 2007). Gonadotropiny mají v těle savců obecně vliv na vývoj pohlavních buněk, na stimulaci gonád (pohlavních žláz) a tvorbu pohlavních hormonů (Gharib et al. 1990; Hillier 2001; Shemesh 2001).

Uvolněním gonadotropinů FSH a LH z adenohipofýzy jsou stimulovány pohlavní žlázy, u samic se jedná o vaječník (*ovarium*). Vaječník patří mezi endokrinní žlázy (spolu například se štítnou žlázou či nadledvinami) a uvolňuje některé pohlavní hormony jako estron (jeden z estrogenů), progesteron či některé androgeny. Jedná se o párový orgán obsahující samičí pohlavní buňky a významně se podílejí na celém estrálním cyklu. (Goldman et al. 2007; Schirman-Hildesheim et al. 2008; Richards & Pangas 2010)

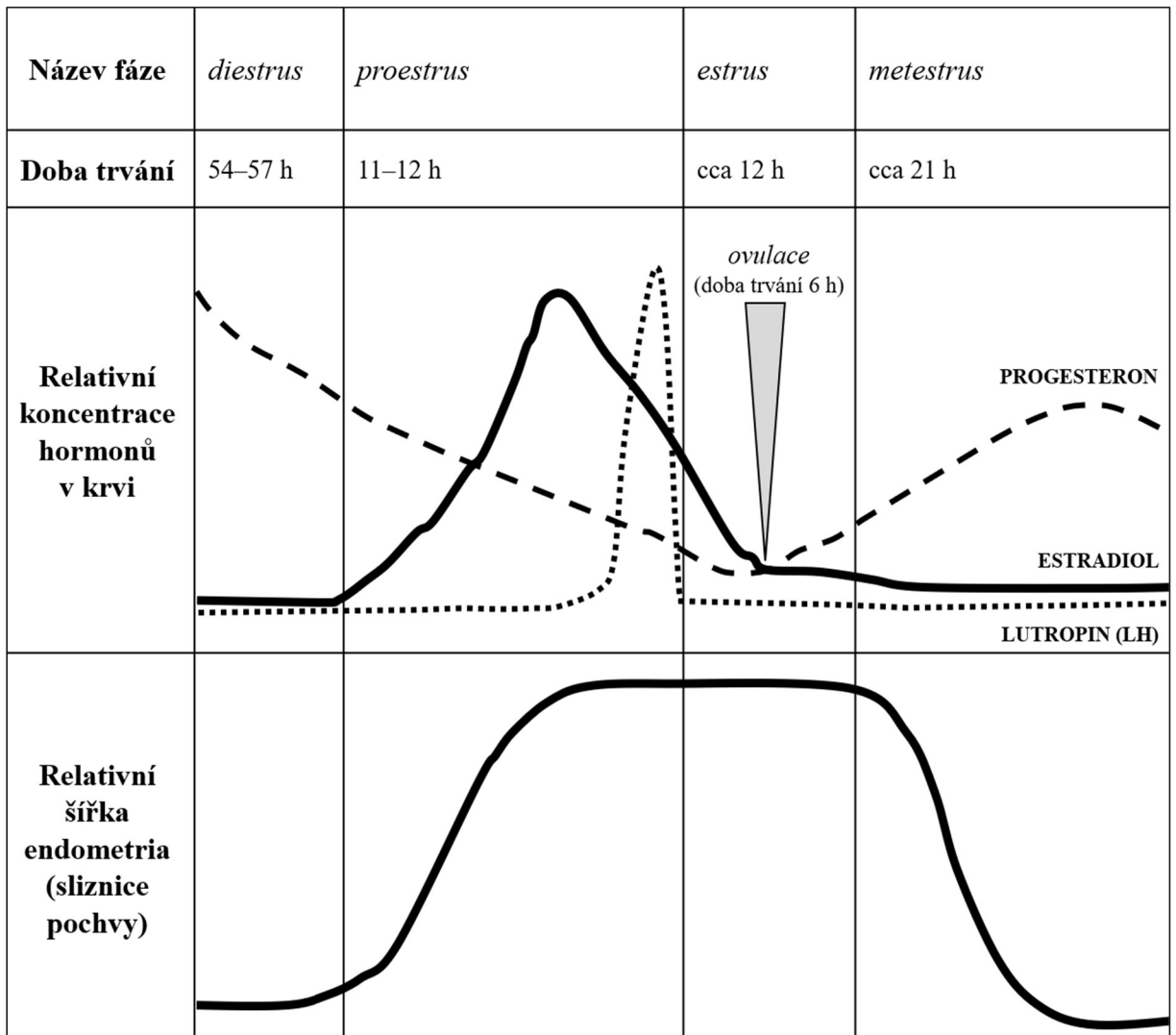
V průběhu estrálního cyklu dochází ve vaječníku zpravidla k růstu folikulu, ve kterém se nachází nezralé vajíčko. Tento růst zařizuje FSH. Folikul s vajíčkem dále zraje vlivem estrogenů, které zapříčiňují také růst endometria (děložní sliznice). Vlivem LH dozrálý folikul (nazývaný Graafův folikul) praskne a dochází k produkci estradiolu, který se podílí na iniciaci ovulace (obr. 2). Během ovulace se vajíčko uvolní a přesune do vejcovodu. Z folikulu se stává žluté tělísko (*corpus luteum*, CL), které produkuje hormon progesteron. Progesteron se podílí na změnách endometria a připravuje dělohu k hnízdění vajíčka, k němuž dochází, pokud dojde k oplození. (Spornitz et al. 1999; Radi et al. 2009; Paccola et al. 2013)

Estrální cyklus savců se skládá ze čtyř základních fází. Jedná se o proestrus, estrus, metestrus a diestrus (obr. 2), každá z fází je definována pomocí cytologického pozorování epiteliálních buněk pochvy (Spornitz et al. 1999; Radi et al. 2009; Paccola et al. 2013; Aritonang et al. 2017). Estrální cyklus je charakterizován změnami v histologii dělohy v závislosti na fázi cyklu a hormonálními změnami. Zásadní je role progesteronu při modulaci aktivity estrogenu a udržování dělohy ve stavu klidu nebo aktivity. Sekrece progesteronu je často u savců omezená a její uvolňování je stimulováno prolaktinem, který se uvolňuje při kopulaci. Pro správnou receptivitu dělohy a implantaci embrya je zásadní souhra mezi estrogenem a progesteronem. (Spornitz et al. 1999; Radi et al. 2009)

Folikuly během fáze proestru dozrávají ve vaječnicích, hladina estradiolu je nejvyšší za celou dobu estrálního cyklu (Radi et al. 2009; Aritonang et al. 2017). Na konci estru dochází k ovulaci. Během fáze estru může dojít k oplození vajíčka a k zabřeznutí samice, vajíčko se uvolňuje z prasklého folikulu (Radi et al. 2009). Hladina estradiolu klesá, roste hladina progesteronu (Paccola et al. 2013; Aritonang et al. 2017).

Pokud dojde k zabřeznutí, pozorujeme významné hormonální posuny. Po oplodnění indukuje vyvíjející se blastocysta uvolňování gonadotropinu (hCG) z placenty. Tento hormon signalizuje žlutému tělísku, aby přetrvávalo v produkci progesteronu, hormonu klíčového pro udržení receptivního děložního prostředí. Současně zůstávají zvýšené hladiny estrogenů, což přispívá k potlačení další ovulace. Tato hormonální dynamika společně podporuje vznik a udržení březosti a růst plodu. (Radi et al. 2009; Aritonang et al. 2017)

Pokud k zabřeznutí nedojde, následuje metestrus (obr. 2). Během období metestru se vytváří výše zmiňované žluté tělísko a fáze diestru se objevuje, pouze pokud nedojde k zabřeznutí (oplození vajíčka) (Radi et al. 2009).



Obr. 2: Příklad estrálního cyklu savců. Vodorovná osa značí časový průběh cyklu (konkrétní časové rozmezí uvedeno v druhém řádku). Konkrétně se jedná o cyklus bez zabřeznutí u druhu *Rattus norvegicus* dle schématu a informací ze studií o roli p38 MAPK a cytologické identifikaci fází estrálního cyklu (Radi et al. 2009; Paccola et al. 2013)

Mezi savci najdeme zástupce monoestrické, kdy samice, například u srnců obecných (*Capreolus capreolus*), přicházejí do estru pouze jedenkrát za rok nebo méněkrát (Debeffe et al. 2014). Dále existují savci diestriční, kteří mají estrus dvakrát do roka, tuto rytmicitu reprodukčního cyklu nalezneme například u psovitých (Canidae) (Carlson & Gese 2010). Mnoho druhů hlodavců (Rodentia) je typickým zástupcem polyestrických savců. U těchto druhů k estru dochází vícekrát do roka (Anděra & Horáček 2005; Paccola et al. 2013).

3.2.1 Estrální cyklus potkanů

Potkan (*Rattus norvegicus*) je příkladem polyestrického druhu, samice domestikovaných linií mají délku cyklu zpravidla 4 nebo 5 dní, pokud nedojde k březosti (Spornitz et al. 1999; Marcondes et al. 2002). Ve fázi proestru samci mají zájem o samici, ale ta je zatím odhání.

Estrální fáze trvá kolem 12 hodin (obr. 2), samci jsou schopni toto období detekovat pomocí olfakce. Estrus většinou vrcholí během noci a objevují se typické prvky chování (Paccola et al. 2013). Jedná se například o proceptivní chování ze strany samice zahrnující řízení kopulace a navození rytmicity (specifický běh a třepání hlavy, kterým samice vyzývá samce ke kopulaci) nebo o receptivní chování, kdy reakcí na vzeskok samců dochází u samice k typickému prohnutí zad (Tennent 1980; Madlafousek & Hlišák 1983; Bergheim et al. 2015). Ovulace je spontánní a dochází zpravidla k ovulaci 10 a více vajíček (Evans & Long 1922; Radi et al. 2009). Pokud dojde u potkanů ke kopulaci, může následovat vytvoření kopulační zátky, aby bylo zajištěno otcovství. Koagulační žlázy samce vyprodukují sekret, který přetrvává v pochvě samice a tvoří zátku, funkce zátky může být porušena následující kopulací s dalším samcem (Wallach & Hart 1983; Ochiogu et al. 2008).

V metestru samice začíná opět odhánět samce a po této fázi následuje diestrus nebo, v případě úspěšného páření, březost. Samice potkanů jsou březí 22 až 24 dní a mohou se množit během celého roku, přičemž v jednom vrhu může být jedno až patnáct mláďat (Anděra & Horáček 2005). K laktaci dochází u samic i během období, kdy jsou březí, což je označováno jako postpartum estrus (Berdoy & Drickamer 2008).

3.3 Raná ontogenetická zkušenost

Na chování se tato práce dívá primárně z hlediska první a druhé Tinbergenovy otázky. Jedná se o základní etologický koncept nazývaný jako čtyři Tinbergenovy otázky, se kterým přišel významný etolog Nikolaas Tinbergen ve 20. století a který nabízí čtyři různé úhly pohledu na vysvětlení pozorovaného chování. První z otázek se zajímá o mechanickou příčinu (proč se chování děje zrovna v tuto chvíli), zahrnuje témata fyziologická (včetně hormonálního ovlivnění) nebo bezprostřední chování. Pod první otázkou spadá například vliv estrálního cyklu na chování potkanů, který je jedním z témat této diplomové práce. Také se v této práci zaměřuji na chování potkanů z pohledu druhé otázky, věnující se ontogenezi: jak se na chování potkana v dospělosti podepíše skutečnost, že během rané ontogeneze neměl možnost se naplno věnovat sociální hře. Dále Tinbergen uvádí ještě třetí otázku, kde se věnuje funkční příčině chování neboli tomu, k čemu dané chování slouží. Výsledky této diplomové práce by mohly přispět k dalšímu pokročení v oblastech, jako je funkce sociální hry, z části se tak zabývám chováním i z pohledu funkční příčiny. Poslední z otázek se dívá zpátky na fylogenezi pozorovaného druhu, zajímá se o evoluční příčinu určitého chování. (Tinbergen 1963; Veselovský 2005)

Ontogeneze je pojem označující období života jednoho jedince od oplození po úmrtí. V užším slova smyslu může být vnímána ontogeneze jako období od oplození po (pohlavní) dospělost jedince (Englehardt jr. 1977; Koops 2015). V obou případech se ontogeneze dělí na dvě základní období – prenatalní a postnatalní.

3.3.1 Prenatální fáze

Prvním obdobím ontogeneze savců je prenatální fáze (obr. 3), začíná oplozením a končí porodem jedince nebo jeho vylíhnutím v případě ptakořitných (Monotremata). V prenatální fázi nejprve probíhá embryonální perioda, kdy se začínají diferenciovat buňky a vytvářejí se tkáně. Když se z tkání začnou tvořit orgány, nastává fetální fáze, která vede až k narození jedince. Fetální neboli postembryonální perioda je zpravidla kratší u savců menších velikostí a delší u druhů větších velikostí. (O’Rahilly & Müller 2000)

Během celé prenatální fáze jedince značně ovlivňuje prostředí, ve kterém se nachází. Často se v této souvislosti uvádí jako příklad vliv prenatálního stresu (Boersma & Tamashiro 2015). Ten byl pozorován například u potkanů. Pokud je samice v období březosti vystavena stresovým situacím, u jejích potomků pak po narození můžeme sledovat zvýšenou bázlivost či depresivní chování (Yin et al. 2018; Enayati et al. 2020). Podobně je tomu také u prasat domácích (*Sus domesticus*) (Merlot et al. 2013; Rutherford et al. 2014) nebo u primátů (Pryce et al. 2011; Berghänel et al. 2016).

3.3.2 Postnatální fáze

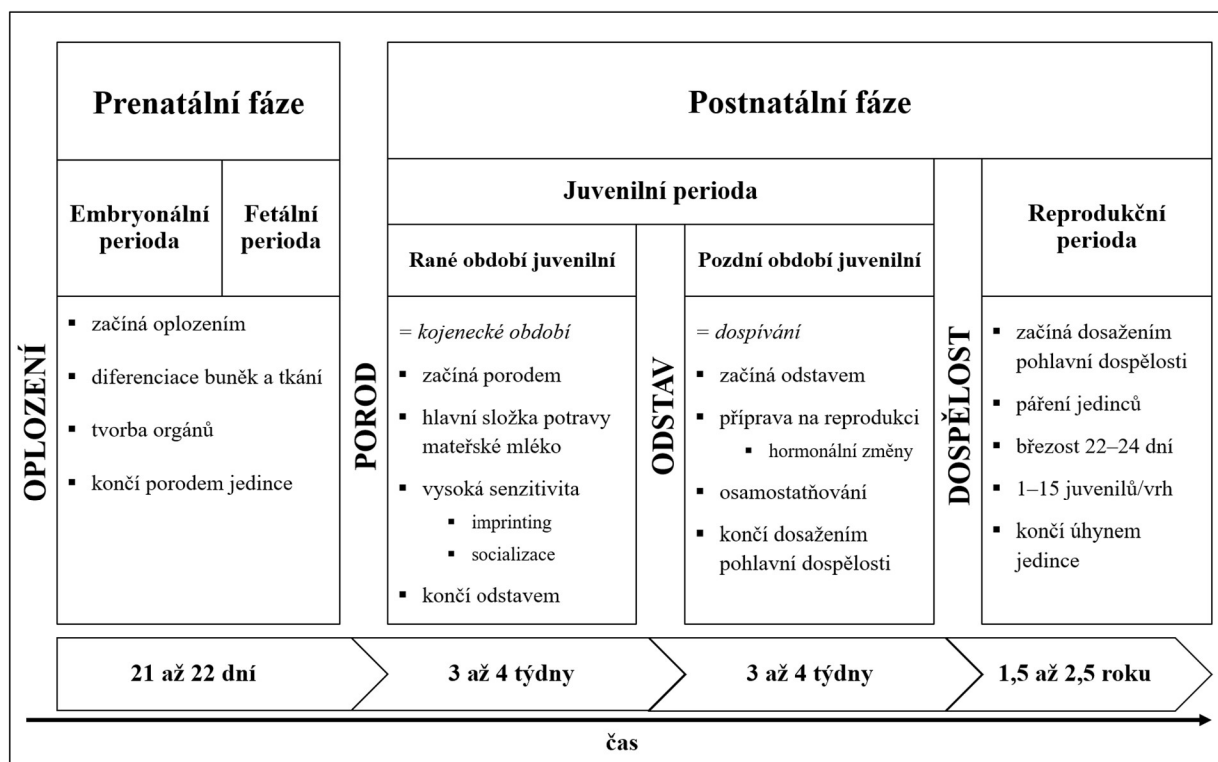
Od porodu (či vylíhnutí) dále se jedinec nachází v postnatální fázi (obr. 3), kdy jsou juvenilní jedinci citliví na vnější vlivy a jejich chování formuje také případná péče rodičů (O’Rahilly & Müller 2000; Vitikainen et al. 2023). V případě druhů s altriciálními mláďaty (která se rodí či líhnou ve vývojově časnějším stádiu) se předpokládá, že jsou obecně vnímavější na vlivy během postnatální fáze. Naopak prekociální mláďata by mohla být více vnímavá vůči vlivům v dřívějším, prenatálním období, což bylo pozorováno například u selat (Hall & Oppenheim 1987; Bate 1991; Clouard et al. 2016). Na druhou stranu imprinting (ohraničená perioda specifického učení v postnatální fázi) je častější právě u prekociálních mláďat (Chamberlain et al. 2023).

Během postnatální fáze lze u savců rozeznat několik zásadních milníků, například odstav mláďat nebo dosažení pohlavní dospělosti (obr. 3). Jako jeden z nejvýznamnějších časových úseků během postnatální fáze se uvádí její rané období označované také jako juvenilní perioda. Jedná se o období začínající narozením jedince, které uzavírá dosažení pohlavní dospělosti (Pontier et al. 1993). Brzkou částí juvenilní periody savců je kojenecké období (obr. 3), kdy je hlavní výživou pro mláďě mateřské mléko. Všichni savci krmí svá mláďata alespoň v nejbližších dnech, případně týdnech po narození (či vylíhnutí u ptakořitných) mateřským mlékem – přítomnost dvou řad mléčných žláz je jedním ze znaků charakterizujících savce (Anděra & Horáček 2005). Během této doby je jedinec unikátně vnímavý k vlivům z okolního prostředí. Kojenecké období může trvat pouze pár dní, například čepcol hřebenatý (*Cystophora cristata*) kojí juvenilny pouze 4 dny (Perry & Stenson 1992), většina savců kojí své juvenilny týdny až měsíce jako například potkani (Anděra & Horáček 1982; Cramer et al. 1990).

Krátká časová okna v juvenilní periodě, kdy je jedinec nejvíce vnímavý, jsou označována jako senzitivní periody. Příkladem je socializační fáze, kdy si juvenilní jedinci budují první vztahy s ostatními (Einon et al. 1978; Casey & Bradshaw 2008; Santos et al. 2020). Vývoj chování jedince se silně vztahuje k sociálnímu prostředí, ve kterém se jedinec nachází. Ve věku kolem 3 týdnů dochází k otevření očí a uší, čímž u psů domácích (*Canis familiaris*) začíná

kritická nebo také socializační fáze (Stolzlechner et al. 2022). Zásadní v tomto období je socializace jedince včetně navyknutí jedince na člověka pro další společné soužití (Howell et al. 2015). Socializační fáze probíhá u psů až do 12. až 14. týdne, kdy dochází k osamostatnění juvenilů od matky (Freedman et al. 1961). Také u potkanů je pro vytváření silných sociálních vazeb a sociálního chování důležité, aby juvenilní jedinci byli během prvního měsíce života, od narození po odstav, v blízkosti matky a dalších jedinců ze stejného vrhu. Při odebrání blízkého kontaktu se dostávají do stavu označovaného jako separační stres, kdy se jim zvyšuje srdeční tep, zrychluje se frekvence dýchání, vzrůstá hladina kortizolu a také dochází k ultrazvukové vokalizaci (Weaver et al. 2004). Takto intenzivní stres během juvenilní fáze má své dopady na jedince až do konce života, byť je možné za určitých podmínek proces zvrátit (Weaver et al. 2005). Podobně je tomu také u psů (Elliot & Scott 1961; Cannas et al. 2010) nebo u prasat (Jarvis et al. 2006).

Kojenecké období (obr. 3) charakterizuje také jedinečný typ učení nazývaný imprinting neboli vtištění, jehož výsledkem je dlouhopřetrvávající nenávratně naučené chování (McCabe 2013). Imprinting byl popsán primárně u ptáků, kde u mnoha druhů najdeme prekociální mláďata. Ta jsou velmi brzy po narození schopna chůze. Imprinting je zřejmě výhodný pro prekociální mláďata, aby se příliš nevzdálila od rodičů (Bolhuis & Honey 1998). Toto specifické učení bylo pozorováno i u některých savců včetně hlodavců. Příkladem je myš bodlinatá (*Acomys cahirimus*), která má (na rozdíl od potkanů) prekociální mláďata (D'Udine & Gozzo 1983).



Obr. 3: Ontogenetický vývoj potkana (*Rattus norvegicus*)

Rané období juvenilní periody (obr. 3) zásadně formuje chování jedince a zkušenosti z této periody jsou významné během dalších fází ontogenetického vývoje. Juvenilní perioda zahrnuje zásadní změnu v životě savců a tou je odstav. Mezi narozením a odstavem může být

jen pár týdnů (například u potkanů), přesto je to čas, kdy se juvenilní jedinec adaptuje na okolní prostředí a připravuje se na nezávislost na kojení (Lawler 2008; Hemmings 2018). Průběh odstavu má vliv na pozdější chování jedince, roli v odstavování juvenilů hraje výživa, věk a také druhová příslušnost (Scott et al. 1959). Při odstavu je popisováno období konfliktu potřeb mezi matkou a potomkem. Týká se to například psů v období mezi 7. a 13. týdnem věku potomků, kdy matka začíná odmítat kojení, ale potomci se stále intenzivně dožadují mateřského mléka. S rostoucím věkem juvenilních jedinců postupně klesá počet iniciací ke kojení ze strany matky, až nakonec dojde k přirozenému odstavu (Paul & Bhadra 2017; Santos et al. 2020).

Odstavem končí období kojenecké a začíná pozdní juvenilní období neboli dospívání (obr. 3). Během této pozdní fáze juvenilní periody směřuje jedinec k dosažení pohlavní dospělosti a hlavní složkou jeho potravy již není mateřské mléko. Dospívající jedinci (ve věku pozdního juvenilní období, obr. 3) nabírají zkušenosti, k čemuž jim může napomáhat i přítomnost hravého chování. Sociální hra během juvenilní periody vede ke zlepšování motorických, sociálních i emočních dovedností (Caldji et al. 1998). U potkanů se první prvky hry popisují ještě před odstavem, ale intenzita a jejich četnost vrcholí právě v pozdní fázi juvenilního období (Pellis & Pellis 1997). Dospívání znamená pro jedince přípravu na reprodukční a sociální život dospělých jedinců. Rozmnožovací soustava savců se mění, v tomto období u mnoha druhů sestupují samcům varlata (*testes*) do kožního váčku (*scrotum*), pokud se jedná o zdravého jedince (Ebling 2005; Amann & Veeramachaneni 2007). U samic dochází k hormonálním změnám, které jsou spojeny s přípravou na první estrální (případně menstruační) cyklus (Ebling 2005).

Pozdní fáze juvenilní periody neboli dospívání (obr. 3) pak končí dosažením pohlavní dospělosti u daného jedince (Kilborn et al. 2002). Některé prvky chování zcela vymizí, jiné pokračují například jen v nižší intenzitě dále i po dosažení dospělosti jako hra u potkanů (Pellis & Pellis 1990). Dospívání u savců trvá zpravidla týdny, nejkratší je u druhů menší velikosti. Například potkani dosahují pohlavní dospělosti ve věku 6 až 8 týdnů, přičemž samci dospívají většinou rychleji než samice (Anděra & Horáček 2005). Po dosažení pohlavní dospělosti můžeme hovořit o pozdní ontogenezi nebo o období dospělosti či o reprodukční fázi (obr. 3).

3.4 Sociální chování savců

Chování je silně ovlivněno zkušenostmi z rané ontogeneze, vliv na chování má ale vnější prostředí po celou dobu ontogeneze, od početí až do smrti. A kromě faktorů z vnějšího prostředí se na formování chování podílí také zděděné a naučené vlastnosti (Veselovský 2005). Nejen u savců můžeme chování rozdělit na základě jeho funkce do několika okruhů (tab. 1).

Tab. 1: Přehled základních okruhů chování

Název okruhu chování	Chování zahrnuté v daném okruhu
chování podmíněné látkovou výměnou	urinace, defekace, potravní chování
chování komfortní	péče o povrch těla
chování ochranné	antipredační chování, ochrana před nepříznivými abiotickými faktory
chování sociální	reprodukce a péče o potomstvo, teritoriální chování, dominantní chování, afiliativní chování, hravé chování a komunikace

Okruh chování podmíněného látkovou výměnou zahrnuje urinaci, defekaci a dále potravní chování. Jedná se nejen o vlastní shánění potravy, ale také o migraci za potravou nebo na zimoviště. Okruh komfortního chování zahrnuje primárně péči spojenou s povrchem těla vlastního nebo dalších jedinců. Patří sem válení se v písku nebo olizování srsti. Tyto dva okruhy bývají v odborné literatuře spojovány pod pojmem zajišťující chování (z angl. *maintenance behaviour*) (Leuthold 1977; Veselovský 2005). Chování ochranné, v užším pojetí antipredační chování, slouží k ochraně před dalšími organismy a abiotickými faktory (například před nízkou teplotou) a také jako prevence před možným nebezpečím. Příkladem je shlukování do stád, varovné signály nebo útěk, který nastává při překročení útekové vzdálenosti (z angl. *flight-initiation distance*) potenciálním nepřítelem (Cooper jr. 2005; Veselovský 2005). Sociální chování patří do samostatného okruhu a je založeno na interakci mezi dvěma a více jedinci bez ohledu na vzdálenost jedinců nebo na shlukování (Veselovský 2005). Okruh sociálního chování zahrnuje reprodukční chování (včetně sexuálního a rodičovského chování) a dominantní chování, afiliativní chování a hravé chování.

3.4.1 Reprodukce a péče o potomstvo

Jedním ze dvou aspektů reprodukčního chování je chování sexuální vedoucí k rozmnožování. Jedná se především o námluvy, páření a kopulaci probíhající v době říje (Delcroix et al. 1990; Ergon 2007; Eccard & Herde 2013; Stewart et al. 2018). K projevům sexuálního chování ale patří také teritorialita. Ta pomáhá regulovat hustotu jedinců, distribuci zdrojů a snižuje konflikty mezi jedinci. Při stanovování a udržování hranic teritoria hraje zásadní roli vokalizace a pachové značky, které napomáhají k vymezení oblasti konkrétního jedince či skupiny (Llaneza et al. 2014; Mayer et al. 2017). Do kategorie reprodukčního chování řadí se také chování rodičovské.

Rodičovská péče je mezi savci rozšířeným rysem a rozsah zapojení partnerů do péče se u různých druhů výrazně liší. Některé druhy investují značné prostředky do péče o svá mláďata a projevují tak komplexní pečovatelské chování, například potkani (Cramer et al. 1990; Caldjí et al. 1998). Častější je mateřské chování zvláště u savců, kdy samice kojí mláďata (Veselovský 2005), jako například u myši domácí (*Mus musculus*) (Weber & Olsson 2008). Setkáme se však i s otcovskou péčí (Rymer & Pillay 2018), a to zpravidla u monogamních druhů, jako je pes ušatý (*Otocyon megalotis*) nebo křeček velký (*Hypogeomys antimena*) (Sommer 2000; Wright 2006). Pro úspěšnou rodičovskou péči může být zásadní také koordinace mezi více jedinci. U eusociálních rypošů lysých (*Heterocephalus glaber*) se o juvenilní jedince jedné samice stará společně několik členů skupiny (Sherman & Jarvis 2002; Toor et al. 2020).

3.4.2 Dominanční chování

Základem dominantního chování je hierarchie mezi jedinci a signály dominance nebo submisivity. Mnoho druhů savců vykazuje hierarchické struktury v rámci sociálních skupin. Složitost sociálních struktur savců se značně liší, přičemž některé druhy tvoří trvalé vazby v rámci rodinných jednotek nebo větších komunit (Meaney & Stewart 1981; Sherman & Jarvis 2002), zatímco jiné vytvářejí jen dočasná uskupení a ve skupině se zdržují pouze v závislosti na sezónnosti prostředí (Ralls et al. 2001; Viana et al. 2018). Být členem skupiny s sebou nese mnoho výhod (například ochranu před predací nebo společnou výchovu mláďat), ale také

mnohá rizika (mimo jiné snazší přenos nemocí nebo zvýšený výskyt parazitů) (Molvar & Bowyer 1994; Altizer et al. 2003; Gilchrist & Russell 2007; Lukas & Clutton-Brock 2017).

Hierarchie ovlivňuje přístup jedinců ke zdrojům, příležitosti k reprodukci a reguluje četnost a intenzitu konfliktů mezi jedinci (Kutsukake & Clutton-Brock 2006; Williamson et al. 2016; Shivani et al. 2022). Mezi jedinci se hierarchie ustanovuje skrze rituální souboje nebo vzájemné poměřování pomyslných protivníků ve snaze vyhnout se vážným soubojům a poraněním (Veselovský 2005). Dominantní jedinci často prosazují svůj status prostřednictvím projevů agrese, výrazných postojů nebo hlasových projevů. Submisivní chování může zahrnovat péči o jedince s vyšším postavením, přenechání přístupu k preferovaným zdrojům dominantnějším nebo aktivní vyhýbání se konfrontacím. (Maestripieri & Wallen 1997; Creel 2005; Veselovský 2005; Val-Laillet et al. 2008)

3.4.3 Afiliativní chování

Afiliativní chování savců zahrnuje spektrum interakcí, které podporují sociální vazby v rámci skupiny. Kooperace zvyšuje pravděpodobnost přežití jedinců, neboť napomáhá ke zvládnutí výzev, jako je hledání potravy, obrana proti predátorům nebo stavba úkrytu (Veselovský 2005). Některé aspekty afiliativního chování mohou být zahrnuty také do okruhu komfortního chování, v této kapitole jde však o chování, kterého se účastní dva a více jedinců. Afiliativní chování je zvláště patrné u druhů dlouhověkých nebo u druhů s trvalou sociální strukturou, jako jsou primáty (Maestripieri & Wallen 1997) nebo kopytníci, například tur domácí (*Bos taurus*) (Bagnato et al. 2023). Tyto interakce mezi jedinci přispívají k celkové soudržnosti sociálních skupin a zvyšují pravděpodobnost přežití a reprodukci jedinců zapojených do společných aktivit, známým příkladem je chování upírů obecných (*Desmodus rotundus*), kdy pomoc hladovějícímu jedinci přináší vyšší šanci na získání pomoci, až se situace obrátí (Carter & Wilkinson 2013). Jedním z nejrozšířenějších přidružených chování je ritualizované chování, kdy se jedinec zabývá pečlivým čištěním srsti nebo kůže druhého jedince (*grooming*). Toto chování má význam v rámci hygieny, ale také podporuje fyzickou blízkost jedinců zapojených do péče (Mooring et al. 2004; Lehmann et al. 2007). Hmatové interakce obecně vytvářejí pocit pohodlí a bezpečí. Například u primátů hraje vzájemná péče a fyzický kontakt zásadní roli při udržování harmonie ve skupině a vyjadřování náklonnosti (Maestripieri & Wallen 1997; Schino et al. 2005).

3.4.4 Hravé chování

Hravé chování je fenomén pozorovaný běžně u savců, který přispívá ke zdokonalování motorických dovedností, koordinace a kognitivnímu zdokonalování jedince a k sociální soudržnosti ve skupině (Panksepp et al. 1984; Burghardt 2010; Pellis et al. 2019). Hravost zahrnuje širokou škálu činností, jako je dovádění, pronásledování, zápas a zapojování se do manipulace s předměty (Gomendio 1988; Burghardt 2005), přičemž její výskyt často vrcholí během juvenilních stádií, ale u mnoha druhů přetrvává až do dospělosti, například u potkanů (Pellis & Pellis 1990) nebo primátů (Pellis & Iwaniuk 2000).

Juvenilní jedinci se zapojují do falešných bojů, honiček a průzkumných aktivit, které simulují scénáře situací, které potkávají adultní jedince a které je připravují na pozdější životní výzvy (Špinka et al. 2001). Herní interakce se vyznačují především reciprocitou (účastníci se

střídají) a opakováním, dále je hra v daném kontextu nefunkčním chováním, je spontánní či dobrovolná, liší se od závažnějšího chování intenzitou nebo načasováním a je zahájena ve chvíli, kdy jedinec není ve stresu (Burghardt 2010). V dospělosti přispívají prvky hravého chování ke snížení stresu a udržení sociálních vazeb a podporují kognici a flexibilitu jedince zapojeného do hry (Gomendio 1988; Van den Berg et al. 1999a; Pellis & Iwaniuk 2000; Palagi & Mancini 2011; Whishaw et al. 2021; Bagnato et al. 2023).

3.4.5 Komunikace

Sociální interakce mezi dvěma a více jedinci mohou probíhat mnoha způsoby. Mezi typy komunikace patří vizuální signály založené na oční komunikaci. Vizuální signály zahrnují například gesta jako zaujmutí určité pozice, pohyb hlavou či pohyb končetinou (Rogers & Kaplan 2000). Mezi tyto signály patří také mimika neboli gesta ve tváři, která je silně rozvinuta například u psů. U psa domácího došlo ke vzniku svalu AU101 neboli zvedače vnitřního očního koutku (*levator anguli oculi medialis*, LAOM), kterým jsou psi schopni docílit mimického pohybu nazývaného „psí oči“ (Kaminski et al. 2019). Mezi jedinci dochází nejen k vizuálním signálům, ale také k dotykům v rámci fyzické interakce, která může mít mnoho podob od přátelské péče po agresivní souboje (Rogers & Kaplan 2000; Veselovský 2005). Dotyky mohou sloužit pro navazování a utužování vazeb mezi jedinci mimo jiné skrze péči o srst (*grooming*) (Mooring et al. 2004; Lehmann et al. 2007). Savci využívají často také vokální komunikaci, která nemusí být vždy v lidsmi slyšitelném spektru 20 hertzů až 20 kilohertzů. Mláďata potkanů při volání matky využívají zvuků v ultrazvukovém spektru (kolem 50 kilohertzů) (Burke et al. 2022). Dalším typem komunikace je komunikace čichová, která může sloužit pro hledání vhodného reprodukčního partnera například u myši (Rogers & Kaplan 2000; Baum & Kelliher 2009).

3.4.6 Sociální chování potkanů

Potkan (*Rattus norvegicus*) patří mezi sociální savce s noční aktivitou žijící ve skupinách s dominantní hierarchií, kdy nejvýše postaven bývá jeden pár nebo březí samice (Anděra & Horáček 1982). Potkani vykazují komplexní sociální chování, které napomáhá k adaptabilitě druhu na různá prostředí (Mauri et al. 2023) a které významnou měrou přispělo k současnému kosmopolitnímu rozšíření tohoto druhu.

Reprodukce je základním aspektem sociálního chování. Potkani jsou druhem s velkým počtem mláďat v jednom vrhu, s krátkou dobou březosti a schopností množit se několikrát do roka. Sociální struktura ovlivňuje reprodukční dynamiku skupiny, protože dominantní samci mají často vyšší možnost páření (Anděra & Horáček 2005). Během období reprodukce vykazuje samice, která je v estru, specifické chování v podobě prohýbání zad (lordóza) a utíkání před samci, při kterém třese hlavou a plácá nohama do stran (Madlafousek & Hlišák 1983; Chu & Ågmo 2014; Bergheim et al. 2015). V rámci reprodukčního chování je u potkanů popsána investigace anogenitální oblasti neboli „anogenitální očuchávání“ (z angl. *anogenital sniffing*), jak tomu říkají někteří autoři (Van den Berg et al. 1999c; Green et al. 2013). Potkani zkoumají olfaktoricky anogenitální oblast dalších jedinců svého druhu. Chemické podněty přítomné v anogenitální oblasti poskytují potkanům základní informace o fyziologickém stavu, reprodukčním stavu a identitě daného jedince (McIntosh et al. 1979; Gómez-Baena et al. 2023).

Hormonální změny estrálního cyklu ovlivňují nejen fyziologické aspekty reprodukce, ale také modulují sociální chování samic potkana a v důsledku také chování samců, neboť zvýšený zájem o samice a pronásledování jsou adaptivními strategiemi samce ve snaze maximalizovat reprodukční úspěch (Tennent 1980; Vadell et al. 2014; Veening et al. 2014). Po estrální noci a páření prochází chování samice potkana výraznými změnami v závislosti na tom, zda dojde k březosti. Neúspěšné páření vede k opakování estrálního cyklu a obvykle se samice vrátí k běžnému průzkumnému a sociálnímu chování. Naopak když samice zabřežne, její chování se posouvá k rezervovanějšímu v důsledku hormonálních změn, jako je pokračující produkce progesteronu a zvýšená hladina estrogenu (Quadagno et al. 1972; Radi et al. 2009).

Nejen v období kolem porodu matka významně investuje do péče o svá mláďata, po porodu potkaní samice svá mláďata zahřívá, zajišťuje jejich čistotu a kojí je přibližně tři až čtyři týdny do odstavy, chování matky je ovlivněno ultrazvukovými projevy mláďat a celkově má péče vliv na další ontogenetické fáze potomků (Farrell & Alberts 2002; Mashoodh et al. 2009; Sequeira-Cordero et al. 2013). Potkani jsou známí svou schopností adaptace, čemuž napomáhá i jejich reprodukční strategie, která je jako u většiny hlodavců zaměřena na maximalizaci šancí na přežití v dynamických a náročných podmínkách (Anděra & Horáček 1982; Vadell et al. 2014).

Hierarchické uspořádání ve skupině potkanů je nastoleno prostřednictvím agresivních setkání a vokalizací. Dominance a submisivita hrají klíčovou roli při alokaci zdrojů, přičemž dominantní jedinci získávají přednostní přístup k potravě nebo přístřešku. Tato sociální struktura je však flexibilní a dominance se posouvá na základě faktorů, jako je věk, reprodukční stav a podmínky prostředí. Například submisivní, velikostně menší jedinci mohou být aktivnější v odnášení potravy do úkrytu, aby se tak vyhnuli agresivním střetům, které jsou běžné v oblasti potravního zdroje, oproti větším, dominantnějším jedincům, kteří se věnují konzumaci i přímo v místě zdroje potravy (Whishaw & Whishaw 1996). Souboje mezi potkany bývají velmi krátké, aby se omezilo množství poranění, a jsou často motivovány ujasňováním dominance mezi jedinci nebo územními konflikty mezi skupinami (Whishaw & Whishaw 1996; Yamada-Haga 2002; Stieger et al. 2017). Vyznačují se kombinací vokalizace, fyzického držení těla a agresivních akcí jako kopání či kousání (Pellis & Pellis 1987; Schweinfurth 2020). Svou roli při rozhodování o vítězství hraje hierarchické uspořádání v rámci kolonie či skupiny potkanů a především velikost těla (Panksepp 1981; Ziporyn & McClintock 1991). Dominance se u dospělých potkanů vytváří odděleně pro samice a samce, obě pohlaví ji vyjadřují mnoha způsoby včetně nalézání na záda či hřbet submisivního jedince (*crawling over*, *mounting*, *passing*) (Ziporyn & McClintock 1991; Van den Berg et al. 1999b; Green et al. 2013).

S ostatními jedinci stejného druhu potkani udržují sociální vazby skrze afiliativní chování, jako je vzájemná péče o srst (*allogrooming*), tisknutí se k sobě (*huddling*), nebo spoluprací při hledání potravy (Kendig et al. 2011; Stieger et al. 2017). Také dochází ke společnému spánku v rámci několika jedinců z početné kolonie, který by mohl poskytovat potkanům například tepelný komfort (Schweinfurth 2020).

Pro komunikaci potkani používají pro člověka neslyšitelnou ultrazvukovou vokalizaci (Galef & Jeimy 2004; Burgdorf et al. 2008; Burke et al. 2022). Pachové značky, zejména ty vytvářené skrze urinaci, jsou zásadním prostředkem přenosu informací o teritoriu nebo reprodukčním stavu (McIntosh et al. 1979; Gómez-Baena et al. 2023). Tyto komunikační strategie usnadňují koordinaci ve skupině, pomáhají předcházet konfliktům. U juvenilů, kteří

se teprve učí sociálnímu chování a komunikaci (Panksepp 1981), nedochází k ostrým konfliktům a k pravému souboji jako u dospělců, ale můžeme u nich pozorovat hravé souboje, které jsou součástí takzvané sociální hry (Pellis & Pellis 1987; Foroud & Pellis 2003).

3.4.7 Sociální hra u potkanů

Sociální hra je jedním ze základních typů her, mezi které patří ještě hra samostatná a hra s objektem. Výzkumy se v případě potkanů věnují především sociální hře, která se odlišuje od ostatních typů tím, že obnáší zapojení dvou a více jedinců (Burghardt 2010; Pellis et al. 2019). Zapojením více jedinců narůstá nárok kladený na jednotlivé účastníky hry a vzájemnou komunikaci. Prostřednictvím vizuálních a zvukových prvků je zabráněno změně hry v souboj, který by mohl být nebezpečný pro oba zúčastněné jedince (Pellis & Pellis 1987; Foroud & Pellis 2003).

U potkanů se prvky hry objevují velmi brzy, pozorovány byly již před odstavem ve věku 18 až 28 dní, ale hlavní rozvoj nastává přibližně kolem 32. až 40. dne od narození (Panksepp 1981; Pellis & Pellis 1997). Potkani se sociální hře věnují nejen v juvenilním období, ale i v dospělosti (Pellis & Pellis 1987; Siviý 2020). Dospívající jedinci nabírají zkušenosti během hry. Hravé chování s dalšími juvenilními jedinci stejného druhu má zásadní vliv na další chování potkana (Caldji et al. 1998). Sociální hra během juvenilní periody vede ke zlepšování motorických, sociálních i emočních dovedností. U potkanů se první prvky hry popisují ještě před odstavem, ale intenzita a jejich četnost vrcholí zhruba uprostřed juvenilního období, tj. měsíc po narození (Pellis & Pellis 1997). Hra pokračuje v nižší intenzitě dále i po dosažení dospělosti (Pellis & Pellis 1990).

Samci a samice potkanů se v hravém chování liší, především v iniciování hry, kdy častěji hravý souboj iniciuje samec (Pellis & McKenna 1992), a v načasování používání prvních taktik vážného souboje v rámci ontogenetického vývoje, kdy v případě samců (na rozdíl od samic) v období těsně před dosažením pohlavní dospělosti dochází k prvním drsným prvkům v rámci hravých soubojů. Příkladem je využití částečné rotace, kdy je jedinec opřen zadními nohama o podložku, čímž si zajišťuje lepší stabilitu a výhodnější pozici pro útok na druhého jedince (Foroud & Pellis 2003).

Hravé souboje bez drsných taktik patří mezi běžně pozorované chování nejen u juvenilních potkanů. V odborné literatuře se setkáme s označením *rough and tumble* (Pellis & Pellis 2007). Během těchto hravých bojů se potkani zapojují do dynamických pohybů, jako je následování (*following*), skákání a převalování se přes sebe, přičemž vykazují kombinaci hbitosti a koordinace (Panksepp & Beatty 1980; Himmler et al. 2014). Hravé souboje u potkanů se vyznačují také boxováním předními končetinami (*wrestling*) (Meaney & Stewart 1981; Yamada-Haga 2002). Typickým prvkem chování je připíchnutí (z angl. *pinning*), kdy jeden jedinec fyzicky omezuje druhého jedince (který je zrovna v submisivní roli) tím, že se na něj položí končetinami a účinně jej přitlačí k zemi (Himmler et al. 2016). Toto chování je běžnou taktikou v hravých projevech dominance, kdy si potkani zkoušejí vytváření sociální hierarchie, aniž by si navzájem způsobili újmu. I když se může zdát, že se jedná o agresivní chování, absence skutečného ublížení a především výměna role submisivní a dominantní ho odlišují od agresivních střetnutí (Panksepp 1981; Himmler et al. 2016). Prostřednictvím těchto interakcí zdokonalují juvenilní jedinci své motorické schopnosti, cvičí obranné a útočné manévry a učí

se sociálním dovednostem pro pozdější vytváření hierarchie ve skupině (Pellis & Pellis 1990, 2007; Van den Berg et al. 1999a; Whishaw et al. 2021).

Hledání důvodů a přínosů hravého chování v juvenilním období pro jedince nabízí prostor pro teorie zobecňující funkci hry u savců. Zpravidla se v případě hravého chování diskutují tři aspekty. První spočívá v rozmanitosti výhod plynoucích ze hry. Zkoumání hravého chování představuje kvůli své multifunkční povaze výzvu, složité je též srovnání mezi více druhy (Pellis et al. 2010). Druhým aspektem je rozlišování mezi okamžitými a dlouhodobými výhodami. Výhody se navíc značně liší v závislosti na fázi ontogenetického vývoje jedince. Třetím, neméně důležitým aspektem je zjištění, že hravé chování se objevuje pouze při naplnění základních potřeb jedince. Toho se dnes mimo jiné využívá pro zkoumání životní pohody (welfare) zvířat. Hravé chování bývá z tohoto důvodu označováno za příležitostné nebo jako chování usnadňující vývoj jedince (Špinka et al. 2001; Pellis et al. 2015). Jedna z teorií snažících se vysvětlit výhody sociální hry pro její účastníky se nazývá „trénink na neočekávané“ (z angl. *training for the unexpected hypothesis*) a dosavadní poznatky ji zatím spíše potvrzují. Tato teorie předpokládá, že během sociální hry v juvenilním období se jedinec učí dovednostem pohybovým i kognitivním, které využije v dospělosti. Také by dynamická a rychlá hra měla jedince připravit na nutnost náhlé reakce v neočekávané situaci během dospělosti (Špinka et al. 2001; Pellis et al. 2010).

Při výzkumu hravého chování je zásadní metodika zvolená pro omezení sociální hry pozorovaným jedincům ve vytyčené fázi ontogeneze. Data z experimentů, kdy došlo k úplné izolaci potkanů, ukazují, že izolace obecně vede ke zvýšení agrese vnitrodruhové i mezidruhové (Johnson et al. 1972; Day et al. 1982; Potegal & Einon 1989; Byrd & Briner 1999), objevuje se hyperaktivita v neznámém prostředí a podle některých autorů se zhoršuje také prostorová orientace (Gentsch et al. 1988; Frisone et al. 2002) nebo se mění sociální chování (např. Panksepp & Beatty 1980; Green et al. 2013). Druhou variantou omezení hry je pouze částečné odebrání sociálních interakcí či některých hravých prvků, například spárováním juvenilů s juvenilním partnerem, který byl ovlivněn podáním zklidňujících látek (Einon et al. 1978), spárováním s adultním jedincem, který méně reaguje na výzvy ke hře (Pellis et al. 2017) nebo spárováním s jedincem kmene *Fischer 344*, který je velmi málo hravým laboratorním kmenem potkana (Siviy 2020). Při takovémto omezení se přítomností jedince kmene *Fischer 344* snižuje četnost sociálních interakcí (Schneider et al. 2016a; Stark & Pellis 2020). V případě nabídnutí nehravého partnera během juvenilního období byla pozorována změna chování v dospělosti, jednalo se o rozdíly v kognitivních schopnostech, sociálních i emočních (Pellis et al. 1999; Schneider et al. 2016b; Stark et al. 2020).

Pokud se zaměříme na samce potkanů a na jejich chování vůči samici, pak zjistíme, že takováto pozorování zatím v publikovaných studiích významně absentují (tab. 2), značně převažují experimenty se samci laboratorních potkanů. Mezi publikovanými studiemi jsem sice našla několik, které se zabývají nejen chováním samců, ale také chováním samic (např. Holloway & Suter 2004; Varlinskaya & Spear 2008) a dále také 2 studie, které se zaměřily výhradně na sociální chování samic (Schneider et al. 2016a; Stark & Pellis 2021), avšak pouze 1 studie (a to z roku 1973) z mně dostupných prací se zaměřuje na chování během ontogeneze sociálně deprimovaných samců vůči samici (Spevak et al. 1973).

Tab. 2: Přehled vědeckých publikací se zaměřením na vliv omezení sociálního chování potkanů během (zpravidla rané) ontogeneze. Publikace jsem našla hledáním skrze databázi Web of Science (především pomocí následujících klíčových slov: play nebo social play, rat nebo Rattus norvegicus, isolation, deprivation) a následným dohledáváním skrze citované studie v přečtených publikacích

	Vliv na sociální chování samců mezi sebou (21 studií)	Vliv na sociální chování samic mezi sebou (11 studií)	Vliv na sociální chování samce vůči samic (3 studie)
Vliv izolace během rané ontogeneze (17 studií)	16 studií (Einon et al. 1978, 1981; Panksepp & Beatty 1980; Panksepp 1981; Gentsch et al. 1988; Hole 1991; Siviy et al. 1997; Byrd & Briner 1999; Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999a, 1999b, 1999c; Varlinskaya & Spear 2008; Green et al. 2013; Kentrop et al. 2018; Siviy 2018)	7 studií (Panksepp & Beatty 1980; Einon et al. 1981; Panksepp 1981; Van den Berg et al. 1999a; Varlinskaya & Spear 2008; Kentrop et al. 2018; Siviy 2018)	2 studie (Day et al. 1982; Van den Berg et al. 1999a)
Vliv omezení sociální hry během rané ontogeneze (8 studií)	6 studií (Spevak et al. 1973; Hole 1991; Pellis et al. 1999; Holloway & Suter 2004; Stark & Pellis 2020; Liu et al. 2023)	4 studie (Pellis et al. 1999; Holloway & Suter 2004; Schneider et al. 2016a; Stark & Pellis 2021)	1 studie (Spevak et al. 1973)

4 Postup práce

Pro vytyčení relevantních hypotéz a jejich ověření bylo základem obeznámit se s informacemi o laboratorních potkanech, o chování potkanů a také o estrálním cyklu samic potkanů a jeho vlivu na chování skrze rešerši v odborné literatuře. Odbornou literaturu jsem hledala pomocí databáze Web of Science.

Z výzkumu provedeného na katedře etologie a zájmových chovů Fakulty agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů České zemědělské univerzity v Praze (FAPPZ ČZU) jsem obdržela videozáznamy dospělých potkanů laboratorního kmene *Long-Evans*, které jsem dále analyzovala. Veškerá manipulace s experimentálními jedinci v rámci tohoto výzkumu probíhala v místnosti o rozměrech $2,9 \times 5,9$ m, při teplotě vzduchu mezi 18 až 22 °C a za střídání temné (10 hodin) a světlé fáze (14 hodin). Ke zhasnutí došlo vždy mezi 21. až 22. hodinou, rozsvítilo se kolem sedmé hodiny ránní. Jedinci byli vždy ustájeni na papírové podestýlce (papírová podestýlka Pet's Dream) s přístupem k vodě v pítku ad libitum a granulovanému krmivu (kompletní krmivo pro potkany a myši Versele-Laga).

4.1 Omezení hry během ontogeneze

Juvenilní samce laboratorních potkanů *Long-Evans*, obdržené po odstavu (mezi 21. až 27. dnem věku) z Fyziologického ústavu Akademie věd České republiky, rozdělili členové vědeckého týmu do tří skupin dle následného rozdílného odchovu (skupiny K, P a S). Odchov probíhal mezi 24. a 66. dnem věku po dvojicích v experimentálních boxech (klec typu Duna) o rozměrech 70×46 cm. Potkani byli v boxu odděleni kovovou mříží, která umožňovala dotyky končetinami, základní fyzický kontakt jedinců a také olfaktorickou komunikaci a vokalizaci. Prostor dostupný jednomu potkanovi ze dvojice jedinců v experimentálním boxu byl 35×46 cm. Na 1 hodinu denně po dobu 6 týdnů byli jedinci za účelem umožnění sociální hry umístěni spolu se známým partnerem do stejného typu boxu, ale bez kovové mřížky. Během tohoto časového úseku každá ze 3 skupin potkanů měla rozdílné podmínky sociální hry. Jednotlivé skupiny se lišily v následujících aspektech (3 typy treatmentu):

- skupina K (kinematické omezení): jedinci měli omezené prostorové možnosti, kvůli sníženému stropu klece nebylo možné věnovat se prvkům hry ve stoje či vyšším výskokům, byly tak znemožněny prostorové prvky 3D-charakteru (Liu et al. 2023), partnerem ve hře byl těmto potkanům jedinec stejného kmene (*Long-Evans*),
- skupina P (plná hra): jedinci měli možnost sociální hry bez omezení s partnerem z kmene *Long-Evans*, jedná se o kontrolní skupinu pro mé pozorování,
- skupina S (sociální omezení): jedinci měli možnost prostorově plné hry, ale jejich partnerem v kleci byl jedinec kmene *Fischer 344*, který je podle publikovaných výzkumů velmi málo hravým.

4.2 Testování vlivu ontogenetické zkušenosti

Po dosažení pohlavní dospělosti (po 66. dni věku) samců s různou zkušeností se hrou během rané ontogeneze (skupiny K, P a S) umístili členové vědeckého týmu tyto samce do skupinových klecí. Do každé klece přesunuli vždy trojici samců: 1 samce ze skupiny K,

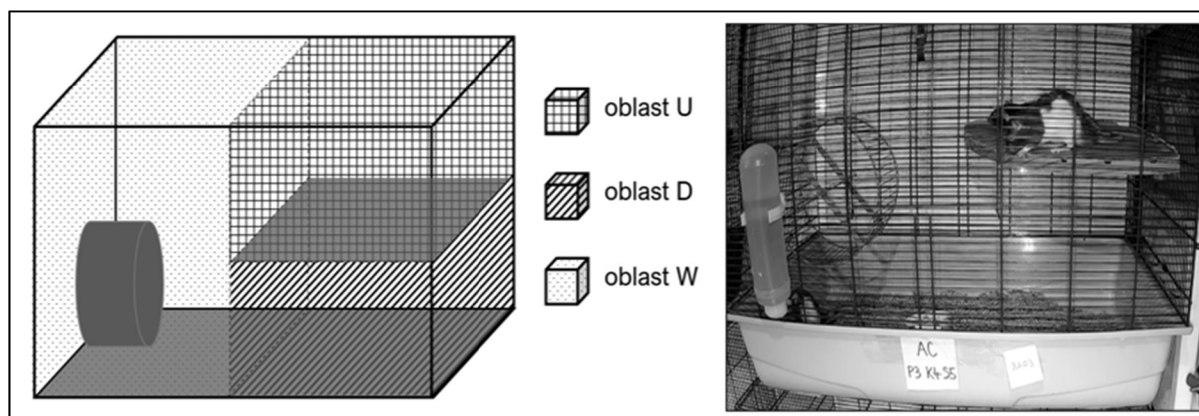
1 samce ze skupiny P a 1 samce ze skupiny S. Klece byly o rozměrech 55–70 × 80 cm, každá klec byla vybavena běhacím kolečkem, plošinou umístěnou v polovině výše klece, plastovým pítkem s vodou a keramickou miskou s granulemi (obr. 4). Po několika hodinách k popsané trojici samců přidali členové vědeckého týmu jednu cyklující samici laboratorního potkana kmene *Long-Evans* (bez zvláštního zacházení během ontogeneze). Vznikly tak čtveřice potkanů. Všechny potkany ve skupinových klecích členové vědeckého týmu označili proužky na ocase pro snadnější identifikaci jedinců.

Čtveřice potkanů od chvíle umístění samice do klece členové vědeckého týmu nepřetržitě 3 až 6 dní natáčeli pomocí kamery typu Milesight s infračerveným přísvitem ve tmě. Tyto kamerové záznamy jsem dostala k analýze v rámci diplomové práce. Na kamerových záznamech je možné pozorovat v každé kleci chování tří samců laboratorních potkanů lišících se možností sociální hry během jejich rané ontogeneze (skupiny K, P a S) za přítomnosti cyklující samice.

4.3 Stanovení metodiky analýzy chování

4.3.1 Prostorová synchronizace

Jedním ze zkoumaných aspektů byla prostorová synchronizace chování se samicí v rámci prostoru klece pro získání dat k ověření hypotéz H1 a H3 (vizte 2 Cíl práce a hypotézy). Klec jsem si pro účely analýzy pomyslně rozčlenila na tři oddíly s ohledem na umístění kolečka a plošiny (obr. 4). Oblast s kolečkem jsem označila jako W (z angl. *wheel*), druhou polovinu klece s plošinou dále rozlišuji na oblast U (z angl. *up*) nad plošinou a oblast D (angl. *down*) pod plošinou.



Obr. 4: Pomyslné rozdělení klece na 3 oblasti v porovnání s ukázkou vybavení klece

4.3.2 Četnost sociálních interakcí

Druhým zkoumaným aspektem je četnost interakcí se samicí pro získání dat k ověření hypotéz H2 a H4 (vizte 2 Cíl práce a hypotézy). Provedla jsem pilotní pozorování, kdy jsem náhodně vybrala tři půlhodinové úseky z temné fáze. Ručně jsem popisovala frekventované prvky a z nich jsem vycházela při výběru prvků chování. Všechny vybrané prvky chování jsem definovala (tab. 3) a zařadila jsem je mezi prvky nesměrové a prvky směrové, kdy je snadno rozpoznatelný činitel daného chování (tj. kdo prvek vykonává, kdo toto chování inicioval).

Tab. 3: Vybrané prvky chování

Název	Definice	Zmínky v dalších pracích	Zařazení
<i>společný spánek</i>	Jedinec se nepohybuje a dotýká se druhého jedince, který se také nepohybuje.	Uvádí se jako <i>slow activity</i> nebo <i>rest</i> (Van den Berg et al. 1999b).	nesměrové
<i>hravý souboj</i>	Jeden jedinec povalí druhého jedince na záda nebo jedinci stojí na zadních ventrální části těla proti sobě a dotýkají se předními končetinami.	Uvádí se jako <i>play</i> (Pellis & Pellis 1987; Green et al. 2013), <i>pinning</i> a <i>wrestling</i> (Himmler et al. 2016; Pellis et al. 2017).	nesměrové
<i>následování</i>	Jeden jedinec následuje druhého jedince, jdou/běží/šplhají v řadě za sebou.	Uvádí se jako <i>following</i> nebo <i>chasing</i> (Panksepp & Beatty 1980; Van den Berg et al. 1999b).	směrové
<i>lezení na hřbet z boku</i>	Jeden jedinec se dotýká přední končetinou hřbetu druhého jedince z boku (jedinci nejsou rovnoběžně vůči sobě).	Uvádí se jako <i>pouncing</i> a <i>crawling</i> (Green et al. 2013) a jako <i>crawl over</i> a <i>mounting</i> (Van den Berg et al. 1999b).	směrové
<i>lezení na hřbet zezadu</i>	Jeden jedinec se dotýká předními končetinami druhého jedince zezadu (tj. stojí u oblasti kořene ocasu).	Uvádí se jako <i>crawling</i> (Green et al. 2013) a jako <i>crawl over</i> a <i>mounting</i> (Van den Berg et al. 1999b).	směrové
<i>investigace anogenitální oblasti</i>	Jeden jedinec očichává druhého jedince pod kořenem ocasu (tj. přiblíží přední část hlavy velmi těsně k anogenitální oblasti).	Uvádí se jako <i>anogenital sniffing</i> (Panksepp & Beatty 1980; Van den Berg et al. 1999b; Green et al. 2013).	směrové
<i>chytání ocasu</i>	Jeden jedinec chytí do tlamy ocas druhého jedince (obvykle následuje zatáhnutí za ocas).	Uvádí se jako <i>tail-pulling</i> u adultů (Panksepp & Beatty 1980), <i>grab the tail</i> u juvenilů (Pellis & Pellis 1997).	směrové

4.4 Výběr videozáznamů k analýze chování

Experiment byl rozdělen do tří běhů označených jako A, B a C (vizte Příloha 1, tab. 4). Několik videozáznamů z běhu A se nepodařilo uschovat a nejsou mi k dispozici k analýze (vizte Příloha 2). U každé klece z každého běhu jsem pozorovala videozáznam právě ze dvou nocí (vizte Příloha 1), pokud se nejednalo o chybějící videozáznam (vizte Příloha 2). Členové vědeckého týmu si vedli záznamový deník, ze kterého jsem čerpala termíny porodů samic. Vytyčila jsem si čtyři základní kritéria pro výběr videozáznamů k analýze:

1. Vybrala jsem videa dle kamery, kterou bylo snímáno. Jednotlivé kamery snímaly klece pod různými úhly. Ke každé kleci náležely dvě kamery, ze kterých jsem vždy vybrala takovou, která zabírala klec v úhlu, z něž bylo možné pozorovat potkany ve všech částech klece (pro přehled vybraných kamer vizte Příloha 1).
2. Omezila jsem pozorování pouze na část dne, kdy bylo v místnosti s klecemi zhasnuto. Potkani jsou známí svou noční aktivitou, předpokládala jsem, že během noci bude možnost pozorovat větší škálu sociálního chování a také že pozorování jedinci budou vykazovat sociální chování s vyšší frekvencí. Do analýzy videozáznamu jsem na základě této úvahy zahrнула pouze temnou část dne.

3. Pro vliv estru na chování potkanů jsem na základě kopulace odpozorovala estrální noc pro každou klec a rozhodla se věnovat nejbližší noci před estrální nocí a poté noci následující hned po estrální noci. Pokud termín vyšel na první noc záznamu, případně na poslední noc záznamu, pozorovala jsem dvě noci po estru, respektive dvě noci před estrem. Přibližný termín estru jsem pro svoji kontrolu vypočítala ještě skrze termín porodu mláďat (vizte Příloha 3), tento výpočet ale nebyl rozhodující pro výběr nocí.
4. Časové výseky nocí, které jsem analyzovala, jsem vybrala na základě screeningu aktivity potkanů. V každé z vybraných nocí k analýze videozáznamu (vizte Příloha 1) jsem každých 20 minut od zhasnutí po rozsvěcení (okolo 10 hodin) zaznamenávala, zda jsou potkani aktivní. Pro analýzu videozáznamu jsem vybrala vždy dva půlhodinové výseky, a to v časech, kdy byl významný vrchol aktivity potkanů.

Tab. 4: Přehled jednotlivých běhů, na které byl rozdělen videozáznam

Běh	Termín běhu	Počet klecí v běhu
A	24. 9. – 27. 9. 2021 (chybí záznam z 26. 9. 2021)	6
B	21. 1. – 26. 1. 2022	4
C	2. 7. – 7. 7. 2022	5

4.5 Analýza chování

V rámci analýzy chování z videozáznamů pro získání dat k vyhodnocení hypotéz o prostorové synchronizaci se samicí (H1 a H3, vizte 2 Cíl práce a hypotézy) jsem využila program Microsoft Excel 2021 MSO (version 2309, build 16.0.16827.20166, 64-bit) pro Windows. Do tabulky v programu Excel jsem zaznamenávala každých 20 vteřin ve vybraném čase jednopísmennou zkratkou (obr. 4) informaci o tom, kde se jednotliví potkani v dané kleci nachází. Pro získání dat k vyhodnocení hypotéz o četnosti sociálních interakcí se samicí (H2 a H4, vizte 2 Cíl práce a hypotézy) jsem v programu BORIS (Behavioural Observation Research Interactive Software (Friard & Gamba 2016), version 8.20.4) zaznamenávala po celou dobu vybraných časových úseků videozáznamu stanovené prvky chování (tab. 3) pomocí jednopísmenné zkratky (vizte Příloha 4). Vždy jsem zaznamenala, kdo se v daný čas chování věnuje, o jaký prvek jde a vůči komu ho vykazuje.

4.5.1 Opakovatelnost pozorování

Opakovatelnost pozorování neboli spolehlivost pozorovatele (z angl. *intraobserver reliability*) jsem otestovala před zahájením analýzy videozáznamů. Náhodně vybranou klec jsem pozorovala 30 minut po zhasnutí a zaznamenávala prostorovou synchronizaci chování se samicí. S odstupem 5 dní jsem provedla stejné pozorování u totožného videozáznamu a čistě srovnáním jednotlivých jejich hodnot v záznamové tabulce jsem porovнала své záznamy (95,65% shoda). Stejný postup proběhl odděleně pro analýzu videozáznamu s ohledem na četnosti sociálních interakcí se samicí, avšak pro výpočet shody jsem použila koeficient Cohenovo kappa. Získanou hodnotu koeficientu ($\kappa = 0,743$) spočítanou pomocí programu BORIS jsem považovala za dostatečnou pro další analýzu na základě dostupné literatury (McHugh 2012).

4.6 Zpracování získaných dat

Statistické vyhodnocení jsem provedla v programu RStudio (version R 4.3.1). Při vyhodnocování modelů jsem se držela odborných rad získaných konzultací s vědeckými pracovníky České zemědělské univerzity v Praze a Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy.

4.6.1 Statistická analýza prostorové synchronizace chování

Pro vyhodnocení prostorové synchronizace chování se samicí jsem zvolila lineární smíšený model, a to proto, že kromě faktorů, které jsou předmětem zkoumaných hypotéz (skupiny K, P, S a estrální cyklus) chování mohly ovlivnit náhodné faktory (příslušnost ke kleci či běh pokusu). Pomocí programu RStudio a funkce *agree* (součet času stráveného v určité oblasti společně se samicí pro každou z oblastí u každého samce v jednotlivých pozorování zvlášť, který je následně vydělený celkovým časem daného pozorování) jsem získala pro každé pozorování každého samce hodnotu „*agreement*“. Jedná se o procentuální shodu samce se samicí ve výskytu v rámci 3 oblastí klece (obr. 4), za shodu byla považována pouze situace, kdy se ve stejný čas vyskytoval samec ve stejné oblasti klece jako samice. Tuto hodnotu jsem dále využila při aplikaci lineárního smíšeného modelu jako závislou proměnnou. Pro ověření nenáhodnosti trávení času samců se samicí v rámci klece jsem vypočítala také teoretickou pravděpodobnost vynásobením pozorované hodnoty (kolik procent času strávil jedinec v dané oblasti) výskytu daného samce v určité oblasti s pozorovanou hodnotou u samice ze stejné klece ve stejné oblasti pro každou oblast (obr. 4) a následným sečtením těchto 3 hodnot a vynásobením stem (pozorované hodnoty byly v procentech). Tento postup jsem opakovala pro každého samce v každém pozorování a následně jsem průměrovala získané hodnoty z jednotlivých pozorování na každého samce. Získané hodnoty pomocí funkce *agree* v programu RStudio jsem dále použila pro zjištění rozdílu od teoretické pravděpodobnosti výskytu samce a samice ve stejné části klece ve stejný čas. Pomocí neparametrického jednovýběrového Wilcoxonova testu v programu RStudio jsem (po zamítnutí normality dat) vypočítala, zda se jedná o statisticky významný rozdíl mezi očekávanou a pozorovanou pravděpodobností bez ohledu na příslušnost samců ke skupinám K, P a S (vizte Příloha 5).

Vypočítanou hodnotu označenou „*agreement*“ jsem v modelu dosadila za závislou proměnnou. Jako fixní hodnoty jsem zvolila „*treatment*“ (příslušnost potkanů k jedné ze 3 skupin, vizte 4.1 Omezení hry během ontogeneze), „*type*“ (typ pozorování, tj. zda se jednalo o pozorování ihned po zhasnutí či kolem půlnoci, vizte Příloha 1) a „*night*“ (typ noci vzhledem k termínu estru samic, vizte Příloha 1 a Příloha 3). Jako náhodné faktory do modelu vstupovaly hodnoty „*box*“ (příslušnost potkanů k jedné z 15 klecí, vizte Příloha 1) a „*run*“ (o který ze 3 běhů se jedná, tab. 4). V programu RStudio jsem pro lineární smíšený model použila funkci *lmer* z balíčku *lme4*. Dále jsem ověřila předpoklad normálního rozdělení reziduálů (váže se k hodnotám závislé proměnné „*agreement*“) a průměrů hladin náhodného efektu „*box*“. Normální rozdělení průměrů hladin náhodného efektu „*run*“ jsem neověřovala pro nízký počet běhů. Pro otestování vlivu hodnoty „*treatment*“ na hodnotu „*agreement*“ jsem použila likelihood-ratio test, čímž jsem získala p-hodnotu pro závěrečné vyhodnocení s ohledem na hladinu $\alpha = 0,05$. Funkce *REML* byla vypnuta (*REML = false*), aby bylo možné provést likelihood-ratio test (vizte Příloha 6).

4.6.2 Statistická analýza četnosti sociálních interakcí

Při vyhodnocování četnosti sociálních interakcí se samici jsem prvky chování rozdělila na směrové a nesměrové, kam patřil hravý souboj a společný spánek (tab. 3). Směrové prvky jsem dále hodnotila odděleně pro situaci, kdy aktivním jedincem (činitelem) byl samec a kdy se jednalo o samici. Za pomoci programu RStudio jsem spočítala četnost směrových interakcí ze strany samice a ze strany samců, dále jsem také získala četnost hravého souboje a společného spánku. Hodnot pro společný spánek bylo pouze 23, proto jsem je dále nevyhodnocovala. Ostatní hodnoty jsem využila a aplikovala lineární smíšený model nebo binomický model. Vypočítané hodnoty označené „*direction-female*“ (zastupující směrové prvky, kdy činitelem byla samice), „*direction-male*“ (zastupující směrové prvky, kdy činitelem byl samec), „*play_fight*“ (zastupující hodnotu četnosti hravého souboje) jsem postupně v modelu dosadila za závislou proměnnou. Jako fixní hodnoty jsem opět zvolila „*treatment*“, „*type*“ a „*night*“. Jako náhodné faktory do modelu vstupovaly hodnoty „*box*“ a „*run*“, které jsem spojila do kategorie „*box_2*“. Poissonovské rozdělení (*family* = 'Poisson') nebylo možné použít u žádné z vyhodnocovaných skupin prvků, protože nebyla splněna podmínka zobecněného lineárního smíšeného modelu s poissonovským rozdělením (průměr musí být roven rozptylu), což jsem ověřila pomocí funkcí *mean* (výpočet průměru) a *var* (výpočet rozptylu).

V programu RStudio jsem pro lineární smíšený model v případě vyhodnocení interakcí ze strany samce („*direction-male*“) použila funkci *lmer* z balíčku *lme4*. Hodnoty „*direction-male*“ bylo nutné pro splnění podmínky normálního rozdělení dat logaritmovat. Celý postup je uveden ve skriptu, který je k nahlédnutí v příloze (vizte Příloha 7). Při vyhodnocení prvků směrových ze strany samice („*direction-female*“) jsem využila binomického modelu se zachováním náhodných efektů po převedení všech hodnot větších než 1 na hodnotu 1 pro nízký počet dat s vyšší hodnotou (dochází k oploštění dat o informaci, kolikrát jedinci interagovali, nicméně zůstává informace, zda k interakci došlo). Ve statistickém programu RStudio jsem zvolila funkci *glmer* z balíčku *lme4* s konkretizací *family* = 'binomial' (vizte Příloha 8). Při vyhodnocení nesměrového hravého souboje („*play_fight*“) jsem pro nedostatek dat opět nad hodnotou 1 zvolila oploštění vedoucí k aplikaci binomického modelu. Konkrétně jsem použila klasický binomický model bez náhodných efektů aplikací funkce *glm*. To znamená, že faktor „*box_2*“ je faktorem s pevným efektem. Důvodem byla nevhodná konvergence komplexnějšího modelu (vizte Příloha 9).

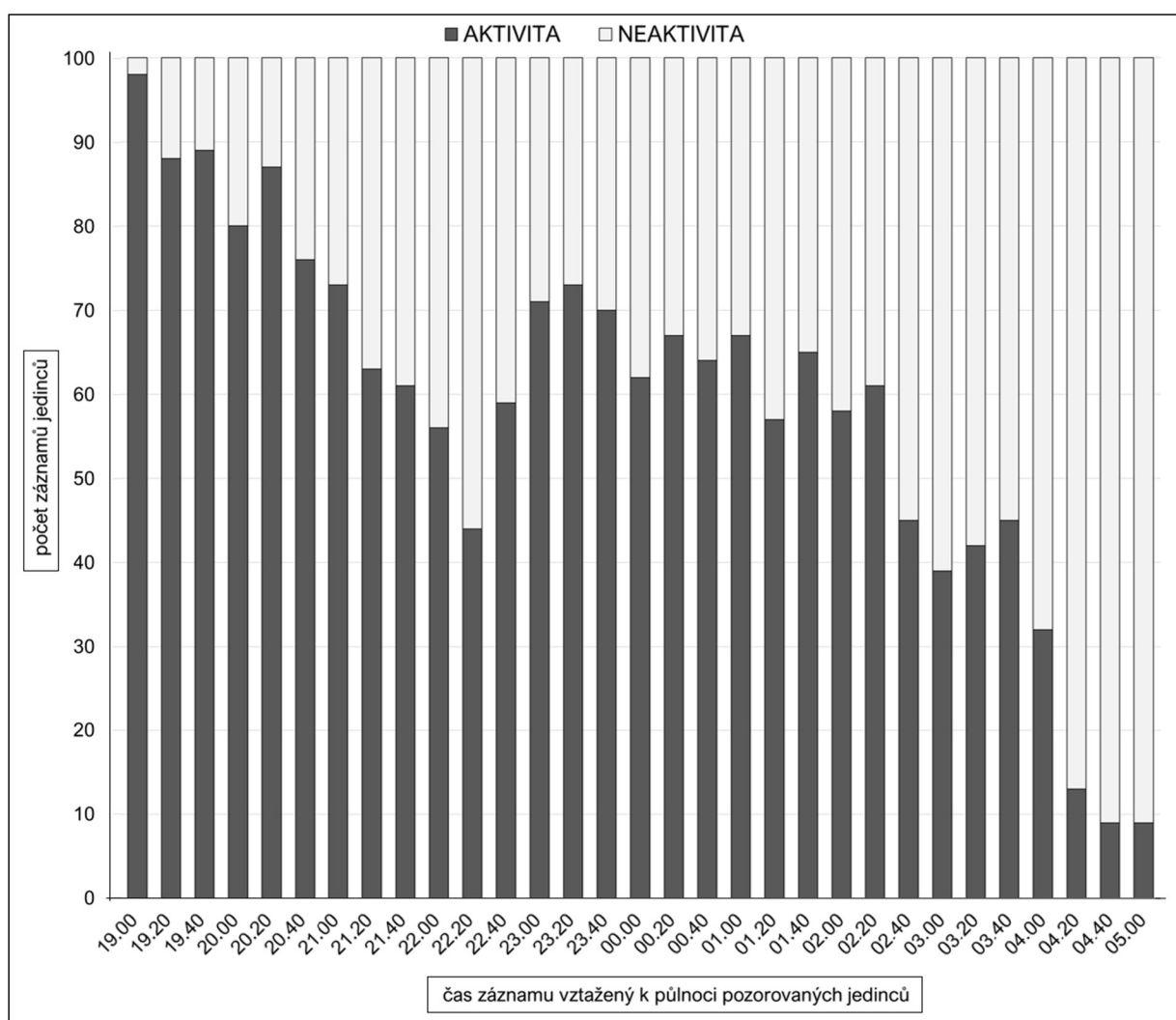
Po aplikaci modelů jsem ověřila předpoklad normálního rozdělení reziduálů a předpoklad normálního rozdělení průměrů hladin náhodného efektu „*box_2*“ v případě „*direction-male*“ i „*direction-female*“ (vizte Příloha 7 a Příloha 8). Pro testování vlivu hodnoty „*treatment*“ na „*direction-male*“, „*direction-female*“ a „*play_fight*“ jsem použila likelihood-ratio test. Skrze tento test jsem získala p-hodnotu pro závěrečné vyhodnocení s ohledem na hladinu alfa = 0,05. Funkce *REML* byla vypnuta (*REML* = *false*) v případě „*direction-male*“, aby bylo možné provést likelihood-ratio test (vizte Příloha 7, Příloha 8 a Příloha 9).

5 Výsledky

Vzhledem k vytyčeným hypotézám (vizte 2 Cíl práce a hypotézy), mě zajímalo, zda se tři skupiny samců rozdílné v možnosti hry během rané ontogeneze liší v prostorové synchronizaci chování se samicí (H1) a zda jsou skupiny rozdílné v četnosti sociálních interakcí se samicí na základě sedmi vybraných prvků chování (H2). V neposlední řadě mě zajímal také vliv estru na chování pozorovaných potkanů (H3 a H4).

5.1 Výsledky screeningu aktivity v průběhu noci

Pro výběr 2 časových úseků v rámci každé noci, které podrobím další analýze, jsem provedla screening aktivity potkanů v každé z 15 klecí v průběhu náhodně vybrané temné fáze („noci“). Nejvíce aktivní byli pozorovaní jedinci jednak ihned po zhasnutí světel v místnosti (začátek „noci“), jednak 4 hodiny poté (obr. 5).



Obr. 5: Výsledné hodnoty získané ze 100 záznamů screeningu aktivity (jedinci byli aktivní, tmavé pole) a neaktivity (jedinci se nepohybovali, světlé pole) pozorovaných jedinců v každém z vybraných časů (vizte 4.4 Výběr videozáznamů k analýze) od zhasnutí po rozsvěcení (každých 20 minut), čas vztahený k teoretické půlnoci pozorovaných subjektů

Podle nalezených vrcholů jsem vybrala časy (tab. 5), ve kterých jsem sledovala vybrané prvky chování a zaznamenávala, kde se jedinci nacházejí. Analýza videozáznamu vždy probíhala v úseku 30 minut po zhasnutí a následně dalších 30 minut po 4. hodině po zhasnutí.

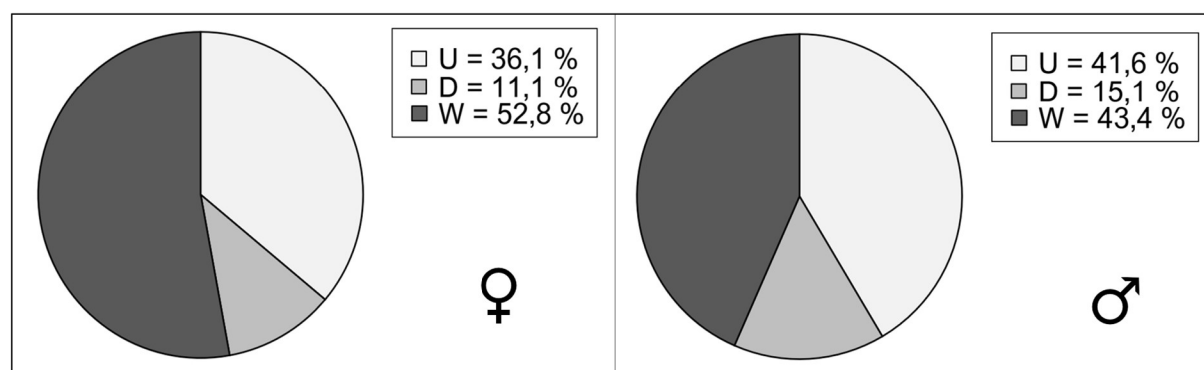
Tab. 5: Přehled časů nejvyšší aktivity pro jednotlivé běhy

Běh	Čas prvního vrcholu	Čas druhého vrcholu
A	21.48–23.48	1.48–2.28
B	21.38–23.38	1.38–2.18
C	22.10–0.10	2.10–2.50

5.2 Výsledky vlivu omezení hry na prostorovou synchronizaci se samicí

Klec jsem rozdělila do 3 úseků (U, D a W, obr. 4). Celkem jsem napozorovala 15 klecí (vizte Příloha 1), přičemž u klece 5 z běhu C nebylo možné provést veškerá pozorování. Ve druhém dni videozáznamu došlo k utržení horního patra, čímž bylo zrušeno základní rozdělení klece do 3 úseků (nebyly odděleny úseky U a D). Každou klec jsem pozorovala celkem čtyřikrát (2 vybrané noci, v rámci každé noci 2 časové výseky), pokud to bylo možné s ohledem na nedostupné videozáznamy (vizte Příloha 2). Dohromady jsem detailně napozorovala 25 hodin videozáznamu se ziskem celkem 18 tisíc záznamů o pozici pozorovaných jedinců v rámci klece.

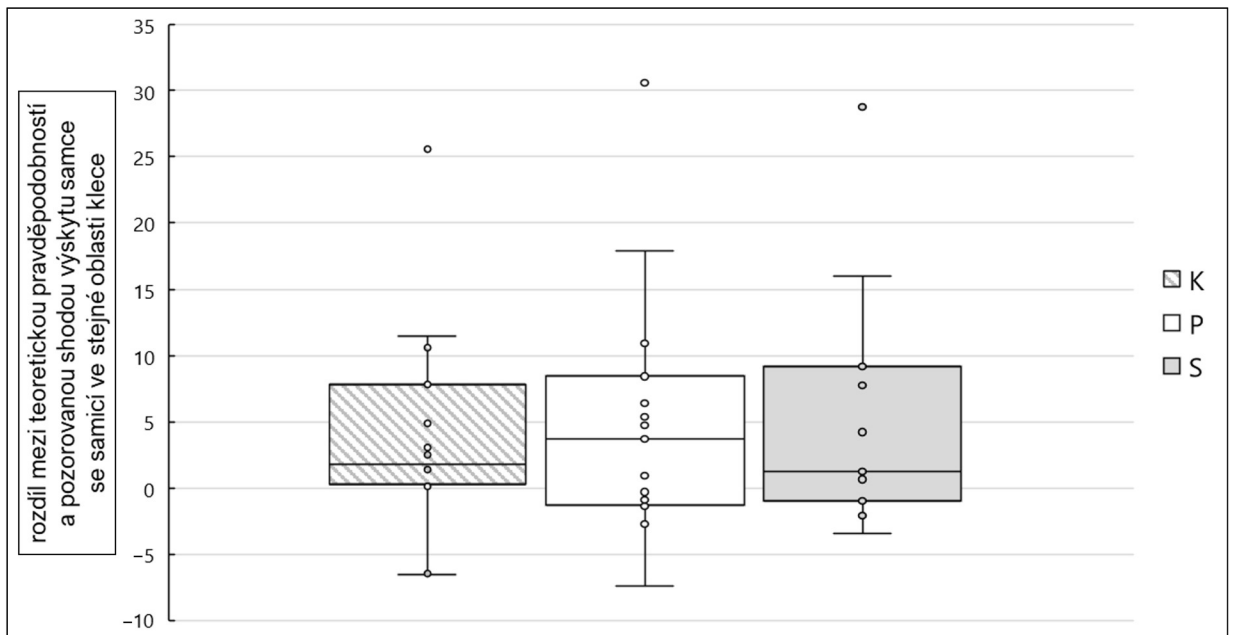
Z nasbíraných dat vyplývá, že pozorovaní jedinci preferovali v průměru nejvíce oblast W, kde se nacházelo běhací kolečko a zpravidla také pítka. Pozorované samice nejvíce času strávily v oblasti s kolečkem (52,8 % času v průměru), samci se zdržovali především v oblasti kolečka (W) a na vyvýšeném patře (U) (obr. 6).



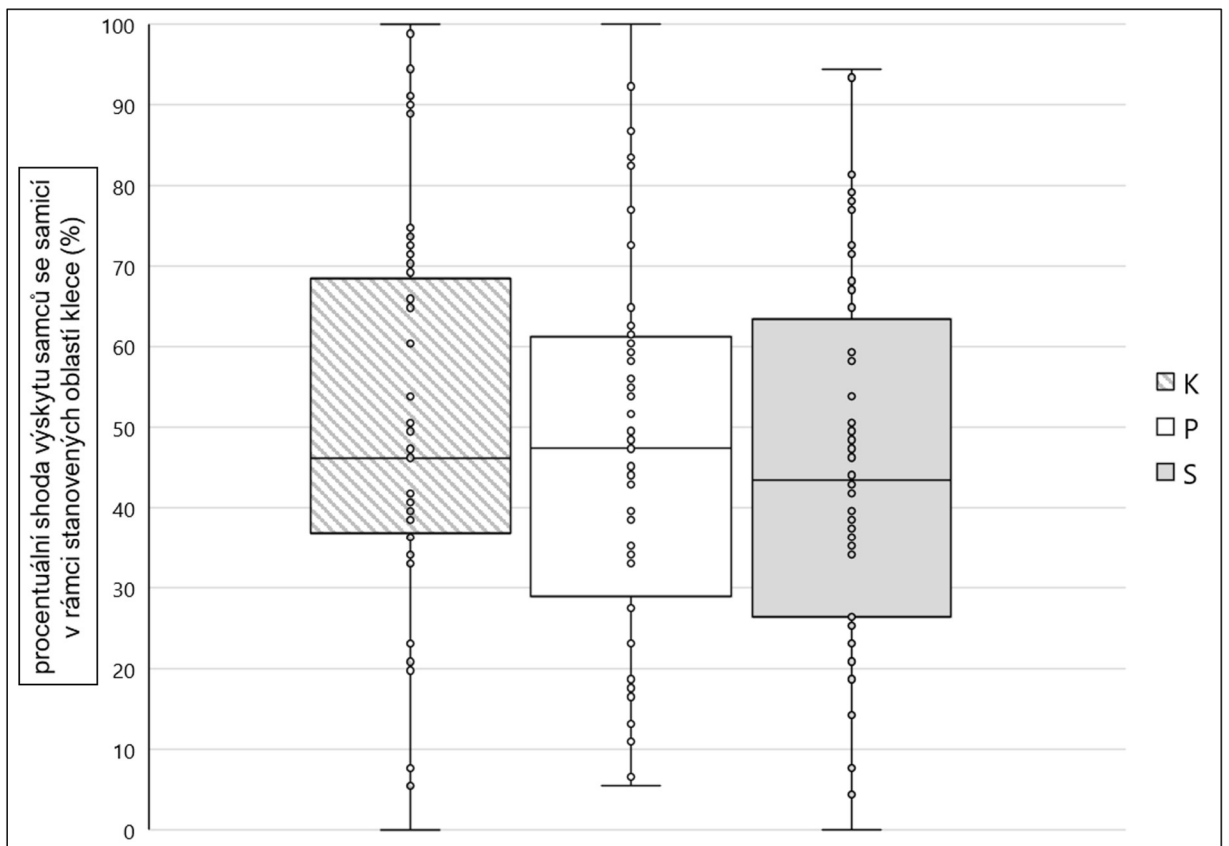
Obr. 6: Preference oblastí klece (U – up, D – down, W – wheel). Souhrnné výsledky za pozorované samice (vlevo) v porovnání s výsledky chování samců (vpravo)

5.2.1 Vyhodnocení vlivu omezení hry na prostorovou synchronizaci se samicí

Pomocí neparametrického jednovýběrového Wilcoxonova testu jsem ověřila, že rozdíly pro každého pozorovaného samce (průměr za všechna pozorování) se statisticky významně liší od nuly (bez ohledu na treatment). Výsledky ukazují, že samci se významně častěji nacházeli právě v té části klece, kde se nacházela také samice ($W = 577$; $n = 45$; p -hodnota = 0,00082). Rozdíly mezi pozorovanou skutečností a teoretickou pravděpodobností společného výskytu samce se samicí jsem našla u většiny jedinců (obr. 7).



Obr. 7: Rozdíl získaný odečtením teoretické pravděpodobnosti výskytu samce společně se samicí ve stejné oblasti klece od pozorované procentuální shody výskytu samce se samicí ve stejné oblasti klece (K, P, S – skupiny samců dle možnosti hry během rané ontogeneze). Jednotlivé body zvýrazňují individuální hodnoty (v případě dvou a více stejných hodnot zobrazen pouze 1 bod)



Obr. 8: Procentuální shoda výskytu samců (K, P, S – jednotlivé skupiny samců dle možnosti hry během rané ontogeneze) se samicí v rámci stanovených oblastí klece (%). Jednotlivé body zvýrazňují individuální hodnoty pro jednotlivé samce v každém z pozorování (v případě dvou a více stejných hodnot zobrazen pouze 1 bod)

Po statistickém vyhodnocení (vizte 4.6.1 Statistická analýza prostorové synchronizace chování) hypotézy o prostorové synchronizaci (H1, vizte 2 Cíl práce a hypotézy) s využitím programu RStudio (aplikován lineární smíšený model a likelihood-ratio test) jsem dostala výsledek ($\chi^2(2) = 1,037$; $n = 144$; p -hodnota = 0,5954) ukazující na neplatnost stanovené hypotézy (H1, vizte 2 Cíl práce a hypotézy). Na rozdíl od očekávání výsledky neukázaly, že intenzivnější herní zážitek během rané ontogeneze zvýší prostorovou synchronizaci chování se samicí. Přesto někteří jedinci v některých pozorováních vykazovali zvýšenou synchronizaci (obr. 8), což by mohlo poukazovat na význam individuální variability mezi pozorovanými jedinci.

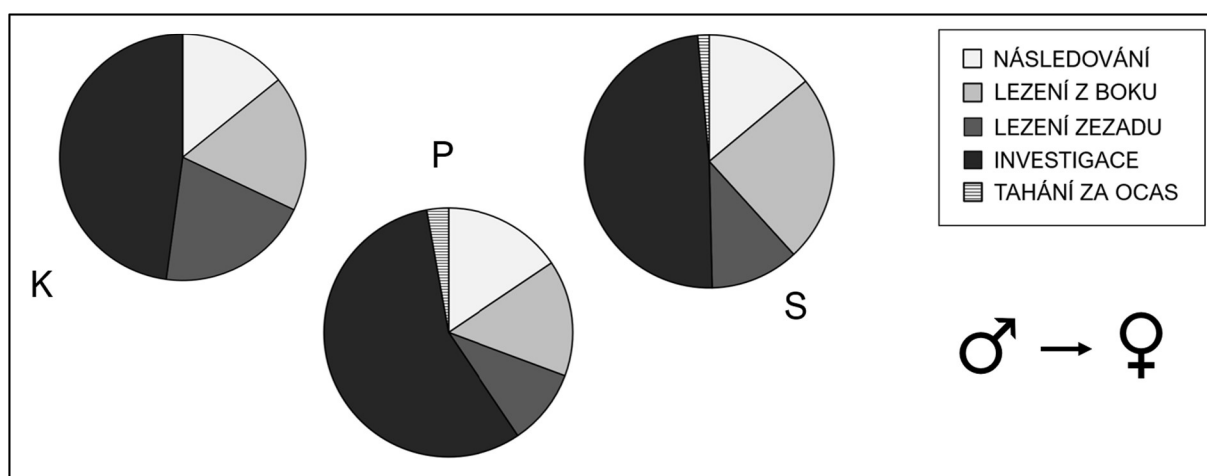
Z vyhodnocení prostorové synchronizace vyplývá, že rozdílná možnost hry během rané ontogeneze u samců laboratorních potkanů *Long-Evans* nemá na základě nasbíraných dat vliv na prostorovou synchronizaci chování se samicí. Žádná ze tří skupin samců rozdělených dle omezení hry během rané ontogeneze se statisticky významně neliší od ostatních v trávení času ve stejné části klece jako samice.

5.3 Výsledky vlivu omezení hry na četnost sociálních interakcí se samicí

Pozorované interakce byly kategorizovány do sedmi vybraných prvků (tab. 3), které jsem dále pro statistické vyhodnocení dělila na směrové a nesměrové. Zaznamenané prvky se zařazením mezi směrové jsem hodnotila zvlášť, pokud činitelem byla samice (směrové od samice) nebo pokud činitelem byl samec (směrové od samce).

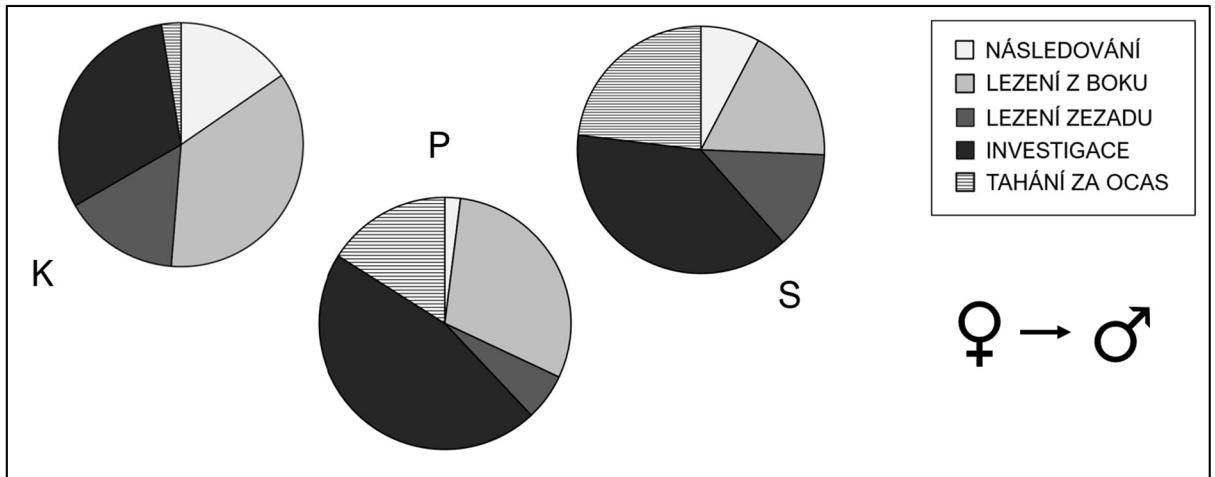
Celkem jsem zaznamenala během pozorování 1 030 interakcí mezi samcem a samicí. Hravý souboj jsem zaznamenala 94krát. Společnému spánku se samicí se pozorovaní samci věnovali dohromady téměř 12 minut (714,83 sekundy) za celou dobu záznamu.

O prvky směrové se jednalo v 913 případech. Z pozorovaných směrových interakcí bylo 785 z nich označeno jako směrové ze strany samce. Mezi směrovými prvky ze strany samce se nejčastěji objevoval prvek investigace anogenitální oblasti (50,6 %), s nejnižší četností jsem zaznamenala prvek tahání za ocas (1,3 %), který se například u jedinců skupiny K nevyskytnul vůči samicí ani jednou (obr. 9).



Obr. 9: Zastoupení jednotlivých prvků v souhrnné kategorii směrové prvky (tab. 3) od samce směrem k samicí, porovnání jednotlivých skupin samců (K, P, S)

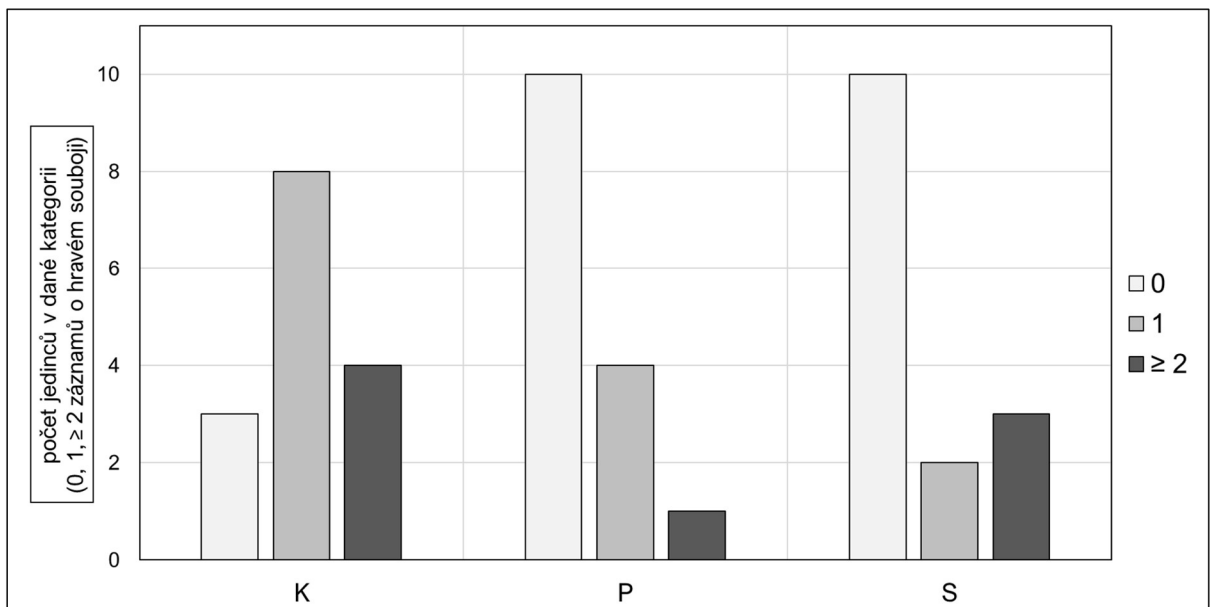
Ze 128 interakcí směrových ze strany samice tvořilo tahání za ocas největší část (14,1 %), především u jedinců skupin S a P. Největší podíl na směrových interakcích ze strany samice měly interakce typu investigace anogenitální oblasti (39,1 %), ale značné procento záznamů (28,1 %) obsahovalo také prvek lezení z boku, především v případě skupiny K (obr. 10).



Obr. 50: Zastoupení jednotlivých prvků zahrnutých pod souhrnnou kategorií směrové prvky (tab. 3) ze strany samice směrem k samci, porovnání jednotlivých skupin samců (K, P, S)

5.3.1 Vyhodnocení vlivu omezení hry na četnost sociálních interakcí se samicí

Rozdílná možnost hry během rané ontogeneze má dle nasbíraných dat vliv na četnost sociálních interakcí se samicí typu hravý souboj (obr. 11), data o četnosti hravého souboje po statistickém vyhodnocení ukazují na platnost hypotézy (H2, vizte 2 Cíl práce a hypotézy).



Obr. 11: Porovnání jedinců z každé skupiny (K, P, S – jednotlivé skupiny samců dle možnosti hry během rané ontogeneze) v počtu interakcí označených za hravý souboj se samicí (0 – samec se neúčastnil žádného hravého souboje se samicí; 1 – samec se účastnil právě 1 interakce se samicí typu hravý souboj; ≥ 2 – samec se účastnil 2 a více interakcí se samicí typu hravý souboj)

Po statistickém vyhodnocení dat jsem zjistila, že četnost sociálních interakcí se samicí se v prvku hravý souboj liší dle možnosti hry během rané ontogeneze ($\chi^2(2) = 7,3$; $n = 150$; p -hodnota = 0,02601). U hravého souboje jsem našla rozdíl mezi skupinou K s kinematickým omezením v 3D-prvcích hry nízkým stropem experimentální klece a kontrolní skupinou P. Skupina K měla statisticky významně více interakcí označených za hravý souboj se samicí než kontrolní skupina P (p -hodnota = 0,0325). V případě skupiny S omezené nehravým partnerem se ukázalo mírné snížení počtu interakcí označených za hravý souboj oproti ostatním skupinám, ale od kontrolní skupiny P se statisticky významně neliší (p -hodnota = 0,7914).

Žádná ze tří skupin samců rozdělených dle omezení hry během rané ontogeneze se statisticky významně neliší od ostatních v četnosti ostatních sledovaných prvků sociálního chování (tab. 3). Výsledné hodnoty získané ze statistického testování směrových prvků ze strany samce ($\chi^2(2) = 0,2566$; $n = 150$; p -hodnota = 0,8796) a směrových prvků ze strany samice ($\chi^2(2) = 2,7738$; $n = 150$; p -hodnota = 0,2498) v programu RStudio ukazují na zamítnutí předkládané hypotézy (H2, vizte 2 Cíl práce a hypotézy).

5.4 Vyhodnocení sociálního chování vůči samicí kolem estrální noci

Celkem jsem zaznamenala chování ve 3 klecích pro noc typu N0 (noc předcházející předestrální noci), v 10 klecích pro noc typu N1 (předestrální noc) a dále ve 12 klecích pro noc typu N2 (noc po estru) a v 5 klecích pro noc typu N3 (druhá noc v pořadí po estru). Pro ověření dvou ze stanovených hypotéz (H3 a H4) jsou dostupná data jen ze 3 klecí (tab. 6), u kterých existuje reprezentativní záznam z celé noci (tj. 2 pozorování v rámci 1 noci, vizte 5. 1 Výsledky screeningu aktivity v průběhu noci a Příloha 2), a to od obou nocí kolem estrální noci (N1 a N2).

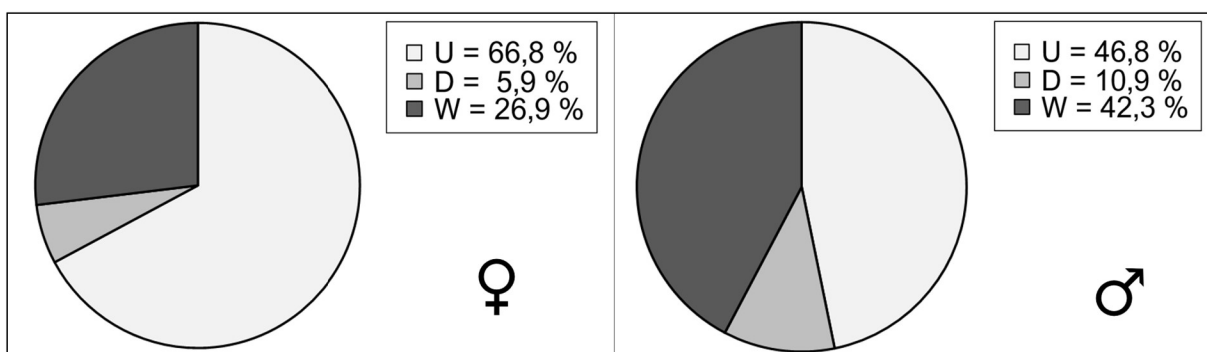
Tab. 6: Přehled dostupných dat pro vyhodnocení hypotéz o vlivu estrálního cyklu (N1 – noc předcházející estrální noci, N2 – noc po estrální noci)

Popis kategorie	Běh A (6 klecí)	Běh B (4 klece)	Běh C (5 klecí)	Celkem (15 klecí)
počet klecí se záznamy z celé noci N1 i N2	0	1	2	3
počet klecí se záznamy z celé noci typu N1	2	2	3	7
počet klecí se záznamy z celé noci typu N2	0	3	4	7
počet klecí se záznamem z ½ noci typu N1	3	0	0	3
počet klecí se záznamem z ½ noci typu N2	4	0	0	4
počet klecí s úplnou absencí nocí N1 i N2	1	1	1	3

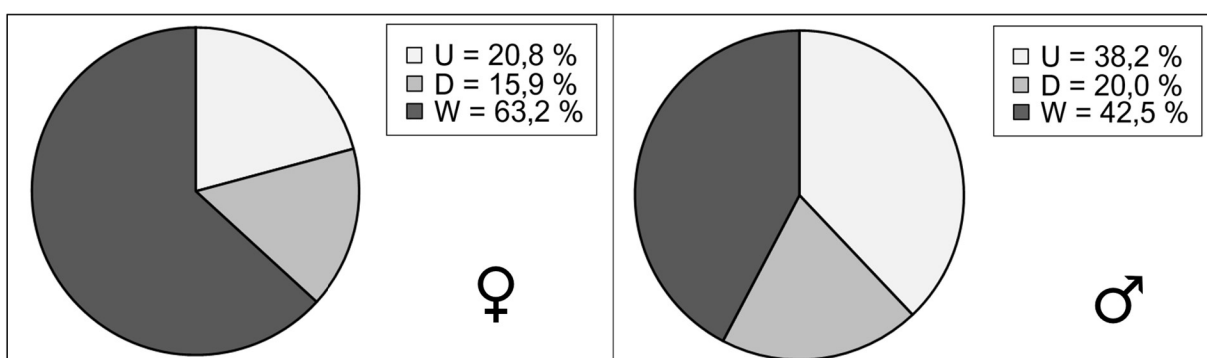
Kvůli nedostatku dat (vizte Příloha 2) a nevyváženosti vzorku pro porovnání situace před estrem a po estru (tab. 6) není možné statisticky vyhodnotit vliv estrální noci na chování sledovaných jedinců a zaujmout stanovisko ke dvěma z vytyčených hypotéz (H3 a H4, vizte 2 Cíl práce a hypotézy), neboť by nebylo možné zohlednit faktor klece a příslušnosti k běhu (tab. 6). Možná není ani případná následná analýza zaměřená již více na vliv odchovu skupin K, P, S, která by se věnovala tomu, zda se liší od sebe jednotlivé skupiny samců s různou zkušeností s hrou během rané ontogeneze právě v sociálním chování vůči samicí před estrální nocí a po estrální noci. Lze však představit nasbíraná data z nocí typu N1 a N2, přičemž pro každou z vybraných nocí pozorování jsou zpravidla 2 záznamy (pokrytí celé noci, tab. 5), dohromady jsem nasbírala data ze 17 úseků z nocí typu N1 a 18 úseků z nocí typu N2 (tab. 6).

5.4.1 Výsledky prostorové synchronizace se samicí kolem estrální noci

Klec jsem si pomyslně rozdělila do 3 úseků (U, D a W, obr. 4). Celkem jsem zaznamenala chování v 8,5 h záznamu z nocí typu N1 (předestrální noc) a 9 hodin z nocí typu N2 (noc po estru) (tab. 6, vizte Příloha 1). Z nasbíraných dat vyplývá, že pozorovaní jedinci obou pohlaví ve sledované noci, která předcházela estrální noci, preferovali nejvíce oblast U (vyvýšené patro) a v noci, která následovala po estrální noci, obě pohlaví preferovala nejvíce oblast W, kde se nacházelo běhací kolečko (obr. 12 a obr. 13).



Obr. 12: Preference oblastí klece (U – up, D – down, W – wheel) v předestrální noci (N1). Výsledky za pozorované samice (vlevo) a výsledky pozorování samců (vpravo)



Obr. 13: Preference oblastí klece (U – up, D – down, W – wheel) v noci po estrální noci (N2). Výsledky za pozorované samice (vlevo) a výsledky pozorování samců (vpravo)

5.4.2 Výsledky četnosti sociálních interakcí se samicí kolem estrální noci

Pozorované interakce byly kategorizovány do sedmi vybraných prvků (tab. 3), které jsem dále dělila na směrové (směrové od samce, pokud činitelem byl samec, nebo směrové od samice, pokud činitelem byla samice) a nesměrové (hravý souboj, společný spánek). Celkem jsem zaznamenala v nocích typu N1 (předestrální noc) a N2 (noc následující po estrální noci) 851 interakcí mezi samcem a samicí, více interakcí jsem pozorovala v nocích typu N1 (tab. 7).

Tab. 7: Přehled zaznamenaných sociálních interakcí v noci typu N1 (noc předcházející estrální noci) a N2 (noc následující po estrální noci)

	Hravý souboj	Společný spánek	Směrové od samce	Směrové od samice	Celkem
Četnost v nocích typu N1	52	8 (6 minut)	493	77	630
Četnost v nocích typu N2	16	11 (4 minuty)	178	16	221

6 Diskuse

6.1 Shrnutí výsledků mé práce a členění diskuse

V této diplomové práci zkoumám důsledky raných ontogenetických zkušeností na sociální chování samců laboratorních potkanů (*Rattus norvegicus*) kmene *Long-Evans*. Výzkum zahrnuje tři odlišné skupiny samců potkanů dle možnosti sociální hry po odstavu: skupinu K (kinematické omezení), skupinu P s plnou hrou (kontrolní skupina) a skupinu S (sociální omezení partnerem z kmene *Fischer 334*).

Na rozdíl od očekávání (H1, vizte 2 Cíl práce a hypotézy) mé výsledky naznačují, že intenzivnější herní zážitky během rané ontogeneze nezvyšují prostorovou synchronizaci samců se samicí. Mezi skupinami K, P, S nebyl statisticky významný rozdíl v preferenci oblasti klece, kde byla přítomna samice (vizte 5.2.1 Vyhodnocení prostorové synchronizace chování).

Výsledky mé práce částečně podporují vytyčenou hypotézu H2 (vizte 2 Cíl práce a hypotézy) o četnosti interakcí mezi samcem a samicí. Různá míra možnosti realizace sociální hry po odstavu měla na základě vyhodnocení mého pozorování statisticky významný vliv na četnost hravých soubojů mezi samcem a samicí, přičemž skupina K vykazovala výrazně více interakcí typu hravý souboj než kontrolní skupina P. Při hodnocení souhrnné kategorie směrové prvky (následování, lezení na hřbet, investigace anogenitální oblasti, chytání ocasu) se výsledky rozcházejí s původní hypotézou H2 (vizte 5.3.1 Vyhodnocení četnosti sociálních interakcí).

Pro hodnocení hypotéz o vlivu estrálního cyklu (H3 a H4, vizte 2 Cíl práce a hypotézy) jsem neměla dostatečné množství dat. Nasbíraná data však nastiňují, že by mohlo být zajímavé se v budoucích pracích zaměřených na rozdílnou možnost hry během rané ontogeneze u potkanů věnovat dopadům na sociální chování samců vůči cyklující samicím s ohledem na fázi estrálního cyklu. Interakcí mezi samcem a samicí v noci předcházející estrální noci jsem zaznamenala přes 600, v noci následující po estrální noci záznamy obsahovaly interakcí mezi samcem a samicí třikrát méně (vizte 5.4 Vyhodnocení sociálního chování vůči samicí kolem estrální noci).

S ohledem na rozložení nasbíraných dat diskutuji v následujících odstavcích své výsledky z ověřování hypotéz H1 a H2 v kontextu publikovaných studií s podobným zaměřením. S ohledem na jejich nízký počet odkazuji v diskusi i na články s některými odlišnými aspekty (tab. 2), proto se dále věnuji metodám ve své práci v porovnání s dalšími studii. Také upozorňuji na limity předkládané diplomové práce (včetně nevyhodnocení hypotéz H3 a H4 o estrálním cyklu) a nakonec přináším náměty pro další studium na základě zjištění této práce.

6.2 Výsledky testovaných hypotéz v kontextu dosavadních zjištění

Obecně panuje shoda o existenci vlivu zkušenosti z rané ontogeneze na pozdější chování a mnoho studií přináší experimentální důkazy o změně sociálního chování potkanů důsledkem herní deprivace v raném věku (např. Panksepp & Beatty 1980; Hole 1991; Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999a; Holloway & Suter 2004; Varlinskaya & Spear 2008; Green et al. 2013; Kentrop et al. 2018). Výsledky prostudovaných článků (tab. 2) se rozcházejí především v tom, do jaké míry sociální chování tomuto vlivu podléhá a které jeho aspekty jsou ovlivněny.

6.2.1 Vliv herní deprivace v rané ontogenezi na prostorovou synchronizaci

Na základě mých dat z pozorování dospělých potkanů samčího pohlaví kmene *Long-Evans* s různou zkušeností s hrou z období rané ontogeneze v jedné kleci s přirozeně cyklující samicí se ukázalo, že samci se celkově koordinují se samicí (obr. 7). Zároveň ale v preferenci oblasti klece v závislosti na výskytu samice nebyl rozdíl mezi samci s omezenou možností hry a samci bez omezení (obr. 8). K podobnému výsledku v rámci prostorové synchronizace chování potkanů došli také autoři studie, která se věnovala sociálnímu chování a motivaci samců. Jedinci preferovali oblast, kde se nacházel sociální partner oproti oblasti, kde byl partner oddělen plexisklem. Nebyl však zaznamenán rozdíl mezi izolovanými jedinci a jedinci bez deprivace, a to jak v případě pozorování juvenilů, tak dospělců (obě věkové kategorie izolované po odstavu) (Van den Berg et al. 1999b).

6.2.2 Vliv herní deprivace v rané ontogenezi na četnost interakcí

Mé výsledky ukazují, že je rozdíl mezi herně deprivovanými jedinci a kontrolní skupinou v četnosti hravého souboje (vizte dále), ale nikoliv v četnosti ostatních sociálních interakcí. Po vyhodnocení souhrnné kategorie zahrnující prvky sociálního chování (mimo hravý souboj a společný spánek) jsem došla k závěru, že není rozdíl v celkové četnosti sociálních interakcí samců se samicí při porovnávání dospělých samců s různou mírou omezení sociální hry po odstavu. V případě četnosti sociálních interakcí se studie srovnatelné s mými výsledky hledají obtížněji vzhledem k různým postupům herní deprivace jedinců a metodám hodnocení sociálního chování (vizte dále). Pokud se však zaměříme na vliv jakékoliv herní deprivace na celkovou četnost sociálního chování v dospělosti, pak k podobným závěrům, kdy herní deprivace během rané ontogeneze potkanů neměla celkově vliv na sociální chování, došlo jen pár studií (Siviy et al. 1997; Pellis et al. 1999). Kromě potkanů došlo k pozorování absence vlivu herní deprivace také u jelenců ušatých (*Odocoileus hemionus*) (Müller-Schwarze 1968).

Avšak mnoho nalezených studií uvádí, že jejich data poukazují na existenci vlivu deprivace na pozdější sociální chování potkanů. V případě chování potkanů samčího pohlaví herní deprivace může vést ke zvýšení (Panksepp & Beatty 1980; Van den Berg et al. 1999a) či ke snížení (Varlinskaya & Spear 2008; Green et al. 2013; Stark & Pellis 2020) počtu sociálních interakcí mezi samci. Podobně u pozorování samic výsledky ukazují na zvýšení (Varlinskaya & Spear 2008) či snížení (Spevak et al. 1973; Schneider et al. 2016a) počtu sociálních interakcí po herní deprivaci. Herní deprivace u obou pohlaví může vést také ke snížení celkové aktivity jedinců (Van den Berg et al. 1999b; Varlinskaya & Spear 2008) a dále u samců také ke změně času stráveného sociálním chováním (Panksepp & Beatty 1980; Van den Berg et al. 1999b) a ke změně latence zapojení se do sociálního chování (Van den Berg et al. 1999c; Kentrop et al. 2018).

6.2.3 Hravý souboj v kontextu herní deprivace v rané ontogenezi

Ve své práci jsem se zaměřila na otázku, zda má různá možnost sociální hry po odstavu vliv na četnost hravých soubojů mezi samcem a samicí po dosažení dospělosti (H2, vizte 2 Cíl práce a hypotézy). Podle mého pozorování se statisticky významně liší četnost hravého souboje se samicí mezi skupinou K (kinematické omezení) a kontrolní skupinou P (plná hra), konkrétně

došlo po herní deprivaci ke zvýšení počtu interakcí typu hravý souboj se samicí. Ve své práci jsem našla rozdíl oproti kontrolní skupině v případě skupiny K (kinematické omezení), nikoliv v případě skupiny S (sociální omezení). To si vysvětlují skrze rozdíly v omezení skupiny K a skupiny S. V případě skupiny S došlo k omezení času stráveného sociální hrou, protože odchov (treatment) této skupiny zahrnoval spárování s výrazně méně hravými jedinci *Fischer 344*, avšak všechny prvky hravého souboje (z angl. *play fighting*) byly jedincům ze skupiny S umožněny (Liu et al. 2023). Oproti tomu jedinci skupiny K byli kinematicky omezeni v provozování prvků 3D-charakteru sníženým stropem klece, což znamená, že po dobu odchovu neměli žádnou možnost uskutečnit základní prvky hravého souboje (Liu et al. 2023), jako je připíchnutí (z angl. *pinning*) nebo boxování (z angl. *wrestling*) (Panksepp & Beatty 1980; Pellis & Pellis 2007). A právě toto chování (připíchnutí a boxování) jsem zahrнула na základě rešerše (Panksepp & Beatty 1980; Siviy et al. 1997; Pellis & Pellis 2007; Himmler et al. 2016) do své definice prvku hravý souboj (tab. 3) při sběru dat k vyhodnocení vlivu omezení sociální hry během rané ontogeneze na četnost hravého souboje se samicí v dospělosti. Předpokládám, že jsem mohla zachytit u skupiny K potřebu kompenzovat úplnou absenci základních prvků hravého souboje během rané ontogeneze, která u skupiny S nevznikla.

Hravý souboj (z angl. *play fighting*) se vyznačuje nasměrováním orálního kontaktu (náznak kousnutí) na soupeřův zátylek, připíchnutím (z angl. *pinning*) partnera (jedinec stojí nad partnerem, který leží na zádech), boxováním předními končetinami (*wrestling*) a především nižší silou útoku, čímž se také liší od vážných soubojů (Pellis & Pellis 1987; Yamada-Haga 2002; Himmler et al. 2016). U potkanů můžeme hravé souboje pozorovat v juvenilním období (Pellis & Pellis 1990, 1997) i po dosažení pohlavní dospělosti (Pellis & Pellis 1992; Pellis et al. 2017). Několik studií došlo k podobnému výsledku jako já ve své práci, kdy jejich nasbíraná data poukazují na existenci vlivu herní deprivace na četnost hravého souboje (Panksepp & Beatty 1980; Hole 1991; Holloway & Suter 2004; Varlinskaya & Spear 2008; Kentrop et al. 2018; Siviy 2018). Většina z uvedených studií pozorovala zvýšení počtu hravých soubojů u herně deprivovaných jedinců, což by mohlo být vysvětleno tím, že herně deprivovaní jedinci mají tendenci nahrazovat si předchozí zamezení v uskutečňování sociální hry (Liu et al. 2023).

Nalezla jsem ovšem také studie, jejichž výsledky rozporují má zjištění o vlivu herní deprivace na interakci typu hravý souboj. V takovém případě autoři poukazují na to, že herní deprivace v rané ontogenezi nemá vliv na hravé souboje v pozdější fázi vývoje jak u samců (Green et al. 2013), tak i u samic, byť samice vykazovaly toto chování s nízkou četností bez ohledu na předchozí odchov (Kentrop et al. 2018). Rozdílné výsledky oproti mé práci by mohly být způsobeny značně odlišným způsobem herní deprivace jedinců ve zmíněných studiích.

6.3 Použité metody v kontextu dosavadních zjištění

6.3.1 Způsob herní deprivace jedinců

Na základě mých dat mělo omezení sociální hry ze všech sledovaných prvků (tab. 3) vliv pouze na četnost hravého souboje. Odchov potkanů, jejichž chování jsem analyzovala ve své diplomové práci, je výjimečný tím, že jsem porovnávala dva typy omezení: sociální omezení (nehravý partner *Fischer 344*) a kinematické omezení (snížený strop klece vedoucí k omezení prvků 3D-charakteru), přičemž varianta kinematického omezení je na základě mé rešerše

(tab. 2) mezi publikovanými pracemi zcela ojedinělá. Předkládaná diplomová práce se dále od mnohých pracích odlišuje tím, že nedošlo k izolaci, ale pouze k omezení sociální hry (experimentální jedinci byli při odchovu od sociálního partnera odděleni kovovým pletivem, které umožňovalo dotyk jedinců, vzájemnou péči o srst, olfaktorickou komunikaci i vokalizaci). Důvodem odlišných zjištění může být právě volba jiné formy herní deprivace v mé práci, kdy jedinci nebyli zcela izolováni (měli možnost sociální interakce přes kovové pletivo), nebo jedinečné kinematické omezení (právě u skupiny K byl nalezen statisticky významný rozdíl oproti kontrolní skupině P).

Ve své podstatě existují dva základní způsoby herní deprivace: naprostá izolace jedinců od ostatních jedinců a omezení možnosti sociální hry jedinců. Omezení možnosti sociální hry zahrnuje částečné odebrání sociálních interakcí či některých hravých prvků. Toto omezení probíhá zpravidla skrze cílené spárování se specifickým partnerem (partner ovlivněn podáním zklidňujících látek (Einon et al. 1978), partner je dospělý a z toho důvodu méně reaguje na výzvy ke hře (Pellis et al. 2017), partner je z málo hravého kmene *Fischer 344* (Siviy 2020)). Při omezení možnosti sociální hry během rané ontogeneze autoři pozorují změny v sociálním chování v pozdějších fázích života (Pellis et al. 1999; Schneider et al. 2016a; Schneider et al. 2016b; Stark & Pellis 2020; Stark et al. 2020).

Omezení sociální hry formou izolace v raných fázích života podle mnoha prací také vede k řadě abnormalit chování v dospělosti (Johnson et al. 1972; Panksepp & Beatty 1980; Day et al. 1982; Gentsch et al. 1988; Byrd & Briner 1999; Van den Berg et al. 1999b; Varlinskaya & Spear 2008; Green et al. 2013; Kentrop et al. 2018). Otázkou je rozlišení vlivu absence sociální hry a naprosté izolace, zvláště v případě druhu žijícího sociálně v mnohačetných koloniích, jakým je potkan. Izolace jedince od skupiny vede k mnohým změnám v chování. Pokud autoři vyberou izolaci jako způsob herní deprivace, může být obtížné určit, zda je důležitější nepřítomná sociální hra, nebo má na změnu chování vliv izolace (Bekoff 1976; Holloway & Suter 2004). Přesto v případě experimentu, kdy autoři přímo porovnávali potkany s omezenou možností hry a zcela izolované potkany, se mezi nimi neukázal žádný významný rozdíl (Hole 1991). Otázkou je, zda výsledky tohoto porovnání neovlivnilo, že i během izolace měli jedinci možnost olfaktorického a ultrasonického kontaktu (Hole 1991).

Neméně důležitý při porovnávání způsobu herní deprivace je také čas strávený herní deprivací. Některé studie jedince deprivují nepřetržitě celé dny až týdny (Einon et al. 1981; Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999a, 1999b, 1999c; Holloway & Suter 2004; Varlinskaya & Spear 2008; Schneider et al. 2016a). Jiní pak odebírají experimentálním jedincům možnost sociální hry jen v krátkých úsecích, například každý den na několik hodin (Hole 1991; Siviy et al. 1997; Green et al. 2013; Kentrop et al. 2018). Dále autoři prací experimentálně odchované jedince buď pozorují hned po ukončení odchovu (Hole 1991; Siviy et al. 1997; Holloway & Suter 2004; Varlinskaya & Spear 2008; Green et al. 2013; Kentrop et al. 2018), nebo je pozorují až po pauze, která trvá dny až týdny a během které autoři izolované jedince umístí do páru nebo do skupiny s dalšími potkany (Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999a, 1999b, 1999c; Schneider et al. 2016a).

S postupem zvoleným pro herní deprivaci jedinců také úzce souvisí odchov kontrolní skupiny, se kterou jsou následně porovnávány výsledky herně deprivovaných jedinců. Jedinci z kontrolní skupiny bez deprivace mohou být chováni skupinově nebo v párech po celou dobu odchovu (sociální hra umožněna kdykoliv). V takovém případě autoři jedné z prací pozorovali

nárůst prvků hravého chování u jedinců s omezenou možností hry oproti jedincům z kontrolní skupiny bez omezení (Holloway & Suter 2004). V mé práci měly všechny skupiny včetně kontrolní (skupina bez omezení) možnost sociální hry na 1 hodinu denně podobně jako v dalších studiích (Einon et al. 1978; Potegal & Einon 1989). Jelikož se na základě mnou nasbíraných dat neukázal statisticky významný rozdíl mezi jedinci s omezením a kontrolní skupinou, nabízí se otázka, zda u jedinců pozorovaných v mé práci nedošlo k omezení hry i u kontrolní skupiny vzhledem k časovému úseku, ve kterém byla hra jedincům umožněna.

6.3.2 Načasování herní deprivace jedinců v rámci ontogeneze

V diplomové práci jsem pozorovala jedince, u kterých byla manipulace cílena na juvenilní období, konkrétně k herní deprivaci došlo mezi odstavením a dosažením dospělosti podobně jako v dalších studiích (Panksepp & Beatty 1980; Siviy et al. 1997; Van den Berg et al. 1999c; Holloway & Suter 2004; Green et al. 2013). Na důležitost načasování poukazuje několik z nalezených studií (Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999b; Varlinskaya & Spear 2008). Práce porovnávající vliv herní deprivace (izolace na 5 dní) hned po odstavení, týden po odstavení, těsně před dosažením pohlavní dospělosti a v rané dospělosti uvádí, že nejvýraznější změna chování byla zaznamenána u jedinců izolovaných hned po odstavení a mírný vliv autoři našli také u jedinců izolovaných během juvenilní periody. Naopak izolace až po dosažení pohlavní dospělosti neovlivnila počet sociálních interakcí (Varlinskaya & Spear 2008). S tím je v rozporu studie porovnávající vliv izolace po odstavení a v dospělosti, která uvádí, že izolace v dospělosti vedla k navýšení celkové aktivity (Van den Berg et al. 1999b). Nicméně ze všech nalezených prací zabývajících se porovnáním herní deprivace v různých fázích ontogeneze (Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999b; Varlinskaya & Spear 2008) vyplývá, že autoři zjistili rozdílné výsledky u jedinců izolovaných hned po odstavení a později během ontogeneze, a to především po dosažení pohlavní dospělosti.

Kromě načasování herní deprivace je v mnoha pracích různý také věk jedinců v době pozorování chování, které je dále hodnoceno ve světle vlivu předchozí herní deprivace. V předkládané diplomové práci jsem experimentálně odchované jedince pozorovala a hodnotila jejich chování po dosažení dospělosti na rozdíl od jiných prací, kdy autoři zajímali vliv herní deprivace na chování v juvenilním období (Panksepp & Beatty 1980; Siviy et al. 1997; Van den Berg et al. 1999b; Varlinskaya & Spear 2008; Pellis et al. 2017; Kentrop et al. 2018).

6.3.3 Způsob hodnocení sociálního chování

Na rozdíl od jiných studií jsem nezaznamenávala dva často sledované prvky chování: sociální exploraci (*social sniffing* či *social exploration*) a vzájemnou péči o srst (*grooming*) (Panksepp & Beatty 1980; Van den Berg et al. 1999b). Prvním důvodem je absence těchto prvků během pilotního pozorování náhodně vybraných jedinců. Druhým důvodem je snaha zajistit jednoznačné odlišení jednotlivých prvků od sebe. Sociální explorace (vezmeme-li v úvahu definici, že se jedná o olfaktorickou exploraci, tedy očichávání, druhého potkana v jiné části těla, než se nachází anogenitální oblast) by mohla být na černobílých videích střední kvality bez zvukové stopy snadno zaměněna s jiným chováním.

Studie věnující se sociálnímu chování u sledovaných jedinců zaznamenávají rozdílné prvky chování, byť například následování (*following*) a anogenitální exploraci (*anogenital*

sniffing) najdeme u mnohých z nich (Panksepp & Beatty 1980; Van den Berg et al. 1999a; Green et al. 2013). Seznam vybraných prvků chování v mé práci (tab. 3) zahrnuje nejen dva zmíněné prvky chování, ale obsáhla jsem v něm většinu ze širokého spektra prvků, které jsem našla v publikovaných studiích o sociálním chování potkanů. Mezi vybrané prvky sociálního chování jsem zařadila také prvek lezení na hřbet zezadu (*mounting*), přestože někteří autoři tento prvek řadí do sexuálního chování. Popisují jej jako nález samce na hřbet samice před zahájením samotného pohlavního styku (Van den Berg et al. 1999a). Jelikož jsem cíleně vynechala estrální noci při výběru pozorovaných časů a jelikož k pohlavnímu styku na žádném z vybraných videozáznamů nedošlo, rozhodla jsem se zařadit tento prvek mezi sociální chování.

6.3.4 Pohlaví pozorovaných jedinců

V provedeném experimentu popsaném v této práci jsem pozorovala trojice samců, ale doplněně přítomností cyklující samice. Prezenci samice jakožto sociálního partnera samci jsem našla jen u dalších 3 studií (Spevak et al. 1973; Day et al. 1982; Van den Berg et al. 1999a). Předkládaná práce je výjimečná tím, že jsem se soustředila na sociální chování mezi samcem a samicí a že přináší toto opomíjené experimentální uspořádání po více než 20 letech. Experimenty zabývající se sociálním chováním nebo přímo hrou zpravidla pozorují dvojice potkanů stejného pohlaví (tab. 2), nejčastěji se jedná o samce (Panksepp & Beatty 1980; Siviy et al. 1997; Green et al. 2013).

6.3.5 Příslušnost k laboratornímu kmeni

Publikované práce sbírají data především na laboratorních potkanech kmenů *Long-Evans* (Panksepp & Beatty 1980; Green et al. 2013) a *Wistar* (Hol et al. 1999; Van den Berg et al. 1999b; Holloway & Suter 2004; Kentrop et al. 2018). Otázkou je, zda volba kmene má vliv na výsledky související s herní deprivací. Jak známo, laboratorní kmeny potkanů se behaviorálně liší (Nakagawara et al. 1997; Siviy et al. 1997; Clemens et al. 2014; Himmler et al. 2014; Siviy 2020). Studie, která se věnovala herní deprivaci potkanů (*Fischer 344*, *Buffalo*), upozorňuje na to, že výraznější byly rozdíly mezi kmeny než při porovnání izolovaných a neizolovaných jedinců (Siviy et al. 1997). Jedinci laboratorního kmene *Fischer 344* jsou dnes známí svým označením za výrazně méně hravé (vizte 3.1.2 *Fischer 344*), nicméně i další kmeny by mohly behaviorálními odlišnostmi ovlivnit pozorované výsledky.

6.4 Limity provedeného experimentu a analýzy chování

6.4.1 Vliv estrálního cyklu na sociální chování vůči samici

Estrální cyklus ovlivňuje skrze změny v produkci hormonů (vizte 3.2 Estrální cyklus savců) chování samic a v důsledku má sekundárně vliv i na chování samců (vizte 3.4.6 Sociální chování potkanů). Mé výsledky naznačují, že více interakcí zřejmě probíhá v období před estrální nocí (tab. 7), ale kvůli absenci videozáznamů (vizte Příloha 1) a nízkému počtu dní záznamu v běhu A (3 dny) jsem nepokračovala ke statickému testování a nevyhodnocovala jsem hypotézy o vlivu estrálního cyklu (H3 a H4, vizte 2 Cíl práce a hypotézy). Z toho důvodu také neporovnávám tato má nasbíraná data s dalšími odbornými studiemi.

6.4.2 Videozáznamy

Kvalita videozáznamu byla poměrně nízká i přes vysokou citlivost kamer, především v temné fázi, během které probíhal záznam dat pro tuto diplomovou práci (vizte 4.4 Výběr videozáznamů k analýze chování). K této limitaci se přidalo umístění kamery, kdy, přestože byly použity dvě kamery z různých úhlů pro 1 klec, se téměř nikdy nepodařilo ani při využití obou úhlů zachytit všechny oblasti klece. Navzdory obtížím s rozpoznáním pozorovaných jedinců kvůli nízkému rozlišení videa jsem byla schopná jednotlivé prvky chování rozpoznat.

6.4.3 Značení potkanů

Značení samců pomocí barevných proužků o různé délce a o různém počtu bylo přehledné a vysoce systematické, avšak během temné fáze dne videozáznam neumožňoval odlišovat jednotlivé barvy, jejich počet však bylo stále možné rozeznat. Samice byly pro jednoznačné odlišení od samců ponechány zpravidla zcela bez proužků. Problém nastal ve chvíli, kdy v běhu C byly označeny vícečetnými proužky také samice. V několika klecích měl jeden ze samců stejné označení jako samice. Bylo tak nutné odlišit jednotlivé potkany podle kresby, což je obtížnější než orientace podle proužků, mohlo tím proto dojít k záměně jedinců.

6.5 Další možnosti výzkumu v oblasti sociálního chování potkanů

Oblast výzkumu sociálního chování a dopadu herní či sociální deprivace během rané ontogeneze by si zasloužila více prací, které porovnávají úplnou izolaci jedinců a pouhé omezení jedinců ve hře. Také by bylo zajímavé pokračovat ve snaze porovnat vliv izolace s omezením sociální hry a porovnat celou škálu různých modifikací těchto dvou základních postupů herní deprivace, které autoři aplikují v experimentech.

Pokud by došlo k další analýze videí, vhodné by bylo zaměřit se na sociální exploraci (*social sniffing*) a vzájemnou péči o srst (*grooming*), konkrétně na to, zda se na videích objevují s vyšší četností, než jsem doposavad předpokládala, či nikoliv. V rámci směrových interakcí ze strany samce byla nejvyšší četnost zaznamenaná u prvku investigace anogenitální oblasti, v budoucnu by bylo možné vyčlenit tento prvek chování ze souhrnné kategorie směrových prvků a zaměřit se na něj podrobněji.

Podobně by bylo jistě přínosné zaměřit se více na interakce mezi samci a samicemi (mimo reprodukční chování) s ohledem na vliv herní deprivace během rané ontogeneze. Významně méně prací pozoruje chování samic po herní deprivaci či sociální izolaci (tab. 2). Zde se naskytá plocha pro další výzkum navazující na předkládanou diplomovou práci.

V dalších studiích by bylo možné vložit větší úsilí do natáčení záznamových dní, například s ohledem na estrální cyklus samic prodloužit natáčecí dobu na 5 až 6 dní. Na základě malého vzorku dat v mé práci v případě sociálního chování kolem estru se zdá, že by mohl být rozdíl v četnosti sociálních interakcí mezi samcem a samicí při porovnání noci předcházející estrální noci s nocí následující po estrální noci. Bylo by zajímavé tuto domněnku ověřit na vzorku dat o reprezentativní velikosti. Skrze vyšší investici do příprav by došlo ke zjednodušení práce s hledáním estrální noci a mohlo by také dojít k ověření mých hypotéz zabývajících se rozdílným chováním samců před estrální nocí a po ní.

7 Závěr

Předkládaná diplomová práce zdůrazňuje význam hravého chování během rané fáze ontogeneze, především se v ní věnuji dopadu raných ontogenetických zkušeností a estrálního cyklu na chování dospělých potkanů (*Rattus norvegicus*). Podařilo se mi porovnat sociální chování dospělých samců laboratorního kmene *Long-Evans* lišících se omezením sociální hry po odstavu (skupina K – kinematické omezení, skupina P – plná hra, skupina S – sociální omezení skrze kmen *Fischer 344*), přičemž mě konkrétně zajímalo sociální chování vůči cyklující samici. Na základě svého pozorování jsem ověřila dvě z vytyčených hypotéz:

- intenzivnější zkušenost se hrou během rané ontogeneze neměla vliv na prostorovou synchronizaci chování se samicí,
- intenzivnější zkušenost se hrou během rané ontogeneze měla vliv na četnost sociální interakce se samicí typu hravý souboj, kdy došlo ke zvýšení četnosti tohoto prvku sociálního chování u jedinců s prostorovým omezením během hry v rané ontogenezi; intenzivnější zkušenost se hrou během rané ontogeneze neměla vliv na četnost směrových prvků sociálního chování se samicí.

Zvolená manipulace s pozorovanými jedinci v této diplomové práci je výjimečná způsobem herní deprivace, kdy jedince dělilo pouze kovové pletivo, které umožňovalo základní sociální interakce vyjma sociální hry, a následně stylem omezení během hravého chování, především unikátní variantou kinematického omezení.

Zkušenosti během raného věku a jejich vliv na chování dospělých jsou fenomén, který se neomezuje pouze na potkany, setkáme se s ním i u dalších savců. Pochopení dopadu izolace a absence herního chování je zásadní pro pochopení vývoje sociálního chování. Důsledky zkušeností z raného života se týkají života jedince a mohou ovlivnit také strukturu populací. Rozpoznáním těchto univerzálních vlivů můžeme získat cenné poznatky o adaptivním významu sociálního chování a přispět k úsilí o zachování a zajištění vhodného welfare různých druhů savců.

8 Literatura

- Abbot A. 2004. The renaissance rat. *Nature* **428**:464–466.
- Altizer S et al. 2003. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**:517–547.
- Amann RP, Veeramachaneni DNR. 2007. Cryptorchidism in common eutherian mammals. *Reproduction* **133**:541–561.
- Amenta F, Tayebati SK, Tomassoni D. 2010. Spontaneously hypertensive rat neuroanatomy: applications to pharmacological research. *Italian Journal of Anatomy and Embryology* **115**:13–17.
- Amoroso EC, Washington CG. 1972. Herbert McLean Evans: 1882–1971. *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society* **18**:82–186.
- Anděra M. 1999. České názvy živočichů II: savci (*Mammalia*). Národní muzeum, Praha.
- Anděra M, Horáček I. 1982. *Poznáváme naše savce*. Mladá Fronta, Praha.
- Anděra M, Horáček I. 2005. *Poznáváme naše savce*. Sobotáles, Praha.
- Aplin KP, Chesser T. 2003. Evolutionary biology of the genus *Rattus*: profile of an archetypal rodent pest. Pages 487–498 in Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ, Spratt DM, editors. *Rats, mice and people: rodent biology and management*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Aritonang TR, Rahayu S, Sirait LI, Karo MB, Simanjuntak TP, Natzir R, Sinrang AW, Massi N, Hatta M, Kamelia E. 2017. The role of FSH, LH, estradiol and progesterone hormone on estrus cycle of female rats. *International Journal of Sciences: basic and Applied Research* **35**:92–100.
- Bachelot A, Binart N. 2007. Reproductive role of prolactin. *Reproduction* **133**:361–369.
- Bachevalier J. 1990. Ontogenetic development of habit and memory formation in primates. *Annals of the New York Academy of Sciences* **608**:457–484.
- Bagnato S, Pedruzzi L, Goracci J, Palagi E. 2023. The interconnection of hierarchy, affiliative behaviours, and social play shapes social dynamics in Maremmana beef cattle. *Applied Animal Behaviour Science* **260**:e105868.
- Bate LA. 1991. Modifications in the aggressive and ingestive behavior of the neonatal piglet as a result of prenatal elevation of cortisol in the dam. *Applied Animal Behaviour Science* **30**:299–306.
- Baum MJ, Kelliher KR. 2009. Complementary roles of the main and accessory olfactory systems in mammalian mate recognition. *Annual Review of Physiology* **71**:141–160.
- Bekoff M. 1976. The social deprivation paradigm: who's being deprived of what? *Developmental Psychobiology* **9**:499–500.
- Bellofiore N, Ellery SJ, Mamrot J, Walker DW, Temple-Smith P, Dickinson H. 2017. First evidence of a menstruating rodent: the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *American Journal of Obstetrics and Gynecology* **216**:40.1–11.
- Berdoy M, Drickamer LC. 2008. Comparative social organization and life history of *Rattus* and *Mus*. Pages 380–392 in Wolff JO, Sherman PW, editors. *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. University of Chicago Press, Chicago.

- Berghänel A, Heistermann M, Schülke O, Ostner J. 2016. Prenatal stress effects in a wild, long-lived primate: predictive adaptive responses in an unpredictable environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**:e20161304.
- Bergheim D, Chu X, Ågmo A. 2015. The function and meaning of female rat paracopulatory (proceptive) behaviors. *Behavioural Processes* **118**:34–41.
- Bernstein IS, Ehardt C. 1986. The influence of kinship and socialization on aggressive behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behaviour* **34**:739–747.
- Boersma GJ, Tamashiro KL. 2015. Individual differences in the effects of prenatal stress exposure in rodents. *Neurobiology of Stress* **1**:100–108.
- Bolhuis JJ, Honey RC. 1998. Imprinting, learning and development: from behaviour to brain and back. *Trends in Neurosciences* **21**:306–311.
- Bray EE, Otto CM, Udell MAR, Hall NJ, Johnston AM, MacLean EL. 2021. Enhancing the selection and performance of working dogs. *Frontiers in Veterinary Science* **8**:e644431.
- Burgdorf J, Kroes RA, Moskal JR, Pfaus JG, Brudzynski SM, Panksepp J. 2008. Ultrasonic vocalizations of rats (*Rattus norvegicus*) during mating, play, and aggression: behavioral concomitants, relationship to reward, and self-administration of playback. *Journal of Comparative Psychology* **122**:357–367.
- Burghardt GM. 2005. *The genesis of animal play: testing the limits*. MIT Press, Cambridge (Massachusetts).
- Burghardt GM. 2010. Defining and recognizing play. Pages 10–18 in Nathan P, Pellegrini AD, editors. *The oxford handbook of the development of play*. Oxford University Press, Oxford.
- Burke CJ, Pellis SM, Achterberg EJM. 2022. Who's laughing?: play, tickling and ultrasonic vocalizations in rats. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **377**:e20210184.
- Byrd KR, Briner WE. 1999. Fighting, nonagonistic social behavior, and exploration in isolation-reared rats. *Aggressive Behavior* **25**:211–223.
- Caldji C, Tannenbaum B, Sharma S, Francis D, Plotsky PM, Meaney MJ. 1998. Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of fearfulness in the rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**:5335–5340.
- Cannas S, Frank D, Minero M, Godbout M, Palestini C. 2010. Puppy behavior when left home alone: changes during the first few months after adoption. *Journal of Veterinary Behavior* **5**:94–100.
- Carlson DA, Gese EM. 2010. Integrity of mating behaviors and seasonal reproduction in coyotes (*Canis latrans*) following treatment with estradiol benzoate. *Animal Reproduction Science* **117**:322–330.
- Carter AM. 2018. Classics revisited: C. J. van der Horst on pregnancy and menstruation in elephant shrews. *Placenta* **67**:24–30.
- Carter GG, Wilkinson GS. 2013. Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:e20122573.

- Casey RA, Bradshaw JWS. 2008. The effects of additional socialisation for kittens in a rescue centre on their behaviour and suitability as a pet. *Applied Animal Behaviour Science* **114**:196–205.
- Chamberlain ML, Kacelnik A, Bush A, Hauber ME. 2023. A systematic review of methodologies for studying behavioral imprinting. *Ethology* **130**:e13416.
- Chappell AM, Carter E, McCool BA, Weiner JL. 2013. Adolescent rearing conditions influence the relationship between initial anxiety-like behavior and ethanol drinking in male Long-Evans rats. *Alcoholism: Clinical and Experimental Research* **37**:394–403.
- Chu X, Ågmo A. 2014. Sociosexual behaviours in cycling, intact female rats (*Rattus norvegicus*) housed in a seminatural environment. *Behaviour* **151**:1143–1184.
- Clause BT. 1993. The Wistar rat as a right choice: establishing mammalian standards and the ideal of a standardized mammal. *Journal of the History of Biology* **26**:329–349.
- Clemens LE, Jansson EKH, Portal E, Riess O, Nguyen HP. 2014. A behavioral comparison of the common laboratory rat strains Lister Hooded, Lewis, Fischer 344 and Wistar in an automated homecage system. *Genes, Brain and Behavior* **13**:305–321.
- Clouard C, Gerrits WJJ, Kemp B, Val-Laillet D, Bolhuis JE. 2016. Perinatal exposure to a diet high in saturated fat, refined sugar and cholesterol affects behaviour, growth, and feed intake in weaned piglets. *PLoS One* **11**:e0154698.
- Cooper jr. WE. 2005. When and how do predator starting distances affect flight initiation distances? *Canadian Journal of Zoology* **83**:1045–1050.
- Cramer CP, Thiels E, Alberts JR. 1990. Weaning in rats I: maternal behavior. *Developmental Psychobiology* **23**:479–493.
- Creel S. 2005. Dominance, aggression and glucocorticoid levels in social carnivores. *Journal of Mammalogy* **86**:255–264.
- D’Aniello B, Scandurra A. 2016. Ontogenetic effects on gazing behaviour: a case study of kennel dogs (labrador retrievers) in the impossible task paradigm. *Animal Cognition* **19**:565–570.
- Day HD, Seay BM, Hale P, Hendricks D. 1982. Early social deprivation and the ontogeny of unrestricted social behavior in the laboratory rat. *Developmental Psychobiology* **15**:47–59.
- Debeffe L et al. 2014. A one night stand?: reproductive excursions of female roe deer as a breeding dispersal tactic. *Oecologia* **176**:431–443.
- Delcroix I, Mauget R, Signoret JP. 1990. Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the european wild boar (*Sus scrofa*). *Reproduction* **89**:613–617.
- Donaldson TM, Newberry RC, Špinka M, Cloutier S. 2002. Effects of early play experience on play behaviour of piglets after weaning. *Applied Animal Behaviour Science* **79**:221–231.
- D’Udine B, Gozzo S. 1983. Archicortex and neocortex in the precocial murid *Acomys cahirinus*: a comparison with two altricial species: *Mus musculus* and *Rattus norvegicus*. *International Journal of Neuroscience* **20**:255–263.
- Ebling FJP. 2005. The neuroendocrine timing of puberty. *Reproduction* **129**:675–683.
- Eccard JA, Herde A. 2013. Seasonal variation in the behaviour of a short-lived rodent. *BMC Ecology* **13**:43–51.

- Einon DF, Humphreys AP, Chivers SM, Field S, Naylor V. 1981. Isolation has permanent effects upon the behavior of the rat, but not the mouse, gerbil, or guinea pig. *Developmental Psychobiology* **14**:343–355.
- Einon DF, Morgan MJ, Kibbler CC. 1978. Brief periods of socialization and later behavior in the rat. *Developmental Psychobiology* **11**:213–225.
- Elliot O, Scott JP. 1961. The development of emotional distress reactions to separation in puppies. *The Journal of Genetic Psychology* **99**:3–22.
- Enayati M, Mosafieri B, Homberg JR, Diniz DM, Salari A-A. 2020. Prenatal maternal stress alters depression-related symptoms in a strain and sex-dependent manner in rodent offspring. *Life Sciences* **251**:e117597.
- Englehardt jr. HT. 1977. Ontology and ontogeny. *The Monist* **60**:16–28.
- Ergon T. 2007. Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: when should overwintering small rodents start breeding? *Ecoscience* **14**:330–346.
- Evans HM, Long JA. 1922. Characteristic effects upon growth, oestrus and ovulation induced by the intraperitoneal administration of fresh anterior hypophyseal substance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **8**:38–39.
- Farrell WJ, Alberts JR. 2002. Stimulus control of maternal responsiveness to norway rat (*Rattus norvegicus*) pup ultrasonic vocalizations. *Journal of Comparative Psychology* **116**:297–307.
- Foroud A, Pellis SM. 2003. The development of “roughness” in the play fighting of rats: a laban movement analysis perspective. *Developmental Psychobiology* **42**:35–43.
- Foster JR, Frost D. 2018. The history of the rat. Pages 7–12 in Suttie AW, editor. *Boorman’s Pathology of the Rat: Reference and Atlas*. Academic Press, London.
- Freedman DG, King J, Elliot O. 1961. Critical period in the social development of dogs. *Science* **133**:1017–1018.
- Friard O, Gamba M. 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution* **7**:1325–1330.
- Frisone DF, Frye CA, Zimmerberg B. 2002. Social isolation stress during the third week of life has age-dependent effects on spatial learning in rats. *Behavioural Brain Research* **128**:153–160.
- Gaisler J, Zima J. 2018. *Zoologie obratlovců*. Academia, Praha.
- Galef BG. 1986. Social interaction modifies learned aversions, sodium appetite, and both palatability and handling-time induced dietary preference in rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology* **100**:432–439.
- Galef BG, Jeimy S. 2004. Ultrasonic vocalizations and social learning of food preferences by female norway rats. *Animal Behaviour* **68**:483–487.
- Galef BG, Whiskin EE. 2003. Preference for novel flavors in adult norway rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology* **117**:96–100.
- Gentsch C, Lichtsteiner M, Frischknecht H-R, Feer H, Siegfried B. 1988. Isolation-induced locomotor hyperactivity and hypoalgesia in rats are prevented by handling and reversed by resocialization. *Physiology & Behavior* **43**:13–16.
- Gharib SD, Wierman ME, Shupnik MA, Chin WW. 1990. Molecular biology of the pituitary gonadotropins. *Endocrine Reviews* **11**:177–199.

- Gilchrist JS, Russell AF. 2007. Who cares?: individual contributions to pup care by breeders vs. non-breeders in the cooperatively breeding banded mongoose (*Mungos mungo*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**:1053–1060.
- Goldman JM, Murr AS, Cooper RL. 2007. The rodent estrous cycle: characterization of vaginal cytology and its utility in toxicological studies. *Birth Defects Research Part B: Developmental and Reproductive Toxicology* **80**:84–97.
- Gomendio M. 1988. The development of different types of play in gazelles: implications for the nature and functions of play. *Animal Behaviour* **36**:825–836.
- Gómez-Baena G, Pounder KC, Halstead JO, Roberts SA, Davidson AJ, Prescott M, Beynon RJ, Hurst JL. 2023. Unraveling female communication through scent marks in the norway rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **120**:e2300794120.
- Govindarajulu P, Hunte W, Vermeer LA, Horrocks JA. 1993. The ontogeny of social play in a feral troop of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaesus*): the function of early play. *International Journal of Primatology* **14**:701–719.
- Green MR, Barnes B, McCormick CM. 2013. Social instability stress in adolescence increases anxiety and reduces social interactions in adulthood in male Long-Evans rats. *Developmental Psychobiology* **55**:849–859.
- Hall WG, Oppenheim RW. 1987. Developmental psychobiology: prenatal, perinatal, and early postnatal aspects of behavioral development. *Annual Review of Psychology* **38**:91–128.
- Harker KT, Whishaw IQ. 2002. Place and matching-to-place spatial learning affected by rat inbreeding (Dark-Agouti, Fischer 344) and albinism (Wistar, Sprague-Dawley) but not domestication (wild rat vs. Long-Evans, Fischer-Norway). *Behavioural Brain Research* **134**:467–477.
- Hawkins SM, Matzuk MM. 2008. The menstrual cycle: basic biology. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1135**:10–18.
- Hayakawa K et al. 2013. A study for collecting background data on Wistar Hannover [CrI:WI(Han)] rats in general toxicity studies: comparative data to Sprague-Dawley rats. *The Journal of Toxicological Sciences* **38**:855–873.
- Hemmings C. 2018. Nutrition for puppies. *The Veterinary Nurse* **9**:458–464.
- Hillier SG. 2001. Gonadotropic control of ovarian follicular growth and development. *Molecular and Cellular Endocrinology* **179**:39–46.
- Himmler BT, Stryjek R, Modlinska K, Derksen SM, Pisula W, Pellis SM. 2013. How domestication modulates play behavior: a comparative analysis between wild rats and a laboratory strain of *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology* **127**:453–464.
- Himmler SM, Himmler BT, Stryjek R, Modlińska K, Pisula W, Pellis SM. 2016. Pinning in the play fighting of rats: a comparative perspective with methodological recommendations. *International Journal of Comparative Psychology* **29**:1–14.
- Himmler SM, Modlinska K, Stryjek R, Himmler BT, Pisula W, Pellis SM. 2014. Domestication and diversification: a comparative analysis of the play fighting of the Brown Norway, Sprague-Dawley, and Wistar laboratory strains of *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology* **128**:318–327.

- Himsworth CG, Jardine CM, Parsons KL, Feng AYT, Patrick DM. 2014. The characteristics of wild rat (*Rattus* spp.) populations from an inner-city neighborhood with a focus on factors critical to the understanding of rat-associated zoonoses. *PLoS One* **9**:e91654.
- Hol T, Van den Berg CL, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999. Isolation during the play period in infancy decreases adult social interactions in rats. *Behavioural Brain Research* **100**:91–97.
- Hole G. 1991. The effects of social deprivation on levels of social play in the laboratory rat *Rattus norvegicus*. *Behavioural Processes* **25**:41–53.
- Holloway KS, Suter RB. 2004. Play deprivation without social isolation: housing controls. *Developmental Psychobiology* **44**:58–67.
- Howell T, King T, Bennett P. 2015. Puppy parties and beyond: the role of early age socialization practices on adult dog behavior. *Veterinary Medicine: Research and Reports* **6**:143–153.
- Jarvis S, Moinard C, Robson SK, Baxter E, Ormandy E, Douglas AJ, Seckl JR, Russell JA, Lawrence AB. 2006. Programming the offspring of the pig by prenatal social stress: neuroendocrine activity and behaviour. *Hormones and Behavior* **49**:68–80.
- Johnson RN, DeSisto MJ, Koenig AB. 1972. Social and developmental experience and interspecific aggression in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **79**:237–242.
- Kaminski J, Waller BM, Diogo R, Hartstone-Rose A, Burrows AM. 2019. Evolution of facial muscle anatomy in dogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **116**:14677–14681.
- Kendig MD, Bowen MT, Kemp AH, McGregor IS. 2011. Predatory threat induces huddling in adolescent rats and residual changes in early adulthood suggestive of increased resilience. *Behavioural Brain Research* **225**:405–414.
- Kentrop J, Smid CR, Achterberg EJM, van IJzendoorn MH, Bakermans-Kranenburg MJ, Joëls M, van der Veen R. 2018. Effects of maternal deprivation and complex housing on rat social behavior in adolescence and adulthood. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **12**:193–208.
- Khanna JM, Kalant H, Sharma H, Chau A. 1991. Initial sensitivity, acute tolerance and alcohol consumption in Fischer 344 and Long-Evans rats. *Psychopharmacology* **105**:175–180.
- Kilborn SH, Trudel G, Uthoff H. 2002. Review of growth plate closure compared with age at sexual maturity and lifespan in laboratory animals. *Contemporary topics in Laboratory Animal Science* **41**:21–26.
- Klochkov DV, Alekhina TA, Trapezov OV, Petrenko OI. 2005. Estrous cycle, folliculogenesis, and brain catecholamines after stimulation of the sexual system by choriogonadotropin in female minks selected for behavior. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* **41**:333–340.
- Klötting I, Nitschke C, Brandt JVD. 2003. Impact of genetic profiles on experimental studies: outbred versus wild rats. *Toxicology and Applied Pharmacology* **189**:68–71.
- Koops W. 2015. Haeckel and levels of development. *European Journal of Developmental Psychology* **12**:640–655.
- Kuramoto T, Nakanishi S, Ochiai M, Nakagama H, Voigt B, Serikawa T. 2012. Origins of albino and hooded rats: implications from molecular genetic analysis across modern laboratory rat strains. *PLoS One* **7**:e43059.

- Kurtz TW, Morris RC. 1987. Biological variability in Wistar-Kyoto rats: implications for research with the Spontaneously Hypertensive Rat. *Hypertension* **10**:127–131.
- Kutsukake N, Clutton-Brock TH. 2006. Aggression and submission reflect reproductive conflict between females in cooperatively breeding meerkats *Suricata suricatta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**:541–548.
- Lawler DF. 2008. Neonatal and pediatric care of the puppy and kitten. *Theriogenology* **70**:384–392.
- Lehmann J, Korstjens AH, Dunbar RIM. 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour* **74**:1617–1629.
- Leuthold W. 1977. African ungulates: a comparative review of their ethology and behavioral ecology. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Liu Q, Ilčíková T, Radchenko M, Junková M, Špinka M. 2023. Effects of reduced kinematic and social play experience on affective appraisal of human-rat play in rats. *Frontiers in Zoology* **20**:34–47.
- Llaneza L, García EJ, López-Bao JV. 2014. Intensity of territorial marking predicts wolf reproduction: implications for wolf monitoring. *PLoS One* **9**:e93015.
- Lopes B, Alves J, Santos A, Pereira GDG. 2015. Effect of a stimulating environment during the socialization period on the performance of adult police working dogs. *Journal of Veterinary Behavior* **10**:199–203.
- Lukas D, Clutton-Brock T. 2017. Climate and the distribution of cooperative breeding in mammals. *Royal Society Open Science* **4**:160897.
- Lund RD. 1965. Uncrossed visual pathways of hooded and albino rats. *Science* **149**:1506–1507.
- Madlafousek J, Hlišák Z. 1983. Importance of female's precopulatory behaviour for the primary initiation of male's copulatory behaviour in the laboratory rat. *Behaviour* **86**:237–248.
- Maestriperi D, Wallen K. 1997. Affiliative and submissive communication in rhesus macaques. *Primates* **38**:127–138.
- Marcondes FK, Bianchi FJ, Tanno AP. 2002. Determination of the estrous cycle phases of rats: some helpful considerations. *Brazilian Journal of Biology* **62**:609–614.
- Martin P, Bateson P. 1985. The ontogeny of locomotor play behaviour in the domestic cat. *Animal Behaviour* **33**:502–510.
- Mashoodh R, Sinal CJ, Perrot-Sinal TS. 2009. Predation threat exerts specific effects on rat maternal behaviour and anxiety-related behaviour of male and female offspring. *Physiology & Behavior* **96**:693–702.
- Mauri D, Bonelli S, Ozella L. 2023. The “second life” of laboratory rats (*Rattus norvegicus*): assessment of social behavior of a colony of rats based on social network analysis. *Journal of Applied Animal Welfare Science* **26**:693–707.
- Mayer M, Zedrosser A, Rosell F. 2017. Extra-territorial movements differ between territory holders and subordinates in a large, monogamous rodent. *Scientific Reports* **7**:15261.
- Mayor P, Pereira W, Nacher V, Navarro M, Monteiro FOB, El Bizri HR, Carretero A. 2019. Menstrual cycle in four new world primates: poeppig's woolly monkey (*Lagothrix poeppigii*), red uakari (*Cacajao calvus*), large-headed capuchin (*Sapajus macrocephalus*) and nocturnal monkey (*Aotus nancymae*). *Theriogenology* **123**:11–21.

- McCabe BJ. 2013. Imprinting. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science* **4**:375–390.
- McHugh ML. 2012. Interrater reliability: the kappa statistic. *Biochemia Medica* **22**:276–282.
- McIntosh TK, Davis PG, Barfield RJ. 1979. Urine marking and sexual behavior in the rat (*Rattus norvegicus*). *Behavioral and Neural Biology* **26**:161–168.
- Meaney MJ, Stewart J. 1981. A descriptive study of social development in the rat (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour* **29**:34–45.
- Merlot E, Quesnel H, Prunier A. 2013. Prenatal stress, immunity and neonatal health in farm animal species. *Animal* **7**:2016–2025.
- Miller CK, Halbing AA, Patisaul HB, Meitzen J. 2021. Interactions of the estrous cycle, novelty, and light on female and male rat open field locomotor and anxiety-related behaviors. *Physiology & Behavior* **228**:e113203.
- Molvar EM, Bowyer RT. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the alaskan moose. *Journal of Mammalogy* **75**:621–630.
- Mooney SM, Varlinskaya EI. 2011. Acute prenatal exposure to ethanol and social behavior: effects of age, sex, and timing of exposure. *Behavioural Brain Research* **216**:358–364.
- Mooring MS, Blumstein DT, Stoner CJ. 2004. The evolution of parasite-defence grooming in ungulates: evolution of parasite-defence grooming. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**:17–37.
- Müller-Schwarze D. 1968. Play deprivation in deer. *Behaviour* **31**:144–162.
- Nakagawara M, Kubota M, Atobe M, Kariya T. 1997. Strain difference in behavioral response to a new environment in rats. *Psychiatry and Clinical Neurosciences* **51**:167–170.
- Ochiogu IS, Uchendu CN, Ihedioha JI. 2008. A new and simple method of confirmatory detection of mating in albino rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Research International* **3**:527–530.
- O’Rahilly R, Müller F. 2000. Prenatal ages and stages – measures and errors. *Teratology* **61**:382–384.
- Paccola CC, Neves FMO, Cipriano I, Stumpp T, Miraglia SM. 2014. Effects of prenatal and lactation nicotine exposure on rat testicular interstitial tissue. *Andrology* **2**:175–185.
- Paccola CC, Resende CG, Stumpp T, Miraglia SM, Cipriano I. 2013. The rat estrous cycle revisited: a quantitative and qualitative analysis. *Anim. Reprod.* **10**:677–683.
- Pal SK. 2010. Play behaviour during early ontogeny in free-ranging dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* **126**:140–153.
- Palagi E, Mancini G. 2011. Play and primates: social, communicative and cognitive aspects of one of the most puzzling behaviour. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Residente in Pisa: Memorie, serie B* **118**:121–128.
- Panksepp J. 1981. The ontogeny of play in rats. *Developmental Psychobiology* **14**:327–332.
- Panksepp J, Beatty WW. 1980. Social deprivation and play in rats. *Behavioral and Neural Biology* **30**:197–206.
- Panksepp J, Siviy S, Normansell Larr. 1984. The psychobiology of play: theoretical and methodological perspectives. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **8**:465–492.
- Paul M, Bhadra A. 2017. Selfish pups: weaning conflict and milk theft in free-ranging dogs. *PLoS One* **12**:e0170590.
- Pellegrini AD, Dupuis D, Smith PK. 2007. Play in evolution and development. *Developmental Review* **27**:261–276.

- Pellis SM, Burghardt GM, Palagi E, Mangel M. 2015. Modeling play: distinguishing between origins and current functions. *Adaptive Behavior* **23**:331–339.
- Pellis SM, Field EF, Whishaw IQ. 1999. The development of a sex-differentiated defensive motor pattern in rats: a possible role for juvenile experience. *Developmental Psychobiology* **35**:156–164.
- Pellis SM, Iwaniuk AN. 2000. Adult–adult play in primates: comparative analyses of its origin, distribution and evolution. *Ethology* **106**:1083–1104.
- Pellis SM, McKenna MM. 1992. Intrinsic and extrinsic influences on play fighting in rats: effects of dominance, partner’s playfulness, temperament and neonatal exposure to testosterone propionate. *Behavioural Brain Research* **50**:135–145.
- Pellis SM, Pellis VC. 1987. Play-fighting differs from serious fighting in both target of attack and tactics of fighting in the laboratory rat *Rattus norvegicus*. *Aggressive Behavior* **13**:227–242.
- Pellis SM, Pellis VC. 1990. Differential rates of attack, defense, and counterattack during the developmental decrease in play fighting by male and female rats. *Developmental Psychobiology* **23**:215–231.
- Pellis SM, Pellis VC. 1992. Juvenilized play fighting in subordinate male rats. *Aggressive Behavior* **18**:449–457.
- Pellis SM, Pellis VC. 1997. The prejuvenile onset of play fighting in laboratory rats (*Rattus norvegicus*). *Developmental Psychobiology* **31**:193–205.
- Pellis SM, Pellis VC. 2007. Rough-and-tumble play and the development of the social brain. *Current Directions in Psychological Science* **16**:95–98.
- Pellis SM, Pellis VC, Bell HC. 2010. The function of play in the development of the social brain. *American Journal of Play* **2**:278–296.
- Pellis SM, Pellis VC, Pelletier A, Leca J-B. 2019. Is play a behavior system, and, if so, what kind? *Behavioural Processes* **160**:1–9.
- Pellis SM, Williams LA, Pellis VC. 2017. Adult–juvenile play fighting in rats: insight into the experiences that facilitate the development of socio-cognitive skills. *International Journal of Comparative Psychology* **30**:1–14.
- Perry EA, Stenson GB. 1992. Observations on nursing behaviour of hooded seals *Cystophora cristata*. *Behaviour* **122**:1–10.
- Petrov ES, Varlinskaya EI, Spear NE. 2003. Reinforcement from pharmacological effects of ethanol in newborn rats. *Alcoholism: Clinical and Experimental Research* **27**:1583–1591.
- Petruno SK, Clark RE, Reinagel P. 2013. Evidence that primary visual cortex is required for image, orientation, and motion discrimination by rats. *PLoS One* **8**:e56543.
- Pitarokoili K, Ambrosius B, Gold R. 2017. Lewis rat model of experimental autoimmune encephalomyelitis. *Current Protocols in Neuroscience* **81**:961.1-961.21.
- Pontier D, Gaillard J-M, Allainé D, Allaine D. 1993. Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. *Oikos* **66**:424–430.
- Potegal M, Einon D. 1989. Aggressive behaviors in adult rats deprived of playfighting experience as juveniles. *Developmental Psychobiology* **22**:159–172.
- Pryce CR, Aubert Y, Maier C, Pearce PC, Fuchs E. 2011. The developmental impact of prenatal stress, prenatal dexamethasone and postnatal social stress on physiology, behaviour and

- neuroanatomy of primate offspring: studies in rhesus macaque and common marmoset. *Psychopharmacology* **214**:33–53.
- Quadagno DM, Shryne J, Anderson C, Gorski RA. 1972. Influence of gonadal hormones on social, sexual, emergence, and open field behaviour in the rat (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour* **20**:732–740.
- Radi ZA, Marusak RA, Morris DL. 2009. Species comparison of the role of p38 MAP kinase in the female reproductive system. *Journal of Toxicologic Pathology* **22**:109–124.
- Ralls K, Pilgrim KL, White PJ, Paxinos EE, Schwartz MK, Fleischer RC. 2001. Kinship, social relationships and den sharing in kit foxes. *Journal of Mammalogy* **82**:858–866.
- Rasweiler JJ, de Bonilla H. 1992. Menstruation in short-tailed fruit bats (*Carollia* spp.). *Reproduction* **95**:231–248.
- Richards JS, Pangas SA. 2010. The ovary: basic biology and clinical implications. *Journal of Clinical Investigation* **120**:963–972.
- Rogers LJ, Kaplan G. 2000. Songs, roars, and rituals: communication in birds, mammals, and other animals. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
- Rowe KC, Aplin KP, Baverstock PR, Moritz C. 2011. Recent and rapid speciation with limited morphological disparity in the genus *Rattus*. *Systematic Biology* **60**:188–203.
- Rutherford KMD, Piastowska-Ciesielska A, Donald RD, Robson SK, Ison SH, Jarvis S, Brunton PJ, Russell JA, Lawrence AB. 2014. Prenatal stress produces anxiety prone female offspring and impaired maternal behaviour in the domestic pig. *Physiology & Behavior* **129**:255–264.
- Rymer TL, Pillay N. 2018. An integrated understanding of paternal care in mammals: lessons from the rodents. *Journal of Zoology* **306**:69–76.
- Santos NR, Beck A, Fontbonne A. 2020. A review of maternal behaviour in dogs and potential areas for further research. *Journal of Small Animal Practice* **61**:85–92.
- Schino G, Ventura R, Troisi A. 2005. Grooming and aggression in captive japanese macaques. *Primates* **46**:207–209.
- Schirman-Hildesheim TD, Gershon E, Litichever N, Galiani D, Ben-Aroya N, Dekel N, Koch Y. 2008. Local production of the gonadotropic hormones in the rat ovary. *Molecular and Cellular Endocrinology* **282**:32–38.
- Schneider P, Bindila L, Schmahl C, Bohus M, Meyer-Lindenberg A, Lutz B, Spanagel R, Schneider M. 2016a. Adverse social experiences in adolescent rats result in enduring effects on social competence, pain sensitivity and endocannabinoid signaling. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **10**:203–219.
- Schneider P, Pätz M, Spanagel R, Schneider M. 2016b. Adolescent social rejection alters pain processing in a CB1 receptor dependent manner. *European Neuropsychopharmacology* **26**:1201–1212.
- Schweinfurth MK. 2020. The social life of norway rats (*Rattus norvegicus*). *eLife* **9**:1–26.
- Scott JP, Ross S, Fisher AE. 1959. The effects of early enforced weaning on sucking behavior of puppies. *The Journal of Genetic Psychology* **95**:261–281.
- Sequeira-Cordero A, Masis-Calvo M, Mora-Gallegos A, Fornaguera-Trías J. 2013. Maternal behavior as an early modulator of neurobehavioral offspring responses by Sprague-Dawley rats. *Behavioural Brain Research* **237**:63–70.

- Setchell JM, Kendal J, Tynieć P. 2011. Do non-human primates synchronise their menstrual cycles?: a test in mandrills. *Psychoneuroendocrinology* **36**:51–59.
- Sharp PE, Villano JS. 2012. *The laboratory rat*. CRC Press, Boca Raton (Florida).
- Shemesh M. 2001. Actions of gonadotrophins on the uterus. *Journals of Reproduction and Fertility* **121**:835–842.
- Sherman PW, Jarvis JUM. 2002. Extraordinary life spans of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology* **258**:307–311.
- Shivani, Huchard E, Lukas D. 2022. The effect of dominance rank on female reproductive success in social mammals. *Peer Community Journal* **2**:e48.
- Siviy SM. 2018. Effects of neonatal handling on play and anxiety in F344 and Lewis rats. *Developmental Psychobiology* **60**:458–467.
- Siviy SM. 2020. How strain differences could help decipher the neurobiology of mammalian playfulness: what the less playful Fischer 344 rat can tell us about play. *International Journal of Play* **9**:9–24.
- Siviy SM, Baliko CN, Bowers KS. 1997. Rough-and-tumble play behavior in Fischer 344 and Buffalo rats: effects of social isolation. *Physiology & Behavior* **61**:597–602.
- Sommer S. 2000. Sex-specific predation on a monogamous rat, *Hypogeomys antimena* (Muridae: Nesomyinae). *Animal Behaviour* **59**:1087–1094.
- Spevak AM, Quadagno DM, Knoeppel D, Poggio JP. 1973. The effects of isolation on sexual and social behavior in the rat. *Behavioral Biology* **8**:63–73.
- Špinka M, Newberry RC, Bekoff M. 2001. Mammalian play: training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology* **76**:141–168.
- Spornitz UM, Socin, CD, Dravid AA. 1999. Estrous stage determination in rats by means of scanning electron microscopic images of uterine surface epithelium. *The Anatomical Record* **254**:116–126.
- Stark R, Pellis SM. 2020. Male Long-Evans rats reared with a Fischer 344 peer during the juvenile period show deficits in social competency: a role for play. *International Journal of Play* **9**:76–91.
- Stark RA, Harker A, Salamanca S, Pellis SM, Li F, Gibb RL. 2020. Development of ultrasonic calls in rat pups follows similar patterns regardless of isolation distress. *Developmental Psychobiology* **62**:617–630.
- Stark RA, Pellis SM. 2021. Using the “stranger test” to assess social competency in adult female Long-Evans rats reared with a Fischer 344 partner. *Behavioural Processes* **192**:e104492.
- Stewart JL, Shipley CF, Ellerbrock RE, Schmidt L, Lima FS, Canisso IF. 2018. Physiological variations in reproductive and metabolic features of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) bucks throughout the rutting season. *Theriogenology* **114**:308–316.
- Stieger B, Schweinfurth MK, Taborsky M. 2017. Reciprocal allogrooming among unrelated norway rats (*Rattus norvegicus*) is affected by previously received cooperative, affiliative and aggressive behaviours. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **71**:182–194.
- Stolzlechner L, Bonorand A, Riemer S. 2022. Optimising puppy socialisation: short- and long-term effects of a training programme during the early socialisation period. *Animals* **12**:e3067.
- Suckow MA, Weisbroth SH, Franklin CL. 2006. *The laboratory rat*. Academic Press, Boston.

- Tennent B. 1980. The effects of estrogen and progesterone on female rat proceptive behavior. *Hormones and Behavior* **14**:65–75.
- Tinbergen N. 1963. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **20**:410–433.
- Toor I, Edwards PD, Kaka N, Whitney R, Ziolkowski J, Monks DA, Holmes MM. 2020. Aggression and motivation to disperse in eusocial naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Animal Behaviour* **168**:45–58.
- Tuttle AH, Philip VM, Chesler EJ, Mogil JS. 2018. Comparing phenotypic variation between inbred and outbred mice. *Nature Methods* **15**:994–996.
- Vadell MV, Villafañe IEG, Cavia R. 2014. Are life-history strategies of norway rats (*Rattus norvegicus*) and house mice (*Mus musculus*) dependent on environmental characteristics? *Wildlife Research* **41**:172–184.
- Vaglenova J, Birru S, Pandiella NM, Breese CR. 2004. An assessment of the long-term developmental and behavioral teratogenicity of prenatal nicotine exposure. *Behavioural Brain Research* **150**:159–170.
- Val-Laillet D, Passillé AMD, Rushen J, von Keyserlingk MAG. 2008. The concept of social dominance and the social distribution of feeding-related displacements between cows. *Applied Animal Behaviour Science* **111**:158–172.
- Van den Berg CL, Hol T, Van Ree JM, Spruijt BM, Everts H, Koolhaas JM. 1999a. Play is indispensable for an adequate development of coping with social challenges in the rat. *Developmental Psychobiology* **34**:129–138.
- Van den Berg CL, Pijlman FTA, Koning HAM, Diergaarde L, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999b. Isolation changes the incentive value of sucrose and social behaviour in juvenile and adult rats. *Behavioural Brain Research* **106**:133–142.
- Van den Berg CL, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999c. Sequential analysis of juvenile isolation-induced decreased social behavior in the adult rat. *Physiology & Behavior* **67**:483–488.
- Van der Horst CJ. 1954. *Elephantulus* going into anoestrus; menstruation and abortion. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **238**:27–61.
- Varlinskaya EI, Spear LP. 2008. Social interactions in adolescent and adult Sprague-Dawley rats: impact of social deprivation and test context familiarity. *Behavioural Brain Research* **188**:398–405.
- Veening JG, Coolen LM, Gerrits PO. 2014. Neural mechanisms of female sexual behavior in the rat: comparison with male ejaculatory control. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* **121**:16–30.
- Veselovský Z. 2005. *Etologie: biologie chování zvířat*. Academia, Praha.
- Viana DS, Granados JE, Fandos P, Pérez JM, Cano-Manuel FJ, Burón D, Fandos G, Aguado MÁP, Figuerola J, Soriguer RC. 2018. Linking seasonal home range size with habitat selection and movement in a mountain ungulate. *Movement Ecology* **6**:1–11.
- Vitikainen EIK et al. 2023. The social formation of fitness: lifetime consequences of prenatal nutrition and postnatal care in a wild mammal population. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **378**:e20220309.
- Wade GN, Schneider JE. 1992. Metabolic fuels and reproduction in female mammals. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **16**:235–272.

- Wallach S, Hart B. 1983. The role of the striated penile muscles of the male rat in seminal plug dislodgement and deposition. *Physiology & Behavior* **31**:815–821.
- Weaver ICG, Cervoni N, Champagne FA, D’Alessio AC, Sharma S, Seckl JR, Dymov S, Szyf M, Meaney MJ. 2004. Epigenetic programming by maternal behavior. *Nature Neuroscience* **7**:847–854.
- Weaver ICG, Champagne FA, Brown SE, Dymov S, Sharma S, Meaney MJ, Szyf M. 2005. Reversal of maternal programming of stress responses in adult offspring through methyl supplementation: altering epigenetic marking later in life. *The Journal of Neuroscience* **25**:11045–11054.
- Webb AA, Gowribai K, Muir GD. 2003. Fischer (F344) rats have different morphology, sensorimotor and locomotor abilities compared to Lewis, Long-Evans, Sprague-Dawley and Wistar rats. *Behavioural Brain Research* **144**:143–156.
- Weber EM, Olsson IAS. 2008. Maternal behaviour in *Mus musculus* sp.: an ethological review. *Applied Animal Behaviour Science* **114**:1–22.
- West C, Zimmerman DH. 1987. Doing gender. *Gender and Society* **1**:125–151.
- West MJ, King AP. 1987. Settling nature and nurture into an ontogenetic niche. *Developmental Psychobiology* **20**:549–562.
- Whishaw IQ, Burke CJ, Pellis SM. 2021. Does play shape hand use skill in rats? *Experimental Brain Research* **239**:1895–1909.
- Whishaw IQ, Whishaw GE. 1996. Conspecific aggression influences food carrying: studies on a wild population of *Rattus norvegicus*. *Aggressive Behavior* **22**:47–66.
- Will CC, Aird F, Redei EE. 2003. Selectively bred Wistar-Kyoto rats: an animal model of depression and hyper-responsiveness to antidepressants. *Molecular Psychiatry* **8**:925–932.
- Williamson CM, Lee W, Curley JP. 2016. Temporal dynamics of social hierarchy formation and maintenance in male mice. *Animal Behaviour* **115**:259–272.
- Wright HWY. 2006. Paternal den attendance is the best predictor of offspring survival in the socially monogamous bat-eared fox. *Animal Behaviour* **71**:503–510.
- Yamada-Haga Y. 2002. Characteristics of social interaction between unfamiliar male rats (*Rattus norvegicus*): comparison of juvenile and adult stages. *Journal of Ethology* **20**:55–62.
- Yin C, Wang G, Gao S, Huang Y, Zhao R, Yang X. 2018. Maternal restraint stress during pregnancy negatively affect behaviours and antioxidant capacity in offspring rats (*Rattus norvegicus*). *Canadian Journal of Zoology* **96**:882–887.
- Zhang X, Zhu C, Lin H, Yang Q, Ou Q, Li Y, Chen Z, Racey P, Zhang S, Wang H. 2007. Wild fulvous fruit bats (*Rousettus leschenaulti*) exhibit human-like menstrual cycle. *Biology of Reproduction* **77**:358–364.
- Zhao L, Zhang J-X, Zhang Y-H. 2020. Genetic boundary and gene flow between 2 parapatric subspecies of brown rats. *Current Zoology* **66**:677–688.
- Ziporyn T, McClintock MK. 1991. Passing as an indicator of social dominance among female wild and domestic norway rats. *Behaviour* **118**:26–41.

9 Přílohy

Příloha 1: Přehled vybraných videozáznamů k analýze

Typy nocí byly označovány pomocí kódů N0 (noc předcházející predestrální noci), N1 (predestrální noc), N2 (noc po estru) a N3 (druhá noc v pořadí po estru). Kurzívou jsou zvýrazněny videozáznamy, které lze porovnat pro ověření hypotéz H3 a H4.

Běh	Klec	Kamera	Vybrané noci	Typ vybraných nocí
A	1	CH04	24./25. a 26./27. 9. 2021	<i>NI, N2</i>
A	2	CH06	25./26. a 26./27. 9. 2021	N2, N3
A	3	CH10	24./25. a 25./26. 9. 2021	N0, N1
A	4	CH11	24./25. a 26./27. 9. 2021	<i>NI, N2</i>
A	5	CH01	24./25. a 25./26. 9. 2021	N0, N1
A	6	CH03	24./25. a 26./27. 9. 2021	<i>NI, N2</i>
B	1	CH01	22./23. a 23./24. 1. 2022	N2, N3
B	2	CH05	23./24. a 24./25. 1. 2022	N0, N1
B	3	CH03	22./23. a 23./24. 1. 2022	N2, N3
B	4	CH12	21./22. a 23./24. 1. 2022	<i>NI, N2</i>
C	1	CH01	2./3. a 4./5. 7. 2022	<i>NI, N2</i>
C	2	CH02	3./4. a 4./5. 7. 2022	N2, N3
C	3	CH03	3./4. a 4./5. 7. 2022	N2, N3
C	4	CH06	2./3. a 4./5. 7. 2022	<i>NI, N2</i>
C	5	CH08	2./3. a 4./5. 7. 2022	<i>NI, N2</i>

Příloha 2: Přehled nedostupných videozáznamů

V rámci běhu A došlo ke ztrátě videozáznamů ze dne 26. 9. 2021. Z tohoto důvodu jsem nemohla provést analýzu videozáznamu v celém rozsahu v rámci klecí z běhu A. Sloupec „Časový výsek“ udává, který z vybraných časů k pozorování nebyl dostupný pro analýzu v rámci dané noci.

Klec	Typ noci	Časový výsek
1	N2	30 min po zhasnutí
2	N3	30 min po zhasnutí
2	N2	4 h po zhasnutí
3	N0	30 min po zhasnutí
3	N0	4 h po zhasnutí
3	N1	4 h po zhasnutí
4	N2	30 min po zhasnutí
4	N1	4 h po zhasnutí
5	N1	4 h po zhasnutí
6	N2	30 min po zhasnutí

Příloha 3: Přehled estrálních nocí a zabřeznutí samic

Běh	Klec	Pozorovaný termín estru	Vypočítaný termín estru	Termín porodu
A	1	noc z 25. na 26. 9. 2021	noc z 28. na 29. 9. 2021	20. 10. 2021
A	2	noc z 24. na 25. 9. 2021	noc z 30. 9. na 1. 10. 2021	22. 10. 2021
A	3	noc z 26. na 27. 9. 2021	×	nezabřezla
A	4	noc z 25. na 26. 9. 2021	noc z 29. na 30. 9. 2021	21. 10. 2021
A	5	noc z 26. na 27. 9. 2021	noc z 28. na 29. 9. 2021	20. 10. 2021
A	6	noc z 25. na 26. 9. 2021	noc z 29. na 30. 9. 2021	21. 10. 2021
B	1	noc z 21. na 22. 1. 2022	noc z 23. na 24. 1. 2022	14. 2. 2022
B	2	noc z 25. na 26. 1. 2022	×	chybí záznam
B	3	noc z 21. na 22. 1. 2022	noc z 22. na 21. 1. 2022	13. 2. 2022
B	4	noc z 22. na 23. 1. 2022	noc z 23. na 24. 1. 2022	14. 2. 2022
C	1	noc ze 3. na 4. 7. 2022	noc ze 4. na 5. 7. 2022	26. 7. 2022
C	2	noc z 2. na 3. 7. 2022	noc ze 3. na 4. 7. 2022	25. 7. 2022
C	3	noc z 2. na 3. 7. 2022	noc ze 3. na 4. 7. 2022	25. 7. 2022
C	4	noc ze 3. na 4. 7. 2022	×	nezabřezla
C	5	noc ze 3. na 4. 7. 2022	noc ze 4. na 5. 7. 2022	26. 7. 2022

Příloha 4: Výčet zkratk vybraných prvků chování

Prvek chování	společný spánek	následování	hravý souboj	lezení na hřbet z boku	lezení na hřbet zezadu	investigace anogenitální oblasti	chytání ocasu
Zkratka	R	F	G	L	M	I	A

Příloha 5: Postup statistického vyhodnocení (skript) – výskyt v kleci

Pro vyhodnocení prostorové synchronizace chování jsem použila program RStudio a funkci *lmer*. Konkrétní postup, včetně následných kroků pro interpretaci modelu a testování předpokladů, je vypsán ve skriptu níže.

```
# načtení knihoven a datasetu rozdíl_observed-expected:
library("dplyr")
library("ggpubr")
library(tidyverse)
attach(rozdil_observed-expected)

# ověření předpokladu normálního rozdělení dat:
ggqqplot(rozdil_observed-expected$"DATA")
shapiro.test(rozdil_observed-expected$"DATA")

# otestování rozdílu dat od nuly pomocí Wilcoxonova testu:
result <- wilcox.test(rozdil_observed-expected$DATA, mu = 0)
result$p.value
```

Příloha 6: Postup statistického vyhodnocení (skript) – synchronizace

Pro vyhodnocení prostorové synchronizace chování jsem použila program RStudio a funkci *lmer*. Konkrétní postup, včetně následných kroků pro interpretaci modelu a testování předpokladů, je vypsán ve skriptu níže.

```
# načtení knihoven a datasetů:
library(lme4)
attach(Kadlecova_tab_RStudio_agreement)

# nafitování základního modelu:
model<-lmer(AGREEMENT ~ TYPE + TREATMENT + NIGHT + (1|RUN) + (1|BOX), REML = TRUE)
summary(model)

# ověření předpokladu normálního rozdělení reziduálů:
plot(lm(AGREEMENT ~ BOX + RUN + TYPE + NIGHT + TREATMENT))

# ověření předpokladu normálního rozdělení efektu klece (BOX):
qqnorm(tapply(AGREEMENT, BOX, mean))
qqline(tapply(AGREEMENT, BOX, mean))

# otestování vlivu treatmentu pomocí likelihood-ratio testu:
model_treat<-lmer(AGREEMENT ~ TYPE + TREATMENT + NIGHT + (1|RUN) + (1|BOX), REML = FALSE)
model_null<-lmer(AGREEMENT ~ TYPE + NIGHT + (1|RUN) + (1|BOX), REML = FALSE)
anova(model_treat, model_null, test = "Chisq")
```

Příloha 7: Postup statistického vyhodnocení (skript) – četnost (směrové – M)

Pro vyhodnocení prostorové synchronizace chování v případě směrových prvků ze strany samce jsem použila program RStudio a funkci *lmer*. Konkrétní postup, včetně následných kroků pro interpretaci modelu a testování předpokladů, je vypsán ve skriptu níže.

```
# načtení knihoven a datasetu ze strany samice (DIRECTION-MALE):
library(lme4)
attach(Kadlecova_tab_RStudio_DIRECTION-MALE)
BOXplot(log1p(DIRECTION-MALE))

# nafitování základního modelu:
model<-lmer(log1p(DIRECTION-MALE) ~ TYPE + TREATMENT + NIGHT + (1|BOX_2))
summary(model)

# ověření předpokladu normálního rozdělení reziduálů:
plot(lm(log1p(DIRECTION-MALE) ~ BOX_2 + TYPE + NIGHT + TREATMENT))

# ověření předpokladu normálního rozdělení efektu klece (BOX_2):
qqnorm(tapply(DIRECTION-MALE, BOX_2, mean))
qqline(tapply(DIRECTION-MALE, BOX_2, mean))

# otestování vlivu treatmentu pomocí likelihood-ratio testu:
model_treat<-lmer(log1p(DIRECTION-MALE) ~ TYPE + TREATMENT + NIGHT + (1|BOX_2), REML = FALSE)
model_null<-lmer(log1p(DIRECTION-MALE) ~ TYPE + NIGHT + (1|BOX_2), REML = FALSE)
anova(model_treat, model_null, test = "Chisq")
```

Příloha 8: Postup statistického vyhodnocení (skript) – četnost (směrové – F)

Pro vyhodnocení prostorové synchronizace chování v případě směrových prvků ze strany samice jsem použila program RStudio a funkci *glmer*. Konkrétní postup, včetně následných kroků pro interpretaci modelu a testování předpokladů, je vypsán ve skriptu níže.

```
# načtení datasetu směrové prvky ze strany samice (DIRECTION-FEMALE):
attach(Kadlecova_tab_RStudio_DIRECTION-FEMALE)
BOXplot(log1p(DIRECTION-FEMALE))

# převod na otázku pro logistickou regresi:
DIRECTION-FEMALE_BIN<-DIRECTION-FEMALE
DIRECTION-FEMALE_BIN[DIRECTION-FEMALE_BIN>0]<-1

# nafitování základního binomického modelu:
model<-glmer(DIRECTION-FEMALE_BIN ~ TYPE + TREATMENT + NIGHT + (1|BOX_2), family = "binomial")
summary(model)

# ověření předpokladu normálního rozdělení reziduálů:
plot(glm(DIRECTION-FEMALE_BIN ~ BOX_2 + TYPE + NIGHT + TREATMENT,family="binomial"))

# ověření předpokladu normálního rozdělení efektu klece (BOX_2):
qqnorm(tapply(DIRECTION-FEMALE_BIN, BOX_2, mean))
qqline(tapply(DIRECTION-FEMALE_BIN, BOX_2, mean))

# otestování vlivu treatmentu pomocí likelihood-ratio testu:
model_treat<-glmer(DIRECTION-FEMALE_BIN ~ TYPE + TREATMENT + NIGHT + (1|BOX_2), family = "binomial")
model_null<-glmer(DIRECTION-FEMALE_BIN ~ TYPE + NIGHT + (1|BOX_2), family = "binomial")
anova(model_treat, model_null, test = "Chisq")
```

Příloha 9: Postup statistického vyhodnocení (skript) – četnost (hravý souboj)

Pro vyhodnocení prostorové synchronizace chování jsem použila program RStudio a funkci *glm*. Konkrétní postup, včetně následných kroků pro interpretaci modelu a testování předpokladů, je vypsán ve skriptu níže, přičemž „box_2“ je faktor s pevným efektem z důvodu nevhodné konvergence modelu.

```
# načtení datasetu PLAY_FIGHT:
attach(Kadlecova_tab_RStudio_PLAY_FIGHT)
BOXplot(log1p(PLAY_FIGHT))

# převod na otázku pro logistickou regresi:
PLAY_FIGHT_BIN<-PLAY_FIGHT
PLAY_FIGHT_BIN[PLAY_FIGHT_BIN>0]<-1

# nafitování klasického binomického modelu:
model<-glm(PLAY_FIGHT_BIN ~ BOX_2 + TYPE + NIGHT + TREATMENT,family="binomial")
summary(model)
anova(model,test="Chisq")
```